

Werk

Label: Chapter

Jahr: 1936

PURL: https://resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?251726223_0015|log10

Kontakt/Contact

Digizeitschriften e.V.
SUB Göttingen
Platz der Göttinger Sieben 1
37073 Göttingen

✉ info@digizeitschriften.de

In den folgenden Aufsätzen soll über Untersuchungen berichtet werden, die wir seit dem Jahr 1924 durchführen. Wir sind an sie herangegangen mit der Absicht, zu der Verknüpfung zwischen kreuzungsanalytischen und entwicklungsphysiologischen Fragestellungen und Tatsachen beizutragen, zu welcher der Stand des Vererbungsproblems heute so stark drängt.

Die Zeichnung des Schmetterlingsflügels war eines der ersten Angriffsgebiete der Experimentalzoologie und hat eine Fülle von Ergebnissen und von ungelösten Problemen gebracht. WEISMANN und viele nach ihm haben die Befunde über die Abänderung der Flügelzeichnung durch Außenbedingungen mit dem Vererbungs- und Artbildungsproblem in Beziehung gesetzt. Noch heute liegen die spärlichen gesicherten Fälle einer Nachwirkung von Beeinflussung der Eltern auf die Nachkommen fast alle auf diesem Gebiet. Auch das mendelistische Vererbungsexperiment hat unter der Hand zahlreicher Forscher schon außerordentlich erfolgreich Merkmale der Flügelfärbung und -zeichnung ausgenützt. In großzügiger Weise hat GOLDSCHMIDT in seiner „Physiologischen Theorie der Vererbung“ (1927) versucht, die vorliegenden Tatsachen zu einem theoretischen Bilde der Genwirkung bei der Entwicklung eines „Musters“ zusammenzufügen. Aber gerade dieser Versuch zeigt, wie sehr für die Begründung einer strengen entwicklungsphysiologischen Theorie die Tatsachen noch fehlen. Ihren Bereich zu vergrößern, scheint uns nun als dringende Aufgabe.

Das Muster des Schmetterlingsflügels zeigt eine große, nach vielen Richtungen variable Mannigfaltigkeit. Trotzdem erscheint es als ein entwicklungsphysiologisch mit Aussicht auf Erfolg angreifbares Objekt. Günstig sind seine flächenhafte Ausbreitung, die Zusammensetzung aus verhältnismäßig einfachen Komponenten, die Übersehbarkeit seiner Entwicklung und die Möglichkeit, diese in verschiedenen Stadien und auf verschiedene Weise experimentell zu beeinflussen.

Bei der Wahl der Falterart haben uns vor allem die Forderungen leichter Züchtbarkeit und rascher Entwicklung bestimmt. Denn diese Eigenschaften ermöglichen es, genetische Analysen und Beeinflussungsversuche an großen Individuenanzahlen und durch viele Generationen hindurch auszuführen. Voraussetzungen waren natürlich auch Vorhandensein eines geeigneten Musters, Beeinflussbarkeit der Musterentwicklung und das Vorkommen ausnützbarer Genotypenunterschiede. Die Mehlmotte, deren Erschließung als Laboratoriumsobjekt wir HASE verdanken, hat unsere Erwartungen in einigen Hinsichten enttäuscht, in anderen sie befriedigt oder auch übertroffen.

Die Durchführung der Untersuchungen und ihre Veröffentlichung mit reichlichen Abbildungen wurde uns durch die Unterstützung der *Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen* und der *Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft* ermöglicht.

•

I. Färbung und Zeichnung der Vorderflügel.

A. Beschreibung des Musters.

Ein eigentliches Zeichnungsmuster ist bei der Mehlmotte nur auf den Vorderflügeln ausgebildet. Die Hinterflügel sind immer fast gleichmäßig hell bräunlich beschuppt und am Vorderrandwinkel und einem Teil des Außenrandes von einem unscharfen dunkleren Saum umzogen (Taf. IV, Fig. 1, 2). Die Erscheinung des Flügelmusters auf dem Vorderflügel wird durch drei Komponenten bestimmt: Farbe, Zeichnung und Helligkeit. Die Varianten der drei Komponenten können sich in verschiedener Weise mit einander kombinieren. Sie beruhen in erster Linie auf der Pigmentierung der Einzelschuppe, in geringerem Maße auf Struktur, Größe und Form der Schuppen.

Die Schuppe ist am Außenrand gezähnt. Nach dem Vorderrand des Flügels zu werden die Schuppen kleiner, und die Zähnelung tritt schärfer hervor. Am Außenrand und einem Teil des Hinterrandes des Flügels stehen sehr langgestreckte Schuppen, die Randfransen. In der Flügelspitze kommen Übergangsformen zwischen den Randfransen und den gewöhnlichen Schuppen vor (Taf. I).

Die Färbung der Einzelschuppen im auffallenden Licht (Taf. III) zeigt alle Übergänge zwischen hellem Sepiabraun und einem sehr dunkelbraunen, fast schwarzen Ton. Bei den hellen Schuppen nimmt die Pigmentierung von der Basis nach dem Außenrand hin zunächst zu und dann wieder ab. Der helle Schuppengrund ist vielfach infolge der dachziegelartigen Anordnung der Schuppen verdeckt, in anderen Fällen ragt er in mehr oder weniger großem Umfang frei vor und bestimmt dann die Färbung des ganzen Flügelgebietes mit. Am apikalen Rand der Schuppe ist meist eine rein weiße Zone vorhanden, welche breiter oder schmaler sein kann, scharf abgesetzt ist oder allmählich in das dunklere Gebiet des mittleren Schuppenteils übergeht. Die Extreme sind einerseits Schuppen, welche in ihrer ganzen Ausdehnung fast weiß erscheinen, andererseits solche, bei denen Mittelteil und Randzacken fast schwarz sind und nur die Basis aufgehellte ist. Die Variantenreihe von hell zu dunkel kann in verschiedenen braunen bis grauen Farbtönen durchlaufen werden. Die Randfransen zeigen nur geringe Unterschiede in der Helligkeit des braunen Tons. Die Breite ihres

weißen Randes variiert im gleichen Sinne wie bei den Deckschuppen, aber in viel geringerem Betrage. Sie behalten auch bei den dunkelsten Tieren stets weiße Außenränder (Taf. III, Fig. 1, 2, Taf. II, Fig. 21).

Wir behandeln hier zunächst nur die Deckschuppen der Oberseite des Vorderflügels und das durch sie bedingte Muster. Bei einzelnen Stämmen kommen Tiere vor, deren Schuppen, abgesehen von den Randfransen, fast ausnahmslos ganz dunkel ohne weißen Rand sind (Taf. II, Fig. 21), sodaß der ganze Flügel schwarz oder dunkelbraun erscheint. Bei der überwiegenden Mehrzahl der Stämme dagegen wird durch verschiedene Pigmentierung der Schuppen in verschiedenen Flügelteilen ein *Zeichnungsmuster* erzeugt. Bei den „wildfarbigen Rassen“ lassen sich vier *Haupttypen von Deckschuppen* unterscheiden, welche durch Übergänge aller Grade mit einander verbunden sind: 1) *Untergrundschuppen* mit hellem Basalteil, dunklerem Mittelteil und weißem Randsaum mittlerer Breite. Sie bedecken die größten Teile der Flügelfläche. 2) *Dunkle Zeichnungsschuppen*, die dunkelsten Schuppen des Flügels, welche in mehr oder weniger geschlossenen Verbänden die Elemente des Zeichnungsmusters bilden. Das distale Weiß ist höchstens als sehr schmale Zone vorhanden, häufig fehlt es ganz. 3) *Übergangsschuppen*, die nach Helligkeit und Breite des weißen Randes oder, bei Fehlen des weißen Randes, nur in der Helligkeit zwischen Untergrundschuppen und Zeichnungsschuppen vermitteln. Diejenigen von ihnen, welche zu den ganz dunklen Zeichnungsschuppen in bestimmter räumlicher Beziehung stehen, nehmen an der Herstellung des Zeichnungsmusters teil. 4) *Helle Zeichnungsschuppen*, welche heller als die Untergrundschuppen oder mit besonders breitem weißem Rand versehen sind und in bestimmten Arealen des Flügels in der Nachbarschaft der dunklen Zeichnung als „Kontrastschuppen“ eine helle Gegenzeichnung bedingen.

Der Helligkeitseindruck der Schuppen wird nach dem Ausgeführten durch die Dunkelheit der pigmentierten Teile und die Breite des weißen Randes bedingt. Diese beiden Faktoren variieren in gewissem Umfang unabhängig von einander, sodaß einerseits relativ helle Schuppen ganz ohne weißen Rand, andererseits sehr dunkle Schuppen mit ziemlich breitem weißem Rand vorkommen. Im allgemeinen nimmt nach dem Vorderrand des Flügels zu die Breite der weißen Ränder bei den verschiedenen Schuppentypen zu. Bei den *schwarzen Rassen* wird das Zeichnungsmuster nur durch die hellen Schuppen der vierten Kategorie dargestellt (Taf. II, Fig. 16—20). Allgemein sind die schwarzen Schuppen

schmäler als die grauen. Die Schuppengröße ist für das Aussehen des Flügels insofern von Bedeutung, als die kleinschuppigen Falter düsterer erscheinen als die großschuppigen.

Das Zeichnungsmuster läßt sich am besten im Anschluß an die Aderung des Flügels beschreiben. Die bei der Mehlmotte deutlich ausgebildeten Adern sind aus Abb. 1a zu ersehen¹⁾. Die einzelnen Zeichnungselemente stehen zu dem Adernetz in mehr oder weniger enger Beziehung. Am Außenrand der Discoidalzelle um die Abzweigungspunkte der Adern m_3 und c_1 herum liegt ein fast immer aus einer größeren Anzahl dunkler Zeichnungsschuppen bestehender Fleck. Ein zweiter liegt nach dem Vorderrand zu zwischen den Anfangsteilen der Adern r_4 und m_1 . Wir nennen diese beiden Flecken die *Mittelflecken* M_1 und M_2 (Abb. 1b und Taf. I). Zwischen ihnen mit geringer Erstreckung nach dem Außenrand zu findet sich ein Feld von hellen Kontrastschuppen (Abb. 1c). Die beiden Mittelflecken liegen nahe der Mitte eines Flügelfeldes, das wir im Anschluß an SÜFFERT als *Zentralfeld* bezeichnen. Dieses wird distalwärts und proximalwärts von Zeichnungselementen begrenzt, welche bei stark gezeichneten Tieren *Querbinden* bilden. Nach dem Außenrand zu kann man zwei Querbinden unterscheiden, welche wir als *Distalbinden* D_I und D_{II} bezeichnen (Abb. 1b, c; Taf. II, Fig. 1, 13, 14 u. a.; Taf. IV, Fig. 1, 2). Zwischen den beiden Distalbinden stehen Kontrastschuppen, die bei vielen Rassen eine sehr auffallende helle, oft reinweiß erscheinende Querbinde, D_w , ergeben und zugleich die beiden Distalbinden besonders stark hervortreten lassen (vgl. Taf. I, II). Die proximale Grenze des Zentralfeldes wird ebenfalls von einer Binde gebildet, die bei vielen stark gezeichneten Individuen quer über den ganzen Flügel verläuft (z. B. Taf. II, Fig. 1, 4, 9, 13, 14 u. a.). Dieser *Proximalbinde* P_I folgt nach der Wurzel zu wieder eine helle Kontrastbinde P_w . Die daran anschließende zweite Proximalbinde P_{II} ist nur sehr selten als geschlossenes Querband ausgebildet, meistens sind nur nach dem Hinterrande zu Teile eines solchen vorhanden. Allgemein laufen die Binden nicht gleichförmig über die ganze Flügelbreite, sondern sie sind aus *Einzelelementen* zusammengesetzt, die zu den Adern in Beziehung stehn. Besonders bei Tieren, die

1) Bezeichnung der Adern in der von J. H. COMSTOCK und J. G. NEEDHAM (The Wings of Insects. American Naturalist 32, 33. 1898, 99) begründeten, von G. ENDERLEIN (Eine einseitige Hemmungsbildung bei *Telea polyphemus* von ontogenetischem Standpunkt. Ein Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung der Schmetterlinge. Zoolog. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontogenie 16. 1902) fortgeführten Terminologie.

I. Färbung und Zeichnung der Vorderflügel.

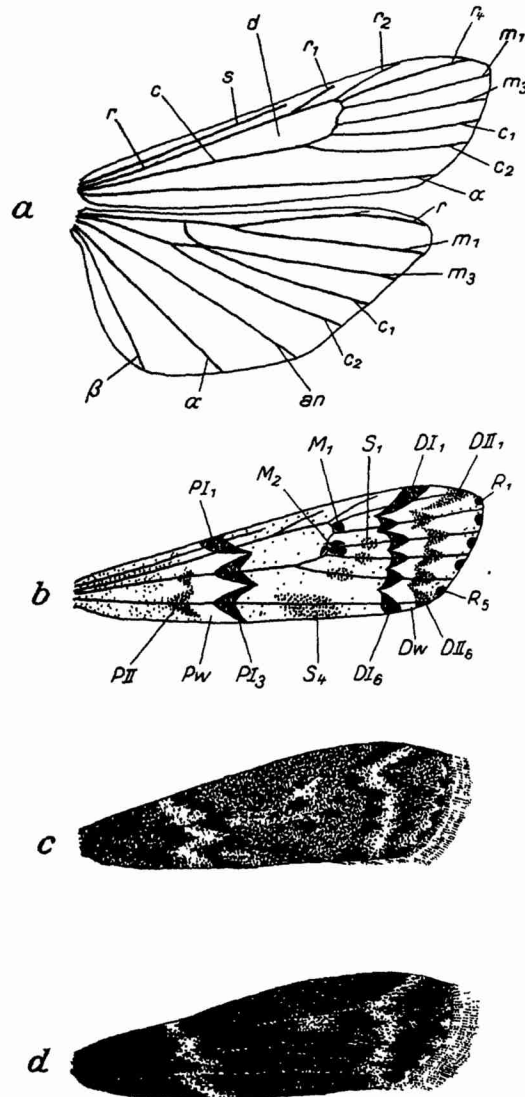


Abbildung 1.

a: Flügelgeäder der Mehlmotte. *s* Subcosta; *r* Radius; *m* Media; *c* Cubitus; *an* Analis; α vordere, β hintere Axillaris; *d* Discoidalzelle. — **b, c:** Zeichnungsmuster des Vorderflügels, in **b** schematisch zur Demonstration der Zeichnungssysteme. *M*₁, *M*₂ Mittelflecken; *S*₁—*S*₄ Schatten; *DI*₁—*DI*₆ erste, *DII*₁—*DII*₆ zweite Distalbinde; *PI*₁—*PI*₃ erste, *PII* zweite Proximalbinde; *Dw* weiße Distalbinde; *Pw* weiße Proximalbinde; *R*₁—*R*₈ Randflecken. — **d:** Zeichnungsmuster schwarzer Tiere. — Sämtlich 6×.

stark gezeichnet sind, aber nicht den höchsten Grad der Ausbildung der Bindenzeichnung erreichen, ist deutlich, daß D_I und D_{II} in dem mittleren Bezirk des Flügels je aus vier *pfeilförmigen Flecken* bestehen, die mit der Spitze nach dem Außenrand des Flügels zu, mit der Basis nach dem Zentralfeld gerichtet sind (Abb. 1b, c; Taf. I; Taf. II, Fig. 1, 3, 8—11 u. a.; Taf. IV, Fig. 5). Diese pfeilförmigen Flecken liegen auf den Adern m_1 , m_3 , c_1 und c_2 . Nach vorn und hinten zu werden beide Fleckenreihen mit den Flügelrändern in Verbindung gesetzt durch weitere Elemente, welche über die Adern r_4 bzw. α hinwegziehen. Wir bezeichnen die Einzelelemente der I. Distalbinde mit D_{I_1} — D_{I_6} , die der II. mit D_{II_1} — D_{II_6} . Auch die I. Proximalbinde weist zwei Pfeilflecken auf, die auf den Adern c und α liegen. Ihre Spitze ist nach dem Flügelgrund, ihre Basis, wie die der distalen Pfeilflecken, nach dem Zentralfeld gerichtet. Die Reihe dieser beiden Pfeilflecken steht mit dem Vorderrand durch einen länglichen Fleck in Verbindung, der über die Adern s und r hinwegläuft. Auch jedes der von P_{II} vorhandenen Elemente kann deutlichen Pfeilfleckcharakter haben und ist dann in gleichem Sinn wie P_{I_2} und P_{I_3} orientiert (vgl. Taf. II, Fig. 6, 8—10, 13; Taf. IV, Fig. 4).

Ferner sind sehr deutlich abgesetzte dunkle Flecken am Außenrand vorhanden, in den Intercostalräumen zwischen m_1 und m_3 , m_3 und c_1 , c_1 und c_2 , c_2 und α , bisweilen auch zwischen r_4 und m_1 . An diese Fleckreihe, die wir als *Randflecken* R_1 — R_6 bezeichnen, schließt sich nach dem Hinterrand zu D_{II_6} an; vor R_1 läuft D_{II_1} in die Flügelspitze ein. Diese beiden Elemente liegen häufig so nahe beisammen, daß R_1 nicht sicher zu unterscheiden ist (vgl. Taf. I und die Flügel auf Taf. II und IV). In der Umgebung der Randflecken, besonders zwischen je zweien von ihnen, liegen helle Felder von Kontrastschuppen. Taf. I und Taf. III, Fig. 1 zeigen, daß diese Kontrastschuppen sich zwischen den Randflecken bogenförmig über den Außenrand vorschieben.

Weniger scharf begrenzte Zeichnungselemente liegen innerhalb des Zentralfeldes zwischen M_3 und D_I auf den Adern m_3 und c_1 , hinter dem Mittelfleck auf c_2 und halbwegs zwischen P_I und D_I auf der Ader α . Wir bezeichnen diese Elemente als *Schatten* S_1 bis S_4 (Taf. I; II; IV, Fig. 1, 2, 5). Wenn die Schatten sehr stark ausgebildet sind, bilden sie eine schräg durch das Zentralfeld verlaufende Binde, die sich aus der Gegend von D_{I_1} bzw. D_{I_2} , die Richtung dieser Elemente fortsetzend, nach der Mitte des Hinterrandes erstreckt (Taf. IV, Fig. 1, 5). Größere Gruppen von Kontrast-

schuppen finden sich in der Umgebung der Schatten nur da, wo diese in der Nähe anderer Zeichnungselemente liegen.

Der Grad der Ausbildung der Zeichnung wechselt. Bei stärkster Ausbildung des Zeichnungsmusters erscheinen die beiden *Distalbinden* und die erste *Proximalbinde* als geschlossene dunkle Bänder, die sich in zackigem Verlauf quer über den Flügel ziehen. Bei hinreichender Vergrößerung sieht man, daß innerhalb jedes Bandes die Pfeilflecken sich durch größte Dunkelheit der Schuppen heraus-

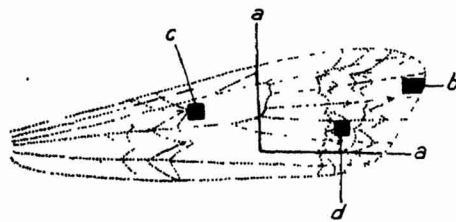


Abbildung 2.

Schema zur Veranschaulichung der Lage der auf den Tafeln I und III vergrößert dargestellten Flügelausschnitte. a: Tafel I; b: Tafel III, Fig. 1 und 2; c: Tafel III, Fig. 3—7; d: Tafel III, Fig. 8—12.

heben. Der auf Taf. I dargestellte Flügelausschnitt (vgl. Abb. 2) erscheint bei Betrachtung mit bloßem Auge von fast durchgehenden Bändern durchzogen. Bei der 50-fachen Vergrößerung der Tafel heben sich die schwarzen Schuppen, die in den Pfeilflecken stehen, deutlich

heraus. Außer ihnen nehmen auch Übergangsschuppen an der Zusammensetzung der Pfeilflecken teil. Außerdem bilden Übergangsschuppen in allen Abstufungen bis zu den gewöhnlichen Untergrundschuppen die Verbindung zwischen den Pfeilflecken, die den Eindruck eines geschlossenen Bandes bedingt. Bei den niederen Graden der Zeichnung (vgl. Abb. 24, S. 59) lösen sich die Bänder auf. Es treten einzelne Unterbrechungen ein, weiterhin erscheinen die Pfeilflecken isoliert, dann werden einzelne von ihnen verwaschen, und schließlich können ganze Pfeilflecken ausfallen. Diese *Reduktion der Zeichnung* beruht einerseits auf einer Verminderung der Zeichnungsschuppen, andererseits auf einem Hellerwerden der Übergangsschuppen und Überhandnehmen von gewöhnlichen Untergrundschuppen innerhalb der Zeichnungsareale. Der Pigmentierungsgrad, der von den einzelnen Schuppen erreicht wird, sinkt also für Übergangsschuppen und Zeichnungsschuppen gleichermaßen ab (vgl. Taf. II), wobei sich dann jeweils die Anzahl der Schuppen des weniger pigmentierten Typus auf Kosten des stärker pigmentierten vermehrt.

Die *Mittelflecken* setzen sich wie die Bindenelemente aus dunklen Zeichnungs- und Übergangsschuppen zusammen. Beide Flecken variieren in ihrer Größe, besonders stark M_1 .

Die *Randflecken* heben sich durch ein Überwiegen von Zeich-

nungsschuppen besonders deutlich hervor. Sie sind in viel geringerem Umfang als die anderen Zeichnungselemente durch Übergangsschuppen mit dem Untergrund verbunden; und da in ihrer Umgebung immer breit weiß geränderte Kontrastschuppen stehen, erscheinen sie besonders scharf abgesetzt. Die Größe der Randflecken wechselt, bei geringerer Ausbildung kann die Anzahl der Zeichnungsschuppen so klein werden, daß einzelne Randflecken mit bloßem Auge nicht mehr zu sehen sind. Ein völliges Fehlen aller Randflecken haben wir nie gefunden. Bei den *Schatten* überwiegen die Übergangsschuppen, die mehr oder weniger dicht zwischen den Untergrundschuppen eingestreut sind. Schwarze Schuppen sind hier seltener. Durchgehends zeigen Übergangsschuppen und auch schwarze Schuppen der Schatten im Gegensatz besonders zu den Querbinden sehr schmale oder auch gar keine weißen Ränder. Im Verein mit dem Fehlen eigener Kontrastfelder gibt dieser Umstand den Schatten ihr spezifisches trübes und verwaschenes Aussehen.

Außerhalb der genannten Zeichnungselemente, besonders über den Adern aber auch auf den übrigen Flügelpartien, besonders nach dem Vorderrand zu, stehen vielfach schwarze Schuppen und auch Kontrastschuppen mit breitem weißem Rand lose verstreut. Bei manchen Tieren heben sich die Aderzüge durch diese dunkle Beschuppung besonders deutlich heraus (Taf. I; Taf. II, Fig. 12, 13, 15).

Die wildfarbigen Rassen zeigen durchweg die hier beschriebene Musterung in verschiedenem Grade der Ausbildung. Bei den *schwarzen Rassen* fallen als Muster nur die weißen Felder auf, nämlich die weißen Querbinden zwischen D_1 und D_{II} sowie zwischen P_1 und P_{II} , ferner vielfach die weißen Flecken im Gebiet zwischen den Randflecken und das helle Feld zwischen M_1 und M_2 (Abb. 1 d; Taf. II, Fig. 16—20 und Taf. III, Fig. 2).

B. Die einzelnen Zeichnungssysteme.

Betrachtet man das Flügelmuster der Mehlmotte im ganzen, so drängt sich die Beobachtung auf, daß gewisse z. T. räumlich weit auseinander liegende Teile des Musters symmetrisch angeordnet sind. Zunächst wirkt als *Symmetriesystem* das Zentralfeld mit seinen beiderseitigen quer über den Flügel verlaufenden Begrenzungen, die jede für sich wieder aus einem weißen Zwischenband und dunklen Randbändern bestehen. Die Symmetrie findet ihren Ausdruck auch in der Gestalt der Einzelelemente der Querbinden, der Form der Pfeilflecken, die der Symmetrieachse ihre Basis zukehren.

Solche Symmetriesysteme im Zeichnungsmuster der Schmetterlingsflügel sind in letzter Zeit von mehreren Seiten aufgewiesen worden. Zunächst stellte SCHWANWITSCH¹⁾ für verschiedene Tagfaltergruppen ein Zeichnungsschema auf, in dem einzelne Bestandteile sich symmetrisch wiederholen. SUFFERT²⁾ wurde unabhängig von SCHWANWITSCH auf genau das gleiche Schema geführt und bemerkte auf dem Nymphalidenflügel drei Gruppen symmetrisch ausgebildeter Querbindenzeichnungen. Für eine von diesen, das zentrale Symmetriesystem, stellte er eine sehr weite Verbreitung, besonders auch unter den Heteroceren fest. HENKE³⁾ fand bei Betrachtung verschiedener Geometriden und anderer Heteroceren, daß eine sehr große Anzahl von Querbindenmustern sich in eine aufsteigende Reihe von Symmetriotypen ordnen läßt (Abb. 3). Bei dem ersten Typus ist nur eine, das ganze Querbindenmuster beherrschende Symmetrieachse (p S) vorhanden, bei dem zweiten tritt zu dieser primären noch eine sekundäre Symmetrieachse (s S) hinzu, welche näher nach der Wurzel zu gelegen ist, und bei dem dritten Typus finden sich proximal und distal von der primären je eine sekundäre Symmetrieachse. Dieser dritte Typus kann in einer Verwandtschaftsreihe vom ersten über den zweiten ableitbar sein. Er kann aber auch direkt aus dem ersten hervorgehen, dadurch daß jede der beiden Querbinden im ersten Typus in sich symmetrisch ausgebildet wird (unter den Geometriden z. B. *Abraxas*, Abb. 4 d).

Die *Mehlmotte* fügt sich diesem dritten Symmetriotypus ein (vgl. Abb. 3 c mit 1 b). Die *primäre Symmetrieachse* läuft durch das Zentralfeld, die beiden *sekundären Symmetrieachsen* sind durch die weißen Bänder innerhalb der Proximal- und Distalbinde bezeichnet. Den symmetrischen Aufbau des Flügelmusters der *Mehlmotte* hat

1) B. N. SCHWANWITSCH, On the Ground-plan of Wing-pattern in Nymphalids and certain other Families of the Rhopaloceros Lepidoptera. Proc. Zool. Soc. London. 1924. — On the Modes of Evolution of the Wing-pattern in Nymphalids and certain other Families of the Rhopaloceros Lepidoptera. Proc. Zool. Soc. London. 1926. — Studies upon the Wing-pattern of Pierella and Related Genera of South American Satyridan Butterflies. Zeitschr. f. Morphol. und Ökol. d. Tiere 10. 1928. — Pierellisation of Stripes in the Wing-pattern of the Genus Rhauphica Btl. (Lepidoptera Satyridae). Ebenda 11. 1928.

2) F. SUFFERT, Das Symmetriesystem der Schmetterlingszeichnung. In: Handbuch der Entomologie, herausgeg. v. CHR. SCHRODER, 2, S. 444—446. 1926. — Zur vergleichenden Analyse der Schmetterlingszeichnung. Biol. Zentralbl. 47. 1927.

3) K. HENKE, Über die Variabilität des Flügelmusters bei *Larentia sordidata* F. und einigen anderen Schmetterlingen. Zeitschr. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere 12. 1928.

WHITING¹⁾ zuerst erkannt; und damit hat er überhaupt zum ersten Mal auf einen Fall von symmetrischer Zeichnung auf einem Schmetterlingsflügel hingewiesen. Er gibt nur eine Symmetrieachse für den ganzen Flügel an und legt sie durch den Mittelfleck, den er in das Symmetriesystem einbezieht.

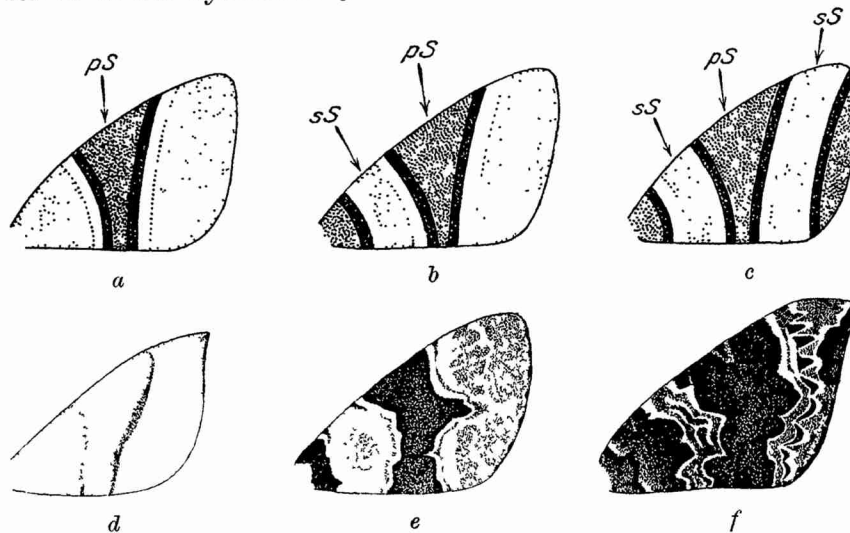


Abbildung 3.

Symmetriesysteme bei Geometriden. a—c: Schemata der drei Symmetrietypen; d—f: Beispiele für diese Typen: d: *Metrocampa margaritata* L., $1\frac{1}{2}\times$; e: *Laurentia sagittata* FABR., $2\frac{1}{4}\times$; f: *Lygris prunata* L., $2\frac{1}{4}\times$. — pS primäre, sS sekundäre Symmetrieachse.

Die Symmetrie des Mehlmottenflügels spricht sich nicht nur in dem Querbindenmuster aus, sondern auch darin, daß dem *Zentralfeld* jenseits der D- und P-Binden ein *Außenfeld* und ein *Wurzelfeld* gegenüberstehen. WHITING hat zwei Rassen, „dark mid-area“ und „sooty“, von der Mehlmotte beschrieben, welche durch monohybrid mendelnde und mit starken Manifestationsschwankungen wirksame Gene gekennzeichnet sind. Das Gen *d* (dark mid-area) bedingt, wenn es sich manifestiert, eine Verdunkelung des Zentralfeldes und anscheinend eine Aufhellung des Außen- und des Wurzelfeldes, das Gen *S* (sooty) umgekehrt eine Aufhellung des ersteren und eine Verdunkelung der letzteren. WHITING betont, daß die von ihm beobachtete Symmetrie des Flügels auch in diesen Fällen erhalten bleibt. Auch wir verfügen über Stämme, bei denen Außen- und Wurzelfeld dunkler sind als das Zentralfeld (Taf. II,

1) P. W. WHITING, Genetic Studies on the Mediterranean Flour-Moth, *Ephestia Kühniella* Zeller. Journ. of exper. Zool. 28. 1919.

Fig. 5 und 10). Daß die Verdunkelung von Außen- und Wurzelfeld nicht etwa einfach eine Verbreiterung oder ein Verwaschen werden von D_{II} bzw. P_{II} darstellt, sondern in erster Linie die Untergrundscheppen betrifft, zeigen deutlich die beiden abgebildeten Falter, die einem sehr schwachen (Fig. 5) und einem starken Zeichnungstyp (Fig. 10) angehören. In beiden Fällen hebt sich die II. Distalbinde von einem Untergrund ab, der dunkler ist als das Zentralfeld. Infolge dieses dunklen Untergrundes erscheint D_{II} bei dem Falter der Fig. 5 besonders gering. Die Symmetrie zu den beiden sekundären Achsen ist in diesen Fällen auf die Querbinden beschränkt. Diese sekundäre Symmetrie gibt sich auch darin als eine Symmetrie niedrigeren Ranges zu erkennen, daß sie nur in der Folge dunkel — hell — dunkel der Teilbinden ihren Ausdruck findet, während die Form der Einzelelemente der Binden, der Pfeilflecken, durchweg zur primären Symmetrieachse symmetrisch ist.

Nach den vergleichenden Untersuchungen von SCHWANWITSCH und SÜFFERT, den Variabilitätsuntersuchungen von HENKE und den Modifikationsexperimenten von KÜHN¹⁾ an *Argynnis paphia* darf die Gesamtheit der Zeichnungselemente eines Flügels nicht ohne weiteres als ein einheitliches Ganzes angesehen werden. Bei *Argynnis* sind die nach den vergleichenden Untersuchungen unter den Nymphaliden von Art zu Art gemeinsam variierenden, also ein *Zeichnungssystem* bildenden Elemente auch gemeinsam modifikabel, stellen also auch ein *Modifikationssystem* dar. Die einzelnen Gruppen von Elementen oder Systeme verhalten sich aber weitgehend unabhängig von einander.

Bei der Mehlmotte dürfen die *Mittelflecken* nicht als Bestandteil des *Symmetriesystems* betrachtet werden. Sie variieren sehr weitgehend unabhängig von dem *Querbindensystem*. Die Falter Taf. II, Fig. 2, 3, 5, 7, 24, 26, 28 zeigen sehr geringe Ausbildung des Querbindenmusters, dabei aber wohl entwickelte, z. T. sehr große Mittelflecken. Dies gilt stets für M_2 , meist auch für M_1 . Umgekehrt ist in dem auf Taf. II in Fig. 11 und 12 abgebildeten Stamm das Querbindensystem gut ausgebildet, während die Mittelflecken fast ganz fehlen, besonders wenn der Stamm bei 25° gezogen wird (Fig. 11).

Verschiedene Ausbildungsgrade der Schatten und der Randflecken können mit verschiedenen Graden der Querbinden und der Mittelflecken

1) A. KÜHN, Über die Änderung des Zeichnungsmusters von Schmetterlingen durch Temperaturreize und das Grundschema der Nymphalidenzeichnung. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Klasse. 1926.

kombiniert sein. Tafel II zeigt eine Reihe verschiedener Kombinationen, z. B. Fig. 2 und 5: Binden schwach, M, R und S verhältnismäßig stark; Fig. 7: Binden schwach, M und R ziemlich stark, S sehr schwach; Fig. 10: Binden, M und R stark, S schwach; Fig. 12: Querbinden stark, R und S ziemlich stark, M sehr schwach; Fig. 24: Binden und S schwach, M stark, R sehr schwach.

WHITING berücksichtigt die Schatten als Zeichnungsbestandteile überhaupt nicht, während sie in der von ihm wiedergegebenen Originalbeschreibung der Mehlmotte durch ZELLER¹⁾ erwähnt werden. In WHITINGS einfaches Symmetriesystem passen sie auch nicht hinein.

Nach dem Vergleich der Varianten heben sich also bei der Mehlmotte folgende Zeichnungssysteme heraus:

1. Die Querbinden $D_I + D_w + D_{II}$, $P_I + P_w + P_{II}$,
2. Die Mittelflecken,
3. Die Randflecken,
4. Die Schatten.

Diese von einander unabhängigen Zeichnungssysteme kehren bei vielen Heteroceren wieder. Das Vorkommen des Querbindensystems mit einer primären und zwei sekundären Symmetrieachsen wurde bereits erwähnt (S. 10). Besonders sinnfällig ist die Übereinstimmung zwischen dem Muster der Mehlmotte und dem von *Abraxas grossulariata* L., wo gelbe Streifen die Stellen unserer weißen Querbinden D_w und P_w einnehmen (Abb. 4d). Mittelflecken am Außenrande der Discoidalzelle (Discoidalflecken SÜFFERTS) finden sich bei einachsigen (Abb. 4b) und dreiachsigen Symmetriesystemen (Abb. 4d). Mittelschatten im Zentralfeld können einzeln in ge-

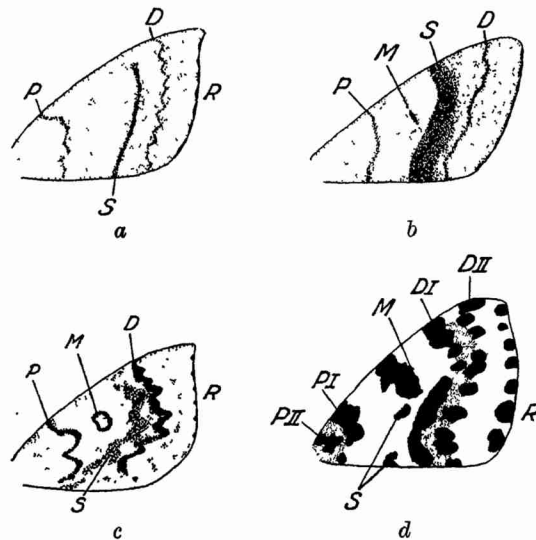


Abbildung 4.

Verschiedene Zeichnungssysteme bei Geometriden. a: *Ephyra linearia* HB. 2x; b: *Rhodostrophia vibicaria* CL. 2x; c: *Ephyra annulata* SCHULZ. 2 1/2 x; d: *Abraxas grossulariata* L. 1 1/4 x. — M Mittelfleck; D Distalbinden; P Proximalbinden; S Schatten; R Randflecken.

1) ZELLER, *Ephestia kühniella* n. sp. Stettiner entomolog. Zeitung, 40. 1879.

ringer Ausdehnung und ähnlicher Lage wie bei der Mehlmotte vorkommen (Abb. 4d), oder zusammenfließend in ähnlichem Zug wie bei der Mehlmotte schräg durch das Zentralfeld verlaufen (Abb. 4c), schließlich auch als förmliches Querband das Zentralfeld durchziehen (Abb. 4a, b).

Eine Bestätigung finden die Zusammenhänge und die Unabhängigkeiten der einzelnen Zeichnungselemente auch in einer *statistischen Korrelationsbetrachtung*. Bei den Tieren aus 7 *wildfarbigen* Einzelzuchten des Jahres 1924 wurde der Ausbildungsgrad von D_I , D_{II} , P_I , M , R und S statistisch aufgenommen. (P_{II} wurde nicht berücksichtigt, weil es damals noch nicht als eigenes Zeichnungselement erkannt war.) Für jeden Zeichnungsbestandteil wurden 3 bzw. 4 Klassen angenommen, deren Grenzen durch Zeichnungen festgelegt waren. (Die der Klassengrenze gleichen Individuen wurden wie immer bei den statistischen Aufnahmen zur höheren Klasse gerechnet.) Zwischen den Mittelwerten der verschiedenen Zeichnungsbestandteile ergaben sich die in Tab. 1

Tabelle 1.

Korrelationskoeffizienten für die Korrelation zwischen den Mittelwerten des Ausbildungsgrades verschiedener Zeichnungselemente in 7 Einzelzuchten.

	D_I	D_{II}	M	R	S
P_I	0,62	0,41	0,34	0,15	0,01
D_I		0,70	0,43	0,20	0,00
D_{II}			0,34	0,19	0,20
M				- 0,03	0,13
R					0,34

angegebenen Korrelationskoeffizienten. Die stärkste positive Korrelation besteht zwischen D_I und D_{II} und zwischen D_I und P_I , außerdem erreicht die zwischen D_{II} und P_I einen hohen Wert. Zwischen M und D_I besteht eine Korrelation, die auch nach Abzug ihres Fehlers positiv bleibt. Die Korrelation von M zu P_I und D_{II} ist schon wenig größer als ihr Fehler und daher zweifelhaft. Hiernach erscheint es immerhin möglich, daß eine gewisse Korrelation auch zwischen M und dem Querbindensystem besteht. Das würde besagen, daß es für die untersuchten Varianten einen Faktor gibt, dessen Schwankungen sowohl den Mittelfleck als auch die Querbinden betreffen. Daß trotzdem die Querbinden und der Mittelfleck in Bezug auf andere Faktoren von einander unabhängig sind, zeigt der Umstand, daß der mittlere Ausbildungsgrad, um den die Variabilität der Querbinden einerseits, des Mittelflecks

andererseits schwankt, sehr verschieden sein kann (s. o. S. 12 f.). Eine zweifelhafte Korrelation erscheint auch noch zwischen S und R. Für alle übrigen Korrelationen zwischen je zwei Zeichnungsbestandteilen ist der Wert von r kleiner als sein Fehler. In Abb. 5 sind die Korrelationsbeziehungen schematisch zum Ausdruck gebracht. Die *Geschlossenheit des Querbindensystems* tritt deutlich hervor.

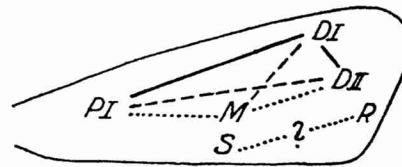


Abbildung 5.

Schema zur Veranschaulichung der Korrelationen zwischen einzelnen Zeichnungsbestandteilen. (Vgl. Tab. 1.)

Die *Korrelation zwischen Dw und Pw* läßt sich sehr exakt bei den schwarzen Rassen erfassen. Hier lassen sich die hellen Zeichnungsschuppen auszählen. Bei der Aufnahme der Statistik wurde so vorgegangen, daß alle bei einer bestimmten Vergrößerung als zum Typus der „hellen Zeichnungsschuppen“ gehörig erkennbaren Schuppen in Dw und Pw gezählt wurden. Die Ergebnisse zeigt Tab. 2. Die Korrelation ist stets ausgesprochen positiv und viel größer als ihr Fehler. Die untersuchten Zuchten sind auf verschiedene Zeichnungsgrade selektiert. Die Mittelwerte der Anzahlen von hellen Zeichnungsschuppen sind in den vier in Tab. 2 aufgeführten Zuchten verschieden hoch (Tab. 3). Dabei zeigt sich auch eindeutig die Beziehung zwischen der proximalen und der distalen weißen Binde. Für beide steigen die Mittelwerte gleichermaßen an. Nur Zucht 4 zeigt, daß in diesem Material die Anzahl der weißgeränderten Schuppen in Pw nicht über einen bestimmten Betrag zu steigern war.

Der Zusammenhang innerhalb des Querbindensystems kommt auch in *Verschiebungen der proximalen und der distalen Querbinde* in der Richtung auf die Symmetrieachse zum Ausdruck, die gelegentlich beobachtet werden und an denen andere Zeichnungselemente nicht teilnehmen. Die Erscheinung ist selten, doch haben wir eine Reihe von Fällen verschiedener Grade in unseren Zuchten angetroffen.

Sie tritt bei beiden Geschlechtern ziemlich gleich häufig auf (bisher wurde sie bei 9 ♂♂ und 10 ♀♀ beobachtet), und zwar entweder auf einem Flügel oder seltener auf beiden. Wiederholt wurde gehäuftes Auftreten in einzelnen Zuchten beobachtet. Dies könnte durch das Vorhandensein bestimmter noch nicht erfaßter Außenbedingungen in den betreffenden Zuchten, die die Verschiebung verursachten, hervorgerufen sein. Indessen waren zwei Zuchten, von denen die eine $6 = 5,8\%$, die andere $4 = 4,6\%$ Abgeänderte hervorbrachte, Geschwisterzuchten, während in einer dritten Geschwisterzucht und einer Reihe weiterer Zuchten, die alle ganz gleich behandelt waren, nur normale Tiere schlüpften. Drei andere Zuchten, die

Tabelle 2.

Korrelationstabellen und -koeffizienten für die Anzahlen heller Zeichnungsschuppen in Dw und Pw bei schwarzen Tieren. Die Klassenwerte bezeichnen Anzahlen heller Zeichnungsschuppen in der betr. Binde. 1—4: Vier verschiedene Einzelzuchten mit verschieden starker Zeichnung.

1.

Pw

	0	30	60	90	120	150
Dw	0	5	3			
	30	3	18	2		
	60		5	6		
	90			2	0	1
	120					

$$r = 0,49, \quad m_r = 0,11.$$

2.

Pw

	0	30	60	90	120
Dw	0	2	2		
	30	2	10	3	
	60		5	10	2
	90			2	2
	120				

$$r = 0,66, \quad m_r = 0,09.$$

3.

