Zur genetischen Kontrolle und Evolution der sexuellen Fortpflanzung und Heterothallie bei Chitinpilzen

H. PRILLINGER[1]

Institut für Botanik II, Universität Regensburg
Universitätsstr. 31, D-8400 Regensburg

Eingegangen am 22.7.1982

Prillinger, H. (1982) – Genetic Control and Evolution of Sexuality and Heterothallism in Chitinous Fungi. Z. Mykol. 48 (2): 297–324.

Key Words: *Chytridio-, Zygo-, Asco-, Basidiomycetes,* prokaryotes, recombination, sexuality, evolution, incompatibility, homothallism, heterothallism, apomixis, speciation, fruiting.

Abstract: This analysis is preceeded by a previous paper (Prillinger 1983) which compiles the available literature dealing with a postulated evolution from mitotic to meiotic life cycles within homothallic chitinous fungi. In the present paper, a polyphyletic origin of heterothallism in different fungi is discussed. The data are presented in favour of a positive sexual mechanism (sexual differentiation) as has been originally proposed by Kniep (1922), and as, today, is well known in prokaryotic bacteria. They are in a good agreement with a recent concept on the phylogeny of basidiomycetes (Oberwinkler 1982). Incompatibility as the basic mechanism of sexual propagation in fungi (de Bary 1884, Whitehouse 1954, Olive 1958, Esser 1962) is questioned. Four different groups of genetic factors are suggested to be involved in sexual propagation: 1. Mating-types (as a positive control mechanism); 2. Homothallism genes (a small additional group of genes previously known only in yeasts); 3. Incompatibility genes (mainly involved in genetic isolation and speciation); 4. Sterility genes (leading to defects in sexual morphogenesis including fruitbody formation in homothallic and heterothallic fungi). The polyphyletic origin of heterothallism is discussed within a group of phylogenetically related fungi (*Chytridio-, Zygo-, Asco-,* and *Basidiomycetes*). After a short comparative compilation of data on the evolution of sexuality in prokaryotic bacteria, the following facts are considered as evidence of the polyphyletic origin of heterothallism in eukaryotic fungi: different molecular structures and functions of mating-type gene products in different fungi; significant differences in second division segregation frequency of mating-type alleles within the *Sordariaceae (Bombardia lunata, Neurospora crassa, N. tetrasperma, N. sitophila, Podospora anserina, Sordaria brevicollis)*, a comparative study of derived phylogenetic mechanism of homothallism and an ecological differentiation within heterothallic yeasts. Haploid apomixis in basidiomycetes is interpreted as an atavism in a phylogenetically primitive mitotic life cycle. A comparison of the evolution of sexuality in prokaryotic bacteria and eukaryotic flagellates and chitinous fungi reveals a striking similarity. The concept of sexual propagation in chitinous fungi consideres in addition data on the evolution of morphological, karyological, and ploidy differentiation (Prillinger 1983) and is summarized in a schematic diagram.

---

1 Die vorliegende Arbeit enthält einen Teil (Teil C IV) einer an der Universität Regensburg eingereichten Habilitationsschrift. Die weiteren Teile dieser Habilitationsschrift finden sich in Z. Mykol. 48: 275–296. (1982) (Teil A) und Plant Syst. Evol. 141 (1982) (Teil B) und 142 (1983) (Teil C I–III).

Zusammenfassung: Aufbauend auf einer vorausgehenden Arbeit über die Evolution von Mitose zu Meiose in homothallischen Organismen (Prillinger 1983) wird in der vorliegenden Arbeit eine polyphyletische Höherentwicklung zur Heterothallie im Verlauf der Phylogenese bei Chitinpilzen *(Chytridio-, Zygo-, Asco-* u. *Basidiomyceten)* eingehend begründet. Die heute für Chitinpilze bekannten Daten werden unter Zugrundelegung „positiver Sexualmechanismen" (sexuelle Differenzierung) wie dies ursprünglich von Kniep (1922) postuliert wurde, diskutiert. Ein Vorliegen von Inkompatibilität im Sinne von Whitehouse (1954), Olive (1958) und Esser (1962), welcher die Vorstellungen zur Phylogenese der Ascomyceten von de Bary (1884) zugrunde liegen, wurde aufgrund jüngerer Erkenntnisse über die Phylogenese der Basidiomyceten (Oberwinkler 1978, 1982) zumindest bei Chitinpilzen in Frage gestellt. Für die das Sexualverhalten kontrollierenden Gene wurde die folgende Gliederung getroffen: 1. Kreuzungs-Faktoren (als positive Kontrollelemente der sexuellen Fortpflanzung); 2. Homothallie-Gene (eine kleine bisher ausschließlich bei Hefen bekannte Gruppe von Genen, welche abgeleitete, heterothallische Hefen sekundär zur Homothallie befähigt); 3. Inkompatibilitäts-Gene (genetische Isolationsmechanismen, denen eine besondere Bedeutung für Artbildungsprozesse zukommt); 4. Sterilitäts-Gene (welche Störungen oder Defekte in der sexuellen Mophogenese oder in der Fruchtkörperbildung bedingen).

Nach einer einleitenden zusammenfassenden Darstellung über die Evolution der Sexualität bei den prokaryotischen Bakterien wird eine polyphyletische Herkunft der Heterothallie bei Chitinpilzen durch die folgenden Befunde erhärtet: verschiedene molekulare Struktur und Funktion der Kreuzungstyp Genprodukte bei verschiedenen Pilzen; signifikante Unterschiede in der Postreduktionsfrequenz der Kreuzungs-Faktor Genloci innerhalb der Familie der *Sordariaceae (Bombardia lunata; Neurospora crassa, N. tetrasperma, N. sitophila; Podospora anserina; Sordaria brevicollis);* ein Vergleich abgeleiteter Homothallimechanismen und eine ökologische Differenzierung bei heterothallischen Hefen. Das Auftreten von haploider Apomixis wird als eine Rückerinnerung (Atavismus) auf einen phylogenetisch ursprünglicheren, rein mitotischen Entwicklungszyklus interpretiert. Die diskutierten Daten werden in einem Schema zur Evolution der Sexualität bei Chitinpilzen zusammengefaßt.

Inhaltsverzeichnis

Einleitung 299
A) Prokaryonten 299
B) Chitinpilze 301
I) Genetische Kontrolle der sexuellen Fortpflanzung 301
1. Kreuzungsfaktoren oder Paarungstypen 301
2. Homothalliegene 303
3. Inkompatibilitätsgene 304
4. Sterilitätsfaktoren 306
II) Hinweise für eine polyphyletische Herkunft der Heterothallie 306
1. Kreuzungsfaktoren als positive Kontrollelemente der Heterothallie 306
a) Ascomycetes 306
b) Basidiomycetes 308
2. Vergleichende Betrachtung der Postreduktionsfrequenz der Kreuzungsfaktoren innerhalb einer natürlichen Verwandtschaft 310
3. Abgeleitete Homothalliemechanismen 311
4. Ökologie 313
Danksagung 315
Literatur 317

In einer vorausgehenden Arbeit (Prillinger 1983) wurden zwei Schritte für die Evolution der Sexualität bei Chitinpilzen als wesentlich erachtet:

1. Eine Höherentwicklung von mitotischer zu meiotischer Fortpflanzung innerhalb homothallischer Organismen;
2. Eine polyphyletische Herkunft der Heterothallie.

Das Hefestadium (Oberwinkler 1978, 1982; kokkale Organisationsstufe) und das siphonale Hyphenstadium wurden als zwei phylogenetisch ursprüngliche morphologische Organisationsstufen erkannt. Eine von de Bary (1884) als phylogenetisch ursprünglich interpretierte Spermatien – Trichogyne Befruchtung bei Ascomyceten wurde von uns als abgeleitet zurückgewiesen und auf eine Hefe a x α-Befruchtung zurückgeführt. In gleicher Weise wurde ein Vorliegen von Inkompatibilität im Sinne von Whitehouse (1949, 1954), Olive (1958) und Esser (1962) bei Chitinpilzen *(Chytridio-, Zygo-, Asco-* u. *Basidiomycetes)* in Frage gestellt. Die uns aus der Literatur für eine Höherentwicklung von Mitose zu Meiose wichtig erscheinenden Daten (Physiologie, Morphologie, Ontogenie, Genetik u. Ultrastruktur) wurden vergleichend aus der Sicht einer sexuellen Differenzierung („positive Sexualmechanismen" nach Kniep 1922) diskutiert. In der vorliegenden Arbeit wird auf den zweiten Punkt, der polyphyletischen Herkunft der Heterothallie, näher eingegangen.

Da in den vergangenen dreißig Jahren der für ein molekulargenetisches Verständnis parasexueller und sexueller Phänomene entscheidende experimentelle Durchbruch bei Prokaryonten gelungen ist, sollen diese gewissermaßen als „phylogenetische Vorläufer" einer kurzen Betrachtung unterzogen werden. Diese stützt sich überwiegend auf zusammenfassende Arbeiten von Clark & Warren (1979), Holloway (1979) und Willetts & Skurray (1980).

A) Prokaryonten

Da bei Prokaryonten „per definitionem" keine Aufeinanderfolge von Karyogamie und Meiose gegeben ist, werden die bei dieser Organismengruppe bekannt gewordenen sexuellen Phänomene als Parasexualität bezeichnet. Dieser Begriff hat in den vergangenen Jahren an Aussagekraft verloren, da sich auch bei Bakteriologen verbreitet eine evolutive Betrachtung der Sexualität durchzusetzen beginnt, und der Begriff Parasexualität dann mehrere voneinander unabhängige Phänomene umfaßt. Betrachtet man die Rekombination als den genetisch entscheidenden Aspekt der Sexualität, so lassen sich zwischen Bakterien und höheren Organismen keine grundlegenden Unterschiede feststellen. So nimmt auch die heute von Bakteriologen diskutierte Evolution der Sexualität bei Bakterien einen der späteren Evolution von mitotischen zu meiotischen Systemen vergleichbaren Verlauf. Es lassen sich die folgenden voneinander unabhängigen genetischen Phänomene zu einem Evolutionsmodell zusammenfügen (Riley & Anilionis 1978, Lengeler 1980 u. pers. Mitt.).

1. **Diversifikation.** Phylogenetisch ursprünglicher Zustand mit einem einfachen Gen- und Bakterienchromosomensatz, bei welchem allein die Mutation für die genetische Variabilität in der Nachkommenschaft verantwortlich ist. Ob sich auf dieser Stufe schon Reparatur-Systeme zu etablieren begannen, ist unbekannt (vgl. Eukaryonten: Mitose; Prillinger 1983, III).
2. **Duplikation.** Eine Verdoppelung bis Vervielfachung von Genen, Gengruppen oder eines ganzen Bakterienchromosomes. Ein Vorgang, welcher gekoppelt mit der Diversifikation, die Evolution von lebensnotwendigen Genprodukten entscheidend verbessert.

3. **Rekombination auf der Stufe der Homogenotisierung.** Im Verlauf der Homogenotisierung können duplizierte und sinnvoll mutierte Gene wieder dem Bakterienchromosom einverleibt werden, sie schließt im erweiterten Sinne auch die Transformation und Transduktion (ungerichteter Gentransfer) mit ein. Auf dieser Stufe ist ein effektives Reparatur-System bereits evolviert. Eine Rekombination in Zusammenhang mit Homogenotisierung ist der im folgenden bei Chitinpilzen diskutierten Homothallie vergleichbar.
4. **Gerichtete Genübertragung = Bakterienkonjugation.** Ein durch Plasmide gesteuerter vektorieller (Donor → Rezipient) Gentransfer. Diese Stufe ist der Heterothallie bei Chitinpilzen vergleichbar.

Den sich im Verlauf der Evolution bei Bakterien vielfältig etablierenden Rekombinationsmechanismen liegt eine Genom-Differenzierung in ein genetisch „konservatives Prinzip" (zirkuläres Bakterienchromosom) und in ein evolutiv „progressives Prinzip" (zirkuläre Plasmid-DNS) zugrunde. Während ca. 95–99% der genetischen Information auf dem Bakterienchromosom kodieren, liegt der Informationsgehalt der Plasmide zwischen 1–5%. Im letzteren Fall handelt es sich meistens um phylogenetisch sehr „junge Gene", d. h. Gene mit zumindest unter normalen Umweltbedingungen nicht lebensnotwendiger Funktion (z. B. Antibiotikaresistenzen od. Bacteriocinproduktion) bzw. Gene des peripheren Stoffwechsels (z. B. Abbau von Oligosacchariden wie Raffinose). Die natürliche Vielfalt an Plasmiden läßt heute eine phylogenetische Höherentwicklung von Plasmiden ohne „Konjugations-Funktion" zu solchen mit dieser Funktion (= konjugative Plasmide) erkennen. Während nach unserer Auffassung Bakterien mit einem oder mehreren nicht-konjugativen Plasmiden prinzipiell homothallischen Eukaryonten vergleichbar sind, stellen Bakterien mit konjugativen Plasmiden phylogenetische Vorläufer der Heterothallie dar.

Die heute für das F-Plasmid von *Escherichia coli* weitgehend bekannten molekulargenetischen Daten (vgl. Willetts & Skurray 1980) und fragmentarische Daten über konjugative Plasmide aus verschiedenen anderen Bakterien (vgl. Holloway 1979) erlauben die folgenden Aussagen über die phylogenetische Entwicklung der Konjugation bei Bakterien:

1. Die Konjugationsreaktion bei Bakterien kommt einer sexuellen oder im engeren Sinne parasexuellen Differenzierung gleich und ist der Ausdruck eines positiven Sexualmechanismus im Sinne Knieps (1922). Der homogenischen Inkompatibilität der Asco- und Basidiomyceten nach Esser (1962) vergleichbare Phänomene kommen bei Bakterien nicht vor.

   Die bei Bakterien bekannt gewordene Inkompatibilität (Novick & al. 1976) bedingt, daß bei Abwesenheit eines spezifischen Selektionsdruckes nur verschiedene Plasmide mit genetisch verschiedener Replikations- und vermutlich auch Konjugations-Funktion im gleichen Bakterium koexistieren können. Die Plasmide werden aufgrund dieser Eigenschaft in spezifische Inkompatibilitäts-Gruppen eingeteilt. Soweit heute bekannt, besteht zwischen Plasmiden von verschiedenen Inkompatibilitäts-Klassen nur eine sehr geringe Homologie der Basensequenzen. Der molekulare Mechanismus dieser Inkompatiblität ist heute noch weitgehend unverstanden.

   Für das F-Plasmid sind heute 19 Gene („tra"-Gene) genetisch charakterisiert, welchen eine spezifische Funktion im Gen-Transfer von der Donor- in die Rezipienten-Zelle zukommt. Diesen Genen lassen sich unter anderem folgende Funktionen zuordnen: Struktur extrazellulärer filamentartiger Organelle (F-Pilus), welche bei der Paarbildung

beteiligt sind (vgl. Day & Poon 1975 *a*, b; *Ustilago violacea;* Abschnitt II, 1b); Zelloberflächenproteine, welche eine „homosexuelle" Paarung von zwei Donorzellen verhindern („surface exclusion"); spezifisches Replikations- und Transportsystem, welches für die Plasmid-Verdopplung und den Übertritt eines DNS-Einzelstranges verantwortlich ist. Ähnlich wie bei den bereits erwähnten Pilzen (vgl. Prillinger 1983 1. Physiologie), ist auch für die Bakterien-Konjugation die Gegenwart von Sauerstoff (Zellatmung) ein wesentlicher Parameter (Jacob & Wollmann 1961). Eine Beteiligung von geschlechtsspezifischen Agglutininen (vgl. *Hansenula, Saccharomyces, Chlamydomonas* u. a.) ist bisher nur für *Streptococcus faecalis* bekannt. Ihr Auftreten in rezipienten Zellen und ihre Wirkung auf Donor-Zellen mit bestimmten konjugativen Plasmiden wurde von Dunny & al. (1978) nachgewiesen.

