

sierten Maispflanzen entwickelten sich einzelne Pflanzen mit dekussierter Blattstellung.

Auf der Abb. 5 sehen wir eine Pflanze mit gekreuztgegenständigen Blättern aus einer selbstbestäubten dekussierten Pflanze. Die Abb. 6 zeigt ein dekussiertes Exemplar, das aus der Kreuzung Croatia Hartmais \times dekussierte Pflanze



Abb. 7. Maispflanze mit dekussierter Blattstellung.

herausspaltete und Abb. 7 das Kreuzungsprodukt von Pferdezahnmals \times dekussierte Pflanze.

Aus den bis jetzt gefundenen Spaltungsverhältnissen einzelner Phänotypen kann zwar noch keine genetische Analyse der neuen Eigenschaft gemacht werden, die verschiedenen Phänotypen einzelner Nachkommenschaften deuten jedoch auf ein kompliziertes genetisches Verhalten. Weitere diesbezügliche Untersuchungen sind im Gange.

Es ist ferner bemerkenswert, daß ich in der F_2 zweier Stämme, die während drei Generationen künstlich selbstbestäubt waren und zwar aus *Zea Mays indurata* \times *Z. M. everta* auch zwei Pflanzen mit dekussierter Blattstellung erhielt.

Die Pflanzen mit gekreuztgegenständigen Blättern haben gegenüber normalen Pflanzen fast zweimal so große Assimilationsfläche, deswegen ist der Autor bestrebt, diese neue Eigenschaft genetisch rein zu erhalten und mit den Eigenschaften der kultivierten Maissorten zu kombinieren.

Zusammenfassung.

Der Autor berichtet über eine Maispflanze mit dekussierter Blattstellung, die in der F_2 als Kreuzungsprodukt zweier, durch einige Generationen hindurch künstlich selbstbestäubter Stämme herausgespalten ist. Durch Selbstbestäubung und Rückkreuzung von dekussierten Pflanzen, sowie durch Kreuzung mit einigen kultivierten Landmaissorten, wurde eine Anzahl dekussierter Exemplare aufgezogen und dadurch die Vererbung der neuen Eigenschaft festgestellt. Genauere genetische Analyse der Eigenschaft für dekussierte Blattstellung konnte bis jetzt nicht ermittelt werden.

Aus den bisherigen Untersuchungen folgt nun, daß die neue Eigenschaft ohne Zweifel von mehreren genetischen Faktoren bedingt sein muß. Diesbezügliche Untersuchungen sind im Gange.

Die dekussierte Blattstellung bei Maispflanzen ist nicht nur vom phylogenetischen Standpunkt höchst interessant, sondern auch für die landwirtschaftliche Praxis sehr wichtig. Es wird intensiv daran gearbeitet, daß die neue Eigenschaft bei der Züchtung produktiver Maissorten Verwendung finden wird.

Literatur:

EMERSON, R. A.: A fifth pair of factors Aa for aleuron color in maize, and its relation to the Cc and Rr pairs. Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Memoir 16. 1918.

EMERSON, R. A.: The genetic relations of plant colors in maize. Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. 39. 1924.

HUTCHISON, C. B.: Heritable characters of maize. Shrunk endosperm. Jour. Heredity 12. 1921.

KEMPTON, J. H.: Heritable characters of maize. III. Brachytic culms. Jour. Heredity 11. 1920.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Rostock.)

Die genetischen Grundlagen der multipolaren Sexualität der Pilze.

Von Robert Bauch.

Ein uralter Wunschgedanke der Menschheit, mit dem sich zu allen Zeiten und bei allen Völkern die besten Köpfe beschäftigten, ist durch

die Forschungen der letzten Jahrzehnte seiner Verwirklichung näher gerückt worden. Wir kennen die theoretischen Grundlagen der Frage

„Knabe oder Mädchen“ jetzt recht gut und es ist nur ein wenig Geduld noch nötig, damit das Problem der willkürlichen Geschlechtsbestimmung, das für gewisse Pflanzen zum Teil fast restlos gelöst ist, auch für den Menschen seine praktische Lösung gefunden hat. Die Grundlage dafür bieten unsere Kenntnisse über die Gesetze der Geschlechtsvererbung, die überall im Organismenreich, wo es sich um Getrenntgeschlechtigkeit bei Diplobionten handelt, nach dem gleichen Schema, der „Rückkreuzung eines F_1 -Bastardes mit seinem recessiven Elter“ zu verlaufen scheint. Diese Einheitlichkeit im genetischen Geschehen der Geschlechtsvererbung sowohl bei getrenntgeschlechtigen Tieren wie bei getrenntgeschlechtigen Blütenpflanzen ist zu auffallend, als daß man nicht erwarten könnte, daß die Natur irgendwo einmal andere Wege probiert haben sollte. Wenn man die neusten zusammenfassenden Darstellungen des Geschlechtsvererbungsproblems von CORRENS, HARTMANN und WITSCHI im „Handbuch der Vererbungswissenschaft“ durchsieht, so sind es im wesentlichen zwei Problemkomplexe, bei denen vielleicht eine andersartige Lösung der Geschlechtsvererbung in Betracht käme. Es sind dies, kurz stichwortmäßig gekennzeichnet, die Fragen der „relativen Sexualität“ bei gewissen Algen und der „multipolaren Sexualität“ bei bestimmten Pilzen. Uns soll hier nur das letzte Problem, dessen genetische Grundlagen in vieler Beziehung schon recht klar geworden sind, beschäftigen.

Die Entdeckung der multipolaren Sexualität verdanken wir dem Berliner Botaniker H. KNIPE, der sie bei der Pilzgruppe der Hymenomyceten auffand und der in einer Reihe von Veröffentlichungen die vererbungstheoretischen Grundlagen dieser Erscheinung klarlegte. Zusammenfassende Darstellungen darüber hat KNIPE selbst neuerdings in seinem Buche „Die Sexualität der niederen Pflanzen“ und in einer Abhandlung in der Bibliographia genetica gegeben. Doch soll hier davon abgesehen werden, die Sexualverhältnisse der Hymenomyceten selbst im einzelnen zu schildern. Bei einer anderen Pilzgruppe, den Brandpilzen, die zusammen mit den Hymenomyceten und den Rostpilzen die Gruppe der Basidiomyceten bilden, ist nämlich kürzlich die gleiche komplizierte Sexualitätsform nachgewiesen worden, und hierbei hat sich eine viel klarere Einsicht in die Gesetzmäßigkeiten, denen diese Sexualitätsform folgt, ergeben, die auch überraschende Streiflichter auf noch ungeklärte Fragen bei der Hymenomycetensexualität geworfen hat. Betrachten wir also zunächst die multipolare Sexualität bei den Brandpilzen.

