

Genetische Untersuchungen über das Schattensystem des Vorderflügels bei *Ephestia kühniella* Zell. (Lep., Pyral.).

Von
Henning Lemche.

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

Vorwort.

Im Dezember 1928 wurde am Zoologischen Laboratorium mit den Untersuchungen über die Zeichnungen der Schmetterlingsflügel begonnen, und sehr bald erwies sich dabei *Ephestia kühniella* Zell. auf Grund ihrer leichten Züchtbarkeit als besonders geeignet.

Schon Whiting (1919 und 1927) hat durch Versuche an dieser Art mehrere erbliche Faktoren nachgewiesen und auf die wichtige Tatsache aufmerksam gemacht, dass bestimmte Zeichnungselemente symmetrisch liegen. Kühn & Henke (1929) zeigten dann weiter, dass man mit 4 Zeichnungssystemen rechnen muss, welche unabhängig voneinander variieren und den von Henke (1928) bei gewissen Geometriden nachgewiesenen Systemen entsprechen.

Von Kühn und seinen Mitarbeitern wurde nach und nach eine ganze Reihe von Genen gefunden, die das Muster beeinflussen; die bis 1936 nachgewiesenen sind in einer Arbeit von Kühn & Henke (1936) zusammengestellt. Später haben Clausen (1937), Schwartz (1938), Kühn (1939, 1939 a), und Lemche (1943) noch andere Gene untersucht; diese erwiesen sich jedoch —

mit Ausnahme eines später zu besprechenden, von Clausen bearbeiteten Gens — als nicht von spezifischer Wirkung auf das Schattensystem.

Die von mir 1928 begonnene Untersuchung wurde durch die Veröffentlichungen von Kühn & Henke (1929) vollkommen überholt. Nachdem ich mit ihrer Abhandlung bekannt geworden war, besuchte ich Herrn Professor Kühn in Göttingen.*) Wir kamen dahin überein, dass ich mich im besonderen dem Studium des Schattensystems widmen sollte, welches System an meinen Stämmen im Vergleich mit den Kühn'schen Tieren viel variabler war. Aus verschiedenen Gründen mussten die Versuche jedoch nach einigen Jahren abgebrochen werden, und es gelang damals nicht, eine Publikation endgültig abzuschliessen. Da entsprechende Resultate bisher aber nicht von anderer Seite gewonnen wurden, habe ich mich nunmehr entschlossen, das vorliegende Material neu zu bearbeiten und zu veröffentlichen. Das in dieser Abhandlung benutzte Schema des Musters von *Ephestia* ist deshalb das früher von Kühn und seinen Mitarbeitern gegebene und entspricht nicht ganz dem in einer neuerdings von mir veröffentlichten Arbeit (Lemche 1943) angewandten Schema.

Bei der vorliegenden Untersuchung habe ich mich technisch ungefähr derselben Methoden wie Kühn und seine Mitarbeiter bedient. (Über einige Abweichungen davon siehe Lemche 1943)**). Die Flügel wurden mit der Spitze nach der Lichtquelle gedreht untersucht.

Einleitung.

Das Muster von *Ephestia kühniella* besteht aus schwarzen und weissen Zeichnungen auf braungrauem Grund (Abb. 1). Die wichtigsten Zeichnungssysteme sind: 1) Die Randflecken, die am Rande zwischen den Adern

*) Ihm bin ich für liebenswürdige Aufnahme sowie für spätere Hilfe und wertvolle Ratschläge zu grossem Dank verpflichtet.

***) Für viele anregende Diskussionen sowie die Beschaffung einer Unterstützung aus dem Carlsberg-Fonds — zwecks Anschaffung von zwei bei den Versuchen notwendigen, grossen Thermostaten und zur Deckung der laufenden Unkosten — sei dem Vorstand des Zoologischen Laboratoriums, Herrn Professor, Dr. M. Thomsen, herzlich gedankt.

liegen. 2) Die Symmetriebinden: Proximal- und Distalbinde, von denen jede aus einem von zwei dunklen Zonen umgebenen, weissen Band besteht. Das Feld zwischen den Symmetriebinden wird Zentralfeld genannt. 3) Zwei Mittelflecken, die an der Discoidalquerader liegen. 4) Das Schattensystem, das bisher als aus einer Reihe von Flecken im distalen Teil des hinteren Zentralfeldes bestehend betrachtet wurde. Einige weitere, unsicherere Elemente brauchen hier nicht erwähnt zu werden.

Nach Kühn & Henke (1929) besteht das Schattensystem aus 4 Flecken, den Schatten S_1 - S_4 , welche auf m_3 , bzw. cu_1 , cu_2 und a_1 liegen. (Hier seien diese Adern m_3 , bzw. cu_{1a} , cu_{1b} , und a_1 genannt). S_1 ist am kleinsten, S_4 zeichnet sich dagegen oft durch besondere Grösse aus. Die schwarze Farbe rührt von den vielen, dicht nebeneinander stehenden, dunklen Zeichnungsschuppen her, wie man sie auch in anderen dunklen Elementen des Flügelmusters findet. Tritt das Schattensystem stark hervor, so sind die Zwischenräume zwischen den einzelnen Schattensystemen mit typischen Uebergangsschuppen ausgefüllt,

welche dadurch charakterisiert sind, dass sie von der Basis bis in die Nähe der Spitze immer schwärzer werden und schliesslich im äussersten Teil wieder an Farbstärke abnehmen (vgl. Kühn & Henke, 1932). Sehr

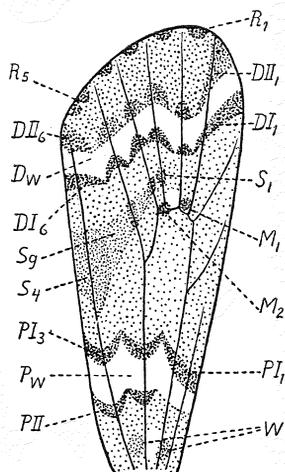


Abb. 1. Schematische Darstellung des Zeichnungsmusters von *Ephestia kühniella* Zeller (Grösstenteils nach Kühn und Mitarbeitern). D_1 , D_w , D_{II} : Distalbinde; P_1 , P_w , P_{II} : Proximalbinde; beide mit weisser Mittelzone. M_1 , M_2 : Mittelflecken. R_1 - R_5 : Randflecken. S_1 - S_4 : Schattensystem. S_g : Schattengrund. W : Wurzelflecken.

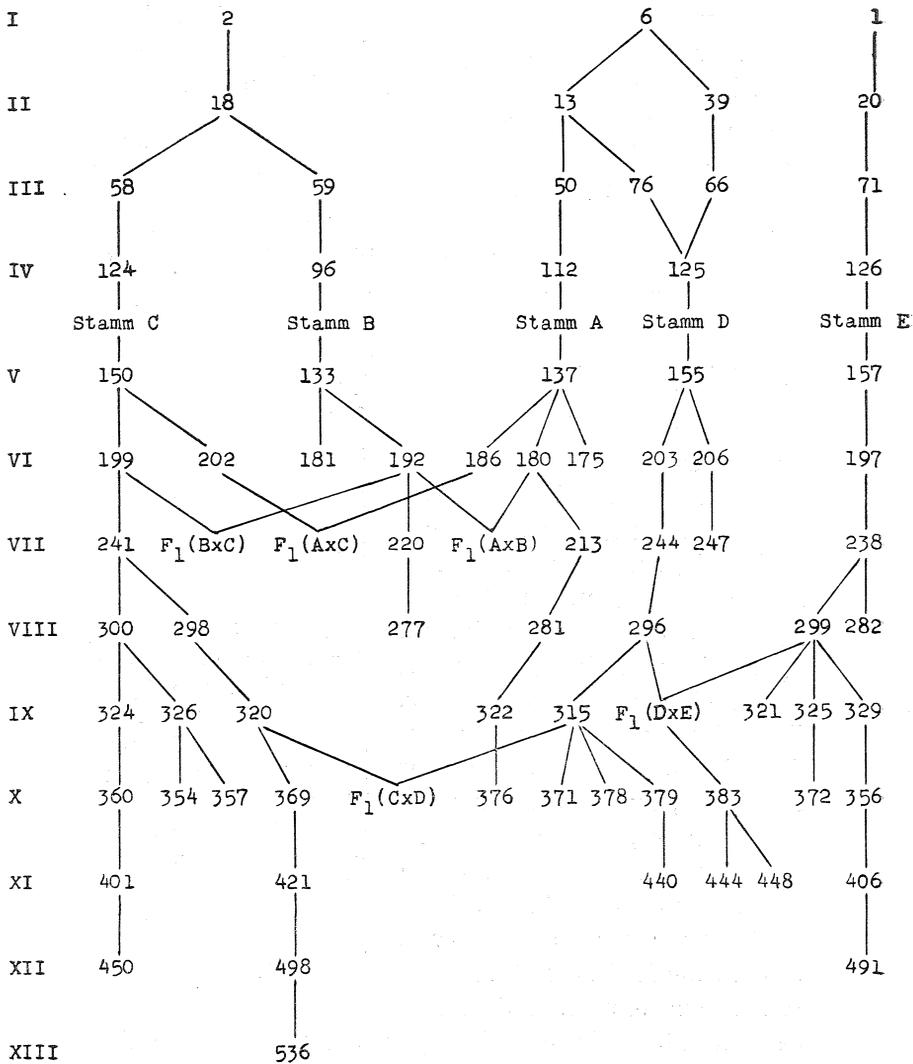


Abb. 2. Stammbaum der besprochenen Zuchten. Die F_2 -Generationen und Rückkreuzungen in der Regel nicht dargestellt. Römische Zahlen: Nummern der Generationen. Arabische Zahlen: Zuchtnummern.

dunkle Uebergangsschuppen lassen sich schwer von dunklen Zeichnungsschuppen unterscheiden; ich bezeichne das ganze, oft mit Uebergangsschuppen besetzte Areal zwischen den Schattenflecken als „Schattengrund“ (Abb. 1, Sg).

