

Zwitterbildung beim Seidenspinner (Lep. Bombycidae)

von Robert Gleichauf

(Mit 13 Abbildungen)

Mit dem Begriff *Zwittrigkeit* faßt man sowohl die normale Ausbildung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane in einem einzigen Organismus als auch *abnorme* Verbindung geschlechtlich verschiedener Körperbezirke in einem Individuum zusammen.

Die normale bisexuelle Veranlagung wird als *Hermaphroditismus* bezeichnet. Er ist für eine große Zahl von Tier- und Pflanzenarten — bei letzteren spricht man von *Einhäusigkeit* (*Monoecie*) — die gesetzmäßige Form der Geschlechtlichkeit, z. B. bei Trematoden, den meisten Schneckenarten u. a.

Die als Ausnahmeerscheinung bei normalerweise getrennt-geschlechtlichen Arten auftretende Vereinigung männlicher und weiblicher Charaktere im gleichen Individuum ist dagegen je nach ihrer entwicklungsphysiologischen Ursache als *Gynandromorphismus* oder als *Intersexualität* zu bezeichnen. Bei gynandromorphen Individuen liegen von Anfang der Entwicklung an während des gesamten Lebens männlich und weiblich determinierte Organe oder auch nur einzelne Organteile unvermittelt und ohne Zwischenstufen mosaikartig nebeneinander. Die Lebensfunktionen solcher Gynander sind trotzdem im allgemeinen nicht merklich gestört, mit Ausnahme der geschlechtlichen. Beim intersexuellen Zwitter dagegen beginnt die Entwicklung des Individuums zunächst rein in der Richtung auf das eine Geschlecht. Früher oder später aber erfolgt eine Umstimmung der geschlechtlichen Differenzierung, d. h. der weitere Verlauf der Entwicklung vollzieht sich in Richtung auf die Ausbildung der Charaktere des anderen Geschlechts. Je nach der zeitlichen Lage des „Drehpunktes“ ergeben sich die verschiedenen sexuellen Zwischenstufen.

Der *Gynandromorphismus*, mit dem wir uns im Folgenden allein beschäftigen, ist weitaus am häufigsten bei Insekten gefunden worden und hier wiederum hauptsächlich bei Schmetterlingen. Aber auch bei Hautflüglern sind verhältnismäßig viele Fälle bekannt geworden; es sei nur an die berühmten Zwitterbienen des Eugsterschen Stockes erinnert, die v. Siebold bereits 1864 beschrieben, über deren Entstehung Boveri (1915) ein-

gehend berichtet und Ankel (1934) einen zusammenfassenden Überblick gegeben hat.

Obleich der Gynandromorphismus in mannigfaltiger Weise und in sehr verschiedenen starker Ausprägung in Erscheinung treten kann, von kaum erkennbaren Anzeichen bis zu ganz offensichtlichen Geschlechtsunterschieden nebeneinanderliegender Körperbezirke, lassen sich dennoch alle gynandromorphen Formen in vier Grundtypen einordnen, und zwar in den

- bilateralen Typus (linke oder rechte Körperhälfte männlich bzw. weiblich),
- transversalen Typus (Vorderteil oder Hinterteil männlich bzw. weiblich),
- frontalen Typus (Ober- oder Unterseite männlich bzw. weiblich),
- unregelmäßigen Typus (männliche und weibliche Bezirke mehr oder weniger regellos über den ganzen Körper verteilt).

Im allgemeinen werden Gynander innerhalb einer Nachkommenschaft oder Population nur sehr selten gefunden: Bei Schmetterlingen kommen auf etwa 100 000 Individuen kaum 2 bis 3 gynandromorphe Falter (Meisenheimer, 1930). Bei Säugetieren und beim Menschen sind überhaupt keine sicheren Fälle gynandromorphen Zwittertums bekannt, sondern nur in das Gebiet der Intersexualität gehörende sexuelle Zwischenstufen.

Die relativ häufige Feststellung gynandromorpher Formen bei den Insekten, in erster Linie bei den Schmetterlingen, erklärt sich aus drei Tatsachen: Einmal wird durch das gleichzeitige Eindringen mehrerer Samenfäden in das Ei (*Polyspermie*) eine günstige Voraussetzung für das Entstehen der Gynandrie geschaffen, zum anderen sind gerade in der Ordnung der Schmetterlinge die äußeren, sekundären Geschlechtsunterschiede oft auffallend ausgeprägt (*Sexualdimorphismus*), und drittens verfügen die meisten Insektenarten über eine recht umfangreiche Nachkommenschaft, so daß bei einer Massenaufzucht die Wahrscheinlichkeit des Auffindens von Zwitterformen bedeutend erhöht ist. So ist es denn auch nicht verwunderlich, daß bei dem Maulbeer-Seidenspinner (*Bombyx mori* L.), von welchem alljährlich Millionen vielen erfahrenen Züchtern vor Augen kommen, des

öftern unsymmetrisch mosaikartig gefärbte Raupen entdeckt werden, die dann meistens, aber nicht in allen Fällen, auch zwitt-rige Falter liefern.

Aus dieser Beobachtung geht hervor, daß die Mosaikbildung, die Verbindung verschieden geformter oder gefärbter Körperbezirke, sich nicht nur auf den Bereich der primären und sekundären Geschlechtsmerkmale beschränkt. Es können vielmehr auch Kombinationen genetisch verschiedener Rassen in einem Individuum zusammengefügt sein ohne Beziehung zur Ausbildung der Geschlechtsmerkmale. Der Gynandromorphismus stellt somit nur einen Sonderfall der Mosaikbildung dar und ordnet sich harmonisch in deren Erklärung ein, wie wir später sehen werden. Nicht nur die Merkmale beider Geschlechter, sondern auch z. B. Farbzeichnungen zweier Rassen können also in einem Tier vereinigt sein, wofür gerade der Seidenspinner eindrucksvolle Beispiele liefert, für deren Erörterung zunächst drei deutlich voneinander unterschiedene genetische Typen von Raupen aus den zahlreichen Seidenspinnerrassen der Zentralforschungsanstalt für Kleintierzucht gekennzeichnet seien:

1. Normalfarbene Raupen (common, normal), Abb. 1. Voll erwachsene Raupen haben weiße Grundfarbe und drei Paar deutliche Zeichnungsmuster: Die „Augenflecke“ (Ocularmuster) auf dem zweiten Brustsegment, die sog. „Hufeisen“ oder „Monde“ auf dem zweiten Hinterleibsring, ein den „Monden“ ähnliches, aber weniger auffallendes Paar auf dem fünften Hinterleibsring.