Pw

	30	60	90	120	150
Dw	30	4	7		
	60	7	22	14	
	90	1	17	8	
	120		2	2	1
	150				

$$r = 0,34, \quad m_r = 0,10.$$

4.

Pw

	60	90	120	150	
Dw	60	6	11	2	
	90	3	22	3	
	120	1	10	5	2
	150		3	3	3
	180				1
	210				

$$r = 0,44, \quad m_r = 0,09.$$

Tabelle 3.

Mittelwerte für die Anzahlen heller Zeichnungsschuppen in Dw und Pw bei denselben vier Einzelzuchten schwarzer Tiere wie in Tab. 2.

Zucht	Helle Zeichnungsschuppen in	
	Dw	Pw
1	51,0	48,3
2	60,9	59,4
3	84,0	80,1
4	113,1	81,0

je ein abgeändertes Tier lieferten, waren ebenfalls Geschwisterzuchten. Diese Vorkommnisse scheinen für eine erbliche Bedingtheit der Bindenverschiebung zu sprechen. Die daraufhin angestellten Versuche blieben jedoch ohne klares Er-

gebnis. Zwei Paarungen von abgeänderten Tieren mit normalen Zuchtgeschwistern ergaben in F_1 134, in F_2 230 normale Nachkommen. Die Nachzucht von normalen Tieren aus den beiden 4,6 bzw. 5,8 % Abgeänderte ergebenden Zuchten ergab in der ersten Generation 542 normale Tiere, in der zweiten unter 164 Tieren dagegen ein beiderseits abgeändertes ♀. Bei der großen Seltenheit der Erscheinung spricht dies Ergebnis im Verein mit den schon vorher genannten Fällen von gehäuftem Vorkommen unter Verwandten dafür, daß die Erscheinung durch das *Erbgut* und besondere, bisher noch nicht faßbare Außenfaktoren bestimmt ist.

In Taf. IV, Fig. 6—10 ist eine Auswahl abgeänderter Flügel wiedergegeben. Die Fälle Fig. 6—9 sind in Abb. 6 b—e in derselben schematischen Weise wie das gewöhnliche Grundschema des Zeichnungsmusters (Abb. 6 a) dargestellt. Bei dem geringsten Grad der Verschiebung (Taf. IV, Fig. 6, Abb. 6 b) sind D_I und P_I nach dem Zentralfeld zu vorgerückt. Dieses ist dadurch wesentlich ver-

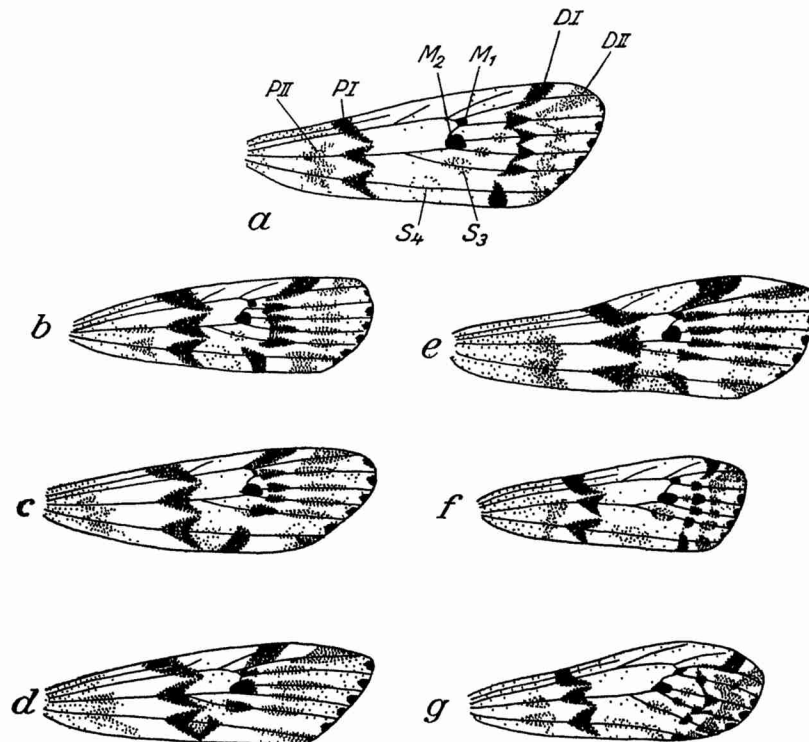


Abbildung 6.

a: Schema des normalen Zeichnungsmusters. — b—g: Schemata zu den in Tafel IV, Fig. 3, 4, 6—9 abgebildeten Flügeln mit abgeänderter Lage der Symmetriebinden; b—e: Symmetrische Verschiebungen der Distal- und Proximalbinden; b: zu Fig. 6; c: zu Fig. 7; d: zu Fig. 8; e: zu Fig. 9 der Tafel IV. — f, g: Verlagerung der Distalbinden allein und ihre Beziehung zum Geäder; f: zu Fig. 3; g: zu Fig. 4 der Tafel IV.

schmälert. D_{II} ist dem Vorrücken von D_I gefolgt. Dies gibt sich vor allem in einem Ausziehen der Pfeilflecken von D_{II} entlang den Adern zu erkennen. Der Betrag, um den D_{II} vorgerückt ist, ist geringer als der der Verschiebung von D_I . Die weiße Querbinde D_w ist infolgedessen verbreitert. Auch die Verbreiterung von P_w ist deutlich. Bei dem Flügel Taf. IV, Fig. 7 (Abb. 6 c) und Taf. IV, Fig. 9 (Abb. 6 e) ist das Zusammenrücken der Querbinden D_I und P_I , das Auseinanderzerren von D_{II} und die Verbreiterung von D_w und P_w noch weiter gegangen. D_{I_1} und D_{I_2} erreichen den Flügelquerschnitt, auf dem der Mittelfleck liegt. Zwischen den Pfeilflecken und den Mittelflecken bleibt nur ein ganz schmaler Raum. Besonders bei dem Flügel Taf. IV, Fig. 9 (Abb. 6 e) ist auch P_I weit gegen die primäre Symmetrieachse vorgerückt. Bei dem rechten Flügel desselben Tieres (Taf. IV, Fig. 10) sind entlang der Ader r D_{I_1} und P_{I_1} mit einander verschmolzen. Bei dem Flügel Taf. IV, Fig. 8 (Abb. 6 d) ist D_I vollkommen in den Flügelquerschnitt der Mittelflecken eingerückt. D_{I_2} , D_{I_3} und D_{I_4} sind von M_1 und M_2 nicht mehr zu trennen. D_{I_5} steht unter dem Mittelfleck an derselben Stelle, wo sonst S_3 liegt, und D_{I_6} ist wesentlich weiter wurzelwärts als die Mittelflecken gerückt und mit P_{I_3} zur Verschmelzung gekommen. D_w ist ihm gefolgt. Die Elemente von D_{II} sind in lange Streifen dunkler Schuppen auf den Adern auseinandergezogen. Das Hinwegrücken von Teilen von D_I über den Flügelquerschnitt der Mittelflecken zeigt, wie wir glauben, wieder deutlich, daß *die Mittelflecken nicht das Zentrum der primären Symmetrie* sind.

Bei einigen Tieren ist *die distale Flügelhälfte verkürzt*. Solche Tiere schlüpfen vor allem als letzte in Zuchten, deren Nahrungsmaterial ziemlich erschöpft ist, dürften also wohl Hungermodifikationen darstellen. Zwei solche Flügel sind auf Taf. IV, Fig. 3 und 4 wiedergegeben und in Abb. 5 f und g schematisiert. Bei dem ersten Flügel ist die Richtung des Aderverlaufs nicht verändert. Bei dem zweiten sind die Adern r_4 , m_1 , m_3 , c_1 und c_2 aus ihrer normalen Richtung stark nach dem Hinterrand zu abgebogen, und hier folgt das Querbindenmuster der Abbiegung der Adern nach. Die stärkste Verbiegung hat r_4 erfahren. D_{I_1} ist mit dieser Ader fortgerückt und entlang derselben ausgezogen worden. Wenn man die vorher besprochenen Verschiebungsbilder mit diesen zusammenhält, so kann man sagen, daß *die Verschiebung der Bindenelemente stets entlang den zugeordneten Adern erfolgt*.

C. Abhängigkeit der Zeichnung vom Geschlecht und von der Zuchttemperatur.

Der Ausbildungsgrad der Querbindenzeichnung wird bei der Mehlmotte deutlich vom *Geschlecht* beeinflusst. Bei den *Wildformen* sind die ♀♀ *stärker gezeichnet* als die ♂♂. Tab. 4 zeigt die Variabilität der Färbungselemente in den oben schon einmal behandelten 7 Zuchten nach Geschlechtern getrennt (3 Zeichnungsklassen). Das Überwiegen der Zeichnung bei den Weibchen ist für die *distale Querbinde* D_I und D_{II} am stärksten, für P_I nur sehr schwach, wenn

Tabelle 4.

Ausbildungsgrad verschiedener Zeichnungsbestandteile bei wildfarbenen ♂♂ und ♀♀ nach Zucht in Zimmertemperatur. Zusammenfassung der Zahlen aus 7 nicht selektierten Einzelzuchten.

Zeichnungs- element	Ausbildungs- grad, ♂			M	Ausbildungs- grad, ♀			M	M _♂ : M _♀ =
	1	2	3		1	2	3		
D _I	191	40	0	1,17	109	113	1	1,51	1 : 1,29
D _{II}	184	44	3	1,22	117	104	2	1,48	1 : 1,21
P _I	27	183	21	1,97	8	187	28	2,09	1 : 1,06
M	109	122	0	1,53	90	133	0	1,60	1 : 1,05
R	37	161	33	1,98	41	163	19	1,90	1 : 0,96
S ₄	20	205	6	1,94	14	202	7	1,96	1 : 1,01

überhaupt vorhanden. Für den Mittelfleck erscheint ein gleichsinniges Überwiegen der Zeichnung bei den Weibchen möglich, die Schatten und die Randflecken zeigen sich bei dieser Aufnahme nach Größenklassen der ganzen Zeichnungselemente nicht vom Geschlecht beeinflusst.

Bei den *schwarzen* Tieren ist der Mittelwert der *Anzahl heller Zeichnungsschuppen* in D_w und P_w bei den ♂♂ *stets größer* als bei den ♀♀ (Abb. 7).

Einen Einfluß des Geschlechts auf die Zeichnung haben auch ZELLER¹⁾ und WHITING²⁾ bemerkt. Nach ZELLER sind die Weibchen

1) Angef. S. 13.

2) Angef. S. 11, ferner: WHITING, Reversal of Dominance and Production of a Secondary Sexual Character in the Mediterranean Flour-Moth. The American Naturalist 61. 1927.

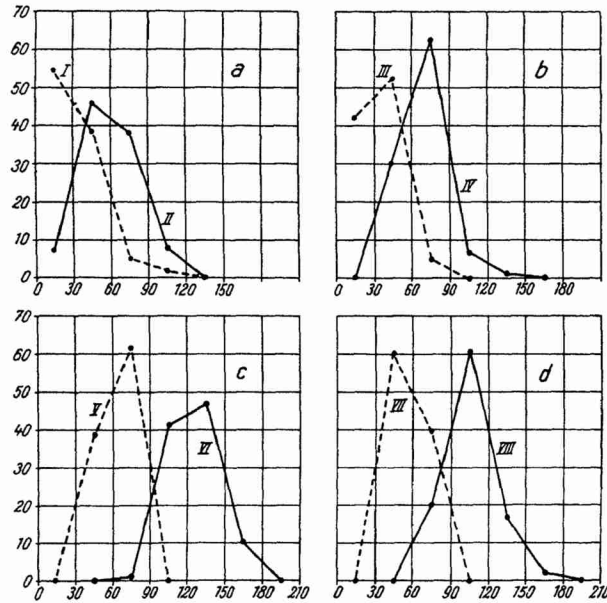


Abbildung 7.

Abhängigkeit der Anzahl heller Zeichnungsschuppen in den Querbinden schwarzer Tiere von der Zuchttemperatur und vom Geschlecht. a und c: Distalbinde; b und d: Proximalbinde; a und b: Zucht in Zimmertemperatur; c und d: Zucht bei 25°. I (Individuenanzahl $n = 57$), III ($n = 57$), V ($n = 101$), VII ($n = 95$): Weibchen; II ($n = 83$), IV ($n = 91$), VI ($n = 104$), VIII ($n = 104$): Männchen. — Abszissen: Anzahl heller Zeichnungsschuppen; Ordinaten: % Tiere.

gewöhnlich schärfer gezeichnet. WHITING konnte bei wildfarbenen Tieren keinen Unterschied der Geschlechter finden, wohl aber bei schwarzen Tieren, die den Faktor *S* („sooty“ vgl. S. 11) führen: *S* kommt bei den Weibchen schwerer zur Geltung als bei den Männchen, so daß einerseits unter den *Ss*-Bastarden nur ♂♂ wenigstens manchmal als sooty erkennbar sind, andererseits sogar manche für *S* homozygote ♀♀ einfach schwarz ohne erkennbare Aufhellung in der Flügelmitte erscheinen.

Nur einige Worte seien hier über die *Temperaturabhängigkeit* der Färbung und des Ausbildungsgrades der Zeichnung gesagt. Taf. II, Fig. 6 und 7 sowie 11 und 12 zeigen, daß die bei Zimmertemperatur gehaltenen Individuen eines Stammes dunkler und in allen Systemen stärker gezeichnet sind als Tiere, die sich bei 25° entwickelt haben. Abb. 8 und Tab. 5 zeigen eine statistische Aufnahme der Anzahl dunkler Schuppen in den Schatten *S*₁ bis *S*₃ für zwei Selektionsgruppen mit verschieden starker Zeichnung. Von den parallel geführten Zuchten in Zimmertemperatur und in 28°

Tabelle 5.

Anzahl schwarzer Schuppen in den Schatten S_1-S_3 bei verschiedenen Rassen und Zuchttemperaturen. Variantenreihen in %. (Vgl. Abb. 8.)

Selektion	Zuchttemp.	Schwarze Schuppen in den Schatten S_1-S_3												Anzahl Tiere	M	m
		5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60			
„hell“ (schwache Zeichnung)	28 °	15,9	36,8	36,8	10,5									38	14,6	0,8
	Zimmer-temp.	12,8	17,9	23,1	25,7	11,5	6,4	2,6						78	19,3	0,9
„dunkel“ (starke Zeichnung)	28 °		0,5	8,0	24,1	31,6	20,3	12,7	2,8					212	28,2	0,4
	Zimmer-temp.				1,9	18,1	18,1	28,1	16,3	10,6	5,6	1,3	160	37,7	0,6	

zeigen jeweils die ersten eine stärkere Zeichnung. Die genotypisch verschiedenen Tiere werden also im Mittel einander ähnlicher, wenn die für stärkere Zeichnung veranlagten bei höherer oder die für schwächere Zeichnung veranlagten Tiere bei niedriger Temperatur als die entgegengesetzt veranlagten gehalten werden. Die Beeinflussung der Anzahl der hellen Zeichnungsschuppen in Dw und Pw bei den schwarzen Stämmen durch die Temperatur zeigt Abb. 7. Bei Zucht in 25° nimmt ihre Anzahl in beiden Binden zu. Auch hier wirkt die Wärme aufhellend, d. h. sie vermehrt die Anzahl der helleren Schuppen gegenüber den dunkleren.

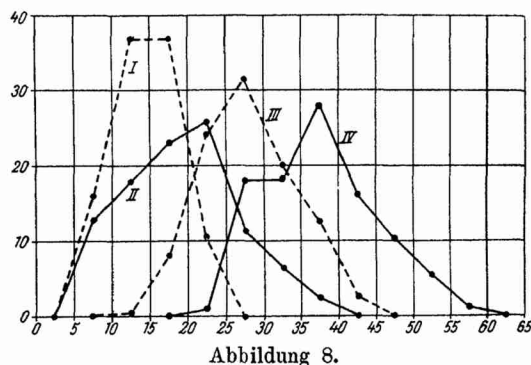


Abbildung 8.

Anzahl schwarzer Schuppen in den Schatten S_1-S_3 bei verschiedenen Rassen und Zuchttemperaturen. I, III: Selektion „hell“ (schwache Zeichnung); II, IV: Selektion „dunkel“ (starke Zeichnung); I, II: Zucht bei 28°; III, IV: Zucht bei Zimmertemperatur. — Abszisse: Anzahl schwarzer Schuppen; Ordinate: % Tiere. (Vgl. Tab. 5.)

helleren Schuppen gegenüber den dunkleren.

Ergebnisse:

Die Erscheinung des Flügelusters wird durch Farbe, Helligkeit und Zeichnung bestimmt. Diese drei Komponenten des Musters sind in verschiedener Weise kombinierbar. Sie beruhen in erster Linie auf der Pigmentierung (in zweiter Linie auf der Form) der

Einzelsschuppen. Die Pigmentierung der Schuppe zeigt alle Übergänge zwischen hellem Sepiabraun und einem fast schwarzen Ton. Die Zeichnung wird durch die Anordnung besonders dunkler und besonders heller Zeichnungsschuppen bewirkt.

Als Zeichnungssysteme lassen sich unterscheiden: 1. Die symmetrischen Querbinden; sie fassen das Zentralfeld ein und sind in sich wieder symmetrisch gebaut; jeweils folgen eine dunkle Fleckenreihe (D_I bzw. P_I), ein helles Band (D_w bzw. P_w) und wieder eine dunkle Fleckenreihe (D_{II} bzw. P_{II}) aufeinander. 2. Die Mittelflecken. 3. Die Randflecken. 4. Die Schatten im Zentralfeld.

Die Querbinden können eine Verschiebung in der Richtung nach der Symmetrieachse zu erfahren, an der die übrigen Zeichnungselemente nicht teilnehmen.

Die Ausbildungsgrade der einzelnen Systeme können sich bei Einzelindividuen und im Mittel bei verschiedenen Zuchten in verschiedener Weise kombinieren. Zwischen D_I , D_{II} und P_I , sowie D_w und P_w , also innerhalb des Querbindensystems zeigen die Entwicklungsgrade starke positive Korrelationen.

Bei den wildfarbigen Tieren ist die dunkle Zeichnung der Querbinden bei den ♀♀ stärker als bei den ♂♂. Bei den schwarzen Tieren ist die Anzahl der hellen Zeichnungsschuppen bei den ♀♀ kleiner als bei den ♂♂.

Bei höherer Zuchttemperatur (25°) ist die Anzahl der hellen Schuppentypen in den Querbinden größer als bei niederer (18°; Zimmerzucht).

II. Die auf Färbung, Zeichnung und Schuppengröße selektierten Stämme.

Das Ausgangsmaterial für unsere Zuchten bildeten eine Population von Mehlmotten, die uns Herr Prof. HASE-Dahlem freundlichst übersandt hat, und ein Material, das in einer Mehlprobe aus Amerika enthalten war.

Zunächst wurden Einzelzuchten angelegt; und in diesen wurde nach bestimmten Richtungen selektiert. Die Selektion erstreckte sich in erster Linie auf Farbe, Helligkeit, Ausprägung der Zeichnung, Schuppenform und Schuppengröße. In dem amerikanischen Material waren Tiere enthalten, die ein verdunkeltes Außen- und Wurzelfeld besaßen. Auch dieses Merkmal wurde gesondert selektiert. Es ließ sich auch aus dem deutschen Material aussondern.

Auf diese Weise wurden bis jetzt 18 Zuchtstämme gewonnen, welche jeweils bestimmte Merkmalskombinationen der Färbung und der Zeichnung der Flügel aufweisen. Während in den ersten Generationen die Nachkommen eines Paares noch ein ziemlich vielfältiges Aussehen zeigten, wurden im Lauf der Selektionsgenerationen die Geschwisterschaften sehr einheitlich in Bezug auf die selektierten Merkmalskombinationen (z. B. Taf. IV, Fig. 11).

Um das gezüchtete Material dauernd zur Verfügung zu haben, wurden anfangs die Tiere gespannt. Dieses Verfahren ist außerordentlich zeitraubend, erfordert viel Raum zur Unterbringung der gespannten Tiere; und deren Umordnen und Vergleichen ist sehr unbequem. Wir kamen deshalb zu folgender *Technik der Aufbewahrung*: Die Vorderflügel, auf deren Merkmale es uns zunächst allein ankam, werden an der Wurzel abgeschnitten und auf objektträgergroße Tafelchen möglichst starker Gelatine aufgeklebt. Das Aufkleben geschieht mit einem Tropfen Schutzleistenkitt an der Flügelwurzel. Auf diese Weise kann eine große Anzahl von Flügeln dicht neben einander gelegt und leicht verglichen werden. Die Gelatinetäfelchen lassen sich gut in Mappen oder Kästen für mikroskopische Präparate aufheben und sind bequem zu handhaben. Für die statistische Ordnung oder Vergleichung mit bestimmten Testflügeln können die Plättchen auseinander-geschnitten werden. Auch auf den dadurch entstehenden schmalen Gelatinestreifen sind die Flügelchen noch gut geschützt und leicht zu handhaben. Zur Aufbewahrung werden diese Streifen mit Einzelflügeln wieder auf objektträgergroße Tafeln aufgeklebt. Zuchtbezeichnungen und Nummern für die einzelnen Individuen lassen sich leicht mit Tusche auf die Gelatine schreiben. In Fig. 11 und 12 der Tafel IV sind solche Flügelreihen auf ihren Gelatineunterlagen photographiert.

Im folgenden zählen wir unsere *Zuchtstämme und ihre kennzeichnenden Merkmale* auf, die sie bei *Zucht in 25°* zeigen. Die einzelnen Zuchtstämme sind nur in Bezug auf die angegebenen

Merkmale selektiert bzw. reinzüchtend. So wurde z. B. auf bestimmte Schuppenform und -größe nur in bestimmten Zuchten selektiert, bei anderen Stämmen kommen in den einzelnen Geschwisterschaften verschiedene Formtypen der Schuppen vor. So treten in Stamm X neben dem hier (Taf. II, Fig. 13) abgebildeten sehr großschuppigen auch kleinschuppige Tiere auf.

Stamm I—XII: *Wildfarbige Stämme.*

Innerhalb der wildfarbigen Stämme sondern sich zunächst Stämme mit ausgesprochen brauner Farbe von solchen mit einem mehr grauen Farbton.

Stamm I—IX: *Braune Gruppe.*

Stamm I (Taf. II, Fig. 2). Farbe ein liches Braun, sehr hell. Schwächste Ausbildung der Querbindenzeichnung, nur aus Übergangsschuppen bestehend. Mittel- und Randflecken gut ausgebildet, auch schwarze Schuppen enthaltend.

Stamm II (Taf. II, Fig. 3; Taf. III, Fig. 3). Aussehen etwas düsterer. Querbindenzeichnung etwas stärker als bei Stamm I. Ausgesprochen kleine Schuppen, die anscheinend das etwas düstere Aussehen bedingen.

Stamm III (Taf. II, Fig. 4). Farbton wie Stamm I. Querbindenzeichnung stärker als bei Stamm II; sie besteht, besonders in D_{II} , überwiegend aber nicht ausschließlich aus Übergangsschuppen. In D_I , M und R auch zahlreiche schwarze Schuppen.

Stamm IV (Taf. II, Fig. 5). Farbton im Zentralfeld wie bei Stamm II; Wurzel- und Außenfeld dunkler. Die Zeichnungselemente auch hier deutlich vom Untergrund getrennt. Querbindenzeichnung sehr schwach, etwa wie bei Stamm I. Ausgesprochen kleine Schuppen.

Stamm V (Taf. II, Fig. 7). Farbton ein etwas dunkleres und rötlicheres Braun als bei Stamm I—IV. Schwächste Zeichnung; der Ausdehnung nach wie bei Stamm I, aber viele schwarze Schuppen enthaltend. Mittelfleck gut ausgebildet.

Stamm VI (Taf. II, Fig. 8; Taf. III, Fig. 4). Farbton wie bei Stamm V, vielleicht etwas heller. Zeichnung der Ausdehnung nach wie bei Stamm II, aber mehr schwarze Schuppen enthaltend. Schuppen leicht löffelförmig gekrümmt, besonders auf den Adern, von konstanter mittlerer Größe.

Stamm VII (Taf. II, Fig. 9; Taf. III, Fig. 5). Farbton wie bei Stamm VI. Zeichnung der Ausdehnung nach wie Stamm III, aber

mehr dunkle Schuppen enthaltend. Die Übergangsschuppen überwiegen auch hier in der Zeichnung. Schuppen ausgesprochen groß.

Stamm VIII (Taf. II, Fig. 10). Farbton im Zentralfeld wie Stamm VI, Wurzel- und Außenfeld dunkler (vgl. Stamm IV). Querbindenzeichnung deutlich, auch D_{II} und P_{II} ; Stärke der Zeichnung etwa wie Stamm VII. Schuppen klein (stammt aus amerikanischem Material).

Stamm IX (Taf. II, Fig. 12). Farbton deutlich verschieden von allen vorhergehenden Stämmen, erscheint der mehr grauen Gruppe Stamm X—XII gegenüber ausgesprochen braun, unterscheidet sich aber von den mehr rötlich- bzw. gelblichbraunen Farben der Stämme I—VIII durch einen mehr olivbraunen Ton. Querbindenzeichnung stärker als bei den vorhergehenden, schwächer als bei den folgenden Stämmen. Mittelflecken sehr schwach ausgebildet. Schuppenform und -größe wie bei Stamm VI.

Stamm X—XII. Graue Gruppe.

Stamm X (Taf. II, Fig. 13). Farbton von allen Stämmen am neutralsten grau. Die Flügel erscheinen auch mit bloßem Auge fein weiß bestäubt, da viele sehr breitrandige Schuppen eingestreut sind. Zeichnung stark.

Stamm XI (Taf. II, Fig. 14; Taf. III, Fig. 6). Farbton ähnlich Stamm X, ein wenig bräunlicheres Grau. Zeichnung stark, ähnlich Stamm X. Beschuppung von mittlerer Größe, nicht ausgesprochen groß.

Stamm XII (Taf. II, Fig. 15; Taf. III, Fig. 7). Farbton düsterer und etwas bräunlicher als Stamm XI. Zeichnung stark, wie bei Stamm X und XI. Schuppen ausgesprochen klein.

Stamm XIII—XVIII. Schwarze Stämme.

Auch unter den schwarzen Stämmen lassen sich ausgesprochen braune und mehr neutral gefärbte Stämme unterscheiden.

Stamm XIII, XIV. Braune Gruppe.

Stamm XIII (Taf. II, Fig. 16; Taf. III, Fig. 8). Sehr ausgesprochen brauner Farbton. Stärkste vorhandene helle Bindenzeichnung. Die weiße bzw. helle Zone am Rand der Schuppen geht verwaschen in den braunen Ton der Schuppenmitte über.

Stamm XIV (Taf. II, Fig. 17). Farbton bräunlich, aber dunkler als Stamm XIII. Helle Zeichnung viel schwächer als Stamm XIII.

Stamm XV—XVIII. *Grauscharze Gruppe.*

Stamm XV (Taf. II, Fig. 18; Taf. III, Fig. 9). Farbton nicht ausgeprägt bräunlich. Zeichnung ähnlich stark wie bei Stamm XIII. Schuppen dunkler als bei Stamm XIII, heller Schuppenrand schärfer abgesetzt.

Stamm XVI (Taf. II, Fig. 19; Taf. III, Fig. 10). Farbton ziemlich neutral grauscharz. Zeichnung ähnlich Stamm XIV. Heller Rand der Grundsuppen auf die äußersten Zacken beschränkt oder ganz fehlend. Helle Zeichnungssuppen mit schmalerem weißem Rand als bei Stamm XV.

Stamm XVII (Taf. II, Fig. 20; Taf. III, Fig. 11). Farbton ähnlich Stamm XVI, etwas dunkler. Zeichnung schwächer als bei Stamm XVI. Bei den Untergrundsuppen nur noch einzelne helle Spitzen an einzelnen Schuppen. Helle Zeichnungssuppen mit schmalerem weißem Saum als Stamm XVI.

Stamm XVIII (Taf. II, Fig. 21; Taf. III, Fig. 12). Farbton ähnlich Stamm XVII. Schwächste Zeichnung, beim ♀ häufig überhaupt nicht erkennbar. Untergrundsuppen rein schwarz, ohne helle Spitze. Helle Zeichnungssuppen mit schmalem weißem Rand sehr selten. Schuppen ausgesprochen klein.

- - -

III. Zuchtbedingungen.

Große Fruchtbarkeit, rasche Entwicklung und leichte Züchtbarkeit machen die Mehlmotte, wie andere Schädlinge, zu einem geeigneteren Objekt für experimentelle Untersuchungen größeren Maßstabes als die meisten anderen Schmetterlinge. Die Anzahl der Nachkommen eines Zuchtpaares variiert beträchtlich, auch wenn man möglichst konstante Außenbedingungen bietet. Bei Zucht in Zimmertemperatur ist sie bei den 3 bis 4 im Lauf des Jahres aufeinander folgenden Generationen im Durchschnitt gleich. Unter günstigsten Zuchtbedingungen erhält man in den meisten Fällen zwischen 100 und 250 Tiere, doch können gelegentlich auch nur einzelne oder andererseits bis nahe an 400 Individuen in einer Einzelzucht schlüpfen. Den hier (im I. bis VII. Teil) mitgeteilten Untersuchungen liegen etwa 94 000 Individuen zugrunde. Im ganzen wurden bei unseren Untersuchungen bisher (Dezember 1928) etwa 111 000 Tiere aufgezogen, wobei nur die einzeln registrierten Individuen gerechnet sind.

A. Zuchttechnik.

Die Zucht wurde im allgemeinen vorgenommen in runden Glaschalen von 11,5 cm Durchmesser und 4 bis 5,5 cm Höhe. Als Deckel dienten mit zwei Plastilinklumpchen festgeklebte Glasplatten. Um den nötigen Luftzutritt zu gestatten, dürfen diese nicht völlig dicht schließen, insbesondere dürfen sie nicht aufgeschliffen sein. Gut gehaltene Raupen verlassen das Futter am Boden des Zuchtglases nie. Besonders gilt das für die jüngsten Stadien, welche so klein sind, daß die zur Ermöglichung des Luftzutritts unbedingt nötigen Spalträume zwischen Glasrand und Deckel ein Entweichen möglich machen würden. Dagegen kann dieser Deckelspalt eine Verunreinigungsgefahr für die Zucht dadurch bilden, daß etwa herumfliegende Weibchen ihre Legeröhre in ihn einführen und ihre klebrigen Eier an den Deckel oder die Glaswand legen. Um eine Ausbreitung von Epidemien zu verhindern, wird jedes benutzte Zuchtglas wie jeder Deckel vor seiner Wiederverwendung für 24 Stunden in Alkohol gelegt. Auf dem Glasdeckel werden Datum des Ansetzens und Zuchtbezeichnung mit Fettstift vermerkt. Die geschlüpften Schmetterlinge sitzen im allgemeinen bewegungslos auf dem Futter, an den Wänden oder dem Deckel des Zuchtglases und werden auch durch vorsichtiges Aufdecken desselben nicht

aufgescheucht. Man kann sie daher bequem mit kleinen Sammelröhrchen herausfangen. Tiere in Copula, die zur Zucht verwandt werden sollen, läßt man auf einen Streifen Filtrierpapier kriechen. Trennen sie sich dabei, so ist die Begattung meistens schon vollzogen. Unbefruchtete Weibchen sind häufig an der Kopulationsstellung zu erkennen, die sie spontan oder auf ganz leichte Erschütterungsreize hin einnehmen. Sie richten dabei den Hinterleib auf und strecken die Legeröhre hervor. Ein solches Weibchen legt zwar gelegentlich, wenn es ohne Männchen isoliert wird, einige Eier ab, doch haben wir nie beobachtet, daß solche Eier sich entwickelten. Es erscheint daher berechtigt, ein Weibchen, das die Kopulationsstellung einnimmt, als unbefruchtet anzusehen. Kopulationsunlustige Tiere lassen sich häufig durch Belichtung zur Kopulation bringen. Einer unserer Zuchtschränke ist daher mit einer Lichtenanlage versehen. Es empfiehlt sich jedoch nicht, die Belichtung in einem Schrank vorzunehmen, in dem andere zur Untersuchung bestimmte Tiere schlüpfen, da die Tiere sich bei Licht leicht abfliegen, besonders wenn mehrere Schmetterlinge in einem Glas geschlüpft sind. Die Eiablage läßt man entweder direkt in eine schon vorher in das Zuchtglas gebrachte etwa 5 mm hohe Futter-schicht geschehen, oder man versieht den Boden des Zuchtglases zunächst nur mit einer Lage ganz locker auseinandergezogener Watte. Das Weibchen legt die Eier darauf, und man hat nun den Vorteil, frühzeitig zu wissen, ob und wieviel Nachzucht zu erwarten ist. 100 bis 150 Raupen kommen in einem Zuchtglas gut auf. Ist das Gelege größer, so zerschneidet man den Wattebelag, an dem die Eier fest haften, und verteilt ihn auf mehrere Zuchtgläser. Ein Teil der Eier klebt gewöhnlich am Boden fest. Auf die Watte, welche das Gelege enthält, streut man das Futter.

Als *Futter* eignen sich Haferflocken, Weizengries, -mehl oder -schrot. Weizenmehl ergibt sehr kräftige Raupen, ist aber des Mehlstaubes wegen unbequem. Die anderen Futtermittel sind, wenn man sie nicht sehr häufig aus Geschäften mit großem Umsatz neu bezieht, vielfach bald mit Milben durchsetzt, die Raupen und Schmetterlinge beunruhigen und wahrscheinlich auch angreifen. Auch ganz frisch aus verschiedenen Mühlen bezogener Weizenschrot ergab immer wieder milbenhaltige Zuchten. Dieser Plage sind wir fast vollständig Herr geworden, seitdem wir den Weizen mit einer kleinen Handschrotmühle, die häufig gereinigt wird, täglich selbst schroten.

Die meisten Zuchten wurden ausgeführt bei Zimmertemperatur, oder bei konstanten Temperaturen von 18° bzw. 25°. Die Zuchten

bei 18° wurden in einem von der Firma Sartorius, Göttingen hergestellten *Thermostaten* mit Heiz- und Kühleinrichtung für konstante niedere Temperaturen gehalten, dessen cylindrischer Innenraum eine Höhe von 75 cm und einen Durchmesser von 57 cm besitzt. In diesem Raum befindet sich ein drehbares Gestell mit vier in ihrer Höhe verstellbaren Stockwerken. Stellt man die Zuchtgläser paarweise aufeinander, so lassen sich 100 Zuchten gut, im Bedarfsfall auch mehr in einem solchen Schrank unterbringen. Die Temperatur wurde von Zeit zu Zeit mit einem Thermographen registriert. Sie erwies sich als gut konstant, die regelmäßigen Schwankungen zeigen einen Spielraum von etwa 2°¹⁾. Die Zuchten bei 25° wurden in zwei Thermostaten derselben Ausmaße aber nur mit Heizvorrichtung ausgeführt. Zur Aushilfe diente im Bedarfsfall ein großer Einbettsschrank älterer Konstruktion. Die auf 25° eingestellten Schränke wurden, um ein Austrocknen der Zuchten zu vermeiden, auf jedem Stockwerk mit einer offenen Zuchtschale mit Wasser besetzt. Zu trockenes Futter wird von den Raupen nicht gefressen. Bei Zimmertemperatur genügt im allgemeinen die Wasserausscheidung der Raupen, um das bei Ansetzen der Zucht verabreichte Futter während der ganzen Zuchtperiode hinreichend feucht zu halten. Wird das Futter ausnahmsweise trotzdem zu trocken, so müssen die Tiere in frisches Futter übertragen werden. Ein Anfeuchten der Zuchten führt zu Schimmelbildung. Kurz vor der Verpuppung ist die Wasserausscheidung der Raupen besonders groß. Sind die Zuchten zu dicht besetzt, so bildet sich in diesem Zustand der Zucht leicht Kondenswasser, weil die erforderliche größere Futtermenge nicht bis zum Boden des Zuchtglases durchlüftet wird. Man erhält dann Schimmel und Falter mit schlecht entfalteten Flügeln.

Eine noch nicht ganz beseitigte Gefahr für die Zuchten bildet das häufige Auftreten einer *Raupenkrankheit*, die durch ein noch nicht näher bestimmtes *Sporozoon* verursacht wird. Junge Raupen werden, wenn sie von der Seuche befallen sind, träge in ihren Bewegungen, dunkelrot und schrumpfen ein, ältere Raupen werden stumpf wachsweiß statt der normalen gelblich glänzenden Farbe.

1) Die Regulierungseinrichtung wurde auf eine Temperatur von 18° eingestellt. Diese Temperatur ist die herrschende. Bei Einsetzen der Kühleinrichtung sinkt sie rasch auf 16°, steigt dann durch Einschaltung der Heizvorrichtung rasch auf 17° und langsamer weiter bis nahe an 18° und bleibt dann je nach der Zimmertemperatur längere oder kürzere Zeit konstant. Die durchschnittliche Temperatur liegt zwischen 17,5—18°. Wir bezeichnen diese Temperatur im folgenden kurz als „konstante Temperatur von 18°“.

Zerdrückt man solche Tiere, so zeigt sich, daß ihre Hämolymphe einen von zahllosen Sporen erfüllten Brei darstellt. Durch frühzeitiges Ausmerzen jedes verdächtigen Individuums gelingt es meistens, einen Teil der Zucht zu retten ¹⁾.

B. Über einige Hemmungsmodifikationen.

Es fiel auf, daß in Zuchten, welche diese Sporozoenkrankheit zeigten, besonders häufig sehr pigmentarme, manchmal fast rein milchweiße Schmetterlinge schlüpften, die in der Regel auch besonders hinfällig waren. Die Zeichnung kann bei solchen „weißen“ Tieren nur noch als schwacher Schimmer angedeutet, in anderen Fällen aber auch noch recht kräftig entwickelt sein. In Tafel II, Fig. 1 ist ein Tier dieser Art abgebildet. Wir versuchten mehrfach, die weißen Tiere zu züchten, fanden jedoch keinen Anhalt für die Erblichkeit des Merkmals, da in der Nachkommenschaft nur ganz unregelmäßig und ausnahmsweise weiße Tiere auftraten, anscheinend nicht häufiger als in anderen Zuchten. Auf kranke Raupen wurde, als diese Zuchten ausgeführt wurden, noch nicht geachtet. Eine später geführte Zuchtgruppe, in der einerseits weiße Schmetterlinge, andererseits kranke Raupen zahlreich vorkamen, zeigt nun eine sehr ausgesprochene *Korrelation zwischen der relativen Häufigkeit kranker Raupen, die aus den Zuchten entfernt wurden, und dem Prozentsatz weißer Tiere unter den Geschlüpfen*. In 28 Zuchten traten kranke Raupen und weiße Schmetterlinge auf, in 17 Zuchten keine, und in nur 3 Zuchten eine der beiden Erscheinungen allein. Bei Einführung von drei Klassen für jedes der beiden untersuchten Merkmale der Zuchten ergibt sich ein Korrelationskoeffizient von $0,79 \pm 0,05$ (Tab. 6). Ein Zusammenhang zwischen dem Auftreten weißer Tiere und kranker Raupen in den einzelnen Zuchten ist damit völlig außer Zweifel. Dieser Befund könnte auf drei Arten

1) Einige Angaben über Zuchttechnik finden sich auch bei A. HASE, Untersuchungen und Beobachtungen über die Gespinste und über die Spinnfähigkeit der Mehlmottenraupen, *Ephestia kühniella* Zell. Arbeiten der biolog. Reichsanstalt f. Land- und Forstwirtschaft. Berlin-Dahlem XIII S. 2. 1924 (hier auch weitere Literatur) und bei WHITING (angef. S. 11). Die Schwierigkeiten bei der Zucht, mit denen WHITING zu kämpfen hatte, mögen entweder auf einer Schädigung der vor Ansetzen der Zuchten durch Äther narkotisierten Tiere zurückzuführen sein, oder auf die von ihm angewandte anscheinend sehr hohe Zuchttemperatur. WHITING gibt an, daß die ersten Tiere in seinen Zuchten 5 Wochen nach Ansetzen der Zucht schlüpfen. Nach unseren Erfahrungen wird schon eine Zucht bei 25°, die nach 49 bis 50 Tagen die ersten Falter ergibt, nicht dauernd ertragen (s. u. S. 34 ff.). Nach einer späteren Mitteilung (Rearing meal moths and parasitic wasps for experimental purposes; *Journal of Heredity*, 12, 1921) hat WHITING mit einer der von uns angewandten ähnlichen Fütterung gute Erfolge erzielt.

zu erklären sein. Die erste Deutungsmöglichkeit wäre die, daß in bestimmten Zuchten eine Erbanlage für weiß vorhanden wäre, welche zugleich ihre Träger besonders leicht infizierbar für die Sporozoenkrankheit machte. Dagegen spricht entschieden der erwähnte negative Ausfall der Zuchtversuche mit weiß. Die zweite

Tabelle 6.

Korrelation zwischen der Anzahl sporozoenkranker Raupen in einer Zucht und dem Prozentsatz „weißer“ Falter unter den Geschlüpften.

$r = 0,79. m_r = 0,05.$

		% „weiße“ Falter geschlüpft		
		0	> 0—25	> 25
Anzahl kranker Raupen auf 100 geschlüpfte Falter	0	17	1	
	> 0—50	2	22	
	> 50		4	2

Deutungsmöglichkeit, daß Auftreten von weißen Faltern und leichte Infizierbarkeit der Raupen gemeinsam von einem unbekannten Außenfaktor abhängen, der nur bestimmte Zuchten betroffen hätte, erscheint weniger naheliegend als die dritte, daß die weißen Falter aus schwächer infizierten Raupen hervorgehen, die nicht absterben, aber auch nicht als krank erkannt und entfernt werden. Die pigmentvermindernde Wirkung der Parasiten stellt ein eigenartiges entwicklungsphysiologisches Problem dar; doch sahen wir von seiner Bearbeitung ab, um unsere anderen Zuchten nicht zu gefährden.

Tiere mit wellig verbogenen oder unvollständig entfalteten, manchmal kaum die Größe des Puppenflügels übertreffenden Flügeln wurden vereinzelt in manchen Zuchten angetroffen. Manchmal ist bei den *Tieren mit stark verkrüppelten Flügeln* das Abdomen teilweise unbeschuppt.

Um zu prüfen, ob es sich um eine erblich bedingte Abweichung handelt, wurden Zuchtversuche mit solchen verkrüppelten Tieren verschiedener Grade ausgeführt. Das Ergebnis war bei Verwendung verschieden stark abgeänderter Tiere als Zuchteltern stets annähernd das gleiche, so daß die Zahlen zusammengefaßt werden können. In 91 ungefähr in derselben Zeit wie die Versuchszuchten geführten Zuchten von normalen Zuchteltern, die als Kontrollen verwandt werden können, schlüpften unter 11454 Tieren $241 = 2,1\%$ Verkrüppelte. In 12 Zuchten,

deren Zuchteltern beide abgeändert waren, schlüpften 197 normale und keine abgeänderten Tiere, und 2 Nachzuchten von normalen Tieren dieser Zuchten ergeben 249 normale und ein abgeändertes Tier, also 0,4%. 6 Zuchten, bei denen der männliche Zuchtelter verkruppelt, der weibliche normal war, ergaben 287 normale und $8 = 2,7\%$ verkruppelte Schmetterlinge, 8 reziproke Kreuzungen 524 normale und $5 = 0,9\%$ verkruppelte Tiere. In 14 F_2 -Zuchten der beiden reziproken Kreuzungen, teils Einzel- teils Massenzuchten von ausschließlich normalen Eltern, schlüpften 2240 normale Falter und $62 = 2,7\%$ Krüppel. Die erhaltenen Prozentzahlen Verkruppelter schwanken unregelmäßig um den Kontrollwert von 2,1% ohne ihn merklich zu überschreiten. Faßt man alle Nachkommen der ersten und zweiten Generation von einem oder zwei abgeänderten Zuchteltern zusammen, so erhält man in 42 Zuchten 3497 normale und $76 = 2,1\%$ verkruppelte Nachkommen, also den gleichen Prozentsatz wie bei den Kontrollzuchten.