Es wurden mehrere Stämme mit möglichst verschieden ausgebildetem Schattensystem ausgewählt, wie aus dem Stammbaum (Abb. 2) und Taf. 1 ersichtlich ist. Drei dieser Stämme, A, B und C, wurden für die Hauptuntersuchung verwendet. Stamm C weist fast gar keine Spur eines Schattensystems auf und ist übrigens auch sonst äusserst schwach gezeichnet (Taf. 1, c). Stamm B (Taf. 1, b) besitzt deutliche Schattenflecke, S_4 ist besonders stark hervortretend, aber die Zwischenräume, der Schattengrund, sind hell. Stamm A (Taf. 1, a) hat noch grössere und dunklere Schattenflecke, die aber durch einen mehr oder weniger hervortretenden Schattengrund aus dunklen Uebergangsschuppen miteinander verbunden sind. Diesem Stamm sehr ähnlich erscheint Stamm E (Taf. 1, e), der einen vielleicht noch etwas grösseren S_4 , dafür aber etwas hellere Zwischenräume, aufweist. Auffallend anders stellt sich das stark ausgeprägte Schattensystem vom Stamm D dar (Taf. 1, d); hier ist der Schattengrund sehr dunkel, S_4 aber gar nicht als selbständiges Zeichnungselement vertreten. Es mussten deshalb bei der Untersuchung des Schattensystems zwei verschiedene Variationsmöglichkeiten auseinandergehalten werden; einmal die Veränderlichkeit der Flecken, die bei der Registrierung auf Grund ihrer sehr wechselnden Grösse und Deutlichkeit als durch die Variation von S_4 repräsentiert betrachtet wurden — und zweitens die Variation des bindenartigen Schattengrundes. Im letzteren Fall sollte eigentlich nur die Variation der Schwärzung des Schattengrundes registriert werden; infolge technischer Schwierigkeiten musste ich mich jedoch entschliessen, sie als durch den Gesamteindruck

der Stärke des Schattensystems ausserhalb S_4 repräsentiert zu betrachten; diesen künstlich geschaffenen Begriff habe ich im folgenden die Bezeichnung „Schattenlinie“ gegeben.

TABELLE I*)

Gesamtzahlen der in den verschiedenen Stämmen und Kreuzungen gewonnenen Tiere.

		S_4		„Schattenlinie“	
		Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen
Stamm	A	169	150	174	155
	B	38	21	46	30
	C	648	579	677	640
	D	411	396	255	255
	E	176	187	170	187
F_1	B \times C	46	22	49	30
	A \times B	136	128	150	138
	A \times C	81	100	97	134
	D \times C	40	17	48	32
	D \times E	9	9	8	8
F_2	B \times C	198	182	205	204
	A \times B	287	277	305	280
	A \times C	491	480	498	484
	D \times C	197	178	192	166
	D \times E	59	48	58	44
Rückkreuzung:	(B \times C) \times C	127	105	131	114
	(B \times C) \times B	85	81	88	99
	(A \times B) \times B	112	104	113	109
	(A \times B) \times A	188	181	189	170

*) Die Unterschiede zwischen den Zahlen der beiden Serien sind dadurch bedingt, dass Tiere, die durch Abnutzung für die Registrierung weniger geeignet waren, ausgeschaltet wurden. Die Abnutzung betraf jedoch oft nur den S_4 oder nur die „Schattenlinie“, und die Flügel sind daher bald aus der einen, bald aus der anderen, bald aus beiden Registrierungsreihen ausgefallen. Im Stamm D sind ausserdem in der „Schattenlinie“-Serie die zwei ältesten Zuchten weggelassen, weil sie von den übrigen Zuchten, mit denen die Kreuzungen vorgenommen wurden, deutlich verschieden waren.

Hiernach wurden zwei Serien von Testindividuen hergestellt, deren eine die Variation von S_4 , die andere die der „Schattenlinie“ berücksichtigt. Jede Serie enthält 7 Testflügel, die den Variationsbereich möglichst gleichmässig in 8 Teilstücke oder Klassen unterteilen. Jeder Flügel wurde im Laufe der Untersuchungen mit beiden Serien verglichen, und zwar so, dass die Zuchten in laufenden Nummern ohne Rücksicht auf ihre Abstammung oder genetische Konstitution registriert wurden. Dadurch konnte ich im allgemeinen vermeiden, dass mein Urteil über die Klassenzugehörigkeit durch Kenntnis der genetischen Konstitution beeinflusst wurde, was bei diesem sehr schwierigen Material sonst leicht hätte geschehen können.

Da sich die ursprüngliche, 1932 vorgenommene Registrierung der beiden Serien als wenig zuverlässig erwies — ich habe damals nämlich teilweise abgenutzte Flügel zu weitgehend berücksichtigt — habe ich das ganze Material einer Neubehandlung unterzogen und dabei alle Zuchten mit Nummern unter 200 wegen ihres weniger guten Erhaltungszustandes unberücksichtigt gelassen, dagegen einige später hinzugekommene Zuchten mit einbezogen. Das Material besteht danach aus beinahe 7000 Individuen, deren

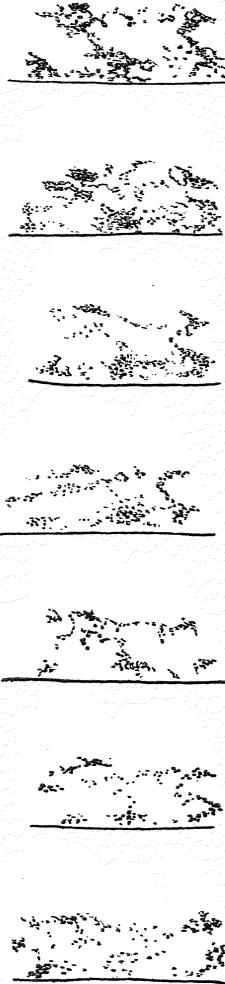


Abb. 3. Die Grenzwerte der acht Klassen des S_4 .

Verteilung innerhalb der einzelnen Stämme und Kreuzungen aus Tabelle I hervorgeht.

Die in der S_4 -Serie benutzten Klassen können folgendermassen charakterisiert werden (Abb. 3):

O. S_4 höchstens durch einige verstreute, dunkle Zeichnungsschuppen vertreten.

I. S_4 sichtbar, aber sehr klein, sein Abstand vom Flügelhinterrand grösser als seine halbe Breite.

II. S_4 deutlich, etwas kleiner als mittelgross, sein Abstand vom Hinterrand ungefähr gleich seiner halben Breite.

III. S_4 mittelgross, sein Abstand vom Hinterrand kleiner als seine halbe Breite.

IV. S_4 grösser, sein Abstand vom Flügelhinterrand sehr klein.

V. S_4 noch grösser, erreicht eben den Hinterrand.

VI. S_4 sehr gross und stark geschwärzt.

VII. S_4 ungewöhnlich gross.

Bei S_4 variiert aber nicht nur die Grösse, sondern auch die Intensität der Verdunkelung, weshalb ein S_4 bestimmten Umfanges nicht immer gleich stark im Muster hervortritt. Dies wird besonders deutlich bei einem Vergleich der Klassen V und VI, zwischen denen im wesentlichen nur ein Intensitätsunterschied besteht. Ueber die Berechtigung der Aufrechterhaltung dieser beiden Klassen (und u. U. auch von Klasse VII) kann vielleicht diskutiert werden; dadurch werden jedoch die Resultate nicht wesentlich beeinflusst.

In der „Schattenlinie“-Serie wurde folgende Klasseneinteilung benutzt (Abb. 4):

O. Der Schattengrund fehlt bis auf einzelne, zerstreute Uebergangsschuppen.

I. Der Schattengrund teilweise sichtbar, jedoch nicht zusammenhängend und sehr wenig hervortretend.

II. Die „Schattenlinie“ eben zusammenhängend, aber mit vielen eingestreuten, hellen Schuppen.

III. Die „Schattenlinie“ ohne helle Schuppen, der Schattengrund jedoch schmaler als die Flecken S_1 - S_3 .

IV. Der Schattengrund von der Breite der Flecken.

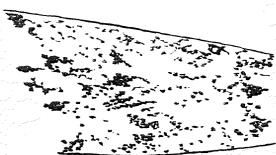
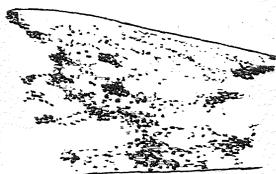
V. Ebenso, mit eingestreuten, dunklen Zeichnungsschuppen.

