

Werk

Label: Chapter

Jahr: 1936

PURL: https://resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?251726223_0015|log40

Kontakt/Contact

[Digizeitschriften e.V.](#)
SUB Göttingen
Platz der Göttinger Sieben 1
37073 Göttingen

✉ info@digizeitschriften.de

XIII. Die sensiblen Perioden der Zeichnungssysteme, insbesondere des Symmetriesystems.

A. Übersicht über die sensiblen Perioden des Ausbildungsgrades der dunklen Zeichnungselemente.

Die Beeinflußbarkeit des Zeichnungsmusters der Schmetterlinge durch Temperaturreize¹⁾ wurde anfänglich hauptsächlich unter phylogenetischen Gesichtspunkten untersucht. Die Feststellung der sensiblen Periode, in der das Muster durch Reize verändert werden kann, war dabei hauptsächlich ein Hilfsmittel zur Herstellung möglichst zahlreicher abgeänderter Tiere. Erst später wurden, hauptsächlich in den Untersuchungen von PROCHNOW²⁾, SÜFFERT³⁾ und KÜHN⁴⁾ die entwicklungsphysiologischen Probleme behandelt, welche die Modifikabilität der Schmetterlingszeichnung bietet. KÜHN fand, daß bei *Argynnis paphia* das aus zahlreichen Einzelstellen bestehende Muster nicht eine einheitliche sensible Periode besitzt, sondern daß es in mehrere *Modifikationssysteme* zerfällt, die unter einander mehr oder weniger verschiedene sensible Perioden haben, während die Glieder eines Systems stets gleichartig reagieren. Ferner fand er, daß diese Modifikationssysteme mit den von SCHWANWITSCH⁵⁾ und SÜFFERT⁶⁾ durch vergleichend morphologische Unter-

1) Vgl. die Zusammenfassungen von P. BACHMETJEW, Experimentelle entomologische Studien II, Sophia 1907. — H. PRZIBRAM, Experimentalzoologie. 3. Phylogenese, 1910. — W. BIEDERMANN, Farbe und Zeichnung der Insekten, Wintersteins Handb. d. vgl. Physiologie 3, 1. Hälfte, Teil 2, 1914. — O. PROCHNOW, Die Färbung der Insekten, Chr. Schröders Handb. d. Entomologie 2, 1926.

2) O. PROCHNOW, Die analytische Methode bei der Gewinnung der Temperaturaberrationen der Schmetterlinge, Biolog. Zentralbl. 34, 1914.

3) F. SÜFFERT, Bestimmungsfaktoren des Zeichnungsmusters beim Saison-Dimorphismus von *Araschnia levana-prorsa*, Biolog. Zentralbl. 44, 1924.

4) Angef. S. 12.

5) Angef. S. 10, ferner: B. N. SCHWANWITSCH, Evolution of the wing-pattern in palaeartic Satyridae I, Genera *Satyrus* and *Oeneis*, Ztschr. Morph. u. Ökol. d. Tiere 13, 1929. — Two schemes of the wing-pattern of butterflies, Ebenda 14, 1929. — Studies upon the wing-pattern of *Catagramma* and related genera of South American Nymphalid butterflies. Trans. Zool. Soc. 21, 2, 1930. — Studies upon the wing-pattern of *Prepona* and *Agrias*, two genera of South American Nymphalid butterflies, Acta Zoologica 11, 1930. — Evolution of the wing-pattern in palaeartic Satyridae II. Genus *Melanargia*, Ztschr. Morph. u. Ökol. d. Tiere 21, 1931. — On the wing-pattern of the genus *Lethe* (Lepidoptera, Satyridae), Acta Zoologica 15, 1934.

6) Angef. S. 10, ferner: F. SÜFFERT, Morphologische Erscheinungsgruppen in der Flügelzeichnung der Schmetterlinge, insbesondere die Querbindenzeichnung, Roux' Archiv 120, 1929.

suchungen aufgefundenen *Zeichnungssystemen* der Nymphaliden übereinstimmen. HENKE¹⁾ zeigte an der Saturnide *Philosamia cynthia*, daß Mustersysteme derselben Art auch auf operative Veränderungen der Flügelfläche, die vor Beendigung der Musterdetermination gesetzt werden, in sich einheitlich aber unabhängig von einander reagieren.

An der Mehlmotte ermittelte FELDOTTO²⁾ die sensiblen Perioden für zwei der von uns (s. o. S. 13) aufgestellten vier Zeichnungssysteme, nämlich die Querbinden und die Randflecken. Die Untersuchungen wurden von Herrn WULLKOPF fortgesetzt und auf Mittelflecken und Schatten ausgedehnt.

Gereizt wurden in den Versuchen von FELDOTTO und WULLKOPF bei konstanter Temperatur von 18° C gehaltene Tiere mit Einwirkung einer erhöhten Temperatur von 45° C für die Dauer von 45 Minuten. Der Ausbildungsgrad der Querbinden und der Schatten wurde gemessen auf Grund einer *Klasseneinteilung*, deren Grenzwerte durch Testflügel festgelegt waren, ähnlich wie wir sie auf S. 59 für die genetische Untersuchung der Querbinden angegeben haben. Die Skalen selbst sind bei FELDOTTO und WULLKOPF³⁾ wiedergegeben. Die Größe der Mittelflecken und der Randflecken wurde durch *Abzählen der dunklen Schuppen* in einzelnen Zeichnungselementen gemessen, und zwar hat FELDOTTO die Randflecken R_2 — R_4 sämtlich ausgewertet. WULLKOPF hat sich auf R_3 beschränkt, nachdem FELDOTTO schon eine hohe Korrelation zwischen den drei von ihm getrennt untersuchten Flecken nachgewiesen hatte. Von dem Mittelfleckensystem hat WULLKOPF nur M_2 geprüft, da M_1 bei der von ihm der Schatten wegen verwendeten Rasse zu schwach ausgebildet war. Mit der Untersuchung der Modifikabilität der hellen Zeichnungselemente sind wir noch beschäftigt. Da die Entwicklungsgeschwindigkeit bei Weibchen und Männchen etwas verschieden ist, sind bei getrennter Behandlung der Geschlechter die Kurven für die zeitliche Änderung der Sensibilität der einzelnen Merkmale etwas gegeneinander verschoben. Der Effekt ist aber so gering, daß in der folgenden Darstellung Weibchen und Männchen zusammengefaßt werden können.

In Abb. 87 ist eine Reihe von Mustermodifikationen, wie sie durch Hitzereizung erhalten wurden, zusammengestellt.

Abb. 88 zeigt die Änderung der mittleren Anzahl dunkler Schuppen getrennt für die *Randflecken* R_2 — R_4 nach Reizung von Puppen im Alter zwischen 0 und 84 Stunden. Die einzelnen Kurvenpunkte sind Mittelwerte für jeweils etwa 40—120 auf der betreffenden Altersstufe gereizte Tiere. Der völlig gleichartige Verlauf der drei Kurven zeigt deutlich, wie die *Glieder eines Zeichnungssystems* auf den Reiz gleichartig reagieren.

1) K. HENKE, Untersuchungen an *Philosamia cynthia* Drury zur Entwicklungsphysiologie des Zeichnungsmusters auf dem Schmetterlingsflügel, Roux' Archiv 128, 1933. — 2) W. FELDOTTO, Sensible Perioden des Flügelmusters bei *Ephestia kühniella* Zeller, Roux' Archiv 128, 1933. — 3) Die Arbeit erscheint in Roux' Archiv 134, 1936.

Im Gegensatz hierzu verhalten sich die *verschiedenen Zeichnungssysteme* durchaus verschieden. Abb. 89 zeigt die Veränderung der Ausbildungsstärke der dunklen Zeichnungselemente in den einzelnen Zeichnungssystemen. Um vergleichbare Angaben für die verschiedenen Systeme zu erhalten, ist für jedes einzelne System als Ordinatenwert 0 der Mittelwert der Kontrolle eingesetzt; die Abweichungen der Mittelwerte von diesem Kontrollwert nach Reizung in den verschiedenen Altersklassen sind ausgedrückt in Einheiten, die für jede Kurve gleich der Standardabweichung (σ) der Variationsreihe des Kontrollmaterials für das betreffende Merkmal sind. Auf diese Weise ist für alle Merkmale gleichmäßig der Grad der Abweichung zu der ohne Beeinflussung vorhandenen Variabilität in Beziehung gesetzt. Erreicht eine Kurve z. B. den Ordinatenwert +2, so besagt dies, daß durch einen Reiz die mitt-

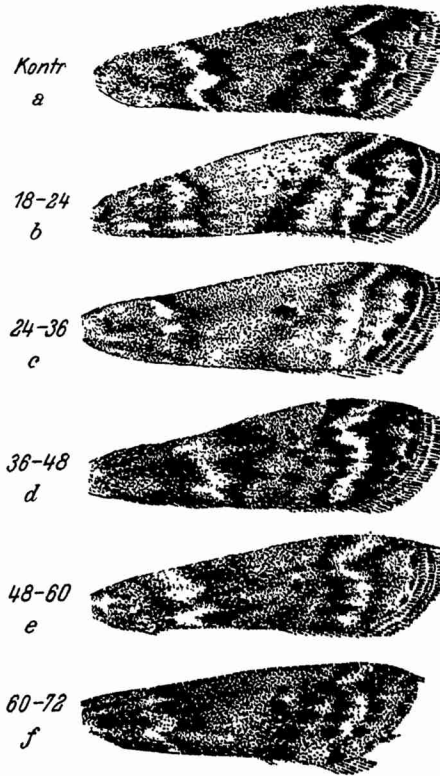


Abbildung 87. Beispiele von Flügeln von Faltern, deren Puppen in verschiedenen Altersstufen mit Hitze (45°, 45 Min.) gereizt worden waren.

Erreicht eine Kurve z. B. den Ordinatenwert +2, so besagt dies, daß durch einen Reiz die mitt-

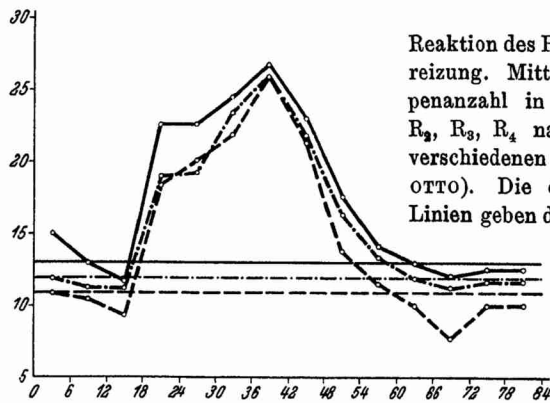


Abbildung 88. Reaktion des Randfleckensystems auf Hitze-reizung. Mittelwertskurven für die Schuppenanzahl in den einzelnen Randflecken R_1, R_2, R_4 nach Reizung der Puppen in verschiedenen Altersklassen. (Nach FELDOTTO). Die durchlaufenden horizontalen Linien geben die Mittelwerte für die Schuppenanzahlen in den drei Randflecken bei den Kontrollen an. Abszisse: Puppenalter zur Zeit der Reizung. - - - - - R_2 , — R_3 , - - - R_4 .

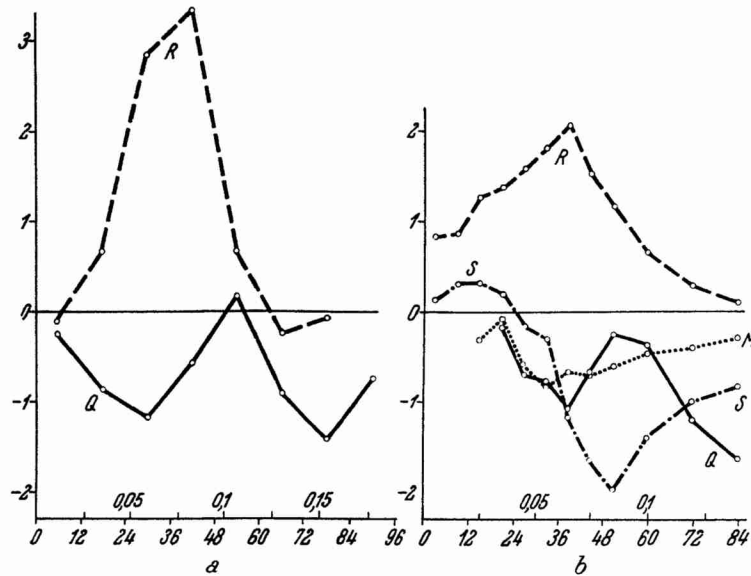


Abbildung 89.

Sensible Perioden der Stärke der dunklen Musterteile in den verschiedenen Zeichnungssystemen während der Puppenzeit. *R* Anzahl dunkler Schuppen in dem Randflecken R_2 ; *M* desgleichen, in dem Mittelfleck M_2 ; *Q* Stärke der dunklen Querbinden; *S* Stärke der Schatten. a nach FELDOTTO, b nach Untersuchungen von WULLKOPF. Abszisse: Puppenalter zur Zeit der Reizung unten in Stunden, oben in Bruchteilen der Gesamtpuppendauer = 1, in a 500 Std., in b 600 Std. Ordinaten: Mittelwerte für die in den einzelnen Zeitabschnitten gereizten Tiere. Für alle Merkmale entspricht der Ordinatenwert 0 dem Mittelwert, die Ordinaten-einheit der Standardabweichung σ der Variationsreihe für die Stärke des betreffenden Merkmals in der Kontrolle. Positive Ordinatenwerte bedeuten Zunahme, negative Abnahme eines Merkmals.

lere Ausbildungsstärke des betreffenden Merkmals gegenüber der der Kontrolle um den doppelten Betrag der die Variabilität des Kontrollmaterials charakterisierenden Standardabweichung vergrößert ist.

Die sensiblen Perioden des Ausbildungsgrades sämtlicher Zeichnungssysteme liegen bei einer Zuchttemperatur von 18° innerhalb der ersten $3\frac{1}{2}$ bis 4 Püppentage. Dieser Zeitraum umfaßt ungefähr die ersten 16 Hundertstel der Puppenzeit, die bei dem von FELDOTTO verwendeten Material rund 500, bei dem von WULLKOPF benutzten rund 600 Stunden währte. Die Kurven brechen mit Ablauf der ersten 0,13—0,15 der Puppenzeit ab, denn gleich darauf setzt eine neue Folge der Hitzereizung ein, nämlich die Entschuppung, welche keine genaue Feststellung des Ausbildungsgrades der Zeichnung mehr zuläßt. Es handelt sich dabei um eine

unmittelbare Beeinträchtigung der Schuppenbildung, die nach der Untersuchung von W. KÖHLER¹⁾ nach Ablauf von 0,16 der Puppenzeit beginnt. Nach Ablauf von 0,20 der Puppenzeit hat die Entschuppungswirkung nach FELDOTTO's Befunden bereits ein erhebliches Ausmaß erreicht. Im wesentlichen sind jedoch die sensiblen Perioden der Musterdetermination schon vorher abgeklungen.

Am *Mittelfleck* konnte nur eine *Verminderung der Anzahl dunkler Schuppen* erzielt werden. Nach Ablauf von 0,05—0,06 der Puppenzeit hat diese Fleckverkleinerung ihr Maximum erreicht. Zeitlich folgt hierauf das Maximum der sensiblen Periode der *Randflecken*. Dieses Mustersystem ist schon am ersten Puppentage beeinflussbar. In WULLKOPF's Versuchen setzt die Wirkung gleich mit einer *Vergrößerung* der Randflecken ein (Abb. 89 b), bei FELDOTTO geht eine geringe *Verkleinerung* der Randflecken voraus (Abb. 89 a). Sie ist für die drei von ihm untersuchten Flecken gleichsinnig vorhanden (Abb. 88) und auch bei getrennter Betrachtung der Geschlechter deutlich. Am Ende der sensiblen Periode fand FELDOTTO eine ebenso ausgeprägte Verkleinerung der Randflecken, während WULLKOPF nur eine Wiederannäherung der Fleckgröße an die Norm bis zum Ablauf von 0,14 der Puppenzeit feststellte. Nun ist die gesamte Kurve für die Sensibilität der Randflecken bei dem Material, an welchem WULLKOPF arbeitete, breiter, und es kann daher das unter den Nullwert absinkende Ende der Kurve in dem mit Rücksicht auf die Entschuppungsperiode nicht mehr geprüften Bereich liegen. Auf der anderen Seite kann der dem ersten Teil der FELDOTTO'schen Kurve entsprechende Teil in dem Zeitraum vor der Verpuppung liegen. Weitere Versuche sollen zeigen, ob tatsächlich bei dem von WULLKOPF verwendeten Material ein den FELDOTTO'schen Ergebnissen entsprechender Beginn der sensiblen Periode, in dem eine Fleckverkleinerung erzielt wird, im Vorpuppenstadium liegt. In der Reaktion des *Querbindensystems* prägt sich am deutlichsten der *zweimalige Wechsel zwischen Verkleinerung und Vergrößerung der Zeichnungselemente* aus. Ein erstes Minimum der Bindenstärke findet sich bei Reizung nach Ablauf der ersten 0,06—0,07 der Puppenzeit. Hierauf nähert sich die Kurve der Kontrolle, und bei 0,08—0,09 der Puppenzeit erreicht sie ein Maximum. In FELDOTTO's Material erreichen die Männchen dabei wieder die Norm und die Weibchen gehen im Mittel sogar darüber hinaus. Bei WULLKOPF dagegen bleibt die Stärke der Bindenausbildung auch jetzt noch hinter der der Kontrolle zurück. Ein zweites

1) Angef. S. 162.

Minimum wurde in FELDOTTOS Versuchen nach Reizung in dem Zeitraum zwischen 0,16 und 0,17 der Puppenzeit gefunden. Hierauf folgt ein Anstieg der Kurve, der durch die Entschuppung vor Erreichung der Norm abgebrochen wird. Die Reaktion der *Schatten* auf den Temperaturreiz beginnt mit einer *Verstärkung* nach Reizung am ersten Puppentage. Später tritt eine starke *Verminderung* der Schattenausbildung ein, die bei Reizung nach Ablauf von 0,08—0,09 der Puppenzeit ihren Höchstgrad erreicht. Im Mittel bleibt die Schattenstärke jetzt hinter der der Kontrollen um den doppelten Betrag der für die Variabilität des Kontrollmaterials gültigen Standardabweichung zurück. So schwache Schatten, wie sie im Mittel nach Reizung in diesem Zeitpunkt entstehen, kommen in der Kontrolle nur sehr selten vor. Die Schatten werden hier in gleich hohem Grade abgeschwächt, wie bei etwas früherer Reizung die Randflecken verstärkt werden; denn deren Kurve erreicht bei Reizung nach Ablauf von 0,06—0,07 der Puppenzeit den Ordinatenwert $+2\sigma$.

