

ergeben die Acetonauszüge eine Ausbeute an technisch reinem Produkt von 70 Gew.-Teilen.

42. *N·N'-[α-Methyl-trimethylen]-harnstoff*¹⁹ V. Der Rückstand des Acetonauszuges von 41 wird aus Alkohol umkristallisiert. Das analysenreine Produktschmilzt bei 201° unzersetzt und siedet bei 330° mit beginnender Zersetzung. Ausb. 48 Gew.-Tle. *N·N'-[α-Methyl-trimethylen]-harnstoff*.

$C_5H_{10}ON_2$. Gef. C 52,82, H 8,83, N 24,42.

Ber. C 52,65, H 8,78, N 24,58.

43. *Kondensationsprodukt aus Polyvinylalkohol und Harnstoff*. 270 Gew.-Tle. *Polyvinylalkohol*, 240 Gew.-Tle. *Harnstoff* und 500 Gew.-Tle. *Wasser* werden bei 100° gerührt. Das Sieden soll so lebhaft sein, daß stets ein kleiner Teil des Wasserdampfes aus dem Kühler entweicht. So läßt sich nach etwa 6 Stdn. die Tem-

¹⁹ Auf anderem Wege dargestellt durch J. Tafel u. R. Weinschenk, Ber. dtsh. chem. Ges. 33, 3379 [1900].

peratur auf 125° steigern. Die Masse wird, bei dauernder Abspaltung von Ammoniak und Kohlendioxyd, welche als Ammoncarbonat den Kühler verstopfen, immer viscoser, gummiartiger und fadenziehend. Schließlich wird der Kühler entfernt und allmählich bis auf 140° erhitzt. Die Masse ist bis zuletzt noch rührbar. In kaltem Zustande ähnelt sie Kautschuk, ist äußerst elastisch und nimmt selbst bei starken Deformationen ihre ursprüngliche Form wieder an. Nach einer Lagerzeit von 12 Jahren war die Elastizität unverändert geblieben.

44. *Kondensationsprodukt aus Polyvinylalkohol, Harnstoff und Glykol*. 270 Gew.-Tle. *Polyvinylalkohol*, 460 Gew.-Tle. *Harnstoff* und 450 Gew.-Tle. *Äthylenglykol* werden 4 Stdn. auf 125–150° erhitzt. Die Masse wird allmählich gummiartig, läßt sich aber bis zuletzt noch rühren. Im Vakuum wird alles flüchtige abgetrieben und es hinterbleibt eine kautschukartige Masse ähnlich derjenigen von 43. Die Elastizität war nach 12 Jahren noch unverändert.

Über variable Erbmerkmale der Flügeltracheen bei Ephestia und ihre Beziehungen zum Geäder

Von KARL HENKE und CHRISTEL BERTHORN

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Göttingen

(Z. Naturforsch. 1, 523–530 [1946]; eingegangen am 13. Juli 1946)

Die Gliederung des imaginalen Tracheensystems auf dem Hinterflügel von *Ephestia* ist von der des vorher ausgebildeten pupalen Systems relativ unabhängig und wird auch durch den Verlauf der Flügellakunen nur unvollständig bestimmt. Die Variabilität zweier seiner Hauptstämme ist bei verschiedenen Inzuchtlinien nach Art und Ausmaß verschieden. Die Entwicklung dieser Tracheenstämme richtet sich unter anderem nach dem Verhalten zweier Lakunenäste, die in Abhängigkeit von ihrem Abstand, von Außenbedingungen und einer Anzahl analysierter Gene unter der Wirkung mindestens zweier verschiedener Entwicklungsfaktoren miteinander verschmelzen können. Der Bereich dieser Lakunen wird um so häufiger von beiden Tracheen gleichzeitig besetzt, je weniger weit die Verschmelzung fortschreitet, am häufigsten wenn sie ganz ausbleibt. Im übrigen variieren die beiden Tracheenstämme in Abhängigkeit voneinander, indem sie sich in der Besetzung bestimmter Abschnitte des Geäders gegenseitig vertreten. Bei einem Inzuchtstamm mit besonders großer Variabilität der imaginalen Tracheen verschiebt sich das Verhältnis ihrer Ausbildungsgrade mit dem Ausmaß der Verschmelzung der erwähnten Aderäste. Die beobachteten Gesetzmäßigkeiten sind mit der Annahme zu deuten, daß die Ausbildung eines imaginalen Tracheenastes die Entwicklung weiterer Äste in seiner Umgebung hemmt.

Erbfaktoren mit variabler Manifestation bereiten zwar der genetischen Analyse besondere Schwierigkeiten, sind aber für die entwicklungsphysiologische Betrachtung oft um so aufschlußreicher, weil die von ihnen beeinflussten Merkmale vielfach *Entwicklungskorrelationen* erkennen lassen, welche einerseits die Bedingungen einzelner Organbildungen, andererseits die Wirkungsweise bestimmter Erbfaktoren beleuchten.

