

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Göttingen und dem Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Abteilung H. BAUER, Wilhelmshaven-Tübingen

GESCHLECHTSCHROMOSOMEN UND
GESCHLECHTSBESTIMMUNG BEI EINIGEN CALLIPHORINEN
(CALLIPHORIDAE, DIPTERA)

Von

FRITZ-HELMUT ULLERICH

Mit 31 Textabbildungen

(Eingegangen am 27. November 1962)

Inhaltsübersicht

	Seite
A. Einleitung	46
B. Material und Methoden	47
C. Untersuchungsergebnisse	48
I. <i>Chrysomyia albiceps</i> und <i>C. rufifacies</i>	48
1. Bemerkungen zur Verwandtschaft von <i>C. albiceps</i> und <i>C. rufifacies</i>	48
2. Aufzuchtresultate	49
3. Zahlenverhältnis von thelygenen zu arrhenogenen ♀♀	51
4. Cytologische Befunde	57
a) Chromosomenbestand S. 57. — b) Spermatogeneseverlauf S. 59. — c) Oogonienmitosen S. 61.	
5. Cytogenetische Untersuchung röntgeninduzierter Translokationen	62
a) Erbgang der kleinen Chromosomen S. 62. — b) Erbgang der großen Chromosomen S. 67.	
II. <i>Chrysomyia megacephala</i>	72
III. <i>Lucilia</i>	73
1. <i>Lucilia sericata</i>	73
2. <i>Lucilia cuprina dorsalis</i>	75
a) Cytologische Befunde S. 75. — b) Cytogenetische Unter- suchungen S. 76.	
3. <i>Lucilia illustris</i> und <i>L. caesar</i>	78
IV. <i>Cynomyia mortuorum</i>	79
V. <i>Calliphora</i>	80
1. <i>Calliphora vomitoria</i>	80
2. <i>Calliphora erythrocephala</i>	81
a) Chromosomenstruktur S. 81. — b) Die genetischen Geschlechts- chromosomen S. 82.	
VI. <i>Phormia regina</i>	84
1. Geschlechtsverhältnis	84
2. Cytologische Befunde	84
3. Cytogenetische Untersuchungen	86
a) Vererbung autosomaler Translokationen S. 86. — b) Der Ge- schlechtsbestimmungs-Modus S. 87.	
D. Diskussion	95
I. Die Chromosomen	95
II. Geschlechtsbestimmung.	96
1. XY-Geschlechtsbestimmungs-Mechanismen	96
2. Monogenie	102
Zusammenfassung	106
Literatur	107

A. Einleitung

Über die Geschlechtsbestimmung bei den Calliphoriden liegen nur wenige Befunde vor. Für alle bisher cytologisch oder genetisch untersuchten Species ist die Erzeugung gemischtgeschlechtlicher Nachkommenschaften (Amphogenie) charakteristisch. *Calliphora vomitoria* (STEVENS 1908, BOYES 1961), *Lucilia caesar* (STEVENS 1908, KEUNEKE 1924, BOYES 1961), *Lucilia illustris* (BOYES 1961) und *Phormia regina* (METZ 1916, BOYES 1961) weisen morphologisch differenzierte Geschlechtschromosomen auf, während *Calliphora erythrocephala* — entgegen früheren Angaben (KEUNEKE 1924, NAVILLE 1932) — keine cytologisch erkennbaren Geschlechtschromosomen besitzt (BIER 1960). Die Heterogamietie der ♂♂ dieser Art konnte jedoch genetisch durch den geschlechtsgebundenen Erbgang eines Gens nachgewiesen werden (TATE 1947).

Ein vom gewöhnlichen Homo-Heterozygotie-Schema abweichender Geschlechtsbestimmungs-Mechanismus hat sich bei *Chrysomya rufifacies* entwickelt, die sich monogen fortpflanzt (ROY und SIDDON 1939). Monogenie — die Erzeugung rein weiblicher und rein männlicher Nachkommenschaften bei bisexueller Fortpflanzung — ist unter den Dipteren außer bei den genauer untersuchten Sciariden (METZ 1938) noch von einigen Cecidomyiiden bekannt (BARNES 1931, 1950). Während bei den Sciariden die genetische Grundlage der Monogenie aufgeklärt ist (METZ 1938), liegen für *Chrysomya rufifacies* nur Angaben darüber vor, daß Thelygenie (Weibchenerzeugung) und Arrhenogenie (Männchenerzeugung) nur durch Eigenschaften der ♀♀ hervorgerufen werden (ROY und SIDDON 1939). Diese Befunde konnten an der mit *C. rufifacies* sehr nahe verwandten Form *C. albiceps* bestätigt werden (ULLERICH 1958).

Das Vorkommen amphogener und monogener Species in derselben Unterfamilie machte eine eingehende cytologische und cytogenetische Analyse monogener wie amphogener Calliphorinen wünschenswert. Die Calliphorinen sind leicht züchtbar und besitzen eine geringe Chromosomenzahl; somit bieten sie die technischen Voraussetzungen dafür, daß durch Erbgangsanalysen reziproker Translokationen und der gegebenenfalls in Translokationsstämmen auftretenden Ausnahmestämme mit quantitativ abgeänderten Chromosomenbeständen Auskunft über die Lokalisation der Geschlechtsfaktoren erhalten werden kann. Teilergebnisse dieser Untersuchungen wurden als vorläufige Mitteilungen bereits veröffentlicht (ULLERICH 1958, 1961).

Für die Anregung zu der vorliegenden Arbeit und vielseitige Förderung danke ich herzlich Herrn Professor Dr. H. BAUER, für das Interesse am Fortgang der Arbeit Herrn Professor Dr. H. ULRICH, Zürich. Den Herren Dr. F. ZUMPT (Johannesburg), Dr. R. KANO (Tokyo), Dr. D. F. WATERHOUSE, Dr. S. J. PARAMONOV und Mr. K. R. NORRIS (Canberra) sowie Professor Dr. G. STEINER und Dr. H. W. LUDWIG (Heidelberg) danke ich für die Überlassung lebender Puppen als Ausgangsmaterial für die Zuchten.

B. Material und Methoden

Material. Zur Untersuchung gelangten die folgenden Arten der Familie *Calliphoridae* (*Diptera*), Unterfamilie *Calliphorinae*, folgender Herkunft:

1. *Chrysomya albiceps* (WIEDEMANN): Südafrika.
2. *Chrysomya rufifacies* (MACQUART): Australien.
3. *Chrysomya megacephala* (FABRICIUS): Nachkommen (=F₄) eines in Kogoshima City, Japan, eingefangenen Freiland-♀ aus Institutszuchten der Tokyo Medical and Dental University, Department of Medical Zoology, Yushima, Tokyo.
4. *Lucilia sericata* (MEIGEN): Wilhelmshaven, Institutsgelände; Burgdorf (Hannover), Stadtrand; aus Institutszuchten der Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Division of Entomology, Canberra, Australien.
5. *Lucilia cuprina dorsalis* (ROBINEAU-DESVOIDY): aus Institutszuchten der Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Division of Entomology, Canberra, Australien.
6. *Lucilia illustris* (MEIGEN): Wilhelmshaven, Institutsgelände; Burgdorf (Hannover), Stadtrand.
7. *Lucilia caesar* (LINNÉ): Burgdorf (Hannover), Stadtrand.
8. *Cynomyia mortuorum* (LINNÉ): Zetel i. Oldenburg.
9. *Calliphora vomitoria* (LINNÉ): Wilhelmshaven, Institutsgelände.
10. *Calliphora erythrocephala* (MEIGEN): Wilhelmshaven, Institutsgelände.
11. *Phormia regina* (MEIGEN): aus Zuchten des Zoologischen Instituts Heidelberg.

Die Bestimmung der Tiere erfolgte nach ZUMPT (1956).

Zuchtverfahren. Die Aufzuchttemperatur von *Chrysomya albiceps*, *C. rufifacies*, *C. megacephala*, *Lucilia cuprina dorsalis* und *Phormia regina* betrug normalerweise 28°C, die der anderen Arten 22°C. Die Stammzuchten wurden in Zuchtkästen der Größe 45×30×30 cm nach der ausführlich von STEINER (1942) beschriebenen Methode gehalten. Als Nahrung dienten den Imagines Zucker und Wasser. Den ♀-Imagines wurde das für die Eiproduktion benötigte tierische Eiweiß durch Rinderleber gegeben, die auch als ausschließliches Larvenfutter verwendet wurde. Die auf Fleisch abgelegten Eier der Massenzuchten wurden in Zylindergläser (Rauminhalt 1 Liter) gebracht, in denen die Larven schlüpften und bei regelmäßiger Leberfütterung heranwuchsen.

Chrysomya albiceps, *C. rufifacies*, *Lucilia cuprina dorsalis* und *Phormia regina* kopulieren in engen Räumen und eignen sich für Pärchenzuchten. Die Paarung erfolgte in Plexiglas-Röhrchen (Länge 14 cm, innerer Durchmesser 2,5 cm), die an beiden Enden durch Korken mit Luftdurchlaß verschlossen wurden. Die Eigelege wurden zur Aufzucht auf ein Stückchen Leber in durchsichtige Plastikschalen mit perforiertem Deckel übertragen, deren Boden eine Schicht feuchten Zellstoffs bedeckte. Nach 1—2 Tagen wurden die Plastikschalen ohne Deckel in größere Glasschalen in eine etwa 4 cm hohe Sandschicht eingesetzt. Gegen Ende der Larvenperiode verlassen die Vorpuppen die Plastikschalen und kriechen zur Verpuppung in den Sand.

Die Entwicklung von *Chrysomya rufifacies* dauert bei 28°C vom Ei bis zur Imago rund 10 Tage (ROY und SIDONS 1939); die Junglarven schlüpfen 10 bis 12 Std nach Ablage der Eier und benötigen 5 Tage bis zur Verpuppung. Bis zum Schlüpfen der Imagines vergehen weitere 4—5 Tage. *C. albiceps*, *C. megacephala*, *Lucilia cuprina dorsalis* und *Phormia regina* weisen bei 28°C etwa die gleiche Entwicklungsdauer auf. Um möglichst zahlreiche ♀♀ eines Zuchtstammes gleichzeitig zur Eiablage zu veranlassen, erwies es sich als zweckmäßig, den Imagines nach dem Schlüpfen nur Zucker und Wasser und erst nach 4—8 Tagen Fleisch zu geben.

Calliphora erythrocephala benötigt bei 22°C ähnlich wie die anderen bei dieser Temperatur aufgezogenen Arten eine Entwicklungszeit von etwa 17 Tagen vom Ei bis zur Imago; die Larvenperiode umfaßt 6, die Puppenphase 10—11 Tage.

Auslösung von Translokationen. ♂-Imagines von *Chrysomya albiceps*, *C. rufifacies*, *Lucilia cuprina dorsalis*, *Calliphora erythrocephala* und *Phormia regina* wurden 2—3 Tage nach dem Schlüpfen röntgenbestrahlt. Die Hoden enthalten zu diesem Zeitpunkt fast nur noch Spermien. Die aus der Kopulation mit gleichaltrigen unbestrahlten ♀♀ resultierenden F₁-Individuen wurden mit normalen Tieren gekreuzt und die F₂-Geschwisterschaften cytologisch auf das Vorhandensein von Chromosomenmutationen geprüft. Bei den monogenen Arten wurden stets F₁-♀♀ mit normalen ♂♂ in Massenzucht gepaart und zur Eiablage isoliert; bei den anderen Arten wurden zur Erfassung von Y-Translokationen F₁-♂♂ mit normalen ♀♀ — bei *Lucilia* und *Phormia* pärenchenweise, bei *Calliphora* je 1 F₁-♂ mit 10 ♀♀ — zusammengesetzt. Bei der Prüfung der F₂-Zuchten sowie bei der Erbgangsanalyse von Translokationen der monogenen Arten gelangten im allgemeinen 10 Tiere jeder Geschwisterschaft zur Untersuchung; waren diese cytologisch normal, so wurde die betreffende Zucht als +/+ registriert und nicht weitergeführt.

Die Röntgenbestrahlung erfolgte mit 60 kV, 10 mA (nur bei *Lucilia* 20 mA), 1,5 mm Al-Filter bei einem Abstand von 10,5 cm. Die Dosis betrug bei *Chrysomya albiceps* 5000 und 6000 r, bei *C. rufifacies* und *Lucilia* 6000 r, bei *Phormia* 4000 r und bei *Calliphora* 3500 r.

Präparation. Die cytologischen Untersuchungen wurden an Neuroblasten, Gonien und Spermatocyten durchgeführt. Die Spermatogenese läuft vorwiegend in der Puppe ab; Teilungen der primären und sekundären Oogonien finden sich ebenfalls in pupalen Gonaden, Neuroblastenmitosen in den Gehirnen der Larven des 3. Stadiums. Die herauspräparierten Gonaden sowie die larvalen Gehirne wurden in Alkohol-Eisessig (3:1) fixiert, mit Orcein-Essigsäure oder Orcein-Eisessig-Milchsäure gefärbt und zu Quetschpräparaten verarbeitet.

C. Untersuchungsergebnisse

I. *Chrysomya albiceps* und *C. rufifacies*

1. Bemerkungen zur Verwandtschaft von *C. albiceps* und *C. rufifacies*

C. albiceps und *C. rufifacies* sind nahe verwandte, über die tropischen und subtropischen Gebiete der Alten Welt verbreitete Formen, von denen nach HOLDAWAY (1933) *albiceps* vorwiegend Afrika und das Mediterrangebiet bis zum Kaspischen und Roten Meer, *rufifacies* dagegen Australien und den pazifischen Raum besiedelt.

Auf Grund gewisser Unterscheidungsmerkmale faßt HOLDAWAY (1933) sie als 2 Arten auf, die sich durch das Vorhandensein (*rufifacies*) bzw. Fehlen (*albiceps*) einer Prostigmalborste, durch 2—4 bzw. 4—6 Propleuralborsten sowie durch geringfügige Abweichungen im Bau des Hypopygiums voneinander unterscheiden.

Eingehende vergleichende Studien an den männlichen und weiblichen Terminalia beider Formen führten PATTON und CUSHING (1934) jedoch dazu, *C. rufifacies* nur den systematischen Rang einer Lokalvarietät von *C. albiceps* zuzubilligen. Zu dem gleichen Resultat kommt auch ZUMPT (1956), der alle von HOLDAWAY angeführten Unterscheidungsmerkmale an südafrikanischem und paläarktischem Material nachgeprüft und für so variabel oder geringfügig befunden hat, daß er höchstens eine subspezifische Trennung der beiden Formen für möglich hält.

