

Ueber Kreuzungen zwischen *Lymantria dispar* L. und *Lymantria dispar* var. *japonica* Motsch

Autor(en): **Schweitzer, A. / Standfuss, M.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Entomologia Zürich und Umgebung**

Band (Jahr): - **(1915-1922)**

Heft 1

PDF erstellt am: **09.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-650841>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ueber Kreuzungen zwischen *Lymantria dispar* L. und *Lymantria dispar* var. *japonica* Motsch.

Von *Prof. Dr. A. Schweitzer*.

Mit Beiträgen von *Prof. Dr. M. Standfuß*.¹

oo

Als erster hat im Jahre 1907 der leider inzwischen verstorbene B. Brake in Osnabrück Kreuzungen zwischen *Lymantria dispar* L. und deren Varietät var. *japonica* Motsch. mit Erfolg gezüchtet und dann im Laufe der folgenden Jahre eine Reihe weiterer Zuchten abgeleiteter Rassenmischlinge durchgeführt; die sehr interessanten Resultate dieser Zuchten sind in der Frankfurter Entomologischen Zeitschrift² veröffentlicht.

Als mir im Jahre 1908 die Zucht-Experimente Brakes bekannt wurden, beschloß ich Brakes Versuche zu wiederholen, da mir die Resultate derselben von größter Wichtigkeit für die Erscheinungen bei der Vererbung des Geschlechtes zu sein schienen. Ich besaß zufällig *dispar*-Puppen und ließ mir von einem deutschen Händler v. *japonica*-Puppen kommen, deren Provenienz mir leider nicht mitgeteilt wurde. Die geschlüpften männlichen Falter von v. *japonica* waren sehr variabel in Größe, wie in der Färbung, meist nur wenig größer als normale *dispar* ♂, die sehr wenigen weiblichen Falter waren sehr schwächliche Tiere, kleiner selbst als die normalen *dispar* ♀, doch war ihre Färbung meist trüber. Acht Gelege zwischen var. *japonica* ♂ × *dispar* ♀ wurden erhalten, zwei Kopulationen zwischen *dispar* ♂ × v. *japonica* ♀ ergaben keine befruchteten Gelege. Von ersteren Gelegen gab ich meinem hochverehrten Lehrer und Kollegen Herrn Prof. Dr. M. Standfuß zwei und züchteten

¹ Siehe pag. 54.

² Frankfurter Ent. Z. 1907, No. 29; 1908, p. 113; 1909, p. 156; 1910, p. 162; 1911, p. 167.

wir nun beide die primären, wie auch Prof. Standfuß in den nachfolgenden 3 Jahren abgeleitete Rassenmischlinge. Ueber die Resultate dieser Zuchten hat Prof. Standfuß in den Mitteilungen der Schweiz. entom. Gesellschaft, Bd. XII, Heft 4, einen ausführlichen Bericht gegeben. Die Ergebnisse der verschiedenen, im allgemeinen an Individuenzahl sehr schwachen Zuchten waren so widersprechend, daß wir zu dem Schlusse kamen, es müßten die verwendeten *v. japonica* ♂ nicht rassenrein gewesen sein. Wir beschlossen daher, die Untersuchung von neuem mit möglichst einwandfreiem Material durchzuführen und bezogen im Winter 1911/12 zahlreiche Gelege der *v. japonica* aus Yokohama, sowie der europäischen Rasse von *dispar* aus Deutschland und der Riviera. Ueber die Resultate der von diesem Ausgangsmaterial erhaltenen, von mir durchgeführten Zuchten will ich im folgenden berichten. Herr Prof. Dr. M. Standfuß hat die Güte, über seine eigenen Zuchtergebnisse anschließend an meine Arbeit zu referieren.

Bevor ich zur Beschreibung meiner Ergebnisse schreite, muß ich noch über die unsern Gegenstand behandelnden Veröffentlichungen von Herrn Prof. Dr. R. Goldschmidt berichten. Die beiden ersten im Jahre 1911 und 1912 erschienenen¹ behandeln die Zuchtergebnisse von Brake und Goldschmidt selbst. Bei diesen Zuchten ist das Hauptresultat, daß aus der Kreuzung *dispar* ♂ × *v. japonica* ♀ stets 50% normale ♂ und 50% normale ♀ resultierten, während die umgekehrte Kreuzung *v. japonica* ♂ × *dispar* ♀ zwar 50% normale ♂, aber 50% ♀, die alle gynandromorph waren, ergab. Letztere Gynandromorphen sind echte ♀ mit stets gut entwickelten Ovarien, nur sämtliche sekundären Geschlechtscharaktere sind aus beiden Geschlechtern gemischt, sie sind entweder intermediär entwickelt oder bilden ein Mosaik aus den beiden Geschlechtscharakteren.

Goldschmidt erklärt diese Resultate in sehr eleganter Weise mit Hilfe der Mendel'schen Vererbungsregeln. Er führt vier mendelnde Merkmalspaare, zwei Geschlechtsbestimmer und zwei Erbfaktoren der sekundären Geschlechtscharaktere ein. Es bedeute:

- M den männlichen Geschlechtsbestimmer
- m sein Fehlen
- F den weiblichen Geschlechtsbestimmer
- A den Erbfaktor der männlichen sekundären Geschlechtscharaktere

¹ Münchener mediz. Wochensch. 1911, No. 49; Z f. induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre, 1912. Heft 1.

a sein Fehlen
G den Erbfaktor der weiblichen secundären Geschlechtscharaktere.

Goldschmidt nimmt an, daß bei beiden Geschlechtern sowohl männliche, wie auch weibliche Geschlechtsbestimmer und Erbfaktoren der secundären Geschlechtscharaktere auftreten, und zwar soll das männliche Geschlecht in Bezug auf die beiden Geschlechtsbestimmer M und F und den beiden Erbfaktoren der secundären Geschlechtscharaktere A und G homozygotisch sein, hingegen das weibliche Geschlecht heterozygotisch in Bezug auf den männlichen Geschlechtsbestimmer M und den Erbfaktor der secundären, männlichen Geschlechtscharaktere A, aber homozygotisch in Bezug auf den weiblichen Geschlechtsbestimmer F und den Erbfaktor der secundären weiblichen Geschlechtscharaktere G.

Die männlichen Geschlechtsbestimmer und die Erbfaktoren für die männlichen secundären Geschlechtscharaktere sollen nun eine höhere Potenz haben als die weiblichen, sie sollen epistatisch über die weiblichen sein, also

$$M > F \text{ und } A > G.$$

Dabei sollen aber die quantitativen Verhältnisse so sein, daß zwei hypostatische Faktoren über einen epistatischen dominieren, mithin

$$F + F > M \text{ und } G + G > A.$$

Für die beiden Geschlechter erhalte man somit die Formeln:

$$\text{♂ MMFFAAGG und ♀ MmFFAaGG.}$$

M und A, sowie F und G werden, da sie im gleichen Chromosom lokalisiert sind, gemeinschaftlich vererbt, es bildet somit das ♂ nur die Gameten MFAG, hingegen das ♀ MFAG und mFaG. Sowohl bei *dispar*, wie bei var. *japonica* soll die Faktorenzusammensetzung die gleiche Form haben, dabei sollen zwar bei beiden die entsprechenden Geschlechtsbestimmer gleiche Potenz haben, hingegen bei der größeren, stärker gefärbten var. *japonica* die Erbfaktoren der secundären Geschlechtscharaktere eine höhere Potenz besitzen wie bei *dispar*. Bezeichnet man nun mit **A** und **G** die höher potenzierten Erbfaktoren der secundären Geschlechtscharaktere von var. *japonica*, so müßte

$$\mathbf{A} > \mathbf{A} \text{ und } \mathbf{G} > \mathbf{G} \text{ sein.}$$

Die Formeln für die Faktorenzusammensetzung der var. *japonica* würden somit sein:

♂ MMFFAAGG und ♀ MmFFAaGG.

Bei den Kreuzungen können nun verschiedene Kombinationen der Erbfaktoren der sekundären Geschlechtscharaktere auftreten, bei denselben wird zwischen den Faktoren ein Minimum für die Potenzdifferenz existieren, bei der ein Faktor noch über den anderen epistatisch ist, wird dieses epistatische Minimum erreicht oder überschritten, so resultieren Individuen mit normalen sekundären Geschlechtscharakteren, wird es nicht erreicht, so entstehen Gynandromorphe, bei denen die entgegengesetzten sekundären Geschlechtscharaktere umso stärker ausgebildet sind, je mehr das epistatische Minimum unterschritten wird.

Aus seinen eigenen und den Kreuzungsergebnissen von Brake folgert Goldschmidt, daß die Potenzen der Erbfaktoren der sekundären Geschlechtscharakteren bei *dispar* und var. *japonica* solche Werte annehmen, daß bei den im weiblichen Geschlecht auftretenden Kombinationen, wenn e das epistatische Minimum bedeutet, stets:

$$\begin{aligned} 2G - A > e \text{ und} \\ 2G - A > e, \text{ aber} \\ G + G - A > e. \end{aligned}$$

Berücksichtigt man noch die früher gemachten Annahmen, daß $A > A$ und $G > G$, so erhält man für die 6 möglichen Kombinationen der Erbfaktoren der sekundären Geschlechtscharaktere:

AaGG = normales ♀
 AaGG = gynandromorphes ♀
 AaGG = gynandromorphes ♀
 AaGG = normales ♀
 AaGG = normales ♀
 AaGG = normales ♀.