2. Alle bisher bekannt gewordenen Daten sprechen zugunsten einer polyphyletischen Herkunft der Bakterien-Konjugation. Die Expression verschiedener Plasmide mit Konjugations-Funktion in unterschiedlichen Bakteriengattungen (vgl. F-Plasmid von *E. coli* in *Klebsiella, Salmonella* und *Erwinia*; s. a. Holloway 1979) weist deutlich auf die Relativität des meist anthropozentrisch geprägten Artbegriffes bei niederen Organismen hin.

B) Chitinpilze

Für die in ihren Genomgrößen von Bakterien teilweise nur unwesentlich verschiedenen Pilze (Ogur & al. 1952; Bicknell & Douglas 1970; Dusenbery 1975; Ullrich & Raper (1977) wurde in den vergangenen Jahren eine Vielzahl von Genen bekannt, welche direkt oder indirekt in die sexuelle Fortpflanzung eingreifen. Bevor auf weitere Hinweise für eine polyphyletische Herkunft der Heterothallie eingegangen werden soll, scheint zunächst eine Zusammenstellung von Faktoren, welche in die genetische Kontrolle der sexuellen Fortpflanzung eingreifen, notwendig.

I. Genetische Kontrolle der sexuellen Fortpflanzung

Legt man der sexuellen Fortpflanzung in Anlehnung an Kniep (1922, 1929/30) und Bauch (1925) einen positiven Kontrollmechanismus zugrunde, erweist sich eine Gliederung der unmittelbar und mittelbar beteiligten Faktoren in vier Gruppen (1. Kreuzungsfaktoren oder Paarungstypen, 2. Homothalliegene, 3. Imkompatibilitätsgene u. 4. Sterilitätsfaktoren) als sinnvoll.

1) KREUZUNGSFAKTOREN ODER PAARUNGSTYPEN:

Diese Gene werden heute vielfach in Anlehnung an de Bary (phylogenetisch; 1884), Prell (1921), Brunswik (1924), Zickler (1937 a, 1952), Mather (1942), Whitehouse (1954) und Olive (1958), negativ als Inkompatibilitätsfaktoren interpretiert. Ausschlaggebend für die Einführung dieser Bezeichnung war, daß sich zu dieser Zeit für die bei Basidiomyceten nachgewiesene bifaktorielle Sexualität mit multipler Allelie nur die bei höheren Pflanzen bekannte multipel-allelomorphe Griffel-Pollenunverträglichkeit (Whitehouse 1950, Nettancourt 1977) als Analogie anbot. Von Esser (1961, 1962) wurde, aufgrund von Untersuchungen an dem Ascomyceten *Podospora anserina*, das Ausbleiben einer sexuellen Reaktion zwischen Spermatien und Ascogonen in Mycelien aus einkernigen Ascosporen und in Kreuzungen von Mycelien mit identischen Kreuzungsfaktoren als homogenische Inkompatibilität weiter spezifiert. Experimentelle Hinweise, daß die A- und B-Faktoren bei Basidiomyceten

die sexuelle Morphogenese in haploiden Stämmen unterdrücken, wurden bisher aber nur von Parag (1960, vgl. auch Raper 1966) berichtet. Es gelang, bei *Schizophyllum commune* haploide Mycelien mit Mutationen in beiden Kreuzungsfaktoren herzustellen. Diese glichen in ihrem Phänotyp weitgehend fertilen Dikaryen, indem sie Schnallen und Fruchtkörper ausbildeten. Da sich das Merkmal der Schnallenbildung in einer Analyse der Nachkommenschaft nur als wenig stabil erwies, blieb eine weitere Abklärung der Fragestellung offen. In einer vorausgehenden Arbeit (Prillinger & Six 1982) wurde gezeigt, daß zumindest bei *Polyporus ciliatus* das von Parag und Raper ebenfalls verwendete Merkmal der Fruchtkörperbildung nicht der unmittelbaren Kontrolle der Kreuzungsfaktoren oder einem spezifischen, den Block der Inkompatibilitätsfaktoren aufhebenden Startergen (Stahl 1976; Stahl & Esser 1976) unterworfen ist. In gleicher Weise ist das von Olive (1963) vorgeschlagene und bei *Sordaria fimicola* experimentell nachgewiesene Entstehen von „Heterothallie" aus homothallischen Stämmen aufgrund eng gekoppelter Sterilitätsgene (vgl. 4. Sterilitätsfaktoren) unter natürlichen Bedingungen bisher nicht beobachtet worden. Es kann bei *Polyporus ciliatus* durch die in obiger Arbeit dargestellten Daten und für *Agrocybe aegerita* und *Schizophyllum commune* durch Untersuchungen von Esser und Mitarbeitern (vgl. Prillinger & Six 1982) leicht widerlegt werden.

An der Ascomyceten-Hefe *Saccharomyces cerevisiae* konnte Gerlach (1974) die Schlußfolgerung von Roman & Sands (1953), Friis & Roman (1968) und Roth & Lusnak (1970) entkräften, welche zeigen sollte, daß die Ascosporenbildung durch den Kreuzungstyp-Locus direkt kontrolliert wird. Nach Gerlach (1974) ist die Ausbildung von Ascosporen nicht an eine Heterozygotie am Kreuzungstyplocus (a/α) gebunden.

Bemerkenswert ist, daß auch der eigentliche Prozeß der Karyogamie nicht der direkten genetischen Kontrolle durch die Kreuzungsfaktoren unterliegt oder zumindest nicht unterliegen muß. Dies konnte bei den Ascomycetenhefen *Schizosaccharomyces pombe* (Sipiczki & Ferenczy 1977), *Saccharomycopsis lipolytica* (Stahl 1978) und *Saccharomyces cerevisiae* (Maràz & al. 1978) sowie der Basidiomycetenhefe *Rhodosporidium toruloides* (Sipiczki & Ferenczy 1977) durch Fusion von haploiden Hefeprotoplasten mit identischen Kreuzungstypen und anschließender genetischer Analyse der Nachkommenschaft erhärtet werden (vgl. dazu *Saccharomycodes ludwigii*, Yamazaki & Oshima 1979 u. Prillinger 1983 III. 4). Die Ergebnisse erfahren durch die in haploiden Basidien cytologisch beobachtete Karyogamie bei *Phlebia ludoviciana* und *Coprinus lagopus* (vgl. Prillinger 1982 IV.) eine weitere Bestätigung. Ein genetischer Beweis für die phylogenetisch ursprüngliche Unabhängigkeit der Karyogamie von den Kreuzungsfaktoren wurde von Conde & Fink 1976 bei *Saccharomyces cerevisiae* erbracht. Die Autoren charakterisieren ein von den Kreuzungsfaktoren unabhängiges Kerngen, welches spezifisch die Karyogamie unterbindet und zu vielkernigen Zygoten führt.

Der bei Basidiomyceten zur Rechtfertigung der homogenischen Inkompatibilität herangezogene Analogieschluß zur multipel-allelomorphen Griffel-Pollenunverträglichkeit (vgl. Kniep 1922 u. Mather 1942, Whitehouse 1950, 1954, Olive 1958, Raper 1966) höherer Pflanzen ist heute nicht mehr berechtigt. Das Auftreten von multipler Allelie ist inzwischen bei verschiedenen Protozoen (Siegel 1956, Ammermann 1965, Bomford 1966; zusammenfassende Darstellung bei Grell 1968, 1973 u. Miyake 1978) und Myxomyceten (Collins 1963, 1979, 1980, Collins & Ling 1964, Dee 1966, Youngman & al. 1979) sichergestellt.

Collins (1980) kommt bei Myxomyceten zu einer ganz ähnlichen Schlußfolgerung über die Evolution der Fortpflanzungs-Systeme wie sie in dieser Arbeit für die phylogenetisch abgeleitete Klasse der Basidiomycetes vertreten wird (rechte Hälfte von Abb. 1). Die Heterothallie wird bei Myxomyceten als ein ursprüngliches Merkmal interpretiert. Im Verlauf der Mikroevolution treten wieder apomiktische oder autogame Sippen auf. Nach Collins (1980) soll es sich bei Myxomyceten immer um eine diploide Apomixis handeln. Ein Übergang von apomiktischen Sippen zu heterothallischen Sippen wurde experimentell wahrscheinlich gemacht.

Für ein Verständnis der Funktion der Kreuzungsfaktoren unter Zugrundelegung einer positiven Sexualreaktion wurden von Youngman & al. 1979 und Holt & al. 1980 an *Physarum polycephalum Myxomycetes)* sehr wichtige Ergebnisse gewonnen. Die sexuelle Fortpflanzung dieses Schleimpilzes wird durch zwei in ihrer Funktion verschiedene Faktoren, welche den Übergang von haploiden einkernigen Amöben in ein diploides vielkerniges Plasmodium regulieren, kontrolliert. Zwei verschiedene Allele des ersten Faktors (mat B) sind entscheidend für die Zellfusion (Plasmogamie). Bei verschiedenheit der Allele des zweiten Faktors (mat A) folgt der Plasmogamie in wenigen Stunden die Kernfusion (Karyogamie) und es bildet sich die diploide Zygote = Plasmodium aus. Die Karyogamie erfolgt in diesem Falle immer während der Interphase (vgl. *Saccharomyces cerevisiae, Ustilago violacea,* Abschnitt II 1.). Fusionieren zwei Amöben mit verschiedenen mat B Allelen aber identischen mat A Allelen, erfolgt die Karyogamie hingegen nie während der Interphase, sondern erst im Verlauf der späten Prophase einer mitotischen Kernteilung. Zu diesem Zeitpunkt löst sich die Kernmembran auf (vgl. Prillinger 1983 a, III 5b: Aldrich 1969) und eine Spindel wird erkennbar. Eine Zellteilung (Cytokinese) folgt der Chromosomentrennung und es treten als Tochterindividuen stabile diploide Amöben mit homozygoten mat A und heterozygoten mat B Allelen auf. Dieses gut analysierte Schleimpilz-Fortpflanzungssystem stellt ein interessantes Modell für eine Evolution zu abgeleiteten Homothalliemechanismen und für das Verständnis von phänotypischer Geschlechtsbestimmung bei diploiden Organismen dar. Es unterstützt weiter auch die in dieser Arbeit vertretene Auffassung, daß im Verlauf der Mikroorganismen-Evolution eine Verlagerung in der Funktion der Kreuzungsfaktoren von extrazellulär nach intrazellulär (vgl. Abschnitt II, 1b, *Tremellales*) stattgefunden hat. Weitere Hinweise für Kreuzungsfaktoren im Sinne einer sexuellen Differenzierung finden sich für die Chitinpilze in Abschnitt II, 1 (Kreuzungsfaktoren, positive Kontrollelemente der Heterothallie).

2) HOMOTHALLIEGENE:

Die Homothalliegene stellen eine kleine, bisher ausschließlich bei Hefen bekannt gewordene Gruppe von Genen dar. Sie bedingen molekulargenetische Veränderungen am Kreuzungstyplocus in der Zelle und sind dadurch für das Entstehen von phylogenetisch abgeleiteten Homothalliemechanismen von besonderer Bedeutung. Die Funktion eines dieser Gene wird bei *Saccharomyces cerevisiae* im Zusammenhang mit dem „Kassettenmodell" in Abschnitt II, 3 abgeleitete Homothalliemechanismen) näher erläutert.

Diese Gene lassen sich in genetisch stabile heterothallische Stämme einkreuzen und bedingen z. B. bei *S. cerevisiae* das Auftreten des komplementären Kreuzungstyps nach 3–5 mitotischen Zellteilungen. Es entstehen auf diese Weise Mosaikkolonien, deren Zellen sofort wieder miteinander kopulieren können und damit in eine diploide vegetative Phase übergehen. Der Vorteil dieses genetischen Mechanismus dürfte in der Sicherstellung der Diploidie mit der Möglichkeit zur Fremdzucht durch haploide heterothallische Entwicklungsstadien liegen. Für *S. cerevisiae* wurden bisher 4 ungekoppelte Gene (Takahashi 1958, 1961), für *S. oviformis* 3 (Oshima & Takano 1972; Harashima & al. 1974), für *S. lactis* und *S. norbensis* jeweils 2 (Hermann & Roman

1966; Santa Maria & Vidal 1970) und für *S. chevalieri* wurde 1 derartiges Gen gefunden (Hawthorne 1963). Inwieweit diesen Genen eine besondere Bedeutung für das Verständnis der Evolution von genotypischer zu phänotypischer Geschlechtsbestimmung zukommt, müssen zukünftige Untersuchungen beweisen.

3) INKOMPATIBILITÄTSGENE:

Als Inkompatibilitätsgene werden nach Stout (1918) Gene bezeichnet, welche eine von den Kreuzungsfaktoren unabhängige selektive Einschränkung der sexuellen Fortpflanzung bedingen. Die Wirkung dieser Gene kann sich an den bei Pilzen bisher bekannt gewordenen Fällen allein auf die vegetative Phase (vegetative Inkompatibilität) beziehen oder sich auch der sexuellen Phase überlagern. Physiologisches Charakteristikum der vegetativen Inkompatibilität ist eine Unverträglichkeitsreaktion der beteiligten Kerne (Heterokaryenunverträglichkeit) in einem gemeinsamen Cytoplasma. Makroskopisch ist dieser Hyphenantagonismus häufig durch eine pigment- und luftmycelfreie Trennzone, welche nach Vadendries (1932) „Barrage" bezeichnet wurde, erkennbar (vgl. Cayley 1923, 1931; Rizet & Engelmann 1949; Rizet 1952; Esser 1959 a, b, 1971; Beisson-Schecroun 1962; Bernet 1963 a, b). Bei dem amphithallischen Ascomyceten *Podospora anserina* wurden 9 verschiedene Gene charakterisiert, welche alle Übergänge von einer rein vegetativen Inkompatibilität über eine einseitige Befruchtungssperre bis hin zur vollständigen Blockierung der sexuellen Fortpflanzung erkennen lassen. Die 9 Gene verteilen sich unabhängig voneinander auf 5 der 7 bei *Podospora* bekannten Chromosomen. Cytoplasmatische Letalreaktionen ließen sich sowohl als Folge von Wechselwirkungen zwischen Genprodukten von verschiedenen Allelen eines Gens (alleler Mechanismus) als auch zwischen solchen von verschiedenen und häufig nicht gekoppelten Genen (nicht alleler Mechanismus) feststellen. Für ein Blockieren der Sexualreaktion ist das Zusammenwirken von mindestens 2 dieser Gene erforderlich (vgl. Esser 1956, 1959 a, b; Bernet 1967, Bernet & Bégueret 1968, Labarère & Bernet 1977). Nach Rizet (1952) und Beisson-Schecroun (1962) gibt es gute Hinweise, daß neben den dargelegten Genomwechselwirkungen auch Plasmondifferenzen von Bedeutung sein können. Ähnliche Untersuchungen liegen für *Neurospora crassa* (10 verschiedene, meist ungekoppelte Gene; Mylyk 1975, 1976; Perkins 1975), verschiedene *Aspergillus*-Arten (homothallische: Grindle 1963 a, b; Jinks & al. 1966; heterothallische: Kwon & Raper 1967; imperfekte: Caten 1971) und für die auf *Castanea* parasitische Art *Endothia parasitica* (28 verschiedene Inkompatibilitätsgene; Anagnostakis 1977) vor. Weitere Literaturhinweise finden sich bei Esser & Blaich (1973).