In den *Verschiedenheiten der Reaktionsweise der einzelnen Systeme* kommen die zwischen ihnen bestehenden entwicklungsphysiologischen Unterschiede deutlich zum Ausdruck. Bei den Randflecken hat nach FELDOTTOS Ergebnissen der Reiz am Anfang und am Ende der sensiblen Periode schwach verkleinernde, in der Zwischenzeit sehr stark vergrößernde Wirkung. Die Gestalt der Querbindenkurve ist im Prinzip gleichartig, aber die Abschwächung ist am Anfang und am Ende der sensiblen Periode stark, und in der dazwischenliegenden Phase findet in der Hauptsache nur eine Rückkehr zur Norm statt. Bei den Schatten folgt einer schwachen vergrößernden Wirkung des Reizes eine stark verkleinernde nach; und an den Mittelflecken wurde überhaupt nur eine nicht sehr beträchtliche Verkleinerung erzielt.

B. Die Ausdehnung des Symmetriefeldes.

a) Festlegung der sensiblen Periode durch Hitzereizung.

Als ein Grund für die Zusammengehörigkeit der beiden Symmetriebinden zu einem Zeichnungssystem wurde oben S. 15 ff. das Vorkommen von Tieren dargestellt, bei denen die beiden Querbinden gleichzeitig verschoben sind. Die behandelten Verschiebungen waren stets nach der Flügelmitte zu gerichtet (S. 17, Abb. 6a—e; Taf. IV, Fig. 5—10) und konnten im hinteren Flügelteil dahin führen, daß D_1 und P_1 sich zur Bildung einer bogenförmigen Figur

vereinigten. In Versuchen von HENKE¹⁾ an *Philosamia cynthia* mit operativer Verkleinerung der Flügelanlage trat die Tendenz der Symmetriebinden zur Bildung geschlossener Einfassungen eines zentral gelegenen Feldes noch stärker hervor, und morphologische Untersuchungen²⁾ zeigten schließlich, daß das Zentralfeld auch da, wo es auf den Flügelrand stößt, nur scheinbar offen und ohne Einfassung endet, weil es sich auf der anderen Flügelseite fortsetzt. Damit erscheint allgemein als Grundlage der Symmetriemuster eine Feldgliederung in Zentral- und Umfelder, die durch die Symmetriebinden voneinander abgegrenzt werden. An der Mehlmotte zeigten KÜHN und v. ENGELHARDT³⁾ durch Analyse der Wirkungen von an der Puppe gesetzten Brenndefekten auf das Flügelmuster, daß das Zentralfeld mit P_I und D_I sowie den weißen Bindenzonen P_W und D_W eine entwicklungsphysiologische Einheit darstellt, die als *Symmetriefeld* bezeichnet wird (KÜHN und v. ENGELHARDT S. 664). Bei den schwarzen Rassen heben sich die dunklen Zonen D_I und P_I nicht vom Zentralfeld ab, so daß der ganze zwischen den weißen Zonen liegende Bezirk ein einheitliches *Infeld* darstellt. Die ganzen außerhalb der weißen Zonen gelegenen Flügelgebiete werden als *Umfelder* bezeichnet. Sie umfassen bei den wildfarbigen Stämmen das Außenfeld und das Wurzelfeld und die äußeren dunklen Querbundenzonen P_{II} und D_{II} . Diese beiden Zonen stellen Bildungen des Umfeldes dar und werden erst sekundär in die Bildung des Symmetriesystems als Ganzes einbezogen, ebenso wie sich für *cynthia* zeigte, daß die dritte, in diesem Fall rote, Symmetriebundenzone eine sekundäre Bildung an der Peripherie des zentralen Symmetriesystems darstellt. Der Begriff des Zeichnungssystems ist also relativ, d. h. es gibt verschiedene Arten und Grade der entwicklungsphysiologischen Verknüpfung einzelner Zeichnungselemente. Für die Mehlmotte besteht demnach die sekundäre Symmetrie, die sich in dem Aufbau der Symmetriebinden aus einer weißen und zwei sie beiderseits begleitenden schwarzen Zonen ausspricht, nur bei einer rein formalen Betrachtung. Entwicklungsphysiologische Bedeutung kommt ihr nur insofern zu, als die weiße Zone ein „Widerlager“ für die Ausdehnung der an sich selbständigen dunklen Zeichnungselemente der P_{II} und D_{II}

1) Angef. S. 226.

2) K. HENKE, Zur vergleichenden Morphologie des zentralen Symmetriesystems auf dem Schmetterlingsflügel. *Biolog. Zentralbl.* 53, 1933.

3) A. KÜHN und M. v. ENGELHARDT, Über die Determination des Symmetriesystems auf dem Vorderflügel von *Ephestia künniella* Zeller. *Roux' Archiv* 130, 1933.

bildet (s. KÜHN u. v. ENGELHARDT S. 690). Es wäre demnach richtiger, das Muster der Mehlmotte statt dem Symmetriotypus c dem Typus a der Abb. 3 (S. 11) zuzuordnen. Als eine Symmetrie niederen Ranges wurde die sekundäre Symmetrie bei der Mehlmotte schon oben S. 12 bezeichnet.

Daß es eine *sensible Periode* für die Ausdehnung des Symmetriefeldes gibt, hat FELDOTTO in seinen Versuchen mit Hitzereizung nachgewiesen. Er legte seiner statistischen Aufnahme der Größe des Symmetriefeldes als Klassengrenzen ausgewählte Phänotypen zugrunde. Wir haben unter Mitarbeit von Fräulein GERTRAUD BAUER die Hitzereizversuche mit dem von FELDOTTO verwandten Stamm XI sowie verschiedenen anderen wildfarbigen Stämmen fortgesetzt und auch auf den schwarzschruppigen Stamm XIX (vgl. Aufsatz VIII S. 128) ausgedehnt, welcher phänotypisch Stamm XV gleicht (Taf. II, Fig. 18). Zuchtbedingungen und Reizmethode waren dieselben wie in FELDOTTOS Versuchen. Die Gesamtpuppendauer betrug ebenso wie dort rund 500 Stunden. Wir untersuchten die Variabilität der Ausdehnung des Symmetriefeldes messend.

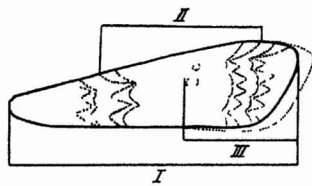


Abbildung 90.

Schema der Meßstrecken.

I Flügelänge (von der Basis bis zum Außenrand ohne Randfransen); II Infeldbreite, am Vorderrand gemessen; III Abstand der basalen Mittelfleckgrenze von der Flügelspitze.

Die Messungen wurden bei 11-facher Vergrößerung mit einem geeichten Okularnetzmikrometer ausgeführt. Um die Messungen, die mit mehreren anderen kombiniert waren, zu vereinfachen, wurde die zu untersuchende Strecke nicht direkt gemessen, sondern ihre Projektion auf die eine Richtung des Mikrometernetzes, welche vorher dem Hinterrand des Flügels parallel eingestellt worden war. Versuche zeigten, daß durch die Art des Auftreffens der Musterteile auf die Flügelränder am sichersten Meßpunkte am Vorderrand festzulegen waren (Abb. 90).

Um die Ausdehnung des ganzen *Symmetriefeldes* zu erfassen, hätte der Abstand der beiden Grenzen zwischen D_w und D_{II} und zwischen P_w und P_{II} gemessen werden müssen. Diese zweite Grenze ist aber für die Messung wenig geeignet, da P_{II} meist wenig deutlich ist und am Vorderrand oft ganz fehlt. Statt des Symmetriefeldes wurde daher das *Infeld* von der Grenze zwischen P_I und P_w bis zu der zwischen D_I und D_w bei der Messung zugrunde gelegt (Abb. 90 Meßstrecke II). Nun werden aber, wie schon oben S. 18 festgestellt, bei einer Verkleinerung des Symmetriefeldes die weißen Bindenzonen verbreitert; die Änderungen der Ausdehnung des Symmetriefeldes entsprechen also quantitativ nicht durchweg den gemessenen Änderungen der Infeldgröße. Aber schon die früher gegebenen Abbildungen (Taf. IV

Tabelle 59.

Infeldbreite in % der Flügellänge bei Stamm XI und XIX nach Reizung der Puppen in verschiedenen Altersklassen. (Vgl. Abb. 91—94).

Stamm	Reizalters- klasse, Stunden	Infeldbreite										n	M
		36	40	44	48	52	56	60	64	68	72		
XI	Kontrolle					2	23	54	15			94	61,5
	12—24				1	3	8	35	17	5	69	62,6	
	24—36					6	10	23	13	3	55	61,8	
	36—48				4	7	9	8	11	2	41	60,0	
	48—60			5	13	14	17	18	5		72	56,5	
	60—72			3	1	3	22	16	5	1	51	59,2	
	72—84					4	15	22	5		46	60,4	
XIX	Kontrolle	♀				1	8	26	6	1		42	57,8
		♂					4	16	8			28	58,6
	0—12	♀					3	7	16	1		27	60,2
		♂					1	14	10	3		28	60,2
	12—24	♀					1	12	15	1	1	30	60,5
		♂					3	9	8	1		21	59,3
	24—36	♀					2	13	11	4		30	60,3
		♂					1	10	16	5		32	61,1
	36—48	♀		1		4	6	0	1			12	52,3
		♂				6	6	10	4			26	55,8
	48—60	♀		4	1	6	8	9				28	52,4
		♂		1	3	8	5	8	2			27	53,3
	60—72	♀			1	0	5	14	3	0	1	24	57,7
		♂	1	0	0	0	4	11	1			17	56,2
	72—84	♀					6	12	4			22	57,6
		♂			1	1	2	10	2			16	56,8

Fig. 5—8) und Abb. 87 zeigen deutlich, daß die innere und die äußere Grenze der weißen Zonen Dw und Pw stets *gleichsinnig* verschoben werden, so daß aus den Änderungen des Infeldes doch auf die des Symmetriefeldes geschlossen werden kann. Durch die Wahl der Meßstrecke geht jedoch auch die charakteristische *Zonenverzerrung* des verkleinerten Symmetriefeldes mit in die Messung

ein. Um von Schwankungen der Flügelgröße unabhängig zu sein, wurde die *Infeldgröße in % der absoluten Flügellänge* ausgedrückt. Als Maß der Flügellänge diente die Projektion der Linie von der Wurzel bis zur Spitze ohne Berücksichtigung der Randfransen (Abb. 90 Meßstrecke I).

Unsere Versuche mit dem wildfarbigen Stamm XI (Taf. II, Fig. 14) und dem schwarzen Stamm XIX ergaben wie die von FELDOTTO eine maximale *Verschmälerung* des Symmetriefeldes nach Reizung zwischen 48 und 60 Stunden. Darüber hinaus zeigte die messende Aufnahme der Ergebnisse, daß durch Reizung am Anfang der sensiblen Periode, innerhalb der ersten 36 Std. der Puppenzeit, eine *Verbreiterung* des Symmetriefeldes zu erzielen ist. Dies

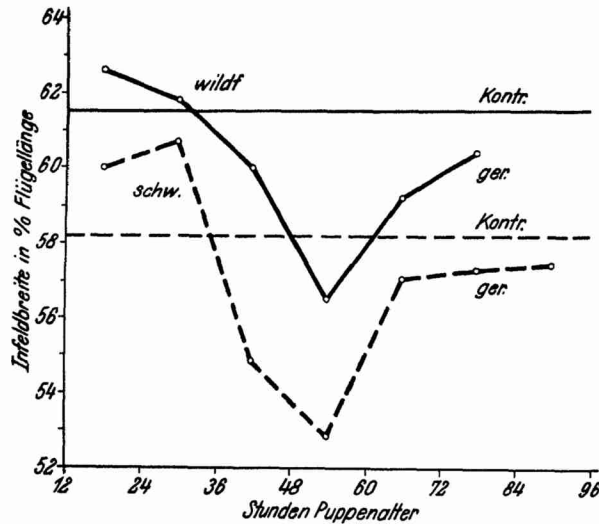


Abbildung 91.

Mittelwertskurven für die Breite des Infeldes bei den Stämmen XI (wildfarbig) und XIX (schwarz) nach Reizung der Puppen in verschiedenen Altersklassen. Die durchlaufenden horizontalen Linien geben die Infeldbreite bei den Kontrollen an.

Bei dem schwarzen Stamm, dessen Symmetriefeld im Normalzustand relativ kleiner ist, ist die anfängliche Verbreiterung des Symmetriefeldes erheblich stärker ausgeprägt. Sie beträgt hier 2 bis 2½ % der Flügellänge, während sie bei Stamm XI im Maximum nur den Wert von 1 % erreicht. Später, bei Reizung nach Ablauf von 0,07—0,09 der Puppenzeit, also zu einem Zeitpunkt, in dem übereinstimmend nach FELDOTTOS und WULLKOPFS Ergebnissen die Stärke der dunklen Querbinden nach Durchschreiten des ersten Minimums wieder zu steigen beginnt, schlägt die Reaktion der Ausdehnung des Infeldes auf den Reiz scharf von der Erweiterung in die Verengerung um. Ihr Minimum

ist aus Abb. 91 (vgl. Tab. 59) zu ersehen, wo die Veränderung der prozentualen Ausdehnung des Infeldes nach Reizung in den verschiedenen Altersklassen am Anfang der Puppenzeit für die beiden Stämme dargestellt ist.

erreicht die Infeldgröße wie in den Versuchen von FELDOTTO bei Reizung 48 bis 60 Stunden alter Puppen, also nach Ablauf von

0,10—0,12 der Puppenzeit. Im Mittel bleibt sie jetzt bei beiden Stämmen um 5% der Flügelänge hinter der Kontrolle zurück. In den Versuchen von WULLKOPF hat die Querbindenstärke schon etwas früher, nach Ablauf von 0,08—0,09 der Puppenzeit, ihr relatives Maximum erreicht. Auch FELDOTTO, der mit 6 stündigen Intervallen arbeitete, fand dieses Maximum 6 Stunden früher als das Minimum der Infeldausdehnung.

Bei noch späterer Reizung kehrt die Ausdehnung des Infeldes rasch zur Norm zurück. Bei Reizung im Puppenalter von 72—84 Std., in dem FELDOTTO das zweite Minimum der Querbindenstärke fand, bleiben die Mittelwerte der Infeldgröße sowohl für Stamm XI wie Stamm XIX nur noch um rund 1% der Flügelänge hinter der Kontrolle zurück. Bei Reizung mehr als 84 Std. alter Puppen fielen in FELDOTTOS Versuchen die Mittelwerte für Versuchstiere und Kontrollen zusammen. Die geringen Abschwächungen der

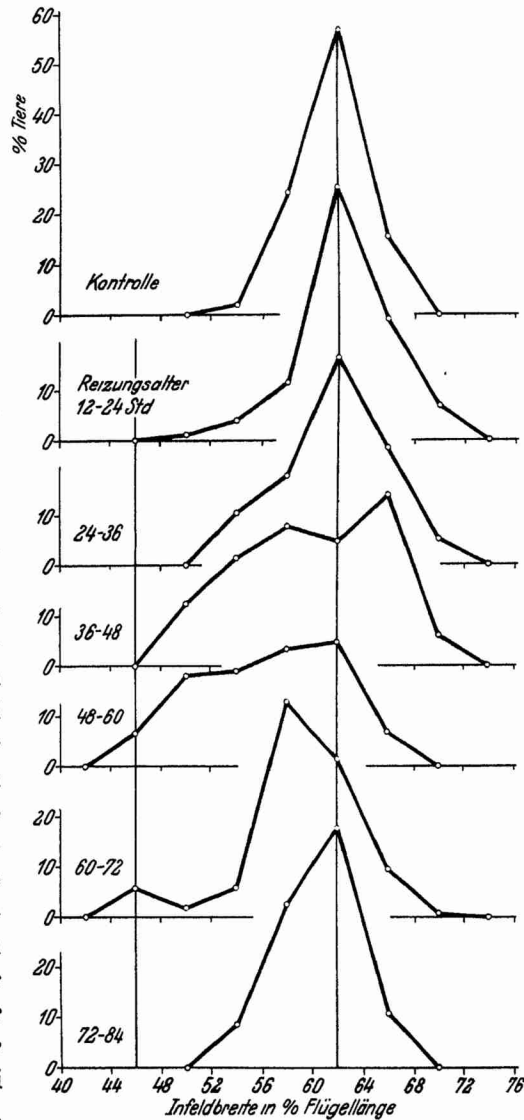


Abbildung 92.

Variationskurven für die Breite des Infeldes bei Stamm XI in der Kontrolle und nach Reizung der Puppen in verschiedenen Altersklassen von 12 bis 84 Std. Die durchlaufenden vertikalen Linien geben die Lage des Maximums bei der Kontrolle und bei ungeritzten *Sy sy*-Tieren an (vgl. Abb. 100).

Querbinderstärke, die er zu diesem Zeitpunkt noch erzielte, sind vielleicht schon ganz durch die nun beginnende Entschuppung bedingt.