Die Ansicht letzterer Autoren wird gestützt durch die im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen festgestellte uneingeschränkte Kreuzbarkeit von *C. albiceps* und *C. rufifacies*. Die reziproken Bastarde sind voll fertil und behalten die für die beiden reinen Formen charakteristische monogene Fortpflanzungsweise bei,

gleichgültig, ob sie unter sich weitergekreuzt oder mit Tieren der Stammformen rückgekreuzt werden.

Das Vorkommen der Prostigmalborste wurde bei beiden Arten genauer untersucht. Bei *C. albiceps* fehlt sie stets. Von insgesamt 1116 untersuchten *rufifacies*-♂♂ war die Prostigmalborste bei 1109 Tieren (= 99,4%) auf beiden Körperseiten einheitlich kräftig entwickelt, bei 6 Individuen (= 0,5%) war sie auf einer, bei 1 Tier (= 0,1%) auf beiden Körperseiten nur schwach ausgebildet. Von 578 geprüften *rufifacies*-♀♀ besaßen 573 Tiere (= 99,1%) normal ausgeprägte Prostigmalborsten, während die Borste bei 5 ♀♀ (= 0,9%) nur an einer Körperseite normal, an der anderen schwach entwickelt war. In reziproken Kreuzungen von *C. rufifacies* und *C. albiceps* wird das Merkmal „Prostigmalborste“ mit nahezu vollständiger Penetranz und hoher Expressivität auf die F₁-Bastarde übertragen, zeigt aber in weiteren Kreuzungen unter zunehmender Variation seiner Ausprägung keinen normalen mendelnden Erbgang, so daß angenommen werden muß, daß es polygen bedingt ist.

Um einer endgültigen Entscheidung über den systematischen Wert nicht vorzugreifen, werden im folgenden die Befunde an *C. albiceps* und *C. rufifacies* getrennt dargestellt.

2. Aufzuchtresultate

Über die streng monogene Fortpflanzungsweise von *C. albiceps* wurde bereits kurz berichtet (ULLERICH 1958). Die Angaben von ROY und SIDONS (1939)¹, daß Arrhenogenie bzw. Thelygenie bei *C. rufifacies* auf Eigenschaften der ♀♀ beruhen und daß die ♂♂ keinen Einfluß auf das Geschlecht der Nachkommen haben, konnten in ausgedehnten Zuchtversuchen an *C. albiceps* und *C. rufifacies* bestätigt werden. Die ♀♀ beider Arten sind entweder thelygen (♀-erzeugend) oder arrhenogen (♂-erzeugend); diese Eigenschaft der ♀♀ bleibt während ihres ganzen Lebens bestehen.

In Tabelle 1a sind für *C. albiceps* die Aufzuchtresultate der Erstgelege von 16 Geschwister-♀♀, die in Massenkultur mit zahlreichen ♂♂ gehalten und zur Eiablage isoliert wurden, zusammengefaßt. Pärchenzuchten liefern die gleichen Ergebnisse: Alle Tiere eines Geleges gehören demselben Geschlecht an. Unter günstigen Zuchtbedingungen (Aufzucht bei 28°C, ausreichende Nahrung) entwickeln sich durchschnittlich circa 90%, oft noch mehr, der abgelegten Eier zu Imagines. Die Entwicklungsrates ist in männlichen und weiblichen Geschwisterschaften gleich hoch, die Sterblichkeit im Durchschnitt gleichmäßig über alle Entwicklungsstadien verteilt. Entsprechende Befunde an den Nachkommenschaften von je 10 thelygenen und arrhenogenen ♀♀ von *C. rufifacies* sind in Tabelle 1b zusammengefaßt. Das Absterben eines bestimmten Geschlechts in der gesamten Nachkommenschaft eines ♀ während der Entwicklung scheidet daher als Ursache der Erzeugung unisexueller Nachkommenschaften aus.

¹ In den Massenzuchten, die MACKERRAS (1933) zum Studium der Nahrungs- und Fortpflanzungsbedingungen von *C. rufifacies* und anderen Calliphorinen hielt, blieb die monogene Fortpflanzungsweise der erstgenannten Art unerkannt.

Tabelle 1. *Entwicklungsrate (bei 28°C) in Normalzuchten von Chrysomya*

Gelege-Nr.	Anzahl der				Schlüpfrate %
	Eier	Larven I	Puppen	Imagines	
a) <i>C. albiceps</i>					
alb b 6	361	343	338	333 ♀♀	92,2
alb b 23	335	333	317	307 ♀♀	91,6
alb b 27	314	300	279	273 ♀♀	86,9
alb b 30	337	330	322	313 ♀♀	92,9
alb b 42	339	310	298	280 ♀♀	82,6
alb b 60	348	339	323	311 ♀♀	89,4
alb b 81	361	354	350	338 ♀♀	93,6
alb b 112	358	341	325	316 ♀♀	88,3
Summe	2753	2650	2552	2471 ♀♀	
%	100	96,3	92,7	89,8	
alb b 15	350	333	320	311 ♂♂	88,9
alb b 25	374	362	339	330 ♂♂	88,2
alb b 33	341	334	328	320 ♂♂	93,8
alb b 34	333	324	317	308 ♂♂	92,5
alb b 79	355	347	340	331 ♂♂	93,2
alb b 86	355	331	303	295 ♂♂	83,1
alb b 87	357	355	349	334 ♂♂	93,6
alb b 118	345	341	341	332 ♂♂	96,2
Summe	2810	2727	2637	2561 ♂♂	
%	100	97,0	93,8	91,1	
b) <i>C. rufifacies</i>					
Summe aus 10 Gelegen	2281	2249	2000	1707 ♀♀	
%	100	98,6	87,7	74,8	
Summe aus 10 Gelegen	2443	2373	2138	1864 ♂♂	
%	100	97,1	87,5	76,3	

Tabelle 2. *Geschlecht der Nachkommenschaften nach Paarung eines ♂ mit mehreren ♀♀ von Chrysomya*

♂-Nr.	Anzahl der begatteten ♀♀	Nachkommen- schaften		♂-Nr.	Anzahl der begatteten ♀♀	Nachkommen- schaften	
		männlich	weiblich			männlich	weiblich
a) <i>C. albiceps</i>				b) <i>C. rufifacies</i>			
6	9	5	4	T 4	5	2	3
8	5	4	1	T 5	6	1	5
9	5	2	3	m 1	8	2	6
11	8	5	3	m 2	7	3	4
14	7	3	4	m 3	8	1	7
15	5	1	4	m 4	8	5	3
16	6	4	2	m 5	10	3	7
				m 6	5	1	4

Aus der Tatsache, daß es für das Geschlecht der Nachkommenschaften gleichgültig ist, ob die ♀♀ mit einem oder mehreren ♂♂ kopulieren konnten, ergibt sich bereits, daß das ♂ keinen Einfluß auf das Geschlecht seiner Nachkommen haben kann. Die in Tabelle 2 angeführten Ergeb-

nisse beweisen, daß das gleiche ♂ sowohl männliche als auch weibliche Nachkommenschaften erzeugt. Arrhenogenie bzw. Thelygenie beruhen also auf Eigenschaften der ♀♀; die ♂♂ müssen daher in ihrer Geschlechtsfaktorenkonstitution homozygot sein.

3. Zahlenverhältnis von thelygenen zu arrhenogenen ♀♀

Thelygene (T-) und arrhenogene (Ar-) ♀♀ sind morphologisch nicht unterscheidbar. In weiblichen Geschwisterschaften treten die beiden ♀-Sorten ungefähr im Verhältnis 1:1 auf. Die in Tabelle 3a aufgeführten Einzelergebnisse einer Prüfung von 2036 ♀♀ von *C. albiceps* aus 45 Geschwisterschaften zeigen, daß in der überwiegenden Mehrzahl der getesteten Geschwisterschaften ein statistisch gut gesichertes 1:1-Verhältnis beider ♀-Typen realisiert ist (P für 1:1 > 0,05). Bei 4 Zuchten liegt eine stärkere Verschiebung zugunsten einer ♀-Sorte vor; in 3 Fällen überwiegen die Ar-♀♀ (Zucht-Nr. e-GI, DI, EIIa+b), während in der Geschwisterschaft MI die T-♀♀ häufiger vertreten sind. Aber nur bei einer der 4 Zuchten (e-GI) liegt der P-Wert außerhalb des Bereiches des dreifachen mittleren Fehlers (P für 1:1 > 0,0027). Bei *C. rufifacies* treten thelygene und arrhenogene ♀♀ ebenfalls im Verhältnis 1:1 auf (Tabelle 3b).

Ob die bei *C. albiceps* beobachteten Abweichungen vom 1:1-Verhältnis der T- und Ar-♀♀ zufallsbedingt sind, oder ob sie auf einem Einfluß modifizierender Außenfaktoren oder auf der Wirkung von Modifikationsgenen beruhen, mußte durch weitere Experimente zu klären versucht werden. Eine Einflußnahme von Außenfaktoren war unwahrscheinlich, da alle in Tabelle 3a nicht durch die Buchstaben a+b gekennzeichneten Geschwisterschaften unter gleichen Aufzuchtbedingungen gehalten wurden.

Um zu prüfen, ob durch Änderung der Temperatur das T-♀♀:Ar-♀♀-Verhältnis verschoben oder etwa die Produktion gemischtgeschlechtlicher, also aus Söhnen und Töchtern bestehender Nachkommenschaften erreicht werden kann, wurden begattete ♀♀ von *C. rufifacies* vor der Eiablage in Einzelzuchtröhren unterschiedlich hohen Temperaturen ausgesetzt. Die Ablage der Eier, die unmittelbar darauf ablaufenden Reifeteilungen der Eizellen sowie ihre Befruchtung und die gesamte Embryonalentwicklung vollzogen sich im ersten Versuch bei 40°C, in einem zweiten bei 18°C. Nach dem Schlüpfen wurden die jungen Larven bei normaler Temperatur (28°C) weitergezogen. Von 24 Gelegen des 40°-Versuches bestanden 13 Geschwisterschaften nur aus ♀♀ und 11 nur aus ♂♂; von den 18 Gelegen des 18°-Versuches waren 9 rein weiblich und 9 rein männlich. Die Prüfung von ♀♀ aus 5 Geschwisterschaften des 40°-Versuches (Tabelle 4a) und aus 3 Geschwisterschaften des 18°-Versuches (Tabelle 4b) ergab ein statistisch gut gesichertes 1:1-Verhältnis von T- und Ar-♀♀.

Tabelle 3. Verhältnis von thelygenen zu arrhenogenen ♀♀ in Geschwisterschaften von *Chrysomya*

Zucht-Nr.	Anzahl geprüfter Geschw.- ♀♀	Davon		% thelygene ♀♀	P für 1:1
		♀-erzeugend	♂-erzeugend		
a) <i>C. albiceps</i>					
pII	14	9	5	64,28	0,28
e-GI	20	3	17	15,00	< 0,0027
e-GII	32	16	16	50,00	1,00
AI	68	33	35	48,52	0,80
BI	26	16	10	61,54	0,24
CI	34	17	17	50,00	1,00
DI	50	15	35	30,00	0,005
EI	53	23	30	43,40	0,34
FI	45	21	24	46,66	0,66
GI	46	22	24	47,82	0,78
HI	55	29	26	52,72	0,68
JI	70	31	39	44,28	0,34
KI	21	11	10	52,38	0,84
MI	32	23	9	71,87	0,014
NI	42	19	23	45,23	0,54
OI	45	26	19	57,77	0,30
PI	50	28	22	56,00	0,40
QI	29	14	15	48,27	0,85
RI	30	13	17	43,33	0,48
SIa+b	63	24	39	38,10	0,06
TIa+b	49	25	24	51,02	0,88
UI	57	29	28	50,87	0,90
VI	41	22	19	53,66	0,64
WI	18	5	13	27,78	0,06
YIa+b	63	28	35	44,44	0,38
ZI	40	23	17	57,50	0,34
AIIa+b	69	34	35	49,28	0,90
BIIa+b	51	28	23	54,90	0,48
DII	41	24	17	58,54	0,24
EIIa+b	88	32	56	36,36	0,01
FI	35	15	20	42,85	0,40
GII	41	18	23	43,90	0,44
KII	22	13	9	59,10	0,40
JII	28	14	14	50,00	1,00
HIIa+b	54	25	29	46,30	0,58
MII	23	10	13	43,48	0,53
NIIa+b	76	37	39	48,68	0,80
PII	31	14	17	45,16	0,60
QII	28	12	16	42,86	0,44
RIIa+b	80	40	40	50,00	1,00
SII	39	24	15	61,54	0,15
TIIa+b	78	39	39	50,00	1,00
UII	54	22	32	40,74	0,17
VII	69	40	29	57,97	0,18
WIIa+b	36	18	18	50,00	1,00
Summe	2036	984	1052	M=48,53 ± 4,38	0,13
b) <i>C. rufifacies</i>					
Summe aus 28 Geschwister- schaften	793	382	411	M=47,74 ± 4,77	0,30

In einem dritten Versuch betrug die Temperatur während der gesamten Entwicklung von der Ablage der Eier bis zum Schlüpfen der Imagines 18°C, wobei sich durchschnittlich nur rund 29% der abgelegten Eier zu Imagines entwickelten. Von 19 Gelegen waren 9 rein männlich und 10 rein weiblich. Unter den geprüften ♀♀ aus 3 Geschwisterschaften traten T-♀♀ und Ar-♀♀ gleich häufig auf (Tabelle 4c). Der entsprechende Versuch bei 40°C ist nicht durchführbar, da alle Tiere noch während der Larvenperiode absterben.

Temperaturänderungen in den angegebenen Bereichen führen demnach weder zu einer Verschiebung des 1:1-Verhältnisses der beiden ♀-Sorten noch zur Erzeugung gemischtgeschlechtlicher Nachkommenschaften.

Wären bestimmte Modifikationsgene für das Zustandekommen der Abweichungen vom 1:1-Verhältnis verantwortlich, so müßten sich durch Inzucht Stämme gewinnen lassen, in denen das Gleichgewicht zugunsten der einen oder anderen ♀-Sorte verschoben ist. Eine strenge Inzucht im Sinne einer Bruder-Schwester-Kreuzung ist wegen der monogenen Fortpflanzungsweise nicht möglich, sondern nur eine Vettern-Basen-Paarung.