Diese Zahlen sprechen entschieden gegen eine erbliche Bedingtheit des untersuchten Merkmals. Ebenso deutet der oben erwähnte Umstand, daß verkrüppelte Tiere besonders häufig in zu feuchten Zuchten auftreten, darauf hin, daß es sich um eine *Modifikation* handelt. Flügelverkrüppelungen, die den hier besprochenen völlig gleichen, entstehen oft sehr zahlreich nach Hitzereizung der Puppen. In einem solchen Versuch schlüpften 39 mehr oder weniger verkrüppelte und nur 3 normale Falter. Mit der Annahme, daß es sich um eine durch verschiedene ungünstige Außenbedingungen bewirkbare Modifikation handelt, steht die Tatsache in Einklang, daß unter den 91 oben erwähnten als Kontrollen verwandten Zuchten eine schwache negative Korrelation zwischen der Nachkommenanzahl und der relativen Häufigkeit von Krüppeln besteht. Eine hohe Nachkommenanzahl läßt auf günstige, eine niedrige auf ungünstige Zuchtbedingungen schließen, und diese letzteren würden neben der geringen Nachkommenanzahl einen hohen Prozentsatz von Krüppeln bedingen. Wahrscheinlich sind die Tiere zu schwach, um mit der normalen Schnelligkeit zu schlüpfen und einen Ort zu erreichen, an dem sie die zur Entfaltung der Flügel nötige Haltung mit abwärts hängenden Flügeln einnehmen können, so daß diese erhärten, ehe sie sich entfalten können. Unvollständig geschlüpfte Tiere, welche die Puppenhülle am Abdomen oder an den Beinen mitschleppen, bieten häufig ein ähnliches Bild. Jedoch dürften noch andere Faktoren mitsprechen, da die Tiere häufig größere unbeschuppte Flügelpartien zeigen, die ihrer Lokalisation nach von den später zu besprechenden erblichen „Glasflügeligkeitstypen“ völlig verschieden sind, so daß eine Verwechslung in jedem einzelnen Fall ausgeschlossen ist.

Wenn auch die geschilderte Verkrüppelung sich als nicht vererbbar erweist, so ist sie doch von Einfluß auf die *Anzahl der Nachkommen in der von verkrüppelten Eltern erzeugten Generation*.

(Tab. 7). Sind beide Zuchteltern verkrüppelt, so ist die Nachkommenanzahl sehr stark herabgesetzt. Sie bleibt aber auch dann noch stark hinter dem Kontrollwert zurück, wenn nur einer von beiden, gleichgiltig ob Männchen oder Weibchen, verkrüppelt ist.

Tabelle 7.

Durchschnittliche Anzahlen geschlüpfter Falter in Nachzuchten verkrüppelter Tiere.

Nr.	Zuchtart	Anzahl der Einzelzuchten	Durchschnittl. Anzahl der geschlüpften Falter pro Zucht
1	Kontrollzuchten	80	118,0
2	Beide Zuchteltern verkrüppelt	12	16,4
3	♀ Zuchtelter verkrüppelt	8	66,1
4	♂ Zuchtelter verkrüppelt	6	49,2
5	Zuchteltern normale Tiere aus 2—4	8	139,5

Die normalen Nachkommen abgeänderter Eltern ergeben dagegen wieder eine normale, zufällig etwas über dem Kontrollwert liegende Nachkommenanzahl.

C. Wirkung von Nahrung und Zuchttemperatur auf die Nachkommenanzahl.

Von Einfluß auf die Nachkommenanzahl eines Zuchtpaares ist vor allem natürlich die *Futtermenge*, die den Raupen der zu prüfenden Generation zur Verfügung steht. In einer Zuchtreihe, in der Zuchtgläser verschiedenen Durchmessers mit einer annähernd gleichmäßig 10 mm hohen Futterschicht versehen wurden, schlüpften in den Zuchtgläsern von 9,5—11,5 cm Durchmesser bei einer Futtermenge von schätzungsweise 70—100 cm³ Weizengries im Mittel 141,0 Tiere, in Gläsern von 7,5 cm Durchmesser mit etwa 45 cm³ Futter im Mittel 105,0 und in solchen von 6,0 cm Durchmesser mit etwa 30 cm³ Futter im Mittel 31,3 Tiere. Bei geringer Futtermenge wird die Anzahl der Nachkommen infolge der Konkurrenz herabgesetzt. Bei bestimmter Futtermenge ist auch die *Art des Futters* von Bedeutung für die erhaltene Nachkommenanzahl. In einer bestimmten Zuchtperiode verwandten wir in zwei sonst ganz gleich behandelten Zuchtreihen zwei verschiedene Futterarten. Die

eine Reihe erhielt einen feinen, schon beim Einkauf ziemlich trockenen Weizengries, die andere ein Mischfutter, das aus derselben Griessorte und einer sehr groben und viel weniger trockenen Ware, sogen. französischem Hartgries gemischt war. 36 Zuchten mit dem trockenen Futter ergaben im Mittel 115,1 Nachkommen, 38 Zuchten mit dem Mischfutter 181,5 Nachkommen. Bei dem weniger günstigen Futter starb also ein beträchtlich größerer Teil der Tiere während der Entwicklung ab. Bei der allmählich herausgearbeiteten verbesserten Zuchtmethode, wie sie oben geschildert wurde, erhält man bei Verwendung von gutem Zuchtmaterial Anzahlen von geschlüpften Faltern, welche mit der überschlagsweise bestimmten Eieranzahl in den Gelegen gut übereinstimmen.

Die verschiedenen im II. Teil aufgeführten Stämme wurden durch planmäßige Selektion bei konstanter Temperatur von 25° gewonnen. Im Lauf der Zeit zeigte es sich jedoch, daß die angewandte Zuchtmethode von den meisten Stämmen auf die Dauer nicht vertragen wurde. Die Nachkommenanzahl in den Zuchten sank beständig, so daß einzelne Linien von jedem Stamm abgezweigt und in Zimmertemperatur fortgeführt werden mußten, um die Stämme zu erhalten. *Kein Stamm konnte auf die Dauer in konstanter Temperatur von 25° gehalten werden.* Bei Ausführung der Kreuzungsanalyse der verschiedenen Stämme wurden deshalb jedesmal einzelne Linien in 25° zurückgebracht.

Zahlenmäßig zeigt die *Wirkung der Zuchttemperatur auf die Nachkommenanzahl folgender Versuch*: In einem Stamm von glasflügeligen Tieren, der schon einige Generationen in *strenger Inzucht* bei 25° gehalten worden war, wurde die Nachkommenanzahl 10 Generationen lang bis zum Aussterben des Stammes verfolgt (Abb. 9a—a). Als sich in der III. Generation vom Beginn der Beobachtung an eine erhebliche Senkung der Nachkommenanzahl bemerkbar machte, wurden die verschiedenen Einzelzuchten der IV. Generation auf dem Raupenstadium geteilt und je eine Zuchthälfte in Zimmertemperatur übertragen (Abb. 9b---b), während die andere in 25° verblieb. Beide Gruppen von halben Zuchten wurden dann während der folgenden Generationen jeweils in jenen Temperaturen weitergezogen. Um für die Nachkommenanzahl in der vierten Generation, wo nur halbe Zuchten in den beiden verschiedenen Temperaturen schlüpften, mit den anderen Ergebnissen vergleichbare Werte zu haben, wurde bei Berechnung der durchschnittlichen Nachkommenanzahl pro Zucht die Anzahl der geschlüpften Tiere in diesen halben Zuchten verdoppelt und die Zucht als ganze gerechnet. Die Nachkommenanzahl in der in 25° ver-

bliebenen Linie (Abb. 9a—a) sinkt mit der IV. bis V. Generation auf 20 bis 30 und bleibt bis zum Aussterben der Linie in der X. Generation auf diesem Stande. Dagegen steigt die Nachkommenanzahl in den in Zimmertemperatur übertragenen Linien von der IV. bis zur VII. Generation ununterbrochen an (Abb. 9b---b). In dieser Linie wurde beim Schlüpfen der Falter der VI. Generation ein

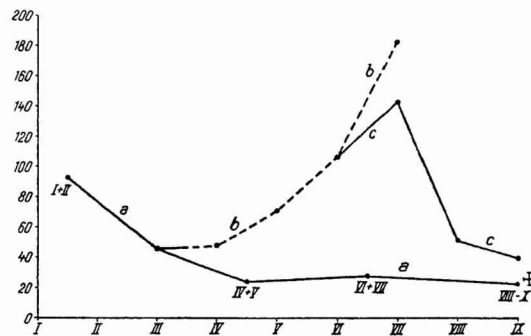


Abbildung 9.

Senkung der Nachkommenanzahl durch fortgesetzte Zucht bei einer konstanten Temperatur von 25°. — Zucht bei 25°; ---- Zucht bei Zimmertemperatur. Die einzelnen Kurvenpunkte geben die durchschnittliche Nachkommenanzahl in einer Generation oder Gruppe von zusammengefaßten Generationen an. — Anzahl der Einzelzuchten: Standige Zucht in 25°: I. + II. Generation: 11; III.: 3; IV. + V.: 3 halbe Zuchten in IV + 3 Zuchten in V; VI. + VII.: 15; VIII. — X.: 24. Zucht in Zimmertemperatur: IV. Generation: 3 halbe Zuchten, auf dem Raupenstadium in Zimmertemperatur übertragen; V.: 15; VI.: 16; VII.: 14. In 25° zurückgebrachte Zuchten: VII. Generation: 11; VIII.: 14; IX.: 5. — Abszisse: Generationen; Ordinate: Durchschnittliche Nachkommenanzahl pro Einzelzucht.

Teil der Zuchten wieder in Zimmertemperatur, ein anderer in 25° angesetzt. Die Linie in Zimmertemperatur (Abb. 9b---b) wurde nicht weiter als bis zur VII. Generation verfolgt. Die Linie in 25° (Abb. 9c—c) wurde bis zur IX. Generation weitergezogen. Die Nachkommenanzahl sinkt in dieser Linie nach anfänglichem Anstieg wieder bis auf etwa 40 Nachkommen pro Zucht. Die Kurven beweisen, daß die fortgesetzte Zucht bei einer konstanten Temperatur von 25° eine fortschreitende Abnahme der Nachkommenanzahlen zur Folge hat; denn eine Übertragung der Zuchten in Zimmertemperatur hat bei sonst unveränderten Bedingungen eine Zunahme, eine Rückkehr in 25° eine erneute Abnahme der Anzahl der Nachkommen zur Folge. Ob die schädigende Wirkung dieser Zuchttemperatur durch ihre Höhe oder nur durch ihre Konstanz oder durch beide Momente zusammen bewirkt wird, ist zunächst nicht zu entscheiden. Zuchten, welche bei anderen konstanten Temperaturen oder bei hohen Wechseltemperaturen gehalten werden, sind bisher

noch nicht lange genug geführt worden, um diese Frage mit Sicherheit zu beantworten.

Außer der Tatsache, daß Zucht bei konstanter Temperatur von 25° die Nachkommenanzahl senkt, zeigen die Kurven der Abb. 9, daß die beobachtete Schädigung einen nachwirkenden und kumulativen Charakter hat. Dies geht aus der jeweils über mehrere Generationen fortschreitenden Senkung der beiden 25° -Kurven und Anstieg der Zimmertemperaturkurve hervor. In dieselbe Richtung weist auch die Erscheinung, daß die von den Zimmertemperaturzuchten in der VI. Generation abgezweigten 25° -Zuchten (Abb. 9c—c) zunächst noch ansteigende Nachkommenanzahlen aufweisen. Falls diese nicht etwa doch auf Zufallsschwankungen infolge zu geringer Anzahl an Einzelbeobachtungen beruhen, würden sie besagen, daß der beim Übergang in Zimmertemperatur einsetzende und über mehrere Generationen fortschreitende Erholungsprozeß auch in der ersten in 25° zurückgekehrten Generation noch wirksam ist und hier die erneut einsetzende Schädigung noch überwiegt.

D. Wirkung der Inzucht auf die Nachkommenanzahl.

Neben der konstanten Temperatur von 25° bewirkt auch die fortgesetzte Inzucht eine Abnahme der Nachkommenanzahl im Lauf der Generationen. Kurve a in Abb. 10 stellt die Bewegung der durchschnittlich auf die Einzelzucht entfallenden Nachkommenanzahl in sieben Generationen einer Reihe von Inzuchtstämmen dar, aus welchen in einer bestimmten Generation Tiere zu Kreuzungen entnommen wurden. Hierbei wurden zunächst diejenigen Generationen

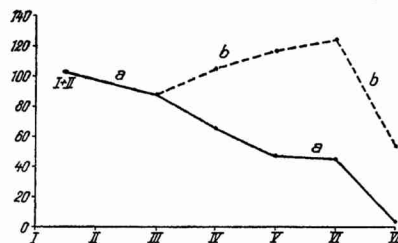


Abbildung 10.

Senkung der Nachkommenanzahl durch fortgesetzte Inzucht. — Inzuchtlinien; ---- Kreuzungszuchten. Die einzelnen Kurvenpunkte geben die durchschnittliche Nachkommenanzahl in einer Generation oder Gruppe von Generationen an. Anzahl der Einzelzuchten: Inzuchtlinien: I. + II. Generation: 50; III.: 36; IV.: 44; V.: 28; VI.: 5; VII.: 2. Kreuzungszuchten: IV. Generation: (F_1): 27; V. (F_2 + Rückkreuzung): 99; VI. (F_3 + Nachzuchten aus der Rückkreuzung): 48; VII. (F_4 + 2. Nachzuchtgeneration aus der Rückkreuzung): 9. — Abszisse: Generationen; Ordinate: Durchschnittliche Nachkommenanzahl pro Einzelzucht.

der verschiedenen Inzuchtstämme zusammengefaßt, deren Falter zu den Kreuzungen verwandt wurden, dann wurden in derselben Weise die der Kreuzung gleich lange vorhergehenden bzw. folgenden Inzuchtgenerationen vereinigt. Die durchschnittliche Nachkommenanzahl sinkt von einer Generation zur andern dauernd. Die Kurve b - - b der Abb. 10 gibt die durchschnittlichen Nach-

Tabelle 8.

Variationsreihen der Nachkommenanzahlen in Einzelzuchten von Inzuchtlinien und nach Kreuzung. (Vgl. Abb. 11—13)

Nr.	Art der Zuchten	Anzahl Nachkommen pro Zucht					Anzahl Zuchten	M	m
		0	100	200	300	400			
1	Inzuchtstämme vor der Kreuzung	57	36	10			103	104,4	6,6
2	Inzuchtstämme, mit F ₁ gleichlaufende Generation	34	7	3			44	79,5	9,0
3	F ₁	17	3	5	2		27	120,4	20,1
4	Inzuchtstämme, mit F ₂ u. Rückkreuzung gleichlaufende Generation	23	5				28	67,9	7,4
5	F ₂	15	22	9			46	137,0	10,7
6	Rückkreuzung	28	23	2			53	100,9	8,0
7	Inzuchtstämme, 2 spätere Generationen	6	1				7	64,3	14,5
8	Nachzuchten aus F ₂ und Rückkreuzungen, 2 Generationen	29	20	8			57	113,2	9,7
9	Inzuchtstämme, mit F ₁ —F ₄ gleichlaufende Generationen (Nr. 2 + 4 + 7)	54	13	3			70	77,1	6,4
10	F ₁ —F ₄ , Rückkreuzung u. Nachzuchten aus der Rückkreuzung (Nr. 3 + 5 + 6 + 8)	89	68	24	2		183	116,7	5,5
11	I. Inzuchtstamm (Glasflügelig)	49	6	1			56	64,3	5,4
12	II. Inzuchtstamm	31	6	3			40	80,0	9,4
13	Kreuzungszuchten	44	35	14			93	117,7	7,6

kommenanzahlen nach Kreuzung zwischen je 2 der betreffenden Inzuchtlinien untereinander an. Die verschiedenen F_1 -Zuchten sind als IV. Generation der Kurve b---b zusammengefaßt, F_2 -Zuchten und Rückkreuzungen als V. und zwei Nachkommengenerationen aus diesen beiden Zuchtarten als VI. und VII. Generation. *Die verschiedenen Generationen nach der Kreuzung haben ausnahmslos eine erheblich höhere Nachkommenanzahl als die gleichzeitig unter denselben Außenbedingungen laufenden Inzuchtlinien.*

Die Inzucht hat also grundsätzlich die gleiche Wirkung wie die Zucht bei konstanter hoher Temperatur. Hebt man in einer Zuchtlinie nur einen der beiden schädigenden Faktoren allein auf, so ergibt sich sogleich eine Hebung der Nachkommenanzahl. Wegen dieser gleichartigen Wirkung der beiden Schädigungsfaktoren läßt sich die Frage nicht entscheiden, ob das beträchtliche Absinken der Nachkommenanzahl in der VII. Generation der Kreuzungslinien (Abb. 10 b---b) auf den schädigenden Einfluß der konstanten hohen Temperatur zurückgeführt werden muß, der den die Nachkommenanzahl hebenden Einfluß der vorausgegangenen Kreuzung allmählich überwiegt, oder ob es sich um eine Wirkung der in den Kreuzungslinien erneut durchgeführten Inzucht handelt.

Abb. 11 und Tab. 8 Nr. 1—8 zeigen dieselben Verhältnisse in Form von Variationskurven der Nachkommenanzahlen der Einzelzuchten für die aufeinander folgenden Generationen der Inzucht- und der Kreuzungslinien. Die ausgezogenen Kurven 1, 2, 4, 7 zeigen die kontinuierliche Abnahme der Nachkommenanzahl in den Inzuchtlinien von den der Kreuzung vorausgehenden Generationen (Kurve 1) über die mit F_1 und F_2 gleichlaufenden (Kurve 2 und 4) bis zu den gleichzeitig mit F_3 und F_4 geführten Generationen (Kurve 7). In den Generationen, in denen Kreuzungszuchten geführt wurden, liegen deren Variationskurven für die Nachkommenanzahlen ausnahmslos erheblich höher als die der gleichlaufenden Inzuchtgenerationen. Die Kurven 5 und 6 für F_2 und Rückkreuzung sind nicht unerheblich verschieden: die Rückkreuzungskurve liegt etwa in der Mitte zwischen den Kurven für F_2 und Inzuchtlinien. Der Unterschied der Mittelwerte dieser beiden letzteren ist, auch bei Berücksichtigung des dreifachen mittleren Fehlers, gesichert (Tab. 8, Nr. 4 und 5), der für Rückkreuzungen und Inzuchtlinien aber nicht. Der Unterschied der Mittelwerte für F_2 und Rückkreuzung ist nicht groß genug, um bei dem vorhandenen Zahlenmaterial durch Berücksichtigung des dreifachen mittleren Fehlers gesichert werden zu können (vgl. Tab. 8), jedoch überschneiden sich die Spielräume der doppelten mittleren Fehler (84,9—116,9

für die Rückkreuzung, 115,6—158,4 für F_2) nur noch sehr wenig, so daß der in der Kurve sichtbare Unterschied mit ziemlich großer Wahrscheinlichkeit objektiv vorhanden ist. Trifft dies zu, so würde es gut zu der Auffassung passen, daß der Inzuchtschaden auf einer Kombination von Mendelfaktoren in den Inzuchtlinien beruht, da bei Rückkreuzung mit einer der Ausgangsrassen die in einem oder mehreren dieser Faktoren homozygoten Kombinationen häufiger sein müssen als in F_2 .

In Tab. 8, Nr. 9 und 10 und Abb. 12 sind einerseits alle mit F_1 — F_4 gleichlaufenden Generationen der Inzuchtstämme, andererseits alle Bastardgenerationen, Rückkreuzungen und Nachzuchten aus diesen zusammengefaßt. Hier berühren sich die Spielräume der dreifachen mittleren Fehler der beiden Mittelwerte nicht. Damit ist auch statistisch einwandfrei bewiesen, daß allein durch Kreuzung verschiedener Inzuchtstämme ohne Änderung anderer Bedingungen die Nachkommenanzahl erheblich gehoben werden kann, daß also die Senkung der Nachkommenanzahl in den Inzuchtstämmen teilweise durch die Inzucht bedingt ist.

Abb. 13 und Tab. 8, Nr. 11—13 veranschaulichen die Behebung des Inzuchtschadens an einer einzelnen Kreuzung. Die ausgezogenen Kurven 11 und 12 geben die Nachkommenanzahlen der beiden in dieser Kreuzung verwandten Inzuchtstämme wieder, die ge-

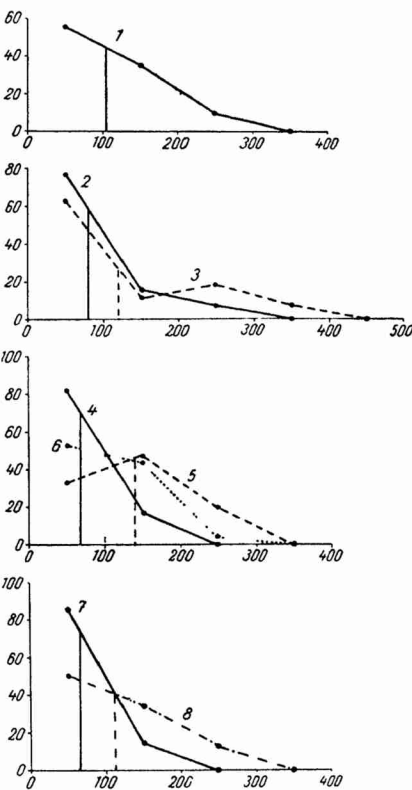


Abbildung 11.

Variationskurven für die Nachkommenanzahlen in Einzelzuchten aufeinanderfolgender Generationen von Inzuchtlinien (Kurven 1, 2, 4, 7) und von Kreuzungszuchten, die aus diesen Linien erhalten wurden (Kurve 3: F_1 ; 5: F_2 ; 6: Rückkreuzung; 8: Zwei Generationen von Nachzuchten aus F_2 und Rückkreuzung). Die Mittelwerte der Kurven sind als Ordinaten eingezeichnet. Die vier untereinander stehenden Kurvengruppen entsprechen von oben nach unten aufeinanderfolgenden Generationen (in 1 und in der letzten Kurvengruppe sind mehrere Generationen zusammengefaßt). Die in einem Koordinatensystem stehenden Kurven entsprechen jeweils gleichzeitig laufenden Inzucht- und Kreuzungszuchten. — Abszissen: Anzahl Nachkommen pro Einzelzucht; Ordinaten: % Zuchten. (Vgl. Tab. 8, Nr. 1—8).

strichelte Kurve 13 die der zusammengefaßten Kreuzungszuchten dieser einen Kreuzung allein. Die Kurve ist gegenüber den beiden Kurven der Ausgangsrassen zu bedeutend höheren Werten verschoben, und ihr Mittelwert ist gegenüber dem der einen Ausgangsrasse auch bei Berücksichtigung des dreifachen, gegenüber dem der anderen bei Berücksichtigung des doppelten mittleren Fehlers gesichert verschieden (vgl. Tab. 8, Nr. 11—13).

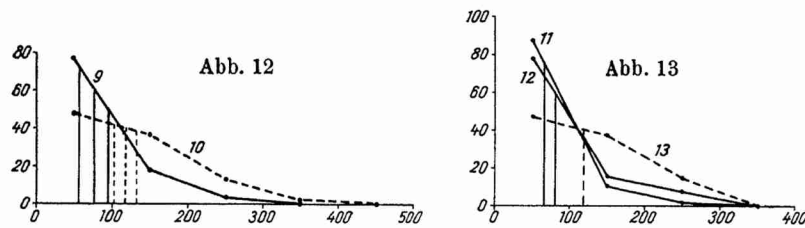


Abbildung 12.

Variationskurven für die Nachkommenanzahlen in Einzelzuchten von Inzuchtlinien (Kurve 9 = Zusammenfassung von Kurve 2, 4 und 7 der Abb. 11) und von gleichzeitig geführten Kreuzungszuchten, die aus diesen Linien erhalten wurden (Kurve 10 = Zusammenfassung von Kurve 3, 5, 6 und 8 aus Abb. 11). Die Mittelwerte der beiden Kurven sind als dick gezeichnete, die Grenzen der Spielräume der wahren Mittelwerte ($M \pm 3m$) als dünn gezeichnete Ordinaten eingetragen. Sie überschneiden sich nicht. — Abszisse: Anzahl Nachkommen pro Einzelzucht; Ordinate: % Zuchten. (Vgl. Tab. 8, Nr. 9 und 10).

Abbildung 13.

Variationskurven für die Nachkommenanzahlen in Einzelzuchten von zwei Inzuchtlinien (Kurven 11 und 12) und in den aus diesen beiden Linien gewonnenen Kreuzungszuchten (Kurve 13). Die Mittelwerte der Kurven sind als Ordinaten eingetragen. — Abszisse: Anzahl Nachkommen pro Einzelzucht; Ordinate: % Zuchten. (Vgl. Tab. 8, Nr. 11—13).

Wir beabsichtigen, durch eingehendere und eigens zu diesem Zweck angesetzte Versuche an unserem Objekt der Inzuchtfrage weiter nachzugehen. Einerseits soll die Frage geprüft werden, inwieweit es sich bei der Senkung der Nachkommenanzahl um eine verminderte Fruchtbarkeit der Elterntiere oder aber um eine erhöhte Sterblichkeit der Nachkommen handelt. Nach unseren bisherigen Beobachtungen hat es den Anschein, als ob beide Momente zusammenwirkten. Andererseits hoffen wir, die Frage lösen zu können, ob der Inzuchtschaden lediglich auf Kombinationen bestimmter Mendelfaktoren oder auch noch auf anderen durch die Inzucht hervorgerufenen Erscheinungen beruht.

Ergebnisse:

Im Zusammenhang mit einer Sporozoeninfektion treten außerordentlich pigmentarme Schmetterlinge auf, deren Grundfarbe milchweiß und deren Zeichnung oft sehr schwach ist. Dieser Zustand stellt offenbar eine Hemmungsmodifikation dar.

Eine andere Hemmungsmodifikation mit starker Verkrüppelung der Flügel setzt die Anzahl der Nachkommen in der von verkrüppelten Eltern erzeugten Generation herab, in höherem Grade, wenn beide Eltern, in geringerem Grade, wenn weiblicher oder männlicher Elter allein verkrüppelt sind.

Zucht bei einer konstanten Temperatur von 25° hat eine Abnahme der Nachkommenanzahl zur Folge. Übertragung in Zimmertemperatur bei sonst gleichen Bedingungen erhöht die Nachkommenanzahl. Diese Wirkung der Temperatur ist nachwirkend und kumulativ: Die Senkung der Nachkommenanzahl in 25° und der Anstieg nach Übertragung in Zimmertemperatur schreitet über mehrere Generationen fort.

Fortgesetzte Inzucht bewirkt eine Abnahme der Nachkommenanzahlen in aufeinanderfolgenden Generationen der Inzuchtlinien. Durch Kreuzung von je zwei dieser Inzuchtlinien wird die Nachkommenanzahl erhöht. Die verschiedenen Generationen nach der Kreuzung haben ausnahmslos eine erheblich höhere Nachkommenanzahl als die gleichzeitig unter denselben Außenbedingungen laufenden Inzuchtlinien.

IV. Die Entwicklungsdauer.

Die Entwicklungsdauer der Mehlmotte ist in hohem Maß von Außenbedingungen und auch von inneren Faktoren abhängig.

Die *Temperaturabhängigkeit* zeigt Abb. 14. Die Kurvenpaare I und II sowie III und IV geben die Variantenverteilung der Entwicklungsdauer vom Ei bis zum Schlüpfen des Falters jeweils für Tiere der gleichen Rasse bei verschiedenen Temperaturen wieder. In einer Versuchsreihe betrug die mittlere Entwicklungsdauer bei

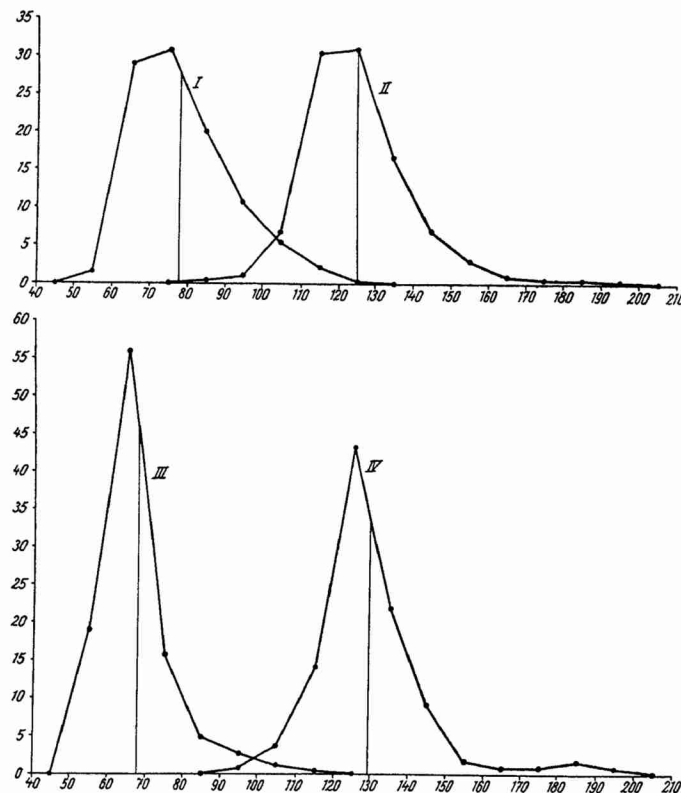


Abbildung 14.

Abhängigkeit der Entwicklungsdauer von der Zuchttemperatur. I und II: Schwarze Rasse, Zuchten von 1924; I: Zuchten bei 25° (n = 1464); II: Zuchten bei Zimmertemperatur (n = 1047); III und IV: Glasflügelige Rasse, Zuchten von 1927; III: Zuchten bei 25° (n = 319); IV: Zuchten bei 18° (n = 231). — Abszissen: Entwicklungsdauer vom Ansetzen der Zucht bis zum Schlüpfen in Tagen; Ordinaten: % Tiere.

Zimmertemperatur (Kurve I) 124,9 Tage, bei 25° (Kurve II) 78,7 Tage. In der später geführten Versuchsreihe der Kurven III und IV, in der die Zuchtbedingungen, besonders das Futter etwas andere waren, betrug die mittlere Entwicklungsdauer bei konstanter Temperatur von 18° 129,6 Tage, bei 25° dagegen nur 67,3 Tage, also annähernd die Hälfte¹⁾.

Niedrige Temperatur verzögert im Vergleich zu höherer nicht nur die Gesamtentwicklungsdauer, sondern sie verzögert außerdem in besonderem Maß das *Schlüpfen* der fertig entwickelten Falter. Im Oktober und November 1925 wurden die Anzahlen der täglich schlüpfenden Falter in einer Population bestimmt, welche aus Tieren verschiedenen aber ziemlich gleichmäßig abgestuften Alters bestand und bei Zimmertemperatur gehalten wurde. Die Kurve der täglich geschlüpften Tiere (Abb. 15) fällt an jedem Sonn- oder

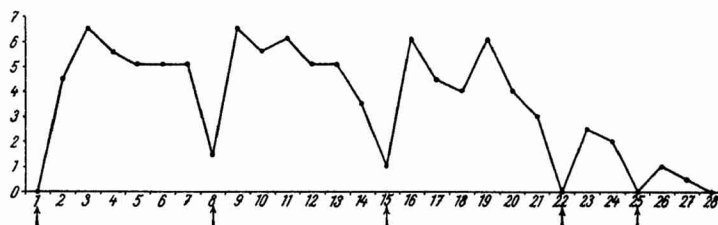


Abbildung 15.

Prozentsatz der an aufeinander folgenden Tagen geschlüpften Falter in einer Population von Tieren verschiedenen, aber annähernd gleichmäßig abgestuften Alters, $n = 198$. — Abszisse: Tage; Ordinate: % geschlüpfte Falter. — Sonn- und Feiertage, an denen der Zuchttraum nicht geheizt wurde, sind durch einen Pfeil an der Abszisse bezeichnet.

1) Untersuchungen über die Dauer der *Embryonalentwicklung* in Abhängigkeit von der Temperatur haben E. JANISCH und A. HASE angestellt, welche beide ein Optimum der Entwicklungsgeschwindigkeit bei etwa 30° fanden. Nach JANISCH (Über die Temperaturabhängigkeit biologischer Vorgänge und ihre kurvenmäßige Analyse. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 209. 1925 und: Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie, Abh. z. Theorie d. org. Entw. H. II, Berlin 1927) liegt die kürzeste Entwicklungszeit mit 3,75 Tagen bei 29,6°. Bis zu dieser Temperatur schlüpfen fast alle Tiere aus dem Ei, bei hoher steigenden Temperaturen immer weniger. Die niedrigste und die höchste Temperatur, bei der er schlüpfende Raupen beobachtete, betrugen 14,8—12,7°, im Mittel 13,61° und 31,15—32,3°, im Mittel 32,73°. Im ersten Fall betrug die Entwicklungsdauer 20—24, im zweiten 4—4,25 Tage. HASE (Über Temperaturversuche mit den Eiern der Mehlmotte (*Ephesia kühniella* Zell.). Arbeiten der Biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstwirtschaft. XV. H. 2. 1927) beobachtete als kürzeste Entwicklungszeit 3,4 Tage bei 30,4 und bei 31,9°. Als höchste Temperatur, bei der eine Entwicklung möglich ist, fand er 33,0°. Bei der von uns hauptsächlich verwandten Zuchttemperatur von 25° schlüpfen nach HASE die Raupen nach 4,25—6,3 Tagen. Eine

Feiertag, an dem der Arbeitsraum nicht geheizt wurde, stark ab, zweimal in geringerem Maß auch am Samstag (14. und 21. Tag), an dem nur während der Vormittagsstunden geheizt wurde. Die höchsten Punkte der Kurventeile zwischen zwei Tälern fallen auf den dem kälteren Tag folgenden Tag. Wenn die Abkühlung auf das Schlüpfen nur ebenso wie auf alle anderen Entwicklungsvorgänge gleichmäßig wirkte, so müßte die Kurve zwar niedriger verlaufen und sich weiter erstrecken, als wenn die Population täglich der gleichen Temperatur ausgesetzt gewesen wäre, sie müßte aber einen gleichmäßigen Verlauf nehmen. Die in gesetzmäßiger Abhängigkeit von den Temperaturschwankungen stehenden

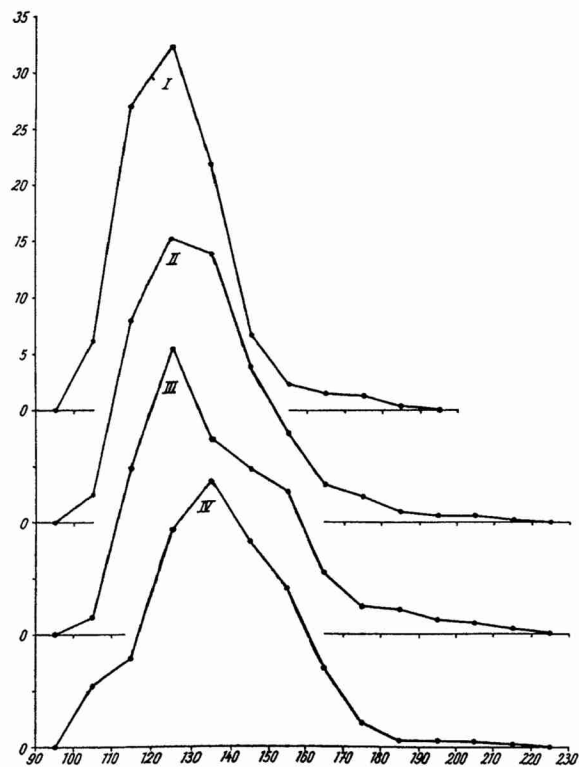


Abbildung 16.

Entwicklungsdauer bei verschieden starker Besetzung des Zuchtglases. I: bis 99; II: 100—199; III: 200—299; IV: über 300 Falter in einer Einzelzucht geschlüpft. Zucht bei Zimmertemperatur. Abszisse: Entwicklungsdauer in Tagen; Ordinate: % Tiere. (Vgl. Tab. 9.)

Unterbrechung der Embryonalentwicklung durch niedrige Temperatur von 3—5° wird für 30 Tage ertragen, durch eine Temperatur von 0,3—0,5° höchstens für 22 Tage.

Einschnitte der Kurve zeigen, daß das Schlüpfen des Falters ein Vorgang anderer Art als die anderen Entwicklungsvorgänge ist und von äußeren Reizen in besonderer Weise abhängt.

Entwickeln sich in Zuchtgläsern von bestimmter Größe bei annähernd konstanter Futtermenge verschiedene Anzahlen von Tieren, so nimmt die mittlere Entwicklungsdauer mit zunehmender Besetzung des Zuchtglases zu, wie aus Abb. 16 und Tab. 9 zu ersehen

Tabelle 9.

Entwicklungsdauer bei verschieden starker Besetzung des Zuchtglases.
Zucht bei Zimmertemperatur. (Vgl. Abb. 16.)

Nr.	Grenzen der Nachkommenanzahl pro Einzelzucht	Durchschnittliche Nachkommenanzahl pro Einzelzucht	Entwicklungsdauer in Tagen														n	M der Entwicklungsdauer (Tage)	σ	S
			100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	210	220					
I	bis 99	77,0	24	104	125	85	26	9	6	5	1				385	126,8	13,7	0,35		
II	100—199	142,5	35	258	359	346	200	113	49	33	13	8	9	2	1425	134,5	17,8	0,46		
III	200—299	241,7	26	249	431	295	251	217	93	43	39	23	17	8	1692	138,8	20,6	0,58		
IV	über 300	333,0	37	52	130	158	122	94	46	15	4	4	3	1	666	138,6	18,2	0,23		

ist. Bei geringer Besetzung der Zuchtgläser (Kurve I) zeigt die überwiegende Mehrzahl der Varianten eine Verteilung, die einer einfachen symmetrischen Fehlerkurve annähernd entspricht. Bei zunehmender Besetzung nimmt nun, wie aus den Kurven I bis III ersichtlich, die mittlere Entwicklungsdauer dadurch zu, daß bei fast unveränderter Steilheit des Anstiegs der Abfall der Kurve immer flacher wird. Es entstehen dadurch in steigendem Maß *schiefe Kurven*, wie auch aus den in Tab. 9 aufgeführten Schiefeitsziffern $S^1)$ zu ersehen ist. LENZ²⁾ hat darauf hingewiesen, daß

1) Die Schiefeitsziffern S sind berechnet nach der PEARSONSchen Formel $S = \frac{M - Mo}{\sigma}$, die theoretische Mode Mo in dieser Formel nach der YULE-PEARSONSchen Formel $Mo = M - 3(M - Med)$, wo Med die Mediane bedeutet. (vgl. A. LANG, Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900. 1. Hälfte. Jena 1914). Die JOHANNSENSche Schiefeitsziffer (W. JOHANNSEN, Elemente der exakten Erblchkeitslehre, 3. Aufl. Jena 1926) ist für den vorliegenden Fall nicht geeignet, da sie den extremen Varianten ein besonders großes Gewicht gibt.

2) F. LENZ, Über Asymmetrie von Variabilitätskurven, ihre Ursachen und ihre Messung. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. 16. 1925.

schiefe Kurven durch die Meßtechnik, durch Vorliegen eines Rassen-gemisches, durch einseitige Begrenzung der Variabilitätsmöglichkeit oder endlich dadurch entstehen können, daß bestimmte Umwelt-einflüsse nur einen Teil der Population treffen. Unser Fall bietet ein Beispiel der Entstehung schiefer Kurven aus der zuletzt genannten Ursache. Aus Kurve I ist ersichtlich, daß auch unter günstigen Futterbedingungen eine gewisse Streuung der Entwicklungsdauer vorhanden ist. Bei dichter Besetzung des Zuchtglases werden diejenigen Tiere, die sich im Rahmen dieser normalen Streuung der Entwicklungsdauer schnell entwickeln, wenig oder garnicht unter Futtermangel zu leiden haben und sich mit normaler Geschwindigkeit entwickeln. Der Anstieg der Kurve ist daher kaum verändert. Die dem absteigenden Ast der normalen Variationskurve angehörenden Individuen dagegen werden in steigendem Maß ein quantitativ und qualitativ unzureichendes Futter vorfinden. Die Raupen der Mehlmotte fressen in dichtbesetzten Zuchten auch den dem Futter zugemischten Kot. Durch das unzureichende Futter wird nun die Entwicklung derjenigen Tiere, die auch unter günstigeren Futterbedingungen sich am langsamsten entwickeln würden, noch mehr verzögert, und es entsteht dadurch die schiefe Kurve. Mit dieser Auffassung steht die Tatsache in Einklang, daß bei noch stärkerer Besetzung (Kurve IV) die Schiefheit der Kurve wieder abnimmt (vgl. S in Tab. 9). Unter diesen Umständen wird die überwiegende Mehrheit auch der schnell sich entwickelnden Tiere von dem Futtermangel betroffen, und die Folge ist eine Verschiebung der ganzen Kurve auf der Abszissenachse, nicht nur eine Dehnung ihres rechten Teiles.

Außer von der relativen Futtermenge ist die Entwicklungsdauer auch von der *Art des Futters* abhängig. Auf S. 33 f. wurde erwähnt, daß zeitweise bestimmte Zuchtgruppen mit verschiedenen Futterarten gefüttert wurden. Abb. 17 zeigt die Entwicklungsdauer in diesen beiden Zuchtgruppen. Sie betrug bei Mischfutter (Kurve I) 138,0 Tage, bei trockenem Futter (Kurve II) 149,8 Tage. Da in diesem Fall die für die Tiere der Kurve II ungünstigeren Bedingungen alle Individuen der Kurve II gleichmäßig betreffen, ist eine Verschiedenheit der Schiefheit der Kurven nicht zu erwarten. Um dies anschaulich zu prüfen, wurden die Variantenreihen der verschiedenen Einzelzuchten, welche in den Kurven I und II der Abb. 17 einfach summiert sind, in Abb. 18 so vereinigt, daß, unabhängig von den absoluten Werten der Abszissenpunkte, sämtliche Gipfelwerte der Variantenreihen in dieselbe Klasse geschoben sind. Zur Errechnung von Mittelwerten

wären diese Kurven natürlich nicht zu verwenden, dagegen sind sie für die Beurteilung der Schiefeit der Variantenverteilung inner-

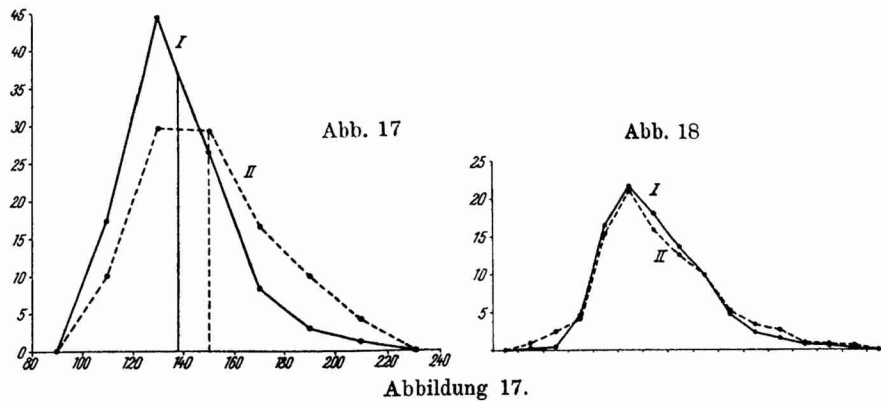


Abbildung 17.