Sehr deutlich zeigt sich der *Umschlag in der während der sensiblen Periode der Infeldausdehnung ausgelösten Reaktion von der Erweiterung zur Verengung*, wenn man statt der Mittelwerte die Häufigkeitskurven der Breitenvarianten des Infeldes für die einzeln gereizten 12-stündigen Altersklassen getrennt betrachtet. Bei dem wildfarbigen Stamm (Abb. 92) hat die geringe Infeldverbreiterung nach Reizung bis zum Puppenalter von 36 Std., die in der Mittelwertskurve (Abb. 91) erkennbar war, keine Verlagerung des Gipfels der Variationskurven der gereizten Tiere zur Folge. Dagegen ist nach Reizung in dem Zeitraum von 36—48 Std. der Gipfel der Kontrollkurve eingesunken, und stattdessen sind in den beiden benachbarten Klassen zwei neue Gipfel erschienen. Der eine Gipfel beruht auf Tieren, bei denen noch eine, offenbar erst jetzt ihr Maximum erreichende Verbreiterung ausgelöst wird. Der andere die Mehrzahl dieser Altersklasse umfassende Gipfel beruht auf Tieren, deren Entwicklung bereits soweit fortgeschritten ist, daß schon eine Verschmälerung des Infeldes erzielt wurde. Die *Schärfe des Umschlags von einer Reaktionsweise zur anderen* kommt in der Zweigipfeligkeit der Kurve deutlich zum Ausdruck. Nach Reizung 48—60 Std. alter Puppen ist der Gipfel der verbreiterten Infelder verschwunden, und die Kurve zeigt jetzt die stärkste Verzerrung

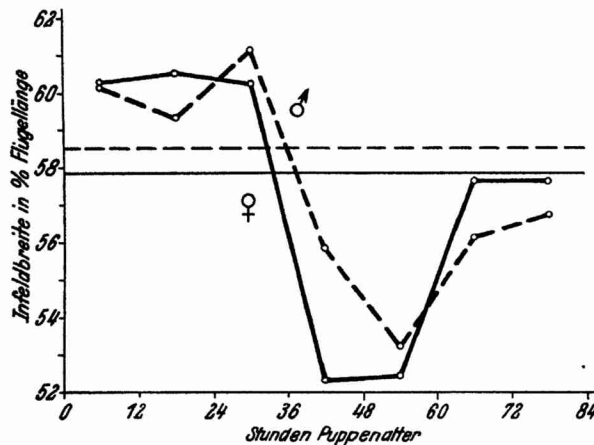


Abbildung 93.

Mittelwertskurven für die Breite des Infeldes bei ♀♀ und ♂♂ des Stammes XIX nach Reizung der Puppen in verschiedenen Altersklassen. Die durchlaufenden horizontalen Linien geben die Infeldbreiten bei den Kontrollen an.

in das Gebiet der geringen Infeldbreiten. Dann setzt der Rückgang zur Lage und Form der Kontrollkurve ein, wobei ein Zurückbleiben einiger Varianten in einer Klasse sehr kleiner, nur 44—48% der Flügelänge messender Infelder auffällt. Nach Reizung 72—84 Std. alter Pup-

pen fällt der Gipfel der Variationskurve wieder mit dem der Kontrollkurve zusammen.

Wie bereits FELDOTTO festgestellt hat, liegen die sensiblen Perioden bei den Weibchen, die eine etwas kürzere Puppenzeit haben, durchweg etwas früher als bei den Männchen. Wie zu erwarten, ist der zeitliche Unterschied bei den sensiblen Perioden im ganzen und bei ihren einzelnen Phasen umso ausgeprägter, je weiter die Puppenentwicklung fortgeschritten ist. In unserem Material wurden für den schwarzen Stamm XIX ebenfalls die *Geschlechter getrennt* untersucht. An den Mittelwertskurven (Abb. 93, vgl. Tab. 59) sieht man, daß die Infeldverbreiterung anfangs bei den Weibchen stärker ist als bei den Männchen. Dann erreichen die Weibchen früher das Minimum der Infeldbreite, und schließlich sind sie bereits zu einem Zeitpunkt zur Norm zurückgekehrt, in dem die Männchen noch weit hinter ihr zurückbleiben. In der nach Geschlechtern getrennten Darstellung der Variationskurven der in verschiedenen Altersklassen gereizten Tiere (Abb. 94) tritt (anders als bei Stamm XI) auch die Symmetriefeldverbreiterung nach Reizung zwischen 0 und 36 Std. alter Puppen in der Verlagerung der Kurvengipfel gegenüber der Kontrolle wieder deutlich hervor. Zugleich zeigt sich in der jeweiligen relativen Lage der Kurvengipfel für Weibchen und Männchen deutlich wieder das Vorseilen der Weibchen. In den Kontrollen liegt ihre Kurve bei gleichen Gipfelklassen im ganzen etwas mehr links als die der Männchen.

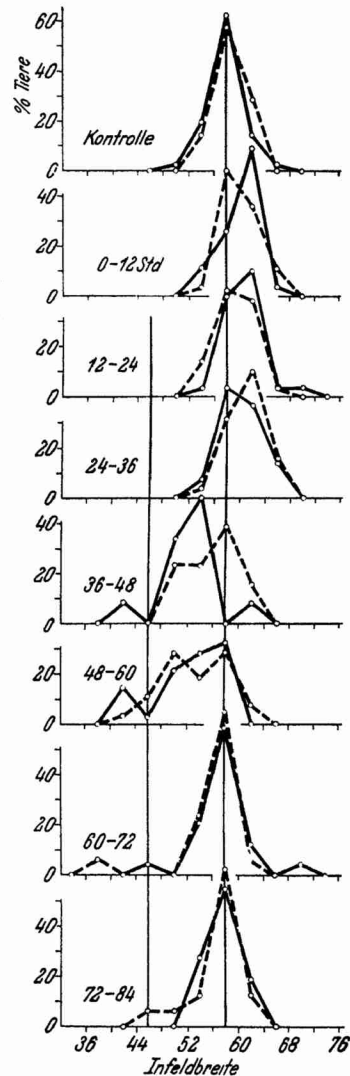


Abbildung 94.

Variationskurven für die Breite des Infeldes bei ♀♀ und ♂♂ des Stammes XIX in der Kontrolle und nach Reizung der Puppen in 12-stündigen Altersklassen von 0-84 Std. — = ♀♀; --- = ♂♂. Durchlaufende vertikale Linien: Maxima der Kontrollen und unge reizten *Sy sy*-Tiere.

Nach Reizung zwischen 0 und 12 Std. alter Puppen rückt aber zunächst nur der Gipfel der Weibchenkurve in die rechte Nachbar-klasse hinüber, wo er sich auch nach Reizung in der Altersklasse von 12—24 Std. hält. Damit liegt die Gipfelklasse der Weibchenkurve rechts von der der Männchenkurve, welche erst beginnt, sich nach rechts auszubauhen. In der Reizaltersklasse von 24—36 Std. kehrt der Gipfel der Weibchenkurve zur Norm zurück, und es bleibt nur noch eine Ausbauchung nach rechts bestehen, während der Gipfel der Männchenkurve erst jetzt rechts von der Gipfelklasse der Kontrollen zu stehen kommt. Damit hat die Kurve der Weibchen die der Männchen zum zweiten Mal überschritten. Der scharfe Umschlag von der Infeldverbreiterung zur Verschmälerung zeigt sich in der Reizaltersklasse von 36—48 Std. Die Weibchenkurve ist mit Ausnahme weniger Nachzügler in das Gebiet der Infeldverschmälerung gerückt. Die Männchenkurve ist in ihrem Hauptteil gefolgt, doch liegt ihr Gipfel noch in derselben Klasse wie bei den Kontrollen. Erst nach Reizung in der Zeit zwischen 48 und 60 Std. Puppenalter hat sie den höchsten Grad der Verlagerung nach links erreicht. Sie streut sehr stark, sodaß zwei gleich hohe Gipfel vorhanden sind. Bei der Weibchenkurve dagegen hat bei immer noch starker Streuung in das Gebiet kleiner Infelder hinein bereits der Rückgang zur Norm eingesetzt. Da nun ihr Hauptgipfel wieder rechts von der Einsenkung zwischen den beiden gleich hohen Gipfeln der Männchenkurve liegt, ist deutlich, daß die Weibchenkurve zum dritten Mal die der Männchen überschritten hat. Bei Reizung 60—72 Std. alter Puppen liegen die Gipfel beider Kurven wieder in derselben Klasse wie die der Kontrollen, aber jetzt und auch noch in der folgenden Reizalters-klasse sind die am stärksten zurückbleibenden Nachzügler Männchen.

b) Ausbreitungsbeschränkung des Symmetriefeldes durch Brenndefekte.

In der sensiblen Periode, in welcher durch Hitzereize die Ausdehnung des Symmetriefeldes verkleinert wird, werden durch *Brenndefekte*, welche kleine Stücke des Puppenflügels ausschalten, noch viel stärkere Symmetriefeld-Verkleinerungen als durch die allgemeine Hitzewirkung erzielt, und diese erlauben auch bestimmte Aussagen über entwicklungsphysiologische Vorgänge, welche sich in dieser sensiblen Periode abspielen (KÜHN und v. ENGELHARDT ¹⁾).

Zur Operation diente ein kleiner Thermokauter, dessen Brenns Spitze durch einen sehr dünnen, scharf umgeknickten Platindraht gebildet wird. Die Spitze

1) Angef. auf S. 231.

wird auf 60—80° C erhitzt und auf die Chitindecke des Puppenflügels aufgesetzt. Dadurch wurde eine kleine Epithelstelle abgetötet. Am fertigen Flügel war diese als Narbe zu sehen, oder es durchbrach ein Loch Flügelober- und -unterseite. Die Operationen wurden stets am rechten Flügel ausgeführt; der linke diente als Kontrolle.

Bis zum Vorwachsen der Schuppenanlagen sind im jungen Puppenflügel die Tracheen durch die Chitindecke hindurch gut zu sehen (l. c. Abb. 4 a). Da durch den Verlauf der Blutlakunen, in denen die Tracheen entlangziehen, die Aderung des fertigen Flügels vorgezeichnet wird, und die Teile des Musters zu den Adern in bestimmter Beziehung stehen (vgl. S. 5 ff., Abb. 1 a, b), und da man die Ausfärbung des Musters an der Puppe verfolgen kann (l. c. Abb. 4 b), lassen sich die präsumptiven Mustergebiete am jungen Puppenflügel erkennen.

Die Wirkung der Operation auf die Ausbildung des Symmetriesystems ist verschieden, je nach dem Alter der Puppe, in dem der Eingriff erfolgte. Drei *Reaktionsweisen* lassen sich scharf von einander unterscheiden: I. Die Epithelausschaltung wirkt *rein örtlich* auf die unmittelbar benachbarten Teile des Symmetriesystems, und zwar so, daß die *weiße Grenzbinde des Symmetriefeldes vor dem Defekt zentralfeldwärts ausbiegt* und diesen dadurch zum Umfeld schlägt. II. Auf dem operierten Flügel erfolgt eine *Verminderung der Ausdehnung des ganzen Symmetriefeldes*; dieses wird nach der Symmetrieachse hin zusammengeschoben. III. Der Epitheldefekt fällt aus dem sonst ganz unbeeinflussten Muster *mosaikartig* heraus. Diese drei Reaktionstypen lösen einander innerhalb der 4 ersten Puppentage ab (Abb. 95). Operationen am 1. Puppentage haben fast immer den I. Reaktionstypus zur Folge. Am 2. Tage fällt seine Häufigkeitskurve steil ab, während die des II. Reaktionstypus entsprechend ansteigt. Zwischen 48 und 60 Stunden hat dieser sein Maximum und tritt in 90% aller Fälle auf. Dann fällt er steil ab. Zwischen 72 und 84 Stunden operierte Puppen zeigen schon fast nur noch den III. Typus, mosaikartige Ausstanzung des Defekts. Hierdurch ist bewiesen, daß *am 4. Tage die Determination des Musters vollzogen* ist. Am 1. Tage und bei etwa 70% der Tiere auch noch in der ersten Hälfte des 2. Tages ist kein Teil der Vorderflügeloberfläche als Teil des Symmetriesystems determiniert; denn man kann durch einen Defekt das Symmetriefeld von jeder Stelle fernhalten. Dieser Erfolg ist besonders deutlich nach Operationen an *schwarzschruppigen* Tieren (vgl. Abb. 1 d; Taf. II, Fig. 18) zu sehen, da hier die Begrenzung des Symmetriefeldes durch die weiße Binde sich ganz scharf heraushebt und Infeld und

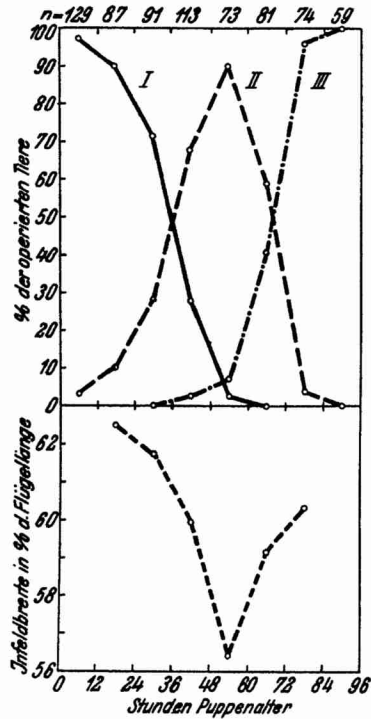


Abbildung 95.

Obere Kurven: Häufigkeit der drei Operationserfolge in den Altersstufen von 0—96 Stunden. I: örtliche Zurückstauung eines Teils des Symmetriefeldes, II: Hemmung der Ausdehnung des ganzen Symmetriefeldes, III: mosaikartiger Ausfall der zerstörten Epithelfläche aus dem sonst unbeeinflussten Muster. Ordinaten: % Tiere, Abszisse: Altersklassen von je 12 Stunden; n = absolute Anzahl der operierten Tiere in jeder Altersklasse. Untere Kurve: Mittelwertskurve für die Breite des Infeldes in der sensiblen Periode der Symmetriefeldverengung im Hitzeversuch. Ordinaten: Mittelwerte der Infeldbreite in % der Flügellänge in den Altersklassen (vgl. Tab. 59).

her ausgebildet (Abb. 96 f.). Ein Teilsymmetriefeld überschreitet nie die Linie der zurückgebildeten Anaxis¹⁾ (Abb. 96 f.). In dieser

Umfeld einheitlich schwarz sind. Je nach der Lage des Defektes wird Pw oder Dw mehr oder weniger tief nach dem Zentralfeld zu eingebogen (Abb. 96 a—c). Wird ein großer Defekt im präsumptiven Zentralfeld gesetzt, so wird das Symmetriefeld in zwei Teilfelder zerlegt, von denen eines dem Vorderrand, das andere dem Hinterrand ansitzt (Abb. 96 d, e). An den Stellen, die nicht unmittelbar von der Operation betroffen wurden, biegt die weiße Randzone des Symmetriefeldes in den normalen Verlauf der Dw und Pw ein. Alle diese Einbiegungsbilder der weißen Randzone des Symmetriefeldes und die Zerteilung in zwei nach dem Vorder- und Hinterrand zu offene Teilfelder weisen darauf hin, daß nach dem ersten Puppentage von bestimmten Strecken am Vorder- und am Hinterrand ein *Determinationsvorgang* sich über die Flügelfläche ausbreitet.

Epitheldefekte, die vor der Ausbreitung des *Determinationsvorgangs* im präsumptiven Symmetriefeld gesetzt werden, stauen als örtliche Schranke diesen „*Determinationsstrom*“ zurück. Seine aus den Einbiegungsfiguren erschlossenen Verlaufsrichtungen sind durch die Pfeile in Abb. 97 a wiedergegeben. Wenn man die Epithelstrecke am Flügelrande ausschaltet, die der Ausgangslinie des *Determinationsvorgangs* entspricht, so wird nur ein Teilsymmetriefeld vom entgegengesetzten Rande

1) Vgl. W. KÖHLER (angef. auf S. 162), S. 610 ff. und A. KÜHN und VON ENGELHARDT (angef. auf S. 231), S. 666 ff.

Linie treffen normalerweise die beiden Teildeterminationsströme auf einander und verschmelzen (Abb. 97 a).

Wenn die Operationen den Flügel während der Ausbreitung des Determinationsvorgangs treffen, wird dieser in einem bestimmten Stadium gehemmt. Aus diesen Hemmungsbildern, die ebenfalls bei Schwarzschilden am klarsten herauskommen, kann man eine Folge aller aufeinanderfolgenden Ausbreitungszustände des Determinationsstromes zusammenstellen (Abb. 97 b–e), wie man sie nach den „Stauungsbildern“ nach Operation in früheren Stadien (Abb. 96) erwarten muß. Im äußersten Fall sind erst zwei getrennte Symmetriefelder am Vorder- und am Hinterrand vorhanden (Abb. 97 b). Dann zieht sich das Symmetriefeld als vorn breiteres Band in der Umgebung der Symmetrieachse über den Flügel (Abb. 97 c). Weiterhin rücken die Querbinden auseinander (Abb. 97 d, e). Die Abb. 97 h–l zeigen entsprechende Stufen von wildfarbigen Flügeln. Die Altersstufe der Puppe, innerhalb deren sich durch den Brennversuch die Hemmung der Symmetriefeldausbreitung erzielen läßt, entspricht genau derjenigen, in welcher nach einem Hitzereiz die Verschmälerung des Symmetriesystems eintrat (Abb. 95). In der Häufigkeitskurve der Reaktion II nach Brennung und in der Kurve der Verschmälerungsgrade des Symmetriefeldes nach Hitzereizung liegt das scharf ausgeprägte Maximum zwischen 48 und 60 Stunden Puppenalter.

Durch sehr starke am 1. Puppentage gesetzte Brenndefekte wurde in einigen Fällen die Ausbildung des Symmetriefeldes vollkommen verhindert. Auf einem wildfarbigen Flügel ziehen sich dann nur Streifen dunkler Schuppen auf den Adern als „Aderzeichnung“ entlang (Abb. 97 g).

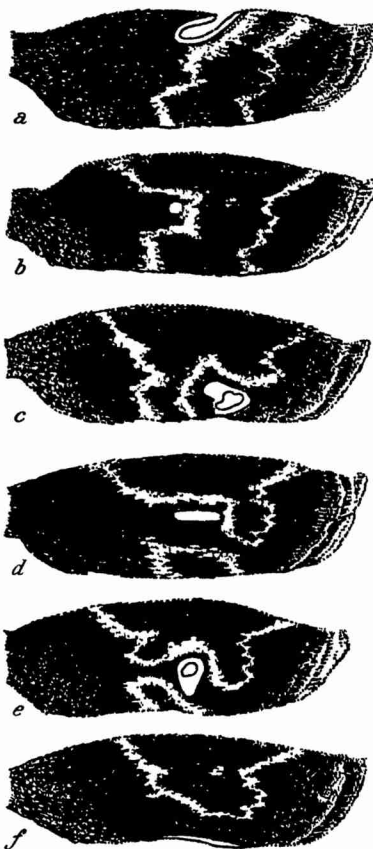


Abbildung 96.
Herauspräparierte rechte Puppenflügel
der schwarzen Rasse. 9/1. Operationen
im Puppenalter von 0–24 Std.