Ustilago longissima (Sow.) Tul. ist ein bei uns sehr häufiger Brandpilz, der in den Blättern verschiedener *Glyceria*-Arten seine braunen Brandsporenlager ausbildet. Bei der Reife der Brandlager, die sich in den Interzellularen des Blattmesophylls ausbilden, wird die Blattepidermis gesprengt und das Brandsporenpulver wird durch den Wind zerstäubt. In seiner Entwicklungsgeschichte weicht dieser Pilz in einigen Besonderheiten von dem Normaltyp der Brandpilzentwicklung ab. Diese sei daher für einen anderen Brandpilz, die *Ustilago violacea*, die in den Antheren verschiedenster Nelkengewächse vorkommt, geschildert (Abb. 1). Bringt man Brandsporen in Nährlösungen (Malzlösungen z. B.), so keimen sie mit einem vierzelligen Pro-

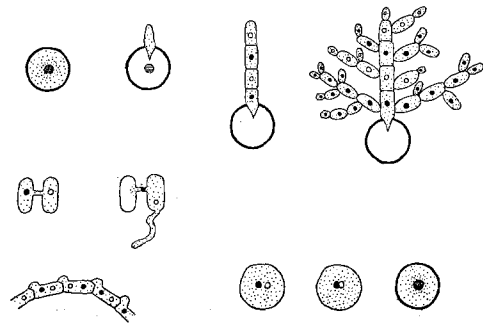


Abb. 1. Schema der Entwicklungsgeschichte von *Ustilago violacea*.

mycel, das bald zur Bildung hefeähnlicher Sporidien übergeht. Bei dieser Keimung der Sporen findet eine Reduktionsteilung statt, bei der die Geschlechtsfaktoren auf die einzelnen Promycelzellen verteilt werden. Die Sporidien vermehren sich lebhaft durch Sprossung und es lassen sich mit den üblichen bakteriologischen Methoden leicht Reinkulturen von ihnen gewinnen. Geschlechtsdifferente Sporidien können nun miteinander sexuell reagieren. Sie bilden dabei einen Kopulationsschlauch aus, der beide Sporidien verbindet, und durch ihn wandert der protoplasmatische Inhalt der einen Sporidie in die andere über. Vielfach wird dann ein kleiner Keimschlauch gebildet, der zur Infektion der Wirtspflanze dient. Der Sexualakt entspricht hier also vollkommen dem klassischen Bilde der Isogamie. Soweit läßt sich der Entwicklungsgang des Pilzes auf einem Kultursubstrat verfolgen. Die kopulierten Sporidien infizieren nun die Wirtspflanze und bilden in ihr ein kleinzelliges Mycel. Die durch die Kopulation zusammengebrachten Kerne vermehren sich dabei durch synchrone Teilungen und jede Mycelzelle enthält zwei Kerne, einen Kern von der „väterlichen“ und einen Kern von der „mütterlichen“ Sporidie. Bei diesem Teilungsmechanismus wer-

den auch die von den Hymenomyceten her bekannten Schnallen an jeder Querwand des Mycels ausgebildet. Kernverschmelzungen finden im vegetativen Mycel nicht statt, sondern treten erst bei Beginn der Brandsporenbildung auf.

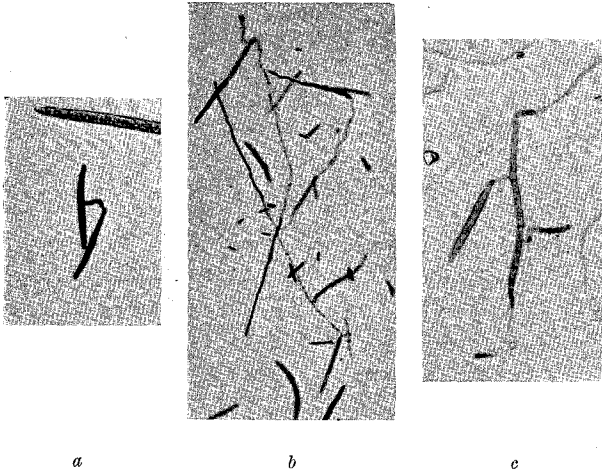


Abb. 2. Kopulationen nach dem Suchfadentyp. *a* Kopulierende Sporidien; in der Mitte des Kopulationskanals ist die erste Anlage des Suchfadens zu erkennen. *b* Zwei Paare von kopulierten Sporidien mit ausgewachsenem Suchfaden. *c* Leere kopulierte Sporidien, deren Plasma in den Suchfaden übergewandert ist. Wassermethode!

Die reife Brandspore enthält einen diploiden Verschmelzungskern, der bei der Keimung der Spore wieder in die Reduktionsteilung eintritt

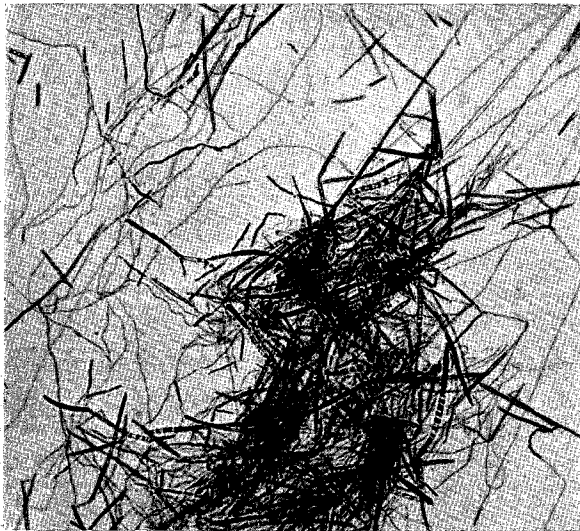


Abb. 3. Übersichtsbild über eine nach dem Suchfadentyp kopulierende Sporidienkombination. Die Suchfäden sind lang ausgewachsen und enthalten in ihrem Spitzenteil das Mischplasma, das sich durch einen besonderen Glanz auszeichnet. Wassermethode!

und haploides Kernmaterial liefert. Man kann somit den Sexualakt in zwei Teilvorgänge zerlegen, bei deren erstem nur die Plasmaverschmelzung (Plasmogamie) erfolgt, während die Kern-

verschmelzung (Karyogamie) erst bei der Ausbildung der jungen Brandsporen eintritt.

