

4.

**„Umfeldschwarz“ (u),
eine neue Mutation des Flügelmusters von
Ephestia kühniella Zell.
(Lep. Pyral.).**

Von
Henning Lemche.

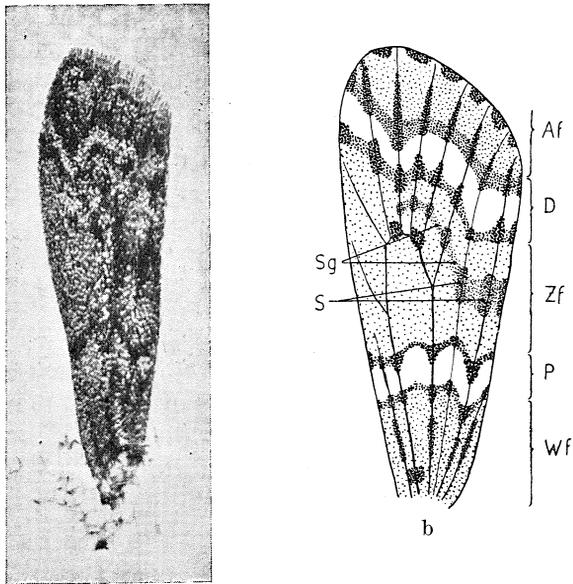
(Aus dem Zoologischen Laboratorium der Königl. Tierärztlichen
und Landwirtschaftlichen Hochschule, Kopenhagen).

Vor etwa zehn Jahren wurde bei einem im Zoologischen Laboratorium durch mehrere Generationen gezüchteten Stamm von *Ephestia kühniella* Zell. eine Mutation beobachtet, die sich am Zeichnungsmuster der Flügel auswirkte. Mehrere Umstände verhinderten damals die Veröffentlichung dieses Befundes. Da ich jedoch auf einem Umweg auf das Studium des Flügelmusters dieser Spezies zurückgekommen bin, habe ich mich entschlossen, eine kurze Mitteilung darüber zu veröffentlichen.

Das Ausgangsmaterial der Versuche stammt aus einem in einer Kopenhagener Dampfmühle gesammelten, faustgrossen Klumpen raupenhaltigen Gespinstes. Die aus schlüpfenden Motten wurden untereinander gepaart und mehrere Generationen hindurch in reiner Inzucht, mit geringfügigen Abweichungen nach der von Kühn & Henke (1929) beschriebenen Methode, weitergezüchtet. Als Futter diente Weizenmehl, das in einem gewöhnlichen Paraffinofen auf 60° C erhitzt wurde, wodurch die ursprünglich immer vorhandenen Mehlmilben beseitigt und eine Verunreinigung der Zuchten durch fremde *Ephestia*-Eier mit Sicherheit vermieden wurde. Die Zuch-

ten wurden zuerst bei Zimmertemperatur, von Generation VIII ab jedoch ständig bei 18° C gehalten.

Die Benennung der Zeichnungselemente wurde im wesentlichen im Anschluss an Kühn & Henke (1929) durchgeführt. Die Anzahl der Elemente einiger Zeichnungen ist jedoch in Abbildung 1 b auf Grund einer in



a Abb. 1. *Ephestia kühniella*.

a) Rechter Flügel eines wildfarbigen Individuums. b) Schema des Flügelmusters. Af Aussenfeld. P und D Querbinden. S Schatten. Sg Schattengrund. Wf Wurzelfeld. Zf Zentralfeld.

einer späteren Arbeit näher zu diskutierenden, genauen Analyse des Musters etwas geändert.

Die Untersuchung wurde mit Unterstützung des Carlsberg-Fonds durchgeführt. Den Herren Professoren A. Kühn (Berlin) und M. Thomsen (Kopenhagen) bin ich für ihre freundliche Hilfe und wertvollen Ratschläge zu bestem Dank verpflichtet.