Entwicklungsdauer bei verschiedener Fütterung. I: Gemischtes (frischeres) Futter; II: Trockenem Futter. Zucht bei Zimmertemperatur. — Abszisse: Entwicklungsdauer in Tagen; Ordinate: % Tiere.

Abbildung 18.

Zusammenfassung der mit frischerem Futter (Kurve I) und der mit trockenem Futter (Kurve II) versehenen Zuchten unter Zusammenschiebung sämtlicher Gipfel der Einzelkurven in dieselbe Klasse, unabhängig von den absoluten Werten der Abszissenpunkte. Andere Zusammenfassung desselben Materials wie in Abb. 17, zum Vergleich der Schiefeit der Kurven. — Abszisse: Klassen der Entwicklungsdauer (1 Klassenspielraum = 10 Tage); Ordinate: % Tiere.

halb der beiden Versuchsgruppen besonders geeignet. Die Abb. 18 zeigt, daß die beiden Kurven in ihrer Form recht genau übereinstimmen, d. h. daß die Versorgung mit dem trockeneren Futter die Entwicklungsdauer aller Individuen einer Versuchsreihe gegenüber mit Mischfutter aufgezogenen Tieren gleichmäßig verzögert.

Gelegentlich findet man in einzelnen Zuchten Individuen, welche sich sehr viel langsamer als die übrigen entwickeln, so daß das Bild einer *diskontinuierlichen Variabilität der Entwicklungsdauer* entsteht¹⁾.

In einem Fall zeigte sich eine extreme Verlangsamung der Entwicklung bei allen Individuen einer schwach besetzten, mit trockenem Futter versehenen Zucht in Zimmertemperatur. Während die mittlere Entwicklungsdauer in anderen gleichzeitig gehaltenen Zuchten 116,4 Tage betrug, schlüpften die 7 Falter dieser Zucht zwischen dem 302. und 365. Tag, das letzte Tier also genau

1) Im allgemeinen findet man nur vereinzelte Tiere dieser Art, welche bei der Bestimmung der mittleren Entwicklungsdauer für eine Zucht vernachlässigt werden können. In den bisher dargestellten Untersuchungen ist das geschehen.

ein Jahr nach Ansetzen der Zucht. Die durchschnittliche Entwicklungsdauer betrug in diesem Fall 328,9 Tage.

In einer in 25° gehaltenen Zucht, in der neben normal schnell sich entwickelnden Tieren verhältnismäßig zahlreiche Tiere mit extrem verzögerter Entwicklung schlüpften (Kurve I der Abb. 19), wurde eine Selektion auf extrem lange Entwicklungsdauer versucht. Das Ergebnis ist aus Tab. 10 und Abb. 19 zu ersehen.

Tabelle 10.

Versuch einer Selektion auf extrem verlängerte Entwicklungsdauer. (Vgl. Abb. 19.)

Generation	Entwick- lungsdauer d. Zuchteltern, Tage	Entwicklungsdauer der Nachkommen, Tage																Anzahl Tiere	M ₁	M ₂
		40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180				
I*)	57—59	1,1	41,9	16,1	5,4	1,1	—	2,1	31,2	1,1							93	59,4	114,7	
II**)	110—112		11,6	35,0	28,5	7,3	2,3	1,5	1,9	1,5	4,2	3,5	1,9	0,4	0,4		260	70,8	140,5	
III	142—145		22,2	57,3	11,1	6,7	2,2	—	0,5								180	66,2	—	

*) Raupen am 32. und am 89. Tag in frisches Futter übertragen.

**) Zur Trennung in 2 Gruppen für die M-Berechnung wurden von 5 zwischen dem 110. und 120. Tag geschlüpften Tieren (1,9 %) 3 zur niederen, 2 zur höheren Gruppe gezählt.

Hier sind die Variationskurven für die aufeinander folgenden Generationen dieser Selektionslinie unter einander gestellt. In Kurve I und II ist der Abszissenpunkt durch einen Pfeil bezeichnet, welcher der Entwicklungsdauer der Zuchteltern für die nächste Generation entspricht. Das Ergebnis des Versuches war negativ: in der II. Generation sind nur wenige, in der III. fast gar keine Tiere mit extrem verzögerter Entwicklung vorhanden. Es war also zu schließen, daß diese Erscheinung durch Außenbedingungen hervorgerufen wird. Um diesen Schluß zu prüfen, wurde folgender Versuch angesetzt (Abb. 20): In mehreren bei 25° gehaltenen Zuchten, in denen 107 bis 119 Tage nach dem Ansetzen noch eine größere Zahl unverpuppter Raupen vorhanden war, wurde ein Teil der Raupen aus dem Zuchtglas in frisches Futter, ein weiterer Teil in ein nur mit Filtrierpapier ausgelegtes Zuchtglas ohne Futter übertragen, während die übrigen ungestört in den alten, mit Gespinsten, Raupenkot und Futterresten gefüllten Gläsern verblieben. Der Versuch begann 107 bis 119 Tage nach Ansetzen der Ausgangszuchten. Wie aus Abb. 20 ersichtlich, schlüpften die in frisches

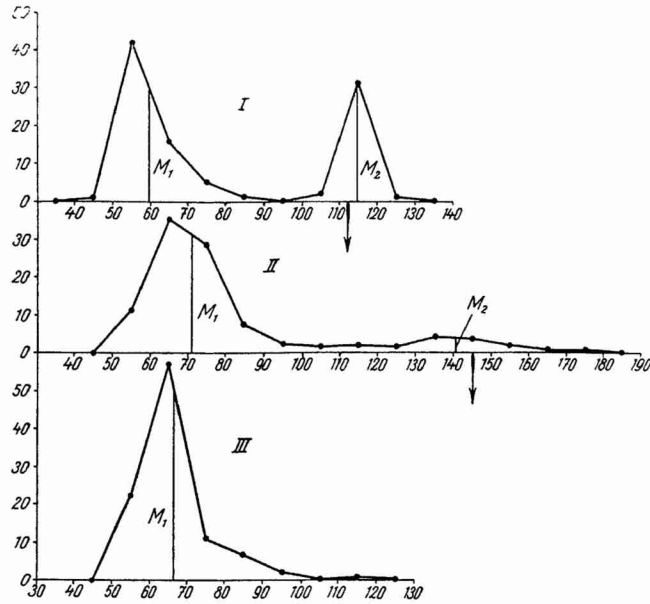


Abbildung 19.

Versuch einer Selektion auf extrem verlängerte Entwicklungsdauer. *I*: Ausgangszucht der Selektion; *II*: erste, *III*: zweite Selektionsgeneration. Zucht bei 25°. In *I* und *II* sind die Abszissenpunkte, welche der Entwicklungsdauer der als Zuchteltern der Selektionszuchten verwandten Tiere entsprechen, durch Pfeile bezeichnet. M_1 und M_2 Mittelwerte der Gruppe mit normaler und mit extrem verzögerter Entwicklungsdauer. — Abszissen: Entwicklungsdauer in Tagen; Ordinate: % Tiere. (Vgl. Tab. 10.)

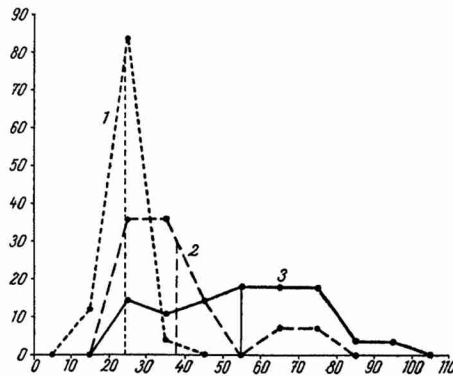


Abbildung 20.

Entwicklungsdauer von Tieren mit extrem verlangsamter Entwicklung nach Übertragung in frisches Futter (Kurve 1, $n = 25$), in neue Zuchtgläser ohne Futter (Kurve 2, $n = 14$) und bei Verbleib im alten Zuchtglas (Kurve 3, $n = 28$). — Abszisse: Tage nach Versuchsbeginn (0 = 107 bis 119 Tage nach Ansetzen der Zuchten); Ordinate: % Tiere.

Futter übertragenen Tiere am schnellsten, im Mittel 24,2 Tage nach Versuchsbeginn (Kurve 1), die ohne Futter in reine Zuchtgläser übertragenen Tiere im Mittel nach 37,9 Tagen (Kurve 2), und die in den alten Zuchtgläsern belassenen Tiere im Mittel nach 55,0 Tagen (Kurve 3). Die Spielräume der doppelten mittleren Fehler überschneiden sich für alle drei Mittelwerte nicht; rechnet man mit dem dreifachen mittleren Fehler, so sind bei dem verhältnismäßig kleinen Material nur die Mittelwerte der Kurven 1 und 3 gesichert verschieden. Immerhin ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß auch die Kurve 2 von den beiden anderen objektiv verschieden ist. Trifft dies zu, so besagt der Ausfall des Versuchs, daß extreme Verzögerungen der Entwicklung durch zwei Faktoren hervorgerufen werden. Entfernung aus dem alten Zuchtglas hat in jedem Fall eine Beschleunigung der Entwicklung zur

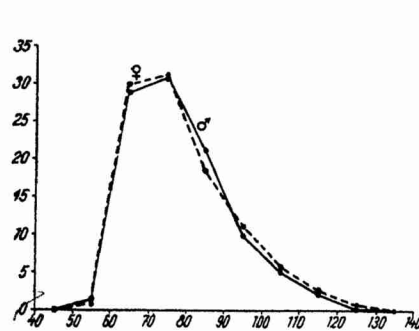


Abbildung 21.

Entwicklungsdauer männlicher (— — —) und weiblicher (— — — —) Tiere. Zucht bei 25°. Dasselbe Zuchtmaterial wie in Abb. 14, Kurve I, nach Geschlechtern getrennt. — Abszisse: Entwicklungsdauer in Tagen; Ordinate: % Tiere.

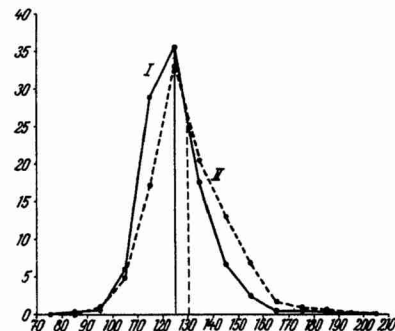


Abbildung 22.

Entwicklungsdauer bei verschiedenen Zucht Genotypen. I: In Bezug auf den Schwarzfaktor homozygote Tiere (*bb*), $n = 2087$; II: Heterozygote Tiere (*Bb*), $n = 2831$. Zucht bei Zimmertemperatur. — Abszisse: Entwicklungsdauer in Tagen; Ordinate: % Tiere.

Folge, die jedoch bei gleichzeitiger Darreichung von frischem Futter noch größer ist, als wenn die Tiere in futterlose Gläser überführt werden. Es ergibt sich daraus, daß einerseits *Mangel an frischem Futter*, andererseits noch weitere Eigentümlichkeiten der alten Zuchtgläser, vermutlich die *Anhäufung bestimmter Stoffwechselprodukte*, die *extreme Verzögerung der Entwicklung bedingen*.

Von inneren Faktoren ist das Geschlecht der Tiere ohne Einfluß auf die Entwicklungsdauer (Abb. 21). Daß es *genetisch bedingte Unterschiede der Entwicklungsdauer* gibt, geht aus dem Vergleich von Zuchten hervor, die einerseits in Bezug auf den Schwarzfaktor

homozygot und andererseits heterozygot wildfarbig sind. In Abb. 22 sind die Variationskurven für die Entwicklungsdauer von 2087 schwarzen Homozygoten (Kurve I) und für 2831 gleichzeitig unter denselben Bedingungen bei Zimmertemperatur gezogenen Heterozygoten (Kurve II) verglichen. Der Unterschied der bei 125,1 bzw. 130,5 liegenden Mittelwerte ist nicht groß, aber bei Berücksichtigung des dreifachen, für beide Mittelwerte 0,3 betragenden mittleren Fehlers statistisch gesichert. Versuche, durch Selektion stärker in der Entwicklungsdauer differierende Rassen zu isolieren, sind bisher ergebnislos verlaufen.

V. Die Vererbung von Schwarz und die Abhängigkeit des Auftretens der Mendelzahlen von den Lebensbedingungen.

WHITING¹⁾ hat schon festgestellt, daß der Unterschied zwischen schwarzen und wildfarbigen Stämmen der Mehlmotte auf einem Faktorenpaar beruht, das er $B-b$ genannt hat; B = Faktor für Wildfarbe, b = Faktor für schwarz (black). Wildfarbe ist vollkommen dominant. WHITINGS Spaltungszahlen sind mit den von uns erhaltenen in Tab. 11 aufgeführt. Sowohl in seinem Gesamtergebnis als auch in der Zusammenfassung aller unserer Zuchten ergibt sich ein (für F_2 auch statistisch gesichertes) Fehlen von Schwarzen (vgl. Tab. 11, Nr. 1, 2, 6, 7). In F_2 beträgt die Differenz zwischen Be-

Tabelle 11.

Kreuzung Wildfarbig $\times$ Schwarz.

Nr.	Kreuzung	Anzahl und Art der Zuchten	Beobachtung					Mittlerer Fehler der Er- wartung	Beobach- tung — Er- wartung für wildf.
			absolut			Kontrollzahl			
			wildf.	schwarz	Summe	wildf.	schwarz		
1	Bb × Bb	Einzel- und Massenzuchten WHITING 1927	4379	1305	5684	3,08	0,92	0,02	+ 0,08
2	Bb × Bb	Summe der eigenen Zuchten	2226	642	2868	3,10	0,90	0,03	+ 0,10
3	Bb × Bb	2 Massenzuchten	172	37	209	3,29	0,71	0,12	+ 0,29
4	Bb × Bb	23 Einzel- zuchten, trocke- nes Futter	1766	517	2283	3,09	0,91	0,04	+ 0,09
5	Bb × Bb	3 Einzelzuchten, frisches Futter	288	88	376	3,06	0,94	0,09	+ 0,06
6	Bb × bb	Summe der Zuchten von WHITING 1927	2733	2615	5348	1,02	0,98	0,01	+ 0,02
7	Bb × bb	18 Einzelzuchten	785	748	1533	1,02	0,98	0,03	+ 0,02

obachtung und Erwartung für wildfarbig in WHITINGS Beobachtungen + 0,08, in unserem + 0,10 bei einem mittleren Fehler der Erwartung von 0,02 bzw. 0,03. WHITING hat auf diese Differenz schon

1) Angef. S. 11 und S. 19.

aufmerksam gemacht. In unseren F_2 -Zuchten unter verschiedenen Bedingungen zeigt sich eine *steigende Annäherung an die Erwartung mit der Verbesserung der Lebensbedingungen* (Tab. 11, Nr. 3—5). Am größten ist die Differenz in Massenzuchten, am kleinsten in Einzelzuchten mit frischem Futter. Daß die Dichte der Besetzung einer Futtermenge und die Qualität des Futters von Einfluß auf die Entwicklungsgeschwindigkeit und auf die Anzahl der aufkommenden Tiere ist, wurde früher schon gezeigt (S. 45 ff. und S. 33 ff.). Die Abweichung des Spaltungsergebnisses von der Erwartung kann also in unseren Zuchten ohne Zweifel auf eine *größere Sterblichkeit der bb-Individuen* zurückgeführt werden.

VI. Kreuzungsanalyse der Stämme V und XI.

Die Kreuzung der beiden Stämme V und XI wurde bei einer konstanten Temperatur von 25° ausgeführt. Das Aussehen typischer Tiere der beiden Stämme bei dieser Temperatur ist aus Tafel II, Fig. 7 und 14 zu ersehen. Die beiden Stämme unterscheiden sich durch eine Reihe von Merkmalen: Stamm V ist erheblich *heller* als Stamm XI und zeigt im Vergleich zu dessen ziemlich *neutralgrauem*, nur schwach bräunlichem Ton eine *ausgesprochen braune Farbe*. Die Modifikabilität der Helligkeit transgrediert zwischen den beiden Stämmen in geringem Umfang, die der Farbe nicht. Unter den *Zeichnungssystemen* sind *Querbinden* und *Randflecken* bei beiden Stämmen verschieden ausgebildet, und zwar weist Stamm V die größeren Randflecken, Stamm XI die stärkeren Querbinden auf. Die Modifikabilität beider Zeichnungsmerkmale transgrediert zwischen den beiden Stämmen, die der Querbindenzeichnung jedoch nur in geringem Umfange.

Die F_1 -*Bastarde* gleichen in ihrer *Farbe* größtenteils der braunen Elternrasse, doch variiert die Farbe der männlichen Bastarde bis zu dem Grau des Stamm XI. In Helligkeit und Querbindenzeichnung verhalten sich die Bastarde ausgesprochen intermediär, die Randflecken sind fast ebenso schwach wie bei Stamm XI ausgebildet. Ein typischer F_1 -Bastard ist in Tafel II, Fig. 22 abgebildet. In F_2 können die verschiedenen Extreme in der Ausbildung der Farbe, der Querbindenzeichnung, der Randflecken und der Helligkeit neu kombiniert sein. So stellt Tafel II, Fig. 23 ein helles, braunes Tier der F_2 mit starker Querbindenzeichnung, Fig. 24 ein helles graues mit schwacher, Fig. 25 ein ähnliches Tier aber mit starker Querbindenzeichnung dar. Fig. 26 bis 28 zeigen dunkle Tiere, von denen sich Fig. 28 durch die schwachen Querbinden, Fig. 27 durch die braune Farbe und Fig. 26 durch beide Merkmale von den typischen Vertretern des Stammes XI unterscheidet. Auch die Randflecken können bei jeder Kombination der drei genannten Merkmale stark, wie in Fig. 25 und 26 oder schwach wie in Fig. 23 und 24 ausgebildet sein. Qualitativ zeigt bereits die abgebildete Reihe von Tieren, daß *die gegensätzlichen Merkmale aller vier Paare frei kombinierbar* sind. Zur genaueren Analyse des Erbganges wurden die einzelnen Merkmale statistisch behandelt.

A. Die Vererbung des Färbungsunterschiedes: braun-grau.

In den verschiedenen Kreuzungszuchten fanden sich nur wenige Tiere, die hinsichtlich ihrer Farbe entweder zu keiner der beiden Ausgangsrassen paßten oder aber bei beiden hätten eingeordnet werden können. Um jedes einzelne Tier einer bestimmten *Farbklasse* zuweisen zu können, wurden einerseits deutlich braune, andererseits deutlich graue Tiere, nach ihren Helligkeitswerten abgestuft, zusammengelegt und die einzelnen zu prüfenden Tiere mit den annähernd gleich hellen braunen und grauen Tieren verglichen. Braune Tiere wurden in Klasse 1, graue in Klasse 3 eingeordnet. Alle Tiere, deren Zuordnung zu einer dieser beiden Klassen nicht sicher möglich war, wurden in einer Übergangsgruppe als Klasse 2 vereinigt. Die gefundenen absoluten Zahlen sind in Tab. 12 niedergelegt. Abb. 23 stellt das Ergebnis der Kreuzung in Form von Prozentkurven dar.

Tabelle 12.

Variationsreihen der Farbe (Klasse 1 = braun, 3 = grau) und der Querbindenzeichnung (1 = schwächste, 7 = stärkste Ausbildung) in den Stämmen V und XI und nach Kreuzung dieser Stämme (vgl. Abb. 23 und 25).

		Farbe				Querbindenzeichnung							
		1	2	3	n	1	2	3	4	5	6	7	n
Stamm V	♀	71			71	9	36	16	2				63
	♂	14			14	2	8	2					12
Stamm XI	♀		7	63	70		1	3	7	25	30	4	70
	♂		2	50	52		1	4	17	15	11	3	51
F ₁	♀	37	1		38		2	6	16	10	5		39
	♂	9	5	4	18	1	3	5	5	3	1		18
F ₂	♀	63	20	40	123	1	15	25	31	29	17	2	120
	♂	37	9	28	74		12	11	27	13	9	2	74
F ₁ × V	♀	66	12	1	79	3	31	15	18	14	1		82
	♂	37	9	7	53	8	15	8	14	4	2		51
F ₁ × XI	♀	20	7	23	50		8	14	27	28	29	5	111
	♂	22	9	26	57	1	9	12	24	7	3		56

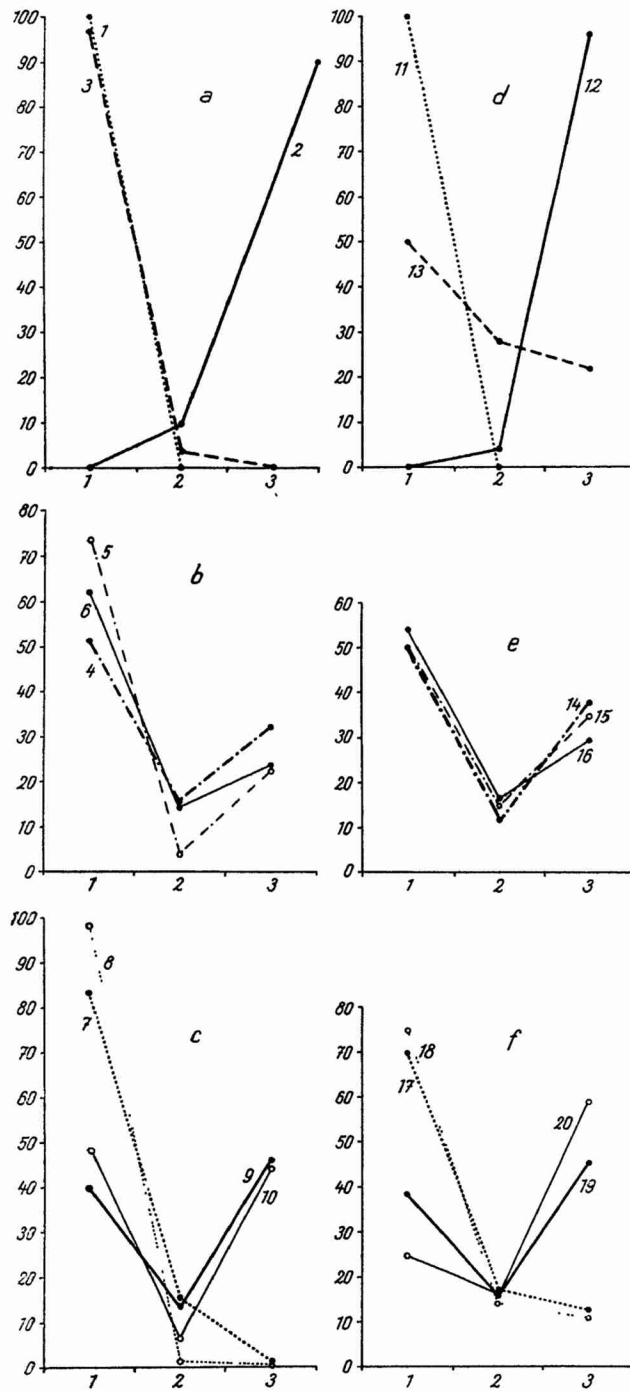


Abbildung 23.

Variationskurven der Farbe bei Weibchen (a—c) und Männchen (d—f) in den Stämmen V und XI und nach Kreuzung dieser Stämme. Klasse 1 = braun, Klasse 3 = grau. Kurve 1, 11: Stamm V; 2, 12: Stamm XI; 3, 13: F_1 ; 4, 14: F_2 ; 7, 17: Rückkreuzung mit Stamm V; 9, 19: Rückkreuzung mit Stamm XI; 5, 15: Erwartung für F_2 nach den Ausgangsrassen und F_1 ; 6, 16: Erwartung nach den Rückkreuzungen; 8, 18: Erwartung für die Rückkreuzung mit Stamm V; 10, 20: Erwartung für die Rückkreuzung mit Stamm XI. — Abszissen: Farbklassen; Ordinaten: % Tiere. (Vgl. Tab. 12.)

In F_1 erweist sich bei den Weibchen (Abb. 23 a, Kurve 3) Braun als fast absolut dominant. Die Bastardmännchen (Abb. 23 d, Kurve 13) dagegen transgredieren in ihrer Farbe von braun bis grau mit einem langsamen Abfall der Kurve nach grau zu. Dieser Unterschied der Geschlechter in F_1 beruht jedenfalls nicht auf der Wirkung eines geschlechtsgekoppelten Farbfaktors. In diesem Fall müßten die reziproken Kreuzungen verschieden sein; das ist jedoch nicht der Fall. Da bei der Mehlmotte¹⁾, wie bei anderen Schmetterlingen die Weibchen heterogamatisch sind, müßte der Unterschied im weiblichen Geschlecht bemerkbar sein. Die Weibchen müßten den geschlechtsgebundenen Faktor vom Vater erhalten. In unseren Versuchen waren jedoch die Weibchen aus reziproken Kreuzungen gleich: braunes Weibchen $\times$ graues Männchen ergab 28 braune Weibchen, die reziproke Kreuzung 9 braune und ein Weibchen der Übergangsklasse.

Das Resultat liegt also im Sinne einer *geschlechtskontrollierten Ausbildung der Färbung bei den Bastarden*. Da jedoch die Anzahlen von F_1 besonders bei den Männchen ziemlich klein sind, können wir diese Frage hier noch nicht endgültig entscheiden. Immerhin ist sehr auffallend, daß unter der größeren Anzahl von F_1 -♀♀ kein graues Tier vorhanden war, während bei den ♂♂ 22,2% grau waren.

Bei der *Rückkreuzung* mit dem grauen Ausgangsstamm spalten bei Weibchen und Männchen die Ausgangsphänotypen deutlich wieder heraus (Abb. 23 c, Kurve 9 und f, Kurve 19). Bei der Rückkreuzung mit der braunen Rasse steigt entsprechend dem Überwiegen der braunen Tiere in F_1 deren Anzahl noch weiter an (Abb. 23 c, Kurve 7 und f, Kurve 17). Aus der Variantenverteilung in den Ausgangsrassen und in F_1 lassen sich für den Fall einer monohybriden Spaltung die *zu erwartenden* Variationsreihen für die beiden Rückkreuzungen als Prozentreihen berechnen, indem man die jeweils auf die Summe 50 umgerechneten Variationsreihen von F_1 und von der zur Rückkreuzung verwandten Ausgangsrasse addiert. Auf diese Weise wurden die Kurven 8, 10, 18 und 20 in Abb. 23 gewonnen. Sie stimmen in Anbetracht der z. T. geringen Anzahlen von Individuen, die den Ansätzen zugrundegelegt werden konnten, sehr gut mit den Befunden überein. Bei den Weibchen liegt in beiden Rückkreuzungen die Anzahl der Übergangstiere der Klasse 2 offenbar etwas höher, als nach F_1 zu erwarten war. Aber die Anzahl der grauen Tiere (Klasse 3) liegt bei den Männchen in der Rückkreuzung mit der braunen Rasse (Kurve 17) um so viel höher als bei den Weibchen (Kurve 7),

1) Nach einer von Herrn H. WAGNER im hiesigen Institut durchgeführten Untersuchung.

Tabelle 13.

Variationsreihen der Anzahl dunkler Zeichnungsschuppen in den Randflecken bei den Stämmen V und XI und nach Kreuzung dieser Stämme (vgl. Abb. 26).

		Dunkle Zeichnungsschuppen in R ₂ —R ₅												n
		4	8	12	16	20	24	28	32	36	40	44	48	
Stamm XI	♀	1	12	23	33	21	4	2						96
	♂			2	6	16	14	3	1					42
Stamm V	♀			1	3	10	18	14	8	6	4	2		66
	♂				2	3	5	6	6	8	5	2		37
F ₁	♀		1	6	11	10	5	0	3					36
	♂					4	7	5	4	2				22
F ₂	♀		9	18	27	23	15	9	5					106
	♂		2	2	8	11	12	14	4	2	2	1		58
F ₁ × XI	♀	1	9	18	18	27	11	9	2					95
	♂				5	6	3	6	5	1				26
F ₁ × V	♀		5	8	27	28	24	23	8	6	1			130
	♂					2	2	5	5	4	3			21

Tabelle 14.

Variationsreihen der Helligkeit in den Stämmen V und XI und nach Kreuzung dieser Stämme. 1 = hellste, 5 = dunkelste Klasse (vgl. Abb. 29).

		Helligkeit					
		1	2	3	4	5	n
Stamm V	♀	30	27	14			71
	♂	11	21	9	5		46
Stamm XI	♀			4	38	95	137
	♂	2	0	8	10	32	52
F ₁	♀		10	21	11		42
	♂		1	10	5	2	18

		Helligkeit					
		1	2	3	4	5	n
F ₂	♀	19	19	34	31	11	114
	♂	8	9	20	21	16	74
F ₁ × V	♀	18	21	22	17	1	79
	♂	6	17	22	5	1	51
F ₁ × XI	♀	4	12	33	40	28	117
	♂	2	5	15	22	12	56

daß auch durch die Rückkreuzung die *Geschlechtskontrolliertheit der Färbung bei den Bastarden* bestätigt wird.

Aus den Variationskurven der P-Rassen und von F_1 ergibt sich, in entsprechender Weise wie für die Rückkreuzungen, auch für F_2 eine bestimmte Erwartung für den Fall monohybrider Spaltung. Sie ist in Abb. 23 b und e als Kurve 5 und 15 eingetragen. Auch durch Addition der beiden auf die Summe 50 umgerechneten Variationsreihen der Rückkreuzungen ergibt sich eine Prozentreihe, welche bei Monohybridie als F_2 zu erwarten ist. Diese Erwartung ist für beide Geschlechter in Abb. 23 b und e als Kurve 6 und 16 eingetragen. Die gefundene F_2 , Kurve 4 und 14, stimmt wieder mit den Erwartungen soweit überein, daß mit einer monohybriden Spaltung gerechnet werden kann. Wir bezeichnen das Faktorenpaar, welches den Färbungsunterschied bedingt, mit $F-f$. F sei der Faktor für braune, f der für graue Farbe.

B. Die Vererbung des Ausbildungsgrades der Querbindenzeichnung.

Die genetische Bearbeitung des Querbindenmusters wurde auf die Variantenreihe der *Distalbinden* gegründet. Auf S. 14 ff. wurde schon gezeigt, daß die Ausbildung der Distalbinden mit der der Proximalbinden in enger Korrelation steht. Die Variantenreihe der Distalbinden wurde in 7 Klassen abgeteilt, deren Grenzwerte in Abb. 24 dargestellt sind. Abb. 24 f entspricht dem Grenzwert

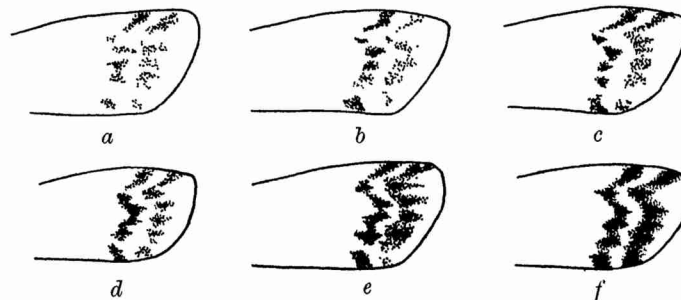


Abbildung 24.

Grenzwerte der Klasseneinteilung für die Stärke der Querbindenzeichnung.
a: Grenze zwischen Klasse 1 und 2; f: Grenze zwischen Klasse 6 und 7. Nur DI und DII eingezeichnet. Vergr. $5\frac{1}{2}\times$.

zwischen Klasse 6 und 7: Einzelne Lücken in den beiden breit ausgebildeten Binden sind durch so dichte Ansammlungen von Übergangsschuppen verbunden, daß bei Betrachtung mit bloßem Auge oder bei schwacher Lupenvergrößerung der Eindruck zweier völlig

geschlossener Binden entsteht. Nur bei stärkerer Lupenvergrößerung heben sich die einzelnen Pfeilflecken durch besondere Dunkelheit heraus. Bei dem Grenzwert zwischen Klasse 5 und 6 (Abb. 24e) sind beide Binden etwas schmaler, und in D_1 tritt eine kleine Unterbrechung auf, entweder in der Nähe des Hinterrandes oder in der gegen den Mittelfleck vorspringenden Ecke. D_{II} wird in der Gegend des Hinterrandes verwischt. Die eine für den Grenzwert zwischen Klasse 5 und 6 zugelassene Unterbrechung in D_1 kommt dadurch zustande, daß bei kaum verringerter Ausdehnung der mit Zeichnungsschuppen bestandenen Areale die Anzahl der

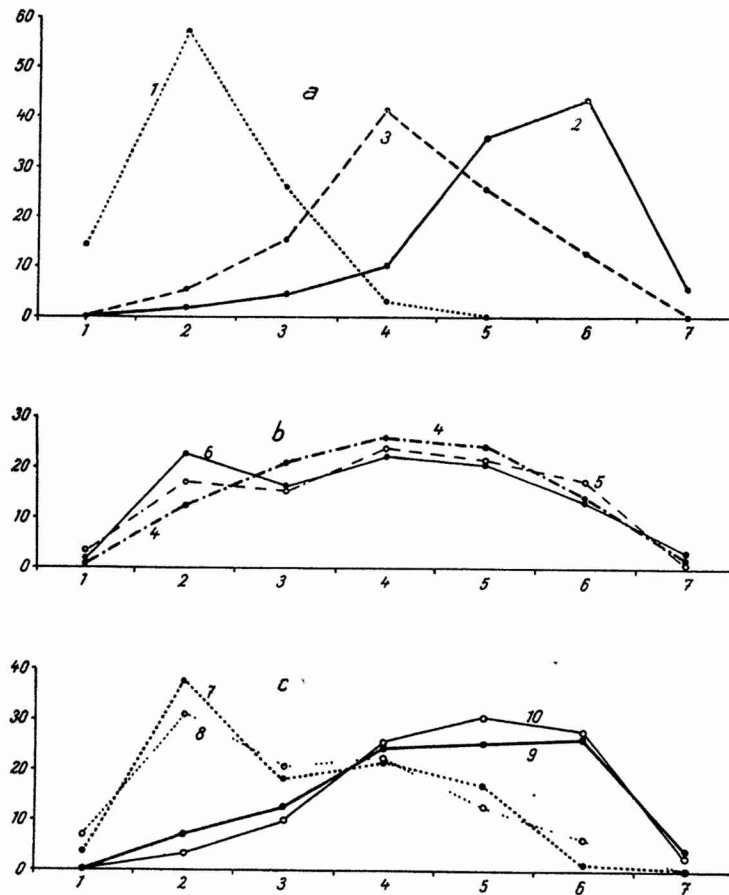
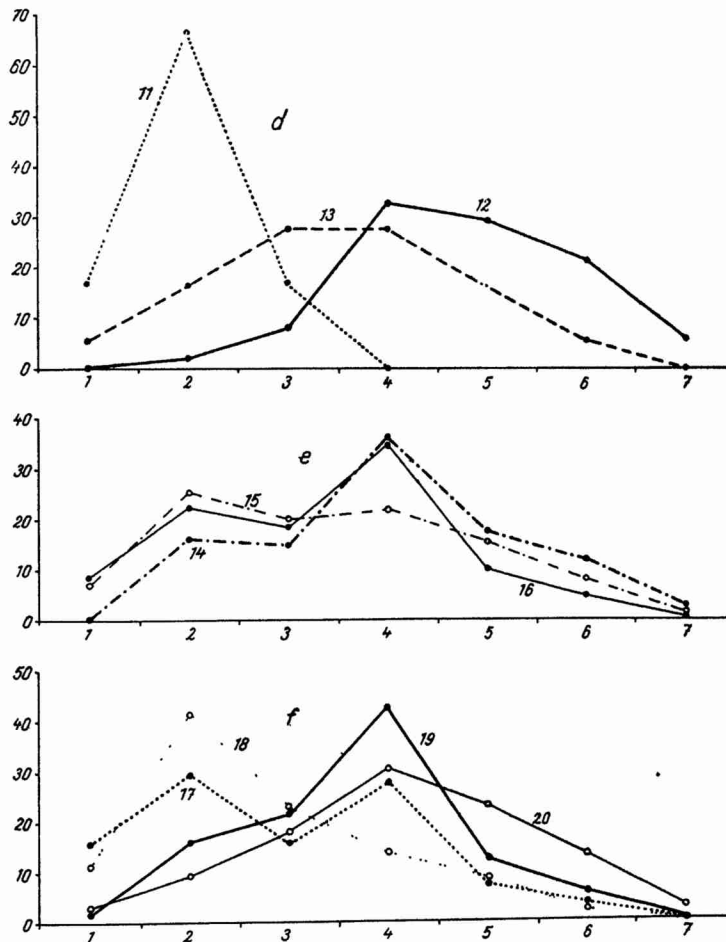


Abbildung 25.

Variationskurven für die Stärke der Querbindenzeichnung bei Weibchen (a—c) und Männchen (d—f) in den Stämmen V und XI und nach Kreuzung dieser Stämme. Klasse 1: schwächste, Klasse 7: stärkste Querbindenzeichnung.

dunklen Übergangsschuppen stark zurückgegangen ist. Bei dem Grenzwert zwischen Klasse 4 und 5 (Abb. 24d) besteht D_1 aus schmal zusammenhängenden Gruppen dunkler Zeichnungsschuppen. Die Binde ist an den beiden vorhin genannten Stellen unterbrochen. D_{II} ist verwaschen und gelegentlich ebenfalls unterbrochen. Bei dem Grenzwert zwischen Klasse 3 und 4 (Abb. 24c) ist D_1 mehrfach unterbrochen, jedoch als deutliche Fleckenreihe erhalten. Der Hauptunterschied gegen die nächst höhere Klassengrenze liegt in den Unterbrechungen von D_1 . D_{II} ist stark verwaschen, aber weniger deutlich von der zuletzt besprochenen Klassengrenze unterschieden.



Fortsetzung zu Abbildung 25.

Bezeichnung der Kurven wie in Abb. 23. — Abszissen: Klassen der Stärke der Querbindenzeichnung; Ordinaten: % Tiere. (Vgl. Tab. 12).

Bei dem Grenzwert zwischen Klasse 2 und 3 (Abb. 24b) besteht D_1 nur noch aus einzelnen kleinen und unscharfen Flecken, welche nur selten noch durch schmale Brücken miteinander in Verbindung stehen. Einzelne Flecken können sehr schwach ausgebildet sein oder ganz verschwinden. D_{II} ist unterbrochen und nur noch durch einzelne Fleckchen oder verwaschene Schuppenanhäufungen angedeutet. Der Grenzwert zwischen Klasse 1 und 2 (Abb. 24a) zeigt in D_1 und D_{II} nur noch einzelne Flecken oder unzusammenhängende Züge. Tiere, deren Querbindenzeichnung einem der Grenzwerte gleichkam, wurden wie bei allen statistischen Untersuchungen mit Klassenvarianten zur höheren Klasse gerechnet. Im allgemeinen ist in den untersuchten Rassen ein gleichmäßiges Ansteigen von D_1 und D_{II} entsprechend der Skala vorhanden. In zweifelhaften Fällen gab der Ausbildungsgrad von D_1 den Ausschlag.

Die beiden Ausgangsrassen transgredieren in Bezug auf die Querbindenzeichnung im weiblichen Geschlecht nur in geringem Grade, im männlichen Geschlecht etwas stärker (Abb. 25 und Tab. 12). Der Mittelwert liegt für die Weibchen mit $2,18 \pm 0,27$ ($M \pm 3m$) bzw. $5,32 \pm 0,36$ höher als für die Männchen, bei denen er $2,00 \pm 0,51$ bzw. $4,79 \pm 0,48$ beträgt. Die Streuung ist bei der schwach gezeichneten Rasse (σ für $\text{♀♀} = 0,71$, für $\text{♂♂} = 0,58$) geringer als bei der stark gezeichneten (σ für $\text{♀♀} = 0,97$, für $\text{♂♂} = 1,11$). Die Zeichnung der F_1 -Bastarde ist intermediär, und zwar ist sie wieder bei den Weibchen ($M \pm 3m = 4,27 \pm 0,48$) stärker als bei dem Männchen ($3,50 \pm 0,90$). Die Streuung ist beträchtlich, sie beträgt bei den Weibchen 1,03, bei den Männchen 1,26. Die Kurve der F_1 -Bastarde überlagert die Kurve der stark gezeichneten Ausgangsrasse stärker als die der schwach gezeichneten. Die Erwartungen für Rückkreuzungen und für F_2 bei monohybridem Erbgang sind wieder in der auf S. 58f. angegebenen Weise konstruiert worden. Die gefundenen Rückkreuzungs-Kurven entsprechen diesen Erwartungen im ganzen gut, besonders bei den zahlreicheren Weibchen. Die Rückkreuzung mit der schwächer gezeichneten Rasse ergibt zweigipfelige Kurven, deren Maxima bei den Weibchen mit dem Maximum der schwächer gezeichneten P-Rasse und dem der F_1 -Bastarde übereinstimmen. Bei den Männchen ist die Zweigipfeligkeit noch stärker als sie nach den Werten der Elternrassen und der F_1 zu erwarten wäre. Bei der Rückkreuzung mit der stärker gezeichneten Rasse ist eine Zweigipfeligkeit in beiden Geschlechtern nicht vorhanden und bei der Transgression der P- und F_1 -Kurven auch nicht zu erwarten. Die F_2 -Kurve ist bei den Weib-

chen sehr flach, bei den Männchen sind leichte Erhebungen, die den herausgespaltenen Ausgangsrassen entsprechen, deutlich ausgeprägt, und zwar auf der Seite der hohen Zeichnungsklassen in etwas höherem, auf der Seite der niederen Zeichnungsklassen in etwas geringerem Maße als der Erwartung entspricht. Insgesamt entsprechen die F_2 - und Rückkreuzungskurven durchaus einer *monohybriden Kreuzung*.

Tabelle 15.

Korrelationskoeffizienten zwischen den einzelnen untersuchten Merkmalen in den Stämmen V und XI und nach Kreuzung dieser Stämme.

	Querbinden:	Randflecken:		Helligkeit:		
	Farbe	Farbe	Querbinden	Farbe	Querbinden	Randflecken
Stamm V	—	—	$-0,08 \pm 0,13$	—	$+0,22 \pm 0,12$	$+0,20 \pm 0,12$
Stamm XI	—	—	$-0,17 \pm 0,13$	—	$-0,09 \pm 0,12$	$+0,18 \pm 0,10$
F_1	—	—	$-0,12 \pm 0,16$	—	$+0,11 \pm 0,16$	$+0,42 \pm 0,14$
F_2	$-0,14 \pm 0,12$	$-0,14 \pm 0,11$	$+0,03 \pm 0,10$	$+0,10 \pm 0,09$	$+0,29 \pm 0,09$	$-0,01 \pm 0,10$
$F_1 \times V$	$-0,11 \pm 0,11$	$+0,10 \pm 0,13$	$0,00 \pm 0,13$	$+0,07 \pm 0,11$	$-0,13 \pm 0,11$	$+0,13 \pm 0,13$
$F_1 \times XI$	$+0,23 \pm 0,14$	$-0,02 \pm 0,15$	$-0,19 \pm 0,10$	$+0,07 \pm 0,14$	$+0,02 \pm 0,10$	$+0,32 \pm 0,09$

Die Faktoren, welche den hier analysierten Unterschied in der Ausbildung der Querbindenzeichnung bei den Stämmen V und XI bedingen, können nun mit den Farbfaktoren $F-f$ nicht identisch sein. Jeder Zeichnungsgrad tritt in den verschiedenen Farb-abstufungen auf, und die Verteilung der Zeichnungs- und der Farbvarianten zeigt in F_2 und in den Rückkreuzungen keine Korrelation. In der 1. Spalte der Tab. 15 sind die Korrelationskoeffizienten für die Weibchen aufgeführt. Bei den Ausgangsrassen und F_1 lassen sich der geringen Variabilität der Farbe wegen keine Koeffizienten berechnen. Nach der Verteilung der wenigen nicht grauen Tiere im Stamm XI besteht auch hier keine Korrelation zwischen Farbe und Querbindenzeichnung. Bei F_2 und den Rückkreuzungen schwanken die Korrelationskoeffizienten um Null, und keiner erreicht die doppelte Größe seines Fehlers.