2. Gestreifte oder gebänderte Raupen (zebra), Abb. 2a. Dieser Typus tritt bei den verschiedensten Rassen auf, wie sie in Japan, China, Indien, Siam und Korea gezüchtet werden, und ist auch aus den europäischen Wirtschaftszuchten bekannt. Weiße und schwarze Ringe wechseln auf den Segmenten miteinander ab, wobei die schwarzen Ringzonen am Vorder-rand der einzelnen Segmente scharf abgegrenzt sind.

3. Rindenfarbene Raupen (moricaud), Abb. 3. Diese zuweilen auch bei den derzeitigen deutschen Wirtschaftsrassen, z. B. dem „Ungarischen Gelbspinner“, auftretenden Formen sind über den ganzen Körper bräunlich bis schwarz-braun gefärbt, indem die Haut mit feinen, unregelmäßigen, in der Längsrichtung angeordneten dunklen Rieselungen und Punkten versehen ist. An



Abb. 1. Normal gezeichnete erwachsene Seiden-raupen. Nat. Gr. (Bildarchiv d. Zf. f. Kleintierzucht)

den Seiten und um die Augenflecke der Brustringe sind rötlich getönte Zeichnungen sichtbar. Der Gesamteindruck dieser Raupen entspricht weitgehend dem der Raupen des wilden Maulbeer-Seidenspinners (*Bombyx mori mandarina* MOORE), so daß man diese Form wohl als die stammesgeschichtlich älteste ansprechen kann.

Raupen, die jeweils zwei dieser Färbungsmuster in mosaikartiger Verteilung aufweisen, wurden erstmals von Coutagne (1902), dann von Toyama (1906) und seitdem von einer ganzen Reihe vor allem japanischer Forscher beschrieben. Restlos geklärt wurde die Entstehung solcher Mosaik-Individuen beim Seidenspinner aber erst durch die Untersuchungen von Goldschmidt und Katsuki (1927 bis 1931).

Auch in den Versuchszuchten der Reichsforschungsanstalt wurden im Laufe der letzten Jahre wiederholt derartige Mosaik-Raupen gefunden und in einem Zuchtstamm

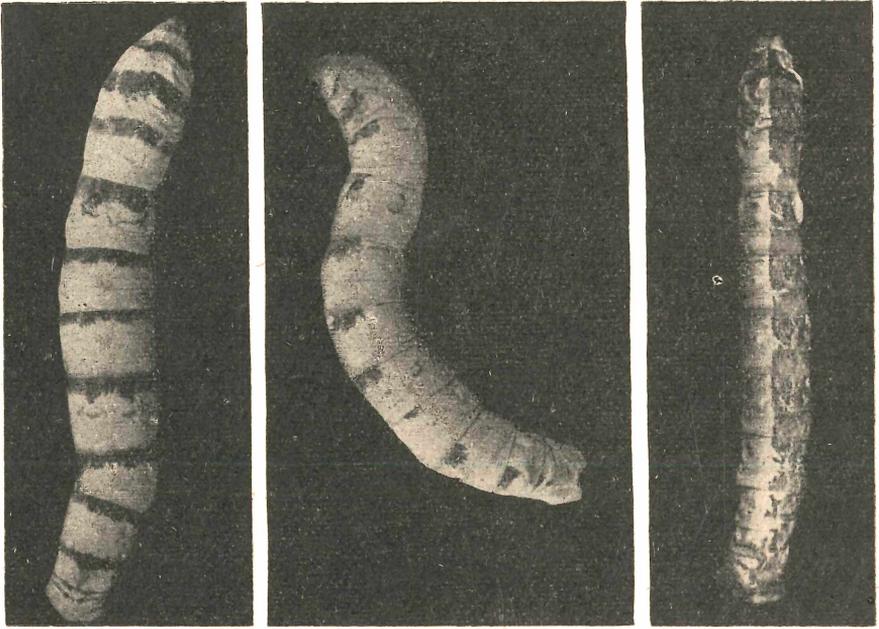


Abb. 2. a (links) Gebänderte Seidenraupe, b (Mitte) Mosaik-Raupe, linke Seite gebändert, rechte Seite normal, c (rechts) Mosaik-Raupe, linke Seite normal, rechte Seite rindenfarbenen. Nat. Gr. (Bildarchiv d. Zf. f. Kleintierzucht)

einer Kombinationskreuzung sogar in erhöhtem Prozentsatz beobachtet. Die meisten von ihnen gehörten dem bilateralsymmetrischen Typus an. Eine Raupe, deren linke Körperhälfte das Zebra-Muster und deren rechte den Zeichnungscharakter einer normalfarbenen Raupe erkennen läßt (Abb. 2b), fand sich in einem Zuchtstamm, der aus der Kreuzung zwischen einer französischen Rasse mit einheitlich zebrafarbenen Raupen und einer solchen mit normalfarbenen hervorgegangen war. Bei zwei anderen Raupen gehört — in ganz besonders scharfem Kontrast — die linke Hälfte der normalfarbenen, die rechte dem rindenfarbenen Typus an (Abb. 2c). Mehrfach wurden auch Raupen mit unregelmäßiger Mosaikbildung beobachtet, bei denen z. B. an den Seiten und ventral asymmetrische und völlig regellose Einsprenkelungen rindenfarbener Hautbezirke vorgefunden wurden (Abb. 4).

Besondere Beachtung fand ein gynandromorpher Falter, der sich 1940 in einer Versuchsgruppe entwickelt hatte, in der keine abnorm gezeichnete Raupe beobachtet worden war. Zwitterige Falter des Maulbeer-Seidenspinners sind ebenfalls schon mehrfach beschrieben worden. Mit einer Ausnahme handelte es sich in allen diesen

meist als Halbseiten-Zwitter ausgebildeten Fällen — soweit mir bekannt ist — um Individuen, bei denen die geschlechtlich verschiedenen Körperbezirke im übrigen der gleichen Rasse angehörten. Bei dem in Abb. 5 wiedergegebenen Falter liegt aber nicht nur bilateral-symmetrischer Gynandromorphismus vor, sondern die linke, weibliche Körperhälfte zeigt die weiße Beschupplung und schwache Flügelzeichnung des normalen Seidenspinners, während die rechte, männliche Seite braun-schwarz verdunkelt ist und somit der als f. *brunnea* GRÜNBL. bekannten melanistischen Rasse von *B. mori* L. angehört. Die Verbindung von Gynandromorphismus mit Gegensätzlichkeit in der Ausprägung von Körpermerkmalen, die nicht geschlechtsgebunden im X-Chromosom vererbt werden, sondern für beide Geschlechter verschiedener Rassen bezeichnend sind, ist bei Faltern von *Bombyx mori* anscheinend bisher nur einmal beobachtet (T o y a m a, 1906) und auch bei anderen Schmetterlingsarten nur sehr selten festgestellt worden (C o c k a y n e, 1935). W i s k o t t (1897) hat bei der Nonne (*Lymantria monacha* L.) die Kombination einer normal schwarz-weiß gefärbten weiblichen Körperhälfte mit einer melanisti-