Töchter eines der 3 thelygenen ♀♀ von *C. albiceps* aus der Geschwisterschaft e-GI, in der die Ar-♀♀ stark überwiegen (Tabelle 3a), wurden mit den Söhnen eines Ar-♀ derselben Geschwisterschaft gepaart. Unter den geprüften ♀♀ traten thelygene und arrhenogene Tiere gleich häufig auf (Zucht AI in Tabelle 3a). In entsprechender Weise wurden Töchter von 4 T-♀♀ der Zucht AI getestet (Zucht-Nr. DI, EI, FI und GI in Tabelle 3a). Hier ist in den Geschwisterschaften EI, FI und GI ein gutes 1:1-Verhältnis beider ♀-Sorten verwirklicht, in DI dagegen überwiegen die Ar-♀♀. Die Weiterzucht einer weiblichen Geschwisterschaft von DI ergab abermals ein 1:1-Verhältnis der ♀-Typen (Zucht KI, Tabelle 3a). Aus der Zucht KI lieferten 5 T-♀♀ die Nachkommenschaften MI, NI, OI, PI und QI; bis auf MI, in der die thelygenen ♀♀ vorherrschen, weisen die übrigen 4 Geschwisterschaften eine gleich häufige Anzahl von T- und Ar-♀♀ auf (Tabelle 3a). Auch bei weiterer Fortführung dieser

Tabelle 4. Zahlenverhältnis von T-♀♀:Ar-♀♀ bei veränderter Aufzuchttemperatur

Zucht-Nr.	Anzahl geprüfter Geschw.-♀♀	Davon	
		T-♀♀	Ar-♀♀
a) Temperatur 40°/28° C			
TI	51	22	29
TII	52	25	27
TIII	30	20	10
TIV	52	32	20
TV	31	16	15
Summe	216	115	101
b) Temperatur 18°/28° C			
T1	78	32	46
T2	34	23	11
T3	44	23	21
Summe	156	78	78
c) Temperatur 18° C			
T6	8	5	3
T7	7	3	4
T8	16	9	7
Summe	31	17	14

Inzuchtlinie gelang es nicht, einen Stamm herauszuzüchten, in dem das Zahlenverhältnis zugunsten einer ♀-Sorte verschoben war. Modifikationsgene, die das in den meisten Fällen ausgeglichene Zahlenverhältnis der T- und Ar-♀♀ nach der einen oder anderen Seite abzuwandeln vermögen, konnten also bisher nicht nachgewiesen werden.

Tabelle 5. Verhältnis von thelygenen zu arrhenogenen ♀♀ von *C. albiceps* in genetisch gleichwertigen Teilstämmen (Halbierung weiblicher Geschwisterschaften in a und b)¹

Zucht-Nr.	♀-Alter in Tagen	Anzahl geprüfter Geschw.-♀♀	Davon		P für 1:1
			♀-erzeugend	♂-erzeugend	
SIa	4	28	14	14	1,00
TIa	4	24	11	13	0,69
AIIa	4	36	14	22	0,07
BIIa	4	30	17	13	0,46
EIIa	4	61	19	42	0,003
HIIa	4	30	10	20	0,07
NIIa	4	43	23	20	0,66
RIIa	4	35	21	14	0,23
TIIa	4	41	23	18	0,44
WIIa	4	16	10	6	0,32
YIa	15	22	7	15	0,09
Summe	—	366	169	197	0,14
SIb	16	35	10	25	0,012
TIb	16	25	14	11	0,55
AIIb	14	33	20	13	0,14
BIIb	14	21	11	10	0,84
EIIb	14	27	13	14	0,85
HIIb	15	24	15	9	0,22
NIIb	12	33	14	19	0,38
RIIb	16	45	19	26	0,30
TIIb	9	37	16	21	0,40
WIIb	14	20	8	12	0,37
YIb	15	41	21	20	0,87
Summe	—	341	161	180	0,30

¹ Die Aufzuchttemperatur betrug 28°C; die Imagines der b-Teilstämme jedoch wurden nach dem Schlüpfen vorübergehend bis zum Beginn der Fleischfütterung bei 21°C gehalten, um ein zu frühes Absterben der Fliegen zu vermeiden.

Um die Rolle des Zufalls bei den Zuchten zur Bestimmung des T-♀♀:Ar-♀♀-Verhältnisses zu prüfen, wurden durch Halbierung von insgesamt 11 weiblichen Geschwisterschaften von *C. albiceps* jeweils 2 genetisch gleichwertige Teilgeschwisterschaften (a und b) hergestellt, die getrennt zur Fortpflanzung gelangten. Die Resultate sind in Tabelle 5 verzeichnet. In der oberen Tabellenhälfte sind die a-Geschwisterschaften zusammengestellt, darunter folgen in gleicher Anordnung die b-Geschwisterschaften. Die zweite Spalte der Tabelle 5 gibt das Alter der ♀♀ zu Beginn der Fleischfütterung wieder. Um gleichzeitig festzustellen, ob T- und Ar-♀♀ etwa in verschiedenem Alter Fleischnahrung aufnehmen

oder eine unterschiedliche Lebensdauer besitzen und dadurch ein unausgeglichenes Zahlenverhältnis vortäuschen können, wurde mit der Fleischfütterung der beiden Hälften einer Geschwisterschaft zu verschiedenen Zeitpunkten begonnen. In den a-Zuchten setzte die Fleischfütterung mit nur einer Ausnahme (Zucht YIa) 4 Tage nach dem Schlüpfen der Imagines, in den b-Zuchten erst wesentlich später ein (Tabelle 5).

Die Mehrzahl der Einzelversuche beider Versuchsgruppen weist ein statistisch gut gesichertes 1:1-Verhältnis von T- und Ar-♀♀ auf (Ta-

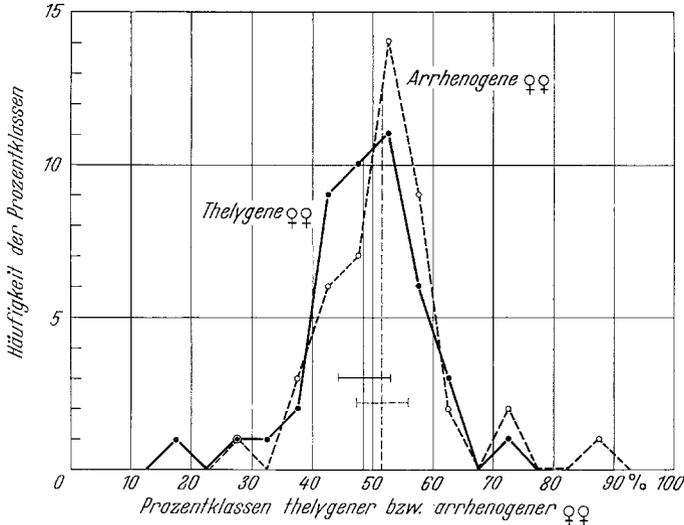


Abb. 1. Häufigkeitsverteilung der Prozentsätze thelygener und arrhenogener ♀♀ von *C. albiceps* aus insgesamt 45 Geschwisterschaften. Die Einzelwerte wurden auf je 5% umfassende Prozentklassen (0—5, 5—10% usw.) verteilt. Abszisse: Prozentklassen thelygener bzw. arrhenogener ♀♀. Ordinate: Häufigkeit der Prozentklassen

belle 5). Nur in den Zuchten EIIa und SIb überwiegen die arrhenogenen ♀♀ sehr stark, doch fällt der P-Wert für ein 1:1-Verhältnis der ♀-Typen noch in den Bereich des dreifachen mittleren Fehlers. Die entsprechenden Zuchten der dazugehörigen Geschwisterschaften EIIb und SIa zeigen ein statistisch gut gesichertes 1:1-Verhältnis beider ♀-Sorten (Tabelle 5); genetische Unterschiede können hier also nicht die Ursache für die Abweichungen vom 1:1-Verhältnis bilden. Ebenso scheidet das Alter der ♀♀ als Ursache aus, da in beiden Zuchten die Verschiebung des 1:1-Verhältnisses zugunsten derselben ♀-Sorte erfolgte. Die Abweichungen werden daher als zufallsbedingt angesehen werden müssen.

Die Ergebnisse sämtlicher Zuchtversuche zur Bestimmung des T-♀♀:Ar-♀♀-Verhältnisses bei *C. albiceps* einschließlich der in Tabelle 5 aufgeführten sind in Tabelle 3a zusammengestellt, die auch für alle Versuche die prozentuale Häufigkeit der T-♀♀ (T-♀♀-Rate) angibt. Die graphische Darstellung (Abb. 1) veranschaulicht die Häufigkeitsver-

teilung der T-♀♀-Raten und der Ar-♀♀-Raten. Der Kurvenverlauf läßt eine binomiale Verteilung der Einzelwerte erkennen (Abb. 1). Die Mittelwerte sind mit den Bereichen ihres dreifachen mittleren Fehlers in die Kurven eingezeichnet. Der mittlere Prozentsatz thelygener ♀♀ beträgt $M_t \pm 3m = 48,53 \pm 4,38$, der für die arrhenogenen ♀♀ $M_a \pm 3m = 51,47 \pm 4,38$; er ist also unter Berücksichtigung des dreifachen mittleren Fehlers für beide ♀-Sorten gleich.

Unter den zahlreichen Zuchten zur Bestimmung des T-♀♀:Ar-♀♀-Verhältnisses fand sich bei *C. rufifacies* eine Geschwisterschaft, von der ein Teil der ♀♀ gemischtgeschlechtliche Nachkommenschaften lieferte. Von 23 geprüften ♀♀ dieser Geschwisterschaft waren nur 4 Tiere rein thelygen und 3 rein arrhenogen; von den übrigen 16 ♀♀ erzeugten 6 Tiere Gelege mit 0,4—3,8% Ausnahme-♂♂ und 9 Tiere Gelege mit 0,6—20,6% Ausnahme-♀♀, während 1 Tier ♂♂ und ♀♀ in gleicher Anzahl hervor-

Tabelle 6. Auftreten von Ausnahme-Tieren unter den Nachkommenschaften (Erst-Gelegen) einiger Geschwister-♀♀ von *C. rufifacies*

♀-Nr.	Nachkommenschaft		Prozent der Ausnahmetiere
	♀♀	♂♂	
ruf 0/ 4	229	1	0,4
ruf 33	128	5	3,7
ruf 38	89	1	1,1
ruf 42	236	5	2,1
ruf 59	255	1	0,4
ruf 60	177	6	3,8
ruf 6	13	50	20,6
ruf 31	18	18	50,0
ruf 37	8	154	4,9
ruf 40	5	220	2,2
ruf 43	1	158	0,6
ruf 45	5	249	2,0
ruf 48	16	271	5,6
ruf 50	30	242	11,0
ruf 54	53	258	17,0
ruf 57	27	131	17,1

Tabelle 7. Geschlecht der Nachkommenschaften aus Bruder-Schwester-Kreuzungen bei *C. rufifacies*

Eltern aus der Geschwisterschaft Nr.	Zucht-Nr.	Nachkommenschaft	
		♀♀	♂♂
ruf 0/31	JI/2	242	—
	JI/4	164	—
	JI/5	217	—
	JI/3	—	203
	JI/6	—	130
ruf 0/57	JII/2	188	—
	JII/14	119	—
	JII/5	—	20
ruf 0/50	JV/10	259	—
	JV/20	156	—
	JV/12	—	237
	JV/19	—	335
	JV/26	—	25

brachte (Tabelle 6). Die Ausnahme-♀♀ verhielten sich nach Paarung mit ihren Brüdern wieder völlig normal und lieferten je zur Hälfte rein männliche und rein weibliche Nachkommenschaften (Tabelle 7). Auch in den Folgegenerationen blieb die streng monogene Fortpflanzung gewahrt; die Ursachen des plötzlichen Auftretens gemischter Nachkommenschaften bleiben unbekannt.

Das 1:1-Verhältnis der beiden ♀-Sorten sowie der Befund, daß die ♂♂ keinen Einfluß auf das Geschlecht der Nachkommen ausüben, lassen

vermuten, daß, wie bei den Sciariden (METZ 1938), auch bei *C. albiceps* und *C. rufifacies* ein Homo-Heterozygotie-Mechanismus im ♀ für die Monogenie verantwortlich ist, wobei die thelygenen ♀♀ heterozygot (F'f) für einen dominanten weiblichen Geschlechtsrealisator F' mit prä-determinativer Geschlechtsbestimmungswirkung, die arrhenogenen ♀♀ homozygot (ff) für das rezessive Allel f sind und die gleiche Faktorenkonstitution wie die ♂♂ besitzen (Abb. 2). Der bei fast allen anderen Calliphoriden cytologisch ausgeprägte Geschlechtschromosomen-Apparat mit Heterozygotie der ♂♂ muß dabei ausgeschaltet sein.

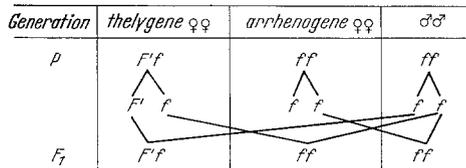


Abb. 2. Schema des hypothetischen Geschlechtsbestimmungs-Mechanismus bei *Chrysomya albiceps* und *C. rufifacies*

4. Cytologische Befunde

a) Chromosomenbestand

Der Chromosomenbestand von *C. albiceps* wurde bereits kurz charakterisiert (ULLERICH 1958). Sowohl in den Soma- (Neuroblasten) als auch in den Keimbahnzellen beider Geschlechter von *C. albiceps* und *C. rufifacies* sind $2n = 12$ Chromosomen vorhanden, also die gleiche Chromosomenzahl wie die übrigen untersuchten Calliphoriden (METZ 1916, KEUNEKE 1924, NAVILLE 1932, BOYES 1961). Wie bei diesen findet sich auch hier in der Metaphase neben 5 großen, V-förmigen Chromosomenpaaren 1 Paar kleiner, heterochromatischer Chromosomen, die morphologisch den Geschlechtschromosomen anderer Calliphoriden entsprechen, aber bei *C. albiceps* und *C. rufifacies* in beiden Geschlechtern gleich aussehen (Abb. 3 a, b; 4 b—e). Strukturelle Anzeichen für Heterogametrie eines Geschlechts liegen also nicht vor. Die kleinen Chromosomen von *C. albiceps* werden durch eine am besten in den mitotischen Prophasen erkennbare sekundäre Einschnürung in 2 Abschnitte unterteilt, von denen der eine ungefähr doppelt so lang ist wie der andere (Abb. 5 a, b); bei *C. rufifacies* dagegen treten in den entsprechenden Stadien häufig 2 sekundäre Einschnürungen auf, die die kleinen Chromosomen in 2 aufeinanderfolgende gleich lange Abschnitte und einen dritten kürzeren gliedern (vgl. Chromosom hr in Abb. 6 a und 11). Bastardindividuen zeigen diesen Strukturunterschied besonders gut (Abb. 6 a). Wegen der heterochromatischen Natur der kleinen Chromosomen ist die Ausprägung ihrer Längsgliederung aber besonders während der Prophase sehr variabel, so daß es selbst in Bastarden nicht möglich ist, das kleine *rufifacies*-Chromosom in jeder Zelle von dem von *C. albiceps* zu unterscheiden.