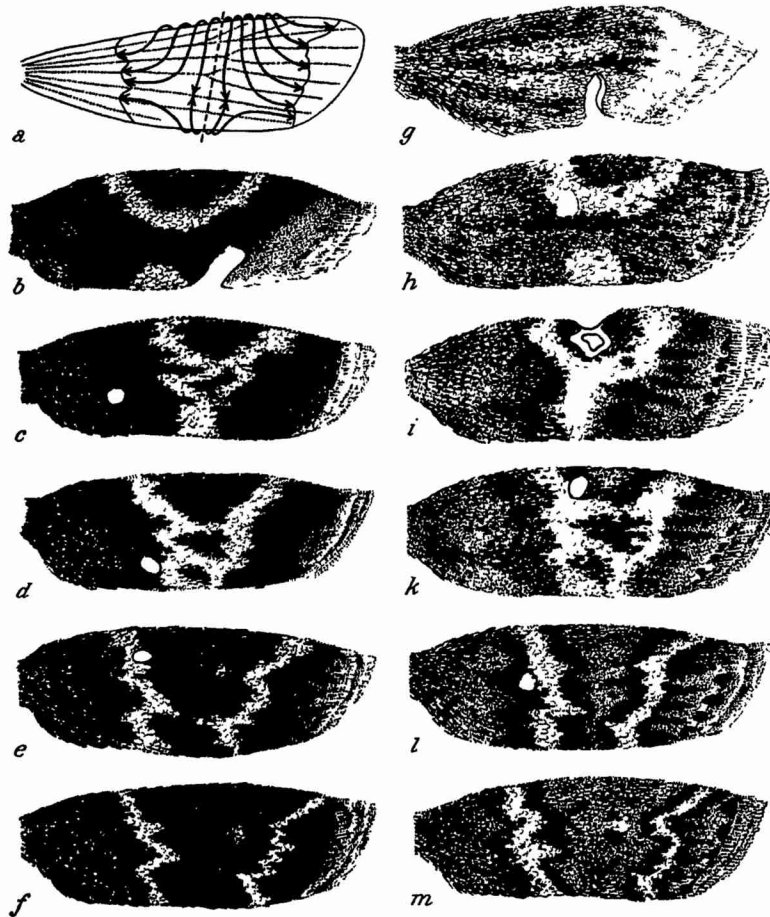


Abbildung 97.

a Schema der Ausbreitung des Determinationsvorgangs über den Puppenflügel. b—m herauspräparierte rechte Puppenflügel 9/1; b—f von der schwarzen, g—m von der wildfarbigen Rasse. f, m Kontrollflügel, sonst Operationserfolge. Operationsalter: g unter 6 Std., b unter 24 Std., c—e, h—l 24—72 Std.

Ergebnisse.

Innerhalb der ersten 16 Hundertstel der Puppenzeit (= der ersten $3\frac{1}{2}$ bis 4 Puppentage bei 18° Zuchttemperatur) liegen sensible Perioden der einzelnen Zeichnungssysteme. In ihnen wird die Anzahl der dunklen Zeichnungsschuppen entweder nur verkleinert (Mittelflecken), oder es wird zuerst eine Vergrößerung und dann eine Verkleinerung erzielt (Schatten), oder es findet am Anfang und am Ende der sensiblen Periode eine Verkleinerung,

dazwischen eine Rückkehr zur Norm (Querbinden) oder eine Vergrößerung (Randflecken) statt.

Die Ausdehnung des Symmetriefeldes wird durch Reizung innerhalb der ersten 36 Stunden der Puppenzeit vergrößert, durch Reizung 36—84 Stunden alter Puppen verkleinert. Das Maximum der Symmetriefeldverkleinerung liegt zwischen 48 und 60 Stunden (0,10—0,12 der Puppenzeit). Die erste Reaktion schlägt scharf in die zweite um.

Durch die Setzung von Brenndefekten auf dem Puppenflügel wird bewiesen, daß zwischen 36 und 84 Stunden von einem Gebiete des Vorderrandes und des Hinterrandes aus sich ein Determinationsvorgang über die Flügelfläche ausbreitet, dessen Ausbreitungsrand die Lage der das Symmetriefeld begrenzenden weißen Binden bedingt. Der Zeitraum, in welchem die Mehrzahl der Puppenflügel (über 90 %) durch einen Brenndefekt in einem Ausbreitungsstadium erfaßt wird, fällt mit dem Zeitraum der maximalen Verkleinerungswirkung von Hitzereizen (48—60 Stunden Puppenalter) zusammen.

Durch sehr starke am ersten Puppentage gesetzte Brenndefekte kann die Ausbildung eines Symmetriesystems vollkommen verhindert werden.

XIV. Erbfaktoren, welche die Ausdehnung des Symmetriefeldes beeinflussen.

A. Genetische Symmetriefeldverengerung.

a) Der Faktor *Sy*.

Unsere Versuche, die zuerst aufgefundenen Tiere mit verschobenen Symmetriebinden fortzuzüchten, führten wie auf S. 15 ff. geschildert, zu keinem eindeutigen Ergebnis. Es erschien daraufhin möglich, daß in bestimmten Zuchten vorhandene Erbfaktoren an der Auslösung der Bindenverschiebung beteiligt wären. Eine Reinzucht gelang aber nicht.

Da durch Hitzereiz an jedem beliebigen Material eine Zusammenschiebung der Symmetriebinden ausgelöst werden kann, ist es uns heute wahrscheinlich, daß die zuerst beobachteten Fälle Modifikationen waren, von denen rein zufällig jeweils mehrere in verwandten Zuchten auftraten. In jener Zeit war die Zuchttechnik noch nicht so weit entwickelt wie heute. Es kam wiederholt vor, daß Zuchten mit erwachsenen Raupen, von denen ein Teil sich bereits verpuppte, sehr feucht wurden (s. o. S. 29). Soweit in den betreffenden Linien kein besonderer Wert auf streng konstante Zuchtbedingungen gelegt wurde, ließen wir sie durch vorübergehendes Warmstellen trocknen, wobei vereinzelt wohl eine für junge Puppen wirksame Reizung durch feuchte Hitze (die wenigstens bei der Feuerwanze sogar stärker wirkt als trockene) stattgefunden haben kann.

Dagegen fand unsere Mitarbeiterin Fräulein GERDA FÜCKEL im Jahr 1932 nochmals Tiere mit gegen die Symmetrieachse zu verschobenen Querbinden (Abb. 98), die nun durch Fortzucht und Kreuzungsexperiment sofort als Mutanten erkennbar waren. Die Verschiebung ist auch bei diesen Tieren, wie bei den mit Hitzeereizen erzielten Symmetriefeldverkleinerungen (Abb. 87 d), von einer Verbreiterung sowohl der weißen als der schwarzen Querbindenzonen begleitet. Der Endzustand der Symmetriefeldausbreitung der Tiere mit diesem mutierten Faktor entspricht einem bestimmten unvollständigen Ausbreitungszustand des Symmetriefeldes

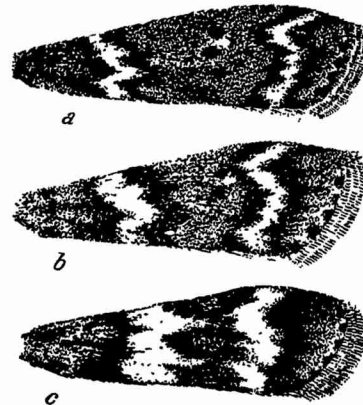


Abbildung 98.

Rechte Vorderflügel geschlüpfter Tiere 5/1. a Gewöhnliches wildfarbiges Muster bei Stamm XI. b genetisch bedingte Verschmälerung des Symmetriefeldes (*Sy sy*). c durch Hitzereiz stark verschälertes und in der Zonengliederung verändertes Symmetriefeld (aus einem nach *Sy₁sy* spaltenden Stamm).

unmutierter Tiere, wie er durch Brennung auf dem Puppenflügel festgehalten werden kann (Abb. 97 1).

Der Faktor *Sy*, der diese Erscheinung hervorruft, wurde von KÜHN¹⁾ bereits beschrieben. Er ist ein Letalfaktor, seine Realisation findet also nur in Bastarden statt.

Als Maß für die Symmetriefeldverengerung benutzten wir auch hier, wie im Aufsatz XIII (s. o. S. 232), die Breite des Infeldes. Das Maximum der Variationskurven der Infeldbreite am Vorderrand liegt bei *sy sy*-Tieren je nach dem untersuchten Stamm etwa bei 56—64%, bei *Sy sy*-Tieren etwa bei 44—52% der Flügelänge. Die Kurven der beiden Genotypen überschneiden sich nur in ganz geringem Maß, und selbst unter den Tieren, deren Maßzahl in dem Überschneidungsgebiet der beiden Kurven liegt, lassen sich die *Sy sy*-Tiere stets eindeutig von den *sy sy*-Tieren unterscheiden auf Grund der Zerdehnung, welche die Gliederung der Distalbinde in *D_I*, *D_W* und *D_{II}* sowie in noch stärkerem Maß die entsprechende Gliederung der Proximalbinde erfährt.

In geringem, aber statistisch gesicherten Betrag wird durch das Gen *Sy* auch eine Verschiebung des Mittelflecks in der Längsrichtung des Flügels bedingt. Zur Bestimmung der Lage des Mittelflecks wurde der Abstand der basalen Begrenzung von *M₂* von der Flügelspitze (Meßstrecke III in Abb. 90) gemessen und

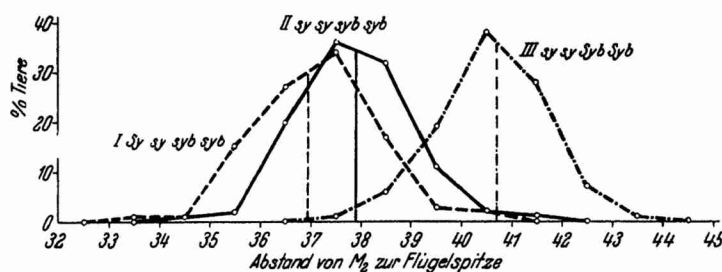


Abbildung 99.

Variationskurven des Abstandes der basalen Grenze des Mittelflecks *M₂* von der Flügelspitze zur Darstellung des Einflusses der Faktoren *Sy* und *Syb*. Die in die Kurven eingetragenen Ordinaten geben die Lage der Mittelwerte an. Abszisse: Abstand der basalen Grenze des Mittelflecks von der Flügelspitze in % der Flügelänge. Anzahl der Tiere in jeder Gruppe = 100.

in % der Flügelänge ausgedrückt. Bei *Sy sy*-Tieren ist dieser Abstand um ungefähr 1% der Flügelänge verkleinert (Abb. 99 Kurve

1) A. KÜHN, Entwicklungsphysiologische Wirkungen einiger Gene von *Ephesia kühniella*. Die Naturwissenschaften 20. 1932.

I und II), d. h. der Mittelfleck ist etwas in der Richtung *nach dem Flügelaußenrand* zu verschoben.

Daß der Faktor *Sy* ein *Letalfaktor* ist, ergab sich aus dem Ausfall der Versuche, eine Reinzucht von Tieren mit verschobenen Binden herzustellen. Es traten stets, wenn Vershobenbindige unter sich gekreuzt wurden, auch normale Tiere auf, und zwar schlüpften in der Gesamtheit der hierfür angesetzten Kreuzungen auf 10015 Tiere 3544 Normale und 6471 Vershobenbindige. Es liegt also bei Berechnung auf die Summe 3 ein dem Spaltungsverhältnis 1:2 stark angenähertes Verhältnis von 1,06:1,94 vor. Daß das Auftreten der normalen Tiere in diesen Zuchten nicht auf Manifestationsschwankungen beruht, ging aus dem Resultat der Kreuzung von Vershobenbindigen mit Normalen hervor. Hier ergibt sich das ideale Bild einer monohybriden Rückkreuzung; denn beide Individuensorten traten im Verhältnis von 1,00:1,00 auf, nämlich unter 8339 Individuen 4161 Normale und 4178 Vershobenbindige. Die Kreuzung Vershobenbindiger unter sich muß demnach den Charakter einer F_2 haben, in der die *Sy Sy*-Tiere auf irgend einem Stadium der Entwicklung absterben; sie folgt also der Formel: $Sy sy \times Sy sy = sy sy + 2 Sy sy + (\star Sy Sy)$.

Daß ein Viertel der Nachkommen aus dieser Kreuzung abstirbt, ergibt sich aus einer Statistik der Nachkommenzahl in 66 derartigen F_2 -Zuchten, die durch die Kreuzung Vershobenbindig \times Vershobenbindig erhalten wurden, im Vergleich zu 61 Rückkreuzungen, in denen Vershobenbindige mit Normalen gekreuzt waren. Die Variationsreihen der Nachkommenanzahlen in beiden Kreuzungsarten sind in Tab. 60 wiedergegeben. In den F_2 -Zuchten, in denen nach unserem Ansatz $\frac{1}{4}$ der Tiere absterben muß, liegt der Mittelwert der Nachkommenanzahl bei 136,4; in den Rückkreuzungen, deren Spaltzahlenverhältnis 1:1 ist, bei denen also kein Anhalt für einen Ausfall in einer bestimmten Individuengruppe vorhanden ist, liegt die mittlere Nachkommenanzahl bei 193,2. Die

Tabelle 60.

Variationsreihen der Nachkommenanzahlen pro Einzelzucht in Kreuzungen von Vershobenbindigen mit Normalen (R) und von Vershobenbindigen unter sich (F_2).

	Nachkommenanzahlen											n	M
	0	40	80	120	160	200	240	280	320	360	400		
R		4	3	7	21	16	6	2	0	1	1	61	193,2
F_2	2	10	9	24	14	6	1					66	136,4

F₂-Kreuzungen liefern also im Durchschnitt 29,4% weniger Nachkommen als die Rückkreuzungen. Wie gut dies Ergebnis mit der Erwartung bei Ausfall der ein Viertel der F₂-Zuchten ausmachenden *SySy*-Tiere übereinstimmt, zeigt sich noch deutlicher, wenn man das Verhältnis der mittleren Nachkommenanzahlen in F₂ und Rückkreuzung vergleicht mit dem Verhältnis 75:100, das für diese Nachkommenanzahlen zu erwarten ist, indem man es in Kontrollzahlen mit der Summe 175 ausdrückt. Man erhält dann ein Verhältnis von 72,4:102,6.

Bei den F₂-Kreuzungen bleiben die Vershobenbindigen gegenüber den Normalen im Vergleich mit der Erwartung zurück. Die Abweichung des gefundenen Verhältnisses 1,06:1,94 von dem idealen Verhältnis 1:2 ist zwar absolut genommen gering, aber bei dem großen Zahlenmaterial von über 10000 Tieren immerhin 6 mal so groß wie der mittlere Fehler der Erwartung, welcher 0,01 beträgt. Sie bedarf also einer Erklärung. Die ideale Verwirklichung des Zahlenverhältnisses 1:1 in der Rückkreuzung, die es bereits unmöglich gemacht hatte, das Auftreten normaler Tiere in den Nachzuchten von Paarungen Vershobenbindiger unter sich auf Manifestationsschwankungen zurückzuführen, schließt es auch aus, daß das Fehlen eines Teiles der *SySy*-Tiere in der F₂ etwa auf einer geschwächten Vitalität dieser Heterozygoten beruhen könnte. Nun kann man das Spaltungsverhältnis statt durch Zusammenrechnen aller Einzelindividuen auch dadurch kontrollieren, daß man die in den Einzelzuchten auftretenden Spaltzahlen statistisch aufnimmt. Zu diesem Zweck wurde für jede Einzelzucht ein Spaltungsverhältnis berechnet, in dem die Anzahl der normalen Tiere gleich 1 gesetzt war, und aus den auf die vershobenbindigen Tiere entfallenden Verhältniszahlen wurden für Rückkreuzungen und F₂-Zuchten getrennte Variationsreihen gebildet. Das Ergebnis für die 61 Rückkreuzungen und 85 F₂-Zuchten, die für diese Untersuchung verwandt werden konnten, ist in Tab. 61 wiedergegeben. Für die Rückkreuzungen wurden Klassen-Größen von 0,2, für die F₂-Zuchten von 0,4 verwandt. Die Mittelwerte liegen bei 1,03 und 1,98, d. h. das mittlere Spaltungsverhältnis ist bei dieser Berechnungsart für die Rückkreuzungen 1:1,03, für die F₂ 1:1,98, die Häufigkeit der Normalen gleich 1 gesetzt. Die Übereinstimmung mit der Erwartung ist jetzt für beide Kreuzungsarten sehr gut. Im Fall der F₂ ergibt sich also, daß ein mit der Erwartung besser übereinstimmendes Resultat erzielt wird, wenn man allen *Einzelzuchten*, als wenn man allen *Einzelindividuen* für die Beurteilung gleiches Gewicht

Tabelle 61.

Variationsreihen der Verhältniszahlen für die Anzahl Vershobenbindiger pro Einzelzucht, die Anzahl normaler Tiere gleich 1 gesetzt, in Kreuzungen von Vershobenbindigen mit Normalen (R) und von Vershobenbindigen unter sich (F₂).

Verhältniszahl für die Anzahl Vershobenbindiger													n	M	
	0,4	0,6	0,8	1,0	1,2	1,4	1,6	2,0	2,4	2,8	3,2	3,6 ... 5,2	5,6		
R		4	26	22	8	1								61	1,03
F ₂		3	3	14	28	20	10	5	1	...	1			85	1,98

gibt. Danach kann die Abweichung, welche sich bei der Aufrechnung der Einzelindividuen ergibt, wohl nur darauf beruhen, daß unter den als F_2 gerechneten Zuchten mit einer sehr niederen Verhältniszahl Verschofenbindiger einzelne stark besetzte Zuchten in Wahrheit Rückkreuzungen waren, weil die als Zuchteltern benutzten verschofenbindigen Weibchen vor der Verpaarung schon durch *sysy*-Männchen, die ja mit ihnen zusammen schlüpfen, befruchtet waren. Behandelt man bei der statistischen Erhebung der Ergebnisse die Einzelzuchten als Einheiten, so verschwindet dieser Fehler in der Statistik, nicht aber, wenn die Einzelindividuen als Einheit dienen.

Da eine Herabsetzung der Vitalität der Heterozygoten nicht zu erkennen ist, ist das Gen *Sy*, welches homozygot letal wirkt, in Bezug auf die Vitalitätssenkung vollkommen rezessiv. Andererseits kann es in Bezug auf seine *Manifestation im Muster der Heterozygoten als dominant* bezeichnet werden, und zwar, weil diese Manifestation ohne Transgression nach der normalen Ausbildung ist, als vollkommen dominant.

b) Hitzereizversuche mit *Sysy*-Tieren.