Ustilago longissima verhält sich in den wesentlichen Zügen vollkommen entsprechend der *U. violacea*, nur in Einzelheiten ist das Bild etwas abgewandelt. Die Sporidien sind nicht hefeförmig oval, sondern stellen meist mehrzellige kleine myceliale Bildungen dar, die sich ganz in gleicher Weise durch Sprossung vermehren. Die Kopulation dagegen bietet wichtige Unterschiede gegenüber der *U. violacea*. Sie kann in zwei Formen auftreten, die als „Suchfadentyp“ und „Wirrfadentyp“ bezeichnet werden.

Bei dem „Suchfadentyp“ entspricht die Einleitung der Kopulation ganz dem oben gegebenen Bilde. Ein kurzer, meist gerader Kopulationskanal wird gebildet (Abb. 2a), durch den der Übertritt eines Protoplasten stattfindet. Nun wächst aber entweder von der Mitte des Kopulationskanals aus oder von einer Sporidie aus ein „Suchfaden“ hervor, in den das Plasma der beiden kopulierten Sporidien gemeinsam hineintritt (Abb. 2b). Dieser Faden (Abb. 2b und 3) zeigt eine besondere Art des Wachstums. Während er an seiner Spitze andauernd weiter wächst, trennt er hinter dem Mischprotoplasten immer neue Querwände ab und schiebt somit durch das Wachstum des „Stieles“ das paarkernige Plasma vor sich her. Diese Form des Wachstums hat vermutlich besondere biologische Bedeutung für das Aufsuchen der Nährpflanze durch den Pilz. Kernteilungen sind bei diesem Wachstumsvorgang bisher in der Kultur nicht zu erreichen gewesen.

Bei dem „Wirrfadentyp“ der Kopulation zeigt sich ein ganz anderes Bild. Der Kopulationskanal ist hier nicht einfach gerade, sondern merkwürdig gewunden. Auch wird von jeder Sporidie nicht nur ein einziger Kopulationsfaden getrieben, sondern eine größere Anzahl, die alle die gleiche bizarre Wellung aufweisen (Abb. 4). Die übliche Überwanderung des einen Protoplasten durch den Kopulationskanal bleibt meist aus, und die ganze unter künstlichen Bedingungen erreichbare Entwicklung ist damit meist abgeschlossen. Manchmal wird allerdings noch ein kleiner Suchfaden gebildet, dieser bleibt aber kurz und wächst nicht in der geschilderten Weise weiter. Er ist genau so wie die Kopulationsfäden wenig gewunden und von ihnen nur bei sehr genauer Betrachtung zu unterscheiden. Kompliziert wird das ganze Bild noch dadurch, daß bei den Wirrfadenreaktionen meist mehrere Sporidien sich zu einem ganzen

Kopulationsnest miteinander verbinden, das dann sehr schwer in seinen Einzelheiten zu verfolgen ist (Abb. 5).

Der Nachweis der Kopulationen kann auf zwei verschiedene Weisen erfolgen. Bei der

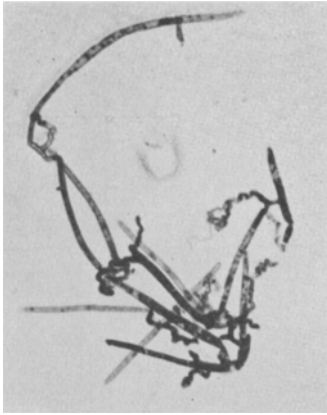


Abb. 4. Kleines Nest von Sporidien, die nach dem Wirrfadentyp kopulieren. Wassermethode!

„Wassermethode“ werden die zu prüfenden Sporidienkulturen in leicht alkalischem Wasser (nach neueren Untersuchungen noch besser in Nährlösung nach SCHREIBER mit einem gewissen Gehalt an Eisensalzen) in Petrischalen verrieben

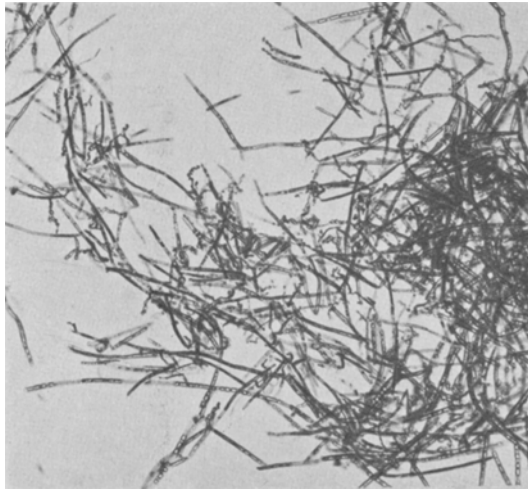


Abb. 5. Übersichtsbild über eine nach dem Wirrfadentyp kopulierende Sporidienkombination. Wassermethode!

und nach drei- bis viertägigem Aufenthalt bei etwa 15° C untersucht. Bei Kopulationen nach dem Wirrfadentypus macht sich dann die erwähnte Verbindung mehrerer Sporidien auch meist äußerlich dadurch bemerkbar, daß die gesamte Sporidienmasse ein zusammenhängendes

Häutchen bildet, das nur durch gröberes Schüttern der Flüssigkeit verrieben werden kann. Diese Methode hat praktisch den Nachteil, daß sie recht umständlich ist und durch das Anfertigen der Präparate und die mikroskopische Untersuchung viel Zeit erfordert. Die „Agarmethode“ dagegen gestattet es, sich mit unbewaffnetem

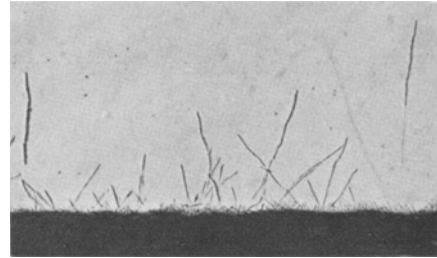


Abb. 6. Auswachsende Suchfäden vom Rande einer Kombinationskolonie nach eintägigem Wachstum auf Agar.