Andererseits nimmt Goldschmidt für die beim männlichen Geschlecht auftretenden Kombinationen an, daß, wenn E hier das epistatische Minimum bedeutet, stets

$$\begin{aligned} 2A - 2G > E \\ 2A - 2G > E \text{ und auch noch} \\ 2A - 2G > E. \end{aligned}$$

Die 9 möglichen Kombinationen im männlichen Geschlecht:

AAGG, AAGG, AAGG, AAGG, AAGG, AAGG, AAGG, AAGG
und AAGG

entsprechen mithin alle normalen ♂.

Mit Hilfe dieser Annahmen gelang es Goldschmidt, seine und Brakes Zuchtergebnisse bei folgenden Kreuzungen zu erklären:

dispar ♂ × *var. japonica* ♀, *var. japonica* ♂ × *dispar* ♀,

$$\frac{\textit{dispar} \text{ ♂}}{\textit{v. japonica} \text{ ♀}} \text{ ♂} \times \frac{\textit{dispar} \text{ ♂}}{\textit{v. japonica} \text{ ♀}} \text{ ♀}, \quad \frac{\textit{v. japonica} \text{ ♂}}{\textit{dispar} \text{ ♀}} \text{ ♂} \times \frac{\textit{v. japonica} \text{ ♂}}{\textit{dispar} \text{ ♀}} \text{ ♀},$$

$$\textit{dispar} \text{ ♂} \times \frac{\textit{v. japonica} \text{ ♂}}{\textit{dispar} \text{ ♀}} \text{ ♀}, \quad \frac{\textit{v. japonica} \text{ ♂}}{\textit{dispar} \text{ ♀}} \text{ ♂} \times \textit{dispar} \text{ ♀} \text{ und}$$

$$\textit{v. japonica} \text{ ♂} \times \frac{\textit{v. japonica} \text{ ♂}}{\textit{dispar} \text{ ♀}} \text{ ♀}$$

Die aus den Mendel'schen Regeln abgeleiteten Zusammensetzungen der Kreuzungsergebnisse stimmen mit den experimentell gefundenen Resultaten insofern vollkommen überein, daß bei den Zuchten nie gynandromorphe ♂ auftraten, und normale ♀, resp. gynandromorphe ♀ dort erhalten wurden, wo es nach der Theorie zu erwarten war. Die experimentell gefundenen Zahlenverhältnisse zwischen den ♂, normalen ♀ und gynandromorphen ♀ entsprechen den theoretisch berechneten weniger gut, was durch die großen Sterblichkeiten, die bei den Zuchten im Allgemeinen auftreten, erklärt werden kann. Das gefundene Verhältnis der normalen ♀ zu den gynandromorphen ♀ war in den meisten Fällen mit dem berechneten noch ziemlich vergleichbar, hingegen war die Zahl der ♂ im Vergleich zur Zahl der ♀ stets beträchtlich zu klein. Immerhin kann gesagt werden, daß die durch Goldschmidt gewählte Faktorenzusammensetzung und eingeführte Verschiedenheit in den Potenzen der Erbfaktoren der sekundären Geschlechtscharaktere es erlauben, die bei den Kreuzungsversuchen erhaltenen Resultate vollkommen zu erklären.

Im Jahre 1913 veröffentlichte Goldschmidt noch einen kurzen¹ Bericht über die Resultate seiner weiteren Kreuzungsexperimente. Es gelang ihm bei den Kreuzungen

¹ Münchener mediz. Wochenschr. 1913, Heft No. 30.

$$\frac{v. japonica \delta}{dispar \text{♀}} \delta \times \frac{dispar \delta}{v. japonica \text{♀}} \text{♀} \text{ und}$$

$$\frac{dispar \delta}{v. japonica \text{♀}} \delta \times \frac{dispar \delta}{v. japonica \text{♀}} \text{♀}$$

neben normalen auch gynandromorphe δ zu erhalten. Bei beiden Kreuzungen tritt für $\frac{1}{8}$ der δ die Kombination der Erbfaktoren der sekundären Geschlechtscharaktere **AAGG** auf. Damit die diese Kombination besitzenden δ gynandromorph werden, müßte bei diesen Kreuzungen **2A—2G** nicht wie bei den früheren Kreuzungen größer, sondern kleiner als das epistatische Minimum gewesen sein; Goldschmidt erklärt dies durch Verwendung niedrig potenter *dispar*. Nähere Angaben über die Eltern und Großeltern, über die Beschaffenheit der ♀ , wie auch über die genaueren Zahlenverhältnisse liegen nicht vor.

Weiter berichtet Goldschmidt über die Ergebnisse einiger Kreuzungszuchten zwischen *japonica* δ und *dispar* ♀ , bei denen nur δ resultierten. Der eine Teil derselben sind normale δ , der zweite Teil sind Falter, die äußerlich von δ nicht zu unterscheiden sind, sie benehmen sich wie δ , besitzen richtige Hoden, die nur kleine Abweichungen von den normalen zeigen, und männliche Ausführgänge. Schnitte durch diese Hoden zeigten aber, daß sie Zwitterdrüsen in allen Uebergängen von einem vorwiegend weiblichen bis zu einem rein männlichen Zustande sind, die alle mehr oder weniger viele reife Spermien enthalten. Diese δ sind also in δ umgewandelte ♀ . Sie suchen auch zu kopulieren, doch soll dies, wie Goldschmidt berichtet, meist (vielleicht immer) nicht gelingen, da sie einen verkrüppelten Penis besitzen. Zur Erklärung dieser Zuchtergebnisse nimmt nun Goldschmidt an, daß bei den zu den Kreuzungen verwendeten var. *japonica* δ nicht nur die Erbfaktoren der sekundären Geschlechtscharaktere, sondern auch die Geschlechtsbestimmer eine höhere Potenz besitzen sollen als bei den *dispar* ♀ . Bezeichnet man die Geschlechtsbestimmer bei var. *japonica* mit **M** und **F**, und bei *dispar* wie früher mit **M** und **F**, so wäre **M** > **M** und **F** > **F**. Für die Eltern hat man sodann folgende Kombinationen der Geschlechtsbestimmer bei var. *japonica* δ **MMFF** und bei *dispar* ♀ **MmFF**. In der F_1 -Generation ergeben sich die Kombinationen **MMFF** und **MmFF**. Die Tiere mit der Kombination **MMFF** sind normale δ , die mit **MmFF** sind in δ verwandelte ♀ , wenn die Potenz der Geschlechtsbestimmer von var. *japonica* um so viel höher ist als die Geschlechtsbestimmer von *dispar*, daß **M** noch epistatisch über **F**+**F** ist und zwar so, daß **M**—**F**+**F** größer ist als das epistatische Minimum.

Ueber die Herkunft der zu den Kreuzungen verwendeten var. *japonica* ♂ und *dispar* ♀ berichtet Goldschmidt leider nichts.

Nachdem ich kurz über die bisher veröffentlichten Resultate bei Kreuzungen zwischen *dispar* und var. *japonica*, und über die theoretischen Erklärungen dieser Resultate referiert habe, will ich im folgenden über die von mir in den letzten Jahren durchgeführten Zuchten berichten.

Die von mir zu den Kreuzungen im Jahre 1912 verwendeten *dispar*-Falter stammten zum Teil aus Meißen (Sachsen), zum Teil aus Pardigon (französische Riviera), sie wurden aus im Freiland gesammelten Gelegen gezogen; die Zuchten gelangen sehr gut, die Falter waren kräftig und gesund. Die aus Sachsen stammenden Tiere waren von der norddeutschen, großen Rasse (var. *major* Fuchs), die Spannweite der Vorderflügel der ♂ betrug ca. 44 mm, die der ♀ ca. 65 mm, Farbe der ♂ dunkel graubraun, schwach gezeichnet, die der ♀ hell graugelb mit starken Querbinden der Vorderflügel, Farbe der Afterwolle der ♀ dunkel grau. Die Falter von der Riviera waren beträchtlich von den norddeutschen Stücken verschieden, sie sind beträchtlich kleiner (Spannweite der Vorderflügel der ♂ ca. 38 mm, der ♀ ca. 55 mm), sie dürften der *v. bordigalensis* Mab. angehören. Die ♂ sind heller gefärbt wie die norddeutschen, die Zeichnung tritt kräftiger hervor, die ♀ sind heller und gelblicher gefärbt als die norddeutschen, sie haben sehr schwache, manchmal kaum angedeutete Querbinden der Vorderflügel, die Afterwolle der ♀ ist goldgelb.