VI. Noch dunkler: Flecken und Schattengrund teilweise in einander übergehend.

VII. Die „Schattenlinie“ sehr stark verdunkelt, der Unterschied zwischen Flecken und Schattengrund verwischt.

Die durch die Registrierung in den beiden Serien gewonnene Charakterisierung der einzelnen Stämme ist aus Abb. 5 ersichtlich. Die Kurven der beiden Geschlechter sind immer nur unwesentlich verschieden. Die Stämme A, D und E verhalten sich in Bezug auf S_4 (Abb. 5 a und b) anscheinend gleich, weichen jedoch sowohl vom Stamm B wie besonders vom Stamm C deutlich ab. Betreffend S_4 können wir uns daher zunächst auf die drei Typen A, B und C beschränken (vgl. auch Taf. 1, a, b und c) und ihre genetischen

Abb. 4. Die Grenzwerte der acht Klassen der „Schattenlinie“.



Unterschiede durch die Kreuzungsexperimente $A \times B$, $A \times C$, und $B \times C$ untersuchen. Anders aber, wenn wir uns der „Schattenlinie“ zuwenden (Abb. 5 c und d). Hier

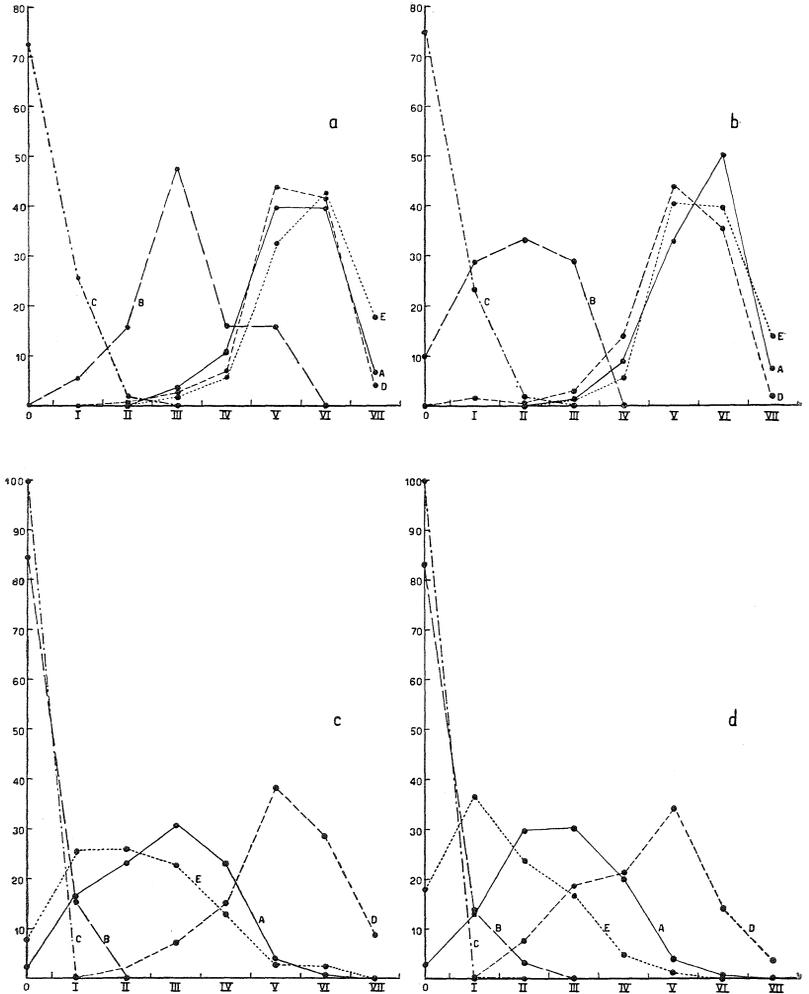


Abb. 5. Klassenverteilung der Individuen der fünf benutzten Stämme. a und b: Variation des S_4 . c und d: Variation der „Schattenlinie“. a und c: Männchen. b und d: Weibchen.

sind die Unterschiede zwischen B und C viel zu gering, als dass sie für eine genetische Analyse verwendet werden könnten. Ein Unterschied zwischen A und B besteht jedoch auch hier, und überdies weicht A (mit dem nicht sicher davon unterscheidbaren Stamm E) sehr deutlich von dem noch stärker gezeichneten Stamm D ab. Dieser Unterschied zwischen A und D (vgl. auch Taf. 1, a und d) ist aber — trotz der übereinstimmenden Form der beiden Kurven in der S_4 -Serie — bei direkter Betrachtung der Tiere auch in der Form des S_4 sehr deutlich. Es ist aber unmöglich, bei starker Ausbildung der „Schattenlinie“ eine S_4 von der Grösse z. B. der O-Klasse zu erkennen. Die „Schattenlinie“ läuft ja über die Plätze der Schattenflecken hinweg und ersetzt dort sozusagen die Flecken. Folglich ist es bei der Registrierung notwendig, solche Tiere einer der höheren S_4 -Klassen zuzuweisen. Eine Indikation des Fehlens des eigentlichen S_4 besteht jedoch in der eigentümlichen Form des Fleckens bei Stamm D, der hier nicht wie sonst annähernd kreisrund oder oval, sondern stets mit einem hellen, V-förmigen Einschnitt vom aussen her (Taf. 1, d) versehen ist.

Es ist sehr bedauerlich, dass eine Kreuzung $A \times D$ infolge anderer Inanspruchnahme nicht vorgenommen werden konnte und die Kreuzungsanalyse $D \times E$ nur sehr unvollständig durchgeführt ist. Dagegen ist die Analyse der Kreuzung $A \times B$ auch hinsichtlich der „Schattenlinie“ vollständig und eine Kreuzung $D \times C$ bis zu F_2 geführt.

Es werden daher im folgenden die untenstehenden Kreuzungen näher behandelt:

- 1) Die Kreuzung $B \times C$ (nur die S_4 -Serie).
- 2) Die Kreuzung $A \times B$ (beide Serien).
- 3) Die Kreuzung $A \times C$ (beide Serien).
- 4) Die Kreuzung $D \times C$ (nur die „Schattenlinie“-Serie).
- 5) Die Kreuzung $D \times E$ (beide Serien, aber sehr unvollständig).

Die Kreuzungsexperimente wurden eingeleitet, nachdem sich die Stämme A, B und C durch 2—3 Generationen mit Hinblick auf das Schattensystem als konstant erwiesen hatten (Abb. 2). Jeder der drei Stämme wurde mit den beiden anderen gekreuzt und die üblichen Rückkreuzungen usw. vorgenommen. Später wurden dann die Stämme D und E in die Experimente einbezogen. Leider ging aber infolge von Inzuchtschädigungen der Stamm B schon früh verloren, so dass Kreuzungen zwischen diesem besonders interessanten Stamm und dem Stamm D nicht vorgenommen werden konnten.

1. Die Kreuzung Stamm B \times Stamm C.

Wie oben erwähnt, verhielten sich die Stämme B und C in Bezug auf ihr Schattensystem nur in der Ausbildung des S_4 deutlich verschieden. Die Analyse wurde daher auf das Verhalten dieses Fleckens beschränkt. Die Ergebnisse sind aus Abb. 6 ersichtlich, in der aus praktischen Gründen die Resultate in genau derselben Weise und mit denselben Signaturen wie bei Kühn & Henke (1929—36) dargestellt sind. Um zu prüfen, ob die gefundenen Resultate durch die Annahme eines einzigen wirksamen Genpaares erklärlich sind, wurden — auch in derselben Weise wie von Kühn & Henke — die gefundenen Werte von F_2 (Abb. 6 Kurve 4 und 14) mit auf zwei verschiedene Weisen berechneten Werten verglichen, und zwar einmal mit der Summe von $\frac{1}{4}$ jeder Stammzucht und $\frac{1}{2}$ der F_1 (Kurve 5 und 15), zweitens aus der Summe der Hälften jeder Rückkreuzung (Kurve 6 und 16). Die Uebereinstimmung zwischen den erwarteten und den errechneten Resultaten ist — besonders beim weiblichen Geschlecht — sehr gut. Ähnlich wurden die zwei gefundenen Kurven der Rückkreuzungen mit jenen verglichen, die aus der Hälfte des einen Stammes und der Hälfte der F_1 berechnet wurden, und auch hier ist die Uebereinstimmung so gut,