Manche Entwicklungsleistungen beginnen erst unter dem Einfluß bestimmter Mutationen zu variieren. Die Träger der Mutation weichen dann bald nur zum Teil, bald in wechselndem Ausmaß, schließlich auch wohl in einer zunächst mehr als qualitativ verschiedenartig erscheinenden Weise von dem durch die Wildform repräsentierten Normaltypus ab. Zu der letzten Gruppe der qualitativ variablen Mutationswirkungen sind z. B. solche Fälle zu rechnen, in denen eine Mutation in verschiedenen Körperregionen ihres Trä-



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.

gers manifest werden kann. A. Kühn¹ hat einen derartigen Fall neuerdings am Flügelgeäder des Schmetterlings *Ptychopoda seriata* beobachtet. Er ließ sich dadurch einer quantitativen Erfassung zugänglich machen, daß er auf eine Abänderung verschiedener zeitlicher Phasen des Entwicklungsgeschehens durch die Mutation zurückgeführt werden konnte. In anderen Fällen tragen die Schwankungen der unter dem Einfluß einer Mutation auftretenden Abänderungen des normalen Entwicklungsverlaufs polaren Charakter, indem die Merkmalsbildung bei verschiedenen Individuen oder auch in verschiedenen Körperregionen desselben Individuums in entgegengesetzten Richtungen von der Norm abweicht. Ruft eine Mutation, soweit sie sich überhaupt manifestiert, stets gleichsinnig gerichtete Entwicklungsänderungen hervor, so kann die Wirkung des entsprechenden Normalallels mit der Annahme verstanden werden, daß es einen bestimmten Entwicklungsprozeß bis zu einer maximalen Wirkungsstufe führt, unterhalb deren allein noch Variationen des betroffenen Merkmals möglich sind. Die Wirkung eines Normalgens, dessen Mutation sich mit polaren Schwankungen manifestiert, erscheint demgegenüber als Einschränkung der Merkmalsbildung auf einen bestimmten mittleren Grad einer einsinnig gestuften Merkmalskala². Wie N. W. und H. A. Timofféeff-Ressowsky³ gezeigt haben, kann eine solche Wirkung dadurch zustandekommen, daß das Normalallel einen bestimmten, mit einem Wirkungsoptimum ausgestatteten Entwicklungsprozeß daran hindert, seine normale suboptimale Wirkungsstufe zu überschreiten. Fällt dieser Einfluß fort, so kann der Prozeß entweder optimale Wirkung erreichen und dadurch eine gegenüber der Norm gesteigerte Merkmalsbildung herbeiführen oder durch eine noch weiter verstärkte Wirkung eine Hemmung ausüben.

Variiert ein bestimmtes Merkmal schon bei der Normalform, so kann unter dem Einfluß einer Mutation die Variationsbreite im ganzen verschoben oder in ganz entsprechender Weise wie bei den bisher betrachteten Fällen in einer Richtung oder auch gleichzeitig in mehreren verschiedenen Richtungen erweitert sein. Weiterhin kann sich die Verteilung der Varianten innerhalb einer konstanten Variationsbreite im ganzen verändern. Bei verschiedenen, unter gleichen Bedingungen gehaltenen Inzuchtstämmen der Mehlmotte wurden am Tracheensystem des Hinterflügels Variabilitätsunterschiede der letzten Art gefunden. Sie konnten zwar aus technischen Gründen nicht genetisch analysiert werden, sind aber jedenfalls erblich bedingt, da sie in verschiedenen Generationen gleichermaßen festgestellt wurden. Die

innerhalb der einzelnen Stämme in grundsätzlich gleicher Weise auftretenden Variationen erschienen zunächst als qualitativ verschiedenartig, ließen sich aber bei näherer Untersuchung in allen Fällen in eine einsinnige Variationsreihe ordnen, bei der sich das Verhältnis zwischen zwei verschiedenen Komponenten des Tracheensystems schrittweise verschiebt. Die Variabilität ist bei bestimmten Erbkonstitutionen größer als bei anderen, und bei einem der untersuchten Stämme sind im Vergleich zu den anderen die beiden Extremtypen, bei denen das genannte Verhältnis in entgegengesetztem Sinn von der vorherrschenden Mittellage abweicht, gleichzeitig vermehrt, so daß man auch hier wie bei manchen einfach quantitativ variierenden Merkmalsbildungen von *polaren Manifestationsschwankungen eines Erbunterschiedes* sprechen kann. Die nähere Analyse dieser Fälle zeigte außer gewissen Entwicklungskorrelationen innerhalb des Tracheensystems auch Beziehungen zwischen ihm und dem Flügelgeäder. Dabei konnten die polaren Erbunterschiedswirkungen auf das Tracheensystem dadurch dem Verständnis nähergerückt werden, daß sich eine Verknüpfung mit einer einsinnigen Wirkung auf das Adersystem feststellen ließ.

Die Flügel der Mehlmotte werden im Lauf ihrer Entwicklung nacheinander von *zwei verschiedenen Tracheensystemen, dem primären oder pupalen und dem sekundären oder imaginalen System* versorgt. Die primären Tracheen wachsen bereits bei der jungen Raupe von der Basis her in die Flügelanlage ein, wobei sie im Anschluß an das Lakunenmuster der Anlage eine Anzahl einfacher Verzweigungen ausbilden (Abb. 1a). Während die Flügelanlage zum Puppenflügel heranwächst, schieben sich die einzelnen Tracheenäste entsprechend der Längenzunahme der zugeordneten Lakunen weiter vor. W. Köhler⁴ beobachtete am Vorderflügel der jungen Puppe bei einem bestimmten Inzuchtstamm mannigfache Variationen dieses primären Tracheensystems, die sich auf einen regulatorischen Ersatz einzelner ausgefallener Teile durch von den vorhandenen ausgehende überzählige Bildungen zurückführen ließen. Er kam zu dem Schluß, daß *das Auswachsen der einzelnen primären Tracheen nicht lediglich durch den Verlauf der jeweils zugeordneten La-*

¹ Z. Naturforschg. 1, 109 [1946].

² E. Wagner, Über eine die Gonaden beeinflussende Mutation (Or) von *Ptychopoda seriata* Schrk. Biol. Zbl. 60, 567 [1940].