Die von mir zu den Kreuzungen im Jahre 1912 benützten var. *japonica*-Falter wurden aus Gelegen gezogen, die in der Umgebung von Yokohama gesammelt waren. Die Zuchten sind fast verlustlos verlaufen und ergaben gesunde, kräftige Falter. Die Spannweite der Vorderflügel bei den ♂ betrug ca. 53 mm, die meisten waren braun gefärbt, etwa so hell wie die *dispar* von der Riviera, die Zeichnung deutlich sichtbar; hingegen wurde auch eine Reihe von Exemplaren von fast schwarzer Grundfarbe gezogen, bei denen die Zackenlinien der Vorderflügel kaum noch erkennbar waren. Die ♀ hatten eine Spannweite der Vorderflügel von ca. 82 mm; die meisten waren von hell kaffeebrauner Färbung mit ziemlich schwacher Zeichnung, doch gab es auch unter den ♀ Stücke von dunklerer Färbung und kräftigerer Zeichnung. Die Farbe der Afterwolle der ♀ ist graubraun. Die sowohl bei den ♂ wie bei den ♀ auftretende Verschiedenheit in der Stufe der Färbungsintensität ließ mich vermuten, daß dieselben nicht vollkommen rassenrein waren. Ich ließ daher ein ganz dunkles Pärchen in Inzucht kopulieren und erhielt im Jahre 1913 bei den ♂ wie bei den ♀ je ca. $\frac{3}{4}$ dunkle

ca. $\frac{1}{4}$ helle Exemplare. Sowohl bei den dunkeln ♂ wie bei den ♀ war ein großer Teil noch weit dunkler wie die Eltern-tiere, die ♀ waren hierbei dunkel graubraun. Man wird also annehmen dürfen, daß die Eltern heterozygotische Mischtypen von einer hellen und dunklen Form der var. *japonica* waren, wobei die dunkle Form die dominierende ist. Die ganz dunklen Exemplare der Nachzucht sind wahrscheinlich Homozygoten, was durch eine im Jahre 1914 durchgeführte zweite Inzucht des Geleges eines ganz dunklen Pärchens bestärkt wird, die nur die ganz dunkle Form der ♂ und ♀ ergab. Ich möchte noch bemerken, daß bei beiden Inzuchten die Falter sehr kräftig und groß waren und den Eltern kaum nachstanden (Spannweite der Vorderflügel bei der ersten Inzucht: ♂ ca. 51 mm, ♀ ca. 75 mm; bei der zweiten Inzucht: ♂ ca. 53 mm, ♀ ca. 76 mm). Zu den nun zu beschreibenden Zuchten der verschiedenen Kreuzungen möchte ich noch bemerken, daß als Eltern stets nur Exemplare genommen wurden, die kräftig und vollkommen entwickelt waren.

In erster Linie züchtete ich im Jahre 1913 fünf Kreuzungen

von *dispar* ♂ × var. *japonica* ♀.

Ich erhielt insgesamt 388 normale ♂ und 399 normale ♀, also fast genau gleich viel ♂ wie ♀; eine schädigende äußere Einwirkung auf die männlichen Raupen, wie sie Goldschmidt zur Erklärung der bei seinen und Brakes Zuchten stets zu niedrigen Zahl der ♂ annimmt, konnte ich also nicht konstatieren. Die gezogenen Falter stehen in Bezug auf Färbung und Größe zwischen den Eltern. Zwei der Kreuzungen wurden mit *dispar* ♂ aus Sachsen, 3 mit solchen von der Riviera durchgeführt. Der Einfluß des Vaters auf die Nachkommen läßt sich deutlich erkennen; die Falter der F₁-Generationen aus den Kreuzungen *dispar* (Sachsen) ♂ var. *japonica* ♀ waren größer (Spannweite der Vorderflügel beim ♂ ca. 48 mm, beim ♀ ca. 68 mm) als die der Kreuzungen *dispar* (Riviera) ♂ × var. *japonica* ♀ (Spannweite der Vorderflügel beim ♂ ca. 45 mm, beim ♀ ca. 55 mm). Erstere sind sowohl im männlichen wie im weiblichen Geschlecht dunkler gefärbt, die ♀ haben kräftigere Querbinden der Vorderflügel wie letztere, die Afterwolle ist bei den ♀, die von *dispar* (Sachsen) ♂ abstammen etwas dunkler wie bei den var. *japonica* ♀, die von *dispar* (Riviera) ♂ abstammenden ♀ jedoch besitzen je etwa zur Hälfte goldgelbe und graubraune Afterwolle.

Die zweite Kreuzung, die im Jahre 1913 gezüchtet wurde, war

var. *japonica* ♂ × *dispar* ♀.

Insgesamt wurden von mir fünf Gelege dieser Kreuzung, vier weitere von mir befreundeten Entomologen gezogen. Aus sieben Gelegen resultierten nur ♂, ein Gelege ergab auf etwa 100 Falter ein schwächliches ♀, der Rest bestand aus ♂, bei einem weiteren Gelege erhielt ich etwa 120 ♂, ein verkrüppeltes, schwächliches ♀ und eine weibliche Puppe, die nicht schlüpfte. Im Ganzen wurden bei etwa 1000 Individuen der F₁-Generation zwei weibliche Falter und eine weibliche, nicht geschlüpfte Puppe erhalten, die restlichen Tiere waren alle ♂.

Die erhaltenen ♂ stehen in Bezug auf Größe und Färbung in der Mitte zwischen den ♂ der Eltern, Nachkommen der dunklen var. *japonica* ♂ sind dunkler, wie die der hellen var. *japonica* ♂; auch ein Einfluß der Provenienz der mütterlichen Tiere hat sich gezeigt, die Nachkommen der *dispar* ♀ aus Sachsen sind dunkler und größer (Spannweite der Vorderflügel ca. 48 mm), wie die der *dispar* ♀ von der Riviera (Spannweite der Vorderflügel ca. 44 mm). Bei keinem der ♂ konnte in der Färbung und Behaarung auch nur der geringste weibliche Einschlag beobachtet werden, alle haben einen normalen männlichen Kopulationsapparat; einzig traten unter den ♂ einige wenige Exemplare auf mit etwas kräftigerem Abdomen als normal. Als ich die Puppen der verschiedenen Gelege auf ihr Geschlecht untersuchte, — ich fand dabei mit Ausnahme der bereits erwähnten Fälle nur vollkommen normale männliche Puppen — kam mir sofort der Gedanke, daß ein Teil der ♂ aus ♀ entstanden sein dürfte. Ich anatomisierte daher eine größere Anzahl von ♂, besonders solche mit kräftigerem Abdomen. Nirgends konnte ich irgend welche Spuren von Ovarien entdecken, doch stets die Hoden vorfinden. Die Anordnung der inneren Genitalapparate, wie auch den Bau der äußeren Kopulationsapparate fand ich stets von der Art der ♂ der Elterntiere, irgendwelche beträchtlichere Abweichungen konnte ich nicht konstatieren, auch habe ich nicht gefunden, daß der Penis verkrüppelt gewesen wäre. Bei den ♂, die ein kräftigeres Abdomen hatten wie normal, rührte diese Verdickung des Abdomens von einem gelblichen Fett her. Alle ♂ zeigten starken Drang zur Paarung, ich habe ca. 60 ♂ kopulieren lassen, alle Kopulationen gelangen, von den Gelegen war nur einziges nicht befruchtet. Daß die verwendeten ♂ alle normale ♂ gewesen sind, ist wohl kaum anzunehmen, da ich bei einer Reihe von Kopulationen ♂ mit sehr kräftigem Abdomen genommen habe, es waren wohl sicherlich etwa die Hälfte der männlichen Tiere ♂, die aus ♀ entstanden sind. Letztere konnten also kopulieren und auch eine Befruchtung einleiten.

Die erhaltenen zwei weiblichen Falter stammen aus zwei

verschiedenen Gelegen und wurden von zwei verschiedenen Züchtern gezogen. Das eine ♀ war verkrüppelt, beide ♀ sind sehr schwache, kleine Tiere mit schwachem Abdomen. Auf Tafel III gibt fig. 1 ein Bild des einen guten ♀. Die Spannung der Vorderflügel beträgt 53 mm. Alle beide haben die gleiche, ziemlich düstere silbergraue Grundfärbung mit einem Stich ins braune, der Discocellularfleck der Vorderflügel ist kräftig, die Querbinde nur schwach, auf den Hinterflügeln fehlt die Sublimbalbinde vollständig, die Saumflecke treten auf beiden Flügeln deutlich hervor. Diese ♀ sind in ihrem Kleide wesentlich verschieden von den ♀ der Elterntiere, wie auch von den ♀ der Kreuzung *dispar* ♂ × *japonica* ♀, auch sind sie wesentlich kleiner und schwächer als diese. Die Annahme, fragliche ♀ seien vielleicht dadurch in die Zuchten gekommen, daß Raupen anderer Provenienz in die Zuchtkästen eingedrungen wären, halte ich nicht für haltbar, denn abgesehen von dem ganz eigenartigen Habitus der Falter, traten sie bei zwei verschiedenen Gelegen auf, die von zwei verschiedenen Züchtern gezogen wurden, von denen der eine außer dieser Zucht keine weiteren Zuchten mit verwandten Arten durchführte, während der andere nur noch eine *japonica*-Zucht hatte, die nur ganz große, viel dunkler braun gefärbte ♀ ergab. Das Ergebnis der Kreuzungen *japonica* ♂ × *dispar* ♀ wäre somit, daß in der F₁-Generation fast ausschließlich ♂ auftreten, von denen die Hälfte in ♂ umgewandelte ♀ sind, daneben kommen aber bei zwei Kreuzungen auch je ein sehr schwaches ♀ vor.