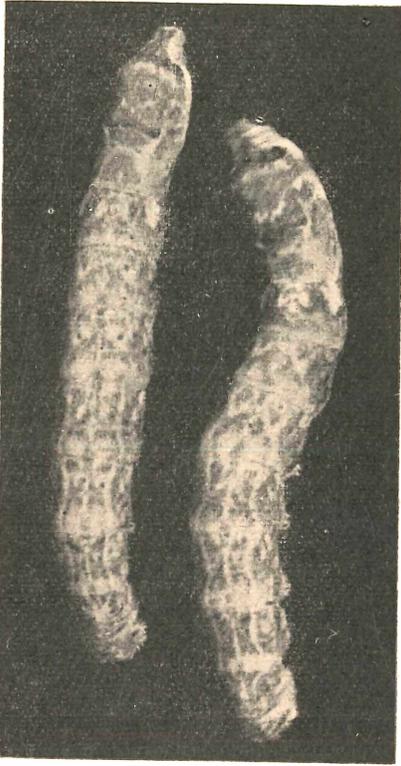


Abb. 3. Rindenfarbene Seidenraupen. Etwas vergr.
• (Bildarchiv d. Zf. f. Kleintierzucht)



Abb. 4. Mosaik-Raupe mit regellosen, rindenfarbenen Einsprenkelungen. Nat. Gr. (Bildarchiv d. Zf. f. Kleintierzucht)

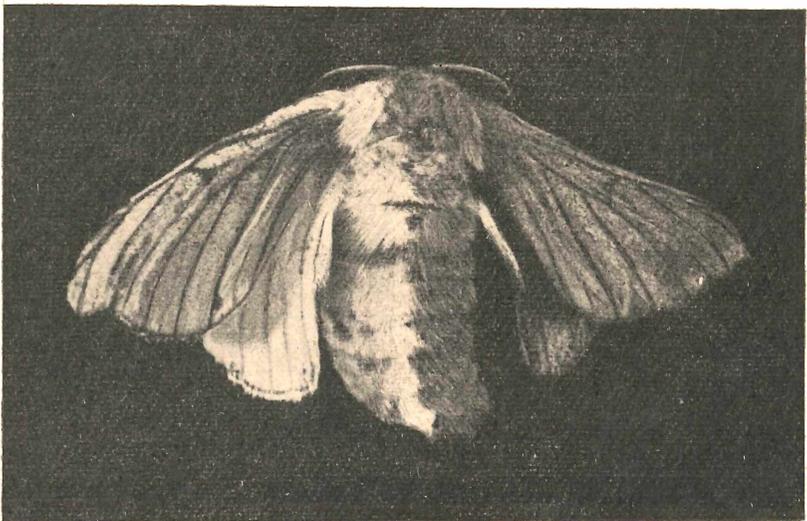


Abb. 5. Gynandromorpher Maulbeer-Seidenspinner. Linke Seite weiblich und bis zur Körpermitte mit normaler weißer Färbung, rechte Seite männlich und melanistisch verdunkelt. 2fach vergr. (Bildarchiv d. Zf. f. Kleintierzucht)

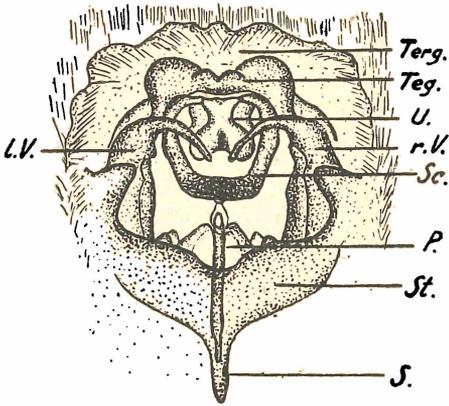


Abb. 6. Männlicher Kopulationsapparat des Seidenspinners. Ansicht von hinten. 10fach vergr. (Orig.) S Saccus, St VIII. Sternit, P Penisrohr, Sc Scaphium, l. V. linke Valve, r. V. rechte Valve, U Uncus, Teg Tegumen, Terg. VIII. Tergit

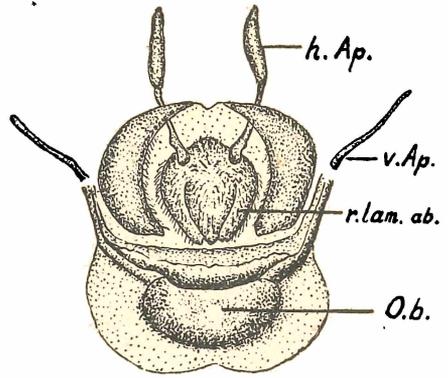


Abb. 7. Weiblicher Kopulationsapparat des Seidenspinners. Ansicht von unten. 10fach vergr. (Orig.) O. b. Ostium bursae (Kopulationsöffnung), r. lam. ab. rechte Lamina abdominalis (Chitinumrandung der Mündungstelle von Eileiter und Enddarm), h. Ap. hintere Apophyse, v. Ap. vordere Apophyse

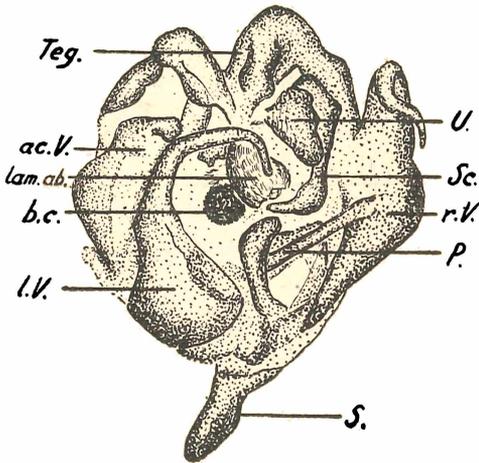


Abb. 8. Zwitteriger Kopulationsapparat des Mosaikfalters von Abb. 5. Ca. 13fach vergr. (Orig.) ac. V. überzählige Valve, b. c. Bursa copulatrix, übrige Abkürzungen wie in Abb. 6 und 7

schen männlichen (f. *eremita* O.) beschrieben, ein Fall, der unserem normalmelanistisch gefärbten Seidenspinner-Zwitter genau entspricht.

Der Hinterleib des Zwitters war nach rechts gekrümmt, eine Folge der stärkeren Entwicklung der weiblichen linken Körperhälfte. In die Nähe eines Weibchens gebracht, benahm er sich wie ein normales Männchen und versuchte, unter lebhaften Flügelbewegungen zu copulieren, allerdings erfolglos. Setzte man andererseits ein nor-

males Männchen in seine unmittelbare Nähe, so versuchte dieses, sich mit dem Gynander zu paaren. Der Zwitter entsprach demnach sexual-physiologisch dem Verhalten des Gynanders, den Engel (1909) aus einer bilateralen Mosaikraupe erhalten hat.