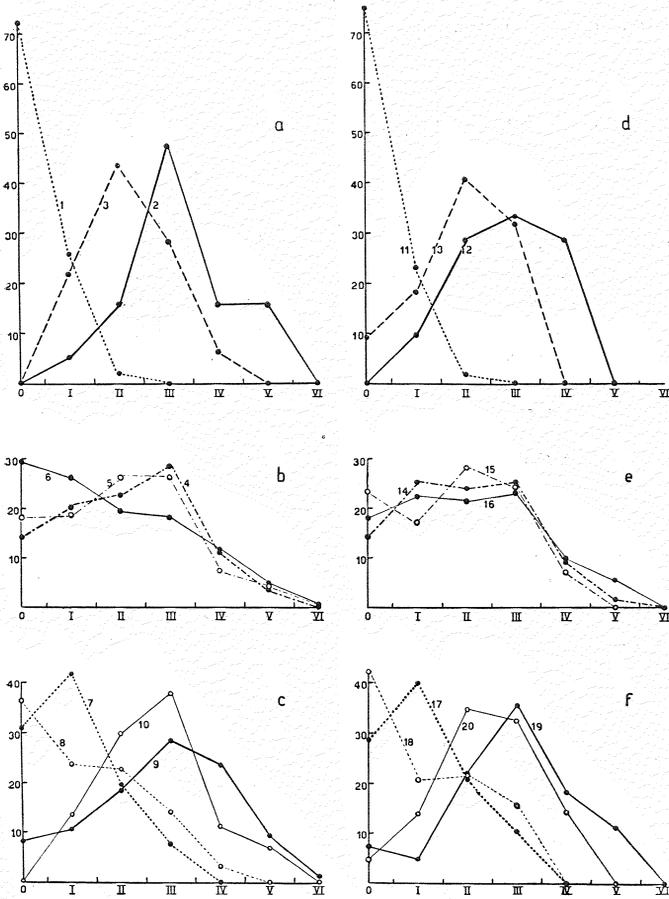


Abb. 6. Variationskurven des S_4 bei Männchen (a-c) und Weibchen (d-f) in den Stämmen C und B und nach Kreuzung dieser Stämme. 1 und 11: Stamm C. 2 und 12: Stamm B. 3 und 13: F_1 . 4 und 14: F_2 (gefunden). 5 und 15: F_2 (Erwartung nach den Ausgangsrassen und F_1). 6 und 16: F_2 (Erwartung nach den Rückkreuzungen). 7 und 17: Rückkreuzung mit Stamm C. 8 und 18: Erwartung dieser Rückkreuzung nach Stamm C und F_1 . 9 und 19: Rückkreuzung mit Stamm B. 10 und 20: Erwartung dieser Rückkreuzung nach F_1 und Stamm B. Abscissen: Klassenwerte. Ordinaten: % Tiere.

TABELLE II.

a) Mittelwerte verschiedener Genotypen (M) und ihre mittleren Fehler (m).

Genetische Konstitution	Serie: S_4				Serie: Schattenlinie			
	Männchen		Weibchen		Männchen		Weibchen	
	M	m	M	m	M	m	M	m
Stamm C sasa, sbsb, scsc	0,30	0,02	0,30	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00
F_1 B \times C Sasa, sbsb, scsc	2,20	0,13	1,96	0,20	0,08	0,01	0,03	0,00
Stamm B SaSa, sbsb, scsc	3,21	0,17	2,81	0,21	0,15	0,05	0,20	0,09
F_1 A \times B SaSa, Sbsb, scsc	3,78	0,07	3,50	0,07	1,17	0,06	0,91	0,06
Stamm A SaSa, SbSb, scsc	5,35	0,07	5,53	0,07	2,70	0,09	2,66	0,09
Stamm E SaSa(?), SbSb(?), scsc	5,69	0,07	5,60	0,06	2,27	0,11	1,58	0,08
Stamm D sasa, SbSb(?), ScSc	5,36	0,04	5,12	0,05	5,11	0,07	4,41	0,08

b) Berechnete Werte der Sicherheit der Unterschiede: $(M_1 \div M_2) \div 3 \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$.

	S_4		Schattenlinie	
	Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen
C — F_1 (B \times C)	1,517	1,057	0,047	0,012
F_1 (B \times C) — B	0,377	\div 0,020	\div 0,120	\div 0,092
B — F_1 (A \times B)	0,015	0,030	0,778	0,394
F_1 (A \times B) — A	1,272	1,746	1,202	1,394
A — E	0,056	\div 0,198	0,013	0,703
A — D	\div 0,226	0,164	2,066	1,384
E — D	0,097	0,250	2,463	2,481

dass die Voraussetzung als erfüllt betrachtet werden darf. Das dadurch nachgewiesene Genpaar nenne ich Sa/sa (**S**chatten).

Die Wirkung des Gens Sa besteht somit in der Ausprägung deutlicher Schattenflecken ohne sichtbare Verdunkelung des dazwischen liegenden Schattengrundes. Die Heterozygoten sind nur beim männlichen Geschlecht statistisch gesichert intermediär gezeichnet (Tabelle II), lassen sich aber bei den Weibchen nicht vollkommen sicher von den Homozygoten des Stammes B unterscheiden, was durch die geringe Individuenzahl dieses

Stammes zu erklären sein dürfte. Jedenfalls kommen sie dem Typus des Stammes B viel näher als dem des schwach gezeichneten Stammes C.

2. Die Kreuzung Stamm A \times Stamm B.

Diese Stämme verhalten sich sowohl in der Ausbildung des S_4 als auch in der Stärke der „Schattenlinie“ erheblich verschieden; es lassen sich daher die Kreuzungen mittels beider Registrierungsreihen analysieren.

Die Befunde der S_4 -Serie sind in Abb. 7 wiedergegeben, wo der stärker gezeichnete Stamm wie im vorigen Fall durch die stark ausgezogene Linie in a und d charakterisiert ist. Wieder ist die heterozygote F_1 intermediär, von den beiden Stämmen statistisch gesichert verschieden (Tab. II). Das Aussehen der Heterozygoten nähert sich mehr dem schwach gezeichneten Stamm B. Die Ergebnisse lassen sich grösstenteils mit der Annahme einer monohybriden Spaltung in Einklang bringen, nur ist die Kurve der gefundenen Werte der Rückkreuzung zum Stamm B im Verhältnis zu den berechneten Werten deutlich nach rechts verschoben, und es ergibt sich ein auffallend geringer Unterschied zwischen den Kurven des F_2 und denen der beiden Rückkreuzungen. Die Ursachen hierfür konnten nicht aufgeklärt werden.

Die Untersuchung der „Schattenlinie“ ergab ähnliche Resultate (Abb. 8 und Tab. II), insofern als die F_1 -Generation statistisch gesichert von den beiden reinen Rassen verschieden ist, und die Ergebnisse im grossen und ganzen mit der Annahme einer monohybriden Spaltung zu erklären sind. Die beiden Rückkreuzungen sind aber in dieser Serie deutlich voneinander verschieden, und die gefundene Kurve der Rückkreuzung zum Stamm B stimmt sehr gut mit der berechneten überein. Es dürfte daher wohl zulässig sein, die beiden Serien im Sinne einer monohybriden Spaltung zu deuten.

Es liegt jedoch von vornherein die Möglichkeit vor, dass die beiden Serien zwei voneinander unabhängige Faktoren aufgezeigt haben. Es scheint daher angebracht,

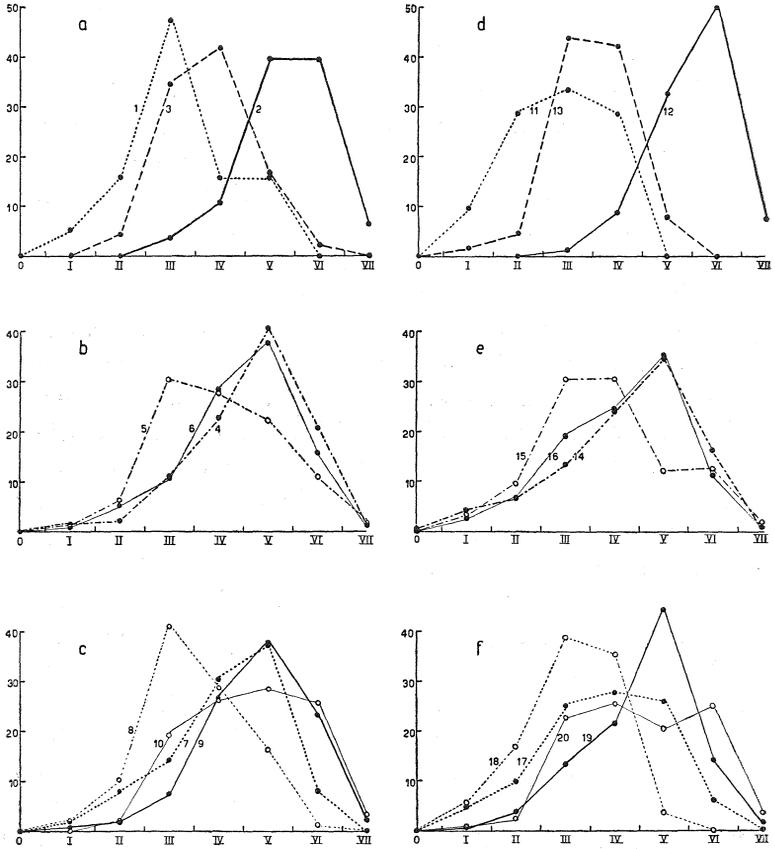


Abb. 7. Variationskurven des S_4 bei Männchen (a-c) und Weibchen (d-f) in den Stämmen B und A und nach Kreuzung dieser Stämme. 1 und 11: Stamm B. 2 und 12: Stamm A. Sonstige Bezeichnungen wie in Abb. 6.

die Korrelation der Variabilität der beiden Faktoren zu untersuchen (Tab. III und IV).