Esser (1962, 1968, 1971; Esser & Blaich 1973) betrachtet die durch Inkompatibilitätsgene bedingte partielle oder vollständige Sexualsperre als ein die Inzucht förderndes genetisches Charakteristikum von verschiedenen geographischen Rassen. Er stellt den ihr zugrunde liegenden Mechanismus als „heterogenische Inkompatibilität" der durch die Kreuzungsfaktoren bedingten und die Fremdzucht fördernden „homogenischen Inkompatibilität" gegenüber. In der Literatur gibt es hingegen auch vereinzelt Hinweise, welche über das Auftreten von Inkompatibilitätsgenen bereits innerhalb der Nachkommenschaft eines Fruchtkörpers berichten. Cayley (1923, 1931) war die erste, die dies bei *Diaporthe perniciosa* wahrscheinlich machte. Eine von den Kreuzungsfaktoren unabhängige, als Barragezone makroskopisch ausgeprägte vegetative Inkompatibilität ließ sich sowohl für einzelne Einsporkulturen aus demselben Perithecium als auch

zwischen solchen von verschiedenen ökologischen Rassen nachweisen. Während in den von ihr untersuchten heterothallischen Sippen von *D. perniciosa* das Auftreten einer Barragezone in Kreuzungen von Nachkommen des gleichen Fruchtkörpers eindeutig festgestellt werden konnte, wurde sie bei homothallischen Sippen vermutlich aufgrund der wesentlich geringeren genetischen Variabilität und der zu kleinen Probenzahl nicht beobachtet. Grindle (1963 b) erhärtete an der homothallischen Art *Aspergillus nidulans* und Mylyk (1976) an der heterothallischen Art *Neurospora crassa* die Befunde von Cayley in späteren Jahren. Mylyk kommt in seinen populationsgenetischen Untersuchungen zu dem Schluß, daß die Häufigkeiten von Inkompatibilitätsgenen innerhalb der gleichen und zwischen verschiedenen Populationen etwa gleich sind. Bei Basidiomyceten lassen Untersuchungen von Takemaru (1961) an 4 Stämmen von *Flammulina velutipes* auf das Auftreten von Inkompatibilitätsgenen schließen. Er fand in einer Analyse von jeweils 200 Nachkommen eines Stammes in 3–38 % der Fälle eine von den Kreuzungsfaktoren unabhängige Barragebildung. Dieser Befund weist auf eine zumindest teilweise Neuentstehung von Inkompatibilitätsgenen durch Rekombinationsprozesse im Verlauf der Meiose hin.

Eigene Untersuchungen an *Polyporus ciliatus* und der homothallischen Art *Cyphellopsis anomala* (Prillinger unveröff.; Agerer & al. 1980) haben dieses Ergebnis weitgehend bestätigt. Bei 100 von einem Fruchtkörper von *P. ciliatus* isolierten Einspormycelien trat in 4 Fällen eine vom Kreuzungstyp unabhängige Barragebildung auf. In kompatiblen Kreuzungen mit Barragebildung machte sich außerdem eine deutliche Verzögerung im Einsetzen der Fruchtkörperbildung bemerkbar.

Eine in ihrem Ablauf von dem bisher Dargelegten verschiedene Inkompatibilitätsreaktion wurde von Perkins & Barry (1976) und Turner (1977) bei *N. crassa* und *N. sitophila* beobachtet. Eine genetisch bedingte Unverträglichkeit kommt erst nach erfolgter Karyogamie zur Ausprägung und äußert sich in der Bildung von teilweise letalen Sporen. Die wenigen bisher vorliegenden Ergebnisse führen die Letalreaktion auf eine Wechselwirkung zwischen mehreren häufig dominanten SK-Allelen (Spore-Killer) und entsprechenden sensitiven Allelen (SK^S) zurück. Populationsgenetische Untersuchungen konnten zeigen, daß SK- und SK^S-Allele in etwa im Verhältnis von 1:1 in der Natur verteilt sind und damit eine teilweise Beeinträchtigung des Genflusses bedingen können.

Die biologische Bedeutung der auf diese Weise abgegrenzten Inkompatibilitätsgene liegt nach unserer Auffassung in einer bereits für die Nachkommen eines Fruchtkörpers in geringem Maße genetisch programmierten Isolation. Dieser kommt neben einer weiteren Förderung der Fremdzucht eine wesentliche Bedeutung für den Prozeß der Artenentstehung im Verlauf einer Mikroevolution zu. Kemp (1975, 1977) mißt diesem genetischen Isolationsmechanismus, welcher zunächst auf einer vegetativen Unverträglichkeit fußt, eine entscheidende Bedeutung im Verlauf der Evolution von Basidiomyceten zu und stuft ihn vor weiteren Isolationsmechanismen wie der geographischen Isolation (vgl. Prillinger & Molitoris 1979) oder der Amphithallie ein. Inwieweit eine partielle Isolierung von haploid fruchtenden Nachkommen eines Fruchtkörpers und damit eine direkte Konfrontation von haploider genetischer Information mit dem Selektionsdruck der Außenfaktoren eine entscheidende Rolle im Verlauf der vielfach konvergenten Evolution von Fruchtkörperbauplänen gespielt hat, kann heute nur vermutet werden (vgl. Poelt & Jahn 1963, Oberwinkler 1977). Auf die Bedeutung der haploiden Fruchtkörperbildung zur Klärung phylogenetischer Fragestellungen wird in weiteren Arbeiten (Nuß & Prillinger u. Prillinger & Oberwinkler in Vorber.) eingegangen.

4) STERILITÄTSFAKTOREN:

Sterilitätsfaktoren können nach der Definition von Hadorn (1955) die Entstehung funktionstüchtiger Keimzellen (oder Meiosporen; modif. Prillinger) verhindern oder die Morphologie oder Physiologie eines Organismus so verändern, daß ein erfolgreicher Ablauf der Sexualvorgänge unmöglich wird. Die Existenz solcher Gene wurde bei Basidiomyceten von Prillinger & Six 1982 bei *Polyporus ciliatus* nachgewiesen und eingehend diskutiert. Eine Ausprägung dieser Gene war sowohl in haploiden als auch in dikaryotischen Mycelien festzustellen. In ihrer Funktion ähnliche Sterilitätsfaktoren sind auch für eine größere Zahl von homo- und heterothallischen Ascomyceten bekannt (*Aspergillus:* Mahony & Wilkie 1962; *Bombardia:* Zickler 1952; *Glomerella:* Wheeler 1954, 1956; *Neurospora:* Wülker 1935, Lindegren & Lindegren 1941 a, b, Murray & Srb 1962, Fitzgerald 1963; *Podospora:* Esser 1966, Prillinger 1976; *Sordaria:* Greis 1941, Olive 1956, Esser & Straub 1958).

II. Hinweise für eine polyphyletische Herkunft der Heterothallie

Als Indikatoren für eine polyphyletische Herkunft der Heterothallie kommen zunächst die Kreuzungsfaktoren (vgl. I.1) in Betracht. Ihre Struktur und Funktion sowie ihre genetische Charakterisierung sollen, soweit dies bisher vorliegende Ergebnisse gestatten, in einer vergleichenden Betrachtung in Abschnitt 1 und 2 diskutiert werden.

Inwieweit Plasmide oder plasmidartige Elemente eine Rolle im Ablauf der sexuellen Fortpflanzung spielen, ist bei Chitinpilzen noch weitgehend unbekannt. Fest steht, daß auch Plasmide in Pilzen vorkommen (zusammenfassende Darstellung bei Stahl 1980) und daß eine spezifische Rekombination am Kreuzungstyplocus, welche eine Veränderung im Kreuzungsverhalten mit sich bringt, in einigen wenigen Arten bekannt ist (vgl. *Schizosaccharomyces pombe,* Egel & al. 1980, *Saccharomyces cerevisiae,* Hicks & al. 1979; *Schizophyllum commune,* Frankel & Ellingboe 1977).

Als weitere Hinweise werden in Abschnitt 3 abgeleitete Homothalliemechanismen und in Abschnitt 4 ökologische Indizien herangezogen.

1) KREUZUNGSFAKTOREN ALS POSITIVE KONTROLLELEMENTE DER HETEROTHALLIE:

Experimentelle Daten für ein Vorliegen positiver Sexualmechanismen bei den in ihren Genomgrößen von Bakterien teilweise nur unwesentlich verschiedenen Pilzen (Ogur & al. 1952; Bicknell & Douglas 1970; Dusenbery 1975; Ullrich & Raper 1977) konzentrieren sich vorwiegend auf heterothallische Vertreter der Hefen und Zygomyceten. Da „homogenische Inkompatibilitätsfaktoren" (n. Esser 1962) vor allem zur Interpretation der Sexualität von Asco- und Basidiomyceten herangezogen wurden, haben wir im folgenden die meist erst in den letzten Jahren an Hefen gewonnenen Daten in den Vordergrund gestellt. Für die bei Zygomyceten meist im Zusammenhang mit der Bildung und dem Nachweis von Erogenen (Machlis 1972) stehenden Arbeiten sei auf die Literatur verwiesen (Burgeff 1924; Burgeff & Plempel 1956; Plempel 1960, 1963; van den Ende & Stegwee 1971).

a) Ascomycetes:

Bereits 1935 vermutete Winge bei der Ascomycetenhefe *Saccharomyces cerevisiae* einen durch Sexualhormone kontrollierten positiven Kopulationsmechanismus, dessen molekulare Aufklärung weitgehend erst den letzten Jahren vorbehalten blieb.

Molekulargenetische und elektronenoptische Untersuchungen an den Ascomycetenhefen *Hansenula wingei, Saccharomyces cerevisiae* und *Schizosaccharomyces pombe* (Duntze & al. 1970; Duntze pers. Mitt.; Betz & al. 1977; Chan 1977; zusammenfassende Darstellung bei Crandall & al. 1977) lassen für die Konjugationsreaktion eine von den Kreuzungsfaktoren unterschiedlich bedingte und gesteuerte Abfolge von koordinierten Teilprozessen erkennen. Diese umfassen die morphologische Ausbildung einer Konjugationsbrücke (Levi 1956), eine spezifische Agglutination der konjugierenden Zellen, die Koordinierung der Zellzyklen (spezifische Blockierung der Kreuzungspartnerzellkerne in der G1-Phase des Kernteilungszyklus, Hartwell 1973, Bücking-Throm & al. 1973, Sena & al. 1973), die lokale Lyse der Zellwände im Bereich des Kontaktes und schließlich die Fusion der beiden haploiden Zellkerne. Bei *Saccharomyces cerevisiae* konnte der spezifisch von haploiden α-Zellen gebildete α-Faktor als Tridecapeptid auch durch Neusynthese (Masui & al. 1977) aufgrund seiner morphogenetischen und physiologischen (Blockierung in der G1-Phase) Wirkung auf haploide a-Zellen identifiziert werden. Der die komplementären Reaktionen bedingende a-Faktor wurde von Betz & Duntze (1979) als Undecapeptid in seinen molekularen Eigenschaften eindeutig von jenen des α-Faktors abgegrenzt.

Eine den genannten Ascomyceten-Hefen ähnliche geschlechts- und artspezifische Agglutinationsreaktion ist auch bei Flagellaten bekannt (*Chlamydomonas eugametos;* zusammenfassende Diskussion bei Grell 1968, 1973; Goodenough 1977, Kochert 1978). Es handelt sich hierbei um polyvalente Glykoproteide von hohem Molekulargewicht, welche in den Geißelspitzen lokalisiert sind und welche deren Verkleben im Verlauf der Sexualreaktion bedingen. Für die beteiligten Glykoproteide konnten geschlechtsspezifische physikalische und biochemische Unterschiede deutlich gemacht werden.

Von den drei molekulargenetisch analysierten Ascomyceten-Hefen ist die in Blutungssäften von Gymnospermen vorkommende Art *Hansenula wingei* durch einen rein aeroben Stoffwechsel und das Vorkommen von trichalen Hyphenstadien charakterisiert. Neben vermutlich phylogenetisch ursprünglichen homothallischen Sippen dieser Art (vgl. Wikkerham & Burton 1962) sind alle heterothallischen Vertreter durch ein genetisch stabiles unifaktorielles Kreuzungsverhalten gekennzeichnet (Crandall & al. 1977). Burke & al. (1980) können von 5-Zellen ein hochmolekulares, hitzestabiles Mannoprotein isolieren, welches spezifisch an ein niedermolekulares, hitzelabiles Protein von 21-Zellen bindet. Ein gleiches Funktionsprinzip wird von den Autoren auch bei *Pichia amethionina* und *Saccharomyces kluyveri* wahrscheinlich gemacht. Es ist interessant, daß *S. kluyveri* Zellen vom Kreuzungstypus-Stamm 16 auch auf den α-Faktor von *S. cerevisiae* reagieren. In ihrem Mechanismus ähnlich stabile, aber in ihrer molekularen Funktion noch wenig bekannte unifaktorielle Sexualmechanismen sind allen, haploide Fruchtkörperstrukturen ausbildenden, heterothallischen Ascomyceten gemeinsam. Auch bei diesen lassen sich einige deutliche Hinweise auf zugrundeliegende positive Sexualmechanismen finden.

Eine positive zygotrope Anlockungsreaktion zwischen einem Oidium und der Trichogyne wurde von Bistis (1956, 1957) und Bistis & Raper (1963) für *Ascobolus stercorarius* beobachtet. Zu dem gleichen Ergebnis führten Untersuchungen über die Wechselwirkung zwischen Trichogynen und Mikrokonidien bei *Bombardia lunata* (Zickler 1937 b, 1952). Eigene Untersuchungen an *Podospora anserina* (Esser & Prillinger 1972; Prillinger 1973, 1976) haben gezeigt, daß die jeweils auf dem gleichen Mycel ausbleibende Sexualreaktion zwischen Spermatien und Trichogyne sich auch ohne Zuhilfenahme von homogenischer Inkompatibilität einfach erklären läßt (vgl. Brefeld 1908). Bei der coprophilen Art *Podospora anserina* erfüllen die nicht keimfähigen Spermatien zumindest in Kultur ausschließlich die Funktion von männlichen Ga-

meten. Führt man die Spermatien auf Mikrokonidien mit ursprünglicher Verbreitungs- und abgeleiteter Sexualfunktion (Anpassung an Dungfliegen, welche die Mikrokonidien verbreiten) zurück, steht auch einer positiven Interpretation des Sexualverhaltens nichts im Wege (vgl. auch *Neurospora crassa* u. Savile 1955). Verschiedene in Kultur isolierte Mutanten mit einer im Vergleich zum Wildstamm signifikant höheren Keimfähigkeit ihrer Spermatien erhärten diese Annahme. Nach dieser Auffassung unterscheiden sich die phylogenetisch höher entwickelten, überwiegend anisogamen Ascomyceten von den meist isogamen Zygomyceten in ihrem Sexualverhalten nur durch eine weitere morphologische Differenzierung des Mycels mit der Ausbildung von Geschlechtsorganen oder diesen weitgehend homologen Strukturen und einer höher entwickelten Fähigkeit zur Anastomosenbildung.

b) Basidiomycetes:

Bei Basidiomyceten waren Bauch (1925) an *Ustilago bromivora* und Dickinson an *U. levis* und *U. hordei* (1927) die ersten, die ein Vorliegen einer positiven Sexualreaktion wahrscheinlich machten. Zumindest für Heterobasidiomyceten, welche u. a. durch einen dimorphen Entwicklungszyklus mit einem haploiden Hefestadium und einem dikaryotischen Hyphenstadium charakterisiert sind, konnte diese Auffassung heute bis hin zu molekularen Kenntnissen verifiziert werden (vgl. Oberwinkler 1978, 1982). Die bisher eingehendsten Untersuchungen liegen für die zwei unifaktoriellen Arten *Ustilago violacea* (Clements & al. 1969; Cummins & Day 1973, 1974; Day & Cummins 1973, 1974; Day & Day 1974; Day & Poon 1975 a, b; Poon & al. 1974) und *Rhodosporidium toruloides* (Abe & al. 1977, 1978; Tsuchiya & al. 1978, a, b) vor. In beiden Fällen ist die Konjugationsreaktion der bereits für die Ascomyceten-Hefen beschriebenen sehr ähnlich. Bei *U. violacea* wird die Beteiligung von Fimbrien (vgl. Prokaryonten) zu Beginn der Kopulation, welche nach Buller (1933 a) eine einfache Zapfen-zu-Zapfen-Anastomose darstellt, wahrscheinlich gemacht. Mit synchronen Sporidienkulturen können Poon & al. (1974) zeigen, daß Zellen mit dem Kreuzungsfaktor a_1 nur während der G_1-Phase des Zellzyklus aktiv sind, hingegen bleiben Sporidien mit dem Kreuzungsfaktor a_2 über den gesamten Zellzyklus kopulationsfähig. Eine gute zusammenfassende Diskussion der an *U. violacea* gewonnenen Daten findet sich bei Burnett (1976).