Die Unterschiede in der Ausbildung des Querbindenmusters werden also durch ein eigenes Genpaar bedingt. Wir nennen es $Q-q$, wobei mit Q das Gen für starke Ausbildung der Querbindenzeichnung entsprechend der Rasse XI, mit q das Gen für schwache Ausbildung derselben entsprechend der Rasse V bezeichnet sei.

C. Die Vererbung der Schuppenanzahl in den Randflecken.

Die Variationsbreite des Systems der Randflecken läßt sich unmittelbar nach Schuppenanzahlen abteilen. Die dunklen Zeichnungsschuppen in R_2 bis R_5 heben sich wesentlich schärfer von der Umgebung ab, als es bei den Zeichnungselementen der Querbinden und der Schatten der Fall ist (vgl. Taf. I und S. 7, 9). Bei Stamm XI, welcher die stärkere Querbindenzeichnung aufweist, sind alle Randflecken im Vergleich zu Stamm V verhältnismäßig schwach ausgebildet. Den ersten Randfleck berücksichtigen wir seiner meist unklaren Begrenzung wegen nicht. Die übrigen vier Randflecken R_2 bis R_5 behandeln wir zunächst in ihrer Gesamtheit und untersuchen das Verhalten der Summe der dunklen Zeichnungsschuppen in allen vier Flecken in den P-Rassen und den Kreuzungen (Tab. 13 und Abb. 26). Die Variationskurven der P-Rassen (Abb. 26 a, Kurve 1, 2 und d, Kurve 11, 12) haben ihre Mittelwerte für Weibchen bei $17,40 \pm 1,44$ in Stamm XI und bei $29,36 \pm 2,58$

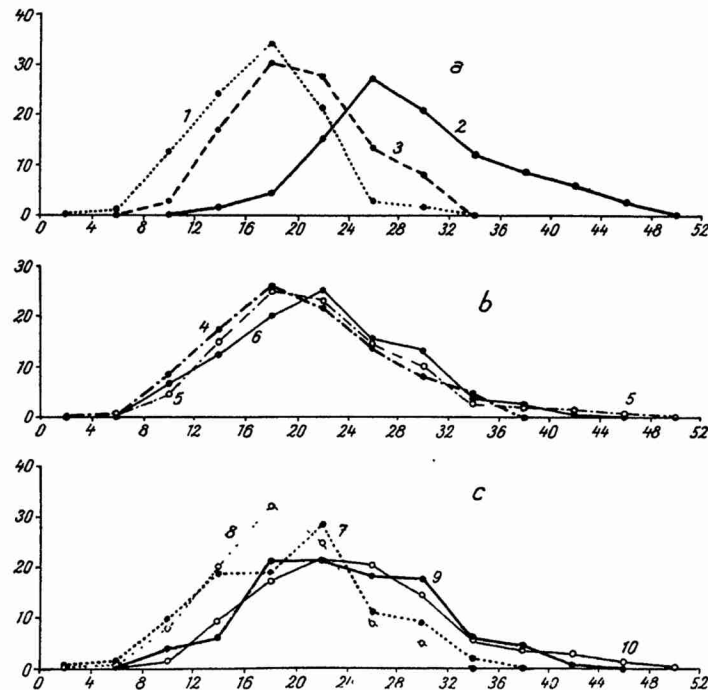
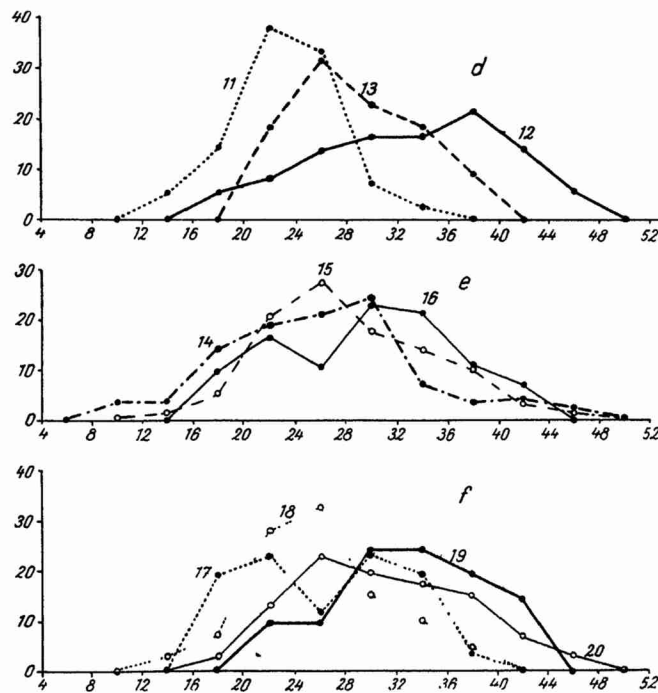


Abbildung 26.

Variationskurven der Anzahl dunkler Zeichnungsschuppen in den Randflecken R_2 — R_5 bei Weibchen (a—c) und Männchen (d—f) der Stämme V und XI und nach Kreuzung dieser Stämme. Kurve 1, 11: Stamm XI; 2, 12: Stamm V; 3, 13: F_1 ; 4, 14: F_2 ; 7, 17: Rückkreuzung mit Stamm XI;

in Stamm V, für Männchen bei $23,24 \pm 2,04$ in Stamm XI und bei $33,04 \pm 4,02$ in Stamm V. Die Kurven der verschiedenen Stämme transgredieren ziemlich stark, und die der Männchen liegen erheblich höher als die der Weibchen (vgl. hierzu Tab. 4, S. 19). In F_1 liegt der Mittelwert für die Kurve der Weibchen bei $20,72 \pm 2,82$, für die der Männchen bei $28,72 \pm 3,12$. Die Bastarde sind intermediär, jedoch liegt bei den Weibchen der Mittelwert näher an dem der schwächer gezeichneten Rasse, und bei den weniger zahlreichen Männchen liegt das Maximum der F_1 -Kurve ebenfalls auf der Seite der Rasse mit den schwächeren Randflecken. Wir betrachten zunächst die Kreuzungsergebnisse bei den Weibchen. Da die P-Kurven und die F_1 -Kurve weitgehend transgredieren, ist bei monohybrider Spaltung in F_2 eine flache Kurve (5 in Abb. 26 b) zu erwarten, deren Maximum und allgemeiner Verlauf mit der gefundenen Kurve 4 gut übereinstimmen. Bei den Rückkreuzungen ist eine Zweigipfeligkeit, wie sie für die Farbe und für die Querbindenzeichnung gefunden



Fortsetzung zu Abbildung 26.

9, 19: Rückkreuzung mit Stamm V; 5, 15: Erwartung für F_2 nach den Ausgangsrassen und F_1 ; 6, 16: dasselbe nach den Rückkreuzungen; 8, 18: Erwartung für die Rückkreuzung mit Stamm XI; 10, 20: Erwartung für die Rückkreuzung mit Stamm V. — Abszisse: Anzahl dunkler Zeichnungsschuppen in den Randflecken R_2-R_5 ; Ordinaten: % Tiere. (Vgl. Tab. 13).

wurde, nicht zu erwarten. Die Verschiebung beider Rückkreuzungskurven nach der Seite derjenigen Elternrasse, mit der die Rückkreuzung ausgeführt wurde, steht mit der Mendelspaltung im Einklang. Die Rückkreuzung mit der stark gezeichneten Rasse läßt bei dem erheblichen Auseinanderfallen der F_1 - und der P-Kurve einen sehr abgeflachten Gipfel zwischen den Klassen 16—20 und 28—32 erwarten (Kurve 10). Die gefundene Rückkreuzung (Kurve 9) zeigt in diesen Klassen ein sehr breites Plateau, das stark für monohybride Spaltung spricht. Die Erwartung für F_2 , die sich aus den beiden Rückkreuzungen ergibt (Kurve 6 in Abb. 26),

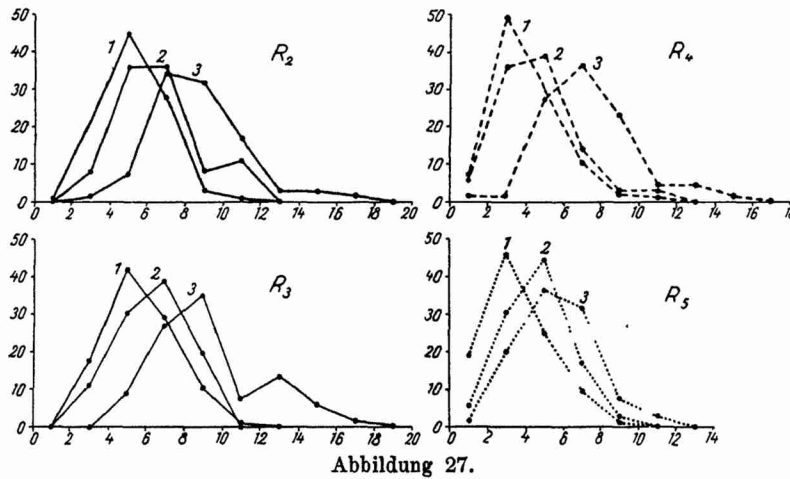


Abbildung 27.
Verschiebung der Variationskurven für die Anzahl dunkler Zeichnungsschuppen in den Randflecken R_2 — R_5 mit dem Genotyp. 1: Stamm XI; 2: F_1 ; 3: Stamm V.
— Abszisse: Anzahl dunkler Zeichnungsschuppen; Ordinate: % Tiere.

stimmt in ihrem ganzen Verlauf ebenfalls gut mit dem Befund überein. Die Kurven für F_2 und für die Rückkreuzungen bei den Männchen (Abb. 26 e und f) zeigen des geringeren Zahlenmaterials wegen z. T. erhebliche Schwankungen, doch spricht keine ihrer Abweichungen von den Erwartungen im Sinne eines polyhybriden Erbganges der Stärke der Randflecken. In der Rückkreuzung mit der schwächer gezeichneten Rasse (Abb. 26, Kurve 17) tritt eine Halbierung der Kurve nach zwei Phänotypengruppen über die Erwartung scharf zu Tage.

Der Unterschied in der Ausbildung des Randfleckensystems zwischen den Stämmen XI und V und das intermediäre Verhalten von F_1 zeigt sich auch, wenn man die mittlere Schuppenanzahl in den einzelnen Flecken des Randfleckensystems zugrunde legt. In Abb. 27 ist die Verschiebung der Variationskurven der drei Geno-

typen für jeden einzelnen Randfleck dargestellt. Abb. 28 zeigt die Scharen der Variationskurven der vier Randflecken eines jeden der drei Genotypen. Die Mittelwerte der Schuppenanzahlen gibt folgende Aufstellung:

	R_2	R_3	R_4	R_5
Stamm XI	4,80	5,26	3,59	3,08
F_1	6,09	5,84	4,26	4,06
Stamm V	8,24	8,76	6,84	5,14

Die Mittelwerte werden für alle vier Randflecken gleichsinnig verschoben.

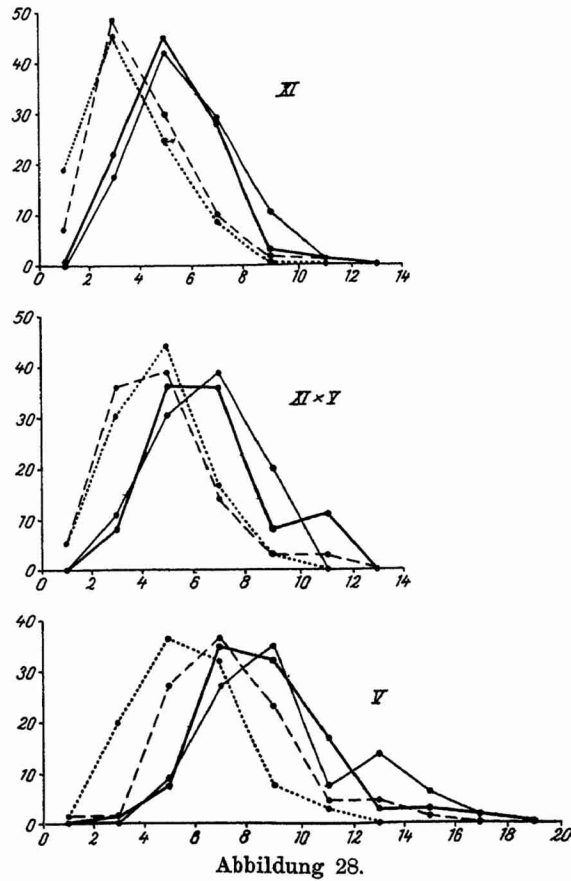


Abbildung 28.

Verschiebung der Kurvenscharen für die vier Randflecken R_2 — R_5 von der Ausgangsrasse XI über die Bastarde $XI \times V$ zu der Ausgangsrasse V. — R_2 ; — R_3 ---- R_4 R_5 . — Abszissen und Ordinaten wie in Abb. 27.

Bei den Ausgangsrassen zeigt die Anzahl der Schuppen in den verschiedenen Randflecken eine *positive Korrelation*. Sie ist

Tabelle 16.

Korrelation zwischen den Randflecken R_2 und R_3 (a—c) und zwischen R_4 und R_5 (d—f) in den Stämmen XI, V und F_2 aus der Kreuzung dieser Stämme.

a) Stamm XI

		R_2										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
R_3	2		1									
	3		1	6	2	2	2	2	1			
	4	1	1	3	3	4	4	3				
	5		1	5	4	9	3	2				
	6			2	2	5	6					
	7			1	2	4	4	1				
	8				4	2	2	1	1			
	9											
	10										1	
									1			

 $r = 0,33 \quad m_r = 0,09$

d) Stamm XI

		R_4										
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
R_5	0				1							
	1		3	5	6	2	1					
	2		1	1	10	4	3	2	1			
	3	1	2	6	2	5	4			1		1
	4			1	3	2	4	1	1			
	5			4	4	2		1				
	6			1	2	2		2				
	7			1				1				
	8							1				

 $r = 0,18 \quad m_r = 0,10$

b) Stamm V

		R_2															
		3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		
R_3	4							1									
	5	1	1				3			1							
	6			2			3			1							
	7				1	3	4	3	1								
	8		1	1		4	3		2	2							
	9				2	2	4	1									
	10						1	1			1	1				1	
	11				1												
	12					1		2	1	2							
	13					2											
	14			1				1	1								
	15																
	16																1

 $r = 0,49 \quad m_r = 0,09$

e) Stamm V

		R_4															
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
R_5	1							1									
	2					2		1	2								
	3			1		1	2	1	2		2						
	4	1				3		2	3	1	1		1				
	5					2	3	1	1	1	1	1					
	6					2	2	4	1	2	1						
	7					1	1	2	1	3							
	8							2				1					
	9							1					1				
	10										1	1					

 $r = 0,30 \quad m_r = 0,11$ c) $F_2, XI \times V$

		R_2									
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	
R_3	2		1	2	1	1					
	3		4	1	4	2	1				
	4	2	2	3	2	2					
	5	1	2	5	2	1	2	3		1	
	6		1	2	3	2	3	4			
	7	1	1	1	3	4	2	3	2		
	8			1	3	1	2	5	3		
	9			1	2	2		1		1	
	10								1		
	11								1	2	
	12				1		1				

 $r = 0,43 \quad m_r = 0,08$ f) $F_2, XI \times V$

		R_4										
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
R_5	0		2			1						
	1		2	4	2	1		1				
	2		1	4	3	6	3		1			
	3			2	4	8	4	5		1		
	4		1	2	7	4	4	3	1	1		
	5	1			2	2	3	2	3	1		
	6					2	1	2	1	2	1	
	7					1			1			
	8						1		2			1

$r = 0,59$
 $m_r = 0,06$

 $r = 0,59 \quad m_r = 0,06$

verhältnismäßig hoch zwischen den drei ersten hier behandelten Randflecken und schwach zwischen dem 5. Randfleck einerseits, dem 2., 3. oder 4. andererseits; d. h. R_2 , R_3 und R_4 werden im wesentlichen gleich modifiziert, die Modifikabilität des 5. Randflecks ist aber von der der anderen unabhängiger. Bei der stark gezeichneten Rasse ist die Korrelation erheblich stärker als bei der schwach gezeichneten. In Tab. 16a, b, d, e sind als Beispiele die Korrelationen zwischen dem 2. und 3. sowie zwischen dem 4. und 5. Randfleck bei den beiden Stämmen dargestellt. In F_2 wird diese Korrelation nicht gestört (Tab. 16c und f), wie es der Fall sein müßte, wenn für die Schuppenanzahl der einzelnen Flecken frei kombinierbare Faktoren vorhanden wären. Zwischen dem 4. und 5. Randfleck ist die Korrelation in den Ausgangsrassen, wie erwähnt, sehr klein; in F_2 wird sie wesentlich erhöht. Das ist verständlich; denn nun verteilen sich verschiedene Genotypen in der Variationsbreite, und die höchsten Ausbildungsgrade des Randflecks 5 kommen nur bei einer bestimmten Genotypenkombination vor, welche auch die Schuppenanzahl in den übrigen Randflecken zu einer bestimmten Höhe bringt. Die Ausprägung einzelner Randflecken läßt sich also nicht frei kombinieren. Es ergibt sich daraus, daß die Schuppenanzahl in der Gesamtheit der Randflecken durch einen gemeinsamen Faktor bedingt wird.

Wie die in der zweiten und dritten Spalte der Tab. 15 (S. 63) aufgeführten Werte zeigen, besteht zwischen der Stärke der Randflecken einerseits, der Farbe und der Stärke der Querbindenzeichnung andererseits weder in den Ausgangsrassen noch in den verschiedenen Kreuzungszuchten eine Korrelation. Das Faktorenpaar, welches den Unterschied in der mittleren Ausprägung der Randflecken zwischen den Stämmen XI und V bestimmt, kann also mit keinem der bisher analysierten Faktoren $F-f$ und $Q-q$ identisch sein. Es muß vielmehr ein eigenes Faktorenpaar hierfür eingeführt werden. Wir nennen es R und r , von denen R die stärkere, r die schwächere Ausbildung der Randflecken bedingt. RR hat die Wirkung, daß der Mittelwert, um den die Anzahl dunkler Zeichnungsschuppen in jedem einzelnen Randfleck schwankt, auf einem höheren Niveau liegt als bei rr und Rr . Die Streuung um die jeweiligen Mittelwerte ist bei RR etwas größer als bei rr .

Die beiden letzten Abschnitte haben gezeigt, daß die Stärke der Ausbildung der Querbinden und die der Randflecken durch verschiedene Genpaare beeinflusst werden. Damit ist ein neues Ergebnis über die Unabhängigkeit der Zeichnungssysteme voneinander

gewonnen. SCHWANWITSCH¹⁾, SÜFFERT²⁾, HENKE³⁾ haben ihr unabhängiges Variieren von *Art zu Art* und innerhalb einzelner Arten bei natürlichen *Populationen im Freien* festgestellt. KÜHN⁴⁾ zeigte, daß im *Temperaturexperiment*, das während einer sensiblen Periode der Puppe angreift, die Zeichnungssysteme unabhängig voneinander *modifikabel* sind. Hier ist nun auf Grund von Selektionszuchten und Kreuzungsexperimenten festgestellt, daß Faktoren, welche den Ausbildungsgrad bestimmter Zeichnungssysteme, der Querbinden und der Randflecken, bestimmen, unabhängig mutieren und spalten, daß also *verschiedene Mendelfaktorenpaare die einzelnen Zeichnungssysteme beeinflussen*. Wir können somit im Hinblick auf die Modifikationsexperimente schließen, daß die *Vorgänge, welche in den sensiblen Perioden der einzelnen Zeichnungssysteme beeinflußt werden, von bestimmten Genen abhängig* sind. Damit scheint uns ein weiterer Schritt in der genetischen Analyse des Zeichnungsmusters getan.

D. Die Vererbung des Helligkeitsgrades.

Die Helligkeit des Untergrundes, von dem sich die Zeichnung abhebt, ist ein zusammengesetztes Merkmal. Sie wird bedingt durch den Pigmentierungsgrad der Untergrundschuppen, die Breite der weißen Ränder dieser Schuppen und durch die Einstreuung dunkler Zeichnungsschuppen im Untergrund außerhalb der einzelnen Zeichnungselemente (vgl. S. 4, 9). Diese verschiedenen Komponenten des Phänotypus sind hier nicht getrennt behandelt. Die Helligkeit wurde als Ganzes bei schwacher Lupenvergrößerung beurteilt, und die Variationsbreite wurde abgeteilt durch vier in ihrer Helligkeit möglichst gleich abständige Flügel als Grenzen von 5 *Klassen*. Dem Augenschein nach beruht die Helligkeitsabstufung in den Stämmen V und XI in erster Linie auf dem Pigmentierungsgrad der einzelnen Untergrundschuppen. Bei der dunkleren Ausgangsrasse, Stamm XI, liegt das Maximum beider Geschlechter in Klasse 5 (Abb. 29, Kurve 2 und 12). Der Mittelwert beträgt für die Weibchen $4,66 \pm 0,15$, für die Männchen $4,35 \pm 0,42$. Bei der helleren Ausgangsrasse, Stamm V, sind die Männchen mit $2,17 \pm 0,42$ dunkler als die Weibchen, deren Mittelwert $1,78 \pm 0,27$ beträgt. Das Maximum liegt für die Männchen in Klasse 2, während das der Weibchen in Klasse 1 liegt. Die Bastarde sind intermediär, und zwar

-
- 1) Angeführt auf S. 10.
 2) " " " 10.
 3) " " " 10.
 4) " " " 12.

sind die Männchen mit dem Mittelwert $3,45 \pm 0,54$ etwas dunkler als die Weibchen, deren Mittelwert bei $3,03 \pm 0,09$ liegt. F_2 und die Rückkreuzungen mit beiden Ausgangsrassen stimmen im allgemeinen Kurvenverlauf gut mit der Erwartung für *monohybride Spal-*

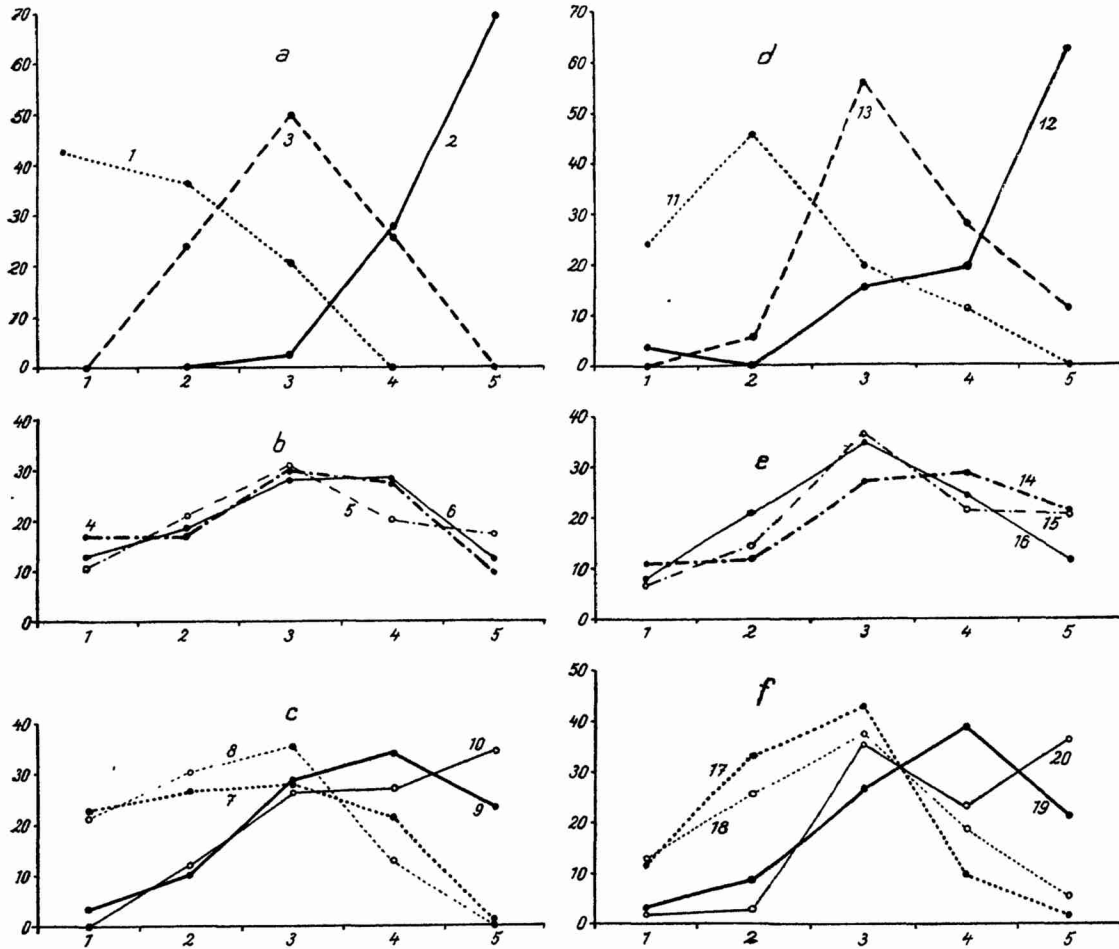


Abbildung 29.

Variationskurven der Helligkeit bei Weibchen (a—c) und bei Männchen (d—f) in den Stämmen V und XI und nach Kreuzung dieser Stämme. Klasse 1: hellste, Klasse 5: dunkelste Klasse. Bezeichnung der Kurven wie in Abb. 23. — Abszissen: Helligkeitsklassen; Ordinaten: % Tiere. (Vgl. Tab. 14.)

tung überein, doch kehrt eine Abweichung von den Erwartungen in Kurve 4, 9 und 19 wieder, die vielleicht nicht zufällig ist: Die höchste Variantenklasse weist eine niederere, die vorletzte aber eine höhere Anzahl von Individuen auf, als der Erwartung entspricht. Es scheint hiernach, daß eine Verschiebung gegenüber

der Erwartung bei monohybrider Spaltung nach der Mitte der Kurve zu stattfindet. Dieser Befund liegt im Sinne einer dimeren Bedingtheit der Helligkeit. Die anderen Flügel dieser Kurven sowie die Rückkreuzung mit der hellen Rasse (Kurve 7 und 17) liegen aber nicht im Sinne einer Interpretation durch Dimerie. Es erscheint daher möglich, daß zur Erreichung der *allerdunkelsten Varianten* das Zusammenwirken von zwei Faktorenpaaren nötig ist. Diejenigen Individuen, bei denen nicht beide Paare homozygot sind, würden in niederere Variantenklassen rücken. Da die „Helligkeit“ ein zusammengesetztes Merkmal ist (vgl. S. 70), wäre ihre Bedingtheit durch mehrere Faktorenpaare nicht unerwartet.

Im wesentlichen läßt sich aber auch für die Vererbung der Helligkeit mit *einem Faktorenpaar* rechnen. Dieses Faktorenpaar fällt jedenfalls mit keinem der bisher bestimmten zusammen, denn in diesem Fall müßten zwischen der Helligkeit und der Farbe oder dem Ausbildungsgrad der Querbinden oder der Schuppenanzahl in den Randflecken eine ausgesprochene Korrelation allgemein vorhanden sein oder sich mindestens in F_2 und den Rückkreuzungen einstellen, wie sich dies in der Tat bei der Betrachtung der einzelnen Randflecken gezeigt hat, die durch einen gemeinsamen Faktor bestimmt werden (vgl. S. 67 ff.). Die Helligkeit steht zu der Ausbildung der Randflecken innerhalb der beiden reinen Stämme und F_1 so in Korrelation, daß die dunkleren Tiere die stärkeren Randflecken zeigen (Tab. 15, S. 63). Diese Korrelation kann (muß nicht bei ihrer z. T. geringen Größe) dafür sprechen, daß eine Bedingung besteht, die für Tiere *desselben Genotypus* beide Merkmale gleichsinnig steigert. Mit dem genotypischen Unterschied der beiden Stämme kann sie aber nichts zu tun haben; denn bei ihnen sind die beiden Merkmale in entgegengesetztem Sinne verschieden: Die helle Rasse hat die stärker entwickelten Randflecken. Dem entspricht, daß die Korrelation in F_2 praktisch gleich Null wird. Sonst sind die gefundenen Korrelationskoeffizienten zwischen der Helligkeit einerseits und der Farbe, dem Ausbildungsgrad der Querbinden und der Randflecken andererseits entweder zu klein, oder sie schwanken unsystematisch zwischen positiven und negativen Werten.

Aus denselben Gründen kann man nicht Kombination mit einem der von uns festgelegten Allele ($F-f$, $Q-q$, $R-r$) für die Realisation der dunkelsten Varianten verantwortlich machen, deren zu geringe Anzahl bei den Weibchen in F_2 und bei den Rückkreuzungen mit der dunkeln Rasse auffiel.

Das *Genpaar*, welches — jedenfalls in der Hauptsache — den *Helligkeitsunterschied* zwischen den Rassen V und XI bedingt, be-

zeichnen wir mit $H-h$, wobei H das Gen für den Helligkeitsgrad der dunklen Rasse, h das Gen für den der helleren Rasse bedeutet.

Ergebnisse:

Folgende Unterschiede zwischen den Stämmen V und XI werden durch voneinander unabhängige Genpaare bedingt:

Braune und graue Färbung ($F-f$),

Geringere und größere Helligkeit des Flügelgrundes ($H-h$),

Starke und schwache Ausbildung der Querbinden ($Q-q$),

Größere und geringere Schuppenanzahl in den Randflecken ($R-r$).

Für die Analyse der Zeichnungssysteme des Mehlmottenflügels ist damit gezeigt, daß mindestens der Ausbildungsgrad des Querbindensystems und des Randfleckensystems durch voneinander unabhängige Gene bedingt werden. Und zwar wird durch ein Gen jeweils das ganze System in seinem Ausbildungsgrad bestimmt.

VII. Die glasflügeligen Stämme.

Im November 1924 traten in mehreren bei Zimmertemperatur gehaltenen Zuchten Tiere auf, bei denen unmittelbar nach dem Schlüpfen größere Teile des Flügels schuppenlos und glashell durchsichtig waren. Diese „*Glasflügeligen*“ wurden in getrennte Zucht genommen, und zwar wurden sie möglichst nur unter sich gekreuzt. Dies gelang jedoch nicht oft, weil meist nicht glasflügelige ♂♂ und ♀♀ gleichzeitig vorhanden waren. In den Nachzuchten der gelungenen Paarungen traten jedoch nur normale Tiere auf, so daß wir zunächst an der Erbllichkeit des Merkmals zweifelten. März 1926 erschienen weitere Glasflügelige in Zuchten, die bei 25° gehalten wurden. Diese wurden wieder isoliert und bei 25° weitergezogen. In diesen Zuchten traten nun regelmäßig Glasflügelige auf; und es gelang, Stämme herauszuzüchten, bei denen ein *bestimmter Prozentsatz von Tieren stets glasflügelig* war, auch wenn phänotypisch normale Tiere als Zuchteltern verwandt wurden. Hieraus ergab sich, daß die Glasflügeligkeit erblich und in unsern Stämmen bis normal transgredierend modifikabel ist. Sie verhält sich also wie manche bei *immer umschlagenden Sippen* von Pflanzen bekannte Merkmale.

A. Die verschiedenen Formen der Glasflügeligkeit.

Die glasflügeligen Tiere kommen in *zwei Haupttypen* vor. Bei dem ersten Typus breitet sich die Glasflügeligkeit in verschiedenem Grade auf den Hinter- und Vorderflügeln aus, und der Eindruck einer vollständigen, glasartigen Durchsichtigkeit eines Bezirks kommt dadurch zustande, daß die Schuppen in recht genau gleicher Ausdehnung auf der Ober- und Unterseite der Flügel fehlen (Tafel V Fig. 1a und b). Die Entschuppung beginnt bei den niederen Graden der Glasflügeligkeit auf den Hinterflügeln und erreicht die Vorderflügel erst bei höheren Stufen. Bei dem zweiten Haupttypus treten schuppenfreie Bezirke nur auf den Vorderflügeln und hier in den meisten Fällen nur auf der Oberseite auf, während die Unterseite normal beschuppt ist (Tafel V Fig. 2a und b). Auch in der Ausbreitung der schuppenlosen Bezirke auf den Vorderflügeln unterscheiden sich die beiden Typen. Beim 1. Typus hängt der schuppenfreie Bezirk der Vorderflügel, wenn er einige Ausdehnung gewinnt, immer mit dem Hinterrand

und Außenrand des Flügels zusammen. Bei dem zweiten Typus erscheint der schuppenfreie Bezirk auf der Oberseite der Vorderflügel zunächst als ein „Augenfleck“ nahe der Flügelspitze in der Region der Adern r_4 , m_1 und m_2 und breitet sich mit steigender Ausdehnung ungefähr konzentrisch über die Breite des Flügels aus. Dabei bleiben die Schuppen am Hinterrand und Außenrand des Flügels sowie die Randfransen erhalten, während diese letzteren beim ersten Typus in der Regel schon bei geringen Graden der Glasflügeligkeit verloren gehen (vgl. Tafel V, Fig. 1 und 2 und Abb. 30 b—d und 31 g, h).

Die Ausbildung der schuppenlosen Bezirke bei den „Augenflecktieren“ des zweiten Haupttypus scheint selbständig erblich zu sein. Nachdem nämlich eine Reihe von Nachzuchten von abgeänderten Eltern des Augenflecktypus normal geschlüpft waren, traten in einer von einem abgeänderten ♀ abstammenden Massenzucht im Lauf von 10 Monaten neben 160 normalen und 3 Glasflügeligen des ersten Haupttypus 4 Augenflecktiere auf (2 ♂♂ und 2 ♀♀). Ein weiteres ♂ zeigte an derselben Stelle, an der bei den Augenflecktieren die Schuppen fehlen, einen kleinen Bezirk heller, fast weißer Schuppen. Das abgeänderte ♀, von dem diese Zucht ausging, stellte eine auch sonst gelegentlich beobachtete besondere Form des Augenflecktypus dar, bei welcher an derselben Stelle, die sonst den Augenfleck trägt, ein ungefähr kreisförmiges Stück der Flügelfläche fehlt, so daß der Vorderflügel nahe der Spitze von einem runden Loch durchbohrt ist. Unter den sehr zahlreichen Nachzuchten von Glasflügeligen des ersten Haupttypus wurden Augenflecktiere bisher nicht beobachtet.

Die Glasflügeligen des ersten Typus, mit denen sich dieser Teil der Untersuchungen weiterhin allein beschäftigt, lassen sich zwanglos in einer einsinnigen Variantenreihe anordnen. Wir haben diese Variantenreihe für die Untersuchung der Modifikabilität und der Erbllichkeit des Merkmals in 9 Klassen abgeteilt, deren Grenzen in Textabb. 30 wiedergegeben sind. a stellt ein völlig normal beschupptes Tier dar. Solche Tiere sowie alle diejenigen, bei denen die entschuppten Areale noch kleiner sind als bei dem in b wiedergegebenen Tier, bilden die Klasse 1. Das Tier b bildet die Grenze zwischen Klasse 1 und 2. Tiere, die ihm gleichen, werden zur Klasse 2 gerechnet, wie überhaupt bei den statistischen Erhebungen Varianten, die einem Grenzwert gleich sind, zur höheren Klasse gezählt werden. Die Entschuppung beginnt auf dem Hinterflügel in der Nähe des Afterwinkels und betrifft hier in der Regel sowohl die Flügelfläche als auch die Randfransen. In Klasse 3

(unterer Grenzwert Abb. 30c) nimmt der entschuppte Bezirk auf der Fläche des Hinterflügels an Ausdehnung zu, und die Randfransen sind bis auf Reste am Flügelansatz und an der Spitze verschwunden. In Klasse 4 (Abb. 30d) greift die Entschuppung auch auf den Vorderflügel über, und zwar beginnt sie in dem Bezirk zwischen Mittelfleck und erster Distalbinde. Zugleich fehlen Randfransen am hinteren Teil des Außenrandes. In den folgenden Klassen ist der Hinterflügel stets mehr oder weniger vollständig entschuppt,

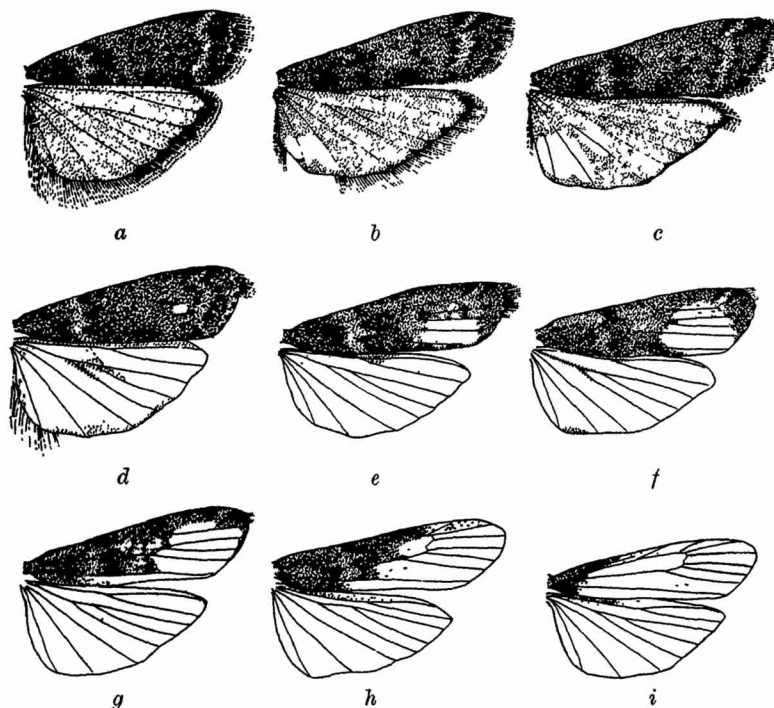


Abbildung 30.

Variationsreihe des Grades der Glasflügeligkeit. a: Normal beschupptes Tier; b—i: Grenzwerte der Glasflügeligkeitsklassen 1—9. Vergr. $3\frac{1}{2}$ mal.

nur einzelne verstreute Schuppen und kleine zusammenhängende Felder besonders in der Nähe des Vorderrandes bleiben erhalten. In Klasse 5 (Abb. 30e) hat sich der schuppenlose Bezirk auf dem Vorderflügel weiter ausgebreitet, in Klasse 6 (Abb. 30f) erreicht er den Hinter- und Außenrand des Flügels. Bei Betrachtung des ganzen Materials fällt auf, daß die Tiere der mittleren Klassen 3—5 ungleich seltener sind als normale oder sehr schwach glasflügelige einerseits und hochgradig glasflügelige andererseits. Bei den letzteren wurde daher von vornherein die Klasseneinteilung

feiner gewählt als in den mittleren Klassen, wo von einer Klassengrenze zur anderen die Sprünge wesentlich größer sind als von Klasse 6 aufwärts. Aus Abb. 30 ist das ohne weiteres ersichtlich. In Klasse 7 (Abb. 30 g) breitet sich der schuppenlose Bezirk auf der Flügelfläche und am Hinterrand weiter aus, die Beschuppung der Discoidalzelle erscheint durch einzelne Lücken gleichsam angefressen, zeigt aber noch keine zusammenhängenden unbeschuppten Flächen. In Klasse 8 (Abb. 30 h) ist das jedoch in ihrem distalen Teil der Fall, und ebenso ist jetzt auch der bisher stets zusammenhängend beschuppte Vorderrand an der Flügelspitze unbeschuppt. In Klasse 9 ist auch der Vorderflügel bis auf einen Rest an der Flügelwurzel und einzelne verstreute Schuppen völlig entschuppt. Bei extrem entschuppten Tieren können auch die Schuppen an der Flügelwurzel mehr oder weniger vollständig fehlen, so daß solche Tiere in lebendem Zustand in idealer Weise das Flügelgeäder der Mehlmotte zeigen (Taf. V Fig. 3). Auch bei schwarzen *bb*-Tieren, in die wir durch Kreuzung die Glasflügeligkeit eingeführt haben, zeigt die Ausbreitung der Schuppenlosigkeit dasselbe Bild, wie es bisher von wildfarbigen geschildert wurde. In Taf. V Fig. 5 ist als Beispiel ein Tier der Klasse 7 abgebildet.

Am Rumpf fällt auch bei Tieren mit völlig schuppenlosen Flügeln kein Fehlen von Schuppen auf.

Von der bisher beschriebenen Variationsreihe, welche den typischen Weg der Ausbreitung der Glasflügeligkeit in unseren Zuchten zeigt, kommen noch einige untergeordnete *Varianten* vor, die sich jedoch nach dem Grade der Entschuppung mit hinreichender Genauigkeit in die aufgestellten Klassen einordnen lassen. So kann die Entschuppung der Hinterflügelfläche bei unversehrtem Randfransensaum weiter fortgeschritten sein, als der Abb. 30 b entspricht. Solche Tiere, von denen eines in Abb. 31 a dargestellt ist, werden der Klasse 2 zugerechnet. Andererseits kann bei intakten Flügelflächen der Ausfall der Randfransen schon auf den Vorderflügel übergreifen. Ein Tier wie das in Abb. 31 b wiedergegebene wurde der Klasse 3 zugerechnet, da im Vergleich mit Abb. 30 c, dem unteren Grenzwert der Klasse 3, das Fehlen eines schuppenlosen Bezirks auf dem Hinterflügel durch den Ausfall der Franzen am Vorderflügel kompensiert wird. Weiterhin kann die Entschuppung des Vorderflügels ausnahmsweise statt von einem von zwei geschlossenen Bezirken ausgehen (Abb. 31 c). In solchen Fällen wurde die Klassenzugehörigkeit nach der Größe des entschuppten Areals abgeschätzt. In der Regel ist die Entschuppung auf den beiden Flügelpaaren symmetrisch ausgebildet. Wo dies

ausnahmsweise nicht der Fall war, gab die stärker entschuppte Seite den Ausschlag. Ein solches unsymmetrisch entschupptes Tier zeigt Tafel V Fig. 4; dieses Stück zeigt zugleich bei einem ziemlich großen unbeschuppten Bezirk auf dem Vorderflügel völlig beschuppte Hinterflügelflächen.