Von den großen Chromosomen lassen sich 3 Paare anhand der Größe, der Lage der Kinetochorregion und einer in den mitotischen Pro- und

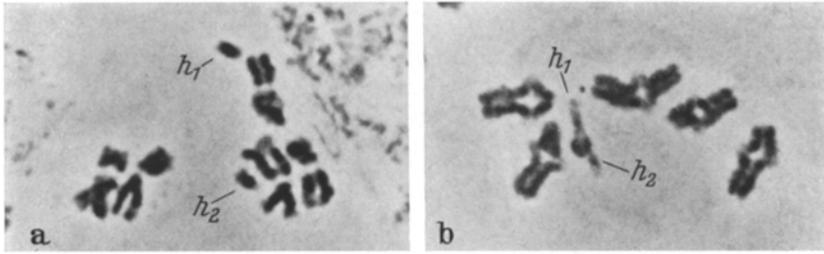


Abb. 3a u. b. *C. albiceps*. a Oogonienmetaphase, b ♂ Metaphase I; h_1 , h_2 die kleinen Chromosomen. Vergr. 2500 ×

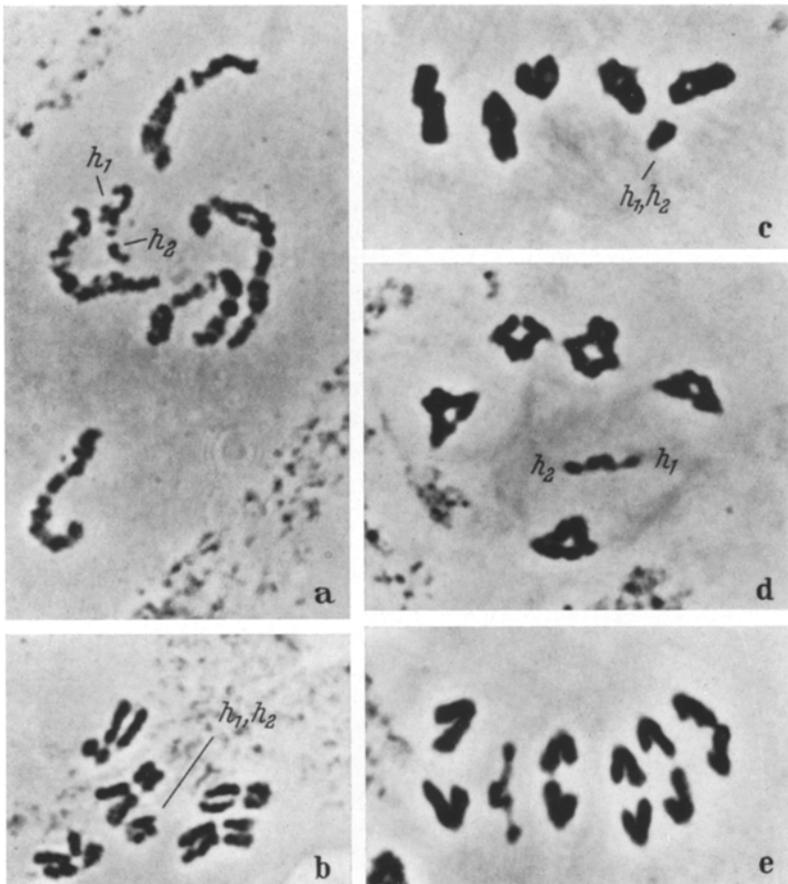


Abb. 4a—e. *C. rufifacies*. a und b Sekundäre Oogonien, 1. Teilungsschritt; a Prophase, b Metaphase. c—e Spermatozyten I; c Metaphase I; d beginnende, e frühe Anaphase I. h_1 , h_2 Die kleinen Chromosomen. Vergr. 2500 ×

frühen Metaphasen sichtbaren sekundären Einschnürung identifizieren (Chromosomen I—III in Abb. 8a). Die großen Chromosomen zeigen bei beiden Arten den gleichen Bau; das wird durch die Bildung homomorpher Bivalente in *albiceps* × *rufifacies*-Bastarden bestätigt (Abb. 6b).

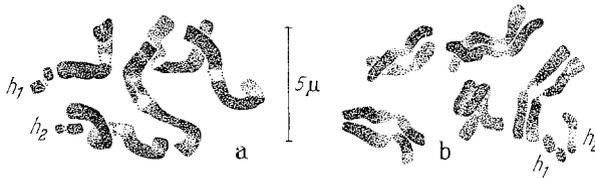


Abb. 5a u. b. *C. albiceps*. Spermatogonien; a mittlere Prophase, b Metaphase; h_1 , h_2 die kleinen Chromosomen

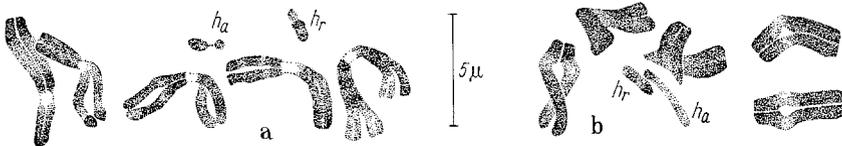


Abb. 6a u. b. *Albiceps* × *rufifacies*-Bastarde. a Oogonie, b Spermatocyte I; h_a das kleine Chromosom von *C. albiceps*, h_r dasjenige von *C. rufifacies*

b) Spermatogeneseverlauf

Die Interphasekerne der Spermatogonien von *C. albiceps* und *C. rufifacies* besitzen eine typische Ruhekernstruktur. Die kleinen Chromosomen, die während der Interphase als heteropyknotische Massen sichtbar bleiben, stehen in enger Verbindung mit dem Nukleolus. Während der beginnenden Spermatogonienprophase entspiralisieren sich die beiden kleinen Chromosomen oft so stark, daß sie nur als sehr dünne Chromatinfäden zu erkennen sind. Nach Auflösung des Nukleolus werden sie kürzer und lassen eine bzw. zwei sekundäre Einschnürungen erkennen (Abb. 5a), die aber bei maximaler Kontraktion in der Metaphase oft verschwindet. Eine Paarung der kleinen Chromosomen setzt erst in der späten Prophase ein, ist aber hier ebenso wie in der Metaphase nicht immer typisch ausgeprägt.

Die großen Chromosomen gehen aus 5 scholligen Arealen unter zunehmender Kontraktion in Gestalt spiralig eng aufgewundener Fadknäuel in zunächst haploider Anzahl hervor. Erst mit fortschreitender Prophase lockert sich die Homologenpaarung; in der Metaphase lösen sich die Partnerchromosomen vollständig voneinander, bleiben aber in der Äquatorialplatte nebeneinander liegen (Abb. 5a, b). In der Metaphase setzt sich die Kinetochorregion der großen Chromosomen scharf als sehr schwach färbbarer Abschnitt von den Chromosomenschenkeln ab. Die Anaphase verläuft normal.

Nach der letzten Spermatogonienteilung liegen die kleinen Chromosomen dem Nukleolus als kugelige oder stabförmige Körper an und verschmelzen dabei häufig zu einem einheitlichen heteropyknotischen Klumpen (Abb. 7a). Diesem Stadium folgt eine mit verstärkter Chromatinauflockerung einhergehende Wachstumsphase. Der Prophase I fehlen jegliche syndetischen Vorgänge; wie bei anderen Calliphoriden (KEUNEKE 1924) treten auch bei *C. albiceps* und *C. rufifacies* die großen

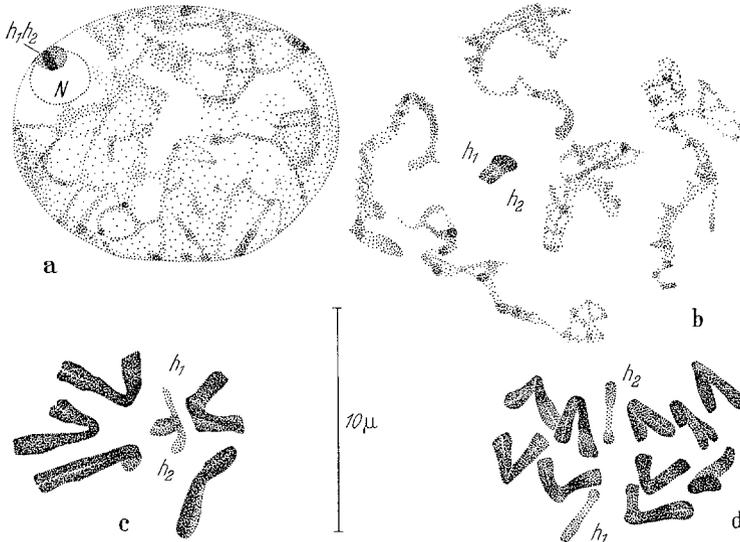


Abb. 7a—d. *C. albiceps*. Spermatocyten I. a Interphase, b frühe Prophase I, c späte Diakinese, d Anaphase I; h_1 , h_2 die kleinen Chromosomen, N Nukleolus

Chromosomen schon vollständig gepaart aus dem Ruhe Kern hervor (Abb. 7b)¹. Ihr Konjugationsspalt erscheint mit fortschreitender Kontraktion und Glättung der spiralig gewundenen Chromosomen (Abb. 7c). Entsprechend den Verhältnissen der meisten Brachyceren werden auch bei den ♂♂ von *C. albiceps* und *C. rufifacies* keine Chiasmen gebildet.

Die kleinen Chromosomen bleiben nach dem Verschwinden des Nukleolus in der frühen Prophase I zunächst noch fest miteinander verbunden. Mitunter schon in der frühen Prophase I (Abb. 7b), spätestens aber in der Diakinese werden sie individuell erkennbar. Gleichzeitig werden sie durch das Auftreten sekundärer Einschnürungen in

¹ Die von KEUNEKE (1924) bei *Calliphora erythrocephala* beschriebene, neben der „haploiden Reihe“ vorhandene „diploide Reihe“, in der sich die homologen Chromosomen getrennt herausdifferenzieren und anschließend paaren, kommt bei *Chrysomyia albiceps* und *C. rufifacies* ebensowenig vor wie bei den anderen Calliphorinen (s. unten).

kurze Vorder- und längere Hinterabschnitte gegliedert (Abb. 7b). Bei *C. albiceps* beginnen sich die kleinen Chromosomen bereits in der Diakinese zu trennen, indem ihre proximalen Abschnitte auseinanderweichen und sich parallel zur Spindelachse einstellen (Abb. 7c); die Ausrichtung der Kinetochoren auf die Pole ist mit einer Dehnung der kinetochornahen Abschnitte verbunden. Bei *C. rufifacies* dagegen bleiben die kleinen Chromosomen auch in der frühen Metaphase I wie die großen Chromosomen noch über ihre ganze Länge gepaart und kontrahiert (Abb. 4e). Ihre anaphasische Trennung setzt erst in der späten Metaphase I ein und erfolgt wie bei *C. albiceps* (Abb. 4d, e). Das unterschiedliche Verhalten der kleinen Chromosomen der beiden Formen in der Metaphase I zeigt sich besonders klar in *albiceps* × *rufifacies*-Bastarden, in denen das *albiceps*-Chromosom bereits gestreckt und mit seinem Kinetochor polwärts ausgerichtet ist, während das *rufifacies*-Chromosom noch in kontrahiertem Zustand verharrt (Abb. 6b).

Durch die Anaphase I erhält jede Spermatocyte II den haploiden Satz, 5 große und eines der kleinen Chromosomen (Abb. 4e, 7d). Diese wandern ungespalten zu den Polen. Da außerdem bei den großen Chromosomen der Äquationsspalt erst in der frühen Anaphase I sichtbar wird, darf geschlossen werden, daß die 1. Reifeteilung sowohl für die großen als auch für die kleinen Chromosomen die Reduktionsteilung ist. Nach Erreichen der Pole lagern sich die Chromosomen nicht sogleich zur Äquatorialplatte der 2. meiotischen Teilung um, wie KEUNEKE (1924) für *Calliphora* beschreibt, sondern sie bilden zunächst einen Ruhekern, in dem das kleine Chromosom als heteropyknotischer Körper erkennbar bleibt. In der Anaphase II gelangen in jede Spermatide ein kleines und 5 große Chromosomen.

Bei der Umbildung der Spermatiden in Spermien treten keinerlei Anzeichen einer Degeneration eines Teils der Spermatiden auf, die theoretisch für die monogene Fortpflanzung bei Bestehen eines XY-Heterozygotie-Mechanismus im ♂ verantwortlich sein könnte.

c) Oogonienmitosen

Der Formwechsel der Chromosomen vollzieht sich in gleicher Weise in den Mitosen primärer und sekundärer Oogonien, aus deren 4. Teilung der 16zellige Ei-Nährzellverband entsteht. Entsprechend der allen Dipteren eigenen somatischen Paarung (MERTZ 1916) differenzieren sich die homologen großen Chromosomen über ihre ganze Länge gepaart aus dem Interphasekern heraus und lassen den Paarungsspalt abschnittsweise schon frühzeitig erkennen (Abb. 4a). Während der späten Prophase weichen die Partnerchromosomen zunächst distal, anschließend auch proximal etwas auseinander und trennen sich bis zur Metaphase vollständig, bleiben aber parallel nebeneinanderliegen (Abb. 3a, 4b, 8a).

Die kleinen Chromosomen zeichnen sich wie in den Spermatogonienmitosen durch eine geringe Paarungstendenz aus; sie liegen oft im Kernraum verstreut (Abb. 3 a) und durchlaufen dann ungepaart Metaphase und Anaphase (Abb. 8 b).

Die Reifeteilungen, die unmittelbar nach Ablage der Eier ablaufen, wurden wegen der durch die Größe und den Dotterreichtum der Eier bedingten technischen Schwierigkeiten nicht untersucht.

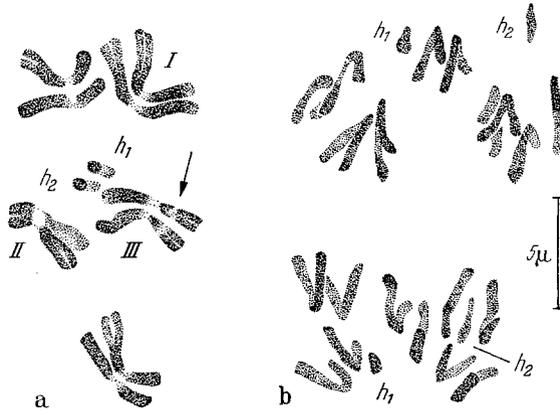


Abb. 8 a u. b. *C. albiceps*. Oogonien. a Sekundäre Oogonie, Metaphase, 4. Teilungsschritt; b primäre Oogonie, Anaphase. Der Pfeil markiert die sekundäre Einschnürung des Chromosomenpaares III

5. Cytogenetische Untersuchung röntgeninduzierter Translokationen

a) Erbgang der kleinen Chromosomen

Die Entscheidung darüber, ob die kleinen Chromosomen von *C. albiceps* und *C. rufifacies* auch genetisch keinen XY-Mechanismus im Männchen repräsentieren, kann nur durch die Analyse ihres Erbgangs gefällt werden. Voraussetzung dafür ist die Markierung der Chromosomen durch Chromosomenmutationen.