Bei *Rhodosporidium toruloides* wird das Erogen Rhodotorucin A konstitutiv von haploiden A-Zellen in das Kulturmedium ausgeschieden. Es läßt sich dort aufgrund seiner biologischen Wirkung auf a-Zellen gut nachweisen. An a-Zellen wurden vier Reaktionen beobachtet:

(1) Hemmung der Sprossung;
(2) Hemmung der Kernteilung;
(3) Bildung eines Kopulationsschlauches;
(4) Anregung zur Bildung von Rhodotorucin a.

Diese einzelnen Schritte ließen sich auch genetisch durch Defektmutanten belegen. Die chemische Struktur von Rhodotorucin A wurde als Farnesyl-Peptid aufgeklärt.

Ein in seiner biologischen Funktion und chemischen Struktur dem Rhodotorucin A sehr ähnliches Sexualhormon ließ sich ebenfalls für die bifaktorielle Art *Tremella mesenterica* ermitteln (Bandoni 1963, 1965; Tsuchiya & al. 1978 a).

Die auch von Burnett (1976) verwendeten und in ihrem Sinn auf Kniep (1929) zurückgehenden Begriffe unifaktoriell und bifaktoriell anstelle von bipo-

lar und tetrapolar wurden bevorzugt, weil unter dem Begriff tetrapolare Sexualität von Nichtmykologen vielfach eine Beteiligung von vier Sexualpartnern am Kopulationsvorgang verstanden wird. Das Auftreten von zwei genetisch ungekoppelten Kreuzungsfaktoren bringt zwar in einem dihybriden Erbgang vier sexuell verschieden reagierende Nachkommen hervor, weicht aber sonst von der normalen Zweigeschlechtigkeit im Hinblick auf die Paarungsreaktion nicht ab. Die biologische Bedeutung der bifaktoriellen Sexualität scheint überwiegend in einer stärkeren Förderung der Fremdzucht begründet (vgl. 4. Ökologie). Weitere Hinweise auf ein Vorliegen positiver Sexualmechanismen bei Heterobasidiomyceten liegen noch für verschiedene *Ustilago*-Arten (Fischer & Holton 1957) sowie für die bifaktorielle Art *Fibulobasidium inconspicuum* (Reid 1979) vor. In beiden Fällen wurde eine vom komplementären Kreuzungstyp abhängige Ausbildung von Kopulationsschläuchen beobachtet.

Interessant ist, daß bei *Tremella mesenterica* die Bildung des Sexualhormons bis hin zur Bildung von Kopulationsschläuchen und Plasmogamie ausschließlich und in gleicher Weise wie bei *Rhodosporidium* einem einfachen Allelenpaar (A/a) unterliegt. Für die Schnallenbildung hingegen ist ein zweiter Faktor verantwortlich. Für diesen wird homolog zu den phylogenetisch abgeleiteteren Holobasidiomyceten das Vorkommen von multipler Allelie nachgewiesen. Diese damit im Sexualverhalten innerhalb der *Tremellales* offenkundig werdende Übergangssituation zwischen Phragmo- und Holobasidiomyceten läßt sich auch gut durch vergleichende anatomisch-morphologische Untersuchungen im Basidienaufbau stützen. Innerhalb dieser Ordnung finden sich sowohl Arten, welche alle Übergänge von quer bis längs geteilten Basidien repräsentieren als auch solche, welche zu ungeteilten Holobasidien überleiten (Brefeld 1888; Möller 1895; Oberwinkler 1972, 1977 und pers. Mitt.). Da bei Holobasidiomyceten im Verlauf der Ontogenese keine Hefestadien (kokkale Organisationsstufe) mehr ausgebildet werden (Oberwinkler 1978 u. pers. Mitt.), stellt sich unter Zugrundelegung positiver Sexualmechanismen die bisher unbeantwortet gebliebene Frage, ob auf der rein trichalen Organisationsstufe, welche durch eine Höherentwicklung zu meist unbegrenzter vegetativer Anastomosenbildung (Olive 1963; Prillinger & Agerer unveröffentlicht) gekennzeichnet ist (vgl. auch Buller 1933 a), damit im gleichen Sinn eine Verlagerung der sexuellen Erkennung in den cytoplasmatischen Bereich (vgl. Kemp 1975, 1976, 1977) stattgefunden hat, oder ob es bisher nur nicht gelungen ist, sexuelle Interaktionen auf der für Heterobasidiomyceten bereits dargelegten physiologisch-hormonellen Basis nachzuweisen. Alle bisher vorwiegend auf Papazian und Raper mit Mitarbeitern (zusammenfassende Darstellung bei Raper 1966; Raper & Flexer 1970) den beiden Kreuzungsfaktoren von *Schizophyllum commune* zugeordneten Funktionen beziehen sich auf rein intrazelluläre Vorgänge.

Vom A-Faktor wird danach die Paarung der beiden Kerne, die Ausbildung einer Schnallenzelle, die konjugierte Kernteilung und die Septierung der Schnallenzelle, vom B-Faktor hingegen die Wanderung der beiden kompatiblen Kerne kontrolliert. Ein Zusammenwirken beider Faktoren soll für die Fusion der Schnallenzelle mit der subterminalen Zelle verantwortlich sein.
Die bei *Schizophyllum commune* den Kreuzungsfaktoren zugeordneten Funktionen wurden bei *Agrocybe aegerita* von Meinhardt & al. 1980 in Frage gestellt. Die Autoren finden, daß zumindest bei *A. aegerita* keinem der beiden Faktoren eine spezifische Funktion im Verlauf der Schnallenbildung (siehe oben und Raper 1966) zukommt. Nach Meinhardt & al. (l. c.) sollen beide Faktoren hier eine äquivalente Funktion besitzen.

Legt man den in diesem Abschnitt diskutierten Kreuzungsfaktoren bei Zygo-, Asco- und Basidiomyceten die Funktion von positiven Kontrollelementen der sexuellen Fortpflanzung zugrunde, lassen sich folgende evolutive Höherentwicklungen zusammenfassend erkennen:

1. extrazelluläre Funktion ➔ intrazelluläre Funktion

2. genetisch einfach → genetisch komplex
3. unifaktoriell → bifaktoriell (vgl. auch 4. Ökologie)

2) VERGLEICHENDE BETRACHTUNG DER POSTREDUKTIONSFREQUENZ DER KREUZUNGSFAKTOREN INNERHALB EINER NATÜRLICHEN VERWANDTSCHAFT:

Für eine vergleichende Betrachtung der Postreduktionsfrequenz innerhalb einer natürlichen Verwandtschaft bietet sich zum gegenwärtigen Zeitpunkt allein die Ascomyceten-Familie der *Sordariaceae* an, da nur in dieser Familie umfangreiche genetische Daten vorliegen (Tab. 1). Vergleicht man innerhalb der Familie der *Sordariaceae* die Postreduktionsfrequenz der Kreuzungstyploci als ein relatives Maß für den jeweiligen Gen-Centromer-(Spindelfaseransatzstelle) Abstand auf dem entsprechenden Chromosom, so lassen sich für die einzelnen Arten häufig signifikante Unterschiede feststellen. Dieser Befund ist mit einer polyphyletischen Herkunft der Heterothallie am einfachsten zu erklären. Er findet in den bisher innerhalb der Gattung *Neurospora* bekannt gewordenen genetischen Funktionen der Kreuzungstypfaktoren eine weitere Stützung. Es bedarf dazu aber einer kurzen Erklärung des Artkonzeptes innerhalb der Gattung *Neurospora*. Neben 5 homothallischen Arten (Frederick & al. 1969), welche alle Einzelaufsammlungen darstellen und einer weiteren Bestätigung bedürfen (vgl. Grindle 1963 a, b; Agerer & al. 1980), sind in der Gattung *Neurospora* 3 heterothallische (*N. crassa, N. intermedia* u. *N. sitophila*) und eine amphithallische (*N. tetrasperma*) Art bekannt. Untersuchungen an den letztgenannten Arten aus weltweit gestreuten Aufsammlungen haben gezeigt, daß weder eine vollständige Trennung aufgrund morphologischer Daten (Ascosporengröße) noch eine scharfe genetische Isolation für die 4 Arten vorliegt (Dodge 1928; Perkins & al. 1976). Die Gattung ist offensichtlich noch in starker Evolution begriffen und die gegenwärtig sehr eng gefaßte Artabgrenzung, welche eindeutige Aussagen nur nach Testkreuzungen mit ausgewählten Standardstämmen möglich macht, ist problematisch. Trotz dieser sehr nahen phylogenetischen Verwandtschaft der einzelnen Arten lassen sich neben den bereits dargelegten formalgenetischen Charakteristika auch deutliche Unterschiede in der Form der Wechselwirkungen von Kreuzungsfaktoren mit dem restlichen Genom der Hyphenkompartimente feststellen. Für die Kreuzungsfaktoren läßt sich eine unterschiedliche Heterokaryenverträglichkeit nachweisen. Während die Kreuzungsfaktoren von *Neurospora crassa* in der heteroallelen Kombination (A/a) nicht oder nur mit starken Wuchsstörungen in einem gemeinsamen vegetativen Cytoplasma koexistieren, ist diese Heterokaryenunverträglichkeit bei *N. sitophila* und *N. tetrasperma* nicht gegeben (vgl. Mishra 1971; Perkins 1972, 1975, 1977). Metzenberg & al. (1973) gelingt es bei *N. tetrasperma* und Perkins (1977) bei *N. sitophila* die Kreuzungsfaktoren der jeweiligen Art in *N. crassa* einzukreuzen. Sowohl für die Kreuzungsfaktoren von *N. tetrasperma* als auch für *N. sitophila* läßt sich im Plasmon von *N. crassa* die bereits für diese Art bekannte Heterokaryenunverträglichkeit demonstrieren. Dies ist ein Ergebnis, welches auf eine ursprünglich identische Funktion der Kreuzungsfaktoren innerhalb der Gattung *Neurospora* hinweist, andererseits aber genetisch verschiedene Isolationsmechanismen (vgl. I 3 Inkompatibilitätsgene) bei den einzelnen Arten offenkundig werden läßt. Die Möglichkeit, daß bei *N. crassa* die Heterokaryenunverträglichkeit der Kreuzungsfaktoren durch zusätzliche, von diesen unabhängigen Genen bedingt wird, konnten Perkins (1972) durch spezifische Genduplikationen und Newmeyer & al. (1973) durch sehr umfangreiche Rekombinationsanalysen mit über 235 000 getesteten Einspormycelien weitestgehend ausschließen.

Unter den höheren Ascomyceten stellt *Neurospora crassa* somit die bisher genetisch am umfangreichsten charakterisierte heterothallische Art dar. Ihr Heterothalliemechanismus stößt bei der in der vorliegenden Arbeit angestrebten positiven Interpretation der Sexualfaktoren auf keine weiteren Schwierigkeiten. Hingegen werden nach der von Esser (1971) angestrebten Interpretation deutliche Probleme offenkundig. Gemäß der von Esser bei höheren Pilzen verfolgten Deutung der Sexualität durch Inkompatibilität stellen die Kreuzungsfaktoren von *N. crassa* „per definitionem" homogenische Inkompatibilitätsfaktoren dar, da sie nur eine Befruchtung zwischen heterothallischen Mycelien erlauben. Aufgrund ihrer cytoplasmatischen Heterokaryenunverträglichkeit müssen sie aber zumindest aufgrund ihrer Funktion teilweise als heterogenische Inkompatibilitätsfaktoren angesprochen werden.

3) ABGELEITETE HOMOTHALLIEMECHANISMEN:

Das natürliche Vorkommen von homothallischen Sippen, welche sich ganz offensichtlich aus heterothallischen Sippen entwickelt haben, und die Verschiedenheit der der Homothallie zugrunde liegenden genetischen Mechanismen sollen als ein weiterer Hinweis für eine polyphyletische Herkunft der Heterothallie im folgenden vergleichend diskutiert werden.

Das Vorliegen von haploider Apomixis bei Basidiomyceten wurde bereits bei Prillinger 1982 als ein sehr einfacher Homothalliemechanismus ausführlich dargestellt. Haploide Apomixis wurde danach als ein Atavismus interpretiert, welcher auf ein phylogenetisch ursprüngliches rein mitotisches Homothalliestadium hinweist. Bei der Entstehung haploid apomiktischer Sippen und Arten in der Natur dürften überwiegend genetische, aber auch geographische und ökologische Isolationsmechansimen eine bisher noch wenig untersuchte Rolle spielen (vgl. I 3 Inkompatibilitätsgene, Kemp 1975, 1977 u. Prillinger 1982). Bei den wenigen genetisch genauer analysierten haploiden Rassen fällt auf, daß nach erfolgter Isolation ein vollständiger Verlust der sexuellen Eigenschaften im Verlauf der weiteren Mikroevolution auftritt. Dies schließt bei den haploid apomiktischen Rostpilzen *Endophyllum euphorbiae-sylvaticae* var. *uninucleatum* und *Gymnoconia nitens* auch die Bildung von Pyknidien mit ein (vgl. Prillinger 1982).

Diese Befunde lassen sich durch Zugrundelegung positiver Sexualmechanismen leicht, durch homogenische Inkompatibilität hingegen nur unbefriedigend erklären.

Eine phylogenetisch stärker abgeleitete Form der haploiden Apomixis stellt die haploide Fruchtkörperentwicklung mit Karyogamie in den jungen Basidien dar (vgl. Prillinger 1982). Sie wurde von uns als „Rückerinnerung" an einen bei Hefen bekannten und dort vermutlich ursprünglichen und sehr einfachen Homothalliemechanismus, der somatogamen Autogamie, interpretiert (vgl. van der Walt & al. 1977).