Die äußerlich genau halbseitige Ausbildung der geschlechtlich verschiedenen Körperhälften war bei dem Seidenspinner-Zwitter im Bereich des Genital-Apparates nicht gewahrt. Zum besseren Verständnis der verwickelten Lagebeziehungen der männlichen und weiblichen Teile des zwitterigen Genital-Apparates ist in Abb. 6 der normale Bau der männlichen chitinösen Copulationsorgane und in Abb. 7 der des weiblichen Geschlechtsapparates von *B. mori* dargestellt. Abb. 8 gibt den zwitterigen Genital-Apparat wieder. Denkt man sich eine Medianlinie durch den Apparat des Gynanders gelegt, so fällt auf den ersten Blick die Störung der Bilateralität in der Anordnung männlicher und weiblicher Teile auf, das ganze Gebilde erscheint zunächst beinahe regellos asymmetrisch aufgebaut, wobei der Gesamteindruck allerdings ganz deutlich mehr dem männlichen als dem weiblichen Typus entspricht. Ausgesprochen halbseitig angelegt sind eigentlich nur die im männlichen Geschlecht aus Anlagen des zehnten Abdominalsegmentes hervorgegangenen, als Uncus und Scaphium bezeichneten pinzettenartig gegeneinander beweglichen Chitinhaken, die bei dem Zwitter nur auf der rechten äußerlich männlichen Seite vorhanden sind. Männliche

Greifzangen (Valven, Anhänge des 9. Hinterleibsringes) dagegen sind auf beiden Seiten ausgebildet, auf der linken (weiblichen) Seite ist sogar eine überzählige Valve vorhanden. Voll entwickelt ist auch das unpaare eigentliche männliche Begattungsorgan, der durch einen Führungsschild ragende Aedeagus (Penisrohr), ferner der als Saccus bezeichnete ventral gerichtete Fortsatz des 9. Hinterleibsringes. Diese unpaaren männlichen Teile sind nach rechts orientiert, wahrscheinlich eine Folge der Doppelbildung der linken Valve. Das Tegumen, die dorsale siegelringartige Verbreiterung des männlichen 10. Tergites, ist rein männlich angelegt, also von der Gynandrie unberührt geblieben, wenn man von der starken Formverbildung absieht. Der äußeren Bilateralität entsprechend halbseitig rechts entwickelt sind von den männlichen Teilen des Chitinapparates also nur Uncus und Scaphium, denen als homologer weiblicher Teil auf der linken Seite — allerdings nach der Medianlinie verschoben — ein mit starken Sinnesborsten besetztes Gebilde gegenüberliegt, das im wesentlichen der linksseitigen Lamina abdominalis entsprechen dürfte; eine linke hintere Apophyse ist allerdings nicht zu erkennen. Neben der verformten linksseitigen Lamina abdominalis liegt als weiterer weiblicher Teil die Bursa copulatrix, ein unpaarer, dünnhäutiger Chitinsack zur Aufnahme der Samenmassen, der im ungefüllten Zustand auf engen Raum zusammengefaltet ist. Im ganzen gesehen ist also der Genitalapparat des Zwitters überwiegend männlich angelegt, wenn auch in den Einzelteilen stark verformt. Sichere weibliche Elemente sind nur die Bursa copulatrix und ein linksseitiges Teilstück der Laminae abdominalis, der Umrandung von Oviporus und After. Im Bereich des Genitalapparates ist demnach die Bilateralität bei dem besprochenen Gynander nicht gewahrt, wie übrigens auch bei anderen von *B. mori* beschriebenen Halbseiten-Zwittern nicht (Katsuki, 1927).

Über die Entstehungsursache gynandromorpher Individuen sind verschiedene Theorien entwickelt worden, die alle eine befriedigende Erklärungsmöglichkeit bieten, teilweise sogar durch cytologische Untersuchungen als Realität erwiesen werden konnten. So verschieden auch diese Deutungsmöglichkeiten im einzelnen zu sein scheinen, sie gehen doch alle in einem Punkt von der gleichen Voraussetzung aus, von der heute wohl unbestrittenen Annahme, daß die Ursache des Gynandromor-

phismus letztlich in einem abnormen Ablauf der Ei-Reifung oder -Befruchtung zu suchen ist. Es erübrigt sich, auf die einzelnen Phasen der Reifungsteilungen und der Befruchtung beim Insektenei näher einzugehen, da Ankel (1934) in seinem Aufsatz über Zwitterbildung bei der Honigbiene eine vorzügliche Schilderung dieser Vorgänge gegeben und dargestellt hat, wie die erstmals von Boveri aufgestellte Gynandromorphismustheorie durch die neueren Experimente von Rösch als zutreffend bestätigt worden ist. Nach seinen Ausführungen sind für die Gynandrie der Honigbiene Entwicklungsstörungen verantwortlich zu machen, die auf eine „säumige“ Bewegung des in das reife Ei eingedrungenen Samenfadens zurückgehen. Infolge dieser Verzögerung kommt die Verschmelzung von Ei und Samenkern zum diploiden Befruchtungskern erst zustande, wenn der haploide Eikern bereits in die erste Furchungsteilung eingetreten ist, so daß die eingedrungene Samenzelle sich nunmehr nur mit einem der beiden ersten Furchungskerne vereinigen kann. Dieser abnorme Verschmelzungsvorgang führt dazu, daß sämtliche Körperbezirke, die aus dem mit dem Spermakern verschmolzenen und daher diploiden Furchungskern hervorgehen, weiblichen, diejenigen, die sich aus dem haploid gebliebenen Furchungskern entwickeln, männlichen oder Drohnen-Charakter annehmen.

Die von Doncaster aufgestellte Theorie der Entstehung von Gynandromorphen durch doppelte Befruchtung primär zweierkerniger Eier, sowie die von Morgan entwickelte Vorstellung, daß durch unregelmäßige Chromosomenverteilung (Elimination) während der ersten Furchungsteilungen Gynander erzeugt werden können, fanden ihre Begründung auch in cytologischen Befunden.