Die Hitzereizung von *Sy*-Tieren kann nur in spaltenden Zuchten durchgeführt werden, und zwar haben wir F_2 -Zuchten verwendet. Die Versuchsbedingungen waren die gleichen wie bei den im vorigen Abschnitt geschilderten Experimenten. Das Material, das hier zusammengefaßt behandelt wird, stammt aus Kreuzungen verschiedener wildfarbiger Linien mit dem *Sy*-Stamm.

Eine Betrachtung der Änderung der Mittelwerte der Infeldbreiten läßt sich wegen der gemischten Zusammensetzung des Versuchsmaterials aus *Sysy*- und *sysy*-Tieren nicht durchführen. Abb. 100 zeigt in den Hauptkurven die Variationsreihen der Infeldbreite in der Kontrolle und nach Reizung in den verschiedenen Altersklassen. Die beiden Kurvengipfel der Kontrollkurve stellen die Anhäufungen der beiden gemeinsam gereizten Genotypen dar. Der Gipfel in Klasse 44—48 entspricht den *Sy sy*-Tieren, die $\frac{2}{3}$ des Materials ausmachen, der Gipfel zwischen den Klassengrenzen 56 und 64 dem restlichen, aus *sy sy*-Tieren bestehenden Drittel. Im Reizungsalter von 12—24 Stunden zeigen die *Sy*-Tiere ein stark verbreitertes Infeld. Damit rückt der linke Kurvengipfel an den rechten so nahe heran, daß die Einsattelung zwischen beiden verschwindet. Jetzt sind *Sy sy*- und *sy sy*-Tiere nicht mehr eindeutig von einander zu unterscheiden. Eine Verschiebung im Gebiet der *sy sy*-Tiere ist hier nicht erkennbar, da sie keinen getrennten Kurvengipfel bilden. Daß aber eine Reizung auf dieser Altersstufe auch für sie im Sinn einer Infeldverbreiterung wirksam ist, zeigte sich oben bei Betrachtung der Kurven für *sy sy*-Tiere allein (Abb. 91—94). Nach Reizung

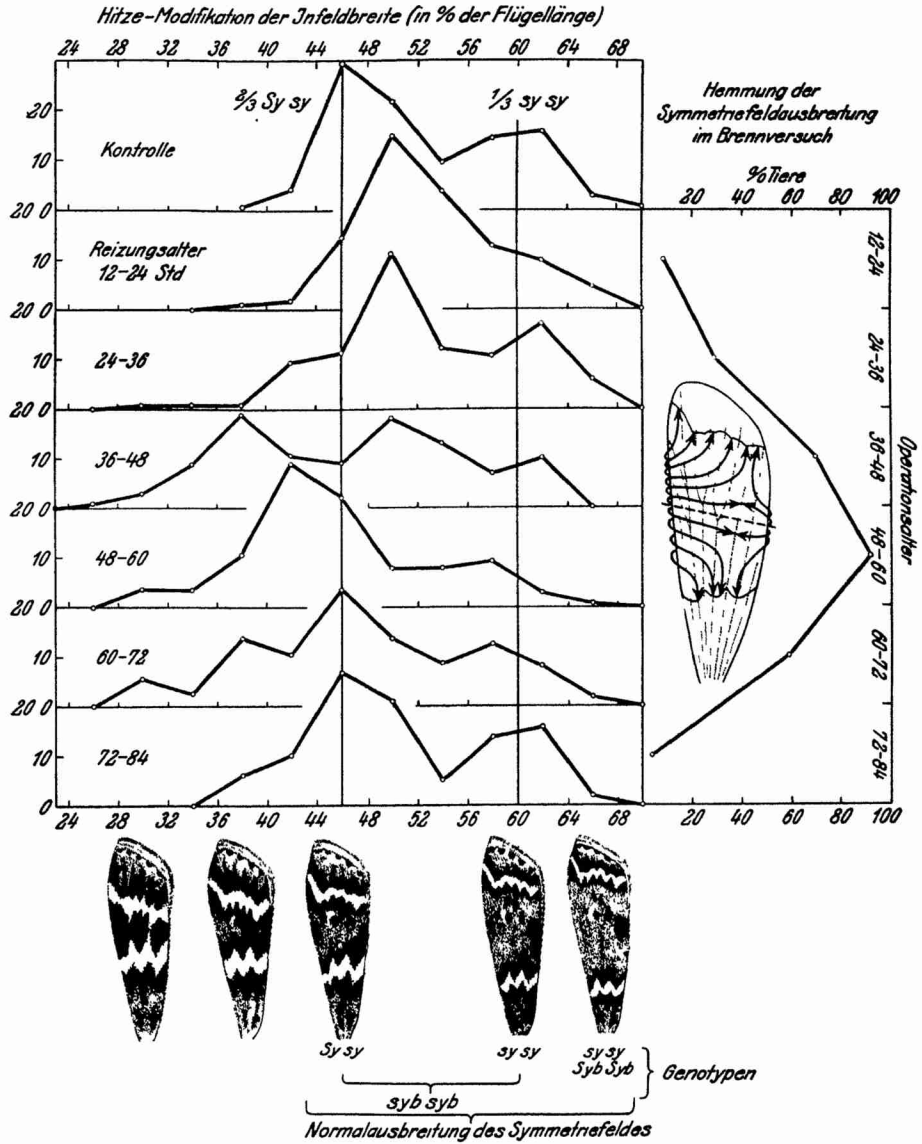


Abbildung 100.

Beeinflussung der Ausbreitung des Symmetriesystems durch Hitzereizung der Puppen, Brenndefekte und durch verschiedene Gene. Hauptkurven: Hitze-Modifikation des Symmetriefeldes in Zuchten, die in $\frac{2}{3}$ *Sy sy* und $\frac{1}{3}$ *sy sy*-Tiere spalten. Ordinaten = % Tiere, Abszisse = Infeldbreite in % der Gesamtflügellänge. Absolute Anzahlen der Versuchstiere: Kontrolle n = 115; 12-24 Std. n = 103; 24-36 Std. n = 100; 48-60 Std. n = 101; 60-72 Std. n = 118; 72-84 Std. n = 101. Nebenkurve (rechts): Häufigkeit (in % operierter Tiere) der durch Brenndefekte in verschiedenen Puppenaltern erzielten Hemmungen der Symmetriefeldausbreitung (Reaktion II); die Operationsalter (rechts) entsprechen den durch Hitzereizung geprüften Puppenaltersstufen (vgl. Abb. 95). Unten: Aussehen der Flügel bei verschiedener (jeweils auf der Abszisse darüberstehender) Infeldbreite; Angabe der Genotypen, welche die Symmetriefeldausbreitung als unbeeinflusste Normalausbreitung erzeugen.

im Alter von 24—36 Stunden bilden die beiden Gruppen wieder deutlich getrennte Gipfel: das Maximum der *Sy sy*-Tiere liegt in derselben Infeldbreitenklasse wie nach Reizung in der vorherigen Altersstufe, und unter den *sy sy*-Tieren ist die Anzahl der Tiere mit breitem Infeld verhältnismäßig vergrößert. Die Reizung im Alter von 36—48 Stunden zeigt den scharfen Umschlag von der ersten Reaktionsweise, der Infeldausdehnung, in die zweite; denn der höchste Gipfel der Kurve ist von der Gipfelklasse der *Sy sy*-Kontrolle weit in das Gebiet schmalerer Umfelder verschoben. In der Breitenklasse 48—52 liegt ein beinahe ebenso hoher zweiter Gipfel. Der Vergleich mit Abb. 92 zeigt, daß in diesem Reizungsalter bereits eine Verschmälerung des Infeldes erzielt wird, während gleichzeitig noch Tiere mit einer Infeldverbreiterung vorhanden sind. Diese treten bei den *sy sy*-Tieren als dritter kleiner Nebengipfel zutage. Der mittlere Gipfel der Kurve setzt sich hiernach unzweifelhaft aus *Sy sy*-Tieren mit noch verbreitertem und *sy sy*-Tieren mit schon verschmälertem Infeld zusammen. In dem Reizungsalter von 48—60 Std. zeigt sich deutlich eine Verschiebung beider Kurvengipfel in Gebiete geringerer Infeldbreiten als die für die Norm typischen. Nach Reizung zwischen 60 und 72 Std. ist die Rückkehr zur Norm schon weit fortgeschritten, aber von beiden Variantengruppen noch nicht beendet. Die am weitesten links liegenden Zacken der Kurven für Reizung 60—72 Std. alter Puppen stellen jedenfalls keine eigenen Variantengruppen dar. Sie sind ein Ausdruck der großen Streuung der Gesamtkurve, in der auch jetzt noch ein Teil der Varianten, wie in dem Reizungsalter 48—60 Std. (vgl. auch Abb. 92 u. 94) hinter der Norm zurückbleibt. Nach Reizung im Alter von 72—84 Std. ist die Kurve der Kontrolle im wesentlichen gleich. Ob die wenigen Varianten in der Größenklasse 36—40 noch Nachzügler vom Ende der sensiblen Periode sind, bleibt offen.

Auf Temperaturreize reagieren also die *Sy sy*-Tiere im wesentlichen geradeso wie die *sy sy*-Tiere. Die sensiblen Perioden beider Genotypen stimmen genau oder doch sehr weitgehend überein, und bei beiden besteht die Reaktion anfangs in einer Erweiterung, später in einer Verengung des Infeldes. Hieraus folgt, daß die Wirkung des Temperaturreizes nicht etwa nur örtlich an der Stelle der normalen Infeldgrenze und ihrer Umgebung angreift, sondern in derselben Weise auch die an eine andere Flügelstelle verlegte Infeldbegrenzung trifft. Die in Abb. 100 rechts angebrachte Häufigkeitskurve der Hemmung der Symmetriefeldausbreitung in Brennversuchen in denselben Altersklassen zeigt wieder, daß die sensible

Periode für die Symmetriefeldverschmälerung mit der Ausbreitungsperiode des Determinationsvorgangs zusammenfällt.

c) Erfolge der Brenndefekte bei *Sy sy*-Tieren.

Eine auffallende Verschiedenheit ergab sich aber zwischen *sy sy*- und *Sy sy*-Tieren im Erfolg der Brenndefekte während der Ausbreitungsperiode der Symmetriefeldtermination (KÜHN u. v. ENGELHARDT, S. 689 f.): Nach Operation am 2. und 3. Puppentage finden sich bei den *sy sy*-Tieren die stärksten Grade der Symmetriefeldbeschränkung (Abb. 97 b—d, h—k) sehr viel seltener (nur in etwa $\frac{1}{5}$ aller Fälle), als wenn im selben Puppenalter Tiere, die an den linken Kontrollflügeln als *Sy sy*-Tiere erkennbar waren, operiert worden waren. In diesem Falle erfuhren mehr als die Hälfte der Flügel eine hochgradige Ausbreitungshemmung des Symmetriefeldes. Das beweist, daß das Gen *Sy* nicht etwa erst einen Unterschied am Ende der Feldausbreitung bedingt, sondern daß es das entwicklungsphysiologische Verhalten seiner Träger schon in den Anfangsstadien der Symmetriefeldtermination beeinflusst. Die Operation scheint in allen Fällen den gerade eben erreichten Ausbreitungszustand zum Erstarren zu bringen. Dann bedeutet die größere Anzahl der stark beschränkten Symmetriefelder bei den operierten *Sy sy*-Tieren, daß durch *Sy* die Ausbreitung des Determinationsfeldes in ihren Anfangsstadien verlangsamt wird; denn je größer die Dauer eines Abschnittes im Verhältnis zum Gesamtverlauf ist, desto häufiger wird man ihn bei zufälligem Fixierungszeitpunkt festhalten.

B. Genetische Symmetriefelderweiterung.

a) Der Faktor *Sy b*.

Unter den *sy*-Tieren kommen Stämme mit verschiedenen Infeldgrößen vor, die offenbar erblich bedingt sind. Unter unseren in dem II. Aufsatz (S. 23 ff.) beschriebenen Stämmen befinden sich zwei, nämlich die Stämme IV und VIII, bei denen *das Symmetriefeld im Vergleich zu der Mehrzahl der Stämme verbreitert* und infolgedessen das Umfeld am Flügelaußenrand und an der Wurzel verschmälert ist (Taf. II, Fig. 5 u. 10). Von diesen Stämmen wurde Stamm IV genetisch analysiert durch Kreuzung mit *Sy sy*-Tieren aus einem Stamm, dessen *sy sy*-Tiere eine der Mehrzahl der Stämme entsprechende Infeldbreite haben. Abb. 101 (vgl. Tab. 62) zeigt in Kurve I die Verteilung der Infeldbreiten bei der Reinzucht des Stammes IV. Kurve II a zeigt die Infeldbreite der *Sy sy*-Tiere, Kurve II b die der *sy sy*-Tiere aus dem *Sy*-Stamm. Diese beiden Genotypen können ja, wie S. 245 erwähnt, bei ungeritzten Tieren

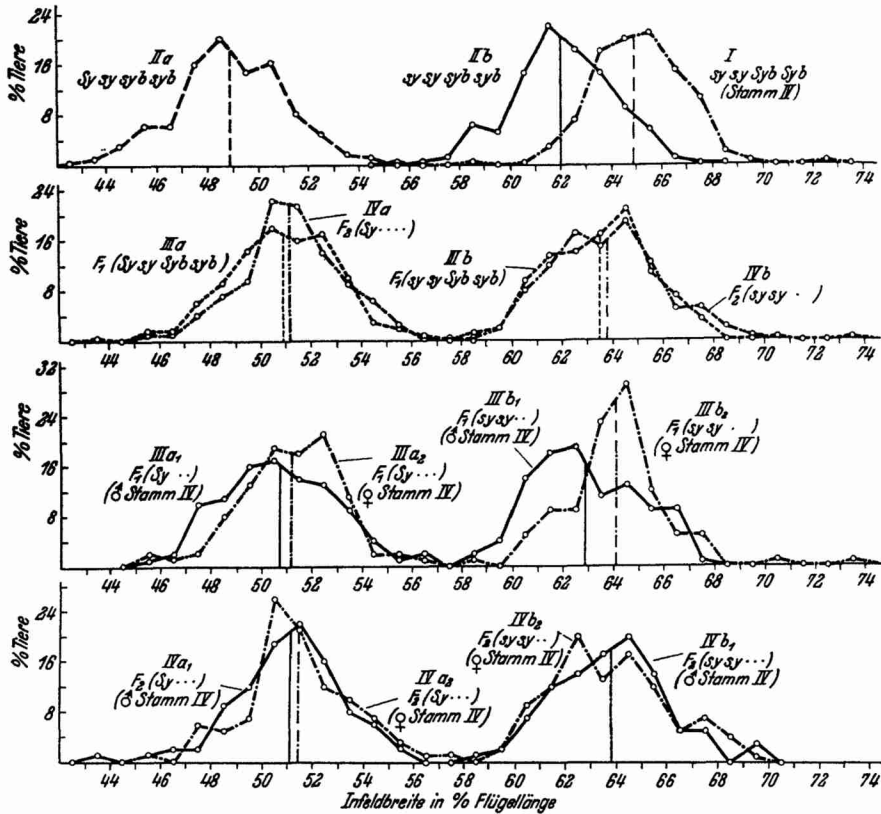


Abbildung 101.

Variationskurven für die Breite des Infeldes bei Stamm *Sy sy*, Stamm IV und nach Kreuzung dieser Stämme. In den Bezeichnungen der Kurven bedeutet: I: Stamm IV; II: Stamm *Sy sy*; III: F₁; IV: F₂; ferner a: *Sy sy*-Tiere; b: *sy sy*-Tiere einer nach *Sy sy* spaltenden Zucht; 1: F₁ bzw. F₂ einer Kreuzung ♀ *Sy sy* × ♂ Stamm IV; 2: F₁ bzw. F₂ der reziproken Kreuzungen. Die in den Kurven eingetragenen Ordinaten bezeichnen die Lage des Mittelwertes (Vgl. Tab. 62).

auch bei einer gewissen Transgression der gemessenen Infeldbreiten stets unterschieden werden. Sie sind daher hier und auch in den folgenden Generationen getrennt behandelt. Die in F₁ gemessenen Werte sind in den Kurven IIIa und IIIb dargestellt. Beide Kurven zeigen gegenüber denen des *Sy*-Stammes IIa und IIb eine Vergrößerung der Infeldbreite. Innerhalb der Gruppe von Kurven der Tiere mit nicht verschmälertem Infeld steht die F₁-Kurve IIIb intermediär zwischen den Kurven der Ausgangsrassen I und IIb. Die Verschiebung der Kurve IIIa gegenüber IIa zeigt, daß die in Stamm IV wirksamen Faktoren auch bei Anwesenheit des Faktors *Sy* eine Verbreiterung des Symmetriefeldes bedingen.

Tabelle 62.
Infeldbreite in % der Flügelänge bei Stamm *Sy sy*, Stamm IV und nach Kreuzung dieser Stämme (Vgl. Abb. 101).
 a) *Sy sy*-Tiere.

	Infeldbreite																	n	M
	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58		
II a	Stamm <i>Sy sy</i>	1	3	9	19	19	48	60	45	49	24	14	5	4				300	48,9
III a1	F ₁ , ♀ <i>Sy sy</i> × ♂ IV				1	2	10	11	16	17	14	13	9	4	1	2		100	50,7
III a2	F ₁ , ♀ IV × ♂ <i>Sy sy</i>				2	1	2	8	13	19	18	21	11	2	2	1		100	51,2
IV a1	F ₂ , ♀ <i>Sy sy</i> × ♂ IV				1	0	1	2	9	12	19	22	16	8	6	2		100	51,1
IV a2	F ₂ , ♀ IV × ♂ <i>Sy sy</i>				1	0	6	5	7	26	21	12	10	7	3	1	1	100	51,4

b) *sy sy*-Tiere.