³ N. W. und H. A. Timofféeff-Ressowsky, Z. Vererbgs. 67, 246 [1934].

⁴ Biol. Zbl. 60, 348 [1940].

kunen, sondern durch komplexe, von dem Zustand eines größeren Flügelgebietes abhängige Faktoren gelenkt wird.

Auf dem Puppenstadium wird das Lakunensystem in gewissem Grade umgebaut; insbesondere treten Verschmelzungen zwischen verschiedenen Ästen ein, durch welche der endgültige Verlauf des aus den Lakunen des Puppenflügels hervorgehenden imaginalen Flügelgeäders hergestellt wird (Abb. 1b). Entwickelt sich nun das wiederum von der Flügelbasis aus gebildete sekundäre Tracheensystem, so wird am Hinterflügel einer

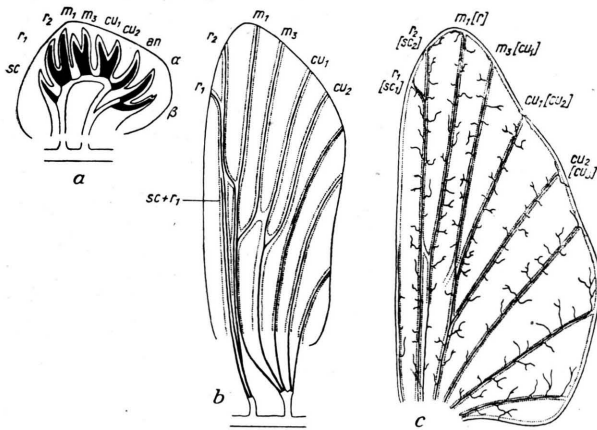


Abb. 1. a Flügelanlage der jungen Raupe, b Puppenflügel mit primärem, c Imaginalflügel mit sekundärem Tracheensystem. Die einfachen Beschriftungen bezeichnen gleichzeitig die Lakunen bzw. Adern und die gleichnamigen primären Tracheen, die eingeklammerten Beschriftungen in c die sekundären Tracheen. sc: Subcosta; r: Radius; m: Media; cu: Cubitus; an: Analis; α : 1., β : 2. Axillaris. a, b im Anschluß an W. Köhler⁵.

der Hauptstämme des primären Systems, die Mediattrachee, nicht ersetzt, und die Verzweigungsweise ist innerhalb des sekundären Systems teilweise anders als im primären. Schließlich wird unter Ausnutzung der neu entstandenen Lakunenverbindungen im älteren Puppenflügel ein Zustand hergestellt, auf dem im typischen Fall ebenso wie beim Larvenflügel jede Lakunenbahn von einem und nur einem bestimmten Tracheenstamm

oder -hauptast durchzogen wird, die Zuordnungen zwischen Lakunen und Tracheen aber nur noch zum Teil dieselben sind wie bei dem primären System (Abb. 1c). Wenn die sekundären Tracheen das Lakunensystem besetzen, folgen sie also wohl vielfach denselben Bahnen wie die primären, werden aber jedenfalls nicht allein und unmittelbar durch diese letzten geleitet. Die Selbständigkeit des sekundären Tracheensystems gegenüber dem primären spricht sich auch darin aus, daß von vier näher untersuchten Inzuchtstämmen derselbe Stamm A im primären System die geringste, im sekundären die stärkste Variabilität aufweist. Daß andererseits ebenso wie beim pupalen auch beim imaginalen Tracheensystem das Auswachsen der einzelnen Hauptäste nicht allein unmittelbar durch die einzelnen sie jeweils umschließenden Lakunen bestimmt wird, geht aus mannigfachen, am Vorderflügel der Mehlmotte⁶ und bei der Saturnide *Philosamia cynthia*⁷ beobachteten Variationen der imaginalen Tracheensysteme hervor. Auch am Käferflügel⁸ sind entsprechende Variationen des Tracheenverlaufs festgestellt worden.

Der in Abb. 1b als typisch wiedergegebene Endzustand des pupalen Lakunensystems des Hinterflügels wird unter den näher untersuchten Stämmen nur in Stamm P in allen Fällen, in Stamm N seltener als in Stamm A und in Stamm J überhaupt nicht erreicht. In dem hier allein interessierenden vorderen Flügelgebiet verschmilzt zwar die Subcosta-(s-) stets vollständig mit der Radius-1-(r_1 -)Lakune, dagegen kann die Vereinigung der distalen Abschnitte der beiden Radiusäste, durch welche die beiden ursprünglich stets getrennten Äste der primären Radius-trachee in eine Lakune zu liegen kommen, in wechselndem Grad hinter dem im typischen Fall erreichten Ausmaß zurückbleiben oder auch überhaupt nicht eintreten. Abb. 2 zeigt summarisch das Ergebnis einer näheren Untersuchung der Variabilität dieses Merkmals bei den einzelnen Zuchtstämmen und seiner genetischen Analyse, über das an anderer Stelle

derer Berücksichtigung des Geäders, der Lakunen und der Tracheensysteme. Z. Morph. Ökol. Tiere 30, 544 [1935].

⁸ A. Hundertmark, Die Entwicklung der Flügel des Mehlkäfers *Tenebrio molitor*, mit besonderer Berücksichtigung der Häutungsvorgänge. Z. Morph. Ökol. Tiere 30, 506 [1935]. R. Seeliger, Genetische Untersuchungen an dem Flügelmuster des Bohnenkäfers *Zabrotes subfasciatus* Boh. Z. Vererbgs. 81, 196 (1943).

⁵ Z. Morph. Ökol. Tiere 24, 582 [1932].