Wenn das Schattensystem vom Stamm A nur durch

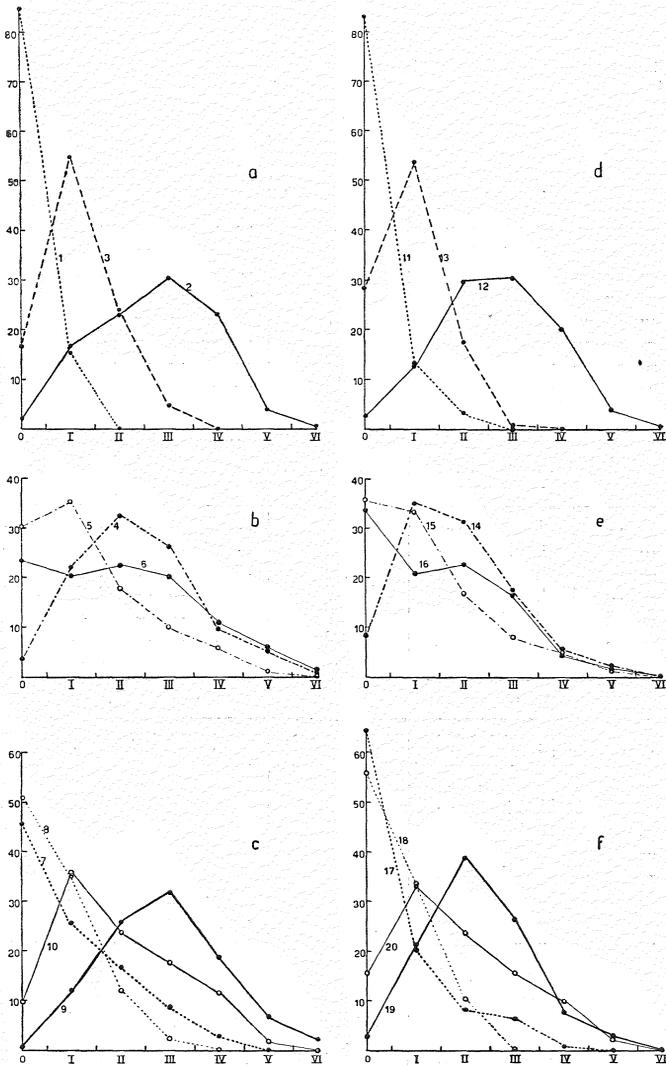


Abb. 8. Variationskurven der „Schattenlinie“ bei Männchen (a-c) und Weibchen (d-f) in den Stämmen B und A und nach Kreuzung dieser Stämme. 1 und 11: Stamm B. 2 und 12: Stamm A. Sonstige Bezeichnungen wie in Abb. 6.

TABELLE III.

Korrelationsberechnungen zwischen den bei der Registrierung von S_4 und der „Schattenlinie“ gefundenen Werten einiger Zuchten.

S_4								„Schattenlinie“	S_4									
Männchen									Stamm A.	Weibchen								
O	I	II	III	IV	V	VI	VII	O		I	II	III	IV	V	VI	VII		
—	—	—	—	—	1	—	—	O	—	—	—	—	—	—	1	—		
—	—	—	—	—	2	5	4	—	I	—	—	—	—	3	7	5	—	
—	—	—	—	—	2	15	3	—	II	—	—	—	—	4	21	13	—	
—	—	—	—	—	3	12	20	3	III	—	—	—	—	2	2	8	26	4
—	—	—	—	—	1	11	17	3	IV	—	—	—	—	—	1	7	19	5
—	—	—	—	—	1	2	3	1	V	—	—	—	—	—	—	5	1	—
—	—	—	—	—	—	—	—	1	VI	—	—	—	—	—	—	—	—	1
—	—	—	—	—	—	—	—	—	VII	—	—	—	—	—	—	—	—	—
r = 0,31 m = 0,086									r = 0,38 m = 0,074									
O	I	II	III	IV	V	VI	VII	Stamm D.	O	I	II	III	IV	V	VI	VII		
—	—	—	—	—	—	—	—	O	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	1	1	3	1	—	I	—	—	—	—	9	12	1	—		
—	—	—	—	6	13	1	—	II	—	1	—	4	16	30	6	—		
—	—	—	3	6	36	10	1	III	—	3	1	2	23	45	26	—		
—	—	—	1	9	37	23	1	IV	—	1	—	—	9	45	26	1		
—	—	1	2	3	62	54	4	V	—	—	—	—	2	36	51	2		
—	—	—	1	2	18	59	6	VI	—	—	—	—	2	8	24	5		
—	—	—	—	3	18	4	—	VII	—	—	—	—	—	—	7	1		
r = 0,66 m = 0,029									r = 0,46 m = 0,039									
O	I	II	III	IV	V	VI	VII	$F_2 (A \times B)$	O	I	II	III	IV	V	VI	VII		
—	—	1	5	1	2	—	—	O	1	3	5	4	5	2	—	—		
—	1	7	7	11	15	4	—	I	—	6	8	11	26	34	6	—		
—	1	4	7	18	30	10	—	II	—	1	1	16	22	27	9	—		
—	—	1	5	14	28	12	—	III	—	—	1	1	4	19	15	—		
—	—	1	—	1	7	14	—	IV	—	—	—	—	1	3	9	1		
—	—	—	—	—	3	7	1	V	—	—	—	—	1	1	3	1		
—	—	—	—	—	—	1	—	VI	—	—	—	—	—	—	1	—		
—	—	—	—	—	—	—	—	VII	—	—	—	—	—	—	—	—		
r = 0,46 m = 0,054									r = 0,51 m = 0,047									
O	I	II	III	IV	V	VI	VII	$F_2 (A \times C)$	O	I	II	III	IV	V	VI	VII		
26	68	69	39	10	3	1	—	O	44	64	67	35	7	3	—	—		
5	24	39	45	31	17	—	—	I	4	16	19	37	33	9	—	—		
—	2	9	20	17	20	4	—	II	—	1	1	9	12	14	—	—		
—	1	2	3	8	9	3	—	III	—	—	1	1	2	6	2	—		
—	—	—	1	—	2	5	1	IV	—	—	—	—	—	5	2	—		
—	—	—	—	2	4	2	—	V	—	—	—	—	—	—	2	—		
—	—	—	—	—	—	—	—	VI	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	—	—	—	—	VII	—	—	—	—	—	—	—	—		
r = 0,58 m = 0,030									r = 0,66 m = 0,028									

TABELLE IV.

Berechnete Werte der Sicherheit der Unterschiede ($M_1 \div M_2$) \div
 $3 \sqrt{m_1^2 + m_2^2}$ bei den in der Tabelle III berechneten Korrelationen.

	Männchen	Weibchen
A — D	0,08	\div 0,17
A — F ₂ (A × B)	\div 0,15	\div 0,13
A — F ₂ (A × C)	0,00	0,04
D — F ₂ (A × B)	0,02	\div 0,13
D — F ₂ (A × C)	\div 0,04	0,06
F ₂ (A × B) — F ₂ (A × C)	\div 0,07	0,00

ein einziges Gen bedingt würde, das sowohl S₄ wie die „Schattenlinie“ beeinflusste, müsste theoretisch eine absolute Korrelation in der Variation beider Bildungen erwartet werden. Die nicht ganz vermeidbare Abnutzung der Flügel, die teilweise schon während des kurzen Imagolebens der Individuen eintritt, bedingt jedoch schon eine gewisse Verwischung der Charaktere und eine Herabsetzung der Korrelation. Im vorliegenden Fall kommt weiter hinzu, dass sich bereits ein dominantes Gen — Sa — im Stamm B geltend macht und hauptsächlich auf S₄ wirkt. Dies muss dann auch korrelationsstörend in den Kreuzungszuchten auftreten; trotzdem findet sich sowohl im Stamm A wie in der F₂-Generation der Kreuzung A × B eine erhebliche Korrelation. Es ist daher zu vermuten, dass der beschriebene Unterschied zwischen den Stämmen A und B durch ein einziges Genpaar (Sb/sb — **S**chatten**b**inde) verursacht wird, das sich sowohl in der Ausbildung von S₄ wie in der der „Schattenlinie“ auswirkt.

3. Die Kreuzung Stamm A × Stamm C.

Aus obenstehendem ergibt sich die Frage, wie sich die beiden Gene Sa und Sb zueinander verhalten. Entweder können sie Allele, gekoppelt, oder ganz unabhängig sein. Zur Klärung dieses Problems wurde daher

die Kreuzung $A \times C$ vorgenommen, die aber schon im voraus als eine nicht monohybride Kreuzung erkannt wurde. Es wurden deshalb keine Rückkreuzungen ausgeführt und nur die Variation der F_2 eingehender untersucht. Hier wurde eine grosse Streuung gefunden: Tiere mit schwacher „Schattenlinie“ und kräftigem S_4 wechseln mit solchen, die sich umgekehrt verhalten, und es gibt sowohl schwach als auch stark gezeichnete Tiere. Die Aufspaltung wirkt keineswegs monohybrid. Dies ist auch zahlenmässig zu erkennen (Abb. 9), denn sowohl bei der Untersuchung des S_4 als bei der der „Schattenlinie“ zeigt sich in beiden Geschlechtern eine typische Abweichung von den bei monohybridem Erbgang zu erwartenden Werten. Die gefundenen mittleren Klassen sind im Verhältnis zum berechneten Wert immer zu stark und die äussersten sind zu schwach besetzt (Kurven 4 und 5, bzw. 14 und 15).