Einen die Inzucht fördernden, aber die Fremdzucht nicht ausschließenden Weg zur Homothallie stellt die Amphithallie dar. Da die Begriffe primäre und sekundäre Homothallie keine phylogenetische Aussage beinhalten, wurde auf sie in der vorliegenden Arbeit verzichtet und im Zusammenhang mit Amphithallie anstatt sekundärer Homothallie der Begriff miktohaplontische Homothallie verwendet. Die größere biologische Bedeutung dieses Phänomens bei höheren Pilzen wird durch ein deutliches Überwiegen von zweisporig amphithallischen Rassen gegenüber zweisporig apomiktischen Rassen in der Natur dokumentiert (vgl. Kühner 1977, Prillinger 1982). Daß es

sich bei der miktohaplontischen Homothallie vermutlich um einen sehr einfachen abgeleiteten Homothalliemechanismus handelt, welcher die genetischen Vorteile des Hetero- oder Dikaryons miteinschließt, wird aus Selektionsexperimenten von P a t e m a n (1959) offenkundig. Es gelang bei dem Ascomyceten *Neurospora crassa* allein durch gezielte Selektion und Inzucht der – in jeder Nachkommenschaft in geringem Maße vorhandenen – größeren Ascosporen eine ursprünglich achtsporige Rasse nach 8 Generationen in eine viersporige Rasse zu überführen.

Die wohl eindeutigsten Hinweise zugunsten positiver Sexualmechanismen und einer polyphyletischen Herkunft der Heterothallie kommen aus Arbeiten über die molekulargenetischen Grundlagen der Homothallie bei den Ascomyceten-Hefen *Schizosaccharomyces pombe* (E g e l 1976 a, b; 1977 a, b, c; E g e l & al. 1980) und *Saccharomyces cerevisiae* (H i c k s & al. 1977, 1979). Bei beiden Arten treten sowohl heterothallische als auch homothallische Rassen auf. Eine bei homothallischen Rassen durch Mutationsversuche wahrscheinlich gemachte aufwendigere Genausstattung und Regulation spricht bei beiden Hefen deutlich zugunsten einer abgeleiteten Homothallie. Für homothallische Sippen beider Arten ist eine genetische Instabilität (s e l e k t i v e R e k o m b i n a t i o n) des bzw. der Kreuzungstyploci charakteristisch. Die genetische Struktur der Kreuzungstyploci und der für die Homothallie verantwortliche Mechanismus ist für beide Arten verschieden. Da der der Homothallie zugrunde liegende genetische Mechanismus bei der haplo-diplontischen Ascomyceten-Hefe *S. cerevisiae* bisher am eindrucksvollsten molekulargenetisch abgesichert werden konnte und als „Kassetten-Modell" Anerkennung gefunden hat, sei im folgenden nur dieser näher ausgeführt. Eine detaillierte Diskussion für die haplontische Hefe *Schizosaccharomyces pombe* findet sich bei E g e l & al. (1980).

Bei homothallischen Stämmen von *Saccharomyces cerevisiae* wurden neben dem physiologisch durch sein Genprodukt aktiven Kreuzungstyplocus noch zwei „stille Kopien" (Kassetten eines Tonbandgerätes vergleichbar) der beiden Kreuzungstypstrukturgene und ein zusätzliches Homothalliegen (vgl. I 2 Homothalliegene) durch Mutanten nachgewiesen. Unter dem Einfluß dieses Gens kann wahlweise das am Kreuzungstyplocus aktive a- oder α-Gen durch sein Gegenstück ersetzt werden. Als Quelle für die dabei benötigten Ersatzstücke dienen die beiden „stillen" Kopien, ohne daß diese dabei selbst verändert werden. Die Umschaltvorgänge erfolgen bei dieser haplo-diplontischen Hefe immer innerhalb der ersten 5 mitotischen Zellteilungen und führen zu einer Autodiploidisierung der haploiden Kolonien.

Die bei *Schizosaccharomyces pombe* und *Saccharomyces cerevisiae* bekannt gewordenen komplexen Mechanismen zur spezifischen Regulation des Kreuzungsverhaltens stellen sehr interessante genetische Grundlagen für ein Verständnis der p h ä n o t y p i s c h e n G e s c h l e c h t s b e s t i m m u n g sowohl in der Haplo- als auch Diplophase von zahlreichen höheren Organismen dar. Es darf vermutet werden, daß gleiche oder ähnliche genetische Regulationsmechanismen bei einer Vielzahl höherer Ascomyceten sowie Phragmo- und Holobasidiomyceten, bei welchen sich die homothallischen Mycelien auf einen ursprünglichen Kern zurückführen lassen, vorliegen. Als Beispiel seien stellvertretend die großen mikrozyklischen Rostpilzgruppen (*Mikro-Puccinia, Uromyces;* vgl. J a c k s o n 1931, 1935) und die Holobasidiomyceten *Corticium niveo-cremeum* (B o i d i n 1958) und *Coprinus sterquilinus* (M o u n c e 1921; H a r d e r 1926) genannt. Die oft großen zeitlichen Unterschiede im Einsetzen der Dikaryophase im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung bei vielen dieser Arten (vgl. B r u n s w i k 1924; N e w t o n 1926) sprechen sehr deutlich für den phylogenetisch abgeleiteten Charakter dieser vermutlich noch heterogenen Homothalliemechanismen (vgl. B i g g s 1938; B o i d i n 1971). Bei den Rostpilzen wird diese Interpretation auch durch ökologische Befunde unterstützt. Mikro-

zyklische homothallische Formen lassen sich als Besiedler von „extremen Biotopen" (z. B. alpine Formen) fast immer auf heterothallische und makrozyklische Sippen zurückführen.

Abschließend sei ein bisher nur bei *Ustilago maydis* genau analysierter Homothalliemechanismus, die Solopathogenität, kurz erwähnt (Eddins 1929; Christensen 1929, 1931; Holton 1932; Chilton 1938, 1940, 1943; Holliday 1961). Mycelien solopathogener Rassen gehen auf einkernige Basidiosporen ohne Konjugationsreaktion zurück. Bei *U. maydis* sind diese Mycelien diploid. Dieses Kernverhalten liegt in einem Letalfaktor, welcher zu einem Unterbleiben der Reduktionsteilung führt, begründet. Ein gleicher Mechanismus wird bei verschiedenen zur Selbstsporulation befähigten Basidiomyceten-Hefen diskutiert (vgl. Prillinger 1982 u. Kreuzungsfaktor bei Myxomyceten I 1).

Bei keinem der bis heute näher bekannt gewordenen abgeleiteten Homothalliemechanismen ist hingegen eine selektive Ausschaltung eines die Heterothallie bedingenden Inkompatibilitäts-Faktors und damit eine Bestätigung der Paragschen Experimente (Parag 1960) in der Natur nachgewiesen worden. Die in diesem Abschnitt diskutierten abgeleiteten Homothalliemechanismen sowie die bei Prillinger 1982 aufgeführten weiteren Beispiele sind in Abb. 1 zusammengefaßt.

4) ÖKOLOGIE:

Der polyphyletische Weg zur Heterothallie geht in den wenigen bisher bei Hefen eingehend untersuchten Fällen immer mit einer diskontinuierlichen Vergrößerung verschiedener physiologischer Stoffwechselleistungen (z. B. Fermentation von Zuckern, größere Unabhängigkeit von Vitaminen) einher. Dies konnte deutlich von Wickerham & Burton (1962) innerhalb der Gattung *Hansenula* festgestellt werden. Noch beeindruckender sind die Befunde für die beiden Arten *Saccharomycopsis vini* und *S. crataegensis* (Kurtzmann & Wickerham 1973). Die beiden Arten sind sowohl morphologisch (Ultrastruktur der Ascosporen) als auch physiologisch (Assimilation und Fermentation) weitgehend ähnlich. *S. vini* ist homothallisch, *S. crataegensis* heterothallisch. Durch Hinzunahme neuer im Verlauf der gängigen Hefecharakterisierung nicht verwendeter Kohlenstoffquellen ließ sich auch für *S. crataegensis* ein breiteres Substratspektrum feststellen. Inwieweit Heterokaryosephänomene auf der kokkalen – kapsalen (vgl. Kahmhautbildung) Hefeorganisationsstufe für eine Höherentwicklung von Sexualmechanismen eine Rolle spielen, ist weitgehend unbekannt. Daß Heterokaryose aber auch auf der Einzellerebene realisiert ist, wurde von van der Walt & al. (1977) an der haploiden und homothallischen Art *Torulaspora hansenii* gezeigt.

Sehr interessante ökologische Daten konnte Nobles (1958) an einer Vielzahl holzabbauender saprophytischer Holobasidiomyceten ermitteln. Sie findet in einer vergleichenden Gegenüberstellung von 252 Braun- und Weißfäulepilzen eine auffallende Korrelation zwischen der Fähigkeit zum Abbau von Lignin und dem Auftreten eines bifaktoriellen Fortpflanzungssystemes. Nach ihren Untersuchungen sind Braunfäulepilze durch das Fehlen von extrazellulären Phenoloxidasen, dem alleinigen Abbau von Zellulose und durch ein unifaktorielles Sexualverhalten charakterisiert. Weißfäulepilzen sind hingegen das Auftreten extrazellulärer Phenoloxidasen, der Abbau von Lignin und Zellulose sowie ein bifaktorielles Fortpflanzungssystem gemeinsam. Sie kommt zu dem Schluß, daß es sich bei den erstgenannten um phylogenetisch ursprüngliche, hingegen bei den zuletzt aufgeführten um abgeleitete Merkmale handelt. Dieser Befund von Nobles findet mit dem im Vergleich zu Zellulose späten Auftreten

von Lignin im Verlauf der Evolution der höheren Pflanzen (*Pteridophyta* und *Spermatophyta*) eine weitere Stütze.

Inwieweit das Vorkommen von unifaktorieller und bifaktorieller Sexualität bei verschiedenen Arten aus systematisch nur wenig verwandten Gattungen ebenfalls auf eine polyphyletische Herkunft der Heterothallie hinweist, läßt sich heute noch nicht beantworten (vgl. *Coprinus* (Sekt. *Setulosi*): Brunswik 1924, Lange 1952; *Peniophora:* Biggs 1938, Nobles 1935, Vandendries 1937 a; *Trametes (Polystictus):* Bose 1934, Kniep 1919, Vandendries & Brodie 1933; *Psathyrella:* Quintanilha & al. 1941, Quintanilha 1941, 1944). In einigen Fällen sind auch unifaktorielle und bifaktorielle Formen innerhalb der gleichen Art bekannt (*Psilocybe coprophila:* Brodie 1935, Gilmore 1926, Vandendries 1937 a, b; *Sistotrema brinkmannii:* Biggs 1937, Lemke 1969, Ullrich 1973). Das Auftreten von unifaktorieller und bifaktorieller Heterothallie in nahe verwandten Arten dürfte für Kühner (1977) ein Grund gewesen sein, die bifaktorielle (tetrapolare) Heterothallie als phylogenetisch ursprünglich zu deuten. Aus genetischer Sicht teilen wir die Ansicht von Nobles (1958, vgl. Abb. 1). Wir haben unsere Auffassung zur Evolution der Sexualität bei Chitinpilzen in Abb. 1 zusammengefaßt. In diesem Schema ist in der linken unteren Hälfte durch mehrere Pfeile die Evolution zur Mitose (membrangebundene Chromosomenverdoppelung und Trennung → freie Chromosomenverdoppelung und Trennung) und von der Mitose zur Meiose dargestellt. Der stärkere schwarze Pfeil legt den für höhere Eukaryonten so bedeutungsvollen Weg zur synaptischen Meiose dar. Für phylogenetisch ursprüngliche Chitinpilze ist zumindest ein weiterer Weg der genetischen Rekombination (Reparatur-Typ-Synthese) bekannt. Die Höherentwicklung in Form der Anastomosenbildung, welche bei homothallischen Pilzen eine effektivere Zusammenführung genetisch verschiedener Kerne gewährleistet, ist zusätzlich in das Schema mit aufgenommen. Die erste Stufe in der Evolution der Sexualität, die Heterokaryose mit Karyogamie und Meiose, läßt sich nur als evolutives Übergangsfeld mit fließenden Grenzen zwischen Homo- und Heterothallie gedanklich fassen. Die Tatsache, daß Heterokaryose sowohl im Bereich der Homothallie wie auch der Heterothallie vorkommt, ist durch die seitliche Verschiebung und Teilüberdeckung des Heterokaryose-Feldes durch das Homothallie- bzw. Heterothallie-Feld ausgedrückt. Charakteristikum dieser ersten Stufe ist das Fehlen von genetisch fixierten Sexualpartnern (Kreuzungsfaktoren). Die Karyogamie kann sowohl zwischen genetisch verschiedenen Kernen des gleichen Individuums (z. B. siphonales Polykaryon) als auch nach Austausch von Kernen zwischen verschiedenen homothallischen Individuen stattfinden. Die zweite Stufe, die Heterothallie, ist durch genetisch fixierte Sexualpartner definiert. Wird das Kreuzungsverhalten dabei durch ein Allelenpaar kontrolliert, wird dies mit unifaktoriell bezeichnet, sind hingegen zwei voneinander genetisch unabhängige Allelenpaare verantwortlich, wird dafür der Ausdruck bifaktoriell gewählt. Die gegenwärtig bekannten Daten lassen eine polyphyletische Höherentwicklung von unifaktoriell → bifaktoriell vermuten. Die polyphyletische Evolution der Sexualität zur Heterokaryose und Heterothallie ist durch mehre dünne Linien innerhalb der beiden verschieden langen, breiten Pfeile kenntlich gemacht. Der hierauf folgende, ebenfalls polyphyletische Weg zu abgeleiteten Homothalliemechanismen wurde für jeden Mechanismenbereich jeweils durch mehrere Pfeile dargestellt. Haploide Apomixis, somatogame Autogamie und miktohaplontische Homothallie kommen bei Zygo-, Asco- und Basidiomyceten vor (vgl. Gäumann 1964, Burnett 1976). Ob zumindest bei Zy-

gomyceten haploide Apomixis und somatogame Autogamie als phylogenetisch ursprünglich aufgefaßt werden müssen, ist aufgrund der bisher vorliegenden Daten noch nicht zu entscheiden. Zwei molekulargenetisch verschiedene Homothalliemechanismen sind bei Hefen (*Saccharomyces cerevisiae* und *Schizosaccharomyces pombe*) weitgehend analysiert und als abgeleitet wahrscheinlich gemacht. Sehr lückenhafte Kenntnisse liegen hingegen für abgeleitete Homothalliemechanismen bei höheren Asco- und Basidiomyceten vor.

Für den geistigen Anstoß zu dieser Arbeit bin ich Herrn Prof. Dr. K. Esser (Bochum) und im besonderen Herrn Prof. Dr. U. Stahl dankbar. Für die Förderung und bereitwillige Unterstützung sowie für die Durchsicht des Manuskriptes bin ich Herrn Prof. Dr. H. P. Molitoris (Regensburg) zu Dank verpflichtet. Mit wertvollen Diskussionsbeiträgen standen mir die Herren Prof. Dr. A. Bresinsky (Regensburg), Prof. Dr. F. Schaller (Wien), Prof. Dr. J. Lengeler (Regensburg), Prof. Dr. U. Stahl (Bochum) und Dr. I. Nuß und Dr. K. Ober (Regensburg) zu Rate. Herr Prof. Dr. K. O. Stetter (Regensburg) und Herr Dr. I. Nuß waren mir bei der Beschaffung von wichtiger Literatur behilflich. Mit Herrn H. P. Zinth (Tübingen) konnte ich wichtige Experimente zur Fruchtkörperbildung von homothallischen Ascomyceten beobachten und diskutieren.