Bei den aus meiner Zucht 2 gezüchteten Stämmen trat schon früh eine auffallende Varietät auf; das Zentralfeld war verhältnismässig hell und sehr gleichmässig gefärbt, alle Zeichnungselemente — besonders

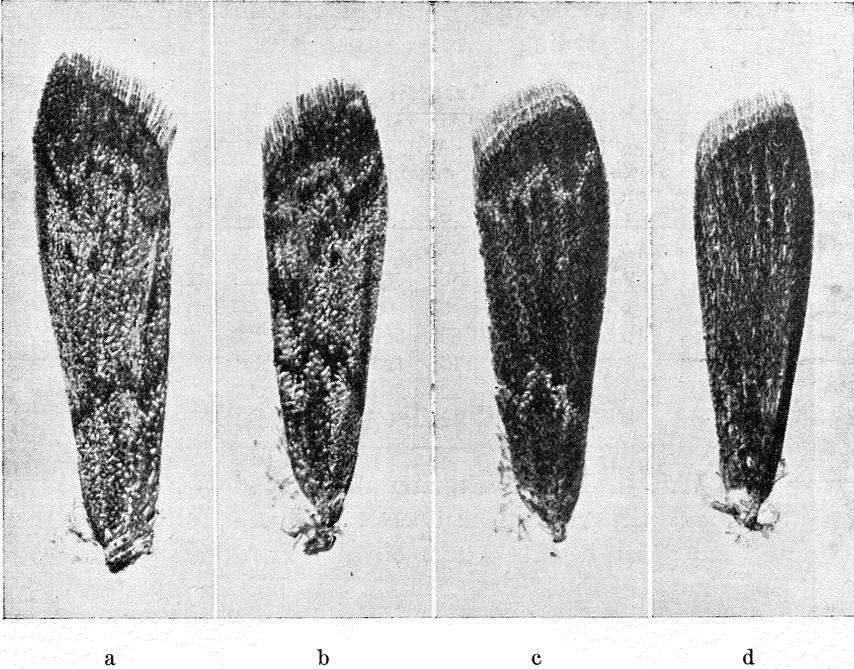


Abb. 2. *Ephestia kühniella*.

a) Rechter Flügel. Umfeldschwarz ohne Schatten. b) Linker Flügel. Umfeldschwarz mit Schatten. c) Linker Flügel. Schwarz (aus Stamm XIX von Kühn). d) Linker Flügel. Schwarz und Umfeldschwarz.

das Aussenfeld, das mit den angrenzenden Zeichnungselementen zu einer dunklen Partie zusammenfloss, in welcher die Abgrenzung der Elemente kaum zu erkennen war — waren auffallend stark geschwärzt. Die entsprechende Verdunkelung des Wurzelfeldes war in gewissen Fällen kräftig (Abb. 2 b), konnte aber bis zum

Verschwinden variieren (Abb. 2 a). Wurden solche Individuen mit einander gepaart, so entstand sofort eine reine Rasse, die diese Zeichnung aufwies. Die Ergebnisse der Kreuzungsversuche, die in der folgenden Tabelle zusammengestellt sind, zeigen eindeutig, dass diese Varietät („Umfeldschwarz“) durch ein einziges, rezessives Gen (u) bedingt wird.

Tabelle I.

Kreuzungstypus ♂ × ♀	Anzahl Zuchten	Umfeldschwarz		Wildfarbig		Gesamtanzahl			
		♂	♀	♂	♀	Gefunden		Errechnet	
						uu	Wildf.	uu	Wildf.
uu × uu	14	564	494	0	0	1058	0	1058	0
uu × Uu	2	45	57	60	69	102	129	115,5	115,5
Uu × uu	1	19	5	33	20	24	53	38,5	38,5
Uu × Uu	18	156	162	655	684	318	1339	414	1243
UU × uu	4	0	0	158	123	0	281	0	281
uu × UU	4	0	0	224	233	0	457	0	457
Uu × UU	3	0	0	124	87	0	211	0	211

In einigen Fällen stimmen die gefundenen Werte nicht mit den errechneten überein, was zum Teil durch die unten zu besprechende, längere Entwicklungszeit der Umfeldschwarz-Tiere bedingt ist. Ich konnte stets beobachten, dass bei Aufspaltung in F_2 oder bei Rückkreuzung mit der reinen Rasse zunächst ausschliesslich wildfarbige Individuen (UU und Uu), dann einzelne uu-Tiere und schliesslich nur uu-Individuen ausschlüpfen. Demnach verschieben sich die Zahlenverhältnisse zugunsten der wildfarbigen Tiere, wenn die Zucht zu früh abgebrochen oder die Entwicklung aus anderen Ursachen verzögert wird. Die längere Entwicklungszeit der uu-Individuen bedeutet, dass sich die Raupen langsamer entwickeln und daher im Nahrungskampf benachteiligt sind; hierdurch lässt sich das häufige Defizit an uu-Individuen in den gefundenen Werten erklären. In einigen Fällen können aber die Abweichungen nicht auf

diese Weise gedeutet werden; möglicherweise werden sich die Erbliehkeitsverhältnisse künftig als komplizierter erweisen, als hier angenommen ist.