⁶ J. Behrends, Über die Entwicklung des Lakunen-, Ader- und Tracheensystems während der Puppenruhe im Flügel der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Zeller. Z. Morph. Ökol. Tiere 30, 574 [1935].

⁷ K. Henke, Untersuchungen an *Philosamia cynthia* Drury zur Entwicklungsphysiologie des Zeichnungsmusters auf dem Schmetterlingsflügel. Roux' Arch. 128, 15 [1933]. — H. Kuntze, Die Flügelentwicklung bei *Philosamia cynthia* Drury mit beson-

ausführlich berichtet werden soll. An dem unterschiedlichen Verhalten der Stämme sind mindestens *vier unabhängig spaltende Genpaare* beteiligt, *welche je nach der vorhandenen Allelenkombination verschiedene Häufigkeiten einer Verschmelzung der Radiuslakunenäste und verschiedene mittlere Verschmelzungsgrade bedingen*. Beide nehmen in der Reihe der Stämme *J-N-A-P* zu.

Bei jeder der verschiedenen Formen des Lakunensystems variiert nun die Versorgung seines

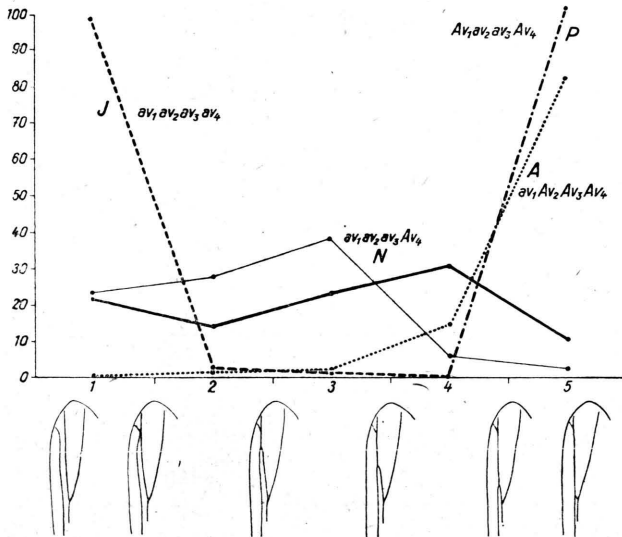


Abb. 2. Variationskurven für das Eintreten und den Grad der Verschmelzung der Radiusaderäste bei Stamm *J* ($n = 797$), *N* ($n = 576$), *A* ($n = 790$) und *P* ($n = 1146$) nach Zucht in 18° , bei Stamm *N* außerdem nach Zucht in 25° (dünn gezeichnete Kurve, $n = 724$). Am unteren Rand der Figur sind Vertreter der Klassengrenzen und je ein typischer Vertreter der Extremklassen 1 und 5 dargestellt. Die Gensymbole bei den einzelnen Kurven bezeichnen die im Kreuzungsexperiment festgestellten, die Aderverschmelzung beeinflussenden Erbfaktoren des betreffenden Stammes.

von r_1 , r_2 und Media 1 (m_1) gebildeten Teils mit sekundären Tracheen, und zwar so, daß die vorkommenden Varianten sich in eine Reihe ordnen lassen, in welcher der Ausbildungsgrad der *s*-Trachee verstärkt wird, während der der *r*-Trachee abnimmt (Abb. 3). Bei dem einen Extremtypus (Abb. 3, I) ist die *s*-, bei dem anderen (V) die *r*-Trachee vollständig unterdrückt oder nur im basalen Flügelteil ausgebildet, während jeweils die andere von beiden drei der Versorgung der fraglichen Lakunen dienende Äste hervorbringt. Zwischen diesen Extremen vermitteln

Übergangsstufen, die sich drei Haupttypen zuordnen lassen. Bei Typus II laufen die *s*-Trachee und ein der r_2 -Lakune zugeordneter Hauptast der *r*-Trachee bis zum Flügelrand, so daß im Fall einer Vereinigung der *r*-Lakunen das Verschmelzungsprodukt eine Doppelbesetzung mit sekundären Haupttracheen aufweist. Bei der folgenden Stufe III ist der genannte *r*-Ast verkürzt und sein distaler Teil durch einen neu auftretenden Ast der *s*-Trachee ersetzt, so daß die einer

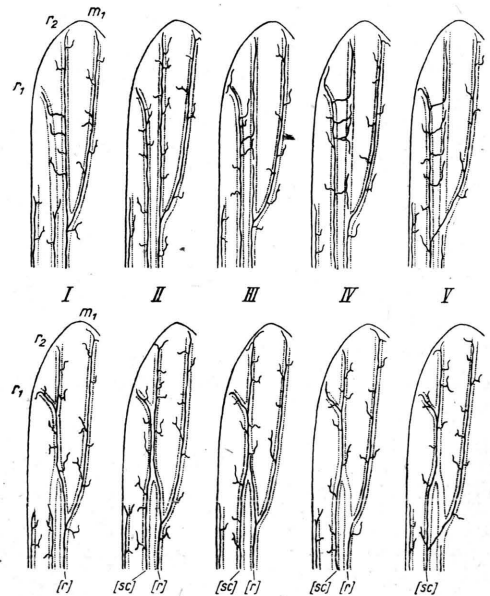


Abb. 3. Typen des sekundären Tracheensystems, oben bei getrenntem Verlauf, unten bei Verschmelzung der Radiusaderäste.