	Infeldbreite																	n	M			
	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71			72	73	74
I	Stamm IV	1	0	0	1	0	1	6	16	36	40	42	30	21	4	1	0	0	1		200	64,9
II b	Stamm <i>Sy sy</i>		1	4	19	15	44	67	55	46	27	17	8	1	1						300	62,0
III b1	F ₁ , ♀ <i>Sy sy</i> × ♂ IV				2	4	14	18	19	11	13	9	9	1							100	62,9
III b2	F ₁ , ♀ IV × ♂ <i>Sy sy</i>				1	0	5	9	9	23	29	12	5	5	0	0	1	0	0	1	100	64,1
IV b1	F ₂ , ♀ <i>Sy sy</i> × ♂ IV				1	2	7	12	14	17	20	14	5	5	0	3					100	63,8
IV b2	F ₂ , ♀ IV × ♂ <i>Sy sy</i>					2	9	12	20	13	17	11	5	6	4	1					100	63,8

Zur Herstellung der F_2 wurden Tiere mit verschmälertem Infeld, die also den Faktor Sy enthalten, aus der F_1 ausgewählt und unter sich fortgezogen. Bei den Kurven der F_2 (IV a und IV b) fällt auf, daß ihre Streuung gegenüber den F_1 -Kurven nicht vergrößert ist, so daß es zunächst scheint, als repräsentierten sie ebenso wie die F_1 -Kurven isogene Individuengruppen und es fände in F_2 keine andere als die durch den Faktor Sy bedingte Spaltung statt. Träfe dies zu, so müßte die Infeldverbreiterung in Stamm IV durch ein Allel des Faktors Sy bedingt sein. Die Sy -Tiere der F_1 könnten dann den Faktor sy nicht enthalten, sondern ihre Formel wäre, wenn man den das Infeld verbreiternden Faktor sy^b nannte, $Sy sy^b$. In der F_2 aus diesen Individuen wäre zu erwarten: $\star Sy Sy + 2 Sy sy^b + sy^b sy^b$, d. h. es würde eine den Sy -Tieren der F_1 (Kurve III a) gleichende Bastardgruppe und die Ausgangsrasse mit verbreitertem Infeld (Kurve I) herauspalten. Das Verhalten der Sy -Tiere (Kurve IV a) würde hierzu passen, aber die Kurve der Tiere, die nicht den Faktor Sy haben (Kurve IV b) ist von Kurve I durchaus verschieden. Sie hat den gleichen Mittelwert wie die F_1 -Kurve III b. Hierin kommt zum Ausdruck, daß die Sy -Tiere der F_1 außer dem Faktor Sy nicht nur den Faktor des Stammes IV für das verbreiterte Infeld besitzen, und die Infeldverbreiterung kann nicht durch ein Allel des Faktorenpaares $Sy|sy$ bedingt sein.

Betrachtet man nun die reziproken F_1 - und F_2 -Kreuzungen, die bisher gemeinsam behandelt wurden, getrennt, so ergibt sich eine andere Erklärung für die ähnliche Größe der Streuung in F_1 und F_2 . In F_1 erscheint nämlich im Gegensatz zu allen früher von uns analysierten Kreuzungen bei *Ephestia* eine ausgesprochene *Verschiedenheit der reziproken Kreuzungen mit deutlicher Matroklinie* (Kurven III a 1, III a 2, III b 1, III b 2). In F_2 ist diese Verschiedenheit vermindert oder ganz verschwunden (Kurven IV a 1, IV a 2, IV b 1, IV b 2); sie beruht also auf *Prädetermination* durch den Faktor Syb in den Oocyten, nicht auf dauernder Plasmaverschiedenheit der Ausgangsstämme. Die Mittelwerte der F_2 -Kreuzungen, welche aus reziproken F_1 stammen, fallen für die sy -Tiere genau, für die Sy -Tiere annähernd zusammen. Dadurch, daß in der Zusammenfassung der reziproken F_1 -Zuchten Variantenreihen mit verschiedenen Mittelwerten enthalten sind, mußte die Streuung der Kurven III a und III b vergrößert werden. Daraus, daß die Mittelwerte für die $sysy$ -Tiere in den reziproken F_1 (III b 1, III b 2) gegenüber dem jeweiligen mütterlicher Typus (II b, I) im Sinne einer gegenseitigen Annäherung verschoben sind, geht hervor, daß

die *Infeldbreite der Bastarde nur zum Teil auf Prädetermination*, im übrigen aber auf ihrem eigenen Bastardgenotypus beruht und daß dieser letzte im Sinne einer intermediären Vererbung wirkt.

Es fragt sich nun weiter, ob die Infeldverbreiterung des Stammes IV durch einen oder mehrere Faktoren bedingt ist. Früher (S. 57 ff.) haben wir zur Prüfung dieser Frage bei anderen stark transgredierenden Merkmalen die Methode angewandt, auf Grund der Variantenverteilung in den Ausgangsrassen und in F_1 eine Erwartung für die Variantenverteilung in F_2 im Fall monohybrider Spaltung aufzustellen und sie mit dem Befund zu vergleichen. Eine andere, von HÜGEL¹⁾ angewandte Prüfungsmöglichkeit besteht darin, festzustellen, ob nach der Besetzung der *Extremklassen* der F_2 -Kurve die Möglichkeit besteht, daß den beiden Ausgangsrassen entsprechende homozygote Individuen zu je $\frac{1}{4}$ in der F_2 vertreten sind, wie bei monohybrider Spaltung zu erwarten ist, oder ob sie entsprechend einer dihybriden oder höher polymeren Spaltung nur $\frac{1}{16}$ der F_2 oder noch weniger ausmachen können. Eine Schwierigkeit für die Anwendung beider Methoden in dem vorliegenden Fall besteht darin, daß wegen der Prädetermination weder der Typus der Heterozygoten noch der der Homozygoten, wie er in einer von Heterozygoten hervorgebrachten F_2 zu erwarten ist, bekannt ist. Für die Homozygoten der F_2 ist damit zu rechnen, daß sie durch die Prädetermination seitens ihrer Bastardmutter gegenüber den Ausgangsrassen im Sinne einer weniger extremen Ausbildung verschoben werden. Bei der im folgenden angewandten HÜGELschen Prüfungsmethode kann die Vernachlässigung dieses Umstandes allenfalls eine zu hohe, nicht aber eine zu niedere Anzahl der beteiligten Faktoren vortäuschen. Eine andere Schwierigkeit besteht in der sehr starken Transgression der Ausgangsrassen mit der F_1 . Durch diese ist man gezwungen, die Prüfung auf die schwach besetzten äußersten Variantenklassen der F_2 und der Ausgangsrassen zu beschränken und festzustellen, ob die Besetzung dieser Klassen der nach der Besetzung der entsprechenden Klassen bei den Ausgangsrassen zu hegenden Erwartung entspricht, oder man muß eine gewisse Willkür in der Heranziehung der Bastardtypen in die Berechnung in Kauf nehmen.

Um die Unregelmäßigkeiten zu verringern, die in den Auslaufgebieten der Kurven trotz des verhältnismäßig großen Zahlenmaterials notwendig bestehen müssen, kann man die Prüfung für das linke und das rechte Ende der F_2 -Kurve der *sy*-Tiere (Kurve IV b) und das linke Ende der entsprechenden Kurve der *Sy*-

1) E. HÜGEL, Über das genetische Verhalten der weißen Distalbinde und ihre genetischen Korrelationen zu anderen Merkmalen auf dem Vorderflügel der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Zeller. Roux' Archiv 130, 1933.

Tiere (IV a) gemeinsam vornehmen. Das rechte Ende dieser letzten muß ausscheiden, weil der Typus der hier zu erwartenden Homozygoten nicht bekannt ist. Als Ausgangspunkte zur Bestimmung einander entsprechender Kurvenpunkte bei den drei Ausgangsrassenkurven einerseits und an den drei Kurvenenden der F_2 andererseits dienen die Gipfelklassen der Ausgangsrassenkurven, also für Kurve I Klasse 65—66, für Kurve II b Klasse 61—62 und für Kurve II a Klasse 48—49. Der Abfall der ersten Kurve nach rechts und der beiden letzten nach links ist in allen Fällen ungefähr gleich, indem allgemein die Klassenbesetzung etwa von der 3. zur 4. auf die Gipfelklasse folgenden Klasse stark abfällt und von der 5. oder 6. Klasse an nur noch vereinzelte verstreute extreme Varianten vorkommen. Die Zusammenfassung der entsprechenden Klassen der verschiedenen Kurven ist dadurch gerechtfertigt. Die äußerste Klasse, die in allen drei Ausgangsrassenkurven noch in kontinuierlichem Zusammenhang mit dem Hauptteil der Kurve besetzt ist, ist die 4. auf die Gipfelklasse folgende. In dieser und den noch weiter außen liegenden Klassen sind, wenn man die drei Ausgangsrassenkurven zusammennimmt, im ganzen 20 von 800 geprüften Individuen enthalten, also 2,5 %. In der F_2 sind in den gleichen Klassen 5 Individuen enthalten unter 200 *Sy*- und 200 *sy*-Tieren. Diese letzten müssen bei der Prozentberechnung natürlich doppelt gerechnet werden, da beide Enden der von ihnen gebildeten Kurve gleichzeitig geprüft werden. Es ergibt sich also eine Häufigkeit von 5 auf 600 oder 0,8 %. Bei monohybrider Spaltung wäre eine Häufigkeit zu erwarten, die $\frac{1}{4}$ der in den Ausgangsrassen beobachteten von 2,5 %, also 0,6 % beträgt. Mit einer Besetzung dieser Klassen durch Heterozygote von gleichem Genotypus wie die F_1 braucht noch nicht gerechnet zu werden. Die äußersten noch mit dem Hauptteil der Kurven zusammenhängenden Varianten erscheinen erst in der 3. der hier betrachteten Klassen. In der 5. und weiter außen liegen nur 2 Varianten unter 200 *Sy*- und 200 wieder doppelt zu rechnenden *sy*-Tieren, also 0,3 %. In der F_2 , die bei monohybrider Spaltung zur Hälfte aus Heterozygoten besteht, wären also höchstens 0,15 % zu erwarten. Da aber die F_1 im Unterschied von der F_2 stark matroclin ist und die beiden fraglichen Individuen nach der Seite der mütterlichen Rasse aus ihrer Variationsreihe herausfallen, ist mit einer Wiederkehr entsprechender Individuen in F_2 überhaupt nicht zu rechnen. Der Befund liegt also mit 0,8 % noch etwas höher als die Erwartung für monohybride Spaltung von 0,6 %. Läge dagegen dihybride Spaltung vor, so wäre nur $\frac{1}{16}$ von der in den Ausgangsrassen vorliegenden Klassenbesetzung, also 0,16 % zu erwarten, eventuell noch vermehrt um einige einfach Heterozygote. Über deren zu erwartende Häufigkeit läßt sich zwar keine exakte Aussage machen. Es ist aber anzunehmen, daß die Variationskurve der fraglichen Individuengruppe um etwa eine Klassenbreite weiter nach der Kurvenmitte zu geschoben ist als die Kurve der Ausgangsrassen, da deren Gipfel von der Mittelwertsklasse der F_1 (in der auch der Gipfel der idealen, nicht durch die Matroclinie verzerrten F_1 -Kurve zu denken ist) um zwei Klassen entfernt ist und die größte Wahrscheinlichkeit für die Ausbildung der einfach Heterozygoten die ist, daß sie zwischen Ausgangsrassen und doppelt Heterozygoten die Mitte halten. Nimmt man für die einfach Heterozygoten eine ähnliche Variantenverteilung wie für die Ausgangsrassen an, so ist ihre Häufigkeit in der 4. und den weiter außen liegenden Klassen gleich der bei den Ausgangsrassen in der 5. und den folgenden Klassen anzusetzen. Diese letzte beträgt 6 auf 800 Individuen, also 0,75 %. In der F_2 würde diese Gruppe von einfach Heterozygoten $\frac{1}{4}$ ausmachen, so daß ihretwegen eine noch

um 0,19% stärkere Besetzung der fraglichen Klassen als sie durch das den Ausgangsrassen gleichende $\frac{1}{16}$ bedingt ist, erreicht werden kann. Damit ergäbe sich bei Dihybridie eine Erwartung von 0,35%, die immer noch erheblich hinter der Erwartung für Monohybridie und dem noch über sie hinausgehenden Befund zurückbleibt. Die absoluten Zahlen, auf denen diese Überschlagsrechnungen beruhen, sind für eine statistische Sicherung zu klein. Andererseits erhalten, wenn man die Betrachtung auf weitere Klassen der F_2 -Kurven ausdehnt, die unsicheren Ansätze für doppelt und einfach Heterozygote ein immer größeres Gewicht bei der Aufstellung der Erwartung. Immerhin läßt sich so viel sagen, daß bei Einbeziehung der 3. und auch noch der 2. auf die Gipfelklasse der Ausgangsrassen folgenden Klasse die Erwartung für Dihybridie unter der für Monohybridie liegt. Die 3. auf die Gipfelklasse der Ausgangsrassen folgende und die weiter außen liegenden Klassen zusammengenommen enthalten 62 Tiere (zählt man bis zur 2. Klasse, so erhält man 117 Individuen) auf 800 Geprüfte, also 7,8 (14,6)%. In der F_1 erscheinen in diesen Klassen 8 (21) Individuen auf 600, also 1,3 (3,5)%. Für monohybride Spaltung ergibt sich daraus die Erwartung von 2,6 (5,4)%. Für den Fall der Dihybridie wären bei dem gleichen Ansatz wie oben 20 (62) auf 800, also 2,5 (7,8)% einfach Heterozygote anzunehmen, und da in der F_2 $\frac{1}{16}$ dem Ausgangstyp, $\frac{4}{16}$ den einfach und $\frac{9}{16}$ den doppelt Heterozygoten entsprechen, ergibt sich als Erwartung bei Dihybridie eine Besetzung der fraglichen Klassen von 1,6 (4,2)%. Der Befund beträgt 12 (29) auf 600, also 2,0 (4,8)%, liegt also recht genau in der Mitte zwischen den beiden berechneten Erwartungen. Berücksichtigt man nun, daß beide Erwartungen wegen der die Streuung der F_1 erheblich vergrößernden Matroklinie bestimmt zu hoch angesetzt sind, so ergibt sich auch hier eine *bessere Übereinstimmung des Befundes mit der Erwartung für Monomerie*, wobei noch außer Acht gelassen ist, daß vermutlich die Homozygoten unter dem prädeternierenden Einfluß ihrer Bastardmutter weniger extrem als in den der Rechnung zugrunde gelegten Ausgangsrassen ausgebildet sind.

Kurz zusammengefaßt ergibt sich also, daß einer Überschlagsrechnung zufolge die äußersten Variantenklassen der F_2 bei *sy*- und *Sy*-Tieren im ganzen genommen für dihybride oder höher polymere Spaltung zu stark besetzt sind, und daß auch, wenn zur Berechnung der Erwartungen weitere Klassen herangezogen werden, die größere absolute Zahlen enthalten aber weniger genau zu beurteilen sind, eine monohybride Spaltung wahrscheinlicher ist. Der Unterschied der Infeldbreite zwischen Stamm IV und den *sysy*-Tieren des *Sy sy*-Stammes beruht also auf nur einem Erbfaktor. Wir nennen das *Gen, welches die Infeldverbreiterung bewirkt, Syb* gegenüber *syb* bei den Stämmen mit dem in den meisten Fällen vorhandenen kleineren Infeld.

In dem Stamm IV, dessen Symmetriefeld verbreitert ist, ist der *Mittelfleck gegenüber den anderen Stämmen basalwärts verschoben, und außerdem sind die Flügel kleiner*. Die Verschiebung des Mittelflecks gegenüber den *sysy*-Tieren des zur Kreuzung verwandten Stammes beträgt fast 3% der Flügellänge (Abb. 99). Die Flügelverkleinerung gegenüber jenem Stamm macht ungefähr 4% aus

Tabelle 63.

Absolute Flügellängen bei Stamm IV und den *sy*-Tieren des *Sy sy*-Stammes:
1 Einheit = 0,55 mm.

Stamm	Flügellänge					n	M
	15	16	17	18	19		
IV	2	36	58	4		100	17,1
<i>Sy sy</i>	1	7	52	38	2	100	17,8

(Tab. 63). Um zu prüfen, ob diese beiden Eigenschaften oder eine von ihnen an den *Syb*-Faktor geknüpft sind, wurde entsprechend einem früher (s. o. S. 63 ff.) von uns angewandten Verfahren ihre Korrelation zu der Infeldbreite geprüft. Zwischen Infeldbreite und Lage des Mittelflecks (Tab. 64) ist bei den in Bezug auf *Syb*

Tabelle 64.

Korrelation zwischen Infeldbreite und Abstand des Mittelflecks von der Flügelspitze in % der Flügellänge beim Stamm IV, bei *Sy*- und *sy*-Tieren des *Sy sy*-Stammes und nach Kreuzung dieser Stämme.

Stamm IV
Infeldbreite

		58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71
Lage M	38	1			1	2									
	39				2	2	2	9	2						
	40					3	8	6	6	2	1	1			
	41														
	42			1	1	2	6	5	5						1
	43			1				2		1					
	44											1			

$r = +0,18 \quad m_r = 0,11.$

Stamm *Sy sy*; *sy*-Tiere
Infeldbreite

		58	59	60	61	62	63	64	65	66	67
Lage M	35		1								
	36	1	1	2	3	5	1				1
	37	3	3	8	11	5	3	1			
	38	2		5	9	6	5	2	2		
	39			1	1	3	1	3			1
	40										
	42						1				

$r = +0,27 \quad m_r = 0,10.$

Stamm *Sy sy*; *Sy*-Tiere
Infeldbreite

		48	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53
Lage M	33						1					
	34											
	35			1								
	36			1	4		4	2	3	1	1	
	37	1		3	5	7	3	3	2	1	1	
	38			2	4	4	7	11	3	2	1	1
	39						3	8	2	4		
40							1			1		
41								1				

$r = -0,07 \quad m_r = 0,11.$

F₁, sy-Tiere.
Infeldbreite

	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68
Lage M	36				1					
	37									
	38	1	1		2					
	39		3	9	7	3				
	40	3	1	6	3	8	4	2		1
	41		4	3	6	6	2	2	1	2
	42	2	1	3	6	1				
	43				2					

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

F₁, Sy-Tiere
Infeldbreite

	48	49	50	51	52	53	54	55
Lage M	37	1	5	5	4		2	
	38	3	9	9	5	3	1	
	39	4		8	7	6	6	1
	40			1	5	3	1	
	41							
	42			1		1		
	43				1			

$r = +0,28 \quad m_r = 0,10.$

F₂, sy-Tiere
Infeldbreite

	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70
Lage M	35				1								
	36	1		1		3	1	1					
	37												
	38		1	1	5	9	7	5	4	1			
	39	1	4	1	5	10	5	5			1		
	40					6	3	1	7				
	41			1		1	2	2	3	1	1		1
	42							1					
	43											1	

$r = +0,39 \quad m_r = 0,08$

F₂, Sy-Tiere
Infeldbreite

	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58
Lage M	35		2	1				1				
	36	1	2	1	7	2				1		
	37	2	4	3	7	13	4	2	2			
	38		1	4	5	9	8	2			1	1
	39											
	40					2	2	3	1	2		
	41	1								1		

$r = +0,32 \quad m_r = 0,09.$

bzw. *syb* homozygoten Ausgangstypen und in F₁ weder in Kombination mit *Sy sy* noch mit *sy sy* eine Korrelation vorhanden, die das dreifache ihres mittleren Fehlers erreicht. In F₂ dagegen besteht eine ausgesprochene Korrelation, und zwar in dem Sinne, daß die in den Ausgangsrassen vorhandenen Merkmalskombinationen bevorzugt verwirklicht sind, die beiden Merkmale Symmetriefeldverbreiterung und Mittelfleckverschiebung basalwärts also zusammen spalten. Sie sind demnach entweder von demselben Faktorenpaar *Syb/syb* abhängig, oder ein den Mittelfleck beeinflussendes Gen ist hochgradig mit ihm gekoppelt. Für die absolute Flügelgröße gilt diese Beziehung nicht; denn sonst müßte in F₂ eine deutliche Korrelation auftreten, während in Wahrheit die übrigens unregelmäßig teils positiven teils negativen Korrelationen der isogenen Gruppen in F₂ verschwinden (Tab. 65). Für eine nähere Analyse der erblichen Bedingtheit der Flügelgröße sind die in diesem Fall bestehenden Unterschiede zu klein.

