

Die Reduktion der Geschlechtschromosomen erfolgt stets in der 1. Reifeteilung.

2. *Liponeura cinerascens* Lw. (Fam. *Blepharoceridae*). Die Chromosomenzahl im ♂ (Spermatogonien) ist ebenfalls  $2n = 10$  ( $8+XY$ ). Die Autosomen sind als 1 Paar großer, 1 Paar etwas kleinerer V-, 1 Paar Stäbchen- (halbe Länge des großen V) und 1 Paar etwas kürzerer Stäbchenchromosomen vorhanden; das X ist ein kurzes Stäbchen, Y punktförmig. In der ♂-Meiose fehlen Chiasmen. Die Paarung von X und Y unterbleibt, doch sind sie oft in der Spindellängsrichtung übereinander orientiert; sie werden präreduziert.

Das Vorkommen von Chiasmen bei *Liriopae* entspricht den stammesgeschichtlichen Beziehungen dieser Familie zu den *Tipuloidea*. Die systematische Stellung der Blepharoceriden innerhalb der Nematoceren ist unklar, so daß Schlüsse auf die phyletische Entstehung der chiasmenlosen Meiose sich aus den Befunden an *Liponeura* nicht ziehen lassen.

Neben diesen Dipteren wurde zur Erweiterung unserer cytologischen Kenntnisse der *Ephemerida*, von deren mehr als 500 Arten bisher nur eine bearbeitet ist (Kata yama<sup>2</sup>),

3. *Ephemera danica* Müll. untersucht. Das ♂ (Spermatogonien) weist  $2n = 11$  ( $10+X$ ) Chromosomen auf; im ♀ (Follikelzellen) sind  $2n = 12$  ( $10+2X$ ) vorhanden. Es liegt also der XO-Typus vor. Von Autosomen sind die folgenden Formen vorhanden: 2 Paare großer, geringfügig ungleichschenkliger V von etwas verschiedener Länge und 3 Paare sehr kleiner V; das X ist ein kleines J-förmiges Chromosom. Die kleinen Autosomenbivalente bilden in der ♂-Meiose meist 1, die großen meist 2 Chiasmen (Ring-tetraden). Das unpaare X liegt in der Metaphase I außerhalb der Äquatorialplatte und wird präreduziert.

Ein Vergleich dieser mit der von Kata yama untersuchten Art, *Ameletus costalis*, die  $2n = 18$  bei XY-Typus aufweist, zeigt die große Verschiedenheit innerhalb der Familie an, so daß die cytologischen Beziehungen der Ephemeriden zu anderen Insektenordnungen, die Kata yama diskutiert, noch ganz ungestützt erscheinen.

<sup>2</sup> H. Kata yama, The sex chromosomes of a mayfly, *Ameletus costalis* Mats. Jap. J. Genet. **15**, 139 [1939].

## Über eine Mutation mit wechselnder und zeitlich begrenzter Wirkung bei *Ptychopoda seriata*

Von ALFRED KÜHN

Aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Hechingen

(Z. Naturforschg. **1**, 109—112 [1946]; eingegangen am 7. Januar 1946)

Die Mutation *Va* bedingt mit geringer Penetranz eine Störung der Entwicklung der Flügeladern. Die *Va*-Wirkung tritt etwa in der Hälfte der Fälle, in denen sich *Va* ausprägt, erst in späten Entwicklungsstadien auf; wenn sie schon frühe Stadien trifft, verläuft die spätere Entwicklung wieder normal.

