

## Vererbungsstudien an Hutpilzen (Basidiomyzeten).

Von

Fritz Zattler.

Mit Tafel IV.

### Einleitung.

Die Objekte, an denen die vorliegenden Untersuchungen ausgeführt wurden, gehören zu den heterothallischen (haplo-dioezischen) Basidiomyzeten. Zum Verständnis des Folgenden ist es nötig, wenigstens in Kürze den Entwicklungsgang eines solchen Organismus<sup>1</sup> zu skizzieren. Die Basidiosporen liefern, wenn sie einzeln kultiviert werden, Myzelien, deren Zellen ein-kernig sind. Diese Einspormyzelien sind wie die Sporen selbst haploid. Die diploide Phase kommt erst dann zustande, wenn die Kultur von mindestens zwei — aber nicht von zwei beliebigen — Sporen her stammt. In einem solchen Falle findet da und dort zwischen den Myzelien eine Anastomose mit Kernübertritt von einer Zelle in die andere statt (Lehfeldt 12). Die beiden Kerne eines auf diese Weise entstandenen Kernpaares haben ursprünglich also zwei verschiedenen Einspormyzelien (Haplonten) angehört. Die Paarkerne verschmelzen vorerst nicht, sondern vermehren sich durch konjugierte Teilungen. Jede Tochterzelle bekommt dadurch wieder ein Kernpaar, dessen beide Partner stets Abkömmlinge der zwei verschiedenen Kerne des ersten Kernpaares sind. Das Zusammenkommen von Schwesterkernen wird durch die charakteristischen Schnallenbildungen an den Teilungswänden der Hyphen verhindert. Die Schnallen sind das äußere Kennzeichen des diploiden Myzels. Die Kernpaare und Schnallen erhalten sich während der ganzen Entwicklung der Fruchtkörper bis unmittelbar

<sup>1</sup>) Vgl. z. B. Kniep (8, 9). Dort findet sich auch die übrige Literatur angegeben.  
Zeitschrift für Botanik. XVI.

SEP 2 1924

zu dem Stadium, wo die zweite Phase des Sexualaktes, die Kernverschmelzung selbst, stattfindet. Diese erfolgt erst in der Basidie. Der durch Verschmelzung der beiden Partner eines Paarkernes hervorgegangene Zygotenkern erfährt sofort zwei Teilungen, wobei die Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet. Je einer der vier auf diese Weise entstandenen haploiden Kerne wandert dann in eine der vier Sporen der Basidie ein.

Kombiniert man eine größere Anzahl von Einspormyzelien, die von einem Fruchtkörper stammen, paarweise untereinander, so zeigt sich, daß nicht in allen, sondern nur in ganz bestimmten Kombinationen die diploide Phase (Schnallenbildung), d. h. also Kopulation eintritt<sup>1</sup>. Es ist dies der Ausdruck einer sogen. physiologischen Geschlechtsdifferenzierung. Im typischen Falle treten unter der Nachkommenschaft eines Fruchtkörpers vier hinsichtlich ihres geschlechtlichen Verhaltens verschiedene Sorten von Haplonten auf. Diese Erscheinung wird von Kniep (9, 10) durch die Annahme von zwei für die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes maßgebenden Faktorenpaaren erklärt, über deren Verteilung auf die Haplonten die Reduktionsteilung entscheidet.

Aus dem Gesagten ist ohne weiteres verständlich, daß Organismen wie die haplodioezischen Hymenomyzeten ein interessantes Material für Vererbungsstudien darstellen. Denn hier besteht die Möglichkeit die Haplonten selbst zu fassen, indem wir die Basidiosporen bzw. die aus ihnen hervorgehenden Einspormyzelien isolieren, was z. B. mit der Plattengußmethode leicht durchzuführen ist. Mehr als bei allen anderen Objekten, an denen bisher die haploide Aufspaltung studiert wurde (bei *Chlamydomonas* durch Pascher [16], bei Moosen durch F. v. Wettstein [21]), kommt bei Pilzen noch der Vorteil hinzu, daß wir ein einmal gewonnenes Einspormyzel beliebig lange in Kultur halten und jederzeit zu Kreuzungen verwenden können. Bei einer anderen Pilzgruppe, den Phykomyzeten, hat Burgeff (4) interessante Vererbungsstudien ausgeführt. Er konnte bei Phy-

<sup>1</sup>) Diese Erscheinung der Heterothallie wurde von Kniep 1919 (9) für eine größere Anzahl von Hymenomyzeten festgestellt. Unabhängig davon wurde von M. Bensaude (2) die Heterothallie bei *Coprinus fimetarius* aufgefunden.

comyces nitens die haploide Aufspaltung in den Keimsporangien zwar einwandfrei nachweisen, dennoch bietet dieses Objekt infolge anderer Umstände der Erblichkeitsanalyse erhebliche Schwierigkeiten.

Die Sexualität der höheren Basidiomyceten ist bereits seit längerem durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen bewiesen und die alte, gegenteilige Auffassung von Brefeld (3) widerlegt worden. Wenn es gelingt, außer der Vererbung des Geschlechts, welche nur durch die physiologische Reaktion der Haplonten aufeinander erkennbar ist, auch noch die anderer und zwar morphologischer Merkmale, die, nach den Mendelschen Gesetzen vererbt werden, festzustellen, dann wird die Aufspaltung der Anlagen bei der Reduktionsteilung auch äußerlich direkt nachweisbar sein müssen<sup>1</sup>. Damit wäre schließlich noch auf eine andere Weise ein anschaulicher Beweis für die Sexualität der Basidiomyceten möglich.

Mit der Vererbung morphologischer oder wenigstens äußerlich leicht wahrnehmbarer Merkmale beschäftigen sich die nachfolgenden Untersuchungen. Nach verschiedenen Vorversuchen mit mehreren Pilzen schienen mir *Schizophyllum commune* (Fr.) und *Collybia velutipes* (Curt.) ein geeignetes Material hierfür zu sein.

### Methodisches.

Die Isolierung der Sporen wurde bei beiden Pilzen durch die bekannte Plattengußmethode vorgenommen. In den Gelatineplatten treten dann, je nach der Temperatur, in der Regel nach 4—6 Tagen makroskopisch sichtbar die kleinen Einspormyzelien auf. Nachdem für ein Einspormyzel durch die mikroskopische Prüfung festgestellt war, daß es ringsum frei dalag und keinerlei Konnex mit einem etwa benachbarten Myzel be-

<sup>1</sup>) Kurz vor Abschluß dieser Untersuchungen erhielt ich Einblick in die Arbeit von Dorothy Cayley (5). Sie weist nach, daß die »Abstoßung« (mutual aversion) bzw. »Nichtabstoßung« beim Zusammenimpfen von Einspormyzelien des Askomyzeten *Diaporthe pernicioso* eine erbliche Erscheinung ist. Über die Art dieser Vererbungserscheinung vermochten ihre bisherigen Versuche noch keinen Aufschluß zu geben, da erst noch das Verhalten ihres Versuchsobjektes in den Filialgenerationen geprüft werden muß.

stand, wurde es auf ein Agarröhrchen abgeimpft. Sobald die pikierten Einspormyzelien genügend herangewachsen waren, konnten sie zur Feststellung ihres Geschlechtstypus miteinander kombiniert werden. Für diese Kombinationen wurden stets kleine Agarröhrchen verwendet.

Für die Plattengüsse wurde eine gewöhnliche Nährgelatine (12—15 % Gelatine + 3 % Malzextrakt) benützt, auf der sowohl die Sporen von *Schizophyllum commune*, als auch die von *Collybia velutipes* gut keimen. Während der sehr heißen Sommerperiode benutzte ich mit Vorteil eine Gelatine von höherem Schmelzpunkt (ca. 27° C), da die gewöhnliche Gelatine zu dieser Jahreszeit sich zu leicht verflüssigt.

Der Nähragar wurde in einer Zusammensetzung von 1,6 % Agar + 3 % Malzextrakt gebraucht, der zur besseren Härtung mit so viel verdünnter Natriumkarbonatlösung versetzt wurde, daß der Agar eben neutral oder ganz schwach alkalisch reagierte.

Zur Fruchtkörperbildung wurde *Schizophyllum* in kleinen Erlenmeyerkolben von 100 ccm Inhalt auf Brot gezogen (10 g 2—3 Tage altes Brot + 9 ccm dest. Wasser). Das Brot wurde hierzu in dünne Streifen geschnitten. Die in dieser Art mit Nährboden beschickten Erlenmeyerkolben waren mit möglichst gleich dicht sitzenden Wattepfropfen verschlossen und wurden an zwei aufeinanderfolgenden Tagen 1½ bzw. 1 Stunde im Dampftopf sterilisiert.

*Collybia velutipes* wurde in großen Reagenzgläsern (160 zu 18 mm) zur Fruchtkörperbildung gebracht, die etwa zu einem Drittel mit Agar gefüllt waren, den ich bei allen mit ungefähr gleich schräg gerichteter Fläche erstarren ließ. Solche »große Agarröhrchen« wurden auch für die später zu besprechenden Kulturen zum Studium der Myzeleigenschaften verwendet. Die *Collybia*-Kulturen wurden in geeigneter Weise so aufgestellt, daß allen gleicher Lichtgenuß zukam. Sie waren ebenso wie die Fruchtkörperkulturen von *Schizophyllum* in einem im Winter geheizten Nordzimmer zumeist einige Meter von den Fenstern entfernt, untergebracht.

Jede Kultur wurde während eines längeren Zeitraumes beobachtet und über jede genau Protokoll geführt.

## A. Untersuchungen an *Schizophyllum commune* (Fr.).

### I. Das Ausgangsmaterial.

Mein Ausgangsmaterial stammte von fünf Fruchtkörpern verschiedener Herkunft. Einer davon stammte aus Canada<sup>1</sup>, den davon gewonnenen Stamm von Einspormyzelien nannte ich Ca, die einzelnen Einspormyzelien Ca 1, Ca 2 usw. Der Stamm Qd war von einem Fruchtkörper aus den Kulturen von Herrn Professor Kniep, der Stamm Spe von einem Fruchtkörper aus dem Spessart, der Stamm St von einem solchen aus dem Steigerwald und endlich der Stamm Ze von einem Fruchtkörper aus dem Zellerwald bei Würzburg gewonnen.

Besondere Bedeutung für die folgenden Untersuchungen hatten aber nur die Stämme Qd und Spe, wo mir 12 bzw. 18 P-Haplonten<sup>2</sup> und ganz besonders der Stamm Ca, von dem mir über hundert Einspormyzelien zur Verfügung standen.

Bei den Stämmen Ca, Spe und St fand, wie sich aus den Kombinationen der Einspormyzelien jeweils eines Stammes untereinander ergab, ein völlig reines Aufspalten der Geschlechtstypen nach dem Viererschema statt (dihybride Spaltung), ganz im Sinne der Kniepschen Untersuchungen an *Aleurodiscus polygonius* und *Schizophyllum* (9, 10). Bekanntlich wird nach Kniep bei diesen heterothallischen Basidiomyceten das Geschlecht durch zwei Faktorenpaare bedingt, die ich für den Stamm Ca A, a und B, b genannt habe. Der Ausgangsfruchtkörper aus Canada hat demnach die Zusammensetzung ABab. Die Aufspaltung der Geschlechtstypen erfolgt dann, da es sich um einen Fall von Dihybridismus handelt, in der Weise, daß vier verschiedene Geschlechtstypen auftreten: AB, ab, Ab und aB. Es hat sich, wie Kniep zeigte, herausgestellt, daß zwei Geschlechtstypen (Einspormyzelien) nur dann miteinander kopulieren, wenn die Kombination in beiden Faktorenpaaren heterozygot ist. Schnallen, deren Auftreten bei dioe-

<sup>1</sup>) Das Würzburger Institut verdankt diesen Pilz der Freundlichkeit des Herrn Prof. A. H. R. Buller in Winnipeg.

<sup>2</sup>) Die Generation, der der Fruchtkörper angehört, soll die P-Sporophyten-generation, die davon isolierten Einspormyzelien die P-Haplontengeneration heißen. Die aus den P-Haplonten hervorgehenden Fruchtkörper sind dann als die F<sub>1</sub>-Sporophyten zu bezeichnen usw.

zischen Hymenomyzeten bekanntlich ein Beweis für stattgefundene Kopulation ist, treten nämlich nur in den Kombinationen  $AB \times ab$  und  $Ab \times aB$  auf, nicht hingegen z. B. in  $ab \times Ab$ ,  $AB \times aB$  weil den beiden Partnern im letzteren Falle immer ein Faktor (hier  $b$  bzw.  $B$ ) gemeinsam ist. Die zu diploiden Myzelien (= Schnallenmyzelien, = Paarkernmyzelien) führenden Kombinationen sollen fortan  $+-$ -Kombinationen heißen. Aus jeder  $+-$ -Kombination geht also, wenn sie überhaupt fruktifiziert, ein Fruchtkörper hervor, der bezüglich der Geschlechtstypen wieder die Zusammensetzung  $ABab$  hat und damit dem Ausgangsfruchtkörper in dieser Beziehung wieder völlig gleicht.

Kombiniert man also eine größere Anzahl von Einspormyzelien eines Fruchtkörpers untereinander, so wird ein bestimmter Geschlechtstyp, z. B.  $AB$  immer nur mit allen Einspormyzelien, die  $ab$  sind, positiv reagieren, mit  $AB$ ,  $Ab$  und  $aB$  aber keine Schnallen bilden. Unter den vielen isolierten Einspormyzelien der verschiedenen Filialgenerationen des Ausgangsfruchtkörpers  $Ca$  waren manchmal auch einige, die in den Kombinationstabellen dadurch auffielen, daß sie nicht in der soeben geschilderten normalen Weise reagierten. Es sei ein Fall herausgegriffen: ein bestimmtes Einspormyzel reagierte nicht nur mit allen  $ab$ , sondern auch mit allen Einspormyzelien vom Typus  $aB$ . Dies könnte, wie Kniep (11) ausführlich auseinandergesetzt hat, darauf beruhen, daß dieses Myzel gar kein Einspormyzel sondern ein Mischmyzel ist (d. h. kein von einer einzigen Spore stammendes Myzel) und zwar würde es sich hier um ein Mischmyzel von den beiden Geschlechtstypen  $AB$  und  $Ab$  handeln, wodurch die Schnallenreaktion mit  $ab$  und  $aB$  erklärt wäre. Es wäre aber auch möglich, daß das betreffende Einspormyzel in einem Faktor eine mutative Änderung erfahren hat und zwar müßte es in unserem Falle der  $B$ -Faktor sein, was durch die Formel  $AB$  ausgedrückt sei<sup>1</sup>. Der neue Faktor  $B$  wäre so abgeändert zu denken, daß er sowohl von  $B$  als auch von  $b$  verschieden ist und demnach mit beiden eine heterozygote Verbindung liefert. Ein Einspormyzel  $AB$  müßte also auch

<sup>1</sup>) Es ist natürlich auch möglich, daß der  $b$ -Faktor in  $b$  mutiert ist; dies ist aber für unsere Erklärung hier belanglos.

mit  $aB$  und  $ab$  positiv reagieren. Die Entscheidung, ob es sich hier um ein Mischmyzel  $AB$ ,  $Ab$ , oder um eine Halbmutante  $AB$  handelt, kann dadurch gefällt werden, daß wir die nächste Haplonten-Generation untersuchen, die einem Fruchtkörper aus einer  $+$ -Kombination des fraglichen Myzels mit einem anderen (gleich ob  $ab$  oder  $aB$ ) entstand. Liegt ein Mischmyzel vor, so wird der Zygote die Formel  $ABab$  zukommen und der Fruchtkörper wieder normal in die vier Typen  $AB$ ,  $ab$ ,  $Ab$  und  $aB$  aufspalten. Diese werden beim Rückkombinieren mit den vier Geschlechtstypen des Ausgangsfruchtkörpers  $Ca$   $AB$ ,  $ab$ ,  $Ab$  und  $aB$  natürlich alle nur mit je einem derselben kopulieren. Handelt es sich aber tatsächlich um eine Halbmutante  $AB$ , so wird, wenn der Fruchtkörper aus einer Kombination des fraglichen Myzels mit einem Einspormyzel  $ab$  resultiert, die Zygote (d. h. die einzelnen diploiden Basidienkerne)  $ABab$  zusammengesetzt sein. Bei der Sporenbildung werden dann aus einem solchen Fruchtkörper die Geschlechtstypen  $AB$ ,  $ab$ ,  $Ab$  und  $aB$  herauspalten. Von diesen wird bei der Rückkombination mit den vier Geschlechtsformen des Ausgangsfruchtkörpers  $Ca$ , die wir  $AB$ ,  $ab$ ,  $Ab$  und  $aB$  genannt haben, aber nur ein Teil der Einspormyzelien mit je einem dieser vier Typen allein Schnallen bilden, nämlich  $Ab$  nur mit  $aB$  und  $ab$  nur mit  $Ab$ . Die übrigen werden jedoch mit je zweien kopulieren und zwar  $AB$  mit  $ab$  und  $aB$ ,  $aB$  mit  $AB$  und  $Ab$ .

Tatsächlich traf nun für das hierauf untersuchte Myzel der letztere Fall zu, weshalb es als eine Halbmutante von der Formel  $AB$  anzusprechen ist. Durch diesen Gedankengang und den soeben skizzierten Weg der Untersuchung hat Kniep erstmalig das Auftreten von sprunghaften erblichen Änderungen (Mutationen) für die geschlechtsbestimmenden Erbanlagen bei heterothallischen Basidiomyceten nachgewiesen (11).

Für den von mir untersuchten Schizophyllumstamm  $Ca$  konnte das Vorkommen dieser Erscheinung bestätigt werden. In dem Abschnitt über Heterothallie bei *Collybia velutipes* wird das Auftreten von Geschlechtsmutationen auch für diesen Pilz nachgewiesen werden; die günstigen Eigenschaften dieses Versuchs-

objektes gestatteten es, diesen Nachweis auf eine etwas einfachere Weise durchzuführen.

Bei den vorliegenden Untersuchungen an Schizophyllum, wobei die Vererbung einer morphologischen Eigenschaft der Fruchtkörper näher studiert wurde, wurden mit Ausnahme später besonders zu besprechender Versuche die Fruchtkörper stets aus solchen Schnallenmyzelien gezogen, die durch Kombination von nur zwei, geschlechtlich miteinander reagierenden Einspormyzelien entstanden waren<sup>1</sup>. Zu diesem Zwecke mußte der Geschlechtstyp eines jeden Einspormyzels genau ermittelt werden. Es wurden deshalb ganz allgemein die von einem Fruchtkörper isolierten Einspormyzelien auf ihr Geschlecht durch Kombination mit den vier Geschlechtstypen der P-Haplonten des betreffenden Ausgangsstammes geprüft. Alle Einspormyzelien, die nach ihrer Reaktionsweise bei diesen Kombinationen ein Mischmyzel oder eine Mutante hätten sein können, wurden für die Kreuzungen zum Studium der Fruchtkörpereigenschaften ausgeschaltet, da für ihre endgültige Bestimmung weitere Spezialprüfungen erforderlich gewesen wären. Da ich stets genügend andere Einspormyzelien, deren Geschlechtstyp genau bekannt war, zur Verfügung hatte, konnte ich von einer Verwendung solcher fraglicher Mutanten, die, wenn überhaupt, immer nur selten auftraten, absehen.

Für den Stamm Qd wurden die beiden Geschlechtsfaktorenpaare C, c; D, d genannt.

Der Spe-Stamm mit den als E, e; F, f bezeichneten Geschlechtsfaktorenpaaren spaltete völlig regelmäßig in die viererlei Typen EF, ef, Ef, eF auf.

Zu bemerken ist noch, daß die Nachkommen aller fünf Ausgangsfruchtkörper, die, wie eingangs erwähnt, von verschiedener Herkunft waren, gegenseitig völlige Fertilität aufwiesen. D. h., daß z. B. alle Ca-Einspormyzelien mit allen Qd-, allen Spe-, St- und Ze-Einspormyzelien Schnallen bildeten u. s. f. Bekanntlich hat dies Kniep durch die Annahme erklärt, daß sich die Geschlechtsfaktorenpaare dieser Stämme (von verschiedener Herkunft!) wie multiple Allelomorphe ver-

<sup>1</sup>) Zur kürzeren Fassung seien solche Schnallenmyzelien fortan »Zweierkombinationen« genannt.

halten (10), eine Annahme, mit der alle bisher bezüglich des geschlechtlichen Verhaltens heterothallischer Basidiomyceten gefundenen Tatsachen übereinstimmen.

## II. Normal-Fruchtkörper und Knäuel-Fruchtkörper in Zweierkombinationen.

### 1. Die $F_1$ -Sporophytengeneration der Stämme Ca, Qd und Spe.

Zunächst wurden von den Stämmen Ca, Qd und Spe von den möglichen  $+$ -Kombinationen ihrer P-Haplonten Fruchtkörperkulturen angelegt. Von den Haplonten des Stammes Ca wurden vorläufig nur 18 hierzu verwendet, die 27 verschiedene  $+$ -Kombinationen zuließen, 15 bei Qd 1—12 und 52 bei Spe 1—18. Der Ausfall dieser Kulturen bestätigte die Beobachtungen von Wakefield (20) und Kniep (11), daß verschiedene Stämme einer Spezies ganz verschieden gut fruktifizieren können. In der  $F_1$ -Sporophytengeneration von Spe waren überhaupt keine Fruchtkörper gebildet worden (in 52 verschiedenen  $+$ -Kombinationen und in Massenkultur!). In mehreren Kulturen entstanden nur klumpige Myzelwucherungen, die manchmal korallenartige Formen annahmen. Alle diese Gebilde waren oberflächlich von einem ziemlich lockeren weißlichen Myzel umkleidet, sie besaßen nirgends Hymenium. Ein Teil der Kulturen wurde mehrmals mit demselben Resultat wiederholt. Nur ein einziges Mal (in Spe 1  $\times$  3) wurden Fruchtkörper erzeugt. Es waren zuerst wieder große korallenartige Gebilde entstanden, die nach einiger Zeit an der Spitze eine kleine Fruchtkörperspreite mit ziemlich kümmerlichen Lamellen ausbildeten.

In der  $F_1$ -Sporophytengeneration von Qd traten massenhaft kleine Fruchtkörperanlagen auf, nur in zwei Fällen (von 15 verschiedenen Kulturen) aber waren streuende, vorzügliche Fruchtkörper entstanden.

Die  $F_1$ -Sporophytengeneration von Ca fruktifizierte am üppigsten. Eine ganze Reihe von Kulturen hatte große Büschel von Fruchtkörpern entwickelt, die wohl ausgebildete Lamellen besaßen und die Spaltung derselben (Schizophyllum!) vorzüglich zeigten. In ihrem ganzen Habitus glichen sie in der Natur gewachsenen Schizophyllum-Fruchtkörpern sehr weit-

gehend (Taf. IV, Abb. 1). In anderen Fällen waren gleichfalls solche Fruchtkörper aufgetreten; sie waren aber nicht so zahlreich in einem Kolben und auch nicht so groß. Zum Teil beruht dies auf äußeren Umständen: wenn die Fruchtkörper am Rande oder gar auf der Unterseite des Nährbodens entspringen, so können sie sich nicht voll entfalten. Sie bleiben dann kleiner, haben oft auch schmalere Lamellen usw. Daß auch innere Bedingungen maßgebend zu sein scheinen, geht daraus hervor, daß bei Wiederholung der Kulturen solche die vorher große, zahlreiche Fruchtkörper entwickelt hatten, in der Regel wieder so üppig fruktifizieren, während jene  $+$ -Kombinationen, die schwächer fruktifiziert hatten, im allgemeinen bei Wiederholung sich ebenso verhalten. Ausnahmen waren aber immer wieder festzustellen.