Daraus ist zu schliessen, dass die beiden Genpaare Sa/sa und Sb/sb unabhängig sind. Das Gen Sa wirkt ganz überwiegend auf den Flecken, Sb besonders auf die „Schattenlinie“, vermutlich auf den Schattengrund. Es gelang leider nicht, das Gen Sb in einem besonderen Stamm in Abwesenheit anderer dominanter Schattengene auszuwählen. Durch einige Berechnungen kann aber wahrscheinlich gemacht werden, dass die Wirkungsweise dieses Gens die vermutete ist.

Die F_2 ($A \times C$) enthält eine Reihe von Genotypen, und zwar $\frac{1}{16}$ $SaSaSbSb$, $\frac{1}{8}$ $SaSaSbsb$, $\frac{1}{8}$ $SasaSbSb$, $\frac{1}{16}$ $SaSasbsb$, $\frac{1}{4}$ $SasaSbsb$, $\frac{1}{16}$ $sasaSbSb$, $\frac{1}{8}$ $sasaSbsb$, $\frac{1}{8}$ $Sasasbsb$, und $\frac{1}{16}$ $sasasbsb$. Durch Berechnung der Summe $\frac{1}{4} F_2 (A \times B) + \frac{1}{4} F_2 (B \times C) + \frac{1}{4} F_1 (A \times C) + \frac{1}{8} F_1 (A \times B) \div \frac{1}{16}$ Stamm B und Subtraktion dieser vom gefundenen $F_2 (A \times C)$ bleibt ein Rest, der $\frac{3}{16}$ der $F_2 (A \times C)$, und zwar $\frac{1}{8}$ des Genotypus $sasaSbsb$ und $\frac{1}{16}$ des $sasaSbSb$ umfasst. Dieser Wert lässt sich jedoch auf verschiedene Weise berechnen: einmal aus den ge-

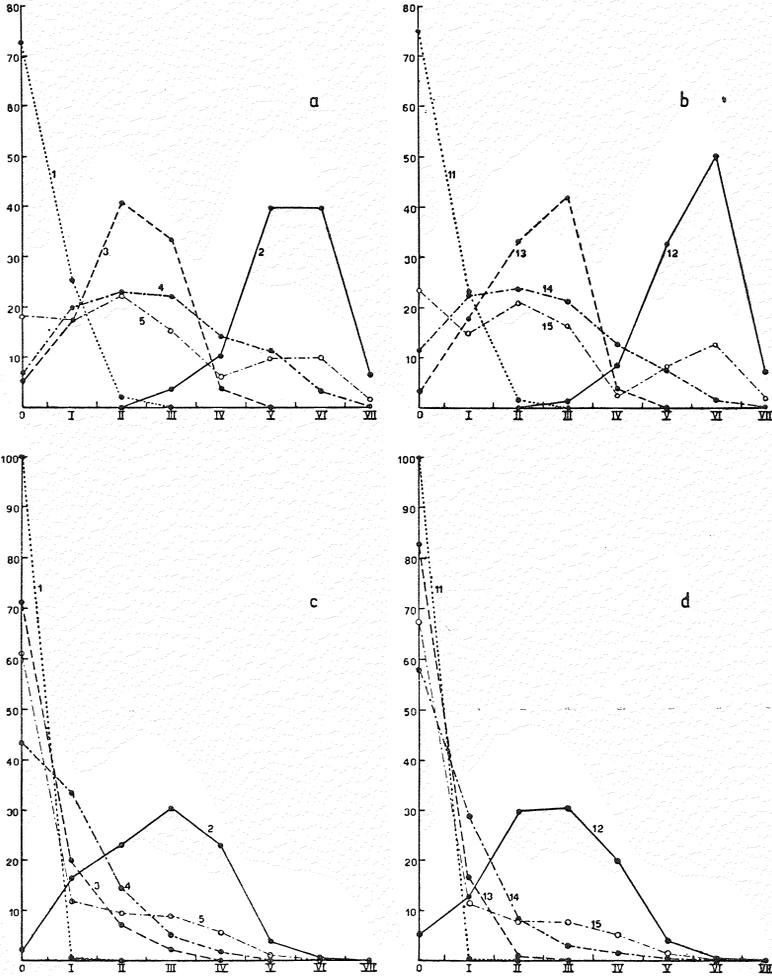


Abb. 9. Variationskurven des S_4 (a-b) und der „Schattenlinie“ (c-d) bei Männchen (a und c) und Weibchen (b und d) in den Stämmen C und A und nach Kreuzung dieser Stämme. 1 und 11: Stamm C. 2 und 12: Stamm A. 3 und 13: F_1 . 4 und 14: F_2 (gefunden). 5 und 15: Erwartung für F_2 bei monohybrider Aufspaltung, nach den Ausgangsrassen und der F_1 .

fundenen Werten der verschiedenen Zuchten, dann aus den für die verschiedenen F_2 -Zuchten berechneten Werten, die teils aus den Stammzuchten und F_1 , teils aus den Rückkreuzungen konstruierbar sind. Nur die F_1 -Werte und der Wert des Stammes B lassen sich nicht

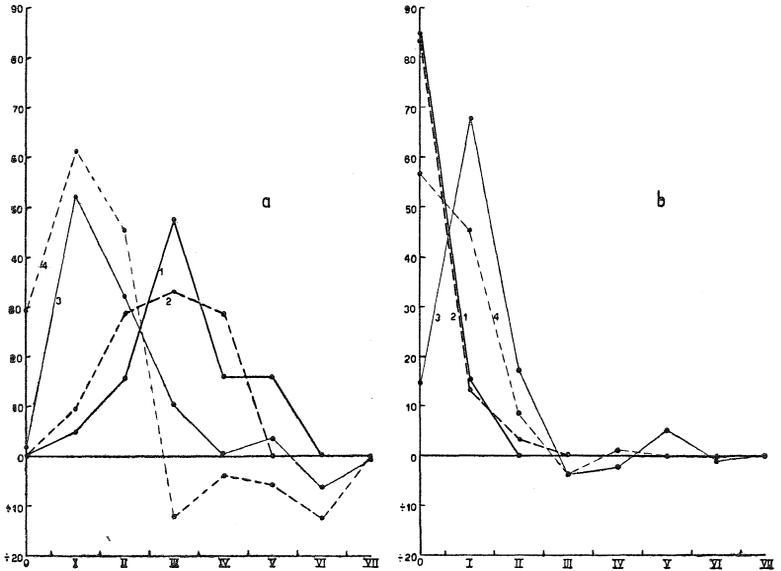


Abb. 10. Klassenverteilung für den S_4 (a) und die „Schattenlinie“ (b) in Stamm B (1 und 2), zum Vergleich mit den errechneten Werten (3 und 4) für die Summe der Genotypen 2(sasa, Sbsb, scsc) + 1(sasa, Sbsb, scsc), berechnet durch Subtraktion der bekannten Genotypen aus der F_2 der Kreuzung $A \times C$. 1 und 3: Männchen. 2 und 4: Weibchen. Weiteres siehe Text.

berechnen und gehen daher unverändert in alle drei Rechnungen ein. In Abb. 10 ist der Durchschnittswert dieser drei Berechnungsergebnisse mit der Variationskurve vom Stamm B verglichen; der berechnete Wert (dünn ausgezogen oder gestrichelt) ist zur Erleichterung des Vergleiches auf 100 % umgerechnet. Obwohl sich die durch diese Manipulationen unterlaufenden, recht

erheblichen Fehler nicht berechnen lassen, sind die Resultate eindeutig genug, um besprochen zu werden. Sowohl im Verhalten des S_4 (Abb. 10 a) als auch in dem der „Schattenlinie“ (Abb. 10 b) findet man eine so beträchtliche Uebereinstimmung des Verlaufs der Kurven der beiden Geschlechter, dass die Berechtigung der angewandten Methode bestätigt zu sein scheint. Aus den Kurven geht hervor, dass die gesuchten Genotypen in Bezug auf die Ausbildung des S_4 viel weniger ausgeprägt sind als das Gen S_a des Stammes B, während umgekehrt die „Schattenlinie“ nicht so stark durch die homozygote Wirkung des Gens S_a wie durch die (zu zwei Drittel heterozygote) Anwesenheit des Gens S_b beeinflusst wird.

Es scheint daher berechtigt, festzustellen, dass das Gen S_b unabhängig vom Gen S_a ist, und dass sich S_b nur wenig in der Ausbildung der Schattenflecken, um so mehr aber in der der „Schattenlinie“ auswirkt, d. h. es beeinflusst spezifisch die Ausprägung des Schattengrundes zwischen den einzelnen Flecken (vgl. Abb. 1).