Für die Reinschrift des Manuskriptes bin ich Frau T. Böhm Dank schuldig. Eine kritische Durchsicht der englischen Zusammenfassung danke ich Herrn P. Welsen.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. F. Oberwinkler (Tübingen), der es mir durch einen einjährigen Aufenthalt in Tübingen ermöglichte, elektronenmikroskopische Untersuchungen an verschiedenen haploid apomiktischen und miktohaplontischen Sippen durchzuführen und der mir in vielen Diskussionen über die Phylogenese heterotropher Organismen und beim Überarbeiten des Manuskriptes zur Seite stand.

Tabelle 1. Vergleichende Zusammenstellung der Postreduktionsfrequenz der Kreuzungsfaktoren bei heterothallischen Arten aus der Familie der *Sordariaceae* (Werte für Inkubation bei Zimmertemperatur).

Art	Postreduktionsfrequenz des Kreuzungstyplocus %	Literatur
Bombardia lunata	59,4	Zickler (1937 a)
Neurospora crassa	13,0	Lindegren (1932); Barret & al. (1954)
Neurospora sitophila	37,6	Wülker (1935); Fincham (1951)
Neurospora tetrasperma	1,1	Howe (1963)
Podospora anserina	97,5	Rizet & Engelmann (1949)
Sordaria brevicollis	3,6	Chen (1965)

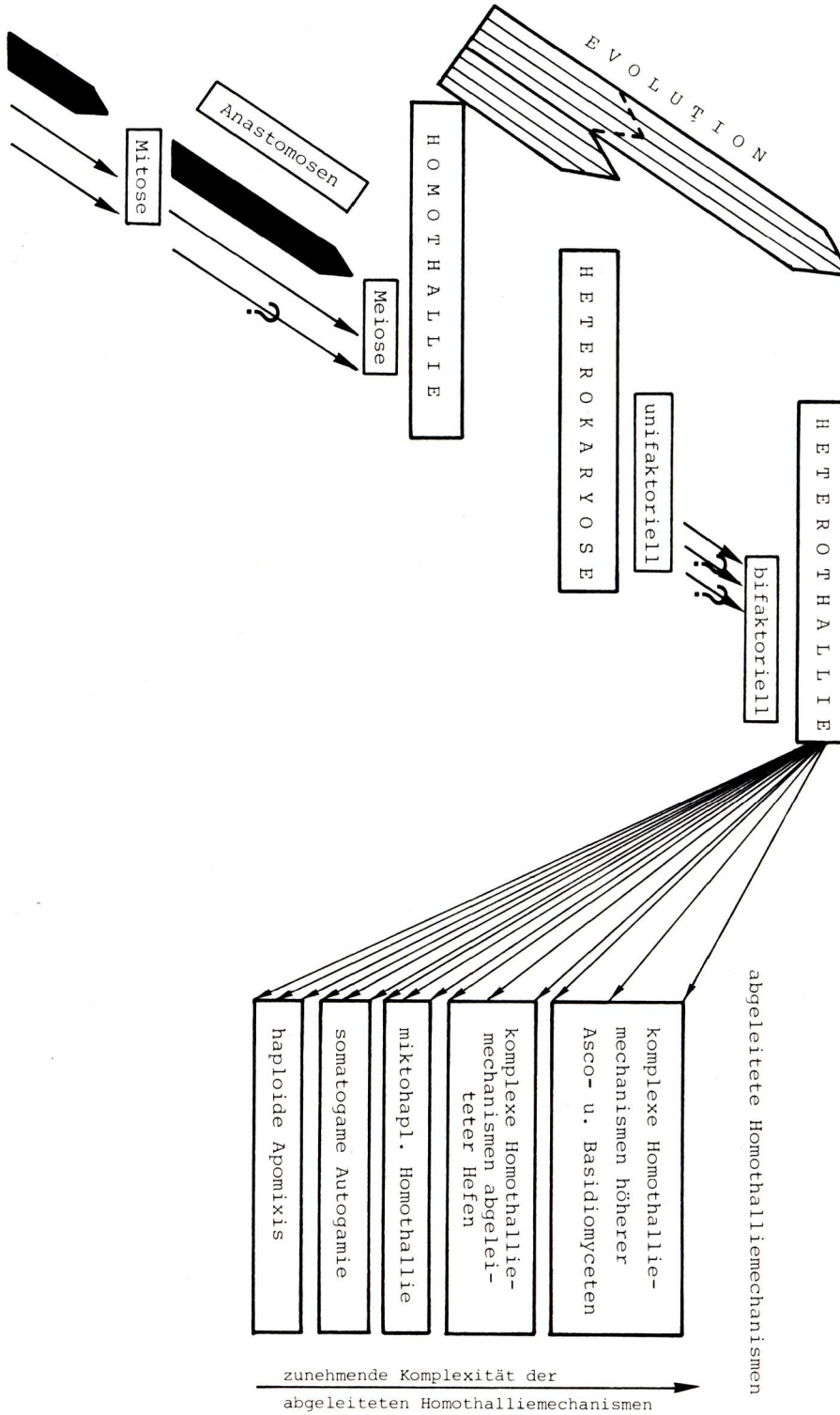

Abb. 1 Evolution der Sexualität bei Zygo-, Asco- und Basidiomyceten (vgl. Text u. Prillinger 1983).

Literatur

ABE, K., E. TSUCHIYA, I. KUSAKA, S. FUKUI, & A. KUSANAGI. (1977) – Nuclear behavior of *Rhodosporidium toruloides*, a heterobasidiomycetous yeast. J. Gen. Appl. Microbiol. 23: 175–181.

– , E. TSUCHIYA, S. FUKUI, N. KODAMA & A. KUSANAGI. (1978) – Method for isolation of mating-less mutants from *Rhodosporidium toruloides* M 1057, a strain of mating type a. J. Gen. Appl. Microbiol. 24: 287–290.

AGERER, R., H. PRILLINGER & H. NOLL. (1980) – Zur Klärung der Sippenstruktur der Gattung *Cyphellopsis*. I. Darstellung zweier Ausgangssippen. Z. Mykol. 46: 177–207.

ALDRICH, H. C. (1969) – The ultrastructure of mitosis in myxamoebae and plasmodia of *Physarum flavicomum*. Am. J. Bot. 56: 290–299.

AMMERMANN, D. (1965) – Cytologische und genetische Untersuchungen an dem Ciliaten *Stylonychia mytilus* Ehrenberg. Arch. Protistenkd. 108: 109–152.

ANAGNOSTAKIS, S. L. (1977) – Vegetative incompatibility in *Endothecia parasitica*. Exp. Mycol. 1: 306–316.

BANDONI, R. J. (1963) – Conjugation in *Tremella mesenterica*. Can. J. Bot. 41: 467–474.

– (1965) – Secondary control of conjugation in *Tremella mesenterica*. Can. J. Bot. 43: 627–630.

BARRET, R. W., D. NEWMEYER, D. D. PERKINS & L. GARNJOBST (1954) – Map construction in *Neurospora crassa*. Adv. Genet. 6: 1–93.

BARY, A., de (1884) – Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bacterien. Wilhelm Engelmann; Leipzig.

BAUCH, R. (1925) – Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und Sexualphysiologie der *Ustilago bromivora* und *Ustilago grandis*. Z. Bot. 17: 129–177.

BEISSON-SCHECROUN, J. (1962) – Incompatibilité cellulaire et interactions nucléocytoplasmatiques dans le phénomènes de „Barrage" chez le *Podospora anserina*. Ann. Genet. 4: 4–50.

BERNET, J. (1963 a) – Sur les modalités d'expression de génes pouvant conduire à une incompatibilité cytoplasmique chez le champignon *Podospora anserina*. C. R. Acad. Sci. (Paris) 256: 771–773.

– (1963 b) Action de la temperature sur les modifications de l'incompatibilité cytoplasmique et les modalités de la compatibilité sexuelle entre certaines souches de *Podospora anserina*. Ann. Sci. Nat. Bot. Paris, Ser. XII, 4: 205–233.

– (1967) – Les systémes d'incompatibilités chez le *Podospora anserina*. C. R. Acad. Sci. (Paris) 265: 1330–1333.

– & J. BÉGUERET (1968) – Sur les proprietés et la structure des facteurs d'incompatibilité chez *Podospora anserina*. C. R. Acad. Sci. Paris 266: 716–719.

BETZ, R. & W. DUNTZE (1979) – Purification and partial characterization of a-Factor, a mating hormone produced by mating-type-a cells from *Saccharomyces cerevisiae*. Eur. J. Biochem. 95: 469–475.

– , V. L. Mac KAY & W. DUNTZE (1977) – a-Factor from *Saccharomyces cerevisiae:* Partial characterization of a mating hormone produced by cells of mating type a. J. Bacteriol. 132: 462–472.

BICKNELL, J. N. & H. C. DOUGLAS (1970) – Nucleic acid homologies among species of *Saccharomyces*. J. Bacteriol. 101: 505–512.

BIGGS, R., (1937) – The species concepts in *Corticium coronilla*. Mycologia 29: 686–706.

– (1938) – Cultural studies in the *Thelephoraceae* and related fungi. Mycologia 30: 64–78.

BISTIS, G. N. (1956) – Sexuality in *Ascobolus stercorarius*. I. Morphology of the ascogonium; plasmogamy; evidence for a sexual hormonal mechanism. Am. J. Bot. 43: 389–394.

– (1957) – Sexuality in *Ascobolus stercorarius*. II. Preliminary experiments on various aspects of the sexual process. Am. J. Bot. 44: 436–443.

– & J. R. RAPER (1963) – Heterothallism and sexuality in *Ascobolus stercorarius*. Am. J. Bot. 50: 880–891.

BOIDIN, J. (1958) – Essai biotaxonomique sur les Hydnés résupinés et les corticiés étude spéciale du comportement nucléaire et des mycélium. Rev. Mycol. (Paris) Mem. 6: 1–387.

– (1971) – Nuclear behavior in the mycélium and evolution of the basidiomycetes. In R. H. PETERSEN (ed.): Evolution in the higher basidiomycetes, 129–148. University of Tennessee Press. Knoxville.

BOMFORD, R. (1966) – The syngens of *Paramecium bursaria:* New mating types and intersyngenic mating reactions. J. Protozool. 13: 497–501.

BOSE, S. R. (1934) – Sexuality of *Polyporus ostreiformis* Berk. and *Polystictus hirsutus*. Fr. Cellule 42: 249–266.

BREFELD, O. (1888) – Basidiomyceten II. Protobasidiomyceten. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie VII. Arthur Felix. Leipzig.
– (1908) – die Kultur der Pilze. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie XIV. Kommissions-Verlag H. Schöningh. Münster.
BRODIE, H. J. (1935) – The oidia of *Psilocybe coprophila* and the pairing reactions of monosporous mycelia. Can. J. Res. 12: 661–667.
BRUNSWIK, H. (1924) – Untersuchungen über die Geschlechts- und Kernverhältnisse bei der Hymenomycetengattung *Coprinus*. Bot. Abh. K. Goebels 5: 1–152.
BÜCKING-THROM, E., W. DUNTZE, L. H. HARTWELL & T. R. MANNEY (1973) – Reversible arrest of haploid yeast cells at the initiation of DNA synthesis by a diffusible sex factor. Exp. Cell. Res. 76: 99–110.
BULLER, A. H. R. (1933 a) – Hyphal fusions and protoplasmic streaming in the higher fungi. In A. H. R. BULLER (ed.): Researches on Fungi, 5: 1–74. Longmans, Green and Co., London.
BURGEFF, H. (1924) – Untersuchungen über Sexualität und Parasitismus bei Mucorineen. Bot. Abh. K. Goebels 4: 1–135.
– & M. PLEMPEL (1956) – Zur Kenntnis der Sexualstoffe bei Mucorineen. Naturwissenschaften 43: 473–474.
BURKE, D., L. MENDOCA-PREVIATO & C. E. BALLOU (1980) – Cell-cell recognition in yeast. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 77: 318–322.
BURNETT, J. H. (1976) – Fundamentals of mycology. 2nd edition. William Clowes & Sons. London, Beccles, Colchester.
CATEN, C. E. (1971) – Heterokaryon incompatibility in imperfect species of *Aspergillus*. Heredity 26: 299–312.
CAYLEY, D. M. (1923) – The phenomenon of mutual aversion between mono-spore mycelia of the same fungus *(Diaporthe perniciosa.* Marchal). With a discussion of sex-heterothallism in fungi. J. Genet. 13: 353–370.
– (1931) – The inheritance of the capacitiy for showing mutual aversion between monospore-mycelia of *Diaporthe perniciosa* (Marchal.). J. Genet. 24: 1–63.
CHAN, R. K. (1977) – Recovery of *Saccharomyces cerevisiae* mating-type-a cells from G 1 arrest by α-factor. J. Bacteriol. 130: 766–774.
CHEN, K. C. (1965) – The genetics of *Sordaria brevicollis*. I. Determination of seven linkage groups. Genetics 51: 509–517.
CHILTON, S. P. (1938) – The occurrence of lysis in certain crosses of *Ustilago zeae*. Phytopathology 28: 5.
– (1940) – Delayed reduction of the diploid nucleus in promycelia of *Ustilago zeae*. Phytopathology 30: 622–623.
– (1943) – A heritable abnormality in the germination of chlamydospores of *Ustilago zeae*. Phytopathology 33: 749–765.
CHRISTENSEN, J. J. (1929) – Mutation and hybridization in *Ustilago zeae*. Part II: Hybridization. Techn. Bull. Univ. Minn. Agr. Exp. Sta. 65: 89–116.
– (1931) – Studies on the genetics of *Ustilago zeae*. Phytopathol. Z. 4: 129–188.
CLARK, A. J. & G. J. WARREN (1979) – Conjugal Transmission of plasmids. Ann. Rev. Genet. 13: 99–125.
CLEMENTS, L. L., A. W. DAY & J. K. JONES (1969) – Effect of ultraviolet light on nuclear fusion in *Ustilago violacea*. Nature 223: 961–963.
COLLINS, O. R. (1963) – Multiple alleles at the incompatibility locus in the myxomycete *Didymium iridis*. Am. J. Bot. 50: 477–480.
– (1979) – Myxomycete biosystematics: some recent developments and future research opportunities. Bot. Rev. 45: 145–201.
– (1980) – Apomictic-heterothallic conversion in a myxomycete, *Didymium iridis*. Mycologia 72: 1109–1116.
– & H. LING (1964) – Further studies in multiple allelomorph heterothallism in the myxomycete *Didymium iridis*. Am. J. Bot. 51: 315–317.
CONDE, J. & G. R. FINK (1976) – A mutant of *Saccharomyces cerevisiae* defective for nuclear fusion. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 73: 3651–3655.
CRANDALL, M., R. EGEL & V. L. MacKAY (1977) – Physiology of mating in three yeasts. In A. H. ROSE, D. W. TEMPEST (eds.): Advances in Microbial Physiology. Academic Press. London, New York, San Francisco.
CUMMINS, J. E. & A. W. DAY (1973) – Cell cycle regulation of mating alleles in the smut fungus *Ustilago violacea*. Nature (Lond.) 245: 259–260.