Daraus folgt schon, daß eine genauere Erbanalyse in dieser Hinsicht wenig Erfolg verspricht. Es mußte von einer weiteren Verfolgung dieser Erscheinung abgesehen werden, da sich keine scharf getrennten Typen aufstellen ließen, besonders aber weil sich durch die Ergebnisse der nachfolgenden Generationen zeigte, daß der Stamm Ca überhaupt wenig günstig hierfür ist. Mit Zunahme der Dauer der künstlichen Kultur und in den späteren Generationen des Ausgangsfruchtkörpers, büßte nämlich der Stamm Ca allmählich an Üppigkeit der Fruktifikation ein. Meistens wurden keine so großen Fruchtkörper mehr gebildet, wie in den besprochenen  $+$ -Kombinationen der  $F_1$ -Sporophytengeneration, auch wenn von solchen vorzüglich fruktifizierenden Kulturen ausgegangen wurde.

Glücklicherweise zeigte jedoch der Stamm Ca (die Stämme Qd und Spe nicht!) in den  $F_1$ -Fruchtkörperkulturen eine andere Eigentümlichkeit, die sehr typisch war und deren Vererbung bewiesen und genau ermittelt werden konnte. In einer Reihe von diesen Kulturen waren nämlich merkwürdige Gebilde aufgetreten: dichte Verknäuelungen des Myzels mit glatter sammetiger Oberfläche von hellgraubräunlicher bis tiefbrauner Farbe. Die Oberfläche solcher Gebilde kann auch stellenweise feine, nahtartige Linien und Fältelungen aufweisen, oder kann so aussehen, als ob sie aus lauter winzigen Fruchtkörperanlagen zusammengesetzt wäre. (Diese können vereinzelt etwas größer

werden; solche Gebilde besitzen aber nie Lamellen. Sie haben wie die typischen Teile der Knäuel selbst eine kompakte Festigkeit und sind überhaupt, abgesehen von ihrer ganz geringen Größe, typischen Fruchtkörpern ganz unähnlich. Diese seltsamen Knäuelgebilde streuen, wie man sich leicht überzeugen kann, Sporen und zwar reichlich, wenn auch nicht in solchen Mengen wie gut entwickelte normale Fruchtkörper. Auf Schnitten sieht man, daß sie aus einer dichten Hyphenverflechtung bestehen, die pseudoparenchymatisch ist. Gegen die Oberfläche richten sich die Hyphen ziemlich parallel. Viele, aber lange nicht alle dieser Hyphen tragen am Ende eine typische viersporige Basidie.

Wir wollen diese Gebilde, da sie wie normalgestaltete Fruchtkörper Basidiosporen erzeugen, Knäuel-Fruchtkörper nennen (Taf. IV, Abb. 2). Die Fruchtkörper vom gewöhnlichen, natürlichen Schizophillumhabitus (Abb. 1) aber sollen Normal-Fruchtkörper heißen. Sie sind  $\pm$  gestielt und besitzen Hüte mit  $\pm$  gut ausgebildeten Lamellen. Es sind deshalb zu den Normal-Fruchtkörpern sowohl die in den Kulturen mit besonders üppiger als auch die in solchen mit  $\pm$  geringer Fruktifikation aufgetretenen Fruchtkörperformen zu zählen.

Es war leicht nachzuweisen, daß es sich bei den Knäuel-Fruchtkörpern und Normal-Fruchtkörpern um erblich bedingte Erscheinungen handeln muß. Wurden nämlich mehrere Knäuel-Fruchtkörper bildende und Normal-Fruchtkörper bildende Zweierkombinationen unter wechselnden Außenbedingungen kultiviert (verschieden feuchter Brotnährboden, Agar als Kulturmedium, verschiedene Temperatur und verschiedener Lichtgenuß), so zeigte sich, daß dieselben  $\pm$ -Kombinationen immer wieder die gleiche Fruktifikationsform bildeten, die einen Knäuel-Fruchtkörper, die anderen Normal-Fruchtkörper.

Da die von den Knäuel-Fruchtkörpern gewonnenen Sporen keimten (nicht so gut und langsamer wie die Sporen der Normal-Fruchtkörper) und üppige Einspormyzelien lieferten, die kopulationsfähig und auch weiterhin für Fruchtkörperkulturen verwendbar waren, so bestand hier die Aussicht für Pilze wohl zum ersten Male den Gang der Vererbung eines typischen morphologischen Merkmals durch mehrere Generationen hin-

durch zu studieren. Es ergab sich, daß die Fähigkeit der Knäuel- bzw. Normal-Fruchtkörperbildung auf einem allelomorphen Genpaar beruht, das ganz den Mendelschen Erbgesetzen folgt. Die folgenden Abschnitte sollen nun an Hand der Tabellen die Resultate meiner Versuche im einzelnen veranschaulichen.

## 2. Das Aufspalten in der Nachkommenschaft des Ausgangs-Fruchtkörpers Ca.

Es wurden von dem Ausgangsfruchtkörper Ca außer den bisherigen 18 noch weitere Einspormyzelien gewonnen, ihr Geschlecht ermittelt und viele der möglichen +-Kombinationen (zwischen im ganzen 84 für diese Untersuchungen verwendeten Einspormyzelien) auf ihre Fruchtkörperbildung verfolgt. Das Resultat wird durch die beiden Tab. 1 u. 2 wiedergegeben.

Ein großer Teil der Kombinationskulturen wurde mehrmals angestellt. Gelegentlich blieb bei einer Wiederholung die Fruchtkörperbildung aus; das spricht aber nicht gegen das einmal gewonnene Ergebnis. Denn niemals kam es vor, daß eine +-Kombination bei der Wiederholung, wenn sie wieder fruktifizierte, eine andere Fruktifikationsform bildete, als das erste-mal. Daraus ist schon auf eine große Konstanz der erblichen Tendenz der beiden erwähnten Fruchtkörpertypen zu schließen. Wenn deshalb eine +-Kombination bei der Wiederholung nicht wieder fruktifizierte, so ist das auf die allgemeinen äußeren und inneren Bedingungen der Fruchtkörperbildung zurückzuführen. Es ist nach dem, was soeben und auch bereits S. 443 gesagt wurde, ohne weiteres verständlich, daß wir diese hier unberücksichtigt lassen dürfen.

Tab. 1 zeigt das Auftreten von Normal-Fruchtkörpern und Knäuel-Fruchtkörpern in der  $F_1$ -Sporophytengeneration des Ca-Stammes in den +-Kombinationen zwischen den Geschlechtstypen  $AB \times ab$ . Die Zahlen in der obersten Querreihe bezeichnen die Nummern der P-Haplonten; sie gehören alle zum Geschlechtstyp AB. In ähnlicher Weise sind in der ersten Vertikalreihe von links die P-Haplonten vom Geschlechtstyp ab aufgeführt. Jedes Feld der Tabelle deutet also eine mögliche +-Kombination zwischen den zwei zugehörigen Einspormyzelien

Tab. 1. Ca: F<sub>1</sub>-Sporophytengeneration: Normal-Fruchtkörper (= n) und Knäuel-Fruchtkörper (= K) in +-Kombinationen zwischen den Geschlechtstypen AB × ab<sup>1</sup>.

AB

	1	4	5	7	9	10	12	18	20	33	34	35	53	63	64	66	72	79	85	89	93	101	108	112	116	125	134	
2	n	n	n	n	o	n	n	n	n	n	n	o	n	o	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
21	n	n	n	n	K	K	n	n	K	n	n	n	K	K	n	K	n	n	n	n	K	n	K	K	n	n	n	n
22					K	K	n	n	K	n	n	n	K	K	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
31	n	n	n	n	K	K	n	n	K	n	n	n	K	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
32					K	K	n	n	K	n	n	n	K	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
37					K	K	n	n	K	n	n	n	K	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
40					n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
45					n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
47					n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
48					K	K	n	n	K	n	n	n	K	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
49					n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
60					K	K	n	n	K	n	n	n	K	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
62	n	n	o	n	K	K	n	n	K	n	n	n	K	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
68	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
74	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
75					n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
96					K	K	n	n	K	n	n	n	K	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
107					K	K	n	n	K	n	n	n	K	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
111					K	K	n	n	K	n	n	n	K	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
123					K	K	n	n	K	n	n	n	K	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
124					n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
126					o	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
132					K	K	n	n	K	n	n	n	K	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
135					o	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n

ab

Tab. 2. Ca: F<sub>1</sub>-Sporophytengeneration: Normal-Fruchtkörper und Knäuel-Fruchtkörper in +-Kombinationen zwischen den Geschlechtstypen Ab × aB.

Ab

	6	8	13	16	29	41	52	78	95	104	117	118	121	128	133
14	n	K	K	n		K	o						n	n	
15	n	K	K	n		K	K						n	n	
17	n	K	K	n		K	K						n	n	
23					K	K		K	K	o	o		o	o	
36					n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
38					K	K	K	K	K	n	n	n	n	n	n
44	n	K	K	n	K	K	K	K	K	o	o	n	n	n	n
55	n	K	K	n	K	K	K	K	K	o	o	n	n	n	n
57					K	K	K	K	K	o	o	n	n	n	n
61					n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
71					K	K		K	K	n	n	n	n	n	n
92					n	n	o	n	n	n	n	n	n	n	n
94	o	n	o	n	n	n	o	n	n	o	o	o	o	n	n
98					K	K		K	K	o	n	n	n	n	n
109	n	n	n	n	o	n	o	n	n	o	n	o	n	n	n
113		K	K	n	K	K	K	K	K	o	o	o	n	n	n
119					K	K		K	K	o	n	n	n	n	n
120	n	K	K	n		K	o						n	n	

<sup>1)</sup> n = Normal-Fruchtkörperbildung; zur Bildung vollentfalteter, streuender Fruchtkörper ist es aber in diesen Fällen nicht gekommen.

Ganz entsprechend bedeutet K = Knäuel-Fruchtkörper, die während der Beobachtungszeit das Stadium der Streufähigkeit nicht völlig erreichten (s. z. B. Tab. 8).

an. **n** gibt an, daß in den betreffenden Kombinationen Normal-Fruchtkörper auftreten, **K**, daß diese Kombinationen Knäuel-Fruchtkörper bilden. Das Zeichen **o** bedeutet, daß die betreffenden Kulturen nicht fruktifizierten. Im Bereich der leergelassenen Felder wurden keine Fruchtkörperkulturen ausgeführt. Tab. 2 ist genau in entsprechender Weise angeordnet wie Tab. 1; sie gibt die Resultate der Fruchtkörperkulturen von den **+**-Kombinationen zwischen den beiden anderen Geschlechtstypen **Ab**  $\times$  **aB** für die  $F_1$ -Sporophytengeneration von **Ca** an.

Die Ergebnisse der  $F_1$ -Sporophytengeneration sind nach diesen beiden Tabellen zunächst recht unübersichtlich. Trotzdem bieten sie bei eingehender Betrachtung klare Anhaltspunkte für eine Erklärung. Fassen wir einmal in beiden Tabellen diejenigen Haplonten ins Auge, die häufiger für die verschiedenen Fruchtkörperkulturen verwendet wurden und von denen daher mehr Resultate vorliegen. Es fällt dann ohne weiteres auf, daß es Haplonten gibt, die nie Knäuel-Fruchtkörper bilden, gleichgültig mit welchen anderen Haplonten sie kombiniert werden: z. B. vom Geschlechtstyp **AB** die Haplonten **Ca** 12 und 66. Entsprechendes gilt für viele Haplonten vom Geschlechtstyp **ab**, z. B. **Ca** 2 u. 74; ebenso für manche **Ab**-Haplonten, z. B. **Ca** 46 u. 128 und endlich auch für gewisse **aB**-Haplonten, wie z. B. **Ca** 94 und 109. (Für die Einspormyzelien vom Geschlechtstyp **Ab** und **aB** ist das aus Tab. 2 ersichtlich.) Andererseits gibt es unter allen vier Geschlechtstypen zahlreiche Einspormyzelien, die außer Normal-Fruchtkörpern auch Knäuel-Fruchtkörper gebildet haben. So z. B. unter den Geschlechtstypen **AB** **Ca** 35 u. 64, unter **ab** **Ca** 21 u. 62, unter **Ab** **Ca** 8 u. 41 und unter den **aB**-Haplonten **Ca** 44 u. 113.

Die zuletzt genannten Einspormyzelien erzeugen in den zwischen ihnen möglichen **+**-Kombinationen Knäuel-Fruchtkörper. Denn, wie aus den Tab. 1 u. 2 ersichtlich ist, bilden:

$$\begin{array}{ll}
 \text{Ca } 35 \times 21 \text{ K} & \text{Ca } 8 \times 44 \text{ K} \\
 \text{Ca } 35 \times 62 \text{ K} & \text{Ca } 8 \times 113 \text{ K} \\
 \text{Ca } 64 \times 21 \text{ K} & \text{Ca } 41 \times 44 \text{ K} \\
 \text{Ca } 64 \times 62 \text{ K} & \text{Ca } 41 \times 113 \text{ K} \\
 \hline
 \text{AB} \times \text{ab} & \text{Ab} \times \text{aB}
 \end{array}$$

Diejenigen, die zuvor als Beispiel für nur Normal-Fruchtkörper bildende Einspormyzelien angeführt wurden, bringen in

den zwischen ihnen möglichen +-Kombinationen Normal-Fruchtkörper hervor. Es bilden nämlich nach Tab. 1 u. 2:

$\begin{array}{l} \text{Ca } 12 \times 2 \text{ n} \\ \text{Ca } 12 \times 74 \text{ n} \\ \text{Ca } 66 \times 2 \text{ n} \\ \text{Ca } 66 \times 74 \text{ n} \\ \hline \text{AB} \times \text{ab} \end{array}$	und ferner	$\begin{array}{l} \text{Ca } 16 \times 94 \text{ n} \\ \text{Ca } 16 \times 109 \text{ n} \\ \text{Ca } 128 \times 94 \text{ n} \\ \text{Ca } 128 \times 109 \text{ n} \\ \hline \text{Ab} \times \text{aB} \end{array}$
--	------------	--

Nehmen wir nun für alle Einspormyzelien dieser Kombinationen an, daß sie einen Gestaltungsfaktor, den wir G nennen wollen, besitzen, der Normal-Fruchtkörperbildung bewirkt, so können wir diese Kombinationen durch  $G \times G$  bezeichnen.  $GG$  liefert also Normal-Fruchtkörper. Jenen Einspormyzelien, die in den zuvor erwähnten Kombinationen untereinander Knäuel-Fruchtkörper produzieren, sei der Faktor g zugeschrieben, der Knäuel-Fruchtkörperbildung bewirkt. Diese Kombinationen  $g \times g$  erzeugen also alle Knäuel-Fruchtkörper.

Die Tab. 1 und 2 geben uns auch darüber Aufschluß, welche Fruktifikationsform in den Kombinationen zwischen G- und g-Haplonten auftritt. In den zwischen ihnen möglichen +-Kombinationen entstanden nämlich nach Tab. 1 und 2:

$\begin{array}{l} \text{Ca } 12 \times 21 \text{ n} \\ \text{Ca } 12 \times 62 \text{ n} \\ \text{Ca } 66 \times 21 \text{ n} \\ \text{Ca } 66 \times 62 \text{ n} \\ \hline \text{AB} \times \text{ab} \end{array}$	$\begin{array}{l} \text{Ca } 2 \times 35 \text{ n} \\ \text{Ca } 2 \times 64 \text{ n} \\ \text{Ca } 74 \times 35 \text{ n} \\ \text{Ca } 74 \times 64 \text{ n} \\ \hline \text{ab} \times \text{AB} \end{array}$	und ferner	$\begin{array}{l} \text{Ca } 16 \times 44 \text{ n} \\ \text{Ca } 16 \times 113 \text{ n} \\ \text{Ca } 128 \times 44 \text{ n} \\ \text{Ca } 128 \times 113 \text{ n} \\ \hline \text{Ab} \times \text{aB} \end{array}$	$\begin{array}{l} \text{Ca } 94 \times 8 \text{ n} \\ \text{Ca } 94 \times 41 \text{ n} \\ \text{Ca } 109 \times 8 \text{ n} \\ \text{Ca } 109 \times 41 \text{ n} \\ \hline \text{aB} \times \text{Ab} \end{array}$
$G \times g$			$G \times g$	

In den Kombinationen  $G \times g$ , in der heterozygoten Verbindung des Gestaltungsfaktorenpaares  $Gg$  also, treten durchwegs Normal-Fruchtkörper auf. Daraus folgt, daß G, die Anlage für Normal-Fruchtkörperbildung, über die Anlage für Knäuel-Fruchtkörperbildung, g, dominiert.

Nach den soeben entwickelten Gesichtspunkten sind in den Tab. 3 und 4 genau dieselben Versuchsergebnisse wie in Tab. 1 und 2 nochmals wiedergegeben, aber in der Weise geordnet, daß innerhalb jedes Geschlechtstyps alle Einspormyzelien, die außer Normal-Fruchtkörper auch Knäuel-Fruchtkörper gebildet haben als g-Haplonten zusammengestellt sind. Ebenso wurden alle Einspormyzelien, die nur Normal-Fruchtkörper geliefert haben, als Haplonten mit dem Faktor G zusammengefaßt.

Tab. 3.

Ca: F<sub>1</sub>-Sporophytengeneration: Normal-Fruchtkörper (= **n** bzw. n) und Knäuel-Fruchtkörper (= **K**) in +-Kombinationen zwischen den Geschlechtstypen AB  $\times$  ab.

Dieselbe Tabelle wie Tab. 1, aber die Einspormyzelien nach G und g geordnet.

		AB																												
		G												g																
		1	4	5	10	12	20	33	34	63	66	72	112	116	125	7	9	18	35	53	64	79	85	89	93	101	108	134		
G	2	n	n	n	n	n	n	n	o	n	n	n	n	n	n	o	n	n	n	o	n	n	n	n	n	n	n	n		
	40					o				n						n				n	n									
	45					o				o						n				o										
	47					n	n	n	n	n	n	o		o		n			n	n	n		n		o		o	o		
	49					o					o					n														
	68	n	n	n	o	n	n			n	n	o		o		n	n	o	n	n	n		o				n	o		
	74	n	n	n	o	n	n			o	n	n		n		n	n	n	n	n	n						o	n		
	75					o					n					n					o	o								
	124					o					n					n					o	o								
	126					n	n			n	n	n		o					n		o	o		o				n	o	
	135					o					o					o					n	n								
	ab	21	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	K	K	K	K	K	K	K	K	K		K	K	K	K
		22					o	n		n	o	o		n			K	K			K	K	K	o	K		K	K	K	K
31		n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	o		n		K	K	K	K	K	K	K	K	K		K	K	K	K	
32						o	n		n	o	o	o		n		K	K			K	K	K	K	K		K	K	K	K	
37						o	n		n	o	o	o		n		K	K			o	K	K	K	K		o	K	K	K	
48						o	n		n	o	o	n		o		K	K			K	K	K	K	K		K	K	K	K	
60						o				n						K	K			K	K	K	K	K						
62		n	n	o	n	n	n			n	n	n		n		K	K	K	K	K	K	K	K	K			K	K	K	
96						n				n						K	K			K	K	K	K							
107						o				n				n		K	K			K	K	K	K	o			K	K	K	
111						n	o			o	n	o		n		K	K			K	K	K	K	o			K	K	K	
123						n	o			o	n	o		o		K	K			K	K	K	K	K			K	K	K	
132						o					o					K	K			K	K	K	K	K			K	K	K	

Nummehr bietet der Ausfall der Fruchtkörperkulturen der F<sub>1</sub>-Sporophytengeneration von Ca ein übersichtliches und verständliches Bild. Wir sehen, daß die Annahme eines Faktorenpaares G für Normal-Fruchtkörperbildung und g für Knäuel-Fruchtkörperbildung, wobei G über g dominiert, alle Einzelergebnisse restlos zu erklären vermag. Aus Tab. 3, die inhaltlich genau dieselbe wie Tab. 1 ist, ist ohne weiteres ersichtlich, daß die Haplonten Ca 7, 9, 18, 35, 53 usw. mit dem Geschlecht AB mit Ca 21, 22, 31, 32 usw. vom Geschlechtstyp ab in allen Fällen, für die überhaupt Resultate vorliegen, Knäuel-Fruchtkörper (= **K**) gebildet haben. (Rechter unterer Quadrant der Tab. 3.) Es ist dies der Bereich der homozygotischen g  $\times$  g-Kombinationen. Andererseits sieht man aber auch, daß dieselben Einspormyzelien mit den G-Haplonten durchwegs nur Normal-

Fruchtkörper (= **n** bzw. **n**) gegeben haben: Ca 7, 9, 18, 35 . . . usw. (Geschlecht AB)  $\times$  Ca 2, 40, 45, 47 . . . usw. (Geschlecht ab); und ferner Ca 21, 22, 31, 32 . . . usw. (Geschlecht ab)  $\times$  Ca 1, 4, 5, 10 . . . usw. (Geschlecht AB). Es ist dies der Bereich der heterozygoten Kombinationen  $g \times G$ , in welchem also infolge der Dominanz des Faktors für Normal-Fruchtkörperbildung  $G$ , nur Normal-Fruchtkörper erzeugt werden. (Rechter oberer und linker unterer Quadrant in Tab. 3.) In den homozygoten  $G \times G$ -Kombinationen endlich treten gleichfalls ausschließlich Normal-Fruchtkörper auf: Ca 1, 4, 5, 10 . . . usw. (Geschlecht AB)  $\times$  Ca 2, 40, 45 . . . usw. (Geschlecht ab). (Linker oberer Quadrant.)

In ganz derselben Weise findet sich unsere Annahme auch in Tab. 4, welche genau Tab. 2 entspricht, bestätigt.

Tab. 4.

Ca:  $F_1$ -Sporophytengeneration: Normal-Fruchtkörper und Knäuel-Fruchtkörper in  $+$ -Kombinationen zwischen den Geschlechtstypen  $Ab \times aB$ .

Dieselbe Tabelle wie Tab. 2, aber die Einspormyzelien nach  $G$  und  $g$  geordnet.