Von den röntgeninduzierten Chromosomenmutationen eignen sich für die vorliegenden Untersuchungen nur Translokationen. Heterozygote reziproke Translokationen zwischen 2 großen Chromosomen lassen sich während der Meiose und, wegen der somatischen Paarung, auch in den mitotischen Prophasen durch die Bildung von Quadrivalenten in Gestalt der bekannten Kreuzfiguren erkennen. Bei reziproken Translokationen zwischen einem kleinen und einem großen Chromosom sind die Vierer-Konfigurationen häufig offen oder gehen in Dreier-Verbände über, da das nicht an der Translokation beteiligte kleine Chromosom — entsprechend der schwachen Paarungstendenz der kleinen Chromosomen — oft nur mit dem einen translozierten Abschnitt seines Homologen gepaart ist oder ungepaart bleibt (Abb. 9 a).

Durch Bestrahlung von ♂♂ (Spermien) von *C. albiceps* wurden, neben mehreren Translokationen zwischen zwei großen Chromosomen, 2 reziproke Translokationen (T1 und T2) zwischen einem kleinen und

Tabelle 8. *Translokationshäufigkeit nach Spermien-Bestrahlung bei Chrysomyia albiceps*

Translokationsart	Röntgendosis	
	5000 r	6000 r
	Anzahl	Anzahl
Reziproke Translokationen zwischen zwei großen Chromosomen (1 Quadrivalent)	4	2
Zwei reziproke Tranlokationen zwischen je zwei großen Chromosomen (2 Quadrivalente)	1	—
Reziproke Translokationen zwischen einem kleinen und einem großen Chromosom.	1	1
Nichtmutierte (+/+)	87	20
Gesamtzahl cytologisch geprüfter F ₂ -Gelege	93	23

einem großen Chromosom erhalten (Tabelle 8). Über den geschlechtsunabhängigen Erbgang einer der beiden letztgenannten Translokationen (T1) wurde bereits kurz berichtet (ULLERICH 1958).

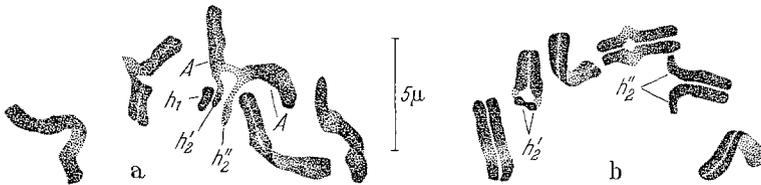


Abb. 9a u. b. *C. albiceps*. Spermatocyten I. a Heterozygote reziproke Translokation (T1/+) zwischen einem großen (A) und einem kleinen Chromosom (h₂). Das nicht mutierte kleine Chromosom (h₁) ist mit einem der translozierten Abschnitte (h₂') seines Homologen gepaart. b Für die gleiche Translokation homozygoter Chromosomenbestand

An der Translokation T1 ist das längste der großen Chromosomen beteiligt; die Bruchstellen lagen im großen Chromosom nahe am Kinetochor und im kleinen nahe der Mitte (Abb. 9a). T1 fand sich zunächst heterozygot (Abb. 9a) bei etwa der Hälfte der untersuchten Individuen einer aus ♂♂ bestehenden F₂ aus der Kreuzung eines normalen ♂ mit einem F₁-♀, dessen Vater röntgenbestrahlt worden war. Wenn es sich bei den kleinen Chromosomen um Geschlechtschromosomen handelte, könnte das an der Translokation beteiligte kleine Chromosom also kein Y, sondern müßte ein X gewesen sein, da es vom P-♂ auf ein F₁-♀ übertragen worden war. In weiteren Kreuzungen, die das Schema (Abb. 10) zusammenfaßt, gelang es dann aber, T1 in beiden Geschlechtern homozygot zu erhalten (Abb. 9b).

Zunächst wurden die F₂-♂♂ mit normalen (+/+) ♀♀ in Pärchenzuchten gekreuzt. T1/+ und +/+ Tiere unterscheiden sich morphologisch nicht voneinander und können deshalb nicht ausgelesen werden, so daß nur bei etwa der Hälfte der Paarungen die Kombination +/+ ♀ × T1/+ ♂ zu erwarten war. Tabelle 9a zeigt das Ergebnis dieser Kreuzungen: 5 von den 14 geprüften F₃-

Gelegen bestanden aus T1/+ - und +/+ -Tieren; in den übrigen Gelegen traten ausschließlich +/+ -Individuen auf. Die Kreuzung von ♂♂ und ♀♀ aus F₃-Gelegen, die aus T1/+ - und +/+ -Tieren bestanden, lieferte in der F₄ in beiden Geschlechtern dreierlei Nachkommenschaften (Tabelle 9b): Neben Gelegen, die sich nur aus +/+ -Tieren, und solchen, die sich aus T1/+ - und +/+ -Tieren zusammensetzten, traten auch — wie bei geschlechtsunabhängiger Vererbung von T1 nach der Paarung ♀ T1/+ × ♂ T1/+ zu erwarten — Geschwisterschaften mit T1/T1-, T1/+ - und +/+ -Individuen auf. Die Entstehung homozygoter T1/T1-Tiere beiderlei Geschlechts beweist, daß die kleinen Chromosomen auch genetisch keinen XY-Mechanismus im ♂ repräsentieren.

Bei Vorliegen eines Heterozygotie-Mechanismus im ♀ mit prädeeterminativer Geschlechtsbestimmung (vgl. Abb. 2) könnten die kleinen Chromosomen jedoch Träger der Geschlechtsfaktoren F' und f sein. Träfe das zu, könnten außer den ♂♂ nur die arrhenogenen ♀♀ homozygot für die Translokation T1 werden, nicht aber die thelygenen ♀♀, da das den Faktor F' tragende Chromosom nur von thelygenen auf thelygene ♀♀ vererbt würde und daher bei Spermien-Bestrahlung niemals erfaßt werden kann. Entsprechend müßten die T1/T1- ♀♀ der F₄ alle arrhenogen sein. Das ist aber nicht der Fall. Die morphologisch nicht unterscheidbaren T1/T1-, T1/+ - und +/+ - ♀♀ wurden mit normalen ♂♂ rückgekreuzt. Tabelle 9c zeigt, daß unter den geprüften Rückkreuzungs-

Tabelle 9. Kreuzungen zum Nachweis des geschlechtsunabhängigen Erbanges der Translokationen T1 und T2 von *C. albiceps*

	Kreuzung und genetische Konstitution ¹	Geschlecht der Nachkommenschaften	Anzahl der geprüften Gelege der folgenden genetischen Zusammensetzung ¹			
			+/+	+/+ und T/+	+/+ und T/+ und T/T	T/+
a	♀♀ × F ₂ -♂♂	♀	3	3	—	—
	+/+ oder T/+	♂	6	2	—	—
b	F ₃ -♀♀ × F ₃ -♂♂	♀	4	1	4	—
	+/+ oder T/+	♂	2	1	3	—
c	F ₄ -♀♀ × ♂♂	♀	6	3	—	2
	+/+ oder T/+ oder T/T	♂	10	5	—	1
d	F ₂ -♀♀ × ♂♂	♀	4	2	—	—
	+/+ oder T/+	♂	3	3	—	—
e	F ₃ -♀♀ × F ₃ -♂♂	♀	—	4	1	—
	+/+ oder T/+	♂	—	5	2	—

¹ T bedeutet bei a—c T1, bei d und e T2.

gelegenen 1 männliche und 2 weibliche Geschwisterschaften waren, die ausschließlich aus T1/+ -Tieren bestanden, deren Mütter also homozygot T1/T1 gewesen sein müssen¹. Die kleinen Chromosomen von *C. albiceps* üben demnach eine Geschlechtsbestimmungs-Funktion nicht mehr aus.

In weiteren Kreuzungen (Abb. 10) gelang es, einen für die Translokation T1 homozygoten Stamm herauszuzüchten, der über 2 Jahre in mehr als 26 Generationen weitergeführt wurde.

Der geschlechtsunabhängige Erbgang der kleinen Chromosomen von *C. albiceps* konnte durch die zweite reziproke Translokation T2 zwischen einem großen und einem kleinen Chromosom nochmals bestätigt werden. An der Translokation T2 ist wiederum das längste der großen Chromosomen beteiligt. Die Bruchstellen lagen im großen Chromosom wieder in der Nähe der Kinetochorregion, im kleinen aber distal. T2 fand sich heterozygot

in einer aus ♀♀ bestehenden F₂ aus der Kreuzung eines normalen ♂ mit einem F₁-♀, dessen Vater bestrahlt worden war. Durch die Kreuzung der F₂-♀♀ mit normalen ♂♂ wurde T2 heterozygot auf F₃-♂♂ und -♀♀ übertragen (Tabelle 9d), die ihrerseits miteinander gepaart wurden und in der F₄ wie bei der Translokation T1 homozygote T2/T2-♂♂ und -♀♀ lieferten (Tabelle 9e). Das Fehlen der zu erwartenden

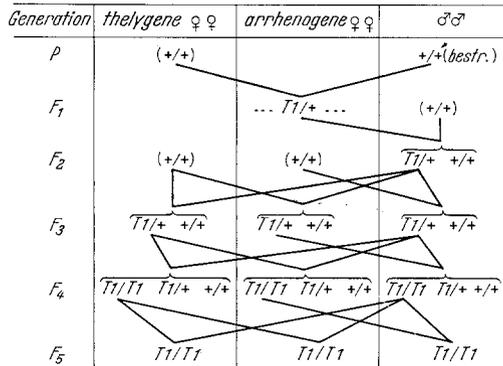


Abb. 10. Erbgang der Translokation T1 von *C. albiceps*. bestr. = röntgenbestrahlt; (+/+) = Tiere aus normalen Stammzuchten

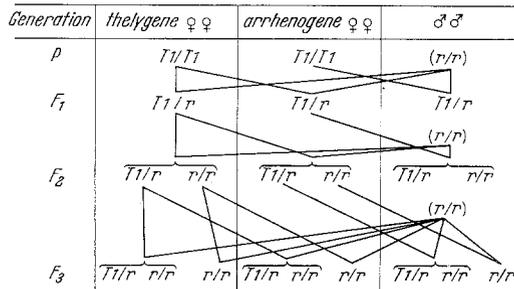


Abb. 11. Erbgang der kleinen Chromosomen von *C. rufifacies* nach Einkreuzung der Translokation T1 von *C. albiceps* in den normalen *rufifacies*-Stamm. (r/r) = Tiere aus normalen Stammzuchten von *C. rufifacies*. r symbolisiert das kleine Chromosom von *C. rufifacies*

¹ Daß die aus +/+ - und T1/+ -Tieren bestehenden Rückkreuzungsgelege so selten sind (Tabelle 9c), liegt vermutlich an der geringen Anzahl der geprüften Gelege.

+/+ -Gelege aus der in Tabelle 9e aufgeführten Kreuzung dürfte auf die relativ geringe Anzahl der geprüften Gelege zurückzuführen sein.

Daß auch bei *C. rufifacies* die kleinen Chromosomen keine Geschlechtschromosomen repräsentieren, ergab sich aus der Analyse ihres Erbgangs, bei der das durch die Translokation T1 markierte kleine Chromosom von *C. albiceps* eingekreuzt wurde, um eine sichere Kontrolle des Erbgangs der nicht-translozierten kleinen *rufifacies*-Chromosomen zu gewährleisten.

Vom normalen *rufifacies*-Stamm [= (r/r); r symbolisiert das kleine Chromosom von *C. rufifacies*] wurden ♂♂ mit homozygoten T1/T1-♀♀ von *C. albiceps* gekreuzt (Ab-

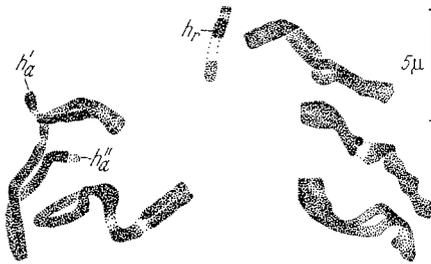


Abb. 12. Bastard aus der Kreuzung *albiceps*-♀ T1/T1 × *rufifacies*-♂ +/+, Oogonie. *hr* Das nicht-muturierte kleine Chromosom von *C. rufifacies*. *h'a* und *h'a'* die translozierten Abschnitte des kleinen Chromosoms von *C. albiceps*

bildung 11). Erwartungsgemäß waren alle Bastard-♂♂ und -♀♀ der F₁ für T1/r heterozygot (Tabelle 10, 1. Zeile; Abb. 12). Die Rückkreuzung der heterozygoten F₁-♀♀ mit normalen *rufifacies*-♂♂ lieferte in der F₂ männliche und weibliche Geschwisterschaften, die je zur Hälfte aus T1/r- und r/r-Tieren bestanden, wie bei mendelnder Vererbung zu erwarten war (Ta-

belle 10, 2. Zeile; Abb. 11). Beide kleinen Chromosomen der r/r-Individuen stammen also von ♂♂, eines vom Vater und das andere vom Großvater. Wie die F₂-♀♀ der Konstitution T1/r erwiesen sich auch diejenigen mit der Konstitution r/r bei weiterer Rückkreuzung mit normalen *rufifacies*-♂♂ entweder als arrhenogen oder als thelygen (Tabelle 10, 3. Zeile; Abb. 11), so daß der Besitz von 2 durch die ♂♂ ein-

Tabelle 10. Erbgang der kleinen Chromosomen von *C. rufifacies*

Kreuzung	Anzahl geprüfter Nachkommenschaften					
	♀♀			♂♂		
	T1/r	T1/r und r/r	r/r	T1/r	T1/r und r/r	r/r
♀♀ T1/T1 × ♂♂ r/r	3	—	—	2	—	—
F ₁ -♀♀ T1/r × ♂♂ r/r	—	1	—	—	1	—
F ₂ -♀♀ (T1/r und r/r) × ♂♂ r/r	—	1	2	—	2	1
♀♀ r/r × ♂♂ T1/r	—	2	—	—	2	—
F ₁ -♀♀ (T1/r und r/r) × ♂♂ r/r	—	3	3	—	2	2
F ₂ -♀♀ (T1/r und r/r) × ♂♂ r/r	—	2	2	—	2	2

geführten kleinen *rufifacies*-Chromosomen ohne Einfluß auf das Geschlecht der Nachkommen der betreffenden ♀♀ ist.