– & – (1974) – Transcription and translation of the sex message in the smut fungus *Ustilago violacea*. II. The effect of inhibitors. J. Cell. Sci. 16: 49–62.
DAY, A. W. (1974) – Transcription and translation of the sex message in the smut fungus *Ustilago violacea*. I. The effect of ultraviolet light. J. Cell Sci. 14: 451–460.
– & J. E. CUMMINS (1973): – Temporal allelic interaction, a new kind of dominance. Nature (Lond.) 245: 260–261.
– & L. L. DAY (1974) – The control of karyogamy in somatic cells of *Ustilago violacea*. J. Cell Sci. 15: 619–632.
– & N. H. POON (1975 a) – Fungal fimbriae. I. Structure, origin, and synthesis. Can. J. Microbiol. 21: 537–546.
– & – (1975 b) – Fungal fimbriae. II. Their role in conjugation in *Ustilago violacea*. Can. J. Microbiol. 21: 547–557.
DEE, J. (1966) – Multiple alleles and other factors affecting plasmodium formation in the true slime mold *Physarum polycephalum* Schw. J. Protozool. 13: 610–616.
DICKINSON, S. (1927) – Experiments on the physiology and genetics of the smut fungi. Hyphal-Fusion. Proc. R. Soc. B. 101: 126–136.
DODGE, B. O. (1928) – Production of fertile hybrids in the Ascomycete *Neurospora*. J. Agric. Res. 36: 1–14.
DUNNY, G. M., B. L. BROWN & D. B. CLEWELL (1978) – Induced cell aggregation and mating in *Streptococcus faecalis:* Evidence for a bacterial sex pheromone. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 75: 3479–3483.
DUNTZE, W., V. Mac KAY & T. R. MENNEY (1970) – *Saccharomyces cerevisiae*. A diffusible sex factor. Science 168: 1472–1473.
DUSENBERY, R. L. (1975) – Characterization of the genome of *Phycomyces blakesleanus*. Biochim. Biophys. Acta 378: 363–377.
EDDINS, A. H. (1929) – Pathogenicity and cultural behavior of *Ustilago zeae* (Beckm.) Ung. from different localities. Phytopathology 19: 885–916.
EGEL, R. (1976 a) – The genetic instabilities of the mating type locus in fission yeast. Mol. Gen. Genet. 145: 281–286.
– (1976 b) – Rearrangements of the mating type locus in fission yeast. Mol. Gen. Genet. 148: 149–158.
– (1977 a) – „Flip-Flop" control and transposition of mating type genes in fission yeast. DNA Insertion Elements, Plasmids and Episomes. Cold Spring Harbor Laboratory 447–455.
– (1977 b) – Springende Gene: Schalter in der Genstruktur. Biologie in unserer Zeit 7: 148–155.
– (1977 c) – Frequency of mating type switching in homothallic fission yeast. Nature (Lond.) 266: 172–174.
– , J. KOHLI, P. THURIAUX & K. WOLF (1980) – Genetics of the fission yeast *Schizosaccharomyces pombe*. Ann. Rev. Genet. 14: 77–108.
ENDE, H. van den & D. STEGWEE (1971) – Physiology of sex in Mucorales. Bot. Rev. 37: 22–36.
ESSER, K. (1956) – Die Incompatibilitätsbeziehungen zwischen geographischen Rassen von *Podospora anserina* (Ces.) Rehm. I. Genetische Analyse der Semi-Incompatibilität. Z. Indukt. Abstammungs-Vererbungsl. 87: 595–624.
– (1959 a) – Die Incompatibilitätsbeziehungen zwischen geographischen Rassen von *Podospora anserina* (Ces.) Rehm. II. Die Wirkungsweise der Semi-Incompatibilitäts-Gene. Z. Indukt. Abstammungs-Vererbungsl. 90: 29–52.
– (1959 b) – Die Incompatibilitätsbeziehungen zwischen geographischen Rassen von *Podospora anserina* (Ces.) Rehm. III. Untersuchungen zur Genphysiologie der Barragebildung und Semi-Incompatibilität. Z. Indukt. Abstammungs-Vererbungsl. 90: 445–456.
– (1961) – Incompatibilität bei Pilzen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 74: 324–325.
– (1962) – Die Genetik der sexuellen Fortpflanzung bei Pilzen. Biol. Zentralbl. 81: 161–172.
– (1966) – Die Phenoloxidasen des Ascomyceten *Podospora anserina*. III. Quantitative und qualitative Enzymunterschiede nach Mutation an nicht gekoppelten Loci. Z. Vererbungsl. 97: 327–344.
– (1968) – Die Bedeutung der sexuellen Unverträglichkeit für die Entstehung neuer systematischer Einheiten. In BIOLOGISCHE GESELLSCHAFT DDR (ed.): Das Art- und Rassenproblem bei Pilzen. Int. Symp. Wernigerode 43–45. Gustav Fischer, Jena.
– (1971) – Breeding systems in fungi and their significance for genetic recombination. Mol. Gen. Genet. 110: 86–100.
– & R. BLAICH (1973) – Heterogenic incompatibility in plants and animals. Adv. Genet. 17: 107–152.

– & H. PRILLINGER (1972) – A new technique for using spermatia in the production of mutants in *Podospora*. Mutat. Res. 16: 417–419.
– & J. STRAUB (1958) – Genetische Untersuchungen an *Sordaria macrospora* Auersw. Kompensation und Induktion bei genbedingten Entwicklungsdefekten. Z. Vererbungsl. 89: 729–746.
FINCHAM, J. R. S. (1951) – A comparative study of the mating type chromosomes of two species of *Neurospora*. J. Genet. 50: 221–229.
FISCHER, G. W. & C. S. HOLTON (1957) – Biology and Control of the Smut Fungi. Ronald Press; New York.
FITZGERALD, P. H. (1963) – Genetic and epigenetic factors controlling female sterility in *Neurospora crassa*. Heredity 18: 47–62.
FRANKEL, C. & A. H. ELLINGBOE (1977) – Sexual incompatibility factors and somatic recombination in *Schizophyllum commune*. Genetics 85: 427–437.
FREDERICK, L. F., F. A. VECKER & C. R. BENJAMIN (1969) – A new species of *Neurospora* from the soil of West Pakistan. Mycologia 61: 1077–1084.
FRIIS, J. & H. ROMAN (1968) – The effect of the mating type alleles on intragenic recombination in yeast. Genetics 59: 33–36.
GÄUMANN, E. (1964) – Die Pilze. Birkhäuser Verlag; Basel und Stuttgart.
GERLACH, W. L. (1974) – Sporulation in mating type homozygotes of *Saccharomyces cerevisiae*. Heredity 32: 241–249.
GILMORE, K. A. (1926) – Culture studies of *Psilocybe coprophila*. Bot. Gaz. 81: 419–433.
GOODENOUGH, U. W. (1977) – Mating interactions in *Chlamydomonas*. In J. L. FREISSIG (ed.): Receptors and recognition Ser. B., Vol. 3. Microbial interactions, pp. 325–350. Chapman and Hall, London.
GREIS, H. (1941) – Mutations- und Isolationsversuche zur Beeinflussung des Geschlechts von *Sordaria fimicola* (Rob.) Z. Bot. 37: 1–116.
GRELL, K. G. (1968) – Protozoologie. 2. Aufl. Springer; Berlin, Heidelberg, New York.
– (1973) – Protozoology. Springer; Berlin, Heidelberg, New York.
GRINDLE, M. (1963 a) – Heterokaryon compatibility of unrelated strains in the *Aspergillus nidulans* group. Heredity 18: 191–204.
– (1963 b) – Heterokaryon compatibility of closely related wild isolates of *Aspergillus nidulans*. Heredity 18: 397–405.
HADORN, E. (1955) – Letalfaktoren in ihrer Bedeutung für Erbpathologie und Genphysiologie der Entwicklung. Thieme; Stuttgart.
HARASHIMA, S., Y. NOGI & Y. OSHIMA (1974) – The genetic system controlling homothallism in *Saccharomyces* yeasts. Genetics 77: 639–650.
HARDER, R. (1926) – Mikrochirurgische Untersuchungen über die geschlechtliche Tendenz der Paarkerne des homothallischen *Coprinus sterquilinus*. Planta 2: 446–453.
HARTWELL, L. H. (1973) – Synchronization of haploid yeast cell cycles. A prelude to conjugation. Exp. Cell Res. 76: 111–117.
HAWTHORNE, D. C. (1963) – A deletion in yeast and its bearing on the structure of the mating type locus. Genetics 48: 1727–1729.
HERRMANN, A. & H. ROMAN (1966) – Allele specific determinants of homothallism in *Saccharomyces lactis*. Genetics 53: 727–740.
HICKS, J. B., J. N. STRATHERN & I. HERSKOWITZ (1977) – The Cassette Model of mating type interconversion. DNA insertion Plasmids and Episomes. Cold Spring Harbor Laboratory
–, – & J. S. KLAR (1979) – Transposable mating type genes in *Saccharomyces cerevisiae*. Nature 282: 478–483.
HOLLIDAY, R. (1961) – Induced mitotic crossing-over in *Ustilago maydis*. Genet. Res. 2: 231–248.
HOLLOWAY, B. W. (1979) – Plasmids that mobilize bacterial chromosome. Plasmid 2: 1–19.
HOLT, C. E., A. HÜTTERMANN, H. H. HEUNERT & H. K. GALLE (1980) – Role of mating specificity genes in *Physarum polycephalum*. Eur. J. Cell Biol. 22: 316.
HOLTON, C. S. (1932) – Studies in the genetics and the cytology of *Ustilago avenae* and *U. laevis*. Minn. Agric. Exp. Stn. Tech. Bull. 87: 1–34.
HOWE, H. B. (1963) – Markers and centromere distance in *Neurospora tetrasperma*. Genetics 48: 121–131.
JACKSON, H. S. (1931) – Present evolutionary tendencies and the origin of life cycles in the *Uredinales*. Mem. Torr. Bot. Club 18: 1–108.
– (1935) – The nuclear cycle in *Herpobasidium filicinum* with a discussion of the significance of homothallism in the Basidiomycetes. Mycologia 27: 553–572.
JACOB, F. & E. L. WOLLMAN (1961) – Sexuality and genetics of bacteria. Academic Press; New York.

JINKS, J. L., C. E. CATEN, G. SIMCHEN & J. H. CROFT (1966) – Heterokaryon incompatibility and variation in wild populations of *Aspergillus nidulans*. Heredity 21: 227–239.
KEMP, R. F. O. (1975) – Breeding biology of *Coprinus*-spp. in the Section *Lanatuli*. Trans. Br. Mycol. Soc. 65: 375–388.
– (1976) – A new interpretation of unilateral nuclear migration in fungi with special reference to *Podospora anserina*. Trans. Br. Mycol. Soc. 66:1–5.
– (1977) – Oidial homing and the taxonomy and speciation of basidiomycetes with special reference to the genus *Coprinus*. In H. CLÉMENÇON (ed.): The species concept in *Hymenomycetes*, 259–276. Cramer; Vaduz.
KNIEP, H. (1919) – Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung (Untersuchung an Basidiomyceten). Verh. phys.-med. Ges. Würzburg 46: 1–18.
– (1922) – Über Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung. Verh. phys.-med. Ges. Würzburg 47: 1–29.
– (1929) – Vererbungserscheinungen bei Pilzen. Bibliogr. Genet. 5: 371–478.
– (1929/30) – Die „multipolare" Sexualität der Hymenomyceten und deren Deutung durch M. Hartmann. Z. Bot. 23: 510–536.
KOCHERT, G. (1978) – Sexual pheromones in algae and fungi. Annu. Rev. Plant Physiol. 29: 461–486.
KÜHNER, R. (1977) – Variation of nuclear behaviour in the Homobasidiomycetes. Trans. Br. mycol. Soc. 68: 1–16.
KURTZMAN, C. P. & L. J. WICKERHAM (1973) – *Saccharomycopsis crataegensis*, a new heterothallic yeast. Antonie van Leeuwenhoek J. Microbiol. Serol. 39: 81–87.
KWON, K. J. & K. B. Raper (1967) – Heterokaryon formation and genetic analysis of color mutants in *Aspergillus heterothallicus*. Am. J. Bot. 54: 49–60.
LABERÈRE, J. & J. BRENET (1977) – Protoplasmic incompatibility and cell lysis in *Podospora anserina*. I. Genetic investigations on mutations of a novel modifier gene that suppresses cell destruction. Genetics 87: 249–257.
LANGE, M. (1952) – Species concept in the genus *Coprinus*, a study of the significance of intersterility. Dansk. Bot. Ark. 14: 1–164.
LEMKE, P. A. (1969) – A reevaluation of homothallism, heterothallism and the species concept in *Sistotrema brinkmannii*. Mycologia 61: 57–76.
LENGELER, J. (1980) – Die biologischen Funktionen bakterieller Transportsysteme. Forum Mikrobiol. 3: 359–365.
LEVI, J. D. (1956) – Mating reactions in yeasts. Nature 177: 753–754.
LINDEGREN, C. C. (1932) – II. Segregation of the sex factors in asci of *N. crassa*, *N. sitophila*, and *N. tetrasperma*. Bull. Torrey. Bot. Club 59: 119–138.
– & G. LINDEGREN (1941 a) – X-ray and ultraviolet induced mutations in *Neurospora*. I. X-ray mutations. J. Hered. 32: 404–414.
– & – (1941 b) – X-ray and ultraviolet induced mutations in *Neurospora*. II. Ultraviolet mutations. J. Hered. 32: 435–440.
MACHLIS, L. (1972) – The coming of age of sex hormones in plants. Mycologia 64: 235–247.
MAHONY, M. & D. WILKIE (1962) – Nucleo-cytoplasmatic control of perithecial formation in *Aspergillus nidulans*. Proc. Roy. Soc. B 156: 524–532.
MARÁZ, A., M. KISS & L. FERENCZY (1978) – Protoplast fusion in *Saccharomyces cerevisiae* strains of identical and opposite mating types. FEMS Letters 3: 319–322.
MASUI, Y., N. CHINO, S. SAKAKIBARA, T. TANAKA, T. MURAKAMI & H. KITA (1977) – Synthesis of the mating factor of *Saccharomyces cerevisiae* and its truncated peptides: The structure-activity relationship. Biophys. Res. Comm. 78: 534–538.
MATHER, K. (1942) – Heterothally as an out-breeding mechanism in fungi. Nature (Lond.) 149: 54–56.
MEINHARDT, F., B. D. EPP & K. ESSER (1980) – Equivalence of the A und B mating type factors in the tetrapolar basidiomycete *Agrocybe aegerita*. Curr. Genetics 1: 199–202.
METZENBERG, R. L. & K. AHLGREN (1973) – Behaviour of *Neurospora tetrasperma* mating-type genes introgressed into *N. crassa*. Can. J. Genet. Cytol. 15: 571–576.
MISHRA, N. C. (1971) – Heterocaryosis in *Neurospora sitophila*. Genetics 67: 55–59.
MIYAKE, A. (1978) – Cell communication, cell union, and initation of meiosis in ciliate conjugation. In A. A. MOSCONA & A. MONROY (eds.): Current topics in developmental biology 12: 37–82. Academic Press; New York, San Francisco, London.
MÖLLER, A. (1895) – Protobasidiomyceten. In H. SCHRIMPER (ed.): Bot. Mitteil. a. d. Tropen 8: 1–179. Fischer; Jena.
MOUNCE, I. (1921) – Homothallism and the production of fruitbodies by monosporous mycelia in the genus *Corpinus*. Trans. Br. Mycol. Soc. 7: 198–217.