Für die Diskussion der komplizierten genetischen Analyse der Mosaikraupen des Seidenspinners sowie des oben beschriebenen Falterzwitters erscheint es angebracht, auf die von Goldschmidt und Katsuki (1927, 1928, 1931) veröffentlichten Arbeiten etwas ausführlicher einzugehen. Aus der Fülle der Einzelergebnisse der experimentellen Untersuchungen dieser beiden Forscher seien daher im Folgenden die wichtigsten Feststellungen angeführt:

1. In mehreren Zuchten trat ein so außergewöhnlich hoher Prozentsatz von Mosaikraupen auf (bis zu 30%), daß eine Erblichkeit dieses Charakters angenommen werden mußte. Tatsächlich führte die gene-

tische Analyse auch zu dem Ergebnis, daß ein rezessiver Erbfaktor das Auftreten von Raupen mit Mosaikfärbung in einer Häufigkeit von 0,2% bis etwa 30% bewirkt. Kreuzungen zwischen einem normalen und einem Mosaikstamm entsprachen in der F₁-Generation dem Typ der Mutter; wenn also die Mutter sich aus einer Mosaikraupe entwickelt hatte, war auch ein Teil der F₁-Nachkommenschaft von diesem Typus. War die Mutter aber aus einer Normal-, der Vater dagegen aus einer Mosaikraupe hervorgegangen, so blieb die F₁-Generation vollständig normal. Daraus wurde geschlossen, daß die Fähigkeit zur Mosaikbildung schon im Ei durch vor der Befruchtung eintretende Zweikernigkeit des Eies festgelegt wird.

2. Neben der Zwitterigkeit der Geschlechtsorgane (sexuelles Mosaik) wird gleichzeitig auch die Anlage zu mosaikartiger Verteilung nicht geschlechtsbegrenzter Eigenschaften vererbt, wie z. B. rassenbedingter Farbunterschiede (somatisches Mosaik).

3. Aus Mosaikraupen können sowohl geschlechtlich normale wie auch gynandromorphe Falter entstehen, wie umgekehrt

aus äußerlich normalen Raupen auch gynandromorphe Falter hervorgehen können.

4. Weitaus am häufigsten treten genau gehälfete Individuen (bilaterales Mosaik) auf, aus denen sich meistens auch halbseitige Zwitterfalter (bilaterale Gynander) entwickeln. Es kommen aber auch Übergänge vor, bei denen die somatische und sexuelle Halbseitigkeit nicht gewahrt wird. Für die Erklärung dieser Beobachtungen schienen zunächst mehrere Möglichkeiten gegeben, zu deren Verständnis wir etwas weiter ausholen müssen.

Bekanntlich wird die Geschlechtsbestimmung durch den Chromosomen-Mechanismus während der Reifungsteilungen der Keimzellen geregelt. In jeder diploiden Zelle befinden sich ein mütterlicher und ein väterlicher Chromosomensatz, deren Einzelchromosomen sich in ihrer Gestalt und Größe paarweise entsprechen. Ein homologes Paar der diploiden Chromosomengarnitur realisiert das Geschlecht und wird daher auch als Geschlechtschromosomenpaar bezeichnet. Die Einzelpartner dieses Paares sind bei den meisten Lebewesen männlichen Geschlechtes ungleich und werden als X- bzw. Y-Chromosom bezeichnet, denen im weiblichen Geschlecht zwei X-Chromosomen entsprechen. Bei den Vögeln und Schmetterlingen liegen diese Verhältnisse gerade umgekehrt; hier ist das männliche Chromosomenpaar XX und das weibliche XY. Hieraus folgt für die Schmetterlinge im weiblichen Geschlecht die bei den Reifungsteilungen ungleichwertige Verteilung der Geschlechtschromosomen. Zweierlei reife Eizellen werden gebildet, solche mit einem X- und solche mit einem Y-Chromosom, während im männlichen Geschlecht nur Spermienzellen mit einem X-Chromosom entstehen können. Bei den Schmetterlingen wird dementsprechend das weibliche als heterogametisch, das männliche als homogametisch bezeichnet. Die normale Befruchtung ergibt durch die wechselseitige Vereinigung von X- und Y-Eizellen mit X-Spermien der Wahrscheinlichkeit nach wieder etwa 50% männliche und 50% weibliche Individuen (Abb. 9).

Gegenüber diesen normalen Vorgängen der Geschlechtsbestimmung bei der Befruchtung soll nach Boveri, Morgan und Doncaster die Zwitterigkeit aus drei abnormen Befruchtungskombinationen, aber auch aus einem gestörten Verlauf der ersten Furchungsteilung ihre Entwicklung nehmen können (Abb. 10).

Es würde zu weit führen, im einzelnen darzulegen, wie Goldschmidt und Katsuki zunächst auf Grund ihrer eingehenden genetischen Analyse der Seidenspinner-Mosaikraupen zu dem Ergebnis gelangten, daß keine der vorgenannten vier Möglichkeiten zur Erklärung dieses Falles ausreicht. Katsuki erbrachte dann durch

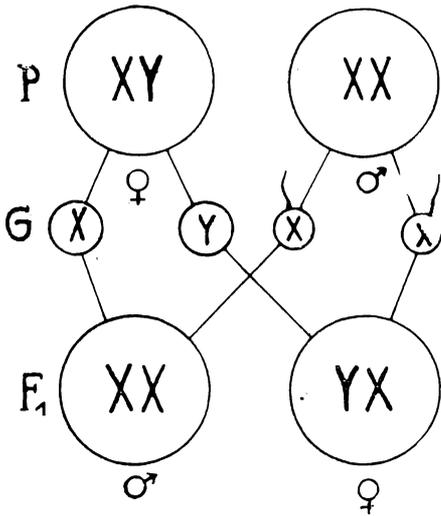


Abb. 9. Schematische Darstellung der Keimbildung und Befruchtung bei Schmetterlingen. Im weiblichen Geschlecht werden durch die Reifungsteilungen zweierlei Keimzellen (Gameten) gebildet, nämlich X- und Y-Eier, während im männlichen Geschlecht nur X-Spermienzellen entstehen. Aus ihren Kombinationsmöglichkeiten bei der Befruchtung ergibt sich ein Zahlenverhältnis der Geschlechter von 1 : 1. P Eltern- oder Parental-Generation, G Keimbildung (Gameten), F₁ Kindes- oder 1. Filial-Generation

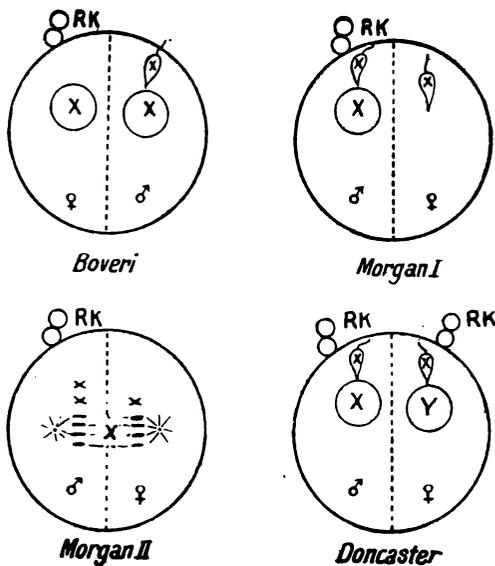


Abb. 10. Möglichkeiten der Entstehung eines halbseitigen Zwitters bei weiblicher Heterogamete (nach Plate aus Goldschmidt).
RK Richtungskörper.