Die Bedeutungslosigkeit der kleinen Chromosomen von *C. rufifacies* für die Geschlechtsbestimmung bestätigte ein weiterer Kreuzungsversuch, bei dem normale *rufifacies*-♀♀ mit Bastard-♂♂ der Konstitution T1/r (T1 von der *albiceps*-Mutter, r vom *rufifacies*-Vater) gepaart und die ♀♀ der F₁ und F₂ mit normalen *rufifacies*-♂♂ rückgekreuzt wurden. T1 wurde dabei heterozygot sowohl auf arrhenogene als auch auf thelygene ♀♀ der F₂ übertragen, so daß auch in der F₃ männliche wie weibliche Nachkommenschaften auftraten, die je zur Hälfte aus T1/r- und r/r-Tieren bestanden (Tabelle 10, 4.—6. Zeile).

b) Erbgang der großen Chromosomen

Die geschlechtsunabhängige Vererbung der kleinen Chromosomen von *C. albiceps* und *C. rufifacies* läßt vermuten, daß die postulierten Geschlechtstfaktoren F' und f in einem der großen Chromosomenpaare lokalisiert sind.

Die Heterozygotie der thelygenen ♀♀ müßte sich dann an dem geschlechtsgebundenen Erbgang des den dominanten Faktor F' tragenden großen Chromosoms, das ausschließlich von der thelygenen Mutter auf ihre thelygenen Töchter übertragen würde, erkennen oder an der Vererbung des homologen Chromosoms mit dem rezessiven Allel f feststellen lassen.

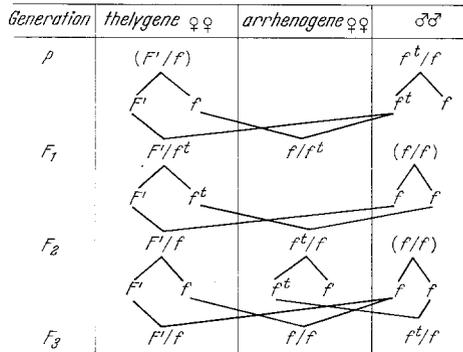


Abb. 13. Hypothetischer Erbgang eines markierten väterlichen f-Chromosoms (f^t). (F'/f) und (f/f) = Tiere aus normalen Stammzuchten. Nur die für die Ableitung wesentlichen Kombinationen sind eingetragen. Erklärung im Text

Eine unmittelbare Markierung des F'-Chromosoms durch Translokationen war nicht möglich. Bei der Bestrahlung von ♀-Imagines werden nur Oocyten getroffen, in denen die entstandenen Chromosomenmutationen wohl größtenteils durch die erst unmittelbar nach der Eiablage ablaufenden Reifeteilungen ausgeschaltet werden. Nach erfolglosen ♀-Bestrahlungsversuchen wurden deshalb nur noch ♂♂ bestrahlt.

Ein durch Spermien-Bestrahlung mit einer Translokation markiertes großes Chromosom, das den rezessiven Faktor f enthält, müßte — sofern kein crossing-over zwischen den Geschlechtstfaktoren F' und f auftritt — folgenden Erbgang zeigen (Abb. 13): Durch die Kreuzung eines ♂ mit markiertem f-Chromosom (= f^t) mit einem normalen thelygenen F'/f-♀ wird f^t sowohl auf die thelygenen als auch auf die arrhenogenen Töchter übertragen. Die thelygenen ♀♀ der F₁ erhalten also von ihrem Vater f^t,

von ihrer Mutter F' ; die arrhenogenen ♀♀ der F_1 bekommen vom Vater ebenfalls f^t , von der Mutter dagegen f . Kreuzt man nun die thelygenen F'/f^t -♀♀ der F_1 mit normalen f/f -♂♂, so kann das f^t — da es mit einem weiteren f des ♂ in der Zygote vereinigt wird — in der F_2 nur in arrhenogenen ♀♀ auftreten; die thelygenen ♀♀ der F_2 müßten dagegen die normale Konstitution F'/f (F' von der Mutter, f vom Vater) haben. In der F_3 müßten nach Kreuzung dieser F'/f -♀♀ mit f/f -♂♂ dann ausschließlich normale thelygene (F'/f -) und arrhenogene (f/f -)♀♀ erscheinen, während aus der Kreuzung der arrhenogenen F_2 - f^t/f -♀♀ mit f/f -♂♂ sowohl f^t/f - als auch f/f -♂♂ hervorgehen sollten. Das vom Vater ein-

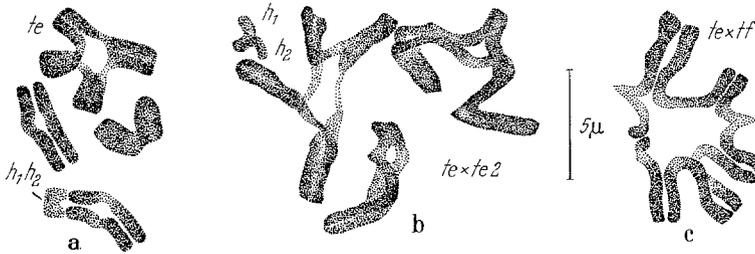


Abb. 14a—c. *C. albiceps*. Spermatocyten I mit heterozygoten reziproken Translokationen zwischen großen Chromosomen. a Translokation te , b Bastard aus der Kreuzung $te \times te2$, c Hexavalent eines Bastards aus der Kreuzung $te \times tf$

geführte und auf ein thelygenes ♀ übertragene f^t wäre also nach Kreuzung der F_1 - und der F_2 -♀♀ mit normalen f/f -♂♂ bereits in der F_3 aus der weiblichen Linie entfernt und nur noch bei den ♂♂ vorhanden (Abb. 13).

Um den Erbgang der großen Chromosomen genau analysieren zu können, wurden sie durch Bestrahlung von ♂♂ (Spermien) durch reziproke Translokationen markiert. Die Kreuzung der einzelnen Translokationsstämme untereinander gestattet es, die jeweils an den Translokationen beteiligten Chromosomen zu identifizieren.

Die heterozygoten reziproken Translokationen sind in der Meiose an dem Auftreten von Quadrivalenten leicht erkennbar; die nicht von der Translokation betroffenen Chromosomen bilden normale Bivalente. Bei der Kreuzung von 2 nicht näher bekannten Translokationsheterozygoten A und B sind bei $1/4$ der Bastardindividuen folgende Konfigurationen zu erwarten: Umfassen beide Translokationen die gleichen Chromosomen, dann entsteht ein Quadrivalent oder 2 inäquale Bivalente. Betrifft jede der beiden Translokationen 2 andere Chromosomen, so werden 2 getrennte Quadrivalente gebildet. Ein Hexavalent schließlich bildet sich, wenn an der Translokation des einen Heterozygoten zwei Chromosomen beteiligt sind, von denen eines auch bei dem anderen Heterozygoten transloziert ist. Die Kreuzungsanalyse mit weiteren Translokationen und dem Normalstamm ermöglicht es, alle Chromosomen zu erfassen.

Die erste der bei *C. albiceps* analysierten Translokationen, te , ist durch den Austausch fast ganzer Schenkel gekennzeichnet (Abb. 14a). Die Kombination der $te/+$ -Heterozygoten mit dem zweiten Trans-

lokations-Heterozygoten $te2/+$, bei dem nur ein sehr kurzer und ein etwas längerer Schenkelabschnitt ausgetauscht sind, führt zur Bildung von 2 Quadrivalenten (Abb. 14 b). An der Translokation $te2$ sind also zwei andere, von der Translokation te nicht betroffene Chromosomen beteiligt. Kreuzt man die $te2/+$ -Heterozygoten mit dem dritten Translokationsheterozygoten $tf/+$, so treten wiederum 2 Quadrivalente in den $te2 \times tf$ -Bastarden auf. Demnach können also an der Translokation tf entweder die auch von te betroffenen Chromosomen oder aber das bisher noch nicht erfaßte Chromosom zusammen mit einem schon durch te markierten Chromosom beteiligt sein. Daß letztere Möglichkeit verwirklicht ist, ergibt sich bereits aus dem Strukturvergleich der Chromosomen in den Translokationsheterozygoten: Weder bei te noch bei $te2$ ist das deutlich ungleichschenklige Chromosom beteiligt, wohl aber bei tf . Den endgültigen Beweis liefert die Kreuzung von $te/+$ - mit $tf/+$ -Tieren: In $te \times tf$ -Bastarden wird ein Hexavalent gebildet (Abb. 14 c); an der Translokation tf ist also das letzte der 5 großen Chromosomen beteiligt. Durch die 3 reziproken Translokationen te , $te2$ und tf sind somit alle großen Chromosomen markiert und können in ihrem Erbgang verfolgt werden.

Die Translokation te fand sich heterozygot in einer aus ♀♀ bestehenden F_2 aus der Kreuzung eines normalen ♂ mit einem $F_1\text{-♀}$, dessen Vater bestrahlt worden war. In derselben F_2 -Geschwisterschaft war außerdem

Tabelle 11. Kreuzung $F_2\text{-♀♀}$ ($+/+ \cdot +/+$, $te/+ \cdot +/+$, $+/+ \cdot te2/+$, $te/+ \cdot te2/+$) \times ♂♂ $+/+$ von *C. albiceps*

Geschlecht der Gelege	Anzahl geprüfter F_3 -Gelege			
	$+/+ \cdot +/+$	$te/+ \cdot +/+$, $+/+ \cdot +/+$	$+/+ \cdot te2/+$, $+/+ \cdot +/+$	$te/+ \cdot te2/+$, $te/+ \cdot +/+$, $+/+ \cdot te2/+$, $+/+ \cdot +/+$
♀♀	3	1	2	1
♂♂	1	2	3	1

eine zweite Translokation ($te2$) vertreten, die gemeinsam mit te auf das $F_1\text{-♀}$ übertragen worden war; denn die Kreuzung der $F_2\text{-♀♀}$ mit normalen ($+/+$) ♂♂ lieferte in der F_3 folgende Nachkommenschaften: Neben Gelegen, die nur aus $+/+$ -Individuen oder aus $+/+$ - und $te/+$ -Tieren bestanden, traten in gleicher Häufigkeit Gelege mit $+/+$ - und $te2/+$ -Individuen auf, außerdem fanden sich Gelege, die sich aus $+/+$ -, $te/+$ - und $te2/+$ - sowie solchen Tieren zusammensetzten, in denen die Translokationen te und $te2$ gemeinsam vorkamen und 2 Quadrivalente ($te/+ \text{ — } te2/+$; Abb. 14 b) bildeten (Tabelle 11).

Beide Translokationen zeigen den gleichen geschlechtsunabhängigen Vererbungsmodus, denn nach Kreuzung der heterozygoten F_1 - und $F_2\text{-♀♀}$

mit $+/+ \cdot \delta\delta$ werden sie sowohl auf die $\delta\delta$ als auch auf die ♀♀ der F_3 übertragen (Tabelle 11). Dieses Ergebnis ließ sich bei weiterer Kreuzung von $te/+$ - und $te2/+ \cdot \text{♀♀}$ mit normalen $\delta\delta$ über mehrere Generationen (F_4 – F_7) wiederholen; stets übertrugen die thelygenen $te/+$ - bzw. $te2/+ \cdot \text{♀♀}$ die Translokationen auf ihre arrhenogenen und thelygenen

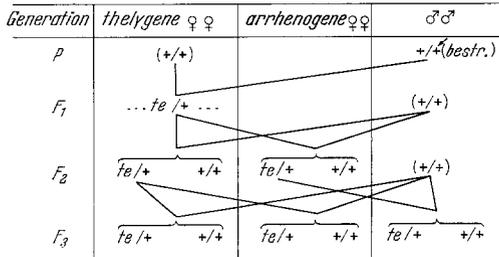


Abb. 15. Erbgang der Translokationen te bzw. $te2$ von *C. albiceps*. *bestr.* = röntgenbestrahlt; $(+/+)$ = Tiere aus normalen Stammzuchten

Töchter. In Abb. 15 ist der Erbgang der Translokation te bzw. $te2$ schematisch wiedergegeben.

Die dritte Translokation, tf , fand sich heterozygot in einer aus $\delta\delta$ bestehenden F_2 . Aus der Kreuzung dieser $tf/+ \cdot \delta\delta$ mit arrhenogenen und thelygenen $+/+ \cdot \text{♀♀}$ resultierten in der F_3 $tf/+ \cdot \delta\delta$ und $tf/+ \cdot \text{♀♀}$ (Tabelle 12a).

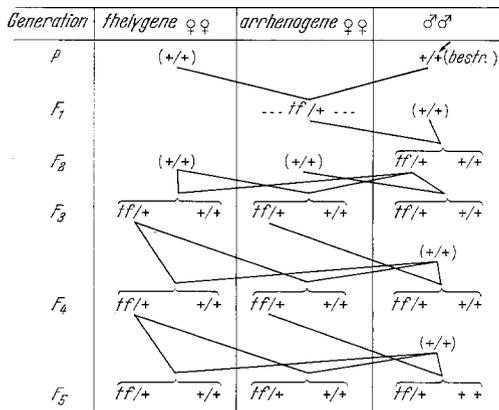


Abb. 16. Erbgang der Translokation tf von *C. albiceps*. *bestr.* = röntgenbestrahlt; $(+/+)$ = Tiere aus normalen Stammzuchten

Die $tf/+ \cdot \text{♀♀}$ wurden mit $+/+ \cdot \delta\delta$ gepaart; in der F_4 trat die Translokation tf erwartungsgemäß in beiden Geschlechtern auf, da die $F_3 \cdot \text{♀♀}$ die Translokation von ihren $tf/+$ -Vätern empfangen hatten. Falls die Translokation tf das f -Chromosom markierte, könnten aber nur die arrhenogenen $F_4 \cdot \text{♀♀}$ Träger von tf sein (vgl. Abb. 13), so daß nach Kreuzung der $F_4 \cdot \text{♀♀}$ mit $+/+ \cdot \delta\delta$ nur noch $\delta\delta$

Träger von tf sein müßten. Das ist aber nicht der Fall; die entsprechende Kreuzung ergab in der F_5 sowohl männliche als auch weibliche Nachkommenschaften mit der heterozygoten Translokation tf (Tabelle 12a). In der Abb. 16 ist der Erbgang dieser Translokation zusammengefaßt.