		Ab															
		G						g									
		6	16	104	117	121	128	8	13	29	41	52	78	95	118	133	
G	36			o	n	n	o				n	n		n	n		
	61			n	o	o	o				n	n		n	n		
	92			o	o	o	o				n	n		n	n		
	94	o	n	o	o	o	n	n	o	n	n	o	n	n	n		
	109	n	n	o	n	n	n	n	n	o	n	o	n	n	o	n	
aB	G	14	n	n			n	n	K	K		K	o				
		15	n	n			n	n	K	K		K	K				
		17	n	n			n	n	K	K		K	o				
	g	23			o	o	o	o			K	K		K	K		
		38			n	n	n	o			K	K		K	K		
		44	n	n	o	o	n	n	K	K	K	K	K	K	K		
		55	n	n	o	n	n	n	K	K	K	K	K	K	K	K	K
		57			o	n	n	o			K	K		K	K		
		71			n	n	o	o			K	K		K	K		
		98			o	n	o	o			K	K		K	K		
		113		n	o	o	n	n	K	K	K	K	K	K	K	K	
		119			o	n	o	o			K	K		K	K		
120	n	n			n	n	K	K		K	o						

Zwischen den 27 AB- und den 24 ab-Haplonten wären 648  $+$ -Kombinationen möglich gewesen, von denen aber nur 259 zur Fruchtkörperbildung kultiviert wurden, 70 hatten davon nicht fruktifiziert (Tab. 3 bzw. 1). Die 15 Ab lassen mit den 18 aB-Geschlechtstypen (Tab. 4 bzw. 2) 270 verschiedene

+ -Kombinationen zu; 171 wurden davon ausgeführt, von denen 42 steril blieben. Wenn die Tabellen infolgedessen viele leere Felder aufweisen, so ist trotzdem die Richtigkeit der in Tab. 3 und 4 zum Ausdruck kommenden Deutung für das Auftreten von Normal- und Knäuel-Fruchtkörpern in der  $F_1$ -Sporophyten-generation des Ausgangsfruchtkörpers Ca nicht zu bezweifeln. Denn die einzelnen Ergebnisse von 430 verschiedenen Fruchtkörperkulturen (wovon 112 steril blieben), welche fast die Hälfte der zwischen den insgesamt 84 P-Haplonten möglichen 918 + -Kombinationen ausmachen, haben sich alle restlos und einwandfrei unserer Erklärung gefügt. Manche der Haplonten wurden schon auf Grund ganz weniger Fruchtkörperkulturen als G- bzw. g-Einspormyzelien in die Tabellen eingeordnet. Die Berechtigung hierzu ergibt sich aus der Tatsache, daß schon bei einer einzigen Kreuzung mit einem sicher als g bekannten Haplonten entscheidbar ist, ob das fragliche Einspormyzel die Anlage G oder g besitzt. Bedingung ist natürlich, daß die Kultur überhaupt fruktifiziert. Ist das der Fall und es entstehen Normal-Fruchtkörper, so kommt dem bisher unbekanntem Haplonten der Faktor G zu, weil ein g-Haplont nur mit einem G-Haplonten n gibt (G dominiert!); tritt aber Knäuel-Fruchtkörperbildung ein, so kommt ihm mit Sicherheit der Faktor g zu. Denn Knäuel-Fruchtkörperbildung ist nur homozygotisch rezessiv möglich. Auf diese Weise findet also z. B. Ca 135 seinen berechtigten Platz unter den G-, Ca 107 unter den g-Haplonten (aus der Tab. 3 ausgewählte Beispiele). Der einmal ermittelte Charakter (ob G oder g) eines Haplonten fand sich stets auch in allen anderen Kombinationen (mit Haplonten späterer Generationen) wieder bestätigt.

Für einen einzigen der angeführten P-Haplonten, nämlich Ca 89 (Tab. 3), war aus dem verzeichneten Resultat Ca  $2 \times 89$  allein nicht zu schließen, daß Ca 89 eine g-Form ist, da mit dem sicher als G-Form bekannten Ca 2 sowohl ein G-, als auch ein g-Haplont Normal-Fruchtkörper bildet. Ca 89 ist aber sicher g, was sich aus Kombinationen mit g-Haplonten der  $F_1$ -Generation ergab, weshalb es in die Tabelle aufgenommen wurde.

Schließlich sei noch erwähnt, daß die Tab. 3 und 4 nicht das Ergebnis einer einzigen, gleichzeitigen großen Kulturserie

sind. Eine ganze Reihe von Einspormyzelien wurden erst später (nach 10—12 Monaten) auf ihre Fruchtkörperbildung untersucht; leider hängt es damit aber zusammen, daß viele Kulturen ergebnislos blieben, denn die 0-Zeichen, welche angeben, daß die betreffenden Kulturen nicht fruktifizierten, beziehen sich zum größten Teil auf solche später angesetzten Kulturen. Die Einspormyzelien des Stammes Ca hatten also durch die längere Kultur bereits merklich an der Fähigkeit, Fruchtkörper zu bilden, eingebüßt. Selbstverständlich hatte ich mich durch Kontrollversuche überzeugt, daß die zuerst auf ihre Fruktifikationsform untersuchten +-Kombinationen auch später wieder denselben Typ (entweder **n** oder **K**) ergaben (s. auch S. 444).

Wenn diese Deutung der Versuchsergebnisse, wie sie durch die Tab. 3 und 4 ausgedrückt wurde, zutrifft, dann ergeben sich drei Folgerungen, die der experimentellen Prüfung zugänglich sind:

1. Da Knäuel-Fruchtkörper nur in der homozygoten Kombination des Faktors *g* (also in allen +-Kombinationen  $g \times g$ ) auftreten, so ist zu erwarten, daß ihre Nachkommenschaft, unter sich in Zweierkombinationen kultiviert, nur Knäuel-Fruchtkörper bildet. Die Nachkommenschaft eines Knäuel-Fruchtkörpers muß also eine bezüglich ihrer Fruktifikationsform erblich konstante Schizophyllumsippe sein.

2. Es muß vom Stamm Ca auch noch eine andere, erblich konstante Schizophyllumsippe geben, die nur in Form von Normal-Fruchtkörpern fruktifiziert, nämlich die Nachkommenschaft aller homozygoten GG-Normal-Fruchtkörper.

3. Gewisse Normal-Fruchtkörper, nämlich alle heterozygoten Gg-Sporophyten, müssen wieder in G- und g-Haplonten auf-

Anmerkung: Die höchste Nummer der P-Einspormyzelien ist Ca 135. Es wurden zwar 135 Einspormyzelien isoliert, aus verschiedenen Gründen konnten aber tatsächlich nur 84 in die Tab. 3 und 4 aufgenommen werden. Es blieben nämlich alle Mutanten, Mischmyzelien bzw. fraglichen Mutanten weg, ferner waren eine ganze Reihe der von den Platten abpikierten Einspormyzelien gar nicht angewachsen; verunreinigte und solche, von denen nur ganz wenige Fruchtkörperkulturen hergestellt worden waren, die keinen Anschluß über den Charakter als G- oder g-Haplonten erbringen konnten (da sie zufällig nicht in Kombinationen mit g-Formen verwendet wurden), mußten ebenfalls wegleiben.

spalten. Die Nachkommenschaft solcher Fruchtkörper muß also, in Zweierkombinationen gezüchtet, wiederum beide Fruktifikationsformen nebeneinander aufweisen, einerseits Normal-Fruchtkörper und andererseits Knäuel-Fruchtkörper.

Die folgenden Abschnitte und Tabellen bringen das Ergebnis der nach dieser Richtung angestellten Versuche.

### 3. Die Nachkommenschaft von Knäuel-Fruchtkörpern (gg).

Von einem Knäuel-Fruchtkörper aus Ca  $8 \times 55$  (= 8 Ca) [Tab. 4] wurden 25 Einspormyzelien gewonnen, die in meinen Protokollen die Bezeichnung 8 Ca 1, 2, 3 usw. führen. Das Ergebnis der Fruchtkörperkulturen, die entsprechend den möglichen +-Kombinationen untereinander angesetzt wurden, zeigen die Tab. 5 (zwischen den Geschlechtstypen  $AB \times ab$ ) und Tab. 6 (zwischen  $Ab \times aB$ ). Ein Teil der 8 Ca-Haplonten wurde auch mit den beiden Eltern-Haplonten Ca 8 und Ca 55 rückgekreuzt (s. Tab. 6), wobei natürlich der Geschlechtstypus zu berücksichtigen war. Alle fruktifizierenden Kulturen hatten Knäuelfruchtkörper erzeugt. In beiden Tabellen sind hier nur ganz wenige Lücken vorhanden, so daß hier sehr augenscheinlich zum Ausdruck kommt, daß die Nachkommenschaft eines Knäuel-Fruchtkörpers in Zweierkombinationen untereinander kultiviert, durchwegs nur in Form von Knäuel-Fruchtkörpern fruktifiziert. Die Tab. 7 u. 8 geben eine kleine Zusammenstellung von Kulturen, in denen zwei Nachkommen eines Knäuel-Fruchtkörpers (8 Ca 5 u. 8 Ca 12) mit beliebigen G- und g-P-Haplonten des Ausgangsfruchtkörpers Ca rückgekreuzt waren. Es entstanden, völlig im Einklang mit unserer Deutung, mit g-Haplonten Knäuel-Fruchtkörper und mit G Normal-Fruchtkörper.

Von den in der  $F_1$ -Sporophytengeneration entstandenen Knäuel-Fruchtkörpern von 8 Ca wurden zwei verschiedene, 12 Ca (aus  $8 Ca 5 \times 12$ ) und 15 Ca (aus  $8 Ca 5 \times 21$ ) [s. Tab. 5] weiterhin auf ihre Nachkommenschaft untersucht:  $F_3$ -Sporophytengeneration vom Ausgangsfruchtkörper Ca (= P) an gerechnet; Tab. 9—11. Aus dieser Generation wurde endlich wieder ein Knäuel-Fruchtkörper, nämlich 16 Ca (aus  $12 Ca 2 \times 8$ ; Tab. 9) in der folgenden,  $F_4$ -Sporophytengeneration untersucht.

Ca : F<sub>2</sub>-Sporophytengeneration:

F<sub>1</sub>-Sporophytengeneration des Knäuel-Fruchtkörpers 8 Ca (aus Ca 8 × 55 [g × g], Tab. 4).

Tab. 5.

		AB									
		g									
		6	9	11	12	14	15	16	19	20	21
ab; g	3	K	K	K	K	o	K	K	K	o	K
	5	K	K	K	K	K	K	K	K	K	K

Tab. 6.

		Ab													
		g													
			1	2	4	7	8	10	13	17	18	22	24	Ca	8
ab; g	23	K	K	K	K	K	K	K	K	K	K	K	K	K	K
	25	K	K	K	K	K	K	o	K	K	K	K	K	o	K
	Ca 55	K	K	K	K	K	K	K	K	K	K	K	K	K	K

Rückkreuzung von 8 Ca 5 und 12 mit verschiedenen Geschwisterhaplonten der Eltern des Knäuel-Fruchtkörpers 8 Ca.

Tab. 7.

		AB													
		G							g						
			1	4	5	10	12	66	72	7	9	35	89	134	
ab; g	8 Ca 5	o	o	o	n	n	n	n	n	K	K	K	K	K	

Tab. 8.

		ab										
		G					g					
			2	74	126	21	31	62	96	111		
AB; g	8 Ca 12	n	n	n	n	K	K	K	K	K		

Ca : F<sub>3</sub>-Sporophytengeneration:

F<sub>2</sub>-Sporophytengeneration von 8 Ca.

12 Ca (= Knäuel-Fruchtkörper aus 8 Ca 5 × 12 [g × g], Tab. 5).

15 Ca (= Knäuel-Fruchtkörper aus 8 Ca 5 × 21 [g × g], Tab. 5).

Tab. 9.

		ab							
		g							
		1	2	3	4	6	7	9	
AB; g	5	o	o	o	K	o	K	K	
	8	K	K	o	K	o	K	K	

Tab. 10.

		ab			
		g			
		2	3	6	10
AB; g	5	o	o	o	o
	11	o	o	o	o
	12	K	o	K	K

Tab. 11.

		Ab			
		g			
		1	7	8	9
ab; g	4	o	o	K	o

Zur Ergänzung:

Zur Ergänzung:

15 Ca 5 × Ca 21 [... × g]	<b>K</b>	15 Ca 1 × Ca 55 [... × g]	<b>K</b>
15 Ca 5 × Ca 68 [... × G]	<b>n</b>	15 Ca 1 × Ca 94 [... × G]	<b>n</b>
15 Ca 11 × Ca 21 [... × g]	<b>K</b>	15 Ca 7 × Ca 55 [... × g]	<b>K</b>
15 Ca 11 × Ca 68 [... × G]	<b>n</b>	15 Ca 7 × Ca 94 [... × G]	<b>n</b>
15 Ca 3 × Ca 35 [... × g]	<b>K</b>	15 Ca 9 × Ca 55 [... × g]	<b>o</b>
15 Ca 3 × Ca 12 [... × G]	<b>o</b>	15 Ca 9 × Ca 94 [... × G]	<b>o</b>

Ca : F<sub>4</sub>-Sporophytengeneration:

F<sub>3</sub>-Sporophytengeneration von 8 Ca.

16 Ca (= Knäuel-Fruchtkörper aus 12 Ca 2 × 8 [g × g], Tab. 9).

Tab. 12.

		AB				
		g				
		1	2	4	6	7
ab; g	5	K	K	K	K	K
	8	K	K	K	K	K

Die zwischen AB u. ab möglichen +-Kombinationen wurden zur Fruchtkörperbildung angesetzt; das Ergebnis ist in Tab. 12 verzeichnet.

Die Prüfung der Nachkommenschaft eines Knäuel-Fruchtkörpers (8 Ca) und eines weiteren, der hier nicht angeführt ist<sup>1</sup>, die in der F<sub>1</sub>-Sporophytengeneration des Ausgangsfruchtkörpers Ca aufgetreten waren, wovon der erstere bis in F<sub>4</sub> verfolgt wurde, ergab also, daß sie stets nur in Form von Knäuel-Fruchtkörpern fruktifiziert. Dasselbe ist nicht nur dann der Fall, wenn wir von Zweierkombinationen zur Fruchtkörperbildung ausgehen, sondern auch dann, wenn wir eine Massenkultur von Tausenden von Sporen, die einem Knäuel-Fruchtkörper entstammen, zur Fruchtkörperbildung bringen. Abb. 2 (Taf. IV) zeigt z. B. typische Knäuel-Fruchtkörper, die in einer derartigen Vielsporkultur von 16 Ca (s. Tab. 9) gewachsen sind. Es kann also kein Zweifel bestehen, daß die Nachkommenschaft eines Knäuel-Fruchtkörpers tatsächlich eine bezüglich ihrer Fruktifikationsform erblich konstante Schizophyllumsippe ist.

#### 4. Die Nachkommenschaft von homozygoten GG-Normal-Fruchtkörpern.

Von einem GG-Normal-Fruchtkörper (8 Ca Qd), der in einer Kreuzung von Ca 74 mit einem Einspormyzel, das in meinen Protokollen die Bezeichnung 3CaQd 22<sup>2</sup> führt, gewachsen war, wurden 22 Haplonten in den möglichen +-Kombinationen kultiviert. Es traten in den 59 verschiedenen Kulturen nirgends Knäuel-Fruchtkörper auf. Alle Kulturen, soweit sie überhaupt fruktifizierten, bildeten Normal-Fruchtkörper (Tab. 13 u. 14). Aus den Tabellen geht hervor, daß keines der Einspormyzelien ein g-Haplont sein kann, alle müssen vielmehr den Faktor G besitzen. (Dies ist auch für 8 CaQd 2 anzunehmen, obwohl es in keinem Falle fruktifiziert hatte. »Ergänzungskulturen« konnten hiervon aus äußeren Gründen nicht ausgeführt werden.)

Es wurde ferner die Nachkommenschaft eines anderen GG-Fruchtkörpers untersucht, nämlich von 4 Ca. Dieser Normal-

<sup>1</sup>) Aus Ca 7  $\times$  111 (Tab. 3).

<sup>2</sup>) Über die Herkunft von 3 CaQd 22 soll erst später (S. 459/60) berichtet werden.

F<sub>1</sub>-Sporophytengeneration eines homozygoten GG-Normal-Fruchtkörpers 8 CaQd  
(aus 3 Ca Qd 22 × Ca 74 [G × G]).

Tab. 13.

		CB G						
		2	3	9	15	18	22	23
ab; G	4	o	n	n	n	o	o	n
	10	o	n	n	n	n	n	n
	16	o	o	n	n	o	o	n
	17	o	n	n	n	n	n	n
	21	o	n	n	n	o	n	n

Tab. 14.

		Cb G					
		5	8	11	12	13	19
aB; G	1	n	n	o	n	n	n
	6	n	o	n	n	n	n
	7	n	n	n	n	o	n
	20	n	o	o	o	n	o

Fruchtkörper entstammt einer Kombination von Ca 2 × 11<sup>1</sup>. Leider hat seine Nachkommenschaft nur in ganz wenigen Zweierkombinationen (in 4 von 51 verschiedenen) überhaupt fruktifiziert<sup>2</sup>. Knäuel-Fruchtkörper sind zwar nirgends aufgetreten, sondern nur Normal-Fruchtkörper. Gleichwohl können die wenigen fruktifizierenden Kulturen nicht beweisen, daß die Haplonten von 4 Ca den Faktor G besitzen. Jedoch ist natürlich, schon auf Grund des zuerst angeführten Falles, wo es ja experimentell bewiesen wurde, auch hier anzunehmen, daß der GG-Normal-Fruchtkörper 4 Ca nur G-Haplonten liefert.

5. Die Nachkommenschaft von heterozygoten Gg-Normal-Fruchtkörpern.

Nach unserer Erklärung muß der Normal-Fruchtkörper 7 Ca aus Ca 12 × 21 (Tab. 3) heterozygot Gg sein, und deshalb G- und g-Haplonten liefern. In der F<sub>1</sub>-Sporophytengeneration von 7 Ca müssen demnach sowohl Knäuel- als auch Normal-Fruchtkörper auftreten. Obgleich nur wenige Einspormyzelien von 7 Ca gewonnen und zur Fruchtkörperbildung verwendet wurden, so geht doch aus Tab. 15 hervor, daß 7 Ca 6 u. 10 den Faktor für Knäuel-Fruchtkörperbildung, g, besitzen, 7 Ca 3 die Anlage für Normal-Fruchtkörperbildung G. Für 7 Ca 5 u. 7 genügen die Resultate nicht, um die Entscheidung zu treffen. In

<sup>1</sup>) Ca 11 ist eine sicher bestimmte Geschlechtsmutante im B-Faktor, von der Formel AB: sie wurde in den Tab. 1—4 nicht angeführt. Daß Ca 11 ein G-Haplont ist, ergibt sich aus folgenden Fruchtkörperkulturen:

- Ca 11 × 2 (. . . × G) n
- Ca 11 × 14 (. . . × g) n
- Ca 11 × 17 (. . . × g) n

<sup>2</sup>) Auf Wiedergabe der Tabellen muß wegen Platzmangel verzichtet werden.

diese, wie auch in die beiden folgenden Tab. 20 u. 21 wurden auch gleich die Ergebnisse einiger »Ergänzungskulturen« (Rückkreuzung mit G- u. g- P-Haplonten) mit eingefügt, da manchmal erst auf Grund dieser die Erkennung möglich war. 7 Ca 10 war z. B. in den Kombinationen mit 7 Ca 6, 5 u. 7 steril geblieben. Mit dem g-Haplonten Ca 21 aber war Knäuel-Fruchtkörperbildung eingetreten. 7 Ca 10 ist daher ein g-Einspormyzel.

Ca : F<sub>2</sub>-Sporophytengeneration:

F<sub>1</sub>-Sporophytengeneration eines heterozygoten Gg-Normal-Fruchtkörpers 7 Ca  
(aus Ca 12 × 21 [G × g], Tab. 3).

Tab. 15.

		AB						
		G			g			
		3	Ca 12	Ca 63	10	Ca 35	Ca 64	
ab	g	6	n	o	n	o	K	K
	Ca 21	n	o		K			
	5	n	o		o			
	7	n	o		o			

Aus Tab. 15 ist zu schließen, daß der Normal-Fruchtkörper aus 7 Ca 3 × 6 (= 13 Ca) heterozygot Gg ist und deshalb in der Nachkommenschaft wieder in G- und g-Einspormyzelien aufspalten wird. Die Tab. 16 und 17 bestätigen dies. Unter 16 verschiedenen Einspormyzelien, die vom Normalfruchtkörper 13 Ca gewonnen wurden, enthalten 9 die Anlage G, die übrigen 8 sind g-Haplonten. Tab. 16 und 17 geben im Kleinen dieselben Verhältnisse wieder, wie wir sie in der F<sub>1</sub>-Sporophytengeneration von Ca für eine größere Anzahl von Einspormyzelien angetroffen und dort auch genau erläutert haben (Tab. 3 und 4).

Ca : F<sub>3</sub>-Sporophytengeneration:

F<sub>2</sub>-Sporophytengeneration von 7 Ca.

F<sub>1</sub>-Sporophytengeneration eines heterozygoten Gg-Normal-Fruchtkörpers 13 Ca  
(aus 7 Ca 3 × 6 [G × g], Tab. 15).

Tab. 16.

		AB				
		G		g		
		4	6	5	13	
ab	G	8	o	n	n	n
	Ca 68	n	n			
	7	n	n	K	K	
	g	9	o		K	
	Ca 62	n	o			

Tab. 17.

		aB							
		G				g			
		1	10	12	15	Ca 94	2	14	Ca 44
Ab	G	3	n	n	n	n	n	n	n
	16	o	o	o	o	n	o	o	n
	Ca 121	o	o	o	o				
	g	11	n	n	n	n	K	K	K
	Ca 41	n	n	n	n				

Somit kann kein Zweifel mehr bestehen, daß die Annahme eines allelomorphen Genpaares G, g zur Erklärung für das Auftreten von Normal-Fruchtkörpern und Knäuel-Fruchtkörpern bei dem Schizophyllumstamm Ca völlig ausreicht und in allen ihren Konsequenzen, wie die bestimmt gerichtete Untersuchung folgender Generationen zeigte, zutrifft. Dem Ausgangsfruchtkörper Ca kommt demnach die heterozygote Konstitution Gg zu.

### III. Kreuzung von Einspormyzelien des Stammes Ca mit Haplonten anderer Stämme.

Nunmehr wurden zahlreiche Ca P-Einspormyzelien, sowohl Knäuel-Fruchtkörper als auch Normal-Fruchtkörper bildende, mit Haplonten der Stämme Qd und Spe gekreuzt. Über 100 verschiedene derartige Zweierkombinationen, wovon rund  $\frac{1}{3}$  doppelt angesetzt wurden, wurden in der üblichen Weise auf Brot in Erlenmeyerkölbchen gezüchtet. Soweit diese Kulturen überhaupt fruktifizierten, (das traf in den allermeisten Fällen zu) entstanden nur Normalfruchtkörper. Knäuel-Fruchtkörper sind niemals aufgetreten. Schon auf S. 442 wurde erwähnt, daß bei den Stämmen Qd und Spe keine Knäuel-Fruchtkörper auftreten; das gleiche gilt auch für Schizophyllum St und Ze (s. S. 437), die ebenfalls daraufhin untersucht wurden. Nur der Stamm Ca besitzt also den Faktor g für Knäuel-Fruchtkörperbildung.

Die Fruchtkörper des Stammes Qd zeichneten sich durch eine große rundfächerige Fruchtkörperspreite, vorzügliche Lamellen mit häufig gekräuselter Schneide aus. Sie lassen sich von den Ca (Normal-)Fruchtkörpern sehr leicht unterscheiden, unter anderem auch noch dadurch, daß die jungen Fruchtkörperanlagen eine sehr kennzeichnende Rosa-Färbung besitzen.