Auge über den Kopulationserfolg orientieren zu können. Bei ihr werden die zu prüfenden Sporidienkulturen auf Malzagarplatten miteinander verrieben. Tritt zwischen den Sporidien Suchfadenreaktion ein, so wachsen die gebildeten Suchfäden aus der Kulturmasse in den unbe-



Abb. 7. Kombination eines Teststammes mit 10 zu prüfenden Kulturen nach der Agarmethode. Vier Kulturen reagieren unter Saumbildung nach dem Suchfadentypus sexuell mit dem Teststamm, die übrigen bilden keine Säume. Der innere Kreis von Kolonien sind Kontrollen der zu prüfenden Kulturen.

wachsenen Nährboden hinaus (Abb. 6) und bilden um die Kolonie einen charakteristischen Saum. Dieser Saum fehlt bei Kombinationen von Sporidienkulturen, die gar nicht oder nach dem Wirrfadentyp reagieren. Ein Bild eines Versuches nach der Agarmethode ist in Abb. 7

wiedergegeben, bei der vier Kolonien des äußeren Ringes die Suchfädensäume gebildet haben, die anderen ihn vermissen lassen. Der mittlere Ring von Kolonien stellt nur Kontrollen dar, in denen die zu prüfenden Stämme allein auf den Agar gebracht worden waren. Aber auch die Wirrfadenreaktionen machen sich häufig auf dem Agar rein äußerlich bemerkbar. Während die Kontrollkolonien und Kolonien ohne Sexualreaktionen meist einen deutlichen Glanz aufweisen, zeigen Kolonien mit Wirrfadenreaktionen eine gewisse matte glanzlose Oberfläche, und die ganze Kolonie erweist sich beim Berühren mit der Platinnadel als sehr fest verfilzt und schwer zerteilbar. In Zweifelsfällen kann man sich aber auch hier durch die mikroskopische Untersuchung leicht von dem Vorhandensein der typischen Wirrfäden überzeugen. Die Agarmethode ist also eine höchst einfache und zeitsparende Methode, mit der man in verhältnismäßig kurzer Zeit eine größere Anzahl von Sporidienkulturen auf ihre geschlechtliche Reaktionsweise untersuchen kann.

Nach diesen Vorbemerkungen können wir die gesetzmäßigen Beziehungen, die zwischen den beiden Kopulationstypen bestehen, erörtern. Isoliert man aus keimendem Brandsporenmaterial eine größere Anzahl von Einsporidienkulturen und kombiniert sie in allen theoretisch möglichen Verbindungen untereinander, so zeigt sich, daß sie sich auf Grund der Suchfadenreaktionen in vier verschiedene Gruppen einteilen lassen. In der Tabelle 1 ist der Ausfall eines derartigen Versuches mit 12 Einsporidienkulturen wiedergegeben. Dabei reagiert Gruppe I mit den Angehörigen der Gruppe II und Gruppe III nur mit denen der Gruppe IV. Es liegen also bei diesem Pilz nicht einfach zwei Geschlechter vor,

Tabelle 1.

Kombinationen von 12 Einsporidienstämmen nach der Agarmethode.

+ bedeutet Bildung der Suchfädensäume,
— Ausbleiben der Suchfadenreaktion.

| | | I | | | II | | | III | | | IV | | |
|-----|----|---|---|---|----|---|---|-----|----|----|----|---|----|
| | | 1 | 3 | 4 | 2 | 5 | 6 | 7 | 10 | 12 | 8 | 9 | 11 |
| I | 1 | — | — | — | + | + | — | — | — | — | — | — | — |
| | 3 | — | — | — | + | + | — | — | — | — | — | — | — |
| | 4 | — | — | — | + | + | — | — | — | — | — | — | — |
| II | 2 | + | + | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | 5 | + | + | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | 6 | + | + | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| III | 7 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | + | + |
| | 10 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | + | + |
| | 12 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + | + | + |
| IV | 8 | — | — | — | — | — | + | + | + | — | — | — | — |
| | 9 | — | — | — | — | — | + | + | + | — | — | — | — |
| | 11 | — | — | — | — | — | + | + | + | — | — | — | — |

sondern im ganzen vier. Ganz das gleiche Verhalten hat KNIEP auch bereits früher bei den Hymenomyceten gefunden und durch eine Reihe von Kreuzungsexperimenten die theoretischen Grundlagen zu einem Verständnis dieser Erscheinung erarbeitet. Wir können seine Erklärungsweise somit auch für diesen Fall übernehmen und annehmen, daß die geschlechtliche Reaktionsweise hier durch zwei Paare von Genen, AA_1 und BB_1 , bestimmt wird und daß diese sich nach dem gewohnten Schema eines dihybriden Erbganges auf die einzelnen Gruppen verteilen. Dann würde etwa Gruppe I die Formel AB , Gruppe II die Formel A_1B_1 , Gruppe III die Formel A_1B und Gruppe IV die Formel AB_1 erhalten. Es würden dann also nur solche Gruppen miteinander reagieren, die in beiden Faktoren voneinander verschieden sind.

Das Bild ändert sich aber sofort, wenn wir an Stelle der Agarmethode die Wassermethode anwenden, bzw. wenn wir die anscheinend negativ verlaufenen Reaktionen mikroskopisch untersuchen. Dann findet man nämlich noch weitere Sexualreaktionen nach dem Wirrfadentyp, die nur bei solchen Kombinationen eintreten, bei denen die beiden A -Faktoren gleich sind, die beiden B -Faktoren aber voneinander differieren. Schematisch gibt dieses Verhalten die Tabelle 2

Tabelle 2. Schema der Suchfaden- und Wirrfadenreaktionen der vier Gruppen.