In der gleichen Weise wie die Translokationen te , $te2$ und tf wurden noch weitere reziproke Translokationen (tb , tc , td und th) von *C. albiceps* in ihrem Erbgang geprüft; tb und tc traten heterozygot in jeweils einer aus ♀♀ bestehenden F_2 aus der Kreuzung eines normalen δ mit einem $F_1 \cdot \text{♀}$ auf, dessen Vater bestrahlt worden war. Nach Kreuzung der $F_2 \cdot \text{♀♀}$ beider Translokationsstämme mit normalen $\delta\delta$ fanden sich tb und tc

heterozygot sowohl in männlichen als auch in weiblichen Geschwisterschaften der F_3 wieder (Tabelle 12a), zeigten also eine geschlechtsunabhängige Vererbung. Dem gleichen Vererbungsmodus folgten auch die Translokationen td und th, die heterozygot in männlichen F_2 -Geschwisterschaften gefunden wurden. Durch die Kreuzung der F_2 -♂♂ beider Translokationsstämme mit normalen ♀♀ wurden td und th in die

Tabelle 12. Erbgang der verschiedenen Translokationen zwischen großen Chromosomen

Translokation	Kreuzung	Anzahl geprüfter Gelege			
		♀♀		♂♂	
		+/+	t/+ u. +/+	+/+	t/+ u. +/+
a) <i>C. albiceps</i>					
td	♀♀ +/+ × F_2 -♂♂ (td/+ und +/+)	3	2	2	4
	F_3 -♀♀ (td/+ und +/+) × ♂♂ +/+	—	2	3	2
	F_4 -♀♀ (td/+ und +/+) × ♂♂ +/+	1	2	4	4
tf	♀♀ +/+ × F_2 -♂♂ (tf/+ und +/+)	—	2	2	1
	F_3 -♀♀ (tf/+ und +/+) × ♂♂ +/+	11	4	3	3
	F_4 -♀♀ (tf/+ und +/+) × ♂♂ +/+	12	7	12	10
th	♀♀ +/+ × F_2 -♂♂ (th/+ und +/+)	2	2	—	2
	F_3 -♀♀ (th/+ und +/+) × ♂♂ +/+	4	2	1	—
	F_4 -♀♀ (th/+ und +/+) × ♂♂ +/+	1	1	—	1
tb	F_2 -♀♀ (tb/+ und +/+) × ♂♂ +/+	5	2	4	5
tc	F_2 -♀♀ (tc/+ und +/+) × ♂♂ +/+	3	2	3	6
b) <i>C. rufifacies</i>					
tr4	F_2 -♀♀ (tr4/+ und +/+) × ♂♂ +/+	1	1	2	4
tr5	F_2 -♀♀ (tr5/+ und +/+) × ♂♂ +/+	1	1	2	1
tr6	F_2 -♀♀ (tr6/+ und +/+) × ♂♂ +/+	3	1	2	1
tr7	F_2 -♀♀ (tr7/+ und +/+) × ♂♂ +/+	1	2	1	1
tr8	F_2 -♀♀ (tr8/+ und +/+) × ♂♂ +/+	1	1	—	1

F_3 -♀♀ eingeführt, die die Translokationen nach Kreuzung mit +/+ - ♂♂ sowohl auf arrhenogene als auch auf thelygene F_4 -♀♀ übertrugen, denn die Kreuzung der F_4 -♀♀ mit normalen ♂♂ ergab in der F_5 männliche wie weibliche Nachkommenschaften mit den heterozygoten Translokationen td bzw. th (Tabelle 12a).

Die gleiche geschlechtsunabhängige Vererbung wurde für alle großen Chromosomen von *C. rufifacies* durch die Erbgangsanalyse der reziproken Translokationen tr4, tr6, tr7 und tr8 zwischen je 2 großen Chromosomen sowie der Dreifachtranslokation tr5 nachgewiesen (Tabelle 12b). Alle Translokationen fanden sich heterozygot in aus ♀♀ bestehenden F_2 -Gelegen aus der Kreuzung von normalen ♂♂ mit F_1 -♀♀,

deren Väter bestrahlt worden waren; ihr Erbgang gleicht dem der in Abb. 15 schematisch dargestellten geschlechtsunabhängigen Vererbung der Translokationen te und te_2 von *C. albiceps*. Durch diese Translokationen sind alle großen Chromosomen von *C. rufifacies* markiert, denn bei der Kombination der heterozygoten Translokationen tr_6 und tr_8 werden 2 Quadrivalente gebildet; nur das Chromosom mit der sekundären Einschnürung in seinem kürzeren Schenkel ist hier nicht erfaßt, es ist jedoch an den Translokationen tr_4 und tr_5 beteiligt.

Die Analyse des Erbgangs der Translokationen hat gezeigt, daß alle geprüften Translokationen von *C. albiceps* und *C. rufifacies* geschlechtsunabhängig vererbt werden. Die postulierte Heterozygotie der thelygenen ♀♀ konnte also durch die Erbgangsanalyse aller Chromosomen anhand der bisher geprüften Translokationen noch nicht nachgewiesen werden. Hierauf wird unten (S. 103) zurückzukommen sein.

II. *Chrysomyia megacephala*

Die ♀♀ von *Chrysomyia megacephala* erzeugen im Gegensatz zu *C. albiceps* und *C. rufifacies* gemischtgeschlechtliche Nachkommenschaften. In allen geprüften Geschwisterschaften ist ein statistisch gesichertes 1:1-Verhältnis der Geschlechter verwirklicht. In 12 Einzelaufzuchten wurden 798 ♀♀ und 844 ♂♂ gezählt (P für 1:1 = 0,26). Dieses Ergebnis deutet auf Geschlechtsbestimmung durch einen Heterochromosomen-Mechanismus hin.

C. megacephala besitzt $2n = 12$ Chromosomen. Neben 5 submediokinetischen großen Autosomenpaaren ist 1 Paar kleiner heterochromatischer Chromosomen vorhanden, die im ♀ gleich sind (Abb. 17 a), sich im ♂ jedoch in Gestalt und Größe deutlich als X und Y voneinander unterscheiden (Abb. 17 b, c). Das kleinere Y-Chromosom ist telokinetisch; seine Kinetochorregion hebt sich als kurze, negativ heteropyknotische Region vom übrigen stark anfärbbaren Chromosomenabschnitt ab (Abb. 17 b). Das X-Chromosom ist ungefähr doppelt so lang wie das Y; seine primäre Einschnürung liegt subterminal zwischen 2 knopfartigen Verdickungen (Abb. 17 a). Der distale Abschnitt des langen Schenkels wird durch ein während der Prophasen stark gedehntes Stück mit der kinetochornahen Region verbunden (Abb. 17 a).

Der Formwechsel der Chromosomen in der Spermatogenese und in den Oogonienmitosen von *C. megacephala* gleicht weitgehend dem von *C. albiceps* und *C. rufifacies*. In der Prophase I verdichten sich X und Y zu kompakten heteropyknotischen Körpern unterschiedlicher Größe und bleiben bis zur Metaphase I gepaart (Abb. 17 d). Während das Y-Chromosom in der frühen Diakinese negativ heteropyknotisch wird, nimmt die Kondensation des X-Chromosoms zu und erreicht in der Metaphase I

ihr Maximum (Abb. 17d). In der Anaphase I werden X und Y voneinander getrennt.

Bei *C. megacephala* wird die Geschlechtsbestimmung demnach durch einen cytologisch sichtbaren Heterochromosomen-Mechanismus kontrolliert.

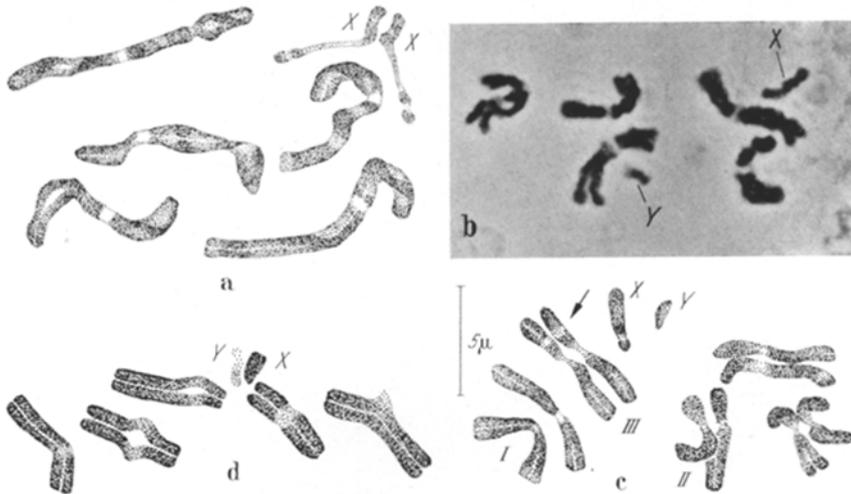


Abb. 17 a—d. *Chrysomyia megacephala*. a Oogonienprophase, b späte Spermatogonienprophase (Vergr. 2500 ×), c Spermatogonienmetaphase, d ♂ Metaphase I. X X-Chromosom, Y Y-Chromosom. Der Pfeil markiert die sekundäre Einschnürung

III. *Lucilia*

Von den Arten der Gattung *Lucilia* ist bisher nur *Lucilia caesar* cytologisch genauer untersucht worden. In der ältesten Mitteilung berichtet STEVENS (1908) über ein „enormous heterochromosome bivalent“ in der ♂-Meiose. KEUNEKE (1924) beschreibt die Spermatogenese von *L. caesar* eingehender und stellt dabei Heteromorphie des kleinsten Chromosomenpaares fest. Kürzlich beobachtete BIER (1960) an der gleichen Art das Verhalten der Chromosomen in den Nährzellen und wies auf die partielle Heterochromatinie der kleinen Chromosomen hin. Über *L. sericata* liegt nur eine kurze, sich auf die somatische Paarung der homologen Chromosomen beziehende Angabe vor (METZ 1916), für *L. illustris* eine Beschreibung des Chromosomensatzes der Neuroblasten (BOYES 1961).

1. *Lucilia sericata*

Die ♀♀ von *Lucilia sericata* erzeugen gemischtgeschlechtliche Nachkommenschaften, in denen ♂♂ und ♀♀ gleich häufig vertreten sind. Tiere verschiedener untersuchter Populationen verhalten sich darin gleich (Tabelle 13) und stimmen auch in cytologischer Hinsicht vollkommen überein.

L. sericata besitzt diploid 5 Paar Autosomen und 1 Paar Geschlechtschromosomen, die im ♀ gleich und im ♂ heteromorph sind (Abb. 18a—c).

Tabelle 13. *Geschlechtsverhältnis in den Nachkommenschaften einiger ♀♀ von Lucilia sericata*

Zucht	Anzahl		P für 1:1
	♀♀	♂♂	
Sechs Einzelzuchten norddeutscher Herkunft .	503	464	0,23
Vier Einzelzuchten australischer Herkunft . . .	320	298	0,37
Summe	823	762	0,13

Das X-Chromosom ist submediokinetisch und länger als das größte Autosom; sein kürzerer Schenkel ist total heterochromatisch und weist eine subterminale sekundäre Einschnürung auf, die als Nukleolus-Organisator fungiert. Der längere Schenkel des X-Chromosoms besteht

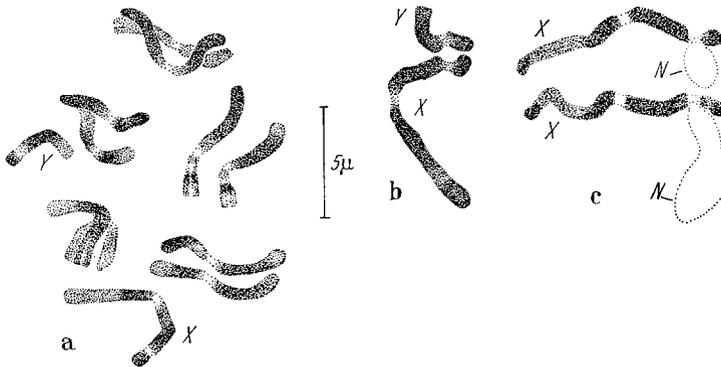


Abb. 18a—c. *Lucilia sericata*. a Spermatogonienmetaphase, b XY aus einer Spermatogonienmetaphase, c XX aus einer Oogonienprophase. Y Y-Chromosom, X X-Chromosom, N Nukleolus

proximal aus Heterochromatin; diesem schließt sich ein euchromatischer Abschnitt an, den distal ein heterochromatisches Endknöpfchen begrenzt (Abb. 18c).

Das heterochromatische Y-Chromosom ist telokinetisch. Es entspricht morphologisch dem kürzeren Schenkel des X-Chromosoms und besitzt wie dieser distal eine subterminale sekundäre Einschnürung (Abb. 18a, b). Die Größe des dadurch gebildeten Y-Satelliten schwankt in den Zellen des gleichen Tieres; vorwiegend in den frühen und mittleren Prophasen der Mitose ist er häufig etwas kleiner, aber niemals größer als der des X-Chromosoms, während beide Satelliten in den späten Pro- und in den Metaphasen meist gleich lang sind (Abb. 18a). In frühen mitotischen Prophasen findet sich oft im proximalen Bereich des Y nahe dem Ende eine weitere Einschnürung; daß sie den Sitz des Kinetochors darstellt, ist unwahrscheinlich, denn in der Anaphase ist kein noch so kleiner

zweiter Schenkel des Y festzustellen. Für eine partielle Homologie des Y mit dem kürzeren X-Schenkel spricht der Befund, daß beide in den Pro- und Metaphasen der Spermatogonien- und Neuroblastenmitosen häufig distal (Abb. 18 b) und seltener auch über ihre ganze Länge gepaart sind. Die Paarung könnte aber auch allein auf der Neigung heterochromatischer Chromosomenabschnitte zur Assoziation beruhen und eine Folge der gemeinsamen Lage am Nukleolus sein, ohne daß eine Homologie der betreffenden Chromosomensegmente vorliegt.

Die Autosomen sind medio- bis submediokinetisch (Abb. 18 a). Der Formwechsel der Chromosomen in der Spermatogenese und in den Oogonienmitosen von *L. sericata* vollzieht sich wie bei den *Chrysomyia*-Arten.

2. *Lucilia cuprina dorsalis*

Lucilia cuprina ist eine mit *L. sericata* nahe verwandte Art. Von ihr existieren 2 allopatrische, hauptsächlich auf Grund ihrer Färbung unterscheidbare Unterarten; *L. cuprina cuprina* besiedelt den Fernen Osten, die orientalische Region und Nord- und Südamerika, *L. cuprina dorsalis* Afrika, Indien und Australien (WATERHOUSE und PARAMONOV 1950). ZUMPT (1956) weist darauf hin, daß die subspezifischen Merkmale „nicht konstant sind und daß solche Farbvarianten innerhalb derselben Population auftreten können“. Für die vorliegende Untersuchung stand nur die ssp. *dorsalis* zur Verfügung.

Die ♀♀ von *L. cuprina dorsalis* sind amphogen; in den 12 geprüften Nachkommenschaften isolierter ♀♀ besteht ein statistisch gesichertes 1:1-Verhältnis der Geschlechter ($P = 0,93$ bis $0,23$). Insgesamt wurden 890 ♀♀ und 918 ♂♂ gezählt.

a) Cytologische Befunde

L. cuprina dorsalis besitzt $2n = 12$ Chromosomen. Die 5 Autosomenpaare gleichen denen von *L. sericata* (Abb. 19 c). Dem total heterochromatischen kürzeren Schenkel des X-Chromosoms fehlt der bei *L. sericata* vorhandene große Satellit; in den Prophasen der Gonien- und Neuroblastenmitosen läßt sich nur ein winziges negativ heteropyknotisches Knöpfchen erkennen (vgl. das X in Abb. 20 d). Die Armlänge vom Kinetochor bis zur sekundären Einschnürung ist bei beiden Arten ungefähr gleich. Der proximale Abschnitt des längeren X-Schenkels ist wie bei *L. sericata* heterochromatisch, der distale euchromatisch und trägt ein heterochromatisches Endknöpfchen (Abb. 19 d).