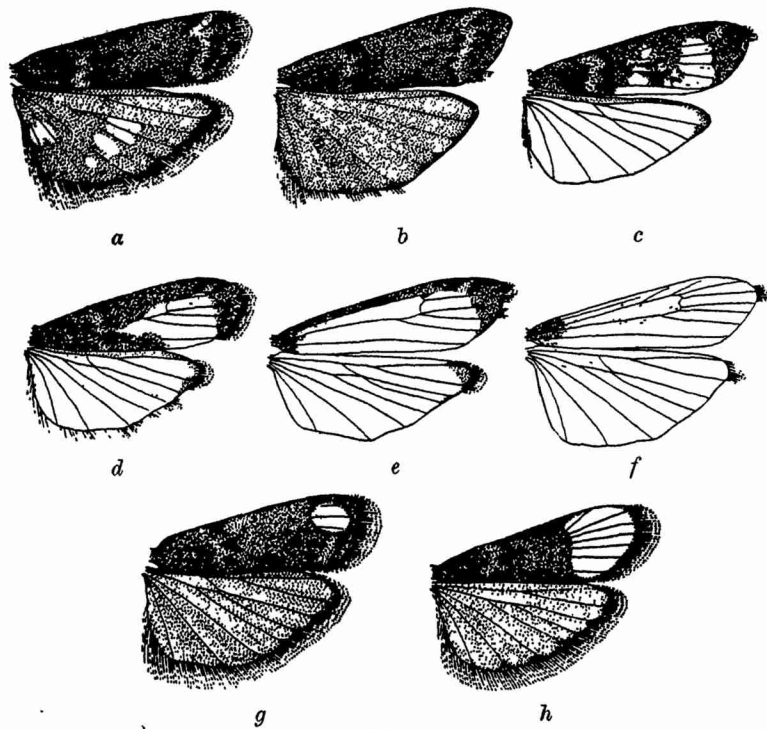


Abbildung 31.

Abweichende Formen der Glasflügeligkeit. a: Ausbreitung der Glasflügeligkeit auf der Hinterflügelfläche bei intakten Randfransen; b: starker Defekt an den Randfransen bei intakter Flügelfläche; c: Ausbreitung der Glasflügeligkeit von zwei Zentren aus; d—f: unbeschuppter Bezirk näher der Flügelwurzel als im typischen Fall; g, h: „Augenflecktiere“. Vergr. $3\frac{1}{2}$ mal.

Eine andere Abweichung von der normalen Art der Entschuppung betrifft die Lokalisation der glasflügeligen Bezirke auf dem Vorderflügel. Bei den Tieren Abb. 31 d—f und Tafel V Fig. 6 liegen diese näher der Wurzel als im typischen Fall; und in extremen Fällen dieser Art bleibt an der Flügelspitze ein Schopf von Randfransen stehen. Solche Tiere traten vereinzelt in verschiedenen Zuchten von Glasflügeligen auf. Da sie aber in einer später ausgestorbenen und in den folgenden Untersuchungen nicht berücksichtigten Zucht in überwiegender Mehrzahl, wenn nicht

allein vertreten waren, handelt es sich hier vielleicht um einen weiteren besonderen erblichen Typus der Glasflügeligkeit.

B. Die ontogenetische Ausbildung der Glasflügeligkeit.

Mikroskopische Betrachtung der unbeschuppten Flügelteile glasflügeliger Tiere zeigt, daß die Schuppenbälge auch an den unbeschuppten Flügelteilen vorhanden sind. Hierdurch wurde die Frage aufgeworfen, ob die Schuppenlosigkeit vielleicht nicht, wie ursprünglich vermutet wurde, auf einer Unterdrückung der Schuppenbildung sondern auf einem nachträglichen Verlust der Schuppen beruhe. Da die Tiere schon unmittelbar nach dem Schlüpfen die unbeschuppten Areale in voller Ausdehnung zeigen,

Tabelle 17.

Vergleich der Glasflügeligkeit der Falter einer Zucht mit der Menge der in den Puppenhüllen derselben Zucht zurückgebliebenen Schuppen.

	1	2	3	4	5
Falter:	normal beschuppt 36		teilweise glasflügelig 28	glasflügelig 27	Summe 91
Puppen- hüllen:	schuppenfrei 23	wenige Schuppen 3	mittelviele Schuppen 38	sehr viele Schuppen 28	92

war zu erwarten, daß die Schuppen, wenn sie überhaupt gebildet würden, beim Schlüpfen in der Puppenhülle zurück blieben. In einer Zucht, in der zahlreiche glasflügelige Tiere aufgetreten waren, wurden daher nach Aufhören des Schlüpfens alle leeren Puppenhüllen gesammelt. Es zeigte sich, daß ein Teil der Puppenhüllen tatsächlich in den Flügelscheiden größere oder kleinere Mengen von Schuppen enthielt (Tafel V Fig. 9—11). In vielen Fällen waren die Flügelscheiden infolge ihrer dichten Erfüllung mit Schuppen vollständig undurchsichtig. Bei den in Tafel V Fig. 10a und 11a in auffallendem Licht wiedergegebenen Puppenhüllen sieht man noch das Flügelmuster hindurchschimmern. Die Schuppen werden also nicht im Lauf des Schlüpfaktes allmählich abgestreift sondern bleiben in ihrer ursprünglichen Anordnung in der Flügelscheide stecken, als wären sie dort festgeklebt. Die aufgefundenen Puppenhüllen wurden nun auf Grund einer rohen Schätzung in vier Klassen geteilt: schuppenfreie Puppen, solche mit wenigen, mit einer mittleren Menge und mit sehr vielen Schuppen. Das Ergebnis ist in Tabelle 17 dargestellt

und mit der vorher unabhängig davon erhobenen Statistik der geschlüpften Falter nach dem Grade ihrer Glasflügeligkeit verglichen. Diese letztere Statistik, die zunächst nur zu vorläufiger Orientierung dienen sollte, wurde vor Einführung der später verwandten Klasseneinteilung ausgeführt und rechnete nur mit den auf reiner Schätzung beruhenden drei Klassen: normal beschuppt, teilweise glasflügelig und glasflügelig, deren mittlere ungefähr den späteren Klassen 3 bis 6 oder 7 entsprochen haben dürfte. Die Aufstellung zeigt, daß in der Tat das Aussehen der Puppenhülle ein annäherndes Urteil über das Aussehen des Schmetterlings zuläßt, und daß vereinzelt auch in solchen Puppen noch Schuppen gefunden wurden, deren Schmetterlinge nach vorläufiger Beurteilung als normal beschuppt registriert waren; denn in Spalte 1 ist die Anzahl der schuppenfreien Puppenhüllen niedriger als die der normal beschuppten Falter.

Die Betrachtung der Puppenhüllen zeigt übrigens auch, daß bei höheren Graden der Entschuppung auch das Abdomen Schuppen verliert, was an den geschlüpften Faltern nicht bemerkt wird (s. S. 77).

Es zeigt sich also, daß *die Schuppen der Glasflügeligen zwar gebildet werden, aber beim Schlüpfen des Falters in der Puppenhülle stecken bleiben.*

Hier ergibt sich nun eine gewisse Beziehung zwischen dieser, wie später gezeigt wird, auf Genmutationen beruhenden Schuppenlosigkeit einer normalerweise beschuppten Falterart und der *Glasflügeligkeit bei anderen Schmetterlingen, wo sie ausgesprochen adaptiven Charakter* hat, z. B. dem einer Hummel ähnlichen Schwärmer *Macroglossa bombyliiformis* („Hummelschwärmer“). Hier beruht die Schuppenlosigkeit großer Flügelbezirke nur teilweise auf einer Unterdrückung der Schuppenbildung, im übrigen aber auf einem *genotypisch bedingten Verlust* der ursprünglich gebildeten Schuppen (Tafel V Fig. 7, 8). Bei der Mehlmotte ist in dieser Beziehung der in Abb. 31 d—f und Tafel V Fig. 6 abgebildete und S. 78 f. schon erwähnte Typus der Glasflügeligkeit dadurch besonders beachtenswert, daß hier bei gewissen Graden der Entschuppung ungefähr dieselben Bezirke wie beim Hummelschwärmer normal beschuppt sind.

Die Ursachen für das Steckenbleiben der Schuppen in der Puppenhülle müssen in bestimmten *Bedingungen der Flügepidermis* liegen; denn die bevorzugten Stellen für den Verlust und für das Erhaltenbleiben der Schuppen stehen in Beziehung zu Stellen des Flügels, die für seine Formbildung überhaupt maßgebend sind.

Auf dem Vorderflügel beginnt der Schuppenverlust bei dem I. Typus der Glasflügeligen in der Regel in einem Intercostralraum in der Gegend des Mittelschattens zwischen Mittelfleck und erster Distalbinde, und in sehr vielen Fällen werden die schuppenlosen Bezirke durch *Adern* begrenzt (Abb. 30 d, e, g, h). Weiterhin setzt der *Vorderrand* der Ausbreitung der Schuppenlosigkeit offenbar besonderen Widerstand entgegen (Abb. 30 g), und zwar auch auf dem Hinterflügel (Abb. 30 d). Auf dem letzteren sind außer den Adern (Abb. 30 b, d, Abb. 31 a) noch andere vorgebildete Stellen vorhanden, welche als bevorzugte Grenzlinien für die Ausbreitung entschuppter Areale dienen. Es sind das die drei Hauptfaltungslinien, in denen der Flügel in der Ruhelage zusammengelegt wird. Abb. 32 a stellt halbschematisch das Bild eines Hinterflügels bei Beleuchtung vom Vorderrand her dar, wie man es sieht, wenn der Hinterflügel von der zusammengefalteten Ruhelage aus unvollständig auseinandergezogen wird. Zwischen den vier letzten Adern des Flügels verläuft je eine der drei Hauptfaltungslinien, deren Richtung und Auftreffstellen am Rand in der Abbildung durch Pfeile gekennzeichnet sind. Die zwischen c_2 und an gelegene

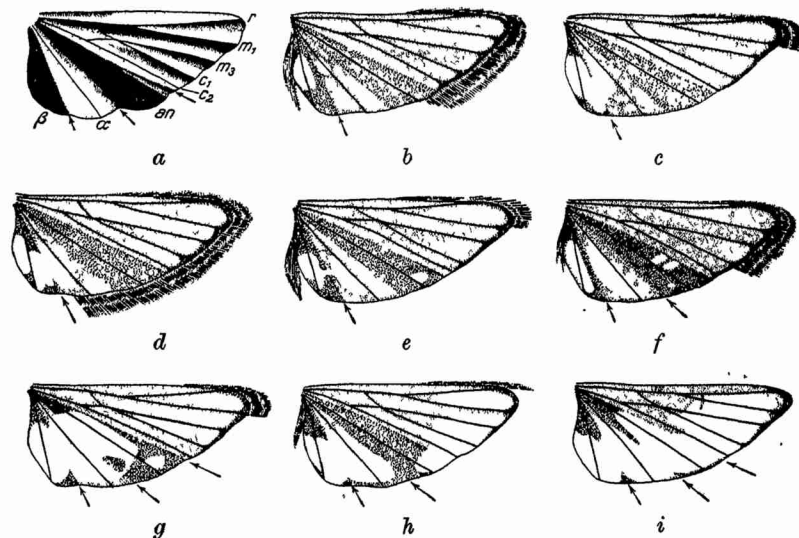


Abbildung 32.

Die Hauptfaltungslinien des Hinterflügels als Widerstandslinien gegen die Ausbreitung der Schuppenlosigkeit. a: Unvollständig ausgebreiteter Hinterflügel bei Beleuchtung vom Vorderrand, halbschematisch; b—i: Hinterflügel glasflügeliger Tiere. In a sind alle drei Hauptfaltungslinien durch Pfeile bezeichnet, in b—i jeweils diejenigen, die sich auf dem betreffenden Flügel als Stellen bevorzugter Erhaltung der Schuppen erweisen. Vergr. $4\frac{1}{2}$ mal.

Hauptfaltungslinie erreicht den Flügelrand in der Nähe der Ader c_2 , nicht in der Mitte zwischen den beiden benachbarten Adern. In diesen drei Linien wird der Flügel in der Ruhe vollständig wie ein Fächer zusammengelegt, so daß die von c_2 nach hinten zu folgenden Teile flach aufeinander liegen. Der nach dem Vorderrand zu gelegene Teil wird nicht ganz nach unten umgeschlagen, sondern liegt parallel zur Fläche des Vorderflügels und wird von vorn nach hinten nur schwach zusammengeschoben, indem die Flügelfläche sich zwischen den Adern nach unten einsenkt. Betrachtet man die einzelnen Flügel der Abb. 32 b—i, so bemerkt man, daß die Schuppen längs dieser Hauptfaltungslinien bevorzugt stehen bleiben. Die letzteren bilden entweder Grenzen schuppenloser Areale, oder an ihrer Eintrittsstelle in ein solches Areal zeigt dessen Begrenzung größere oder kleinere Einziehungen; manchmal führt längs einer solchen Hauptfaltungslinie ein schmaler beschuppter Streifen zwischen zwei benachbarten schuppenlosen Bezirken hindurch. In der Abbildung 32 sind bei jedem einzelnen Flügel diejenigen Hauptfaltungslinien, die sich im einzelnen Fall als Stellen bevorzugter Erhaltung der Beschuppung erweisen, durch Pfeile am Flügelrand bezeichnet. Es ergibt sich also, daß *außer den Adern auch die Hauptfaltungslinien Orte sind, an denen der die Schuppenentfernung bedingende Vorgang gehemmt wird.*

C. Die Abhängigkeit der Glasflügeligkeit von der Temperatur.

Die Realisation der Glasflügeligkeit ist *in hohem Maße von Außenbedingungen abhängig*. Unter diesen haben wir den Einfluß der Temperatur genauer untersucht.

Bei der Befunderhebung wurden die aufgenommenen Statistiken in zwei verschiedenen Arten ausgewertet. Wir berücksichtigten einerseits die Verteilung der Individuen über die ganze oben S. 76 f. beschriebene, in Abb. 30 wiedergegebene *Variantenreihe*, andererseits berechneten wir den *Prozentsatz, in dem Glasflügelige auftraten*, wobei als solche die Individuen der Klassen 2 bis 9 zu-

Tabelle 18.

Abhängigkeit der Glasflügeligkeit von der Zuchttemperatur (vgl. Abb. 33).

Nr.	Zuchttemp.	Glasflügeligkeitsklassen									n	M _g	σ	m	% g
		1	2	3	4	5	6	7	8	9					
1	Zimmer-temp.	2395	90	24	13	20	8	2	0	1	2553	1,12	0,53	0,01	6,2
2	25°	507	257	252	161	104	118	119	43	19	1580	3,57	2,10	0,05	67,9

sammengefaßt wurden. Dieser Wert wird im folgenden kurz mit „% G“ bezeichnet, der Mittelwert, der aus der Verteilung der Individuen über die ganze Variantenreihe gewonnen wurde, als „ M_G “. Beide Berechnungen ergeben Werte, die sich bei Veränderung der Realisationsbedingungen stets in gleichem Sinne verschieben.

Die Abhängigkeit der Glasflügeligkeit von der Zuchttemperatur ist aus Tab. 18 und Abb. 33 zu ersehen. Den hier angeführten Werten liegen gleichzeitig ausgeführte Versuche mit mehreren Zuchtlinien zugrunde. Diese Linien waren während zweier Generationen in Zimmertemperatur gehalten worden. Von einer Reihe neu angesetzter Zuchten der 3. Generation wurden aus jeder Linie ein Teil in Zimmertemperatur weitergezogen, ein anderer mit dem Ansetzen in eine konstante Temperatur von 25° überführt. Die in Zimmertemperatur gehaltenen Zuchten dieser Generation ergaben einen sehr niederen Betrag von Glasflügeligen (Tab. 18 Nr. 1 und Abb. 33 Kurve 1); die bei 25° gehaltenen Zuchten weisen eine wesentlich stärkere Glasflügeligkeit auf (Tab. 18 Nr. 2 und Abb. 33 Kurve 2). Der Prozentsatz der Glasflügeligen betrug bei Zimmertemperatur 6,2, bei 25° 67,9. Die Mittelwerte liegen für die Zimmertemperaturzuchten bei 1,12, für die Zuchten bei 25° bei 3,57. Ihre Differenz ist, wie aus den Fehlerangaben der Tabelle ersichtlich, gut gesichert.

Die Ausbildung der Glasflügeligkeit wird also durch die Einwirkung niederer Temperatur während der Entwicklung sehr stark gehemmt.

In einzelnen Zuchten findet man häufig einen Unterschied zwischen den Geschlechtern: unter den ♀♀ ist der Prozentsatz Glasflügeler wesentlich höher als unter den ♂♂. Bei einer Prüfung dieser Beobachtung an größerem Material zeigt sich, daß zwar ein Unterschied der Geschlechter hinsichtlich der Ausbildung der Glasflügeligkeit wohl besteht, daß dieser Unterschied aber doch so klein ist, daß er nur bei besonders großem Zahlenmaterial statistisch gesichert werden kann. In Tab. 19 und Abb. 34 ist der

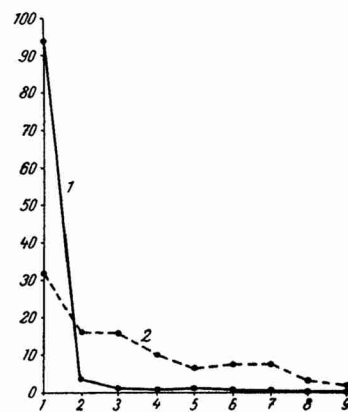


Abbildung 33.
Abhängigkeit der Glasflügeligkeit von der Zuchttemperatur. 1 Zucht bei Zimmertemperatur; 2 Zucht bei 25°. — Abszisse: Glasflügeligkeitsklassen; Ordinate: % Tiere.
(Vgl. Tab. 18.)

Tabelle 19.

Grad der Glasflügeligkeit bei ♂♂ und ♀♀ (vgl. Abb. 34).

	Zucht-temp.	Geschlecht	Anzahl Tiere	% ♂	m	% ♂ ± 3 m	M♂	m	M♂ ± 3 m
a	Zimmer-temp.	♂	2614	4,13	0,12	3,77—4,49	1,08	0,007	1,06—1,10
		♀	2718	5,08	0,13	4,69—5,47	1,10	0,009	1,07—1,13
b	25 °	♂	1317	62,03	1,34	58,01—66,05	3,10	0,063	2,91—3,29
		♀	1250	66,48	1,33	62,49—70,47	3,38	0,068	3,18—3,58

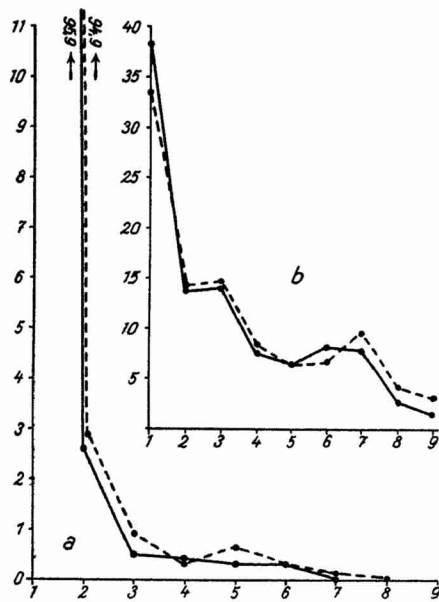


Abbildung 34.

Grad der Glasflügeligkeit bei Männchen und Weibchen. a: Zucht in Zimmertemperatur; b: Zucht bei 25°; — Männchen; ---- Weibchen. — Abszissen: Glasflügeligkeitsklassen; Ordinaten: % Tiere. (Vgl. Tab. 19.)

Der sicher vorhandene Unterschied in der Ausbildung der Glasflügeligkeit bei ♂♂ und ♀♀ ist also so klein, daß er bei den folgenden Untersuchungen vernachlässigt werden kann. Im folgenden werden daher die beiden Geschlechter stets gemeinsam behandelt.

Die Zuchten bei 25° (Abb. 33, 34b) ergeben eine ausgesprochen zweigipfelige Kurve, die auch in andern Fällen immer wiederkehrt und später im Zusammenhang erörtert werden soll. In diesem

Grad der Glasflügeligkeit bei ♂♂ und ♀♀ bei Zucht in Zimmertemperatur (Tabellenreihe und Kurve a) sowie in 25° (b) verglichen. Die Kurven zeigen deutlich den höheren Grad der Glasflügeligkeit bei den ♀♀. Aber nur bei dem 5332 Individuen umfassenden Material aus Zimmertemperatur sind die Bereiche der dreifachen mittleren Fehler für die Prozentwerte der Glasflügeligen getrennt, während die Spielräume der wahren Mittelwerte der Variantenreihen sich auch hier noch überschneiden (s. Tab. 19 Kolonne $M_{\%} \pm 3m$). Bei dem nur 2567 Tiere umfassenden Material aus 25° ist die Differenz von 4,45% bzw. 0,28 Klasseneinheiten in keinem Fall statistisch gesichert.

Material liegt der Hauptgipfel in Klasse 1, der Nebengipfel in den Klassen 6 und 7. Es wurde schon früher erwähnt, daß die Klasseneinteilung in diesem Gebiet eher feiner als gröber ist als in den niederen Klassen, so daß die Zweigipfeligkeit der Kurve nicht durch die Art der Statistik sondern nur durch die Eigentümlichkeit des Objektes bedingt sein kann.

Nachdem die Abhängigkeit der Realisation der Glasflügeligkeit von der Zuchttemperatur klargestellt war, fragte es sich, *ob ein bestimmter Entwicklungsabschnitt eine sensible Periode für die Ausbildung dieses Merkmals darstellt*. Um zunächst festzustellen, ob etwa am Anfang oder am Ende der Entwicklungszeit die erhöhte Temperatur einwirken muß, um die Entschuppung auszulösen, wurden folgende *Umsetzungsversuche* ausgeführt.

In zwei auf konstante Temperatur von 18° bzw. 25° eingestellten Thermostaten wurde je eine Reihe von Zuchten aus glasflügeligen Stämmen angesetzt. Jede dieser Zuchten wurde nach dem Angehen in mehrere Teilzuchten zerlegt, die zu verschiedenen Zeiten in den anderen Thermostaten übertragen wurden. Alle einerseits in 18° , andererseits in 25° verbliebenen Teilzuchten wurden als Kontrollzuchten (Z 18° , Z 25°) zusammengefaßt. Der Schlüpftermin wurde für jedes Tier einzeln aufgezeichnet. Es sind danach *zwei Versuchsreihen* vorhanden. Innerhalb der einen Reihe wird die Zeit, welche die Tiere am Anfang ihrer Entwicklung in der niederen Temperatur zubringen, immer länger, die daran anschließende Entwicklungszeit in der Wärme immer kürzer, bei der anderen Reihe verhält es sich umgekehrt. Da schon diese beiden Versuchsreihen ein vollkommen eindeutiges Ergebnis hatten, wurde von weiteren Versuchen abgesehen.

Der Bruchteil des Entwicklungsganges, den ein einzelnes Tier in jeder Temperatur zurückgelegt hat, läßt sich in jeder Versuchsreihe auf zwei Wegen bestimmen. Einerseits kann die Zeit vom Ansetzen der Zucht bis zum Umsetzen zu Grunde gelegt werden, andererseits die vom Umsetzen bis zum Schlüpfen. Die Entwicklungsdauer der einzelnen Individuen variiert, auch bei möglichst gleichartigen Außenbedingungen (vgl. Kap. IV, S. 42); und diese Variabilität erstreckt sich über die ganze Entwicklungsdauer. Da stets größere Gruppen von Tieren in einem Zuchtgefäß gleichzeitig umgesetzt sind, läßt sich für das einzelne Tier nicht mit Genauigkeit angeben, in welchem Entwicklungszustand es sich in diesem Zeitpunkt befindet. Er ist für die verschiedenen gleich lange nach dem Entwicklungsbeginn umgesetzten Tiere nicht ganz gleich, und zwar um so weniger, je länger nach dem Ansetzen die Teilzuchten

Tabelle 20.

Grad der Glasflügeligkeit nach Übergang aus 18° in 25° und aus 25° in 18° zu verschiedenen Zeiten nach Ansetzen der Zucht. Durchschnittliche Entwicklungsdauer bei 18° zu 130, bei 25° zu 65 Tagen gerechnet.

Temp.- Übergang	Dauer des Aufenthalts in der Anfangstemp.		Anzahl Tiere	% ♂	M♂
	Tage	Bruchteile der Entw.- dauer i. d. Anfangstemp.			
1	2	3	4	5	6
18 → 25° (Kurve I, Abb. 35 und Kurve V, Abb. 37)	0—4	0,015	42	85,8	5,00
	35	0,269	57	78,9	4,57
	55	0,423	134	22,4	1,55
	65	0,500	103	7,8	1,12
	75	0,577	113	13,3	1,31
	85	0,654	122	9,8	1,28
	95	0,731	173	5,8	1,18
	dauernd	1,000	170	2,9	1,05
25 → 18° (Kurve II, Abb. 35 und Kurve VI, Abb. 37)	0—2	0,015	53	—	1,00
	5	0,077	334	0,3	1,00
	20	0,308	235	—	1,00
	40—45	0,653	142	20,4	2,36
	50—53	0,793	59	50,8	3,17
	56—62	0,908	113	46,0	3,34
	dauernd	1,000	302	49,0	3,11

umgesetzt werden. Für die Auswertung der Versuche sollen nun aber nach Möglichkeit *in gleichem Entwicklungszustand umgesetzte Tiere* gemeinsam beurteilt werden. Für die in der ersten Hälfte ihrer Entwicklung umgesetzten Tiere wird der Entwicklungszustand am genauesten durch die Zeit bestimmt, während deren sie vor dem Umsetzen in der Anfangstemperatur waren. Bei denjenigen Tieren aber, welche zur Zeit des Umsetzens schon mehr

Tabelle 21.

Dieselben Versuche wie in Tab. 20 bei Berechnung des Alters beim Umsetzen vom Ende der Entwicklung aus.

Temp.- Übergang	Dauer des Aufenthalts in der Endtemp.		Anzahl Tiere	% Ø	M _Ø
	Tage	Bruchteile der Entw.- dauer i. d. Endtemp.			
1	2	3	4	5	6
18 → 25 ° (Kurve III, Abb. 36 u. Kurve VII, Abb. 37)	nicht umgesetzt	0,0	170	2,9	1,05
	0—10	0,077	26	—	1,00
	10—20	0,231	172	2,9	1,08
	20—30	0,385	212	4,7	1,08
	30—40	0,538	102	21,9	1,63
	40—60	0,769	113	47,9	2,90
	60—80	1,077	102	56,8	3,26
	80—100	1,384	22	50,0	2,59
25 → 18 ° (Kurve IV, Abb. 36 u. Kurve VIII, Abb. 37)	nicht umgesetzt	0,0	302	49,0	3,11
	0—10	0,038	33	51,5	3,58
	10—20	0,115	47	44,7	3,19
	20—40	0,231	99	39,4	2,86
	40—60	0,385	67	23,9	2,06
	60—80	0,538	82	2,4	1,15
	80—100	0,692	213	0,9	1,03
	100—120	0,847	220	0,5	1,01
	120—140	1,000	129	0,8	1,01
	140—160	1,153	36	—	1,00
	160—180	1,307	7	—	1,00

als die Hälfte ihrer Entwicklung zurückgelegt haben, werden die zur Zeit des Umsetzens gleich weit Entwickelten genauer durch

die Zeit zu bestimmen sein, welche sie noch vom Umsetzen bis zum Schlüpfen gebrauchten. Für die Rechnung vom Beginn der Entwicklung aus zählt das Alter ganzer Teilzuchten. Hier werden die verschiedenen gleich lange nach dem Ansetzen umgesetzten Teilzuchten zusammengefaßt. Bei der Rechnung vom Schlüpftermin aus werden dagegen alle Individuen einer Versuchsreihe vereinigt, die sich in den — teilweise in verschiedenem Tagesalter umgesetzten — Teilzuchten nach dem Umsetzen noch gleich lange entwickelten, bis sie schlüpften. Die beiden Arten der Aufteilung der Tiere einer Versuchsreihe werden sich gegenseitig korrigieren.

In Tab. 20 und 21 und Abb. 35 Kurve I und 36 III sind die Ergebnisse dieser beiden Zusammenfassungen für den Übergang

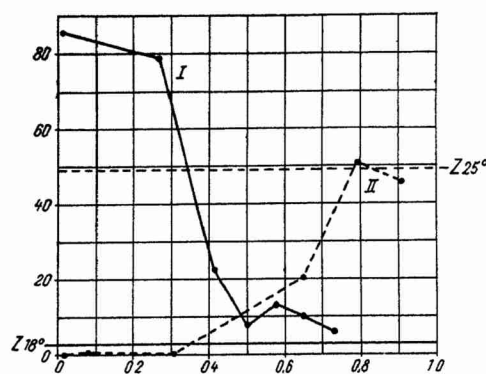


Abbildung 35.

Prozentsatz Glasflügeler nach Übergang aus 18° in 25° (I) bzw. aus 25° in 18° (II) zu verschiedenen Zeiten nach Ansetzen der Zucht. Z 18°, Z 25°: Prozentsatz Glasflügeler bei dauernd in 18 bzw. 25° gehaltenen Tieren. — Abszisse: Zeit des Umsetzens in Bruchteilen der durchschnittlichen Entwicklungsdauer ausgedrückt = Entwicklungsabschnitte zwischen Ansetzen der Zucht und Temperaturübergang.

Ordinate: % Glasflügeler. (Vgl. Tab. 20.)

bei 25° 67,3 Tage. Für die Rechnungen legen wir als Durchschnittswert der Entwicklungsdauer bei der niederen Temperatur den abgerundeten Wert von 130, bei der höheren den von 65 Tagen zugrunde. Damit stehen die in Tagen gemessenen gleichen Bruchteile der Entwicklungsdauer in den beiden verschiedenen Temperaturen in dem einfachen Verhältnis von 1 : 2 zu einander.

In Kurve I werden die Bruchteile der Entwicklungszeit in niederer Temperatur vom Augenblick des Entwicklungsbeginns an gezählt, also von links nach rechts. Eine Abszissenstrecke von

von 18 nach 25° dargestellt, und zwar in Kurve I bei Rechnung vom Anfang, bei Kurve III bei Rechnung vom Ende der Entwicklung aus. Die Entwicklungsdauer ist bei 25° etwa halb so groß wie bei 18° (vgl. Kap. IV, S. 42f.). Um die Kurven vergleichbar zu machen, wird das Entwicklungsalter jeweils in Bruchteilen der durchschnittlichen Entwicklungsdauer bei derjenigen Temperatur ausgedrückt, in der sich die Tiere während der abgemessenen Zeit befanden. Die durchschnittliche Entwicklungsdauer beträgt bei den hier verwandten Stämmen bei 18° 129,6,

0,1 bedeutet also in diesem Fall 13 Tage in der niederen Temperatur. In Kurve *III* dagegen werden die Bruchteile der Entwicklungsdauer vom Schlüpfen in der *höheren Temperatur* aus gerechnet, also von rechts nach links. Eine Abszissenstrecke 0,1 bedeutet also hier 6,5 Tage in der höheren Temperatur. In beiden Fällen kann natürlich der Skalenpunkt 1 durch solche Individuen überschritten werden, deren Entwicklungsdauer über dem Durchschnitt liegt. Bei den Berechnungen vom Ansetzen der Zuchten aus kommt das in den Experimenten praktisch nicht vor, weil mit dem Umsetzen der Teilzuchten einer Zucht aufgehört wurde, sobald Tiere dieser Zucht in der Ausgangstemperatur zu schlüpfen begannen. Dagegen werden bei der Berechnung vom Ende der Entwicklung aus, bei der Tiere verschiedener Teilzuchten nach ihrer Entwicklungsdauer in der Endtemperatur zusammengefaßt werden, diejenigen Tiere der zuerst umgesetzten Teilzuchten, die sich langsam entwickelt haben, gesondert erfaßt. Diese Tiere sind es, die in Kurve *III* die den Abszissenwert 1,0 überschreitenden Kurvenpunkte ergeben, weil ihre Entwicklungszeit nach dem Umsetzen in 25° noch mehr als 65 Tage betrug.

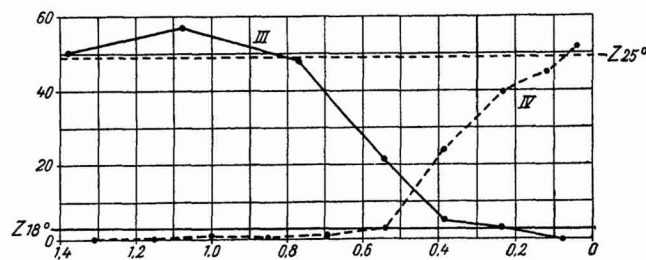


Abbildung 36.

Prozentsatz Glasflügeliger nach Übergang aus 18° in 25° (*III*) bzw. aus 25° in 18° (*IV*) zu verschiedenen Zeiten vor dem Schlüpfen des Falters. Im übrigen wie Abb. 35, jedoch entsprechen die Abszissenwerte dem Entwicklungsabschnitt zwischen Temperaturübergang und Schlüpfen der Falter. Dieselben Versuche wie in Abb. 35. (Vgl. Tab. 21.)

Die Kurven *I* und *III* zeigen übereinstimmend, daß mit der Verlagerung des Zeitpunktes des Umsetzens in 25° nach dem Ende der Entwicklung zu die Anzahl der glasflügeligen immer mehr abnimmt. Diejenigen Tiere, die bei Zählung vom Entwicklungsanfang ab (Kurve *I*) schon innerhalb der ersten $\frac{3}{10}$ (also bis zu einem Alter von 35 Tagen) umgesetzt wurden, zeigen den höchsten *Prozentsatz* an Glasflügeligen. Dann fällt die Kurve ab und erhebt sich von $\frac{1}{2}$ der Entwicklungszeit an, entsprechend einem Alter von 65 Tagen in 18°, nur noch wenig über den Wert der

dauernd in 18° verbliebenen Kontrollen (Linie $Z\ 18^{\circ}$ in Abb. 35 und 36). Ganz entsprechend geht in Kurve *III* bei einer Umsetzung, die etwa um die Hälfte der Entwicklungsdauer in 25° vom Schlüpfen entfernt liegt, die Prozentzahl der Glasflügeligen auf den Wert der Kontrollen herunter. Das heißt also, je kürzer die Tiere am Ende ihrer Entwicklung in der höheren Temperatur gewesen sind, desto weniger macht sich die Wärmewirkung in der Ausbildung der Glasflügeligkeit geltend. Jedenfalls sind die Tiere *während der ersten Hälfte der Entwicklung für die Wärmewirkung empfindlich*, und ein Aufenthalt während der letzten vier Zehntel in der Wärme genügt nicht, um die Tiere in merklich höherem Prozentsatz glasflügelig zu machen, als es in 18° geschieht.

In Abb. 37 Kurve *V* und *VII* sind die *Mittelwerte* derselben Individuengruppen in Glasflügeligkeitsklassen eingetragen. Auch hier zeigt sich derselbe Verlauf der Kurven.

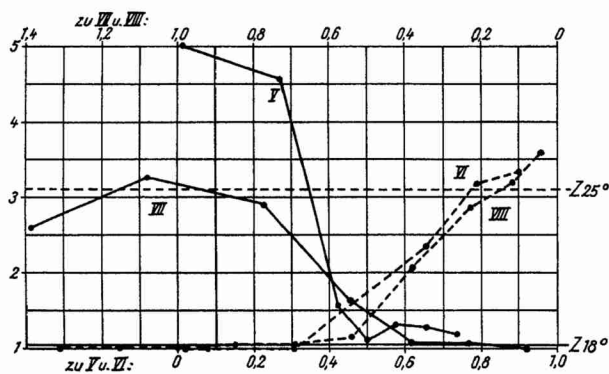


Abbildung 37.

Mittelwerte der Glasflügeligkeitsklassenwerte nach Übergang aus 18° in 25° (*V*, *VII*) bzw. aus 25° in 18° (*VI*, *VIII*) in verschiedenen Entwicklungsstadien. Bestimmung des Alters zur Zeit des Umsetzens bei *V* und *VI* vom Ansetzen der Zucht, bei *VII* und *VIII* vom Schlüpfen des Falters aus. $Z\ 18^{\circ}$, $Z\ 25^{\circ}$ Mittelwerte der Glasflügeligkeitsklassenwerte bei dauernd in 18 bzw. 25° gehaltenen Tieren. Dieselben Versuche wie in Abb. 35 und 36. — Abszissen: Bruchteile der durchschnittlichen Entwicklungsdauer, die vom Ansetzen der Zucht bis zum Umsetzen in der Anfangstemperatur (*V* und *VI*) bzw. vom Umsetzen bis zum Schlüpfen des Falters in der Endtemperatur (*VII* und *VIII*) durchlaufen sind; Ordinate: Mittelwerte der Glasflügeligkeitsklassenwerte. (Vgl. Tab. 20 und 21.)

Die Umsetzungsversuche von Wärme in niedere Temperatur sind in derselben Weise ausgewertet. Kurve *II* der Abb. 35 zeigt die Glasflügeligkeitsprozente der umgesetzten Teilzuchten bei Bestimmung des Entwicklungsalters zur Zeit des Umsetzens nach dem Abstand von dem Ansetzen der Zucht. Kurve *IV* in Abb. 36 gibt die Glasflügeligkeitsprozente derjenigen Individuengruppen wieder,

die nach dem Umsetzen in 18° noch gleich lange Entwicklungszeiten bis zum Schlüpfen durchlaufen haben. In Kurve VI und VIII der Abb. 37 sind für die entsprechenden Altersgruppen wie für die Kurven II und IV die Mittelwerte der Verteilung über die Glasflügeligkeitsklassen angegeben. Die entsprechenden Zahlenwerte sind in den Tab. 20 und 21 enthalten. Kurve II und IV zeigen ein Zunehmen der Glasflügeligkeit, je später die Teilzuchten in die niedere Temperatur umgesetzt sind. Nur solche Tiere, die um die Mitte der durchschnittlichen Entwicklungsdauer oder später aus 25° in 18° umgesetzt sind, werden in erheblicher Anzahl glasflügelig; die früher umgesetzten werden in ihrer überwiegenden Mehrzahl normal, so als hätten sie sich ganz in 18° entwickelt. Derselbe Prozentsatz von Glasflügeligen wie in den 25° -Kontrollen (Linie Z 25° in den Abb. 36 und 37) wird erst von Tieren erreicht, die $\frac{4}{5}$ ihrer Entwicklung in der hohen Temperatur durchlaufen haben. Genau dasselbe Ergebnis zeigen auch die Kurven der Mittelwerte der Umsatzgruppen in Glasflügeligkeitsklassenwerten (Kurven VI und VIII, Abb. 37). Auch hier erreichen die Kurven der umgesetzten Tiere bei 0,8 der Entwicklungszeit in Wärme bzw. 0,2 der Entwicklungszeit in niederer Temperatur den Wert der dauernd bei 25° entwickelten Kontrollen. Das zeigt, daß die Tiere auch in der zweiten Hälfte ihrer Entwicklungszeit für den Einfluß der höheren Temperatur empfindlich sind. Aber die Glasflügeligkeit wird nur dann realisiert, wenn die Tiere nahezu die Hälfte ihrer Entwicklung in 25° durchlaufen. Die Kurven I, III, V, VII und II, IV, VI, VIII schneiden sich ungefähr bei 0,5, also bei der Hälfte der durchschnittlichen Entwicklungszeit. Von diesem Schnittpunkt aus steigen die Kurven nach links bzw. nach rechts an, d. h. es ist gleichgültig, ob die Wärmeeinwirkung am Anfang oder am Ende der Entwicklung erfolgt. Sie ist nicht an einen bestimmten Entwicklungsabschnitt gebunden, aber der Grad der Wirkung ist abhängig von der Dauer der Temperatureinwirkung. Diese Dauer kann mit gleichem Erfolg am Anfang oder am Ende der Entwicklung verlängert werden.

Am deutlichsten findet diese reine Abhängigkeit der Glasflügeligkeit von der Zeitdauer der Wärmeeinwirkung ihren Ausdruck darin, daß die Kurven der beiden Umsatzversuchsreihen weitgehend symmetrisch sind. Man kann die Temperatureinwirkung, ausgedrückt in dem Grad der Glasflügeligkeit, ganz unabhängig von dem Entwicklungsstadium, in dem die Temperatur wirkte, als Funktion der Entwicklungszeit bei 25° darstellen. In Abb. 38 sind als Abszissenpunkte Bruchteile der durchschnittlichen Entwicklungsdauer von

links nach rechts aufgetragen. Als Ordinaten sind alle Werte aus Abb. 37 so eingetragen, daß diejenigen über demselben Abszissenpunkt stehen, deren Individuengruppen gleich lange — am Anfang oder am Ende ihrer Entwicklung — in 25° waren. Die Punkte ergeben mit geringer Streuung eine Kurve, die von etwa der Hälfte der durchschnittlichen Entwicklungszeit in 25° aufsteigt und bei etwa 0,8, also wenn $\frac{4}{5}$ der Entwicklungszeit in der Wärme zugebracht sind, den Wert der dauernd bei 25° gehaltenen Kontrollen erreicht.

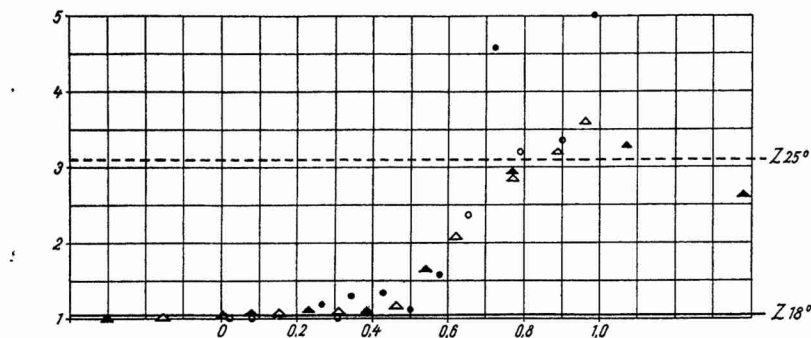


Abbildung 38.

Abhängigkeit des Grades der Glasflügeligkeit von der Dauer des Aufenthalts in 25°. *Schwarzgefüllte Signaturen*: Aufenthalt in 25° am Ende der Entwicklung; *Umrandete Signaturen*: desgl. am Anfang der Entwicklung; *Kreise*: Berechnung vom Beginn, *Dreiecke*: vom Ende der Entwicklung aus. *Z 18°*, *Z 25°*: Mittelwerte der Glasflügeligkeit bei dauernd in 18 bzw. 25° gehaltenen Tieren. 0—1,0: Mittlere Entwicklungszeit. Die links von 0 und rechts von 1,0 liegenden Punkte beruhen auf den die mittlere Entwicklungszeit überschreitenden Individuen. Die Abszissenwerte geben an, einen wie großen Teil der gesamten Entwicklungsdauer die Tiere (am Anfang oder am Ende der Entwicklung) in 25° gehalten wurden. Ordinate: Mittelwerte der Glasflügeligkeitsklassenwerte.