Für die Aufklärung der Wirkungsweise von Genen ist es wesentlich, den Zeitpunkt zu kennen, in dem sie in das Entwicklungsgeschehen eingreifen. In den meisten Fällen können wir nur die Veränderung feststellen, die durch ein mutiertes Allel schließlich im Phänotypus erzielt wird. Auch dann, wenn wir die phänokritische Phase ermitteln können, in welcher die Ausbildung eines Merkmals von dem normalen Entwicklungsgang ab-

weicht, läßt sich meist nicht sagen, wann die Veränderung in dem Gefüge der Zellen eingetreten ist, welche den Enderfolg bedingt. Das veranschaulichen besonders die Fälle, in denen eine Mutation prädeterminierend wirkt. Mit den Allelen *Syb* und *syb* wechselt die Ausdehnung des Symmetriefeldes im Flügelmuster von *Ephestia*; es wird als der Vorgang der Ausbreitung der Symmetriefeld-Determination beeinflußt, welcher sich in der jungen



Dieses Werk wurde im Jahr 2013 vom Verlag Zeitschrift für Naturforschung in Zusammenarbeit mit der Max-Planck-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften e.V. digitalisiert und unter folgender Lizenz veröffentlicht: Creative Commons Namensnennung-Keine Bearbeitung 3.0 Deutschland Lizenz.

Zum 01.01.2015 ist eine Anpassung der Lizenzbedingungen (Entfall der Creative Commons Lizenzbedingung „Keine Bearbeitung“) beabsichtigt, um eine Nachnutzung auch im Rahmen zukünftiger wissenschaftlicher Nutzungsformen zu ermöglichen.

This work has been digitalized and published in 2013 by Verlag Zeitschrift für Naturforschung in cooperation with the Max Planck Society for the Advancement of Science under a Creative Commons Attribution-NoDerivs 3.0 Germany License.

On 01.01.2015 it is planned to change the License Conditions (the removal of the Creative Commons License condition "no derivative works"). This is to allow reuse in the area of future scientific usage.

Puppe vollzieht<sup>1, 2</sup>. Bei den reziproken  $F_1$ -Bastarden ist die Symmetriefeldbreite jeweils im mütterlichen Sinne verschoben. Es läßt sich also die Nachwirkung eines Gens erkennen, das in der Zygote nicht mehr vorhanden ist. Bei bestimmten von Außenbedingungen abhängigen Mutationsmerkmalen kann die Auslösung lange vor der Ausbildung des Merkmals erfolgen. So erscheint die von der Zuchttemperatur abhängige Hemmung der nor-

sivität auch bei gleichen Außenbedingungen der Zeitpunkt, in dem die Wirkung des mutierten Allels in die Entwicklung eingreift. Die verschiedenen Grade der stufenweise umschlagenden Wirkung von *vd* bei *Ephestia* lassen sich durch Hitzereizung phänokopieren; und man erhält Abänderungen der Schuppenausbildung, die um so stärkeren *vd*-Auswirkungen entsprechen, in je früheren Stadien der Hitzereiz gesetzt wird, je frühere Determinations-