Vergleicht man die Wirkungen des Faktors *Syb* auf das Muster mit denen des Faktors *Sy*, so zeigt sich, daß die beiden Faktoren

Tabelle 65.

Korrelationskoeffizienten r und ihre mittleren Fehler m_r für die Korrelation zwischen absoluter Flügelgröße und Abstand des Mittelflecks von der Flügelspitze in % der Flügellänge bei Stamm IV, bei *Sy*- und *sy*-Tieren des *Sy sy*-Stammes und nach Kreuzung dieser Stämme.

	<i>sy</i> -Tiere		<i>Sy</i> -Tiere	
	r	m_r	r	m_r
Stamm IV	+ 0,46	0,06		
Stamm <i>Sy sy</i>	+ 0,10	0,11	+ 0,06	0,10
F ₁	- 0,44	0,08	- 0,30	0,09
F ₂	+ 0,10	0,10	+ 0,13	0,10

an zwei gleichen Merkmalen angreifen und daß ihre Wirkungen auf beide Merkmale entgegengesetzt gerichtet sind. Der Faktor *Sy* verschmälert das Symmetriefeld und verschiebt den Mittelfleck distalwärts, der Faktor *Syb* verbreitert das Symmetriefeld und schiebt den Mittelfleck proximalwärts.

Ob die Verlagerung des Mittelflecks mit einer Verschiebung der Discoidalquerader verbunden ist, haben wir noch nicht geprüft. Die geringe durch *Sy* bedingte Verschiebung könnte vielleicht nur darauf beruhen, daß der Mittelfleck bei unveränderter Lage der Discoidalquerader weniger weit nach basal reicht als sonst. Bei der erheblicheren Verschiebung durch *Syb* hat eine solche Annahme wenig Wahrscheinlichkeit für sich, und da auch eine so starke Änderung der Lage des Mittelflecks im Verhältnis zur Discoidalquerader kaum in Frage kommt, dürfte es sich in diesem Fall sicher um eine Umproportionierung des Flügels im Sinn einer Verkleinerung seines basalen Teils handeln. Mit der Verringerung der absoluten Flügelgröße in Stamm IV, die von dem Faktor *Syb* unabhängig ist, hat diese Erscheinung natürlich nichts zu tun.

b) Hitzereizversuche mit *Syb Syb*-Tieren.

Reizversuche mit reinen *sy sy Syb Syb*-Stämmen haben wir nicht durchgeführt, doch sind Kreuzungszuchten gereizt worden, in denen *Syb* enthalten ist und *Sy* gegen *sy* spaltet. Hierbei zeigt sich, daß eine Verbreiterung des Infeldes über den Kontrollwert bei den *sy*-Tieren nicht stattfindet, während die *Sy*-Tiere sie deutlich zeigen und damit erkennen lassen, daß der Reiz nicht etwa an sich unwirksam war. Dies geht aus Abb. 102 c hervor. Die Kontrolle

besteht aus ungereizten Tieren und solchen, die im Puppenalter von 72—84 Std., also zu einer Zeit gereizt wurden, in der die Ausdehnung des Symmetriefeldes bereits endgiltig determiniert ist. Der Kurvengipfel, der den *Sy sy*-Tieren entspricht, erstreckt sich über die beiden Klassen 44—48 und 48—52 %. Bei den im Puppenalter zwischen 12 und 36 Std. gereizten Tieren liegt er in der Klasse 48—52 %, und die Kurve fällt nach links erheblich steiler ab als nach rechts. Der Gipfel ist also um nicht viel weniger als eine ganze Klasse nach rechts verschoben. Der den *sy sy*-Tieren entsprechende Gipfel dagegen hat seine Lage nicht geändert. Dies Ergebnis zeigt, daß durch die Kombination *sy sy Syb Syb* das Sym-

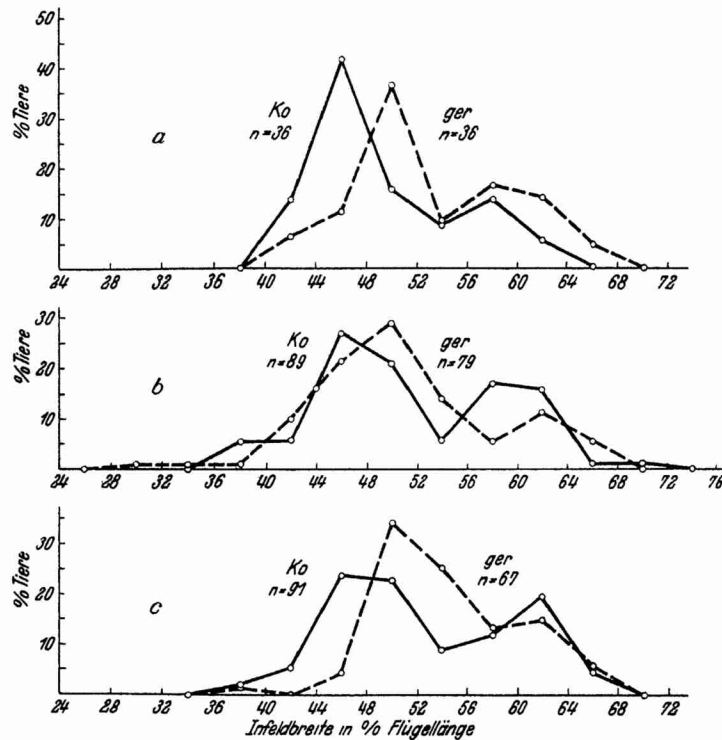


Abbildung 102.

Variationskurven für die Breite des Infeldes bei drei verschiedenen nach *Sy sy* spaltenden Stämmen (a—c). In dem Stamme von c ist *Syb Syb* enthalten.

— Ko Kontrolle (oder nach unwirksamer Reizung im Puppenalter von 72—84 Std.); --- ger nach Reizung im Puppenalter von 12—36 Std. n = Anzahl der Versuchstiere.

metriefeld schon bis zu einer Breite gebracht wird, die sich durch Hitzeeinwirkung auf die Puppe nicht mehr erhöhen läßt. Den größten Gegensatz hierzu zeigt das Verhalten von Tieren, in welchen nach

der Breite der Symmetriefelder der *Sy sy*- wie der *sy sy*-Tiere der *Syb*-Faktor nicht enthalten ist (Abb. 102a). In diesem Fall ist die Verbreiterung des Symmetriefeldes nach Reizung junger Puppen außer bei den *Sy*-Tieren, deren Kurvengipfel um eine volle Klassenbreite verschoben ist, auch bei den *sy sy*-Tieren deutlich. Sie ist hier auf ungefähr eine halbe Klasse zu veranschlagen, und die Kurve erstreckt sich jetzt bis in den Bereich, welcher von *Syb Syb*-Tieren (Abb. 102c) schon in der Kontrolle eingenommen wird. Ein anderer wildfarbiger Stamm, in den *Sy* eingeführt wurde und der Reizversuchen unterworfen wurde, steht hinsichtlich der Infeldbreite der Kontrolle zwischen den beiden bisher genannten Stämmen in der Mitte (Abb. 102b). Die Symmetriefelder sowohl der *Sy sy*- als der *sy sy*-Tiere sind jeweils schmaler als bei dem *Syb*-Material (c) und breiter als bei dem *syb syb*-Stamm (a). Da der Stamm genetisch nicht geprüft ist, können wir nicht entscheiden, ob er *Syb* in einem andern genotypischen Milieu als c enthält oder einen anderen gleichsinnig aber schwächer wirkenden Faktor. Die auf Reizung eintretende Infeldverbreiterung der *Sy sy*-Tiere in b beträgt wieder etwas weniger als eine Klasse, die der *sy sy*-Tiere ungefähr eine halbe Klasse. Jetzt erreicht die Infeldbreite recht genau den Betrag, den sie bei den *Syb*-Tieren (c) normalerweise hat und auch nach Reizung nicht überschreiten kann.

Auch in den nicht nach *Sy* spaltenden Zuchten zeigt sich die Regel, daß bei Stämmen mit relativ breitem Infeld die Verbreiterung durch Reizung in dem Alter von 12—36 Stunden geringer ist als bei den Stämmen mit relativ schmalen Infeld. Besonders klar tritt diese schon oben S. 234 erwähnte Erscheinung bei einem Vergleich der Mittelwertkurven für die Stämme XI und XIX in Abb. 91 hervor. Sie bildet ein Anzeichen dafür, daß *die Grenze, bis zu der die Infeldbreite durch den Genotypus Syb Syb getrieben wird, schwer überschreitbar ist.*

Ergebnisse.

Durch einen Letalfaktor *Sy* wird in den Bastarden *Sy sy* eine Verengerung des Symmetriefeldes bewirkt. Der Endzustand der Symmetriefeldausbreitung der *Sy*-Tiere entspricht einem bestimmten unvollständigen Ausbreitungszustand des Symmetriefeldes, wie er durch Brenndefekte auf dem Puppenflügel von *sy sy*-Tieren festgehalten werden kann.

Durch Hitzereizung am Anfang der Puppenruhe wird auch bei *Sy*-Tieren das Symmetriefeld verbreitert, aber nicht bis zur vollen Ausdehnung der *sy sy*-Tiere; später wird es verschmälert.

Daraus, daß bei *Sy*-Tieren im Brennversuch die frühen Ausbreitungsstadien viel häufiger als bei *sy sy*-Tieren festgehalten werden, wird geschlossen, daß durch *Sy* die Ausbreitung des Determinationsvorganges besonders in den ersten Stadien verlangsamt wird.

Durch *Sy* wird der Mittelfleck etwas nach dem Flügelaußenrand zu verschoben.

Durch den Faktor *Syb* wird das Symmetriefeld erweitert. Bei *Syb syb*-Tieren ist seine Breite intermediär.

Der Faktor *Syb* bewirkt auch bei gleichzeitiger Anwesenheit von *Sy* eine Symmetriefeldverbreiterung; sie führt zu Symmetriefeldbreiten, die zwischen denen der *Sy sy syb syb*- und der *sy sy syb syb*-Tiere liegen.

Unterschiede zwischen reziproken Kreuzungen zwischen einem *Syb Syb*- und einem *syb syb*-Stamm lassen schließen, daß dies Faktorenpaar in gewissem Umfang eine Prädetermination der Infeldbreite bewirkt.

Der Faktor *Syb* verschiebt den Mittelfleck basalwärts.

Das Symmetriefeld von *sy sy Syb Syb*-Tieren kann durch Hitze- reizung nicht weiter verbreitert werden.

Schlüsse aus XIII und XIV.

Nimmt man die einander ergänzenden Ergebnisse der verschiedenen Untersuchungsreihen zusammen, so läßt sich ein Bild von dem *zeitlichen Ablauf der Determination* des zentralen Symmetriesystems und von den dabei beteiligten *Prozessen* und *Strukturen* entwerfen.

In dem Puppenalter von 72—84 Std. ist die Determination des Flügelmusters vollzogen; denn im Unterschied von der vorhergehenden Zeit ist jetzt durch Hitzereizung weder die Größe der dunklen Zeichnungselemente noch die Ausdehnung des Symmetriefeldes zu beeinflussen, und Brenndefekte, die zu dieser Zeit gesetzt werden, ergeben bei der späteren Ausdifferenzierung des Musters nur mosaikartig örtlich begrenzte Ausfälle. Am Beginn dieses Zeitraumes, also in dem Zeitpunkt, in dem die Musterdetermination abgeschlossen wird, bildet sich die Verteilung des späteren Musters auf dem Flügel ab in einer Anhäufung von Mitosen an den Orten der späteren dunklen Musterelemente.

Die ersten 72 Stunden der Puppenruhe lassen sich in zwei ungefähr gleich lange Hauptabschnitte zerlegen. Im *ersten Abschnitt*, bis zum Puppenalter von 36 Std., hat Hitzereizung eine Verbreiterung des Symmetriefeldes zur Folge. Brenndefekte ergeben eine Abänderung der Musterbildung, die erkennen läßt, daß das Symmetriesystem noch nicht determiniert ist und daß die Determination in der Festlegung der Grenzen eines zusammenhängenden Feldes besteht (Reaktionstypus I). Ein *zweiter Abschnitt* der Puppenentwicklung umspannt den Zeitraum von 36—72 Std. Puppenalter. In ihm wird durch Hitzereizung eine Verschmälerung des Symmetriefeldes erreicht. Brenndefekte, die in diesem Zeitraum gesetzt werden, haben die gleiche Wirkung, aber in noch höherem Grade (Reaktionstypus II). Die verschiedenen Stufen der Verkleinerung des Symmetriefeldes, die so gewonnen werden, lassen sich in eine Reihe ordnen, welche erkennen läßt, daß die Determination des Symmetriefeldes auf einem bei dem Maximum der Individuen im Puppenalter von 48—60 Std. stattfindenden, in der Zeit ablaufenden Ausbreitungsvorgang beruht, der von den Flügelrändern ausgeht und dessen einzelne Etappen in verschiedenen Entfernungen vor der erreichbaren Grenze festgehalten werden können. Der geringere Grad der Symmetriefeldverengerung durch

Hitzereizung kann darauf beruhen, daß der *Ausbreitungsvorgang* bzw. die Bedingungen, von denen er abhängt, gegen den Hitze-reiz weniger empfindlich sind als gegen die durch den Brenndefekt gesetzte Verletzung, oder darauf, daß der Brenndefekt lediglich den Flügel trifft, während der Hitze-reiz zugleich den ganzen Körper erfaßt und diejenigen Tiere, welche denselben Grad der Veränderung des entscheidenden Vorganges erfahren haben wie die Flügel beim Brenndefekt, zum Absterben bringt.

Der Umschlag von der einen Reaktionsweise des Flügelepithels zur anderen ist sehr scharf, wie aus den Kurven für die Änderung der Reizreaktion sowohl nach Hitze-reizen wie nach Setzung von Brenndefekten mit dem Reizalter der Puppen hervorgeht.

Der *Ausbreitungsvorgang*, durch den die Ausdehnung des Symmetriefeldes determiniert wird, läßt sich noch in Teilabschnitte (Phasen) zerlegen. Im Beginn des Ausbreitungsvorganges wird die Gliederung der späteren Symmetriebinden hergestellt, und zwar in der von der endgültigen Form abweichenden Zonengliederung (vor allem Verbreiterung des Weiß), wie sie für die verkleinerten Symmetriefelder charakteristisch ist (bis Abb. 97 e, l). Dieser Abschnitt läßt sich noch in eine I. und eine II. Phase unterteilen, von denen die I. Phase im Gegensatz zu allen folgenden sowohl im Hitze-reiz-versuch wie besonders auch durch Brenndefekte nur mit einer sehr geringen Häufigkeit festgehalten werden kann, also offenbar besonders schnell durchlaufen wird (bis Abb. 97 d, k). In der III. Phase schließlich erreicht das Ausbreitungsfeld mit einer den endgültigen Symmetriebinden entsprechenden Gliederung die endgültige Größe des Symmetriefeldes (Abb. 97 e–f, l–m). Diese III. Phase fällt bei den *Sy*-Tieren aus (Abb. 98 b, 100), und sie kann auch bei *sysy*-Tieren durch Hitze-reizung oder Brenndefekte mehr oder weniger vollständig unterdrückt werden (Abb. 100), soweit der Ausbreitungsvorgang hier nicht schon in der I. oder II. Phase zum Stehen gekommen ist.

In Kurven für die Ausdehnung des Infeldes nach Hitze-reizung fällt die Erscheinung auf, daß unter den stark verschmälerten Symmetriefeldern eine ungefähr den *Sy*-Tieren entsprechende Infeldbreite besonders häufig vertreten ist (Abb. 92, 94). Auch nach Brenndefekten findet sich die entsprechende Symmetriefeldbreite besonders oft (Abb. 97 e, l). Die Grenze zwischen der II. und III. Phase, bei deren Überschreitung die Zonengliederung des Ausbreitungsfeldes enger wird, markiert also zugleich einen Ausbreitungsgrad, der bevorzugt realisiert wird.