Offenbar ist also die Glasflügeligkeit das Resultat eines physiologischen Vorganges, der nur durch eine bestimmte Dauer des Temperatureinflusses zu einer Höhe gebracht wird, die sich in der Merkmalsbildung äußert. Dieser Vorgang als solcher erstreckt sich aber offenbar über den ganzen Entwicklungsverlauf und spielt sich nicht in einem beschränkten Abschnitt der Entwicklung ab. Damit ist ein *neuer Typus der Beeinflußbarkeit eines Merkmals in einem Entwicklungsabschnitt vor seiner Realisation* gegeben. Wir vergleichen mit ihm zwei bekannte andere Wirkungstypen: Bei der Beeinflußbarkeit des Fleckmusters vieler Schmetterlinge besteht eine *sensible Periode* zu Beginn der Puppenzeit, lange vor der Entstehung des Musters (vgl. KÜHN 1926¹⁾, S. 124—135 und die dort

1). Angeführt auf S. 12.

angeführte Literatur). Die nur in dieser Zeit möglichen Veränderungen an dem das Flügelmuster bedingenden Faktorensystem werden während der folgenden Entwicklungszeit nicht wieder ausgeglichen. Andererseits ist bei der Feuerwanze *Pyrrhocoris apterus* eine Beeinflussung der Pigmentierung der Imago in dem ganzen Zeitraum von 14 Tagen vor der letzten Häutung bis nach dem Beginn der Ausfärbung der frisch gehäuteten Imago möglich. Dabei ergeben früh gesetzte Reize das charakteristische Bild schwach beeinflusster, spät gesetzte das Bild stark beeinflusster Tiere (HENKE 1924¹⁾, S. 408 ff., 473 ff.). In diesem Fall steigt entweder die Empfindlichkeit besonderer die Pigmentierung bedingender Vorgänge bis zur Realisation des Merkmals stetig an; oder aber die Empfindlichkeit ist immer gleich, die Beeinflussung der Pigmentierung beruht auf einer Veränderung von solchen Vorgängen, die im Stoffwechsel des Tieres alltäglich sind, aber die durch den Temperaturreiz gesetzten Veränderungen klingen allmählich wieder ab, so daß der Zeitpunkt, von dem an eine Beeinflussung der Pigmentierung möglich ist, nur davon abhängt, wie lange der Organismus gebraucht, um die durch den Reiz gesetzten Änderungen seines Stoffwechsels wieder auszugleichen. Jedenfalls ist eine zeitlich abgegrenzte sensible Periode nicht unterscheidbar. Die Abhängigkeit der Ausbildung der *Glasflügeligkeit* von der Temperatur gleicht der Beeinflussbarkeit der Pigmentierung von *Pyrrhocoris* darin, daß sie auf der Temperaturabhängigkeit von solchen Vorgängen beruht, die nicht auf einen bestimmten Zeitpunkt in der Entwicklung beschränkt sind. Sie unterscheidet sich aber dadurch von ihr, daß ein Abklingen von früh in der Entwicklung gesetzten Reizwirkungen jedenfalls nicht stattfindet, so daß gleich lange Beeinflussungen am Anfang und am Ende der Entwicklung ganz die gleiche Wirkung haben. In diesem Punkt stimmt die Glasflügeligkeit also mit der Fleckzeichnung der Schmetterlinge überein, in deren Entwicklung eine Veränderung ebenfalls nicht wieder ausgeglichen wird, die während der sensiblen Periode lange vor der Ausbildung der Zeichnung gesetzt wurde.

1) K. HENKE, Die Färbung und Zeichnung der Feuerwanze (*Pyrrhocoris apterus* L.) und ihre experimentelle Beeinflussbarkeit. Ztschr. f. vgl. Physiol. 1. 1924.

D. Die genotypische Bedingtheit bestimmter Glasflügeligkeitsgrade.

a) Selektionszuchten.

Im Sommer 1927 wurden planmäßige *Selektionszuchten* eingeleitet, um zu prüfen, ob die glasflügeligen Zuchten ein Gemisch von Genotypen darstellten, die verschiedene Grade der Glasflügeligkeit bedingen. Die Selektion wurde in zwei verschiedenen Zuchtreihen, A und B (Abb. 39 und Tab. 22 u. 23) ausgeführt. Beide stammten von einer 7 bzw. 8 Generationen früher angesetzten Zucht ab, in der beide Eltern phänotypisch glasflügelig waren; und zwar gehörte das ♀ der Klasse 7, das ♂ der Klasse 8 an, sodaß schon bei jener ersten Zucht eine Auswahl hoher Glasflügeligkeitsgrade getroffen war. Die Selektionszuchten wurden bei 25° gehalten. Die Reihe B lief auch vorher ständig bei 25°, während die Reihe A während der zweit- und drittletzten Generation vor Beginn der Selektion in Zimmertemperatur gehalten worden war. In beiden Reihen waren vor Beginn der Selektion Einzelzuchten mit verschiedenen Prozentzahlen von Glasflügeligen und mit verschiedener Verteilung der Varianten über die Glasflügeligkeitsklassen vorhanden. Die Kurven A 1 und 2 zeigen die Variantenverteilung bei Zusammenfassung derjenigen Zuchten, die als Ausgangsmaterial der Minusselektion (Kurve 1) und der Plusselektion (Kurve 2) in Reihe A dienten. Kurve 1 umfaßt Zuchten mit niedrigem, Kurve 2 Zuchten mit hohem Prozentsatz an Glasflügeligen. Nun wurden zwei Generationen lang aus dem Material A 1 möglichst schwach glasflügelige oder normale, aus dem Material A 2 möglichst hochgradig glasflügelige Tiere weitergezogen. Kurve 4 und 6 zeigen das Ergebnis der Plusselektion, Kurve 3 und 5 das der Minusselektion. In beiden Fällen verteilen sich die Varianten über die ganze Variationsbreite, — nur in Kurve 5 ist die Klasse 9 unbesetzt —, aber bei den minusselektierten Zuchtgruppen liegt ein hohes Maximum der Kurven in Klasse 1, während die Plusselektionen die höchste Erhebung in Klasse 7 zeigen. In den Kurven 3—6 sind wie in 1 und 2 jeweils die Individuen einer Glasflügeligkeitsklasse aus allen Zuchten der gleichen Selektionsgeneration zusammengefaßt. In Kurve 14 und 15 sind die sämtlichen Einzelzuchten der beiden Selektionsgenerationen nach ihren Prozentzahlen der Glasflügeligen in Klassen von 20 zu 20% geordnet. Kurve 14 zeigt die Verteilung der Minusselektions-

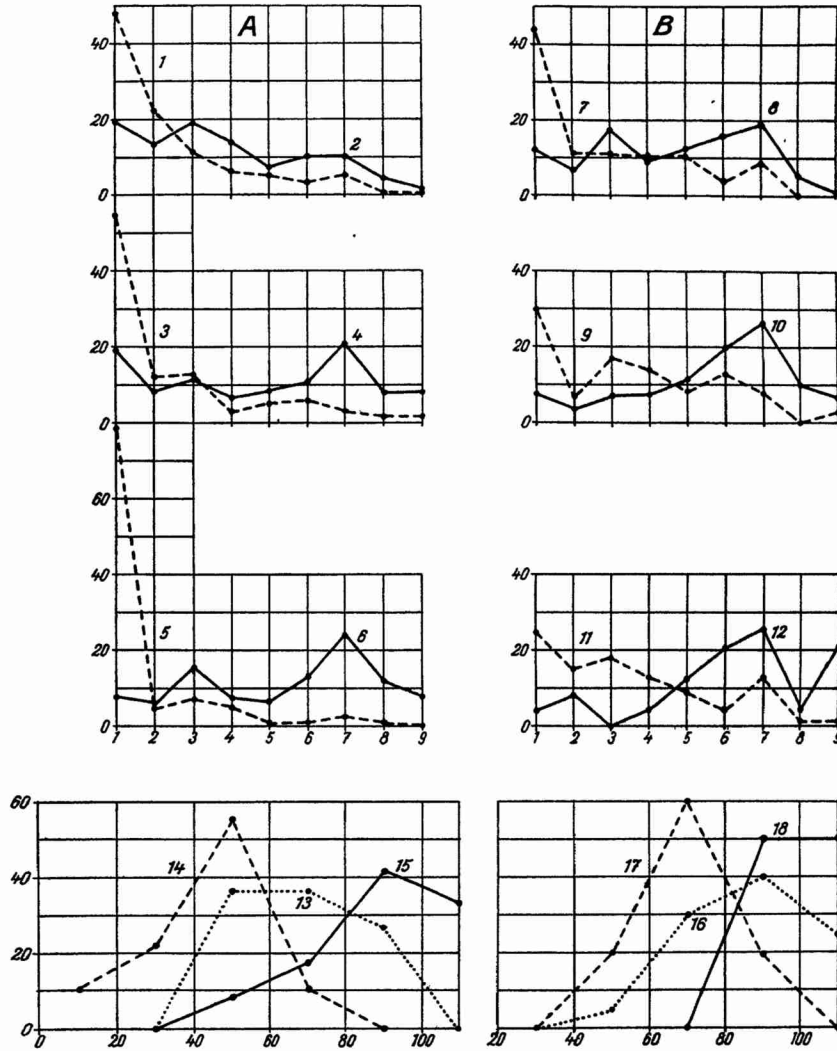


Abbildung 39.

Minus- und Plusselektion in den glasflügeligen Gruppen A und B in 3 Generationen. 1, 2, 7, 8: I. Generation; 3, 4, 9, 10: II., 5, 6, 11, 12: III., 14, 15, 17, 18: II. und III. Generation. - - - - - Minus-, — Plusselektion. 13, 16: Ausgangsmaterial. Kurven 1—12 zeigen den Selektionserfolg in der Verteilung der Individuen der Gesamtheit der Zuchten gleicher Generation über die Glasflügeligkeitsklassen, Kurven 13—18 in der Verteilung der % & der Einzelzuchten über die Skala der Prozentzahlen an Glasflügeligen pro Zucht. Abszissen für 1—12: Glasflügeligkeitsklassen, für 13—18: % Glasflügelige pro Zucht. Ordinaten für 1—12: % Tiere, für 13—18: % Zuchten. (Vgl. Tab. 22 und 23.)

Tabelle 22.

Verteilung der Individuen in % über die Glasflügeligkeitsklassen bei Plus- und Minusselektion (vgl. Abb. 29, Kurven 1—12).

Selektions- gruppe	Nr.	Selektion	Glasflügeligkeitsklassen									n	M _G	m
			1	2	3	4	5	6	7	8	9			
A	1	Ausgangs- zuchten d. Minus- selekt.	47,3	21,7	10,7	5,9	5,2	3,3	4,9	0,5	0,5	577	2,35	0,08
	2	Ausgangs- zuchten d. Plus- selekt.	19,4	13,5	19,0	13,9	7,6	9,9	10,2	4,6	1,9	842	3,81	0,08
	3	Minussel. 1. Gen.	54,8	11,9	12,8	3,3	5,1	6,3	2,8	1,6	1,4	430	2,38	0,10
	4	Plussel. 1. Gen.	19,1	8,6	11,1	6,3	8,6	10,6	20,3	7,7	7,7	350	4,75	0,14
	5	Minussel. 2. Gen.	78,1	4,9	7,3	4,9	0,8	0,8	2,4	0,8	—	123	1,62	0,13
	6	Plussel. 2. Gen.	7,8	5,2	15,6	7,8	6,5	13,0	24,6	11,7	7,8	77	5,43	0,27
B	7	Ausgangs- zuchten d. Minus- sel.	43,4	10,9	10,9	10,9	10,9	4,3	8,7	—	—	46	2,83	0,30
	8	Ausgangs- zuchten d. Plus- sel.	12,0	7,0	18,0	10,0	12,0	16,0	19,0	5,0	1,0	100	4,58	0,22
	9	Minussel. 1. Gen.	29,5	7,0	16,9	14,1	8,5	12,7	8,5	—	2,8	71	3,54	0,28
	10	Plussel. 1. Gen.	7,3	3,6	7,3	7,3	11,8	20,0	26,3	10,0	6,4	110	5,67	0,20
	11	Minussel. 2. Gen.	25,0	15,1	18,2	12,9	9,1	4,5	12,9	0,8	1,5	132	3,44	0,19
	12	Plussel. 2. Gen.	4,2	8,3	—	4,2	12,5	20,8	25,0	4,2	20,8	24	6,21	0,46

zuchten, Kurve 15 die der Plusselektionszuchten¹⁾. In Kurve 13

1) Die höchste Klasse umfaßt die Zuchten mit 100% Glasflügeligen, und da der Wert 100 eine „Klassengrenze“ darstellt, ist in den Abbildungen die Or-

Tabelle 23.

Verteilung der Einzelzuchten bei Plus- und Minusselektion nach Prozenten von Glasflügeligen. Variantenreihen in %. (Vgl. Abb. 29, Kurven 13—18.)

Selektionsgruppe	Nr.	Selektion	% Glasflügelige						Anzahl Zuchten
			0	20	40	60	80	100	
A	13	Ausgangszuchten der Selektion			36,4	36,4	27,2		11
	14	Minus-selekt.	11,1	22,2	55,6	11,1			9
	15	Plus-selekt.			8,3	16,7	41,7	33,3	12
B	16	Ausgangszuchten der Selektion			5,0	30,0	40,0	25,0	20
	17	Minus-selekt.			20,0	60,0	20,0		5
	18	Plus-selekt.					50,0	50,0	6

ist die Verteilung der entsprechenden Werte bei sämtlichen Ausgangszuchten eingetragen.

Derselbe Selektionsgang in der Zuchtreihe B wird durch die Kurven 7 bis 12 und 16 bis 18 wiedergegeben. Auch hier ist die Selektionswirkung sowohl in der Verteilung der Varianten über die Variationsbreite (Kurven 7 bis 12) wie auch in der Gegenüberstellung der Glasflügeligkeitsprozente (Kurven 16 bis 18) vollkommen deutlich. In den beiden letzten Kolonnen der Tab. 22 sind die Mittelwerte der in den Kurven 1 bis 12 dargestellten Variationsreihen und die mittleren Fehler derselben angegeben. *Die Verschiedenheit zwischen Minus- und Plusselektionszuchten ist auch bei Berücksichtigung des dreifachen mittleren Fehlers gesichert.*

Es hat sich also aus den beiden Ausgangsstämmen mindestens ein Minus- und ein Plusbiotypus herauszüchten lassen, womit natürlich nicht gesagt sein soll, daß nicht vielleicht noch weitere Verschiedenheiten durch Selektion isolierbar gewesen wären. Die Kurven 14 und 17 der Minuszuchten schwanken zwischen den

ordinate dieses Wertes entsprechend einer Klassenmitte über dem Abszissenpunkt 110 errichtet, um ein geometrisch gleiches Bild wie für die übrigen Klassen zu erhalten.

Klassen 0—20 und 80—100% Glasflügelige mit dem Maximum bei 40—60 bzw. 60—80%. Die Kurven 15 und 18 der Pluszuchten schwanken zwischen 40—60, bzw. 80—100 und 100% Glasflügeligen mit dem Maximum bei 80—100%.

Aus demselben Ausgangsmaterial, dem die früher erwähnte Stammzucht der Selektionszuchten entnommen war, stammt noch eine weitere Reihe von Zuchten her (Zuchtgruppe C), bei denen wesentlich niederere Grade von Glasflügeligkeitsprozenten auftraten, und zwar in einer Reihe von Parallelzuchten in zwei Generationen. Die einzelnen Zuchten dieser Reihe hatten z. T. Zuchteltern, die beide glasflügelig waren. Da Glasflügeligkeit, wie sich aus den später zu behandelnden Kreuzungsexperimenten ergibt, rezessiv ist, muß es sich hier um Reinzuchten handeln. Hieraus ist zu schließen, daß auch noch Biotypen mit niedrigeren Glasflügeligkeitsprozenten vorkommen, als sie für die oben besprochenen Minusselektionszuchten kennzeichnend sind. Der Prozentsatz der Zuchtgruppe C schwankt zwischen 0—20 und 40—60 mit dem Maximum bei 20—40.

In Kurve 1 der Abb. 40 sind die Glasflügeligkeitsprozente sämtlicher Zuchten dieser Gruppe C zusammengefaßt, in Kurve 2

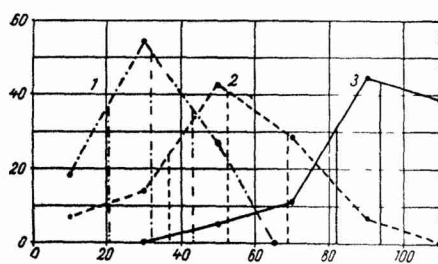


Abbildung 40.

Drei Biotypen mit verschiedenen Graden der Glasflügeligkeit (vgl. Text). — Abszisse: % Glasflügelige pro Zucht; Ordinate: % Zuchten.

die der Minusselektionszuchten, in Kurve 3 die der Plusselektionszuchten aus den Linien A und B. Der Mittelwert der Kurve 1 liegt bei 31,8, für Kurve 2 liegt er bei 52,8, für Kurve 3 bei 93,4. Diese Mittelwerte sind sämtlich bei Berücksichtigung des doppelten mittleren Fehlers gesichert von einander verschieden. Die Spielräume der dreifachen mittleren

Fehler überschneiden sich bei Kurve 1 und 2, während bei Kurve 3 der Spielraum des wahren Mittelwertes ($M \pm 3m$) von den entsprechenden Werten der beiden anderen Kurven getrennt ist. Die große Streuung und die verhältnismäßig geringe Anzahl der Zuchten bringt große mittlere Fehler mit sich. Wenn man die Gesamtanzahlen der Individuen in den drei Reihen zugrundelegt, so sind alle drei Gruppen mit den Glasflügeligkeitsprozenten 32,3, 48,9 und 85,4 durchaus statistisch gesichert verschieden (vgl. die letzte Kolonne der Tab. 24).

Aus diesen Ergebnissen folgt, daß die Glasflügeligkeit nicht nur durch ein Allel gegenüber normal bedingt wird.

Tabelle 24.

Drei Biotypen mit verschiedenen Graden der Glasflügeligkeit. Variantenreihen in %.
(Vgl. Abb. 40.)

Nr.	Zuchtgruppe	% Glasflügelige						Anzahl der Zuchten	M (%)	m (%)	M $\pm$ 3m	Anzahl Tiere	% Glasflügel.	m	% Glasflügelige $\pm$ 3m
		0	20	40	60	80	100								
1	C	18,2	54,5	27,3				11	31,8	3,8	20,4—43,2	1228	32,3	1,3	28,4—36,2
2	A + B, Minus-selekt.	7,1	14,3	42,9	28,6	7,1		14	52,8	5,3	36,9—68,7	755	48,9	1,8	43,5—54,3
3	A + B, Plus-selekt.			5,5	11,2	44,4	38,9	18	93,4	3,8	82,0—100	561	85,4	1,5	80,9—89,9

b) Kreuzungen zwischen glasflügeligen und normal beschuppten Stämmen.

Um den Erbgang der Anlagen für Glasflügeligkeit zu klären, wurden Kreuzungen zwischen glasflügeligen und nichtglasflügeligen Stämmen ausgeführt. Als normalbeschuppte Stämme dienten ein später nicht weitergeführter wildfarbiger Stamm und Stamm XVIII (Taf. II, Fig. 21), von denen der zweite den Faktor *b* homozygot führt. Die Ergebnisse werden zunächst für beide Stämme gemeinsam behandelt. In beiden waren bisher keine glasflügeligen Tiere beobachtet worden. Als Zuchteltern aus glasflügeligen Stämmen wurden Tiere aus Plusselektionslinien verwandt, in denen bei Fortsetzung der Selektion keine merkliche Steigerung des Prozentsatzes an Glasflügeligen mehr eintrat, sondern dieser Wert annähernd konstant 90 % betrug. Aus diesen Linien wurden Tiere der Klassen 1 bis 7 verwandt.

Das Ergebnis in F_1 war unabhängig davon, ob die Eltern aus dem glasflügeligen Stamm phänotypisch normal beschuppt oder hochgradig glasflügelig waren. Die reziproken Kreuzungen verhielten sich gleich. Unter 683 F_1 -Tieren in 11 Einzelzuchten waren 641 völlig normal (vgl. Tab. 25). 42 zeigten in verschiedenem Grade Schuppendifekte, und zwar entfielen 28 Tiere auf Klasse 2, 10 auf Klasse 3, eines auf Klasse 4 und nur drei erreichten Klasse 7. 6,2 % waren also als glasflügelig zu rechnen. Es fiel dabei auf, daß fast alle glasflügeligen Tiere, die in verschiedenen Zuchten auftraten, schwächlich oder ausgesprochen verkrüppelt waren. Die Schwächlichkeit äußert sich in unvollkommen entfalteten Flügeln oder in hochgradiger Pigmentarmut. Solche weißlichen Tiere sind, wie S. 30 f.

Tabelle 25.

F₁ aus der Kreuzung normal beschuppt $\times$ glasflügelig.

	Glasflügeligkeitsklassen									n	% G
	1	2	3	4	5	6	7	8	9		
Gesamtzahl	641	28	10	1	—	—	3	—	—	688	6,2
Normalkräftige Tiere	621	3	—	—	—	—	—	—	—	624	0,5
Schwächliche Tiere	20	25	10	1	—	—	3	—	—	59	66,1

gezeigt, in vielen Stämmen auftretende Minusmodifikationen, die auch häufig durch eine große Hinfälligkeit gekennzeichnet sind. Wenn man nach Ausschaltung der schwächlichen Tiere die kräftig entwickelten F₁-Tiere allein betrachtet, so entfallen auf 624 Tiere nur 3 = 0,5 % glasflügelige, und zwar gehören diese der Klasse 2 an, sind also nur in ganz geringem Grad von der Schuppenlosigkeit betroffen. Bei normaler Körperkonstitution erscheint also voll beschuppt gegen glasflügelig als fast vollkommen dominant.

Die schwächlichen Individuen für sich betrachtet, zeigen aber eine Variantenverteilung, die durchaus derjenigen innerhalb einer Reinzucht von Glasflügeligen entspricht (Tab. 25 und Abb. 41).

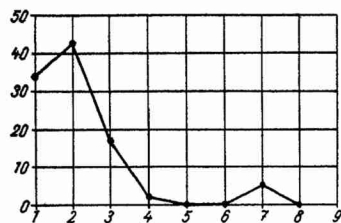


Abbildung 41.

Verteilung der schwächlichen Tiere in F₁ aus der Kreuzung normal beschuppt $\times$ glasflügelig über die Glasflügeligkeitsklassen.
— Abszisse: Glasflügeligkeitsklassen; Ordinate: % Tiere.

(Vgl. Tab. 25.)

Bei schwächlicher Körperkonstitution erscheint also Glasflügeligkeit über vollkommene Schuppenbildung dominant. Ob die schwächliche Konstitution nur durch ungünstige Lebensbedingungen hervorgerufen wird, oder auch genotypisch durch Kombination irgendwelcher Faktoren, läßt sich nicht entscheiden. Daß für diese Form von Pigmentarmut die Lebenslage von entscheidender Bedeutung ist, wurde früher (S. 31) gezeigt. Jedenfalls ergibt sich für die Glasflügeligkeit ein *Dominanzwechsel, je nach der allgemeinen Konstitution der Bastarde*, d. h. die Glasflügeligkeit wird nicht schlechthin dominant oder rezessiv oder intermediär in den Bastarden realisiert, sondern ist in ihrer Realisation von der allgemeinen Körperkonstitution abhängig.

Das Verhalten der normal entwickelten F₁-Tiere zeigt, daß unter gewöhnlichen Bedingungen der Faktor oder die Faktoren

für vollkommene Flügelbeschuppung gegenüber Glasflügeligkeit fast vollkommen dominant sind (99,5 % voll Beschuppte, 0,5 % ganz schwach Entschuppte). Bei der späteren Berechnung der Erwartungen für die weiteren Kreuzungen werden die 0,5 % sehr schwach glasflügeliger Tiere vernachlässigt und eine absolute Dominanz der normalen Beschuppung der Rechnung zugrunde gelegt. Im weiteren Verlauf der Kreuzungsanalyse wurden die verkrüppelten oder pigmentarmen Tiere ausgeschieden, gleichgültig ob sie normal beschuppt oder glasflügelig waren. Sie waren in den späteren Kreuzungen seltener als in der F_1 , wo 8,9 % schwächliche Tiere vorhanden waren. Im ganzen handelte es sich in F_2 , den Rückkreuzungen und den Nachzuchten aus der

Rückkreuzung um 2,4 % schwächliche Tiere.

Für die Kennzeichnung des Glasflügeligkeitsgrades der einzelnen Zuchten wird künftighin nur der Prozentsatz an Glasflügeligen angegeben, da seine Verwertung grundsätzlich gleichsinnige Ergebnisse wie die des Mittelwertes der Glasflügeligkeitsklassen ergibt, wie schon früher erwähnt wurde. Bei der Statistik der Glasflügeligkeitsprozente der Zuchten wurde eine Einteilung in Klassen von 5 zu 5 % gewählt.

Insgesamt 4060 F_2 -Individuen wurden dadurch gewonnen, daß in 27 Einzelzuchten F_1 -Bastarde unter sich gekreuzt wurden. Die Verteilung der

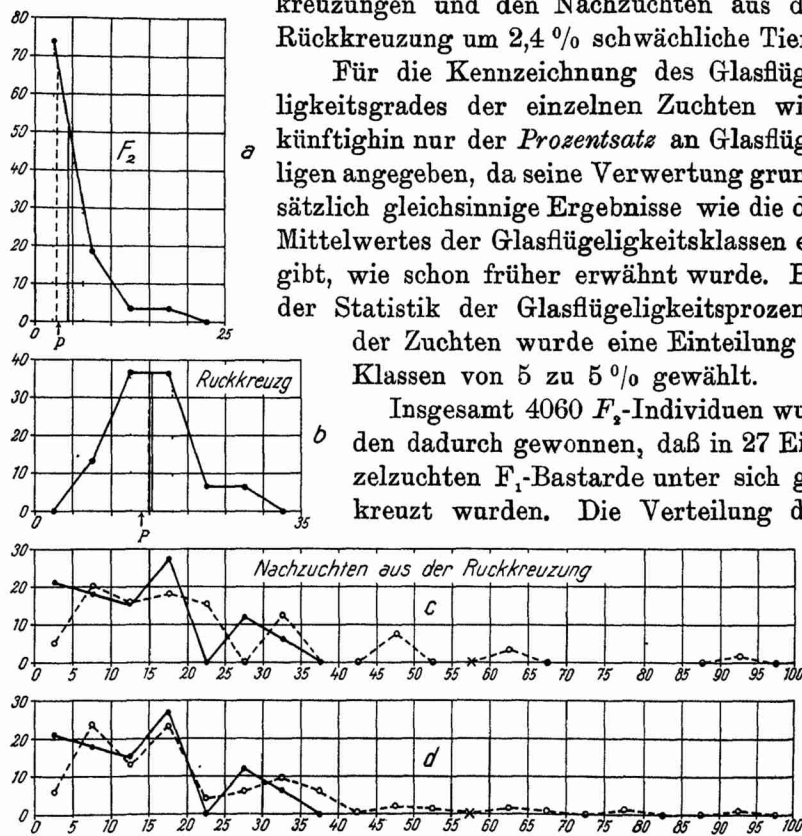


Abbildung 42.

Kreuzung Normal beschuppt $\times$ glasflügelig. — beobachtete Werte und deren Mittelwerte; dazugehörige Spielräume der wahren Mittelwerte ($M \pm 3m$). - - - - - Erwartung (in c: Erwartung I, in d: Erwartung II, vgl. Erläuterung zu Tab. 26). P → Lage des Prozentsatzes an Glasflügeligen unter sämtlichen Individuen aller Zuchten. $\times$ = 1 Zucht von Nachzucht aus F_2 . — Abszissen: % Glasflügelige pro Zucht; Ordinaten: % Zuchten. (Vgl. Tab. 26.)

Tabelle 26.

Kreuzung normal beschuppt $\times$ glasflügelig.

Kreuzung	Anzahl Zuchten mit x % Glasflügeligen in %																		
	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90
F ₁	100,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
F ₂	74,1	18,5	3,7	3,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rückkreuzung	—	13,4	36,6	36,6	6,7	6,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Nachzuchten aus der Rückkreuzung	21,2	18,2	15,1	27,3	—	12,1	6,1	—	—	—	—	[1]	—	—	—	—	—	—	—
desgl. Erwartung I	4,7	20,3	15,6	18,8	15,6	—	12,5	—	—	7,8	—	—	3,1	—	—	—	—	—	1,6
Erwartung II	5,9	23,8	13,3	23,4	3,9	6,2	9,4	6,2	—	1,9	1,6	—	1,6	0,8	—	1,6	—	—	0,4

Glasflügeligkeitsprozente in diesen F₂-Zuchten zeigt Tab. 26 und Abb. 42, Kurve a. Die Streuung geht von der Klasse 0—5 % bis 15—20 % mit dem Maximum bei 0—5 % und dem Mittelwert 4,35 %. Berechnet man die Häufigkeit der Glasflügeligen nicht als Mittelwert aus den Prozentwerten der einzelnen Zuchten sondern durch Addition der glasflügeligen und der normalen Individuen in sämtlichen F₂-Zuchten, so erhält man den Wert 3,10 %, dessen Ort auf der Abszisse der Abb. 42a durch den Punkt P bezeichnet ist.

Die Glasflügeligkeit tritt also in F₂ wieder auf. Da sie in F₁ unter den weiterhin allein betrachteten Normaltieren rezessiv ist, müssen wir mit mindestens einem rezessiven Faktor für Glasflügeligkeit rechnen.

Die P-Tiere, welche die Anlage für Glasflügeligkeit in die Kreuzung einführten, stammten aus Plusselektionszuchten. Trotzdem wäre es denkbar, daß sie unter sich genotypisch verschieden gewesen wären. Dann müßten auch die F₁-Tiere je nach der Glasflügeligkeit ihrer Eltern unter sich genotypisch verschieden sein. Wie oben bemerkt, schwankt der Phänotypus der P-Tiere ja zwischen normal beschuppt und der Glasflügeligkeitsklasse 7. Um zu prüfen, ob der Glasflügeligkeitsgrad der P-Tiere sich irgendwie in dem Glasflügeligkeitsgrad der F₂-Zuchten bemerkbar macht,

Schwachliche Tiere nicht gezählt. (Vgl. Abb. 42.)

Anzahl Zuchten	M (%)	m (%)	M + 3m (%)	Anzahl Tiere	Glasflügelige		m (%)	% Glasflügelige $\pm 3m$	Erwartung I u. II
					abs.	%			
11	—	—	—	624	3	0,48	0,28	—	—
27	4,35	0,65	2,40 - 6,30	4060	126	3,10	0,28	2,26— 3,94	2,81
30	15,35	0,90	12,65—18,05	3169	441	13,90	0,62	12,04—15,76	15,00
33	[1] = 1 Nachzucht aus F ₂								

Erwartungen:

I für $ggkkZ$ = 30 % $\mathcal{G}$, $ggkkzz$ = 90 % $\mathcal{G}$.II für $ggkkZ_1 \cdot Z_2$ = 30 % $\mathcal{G}$, $ggkkz_1 z_1 Z_2$ = $ggkkZ_1 \cdot z_2 z_2$ = 60 % $\mathcal{G}$, $ggkkz_1 z_1 z_2 z_2$ = 90 % $\mathcal{G}$.

wurden die Zuchten in Gruppen nach dem Glasflügeligkeitsgrad der P-Tiere zusammengestellt. Das Ergebnis ist in Tab. 27, Nr. 1—4 in Beispielen vorgeführt. Es zeigt sich keinerlei Einfluß des Glasflügeligkeitsgrades der P-Tiere auf den von F₂. Eine Kreuzung eines normal beschuppten Tieres aus Klasse 1 ergab sogar den höchsten Prozentwert. Somit kann das Ausgangsmaterial der Plusselektionsstämme als hinreichend genotypisch gleichförmig betrachtet werden. Reziproke Kreuzungen ergaben gleiches Resultat: Die Fälle, in denen das den glasflügeligen Zuchten entstammende P-Tier ein ♀ war, lieferten in F₂ 2,3 %, die Fälle, in denen es ein ♂ war, ergaben 3,7 % Glasflügelige (Tab. 27, Nr. 5 und 6). Der mittlere Fehler jedes dieser beiden Werte beträgt 0,4 %. Es überschneiden sich also schon die Spielräume der doppelten mittleren Fehler.

Rückkreuzungen wurden gewonnen durch Paarung von F₁-Individuen mit phänotypisch verschieden stark glasflügeligen Tieren der Plusselektionsstämme in 30 Einzelzuchten. Auch hier war der Phänotypus der aus den glasflügeligen Zuchten stammenden Zuchteltern ohne Einfluß auf das Resultat, wie das völlig unsystematische Schwanken der Prozentwerte in Tab. 27, Nr. 7—10 und 11—16 zeigt, wo jeweils die Ergebnisse der Paarungen von Bastarden einer F₁ mit normal beschuppten oder in verschiedenem Grad glas-

Tabelle 27.

Kreuzung normal beschuppt $\times$ glasflügelig (verschiedenen Grades). *Reihe 1—4 und 7—16*: Tiere mit verschiedenem Glasflügeligkeitsgrad aus den zur Kreuzung verwandten Linien ergeben gleiche Kreuzungsergebnisse. Jede dieser Reihen gibt die Zahlenwerte für eine oder mehrere F_2 bzw. Rückkreuzung mit gleichem Phänotypus der P-Tiere. — *Reihe 5, 6, 17, 18*: Gleichheit der reziproken Kreuzungen. $\mathfrak{N}$ -Tiere aus Zuchten mit normaler Beschuppung. $\mathfrak{G}$ -Tiere aus glasflügeligen Zuchten. Die Ziffer bei $\mathfrak{G}$ gibt die Glasflügeligkeitsklasse des Tieres an. — $\% \mathfrak{G}$: Prozentsatz der glasflügeligen Nachkommen.

Nr.	Kreuzung	Anzahl Tiere	$\% \mathfrak{G}$	Nr.	Kreuzung	Anzahl Tiere	$\% \mathfrak{G}$
1	F_2 aus $F_1 =$ ($\mathfrak{G} 8 \times \mathfrak{N}$)	243	5,4	11	Rückkreuzung $\mathfrak{G} 1 \times \mathfrak{G} 7$	268	14,2
2	($\mathfrak{G} 7 \times \mathfrak{N}$)	1395	1,9	12	$\mathfrak{G} 2 \times \mathfrak{G} 7$	196	8,2
3	($\mathfrak{N} \times \mathfrak{G} 1$)	646	6,7	13	$\mathfrak{G} 5 \times \mathfrak{G} 7$	268	11,9
4	($\mathfrak{N} \times \mathfrak{G} 7$)	1738	2,5	14	$\mathfrak{G} 6 \times \mathfrak{G} 7$	278	9,0
5	($\mathfrak{G} \times \mathfrak{N}$)	1676	2,3	15	$\mathfrak{G} 7 \times \mathfrak{G} 7$	239	15,9
6	($\mathfrak{N} \times \mathfrak{G}$)	2384	3,7	16	$\mathfrak{G} 8 \times \mathfrak{G} 7$	406	12,3
7	Rückkreuzung $\mathfrak{G} 1 \times \mathfrak{G} 3$	58	20,7	17	$\mathfrak{G} \times \mathfrak{G}$ Bastard	2671	13,6
8	$\mathfrak{G} 6 \times \mathfrak{G}$	106	13,2	18	$\mathfrak{G}$ Bastard $\times \mathfrak{G}$	498	15,5
9	$\mathfrak{G} 7 \times \mathfrak{G}$	67	17,9				
10	$\mathfrak{G} 8 \times \mathfrak{G}$	71	18,3				

flügeligen Tieren der Plusselektionsstämme zusammengestellt sind. Auch die reziproken Rückkreuzungen mit der glasflügeligen Ausgangsrasse ergaben mit 13,6 bzw. 15,5 % annähernd gleiche Resultate (Tab. 27, Nr. 17 und 18). Die Glasflügeligkeitsprozente der Einzelzuchten schwanken zwischen 5—10 und 25—30 mit dem Maximum bei 10—15 bzw. 15—20 (Abb. 42b und Tab. 26). Der Mittelwert dieser Variationsreihe der Zuchten liegt bei 15,35 %, der Prozentsatz an Glasflügeligen unter sämtlichen Individuen aller Zuchten beträgt 13,9. Seine Lage auf der Abszisse ist in der Kurve mit P eingetragen.

Eine genetische Interpretation dieser Kreuzungsergebnisse muß zunächst von der Frage ausgehen: In welchem Prozentsatz können

nach der gefundenen Anzahl der phänotypisch Glasflügeligen in den gefundenen F_2 - und Rückkreuzungskurven wieder Tiere der glasflügeligen Ausgangsrasse enthalten sein? Die zur Kreuzung verwandten Zuchten enthielten rund 90 % Glasflügelige (vgl. S. 99). Unter Zugrundelegung dieses Wertes ist bei 4,35 bzw. 3,10 % Glasflügeligen in F_2 *monohybride Aufspaltung ausgeschlossen*, denn dann müßten 90 % von $\frac{1}{4} = 22,5$ % Glasflügelige vorhanden sein. Zunächst ist daher die Möglichkeit einer Interpretation durch *dihybride* Kreuzung zu erwägen. Dabei könnte in einem Fall nur das *Zusammenwirken* der Gene zweier Paare die Glasflügeligkeit überhaupt zur Entfaltung bringen; oder es könnte als zweiter Fall ein rezessives Gen homozygot einen geringen Grad von Glasflügeligkeit bedingen und ein *Zusatzfaktor*, entweder schon heterozygot oder nur homozygot, den Prozentsatz der Glasflügeligen auf insgesamt 90 % erhöhen. Wir unterscheiden diese beiden Fälle als „komplementäre“ und als „additive“ Dimerie. Bei *komplementärer Dimerie* und in dem Fall, daß beide komplementären Gene nur homozygot wirksam sind, wären 90 % von $\frac{1}{16} = 5,63$ % Glasflügelige in F_2 zu erwarten. Die gefundenen Werte für F_2 liegen mit 4,35 bzw. 3,10 % noch unter dieser Erwartung, der zuverlässigere von diesen beiden, der aus der Gesamtzahl aller Individuen errechnet ist, bleibt sogar um weit mehr als das dreifache des mittleren Fehlers hinter ihr zurück (vgl. Tab. 26). Damit ist jedenfalls der Fall der *additiven Dimerie ausgeschlossen*, ebenso wie die Möglichkeit, daß von den beiden komplementär wirksamen Faktoren *nur einer homozygot* sein müßte und der andere heterozygot sein könnte, um Glasflügeligkeit hervorzurufen; denn in diesen beiden Fällen müßte der Prozentsatz von Glasflügeligen noch höher sein. Bei *komplementärer Trimerie* mit der Notwendigkeit von Homozygotie in allen drei Genpaaren wären in F_2 90 % von $\frac{1}{64} = 1,41$ % Glasflügelige zu erwarten. *Die gefundenen F_2 -Werte liegen zwischen den für komplementäre Di- und Trimerie zu erwartenden Werten.*

Für die *Rückkreuzungen* ergeben sich ebenfalls bestimmte Erwartungen: bei monohybridem Erbgang 45 %, bei komplementärer Dimerie 22,5 %, bei komplementärer Trimerie 11,25 %. Die gefundenen Werte liegen mit 15,35 bzw. 13,90 % (Tab. 26) wieder *zwischen den Erwartungen für komplementäre Di- und Trimerie*, und zwar liegen beide, um mehr als das dreifache des mittleren Fehlers von beiden Erwartungen entfernt, zwischen ihnen.

Schließlich lassen sich noch Erwartungen für das *Verhältnis des Prozentsatzes an Glasflügeligen in F_2 zu dem in der Rückkreuzung*

berechnen: Die Anzahl der homozygot Rezessiven in F_2 und Rückkreuzung verhält sich bei monohybrider Spaltung wie 1:2, bei dihybrider wie 1:4, bei trihybrider wie 1:8. Gefunden wurden, wenn man von den Mittelwerten der Variationsreihen der Zuchten ausgeht, 1:3,54, wenn man von den Prozentsätzen der Glasflügeligen unter den Gesamtsummen der Individuen ausgeht, 1:4,49. Von diesen Werten liegt der zweite, der bei Berücksichtigung aller Einzelindividuen berechnet ist, zwischen den Erwartungen für Di- und Trimerie, der erste unter der Erwartung bei dihybrider Spaltung.

Nach diesen letzten Zahlenverhältnissen kann man für eine *in erster Annäherung gültige Interpretation mit komplementärer Dimerie* rechnen. Zu diesem Zweck führen wir als *Symbole* die Gene $G-g$ und $K-k$ ein, wobei g in Verbindung mit dem komplementären Gen k bei Homozygotie in beiden Paaren Glasflügeligkeit bedingen würde.

$\frac{1}{16}$ der F_2 -Tiere muß also $ggkk$ sein, in den Rückkreuzungen sind viermal so viel $ggkk$ -Individuen vorhanden. Die Anzahl der Glasflügeligen bleibt in F_2 und der Rückkreuzung hinter der Erwartung 90% von $\frac{1}{16}$ und 90% von $\frac{1}{4}$ zurück. Die gefundene Zahl von 3,10 in F_2 entspricht 49,7% von $\frac{1}{16}$. 13,90% Glasflügelige in der Rückkreuzung bilden 55,6% von $\frac{1}{4}$. Der Befund bleibt daher in F_2 und in der Rückkreuzung um ungefähr 34 bis 40% hinter der Erwartung bei komplementärer Dimerie zurück. Reine Dimerie kann daher als Interpretation nicht befriedigen, um so weniger, als auch bei Berücksichtigung des dreifachen mittleren Fehlers die Zahlen in F_2 und Rückkreuzung von den Erwartungen bei komplementärer Dimerie sicher getrennt bleiben. Es wurde schon gezeigt, daß sie zwischen den Erwartungen für komplementäre Di- und Trimerie liegen und auch von den Erwartungen bei komplementärer Trimerie sicher verschieden sind.

Eine durchaus *befriedigende Erklärung* der gefundenen Zahlen ergibt sich nun aus dem folgenden einfachen *Ansatz*: Der volle Betrag an Glasflügeligen wie in der Ausgangszucht ergibt sich erst dann, wenn zu den komplementären Faktoren $ggkk$ noch ein *additiv wirksamer Zusatzfaktor* z homozygot hinzutritt. $ggkkzz$ -Individuen sind zu 90% glasflügelig. $ggkkZz$ - und $ggkkZZ$ -Individuen erreichen nur einen niederen Prozentsatz der Glasflügeligkeit. Wir setzen hierfür 30% ein, ungefähr den Wert, den ein glasflügeliger Biotypus in der Zuchtgruppe C (S. 98f.) tatsächlich als konstanten Wert besaß. zz würde also den Prozentsatz der Glasflügeligen von 30 auf 90 erhöhen.

Die Konstitution von F_2 würde dann die Zusammensetzung haben, die in Tabelle 28 angegeben ist. $1/16$ der Individuen, nämlich die Typen 55, 56, 63 und 64 sind für Glasflügeligkeit veranlagt, und von diesem $1/16$ würden $3/4$ zu 30%, $1/4$ zu 90% phänotypisch glasflügelig sein. In diesem $1/16$ würden also im Mittel 45% Glasflügelige vorhanden sein, in der ganzen F_2 also 45% von $1/16 = 2,81\%$. In der Rückkreuzung, deren Zusammensetzung der untersten Reihe der Tab. 28 entspricht, würde dann $1/8$, näm-

Tabelle 28.

F_2 einer trihybriden Kreuzung $GK K Z Z \times g g k k z z$, zur Interpretation der Kreuzungsergebnisse normal beschuppt $\times$ glasflügelig. $g-G$, $k-K$: komplementär wirkende Glasflügeligkeitsfaktoren und deren dominante Allele. $z-Z$: Zusatzfaktor, der den Prozentsatz an Glasflügeligen von 30 auf 90% erhöht, und dessen dominantes Allel. I—VIII: Gameten der F_1 . 1—64: Genotypen der F_2 . $\otimes$ glasflügelige Phänotypen.