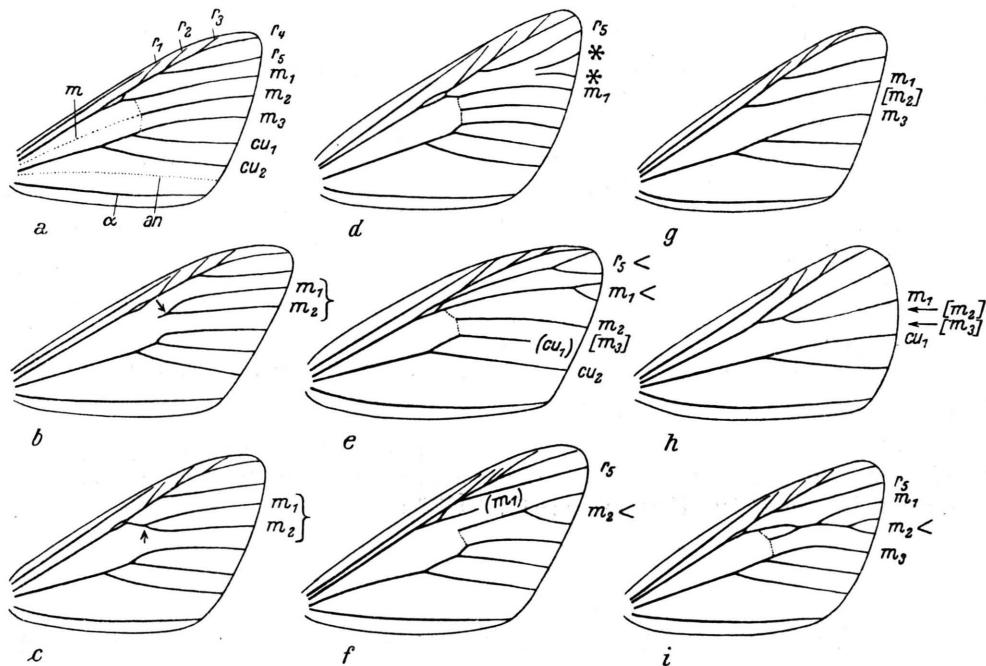


Abb. 1. Aderung des normalen rechten Vorderflügels von *Ptychopoda seriata* Schrk.; punktiert die Discoidalquerader und die während der Puppenentwicklung zurückgebildeten Lakunen  $m$  und  $an$ ; b, c Verlagerungen der Abzweigungsstelle von  $m_1$  und  $m_2$ ; d–h starke Abänderungen des Adersystems; d überzählige Äste (\*) ohne Anschluß an einen normalen Aderstamm; e, f, i überzählige Verzweigung eines Aderastes (<); e, f unvollständige Ader jeweils in (); e–g–h vollständiger Ausfall eines Aderastes, jeweils in [ ]; i Aderverbiegung und stellenweise Verschmelzung. Vergr. 4,5/1.

malen Ausbildung des Schuppenapparates in der Puppe bei der „Glasflügeligkeit“ von *Ephestia* auch dann, wenn die Raupen schon am Anfang der Entwicklung eine bestimmte Zeit lang bei 25° gehalten werden<sup>3</sup>. Es tritt also eine dauernde Zustandsänderung ein, welche sich später in der Periode der Schuppenbildung auswirkt. In bestimmten Fällen schwankt bei Mutationen mit wechselnder Express-

stadien also getroffen werden<sup>4</sup>. Hieraus läßt sich schließen, daß auch die *vd*-Wirkung in einem bestimmten Zeitpunkt einsetzt, und daß das Auftreten dieser Wirkung zeitlich wechselt. Die Ablenkung der Schuppenentwicklung aus der normalen Bahn durch *vd* oder den Hitzereiz ist eine endgültige; es läßt sich nicht sagen, ob die *vd*-Wirkung mit ihrem Eintritt eine bleibende Zustandsänderung schafft oder einen vorübergehenden Vorgang bedingt, der einen gerade ablaufenden, über die weitere Entwicklung entscheidenden Determinationschritt stört. Bei einer neuen Mutation von *Ptychopoda*

<sup>1</sup> A. Kühn u. M. v. Engelhardt, Roux' Arch. 130, 660 [1933].

<sup>2</sup> A. Kühn u. K. Henke, Abh. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. 15, 225 [1936].

<sup>3</sup> A. Kühn u. K. Henke, Abh. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. 15, 82 [1929].

<sup>4</sup> A. Kühn, Biol. Zbl. 64, 81 [1944].

*seriata* ist jedoch eine Entscheidung hierüber möglich.

In einem Inzuchtstamm erschien von einer bestimmten Generation an regelmäßig Anomalien der Flügeladern in einem niederen Prozentsatz, der vom Geschlecht abhängig ist (bei ♀♀  $2,82 \pm 0,66$ , bei ♂♂  $6,28 \pm 1,04\%$ ). Bei der Kreuzung mit Stämmen mit normaler Flügeladerung erschien die Anomalien wieder in  $F_1$  (bei ♀♀  $0,82 \pm 0,38$ , bei ♂♂  $2,44 \pm 1,21\%$ ) und in  $F_2$  in Häufigkeiten, die der Erwartung bei einpaarigem Erbgang gut entsprechen (bei ♀♀  $1,63 \pm 0,57$ , bei ♂♂  $3,62 \pm 0,92\%$ ). Und aus  $F_2$  wurden Linien mit dem Mutationsmerkmal weitergezüchtet.