Im einzelnen zeigten die in den Stammkreuzungen heran-gewachsenen Normal-Fruchtkörper zum Teil etwa einen intermediären Charakter zwischen dem allgemeinen Habitus der Normal-Fruchtkörper der miteinander gekreuzten Stämme, wobei es aber auch — und zwar in den meisten Fällen — zu einer  $\pm$  ausgesprochenen Dominanz der Eigenschaften eines Stammes kam. Am ausgeprägtesten traf das für die Kombinationen zwischen den Ca- und Qd-Haplonten zu. Hier zeigte es sich, daß entschieden der allgemeine Qd-Charakter überwiegt: Solche

Fruchtkörper sind nicht nur von typisch rundfächeriger Form und gestielt, mit gut entwickelten Lamellen versehen, deren Schneide oft sehr charakteristische, starke Kräuselung zeigt, sie entstehen auch durchwegs rascher als andere<sup>1</sup>. Der Qd-Stamm zeichnet sich nämlich z. B. gegenüber dem Ca-Stamm außer dem genannten Habitus auch durch eine merklich schnellere Fruchtkörperentwicklung aus. Das zum Durchbruchkommen dieser Qd-Eigenschaft in solchen Stammkreuzungen war sehr auffallend: in gleichzeitig angesetzten Kulturserien, öfters über 350 verschiedenster Art, fielen oft einzelne Kulturen, welche Kreuzungen mit Qd waren, durch viel früheres Auftreten der Fruchtkörper auf.

Nachdem in keinem der Fälle, wo g-Haplonten von Ca mit solchen der Stämme Qd und Spe gekreuzt wurden, Knäuel-Fruchtkörper entstanden, ist anzunehmen, daß sich die Anlage für Knäuel-Fruchtkörperbildung auch in diesen Stammkreuzungen rezessiv verhält. Ich versuchte nun festzustellen, ob überhaupt wieder g-Formen in der Nachkommenschaft von derartigen Normal-Fruchtkörpern aus Stammkreuzungen (Ca g-Haplonten  $\times$  Qd — bzw. Spe-Haplonten) herausspalten. Da weder bei dem Stamm Qd noch Spe (ebenso bei St und Ze) für sich je Knäuel-Fruchtkörper auftraten, so müßte sich auf diese Weise besonders klar zeigen lassen, daß wir es in der Eigenschaft »Knäuel-Fruchtkörperbildend« tatsächlich mit einer selbständigen Erbinheit zu tun haben.

1. Die Nachkommenschaft des Normal-Fruchtkörpers 3 CaQd aus Ca 7 (g)  $\times$  Qd 4.

Von einem Fruchtkörper aus Ca 7  $\times$  Qd 4 — Ca 7 ist ein g-Haplont (Tab. 3) — wurden 30 Einspormyzelien gewonnen, die in meinen Aufzeichnungen 3 CaQd 1—30 benannt sind. Das Ergebnis der 101 zwischen ihnen möglichen  $\pm$ -Kombinationen zeigen Tab. 18 (zwischen den Geschlechtstypen AB  $\times$  CD) und Tab. 19 (zwischen AD  $\times$  CB). Die Fruktifikation war relativ gering und wo sie überhaupt zustande kam, traten nur Normal-Fruchtkörper auf. Das könnte den Anschein er-

<sup>1</sup>) Überdies waren die jungen Fruchtkörperanlagen auch ganz auffallend rosa gefärbt.

wecken, als ob die durch Ca 7 in den Stammbastard  $\text{Ca } 7 \times \text{Qd } 4$  eingebrachte Anlage g für Knäuel-Fruchtkörperbildung in der Nachkommenschaft nicht wieder auftritt, vielleicht irgendwie in der Zygote unterdrückt wird und deshalb für die folgenden Generationen verlustig geht. Es ließ sich zeigen, daß es in Wirklichkeit nicht so ist.

F<sub>1</sub>-Sporophytengeneration eines Normal-Fruchtkörpers aus einer Stammkreuzung  $3 \text{ CaQd}$   
(aus  $\text{Ca } 7 \text{ [g]} \times \text{Qd } 4$ ).  
AB  $\times$  CD

Tab. 18.

		CD									
		7	11	15	16	26	29	6	13	14	
AB	3	o	o	o	n	o	o	o	n	o	
	9	o	o	n	n	o	o	o	o	o	
	12	n	o	n	n	n	n	o	o	n	
	19	n	o	n	n	n	o	o	o	o	
	20	o	o	o	n	o	o	o	n	o	
	28	o	o	o	n	o	o	o	o	o	
	30	o	o	o	o	o	o	o	o	o	
	30	o	o	o	o	o	o	o	o	o	

Tab. 19.

		AD							
		2	8	17	23	27	5	18	25
CB	1	o	o	o	o	o	o	o	o
	4	o	o	o	o	o	o	o	o
	22	n	n	o	n	n	n	n	n
	21	o	o	o	o	o	o	o	o
	10	o	o	o	o	o	o	o	o
	24	o	o	o	o	o	o	o	o

3  $\text{CaQd } 1-30$  wurden mit fünf verschiedenen Ca P-Haplonten zurückgekreuzt, davon waren Ca 68 und 74 G-Formen, Ca 21, 31 und 48 aber g-Formen (s. Tab. 3). Selbstverständlich wurde berücksichtigt, daß diese fünf Ca-Einspormyzelien auch tatsächlich mit allen 3  $\text{CaQd}$ -Haplonten geschlechtlich reagieren, d. h. ein diploides Schnallenmyzel liefern. 3  $\text{CaQd } 1-30$  stammen von dem Fruchtkörper aus  $\text{Ca } 7 \times \text{Qd } 4$ . Bezüglich der Geschlechtsfaktoren ist dies eine Kombination AB  $\times$  CD. Die Zygote ist also ABCD und es müssen in der Nachkommenschaft folgende Geschlechtstypen herauspalteln: AB, CD, AD und CB, was tatsächlich zutraf. Nachgewiesen wurde dies durch Kombinieren von 3  $\text{CaQd } 1-30$  mit folgenden Geschlechtstypen: AB (Ca 7), Ab (Ca 41), aB (Ca 55) und CD (Qd 4). Von dem aus dem Fruchtkörper  $\text{Ca } 7 \times \text{Qd } 4$  (ABCD) herauspaltelnden Geschlechtstypen reagieren alle AB nur mit CD (Qd 4), alle CD mit dreien, nämlich AB (Ca 7), Ab (Ca 41) und aB (Ca 55), alle AD nur mit aB (Ca 55) und alle CB nur mit Ab (Ca 41) durch Schnallenbildung. Auf diese Weise ist also die Bestimmung des Geschlechtstypus möglich.

Tab. 20 zeigt das Ergebnis der Fruchtkörperkulturen von den Zweierkombinationen zwischen 3 CaQd 1—30 × Ca 68, 74; 21, 31 und 48. Wenn in der Nachkommenschaft (= 3 CaQd 1—30) aus dem Fruchtkörper Ca 7 × Qd 4 tatsächlich Knäuel-Fruchtkörper bildende Haplonten (g) herausgespalten sind, so müssen sie sich in der Tab. 20 dadurch zu erkennen geben, daß sie mit Ca 21, 31 und 48, die g sind, Knäuel-Fruchtkörper erzeugen, da diese, wie wir festgestellt haben auf Homozygotie des rezessiven Faktors g beruhen. Dies ist der Fall bei 3 CaQd 5, 6, 13, 14, 18, 21, 25. Sie bildeten mit Ca 21, 31 und 48 Knäuel-Fruchtkörper, mit Ca 68 und 74 (G-Haplonten) aber erzeugten sie infolge der Dominanz von G Normal-Fruchtkörper. Alle übrigen 3 CaQd-Einspormyzelien gaben sowohl mit den G-, als auch mit den g-Formen — und letzteres ist das Entscheidende — Normal-Fruchtkörper; sie besitzen also nicht die Anlage g, sondern jene für Normal-Fruchtkörperbildung G. Dementsprechend lieferte der Fruchtkörper 8 CaQd, der aus der Kreuzung von einem solchen 3 CaQd-Haplonten mit der Anlage G (= 3 CaQd 22) mit Ca 74 (G) stammte, in der Nachkommenschaft nur Normal-Fruchtkörper (Tab. 13 und 14). (Der Charakter von 3 CaQd 10 und 24 war wegen der geringen Fruktifikation nicht zu entscheiden.)

Tab. 20.

Rückkreuzung von den Haplonten 3 CaQd 1—30 mit den Ca P-Haplonten Ca 68, 74 (G) und Ca 21, 31 und 48 (g).

		G															g					?									
		1	2	3	4	7	8	9	11	12	15	16	17	19	20	22	23	26	27	28	29	30	5	6	13	14	18	21	25	10	24
ab	G	Ca 68	n	n	n	n	o	n	o	n	o	o	o	o	n	o	o	o	o	o	n	o	n	n	n	o	o	o	n	n	
		Ca 74	o	n	o	n	o	n	o	n	o	n	n	n	o	n	n	n	o	o	n	o	n	n	o	o	o	n	o	o	o
		Ca 21	o	o	o	n	o	n	o	o	n	n	o	n	n	n	o	n	o	n	o	n	o	o	K	o	o	o	o	o	o
		Ca 31	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	K	K	K	K	K	K	o
		Ca 48	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	o	n	n	K	K	K	K	o	K
		CB	AB	CD	AB	AB	CD	AB	CB	CD	AB	AB	CD	CD	CB	CB	AD	CB	AD	CD	CD	AD	AD	CD	AD	CD	AD	AD	CB		

Damit wurde also gezeigt, daß die Erbanlage g für Knäuel-Fruchtkörperbildung bei Kreuzung mit Abkömmlingen eines Stammes, der diesen Faktor überhaupt nicht besitzt, in der Nachkommenschaft wieder herauspaltet.

2. Die Nachkommenschaft des Normal-Frucht-  
körpers 1 CaSpe aus Ca 52 (g) × Spe 14.

Zu genau demselben Ergebnis führte auch noch eine andere derartige Untersuchung. Es handelt sich diesmal um die Nachkommenschaft eines Normal-Fruchthörpers 1 CaSpe, der in der Kombination von dem g-Haplonten Ca 52 mit Spe 14 gewachsen war. Auch dem Schizophyllumstamm Spe fehlt die Anlage für Knäuel-Fruchtkörperbildung g, da diese Fruktifikationsform nie in meinen Kulturen zu beobachten war.

1 CaSpe 1—22 untereinander in Zweierkombinationen kultiviert fruktifizierten überhaupt nicht. Nur in einem einzigen Falle 1 CaSpe 2 × 21 (von 60 verschiedenen Zweierkombinationen) kam es zur Bildung nichtstreuender Fruchtkörperanlagen, die sich nicht weiter entwickelten. Auch die Rückkreuzungen mit den Elternhaplonten Ca 52 und Spe 14 (soweit dies bezüglich des Geschlechts möglich war!) blieben steril. In dem Ausfall dieser Kulturen spricht sich also deutlich das Vorherrschen der Eigenschaften des Spe-Stammes in der Generation 1 CaSpe 1—22 aus, der schon auf S. 441 als sehr schlecht fruktifizierend charakterisiert wurde.

Tab. 21.

Rückkreuzung von den Haplonten 1 CaSpe 1—22 mit Ca 44 (g) und Kreuzung mit Qd 4 und 8.

		g					G					?											
		2	5	6	12	15	1	10	16	17	3	4	7	8	9	11	13	14	18	19	20	21	22
aB	{g}	Ca 44	K	K	K	K	K	n	n	n	n	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
CD	{	Qd 4	o	o	n	o	o	o	n	o	o	o	n	o	o	o	o	o	n	o	n	o	n
		Qd 8	o	o	n	n	o	o	o	n	o	o	o	o	o	o	n	n	o	n	o	o	n
			AF	eb	eb	Ab	Ab	AF	eF	eF	eF	eF	AF	AF	eb								
			Ab	Ab	Ab	eb	eb	Ab	eb	Ab	eb	eF	AF	eF	Ab								

Trotzdem gelang es wenigstens für einen Teil der 1 CaSpe-Haplonten ihre Natur bezüglich G,g aufzuklären. Tab. 21 zeigt die Resultate der Kreuzung 1 CaSpe 1—22 × Ca 44. Letzteres ist ein g-Haplont (Tab. 4); mit ihm haben 1 CaSpe 2, 5, 6, 12, und 15 Knäuel-Fruchtkörper gebildet, weshalb ihnen ebenfalls der Faktor g zukommt. 1 CaSpe 1, 10, 16, 17 haben mit Ca 44 Normal-Fruchtkörper geliefert. Es sind deshalb G-Einspormyzelien. Für die übrigen 1 CaSpe-Haplonten war, da sie mit

Ca 44 steril blieben, keine Entscheidung möglich. In den beiden unteren Querreihen der Tab. 21 sind noch die Kreuzungen von 1 CaSpe 1—22 mit zwei verschiedenen Einspormyzelien des Stammes Qd eingereiht. Mit diesen haben auch die g-Formen 1 CaSpe 2, 5, 6, 12 und 15 Normal-Fruchtkörper gebildet, da auch dem Stamme Qd, wie schon erwähnt, der Faktor g fehlt.

Alle Qd- und Spe-Haplonten verhielten sich in Kreuzungen mit g-Haplonten des Stammes Ca, da stets Normal-Fruchtkörperbildung eintrat (siehe auch S. 457), wie G-Haplonten von Ca. Danach können also alle Schizophyllumstämme, die keine Knäuel-, sondern nur Normal-Fruchtkörper hervorbringen (wie Qd, Spe, St und Ze), in ihren Fruchtkörpern als homozygotisch GG aufgefaßt werden.

Ganz allgemein können wir daraus folgern, daß für die Fruchtkörperbildung überhaupt eine Erbanlage für die morphologische Gestalt vorhanden ist, die allelomorph zu dem Faktor g des Ca-Stammes ist. Das geht besonders deutlich aus den Versuchen hervor, wo wir einen g-Haplonten mit einem Einspormyzel eines anderen Stammes (der diesen Faktor nicht besitzt) kreuzten. In der Nachkommenschaft spalten dann wieder g-Haplonten durch die Reduktionsteilung heraus. Dies offenbart einerseits, daß g eine Erbanlage im typischen Sinne, d. h. in den Chromosomen lokalisiert ist (s. S. 458). Es beweist andererseits, daß in dem Chromosom des fremden Haplonten (von Qd bzw. Spe), das homolog demjenigen des Ca-Haplonten ist, in welchem der Faktor g lokalisiert ist, ebenfalls ein Gestaltungsfaktor vorhanden ist, der zu g allelomorph ist. Er entspricht, wie wir sahen, dem Faktor G des Ca-Stammes (dadurch, daß er ebenfalls Normal-Fruchtkörperbildung erzeugt und über g dominiert). Es ist möglich, daß er genau denselben Faktor darstellt (qualitativ und quantitativ); es ist aber auch gut denkbar, daß in den verschiedenen Schizophyllumstämmen diese Faktoren sich gegenseitig wie multiple Allelomorphe verhalten, entsprechend den Verhältnissen, die Kniep für die Geschlechtstaktoren aufgefunden hat<sup>1</sup>. Eine Entscheidung dieser Frage ist allerdings hier nicht ohne weiteres möglich und konnte aus meinen Versuchen nicht gewonnen werden.

<sup>1</sup>) Darauf sind vielleicht die geringen, aber charakteristischen habituellen Verschiedenheiten der Normal-Fruchtkörper bei den einzelnen Stämmen zurückzuführen.

Im weiteren ergibt sich daraus noch eine Konsequenz. Wenn wir für mehrere Stämme einen genau qualifizierbaren<sup>1</sup> Gestaltungsfaktor, der in einem ganz bestimmten Chromosom liegt, ermittelt haben — und es ist nicht zu zweifeln, daß dies auch für alle anderen Stämme gilt, — so haben wir damit überhaupt einen bestimmten Faktor für die Fruchtkörperbildung an sich konstatiert. Für die schon von Wakefield (20), Kniep (11) und auch hier bereits geäußerte Meinung, daß für die Entwicklung der Fruchtkörper selbst (d. h. das Fruktifizieren) neben äußeren Einflüssen sicher auch innere Bedingungen eine Rolle spielen, wäre damit eine Stütze geboten. Insofern, als durch den sicheren Nachweis der Existenz einer genau fixierten Anlage für den morphologischen Charakter der Fruktifikationsformen es durchaus wahrscheinlich ist, daß für das Zustandekommen der Fruktifikation überhaupt bestimmte Erbanlagen maßgebend sind. Damit wären natürlich auch der Allgemeingültigkeit der Klebsschen Auffassung, wonach das Eintreten der Fortpflanzung willkürlich, nur durch Wechsel der Außenfaktoren veranlaßt oder unterdrückt werden kann, gewisse Grenzen gezogen.

Eine genaue Erbanalyse über die inneren Bedingungen des Eintretens der Fruktifikation überhaupt ist bisher noch nie gelungen. Meine darauf hin bei *Schizophyllum* angestellten Versuche blieben ergebnislos. Es stellen sich solchen Untersuchungen auch große Schwierigkeiten entgegen. Wenn es wirklich gelingt, für eine bestimmte Kombination zu zeigen, daß sie unter den allgemeinen äußeren Bedingungen unter denen eine andere stets oder doch fast immer fruktifiziert, niemals zur Fruchtkörperbildung kommt (wozu für beide Fälle möglichst zahlreiche Parallelversuche nötig sind), so ist damit noch wenig gewonnen, da wir ja von solch einer Kombination keine Nachkommen erhalten können. Man müßte in der Weise vorgehen, daß man verfolgt, ob in der Nachkommenschaft eines Fruchtkörpers aus einer gut fruktifizierenden Kombination wieder solche Haplonten auftreten, die in bestimmten Kombinationen sicher nicht fertil

<sup>1</sup>) Genau qualifiziert insofern, als er zu dem bekannten g-Faktor allelomorph ist und in dem dazu homologen Chromosom liegen muß, in dem g lokalisiert ist; ferner, daß er über g dominiert usw.

sind. Für die genaue Analyse des Erbvorganges käme es dabei vor allem auch auf ein großes Zahlenmaterial an, dessen Untersuchung entschieden auf große arbeitstechnische Schwierigkeiten stößt. Immerhin mag hier erwähnt sein, daß solche Untersuchungen für Pilze bei günstigeren Objekten vielleicht erfolgversprechender sind. Wenigstens habe ich dafür bei *Collybia velutipes* gewisse Anhaltspunkte, wie aus dem 2. Teile dieser Arbeit noch hervorgehen wird, gewonnen (s. S. 486/87 und S. 491 ff.).

#### IV. Über das Zahlenverhältnis der g- und G-Haplonten in der Nachkommenschaft heterozygoter Gg-Normal-Fruchtkörper.

Dadurch, daß wir bei dem vorliegenden Versuchsobjekte, einem Pilze aus der großen Gruppe der Basidiomyceten, imstande sind, die durch die Reduktionsteilung entstehenden Haplonten (Einspormyzelien) selbst zu fassen und mit ihnen planmäßig Kreuzungsversuche ausführen können, war es möglich aus verhältnismäßig kleinen Versuchszahlen den genauen Verlauf der Vererbung der Knäuel-Fruchtkörperbildung aufzuklären. Wenn es sich also hierbei um ein einziges Faktorenpaar g (Knäuel-Fruchtkörper bildend) und G (Normal-Fruchtkörper bildend), das in typischer Weise mendelt, handelt, dann müssen natürlich alle heterozygoten Gg-Normal-Fruchtkörper theoretisch 50<sup>0</sup>/<sub>0</sub> g- und 50<sup>0</sup>/<sub>0</sub> G-Haplonten erzeugen. Im folgenden sei das Verhältnis, in dem die g- und G-Haplonten bei den verschiedenen in den Tabellen aufgeführten Gg-Fruchtkörpern in der Nachkommenschaft auftraten, zahlenmäßig kurz zusammengestellt:

F <sub>1</sub> -Sporophyt. Gen. von Ca (Tab. 3 u. 4) <sup>1</sup>	43 G : 48 g
„ „ „ „ 7 Ca (Tab. 15)	1 G : 2 g
„ „ „ „ 13 Ca (Tab. 16 u. 17)	9 G : 7 g
„ „ „ „ 3 CaQd (Tab. 20)	21 G : 7 g
„ „ „ „ 1 CaSpe (Tab. 21)	4 G : 5 g

Zusammen für 147 Haplonten von 5 verschiedenen heterozygoten Gg-Normal-Fruchtkörpern 78 G : 69 g  
(theoretisch: 73,5 : 73,5)

<sup>1</sup>) 41 G plus 2 Geschlechtsmutanten, die ebenfalls G sind, die aber in den Tabellen nicht angeführt sind.

<sup>2</sup>) Diejenigen Haplonten, deren Charakter bezüglich G, g nach den ausgeführten Kreuzungen nicht ermittelt werden konnte, müssen unberücksichtigt bleiben.

Diese weitgehende Annäherung an das theoretisch zu erwartende Zahlenverhältnis gibt also nachträglich noch eine Bestätigung für die Annahme eines Merkmalspaares.

Schließlich sei hier noch darauf hingewiesen, daß, wie die angeführten Tabellen klar zeigen, durchaus unabhängige Spaltung der Faktoren  $g$  und  $G$  von den Geschlechtsfaktoren vorliegt.  $G$ - und  $g$ -Formen können nach Tab. 3 und 4 bezüglich ihres Geschlechts allen vier Typen angehören und zwar ungefähr gleich häufig. Auch bei den Stammkreuzungen zeigte sich, daß nicht etwa die Eigenschaft  $g$  des  $Ca$ -Elters an dessen Geschlechtstyp in der Nachkommenschaft gebunden ist.

Um dies kenntlich zu machen, ist der Geschlechtscharakter für jedes der 30  $CaQd$ - bzw. 22  $CaSpe$ -Einspormyzelien in den Tab. 20 und 21 bemerkt. Unter den sechs  $g$ -Haplonten der 3  $CaQd$ -Generation sind drei verschiedene Geschlechtstypen vertreten, einer, nämlich  $AB$  (das ist übrigens das Geschlecht des  $Ca$ -Elters  $Ca 7 [g]!$ ) fehlt, sicherlich nur deshalb, weil es sich um eine zu geringe Anzahl handelt. Das gleiche gilt von den 5  $g$ -Formen unter den 1  $CaSpe$ -Haplonten. Auch hier fehlt ein Geschlechtstyp, nämlich  $eF$ , der sicherlich auch als  $g$ -Haplont erhalten worden wäre, wenn größeres Zahlenmaterial zur Verfügung gestanden hätte.

## V. Über das Verhalten von $g$ - und $G$ -Haplonten in Vielsporkulturen.

Im vorausgehenden wurde das Auftreten der Knäuel- und Normal-Fruchtkörper für solche Kulturen erörtert, zu denen jeweils zwei bestimmte, geschlechtlich miteinander reagierende Einspormyzelien, miteinander kombiniert, verwendet wurden (Zweierkombinationen). Ich habe das Auftreten der beiden Fruktifikationsformen auch in solchen Kulturen verfolgt, die von Vielsporkulturen ausgingen. Zu diesem Zwecke wurde von der dichten Aussaat eines Fruchtkörpers auf die Gelatineplatte abpikiert, wobei Hunderte bis Tausende von Sporen auf diese Weise in das Agarröhrchen übertragen wurden. Die Sporen keimen aus, wobei sich die entstehenden Myzelien gegenseitig durchwuchern und da sich natürlich alle Geschlechtstypen in einer solchen Massenkultur vorfinden, so entsteht ein diploides Schnallenmyzel.

Von geringerem Interesse ist das Verhalten solcher Massenkulturen bei der Fruchtkörperbildung, die von homozygoten  $gg$ - oder  $GG$ -Fruchtkörpern stammten. Wie zu erwarten, treten

Tab. 22.