Zur Erklärung der Vererbungsvorgänge bei den beiden im Jahre 1913 gezogenen Kreuzungen konnten die von Goldschmidt in seiner im Jahre 1912 erschienenen Arbeit mitgeteilten Annahmen nicht dienen. Ich sah aber sofort ein, daß eine Erklärung möglich würde, wenn man nicht nur bei den Erbfaktoren der secundären Geschlechtscharaktere, sondern auch bei den Geschlechtsbestimmern von *japonica* eine höhere Potenz wie bei denen von *dispar* annimmt, die unter dieser Voraussetzung abgeleiteten Vererbungsformeln teilte ich in einer Sitzung der Entomologia Zürich mit. Meine Annahmen sind denen von Goldschmidt, die er in seiner Veröffentlichung von 1913 zur Erklärung der auch von ihm im Jahre 1913 erhaltenen, meinen ganz ähnlichen Kreuzungsergebnissen gab, vollkommen identisch.

Führen wir für die Erbfaktoren die gleichen Bezeichnungen wie früher ein, so erhalten wir die Formeln

bei <i>dispar</i>	♂ MMFFAAGG	♀ MmFFAaGG und
bei var. <i>japonica</i>	♂ MMFFAAGG	♀ MmFFAaGG ,

wobei $M > F$, $A > G$, $F + F > M$, $G + G > A$ und
 $M > F$, $A > G$, $F + F > M$, $G + G > A$.

Außerdem sollen auch sowohl die Geschlechtsbestimmer, wie die Erbfaktoren der sekundären Geschlechtscharaktere bei *var. japonica* eine höhere Potenz haben wie bei *dispar*, also

$$M > M, F > F, A > A, G > G.$$

Ueber die quantitativen Verhältnisse der Potenzwerte der Erbfaktoren von *dispar* und *var. japonica* müssen wir noch Annahmen machen, und zwar in der Weise, daß sie mit den gefundenen Zuchtergebnissen in Uebereinstimmung sind. Es genügen folgende wenigen Annahmen, die, wie man sich durch Einsetzen von angenommenen Zahlenwerten für die einzelnen Potenzwerte leicht überzeugen kann, möglich sind.

Sind die Eltern Tiere von normaler Potenz, d. h. solche, deren Zucht normal, ohne Schädigungen, verlief, und die nicht von verwandten Eltern abstammen (Goldschmidt vermutet nämlich, daß sowohl bei *dispar*, wie bei *var. japonica* durch Inzucht die Potenzen der Erbfaktoren herabgesetzt würden), so mögen die Potenzwerte der Geschlechtsbestimmer solche quantitative Werte annehmen, dass erstens $M + M - (F + F)$ noch das epistatische Minimum überschreitet, also die männlichen Faktoren über die weiblichen dominieren, und mithin die Kombination $MMFF$ einem ♂ entspricht.

Zweitens soll auch in der Kombination $MmFF$ der männliche Geschlechtsbestimmer dominieren, d. h. $M - (F + F)$ grösser sein als das epistatische Minimum. Es werden daher die Kombinationen $MmFF$ und $MmFF$ (da ja $F > F$) in ♂ verwandelte ♀ darstellen, die heterozygotisch sind.

Für die quantitativen Verhältnisse der Potenzwerte der Erbfaktoren der sekundären Geschlechtscharaktere machen wir folgende Annahmen:

1) Es sei in der Kombination $AaGG$ der Faktor A dominierend über die beiden Faktoren G und G oder was das gleiche sagt, $A - (G + G)$ sei grösser als das epistatische Minimum, es entspricht mithin die Kombination $AaGG$ und natürlich auch $AaGG$ rein männlichen sekundären Geschlechtscharakteren.

2) Bei der Kombination $AAGG$ mögen noch die männlichen Faktoren dominieren, hingegen nicht mehr ganz in der Kombination $AAGG$. Es wäre also $A + A - (G + G)$ noch grösser, aber $A + A - (G + G)$ schon etwas kleiner als das epistatische Minimum für das Entstehen rein männlicher secun-

därer Geschlechtscharaktere. Bei der Kombination **AAGG** müsste man mithin rein männliche secundäre Geschlechtscharaktere erhalten, hingegen würde die Kombination **AAGG** einem gynandromorphen ♂ entsprechen, bei welchen die weiblichen secundären Geschlechtscharaktere umso stärker ausgebildet sind, je mehr das epistatische Minimum unterschritten wird.

Bei den verschiedenen Kreuzungen können folgende 18 Kombinationen der Erbfaktoren in der F_1 -Generation auftreten, ihre Bedeutung läßt sich leicht nach den oben festgesetzten Annahmen angeben.

MMFFAAGG normale ♂	MmFFAaGG normale ♀
MMFFAAGG normale ♂	MmFFAaGG in normale ♂ verwandelte ♀
MMFFAAGG normale ♂	MmFFAaGG in normale ♂ verwandelte ♀
MMFFAAGG normale ♂	MmFFAaGG normale ♀
MMFFAAGG normale ♂	MmFFAaGG normale ♀
MMFFAAGG normale ♂	MmFFAaGG normale ♀
MMFFAAGG gynandrom. ♂	mmFFaaGG normale ♀
MMFFAAGG normale ♂	mmFFaaGG normale ♀
MMFFAAGG normale ♂	mmFFaaGG normale ♀

Die neun ersten Kombinationen sind homozygotisch in Bezug auf alle vier Erbfaktoren, acht derselben entsprechen normalen ♂, eine gynandromorphen ♂. Die nächsten sechs Kombinationen sind in Bezug auf die weiblichen Erbfaktoren homozygotisch, jedoch heterozygotisch in Bezug auf die männlichen, vier derselben entsprechen normalen ♀, zwei sind in ♂ verwandelte ♀ mit normalen männlichen secundären Geschlechtscharakteren. Die drei letzten Kombinationen enthalten gar keine männlichen Erbfaktoren, in Bezug auf die weiblichen sind sie homozygotisch, sie sind also ♀ mit normalen sekundären Geschlechtscharakteren; solche Kombinationen resultieren aus Kreuzungen zwischen den heterozygotischen, in ♂ verwandelten ♀ mit den Kombinationen **MmFFAaGG** oder **MmFFAaGG** und normalen ♀. Wir können nun für alle durchgeführten Kreuzungen mit Hilfe der gemachten Annahmen die Zusammensetzung der F_1 -Generationen leicht vorausbestimmen.

Bei der ersten Kreuzung *dispar* ♂ × *var. japonica* ♀ sind für die Eltern die Formeln:

1.	<i>dispar</i> ♂	×	<i>var. japonica</i> ♀
Eltern:	MMFFAAGG		MmFFAaGG

und die Gameten sind

MFAG	MFAG
	mFaG

Also die F₁-Generation

MMFFAAGG normale ♂ **MmFFAaGG** normale ♀.

Es müßten also in der F₁-Generation je 50% normale ♂ und ♀ auftreten, was mit dem experimentell gefundenen Resultat sehr gut übereinstimmt. Es wurden nur normale Tiere erhalten und zwar 388 ♂ und 399 ♀.

Die zweite Kreuzung ergibt:

II.	<i>var. japonica</i> ♂	×	<i>dispar</i> ♀
Eltern:	MMFFAAGG		MmFFAaGG
Gameten:	MFAG		MFAG mFaG

F₁: **MMFFAAGG** normale ♂ **MmFFAaGG** in normale ♂ verwandelte ♀.

Es resultieren somit in der F₁-Generation nur ♂ mit männlichen sekundären Geschlechtscharakteren, also normale ♂. Dieses theoretisch abgeleitete Ergebnis würde bei sieben Zuchten im Jahre 1913 und fünf weiteren Zuchten im Jahre 1914, über die noch weiter unten berichtet wird, mit den Zuchtergebnissen übereinstimmen, nur bei zwei Zuchten trat je ein ♀ auf, dessen Entstehung durch die Theorie nicht erklärt werden kann. Man könnte die Annahme machen, daß diese ♀ aus unbefruchteten Eiern durch Parthenogenese entstanden sind, es wurde ja von verschiedener Seite¹ behauptet, daß bei *dispar* Parthenogenese beobachtet worden sei, was allerdings von anderer Seite bezweifelt wird. Ich selbst habe in den letzten Jahren viele Hunderte ungepaarte ♀ von *dispar* und *var. japonica* ablegen lassen, habe aber nie eine Entwicklung eines Eies beobachten können.