4. Die Kreuzung Stamm C \times Stamm D.

Zur Analyse der auf das Schattensystem wirksamen Gene des Stammes D wurde dieser mit dem Stamm C gekreuzt und es wurden zwei Zuchten der F_2 -Generation aufgezogen. Es war mir jedoch ursprünglich nur von Wichtigkeit nachzuweisen, dass im Stamm D kein Gen mit spezifischer Wirkung auf S_4 vorzufinden war, d. h. dass ein klarer Unterschied zwischen den Schattenflecken (wie in den Stämmen A, B und E) und dem Schattengrund (wie im Stamm D) besteht. Diese Vermutung bestätigte sich sehr deutlich. Kein einziges der 192 Männchen oder 166 Weibchen besass einen deutlichen S_4 , wohl aber waren alle Abstufungen von Schattengrund — bis auf die besonders starken, deren Fehlen

leicht durch ihre erwartete relative Seltenheit erklärlich ist — zu finden. Dass der Unterschied des Schattensystems der beiden Stämme C und D auf mindestens zwei Genen beruhen muss, ergab sich dann aus folgender Betrachtung:

Die Individuen des Stammes C fallen fast ausschliesslich in die O-Klasse der „Schattenlinie“; die 0,2 % Ausnahmetiere treten so selten auf, dass sie für die vorliegenden Berechnungen bedeutungslos sind. Stamm D gehört jedoch ebenso ausnahmslos den höheren Klassen an (berechnet aus den Generationen VIII—XI), wie Tabelle V zeigt. Die Variationsbereiche der beiden Stämme überkreuzen sich also gar nicht. Nun fehlen in der F_1 -Generation alle Individuen der höheren Klassen, d. h. die Heterozygoten sind intermediär gezeichnet, und die vorhandenen Schattengene können deshalb nur durch ihr Zusammenwirken das Aussehen des Stammes D hervorbringen. So müssen die stark gezeichneten Tiere der F_2 -Generation durch Ausspaltung des ursprünglichen D-Typus hervorgebracht worden sein. Wäre aber die Aufspaltung durch ein einziges Gen entstanden, so würden $\frac{1}{4}$ der Tiere dem Stamm D gleichen. Die F_2 -Generation enthält jedoch bei weitem nicht so viele stark gezeichnete Tiere, was schon bei flüchtiger Betrachtung der Zuchten erkennbar ist. Dagegen können die Ergebnisse sehr gut durch die Annahme einer doppelten Aufspaltung zweier Gene erklärt werden; in diesem Fall werden nämlich nur $\frac{1}{16}$ der Tiere der einen oder anderen Ausgangsrasse gleich sein, was den gefundenen Werten entspricht (Tab. V). Bei den F_2 -Zuchten haben 4,7 % der Männchen höhere Klassenwerte als irgendein Individuum des F_1 (Klassen V—VII), und $\frac{1}{16}$ der Ausgangsrassen ergibt auch den Wert 4,7 %. Bei den Weibchen sind die entsprechenden Werte (Klasse IV—VII) 4,2 % und 4,5 % (wobei jedoch hervorzuheben ist, dass eine

TABELLE V.

Prozentuale Verteilung der Individuen in der „Schattenlinie“-Serie bei den Stämmen C und D und nach deren Kreuzung, nebst einem Vergleich der F₂-Generation mit der berechneten Menge rein ausspaltender Tiere bei mono- und dihybridem Erbgang.

	O	I	II	III	IV	V	VI	VII	Gesamt- zahl
Männchen									
Stamm C	99,7	0,3	0	0	0	0	0	0	677
Stamm D	0	0	2,0	7,1	15,3	38,4	28,6	8,6	255
F ₁	6,8	45,8	34,4	0,4	2,1	0	0	0	48
F ₂	13,5	31,8	29,7	14,6	5,7	2,6	2,1	0	192
1/4 (C + D)	24,9	0,1	0,5	1,8	3,8	9,6	7,2	2,2	
1/16 (C + D)	6,2	0	0,1	0,4	1,0	2,4	1,8	0,5	
Weibchen									
Stamm C	99,8	0,2	0	0	0	0	0	0	640
Stamm D	0	0	7,8	18,4	21,2	34,1	14,5	3,9	255
F ₁	15,6	40,6	31,3	2,5	0	0	0	0	32
F ₂	21,1	43,4	19,9	11,4	3,0	1,2	0	0	166
1/4 (C + D)	25,0	0,1	2,0	4,6	5,3	8,5	3,6	1,0	
1/16 (C + D)	6,2	0	0,5	1,2	1,3	2,1	0,9	0,2	

zu grosse Anhäufung von Tieren in der Klasse IV der Weibchen des gewonnenen F₂ auftritt).

Auch für den Stamm D habe ich einige Korrelationsberechnungen zwischen der Ausbildung von S₄ und der „Schattenlinie“ durchgeführt. Es zeigte sich erwartungsgemäss, dass die Korrelation höher ist als im Stamm A (statistisch gesichert aber nur bei den Männchen), denn das Vorhandensein des Gens Sa mit seiner besonders starken Wirkung auf S₄ müsste ja die Korrelation im letztgenannten Stamm stören, wogegen die zwei sich parallel auswirkenden Gene des Stammes D sowohl die „Schattenlinie“ als dadurch auch die Flecken beeinflussen.

Die Auswertung der Korrelationsberechnungen wird durch mehrere systematische Fehler erschwert. Erstens muss der untere, linke Teil des Korrelationsvierecks immer unbesetzt bleiben, denn eine starke „Schattenlinie“ schliesst die Benutzung der untersten Klassen des S_4 aus, weil die „Schattenlinie“-Schwärzung ja über den Platz dieses Fleckens hinwegläuft. Bei der Anhäufung in den niedrigsten Klassen des S_4 steigt daher die Korrelation automatisch. Wir können folglich die relativen Korrelationswerte nur dann verwenden, wenn die grosse Zahl der Individuen in den mittleren oder oberen S_4 -Klassen liegt. Diese Voraussetzung trifft beim Vergleich der Stämme A und D zu, und hier zeigt sich — wenigstens bei den Männchen — eine erhöhte Korrelation im Stamm D. Ähnlich findet sich beim Vergleich des Stammes D mit der F_2 -Generation der Kreuzung $A \times B$ beim Männchen ein statistisch gesicherter Unterschied. Leider haben die Weibchen keine brauchbaren Resultate erbracht.

Es lässt sich somit feststellen, dass unter den benutzten Stämmen die stärkste Korrelation zwischen S_4 und der „Schattenlinie“ beim Stamm D zu finden ist, und dass, in Übereinstimmung damit, hier kein besonderer Faktor für die Ausbildung eines S_4 vorkommt. Oben wurde aber nachgewiesen, dass die Annahme eines einzigen Genpaares für die Variabilität des Schattensystems beim Stamm D nicht ausreicht, um die Resultate der Kreuzungsexperimente zu erklären. Es sind mindestens zwei Genpaare nötig, von denen das eine mit dem beim Stamm A nachgewiesenen Genpaar Sb/sb identisch sein kann — es stammen ja auch (vgl. Abb. 2) die beiden Stämme A und D von denselben Ausgangsindividuen.

Ausser dem Genpaar Sa/sa mit Wirkung auf den Schattenfleck muss daher mit wenigstens zwei auf den Schattengrund wirksamen Genpaaren gerechnet werden,

d. h. mit dem Genpaar Sb/sb und einem neuen Paar, das ich Sc/sc nenne (**S**chatten). Leider gelang es wegen Zeitmangels nicht, die Gene Sb und Sc reinzuzüchten und morphologisch zu unterscheiden.

5. Die Kreuzung Stamm D \times Stamm E.

Kreuzungen zwischen Stamm A und Stamm D liegen nicht vor, weil die Unterschiede zu spät erkannt wurden, um den letztgenannten Stamm in die ursprünglich geplanten Kreuzungen mit einzubeziehen. Später wurde ich durch andere Arbeit so viel beansprucht, dass ich auf die Ausführung der notwendigen Kreuzungen verzichten musste. Es liegen aber einige wenige Zuchten einer ähnlichen Kreuzung vor, und zwar zwischen den Stämmen D und E, welche letzterer, wie oben erwähnt, dem Stamm A sehr weitgehend gleicht. Mit dieser Kreuzung wurde beabsichtigt, Tiere mit möglichst stark ausgebildetem Schattensystem zu erzielen. Die betreffende F_1 -Generation ist sehr klein und für eine prozentuale Auswertung nicht ausreichend; auch die einzige F_2 -Zucht ist ziemlich klein. Die Ergebnisse sind daher mit ihren absoluten Zahlen in Tabelle VI aufgeführt.

TABELLE VI.

Ergebnisse der Kreuzung Stamm D \times Stamm E.

	Männchen							Weibchen								
	O	I	II	III	IV	V	VI	VII	O	I	II	III	IV	V	VI	VII
S_4 -Serie																
F_1	0	0	0	0	0	2	2	5	0	0	0	0	0	2	3	4
F_2	0	1	0	0	5	19	25	9	0	0	1	3	3	21	14	6
„Schattenlinie“-Serie																
F_1	0	0	0	1	2	2	2	1	0	0	0	1	1	1	2	3
F_2	0	0	1	8	11	20	13	5	0	0	5	17	13	7	2	0

Wenn mit den bisher nachgewiesenen drei Genen gerechnet wird, müssen die F_1 -Tiere homozygot für einen der beiden Schattengrund-Faktoren (Sb oder Sc), heterozygot für den anderen und für den S_4 -schaffenden Faktor (Sa) sein. Alle drei Gene sind unvollständig dominant, und es war daher zu erwarten, dass die F_1 -Tiere stark geschwärzt sein würden. In der Tat waren sie die dunkelsten aller erzeugten Tiere (Taf. 1, f) mit Ausnahme solcher, die das Gen b für Schwarz enthielten. In der F_2 besitzen aber nur $\frac{9}{16}$ der Tiere alle drei dominanten Gene, auch nur in heterozygotem Zustand, und die F_2 -Generation muss deshalb durchschnittlich weniger dunkel hervortreten. Die schwärzesten Kombinationsmöglichkeiten scheinen zufällig nicht in dem vorliegenden Material vertreten zu sein. Vor dem Abbruch der ganzen Versuchsreihe gelang es nicht, einen homozygoten Stamm mit allen drei Schattenbinden-schwärzenden Genen reinzuselektieren. Die Kreuzung scheint aber bestätigt zu haben, dass die Stämme D und E in Bezug auf das Schattensystem genetisch verschieden sind. Es muss jedoch dahingestellt bleiben, inwieweit dieser Unterschied allein durch die Wirkung der schon besprochenen drei Gene verursacht wurde.