1. **Boveri**: Der weibliche Vorkern mit einem X-Chromosom hat sich bereits vor der Befruchtung geteilt. Während der eine der beiden so entstandenen Furchungskerne von einem X-Spermium befruchtet wird, entwickelt sich der andere parthenogenetisch (ohne Befruchtung).
2. **Morgan I**: Der weibliche Vorkern wird von einem X-Spermium befruchtet, während ein zweiter in das Ei eingedrungene Samenfaden (Dispermie) sich selbständig weiterentwickelt.
3. **Morgan II**: Während der ersten Furchungsteilung des normal befruchteten Eies bleibt beim Auseinanderweichen der Chromosomenhälften die Hälfte des einen X-Chromosoms in der Mitte der Spindel zurück und degeneriert (Elimination). Infolge dieser abnormen Chromosomenverteilung enthält die eine Furchungszelle XX und läßt „männliche“ Zellen aus sich hervorgehen. Die andere mit einem X bildet nur „weibliche“ Körperzellen aus.
4. **Doncaster**: Durch Verschmelzung zweier Eizellen entsteht ein zweikerniges Ei. Wenn der eine Eikern X enthält, der andere Y und beide Kerne gleichzeitig von X-Spermien befruchtet werden, entsteht ein gynandromorphes Tier.

nung ganzer Chromosomen herbeiführen, die Chromosomenzahl also auf die Hälfte vermindern (Präreduktion), während bei der nachfolgenden zweiten Teilung eine erbgleiche Längsteilung des reduzierten (haploiden) Chromosomensatzes erfolgt, oder aber es findet: nächst eine einfache Längsteilung aller Chromosomen statt, wonach in der zweiten Reifungsteilung die eigentliche Reduktion durchgeführt wird (Postreduktion). Bei der ersten Teilung entstehen aus dem unreifen Eikern zwei Kerne, von denen der eine weiterhin als Eikern, der andere als erster Richtungskern oder -körper bezeichnet wird. Bei der darauffolgenden zweiten Teilung wird der Eikern in den befruchtungsfähigen weiblichen Vorkern und einen weiteren Richtungskörper aufgeteilt. Auch der erste Richtungskörper macht gleichzeitig nochmals eine Teilung durch. Es liegen dann also im Eiplasma als Ergebnis der zwei Reifungsteilungen drei Richtungskörper, die wir weiterhin rein ihrer Anordnung nach als ersten, zweiten und dritten Richtungskörper bezeichnen können und am weitesten nach Innen der weibliche Vorkern (Abb. 11). Die drei Richtungskerne, die bei vielen Tierarten aus der Eizelle ausgestoßen werden und zugrunde gehen, bleiben bei den Schmetterlingen im Eiplasma liegen und degenerieren normalerweise.

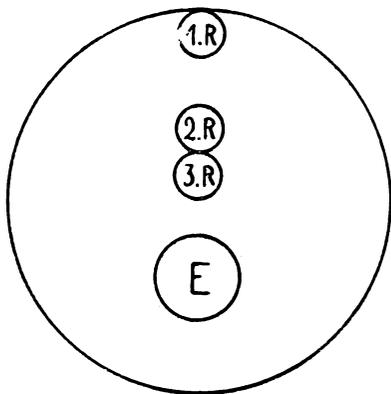


Abb. 11. Schematische Darstellung der Kernverhältnisse in einem Schmetterlingsei nach Ablauf der Reifungsteilungen. 1. R und 2. R erster und zweiter Richtungskörper, aus dem 1. Richtungskörper bei der 2. Reifungsteilung gebildet; 3. R dritter Richtungskörper, bei der 2. Reifungsteilung des Eikerns (E) gebildet.

cytologische Untersuchungen den Nachweis, daß die Mosaikbildung bei *B. mori* darauf zurückgeht, daß neben dem Eikern auch noch ein Richtungskörper befruchtet wird.

Während der Reifungsperiode der Eizellen spielen sich zwei aufeinanderfolgende Teilungsvorgänge ab, die zur Bildung des reifen Eikerns und dreier Richtungskörper führen. Der erste Teilungsschritt kann nun entweder die Tren-

Entscheidend ist nun, daß diese Degeneration bei dem durch die zweite Teilung des Eikerns gebildeten Richtungskörper unterbleiben und dieser Richtungskörper befruchtet werden kann, sich also verhält wie das andere Teilprodukt der zweiten Reifungsteilung, der weibliche Vorkern (Abb. 12). Die Entwicklung des Embryos nimmt in diesen Fällen ihren Ausgang nicht

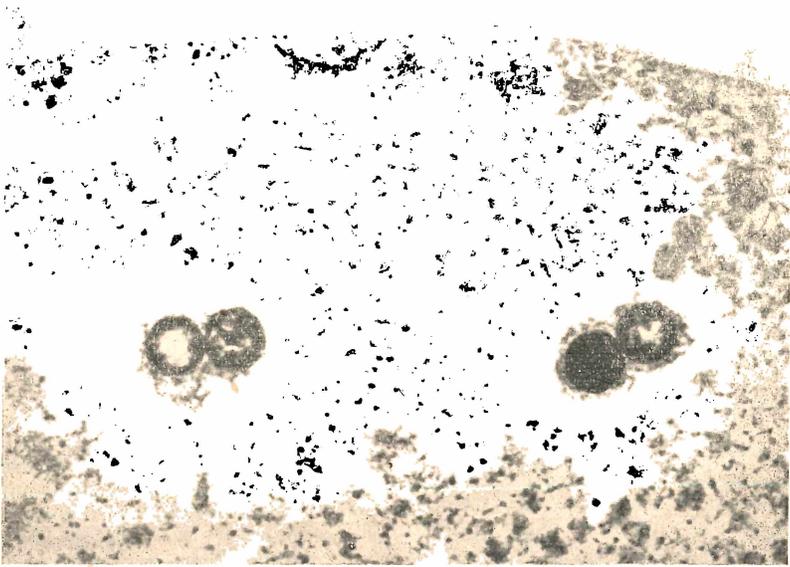


Abb. 12. Teilansicht eines Schnittes durch ein Seidenspinner-Ei mit Doppelbefruchtung. Links der Ei-Befruchtungskern (EBK), rechts der Richtungskörper-Befruchtungskern (RBK) (nach Katsuki)