Die grösste Abweichung von dem erwarteten Resultat ergab sich in den Zuchten Nr. 173 und Nr. 182 ($Uu \times Uu$), welche überhaupt keine Tiere mit Umfeldschwarz enthielten, obwohl diese den vierten Teil hätten ausmachen sollen (18 bzw. 30). Da die Eltern aus derselben Zucht der F_1 -Generation stammten, ist die Möglichkeit der Befruchtung durch ein wildfarbiges Individuum ausgeschlossen. Der Fehler kann auch nicht in der Stammzucht 154 liegen, da eine dritte von ihr stammende Zucht, Nr. 196, eine völlig typische Aufspaltung ergab: 21 : 73 (errechnet 23,5 : 70,5). Zucht 154 muss also die erwartete Anlage für u enthalten haben (aus der uu -Zucht Nr. 118, von der das Muttertier stammte). Eine Verwechslung der Eier ist unwahrscheinlich, da ich persönlich alle Arbeiten unter Beobachtung weitestgehender Sicherheitsmassnahmen vorgenommen habe. Da alles Mehl durch Erwärmen „sterilisiert“ worden war — und zwar bereits vor dem Ansatz von Zucht 154 — ist auch die Einmischung fremder, lebensfähiger Eier ausgeschlossen. Ebenso unmöglich erscheint eine spätere Infektion durch fremde Individuen, weil alle diese Zuchten in verschraubten Einmachgläsern gehalten wurden, welche nicht vor dem Ausschlüpfen der ersten Tiere geöffnet wurden. Als mir auffiel, dass nicht wie sonst eine Reihe uu -Tiere als letzte in den Zuchten 173 und 182 auftraten, konnte ich gerade noch eine einzige Zucht, — 243 — aus zwei der letzten Individuen erzielen; die von dieser Zucht stammenden 112 Individuen weisen jedoch ebensowenig Zeichen von Umfeldschwarz auf.

Eine Erklärung dieses merkwürdigen Ausfalls von Umfeldschwarz in den genannten Zuchten lässt sich entweder durch die Annahme einer Rückmutation im Muttertier zur Zucht 154 geben, oder durch die Voraussetzung, dass der Charakter u unter gewissen äusseren Umständen dominant sein kann, obwohl er normalerweise rezessiv ist. Ist nun das u -Weibchen, welches für Zucht 154 Muttertier war, eine solche heterozygote Abweichung gewesen, so werden seine Nachkommen mit einem wildfarbigem Männchen aus halb heterozygoten, halb homozygoten, wildfarbigem Individuen bestehen, deren Nachkommen eine Aufspaltung aufweisen oder vermissen lassen, je nachdem, welche Individuen man benützt.

Es ergab sich nach und nach, dass die Einzelheiten der Farbzeichnung bei dieser Varietät ebenso verschiedenen auftreten wie bei den wildfarbigen. So hat sich zum Beispiel bei uu-Individuen stets eine Aufspaltung in Bezug auf die Faktoren H und F (Helligkeit und Farbe) ergeben (vgl. Kühn & Henke 1929), so dass zumindest diese Faktoren nicht in unmittelbarem Zusammenhang mit der Ausbildung von Umfeldschwarz stehen. Auch der Schattengrund (d. h. die Zwischenräume zwischen den Schattenflecken) kann fehlen oder vorhanden sein. Schliesslich ist es gelungen, durch Aufspaltung nach Kreuzung mit einem Stamm ohne S_4 , uu-Individuen ohne Schatten zu züchten, wodurch die Varietät etwas an Charakter verliert (Abb. 2 a). Die Querbinden variieren ebenfalls wie bei den wildfarbigen, wenn sie auch immer kräftig sind; doch liegen hier die Verhältnisse nicht ganz klar. Umfeldschwarz manifestiert sich also hauptsächlich darin, dass jedes Zeichnungselement kräftiger entwickelt ist als es der übrige Genbestand bewirken würde. Dies kommt besonders im Wurzelfeld und im Aussenfeld zum Ausdruck.