Auftreten von Knäuel- und Normal-Fruchtkörpern in Vielsporkulturen (sehr viel Sporen):

1. P-Fruchtkörper: gg (= Knäuel-Fruchtkörper)		2. P-Fruchtkörper: GG (= homozygoter Normal-Frucht- körper)		3. P-Fruchtkörper: Gg (= heterozygoter Normal-Frucht- körper)		
Gene- ration	aus Fruchtkörper	Gene- ration	aus Fruchtkörper	Gene- ration	aus Fruchtkörper	
1 Ca	[Ca 13 × 44]	<b>K</b>	3 Ca [Ca 12 × 74]	o	Ca I } = Stamm Ca	<b>n</b>
2 Ca	[Ca 13 × 113]	<b>K</b>	9 Ca [Ca 116 × 2]	o	Ca II } = Stamm Ca	<b>n</b>
6 Ca	[Ca 8 × 15]	<b>K</b>	8 CaQd [3 CaQd 22 × Ca 74]	<b>n</b>	Ca III } = Stamm Ca	<b>n</b>
8 Ca	[Ca 8 × 55]	o	Qd = Stamm Qd	n	5 Ca [Ca 12 × 31]	o
10 Ca	[Ca 7 × 111]	o	Spe = Stamm Spe	n	7 Ca [Ca 12 × 21]	o
12 Ca	[8 Ca 5 × 12]	o	St = Stamm St	o	13 Ca [7 Ca 3 × 6]	o
16 Ca	[12 Ca 2 × 8]	<b>K</b>			17 Ca [Ca 74 × 8 Ca 12]	o
19 Ca	[Ca 89 × 8 Ca 5]	o			18 Ca [Ca 109 × 8 Ca 1]	o
20 Ca	[Ca 35 × 8 Ca 5]	<b>K</b>			1 CaQd [Qd 1 × Ca 9]	o
10 CaQd	[3 CaQd 13 × Ca 31]	<b>K</b>			2 CaQd [Qd ? × Ca 52]	<b>n</b>
					3 CaQd [Qd 4 × Ca 7]	o
					4 CaQd [3 CaQd 22 × 18]	<b>n</b>
					5 CaQd [3 CaQd 22 × 25]	<b>n</b>
					6 CaQd [3 CaQd 22 × 5]	o
					7 CaQd [3 CaQd 20 × 13]	<b>n</b> <sup>1</sup>
					9 CaQd [3 CaQd 22 × Ca 21]	<b>n</b>
					10 CaQd [Ca 74 × 3 CaQd 13]	<b>n</b>

in ersterem Falle nur Knäuel-Fruchtkörper auf, in letzterem nur Normal-Fruchtkörper. (Tab. 22, 1 und 2.) Von einiger Bedeutung ist hingegen das Verhalten solcher Massenkulturen, die von heterozygoten Normal-Fruchtkörpern (Gg) stammen. Wie Tab. 22, 3 zeigt, sind hier nur Normalfruchtkörper entstanden. Dieses Ergebnis ist nicht ohne weiteres verständlich; es kann jedenfalls nicht auf der Dominanz von G über g allein beruhen. In Kulturen, die von sehr vielen Sporen ausgehen, die von einem heterozygoten Normal-Fruchtkörper herkommen, sind sowohl g als auch G-Haplonten vorhanden. Da ferner, wie S. 465 betont wurde, unabhängige Spaltung hinsichtlich der Geschlechtstypen besteht, so werden, da natürlich auch alle vier Geschlechtstypen in solcher Massenkultur vertreten sind, alle vier Geschlechtstypen sowohl als g- als auch als G-Formen vorhanden sein. Da die geschlechtliche Reaktion, d. h. die Kopulation zwischen ab und AB sowie zwischen Ab und aB<sup>2</sup> stattfindet, und zwar wie anzunehmen ist nicht nur einmal,

<sup>1</sup>) Anfänglich an einer Stelle auch etwas K, wenig.

<sup>2</sup>) Wenn wir nur einmal den Stamm Ca ins Auge fassen, für den wir die Geschlechtstypen so bezeichnet haben.

sondern zwischen den vielen Sporen bzw. den aus ihnen hervorgehenden (zunächst haploiden) Myzelien oftmals, so müßten also in dem diploiden Myzel Hyphen vorhanden sein, bei denen die Paarkerne einer Zelle beide  $G$ , oder der eine  $G$ , der andere  $g$  und schließlich auch beide  $g$  enthalten. In den beiden ersten Fällen müssen Normal-Fruchtkörper entstehen, in letzterem Falle aber Knäuel-Fruchtkörper. Die Bedingungen, daß in solchen Massenkulturen neben Normal-Fruchtkörpern auch Knäuel-Fruchtkörper auftreten, wären also an sich vorhanden. Wenn wir trotzdem immer nur Normal-Fruchtkörper vorfinden, so beruht dies offenbar auf einer Selektionserscheinung. Wir müssen also annehmen, daß zwar die erblichen Bedingungen für Knäuel-Fruchtkörperbildung ( $g \times g$ ) vorhanden sind<sup>1</sup>, daß aber faktisch, wenn eine solche Kultur zur Fruktifikation schreitet, diejenigen Myzelteile, welche ihrer Zusammensetzung nach Normal-Fruchtkörper erzeugen müssen ( $G \times G$  und  $G \times g$ ), einen Vorzug gegenüber solchen diploiden Teilen des Myzels haben, die, weil sie  $g \times g$  sind, Knäuel-Fruchtkörper liefern müßten. Diese Selektionserscheinung ist um so interessanter, als sich die Selektion anscheinend erst geltend machen kann, nachdem die Geschlechtskopulation erfolgt ist.

Ich habe die Tatsache, daß in Vielsporkulturen von heterozygoten  $Gg$ -Fruchtkörpern immer nur Normal-Fruchtkörper auftreten, auch in solchen Kulturen bestätigt gefunden, in denen nicht von einem Myzel, das aus sehr viel Sporen stammte, ausgegangen wurde, sondern von einem Vielspormyzel, das durch Kombinieren mehrerer, genau bekannter Einspormyzelien erhalten wurde. Die Einspormyzelien wurden dabei gleichzeitig in den jeweiligen Versuchskolben ganz nahe zusammen geimpft. Über die Zusammensetzung solcher Kulturen sowohl nach den Geschlechtstypen als gleichzeitig auch nach den Faktoren  $g$  und  $G$  bringen die Angaben in den Tab. 23 und 24 genaue Auskunft. Das Ergebnis war immer dasselbe: Bildung von Normal-Fruchtkörpern ausschließlich, auch wenn theoretisch die Möglichkeit zur Knäuel-Fruchtkörperbildung vorhanden war.

<sup>1</sup>) Man müßte dies dadurch nachweisen können, daß man das Myzel einer solchen Massenkultur sehr fein zerteilt und von solchen Myzelteilchen neue, getrennte Fruchtkörperkulturen herstellt. Dieser Versuch wurde leider bisher nicht gemacht.

Tab. 23.

Die Fruktifikation von Vielsporkulturen von bestimmter Zusammensetzung:

1. Bezüglich der Geschlechtstypen ist die Zusammensetzung stets vom Typus  $AB \times ab \times Ab \times aB$ , wo noch ein fünfter Haplont hinzugefügt ist, ist es einer von einem anderen Stamm, der also mit allen übrigen Ca-Haplonten bezüglich Schnallenbildung positiv reagiert.

<p>a) 4 mal g: <math>g \times g \times g \times g</math></p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 9 \times 31 \times 8 \times 55</math>    <b>K</b></p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 9 \times 31 \times 8 \times 15</math>    <b>K</b></p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 7 \times 21 \times 8 \times 15</math>    <b>K</b></p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 7 \times 31 \times 8 \times 113</math>    <b>K</b></p> <p>b) 3 mal g, 1 mal G: <math>G \times g \times g \times g</math></p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 12 \times 62 \times 8 \times 15</math>    n</p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 12 \times 111 \times 8 \times 15</math>    n</p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 12 \times 62 \times 8 \times 120</math>    o</p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 72 \times 62 \times 8 \times 15</math>    o</p> <p style="margin-left: 2em;">Spe 10 <math>\times</math> Ca 31 <math>\times</math> 8 <math>\times</math> 15    n (anfänglich etwas K)</p> <p style="margin-left: 2em;">Qd 1 <math>\times</math> Ca 31 <math>\times</math> 8 <math>\times</math> 15    n</p>	<p>d) 2 mal g, 3 mal G: <math>G \times g \times G \times g \times G</math></p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 12 \times 62 \times 128 \times 120 \times Spe\ 10</math>    n</p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 12 \times 62 \times 128 \times 120 \times Qd\ 1</math>    o</p> <p>e) 1 mal g, 3 mal G:</p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 12 \times 62 \times 128 \times Spe\ 10</math>    n</p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 12 \times 62 \times 128 \times Spe\ 13</math>    o</p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 12 \times 62 \times 128 \times Qd\ 1</math>    n</p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 12 \times 62 \times 128 \times Qd\ 2</math>    o</p>
<p>c) 2 mal g, 2 mal G: <math>G \times g \times G \times g</math></p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 12 \times 62 \times 128 \times 120</math>    n</p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 12 \times 111 \times 128 \times 120</math>    o</p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 12 \times 62 \times 128 \times 15</math>    n</p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 12 \times 62 \times 128 \times 55</math>    o</p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 12 \times 21 \times 128 \times 120</math>    o</p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 12 \times 21 \times 128 \times 15</math>    o</p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 72 \times 62 \times 128 \times 120</math>    n</p> <p style="margin-left: 2em;">Spe 10 <math>\times</math> Ca 62 <math>\times</math> 128 <math>\times</math> 120    n</p> <p style="margin-left: 2em;">Qd 1 <math>\times</math> Ca 62 <math>\times</math> 128 <math>\times</math> 120    n</p>	

Tab. 24<sup>1</sup>.

2. Kulturen mit 3 verschiedenen Haplonten, die ersten beiden geschlechtlich miteinander reagierend, der dritte Haplont reagiert mit keinem von den beiden anderen.

<p>a) <math>G \times G \times g</math></p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 12 \times 68 \times 44</math> [<math>AB \times ab \times aB</math>]    n</p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 63 \times 126 \times 41</math> [<math>AB \times ab \times Ab</math>]    n</p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 109 \times 121 \times 64</math> [<math>aB \times Ab \times AB</math>]    n</p> <p style="margin-left: 2em;">3 CaQd 8 <math>\times</math> 22 <math>\times</math> Ca 64 [<math>AD \times CB \times AB</math>]    n</p>	<p>b) <math>g \times g \times G</math></p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 64 \times 62 \times 121</math> [<math>AB \times ab \times Ab</math>]    <b>K</b></p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 85 \times 111 \times 94</math> [<math>AB \times ab \times aB</math>]    <b>K</b></p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 44 \times 41 \times 126</math> [<math>aB \times Ab \times ab</math>]    <b>K</b></p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 41 \times 57 \times 3\ CaQd\ 19</math> [<math>Ab \times aB \times AB</math>]    <b>K</b></p>
<p>c) <math>G \times g \times g</math></p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 94 \times 41 \times 21</math> [<math>aB \times Ab \times ab</math>]    n</p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 109 \times 41 \times 64</math> [<math>aB \times Ab \times AB</math>]    n</p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 66 \times 62 \times 41</math> [<math>AB \times ab \times Ab</math>]    n</p> <p style="margin-left: 2em;">3 CaQd 22 <math>\times</math> Ca 21 <math>\times</math> 44 [<math>CB \times ab \times aB</math>]    n</p>	<p>d) <math>G \times g \times G</math></p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 94 \times 41 \times 68</math> [<math>aB \times Ab \times ab</math>]    n</p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 109 \times 41 \times 12</math> [<math>aB \times Ab \times AB</math>]    o</p> <p style="margin-left: 2em;"><math>Ca\ 66 \times 62 \times 121</math> [<math>AB \times ab \times Ab</math>]    n</p> <p style="margin-left: 2em;">3 CaQd 22 <math>\times</math> Ca 21 <math>\times</math> 109 [<math>CB \times ab \times aB</math>]    n</p>

<sup>1</sup>) Anmerkung zu Tab. 23 und 24: Sämtliche Kulturen wurden doppelt hergestellt.

Von Interesse sind besonders die unter 2, b (Tab. 24) angeführten Ergebnisse. Es handelt sich hier um Kulturen, bei denen drei Einspormyzelien zusammengeimpft wurden. Zwei davon sind g-Haplonten, die sexuell miteinander reagieren, das Dritte enthält den Faktor G, ist aber bezüglich seines Geschlechts so gewählt, daß es mit beiden anderen Haplonten nicht zu kopulieren vermag. Es trat dann nur Knäuel-Fruchtkörperbildung ein; Normal-Fruchtkörper sind nicht auch nicht etwa in Form kleiner Anlagen gebildet worden. Dies ist ein Beweis dafür, daß nicht etwa irgendwelche Stoffe, die von G-Haplonten ausgeschieden werden, Selektion bewirken.

Die Dominanz von G über g zusammen mit der soeben geschilderten Selektionserscheinung können eine Erklärung dafür bieten, warum Knäuel-Fruchtkörper von *Schizophyllum* in der Natur nicht beobachtet werden. Ganz abgesehen davon wird man, wenn man derartige Gebilde in der Natur antreffen würde, nicht an Fruchtkörper von *Schizophyllum commune* denken.

## B. Untersuchungen an *Collybia velutipes* (Curt).

### I. Das Ausgangsmaterial.

Die Kultur dieses Pilzes ist einfach, da er auf Agar in Reagenzgläsern verhältnismäßig leicht zu fruktifizieren vermag. Besonders wertvoll ist die Eigenschaft, daß manche (nicht alle) Einspormyzelien haploide Fruchtkörper entwickeln, Fruchtkörper, die auf Einspormyzelien entstehen, die also in allen Teilen haploid sind. Die Reduktionsteilung in den Basidien unterbleibt und daher entstehen Sporen, die alle bezüglich ihrer Erbanlagen untereinander völlig gleich und genotypisch ebenso wie das Elternmyzel des Einsporfruchtkörpers beschaffen sind.

Mein Ausgangsmaterial stammte von acht Fruchtkörpern verschiedener Herkunft aus der Natur. Für den Hauptteil der Untersuchungen wurden nur die folgenden Stämme verwendet.

Stamm	Gp	} von zwei verschiedenen Standorten aus den Würzburger Glacisanlagen.
„	Gv	
Stamm	Cy	} zwei verschiedene Fruchtkörper von ein- und demselben Standort (Baumstumpf im Botanischen Garten).
„	Cv	

Die Zahl der von diesen Stammfruchtkörpern gewonnenen Einspormyzelien betrug bei Gp : 10, bei Gv : 8, bei Cy : 41 und bei Cv : 16 Stück.

## II. Heterothallie bei *Collybia velutipes*.

Kniep führt diesen Pilz bereits in seiner ersten Arbeit, die sich mit der Geschlechtsdifferenzierung bei höheren Basidiomyzeten befaßt (9), unter jenen an, die heterothallisches Verhalten zeigen. Später bestätigte Vandendries (19) auf Grund des Verhaltens ganz weniger Einspormyzelien zueinander diese Angabe. Eingehender wurde die Heterothallie bei *Collybia velutipes* bisher nicht untersucht. Deshalb scheint es angebracht, einiges über diesen Punkt vor auszuschicken, um so mehr, als einige neuere Arbeiten (Vandendries (19), Mounce (13), die sich mit der Heterothallie anderer Arten befassen, nicht völlig mit der Erklärung, die Kniep für das Verhalten von *Aleurodiscus* und *Schizophyllum* gegeben hat, übereinzustimmen scheinen.

Die oben genannten P-Haplonten wurden, um ihr geschlechtliches Verhalten zu studieren, miteinander kombiniert, und zwar zunächst die Nachkommenschaft jedes Stammfruchtkörpers für sich. Tab. 25 stellt das Ergebnis der Kombination von 18 beliebigen der 41 isolierten  $F_1$ -Haplonten des Stammfruchtkörpers Cy dar (206 verschiedene Kombinationen). Die +-Zeichen geben an, daß in den betreffenden Kombinationen Schnallenbildung (Kopulation) auftrat, — bedeutet, daß keine geschlechtliche Reaktion stattfand. Die Tabelle zeigt nicht die Verhältnisse eines einfachen Viererschemas, das erhalten werden müßte, wenn nur viererlei Geschlechtstypen aufgetreten wären. Bei genauerem Betrachten lassen sich vielmehr sieben verschiedene Typen feststellen: 1. Cy 1 (nur einmal vertreten), 2. Cy 2 (ebenso: Cy 5, 6), 3. Cy 3 (ebenso Cy 10, 12, 15, 35), 4. Cy 4 (ebenso Cy 21, 36), 5. Cy 8 (ebenso Cy 9), 6. Cy 16 (ebenso Cy 29, 31), und 7. Cy 38 (nur einmal vertreten). Wenn wir diese sieben verschiedenen Typen in der Weise ordnen, wie das in Tab. 26 geschehen ist, so erhalten wir, wenn wir zunächst nur die innerhalb der inneren Umrahmung verzeichneten Haplonten betrachten, das typische Bild eines einfachen Viererschemas. Wir können die viererlei Geschlechtstypen (innerhalb der Umrahmung) durch die

Ergebnis der Kombination von 19 P-Haplonten des Stammes *Cy* untereinander<sup>1</sup>.

Tab. 25.

	1	2	3	4	5	6	8	9	10	12	15	16	21	29	31	35	36	38
1	—	—	+	+	—	—	+	+	+	+	+	—	+	—	—	+	+	+
2	—	—	+	+	—	—	—	—	+	+	+	—	+	—	—	—	+	+
3	+	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
4	+	+	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	—	—	+	+	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	+	+	—
6	—	—	+	+	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	+	—
8	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	—
9	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—
10	+	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
12	+	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
15	+	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
16	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
21	+	+	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
29	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
31	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
35	+	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
36	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
38	+	—	+	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	+	+	+	—	—

Tab. 26.

	AB					ab			Ab			aB		AB		aB		Ab	
	3	10	12	15	35	2	5	6	16	29	31	8	9	4	21	36	38	1	
AB {	3	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
10	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	+	+
15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	+	+
35	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	+	+
ab {	2	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—
6	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—
Ab {	16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+
29	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—
aB {	31	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	+
9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	+
AB {	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
aB {	36	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
38	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ab {	1	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Formeln AB, ab, Ab und aB kennzeichnen; ihre gegenseitige Reaktionsweise ist dadurch völlig geklärt. Wir finden nun aber auch, daß sich die außerhalb der inneren Umrahmung angeordneten Haplonten wie Geschlechtsmutanten im Sinne Knieps verhalten. Da das Wesen dieser Erscheinung bereits im

<sup>1</sup>) + bedeutet Kopulation (Schnallenbildung), — Ausbleiben derselben.

ersten Teil (S. 438 u. 439) an einem Fall bei Schizophyllum erläutert wurde, kann ich mich hier auf die bloße Angabe der Formeln (siehe Tab. 26) beschränken. Sie vermögen vollständig die Kompliziertheit der Tab. 25 zu erklären.

Bei den Stämmen Gp und Gv stimmte das Ergebnis der Kombination ihrer Nachkommen je für sich untereinander ebenfalls mit dem Viererschema überein. Hier zeigten sich einfache und klare Verhältnisse. Damit ist der Beweis geliefert, daß auch bei *Collybia velutipes* die Heterothallie auf Dihybridismus (2 Geschlechtsfaktorenpaare) beruht.

Im Anschlusse hieran sei aber noch einiges bezüglich der in der Tab. 26 als Geschlechtsmutanten bezeichneten Haplonten gesagt. Es wurde schon früher erwähnt (S. 438 und 439), daß die Reaktionsweise von Geschlechtsmutanten auch durch die Annahme, daß gewisse Mischmyzelien vorliegen, erklärt werden kann und daß erst für jeden Fall genau zu prüfen ist (durch die Untersuchung der folgenden Generation), welche der beiden Möglichkeiten tatsächlich vorliegt. So könnte z. B. Cy 4 im B-Faktor mutiert sein (AB) oder aber ein Mischmyzel (AB, Ab) sein. Was im einzelnen Falle zutrifft, habe ich nicht jedesmal untersucht. Ich habe für die später zu erwähnenden Vererbungsversuche, wenn irgend möglich, immer solche Einspormyzelien verwendet, die in den Kombinationstabellen völlig eindeutig reagierten.

Tabelle 27.

Ergebnis der Kombination der Nachkommenschaft des Fruchtkörpers 7 Cy (aus Cy 2 × 15, Tab. 26) mit den P-Haplonten von Cy: Cy 15, 2, 16 und 8.  
(7 Cy 22 ist ausgefallen.)

		a/ABAbA										B														
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	23	24	25	26
AB	Cy 15	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+
ab	Cy 2	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-
Ab	Cy 16	+	-	-	+	+	-	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	+	-
aB	Cy 8	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	+	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-

Obgleich ich der Erscheinung der Mutation der Geschlechtsfaktoren wegen eines anderen Arbeitszieles weniger Beachtung widmete, so sei hier doch ein Beispiel angeführt, aus dem mit Sicherheit hervorgeht, daß dieses Phänomen nicht nur auf *Schizophyllum*, an dem Kniep es entdeckte, beschränkt ist,

sondern auch bei *Collybia velutipes* vorkommt. Nach allem was ich beobachtete, scheint dieser Pilz sogar leicht und häufig zu mutieren. Tab. 27 zeigt das Ergebnis der Kombination von 25 Nachkommen des Fruchtkörpers 7 Cy (aus Cy 2  $\times$  15, Tab. 26) mit den vier Geschlechtstypen AB (Cy 15), ab (Cy 2), Ab (Cy 16) und aB (Cy 8), der P-Haplonten von Cy. Der Elternfruchtkörper entstammte einer Kombination ab  $\times$  AB. Es mußten demnach in der Nachkommenschaft viererlei Geschlechtstypen auftreten: AB, ab, Ab und aB. Das war auch, wie Tab. 27 zeigt, tatsächlich der Fall: z. B. 7 Cy 2 (=AB), 7 Cy 6 (=ab), 7 Cy 3 (=AB) und 7 Cy 4 (=aB). Außerdem traten aber noch zwei verschiedene weitere Geschlechtstypen auf, die sich wie Geschlechtsmutanten im B-Faktor verhielten (7 Cy 1, 18, 24 = aB und 7 Cy 13, 16, 17 = AB). Das Verhalten beider wäre auch durch Mischmyzelien von der Art ab, aB (für 7 Cy 1 usw.) bzw. AB, Ab (für 7 Cy 13 usw.) zu erklären. Für 7 Cy 17 wurde festgestellt, daß es kein Mischmyzel ist, sondern daß es sich tatsächlich um eine Mutante AB handelt. 7 Cy 17 hatte nämlich einen haploiden Fruchtkörper geliefert, dessen Nachkommenschaft völlig gleich ist, und zwar wie 7 Cy 17 sexuell reagieren muß (s. S. 469), wenn dieses Elternmyzel eine Geschlechtsmutante ist. Tab. 28 zeigt, daß alle Nachkommen des haploiden Fruchtkörpers aus 7 Cy 17 (er wurde 14 Cy genannt) genau wie 7 Cy 17 sowohl mit Cy 2 (ab) als auch mit Cy 8 (aB) kopulieren. Damit ist klar erwiesen, daß 7 Cy 17 kein Mischmyzel (AB, Ab), sondern eine Mutante AB ist. Denn wenn 7 Cy 17 ein Mischmyzel wäre, so könnte zwar ebenfalls ein haploider Fruchtkörper entstehen, jedoch entweder 1. nur aus dem AB- oder 2. nur aus dem Ab-Partner

Tab. 28.

Ergebnis der Kombination der Nachkommenschaft des haploiden Fruchtkörpers 14 Cy (aus 7 Cy 17; Tab. 27) mit den P-Haplonten von Cy: Cy 15, 2, 16 und 8.