Eine andere Annahme wäre, daß fragliche ♀ zwar aus befruchteten Eiern entstanden sind, daß aber die befruchtende männliche Samenzelle in Bezug auf ihre männlichen Erbfaktoren stark geschwächt war und diese nur Potenzen in der Höhe derjenigen der *dispar* besaßen. Diese Schwächung könnte einen pathologischen Grund haben, oder auch könnte die Samenzelle bereits wenig lebenskräftig gewesen sein, wenn das von ihr befruchtete Ei erst sehr spät nach der Kopulation abgelegt wurde. (Die *dispar* ♀ beginnen kurz nach der Kopula mit der Ablage der Eier und legen fast ihren ganzen Eierschatz hintereinander ab, um dann noch nachher während mehrerer Tage noch hie und da ein Ei, das gewöhnlich unbefruchtet, dem Gelege zuzufügen.) Die letzt gemachte Annahme

¹ Weijenbergh, Stettiner Ent. Z. 1871, p. 28.

halte ich für nicht allzu unwahrscheinlich, da erstens die erhaltenen ♀ sehr schwache Tiere waren, und weil zweitens die Resultate einer Kreuzung zwischen einem solchen ♀ und einem (var. *japonica* ♂ × *dispar* ♀) ♂ auch mit dieser Annahme im Einklang steht. Bei dieser Kreuzung erhielt ich vom verkrüppelten ♀ ein Gelege mit ca. 40 Eiern, das ♂ war ein kleineres, schlankes Exemplar, so daß ich es für ein wirkliches ♂ von der Formel MMFFAAGG halte. Das ♀ müßte etwa die Formel MmFFAaGG besitzen, da ja angenommen wurde, daß die männlichen Erbfaktoren der Samenzelle nur die Potenz der *dispar* hatten, es würde also die Formel für das ♀ übereinstimmen mit der Formel des ♀ von der Kreuzung *dispar* ♂ × var. *japonica* ♀ und müßten die Resultate der Kreuzung die gleichen sein wie bei der Kreuzung (var. *japonica* ♂ × *dispar* ♀) ♂ × (*dispar* ♂ × var. *japonica* ♀) ♀. Wie wir später bei der Besprechung dieser Kreuzung sehen werden, sind in der F₁-Generation neben normalen ♂ und ♀ auch wenige gynandromorphe ♂ zu erwarten. Die Zucht ergab 18 normale ♂, 17 normale ♀ und zwei gynandromorphe ♂ (Fleckenzwitter mit kräftigen weißen, durch die ganzen Flügel gehenden, weiblichen Streifen).

Die Frage, warum bei den Zuchten der var. *japonica* ♂ × *dispar* ♀-Kreuzungen von meinem hochgeschätzten Kollegen Prof. Standfuß¹ und mir ganz andere Resultate auftraten wie bei den Kreuzungsexperimenten von Brake, dürfte jedenfalls damit zu beantworten sein, daß unsere und Brakes var. *japonica*-Falter nicht gleicher Art waren. Ueber die Provenienz der letzteren liegt leider keine Angabe vor. Um über diese Verschiedenheit der var. *japonica* ♂ nähere Aufschlüsse zu bekommen, habe ich die Kreuzungsversuche im Jahre 1914 wiederholt. Ich bezog von einem anderen Händler Gelege der var. *japonica*, die ebenfalls aus der Umgebung von Yokohama stammen sollten; die erzielten Falter waren etwas größer (Spannweite der Vorderflügel beim ♂ ca. 57, beim ♀ ca. 85 mm) als die vorjährigen und trat bei ihnen keine Verschiedenheit in der Färbung auf, alle ♂ und ♀ gehörten zur hellen Form der var. *japonica*. Die zu den Kreuzungen verwendeten *dispar* ♀ stammten zum Teil aus der Umgebung von Berlin, sie waren den bei den früheren Versuchen benützten ♀ aus Sachsen vollkommen ähnlich, zum Teil wurden den vorjährigen ganz gleiche ♀ aus Pardigon (keine Inzucht) genommen. Es wurden drei Zuchten mit *dispar* ♀ aus Berlin und zwei mit solchen aus Pardigon durchgeführt. Das Resultat war, daß bei allen fünf Zuchten nur ♂ (ca. 800) auftraten, kein einziges ♀ erschien. Auch bei diesen Zuchten war der Einfluß der Provenienz der mütterlichen Tiere nachweisbar,

¹ Siehe pag. 54.

da die Nachkommen der *dispar* ♀ von der Riviera kleiner und heller gefärbt waren, als die der *dispar* ♀ aus Berlin. Die F₁-Generation der beiden Kreuzungen mit *dispar* ♀ von der Riviera und der einen mit *dispar* ♀ aus Berlin bestand aus ♂ mit vollkommen reinen männlichen sekundären Geschlechtscharakteren, bei den beiden anderen Kreuzungen mit *dispar* ♀ aus Berlin traten jedoch einerseits auf insgesamt 197 ♂ 7, andererseits auf insgesamt 158 ♂ 13 sehr schwach gynandromorphe ♂ auf. In der braunen Grundfärbung der Flügel dieser ♂ treten ganz vereinzelt kleine, oft kaum sichtbare weiße Flecken auf, die meist in der Richtung der Flügeladern stehen. Auf Tafel III gibt Fig. 3 die Abbildung des am stärksten gefleckten ♂. Für diese ganz schwach gynandromorphen ♂ müssen wir jedenfalls annehmen, daß $A - (G + G)$ das epistatische Minimum nicht vollkommen erreichte. (Uebrigens deutet auch der bereits erwähnte Befund von Goldschmidt, daß die Hoden der in ♂ verwandelten ♀ zum Teil Zwitterdrüsen sind, dahin, daß in diesen Fällen das epistatische Minimum etwas unterschritten wurde.) Auch diese im Jahre 1914 gezogenen Kreuzungen von var. *japonica* ♂ × *dispar* ♀ haben die gleichen Resultate ergeben wie die vom Jahre 1913. Es ist mir also nicht gelungen, zu den gleichen Ergebnissen wie Brake zu gelangen.

Im Jahre 1914 züchtete ich noch eine Reihe von abgeleiteten Bastarden aus verschiedenen Kreuzungen. Die bei diesen Zuchten verwendeten Eltern-Tiere waren zum Teil Nachkommen der Kreuzungen und der var. *japonica*-Zuchten vom Jahre 1913, einige verwendete *dispar*-Falter stammten aus Berliner Freilandgelegen. Bei allen Kreuzungen mit Ausnahme einer (Kreuzung IX) wurden nur kräftige und voll entwickelte Falter, deren Zuchten ohne nachweisbare Schädigungen verliefen, als Eltern verwendet, auch standen die elterlichen Tiere nie in einem verwandtschaftlichen Verhältnis, so daß ein Einfluß von Inzucht ausgeschlossen war. Man wird daher annehmen dürfen, daß die Eltern bei diesen Kreuzungen Tiere von normaler, ungeschwächter Potenz waren.

Die Zuchten der abgeleiteten Rassenmischlinge gelangen im allgemeinen bei weitem nicht so gut, wie diejenigen der primären. Wenn auch bei einigen Zuchten nur wenig Verluste auftraten, so waren andere besonders in bezug auf die ♂ ziemlich verlustreich, eine Erscheinung, die auch bei den Zuchten von Brake und Goldschmid auftrat. Bei normal verlaufenden Zuchten von *dispar* und var. *japonica* sind die männlichen Raupen gewöhnlich früher verpuppungsreif als die weiblichen und beginnen die männlichen Puppen etwa eine Woche vor den weiblichen zu schlüpfen. Bei einigen der Zuchten abgeleiteter

Rassenmischlinge blieb ein Teil der Raupen in der Entwicklung zurück, dieser Teil ergab fast ausschliesslich sehr schwächliche männliche Falter, die weit später erst (bis zwei Wochen) nach den ♀ schlüpften. Es dürfte mithin ein gewisser Prozentsatz der männlichen Raupen weniger lebenskräftig gewesen sein als die übrigen; ich vermute, daß dies hauptsächlich diejenigen Raupen waren, aus denen die in ♂ verwandelten ♀ entstanden sind. Bei den gut gelungenen Zuchten waren sowohl je die ♂ wie auch je die ♀ unter einander von gleicher Grösse und kräftige Tiere, in der Größe etwa in der Mitte derjenigen der Eltern; bei den weniger guten Zuchten traten bei ♂ und ♀ neben Faltern von normaler Größe auch öfters eine Reihe recht schwacher und kleiner auf, dieselben waren jedenfalls weniger lebenskräftig als die übrigen. Im Folgenden gebe ich die Resultate meiner Kreuzungsversuche vom Jahre 1914 und eine Interpretation derselben.

$$\text{III. } \frac{\textit{dispar} \text{ ♂}}{\textit{var. japonica} \text{ ♀}} \text{ ♂} \quad \times \quad \textit{dispar} \text{ ♀}$$

Eltern:	MMFFAAGG	MmFFAaGG
Gameten:	MFAG MFAG MFAG MFAG	MFAG mFaG

F₁: **MMFFAAGG** normale ♂ **MmFFAaGG** in ♂ verwandelte ♀
MMFFAAGG normale ♂ **MmFFAaGG** in ♂ verwandelte ♀
MMFFAAGG normale ♂ **MmFFAaGG** normale ♀
MMFFAAGG normale ♂ **MmFFAaGG** normale ♀