S = Suchfadenkopulationen
W = Wirrfadenkopulationen.

| | I | II | III | IV |
|-------------|----|----------|--------|--------|
| | AB | A^1B^1 | A^1B | AB^1 |
| I AB | — | S | — | W |
| II A^1B^1 | S | — | W | — |
| III A^1B | — | W | — | S |
| IV AB^1 | W | — | S | — |

wieder. Würde man Suchfaden- und Wirrfadenreaktionen hier nicht voneinander scheiden, sie vielmehr beide gleichwertig als positive Sexualreaktionen ansehen, so würde dadurch das Bild der tetrapolaren Sexualität verschwinden und man zu dem gewohnten bipolar sexuellen Typus kommen. Stellt man sich weiter vor, daß bei irgendeinem Pilz die beiden Sexualreaktionen nicht so klar morphologisch voneinander zu unterscheiden sind wie bei der *U. longissima*, so muß uns dieser Pilz zwangsläufig als bipolar sexuell erscheinen, und erst komplizierte Kreuzungsexperimente könnten den wahren Sachverhalt an den Tag bringen.

Ganz die gleichen Grundgesetze wie bei der *U. longissima* scheinen nun auch für die Hymenomyceten Geltung zu haben, wenngleich sie

bei dieser Pilzgruppe auch noch nicht in allen Einzelheiten bekannt sind. Das liegt an einer Schwierigkeit, die in dem Untersuchungsobjekt selbst begründet ist. Bei den Hymenomyceten kann man nämlich nicht den Sexualakt selbst, der hier in einer Fusion von Mycelzellen besteht, beobachten, sondern muß sich darauf beschränken, das Produkt des Sexualaktes, das Paarkernstadium mit seinen typischen Schnallen an den Querwänden, zu untersuchen. Vergleichend entwicklungsgeschichtlich entspricht dieses Paarkernmycel den Suchfäden der *U. longissima* und tritt wie diese nur dann auf, wenn die beiden kombinierten Kulturen in beiden Faktorenpaaren voneinander verschieden sind. Beobachtungen, die den Wirrfadenkopulationen der *U. longissima* in allen Einzelheiten entsprechen würden, hat man bei den Hymenomyceten bisher noch nicht gemacht, doch liegt eine ganze Reihe von Anhaltspunkten dafür vor, daß auch bei ihnen ganz die gleichen Erscheinungen vorliegen. So hat man bei gewissen Pilzen Schnallenmycelien auch bei Kombinationen gefunden, wo man sie eigentlich nicht erwarten durfte, nämlich dann, wenn die betreffenden Kulturen einen *A*-Faktor gemeinsam hatten, aber im *B*-Faktor verschieden waren. Derartige Fälle sind in der Hymenomycetenliteratur als „Durchbrechungskopulationen“ bezeichnet worden. Sie treten aber immer nur selten und ganz unregelmäßig auf und haben noch gewisse Abnormitäten in der Mycelentwicklung und der später folgenden Fruchtkörperbildung im Gefolge. Es ist hier nicht möglich, all die Beobachtungen zusammenzutragen, die für die Gleichheit des sexuellen Geschehens bei Brandpilzen und Hymenomyceten sprechen. Für Einzelheiten in dieser Beziehung sei auf die ausführliche Darstellung des Verf. und auf die kürzlich erschienene Arbeit von OORT hingewiesen. Für unsere weiteren Darlegungen können wir aber diese Gleichheit unbedenklich postulieren.

Wir können nämlich aus dem bei dem Hymenomyceten vorliegenden Material Schlüsse über die Bedeutung der beiden Sexualreaktionen bei der *U. longissima* ziehen, die bei ihr selbst bisher noch nicht durch Versuche bekräftigt werden konnten. Bei den Hymenomyceten erhält man nämlich bei Kombinationen von Kulturen, die in beiden Faktoren verschieden sind, stets gut wachsendes Schnallenmycel, das in der Mehrzahl der Fälle leicht und regelmäßig zur Fruchtkörperbildung zu bringen ist. Bei Kombinationen aber von Kulturen mit gleichen *A*-Faktoren, die also unseren Wirrfadenkopulationen entsprechen würden, erhält man nur schwachwüchsiges Schnallenmycel und ganz selten Fruchtkörper,

die aber meist noch Anzeichen pathologischer Entartung aufweisen. So möchten wir auch für die *U. longissima* postulieren: 1. Kulturen, die im Suchfadentypus miteinander reagieren, liefern bei der Infektion der Wirtspflanzen leicht Brandsporen; 2. Kulturen, die im Wirrfadentypus reagieren, vermögen entweder die Pflanze überhaupt nicht zu infizieren, oder sie vermögen in der Pflanze keine Brandsporen zu bilden. Die experimentellen Unterlagen für diese Annahmen konnten bisher noch nicht durchgearbeitet werden, sind aber für den kommenden Sommer in größerem Ausmaße geplant.

Nun muß aber noch einer anderen Tatsache gedacht werden. Wir hatten in dem oben geschilderten Beispiel Brandsporenmaterial eines einzigen Standortes des Pilzes zur Keimung gebracht und daraus Einsporidienkulturen isoliert. Macht man den gleichen Versuch mit Brandsporen von einem anderen Fundorte, so wird man prinzipiell die gleichen tetrapolaren Spaltungserscheinungen beobachten können. Kombiniert man aber die Gruppen des ersten Fundortes mit denen des zweiten Fundortes, so zeigt sich, daß beide Fundorte nicht miteinander identisch sind. Ein Beispiel soll diese Verhältnisse erläutern. In der Tabelle 3 sind die Reaktionen der vier Geschlechtstypen des Fundortes 1 gegen die entsprechenden des Fundortes 2 dargestellt. Die Stämme des Fundortes 2 (V—VIII) reagieren untereinander nach dem gleichen Schema wie die des Fundortes 1 (I—IV). Gegenseitig abgetestet verhält sich aber nur Stamm VI so wie Stamm I. Ihm muß also die gleiche Formel zukommen wie Stamm I. Stamm V aber, der mit allen Stämmen des Fundortes 1 unter Suchfadenbildung reagiert, muß dagegen in beiden Faktoren von ihnen verschieden sein. Er hat die Formel $A_2 B_2$ erhalten. Und entsprechend ergeben sich für die Stämme VII und

Tabelle 3. Kombinationsschema der vier Geschlechter von zwei verschiedenen Fundorten.