Wie verhält sich nun aber dieser rezessive Faktor zu dem gleichfalls rezessiven Faktor für Schwarz (b)? Versuche, meinen Stamm uu mit einem mir von Herrn Professor Kühn gütigst überlassenen, schwarzen Stamm (Abb. 2 c) zu kreuzen, ergaben (siehe Tab. II), dass die beiden Gene unabhängig voneinander sind; sie spalteten nach folgendem Schema auf:

P.	schwarz × Umfeldschwarz		
	↓		
F ₁	nur wildfarbig		
	↓		
F ₂	9 wildfarbig	3 Umfeldschwarz	3 schwarz
	1 schwarz und Umfeldschwarz.		

Tabelle II.

Kreuzungs- typus ♂ × ♀	Anzahl Zuch- ten	Umfeld- schwarz		Schwarz		Wild- farbig		Verhältnis uu : bb : wildf.	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	Gefunden	Errechnet
uu, BB × UU, bb	1	0	0	0	0	34	37	0 : 0 : 71	0 : 0 : 71
Uu, Bb × UU, bb	1	0	0	16	16	27	17	0 : 32 : 44	0 : 38 : 38
Uu, Bb × Uu, Bb	3	21	23	38	33	92	77	44 : 71 : 169	53,3 : 71,0 : 159,8

Eine Rückkreuzung mit dem schwarzen Stamm enthielt also annähernd gleich viele wildfarbige und schwarze Individuen, was jedoch völlig damit übereinstimmt, dass sowohl meine uu-Stämme als auch der mir überlassene bb-Stamm (vgl. Kühn & Henke 1929) bei Kreuzungen mit wildfarbigen Stämmen normalerweise ein Defizit an rezessiven Formen aufweisen. — Das Auftreten von bedeutend weniger uu-Individuen als bb-Tieren ist wohl dahin zu deuten, dass Individuen mit der Formel uu, bb schwarz werden, also Schwarz über Umfeldschwarz epistatisch ist. Damit ist jedoch die Epistasie noch nicht endgültig bewiesen, da die selektive Sterblichkeit, die wir aus anderen Versuchen für beide Formen kennen, hier auch störend sein könnte, falls sie für uu-Tiere grösser ist als für schwarze. (Die errechneten Zahlen in Tab. II wurden unter der Annahme ermittelt, dass Schwarz über Umfeldschwarz epistatisch ist).

Diese Epistasie des schwarzen Faktors ist aber vielleicht nicht vollkommen, da die schwarze Ausgangsrasse sehr charakteristische, weisse Pw und Dw aufweist (Abb. 2 c), die bei einigen wenigen Individuen aus F₂ verschwunden oder stark geschwächt sind (Abb. 2 d). Von solchen fanden sich 3 ♂♂ und 2 ♀♀ in einer der drei F₂-Zuchten, 1 ♂ in der zweiten, und 3 ♂♂ und 5 ♀♀ in der dritten (in Tab. II unter den übrigen bb-Individuen aufgeführt). In dem rein schwarzen Stamm wurden sie nie beobachtet, ebensowenig in Zucht 337, wo das Gen u heterozygot vorkam. Eine Zucht aus

zweien solcher rein schwarzen Individuen ergab — abgesehen von zwei wildfarbigen, die unzweifelhaft als Raupen infolge eines Versehens beim Züchten anderswoher beigemischt wurden — ausschliesslich rein schwarze Nachkommen ohne weisse Pw und Dw. Hierfür gibt es zwei mögliche Erklärungen. Entweder hatten diese Individuen die Formel uu, bb, und das Gen u bewirkte das Verschwinden der weissen Binden bei bb-Tieren, oder aber die benutzten uu-Tiere enthielten ein weiteres, auf Dw und Pw wirksames, rezessives Gen, welches sich in der erwähnten, rein schwarzen Zucht homozygot auswirkte, wodurch die weissen Binden zum Verschwinden gebracht wurden (vgl. Hügel 1933).