Die Abänderungen der Aderung, die durch diese *unvollständig dominante Mutation Va (Venis abnormibus)* hervorgerufen werden, sind sehr vielfältig. Weitaus am häufigsten sind unter den 148 untersuchten Flügeln, an denen sich *Va* ausprägte, bestimmte *Abänderungen der Abzweigungsweise* der in normaler Anzahl vorhandenen Adern. Abb. 1a zeigt die normale Aderung des *Ptychopoda*-Vorderflügels (Aderbezeichnung nach Spuler, Comstock u. Needham, Enderlein). Die Ader  $m_1$  zweigt von  $r$  ab;  $m_2$  ist die gerade Fortsetzung des in der Puppe zurückgebildeten Stammes  $m$ ;  $m_3$  geht von  $cu_1$  ab. Die zwischen  $m_1$  und  $m_3$  verlaufende Discoidalquerader ist im Imaginalflügel oft stark zurückgebildet. Bei mehr als der Hälfte aller abnormen Flügel ist die Aderverzweigung in der Flügelmitte, in dem Bereich der Discoidalquerader, betroffen. Entweder ist  $m_1$  von  $r$  getrennt und mit  $m_2$  verbunden (Abb. 1b; 44,6%), oder  $m_2$  zweigt von  $m_1$  ab (Abb. 1c; 8,8%). Diese Abweichungen von der Norm ergeben ein zwar andersartiges, aber durchaus geordnetes Adermuster, dessen Unterschied von der Norm nur bei genauem Zusehen bemerkbar wird. Viel stärker wird das Aderbild betroffen durch *überzählige Aderäste* (Abb. 1d, e, f, i), das *Fehlen ganzer Adern* (Abb. 1e, g, h) oder von *Aderstücken* (Abb. 1e, f), *Verbiegungen oder stufenweise Verschmelzungen von Adern* (Abb. 1h). Sehr häufig kommen mehrere dieser starken Abänderungen nebeneinander vor (Abb. 1e, f, i), so daß das Adermuster sehr unregelmäßig wird.

Die Adern sind verdickte Chitinleisten, die auf der Unterseite, in geringem Maß auch auf der Oberseite der Flügel von dem die Blutlakunen begrenzenden Epithel ausgeschieden werden. Das Lakunensystem bildet sich nicht als ein von der Flügelbasis nach dem Außenrand vorwachsendes

Verzweigungssystem, sondern in der Flügelanlage der Raupe werden zuerst die Endverzweigungen der Adern voneinander abgegrenzt als Hohlräume, zwischen denen die Epithelien der Oberseite und der Unterseite des Flügelsäckchens sich aneinanderlegen und verlöten<sup>5, 6, 7</sup>. Dann schreitet die Ausbildung der Lakunen nach der Flügelbasis hin fort; dabei stellt ihr Zusammenfließen basalwärts noch nicht die endgültige Form der Aderverbindung her (Abb. 2a). Erst in der Vorpuppe und in der jungen Puppe werden die endgültigen Querverbindungen

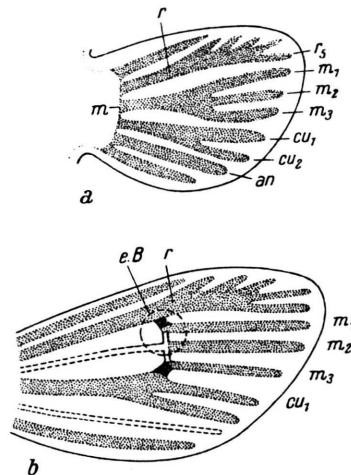


Abb. 2. Schema der Entwicklung des Lakunensystems. Aderbezeichnungen wie in Abb. 1. a Anlage in der Imaginalscheibe der Raupe; b Umbildungen in der Vorpuppe: an und in werden reduziert, die Vergabungsstelle zu  $m_1$ ,  $m_2$ ,  $m_3$  wird zur Discoidalquerader, Querverschmelzungen (schwarz gezeichnet) verbinden  $m_1$  mit  $r$ ,  $m_3$  mit  $cu_1$ ; e.B. empfindlicher Bereich, in dem sich die späte Auswirkung von *Va* manifestiert.