Man sollte mithin in der F₁-Generation $\frac{3}{4}$ ♂ (wovon $\frac{2}{4}$ normale und $\frac{1}{4}$ in normale ♂ verwandelte ♀) und $\frac{1}{4}$ ♀ alle mit normalen sekundären Geschlechtscharakteren erwarten. Die Zucht aus dieser Kreuzung gelang recht gut, die Falter waren alle kräftig, ich erhielt 154 ♂ und 56 ♀, die alle normale sekundäre Geschlechtscharaktere hatten. Das gefundene Verhältnis zwischen ♂ und ♀ beträgt 2,75 : 1, während theoretisch 3 : 1 zu erwarten war, es wurden also etwas zu wenig ♂ erhalten.

$$\text{IV. } \frac{\textit{dispar} \text{ ♂}}{\textit{var. japonica} \text{ ♀}} \text{ ♂} \quad \times \quad \textit{var. japonica} \text{ ♀}$$

Eltern:	MMFFAAGG	MmFFAaGG
Gameten:	MFAG MFAG MFAG MFAG	MFAG mFaG

F ₁ :	MMFFAAGG normale ♂	MmFFAaGG normale ♀
	MMFFAAGG normale ♂	MmFFAaGG in ♂ verwandelte ♀
	MMFFAAGG normale ♂	MmFFAaGG normale ♀
	MMFFAAGG normale ♂	MmFFAaGG normale ♀

Die F₁-Generation sollte also zu $\frac{5}{8}$ aus ♂ (wovon $\frac{4}{8}$ normale und $\frac{1}{8}$ in normale ♂ verwandelte ♀) und zu $\frac{3}{8}$ aus ♀ bestehen, die sekundären Geschlechtscharaktere aller sind normal. Die Zucht dieser Kreuzung ergab durchwegs kräftige ♀, unter den ♂ aber waren neben normal entwickelten Exemplaren auch viele kleine, kümmerliche, die durchwegs später als die ♀ schlüpften, es dürfte mithin ein Teil der männlichen Raupen weniger lebenskräftig gewesen sein. Ich erhielt auch nur 137 ♂ auf 109 ♀, also wesentlich zu wenig ♂, immerhin ist aber die Zahl der ♂ noch größer als die der ♀.

$$V. \frac{\textit{dispar} \text{ ♂}}{\textit{var. japonica} \text{ ♀}} \text{ ♂} \times \frac{\textit{dispar} \text{ ♂}}{\textit{var. japonica} \text{ ♀}} \text{ ♀}$$

Eltern:	MMFFAAGG	MmFFAaGG
Gameten	MFAG MFAG MFAG MFAG	MFAG MFAG mFaG mFaG

F ₁ :	MMFFAAGG normale ♂	MmFFAaGG normale ♀
	MMFFAAGG normale ♂	MmFFAaGG in ♂ verwandelte ♀
	MMFFAAGG normale ♂	MmFFAaGG in ♂ verwandelte ♀
	MMFFAAGG normale ♂	MmFFAaGG in ♂ verwandelte ♀
	MMFFAAGG gyndromorphe ♂	MmFFAaGG normale ♀
	MMFFAAGG normale ♂	MmFFAaGG normale ♀
	MMFFAAGG normale ♂	MmFFAaGG normale ♀
	MMFFAAGG normale ♂	MmFFAaGG normale ♀

Man würde somit $\frac{10}{16}$ ♂ (wovon $\frac{7}{16}$ normale ♂ und $\frac{3}{16}$ in normale ♂ verwandelte ♀), $\frac{1}{16}$ gynandromorphe ♂ und $\frac{5}{16}$ normale ♀ erwarten.

Die ohne besondere Schädigungen verlaufene Zucht ergab 90 normale ♂, 12 gynandromorphe ♂ und 57 ♀ in ziemlich guter Uebereinstimmung mit der Erwartung. Die erhaltenen gynandromorphen ♂ (siehe Tafel III, fig. 5) sind normalen ♂ bis auf die Färbung vollkommen gleich. Die gynandromorphe Färbung tritt in Mosaikform sowohl auf der Ober- und Unterseite der Flügel, wie auch seltener auf der Behaarung des Körpers und der Füße auf, sie besteht auf den Flügeln aus ganz schmalen, kurzen, weißen Wischen, die auf alle vier Flügel ziemlich gleichmäßig verteilt sind und parallel den Adern liegen.

Bei den nun noch zu beschreibenden drei Kreuzungen wurde als Vater jeweilen ein F₁-♂ der Kreuzung var. *japonica* ♂ × *dispar* ♀ genommen. Wie wir zeigten, können diese ♂ in Bezug auf die Kombinationen ihrer Erbfaktoren von zwei verschiedenen Typen sein. Die ♂ der ersten Type werden durch die Formel **MMFFAAGG** dargestellt, während die ♂ der zweiten Type, die in ♂ verwandelte ♀ sind, die Formel **MmFFAaGG** besitzen. Da die ♂ der ersten Type genau durch die gleiche Formel charakterisiert werden wie die F₁-♂ der Kreuzung *dispar* ♂ × var. *japonica* ♀, so erhält man bei allen Kreuzungen zwischen (var. *japonica* ♂ × *dispar* ♀) ♂ erster Type mit irgend einem ♀ die bereits abgeleiteten Resultate der Kreuzungen (*dispar* ♂ × var. *japonica* ♀) ♂ mit dem gleichen ♀.

VI. $\frac{\text{var. japonica } \delta}{\text{dispar } \eta} \delta \times \text{dispar } \eta$

a) War das ♂ von erster Type (**MMFFAAGG**), so sind die zu erwartenden Resultate die gleichen wie bei der Kreuzung III (pag. 42), man sollte $\frac{3}{4}$ ♂ (wovon $\frac{2}{4}$ normale und $\frac{1}{4}$ in ♂ verwandelte ♀) und $\frac{1}{4}$ ♀, alle mit normalen secundären Geschlechtscharakteren, erhalten.

b) Wenn hingegen das ♂ von zweiter Type (**MmFFAaGG**) war, so würden sich folgende Kombinationen der Erbfaktoren ergeben.

Eltern:	MmFFAaGG	MmFFAaGG
Gameten:	MFAG MFAG mFaG mFaG	MFAG mFaG
F ₁ :	MMFFAAGG normale ♂ MMFFAAGG normale ♂	mMFFaAGG normale ♀ mMFFaAGG normale ♀

MmFFAaGG in ♂ verwandelte ♀ **mmFFaaGG** normale ♀
MmFFAaGG in ♂ verwandelte ♀ **mmFFaaGG** normale ♀.

In der F₁ -Generation würden somit $\frac{2}{4}$ ♂ (wovon $\frac{1}{4}$ normale und $\frac{1}{4}$ in normale ♂ verwandelte ♀) und $\frac{2}{4}$ ♀, sämtliche mit normalen secundären Geschlechtscharakteren, auftreten.

Zwei Gelege dieser Kreuzung wurden erzogen. Aus dem einen Gelege erhielt ich bei normal verlaufener Zucht 101 ♂ und 107 ♀, alle mit normalen secundären Geschlechtscharakteren. Von den ♀ waren etwa die Hälfte von fast weißer Grundfarbe und hatten nur sehr schwache Zeichnung. Das Resultat dieser Zucht läßt sich durch die unter der Annahme eines ♂ von zweiter Type als Vater durchgeführten Berechnungen sehr gut darstellen. Die erhaltenen schwach gezeichneten, sehr hellen ♀ dürften diejenigen sein, welche keine männlichen Erbfaktoren enthalten.

Bei der Zucht des zweiten Geleges trat sicherlich eine schädigende Wirkung bei den männlichen Raupen auf, denn eine größere Zahl von ♂ schlüpfte erst nach den ♀, und waren unter den ♂ auch manche recht schwache, kleine Exemplare. Ich erhielt 171 ♂ und 79 ♀, sämtliche mit normalen secundären Geschlechtscharakteren, also wesentlich mehr ♂ wie ♀. Es dürfte dieses Gelege einer Kreuzung mit einem ♂ der ersten Type entstammen, bei der für die F₁ - Generation das Verhältnis zwischen ♂ und ♀ 3:1 sein sollte, während in Folge der Zuchtverluste nur ein solches von 2,17:1 resultierte.

VII. $\frac{\text{var. japonica } \delta}{\text{dispar } \text{♀}}$ ♂ × var. japonica ♀

a) Unter der Annahme eines ♂ erster Type (**MMFFAAGG**) erhält man das gleiche Resultat wie bei der Kreuzung IV (pag. 42), also $\frac{5}{8}$ ♂ (wovon $\frac{4}{8}$ normale und $\frac{1}{8}$ in ♂ verwandelte ♀) und $\frac{3}{8}$ ♀, alle mit normalen secundären Geschlechtscharakteren.

b) Bei einem ♂ zweiter Type (**MmFFAaGG**) würde sich die Vererbung in nachfolgender Weise gestalten.