Die *Ungleichförmigkeit des Ausbreitungsvorganges*, die sich in seiner Zerlegung in verschiedene Phasen ausspricht, kann ihren Grund in der Natur dieses Vorganges selbst haben oder in örtlichen Verschiedenheiten des Substrates, in dem die Ausbreitung stattfindet. Die Vorstellung, daß der Ausbreitungsvorgang an sich aus mehreren hintereinander geschalteten Einzelprozessen bestehen sollte, bietet zunächst kaum eine Möglichkeit weiterer Analyse oder auch nur deutlich bestimmter hypothetischer Vorstellungen. Dagegen wird die bevorzugte Realisation bestimmter Ausbreitungsgrade, die im Umkreis der bei den *Sy*-Tieren herrschenden liegen und unter verschiedenen inneren und äußeren Bedingungen eintreten, sofort verständlich, wenn man annimmt, daß *in der Region des Flügels, welche von dem Ausbreitungsfeld der Sy-Tiere erreicht wird, eine Schwelle liegt, die dem Ausbreitungsvorgang einen erhöhten Widerstand entgegengesetzt. Ein abgeschwächter Ausbreitungsvorgang wird dann besonders häufig gerade in dieser Zone zum Stehen kommen, und andererseits wird auch unter zunächst normalen Bedingungen ihre Überschreitung besonders lange Zeit beanspruchen, so daß bei der Fixierung der im Augenblick einer Defektsetzung gerade erreichten Ausdehnung des Ausbreitungsfeldes auch besonders häufig gerade diese Grenzstadien zwischen der II. und III. Phase getroffen werden müssen.*

Die Beendigung des Ausbreitungsvorganges an seiner normalen Grenze ließe sich an sich natürlich ohne Schwierigkeiten auf eine Erschöpfung des sich ausbreitenden Agens beziehen. Aber der Umstand, daß die gleichsinnig das Symmetriefeld erweiternden Wirkungen des Gens *Syb* und des in der ersten Periode der Puppenzeit gesetzten Hitzereizes sich nicht addieren lassen, deutet auch hier wieder auf eine Beteiligung von *Inhomogenitäten im Substrat* an der Bestimmung des Ausbreitungsvorganges hin. Es wäre nicht einzusehen, wieso der Antrieb des Ausbreitungsvorganges selbst seiner eigenen Natur nach eine additive Steigerung durch mehrere einzeln fördernd wirkende Faktoren ausschließen sollte. Damit ergibt sich die Vorstellung, daß im *Gebiet der Bindenausbildung der Syb Syb-Tiere* eine weitere Schwelle erhöhten Widerstandes für den Ausbreitungsvorgang liegt. Während aber die Schwelle auf der Grenze zwischen II. und III. Phase des Ausbreitungsvorganges relativ ist und überschritten werden kann, ist dies bei der die III. Phase abschließenden Schwelle unmöglich. Vielmehr wird hier der Widerstand in der Zone der durch *Syb* oder frühen Hitzereiz nach außen geschobenen Symmetriebinden absolut, sodaß eine Addition zweier die Ausbreitung fördernder Faktoren unmöglich ist.

Für das Vorhandensein bestimmter struktureller Differenzierungen am Ort der späteren Binden zu diesem Zeitpunkt spricht die Beobachtung von KÖHLER¹⁾, daß bereits in der Vorpuppe sowie an der frisch gehäuteten Puppe Faltenbildungen des Flügels sichtbar sind, deren Anordnung zu dem späteren Zeichnungsmuster in deutlicher Beziehung steht.

Schließlich läßt sich auch der Unterschied zwischen der I. und II. Phase des Ausbreitungsvorganges zwanglos auf eine Inhomogenität des Substrates für den Ausbreitungsvorgang beziehen. Wenn der in der I. Phase durchschrittene Raum geringeren Widerstand bietet als die folgenden, so wird er auch rascher durchschritten werden, und die entsprechenden Ausbreitungsstadien werden daher auch im Brennversuch seltener fixiert werden als die folgenden.

Die Kurve *sy syb* in Abb. 103a zeigt schematisch das Verhalten des Ausbreitungsvorganges in den drei Phasen, in denen er den Längsschnitt des Flügels durchschreitet. Ein Anstieg der Kurve bedeutet eine *Abnahme der Energie des Ausbreitungsvorgangs*, entweder durch Erhöhung des Widerstandes im Substrat oder durch Nachlassen des Antriebes zur Ausbreitung, umgekehrt ein Abfall der Kurve eine entsprechende Förderung der Ausbreitung. Denkt man sich, wie es im Vorhergehenden als das wahrscheinlichste angenommen wurde, den Ausbreitungsvorgang an sich als einen vollkommen homogenen Prozeß, so bedeutet jeder Anstieg der Kurve eine Zunahme, jeder Abstieg eine Abnahme der Widerstände, denen der Ausbreitungsvorgang im Substrat begegnet. Da der Ausbreitungsvorgang in seinem tatsächlichen Verlauf die Resultante bildet aus dem Antrieb, der der Ausbreitung zugrunde liegt, und den örtlichen Widerständen im Flügel, können die verschiedenen *genetischen und Außenfaktoren, die die Ausbreitung beeinflussen*, entweder an dem Ausbreitungsantrieb oder an den Widerständen im Flügel angreifen. Alle diejenigen Veränderungen, die auf eine völlig gleichförmige Beeinflussung des Ausbreitungsvorganges in all seinen Phasen beziehbar sind, können mit gleicher Wahrscheinlichkeit auf einer Änderung des Antriebes oder des Gesamtwiderstandes im Flügel beruhen. Wo dagegen eine spezifische Änderung in einzelnen Phasen vorliegt, ist es nach dem oben gesagten sehr viel wahrscheinlicher, daß die *Topographie der Widerstände* im Flügel verändert ist, als daß der Ausbreitungsantrieb in bestimmten Phasen des Gesamtvorgangs selektiv verändert wird.

1) W. KÖHLER. Angef. auf S. 162.

Bei dem *Sy*-Faktor wurde festgestellt, daß die Ausbreitung im Beginn der II. Phase besonders langsam verläuft, da die entsprechenden Ausbreitungsgrade und nur sie im Brennversuch bei *Sy*-Tieren wesentlich häufiger fixiert wurden als bei *sy*-Tieren.

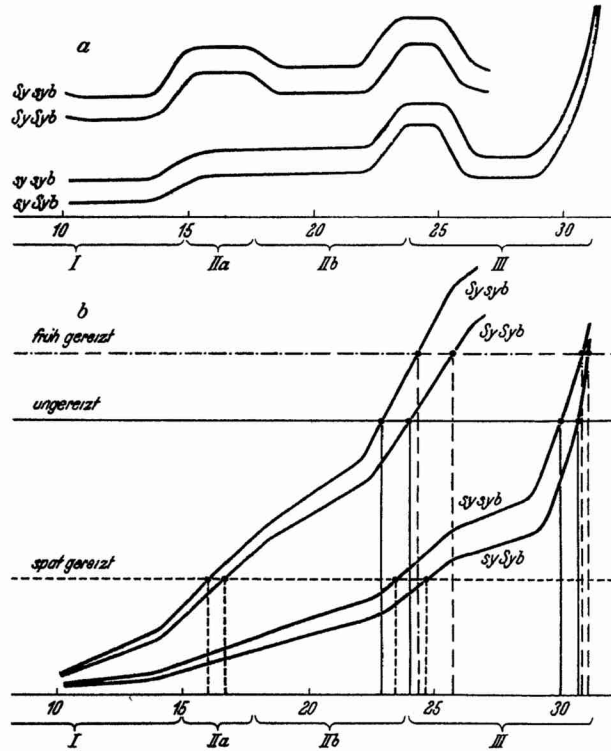


Abbildung 103.

Schema zur Abhängigkeit des Ausbreitungsvorganges, durch den die Ausdehnung des Symmetriefeldes determiniert wird, von den Faktoren *Sy/sy* und *Sy/bsyb* sowie von Temperaturreizen. Die Abszisse stellt den halben Flügellängsschnitt auf der einen Seite der Symmetrieachse dar (vgl. Abb. 100); die Abszissenwerte geben die jeweils erreichte Breite des halben Infeldes in % der Flügellänge an. Die mit römischen Ziffern bezeichneten Abschnitte stellen die Phasen des Ausbreitungsvorganges dar. In a bezeichnen die Ordinatenwerte der Kurven die Resultanten aus dem Ausbreitungswiderstand und dem Ausbreitungsantrieb für die verschiedenen Flügelteile der verschiedenen Genotypen, in b den mit fortschreitender Ausbreitung zunehmenden Verbrauch an Ausbreitungsantrieb. Die mittlere horizontale Linie gibt die Höhe des Ausbreitungsantriebs im Verhältnis zum vorhandenen Widerstand bei ungeretzten Tieren an, die obere Linie das entsprechende Verhältnis bei Reizung in der ersten, die untere bei Reizung in der zweiten Periode der Puppenzeit. Am Schnittpunkt der einzelnen Kurven mit den Horizontalen ist der vorhandene Ausbreitungsantrieb verbraucht. Der Abszissenwert der Schnittpunkte gibt die jeweils erreichte halbe Infeldbreite an.

Danach ist die Phase II in zwei Unterabschnitte zu zerlegen, von denen der erste, IIa, dadurch ausgezeichnet ist, daß in ihm die Ausbreitung selektiv verzögert wird. Es ist daher *wahrscheinlich, daß der Faktor Sy nicht an dem Ausbreitungsvorgang als solchem sondern an dem Substrat angreift*, indem er den Widerstand im ganzen, in besonders hohem Maß aber in dem in der Phase IIa durchschrittenen Gebiet erhöht. In Abb. 103a ist dies dadurch zum Ausdruck gebracht, daß die Kurve *Sy syb* höher liegt als Kurve *sy syb* und außerdem noch eine in dem Abschnitt II a liegende Zone erhöhten Widerstandes aufweist. Nach Überschreiten der Grenze zur III. Phase bricht die Kurve ab, da über die Bedingungen der Ausbreitung in diesem Flügelgebiet bei *Sy*-Tieren nichts ausgesagt werden kann.

Es ist möglich, daß eine Schwelle am Anfangsteil der Phase II auch schon bei normalen *sy sy*-Tieren vorliegt und durch den Faktor *Sy* nur verstärkt wird. Ferner ist es möglich, daß der Faktor *Sy* nicht den Widerstand im ganzen erhöht, sondern ausschließlich in dem in der Phase IIa durchschrittenen Gebiet, und daß hierdurch so viel von dem Antrieb zur Ausbreitung verbraucht wird, daß die III. Phase nicht mehr davon bestritten werden kann; oder daß während des Verharrens des Ausbreitungsvorgangs in Abschnitt II das Flügelepithel sich so verändert, daß die Ausbreitung dadurch zum Stillstand kommt. Es läßt sich nicht entscheiden, welche von diesen möglichen Annahmen zutreffen oder sich als die einfacheren als Arbeitshypothesen empfehlen.

Der Faktor *Syb* rückt die Grenze hinaus, welche von dem sich ausbreitenden Symmetriefeld erreicht wird, sei es am Ende der Phase III oder, in der Kombination mit *Sy*, vor ihrem Beginn (Abb. 100, 102 a und c). Dieser Umstand beweist, daß *der Faktor Syb keinesfalls nur örtlich im Gebiet der normalen Lage der Symmetriebinden wirkt*. Ob seine Wirkung auf einer Verstärkung des Ausbreitungsantriebs oder auf einer allgemeinen Senkung des Widerstandes im Flügel beruht, läßt sich nicht entscheiden. In Abb. 103a ist seine Wirkung schematisch dadurch dargestellt, daß die Kurven *sy Syb* und *Sy Syb* tiefer liegen als die entsprechenden *syb*-Kurven. Am rechten Ende der Kurven, wo der Widerstand im Vergleich zu den überhaupt vorkommenden Antrieben absolut wird, muß natürlich der Unterschied zwischen der *syb*- und der *Syb*-Kurve verschwinden.

In dem Schema Abb. 103a bezeichnen die Ordinatenwerte einer Kurve allein die örtlichen Verschiedenheiten des Widerstandes im Flügel des betreffenden Genotypus oder, bei konstant gedachtem Widerstand, die selektiven Änderungen des Ausbreitungsantriebes,

durch die sich die einzelnen Phasen der Ausbreitung unterscheiden und von einander abgrenzen. Man kann nun das Schema so verändern, daß es zugleich die durch den Ausbreitungsvorgang an sich bedingte Erschöpfung seines Antriebes, durch die er schließlich zum Stehen kommen muß, zum Ausdruck bringt. Dies ist in Abb. 103 b geschehen, wo bei gleicher Abszissentheilung wie in Abb. 103 a die Ordinatenwerte den ständig *zunehmenden Verbrauch an Ausbreitungsantrieb* beim Durchschreiten des Flügels bzw. beim Ablauf der einzelnen Ausbreitungsphasen bedeuten. Da ein solcher Verbrauch überall stattfinden muß, steigen die Kurven ununterbrochen an. Ein Steilerwerden der Kurven bedeutet, daß der Antriebsverbrauch steigt, sei es infolge erhöhten Widerstandes im Substrat oder aus im Ausbreitungsvorgang selbst liegenden Gründen. Ist diese Veränderung nur vorübergehend, so kann die Kurve danach natürlich nicht wieder sinken, da der verbrauchte Ausbreitungsantrieb nicht wieder hergestellt werden kann, sondern sie kann nur zu dem ursprünglichen langsameren Anstieg zurückkehren.

In einer solchen Darstellung lassen sich die bei den verschiedenen Genotypen erreichten Ausbreitungsgrade in ihrer Modifizierbarkeit durch Temperaturreize dadurch konstruieren, daß man die Schnittpunkte ihrer Kurven mit Parallelen zur Abszisse einzeichnet, deren Ordinatenwert für ungereizte, früh und spät in der Puppe gereizte Tiere verschieden ist. Die Abszissenwerte der Schnittpunkte der Kurven mit der mittleren von den drei Geraden bezeichnen den Ausbreitungsgrad, der bei ungereizten Tieren der verschiedenen Genotypen erreicht wird. Die Darstellung zeigt, wie die Veränderungen der Infeldbreite bei früher Reizung durch ein einfaches Höherlegen, bei später Reizung durch ein Senken der die Kurven schneidenden Geraden vollständig dargestellt werden kann. Ob die bei früher Reizung stärkere, bei später schwächere Ausdehnung des Ausbreitungsfeldes auf Änderungen des Antriebes oder des Widerstandes beruhen, läßt sich nicht entscheiden. *Jedenfalls genügt aber die Annahme einer vollkommen gleichmäßigen Beeinflussung entweder des Ausbreitungsvorganges in all seinen Phasen oder des Ausbreitungswiderstandes in allen Teilen des Flügellängsschnitts zur Erklärung der bei den verschiedenen Genotypen durch die Temperaturreize gesetzten Veränderungen.*

Übersicht über die bei *Ephestia kühniella* untersuchten Faktoren.

(Die in dieser Aufsatzreihe nicht behandelten Faktoren sind in Kleindruck angeführt.)

- 1) *a* — Augenfarbe rot (*A* — schwarzäugig norm.) (KÜHN u. HENKE 1930¹⁾) S. 192.
a^k — Augenfarbe braun (multiallel zu *a*) (PIEPHO 1935²⁾).
- 2) *b* — schwarzschuppig (black WHITING³⁾) (*B* wildfarbig norm.) S. 52, 199.
- 3) *d* — Dark mid-area (*D* norm.) (WHITING 1919³⁾).
- 4) *df* — Dunkles Feld im Zentralfeld (*Df* norm.), geschlechtsgekoppelt (KÜHN u. HENKE 1935⁴⁾).
- 5) *dia* — Herabsetzung der Ausfärbung (Schuppenfarbe hellbraun), Verkürzung des Lebensalters und Verminderung der Fruchtbarkeit (*Diminutio aetatis, colorationis et fertilitatis*) (*Dia* norm.) (STROHL u. KÖHLER⁵⁾).
- 6) *F/f* Schuppenfarbe braun bzw. grau S. 59.
- 7) *Fa/fa* Schuppenfarbe braun bzw. olivfarbig S. 185.
- 8) *g* ein Faktor für Glasflügeligkeit (*G* norm.) S. 106.
- 9) *H/h* Geringere bzw. größere Helligkeit der Schuppenfärbung S. 73.
- 10) *he* — Hemmung der Ausfärbung der Schuppen (sandfarbig) (*He* norm.) (KÜHN 1934⁶⁾).
- 11) *k* — Komplementärer Faktor (zu *g*) für Glasflügeligkeit (*K* norm.) S. 106.
- 12) *M/m* größere bzw. kleinere Mittelflecken (Anzahl dunkler Schuppen) S. 178.

1) Angef. S. 192.

2) H. PIEPHO, Über die Temperaturmodifikabilität und Genetik zweier rot-äugiger Rassen der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Z. Roux' Arch. 133. 1935.

3) Angef. S. 19.

4) A. KÜHN und K. HENKE, Über einen Fall von geschlechtsgekoppelter Vererbung mit wechselnder Merkmalsausprägung bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Z. Ges. d. Wiss. Göttingen. Nachr. a. d. Biol. 1. 1935. — Hier wurde der Faktor versehentlich mit *d* benannt; doch war dies Symbol bereits durch WHITING für dark mid-area vergeben.

5) J. STROHL und W. KÖHLER, Die Wirkung eines pleiotropen Gens auf Färbung, Lebensdauer und Fortpflanzungsfähigkeit der Imago bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Z. Ges. d. Wiss. Göttingen. Nachr. a. d. Biol. 2. 1935.

6) A. KÜHN, Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an *Ephestia kühniella* Z. Zeitschr. f. Abst. u. Vererb.-Lehre 57. 1934.

272 Übersicht über die bei *Ephestia kühniella* untersuchten Faktoren.

- 13) *Q/q* stärkere bzw. schwächere Ausbildung der **Querbinden** (Unterschied zwischen Stamm XI und Stamm V) S. 63.
- 14) *Qu/qu* stärkere bzw. schwächere Ausbildung der **Querbinden** (Unterschied zwischen Stamm IX und Stamm V) S. 181.
- 15) *R/r* größere bzw. kleinere **Randflecken** (Schuppenanzahl) S. 69.
- 16) *S* — sooty (base and margin of wings) (*s* norm.) (WHITING 1919¹⁾).
- 17) *Sr/sr* breiter bzw. schmaler heller Schuppenrand (Rand der hellen Zeichnungsschuppen) S. 190.
- 18) *Sy* — Symmetriefeldversmälnerung, Verschiebung des **Mittelflecks** M_2 distalwärts, **Letalfaktor** (*sy* norm.) (KÜHN 1932²⁾) S. 245.
- 19) *Syb* — Symmetriefeldverbreiterung (*syb* Symmetriefeldbreite der Mehrzahl der Stämme) S. 257.
- 20) *t* — transparenttägig, nur zusammen mit *a* manifest (*T* norm.) S. 193, 203.

1) Angef. S. 19.

2) A. KÜHN, Entwicklungsphysiologische Wirkungen einiger Gene von *Ephestia kühniella* Z. Naturw. 20. 1932.