MURRAY, J. C. & A. M. SRB (1962) – The morphology and genetics of wild-type and seven morphological mutant strains of *Neurospora crassa*. Can. J. Bot. 40: 337–349.
MYLYK, O. M. (1975) – Heterokaryon incompatibility genes in *Neurospora crassa* detected using duplication-producing chromosome rearrangements. Genetics 80: 107–124.
– (1976) – Heteromorphism for heterokaryon incompatibility genes in natural populations of *Neurospora crassa*. Genetics 83: 275–284.
NETTANCOURT, D. de (1977) – Incompatibility in Angiosperms. In R. FRANKEL (ed.): Monographs on Theoretical and Applied Genetics, 3. Springer; Berlin, Heidelberg, New York.
NEWMEYER, D., H. B. HOWE & D. R. GALEAZZI (1973) – A search for complexity at the mating-type locus of *Neurospora crassa*. Can. J. Genet. Cytol. 15: 577–585.
NEWTON, D. E. (1926) – The bisexuality of individual strains of *Corpinus rostrupianus*. Ann. Bot. (Lond.) 40: 105–128.
NOBLES, M. K. (1935) – Conidial formation, mutation and hybridization in *Peniophora allescheri*. Mycologia 27: 286–301.
– (1958) – Cultural characters as a guide to the taxonomy and phylogeny of the *Polyporaceae*. Can. J. Bot. 36: 883–926.
NOVICK, R. P., R. C. CLOWES, S. N. COHEN, R. CURTISS III, N. DATTA & S. FALKOW (1976) – Uniform nomenclature for bacterial plasmids: a proposal. Bacteriol. Rev. 40: 168–189.
OBERWINKLER, F. (1972) – The relationship between the *Tremellales* and the *Aphyllophorales*. Persoonia 7: 1–16.
– (1977) – Das neue System der Basidiomyceten. In W. FREY, H. HURKA & F. OBERWINKLER (eds.): Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen, 59–105. Fischer; Stuttgart, New York.
– (1978) – Was ist ein Basidiomycet? Z. Mykol. 44: 13–29.
– (1982) – The significance of the morphology of the basidium in the phylogeny of basidiomycetes. In K. WELLS & E. K. WELLS (eds.): Basidium and basidiocarp evolution, cytology, function, and development, 9–35. Springer; New York, Heidelberg, Berlin.
OGUR, M., S. MINCKLER, G. LINDEGREN & C. C. LINDEGREN (1952) – The nucleic acids in a polyploid series of *Saccharomyces*. Arch. Biochem. Biophys. 40: 175–184.
OLIVE, L. S. (1956) – Genetics of *Sordaria fimicola*. I. Ascospore color mutants. Am. J. Bot. 43: 97–107.
– (1958) – On the evolution of heterothallism in fungi. Am. Nat. 92: 233–251.
– (1963) – Genetics of homothallic fungi. Mycologia 55: 93–103.
OSHIMA, Y. & I. TAKANO (1972) – Genetic controlling systems for homothallism and a novel method for breeding. Proc. IV. IFS: Ferment. Technol. Today 847–852.
PARAG, Y. (1960) – Genetic studies on somatic recombination and common-B heterocaryosis in *Schizophyllum commune*. Thesis Harvard University, Cambridge.
PATEMAN, A. J. (1959) – The effect of selection on ascospore size in *Neurospora crassa*. Heredity 13: 1–21.
PERKINS, D. D. (1972) – An insertional translocation in *Neurospora* that generates duplications heterozygous for mating type. Genetics 71: 25–51.
– (1975) – The use of duplication-generating rearrangements for studying heterokaryon incompatibility genes in *Neurospora*. Genetics 80: 87–105.
– (1977) – Behaviour of *Neurospora sitophila* mating-type alleles in heterozygous duplications after introgression into *Neurospora crassa*. Exp. Mycol. 1: 166–172.
– & E. G. BARRY (1976) – The cytogenetics of *Neurospora*. Adv. Genet. 19: 133–285.
–, B. C. TURNER & E. G. BARRY (1976) – Strains of *Neurospora* collected from nature. Evolution 30: 281–313.
PLEMPEL, M. (1960) – Die zygotropische Reaktion bei Mucorineen. I. Planta 55: 254–258.
– (1963) – Die chemischen Grundlagen der Sexualreaktion bei Zygomyceten. Planta 59: 492–508.
POELT, J. & H. JAHN (1963) – Mitteleuropäische Pilze. Kronen Verlag Erich Cramer; Hamburg.
POON, N. H., J. MARTIN & A. W. DAY (1974) – Conjugation in *Ustilago violaceae*. I. Morphology. Can. J. Microbiol. 20: 187–191.
PRELL, H. (1921) – Das Problem der Unfruchtbarkeit. Naturw. Wochenschr., N. F. 20: 441–446.
PRILLINGER, H. (1973) – Genetic control of the germination of spermatia in the ascomycete *Podospora anserina*. Genetics 74: 220.
– (1976) – Genetische Kontrolle der Phenoloxidase „Laccase" des Ascomyceten *Podospora anserina*. Bibl. Mycol. 51: 1–148. Cramer; Vaduz.
– (1982) – Untersuchungen zur Fruchtkörper- und Artbildung bei Basidiomyceten: Das Vorkommen von haploider Apomixis und Amphithallie in der Natur. Z. Mykol. 48 (2): 275–296.
– (1983) – Zur Evolution von Mitose, Meiose und Kernphasenwechsel bei Chitinpilzen. Plant Syst. Evol. 142 (im Druck).

– & K. ESSER (1977) – The phenoloxidases of the ascomycete *Podospora anserina*. XIII. Action and interaction of genes controlling formation of laccase. Mol. Gen. Genet. 156: 333–345.
– & H. P. MOLITORIS (1979) – Genetic analysis in wood-decaying fungi. I. Genetic variation and evidence for allopatric speciation in *Pleurotus ostreatus* using phenoloxidase zymograms and morphological criteria. Physiol. Plant. 46: 265–277.
– & W. SIX (1982) – Genetische Untersuchungen zur Fruchtkörper- und Artbildung bei Basidiomyceten: Genetische Kontrolle der Fruchtkörperbildung bei *Polyporus ciliatus*. Plant. Syst. Evol. 141 (im Druck).
QUINTANILHA, A. (1941) – Doze anos de citologia e genética dos fungos. Agron. Lusit. 3: 241–306.
– (1944) – La conduite sexuelle de quelques espèces d'Agaricacées. Bol. Soc. Broteriana 19: 27–65.
–, L. QUINTANILHA & A. VASERMANIS (1941) – La conduite sexuelle et la systematique des Hyménomycètes. Rev. Mycol. 6: 3–48.
RAPER, J. R. (1966) – Genetics of sexuality in higher fungi. Ronald Press; New York.
– & A. S. FLEXER (1970) – The road to diploidy with emphasis on a detour. Symp. Soc. Gen. Microbiol. 20: 401–432.
REID, I. D. (1979) – Conjugation hormones in *Fibulobasidium inconspicuum*. Mycol. Soc. Am. Newsletter 30:29.
RILEY, M. & A. ANILIONIS (1978) – Evolution of the bacterial genome. Annu. Rev. Microbiol. 32: 519–560.
RIZET, G. (1952) – Les phenomenes de barrage chez *Podospora anserina*. I. Analyse génétique des barrages entre souches S. et s. Rev. Cytol. Biol. Veget. 13: 51–92.
– & C. ENGELMAN (1949) – Contribution à l'étude d'un Ascomycete tétrasporé: *Podospora anserina* (Ces.) Rehm. Rev. Cytol. Biol. Veget. 11:201–304.
ROMAN, H. & S. M. SANDS (1953) – Heterogenity of clones of *Saccharomyces* derived from haploid ascospores. Proc. Natl. Acad. Sci. (Wash.) 39: 171–179.
ROTH, R. & K. LUSNAK (1970) – DNA synthesis during yeast sporulation: genetic control of an early developmental event. Science 168: 493–494.
SANTA MARIA, J. & D. VIDAL (1970) – Segregacion anormal del „mating type" en *Saccharomyces*. Instit. Nac. Invest. Agron. (Madrid) Conferencias 30: 1–21.
SAVILE, D. B. O. (1955) – A phylogeny of the Basidiomycetes. Can. J. Bot. 33: 60–104.
SENA, E. P., D. N. RADIN & S. FOGEL (1973) – Synchronous mating in yeast. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 70: 1373–1377.
SIEGEL, R. W. (1956) – Mating types in *Oxytricha* and the significance of mating type systems in ciliates. Biol. Bull. 110: 352–357.
SIPICZKI, M. & L. FERENCZY (1977) – Fusion of *Rhodosporidium (Rhodotorula)* protoplasts. FEMS Letters 2: 203–205.
STAHL, U. (1976) – Genetische Regulation der Fruchtkörperbildung bei Höheren Basidiomyceten: Monokaryotisches Fruchten bei *Polyporus ciliatus*. Bibl. Mycol. 50: 1–105. Cramer; Vaduz.
– (1978) – Zygote formation and recombination between like mating types in the yeast *Saccharomycopsis lipolytica* by protoplast fusion. Mol. Gen. Genet. 160: 111–113.
– (1980) – Hybridisierung von Pilzen Grundlagen-Methoden-Anwendung. Habilitationsschrift, Ruhr-Universität Bochum.
– & K. ESSER (1976) – Genetics of fruit body production in Higher Basidiomycetes. I. Monokaryotic fruiting and its correlation with dikaryotic fruiting in *Polyporus ciliatus*. Mol. Gen. Genet. 148: 183–197.
STOUT, A. B. (1918) – Fertility in *Cichorium intybus:* self-compatibility and self-incompatibility among the offspring of self-fertile lines of descent. J. Genet. 7: 71–103.
TAKAHASHI, T. (1958) – Complementary genes controlling homothallism in *Saccharomyces*. Genetics 43: 705–714.
– (1961) – Sexuality and its evolution in *Saccharomyces*. Seiken Ziho 12: 11–20.
TAKEMARU, T. (1961) – Genetic studies on fungi. X. The mating system in Hymenomycetes and its genetical mechanism. Biol. J. Okayama Univ. 7: 133–211.
TSUCHIYA, E. & S. FUKUI (1978 a) – Requirements of chemical structur for hormonal activity of lipopeptidyl factors inducing sexual differentiation in vegetative cells of heterobasidiomycetous yeasts. Biochem. Biophys. Res. Comm. 85: 459–463.
–, K. ABE & S. FUKUI (1978 b) – Sequence of events in early stages of sexual differentiation caused by rhodotorucine A, a fungal sex hormone: biological determination using matingless mutants derived from *Rhodosporidium toruloides* M 1057. J. Gen. Appl. Microbiol. 24: 291–294.

TURNER, B. C. (1977) – Resistance to spore killer genes in *Neurospora* strains from nature. Genetics 86: 65–66.
ULLRICH, R. C. (1973) – Sexuality, incompatibility and intersterility in the biology of the *Sistotrema brinkmannii* aggregate. Mycologia 65: 1234–1249.
– & J. R. RAPER (1977) – Evolution of genetic mechanisms in fungi. Taxon 26: 169–179.
VANDENDRIES, R. (1932) – La tétrapolarité sexuelle de *Pleurotus columbinus*. Cellule 41: 267–278.
– (1937 a) – Nouveaux apercus sur la sexualité des Basidiomycètes. C. R. Acad. Sci. Paris 204: 1084–1086.
– (1937 b) – Les modalites sexuelles des Basidiomycètes. Bull. Soc. Bot. Belg. 70: 66–85.
– & H. J. BRODIE (1933) – Nouvelles investigations dans le domaine de la sexualite des Basidiomycètes et étude expérimentale des barrages sexuels. Cellule 42: 165–210.
WALD, J. P. van der, M. B. TAYLOR & N. V. D. W. LIEBENBERG (1977) – Ploidy, ascus formation and recombination in *Torulaspora (Debaryomyces) hansenii*. Antonie van Leeuwenhoek J. Microbiol. Serol. 43: 205–218.
WHEELER, H. E. (1954) – Genetics and evolution of heterothallism in *Glomerella*. Phytopathology 44: 342–345.
– (1956) – Linkage groups in *Glomerella*. Am. J. Bot. 43: 1–6.
WHITEHOUSE, H. L. K. (1949) – Multiple-allelomorph heterothallism in the fungi. New Phytol. 48: 212–244.
– (1950) – Multiple-allelomorph incompatibility of pollen and style in the evolution of Angiosperms. Ann. Bot. (Lond.) 14: 199–216.
– (1954) – Incompatibility in fungi. International Botanical Congress; Rapports et communications aux Sect. 9 et 10: 152–160.
WICKERHAM, L. J. & K. A. BURTON (1962) – Phylogeny and Biochemistry of the Genus *Hansenula*. Bacteriol. Rev. 26: 382–397.
WILLETTS, N. & R. SKURRAY (1980) – The conjugation system of F-like plasmids. Ann. Rev. Genet. 14: 41–76.
WINGE, O. (1935) – On haplophase and diplophase in some *Saccharomycetes*. C. R. Trav. Lab. Carlsberg, Ser. Physiol. 21: 77–111.
WÜLKER, H. (1935) – Untersuchungen über Tetradenaufspaltung bei *Neurospora sithophila* Shear et Dodge. Z. Indukt. Abstammungs-Vererbungsl. 69: 210–248.
YAMAZAKI, T. & Y. OSHIMA (1979) – Direct diploidization and occurrence of polyploidy in *Saccharomycodes ludwigii*. J. Gen. Microbiol. 125: 461–466.
YOUNGMAN, P. J., D. J. PALLOTTA, B. HOSLER, G. STRUHL & C. E. HOLT (1979) – A new mating compatibility locus in *Physarum polycephalum*. Genetics 91: 683–693.
ZICKLER, H. (1937 a) – Die Vererbung des Geschlechts bei dem Askomyceten *Bombardia lunata* Zckl. Z. Indukt. Abstammungs-Vererbungsl. 73: 403–408.
– (1937 b) – Die Spermatienbefruchtung bei *Bombardia lunata*. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 55: 114–119.
– (1952) – Zur Entwicklungsgeschichte des Ascomyceten *Bombardia lunata* Zckl. Arch. Protist. 98: 1–70.

DGfM Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

Dieses Werk stammt aus einer Publikation der **DGfM**.

www.dgfm-ev.de

Über Zobodat werden Artikel aus den Heften der pilzkundlichen Fachgesellschaft kostenfrei als PDF-Dateien zugänglich gemacht:

- **Zeitschrift für Mykologie**
  Mykologische Fachartikel (2× jährlich)
- **Zeitschrift für Pilzkunde**
  (Name der Heftreihe bis 1977)
- **DGfM-Mitteilungen**
  Neues aus dem Vereinsleben (2× jährlich)
- **Beihefte der Zeitschrift für Mykologie**
  Artikel zu Themenschwerpunkten (unregelmäßig)

Dieses Werk steht unter der Creative Commons Namensnennung - Keine Bearbeitungen 4.0 International Lizenz (CC BY-ND 4.0).

- **Teilen:** Sie dürfen das Werk bzw. den Inhalt vervielfältigen, verbreiten und öffentlich zugänglich machen, sogar kommerziell.
- **Namensnennung:** Sie müssen die Namen der Autor/innen bzw. Rechteinhaber/innen in der von ihnen festgelegten Weise nennen.
- **Keine Bearbeitungen:** Das Werk bzw. dieser Inhalt darf nicht bearbeitet, abgewandelt oder in anderer Weise verändert werden.

Es gelten die vollständigen Lizenzbedingungen, wovon eine offizielle deutsche Übersetzung existiert. Freigebiger lizenzierte Teile eines Werks (z.B. CC BY-SA) bleiben hiervon unberührt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Mykologie - Journal of the German Mycological Society

Jahr/Year: 1982

Band/Volume: 48_1982

Autor(en)/Author(s): Prillinger Hansjörg

Artikel/Article: Zur genetischen Kontrolle und Evolution der sexuellen Fortpflanzung und Heterothallie bei Chitinpilzen 297-324