S = Suchfadenkopulationen.
W = Wirrfadenkopulationen.

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII |
|----------------------------------|----|-------------------------------|------------------|------------------|-------------------------------|----|------------------|------------------|
| | AB | A ¹ B ¹ | A ¹ B | A B ¹ | A ² B ² | AB | A B ² | A ² B |
| I AB | — | S | — | W | S | — | W | — |
| II A ¹ B ¹ | S | — | W | — | S | S | S | S |
| III A ¹ B | — | W | — | S | S | — | S | — |
| IV A B ¹ | W | — | S | — | S | W | W | S |
| V A ² B ² | S | S | S | S | — | S | — | W |
| VI AB | — | S | — | W | S | — | W | — |
| VII A B ² | W | S | S | W | — | W | — | S |
| VIII A ² B | — | S | — | S | W | — | S | — |

VIII die Formeln $A B_2$ und $A_2 B$. Es muß sich hier also um multiple Allelomorphen der ursprünglich angenommenen Gene handeln. Derartige Allelomorphen treten nun in der Natur recht häufig auf. So konnten bei der Untersuchung von etwa 30 Brandsporenproben verschiedener Herkunft 12 Allele für den A -Faktor festgestellt werden. Die B -Faktoren treten dagegen immer nur in drei Formen auf, die beliebig mit einem der A -Faktoren verbunden sein können. Für alle aber gilt das oben abgeleitete Grundgesetz, daß bei Kombinationen mit gleichen A -Faktoren, aber verschiedenen B -Faktoren Wirrfadenkopulationen erfolgen und daß Suchfadenkopulationen nur bei Verschiedenheit in beiden Faktoren eintreten können.

Dieses Auftreten multipler Allelomorphe der beiden Gene gilt nun in noch verstärktem Maße auch für die Hymenomyceten. Die Verschiedenheit kann dabei so weit gehen, daß zwei dicht nebeneinander wachsende Fruchtkörper ganz grundverschieden in ihrem Genbestand sind, so daß ihre Gruppen untereinander vollkommen fertil sind. KNIEP ist es auch durch Kreuzungsexperimente gelungen, diese Auffassung bezüglich des multiplen Allelomorphismus recht sicher zu stützen. Was diese Fülle multipler Allele dabei für eine biologische Bedeutung haben mag und wie sie entstanden sein mögen, diese Fragen sind bisher noch kaum zu überschauen. KNIEP hat zwar in der Kultur von genau analysierten Stämmen das Auftreten von abgeänderten Genen beobachtet und nimmt an, daß sie auf dem Wege der Mutation vielleicht im Verlaufe der Reduktionsteilung entstanden sein mögen. Doch müssen sie anscheinend in der Natur viel häufiger sich verändern. Vielfach sind allerdings in der Hymenomycetenliteratur auch die Durchbrechungskopulationen als Mutationen angesprochen worden, ein Standpunkt, der jetzt wohl nicht mehr haltbar sein dürfte.

Überblicken wir nun die Erscheinungen der multipolaren Sexualität bei Hymenomyceten und Brandpilzen, so ist eine Übereinstimmung in den prinzipiellen Punkten ganz offenbar. In Einzelheiten bestehen allerdings noch verschiedentlich Differenzen. So ist z. B. der B -Faktor bei der *U. longissima* bisher nur in drei verschiedenen Ausprägungen gefunden worden, während er bei den Hymenomyceten anscheinend genau so variabel sein kann wie der A -Faktor. Das mag aber zum großen Teil daran liegen, daß unser Beobachtungsmaterial wirklich noch recht klein ist und Variationen des Grundthemas natürlich bei verschiedenen Arten in verschiedener Form vorkommen können. Werden wir erst außer der *U. longissima* auch noch andere tetrapolar spal-

tende Brandpilze überschauen können, so wird sich das Bild vielleicht viel klarer gestalten. Aber auch noch in anderen, hier noch nicht erwähnten Punkten besteht eine Übereinstimmung zwischen *U. longissima* und den Hymenomycetenbefunden.

Die bisher geschilderten Tatsachen können uns aber vorläufig genügen, um noch zu einigen theoretischen Fragen von allgemeinerer Bedeutung Stellung nehmen zu können. Es ist bisher vermieden worden, irgend etwas spezielleres über die Natur der ermittelten Gene auszusagen und es ist nur ganz allgemein von „Geschlechts-genen“ gesprochen worden. Auf Grund der Befunde an der *U. longissima* scheint es nun aber doch sehr wohl möglich zu sein, eine genauere Unterscheidung zwischen den Faktoren der A - und der B -Serie zu treffen. Wir haben gesehen, daß zur Kopulation zwischen zwei Kulturen, gleichgültig, ob es sich um Hymenomyceten oder Brandpilze handelt, nur eine Verschiedenheit in den B -Faktoren notwendig ist. Die A -Faktoren haben in der Frage, ob überhaupt kopuliert wird oder nicht, gar nichts zu bestimmen. Sie entscheiden dafür über die Art der Kopulation selbst, indem beim Zusammentreffen gleicher A -Faktoren Wirrfadenkopulationen (bzw. Durchbrechungskopulationen) eingeleitet werden, während eine Verschiedenheit der A -Faktoren die Suchfadenkopulationen (bzw. normale Schnallenmycelien mit nachfolgender Fruchtkörperbildung) gewährleistet. Somit können wir die B -Faktoren als die eigentlichen Kopulationsfaktoren auffassen und sie vielleicht im Anschluß an KNIEP als kopulationsbedingende Faktoren bezeichnen. Dürfen wir die Beobachtungen an den Hymenomyceten auf die *U. longissima* übertragen — und wir haben dazu, wie früher ausgeführt, einige Berechtigung! — so können wir auch, ohne daß experimentelle Beweise dafür bereits vorliegen, Vorstellungen über die Funktion der A -Faktoren gewinnen. Gleichheit der A -Faktoren würde demgemäß zur Unfruchtbarkeit der betreffenden Kombination führen, während Verschiedenheit der A -Faktoren die Fertilität der betreffenden Kombination sichern würde. Will man hier entsprechende Verhältnisse von höheren Pflanzen zum Vergleich heranziehen, so könnte man sie etwa als Letalfaktoren bzw. Sterilitätsfaktoren auffassen. Eine Entscheidung, ob die eine oder die andere Sorte von Faktoren vorliegt, scheint allerdings im Augenblick noch nicht möglich zu sein. Praktisch würden aber beide Auffassungen für diese Pilze zu dem gleichen Endeffekt führen. Auch von einem ganz anderen Gesichtspunkte aus könnte man die Frage der verschiedenen funktionellen