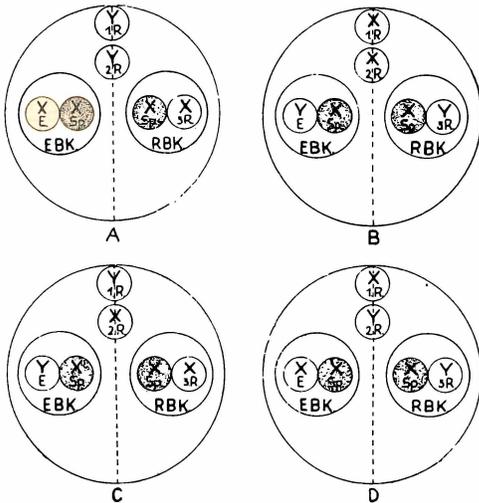


Abb. 13. Die bei Prä- und Postreduktion eintretenden Kombinationsmöglichkeiten hinsichtlich der Lage von X und Y. A und B: bei Präreduktion, C und D: bei Postreduktion. 1. R, 2. R, 3. R erster, zweiter, dritter Richtungskörper, E Eikern, Sp Spermakern, EBK Ei-Befruchtungskern, RBK Richtungskörper-Befruchtungskern

nur von dem befruchteten Eikern (EBK), sondern auch von dem ebenfalls befruchteten dritten Richtungskörper (RBK). Hat die Trennung des XY-Chromosomenpaares in der ersten Reifungsteilung stattgefunden

(Präreduktion), so können der weibliche Vorkern und der dritte Richtungskörper übereinstimmend entweder beide nur mit X oder mit Y ausgestattet sein. Die Samenzellen bringen in jedem Falle ein X mit, so daß bei der Befruchtung des weiblichen Vorkerns und des dritten Richtungskörpers zusammentreten können: $XX + XX$ oder $XY + XY$ (Abb. 13 A und B). Im ersten Falle entwickelt sich ein reines Männchen, im zweiten ein reines Weibchen.

Findet die Aufteilung des Geschlechtschromosomenpaares aber durch Postreduktion statt, dann werden durch die Doppelbefruchtung des weiblichen Vorkerns und des dritten Richtungskörpers die Voraussetzungen für die Entwicklung eines Gynanders geschaffen, indem der Richtungskörper das X-Chromosom, der weibliche Vorkern das Y-Chromosom zugeteilt erhält oder umgekehrt. Bei der Befruchtung durch zwei Spermakerne mit X ergeben sich daraus die Kombinationsmöglichkeiten: $XY + XX$ bzw. $XX + XY$ (Abb. 13 C und D). In diesen beiden Fällen werden EBK und RBK zum Ausgangspunkt von geschlechtlich verschieden determinierten Zellfolgen und liefern ein männlich-weiblich zusammengesetztes Individuum.

Damit wäre das sexuelle Mosaik durch die nebeneinander erfolgende Befruchtung von Eikern und Richtungskörper erklärt, das somatische, die Unterschiede der Farb-

eigenschaften bei Mosaikraupen und Faltern, aber noch nicht. Wie bereits oben erwähnt, werden die Anlagen für die Färbung bei *B. mori* nicht geschlechtsgebunden vererbt, aber natürlich stehen die körperlichen Mosaik-Bildungen ebenfalls in Beziehung zu den abnormen Vorgängen im Ei, was sofort verständlich wird, wenn man für die Farbanlagen bestimmte Symbole anführt.

Bezeichnet man z. B. die dominante dunkle Raupenfarbe (moricaud) mit M, die weiße Farbe wegen ihrer Rezessivität mit m, so sind folgende verschiedene Paarungskombinationen möglich:

1. ♀ MM × ♂ MM
 Mm
 mm
 2. ♀ Mm × ♂ MM
 Mm
 mm
 3. ♀ mm × ♂ MM
 Mm
 mm

Fall 1:

Bei Präreduktion und bei Postreduktion enthalten der weibliche Vorkern und der dritte Richtungskörper stets M, so daß bei Doppelbefruchtung durch ein Männchen MM hinsichtlich M homozygote Nachkommen entstehen. — Bei Paarungen mit einem Männchen Mm, das 50% Gameten mit M, 50% mit m produziert, können dem Zufall nach folgende Kombinationen in etwa gleicher Zahl resultieren:

EBK	RBK
MM	Mm

Die Nachkommenschaft aus der Verbindung mit einem homozygoten mm-Männchen enthält in allen aus EBK und RBK abgeleiteten Körperzellen Mm.

Infolge der Dominanz von M über m sind alle Kombinationen des Falles 1 phänotypisch einheitlich dunkel, es treten also keine somatischen Mosaiks auf.

Fall 2:

Bei Präreduktion enthalten Eikern und Richtungskörper entweder beide nur M, was zu denselben Kombinationen führt wie in Fall 1, oder beide m, woraus sich folgende Verbindungen ergeben können:

EBK	RBK
mM	mM

Von diesen vier Kombinationen liefert die erste phänotypisch dunkle Nachkommen, die zweite und dritte ergeben somatische Mosaiks, die vierte phänotypisch einheitlich helle Nachkommen.

Bei Postreduktion erfolgt bei der Eireifung die Trennung der Anlagen M und m erst bei der zweiten Teilung, woraus die beiden Möglichkeiten sich ergeben: Eikern: M, Richtungskern: m oder Eikern: m, Richtungskern: M.

Die Begattung durch ein Männchen MM liefert die Verbindungen

EBK	RBK
MM	mM
mM	MM

Es wird also in diesem Falle nicht zur Ausbildung von Mosaik-Tieren kommen. Erfolgt jedoch die Begattung durch ein heterozygoten Männchen Mm, so ergeben sich für die beiden Typen von Eiern je 4 Kombinationen:

1. EBK		RBK	2. EBK		RBK
a)	MM	mM	e)	mM	MM
b)	MM	mm	f)	mM	Mm
c)	Mm	mM	g)	mm	MM
d)	Mm	mm	h)	mm	Mm

Wir erhalten daher in jeder der beiden Kombinationsreihen 50% Mosaik-Typen, und zwar in der 1. bei b) und d), in der 2. bei g) und h).

Werden schließlich Eikern und Richtungskern durch Spermien von einem Männchen mm befruchtet, so erhalten wir hierbei die Kombinationen:

EBK	RBK
Mm	mm
mm	Mm

somit also in beiden Fällen Mosaik-Individuen.

Fall 3:

Wie bei Fall 1 erhalten Eikern und Richtungskern sowohl bei Prä- wie bei Postreduktion dieselbe Anlage, hier m. Die Begattung durch die drei Männchentypen ergibt nur bei der Verbindung mit heterozygoten Mm-Männchen wieder Mosaik-Tiere, und zwar in 50% der Nachkommenschaft.