Eltern:	MmFFAaGG	MmFFAaGG
Gameten:	MFAG MFAG mFaG mFaG	MFAG mFaG

F₁: **MMFFAAGG** normale ♂ **mMFFaAGG** normale ♀

aufgetreten, da sich dieselben langsamer entwickelten als die weiblichen, und die ♂ meist etwas später schlüpften, auch waren unter den ♂ mehrere recht kümmerliche Exemplare von geringer Größe. Bei beiden Zuchten traten gynandromorphe ♂ auf. Die eine Zucht ergab 85 normale ♂, 13 gynandromorphe ♂ und 53 ♀, die andere 75 normale ♂, 11 gynandromorphe ♂ und 48 ♀. Da aus beiden Gelegen gynandromorphe ♂ resultierten, dürften bei beiden die Väter ♂ erster Type gewesen sein. Theoretisch sollte in der F₁-Generation das Verhältnis der normalen ♂ zu den gynandromorphen ♂ und zu den ♀ sein wie 10:1:5, aus den beiden Zuchten ergibt sich hingegen im Mittel das Verhältnis 7,9:1,2:5. Es wurden mithin einige wenige gynandromorphe ♂ zu viel und wesentlich zu wenig normale ♂ erhalten, immerhin ist die Uebereinstimmung in Anbetracht der verlustreichen Zuchten noch ziemlich gut. Zwei weitere Gelege dieser Kreuzung wurden von mir befreundeten Entomologen erzogen, leider verliefen beide Zuchten sehr verlustreich, es wurden nur sehr wenige und nur ganz kümmerliche Exemplare erhalten. Aus dem einen Gelege wurden wie bei meinen Zuchten neben normalen ♂ und ♀ auch einige gynandromorphe ♂ erzogen, aus dem anderen nur normale ♂ und ♀, letzteres Gelege könnte daher vielleicht als Vater ein ♂ zweiter Type gehabt haben.

Die bei diesen Kreuzungen erhaltenen gynandromorphen ♂ (siehe Taf. III, fig. 7, 10, 11 und 12) sind von denen bei der Kreuzung V erhaltenen wesentlich verschieden. Die Tiere sind zwar auch hier normalen ♂ bis auf die Färbung vollkommen ähnlich, auch tritt die gynandromorphe Färbung in Mosaikform sowohl auf der Ober- und Unterseite der Flügel, wie auch auf den Behaarungen des Körpers, der Füße und der Palpen auf, nur ist das Muster des Mosaiks weit gröber, die gynandromorph gefärbten Teile bestehen aus größeren Flecken und Streifen. Auf den Flügeln haben sie meist die Form von Streifen, die den Adern parallel verlaufen. Die gynandromorphe Färbung ist meist hell graubraun, etwa wie die Grundfarbe der hellen var. *japonica* ♀, bei einigen Stücken jedoch ist sie fast so dunkel wie bei den dunkelsten var. *japonica* ♀. Die Ausdehnung der gynandromorphen Teile variiert sehr stark, bei manchen Stücken ist nur ein schmaler Streifen auf einem Flügel vorhanden, bei anderen ist über die Hälfte der Flügel gynandromorph gefärbt.

$$\text{IX. } \textit{dispar} \text{ } \delta \times \frac{\textit{dispar} \text{ } \delta}{\textit{var. japonica} \text{ } \text{f}} \text{ } \text{f}$$

Das *dispar* ♂, das bei dieser Kreuzung als Vater diente,

stammte aus der Zucht eines Berliner Geleges. Als Futter wurde bei der Zucht ausschließlich Löwenzahn verwendet, die erhaltenen Falter waren wesentlich kleiner und schwächer als solche, die mit normalem Futter (Eiche) erzogen wurden (Spannweite der Vorderflügel für Tiere aus der Zucht mit Löwenzahn bei den ♂ ca. 34 mm und bei den ♀ ca. 52 mm, hingegen bei den Tieren aus der Zucht mit Eiche bei den ♂ ca. 46 mm und bei den ♀ ca. 70 mm). In der Färbung und Zeichnung trat keine größere Änderung auf, doch brauchten die mit Löwenzahn gefütterten Raupen etwa drei Wochen länger bis zur Verpuppung, als die mit normalem Futter gezüchteten. Jedenfalls haben die erzielten Falter durch dieses ungewohnte, den Raupen wenig zusagende Futter eine Schwächung ihrer Konstitution erfahren, und ist es sehr wahrscheinlich, daß hierbei auch die Potenzen der Erbfaktoren erniedrigt wurden.

Für die Berechnung der F₁-Generation dieser Kreuzung erhält man:

Eltern:	MMFFAAGG	MmFFAaGG
Gameten:	MFAG	MFAG MFAG mFaG mFaG
F ₁	MMFFAAGG MMFFAAGG	MmFFAaGG MmFFAaGG

Wäre das väterliche *dispar* ♂ von normaler Potenz gewesen, so würden nach den gemachten Annahmen die beiden ersten Kombinationen der F₁-Generation normalen ♂, die beiden letzteren normalen ♀ entsprechen, in der F₁-Generation wären mithin je 50% normale ♂ und ♀ zu erwarten. Die Zuchtergebnisse widersprechen dieser Erwartung, indem neben normalen ♂ auch gynandromorphe resultierten. Es muß daher angenommen werden, daß, wie oben vermutet, die Potenzen der Erbfaktoren des als Vater verwendeten *dispar* ♂ tatsächlich niedriger waren als die normalen. Unter dieser Voraussetzung entspricht die zweite Kombination in der F₁-Generation noch immer normalen ♂ und die beiden letzten Kombinationen normalen ♀. Bei den in der ersten Kombination auftretenden Geschlechtsbestimmern MMFF, bei denen aber das eine M und F niedrigere Potenzwerte als die normalen besitzt, würden die männlichen Faktoren noch über die weiblichen dominieren, da wir ja fanden, daß bei normalen Potenzen die Kombination MMFF auch noch einem ♂ entspricht. In der Kombination der

Erbfaktoren der sekundären Geschlechtscharaktere AAGG, wo das eine A und G niedriger potenziert ist als normal, sollte das epistatische Minimum für das Entstehen rein männlicher sekundärer Geschlechtscharaktere nicht mehr erreicht werden und mithin Gynandromorphismus auftreten. Da wir bei normalen Potenzwerten bei der Kombination AAGG schon gynandromorphe ♂ erhielten, so ist obige Annahme wahrscheinlich.

Würde also das väterliche *dispar* ♂ Potenzwerte für die Erbfaktoren gehabt haben, die niedriger sind als die normalen, so wären in der F₁-Generation zu erwarten $\frac{1}{4}$ normale ♂, $\frac{1}{4}$ gynandromorphe ♂ und $\frac{2}{4}$ normale ♀. Die ohne Verlust verlaufene Zucht dieser Kreuzung ergab 80 normale ♂, 73 gynandromorphe ♂ und 149 normale ♀. Die Uebereinstimmung mit der Erwartung ist eine so gute, daß die gemachte Annahme, das als Vater verwendete *dispar* ♂ sei in Bezug auf die Erbfaktoren von niedrigerer Potenz gewesen wie normal, wohl als richtig zu betrachten ist.

Die gynandromorphen ♂ (siehe Tafel III, fig. 6, 8 und 9) dieser Zucht sind denen bei der Kreuzung VIII erhaltenen ganz ähnlich. Die gynandromorphe Färbung tritt auch hier mosaikförmig in Flecken und Streifen auf den Schuppen und der Behaarung auf, der Farbe der gynandromorphen Teile ist hell graugelb, ähnlich der Grundfarbe der *dispar* ♀ aus Nord-Deutschland.

Fassen wir die Resultate aller Kreuzungsversuche zusammen, so kommen wir zu dem Schlusse, daß sie sich mit Hilfe der von Goldschmidt aufgestellten Hypothesen über die Vererbung des Geschlechtes und der sekundären Geschlechtscharaktere sehr einfach und klar erklären lassen. Sind die elterlichen Tiere solche, deren Erbfaktoren Potenzwerte besitzen, wie sie bei normal entwickelten Tieren auftreten, so genügen nur vier Annahmen über die quantitativen Werte der Potenzen der Erbfaktoren, mit Hilfe derer sich die Zusammensetzung der F₁-Generation der primären, wie auch sechs verschiedener abgeleiteter Rassenmischlinge mit einer Genauigkeit voraus berechnen ließ, die in Anbetracht der schwierigen und verlustreichen Zuchten als befriedigend zu bezeichnen ist.

Interessant sind die Befunde bei der Kreuzung IX, die als sehr wahrscheinlich ergaben, daß es möglich ist, die Potenzwerte der Erbfaktoren des *dispar* ♂ durch Fütterung der Raupen mit einem diesem ungewohnten und nicht zusagenden Futter zu erniedrigen. Bei dieser Fütterung wurde die Konstitution der Tiere geschwächt, und in Folge dieser Schwächung trat wohl eine Abnahme der Potenz der Erbfaktoren auf.