		AB											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
AB	Cy 15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
ab	Cy 2	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+
Ab	Cy 16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
aB	Cy 8	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+	+

des Mischmyzels oder endlich 3. auch aus beiden<sup>1</sup>. Auf alle Fälle wäre auch ein derartiger Fruchtkörper haploid, da die beiden Partner des Mischmyzels AB und Ab nicht sexuell miteinander reagieren (keine Schnallenbildung). Im ersten Falle wären die Sporen alle AB (die daraus hervorgehenden Haplonten würden dann alle nur mit Cy 2 [ab] reagieren), im zweiten wären alle Ab (Reaktion aller Nachkommen nur nicht Cy 8 [aB]), im dritten Falle gäbe es Nachkommen AB und solche vom Typ Ab. Ein Teil würde dann nur mit ab (Cy 2), ein anderer nur mit aB (Cy 8) Schnallen bilden, niemals aber kämen Haplonten zustande, die mit Cy 2 und Cy 8 gleichzeitig reagieren. Auf dem Wege über haploide Fruchtkörperbildung läßt sich also ebenfalls (bei geeignetem Versuchsobjekt) die Frage, ob Mischmyzel oder ob Mutante, einwandfrei entscheiden.

Die P-Haplonten des Stammfruchtkörpers Cv untereinander kombiniert, ergaben eine Tabelle, die nicht ohne weiteres aufzuklären war (Tab. 29). Es hätten zu diesem Zwecke die Nachkommen von Fruchtkörpern aus verschiedenen +-Kombinationen in ihrem gegenseitigen geschlechtlichen Verhalten sowie gegenüber den P-Haplonten festgestellt werden müssen. Davon habe ich, da der Stamm Cv für die eigentlichen Versuche nur wenig

Tab. 29.

Ergebnis der Kombination der 16 P-Haplonten des Stammes Cv untereinander.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+	—	—	+	—	+
2	—	—	—	+	—	—	—	+	+	—	+	—	—	+	—	+
3	—	—	—	+	—	—	—	+	+	—	+	—	—	+	—	+
4	—	+	+	—	—	+	+	—	—	+	—	—	+	—	+	—
5	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+	—	—	+	—	+
6	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+
7	—	—	—	+	—	—	—	+	+	—	+	—	—	—	—	+
8	+	+	+	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—
9	+	+	+	—	+	—	+	—	—	+	—	+	+	—	+	—
10	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	+	—	—	+	—	+
11	+	+	+	—	+	—	+	—	+	—	+	+	+	—	+	—
12	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	+	—	+
13	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	+	—	—	+	—	+
14	+	+	+	—	+	—	—	—	+	—	+	+	+	—	+	—
15	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—
16	+	+	+	—	+	+	+	—	—	+	—	+	+	—	—	—

<sup>1)</sup> Im letzteren Falle (3) könnten wir von einem haploiden Chimärenfruchtkörper sprechen.

in Betracht kam, abgesehen. Daß keine prinzipielle Abweichung besteht, sondern auch hier die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts auf zwei Geschlechtstypen beruht, mag daraus ersehen werden, daß unter den Nachkommen eines Fruchtkörpers  $Cv\ 9 \times Gv\ 5$  nur viererlei Geschlechtstypen auftraten, die nur paarweise miteinander reagierten.

Erwähnt sei noch, daß die Stämme Gp und Gv gegenseitig völlig fertil waren, ebenso gegenüber den Cy- und Cv-Haplonten. Die Cy- und Cv-Einspormyzelien miteinander kombiniert gaben aber nur zum Teil Schnallenbildung. Das wird verständlich, wenn wir die auf S. 469 angegebene Herkunft der verschiedenen Stammfruchtkörper in Betracht ziehen. Es handelt sich nämlich nur um drei verschiedene Standorte, von denen die Ausgangsfruchtkörper gesammelt wurden, da der Cv- und Cy-Fruchtkörper ganz nahe beieinander (am selben Baumstumpf) gewachsen waren.

### III. Untersuchungen über die Vererbung der Myzelfärbung.

#### 1. Äußerliche Verschiedenheiten der Einspormyzelien.

Nachdem ich bei *Schizophyllum* einen typischen Fall mendelnder Vererbung festgestellt hatte, die aber immer erst am diploiden Organismus erkannt werden konnte (Fruktifikationsform), versuchte ich bei *Collybia* womöglich die Vererbung einer Eigenschaft zu studieren, die sich schon im haploiden Zustande, also an den Einspormyzelien selbst äußerlich dokumentiert<sup>1</sup>. Darnach müßte sich ein eventuelles Aufspalten schon am Aussehen der Haplonten zeigen lassen.

Zu diesem Zwecke wurden die von den vier Stammfruchtkörpern gewonnenen P-Haplonten einer genaueren Untersuchung nach geeigneten und gut charakterisierbaren Merkmalen unterworfen. An solchen Merkmalen kamen in Betracht die makroskopische wie die mikroskopische Wuchsform, das Fehlen oder

<sup>1</sup>) Während diese Versuche bereits im Gange waren, erschien eine Arbeit von R. Vandendries (19), in welcher er unter anderem erwähnt, daß er bei *Panaeolus campanulatus* eine bestimmte mikroskopische Wuchsform des Myzels beobachtet hat, die sich auch in der Nachkommenschaft wiederfand. Er hat angenommen, daß es sich um eine erbliche Erscheinung handeln müsse; eingehendere Untersuchungen hat er aber auf diesem Gebiete nicht angestellt (siehe auch F. Zattler, Referat über Vandendries, Bot. Centralbl., 1923, N. F., 3, 54).

Vorhandensein von Luftmyzel, Oidien usw. Alle diese Eigenschaften erwiesen sich aber nach einer Reihe von Vorversuchen als wenig geeignet für eine genaue Erbanalyse; ich konnte — wenigstens bei meinem Material — keine typischen Formen in dieser Beziehung herausfinden.

Erfolgversprechender schien es, die Farbe des Myzels auf ihre Vererbung zu untersuchen. Während von den 41 Cy-Einspormyzelien alle eine  $\pm$  starke gelbbraune Färbung zeigten, deren Stärke für jedes Einspormyzel in beiden Parallelkulturen stets sehr genau übereinstimmte, traten unter den Cv-, Gv- und Gp-Haplonten außer solchen von verschiedener Intensität der Braunfärbung auch solche auf, die rein weiß waren. Solche Myzelien waren z. B. Cv 7, 9, Gv 4, Gp 5. Sie waren sich, obwohl sie von Fruchtkörpern verschiedener Herkunft stammten, in ihrem ganzen Phänotypus sehr ähnlich. Derartige »rein weiße« Einspormyzelien, wie sie fortan genannt seien, stimmen nicht nur darin überein, daß sie keinerlei Braunfärbung zeigen, sie zeichnen sich auch durch ihren Wuchs aus. Das Myzel, das sonst meist  $\pm$  struppig ist und am oberen Ende der Agarschräglfläche im Reagenzglas nach einiger Zeit einen dichten fast nur aus Oidien bestehenden Myzelbausch entwickelt, ist bei den rein weißen Einspormyzelien in allen Teilen viel glatter. Es führt nur in mäßiger Menge Oidien, bildet daher niemals Oidien-Watten. Das Luftmyzel ist zumeist nur gering entwickelt und läßt sich am besten durch die Bezeichnung »glatthaarig« und »regelmäßig« charakterisieren<sup>1</sup>.

Mit Ausnahme dieser rein weißen Haplonten wiesen alle übrigen Braunfärbung auf. Die Färbung war durchaus nicht bei allen gleich stark. Aber es zeigte sich bei Wiederholung der Kulturen, daß für ein bestimmtes Myzel eine bestimmte Intensität von braun charakteristisch ist. Es sei hier vorweggenommen, daß sämtliche Kulturen zum Studium der Myzelfärbung mindestens doppelt ausgeführt wurden, alle in großen Reagenzgläsern mit schräg erstarrtem Agar (s. S. 436).

<sup>1</sup>) Mikroskopische Betrachtung: Hyphen gewöhnlich sehr schmal, unregelmäßig; in +-Kombinationen vom Typus rein weiß  $\times$  rein weiß Schnallen daher weniger deutlich wie in allen anderen +-Kombinationen. Trotzdem sind aber auch hier »verschmolzene Schnallen« immer feststellbar.

Da einerseits die rein weißen, andererseits die verschieden braun gefärbten Einspormyzelien auch bei wiederholter Kultur und auch auf Agarplatten immer ein gut übereinstimmendes Bild ergaben<sup>1</sup>, lag die Annahme nahe, daß es sich hier um genotypische Verschiedenheiten handeln müsse. Im folgenden sei über die Versuche zur Analysierung dieser Eigenschaften berichtet.

## 2. Die Nachkommenschaft eines Fruchtkörpers aus »rein weiß« × »intensiv braun«.

Der rein weiße Haplont Cv 9 wurde mit einem Einspormyzel Gv 5 gekreuzt, das eine starke Braunfärbung über die ganze Schrägfläche des Agars hinweg aufwies. Diese Kombination bildete Schnallen und entwickelte nach geraumer Zeit einen Fruchtkörper, der in meinen Protokollen die Bezeichnung 1 CvGv führt. Hiervon wurden 48 Einspormyzelien gewonnen, von denen drei ausgeschaltet werden mußten (wegen Verunreinigung bzw. sehr kümmerlichen Myzelwuchses). Von den übrigen 45 1 CvGv-Haplonten waren eine ganze Reihe typisch rein weiß wie der eine Elter (Cv 9), andere waren ungefähr ebenso intensiv braun wie der andere Elter (Gv 5). Ein Rest, der etwa die Hälfte ausmachte, zeigte ebenfalls Braunfärbung, die aber sehr deutlich geringer war als bei den intensiv braunen Haplonten. Diese schwächer braunen Einspormyzelien zeigten nicht alle dieselbe Intensität der Färbung, vielmehr fielen solche mit einer deutlicheren Braunfärbung auf (hellbraun), während andere nur ganz leicht weißbräunlich gefärbt waren.

Auf Grund dieses Befundes versuchte ich die 45 1 CvGv-Haplonten in vier Gruppen einzuteilen, die ich 1. rein weiß, 2. intensiv braun, 3. hellbraun und 4. weiß bräunlich nannte. In Tab. 30 ist dies wiedergegeben. Dort findet sich auch für jede der vier Gruppen nochmals eine kurze Diagnose.

Bevor ich Tab. 30 eingehender erörtern kann, sind jedoch noch einige allgemeinere Erwähnungen zu treffen.

Ohne weiteres erkenntlich, und sehr scharf ausgeprägt ist die 1. Gruppe: rein weiß. Die zur Gruppe 2: intensiv braun zusammengefaßten Haplonten fallen ebenfalls durch ihr einheitliches Gepräge sofort auf. Allerdings ist die Färbung nicht bei allen ganz exakt dieselbe. Dies kommt aber durch sekundäre Einflüsse zustande. Am

<sup>1</sup>) Im besonderen war die Eigenschaft »rein weiß« jedesmal scharf ausgeprägt.

einheitlichsten ist das Aussehen bei ca. 3 Wochen alten Kulturen. In diesem Alter ist der Agar völlig mit einer dichten Myzeldecke bewachsen, zur Ausbildung eines Oidienfilzes, der später fast immer am oberen Rande der Agarschrägläche und auch an den Seitenrändern gegen die Glaswand hin auftritt, ist es aber zu dieser Zeit noch nicht gekommen. Diese Oidienwatten sind meist nur gering gefärbt und zeigen ein gelbweißliches bis leicht gelbbraunliches Aussehen. Es ist klar, daß dann das ursprünglich typische Aussehen solcher Haplonten an Deutlichkeit etwas verliert. In dem günstigen Beobachtungsalter von etwa 3 Wochen aber<sup>1</sup> ist die intensiv gelbbraune Färbung über die ganze Schrägläche hinweg bei allen sehr deutlich. Geringfügige Intensitätsschwankungen sind auf andere Eigenschaften der Haplonten zurückzuführen: dichter Wuchs (die Farbe ist dann etwas intensiver) und lockerer Wuchs (Farbe etwas heller) des Myzels. Solche Verschiedenheiten der Wuchsform sind leicht und häufig festzustellen. Mehrere Gründe sprechen dafür, daß es sich zweifelsohne um erbliche Verschiedenheiten handelt. Ich will nicht außer Rede stellen, daß andererseits durch geringe Verschiedenheiten in den äußeren Bedingungen (z. B. engere und weitere Reagenzgläser, wechselnde Feuchtigkeit [ungleich dichter Watterverschluss]) auch verschiedener Myzelhabitus zustande kommt. Für eine Eigenschaft, nämlich für die Ausbildung des Luftmyzels, ist das sogar mit Sicherheit der Fall.

Für unsere Zwecke ist es vorteilhaft, drei verschiedene Myzelschichten bei den Reagenzglaskulturen zu unterscheiden. 1. Die »Myzeldecke«; hierunter soll dasjenige Myzel verstanden werden, das von dem Impfstück auswächst und ohne sonderliche Erhebung in einer gleichmäßigen etwa 2—3 mm hohen Schicht die Oberfläche des Agars bewächst. Diese Myzeldecke ist der hauptsächliche Sitz der Färbung. 2. Gleichzeitig dringen auch Hyphen in das Substrat selbst ein und bilden dort eine Schicht, die als »Substratmyzel« unterschieden werden soll. Es ist für uns hier kaum von Bedeutung, da das Substratmyzel farblos ist und nur selten sehr schwach und leicht bräunliche Hyphen darin aufzufinden sind. Als 3. endlich sei das »Luftmyzel« unterschieden. Es tritt in größerer Menge erst nach etwa 3 Wochen auf. Darunter soll dasjenige Myzel verstanden werden, das sich von der »Myzeldecke« aus in die Luft erhebt. Das Luftmyzel kann in älteren Kulturen so reichlich ausgebildet sein, daß das ganze Lumen des Reagenzglases davon erfüllt und von der gefärbten Myzeldecke fast nichts mehr zu sehen ist. Entfernt man das Luftmyzel, so kann man leicht feststellen, daß darunter eine gefärbte Schicht — die Myzeldecke — gelegen hat. Das Luftmyzel ist nämlich  $\pm$  farblos, weißlich (deutlich aber nicht »rein weiß«) mit einem gelblichen bis sehr schwach bräunlichen Anfluge. Nur selten kommt es zu einer nennenswerten Braunfärbung, auch nicht bei den intensiv braunen Haplonten. Das Auftreten von Luftmyzel, sowie dessen Menge hängt sehr von den äußeren Einflüssen ab, denn Parallelkulturen (d. h. solche, die mit demselben Haplonten beimpft sind) verhalten sich in dieser Hinsicht durchaus nicht gleich.

Hier sei noch eine kurze Bemerkung über den Sitz der Braunfärbung eingeschaltet. Daß sie vorzugsweise auf die »Myzeldecke« beschränkt ist, wurde bereits

<sup>1</sup>) Das gilt auch für die übrigen beiden Gruppen mit Braunfärbung (3 und 4); Gruppe I rein weiß ist davon unabhängig; ihr Charakter bleibt auch noch nach Monaten in der ursprünglichen Schärfe erhalten, was auf das Fehlen von Oidienwatten und von größeren Luftmyzelmenen zurückzuführen ist.

gesagt. Die Hyphen aus dieser Region erweisen sich unter dem Mikroskop als braun gefärbt, und zwar ist sowohl der Inhalt der Hyphen als auch deren Membran gefärbt. Bei den intensiv braunen Haplonten ist die Färbung so stark, daß sie auch noch bei starker Vergrößerung (650mal, Obj. Seibert 6, Ok. II) sehr deutlich und sofort in die Augen springend zu erkennen ist. Man bemerkt auch, daß nicht alle Hyphen aus der als Myzeldecke bezeichneten Schicht gefärbt sind. Eine genauere gesetzmäßige Beziehung über die Lokalisation der Farbe im Bereich der »Myzeldecke« vermochte ich nicht wahrzunehmen, morphologisch unterscheiden sich die gefärbten und ungefärbten Hyphen nicht voneinander. — Die Färbung kommt erst während des Heranwachsens des Myzels allmählich zur Geltung, und zwar nicht bei allen Gruppen gleich schnell. In der Regel tritt die Braunfärbung bei den »intensiv Braunen« am frühesten auf und am spätesten bei den »Weißbräunlichen«. Bei ersteren ist die Braunfärbung sogar meist schon während des ersten Auswachsens des Impfstückes zu erkennen, die dann allmählich an Stärke zunimmt.

Bei den zur 3. Gruppe (hellbraun) vereinigten Haplonten ist die Färbung ebenfalls auf die Myzeldecke beschränkt. Jedoch ist sie um ein Deutliches in ihrer Intensität geringer als bei den intensiv Braunen. Innerhalb der Gruppe 3 schwankt die Stärke der Färbung nur in ganz geringem Maße. Meist ist nur die obere Hälfte der Agarschrägfläche hellbräunlich gefärbt sowie der untere Rand.

Zur Gruppe 4 (weißbräunlich) endlich zählen jene Haplonten, bei denen die braune Farbe am schwächsten zum Ausdruck kommt. Sie ist meist nicht auf eine zusammenhängende und bestimmte Region beschränkt (wie bei 2 und 3), sondern kann sich auf einzelne Stellen der Myzeldecke lokalisiert vorfinden, bald mehr an den Rändern, bald mehr in der Mitte der Schrägfläche. Von Gruppe 1 (rein weiß) und 2 (intensiv braun) ist diese Gruppe leicht zu unterscheiden. Gegenüber Gruppe 3 war die Abgrenzung öfters schwierig. In den Tabellen ist dies besonders vermerkt worden.

Nach diesen allgemeinen Erörterungen soll nunmehr auf den Ausfall der Nachkommenschaft des Fruchtkörpers aus  $Cv\ 9 \times Gv\ 5$ , rein weiß  $\times$  intensiv braun, eingegangen werden. Wie Tab. 30 zeigt, sind Haplonten aufgetreten, die den Eltern gleichen, also rein weiße und dunkelbraune, außerdem noch andere, aber heller braune von zwei verschiedenen Farbtintensitäten.

Die bei diesem Versuche zustande gekommene Aufspaltung wird verständlich, wenn wir folgende Annahme machen, deren Richtigkeit die weiterhin angestellten Versuche bestätigten: Da wir vier verschiedene Haplonten erhielten, liegt es nahe, dafür zwei Faktoren verantwortlich zu machen. Wir wollen sie R und V nennen und die dazugehörigen Allelomorphen r und v bezeichnen. Der Zygote (diploide Basidienkerne des Elternfruchtkörpers) käme dann die Formel  $RVrv$  zu. Bei der



schwächere Braunfärbung erzielt. Da außer den intensiv braunen Haplonten noch zwei schwächer gefärbte und zwar wiederum verschieden stark gefärbte Gruppen auftraten, so müssen wir uns vorstellen, daß zwar beide Faktoren (R und V) Braunfärbung bewirken, aber nicht beide gleich stark, sondern der eine, etwa R, stärker als der andere (V).

Damit wären die im Versuch (Tab. 30) erhaltenen Gruppen folgendermaßen zu formulieren: 1. rein weiß = rv; 2. intensiv braun = RV; 3. hellbraun = Rv; und 4. weißbräunlich = rV. Es galt nun, die Richtigkeit dieser Annahme durch Untersuchung der Nachkommenschaft zu prüfen. So einfach, als es den Anschein haben mag, ist die tatsächliche Durchführung solcher Untersuchungen bei Pilzen allerdings nicht. Schon allein durch die multipolare Sexualität wird die Möglichkeit, zwei bestimmte Haplonten miteinander zu kreuzen, um daraus die nächste Generation zu untersuchen, wesentlich beschränkt. Ferner ist zu bedenken, daß nicht jede +-Kombination, wie wir schon bei *Schizophyllum* festgestellt haben, auch fruktifiziert. Die Fertilität der +-Kombinationen war bei dem hinsichtlich der Myzelfärbung sehr geeigneten Material, den Abkömmlingen des Fruchtkörpers 1 CvGv (aus Cv 9  $\times$  Gv 5), sogar recht gering.

### 3. Weitere Versuche.

Immerhin gelang es von einer ganzen Reihe von Farbkombinationen Fruchtkörper zu erhalten. Die Ergebnisse dieser einzelnen Kreuzungen sind in Tab. 31 u. 32 zusammengestellt; die Resultate sind, soweit es möglich war, nur mehr durch das jeweilige Zahlenverhältnis, in dem die Haplonten in den vier verschiedenen Gruppen auftraten, wiedergegeben. Tab. 31 behandelt die Nachkommenschaft aus verschiedenen Kreuzungen von 1 CvGv Haplonten. (Bezüglich letzterer siehe Tab. 30.) Ich habe nach Möglichkeit die Versuche so gewählt, daß sich daraus mit Sicherheit eine Entscheidung über die auf S. 479/81 entwickelte Annahme ergeben muß. Ist die der Vererbung der Myzelfärbung zugrunde gelegte Formulierung zutreffend, dann müssen die Nachkommen aus Kreuzungen intensiv braun  $\times$  intensiv braun alle durchwegs wieder wie die Eltern (RV) sein (Tab. 31, a, 1-4). In allen vier Versuchen

Tab. 31.

Die Nachkommenschaft aus verschiedenen Kreuzungen von 1 CvGv-Haplonten (s. Tab. 30).

Nummer des Versuches	Haplonten	Abstammung	Rein weiß = rv	Intensiv braun = RV	Hellbraun = Rv	Weiß- bräunlich = rV	Bemerkungen
a) Nachkommen aus Kreuzungen: intensiv braun × intensiv braun [RV × RV]							
1	2 CvGv 1—11	aus: 1 CvGv 17 × 39	—	alle 11 RV	—	—	Intensität etwas schwankend, aber nur gering. Bei beiden für sich jeweils gute Übereinstimmung. Die 5 CvGv-Haplonten durchschnittlich ein wenig intensiver gefärbt als 3 CvGv 1—15. Unterschied aber wenig bedeutend. Wirkung geringer Verschiedenheiten der Außenbedingungen in den beiden Elternkulturen? Ganz vorzügliche Übereinstimmung!
2	3 CvGv 1—15	aus: 1 CvGv 32 × 40	—	alle 15 RV	—	—	
3	5 CvGv 1—19	aus: 1 CvGv 32 × 40 (Anderer Fruchtkörper wie bei 2, stammt aus einer Parallelkultur)	—	alle 19 RV	—	—	
4	7 CvGv 1—24	aus: 1 CvGv 3 × 22	—	alle 24 RV	—	—	
b) Nachkommen aus der Kreuzung: weißbräunlich × intensiv braun [rV × RV]							
5	8 CvGv 1—22 (8 CvGv 6 ausgefallen)	aus: 1 CvGv 26 × 22	—	10	—	11	Völlig klare Aufspaltung
c) Nachkommen aus der Kreuzung: hellbraun × intensiv braun [Rv × RV]							
6	4 CvGv 1—18	aus: 1 CvGv 33 × 3	—	10	8	—	Bei 1 CvGv 33 bestand zuerst Zweifel (s. Tab. 30), ob es wirklich Rv und nicht evtl. rV ist. Aus dem Versuch ging klar hervor, daß es Rv ist.
d) Nachkommen aus der Kreuzung: weißbräunlich × hellbraun [rV × Rv]							
7	6 CvGv 1—25 (6 CvGv 23 und 25 ausgefallen)	aus: 1 CvGv 7 × 1	6	5	4 (6)	8 (6)	Aufspaltung sehr anschaulich. 6 typisch rein weiße Haplonten!

war dies auch der Fall. Bezüglich Einzelheiten sei auf die Rubrik »Bemerkungen« verwiesen. Ferner dürfen unter den Nachkommen aus Kreuzungen rV × RV (weißbräunlich × intensiv braun) und Rv × RV (hellbraun × intensiv braun) niemals rein weiße (rv) Einspormyzelien vorkommen. In beiden Fällen treten vielmehr nur zwei verschiedene Gruppen, die den jeweiligen Eltern gleichen, auf (b u. c, Tab. 31). Sehr instruktiv

endlich war Versuch 7. Der eine Elter war weißbräunlich (rV), der andere hellbraun (Rv); wenn die Deutung stimmt, dann muß die Zygote (RVrv) wieder in die vier Farbgruppen rv, RV, Rv und rV aufspalten. Dies trat unter den 23 Nachkommen des Fruchtkörpers 6 CvGv auch tatsächlich ein. Es sind 6 typisch rein weiße Haplonten aufgetreten<sup>1</sup>, ferner 5 Einspormyzelien, die ohne weiteres als intensiv braun zu erkennen waren. Bei den übrigbleibenden Haplonten war ich in zwei Fällen betreffs der Zuordnung zu Rv oder rV im Zweifel. Infolgedessen schwankt das Zahlenverhältnis zwischen 4 : 8 bzw. 6 : 6.