EBK	RBK
mM	mM

Aus der cytologisch nachgewiesenen Tatsache der Doppelbefruchtung von Eikern und Richtungskern in Verbindung mit dem unabhängigen Erbgang von Geschlechtsfaktoren und Anlagen für somatische Charaktere wie Raupen- oder Falterfarbe, läßt sich also die Entstehung von sexuellem (Gynandromorphismus) und somatischem Mosaik verstehen, wobei sich der Gynandromorphismus als auf das Geschlecht bezüglicher Sonderfall der Mosaik-Bildung darstellt. Falter, die auf beiden Körperseiten die Färbung verschiedener Rassen aufweisen, können zugleich entweder gynandromorph oder geschlechtlich vollkommen normal sein. Bei dem oben beschriebenen Seidenspinner-Zwitter liegt der erstgenannte Fall vor. Dieses Tier läßt sich verstehen als das Ergebnis der abnormen Doppelbefruchtung eines Eies, dessen Eikern X und dessen Richtungskern Y enthielt oder umgekehrt (Postreduktion) und

bei dem ferner sich die in einem homologen Autosomenpaar gelegenen, in dominant-rezessivem Verhältnis zueinander stehenden Erbanlagen für die Färbung unterscheiden, wie z. B. in Fall 2 b, d), g) oder h) oder in Fall 3 bei der Verbindung mit heterozygoten Männchen.

Die Untersuchungen über Gynandromorphismus und Mosaik-Bildung beim Seidenspinner liefern ein eindrucksvolles Beispiel fruchtbarer Zusammenarbeit von experimenteller Genetik (Kreuzungsanalyse) und Cytologie (Zellforschung). Die Spaltungsverhältnisse und das gesetzmäßige Auftreten bestimmter Faktorenkombinationen endgültig zu erklären, das vermag häufig erst die cytologische Untersuchung. Auch für die Mosaik-Bildungen beim Seidenspinner standen lange Zeit keine anderen Erklärungsmöglichkeiten zur Verfügung als die von Doncaster und Morgan entwickelten. Erst als die Doppelbefruchtung von Eikern und Richtungskern cytologisch erwiesen war, gelang es, das Problem der sexuellen und somatischen Mosaik-Bildung beim Seidenspinner vollständig zu klären.

Zusammenfassung:

1. Es werden verschieden gefärbte Raupenrassen des Seidenspinners *Bombyx mori* L. beschrieben sowie aus diesen Rassen zusammengesetzte Mosaiktypen.

2. Ferner wird ein bilateral-symmetrischer gynandromorpher Falter beschrieben, dessen linke weibliche Körperhälfte die normale weiße Beschuppung und dessen rechte männliche Hälfte die braun-schwarz verdunkelte Färbung der f. *brunnea* zeigt.

3. In die Nähe eines normalen Weibchens gebracht, benahm sich dieser Gynander wie ein normales Männchen und versuchte erfolglos zu copulieren. Setzte man andererseits ein normales Männchen in seine unmittelbare Nähe, so versuchte dieses, sich mit dem Zwitter zu paaren.

4. Im Bereich der chitinösen Copulationsorgane dieses Gynanders ist die sonst strenge Bilateralität nicht gewahrt. Vielmehr scheint das ganze Gebilde beinahe regellos asymmetrisch aufgebaut, wobei der Gesamteindruck allerdings überwiegend dem männlichen Typus entspricht.

5. Die von Goldschmidt und Katsuki entwickelten Vorstellungen über die Entstehung von Mosaik-Individuen beim Seidenspinner werden ausführlich erläutert.

6. Danach läßt sich der beschriebene Seidenspinnerzwitter als das Ergebnis einer abnormen Doppelbefruchtung eines Eies verstehen, dessen Eikern X und dessen Richtungskern Y enthielt oder umgekehrt und bei dem ferner sich die in einem Autosomenpaar gelegenen, in dominant-

rezessivem Verhältnis zueinanderstehenden Erbanlagen für die Färbung unterschieden.

Literatur:

- Ankel, W. E.: Über Zwitterbildung und Vererbung bei der Honigbiene. *Natur u. Volk* 64 (1934).
- Boveri, Th.: Über die Entstehung der Eugsterschen Zwitterbienen. *Arch. Entw. mech.* 41 (1915).
- Cockayne, E. A.: The origin of Gynandromorphs in the Lepidoptera from Binucleate Ova. *Transact. R. Entomol. Soc. London* 83 (1935).
- Coutagne, G.: Recherches expérimentales sur l'hérédité chez les vers à soie. *Lille* 1902.
- Doncaster, L.: On the relations between chromosomes, sex-limitid transmission and sex-determination in *Abraxa grossulariata*. *Journ. of Genetics* 4 (1915).
- Engel: Ein Zwitter von *Bombyx mori* L. *Entomol. Z.* 23 (1909).
- Goldschmidt, R. u. Katsuki, K.: Erblicher Gynandromorphismus und somatische Mosaikbildung bei *Bombyx mori* L. *Biol. Zbl.* 47 (1927).
- Goldschmidt, R. u. Katsuki, K.: Cytologie des erblichen Gynandromorphismus von *Bombyx mori* L. *Biol. Zbl.* 47 (1927).
- Goldschmidt, R. u. Katsuki, K.: Zweite Mitteilung über erblichen Gynandromorphismus und somatische Mosaikbildung bei *Bombyx mori* L. *Biol. Zbl.* 48 (1928).
- Goldschmidt, R., u. Katsuki, K.: Vierte Mitteilung über erblichen Gynandromorphismus und somatische Mosaikbildung bei *Bombyx mori* L. *Biol. Zbl.* 51 (1931).
- Katsuki, K.: Untersuchungen über erblichen Gynandromorphismus und somatische Mosaikbildung bei *Bombyx mori* L. *Zool. Jahrb.* 44 (1927).
- Katsuki, K.: Weitere Versuche über erbliche Mosaikbildung und Gynandromorphismus bei *Bombyx mori* L. *Biol. Zbl.* 48 (1928).
- Meisenheimer, J.: *Geschlecht und Geschlechter*, Bd. 2. Jena 1930.
- Morgan, T. H.: An alternative interpretation of the origin of gynandromorphous insects. *Science N. S.* 7 (1909).
- Plate, L.: *Vererbungslehre*, Bd. 2. Jena 1933.
- Rösch, G. A.: Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Zwittern bei der Honigbiene. *Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch.* 1928.
- Siebold, C. Th. v.: Über Zwitterbienen. *Z. wiss. Zool.* 14 (1864).
- Toyama, K.: *Studies of the Hybridology of Insects. I. On some silkworm crosses*. *Bull. Coll. Agricolt. Tokyo Imp. Univ.* 7 (1906).
- Wisłok, M.: Die Lepidopterenzwitter meiner Sammlung. *Festschr. z. 50jähr. Besteh. d. Ver. Schles. Insekten. i. Breslau*, 1897.
- (Anschr. d. Verl.: Dr. Robert Gleichauf, Celle, Dörnbergstr. 25/27; Institut f. allgemeine Züchtungskunde u. Seidenbau der Zentralforschungsanstalt für Kleintierzucht.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomon - Internationale Zeitschrift für die gesamte Insektenkunde](#)

Jahr/Year: 1949

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Gleichauf Robert

Artikel/Article: [Zwitterbildung beim Seidenspinner \(Lep. Bombycidae\) 56-66](#)