Bedeutung der *A*- und *B*-Faktoren diskutieren. Die *B*-Faktoren würden dann etwa als Gene der Plasmogamie, des eigentlichen Sexualaktes, erscheinen, die *A*-Faktoren dagegen könnte man als kontrollierende Gene für die Karyogamie, den Endpunkt des Sexualaktes mit seiner Kernverschmelzung in der jungen Brandspore bzw. jungen Basidie bezeichnen. Das wären also Gene, die, wenn man sie auf die Verhältnisse bei höheren Pflanzen und Tiere übertragen wollte, die Verschmelzung väterlicher und mütterlicher Chromosomen vor der Reduktionsteilung der Geschlechtsumterzellen überwachen würden. Eine klare Entscheidung über diese Auffassungen zu treffen ist im Augenblick ebenfalls noch nicht möglich und es bleibt Geschmackssache des einzelnen, sich mehr dieser oder jener Betrachtungsweise anzuschließen. Klar ist aber auf jeden Fall die funktionelle Verschiedenwertigkeit der beiden Faktorenpaare.

Die Erscheinung der „multipolaren Sexualität“ hat natürlich seit ihrem Bekanntwerden das lebhafteste Interesse aller allgemein biologisch orientierten Forscher erweckt, und die verschiedensten Versuche sind unternommen worden, um sie mit anderen, bereits besser bekannten Phänomenen auf dem Gebiete der Geschlechtsvererbung in Übereinstimmung zu bringen. So weicht z. B. BRUNSWIK in seiner Auslegung vollkommen von der im vorstehenden gegebenen Darstellung ab. Für ihn haben die betreffenden Gene nichts mit der Sexualität zu tun, sondern es sind andersartige Gene, die mit den Sexualgenen gekoppelt vererbt werden und die mit den Faktoren, die die Selbststerilität mancher Blütenpflanzen bedingen, vergleichbar wären. Selbststerilität und multipolare Sexualität haben zwar tatsächlich eine Reihe gemeinsamer Verbindungspunkte und man kann von beiden Gesichtspunkten her das Tatsachenmaterial vollkommen einheitlich durchdenken und darstellen. Das zeigt aber nur, daß unser Beobachtungsmaterial noch nicht ausreicht, um eine Entscheidung für die oder die andere Auffassungsweise zu bringen. So mußte es Geschmackssache des einzelnen bleiben, sich dieser oder jener Deutung anzuschließen. Wenn die Mehrzahl der Bearbeiter dieser Fragen sich die Auffassung von KNIEP zu eigen machte, so lag dies daran, daß sie den Vorzug der Einfachheit hatte und nicht mit komplizierten Kopplungserscheinungen zu rechnen brauchte. Auf Grund der neuen Feststellungen an den Brandpilzen will es aber scheinen, daß man den Gedanken an Sterilitätsfaktoren doch nicht so ohne weiteres fallen lassen kann. Die Serie der *A*-Faktoren kann sehr wohl als Sterilitäts- bzw. Letalfaktoren aufgefaßt werden, und

wir hätten es dann hier mit einer sehr eigenartigen Kombination von Sterilitätsfaktoren mit sehr vielen multiplen Allelformen mit kopulationsbedingenden oder Sexualfaktoren mit weniger Allelen zu tun, die die Erscheinungen der multipolaren Sexualität bedingen.

Nach ganz anderer Richtung liegen die Deutungsversuche von HARTMANN und GOLDSCHMIDT, die beide die multipolare Sexualität in eine allgemeine Theorie der Sexualitätserscheinungen einbeziehen möchten. HARTMANN hat in seiner Darstellung des entsprechenden Problems im „Handbuch der Vererbungswissenschaft“ den Versuch durchgeführt, die bei der Geschlechtsvererbung der höheren Organismen, besonders der Blütenpflanzen erarbeiteten Begriffe auf das Reich der Thallophyten und Protisten zu übertragen. Gleichlaufend mit CORRENS unterscheidet HARTMANN zwischen eigentlichen Geschlechtsgenen, die für die Ausbildung von männlichen und weiblichen Geschlechtsorganen verantwortlich zu machen sind, und zwischen Realisatoren, die die Entfaltung des entsprechenden Organs fördern bzw. die des anderen Geschlechts hemmen. Diese Realisatoren setzt HARTMANN nun den dihybrid spaltenden Genen der multipolar sexuellen Formen gleich und nimmt dementsprechend für den einen wie den anderen Realisator eine Reihe von multiplen Allelformen an, die sich quantitativ voneinander unterscheiden und durch ihre gegenseitige Ausbalancierung das komplizierte Bild der multipolaren Sexualität bedingen sollen. GOLDSCHMIDT steht dagegen auf einem prinzipiell anderen Standpunkt. Er verwirft die Anschauung bezüglich der Geschlechtsgene im engeren Sinne und der übergeordneten Realisatoren, sondern nimmt als Grundgene die Faktoren *M* und *F* an. Diese produzieren geschlechtsdifferenzierende Stoffe, die jeder einzelnen Zelle bzw. jedem einzelnen Organ eine bestimmte Entwicklungstendenz in männlicher bzw. weiblicher Richtung verleihen, je nachdem die Quanten der von *M* oder *F* produzierten Stoffe überwiegen. Diese Faktoren identifiziert er nun mit den *A*- und den *B*-Faktoren der multipolaren Sexualität und kommt unter Zuhilfenahme von quantitativ differenten multiplen Allelen der betreffenden Gene zu einer Einfügung der multipolaren Sexualität in die durchsichtigeren Verhältnisse der normalen Zweigeschlechtigkeit. Bezüglich der HARTMANNschen Auffassung hat bereits KNIEP auf die vielen Schwierigkeiten, die diese Hypothese bietet, hingewiesen. Auf Grund des an der *U. longissima* gewonnenen Einblicks in die funktionelle Differenz der beiden Gensorten läßt sich jetzt aber sagen, daß weder die eine noch die