Die in der Natur sehr selten auftretenden gynandromorphen

♂ von *dispar* könnten wohl auch aus einer Kreuzung eines durch äußere Einflüsse geschwächten und folglich niedrig potenzierten *dispar* ♂ mit einem normalen ♀ entstanden sein. Wie Goldschmidt aus den Zuchtversuchen von Brake folgert, tritt eine solche Erniedrigung der Potenzwerte der Erbfaktoren auch durch Inzucht auf. Brake soll bei fortgesetzter Inzucht von var. *japonica* gynandromorphe ♀ und bei einer achten Inzucht sogar gynandromorphe ♂ erhalten haben. Die Erscheinung des Auftretens von Gynandromorphismus bei mehrfacher Inzucht ist bis jetzt bei anderen Lepidopteren nicht beobachtet worden¹, so daß ich glaube vermuten zu dürfen, daß bei Brakes „Inzucht“-Versuchen entweder versehentlich ♂ verwendet wurden, die nicht rasserein waren, wie dies auch Prof. Standfuß (loc. cit.) für wahrscheinlich hält, oder daß vielleicht die Gynandromorphen durch Zuchten entstanden, bei denen die Konstitution eines der elterlichen Tiere erhebliche Schwächungen erfuhren. Die wichtige Frage, wie diese Erniedrigung der Potenzwerte der Erbfaktoren zustande kommt, wird zu ihrer Beantwortung noch viele, jahrelange Zuchtexperimente bei fortgesetzter Inzucht und solcher mit die Konstitution der Falter schwächenden Bedingungen (Hungerzuchten und Fütterung mit den Raupen nicht zusagendem Futter) erfordern.

ooo

Nachschrift.

Erst bei der Korrektur meiner Arbeit erfuhr ich aus dem Literaturverzeichnis des in 2. Auflage kürzlich erschienenen Werkes von E. Bauer „Einführung in die experimentelle Vererbungslehre“, daß Prof. Goldschmidt² im 4. Hefte des Bandes 11 der Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre eine neue Arbeit über die weiteren Erfolge seiner Kreuzungsversuche mit *dispar* und var. *japonica* veröffentlicht hat. Mir ist diese sehr interessante Arbeit nicht bekannt geworden, da die Zeitschrift, in der sie erschien, in den Zürcher Bibliotheken

¹ Vergleiche die ausführlichen Mitteilungen hierüber von Prof. Standfuß, Mitteilungen d. Schweiz. entom. Ges., Bd. XII, Heft 4, pag. 107—109.

² Goldschmidt u. Poppelbaum, Erblchkeitsstudien an Schmetterlingen II. Zeitschr. für ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre, Band 11, Heft 4.

leider nicht erhältlich ist. Ich möchte nur in Kürze zu dieser neueren Arbeit von Goldschmidt einige Bemerkungen machen, die mir von Wichtigkeit zu sein scheinen.

Goldschmidt berichtet ausführlicher über die bereits in der Münchener mediz. Wochenschrift, 1913, Heft Nr. 30 erschienenen vorläufigen Mitteilung erwähnten Zuchten der Kreuzungen zwischen var. *japonica* ♂ und *dispar* ♀, die in der F₁-Generation nur ♂ und ♂ ganz ähnliche Tiere ergab. Die bei diesen Kreuzungen verwendeten *dispar* ♀ hatten als Großeltern Individuen, die mit einem den Raupen nicht sehr zusagenden Futter, mit Fichtennadeln gefüttert wurden, die Eltern selbst stammen aus einer Inzucht, die normal gefüttert wurde. Goldschmidt schreibt nun: „1912 traten zuerst die Weibchenmännchen (in ♂ verwandelte ♀ nach meiner Bezeichnung) auf, wurden aber nicht in ihrer Bedeutung erkannt. Die entscheidenden Zuchten kamen 1913 aus den genannten *dispar* ♀ gekreuzt mit frisch importierten, also zuverlässig reinen *japonica* ♂.“ Das Resultat der ausgezeichnet gediehenen Zuchten aus drei dieser Kreuzungen waren 408 ♂ und 71 Tiere, die echte ♂ zu sein schienen, aber durch ganz feine weiße Flecken auf den Flügeln auffielen. Letztere sind ♂ von der Art wie das auf Tafel III, Fig. 3 abgebildete, was aus den von Goldschmidt gegebenen Abbildungen ersichtlich ist. Diese Ergebnisse von Goldschmidt sind mithin vollkommen im Einklang mit den Resultaten der zahlreichen analogen Zuchten von meinem hochgeehrten Kollegen Prof. Dr. M. Standfuß und mir. Die Erklärung, die Goldschmidt für diese Zuchtergebnisse gibt, ist mit der in meiner Arbeit gegebenen insofern identisch, daß auch Goldschmidt annimmt, daß die Potenzwerte der Geschlechtsbestimmer, wie der Erbfaktoren der sekundären Geschlechtscharaktere bei var. *japonica* höhere sind als bei *dispar*. Hingegen schreibt Goldschmidt das erhaltene Resultat „nur“ den verwendeten *dispar* ♀ zu, die „besonders niederpotent“ sein sollen. Leider hat er keine Kreuzungen zwischen seinen „frisch importierten, also zuverlässig reinen“ var. *japonica* ♂ und normalen *dispar* ♀ vorgenommen, durch die Resultate einer solchen Zucht hätte entschieden werden können, ob wirklich das „besonders niederpotente“ *dispar* ♀ oder das „zuverlässig reine“ var. *japonica* ♂ die Ursache der interessanten Vererbungserscheinung war.

Nach den Versuchen von Kollegen Standfuß und mir muß ich annehmen, daß wenigstens die von uns verwendeten var. *japonica* ♂ so hochpotent waren, daß sie bei den Kreuzungen mit *dispar* ♀ von vollkommen normaler Potenz ausschlaggebend waren. Ich möchte nur erwähnen, daß wir insgesamt 71 Kreuzungen mit dem gleichen Resultat, abgesehen von den außer-

ordentlich wenigen Fällen, für die ich eine Erklärung zu geben versuchte, durchgeführt haben. Bei diesen Kreuzungen stammten die var. *japonica* ♂ aus 8 verschiedenen Gelegen, die im Jahre 1911 und 1912 von zwei verschiedenen Händlern uns besorgt wurden, die *dispar* ♀ stammten aus 12 verschiedenen Gelegen, die von drei verschiedenen Orten, von Berlin, Meißen und der Riviera bezogen wurden. Es wäre nun wohl sehr wenig wahrscheinlich, daß alle die von uns verwendeten *dispar* ♀ besonders niederpotent gewesen wären.

Wenig wahrscheinlich scheint es mir auch zu sein, daß die Potenz der Erbfaktoren der von Goldschmidt verwendeten *dispar* ♀ schon durch ein-, resp. zweimalige Inzucht so stark erniedrigt werden konnte, daß dies für die Zuchtergebnisse bestimmend gewesen wäre. Jedenfalls konnte ich bei von mir durchgeführten zweiten Inzuchten von *dispar* und auch var. *japonica* nicht die geringste Schwächung in der Konstitution der Inzucht-Tiere gegenüber den großelterlichen Individuen wahrnehmen. Daß die in einer Generation vorgenommene Fütterung mit Fichtennadeln die Ursache für die Erniedrigung der Potenz der Erbfaktoren wäre, kann ich auch nicht glauben, denn wenn auch Fichtennadeln sicherlich kein ganz normales Futter für *dispar*-Raupe sind, so findet man solche in der freien Natur doch häufig auf Nadelholz, so besonders südlich der Alpen, wo *dispar* sogar als Schädling im Nadelholz auftritt.¹

Sowohl Prof. Standfuß wie auch ich sind auch jetzt noch der Ansicht, daß die Verschiedenheit der Resultate, die wir und Brake bei den Zuchten der Kreuzungen zwischen var. *japonica* ♂ und *dispar* ♀ erhielten, nur dadurch ihre Erklärung finden kann, daß die von uns verwendeten var. *japonica* ♂ in bezug auf die Stärke der geschlechtsbestimmenden Erbfaktoren von höherer Potenz waren als die von Brake benützten var. *japonica* ♂.

Goldschmidt berichtet in seiner Arbeit auch über die Resultate von vier Kreuzungen zwischen den ♂ der Kreuzung („zuverlässig reines“ var. *japonica* × „schwach potenziertes“ *dispar* ♀) und „schwachpotenzierten“ *dispar* ♀. Die Ergebnisse stimmen mit den meinigen überein, nur daß ich bei ihrer Erklärung das var. *japonica* ♂ als hochpotent ansehe.

Ein Eingehen auf die weiteren, außerordentlich interessanten Mitteilungen von Goldschmidt ist mir hier nicht möglich. Ich möchte nur noch erwähnen, daß Goldschmidt auch über neue Kreuzungsversuche berichtet, die seine Annahme beweisen

¹ Vergleiche: Judeich und Nitsche, Lehrbuch der mitteleuropäischen Forstinsektenkunde, Band II, p. 795; weiter liegen auch persönliche Beobachtungen von Standfuß im Tessin und von mir an der Riviera vor.

sollen, daß bei Inzucht der var. *japonica*-Falter die Potenz der Erbfaktoren herabgesetzt wird.

Allerdings bemerkt nun Goldschmidt auch, daß es möglich sein könnte, daß die Inzucht selbst nicht die Ursache dieser Erscheinung wäre, sondern die Zucht unter ungewohnten Bedingungen. Zu einer ähnlichen Vermutung bin ich in meiner Arbeit durch die Resultate der Kreuzung IX gelangt. Jedenfalls werden noch zahlreiche weitere Zuchtversuche vorgenommen werden müssen, bis wir einen genaueren Einblick in diese interessanten, aber sehr verwickelten Erscheinungen bei der Vererbung bekommen werden.

A. Sch.