Diskussion.

Es bleibt noch zu untersuchen, ob das von Clausen (1937) nachgewiesene Genpaar Sh/sh mit einem der von mir gefundenen identisch ist. Clausens Angabe, dass zuweilen eine starke Schwärzung des ganzen Schattendreiecks auftritt, deutet nicht in diese Richtung, denn eine solche Wirkung habe ich in meinem Material nie auch nur andeutungsweise gefunden. Weitere Unterschiede sind nachweisbar. So besitzt der schwach gezeichnete Stamm „Göttingen N VI“ von Clausen ein deutliches S_4 von der Grösse meiner vierten oder fünften

Klasse, aber schwach grau anstatt schwarz. Dies stimmt in keiner Weise mit der Wirkung meines Genpaares Sa/sa, das auf den Schattenflecken wirkt, überein. Vielleicht könnte dieser Stamm das Gen Sa homozygot tragen, jedoch nicht in Bezug auf das Fehlen von Sa vom stark geschwärtzten Stamm „Siebenbürgen“ abweichen.

Auch die Wirkungen meiner Genpaare Sb/sb und Sc/sc sind den von Clausen beschriebenen sehr unähnlich. Sein „Siebenbürgen“-Flügel würde ohne Zweifel meiner höchsten Klassen in beiden Registrierungsreihen zugewiesen werden, was in meinen Zuchten nie durch die Wirkung eines einzigen Gens vorkam. Es ist natürlich unmöglich, bestimmte Aussagen über die Wirkung eines Gens in einem unbekanntem genetischen Milieu zu machen, aber jedenfalls scheint es von vornherein unwahrscheinlich, dass das Genpaar Sh/sh mit einem der von mir nachgewiesenen identisch ist. Es dürfte somit notwendig sein, vorläufig mit vier verschiedenen Genpaaren mit Wirkung auf das Schattensystem zu rechnen, und zwar mit den Paaren Sh/sh, Sa/sa, Sb/sb und Sc/sc.

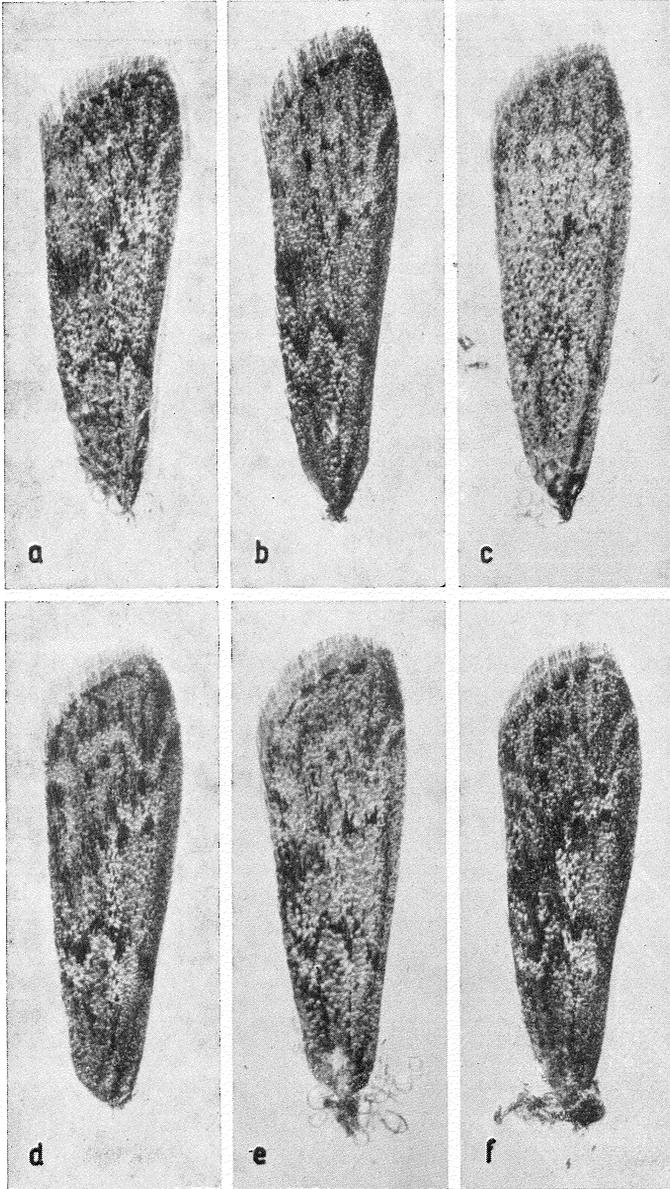
Das theoretisch wichtigste Ergebnis dieser Arbeit liegt meines Erachtens in dem Nachweis, dass ein System im Sinne Kühn & Henkes von zusammengesetzter Natur sein kann, denn die Flecken können unabhängig von dem dazwischenliegenden Grund beeinflusst werden. Es scheint daher, dass wir in den bindenförmigen Systemen zwischen den auf den Adern liegenden Flecken und dem zwischen den Adern sich befindenden Grund unterscheiden müssen. Wahrscheinlich lässt sich dadurch u. a. eine bessere Erklärung für den merkwürdigen zweigipfeligen Kurvenverlauf der Ausfärbungsprozesse gewinnen, der von verschiedenen Autoren bei Temperaturbeeinflussung in den sensiblen Perioden der Puppen gefunden worden ist.

Zusammenfassung.

Es wurden drei neue Genpaare mit Wirkung auf das Schattensystem der Vorderflügel von *Ephestia kühniella* Zell. nachgewiesen. Flügel von Tieren mit den rezessiven Genen haben kein sichtbares Schattensystem. Das Gen Sa bewirkt Schwärzung der Schattenflecken, Sb und Sc rufen dagegen Verdunkelung des Schattengrundes hervor (die den Flecken trennenden Zwischenräume). Es ist wahrscheinlich, dass alle drei Genpaare von dem von Clausen (1937) gefundenen Sh/sh verschieden sind. Männchen und Weibchen werden von den hier beschriebenen Genen in derselben Weise verändert.

Literatur.

- Clausen, K. H. (1937): Kreuzungsanalyse des Zeichnungsmusters zweier Stämme von *Ephestia kühniella* Z. Z. ind. Abst. Vererb.lehre 72.
- Henke, K. (1928): Ueber die Variabilität des Flügelmusters bei *Larentia sordidata* F. und einigen anderen Schmetterlingen. Z. Morph. Ökol. Tiere 12.
- Hügel, E. (1933): Ueber das genetische Verhalten der weissen Distalbinde und ihre genetischen Korrelationen zu anderen Merkmalen auf dem Vorderflügel der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Zeller. Arch. Entw.mech. 130.
- Kühn, A. (1932): Entwicklungsphysiologische Wirkungen einiger Gene von *Ephestia kühniella* Z. Naturwiss. Jahrg. 20.
- (1935): Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an *Ephestia kühniella* Z. Z. ind. Abst. Vererb.lehre 67.
- (1936): Versuche über die Wirkungsweise der Erbanlagen. Naturwiss. Jahrg. 24.
- (1937): Entwicklungsphysiologisch-genetische Ergebnisse an *Ephestia kühniella* Z. Z. ind. Abst. Vererb.lehre 73.
- (1939): Ueber eine geschlechtsgekoppelte Mutation des Zeichnungsmusters (dz) bei *Ephestia kühniella* Z. Biol. Ztrbl. 59.
- (1939a): Vollständige Unterdrückung des Zeichnungsmusters durch eine Mutation der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Z. Naturwiss. Jahrg. 27.



- Kühn, A., & K. Henke (1929—1936): Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Mehlmotte *Ephestia 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 *Ephestia kühniella* Zeller. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen Biol. N. F. 1.
- Lemche, H. (1943): „Umfeldschwarz“ (u), eine neue Mutation des Flügelmusters von *Ephestia kühniella* Zell. (Lep. Pyral.). Entom. Medd. 23.
- Schwartz, V. (1938): Ueber die Vererbung des Ausprägungsgrades der schwarzen Querbindenzeichnung auf dem Vorderflügel von *Ephestia 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 *Ephestia kühniella* Z. Geor. u. Ant. Claraz-Schenkung Ser. Zool. No. 47.
- Whiting, P. W. (1919): Genetic Studies on the Mediterranean Flour-Moth, *Ephestia 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.

(Eingegangen am 8. April 1943).

Tafelerklärung.

Typische Flügel der verschiedenen Stämme. a-e: Stamm A—Stamm E. f: stark geschwärzter Flügel der F₂ der Kreuzung D × E (383 ♀ 4).