Einige weitere, kleinere Verschiedenheiten in der Stärke des Farbmusters sind vielleicht auf das heterozygote Vorhandensein rezessiver Gene zurückzuführen, so u. a. uu-Flügel mit sehr kräftig gefärbtem Wurzelfeld gegenüber normalen uu-Flügeln; solche Tiere könnten vielleicht durch die heterozygote Anlage für Schwarz erklärt werden. Infolge der Inanspruchnahme durch andere Arbeiten konnte ich dieser und anderen kleineren Abweichungen nicht weiter nachgehen.

Wie bereits oben erwähnt, weisen die umfeldschwarzen Tiere eine verlangsamte Entwicklung auf. Um diese Verzögerung besser charakterisieren zu können, habe ich die Entwicklungszeiten sämtlicher Individuen einer zufällig herausgegriffenen Generation (VII*) in Zehntageabschnitten berechnet und die gewonnenen Zahlen für Männchen und Weibchen, typische und umfeldschwarze Tiere durch Variationspolygone in Abb. 3 dargestellt. Es ergibt sich hieraus, dass bei den typischen Tieren kein Unterschied zwischen den beiden Geschlechtern vorkommt, dass jedoch die umfeldschwarzen

*) Diese Generation enthält rein typische, rein umfeldschwarze Zuchten und solche mit Ausspaltung beider Formen.

Individuen eine deutlich verzögerte Entwicklung aufweisen, und zwar gilt dies in höherem Masse für die Weibchen als für die Männchen. Die Unterschiede sowohl zwischen den typischen und den umfeldschwarzen Tieren als auch zwischen den beiden Geschlechtern die-

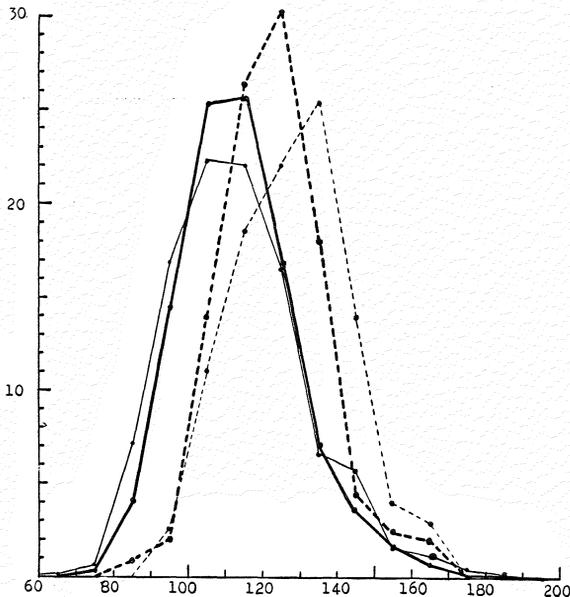


Abb. 3. *Ephestia kühniella*.

Abszisse: Entwicklungszeiten sämtlicher Individuen der Generation VII, in Zehntageabschnitten angegeben. Ordinate: % ausgeschlüpfter Tiere. Ausgezogene Striche: Typische Tiere. Gestrichelt: Umfeldschwarze Tiere. Dicke Striche: ♂♂, dünne Striche: ♀♀.

ser letzteren sind statistisch weitgehendst gesichert, wie aus Tabelle III hervorgeht.

Ueber die Ursachen dieser Entwicklungsunterschiede lässt sich nur aussagen, dass sie im Raupenstadium wirksam sein dürften. Als ich nämlich zum Zwecke von Injektionsversuchen (über die wegen ihres negativen Ergebnisses nicht berichtet wird) die Dauer des

Puppenstadiums einiger Individuen beobachtete, zeigte sich, dass uu- und UU-Tiere nach der gleichen Anzahl von Puppentagen ausschlüpfen. Das dadurch bedingte, in einigen Zuchten gefundene Defizit an uu-Individuen wurde bereits oben näher besprochen.

Tabelle III.

	Typische Tiere		Umfeldschwarze Tiere	
	♂	♀	♂	♀
Anzahl Individuen in Generation VII.....	1433	1395	251	173
Mittlere Entwicklungszeit in Tagen.....	144,30	113,60	122,85	127,95
Mittlerer Fehler der Entwicklungszeit (m).....	0,41	0,48	0,88	1,19
Standard-Abweichung in Tagen	15,50	17,92	13,96	15,70
Differenz der Entwicklungszeiten in Tagen .	0,70	8,55	14,35	5,10
Dreifacher mittlerer Fehler der Differenz: $\frac{1}{3} \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$	1,89	<u>1,29</u>	<u>3,85</u>	<u>3,67</u>

Zusammenfassung.