andere Hypothese mit den Tatsachen in Übereinstimmung zu bringen ist. Denn eine letale Wirkung einer Kombination von Haplonten der Formeln MF und MF_1 zu einer Zygote $MMFF_1$ etwa ist sonst bei der normalen Zweigeschlechtigkeit nicht zur Beobachtung gekommen. So scheint es, als ob wir fürs erste darauf verzichten müssen, die multipolare Sexualität in ein allgemeines Sexualitätsschema einzupassen, wir sie vielmehr als eine Erscheinung auffassen müssen, die ganz anderer Natur ist als wir sie sonst bei der Geschlechtsvererbung von Haplo- und Diplobionten zu finden gewohnt sind. Ein offenes Ignoramus ist hier vielleicht sehr gut angebracht. Ein Mittel gibt es nur, um zu einem tieferen Verständnis der ganzen Erscheinung vorzudringen: weiteres Experimentieren. Die Wege dazu ergeben sich aus dem bereits vorliegenden Tatsachenmaterial ganz ohne weiteres. Jeder neu in Arbeit genommene Pilz kann neue Überraschungen und neue Einblicke bringen. Eigene Untersuchungen an Brandpilzen zeigen immer deutlicher, daß wir auf diesem ganzen schwierigen Gebiet erst die ersten zögernden Schritte unternommen haben

und wir bei weiterer Bearbeitung noch auf viele unerwartete Erscheinungen stoßen werden.

Literaturverzeichnis.

BAUCH, R.: Über multipolare Sexualität bei *Ustilago longissima*. Arch. Protistenkde 70, 415 bis 464 (1930).

BRUNSWIK, H.: Untersuchungen über die Geschlechts- und Kernverhältnisse bei der Hymenomycetengattung *Coprinus*. Bot. Abh., herausgegeben von GOEBEL. H. 5 (1924).

GOLDSCHMIDT, R.: Geschlechtsbestimmung im Tier- und Pflanzenreich. Biol. Zbl. 49, 641—648 (1929).

KNIEP, H.: Die Sexualität der niederen Pflanzen. Jena 1928.

KNIEP, H.: Vererbungserscheinungen bei Pilzen. Bibliographia genet. 5, 372—478 (1929).

KNIEP, H.: Die „multipolare“ Sexualität der Hymenomyceten und deren Deutung durch M. HARTMANN. Z. Bot. 22, 266—275 (1929).

OORT, A. J. P.: The sexuality of *Coprinus fime-tarius* (Preliminary note). Koninkl. Akad. van Wetensch. te Amsterdam. Proceedings 32, Nr 10 (1929).

Ferner die zusammenfassenden Darstellungen des Geschlechtsvererbungsproblems von C. CORRENS, M. HARTMANN und E. WITSCHI im Handbuch der Vererbungswissenschaft, herausgegeben von E. BAUR und M. HARTMANN.

Gräserzüchtung.

Von **Walther Hertzsch**, Königsberg i. Pr.

Dieses für die Landwirtschaft so außerordentlich wichtige Gebiet der Pflanzenzüchtung ist bisher nur wenig bearbeitet worden, obwohl die hier zu erzielenden Erfolge sehr große sein können. Erst die Erkenntnis, daß auf den Grünländereien durch intensive Bewirtschaftung ein dem Kraftfutter durchaus gleichwertiges Futter erzeugt werden kann, ist die Frage der Futterpflanzenzüchtung mehr in den Vordergrund des Interesses gerückt. Es bestehen allerdings schon einige Zuchtstätten seit mehr als 20 Jahren und diese haben ganz ausgezeichnete Arbeit geleistet. Daß es nicht gleichgültig ist, ob man zur Anlage von Grünländereien Zuchtsaaten oder gewöhnliche Handelssaaten bzw. Landsorten verwendet, ist durch zahlreiche Versuche erwiesen worden. Diese haben ergeben, daß nicht nur die Erträge an Masse, sondern auch die relativen und absoluten Mengen an Protein, Kohlehydraten, Phosphorsäure und Kalk bei den Zuchtformen bedeutend höher sind als bei den nicht gezüchteten Formen, die hingegen einen höheren Gehalt an Rohfaser und Kieselsäure aufweisen als jene, eine Tatsache, die ihren schlechteren Verdauungswert erklärt.

Was von der Provenienzfrage der Kleearten allgemein bekannt ist, trifft bis zu einem ge-

wissen Grade für die Grasarten zu. Die Auswinterungsschäden der nicht heimischen Gräser sind nicht nur im Osten Deutschlands ganz erhebliche, sondern auch in den übrigen Teilen Deutschlands. Eine Berechtigung Gräser zu züchten, besteht also, und die meisten der bestehenden Zuchtformen haben den Beweis erbracht, daß durch die züchterischen Maßnahmen die den Landsorten anhaftenden Mängel beseitigt werden können.

Ebenso wie bei den anderen züchterisch bearbeiteten Kulturpflanzen kann von einer Grasart nicht eine Universalform für alle Verhältnisse genügen, sondern es müssen für die jeweiligen klimatischen Gebiete, für verschiedene Bodenarten und vor allem für die verschiedensten Nutzungszwecke Spezialrassen gezüchtet werden.

So brauchen wir von den meisten Gräsern Formen, die Überschwemmungen vertragen und andere, die neben hohen Erträgen möglichst dürreresistent sind. Diese beiden entgegengesetzten Eigenschaften kann man keinesfalls in einer Pflanze vereinigen, also braucht man hier schon 2 Formen. Ferner ist es durchaus nicht einerlei, ob ein Gras für Wiese, Weide oder Feldfutterbau Verwendung finden soll, da alle diese Nutzungsrichtungen andere Bedingungen an die