Es kann demnach als sicher gelten, daß es sich bei der Erscheinung der Myzelfärbung, um einen Vererbungsvorgang handelt, der auf zwei mendelnden Farbfaktorenpaaren beruht. Drei andere Versuche (Tab. 32) liefern dafür noch eine weitere Bestätigung. Sie geben uns darüber Aufklärung, wie wir uns die Zusammensetzung der Ausgangsfruchtkörper bezüglich der Farbfaktoren denken müssen.

Tab. 32.  
Die Nachkommenschaft der drei Fruchtkörper: Gp, 5 Cv und La:

Nummer des Versuches	Haplonten	Abstammung	Rein weiß rv	Intensiv braun — RV	Hellbraun = Rv	Weiß- bräunlich rV	Bemerkungen
8	Gp 1—10	P-Generation des Stammfruchtkörpers Gp	1	4	2	3	Ausgezeichnete Aufspaltung; die vier Gruppen scharf gegeneinander abgegrenzt. Die Einteilung der braun-gefärbten Haplonten war nicht sicher möglich (deshalb in Klammern), da zu spät, erst nach 6 Wochen, beobachtet worden.
9	5 Cv 1—33	aus: Cv 2 × 9 [RV × rv]	8	(11)	(7)	(7)	
10	La 1—20	P-Generation des Stammfruchtkörpers La (von Landshut a. Isar)	—	alle 20 RV	—	—	Sehr intensive Braunfärbung

<sup>1</sup>) Es wurde bereits an anderer Stelle betont, daß die Gruppe »rein weiß« so charakteristisch ist, daß eine Irrung ausgeschlossen ist. — Es mag hier beiläufig erwähnt sein, daß die vier verschiedenen Farbtypen auch für den fremden Beobachter ohne weiteres erkennbar waren. Eine Anzahl von Kulturen hat Herr Prof. Kniep auch auf der Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Pilzkunde (Würzburg, Ende Juli 1923) gelegentlich seines Vortrages einem größeren Kreise vorgeführt.

Stammfruchtkörper Gp: RVRv (folgt aus Vers. 8, Tab. 32).  
 „ La: RVRV ( „ „ Vers. 10, Tab. 32).  
 „ Cv: RVRv ( „ „ den hier nicht genauer  
 angeführten Beobachtungen der  
 P-Generation (s. S. 476) und aus  
 dem Vers. 9 (Tab. 32) sowie aus  
 der Aufspaltung des Frucht-  
 körpers 1 CvGv (aus Cv 9 × Gv 5).

Für die Stämme Gv und Cy habe ich keine genaueren Untersuchungen bezüglich der Myzelfärbung in der Nachkommenschaft angestellt, da sie für andere Versuche verwendet wurden. Immerhin darf für den Stammfruchtkörper Cy die Formel RVRv mit ziemlicher Sicherheit angenommen werden, da unter den 41 P-Haplonten kein »rein weißes« Einspormyzel aufgetreten ist, sondern zwei verschiedene, stark braungefärbte Sorten. Ein Cy Haplont (Cy 16), der den »intensiv braunen« anderer Stämme entsprach und zu der stärker gefärbten Sorte gehörte, gab mit einem sehr typisch rein weißen Haplont des Gv-Stammes (Gv 4) gekreuzt, in der Nachkommenschaft eine deutliche Aufspaltung:

	rv	RV	Rv	rv
17 Cy 1—27 (aus Cy 16 × Gv 4 (RV × rv):	8	7(8)	7(6)	5.

Von Gv hatte ich in der P-Generation nur acht Haplonten zur Verfügung. Einer davon war typisch rein weiß (Gv 4, siehe obiger Versuch) rv, die übrigen waren von verschiedener Intensität der Braunfärbung (davon einer typisch »intensiv braun«), so daß auch für den Stammfruchtkörper Gv mit einiger Wahrscheinlichkeit die Formel RVRv angegeben werden kann, ohne daß weitere Versuche über diesen Stamm vorliegen.

Es hat sich durch die vorliegenden Vererbungsstudien über die Myzelfärbung bei *Collybia velutipes* nachweisen lassen, daß die beobachteten vier Farbtypen in der haploiden Generation (Einspormyzelien) auf zwei mendelnden Faktorenpaaren R,r und V,v beruhen, die unabhängig voneinander spalten. Es hat sich ferner gezeigt, daß bei Anwesenheit beider Faktoren die Färbung am stärksten ist; jeder Faktor allein bewirkt gleichfalls Färbung, die aber schwächer ist. Bekanntlich nennt man eine derartige Erscheinung, daß ein Merkmal (hier die Braunfärbung) durch

mehrere gleichsinnig wirkende Faktoren bedingt ist, Polymerie. Dieses Phänomen wurde zum ersten Male von Nilsson-Ehle (14, 15) bei der Kreuzung einer rotfrüchtigen mit einer weißfrüchtigen Weizenrasse festgestellt. Die rote Kornfarbe wird hier durch drei mendelnde Erbeinheiten hervorgerufen, von denen aber jede für sich allein schon genügt, um eine deutliche rote Färbung zu erzeugen. Das Merkmal mußte hier am diploiden Organismus untersucht werden; eine deutliche Abgrenzung der verschiedenen Farbabstufungen konnte aus leicht begreiflichen Gründen nicht durchgeführt werden. Denn bei drei Farbfaktorenpaaren sind acht verschiedene Kategorien von Sexualzellen und zwischen diesen 64 verschiedene Kombinationen für den diploiden Organismus möglich. Nur eine dieser Kombinationen liefert eine konstant weißfrüchtige Pflanze. Vor allem war es hier nicht möglich festzustellen, ob alle drei Faktoren nicht nur gleichsinnig, sondern auch mit gleicher Stärke Rotfärbung hervorrufen. Bei *Collybia* hingegen, wo wir die Haplonten selbst vor uns hatten, konnte gezeigt werden, daß die Faktoren R und V jeder für sich Braunfärbung erzeugt. Sie konnten aber auf Grund der Tatsache, daß die Rv-Haplonten stärker braun sind als die rV-Haplonten, dahin unterschieden werden, daß der Faktor R intensiveres Braun veranlaßt als die Anlage V.

#### 4. Die Sterilität diploider rein weiß $\times$ rein weiß Kombinationen.

Bei zwei Faktorenpaaren sind vier verschiedene Kategorien von Haplonten möglich, zwischen welchen 16 Kombinationsmöglichkeiten bestehen, von denen aber nur neun wirklich verschieden sind. (Von den Geschlechtsverhältnissen darf hier abgesehen werden, s. S. 489.)

Von diesen neun verschiedenen Farbkombinationen habe ich von folgenden Fruchtkörpern erhalten:

1. RV  $\times$  RV z. B. 2 CvGv, 3 CvGv, 7 CvGv (Tab. 31a)
2. Rv  $\times$  Rv „ hat 1 CvGv 21  $\times$  1 fruktifiziert; von diesem Fruchtkörper wurde aber nicht isoliert.
3. RV  $\times$  Rv „ 4 CvGv (Tab. 31c)
4. RV  $\times$  rV „ 8 CvGv (Tab. 31b)
5. Rv  $\times$  rV „ 6 CvGv, 1 CvGv (Tab. 31d u. Tab. 30)

Es sind noch die folgenden Farbkombinationen möglich

6.  $rV \times rV -$

7.  $Rv \times rv -$  { Anm: — bedeutet: hiervon keine Fruchtkörperkulturen angesetzt.

8.  $rV \times rv -$  { o bedeutet: angesetzte Fruchtkörperkulturen haben nicht fruktifiziert.

9.  $rv \times rv o$

Von Nr. 8 wurde zwar eine Zweierkombination hergestellt, die nicht fruktifizierte. Dieser eine Versuch erlaubt natürlich keine Entscheidung darüber, ob die Farbkombination  $rV \times rv$  tatsächlich nicht zu fruktifizieren vermag. Etwas anderes ist es mit der Farbkombination Nr. 9:  $rv \times rv$ . Ich habe fast alle  $rv$ -Haplonten, die mir überhaupt aus meinen Kulturen zur Verfügung standen, in den rücksichtlich der Geschlechtsverhältnisse möglichen  $+$ -Kombinationen (insgesamt 33 Zweierkombinationen, jede in 2—3 Parallelkulturen), zur Fruchtkörperbildung angesetzt. Das Resultat war stets dasselbe negative. Es ist auch in keinem einzigen Falle zur Bildung kleinster Fruchtkörperanlagen gekommen, mochten nun die Haplonten von den gleichen oder von verschiedenen Collybiastämmen herrühren. Auch Vielsporkulturen, bei denen mehr als zwei (bis zu acht) geschlechtlich miteinander reagierende  $rv$ -Einspormyzelien zusammengeimpft wurden, fruktifizierten nicht. Die  $rv$ -Haplonten haben auch niemals haploide Fruchtkörper oder auch nur Ansätze dazu gebildet<sup>1</sup>. Alle diese Kulturen wurden  $\frac{1}{4}$  Jahr oder noch länger beobachtet.

Läßt sich auch im ganzen über die Fruktifikation der neun möglichen verschiedenen Farbkombinationen nichts Abschließendes sagen (da von Nr. 6, 7 und 8 keine Resultate vorliegen), so bleibt doch die einwandfrei beobachtete Erscheinung, daß die Kombinationen vom Typ rein weiß  $\times$  rein weiß niemals fruktifizieren, bestehen. Dies könnte auf einer starken Koppelung von Faktoren, welche die Fruchtkörperbildung hemmen, mit  $r$  und  $v$  beruhen und die nur dann die Fruchtkörperbildung verhindern würden, wenn sie in der Vierzahl vorhanden sind ( $rivr$ ). Viel-

<sup>1</sup>) Wie S. 489 erwähnt werden wird, habe ich sonst die haploide Fruchtkörperbildung nur beim Stamme Cy untersucht; hier hatten Cy 15 ( $Rv$ ) und Cy 16 ( $Rv$ ) haploide Fruchtkörper geliefert. Ob  $rV$  haploide Fruchtkörper bildet, habe ich nicht genauer verfolgt; streuende oder auch nur mittelgroße sind jedoch nicht davon gebildet worden. (Beim Stamme Cy hatte ich nämlich keine  $rv$ -Haplonten [Cy:  $RVRv$ , s. S. 484].)

leicht genügt auch bereits das Vorhandensein in der Dreizahl (Kombinationen vom Typ Nr. 7 und 8). Eventuell ist auch mit V ein solcher, die Fruchtkörperbildung hemmender Faktor stark gekoppelt (falls sich nämlich herausstellen sollte, daß  $rV \times rV$  ebenfalls sicher nicht fruktifiziert)<sup>1</sup>.

Würde man von sehr vielen verschiedenen *Collybia*fruchtkörpern aus der Natur rein weiße Haplonten gewinnen, so bestände vielleicht die Aussicht, darunter auch solche ohne Koppelung mit Hemmungsfaktoren anzutreffen. Dies wäre dann möglich, wenn die mit r und v gewöhnlich stark gekoppelten Hemmungsfaktoren infolge eines crossing over's diese Faktoren an die Chromosomen<sup>2</sup>, in denen die zu r und v allelomorphen Farbfaktoren R (u. V) lokalisiert sind, irgendwann einmal ausgetauscht hätten. Ob das Fehlen der Koppelung genügt, wenn sie nur bei einem der beiden, r oder v, verwirklicht ist, oder ob bei beiden die Koppelung mit den die Fruchtkörperbildung hemmenden Faktoren aufgehoben sein muß, um Fruktifikation von  $rv \times rv$  zu erzielen, ließe sich natürlich nur experimentell entscheiden.

Die einfachere Annahme, daß r und v selbst diese die Fruchtkörperbildung hemmende Eigenschaft hervorrufen, erscheint deshalb nicht so wahrscheinlich, weil in der Natur gelegentlich, allerdings sehr selten<sup>3</sup>, Albino-Fruchtkörper von *Collybia velutipes* gefunden worden sind.

Wie dem auch sein mag, jedenfalls ist es wahrscheinlich und gut vorstellbar, daß rein weiße Myzelien, denen jegliche Braunfärbung fehlt, wenn sie wirklich fruktifizieren, albinotische Fruchtkörper erzeugen. Bei anderen Pilzarten, mit normalerweise gefärbten Sporen und Lamellen, hat man schon öfters »albinotische« Formen in der Natur gefunden. Die Untersuchung

<sup>1</sup>) Dann würden  $rV$ -Haplonten wahrscheinlich auch keine haploiden Fruchtkörper bilden (s. Anmerkung auf voriger Seite).

<sup>2</sup>) Aus der Aufspaltung der Zygote  $RVrv$  in die viererlei Farbtypen  $RV$ ,  $rv$ ,  $Rv$ ,  $rV$  im Verhältnis 1:1:1:1 folgt, daß die beiden Farbfaktorenpaare R, r und V, v in zwei verschiedenen Chromosomen lokalisiert sind.

<sup>3</sup>) Meines Wissens existieren bisher über das Vorkommen von Albinoformen von *Collybia velutipes* in der Natur überhaupt nur zwei Beobachtungen: eine von Frl. Cool in Holland (nach mündlicher Mitteilung) und eine andere, als »Saisondimorphismus« beschriebene, von R. Singer (18).

hat aber dann stets gezeigt, daß der »Albinismus« lediglich auf einer Verkümmernng der hymenialen Schicht beruht, sei es, daß sie überhaupt nicht entwickelt wird, oder sei es, daß die Sporen nur in geringer Anzahl (öfters auch nicht so stark gefärbt<sup>1</sup> wie normalerweise) ausgebildet werden<sup>2</sup>. Auf einer derartigen Ursache kann der Albinismus von *Collybia velutipes* in den in der Natur beobachteten Fällen aber gar nicht beruhen, da dieser Pilz an und für sich weiße Sporen und weiße Lamellen besitzt. Dadurch wird die Möglichkeit, daß er auf dem Merkmal »rein weiß« des Myzels beruht, noch wahrscheinlicher, zumal andererseits der normale Fruchtkörper von *Collybia velutipes* keine andere Farbe wie gelbbraun bis dunkelbraun besitzt.

Ich verkenne nicht, daß zur völligen Klärung der Frage nach der Fertilität und Sterilität der Farbkombinationen erst noch weitere Untersuchungen erforderlich sind.

Über die Intensität der Braunfärbung der Fruchtkörper in den verschiedenen Farbkombinationen vermag ich nichts auszusagen, da ich in dieser Hinsicht keine systematischen und umfangreicheren Beobachtungen angestellt habe.

Es sei an dieser Stelle noch erwähnt, daß in den +-Kombinationen ganz allgemein Braunfärbung über rein weiß dominiert. Ferner ist in den Kombinationen  $RV \times RV$  (intensiv braun  $\times$  intensiv braun) leicht wahrzunehmen, daß das Myzel noch eine Stufe stärker braun gefärbt ist als in den haploiden, intensiv braunen Einspormyzelien. Die Dominanz von braun über rein weiß in diploiden Kombinationen ist übrigens ein Beispiel, welches zeigt, daß die Anwesenheit von zwei getrennten haploiden Kernen (Paarkernen) in einer Zelle, von denen nur der eine die dominierenden Farbfaktoren (z. B. RV) enthält, bereits genügt, um Dominanz zu bewirken<sup>3</sup>. Gewöhnlich kann irgendeine Dominanzerscheinung

<sup>1</sup>) Siehe Literatur Nr. 17 und 1.

<sup>2</sup>) Eine Ausnahme bildet die von Beck v. Managetta (1) beschriebene Form *Psalliota arvensis* Schaeff. var. *leucospora*: hier Sporenmenge weiß.

<sup>3</sup>) Genau dasselbe gilt auch für die Dominanz von G über g bei der Fruchtkörperbildung von *Schizophyllum* in diploiden  $G \times g$ -Kombinationen.

ja nur an einem Organismus mit diploiden Kernen im engeren Sinne wahrgenommen werden.

Die Erörterung über die Verhältnisse hinsichtlich der Vererbung der Myzelfärbung sei schließlich mit dem Hinweis beendet, daß die zwei Faktorenpaare, welche die Färbung bedingen, unabhängig von den Geschlechtsfaktoren spalten.

#### IV. Untersuchungen über die Bildung haploider Fruchtkörper.

Diesen Teil meiner Untersuchungen habe ich im wesentlichen nur mit dem Stamme Cy ausgeführt, weil bei diesem die Fähigkeit, Einsporfruchtkörper zu erzeugen, am besten ausgeprägt war. Von den 41 P-Haplonten hatten 11 haploide Fruchtkörper hervorgebracht, drei davon waren sehr gut entwickelt und lieferten keimfähige Sporen, nämlich die Fruchtkörper aus Cy 15, 16 und 21.

Man vermag die haploiden Fruchtkörper, auch wenn sie sehr kräftig entwickelt sind und gut streuen, schon rein morphologisch von diploiden zu unterscheiden. Sie sind durchwegs kürzer und dicker gestielt (Stiellänge bis 2 cm gegenüber 3—4 cm bei den diploiden Fruchtkörpern); gleichfalls sind die Lamellen dicker, mit stumpfer Schneide versehen und schmaler. Außerdem ist der Hut in seinem Umriß nie so scharfkantig und rund wie der Hut diploider Fruchtkörper.

Diploide Fruchtkörper sind beim Stamme Cy (in Zweierkombinationen) frühestens nach 4—5 Wochen, spätestens nach etwa zwei Monaten aufgetreten<sup>1</sup>. Die meisten Kulturen fruktifizierten nach zirka 6 Wochen. Haploide Fruchtkörper (in Einsporkulturen) hingegen sind in der Regel nicht vor zwei Monaten zu erwarten. Gleichfalls nimmt die eigentliche Ausbildung eines haploiden Fruchtkörpers von der ersten Anlage bis zur vollen Ausbildung (=Beginn der Streuperiode<sup>2</sup> viel

<sup>1</sup>) Diese Zeit ist im Durchschnitt nicht bei allen Stämmen gleich lang; bei Cv z. B. dauerte es durchschnittlich länger (meistens 2 Monate), bis die diploiden Fruchtkörper (in Zweierkombinationen) auftraten.

<sup>2</sup>) Haploide Fruchtkörper erreichen nicht immer das Stadium des Streuens; sie sind in ihrer Entwicklung offenbar viel stärker von geringen Unterschieden in der äußeren Umgebung abhängig wie diploide. Das läßt sich leicht aus dem Ausfall der Fruktifikation von Parallelkulturen nachweisen (s. auch S. 491).

mehr Zeit in Anspruch wie derselbe Vorgang bei den diploiden Fruchtkörpern. Völlig entwickelte haploide Fruchtkörper vermögen wie diploide tagelang Sporen zu streuen, aber in merklich geringerer Menge. Auch ist der Prozentsatz ihrer keimfähigen Sporen nicht so groß.

Läßt sich auf diese Weise, wenn man mit den Eigenschaften seines Versuchsobjektes vertraut ist, schon durch rein äußerliche Beobachtungen mit Sicherheit<sup>1</sup> entscheiden, ob ein haploider oder ein diploider Fruchtkörper vorliegt, so gibt es doch noch strengere Kriterien zum Nachweis, daß man wirklich einen haploiden Fruchtkörper vor sich hat. Haploide Fruchtkörper, solche also, die auf eine einzige Spore zurückgehen, scheinen bereits frühere Forscher in Händen gehabt zu haben. Den prinzipiellen Unterschied gegenüber den diploiden Fruchtkörpern (bei heterothallischen Arten) aber hat erst Kniep (9) aufgeklärt. Sie sind durch folgende Kriterien gekennzeichnet:

1. muß das Myzel, aus dem ein haploider Fruchtkörper hervorgegangen ist, sowie das Gewebe des Fruchtkörpers selbst schnallenlos sein,

2. wie Seite 469 bereits angedeutet worden ist, müssen die Einspormyzelien, die aus einem haploiden Fruchtkörper gewonnen werden, alle den gleichen Geschlechtstyp repräsentieren und zwar den des Elternmyzels<sup>2</sup> (vergleiche die Ausführungen in dem Abschnitt über Heterothallie S. 473).

3. Daraus folgt, daß auch in Vielsporkulturen, die von einem haploiden Fruchtkörper stammen, keine Schnallenbildung eintritt. Dies ist zugleich auch für die praktische Untersuchung das am besten zu verwendende Kriterium.

4. Schließlich existiert noch ein zytologischer Nachweis, der darauf beruht, daß die jungen Basidien der haploiden Fruchtkörper einkernig sind, während sich bei diploiden Fruchtkörpern zwei Kerne in der jungen Basidie vorfinden, die später zu einem diploiden Kern verschmelzen.

<sup>1</sup>) Das soll nur für mein Material von *Collybia velutipes* Geltung haben. Wie es bei anderen Arten ist, darüber liegen keine Angaben vor.

<sup>2</sup>) Es wäre denkbar, daß auch hier Geschlechtsmutation gelegentlich vorkommt. Ich habe in dieser Beziehung aber durch mehrere Generationen hindurch nichts wahrgenommen.

Die Nachkommenschaft eines haploiden Fruchtkörpers stellt aber — da die Reduktionsteilung unterbleibt und statt dessen eine gewöhnliche vegetative Teilung stattfindet — nicht nur in sexueller Hinsicht ein homogenes Sporenmaterial dar, sie muß aus den gleichen Gründen auch in allen ihren Erbanlagen völlig einheitlich sein.

Von diesem Gesichtspunkte aus habe ich die nachfolgenden Versuche unternommen. Da nicht in allen, sondern nur in ganz bestimmten P-Haplonten von Cy haploide Fruchtkörper auftraten, in den anderen aber auch bei mehrfach wiederholter Kultur nicht, so könnte dies darauf beruhen, daß das Auftreten der haploiden Fruchtkörper von einer besonderen erblichen Veranlagung der betreffenden Elterhaplonten abhängt. Wenn dies der Fall ist, dann ist jedoch zu erwarten, daß alle von einem haploiden Fruchtkörper gewonnenen Einspormyzelien wiederum haploide Fruchtkörper zu produzieren vermögen. Ich habe nun die Nachkommen der haploiden Fruchtkörper aus Cy 15 und Cy 16 durch mehrere Generationen hindurch daraufhin verfolgt. Von beiden Fruchtkörpern wurden eine Anzahl von Einspormyzelien gewonnen und von diesen jeweils mehrere (meist 3) Fruchtkörperkulturen angelegt. Es fruktifizierten tatsächlich alle Nachkommen; es ist freilich nicht in allen, aber doch in den meisten Fällen zur Ausbildung vollentwickelter, d. h. streuender Fruchtkörper gekommen. Immer jedoch entstanden Fruchtkörper von mittlerer Größe, mit deutlichen Hüten, welche auch  $\pm$  gut entwickelte (d. h.  $\pm$  breite) Lamellen besaßen<sup>1</sup>.