Verschmelzung fähigen Teile der *r*-Lakunen nur noch in ihrem basalen Teil zwei Tracheenäste führen. Bei Stufe IV schließlich fehlt die Doppelbesetzung dieses Gebietes wieder völlig, da die *r*-Trachee nur noch einen Hauptast ausbildet. Dieser mittlere Typus ist stets der vorherrschende, neben dem die übrigen als mehr oder weniger seltene Abwandlungen erscheinen.

In der Möglichkeit, die vorkommenden Varianten sämtlich in eine Reihe zu ordnen, die für jede der beiden Tracheen nur einsinnig gerichtete Änderungen aufweist, spricht sich eine bestimmte Entwicklungsbeziehung zwischen *s*- und *r*-Trachee aus. Sie stehen zueinander in *negativer Korrelation*. Das Vorkommen der Typen II und III zeigt, daß in dem Gebiet, in dem eine Verschmelzung der beiden *r*-Lakunenäste stattfinden kann, beide Tracheen nebeneinander auftreten

können. Andererseits besagt das Fehlen entsprechender Übergangsformen zwischen den Typen IV und V, daß in der stets einfach angelegten m_1 -Lakune nie mehr als eine der beiden Tracheen ausgebildet wird.

Die statistische Untersuchung der vier oben erwähnten Inzuchtstämme zeigt, daß die verschiedenen Variationen des sekundären Tracheensystems bei ihnen mit unterschiedlicher Häufigkeit auftreten (Tab. 1).

Typen des Tracheensystems						
	I	II	III	IV	V	n
P	3,4	0,2	0,2	93,1	3,0	438
N	6,1	7,8	2,6	76,7	6,8	424
J	0,3	18,3	13,6	66,9	1,0	389
A	9,9	0,5	0,2	63,7	25,8	423

Tab. 1. Variabilität des sekundären Tracheensystems bei summarischer Betrachtung der untersuchten Inzuchtstämme. Prozente.

Stamm P weist bei weitem die geringste Variabilität auf, und zwar erscheinen neben dem Haupttypus IV fast allein die beiden Extremtypen I und V, während die Übergangsformen II und III unter mehr als 400 Individuen nur je einmal vertreten sind. Bei Stamm N und in noch höherem Maß bei J ist die Variabilität demgegenüber verstärkt, und zwar bei J allein, bei N jedenfalls vorwiegend zugunsten der Übergangstypen II und III mit doppelbesetztem Verschmelzungsgebiet der Radiuslakunenäste. Bei Stamm A schließlich ist der Anteil des Normaltypus noch geringer als bei J. Die Häufigkeit der Übergangsformen ist ebenso wie bei Stamm P minimal, dagegen sind nun hier beide Extremtypen gleichzeitig statistisch ge-

sichert vermehrt, und zwar ist Typus I fast dreimal, Typus V acht- bis neunmal so häufig wie bei Stamm P vertreten. Hier handelt es sich um den eingangs erwähnten Fall polarer Manifestationsschwankungen eines Erbunterschiedes.

Betrachtet man nun das Verhalten der sekundären Tracheen in den einzelnen Stämmen getrennt nach den verschiedenen, hinsichtlich des Verhältnisses zwischen den r-Aderästen zu bildenden Verschmelzungsklassen, so erkennt man bestimmte Beziehungen zwischen der Variabilität des Tracheensystems und der des Geäders, aus denen sich gewisse Folgerungen betreffs der Entwicklungsphysiologie des Tracheensystems ergeben. Ferner lassen sich nähere Angaben machen über die Erbfaktoren, die das unterschiedliche Verhalten der Tracheen bei den verschiedenen Stämmen bedingen, und ihre Wirkungsweise (Tab. 2).

Bei Stamm N, der hinsichtlich der in Abb. 2 verzeichneten, für die Aderverschmelzung maßgebenden Erbfaktoren mit Sicherheit isogen ist, dabei aber in der Ausbildung dieses Merkmals am stärksten variiert, zeigen die Individuen der höchsten Aderverschmelzungsklasse 5 dasselbe Tracheenbild wie die in ihrer Gesamtheit derselben Klasse angehörenden Vertreter des Stammes P. Der aus Tab. 1 ersichtliche Unterschied im Tracheensystem gegenüber diesem Stamm kommt allein auf Rechnung der Individuen mit geringerer oder ganz fehlender Aderverschmelzung. Die Variabilität des Tracheensystems, deren Ausmaß in der Häufigkeit des Normaltypus IV unmittelbar zum Ausdruck kommt, nimmt mit abnehmendem Verschmelzungsgrad der Adern schrittweise zu und erreicht bei ganz fehlender Verschmelzung ihr Maximum. Dabei erscheint eine deutliche und kontinuierliche Zunahme der von dem Normaltypus abweichenden Individuen allein bei Typus II, bei welchem das für eine Aderverschmelzung in Betracht kommende Adergebiet nicht wie bei

	Aderverschmelzungsklassen																													
	1						2						3						4						5					
	I	II	III	IV	V	n	I	II	III	IV	V	n	I	II	III	IV	V	n	I	II	III	IV	V	n	I	II	III	IV	V	n
J	0,3	18,4	13,4	66,8	1,1	380	11,1	22,2	66,7		9																			
N	3,2	28,0	4,9	60,7	3,2	61	9,6	11,9	2,4	73,8	2,4	42	6,4	6,4	3,2	75,1	8,9	157	6,7	0,7	1,5	83,5	7,5	134	3,3			90,0	6,7	30
A								100				1	45,5			54,5		11	20,8		2,0	58,4	18,8	53	7,3	0,3		64,8	27,6	358
P																									3,4	0,2	0,2	93,1	3,0	438