	I <i>GKZ</i>	II <i>GKz</i>	III <i>GkZ</i>	IV <i>Gkz</i>	V <i>gKZ</i>	VI <i>gKz</i>	VII <i>gkZ</i>	VIII <i>gkz</i>
I <i>GKZ</i>	1 <i>GKZ</i> <i>GKZ</i>	2 <i>GKZ</i> <i>GKz</i>	3 <i>GKZ</i> <i>GkZ</i>	4 <i>GKZ</i> <i>Gkz</i>	5 <i>GKZ</i> <i>gKZ</i>	6 <i>GKZ</i> <i>gKz</i>	7 <i>GKZ</i> <i>gkZ</i>	8 <i>GKZ</i> <i>gkz</i>
II <i>GKz</i>	9 <i>GKZ</i> <i>GKz</i>	10 <i>GKz</i> <i>GKz</i>	11 <i>GKZ</i> <i>Gkz</i>	12 <i>GKz</i> <i>Gkz</i>	13 <i>GKZ</i> <i>gKz</i>	14 <i>GKz</i> <i>gKz</i>	15 <i>GKZ</i> <i>gkz</i>	16 <i>GKz</i> <i>gkz</i>
III <i>GkZ</i>	17 <i>GKZ</i> <i>GkZ</i>	18 <i>GKZ</i> <i>Gkz</i>	19 <i>GkZ</i> <i>GkZ</i>	20 <i>GkZ</i> <i>Gkz</i>	21 <i>GKZ</i> <i>gkZ</i>	22 <i>GKZ</i> <i>gkz</i>	23 <i>GkZ</i> <i>gkZ</i>	24 <i>GkZ</i> <i>gkz</i>
IV <i>Gkz</i>	25 <i>GKZ</i> <i>Gkz</i>	26 <i>GKz</i> <i>Gkz</i>	27 <i>GkZ</i> <i>Gkz</i>	28 <i>Gkz</i> <i>Gkz</i>	29 <i>GKZ</i> <i>gkz</i>	30 <i>GKz</i> <i>gkz</i>	31 <i>GkZ</i> <i>gkz</i>	32 <i>Gkz</i> <i>gkz</i>
V <i>gKZ</i>	33 <i>GKZ</i> <i>gKZ</i>	34 <i>GKZ</i> <i>gKz</i>	35 <i>GKZ</i> <i>gkZ</i>	36 <i>GKZ</i> <i>gkz</i>	37 <i>gKZ</i> <i>gKZ</i>	38 <i>gKZ</i> <i>gKz</i>	39 <i>gKZ</i> <i>gkZ</i>	40 <i>gKZ</i> <i>gkz</i>
VI <i>gKz</i>	41 <i>GKZ</i> <i>gKz</i>	42 <i>GKz</i> <i>gKz</i>	43 <i>GKZ</i> <i>gkz</i>	44 <i>GKz</i> <i>gkz</i>	45 <i>gKZ</i> <i>gKz</i>	46 <i>gKz</i> <i>gKz</i>	47 <i>gKZ</i> <i>gkz</i>	48 <i>gKz</i> <i>gkz</i>
VII <i>gkZ</i>	49 <i>GKZ</i> <i>gkZ</i>	50 <i>GKZ</i> <i>gkz</i>	51 <i>GkZ</i> <i>gkZ</i>	52 <i>GkZ</i> <i>gkz</i>	53 <i>gKZ</i> <i>gkZ</i>	54 <i>gKZ</i> <i>gkz</i>	55 <i>gkZ</i> <i>gkZ</i> 30% $\otimes$	56 <i>gkZ</i> <i>gkz</i> 30% $\otimes$
VIII <i>gkz</i>	57 <i>GKZ</i> <i>gkz</i>	58 <i>GKz</i> <i>gkz</i>	59 <i>GkZ</i> <i>gkz</i>	60 <i>Gkz</i> <i>gkz</i>	61 <i>gKZ</i> <i>gkz</i>	62 <i>gKz</i> <i>gkz</i>	63 <i>gkZ</i> <i>gkz</i> 30% $\otimes$	64 <i>gkz</i> <i>gkz</i> 90% $\otimes$

lich die Individuen *ggkkZk* des Typus 63, zu 30 %, ein weiteres Achtel, die *ggkkzz*-Tiere des Typus 64, zu 90 % glasflügelig werden. Im ganzen würden also 60 % von $\frac{1}{4} = 15\%$ der Rückkreuzung glasflügelig sein. *Diese Erwartungen fallen in die Spielräume der beobachteten Prozentwerte $\pm$ ihren dreifachen mittleren Fehler hinein.* Sie liegen den unter Berücksichtigung aller Einzelindividuen gewonnenen Werten, die den kleineren Fehler haben, sehr nahe, so daß sie hier um weniger als den doppelten Fehler von der Beobachtung abweichen, und der Mittelwert aus den Prozentzahlen der Einzelzuchten weicht im Falle der Rückkreuzung sogar um weniger als den einfachen mittleren Fehler von der Erwartung ab (vergl. Tab. 26 und Abb. 42).

Der gewählte Ansatz kann somit als befriedigende Interpretation der gefundenen Werte in F_2 und Rückkreuzung gelten. Nun ergeben sich aus diesem Ansatz aber auch bestimmte Erwartungen für die *Nachzuchten* von F_2 - und Rückkreuzungsindividuen. Die Genotypen in F^2 entsprechen den Feldern der Tabelle 28, die der Rückkreuzungstiere der untersten Reihe dieser Tabelle. Die Kombinationsmöglichkeiten der F_2 -Individuen sind außerordentlich groß, und nur ein sehr kleiner Teil der Kombinationen kann hohe Prozentsätze an Glasflügeligen erreichen. Da die geringere Anzahl möglicher Kombinationen bei der Nachzucht von Rückkreuzungstieren eine Prüfung der Erwartung eher zuläßt, wurde nur diese Nachzucht in größerem Maßstab ausgeführt. Eine Nachzucht aus 2 F_2 -Tieren ergab 58,3 % Glasflügelige. Da beide Eltern glasflügelig waren, können sie nur den Typen 55, 56, 63 oder 64 der Tabelle angehören. Da die Streuung jedes der beiden reinrassigen Biotypen mit den Mittelwerten 30 und 90 % den Wert 60 übergreift (vgl. Abb. 40), kann die genannte Nachzucht aus F_2 aus einer Kreuzung eines jeden der genannten vier Genotypen der Tab. 28 mit sich selbst oder mit jedem der drei anderen Genotypen entstammen. Nach unserem Ansatz würde der nahe an 60 liegende Wert von 58,3 % unmittelbar einer Kreuzung von Typus 56 oder 63 mit 64 entsprechen.

Für die Verteilung aller *Nachzuchten aus Rückkreuzungstieren* ergibt sich eine bestimmte Erwartung unter der Voraussetzung, daß die Kreuzung jedes der Typen 57 bis 64 mit sich selbst oder mit jedem anderen gleich wahrscheinlich ist. Ob diese Voraussetzung zutrifft, läßt sich zwar im einzelnen nicht ohne weiteres nachprüfen, sie steht aber mit der Tatsache im Einklang, daß von den 66 Zuchteltern der 33 Nachzuchten aus Rückkreuzungen, welche von den wahllos den Rückkreuzungen entnommenen Copulae an-

gingen, 13 = 19,7 % glasflügelig waren, was der Häufigkeit der Glasflügeligen in der Gesamtheit der Rückkreuzungen annähernd entspricht. Bei unserem Ansatz ergeben sich 64 mögliche Kombinationen von Rückkreuzungstieren. Die zu erwartenden Glasflügeligkeitsprozente der Nachzuchten bewegen sich zwischen 2,81 und 90. So ergibt z. B. Genotypus 57 $\times$ Genotypus 57 wieder eine F_2 mit einem Prozentsatz von 2,81. Genotypus 58 liefert die Gametentypen II, IV, VI und VIII. Bei der Kreuzung 57 $\times$ 58 müssen also alle acht Gametentypen mit diesen vier Gametentypen kombiniert werden. Unter den entstehenden Genotypen enthalten 63 und 64 Glasflügelige, der erste zu 30, der zweite zu 90 %. Beide zusammen liefern also 60 % Glasflügelige. Sie machen zusammen $\frac{1}{16}$ der Kreuzung aus, die ganze Kreuzung muß also 60 % von $\frac{1}{16}$ = 3,75 % Glasflügelige enthalten. In dieser Weise lassen sich mühelos alle Kombinationen unter Zugrundelegung der F_2 -Tabelle berechnen.

Die so errechneten Werte sind in Abb. 42 c als gestrichelte Kurve eingetragen, wobei sie in Klassenspielräume von 5 zu 5 % eingeordnet wurden (vgl. Tab. 26). Die Verteilung der Glasflügeligkeitsprozente in den 33 Nachzuchten aus Rückkreuzungsindividuen ist in der ausgezogenen Kurve wiedergegeben. Die gefundenen Werte verteilen sich zwischen den Klassen 0—5 und 30—35. Die außerhalb dieses Spielraumes liegenden Werte der Erwartung machen zusammen 12,5 % aus. Dem würden unter 33 Zuchten 3,1 Einzelzuchten entsprechen. Daß tatsächlich Werte zwischen 55 und 60 % erhalten werden können, zeigt die schon früher erwähnte Nachzucht aus F_2 ; natürlich können unter Nachzuchten von F_2 keine höheren Prozentwerte auftreten als unter Nachzuchten aus der Rückkreuzung. In Abb. 42 c ist auf der Abszisse der Klassenwert der genannten Nachzucht aus F_2 durch ein Kreuz bezeichnet. *Abgesehen von dem Fehlen von rund 3 zu erwartenden hochgradig glasflügeligen Zuchten (von 33) stimmen die beobachteten und die errechneten Werte recht gut überein.*

Es erscheint aber doch fraglich, ob der einfache Ansatz: komplementäre Dimerie für 30 % Glasflügelige und Erhöhung des Prozentsatzes durch einen rezessiven Zusatzfaktor auf 90 schon den Tatsachen entspricht. Bei dem Ansatz, daß *ggkk*-Individuen zu 30 % glasflügelig seien, gingen wir von den Verhältnissen bei einem bekannten Biotypus aus. Nun haben aber die Selektionszuchten aus einem anderen Ausgangsmaterial außer einem Plusstamm mit 90 % — unserem Kreuzungsstamm — noch einen Minusselektionsstamm mit 60 % Glasflügeligen ergeben. Als nächst-

liegende Vermutung ergibt sich hieraus, daß in der Zuchtgruppe C entsprechend unserem Ansatz nur die Grundfaktoren für Glasflügeligkeit vorhanden waren, und daß in den Linien A und B mindestens zwei steigernde Faktoren hinzukommen, von denen einer in den Minuslinien, beide in den Pluslinien homozygot vorhanden sind. Möglicherweise könnten auch noch mehr Faktoren vorhanden sein. Wenn man in dem Ansatz unserer Kreuzungsinterpretation statt eines Zusatzfaktors zwei additive Faktoren z_1 und z_2 einsetzt, denen als dominante Allele Z_1 und Z_2 gegenüberstehen, so ergeben sich für das $1/16$ von Genotypen der F_2 , das $ggkk$ enthält, 16 Kombinationen (Tab. 29). Setzen wir für

Tabelle 29.

Die in 2 Faktoren (g und k) homozygoten Genotypen der F_2 einer tetrahybriden Kreuzung, zur genaueren Interpretation der Ergebnisse bei Nachzuchten aus der Rückkreuzung (glasflügelig $\times$ normal) $\times$ glasflügelig. Bedeutung der Faktoren wie in Tab. 28, doch sind 2 Zusatzfaktoren, z_1 und z_2 angenommen.

Gameten	$g k Z_1 Z_2$	$g k Z_1 z_2$	$g k z_1 Z_2$	$g k z_1 z_2$
$g k Z_1 Z_2$	$g k Z_1 Z_2$	$g k Z_1 Z_2$	$g k Z_1 Z_2$	$g k Z_1 Z_2$
	$g k Z_1 Z_2$	$g k Z_1 z_2$	$g k z_1 Z_2$	$g k z_1 z_2$
	30 % $\oplus$	30 % $\oplus$	30 % $\oplus$	30 % $\oplus$
$g k Z_1 z_2$	$g k Z_1 Z_2$	$g k Z_1 z_2$	$g k Z_1 z_2$	$g k Z_1 z_2$
	$g k Z_1 z_2$	$g k Z_1 z_2$	$g k z_1 z_2$	$g k z_1 z_2$
	30 % $\oplus$	60 % $\oplus$	30 % $\oplus$	60 % $\oplus$
$g k z_1 Z_2$	$g k Z_1 Z_2$	$g k Z_1 Z_2$	$g k z_1 Z_2$	$g k z_1 Z_2$
	$g k z_1 Z_2$	$g k z_1 z_2$	$g k z_1 Z_2$	$g k z_1 z_2$
	30 % $\oplus$	30 % $\oplus$	60 % $\oplus$	60 % $\oplus$
$g k z_1 z_2$	$g k Z_1 Z_2$	$g k Z_1 z_2$	$g k z_1 Z_2$	$g k z_1 z_2$
	$g k z_1 z_2$	$g k z_1 z_2$	$g k z_1 z_2$	$g k z_1 z_2$
	30 % $\oplus$	60 % $\oplus$	60 % $\oplus$	90 % $\oplus$

$ggkk Z_1 Z_1 Z_2 Z_2$ 30 %, für $ggkk z_1 z_1 Z_2 Z_2$ und $ggkk Z_1 Z_1 z_2 z_2$ 60 % und für $ggkk z_1 z_1 z_2 z_2$ 90 % ein, so schließen wir uns damit an die beobachteten Mittelwerte unserer verschiedenen glasflügeligen Selektionslinien an. Die Gesamtwerte für F_2 und Rückkreuzung bleiben dabei natürlich 45 % von $1/16 = 2,81$ bzw. 60 % von $1/4 = 15$ %. Aber die Erwartungen für die Nachzuchten aus der Rückkreuzung schließen sich bei der Annahme von 2 additiven Zusatzfaktorenpaaren zu den 2 komplementären Grundfaktorenpaaren für Glasflügeligkeit noch enger an die gefundenen Werte an. (Abb. 42 d).

In der bisherigen Analyse des Erbganges der Glasflügeligkeit

wurden die Kreuzungen hochgradig glasflügeliger Stämme mit zwei normal beschuppten Stämmen gemeinsam behandelt, da die Ergebnisse hinsichtlich der Kreuzung von Glasflügeligkeit mit normaler Beschuppung in beiden Fällen gut übereinstimmen. Da nun der eine von diesen Stämmen, XVIII, homozygot für den Faktor für schwarz b war, während die glasflügeligen Stämme sämtlich homozygot für B sind, erlauben die Kreuzungen mit Stamm XVIII zugleich eine Prüfung der Frage, wie sich die beiden Faktoren bzw. Faktorengruppen und die beiden Merkmalspaare, die in die Kreuzung eingeführt wurden, zueinander verhalten. In Tab. 30 A

Tabelle 30.

F_2 der Kreuzung normal beschuppt, schwarz $\times$ glasflügelig, wildfarben.

A				B					
	Anzahl Tiere	% ♂	m		wild- farben	schwarz	n	grau : schwarz	mE
wild- farben	1459	2,7	0,4	normal beschuppt	1420	425	1845	3,08 : 0,92	0,04
schwarz	433	1,9	0,7	glasflü- gelig	39	8	47	3,32 : 0,68	0,25

ist der Prozentsatz Glasflügeliger in der F_2 dieser Kreuzung gesondert aufgeführt, und zwar getrennt nach phänotypisch wildfarbigen (BB und Bb) und schwarzen (bb). Der Prozentsatz an Glasflügeligen liegt, wenn auch nicht statistisch gesichert, bei den schwarzen Tieren niedriger als bei den wildfarbigen. Entsprechend ist, wie aus Tab. 30 B ersichtlich, das Spaltungsverhältnis zwischen wildfarbig und schwarz unter den Glasflügeligen gegenüber den normal beschuppten zu Ungunsten der Schwarzen verschoben. In die Kreuzung eingeführt wurden die Merkmalskombinationen wildfarben-glasflügelig und schwarz-normal beschuppt. Die Neukombination schwarz-glasflügelig ist in der F_2 der Erwartung gegenüber etwas zu schwach vertreten. Eine Koppelung zwischen dem B -Faktor und einem der die Glasflügeligkeit bedingenden Faktoren kann jedoch als Grund hierfür nicht in Frage kommen, da dann auch die andere Neukombination wildfarben-normal beschuppt hinter der Erwartung zurückbleiben müßte. Das ist aber nicht der Fall, vielmehr liegt der Prozentsatz Glasflügeliger unter den Wildfarben dieser Kreuzungen eher etwas unter als über dem Prozentsatz der Glasflügeligen in allen F_2 . Da also Koppelung als Ursache für die zu geringe Anzahl der schwarzen glasflügeligen Tiere

nicht in Frage kommt, ist anzunehmen, daß diese Kombination eine etwas verringerte Lebensfähigkeit besitzt. Früher (S. 52) wurde gezeigt, daß das gefundene Spaltungsverhältnis 3 wildfarben : 1 schwarz in der F_2 einer Kreuzung wildfarben $\times$ schwarz von den Außenbedingungen abhängt, unter denen die F_2 -Tiere aufwachsen. Bei ungünstigen Lebensbedingungen wird es in zunehmendem Maße zu Ungunsten von schwarz verschoben. Hier zeigt sich nun in einem Parallellfall die Abhängigkeit des Spaltungsverhältnisses zwischen wildfarben und schwarz von der Anwesenheit oder Abwesenheit eines durch Erbfaktoren bedingten Merkmals. *Durch Hinzutritt der Anlage für Glasflügeligkeit bzw. des entsprechenden Merkmals wird die Lebensfähigkeit der schwarzen Tiere in ähnlicher Weise herabgesetzt wie durch ungünstige Lebensbedingungen.* Das Faktorensystem, welches die Glasflügeligkeit bedingt, und der Schwarzfaktor beeinflussen ihre Mendelzahlen gegenseitig, so daß unter den Schwarzen der F_2 die Glasflügeligen, unter den Glasflügeligen die Schwarzen in zu geringer Anzahl vertreten sind.

Da die schwarzen Individuen in der Gesamtanzahl aller F_2 Individuen nur einen kleinen Bruchteil ausmachen, konnte bei Betrachtung der Kreuzung glasflügelig $\times$ normal beschuppt diese Abweichung unberücksichtigt bleiben.

E. Die Realisation der Glasflügeligkeit als Grenzfall zur alternativen Modifikabilität.

Auf S. 84 f. wurde hervorgehoben, daß die Verteilung der glasflügeligen Individuen über die Glasflügeligkeitsklassen eine *zweigipfelige Kurve* ergibt. In einer Gruppe von Zuchten in 25° lag ein Gipfel in Klasse 1, also bei normalen oder äußerst schwach glasflügeligen Tieren, ein zweiter in Klasse 6—7 (vgl. Abb. 33, Kurve 2; Abb. 34 b). In Abb. 43 sind die beiden häufigsten Phänotypen nebeneinander gestellt: einerseits das normal beschuppte Tier, andererseits ein solches, welches dem Grenzwert zwischen

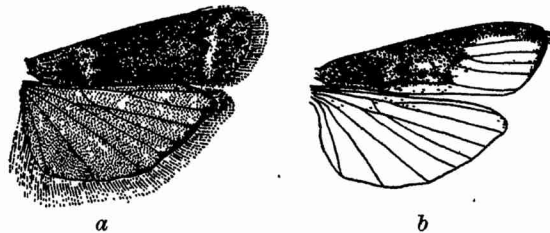


Abbildung 43.

Die beiden häufigsten Phänotypen unter den für Glasflügeligkeit veranlagten Tieren.
a: Normal beschuppt, b: Grenze zwischen Klasse 6 und 7. Vergr. $3\frac{1}{2}$ mal.

Klasse 6 und 7 entspricht. Um diesen Typus herum liegen die hohen Glasflügeligkeitsklassen, welche dem zweiten Gipfel jener Kurve entsprechen. Die Abbildung zeigt, daß zwischen diesen beiden häufigsten Phänotypen ein großer Zwischenraum in der Ausbildung der Glasflügeligkeit klappt. Er wird, wie auf S. 76 f. dargetan ist, durch vier verhältnismäßig grob abgestufte Klassen ausgefüllt.

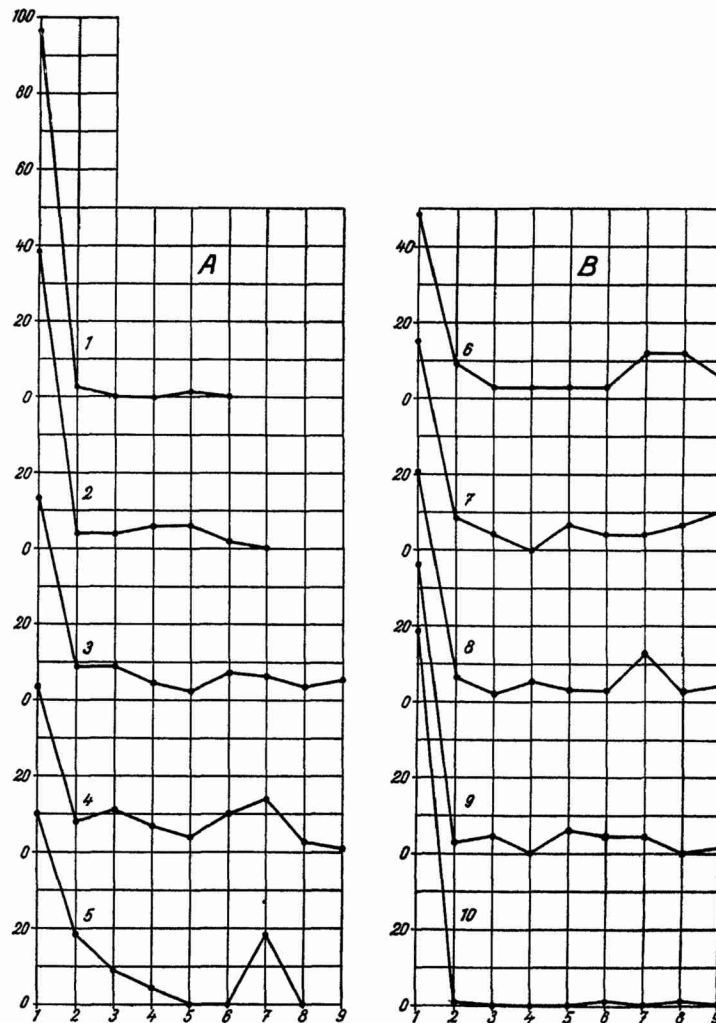


Abbildung 44.

Verteilung der Tiere über die Glasflügeligkeitsklassen nach Übergang aus 18° in 25° (A) bzw. aus 25° in 18° (B) in verschiedenem Entwicklungsalter. Kurven 1 und 6 gelten für die am spätesten, 5 und 10 für die am frühesten umgesetzten Tiere. Abszissen: Glasflügeligkeitsklassen; Ordinaten: % Tiere. (Vgl. Tab. 31.)

Diese Zweigipfeligkeit zeigt sich nicht nur in Genotypengemischen, sondern auch in den *Selektionszuchten* (vgl. Abb. 39) in Stamm A und B. Das Ausgangsmaterial, das, wie der Selektionserfolg zeigt, noch ein Genotypengemisch darstellt, zeigt die Zweigipfeligkeit schwächer als die folgenden Selektionsgenerationen. *Die Selektion erhöht den einen Gipfel der Kurve*, entweder den in Klasse 1 oder den bei Klasse 7 gelegenen. In der Plusselektion bleibt ein *Nebengipfel* bei Klasse 1 bis 3, in der Minusselektion bei Klasse 7. *Der Abfall nach den mittleren Klassen bleibt bestehen*. Am stärksten tritt die Erscheinung in der letzten Selektionsgeneration des Stammes A zu Tage (Abb. 39, 5, 6). Diese Selektionsgeneration ist jedenfalls genotypisch einheitlicher als die Ausgangszuchten. Daß sie tatsächlich sehr weitgehend einheitlich ist, zeigte das Kreuzungsexperiment durch die Gleichartigkeit der F_2 und Rückkreuzungen, unabhängig von dem Phänotypus der bei der Kreuzung verwandten Tiere aus den glasflügeligen Zuchten (vgl. S. 102 ff.). Es ist bezeichnend, daß die Zweigipfeligkeit auch in der aus F_1 ausgesonderten Gruppe der schwächlichen Tiere hervortritt, bei denen die Glasflügeligkeit dominant ist (vergl. S. 100, Abb. 41).

Sehr deutlich zeigt sich auch die Zweigipfeligkeit in den verschiedenen Modifikationskurven, die man bei *wechselnder Dauer des Aufenthalts in 25°* erhält. Mit Zunahme der Einwirkung von 25° am Anfang oder am Ende der Entwicklung (vgl. S. 85 ff.) verschiebt sich der Mittelwert der Zuchten und der Prozentsatz an Glasflügeligen kontinuierlich von dem ganz geringen Wert bei völliger Entwicklung in 18° bis zu dem Maximum der Glasflügeligkeit, das bei 25° von den betreffenden Zuchten erreicht wird. In der Verteilung der Varianten über die Variationsbreite bleibt auch hier die Zweigipfeligkeit der Kurve ausgeprägt (Abb. 44 und Tab. 31). Bei der allmählichen Verlängerung des Aufenthalts in 25° am Ende der Entwicklung (A) rücken die Varianten nicht allmählich aus Klasse 1 in die höheren Klassen vor und erreichen schließlich auch das Ende der Variationsbreite, sondern hinter einem Tal der Kurve schnellen die Werte der stark Glasflügeligen in die Höhe. Umgekehrt wandert der Kurvengipfel bei Klasse 7 bis 8 mit der Abkürzung des Aufenthalts in 25° am Anfang der Entwicklung (B) nicht gleichförmig nach niedereren Glasflügeligkeitsklassen, sondern er sinkt langsam ein, während auf der anderen Seite des Kurventales die Frequenz der Klasse 1 in die Höhe geht; und auch beim kürzesten Aufenthalt in 25° fallen noch einzelne Varianten nach Klasse 6 und 8, während 3, 4 und 5 unbesetzt bleiben. *Zwischen zwei Häufungsgebieten in der Kurve liegt also stets eine*

Senkung, in der wenige Varianten vorkommen. Diese Senkung wird nicht ausgeglichen, wenn man sämtliche Prozentkurven dieser Umsatzversuche addiert. Dividiert man die Klassenfrequenzen der aus 10 Variationsreihen addierten Reihe durch 10, so erhält man wieder eine Variationsreihe in Prozenten, welche sehr kontinuierlich verläuft (Tab. 32, Nr. 1). Die tiefste Senkung liegt bei Klasse 4, die Gipfel bei 1 und 7. Man kann diese Gipfel als *Modifikationsmaxima*, die Stelle der tiefsten Senkung als *Modifikationsminimum* bezeichnen.

Tabelle 31.

Verteilung der Tiere über die Glasflügeligkeitsklassen nach verschieden langem Aufenthalt in 25° (vgl. Abb. 44).

Temper.- Übergang	Nr.	Aufenthalt in d. End- temperatur Tage	% Individuen in den Glasflügeligkeits- klassen									n
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	
18 → 25° Kurven- reihe A	1	10—30	96,1	2,6	—	—	1,3					384
	2	30—40	78,4	3,9	3,9	5,9	5,9	2,0				102
	3	40—60	53,1	8,9	8,9	4,4	2,6	7,1	6,2	3,5	5,3	113
	4	60—80	43,2	7,8	10,8	6,9	3,9	9,8	13,7	2,9	1,0	102
	5	80—100	50,0	18,2	9,1	4,5	—	—	18,2			22
25 → 18° Kurven- reihe B	6	0—10	48,6	9,1	3,0	3,0	3,0	3,0	12,1	12,1	6,1	33
	7	10—20	55,2	8,5	4,3	—	6,1	4,3	4,3	6,4	10,6	47
	8	20—40	60,6	6,1	2,0	5,1	3,0	3,0	13,1	3,0	4,1	99
	9	40—60	76,0	3,0	4,5	—	6,0	4,5	4,5	—	1,5	67
	10	60—100	98,7	0,3	—	—	—	0,7	—	0,3		295

Wenn der Glasflügeligkeitsmittelwert durch modifizierende Einflüsse verschoben wird, werden die einzelnen Varianten innerhalb der ganzen Modifikationsreihe in der einen oder anderen Richtung gleichsam *unter dem Minimum hindurchgezogen* — wie der Sand aus einer Hälfte einer Sanduhr in die andere hinüberfließt. Wenn die Bedingungen für die Ausbildung der Glasflügeligkeit besonders ungünstig sind — kurzer Aufenthalt in 25° —, dann rücken die Werte des oberen Maximums möglichst dicht nach der unteren Grenze des Häufungsgebietes vor (Kurve 1—3 und 7—9 in Abb. 44). Sind die Bedingungen der Ausbildung der Glasflügeligkeit

günstig, so werden die Varianten der niederen Häufungsregion an die Stelle des Minimums herangeschoben (Kurve 4 und 5). Die Einsenkung bleibt aber immer noch sichtbar.

Diese Erscheinung der unstetigen Variantenverteilung über die Modifikationsbreite, die sich in der Zweigipfeligkeit der Kurven ausspricht, beruht jedenfalls nicht darauf, daß die Klasseneinteilung unstetig im Sinn einer Erzeugung der Zweigipfeligkeit gewählt wäre. Eine solche könnte dann zustande kommen, wenn die Extremklassen beiderseits sehr grob, die Mittelklassen aber sehr fein abgestuft wären. Das ist aber, wie früher erwähnt, keineswegs der Fall. Gerade die Klassen 3, 4 und 5 umspannen sehr starke Anstiege der schuppenlosen Bezirke, während die weitere Ausdehnung in 6, 7, 8 und 9 verhältnismäßig langsam fortschreitet. Besonders die Klasse 3 beginnt mit Varianten, bei denen weniger als ein Drittel des Hinterflügels schuppenfrei ist, und endet erst bei Individuen, bei denen schon der Vorderflügel schuppen-

Tabelle 32.

Variationsreihen, die den Durchschnitt sämtlicher Variationsreihen in Tab. 31 darstellen. Nr. 1: Reihe mit den Klassen 1—9, Nr. 2—4: Verschiedene Arten der Zusammenfassung von mehreren Klassen.

Nr.	Glasflügeligkeitsklassen									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	66,0	6,8	4,7	3,0	3,2	3,4	7,2	2,8	2,9	
2	66,0	11,5		6,2		10,6		5,7		
3	72,8		,	7,7		6,6		10,0		2,9
4	66,0	17,7				16,3				

lose Stellen aufweist, umfaßt also die vollständige Entschuppung der Hinterflügelfläche. Würde die Klasse 3 noch weiter aufgeteilt, so würde die Erscheinung der Zweigipfeligkeit natürlich noch stärker hervortreten. Selbst eine paarweise Zusammenfassung der benachbarten Klassen in der Zahlenreihe läßt das Minimum nicht verschwinden. Werden unter den glasflügeligen Klassen 2 und 3, 4 und 5, 6 und 7, 8 und 9 zusammengefaßt, so treten die beiden Maxima noch verstärkt hervor (Tab. 32, Nr. 2). Hieran ändert auch eine Zusammenfassung der Klassen 1 und 2, 3 und 4, 5 und 6, 7 und 8 nichts (Tab. 32, Nr. 3). Natürlich könnte man die Zweigipfeligkeit statistisch dadurch zum Verschwinden bringen,

daß man den ganzen niederen Bereich in eine Klasse zusammenfaßte, die vom Beginn der Entschuppung des Hinterflügels über die vollkommene Entschuppung desselben bis zu einer erheblichen Entschuppung des Vorderflügels reicht. In Tab. 32, Nr. 4 ist das Ergebnis einer Zusammenfassung in drei Klassen — 1. normal, 2. schwach und mittelstark entschuppt, 3. stark entschuppt — mit sehr großem Spielraum der mittleren Klasse wiedergegeben. Diese Reihe bringt aber nur in einer anderen Form die Tatsache der alternativen Variabilität zum Ausdruck; denn die Zusammenfassung außerordentlich verschiedener Entschuppungsgrade in eine Klasse besagt nur, daß alle diese Grade zusammen wenig wiegen gegenüber normaler Beschuppung und allerschwächsten Entschuppungsgraden einerseits und stärkster Entschuppung andererseits. Die Reihe fällt von der niedersten zur mittleren Klasse steil ab und hält sich dann in den äußersten Entschuppungsgraden sehr hoch. Dies bedeutet, daß *Tiere, die überhaupt glasflügelig werden, praktisch gleiche Wahrscheinlichkeit haben, schwach bis mittel oder stark glasflügelig zu werden.* Nur den großen Bereich 2 bis 5 zusammenzufassen und den Bereich 6 bis 9 in mehrere Klassen zu zerlegen, wäre natürlich eine vollkommen willkürliche Vergewaltigung der nur räumlich nach dem Ausmaß der entschuppten Fläche zu beurteilenden Phänotypenserie.

Die Verwirklichung der Glasflügeligkeit unter verschiedenen Bedingungen entspricht also dem Verhalten der immer umschlagenden Sippen und ist ein Grenzfall zur echten alternativen Modifikabilität. Bei dieser wechseln zwei nicht durch Übergänge miteinander verbundene Phänotypen, je nachdem ob die Außenbedingungen eine bestimmte Grenze erreichen oder nicht.

Den ersten klaren Fall einer *immer umschlagenden Sippe* im Tierreich stellt die von BRIDGES und GABRITSCHESKY¹⁾ analysierte Mutante giant (riesenwüchsig) bei *Drosophila melanogaster* dar, wie KRÖNING²⁾ in seinem Referat über die Arbeit der beiden Autoren bemerkt hat. Der Riesenwuchs beruht auf einem rezessiven geschlechtsgebundenen Faktor und wird nur bei einem Teil der den Faktor führenden Männchen bzw. der für ihn homozygoten Weibchen manifest. *Die Bedingungen der Manifestation des Riesenwuchses bei Drosophila stimmen mit denjenigen für die Glasflügeligkeit der Mehlmotte in mehreren Punkten überein.* Der Prozentsatz Riesen-

1) C. B. BRIDGES and E. GABRITSCHESKY, The giant mutation in *Drosophila*. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 46, 1928.

2) Referat in: Berichte über die wissensch. Biologie, 7, 1928, S. 482.

wüchsiger ist unter den Nachkommen von Riesen nicht höher als unter denen ihrer für Riesenwuchs veranlagten, aber phänotypisch von normalen Tieren nicht unterscheidbaren Zuchtgeschwister. Er ist einerseits abhängig von einem gleichfalls im X-Chromosom gelegenen Begünstigungsfaktor, andererseits durch Außenfaktoren, insbesondere Menge und Zustand der Nahrung bedingt. Für Zuchttemperatur und Einwirkung von Röntgenstrahlen konnte dagegen kein Einfluß auf den Prozentsatz der Riesen nachgewiesen werden. Dieser ist bei den Weibchen stets höher als bei den Männchen, die prozentuale Gewichtszunahme gegenüber normalen Tieren beträgt jedoch bei beiden Geschlechtern übereinstimmend etwa 70 %. Der wichtigste *Unterschied* gegenüber dem Verhalten der Glasflügeligkeit bei der Mehlmotte liegt darin, daß nicht zwei festliegende Maxima für die Größe der für Riesenwuchs veranlagten Tiere vorhanden sind, sondern daß beide in Abhängigkeit von den Zuchtbedingungen gleichsinnig verschoben werden. Daher sind zwar die in einer Zucht gleichzeitig schlüpfenden Tiere stets zweifelsfrei in eine Klasse von normaler Größe und eine Riesenklasse aufzuteilen. Die später in der Zucht schlüpfenden Tiere jeder Klasse sind aber kleiner als die zuerst schlüpfenden, so daß unter Umständen die früh schlüpfenden Normalwüchsigen schwerer (und also auch größer) sind als die spät schlüpfenden Riesen.

Der Größenunterschied zwischen den beiden Klassen kommt dadurch zustande, daß ein Teil der für Riesenwuchs veranlagten Tiere sich zur normalen Zeit verpuppt, während die übrigen vier Tage länger auf dem Larvenstadium bleiben, fressen und wachsen. Kurz vor der normalen Verpuppungszeit muß in Abhängigkeit von der Konstellation der Außenbedingungen, insbesondere von der Futtermenge, die Entscheidung gefallen sein, ob ein Tier sich zum Riesen entwickelt oder nicht. Das Umschlagen der Körpergröße beruht also auf einer *diskontinuierlichen Variabilität der Larvenzeit*. Leider ist die von den Autoren aufgeworfene Frage nicht entschieden, ob etwa die späteren Riesen zu derselben Zeit, wo die später normalwüchsigen Tiere sich verpuppen, eine überzählige Larvenhäutung durchmachen. Trifft dies zu, so würde dieser Fall von *alternativer Modifikabilität eines fluktuierend variablen Merkmals* (Körpergröße) durch die Annahme, daß nur in bestimmten Zeit- bzw. Wachstumsintervallen Häutungen möglich sind, auf einen Fall von *diskreter Modifikabilität eines seiner Bedingungsfaktoren* (Anzahl der Larvenhäutungen) zurückgeführt werden können.

Sehr weitgehend stimmt die Glasflügeligkeit der Mehlmotte mit dem Verhalten bestimmter *umschlagener Sippen bei Pflanzen*

überein, wie sie besonders DE VRIES von erblichen Monstrositäten und anderen Merkmalen bekannt gemacht hat. So ist die Verteilung des Grades der Verbänderung¹⁾ des Stengels bei *fasziierten* Rassen von *Crepis biennis* zu Beginn der Blütezeit der Pflanzen ausgesprochen zweigipfelig (Abb. 45). Ein Gipfel liegt bei normal

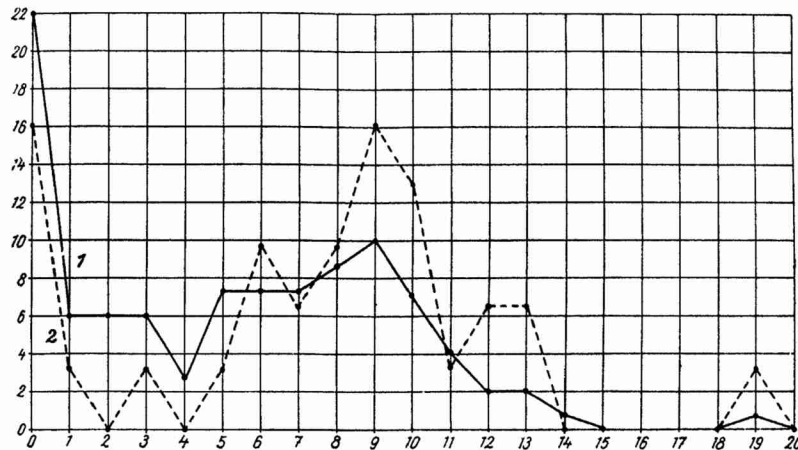


Abbildung 45.

Verteilung der Verbänderungsgrade des Stengels von *Crepis biennis*, Prozent-Kurven nach den Zahlen von DE VRIES. — — — Zuchtgruppe bei gewöhnlichen Bedingungen (Individuenanzahl $n = 150$), — — — Zuchtgruppe bei starker Stickstoffdüngung ($n = 31$). Abszisse: Klasse 0: keine Verbänderung; Klasse 1: Verbreiterung nur an der Spitze; von 2 an Klassenwert = Breite des von der Basis bis zur Spitze verbänderten Stengels in cm. Ordinate: % Individuen.

ungebändert (Klasse 1), ein zweiter bei der Stengelbreite 9 cm, während die Zwischenklassen schwächer besetzt sind. Diese Zweigipfeligkeit bleibt in den aufeinanderfolgenden Generationen trotz strenger Selektion auf starke Bänderung erhalten. Die Prozentzahl gebänderter Pflanzen ist je nach den Zuchtbedingungen sehr verschieden. Bei einer unter starker Stickstoffdüngung aufgezogenen Pflanzengruppe ist sie 85 % gegenüber 64 % bei den unter gewöhnlichen Bedingungen gehaltenen Pflanzen. In den Variationskurven der beiden Versuchspflanzengruppen wechselt jedoch nur die relative Höhe der beiden Gipfel; ihre Lage über bestimmten Abszissenpunkten bleibt unverändert, und das Kurvental wird nicht ausgeglichen, — ganz wie bei der Glasflügeligkeit der Mehlmotte unter verschiedenen Temperaturbedingungen.

1) H. DE VRIES, Sur les courbes galtoniennes des monstruosités. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, 27, 1896.

Ergebnisse:

Verschiedene Typen der Glasflügeligkeit, der Schuppenlosigkeit bestimmter Bezirke der Vorder- und der Hinterflügel, sind getrennt erblich.

Die Schuppenlosigkeit kommt ontogenetisch durch Schuppenverlust zustande. Die fertig gebildeten Schuppen bleiben in der Puppenhülle zurück. Hierin ähnelt die Schuppenlosigkeit der Mehlmotte der Glasflügeligkeit anderer Schmetterlinge, bei denen das Merkmal einen adaptiven Charakter hat (Nachahmung bewehrter Hymenopteren).

Die Ausbildung der Glasflügeligkeit ist von der Zuchttemperatur abhängig. Hohe Temperatur erhöht den Grad der Ausbildung des Merkmals (Prozentsatz der Glasflügeligen in der Zucht = % G, Mittelwert der Variantenreihe in der Glasflügeligkeitsskala = M_G). Eine bestimmte sensible Periode besteht nicht. Der Ausbildungsgrad der Glasflügeligkeit ist eine Funktion der Einwirkungsdauer hoher Temperatur während der Entwicklung, gleichgültig ob die Einwirkung der erhöhten Temperatur am Anfang oder am Ende der Entwicklung erfolgt.

Durch Selektion können Stämme isoliert werden, bei denen der Grad der Glasflügeligkeit (% G; M_G) konstant verschieden ist.

Alle bisher isolierten Stämme haben den Charakter von immer umschlagenden Sippen: Stets ist ein Prozentsatz von Tieren normal. Die Modifikationskurven haben zwei Gipfel (Modifikationsmaxima), zwischen denen eine Einsenkung (Modifikationsminimum) liegt. Ein Gipfel liegt bei normaler Flügelbeschuppung oder sehr geringer Glasflügeligkeit, der andere in einer hohen Glasflügeligkeitsklasse. Bei Verschiebung des Prozentsatzes Glasflügeliger und des statistischen Mittelwertes bei den Selektionsstämmen und unter verschiedenen Temperaturbedingungen wechselt die relative Höhe der Gipfel. Eine Verschiebung der glasflügeligen Varianten in das Gebiet des Minimums findet nicht statt. Die Realisation der Glasflügeligkeit ist also ein Grenzfall zur alternativen Modifikabilität. In der Kreuzung dominiert normale Flügelbeschuppung über Glasflügeligkeit bei den im übrigen normal entwickelten Tieren. Bei Kümmerformen ist Glasflügeligkeit dominant. Glasflügeligkeit bzw. normale Flügelbeschuppung sind mit B (Gen für Wildfarbe) und b (Gen für schwarz) frei kombinierbar; doch ist die Lebensfähigkeit schwarzer Glasflügeliger herabgesetzt.

Die gefundenen Zahlenergebnisse für das Herausspalten Glasflügeliger in F_2 und in den Rückkreuzungen aus den Kreuzungen normal beschuppter Stämme und eines hochgradig glasflügeligen

Stammes liegen zwischen den Erwartungen für dihybride und trihybride Krenzung. Sie lassen sich vollkommen befriedigend interpretieren durch die Annahme von drei Faktorenpaaren: $G—g$, $K—k$, $Z—z$, wobei $ggkkzz$ den vollen Betrag der Glasflügeligkeit der glasflügeligen Ausgangsrasse (90 % $\mathfrak{G}$), $ggkkZ$ einen geringeren Betrag (30 %) bedingen, $G.....$ und $K.....$ überhaupt nicht glasflügelig sind. g und k sind demnach als rezessive komplementäre Gene, z als rezessives additiv den Glasflügeligkeitsgrad erhöhendes Zusatzgen angesetzt. Die Möglichkeit besteht, daß nicht nur ein solches, sondern mehrere solche Zusatzgene vorhanden sind (z_1, z_2). Hiermit ständen die Zahlenwerte der Glasflügeligkeitsprozente der Nachzuchten aus Rückkreuzungen in noch besserem Einklang, sowie die Tatsache, daß mehr als zwei Biotypen von verschiedenen Glasflügeligkeitsgraden selektiert werden konnten. Jedenfalls ist das Merkmal der Glasflügeligkeit polymer bedingt.