Die volle Ausbildung bis zur Streufähigkeit (Entwicklung eines funktions-tüchtigen Hymeniums) scheint in erster Linie von den äußeren Bedingungen abzuhängen. Denn es kam z. B. vor, daß von drei Parallelkulturen desselben Haplonten zwar jede fruktifizierte, nur in zweien aber die haploiden Fruchtkörper auch Sporen streuten.

Von beiden Nachkommenserien ( $F_2$  haploide Sporophyten-generation von den haploiden Fruchtkörpern aus Cy 15 und Cy 16) wurde nun je wieder ein Fruchtkörper in der nächsten Generation verfolgt usf., in einem Falle bis in  $F_5$ , im anderen bis in  $F_4$ . Das Ergebnis dieser Versuche ist in Tab. 33 übersichtlich zusammengestellt. Es haben also die Einspormyzelien, die sich vom haploiden Fruchtkörper, der im Ausgangs-Elterhaplont

<sup>1</sup>) Wie zu erwarten, war die Nachkommenschaft eines haploiden Fruchtkörpers hinsichtlich der Myzelfärbung stets völlig übereinstimmend.

Cy 15 entstand, herleiten, bis in die F<sub>4</sub>-Generation alle durchwegs haploid fruktifiziert. (Linker Teil der Tab. 33.) In einer eigenen Rubrik ist auch noch angegeben, in wie vielen Fällen davon die haploiden Fruchtkörper bis zur völligen Entwicklung (»streuend«) gelangt sind. Man sieht, daß dies bei mehr als der Hälfte der Anzahl der Haplonten in F<sub>2</sub> und F<sub>3</sub> zutraf, in F<sub>4</sub> sogar bei allen. In F<sub>5</sub> haben jedoch von 13 Einspormyzelien (12 Cy 1—13) nur mehr 8 haploid fruktifiziert, bei zweien ist es dabei noch bis zur Entwicklung sehr wenig streuender Fruchtkörper gekommen. Daß fünf Haplonten nicht fruktifizierten, darf wohl mit Recht auf den Umstand zurückgeführt werden, daß Pilze bei langdauernder Kultur im Laboratorium oft die Fähigkeit der Fruktifikation verlieren oder doch in dieser Hinsicht stark einbüßen. Das soll sogleich noch des näheren erörtert werden.

Tab. 33.

Haploide Fruchtkörperbildung in F<sub>1</sub> vom Ausgangsfruchtkörper Cy 1. (Querreihe der Tabelle).  
 Haploide Fruchtkörperbildung in F<sub>2</sub> bis F<sub>5</sub> vom Ausgangs-Elterhaplont Cy 15  
 Haploide Fruchtkörperbildung in F<sub>2</sub> bis F<sub>4</sub> vom Ausgangs-Elterhaplont Cy 16

Generation	Anzahl der Haplonten	Abstammung	Davon haben haploide Fruchtkörper gebildet	Von diesen sind streuend	Anzahl der Haplonten	Abstammung	Davon haben haploide Fruchtkörper gebildet	Von diesen sind streuend
F <sub>1</sub> <sup>1</sup>	Cy 1—41	Stammfruchtkörper Cy	11	3				
F <sub>2</sub>	1 Cy 1—18	aus: Cy 15	alle	13	6 Cy 1—18	aus: Cy 16	alle	9
F <sub>3</sub>	5 Cy 1—19	aus: 1 Cy 1	alle	11	9 Cy 1—13	aus: 6 Cy 16	alle	alle
F <sub>4</sub>	10 Cy 1—24	aus: 5 Cy 10	alle	alle	11 Cy 1—6	aus: 9 Cy 7	alle	0
F <sub>5</sub>	12 Cy 1—13	aus: 10 Cy 20	8	2 sehr wenig				

Die von dem haploiden Fruchtkörper aus dem Ausgangs-Elterhaplont Cy 16 herstammenden Einspormyzelien haben bis in F<sub>4</sub> durchwegs alle haploid fruktifiziert. (Rechter Teil der Tab. 33.) In F<sub>2</sub> war es in der Hälfte der Fälle bis zur völligen, streuenden Entwicklung gekommen, in F<sub>3</sub> in allen und in F<sub>4</sub> hat keines der haploiden Fruchtkörper mehr die vollständige Ausbildung erreicht.

Auffällig ist, daß sowohl bei den Cy 15 als auch bei den Cy 16 Deszendenten einmal der Fall auftaucht, wo nicht nur

<sup>1</sup>) Die Bezeichnungen beziehen sich auf die haploide Sporophytengeneration.

alle Haplonten haploid fruktifizierten, sondern wo die Fruktifikation auch durchwegs bei allen bis zur völligen, streuenden Ausbildung gelangte. Es war dies bei den Cy 15 Deszendenten in der vierten, bei denen von Cy 16 in der dritten Generation der Fall. Es wäre verfehlt, wenn man aus diesem Umstande und aus jenem, daß bei den einen erst in  $F_3$ , bei den anderen bereits in  $F_4$  die Fähigkeit der Fruktifikation augenscheinlich im Erlöschen begriffen ist, schließen wollte, daß etwa der Ausgangs-Elterhaplont Cy 15 größere Fähigkeit zur haploiden Fruchtkörperbildung besitzen würde wie Cy 16. Bei beiden tritt vielmehr die Einbuße an der Fruktifikationsfähigkeit wie auch, wenn man so sagen darf, dessen Maximum gleichzeitig ein. Die  $F_4$ -Generation 10 Cy 1—24 (geht auf Cy 15 zurück) und die  $F_3$ -Generation 9 Cy 1—13 (geht auf Cy 16 zurück) waren nämlich zur selben Zeit zur Fruchtkörperbildung aufgestellt (beide am 24. 7. 23 geimpft und bis zum 4. 10. 23 beobachtet). Wahrscheinlich standen die Kulturen, die sich im gleichen Raume befanden, unter besonders günstigen Außenbedingungen, da beide Kulturserien bis zur völligen Ausbildung der haploiden Fruchtkörper in allen der 24 10 Cy- und in allen der 13 9 Cy-Haplonten kamen.

Daß dies auf günstigen äußeren Umständen beruhen kann, geht aus einer Reihe von Beobachtungen hervor, die hier nicht genauer beschrieben zu werden brauchen. Es soll nur erwähnt werden, daß die Temperatur besonders für die haploide Fruchtkörperbildung eine gewisse Rolle spielt (Dauer des Eintretens der Fruktifikation, Schnelligkeit der Fruchtkörperbildung und Ausbildung der Fruktifikation (ob streuend oder nicht)<sup>1</sup>).

Ebenso standen die  $F_3$ -Generation 12 Cy 1—13 (Abkömmlinge von Cy 15) und die  $F_4$ -Generation 11 Cy 1—6 (Abkömmlinge von Cy 16) gleichzeitig zur Kultur auf. Ob die Anzeichen des Erlöschens der Fruktifikationsfähigkeit, die sich bei beiden Serien bemerkbar machten, wiederum durch äußere Bedingungen (diesmal würde es sich um ungünstige handeln) erklären, oder ob sie tatsächlich auf einer Abschwächung der Fruchtkörperbildungsfähigkeit beruhen, kann nicht entschieden werden. Möglich ist beides.

Daß eine Abschwächung der Fähigkeit Fruchtkörper zu erzeugen, die in diesem Falle auf die Einbuße der haploiden Fruktifikationsfähigkeit hinausläuft, bei Pilzen

<sup>1</sup>) Nicht haploid Fruchtkörper bildende P-Haplonten von Cy haben aber auch unter veränderten Temperaturverhältnissen usw. nicht fruktifiziert.

vorkommt, steht außer Zweifel. Alle Forscher, die sich eingehender mit der Züchtung dieser Organismen beschäftigt haben, haben die Erfahrung gemacht, daß gewisse Pilze bei längerer Kultur unter künstlichen Bedingungen allmählich an Üppigkeit der Fruchtkörperbildung nachlassen, evtl. die Fruktifikationsfähigkeit völlig verlieren (s. auch S. 451)<sup>1</sup>. Daß sich diese Erscheinung zu dieser Zeit, nachdem ich den Stamm Cy über ein Jahr in Kultur hatte, bereits geltend machte, war aus verschiedenen Beobachtungen erkennbar.

Wenden wir uns aber nach diesen Erörterungen wieder den Ergebnissen der Tab. 33 zu. Es geht daraus jedenfalls klar hervor, daß die haploide Fruchtkörperbildung eine erblich bedingte Erscheinung ist, da die für ihr Zutreffen a priori erhobene Forderung (s. S. 491) durch die Versuche verwirklicht wurde. Wie der Gang der Vererbung der haploiden Fruchtkörperbildung im genaueren zu denken ist, darüber bin ich nicht zu völlig abschließenden Resultaten gekommen. Ich habe zwei verschiedene Kreuzungen vom Typ »haploid Fruchtkörper bildend«  $\times$  »nicht haploid Fruchtkörper bildend« ausgeführt und aus den daraus hervorgehenden diploiden Fruchtkörpern jeweils eine größere Anzahl von Einspormyzelien gewonnen (32 bzw. 21), welche auf ihre Fähigkeit haploide Fruchtkörper hervorzubringen in Parallelkulturen untersucht wurden. Die Beobachtungen bezüglich haploid fruktifizierend zu nicht fruktifizierend wiesen auf ein Zahlenverhältnis von 1 : 1 hin, was einen monohybriden Mendelfall bedeuten würde. Leider hatte sich inzwischen nun doch schon eine ziemlich störende Abnahme der Fruktifikationsfähigkeit bei meinem Cy-Stamme geltend gemacht, so daß ich von der Durchführung weiterer Kreuzungen, um mich über die Richtigkeit der obigen Erklärungsweise zu vergewissern, absehen mußte.

### Zusammenfassung.

Die an einem umfangreichen Material<sup>2</sup> gewonnenen Ergebnisse haben gezeigt, daß bei Basidiomyzeten typisch mendelnde

<sup>1</sup>) Daß es möglich sein könnte, durch planmäßige Auswahl der Haplonten, die vielleicht erblich »gut fruktifizierend« sind, trotzdem lange Zeit hindurch gute Fruktifikation zu bekommen, braucht hier nicht erörtert zu werden. Es gilt wohl auch in erster Linie für die diploide Fruchtkörperbildung.

<sup>2</sup>) Von Schizophyllum habe ich über 2300 Fruchtkörperkulturen in Erlenmeyerkölbchen hergestellt, bei Collybia velutipes rund 3500 (Fruchtkörperkulturen plus solche für Myzelfärbung). Die Kombinationen zur Ermittlung des Geschlechts sind hierbei nicht berücksichtigt.

Eigenschaften festzustellen sind. Da zur genaueren Erbanalyse möglichst augenfällige Merkmale ausgesucht wurden, so war die haploide Aufspaltung dieser Erbanlagen im Gegensatz zu derjenigen der Geschlechtsgene schon äußerlich wahrzunehmen. Besonders gilt dies für *Collybia velutipes*, wo z. B. das auf bestimmten Erbanlagen beruhende Merkmal Myzelfarbe, dessen Vererbung hier studiert wurde, sich bereits bei den Haplonten deutlich zu erkennen gab.

Aus der festgestellten typischen Aufspaltung und aus dem »Mendeln« der untersuchten Merkmale ergibt sich ein weiterer, anschaulicher Beweis für die echte Sexualität der Basidiomyceten.

Bei dem Stamme Ca von *Schizophyllum commune* wurde eine eigentümliche Fruktifikationsform, die Knäuel-Fruchtkörper, auf ihre Vererbung näher untersucht. Sie beruht auf der homozygotischen Anwesenheit eines Faktors *g*. Alle Kombinationen von  $g \times g$ -Haplonten, soweit sie überhaupt geschlechtlich miteinander reagieren und fruktifizieren, bilden Knäuel-Fruchtkörper. Die Nachkommenschaft von Knäuel-Fruchtkörpern, die durch mehrere Generationen hindurch verfolgt wurde, verhält sich hinsichtlich ihrer Fruktifikationsform konstant.

Die Anlage *g* für Knäuel-Fruchtkörperbildung ist rezessiv gegenüber dem Faktor *G*, welcher normale Ausbildung der Fruchtkörper veranlaßt. Demgemäß bilden sowohl die homozygoten  $G \times G$ -, wie auch die heterozygoten  $G \times g$ -Kombinationen Normal-Fruchtkörper.  $GG$ -Normal-Fruchtkörper erweisen sich in der Nachkommenschaft als konstant, die  $Gg$ -Normal-Fruchtkörper hingegen spalten in Knäuel- (*g*) und Normal-Fruchtkörper bildende (*G*) Haplonten im Sinne eines monohybriden Mendelfalles auf. Das Zahlenverhältnis der *G*- und *g*-Haplonten zueinander unter 147 Nachkommen von fünf verschiedenen heterozygoten  $Gg$ -Normal-Fruchtkörpern betrug: 78 *G* : 69 *g*.

Von fünf verschiedenen *Schizophyllum*-stämmen waren nur bei dem Stamme Ca Knäuel-Fruchtkörper aufgetreten, alle übrigen fruktifizierten in Form von Normal-Fruchtkörpern. *G*- wie *g*-Haplonten des Stammes Ca mit Einspormyzelien anderer *Schizophyllum*-stämme gekreuzt, lieferten in Zweierkombina-

tionen stets nur Normal-Fruchtkörper<sup>1</sup>. Die Haplonten der übrigen Stämme verhielten sich also wie G-Haplonten des Ca-Stammes und zeigten wie diese gegenüber g-Einspormyzelien volle Dominanz. Von Normal-Fruchtkörpern aus Kreuzungen von je einem Ca-Haplonten mit der Anlage für Knäuel-Fruchtkörperbildung (g) mit je einem Qd und Spe Haplonten konnten in der Nachkommenschaft wieder g-Haplonten, also Aufspaltung, nachgewiesen werden.

Durch die Tatsache, daß bei den verschiedenen Schizophyllumstämmen eine genau qualifizierbare Erbanlage für die Fruktifikationsform existiert, die allelomorph zu dem Faktor g (»Knäuel-Fruchtkörper bildend«) des Ca-Stammes ist und in dem homologen Chromosom, in dem diese Anlage bei Ca liegt, lokalisiert ist<sup>2</sup>, wird die Vorstellung nahegelegt, daß für das Fruktifizieren überhaupt bestimmte Erbanlagen maßgebend sind. Damit harmoniert die Beobachtung, daß gewisse diploide Kombinationen auch bei wiederholter Kultur immer oder doch fast immer fruktifizieren, während in anderen unter den gleichen Umständen die Fruktifikation regelmäßig ausbleibt. Durch diese Annahme wären der Allgemeingültigkeit der Klebschen Auffassung gewisse Grenzen gezogen. Eine genauere Erbanalyse über die inneren Bedingungen des Eintretens der Fruktifikation war jedoch aus verschiedenen Gründen vorerst noch nicht durchführbar.

Die Fruchtkörper-Gestaltungsfaktoren G und g spalten unabhängig von den Geschlechtsgenen.

Kulturen, die von Sporendichtsäen ausgingen, die einerseits von Knäuel- (gg), andererseits von homozygoten Normal-Fruchtkörpern (GG) stammten, fruktifizierten wie die jeweiligen Elternfruchtkörper. Solche Vielsporkulturen aber, die von heterozygoten Normal-Fruchtkörpern (Gg) herstammten, bildeten stets nur Normal-Fruchtkörper, obgleich die erblichen Bedingungen für Knäuel-Fruchtkörperbildung in solchen Kulturen vorhanden sind. Diese Erscheinung, die an zahlreichen Versuchen aus-

<sup>1</sup>) Dabei war eine  $\pm$  ausgeprägte Dominanz der allgemeinen Stammeigenschaften zu beobachten.

<sup>2</sup>) Das ergibt sich aus den zuvor erwähnten Resultaten aus der Kreuzung von g-Haplonten von Ca mit Einspormyzelien anderer Stämme.

nahmslos zutraf, ist als eine Selektionswirkung derjenigen Myzelteile der Kultur aufzufassen, welche die Faktorenkombination  $G \times G$  und  $G \times g$  in ihren Paarkernen enthalten, gegenüber von solchen vom Typ  $g \times g$ .

Die Dominanz von  $G$  über  $g$  bildet im Verein mit dieser Selektionserscheinung die Erklärung, warum Knäuel-Fruchtkörper von *Schizophyllum* in der Natur nicht zur Beobachtung gelangen.

Für *Collybia velutipes* wurde die Heterothallie an einem größeren Material nachgewiesen. [Bestätigung der Angaben von Kniep 1919 (9) und Vandendries 1923 (18).] Typische Aufspaltung in viererlei geschlechtsverschiedene Haplonten wurde erhalten und damit auch für diesen Pilz gezeigt, daß die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts durch zwei Geschlechtsfaktorenpaare wie bei *Aleurodiscus* und *Schizophyllum* (*Kniep*) bedingt wird.

Diese Untersuchungen erbrachten ferner den Nachweis, daß auch bei *Collybia velutipes* die Erscheinung der Geschlechtsmutation auftritt, die bisher nur von *Schizophyllum commune* durch *Kniep* (11) bekannt war.

Bei *Collybia velutipes* konnte die Vererbung der Myzelfärbung festgestellt und analysiert werden. Sie wird durch zwei Faktorenpaare bedingt, welche unabhängig von den Geschlechtsfaktoren mendeln.  $RV$ -Haplonten sind intensiv braun,  $Rv$  und  $rV$ -Haplonten sind in zwei verschiedenen Intensitäten heller braun gefärbt,  $rv$ -Haplonten endlich sind rein weiß und zeigen keine Spur von Braunfärbung. Es wurde die Nachkommenschaft von Fruchtkörpern aus einer ganzen Reihe von verschiedenen Farbkombinationen untersucht und dadurch die Richtigkeit dieser Deutung bewiesen.

Die zwei Farbfaktoren  $R$  und  $V$  bewirken beide Braunfärbung; es liegt hier deshalb ein den Versuchen von Nilsson-Ehle über Rotfrüchtigkeit beim Weizen ähnlicher Fall von Polymerie vor. Durch die haploide Aufspaltung, die hier der direkten Beobachtung zugänglich ist, war es möglich festzustellen, daß zwar  $R$  und  $V$  beide Braunfärbung bewirken, aber nicht mit gleicher, sondern mit verschiedener Intensität:  $R$  erzeugt stärkere Braunfärbung wie  $V$ .

Braunfärbung dominiert über rein weiß. Für die Auswirkung der Dominanz genügt bereits (was auch aus den Schizophyllum-Versuchen hervorgeht) die Anwesenheit der Anlage R oder V (oder R und V) in einem der zwei getrennten Kerne des Paarkernmyzels. Die Karyogamie ist also nicht nötig, damit sich die Dominanz auswirken kann.

Diploide rein weiß  $\times$  rein weiß (rv  $\times$  rv) Kombinationen haben niemals fruktifiziert. Dies vermag vielleicht eine Erklärung dafür zu geben, warum Albino-Fruchtkörper von *Collybia velutipes* in der Natur nur äußerst selten angetroffen werden. Denn es ist sehr wahrscheinlich, daß der Albinismus der Fruchtkörper dieses Pilzes sich auch im Myzel äußert.

Für die haploide Fruchtkörperbildung von *Collybia velutipes* wurde nachgewiesen, daß es sich um eine erbliche Erscheinung handelt, die nur bestimmten Haplonten zukommt. Eine exakte Ermittlung des Vererbungsganges war aber bisher nicht möglich.

---

Diese Untersuchungen wurden in der Zeit von Anfang Mai 1922 bis Ende Februar 1924 im Botanischen Institut der Universität Würzburg ausgeführt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Kniep, spreche ich auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank aus für die Anregung zu diesem Thema, für das große Interesse, das er meinen Untersuchungen entgegengebracht hat, sowie für das Entgegenkommen in jeder Hinsicht.

---

### Literaturverzeichnis.

1. Beck v. Managetta, G., Albinos und ähnliche Bildungen bei Blätterpilzen. Zeitschr. f. Pilzkunde. 1923. Heft 5.
2. Bensaude, M., Recherches sur le Cycle évolutif et la Sexualité des Basidiomycètes. Thèse Paris. 1918.
3. Brefeld, O., Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie VIII: Basidiomyceten, III. Teil (Autobasidiomyceten). 1889.
4. Burgeff, H., Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erbllichkeit bei *Phycomyces nitens* Kuntze. I. u. II. Flora. 1915. 107/108.
5. Cayley, Dorothy M., The phenomen of mutual aversion between mono-spore mycelia of the same fungus (*Diaporthe pernicioso*, Marchal). With a discussion of sex-heterothallism in fungi. Journ. of Genetics. Nov. 1923. 13. Nr. 3.

6. Klebs, G., Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena. 1896.
7. —, Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, 1899, 1900.
8. Kniep, H., Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten. I—V. Zeitschr. f. Bot. 1913. **5.**, 1915. **7.**, 1916. **8.**, 1917. **9.**
9. —, Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung. Verhandlg. d. Phys.-med. Ges. Würzburg. 1919. N. F. **46.** Heft 1.
10. —, Über Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung. Ebenda. 1922. N. F. **47.**
11. —, Über erbliche Änderungen von Geschlechtsfaktoren bei Pilzen. Zeitschr. f. indukt. Abstammgs.- u. Vererb.-Lehre. 1923. **31.**
12. Lehfeldt, W., Über die Entstehung des Paarkernmyzels bei heterothallischem Basidiomyceten. Hedwigia. 1922. **64.**
13. Mounce, Irene, Homothallism and heterothallism in the genus *Coprinus*. Transactions of the Brit. Myc. Soc. 1922. **7.**, 4.
14. Nilsson-Ehle, H., Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lund. 1909.
15. —, Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. II. Lund, Universitets Arskrift. 1911. N. F. Afd. 2. **7.** Nr. 6.
16. Pascher, A., Über die Beziehungen der Reduktionsteilung zur Mendelschen Spaltung. Ber. d. d. bot. Ges. 1918. **36.**
17. Schiffner, V., Bemerkung über »Albinos« bei Blätterpilzen. Zeitschr. f. Pilzkunde. 1923. Heft 10/12.
18. Singer, R., *Collybia velutipes* (Curt.) nov. f. *aestivalis* und das periodische Pilzwachstum in den vier Jahreszeiten. Ebenda. 1922. **1.** Heft 2.
19. Vandendries, R., Recherches sur le déterminisme sexuel des Basidiomycètes. Mém. publ. par la classe d. Sc. Acad. roy. de Belgique. 2. Ser. 1923. **5.**
20. Wakefield, E. M., Über die Bedingungen der Fruchtkörperbildung, sowie das Auftreten fertiler und steriler Stämme bei Hymenomyceten. Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft. 1909. **7.**
21. Wettstein, F. v., Kreuzungsversuche mit multiploiden Moosrassen. Biol. Zentralbl. 1923. **43.**, 1.





Fig. 1.



Fig. 2.