Tab. 2. Häufigkeit der Typen I bis V des sekundären Tracheensystems in den untersuchten Inzuchtstämmen bei getrennter Betrachtung der Aderverschmelzungsklassen 1—5. Prozente.

dem Normaltypus allein von der *s*-, sondern außerdem von einem bis zum Rand durchlaufenden Hauptast der *r*-Trachee versorgt wird und damit in seiner ganzen Ausdehnung doppelt besetzt ist. Bei maximaler Verschmelzung der beiden *r*-Lakunen wurde dieser Typus — ebenso wie der Typus III mit unvollständiger Doppelbesetzung des Verschmelzungsgebietes — bei Stamm *N* überhaupt nicht, bei Stamm *P* nur ausnahmsweise angetroffen. Es besteht also eine bestimmte *Beziehung zwischen Lakunen- und Tracheensystem derart, daß eine Doppelbesetzung der ganzen für eine Verschmelzung in Betracht kommenden Teile der r-Lakunen mit sekundären Tracheenhauptästen um so seltener zustande kommt, je weiter die r-Lakunenäste miteinander verschmelzen*. Die extreme Seltenheit der Übergangstypen II und III bei Stamm *P* ist offenbar eine Folge dieses Prinzips und hängt damit zusammen, daß hier die Verschmelzung der *r*-Lakunenäste stets maximal durchgeführt wird.

Der Vorgang der Verschmelzung der *r*-Lakunenäste wurde noch nicht genauer verfolgt. Er wird aber nach den bisher vorliegenden Untersuchungen jedenfalls lange vor der Ausbildung der sekundären Tracheen eingeleitet. Bei Stamm *P* ist er bei der 4–5 Stdn. alten Puppe in der Hälfte der untersuchten Fälle bereits abgeschlossen, bei den übrigen bis zur Verschmelzungs-klasse 4 vorgeschritten, während die sekundären Tracheen nach Behrends⁶ erst 9–10 Tage nach der Verpuppung die mittlere Flügelregion erreichen. Hieraus ist zu schließen, daß nicht die sekundären Tracheen das Verhalten des Lakunensystems bestimmen, sondern daß umgekehrt *die Ausgestaltung des sekundären Tracheensystems vom Lakunensystem abhängt*.

Der Unterschied der Stämme *N* und *P* im Verhalten der *r*-Lakunen beruht auf dem Genpaar av_1/Av_1 (Abb. 2). Da diejenigen Vertreter des Stammes *N*, bei denen die besondere Wirkung des Allels av_1 gegenüber Av_1 unter dem Einfluß modifizierender Faktoren nicht zur Wirkung kommt, sich in der Entwicklung des sekundären Tracheensystems ebenso wie die Träger des Allels Av_1 verhalten, ist zu schließen, daß der Unterschied zwischen den Stämmen *N* und *P* in der Ausbildung des sekundären Tracheensystems allein auf dem Genpaar av_1/Av_1 beruht. *Die Wirkung dieses letzten auf die sekundären Tracheen wird durch seinen Einfluß auf das Lakunensystem vermittelt*.

Vergleicht man weiterhin an Hand der Tab. 2 die Stämme *N* und *J* miteinander, so zeigt sich, daß die in Tab. 1 hervortretende geringere Häufigkeit des Normaltypus IV bei Stamm *J*, also die größere Variabilität des sekundären Tracheensystems bei diesem Stamm, gleichfalls mit einem aus der Analyse des Geäders bekannten Genpaar zu interpretieren ist, da es im wesentlichen nur auf dem Fehlen der höheren Aderverschmelzungs-klassen 3 bis 5 beruht, welches durch das für Stamm *J* charakteristische Allel av_4 des Genpaares av_4/Av_4 bedingt ist (Abb. 2). Wie bei den Vertretern der niederen Aderverschmelzungs-klassen in Stamm *N* gehören die von der Norm abweichenden Individuen überwiegend den Übergangstypen II und III mit doppelter Tracheenbesetzung des Aderverschmelzungsgebietes an. *Das Genpaar av_4/Av_4 wirkt also in grundsätzlich der gleichen Weise wie av_1/Av_1 auf dem Wege über eine Beeinflussung des Lakunensystems auf die Ausgestaltung des sekundären Tracheensystems ein*.

Im Gegensatz zu dem Verhältnis zwischen den Stämmen *P* und *N* besteht nun zwischen *N* und *J* auch bei den einander entsprechenden Aderverschmelzungsklassen ein Unterschied in der Ausbildung des sekundären Tracheensystems. Bei Stamm *J* ist der Typus III mit unvollständig ausgebildetem vorderem *r*-Hauptast statistisch gesichert vermehrt, und zwar, nach dem Befund in Aderverschmelzungsklasse 1 zu schließen, hauptsächlich auf Kosten des Typus II. Wahrscheinlich ist aber auch Typus I vermindert, denn bei Zusammenfassung der Aderverschmelzungsklassen 1 und 2 bleibt seine Häufigkeit in Stamm *J* in einem Betrage hinter der bei Stamm *N* zurück, der 2,4-mal so groß wie sein mittlerer Fehler, also wahrscheinlich real ist. Bei Stamm *J* besteht somit eine *erbliche Tendenz zu schwächerer Ausbildung des vorderen Hauptastes der Radius-trachee* als bei Stamm *N*, der wahrscheinlich eine Tendenz zu verstärkter Ausbildung der Subcosta-trachee gegenübersteht. Es kann zwar nicht ausgeschlossen werden, ist aber wenig wahrscheinlich, daß auch dieser Unterschied auf dem Allelenpaar av_4/Av_4 beruht; jedenfalls hängt er nicht mit der Einwirkung dieses Genpaares auf die Verschmelzungstendenz der Radiuslakunen zusammen.