Bei der Mehlmotte *Ephesia kühniella* Zeller wird ein neues rezessives Gen, Umfeldschwarz (u), nachgewiesen. Seine Wirkung äussert sich in einer kräftigeren Schwärzung aller Flügelzeichnungselemente — besonders des Aussenfeldes und des Wurzelfeldes — als durch den übrigen Genbestand erklärlich ist. Weiter bewirkt es eine gewisse Verzögerung der Raupenentwicklung. Das Gen ist autosomal und liegt in einem anderen Chromosom als das Gen b (schwarz).

Literatur.

- Clausen, K. H. (1937): Kreuzungsanalyse des Zeichnungsmusters zweier Stämme von *Epehestia kühniella* Z. Z. ind. Abst. Vererb.lehre 72.
- Hügel, E. (1933): Ueber das genetische Verhalten der weissen Distalbinde und ihre genetischen Korrelationen zu anderen Merkmalen auf dem Vorderflügel der Mehlmotte *Epehestia kühniella* Zeller. Arch. Entw.mech. 130.
- Kühn, A. (1932): Entwicklungsphysiologische Wirkungen einiger Gene von *Epehestia kühniella* Z. Naturwiss. Jahrg. 20.
- (1935): Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an *Epehestia kühniella* Z. Z. ind. Abst. Vererb.lehre 67.
- (1936): Versuche über die Wirkungsweise der Erbanlagen. Naturwiss. Jahrg. 24.
- (1937): Entwicklungsphysiologisch-genetische Ergebnisse an *Epehestia kühniella* Z. Z. ind. Abst. Vererb.lehre 73.
- (1939): Ueber eine geschlechtsgekoppelte Mutation des Zeichnungsmusters (dz) bei *Epehestia kühniella* Z. Biol. Ztrbl. 59.
- (1939b): Vollständige Unterdrückung des Zeichnungsmusters durch eine Mutation der Mehlmotte *Epehestia kühniella* Z. Naturwiss. Jahrg. 27.
- & K. Henke (1929—36): Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Mehlmotte *Epehestia kühniella* Zell. I—VII (1929); VIII—XII (1932); XIII—XIV (1936). Abh. Ges. Wiss. Göttingen N. F. 15.
- — (1935): Ueber einen Fall von geschlechtsgekoppelter Vererbung mit wechselnder Merkmalsausprägung bei der Mehlmotte *Epehestia kühniella* Zeller. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen Biol. N. F. 1.
- Schwartz, V. (1938): Ueber die Vererbung des Ausprägungsgrades der schwarzen Querbindenzeichnung auf dem Vorderflügel von *Epehestia kühniella* Z. Z. ind. Abst. Vererb.lehre 74.
- Strohl, J. & W. Köhler (1935): Die Wirkung eines pleiotropen Gens auf Färbung, Lebensdauer und Fortpflanzungsfähigkeit der Imago bei der Mehlmotte *Epehestia kühniella* Z. Geor. u. Ant. Claraz-Schenkung Ser. Zool. No. 47.
- Whiting, P. W. (1919): Genetic Studies on the Mediterranean Flour-Moth, *Epehestia kühniella* Zell. J. exp. Zool. 28.
- (1927): Reversal of Dominance and Production of a Secondary Sexual Character in the Mediterranean Flour-Moth. Amer. Natural. 61.

Dansk Oversigt.

Hos Pyraliden *Ephestia kühniella* Zell. paavises et recessivt Gen u („Umfeldschwarz“), der dels virker paa Vingemønstret, dels forlænger Larvens Udviklingstid. Paa Vingerne af Dyr, der er homozygote for dette Gen, svæertes Spidsedelen og Roddelen betydeligt stærkere end normalt. Genet er uafhængigt af det alle-rede af Whiting (1919) paaviste recessive Gen b („black“) for sort Vingefarve, idet Krydsninger imellem den melanistiske Stamme og de her beskrevne Dyr giver en typisk 2 Gens Ud-spaltning i 2den Generation. Det er endvidere muligt, at Genet hos Melanisterne bevirker Bortfald af de hvide Baandstriber, der ellers karakteriserer denne Form. Forholdet til de mange andre, navnlig fra tysk Side paaviste Vingemønstergener er derimod for Størstedelen ikke klarlagt.