gen zwischen den längs verlaufenden Lakunen in der Flügelmitte und damit die Abzweigungsstellen des Adersystems fertiggestellt (Abb. 2b, vergl. 1a), und der Stamm  $m$ , in den ursprünglich die Äste  $m_1$ ,  $m_2$  und  $m_3$  zusammenlaufen, wird zurückgebildet. Die starken Abänderungen des Adersystems, welche die Anzahl der Äste betreffen (Abb. 1d–h), müssen sich schon früh in der Imaginalscheibe der Raupe vollziehen. Wenn Adern ausfallen, bleibt an ihrer Stelle nicht eine Lücke im Adersystem, wie dies bei einer späteren Rückbildung einer Lakune sein müßte, sondern die übrigen Adern sind weiter auseinandergerückt (Abb. 1g, h); bisweilen wird

<sup>5</sup> W. Köhler, Z. Morph. Ökol. **24**, 582 [1932].

<sup>6</sup> I. Behrends, Z. Morph. Ökol. **30**, 573 [1935].

<sup>7</sup> H. Kuntze, Z. Morph. Ökol. **30**, 544 [1935].

der Ausfall einer Ader durch eine überzählige Verzweigung einer anderen Ader ausgeglichen (Abb. 1f). Die ganze ursprüngliche Aufteilung des Flügelhohlraumes bei der Anlegung der Endzweige des Adersystems ist also in diesen Fällen durch *Va* abgeändert. Wenn lediglich abweichende Aderverbindungen in dem mittleren Flügelgebiet (Abb. 2b, e.B) hergestellt wurden (Abb. 1b, c), sind erst die später ablaufenden Vorgänge von der Wirkung des mutierten Allels betroffen.

Bei dieser Mutation kann es sich nicht um eine Zustandsänderung handeln, die bei starker Auswirkung von *Va* früh, bei schwacher Auswirkung später einsetzt und dann bestehen bleibt; denn dann müßte man erwarten, daß mit den starken Abänderungen in der Peripherie des Adersystems auch häufig Abzweigungsänderungen im mittleren Flügelbereich verbunden sind. Das ist aber nicht der

Fall. In Flügeln mit vermehrten oder ganz oder teilweise fehlenden Aderästen ist die Abzweigungsweise der vorhandenen Adern in der Flügelmitte fast immer normal (Abb. 1d—f, i). Die weitaus häufigste Abzweigungsänderung, die Verlagerung von  $m_1$  an  $m_2$  (Abb. 1b), die nahezu bei der Hälfte der abgeänderten Flügel auftritt, wurde nie, die Verlagerung von  $m_2$  an  $m_1$  nur einmal mit einer der starken Abänderungen verknüpft gefunden.

Es bleibt also nur der Schluß: *Va* löst einen Vorgang aus, der nur eine bestimmte Zeit lang wirkt. Er trifft in etwa der Hälfte der Fälle, in denen er sich manifestiert, erst die späten Entwicklungsstadien der Flügelentwicklung; wenn er schon frühe Stadien erreicht, biegt die Entwicklung nach seinem Ablauf wieder in die normale Bahn ein. Nur in sehr seltenen Fällen greift die Störung von der frühen in die späte Entwicklungsperiode über.

## NACHRICHTEN

Von K. Lorenz, den wir im vorigen Heft als vermisst meldeten, liegt jetzt Nachricht aus russischer Gefangenschaft vor. Wir verdanken diese Mitteilung Hrn. Grzimek, Frankfurt/M.

## MITTEILUNG DER REDAKTION

Mehrfach geäußerten Wünschen entsprechend, ist die Redaktion bereit, Manuskripte von Arbeiten, die vorläufig noch nicht veröffentlicht werden sollen, bis zum Abruf durch die Verfasser in Verwahrung zu nehmen. Die Manuskripte werden bei der Redaktion unter Festlegung des Eingangsdatums registriert.