Bei Stamm *A* schließlich sind gegenüber Stamm *P* gleichzeitig die Varianten der beiden Extremtypen I und V deutlich vermehrt, bei denen entweder die Subcosta- oder die Radius-trachee im

gesamten distalen und teilweise auch im proximalen Flügelgebiet unterdrückt und jeweils durch die andere von beiden ersetzt ist, so daß die Erhöhung der Variabilität einen polaren Charakter erhält. Bei summarischer Betrachtung findet man ein starkes Überwiegen der Vermehrung des Typus V gegenüber der des Typus I (Tab. 1). Bei getrennter Untersuchung der Aderverschmelzungsklassen zeigt sich nun, daß dies Verhältnis nur durch das Überwiegen der Höchstkategorie 5 in Stamm A bedingt ist (Tab. 2). In dieser Klasse ist die Vermehrung des Tracheentypus V gegenüber Stamm P erheblich, die des Typus I dagegen vergleichsweise gering und nicht statistisch gesichert. Mit abnehmendem Aderverschmelzungsgrad kehrt sich aber das Häufigkeitsverhältnis zwischen den beiden Extremtypen um. In der Verschmelzungskategorie 4 erscheinen sie annähernd gleich häufig, und in Kategorie 3 ist neben dem Normaltyp nur noch der Typus I vertreten. Die Zunahme dieses Extremtypus mit abnehmendem Aderverschmelzungsgrad läßt sich trotz des Überwiegens der Höchstkategorie 5 auch statistisch sichern, wenn man die Kategorien 3 und 4 zusammengefaßt der Kategorie 5 gegenüberstellt. Sie ist dann 3,2-mal so groß wie ihr mittlerer Fehler. Die gleichzeitige Abnahme des Typus V ist zwar nicht in derselben Weise zu sichern, muß aber in Betracht ihres Fortgangs in der Reihe der Verschmelzungskategorien 5, 4 und 3, in denen seine Häufigkeit von 27,6 über 18,8 auf 0 % absinkt, gleichfalls als real angesehen werden, zumal die Differenz zwischen den zusammengefaßten Kategorien 3 und 4 einerseits, Kategorie 5 andererseits immerhin 2,4-mal so groß wie ihr mittlerer Fehler ist.

Die polaren Schwankungen in der Manifestation desjenigen Erbunterschiedes zwischen den Stämmen P und A, der die größere Häufigkeit der beiden Extremtypen des sekundären Tracheensystems bei Stamm A bedingt, stehen also im Zusammenhang mit verschiedenen Ausbildungsgraden eines einsinnig variierenden Merkmals. Sie sind ebenso wie die Häufigkeit einer Doppelbesetzung der zur Verschmelzung befähigten Teile der r-Lakunen mit sekundären Tracheen mit dem jeweils erreichten Verschmelzungsgrad der Radiusaderäste verknüpft. Bei maximaler Aderverschmelzung wird in Stamm A die r-Trachee häufiger durch die s-Trachee ersetzt, während bei niederen Verschmelzungsgraden das Umgekehrte eintritt. Weiterhin ist zu schließen, daß die für

die Verschmelzung der r-Lakunen verantwortlichen Gene sowie die wahrscheinlich modifikatorisch wirkenden Faktoren, welche die Variationen des Adersystems innerhalb der einzelnen Stämme bedingen, auch durch eine Beeinflussung der Manifestationsweise derjenigen Erbunterschiede auf das sekundäre Tracheensystem einwirken, welche für die Häufigkeit seiner Extremtypen maßgebend sind.

Ein Vergleich der einander entsprechenden Aderverschmelzungskategorien bei den Stämmen N und A in Tab. 2 läßt schließen, daß Stamm A sich hinsichtlich der Tendenz zur Vermehrung der Extremtypen von Stamm N in grundsätzlich der gleichen Weise wie von Stamm P unterscheidet. Die Erbanalyse des Aderverschmelzungsgrades hat ergeben, daß Stamm A vor allen anderen untersuchten Stämmen durch den Besitz der beiden Faktoren Av_2 und Av_3 ausgezeichnet ist (Abb. 2). Sollten diese Faktoren zugleich auch für die erhöhte Tendenz zur Ausbildung der Extremtypen des sekundären Tracheensystems bei Stamm A verantwortlich sein, so müßte diese ihre Wirkung jedenfalls ebenso wie im Fall des Faktors Av_4 unabhängig von ihrem Einfluß auf das Verhalten der r-Lakunen sein.

Über die Bedingungen für das Eintreten oder Ausbleiben der mit der Entwicklung der sekundären Tracheen eng zusammenhängenden Aderverschmelzung und den jeweils erreichten Verschmelzungsgrad lassen sich über die Ermittlung einer Anzahl sie beeinflussender Gene hinaus bereits gewisse Angaben machen. Wie bereits erwähnt, werden die beiden r-Lakunenäste ursprünglich stets getrennt angelegt. Bei getrenntem Verlauf der r-Äste des fertigen Flügels wird also ein ursprünglich stets vorhandener Zustand des Lakunensystems dauernd festgehalten. Bei verschiedenem Aderverschmelzungsgrad wird ein im wesentlichen immer gleichartig verlaufender Prozeß auf verschiedenen Stadien abgebrochen. Wie Abb. 2 zeigt, wird die Variationsreihe der bei Abschluß der Entwicklung erreichten Zustände eingeleitet durch eine in der Flügelspitze am distalen Ende der für die Verschmelzung in Betracht kommenden Strecke auftretende Hakenbildung des vorderen r-Astes. Dasselbe Bild tritt auch in der Entwicklung der zu maximaler Verschmelzung der r-Lakunen kommenden Flügel auf. Es läßt auf die Beteiligung eines örtlich beschränkt wirkenden Entwicklungsfaktors bei der

Herstellung der Verschmelzung schließen. Tritt die Verschmelzung ein, so variiert ihr Ausmaß unter bestimmten Bedingungen alternativ, indem bevorzugt sogleich eine Verschmelzung auf längerer Strecke eintritt. Dies zeigt sich nicht nur in der Variationskurve des Stammes *N* bei einer Zuchttemperatur von 18°, sondern auch in den Kurven der gleichfalls isogenen *F*₁-Zuchten nach Kreuzung des Stammes *J* mit *N* und *A*, die bei im Mittel intermediärem Verhalten noch stärker ausgeprägte Minima in Klasse 2 aufweisen. Wird nun Stamm *N* bei einer höheren Temperatur von 25° gehalten, so verschwindet das Minimum, und zwar, wie die in Abb. 2 in dünner Strichführung eingetragene Variationskurve zeigt, fast allein infolge einer Verringerung der Ausdehnung, in der eine Verschmelzung eintritt, während sich die Häufigkeit der Fälle der Klasse 1, bei denen die Verschmelzung ganz unterdrückt wird, kaum verändert. Hieraus ist zu schließen, daß *ein eigener, durch die Zuchttemperatur beeinflussbarer Entwicklungsfaktor* unabhängig von der Einleitung der Verschmelzung *die Tendenz zur Herstellung der Verschmelzung auf einer längeren Strecke bewirkt*.

Statistische Untersuchungen über den *Abstand, den die beiden zur Verschmelzung neigenden Aderäste* bei Ausbleiben der Verschmelzung oder bei ihrem Eintritt in den nicht verschmolzenen Teilen *voneinander einhalten*, ergaben ferner, daß dieser Abstand bei Stamm *N* *in deutlicher Korrelation zu dem Eintreten und dem erreichten Grad der Aderverschmelzung* steht (Tab. 3).

	1	2	3	4
1	11	4	4	
2	81	55	63	74
3	6	13	29	57

$$r \pm m_r = +0,37 \pm 0,04$$

Tab. 3. Korrelation zwischen zunehmendem Verschmelzungsgrad (horizontale Reihen) und abnehmendem Abstand (vertikale Reihen) der Radiusaderäste bei Stamm *N*. *n* = 397.

Es ist anzunehmen, daß die Variationen dieses Abstandes wenigstens zum Teil schon beim ersten Auftreten des Lakunensystems in der Flügelanlage der Raupe bestimmt werden, und daß hiermit eine Bedingung für das Ausbleiben oder Eintreten und für den erreichten Grad der Aderverschmelzung geschaffen wird. Möglicherweise

kommt ein Teil, aber sicher nicht die Gesamtheit der ermittelten Erbfaktoren für die Aderverschmelzung auf diesem Wege zur Wirkung.

Es wäre erwünscht, auch den Abstand der Lakunen und das Tracheensystem im Zusammenhang zu untersuchen. Diese Arbeit konnte wegen besonderer technischer Schwierigkeiten bisher nicht durchgeführt werden. Gegenwärtig kann daher nur die Vermutung ausgesprochen werden, daß die bei den Stämmen *N* und *A* festgestellten *Beziehungen zwischen Aderverschmelzung und Tracheensystem* auf einer beiden gemeinsamen Abhängigkeit von dem Lageverhältnis der Lakunen beruhen. Man kann die *Arbeitshypothese* aufstellen, daß *das Auftreten einer Trachee die Ausbildung weiterer Tracheen in ihrer Umgebung in einem mit der Entfernung abnehmenden Grade hemmt*. Trifft diese Annahme zu, so ist es verständlich, daß die Doppelbesetzung des für eine Aderverschmelzung in Betracht kommenden Gebietes mit sekundären Tracheen mit abnehmendem Verschmelzungsgrad häufiger wird, weil zugleich der Abstand der Radiuslakunen zunimmt. *Die polaren Manifestationsschwankungen der für die verschiedene Häufigkeit der Extremitypen des sekundären Tracheensystems maßgeblichen Erbfaktoren* lassen sich gleichfalls hypothetisch auf Variationen der Lagebeziehung zwischen den *r*-Lakunen zurückführen, wenn man annimmt, daß das Hemmungsverhältnis zwischen *s*- und *r*-Trachee wenigstens am Anfang der Entwicklung des sekundären Tracheensystems, etwa infolge einer zeitlichen Differenz im Entwicklungsbeginn, einseitig in einer Hemmung des *r* durch die *s* besteht. Bei der Untersuchung des Tracheensystems fiel auf, daß bei Stamm *A* die feinen Seitenäste stärker und zahlreicher als bei den anderen Stämmen ausgebildet werden. Hierin kommt offenbar eine Steigerung der Wachstumstendenz des gesamten Tracheensystems zum Ausdruck, die nun so bemessen sein könnte, daß sie der *r*-Trachee bei weitem Abstand der *r*-Aderäste ein größeres Übergewicht über die *s*-Trachee als bei den anderen Stämmen verleiht und infolgedessen zu einer Vermehrung des Extremitypus I führt. Bei geringem Aderabstand würde dies Übergewicht infolge der von der *s*-Trachee ausgehenden Hemmungswirkung nicht zur Geltung kommen, so daß nun die gesteigerte Wachstumstendenz dieser letzten wirksam werden und zu einer vermehrten Ausbildung des Extremitypus V führen könnte.