Das Y-Chromosom von *L. cuprina dorsalis* ist submediokinetisch und kleiner als das X. Sein kürzerer Arm ist total heterochromatisch; den längeren Y-Schenkel gliedert eine Nukleolareinschnürung in einen proximalen heterochromatischen und einen distalen euchromatischen Abschnitt (Abb. 19 c).

b) Cytogenetische Untersuchungen

Bei Vorliegen eines cytologisch ausgeprägten XY-Mechanismus nimmt man auf Grund der geschlechtsbegrenzten Vererbung des Y-Chromosoms an, daß die Geschlechtsrealisatoren in den Heterochromosomen lokalisiert sind. Trifft dies zu, so müssen Translokationen zwischen dem Y und einem Autosom ebenfalls geschlechtsgebunden vererbt werden, stets heterozygot bleiben und in allen ♂♂ auftreten. Die Geschlechtschromosomennatur der Heterochromosomen konnte für *L. cuprina dorsalis*

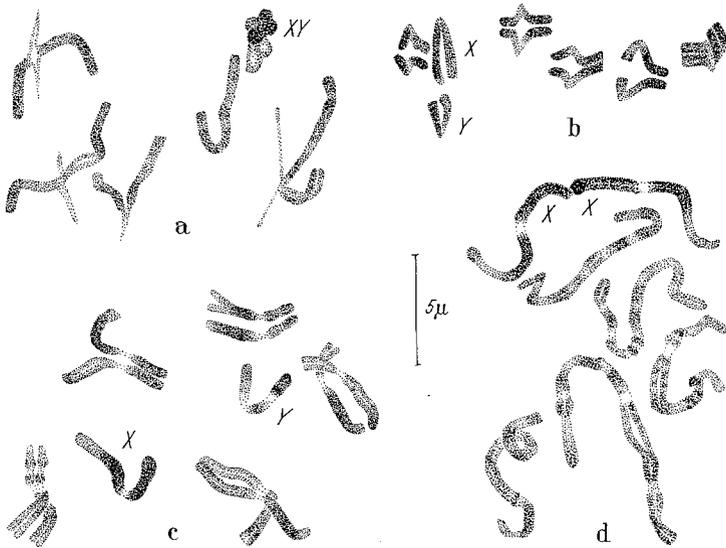


Abb. 19a—d. *Lucilia cuprina dorsalis*. a ♂ Prophase I, b beginnende ♂ Anaphase I, c Spermatogonienmetaphase, d Oogonienprophase. X X-Chromosom, Y Y-Chromosom

durch die Erbgangsanalyse zweier Y-Translokationen nachgewiesen werden.

Die Y-Translokationen Yt1 und Yt2 fanden sich jeweils heterozygot in den ♂♂ von F₂-Gelegen aus der Kreuzung eines normalen ♀ mit einem F₁-♂, dessen Vater bestrahlt worden war. Yt1 stellt eine Dreifachtranslokation dar, an der außer dem Y zwei Autosomen, eines der kleinen (Chromosom IV in Abb. 20a) und das große mit der in den mitotischen Prophasen sichtbaren sekundären Einschnürung (Chromosom II in Abb. 20a) beteiligt sind. Die Bruchstelle im Y lag nahe dem Ende seines distal euchromatischen Schenkels, die erste des Chromosoms IV in dessen längerem Arm nahe am Kinetochor; das terminale Y-Stück (Yr) vereinigte sich mit dem kürzeren, kinetochortragenden Schenkel, das große (Yl) mit dem längeren Schenkel von Chromosom IV (Abb. 20a). Außerdem tauschten der längere Arm von Chromosom IV und der die

sekundäre Einschnürung tragende Schenkel von Autosom II kurze Endabschnitte aus. Dadurch werden in der Pro- und Metaphase I stets Sechser-Verbände gebildet (Abb. 20b); diese Konfiguration kommt dagegen in den Spermatogonienmitosen nur sehr selten vor, weil die trans-

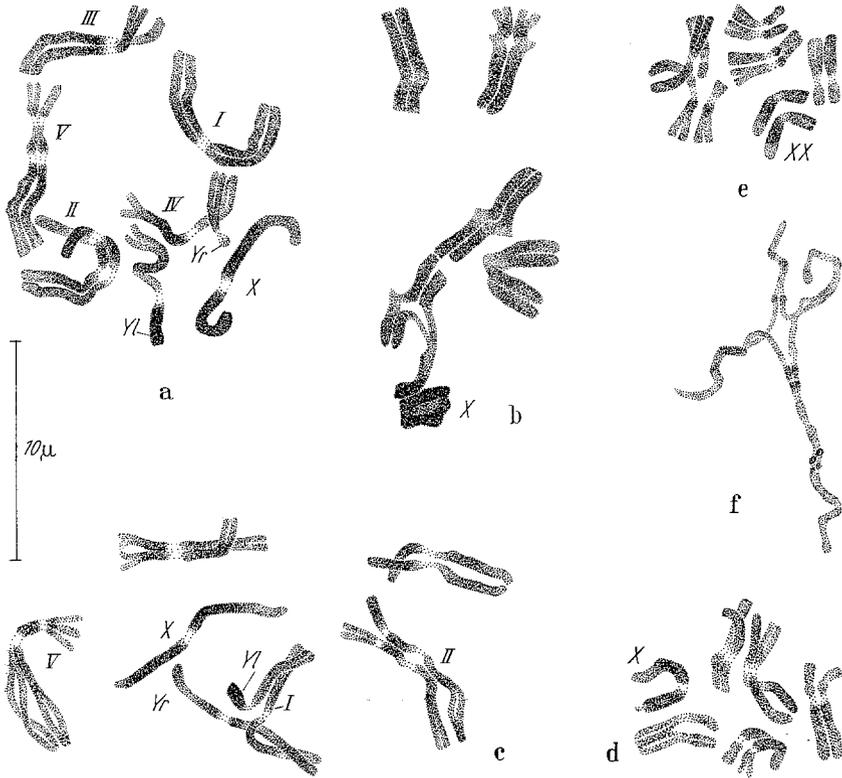


Abb. 20a—d. *L. cuprina dorsalis*. a Späte Spermatogonienprophase mit der heterozygoten reziproken Translokation Yt1 zwischen dem Y und dem Autosom IV. b Die gleiche Y-Translokation in einer Spermatocyte I. c Späte Spermatogonienprophase mit der heterozygoten reziproken Translokation Yt2 zwischen dem Y und dem Autosom I. d Oogonienmetaphase mit nur 1 X-Chromosom. e Oogonienmetaphase mit der heterozygoten autosomalen Translokation At. f Die Translokation At aus einer frühen Oogonienprophase. Yl Linker (heterochromatischer) Schenkel, Yr rechter Arm des translozierten Y-Chromosoms. I—V Autosomen

lozierten autosomalen Terminalabschnitte sehr kurz sind und sich hier im Vergleich zur Meiose ebenso wie die Heterochromosomen weniger intensiv paaren, so daß meistens nur der Dreier-Verband Y-Autosom-paar IV vorliegt (Abb. 20a).

An der Translokation Yt2 ist das andere der beiden größten Autosomen (Chromosom I in Abb. 20c) beteiligt; sowohl im Y als auch im Autosom I erfolgte der Bruch am Kinetochor. Der total heterochroma-

tische Schenkel (Yl) einschließlich des Kinetochors vereinigte sich mit dem kürzeren, der partiell euchromatische Y-Arm (Yr) mit dem längeren Schenkel von Chromosom I (Abb. 20c).

Beide Y-Translokationen wurden unter Inzucht der Stämme ausschließlich in männlicher Linie vererbt und traten stets heterozygot in allen untersuchten ♂♂ auf (Tabelle 14). Die außerdem analysierte autosomale Translokation At zwischen dem auch bei Yt2 translozierten Chromosom I und einem der kleineren Autosomen (Abb. 20e, f) zeigte dagegen eine geschlechtsunabhängige Vererbung; sie fand sich ebenfalls heterozygot in einem F₂-Gelege aus der Kreuzung eines normalen ♀ mit einem F₁-♂, dessen Vater bestrahlt worden war, und trat gleich häufig in ♂♂ wie in ♀♀ auf (Tabelle 14 unten). Das Autosom I wird also nur dann geschlechtsgebunden vererbt, wenn es mit dem Y infolge einer Chromosomenmutation kombiniert ist. Damit ist die Geschlechtschromosomennatur der Heterosomen sichergestellt.

Tabelle 14. Vererbung der Y-Translokationen Yt1 und Yt2 und der autosomalen Translokation At von *Lucilia cuprina dorsalis*

Translokation	Generation	Anzahl der getesteten Individuen				
		♀♀			♂♂	
		+ / +	t / +	XO	+ / +	t / +
Yt1	F ₂	1	—	—	—	3
	F ₃	36	—	—	—	40
	F ₄	73	—	—	—	70
Yt2	insgesamt	110	—	—	—	113
	F ₂	7	—	1	—	5
	F ₃	29	—	—	—	39
At	insgesamt	36	—	1	—	44
	F ₂	11	8	—	14	9

Unter den ♀♀ des Yt2-Stammes fand sich ein offenbar durch Non-Disjunktion der Geschlechtschromosomen entstandenes Ausnahme-Tier, das in allen analysierbaren Zellen neben dem normalen diploiden Autosomenbestand nur 1 X besaß (Abb. 20d); es wurde als junge Puppe präpariert, deren weibliches Geschlecht an der histologischen Differenzierung der Gonaden (Ausbildung der Ovariolen) zu erkennen war. Hierauf wird unten (S. 98) weiter eingegangen.

3. *Lucilia illustris* und *L. caesar*

Die ♀♀ von *Lucilia illustris* bringen gemischtgeschlechtliche Nachkommenschaften hervor, in denen ♂♂ und ♀♀ ungefähr in gleicher Anzahl auftreten; die Auszählung der Imagines eines Einzelgeleges ergab ein Verhältnis von 51 ♀♀: 42 ♂♂.

L. illustris besitzt neben 5 medio- bis submediokinetischen Autosomenpaaren 1 Paar Geschlechtschromosomen, die im ♀ gleich und im ♂ heteromorph sind (Abb. 21 a—c). Das X-Chromosom ist subtelokinetisch; sein langer Arm ähnelt bezüglich der Heterochromatinverteilung dem längeren X-Schenkel von *L. sericata* und *L. cuprina dorsalis*. Der zweite Schenkel des X-Chromosoms stellt nur ein winziges Kügelchen dar, das in den späten Prophasen der Gonienmitosen negativ heteropyknotisch wird.

Das überwiegend heterochromatische Y-Chromosom ist telokinetisch und kleiner als das von *L. sericata* und *L. cuprina dorsalis*. Während der

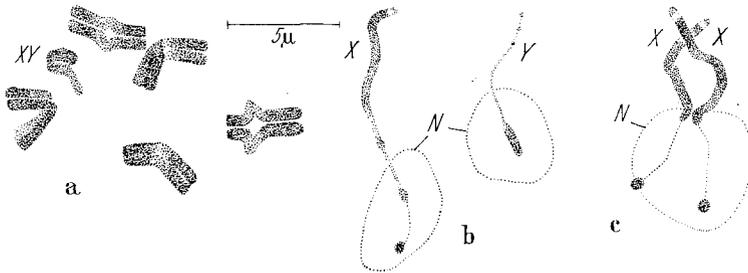


Abb. 21 a—c. *Lucilia illustris*. a ♂ Metaphase I, b, c Geschlechtschromosomen aus einer frühen (b) und mittleren (c) Neuroblastenprophase. X X-Chromosom, Y Y-Chromosom, N Nukleolus

mitotischen Prophasen weist es meist 2 sekundäre Einschnürungen auf, die das Y in 3 etwa gleich große Segmente gliedern. Ein Terminalabschnitt des Y muß zumindest partiell euchromatisch sein, da er in der Prophase mitunter entspiralisiert ist.

Der Formwechsel der Chromosomen in den Gonienmitosen von *L. illustris* gleicht dem der vorstehend beschriebenen *Lucilia*-Arten. Dasselbe gilt auch für den Verlauf der ♂-Meiose.

Von *Lucilia caesar* konnten nur die wenig zahlreichen Nachkommen eines im Freiland gefangenen amphogenen ♀ untersucht werden. Die Analyse des Chromosomenbestandes der Neuroblasten ergab, daß neben den Autosomen auch die Geschlechtschromosomen strukturell denen von *L. illustris* gleichen.

IV. *Cynomyia mortuorum*

Cynomyia mortuorum, deren ♀♀ ebenfalls amphogen sind, besitzt wie die *Lucilia*-Arten neben 5 Paar Autosomen mit medianer bis submedianer Kinetochorregion 1 Paar Geschlechtschromosomen, die im ♂ heteromorph sind (Abb. 22). Das total heterochromatische Y zeichnet sich durch seine geringe Größe aus, die nur ungefähr $\frac{1}{6}$ derjenigen des

X-Chromosoms beträgt. Das Y ist telokinetisch und läßt in den frühen mitotischen Prophasen median eine sekundäre Einschnürung erkennen, die als Nukleolus-Organisator dient. Das akrozentrische X-Chromosom entspricht in seiner Größe etwa den längeren Schenkeln der mittelgroßen Autosomen; es ist proximal heterochromatisch und hat distal eine subterminal gelegene Nukleolareinschnürung, durch die ein kleiner Satellit gebildet wird.

Der Formwechsel der Chromosomen in der Spermatogenese und in den Oogonienmitosen entspricht dem der vorstehend beschriebenen Arten.

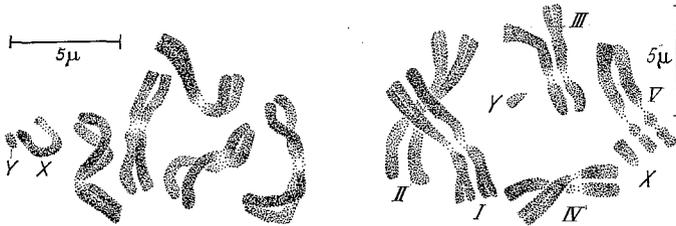


Abb. 22

Abb. 23

Abb. 22. *Cynomyia mortuorum*. Späte Spermatogonienprophase. X X-Chromosom, Y Y-Chromosom

Abb. 23. *Calliphora vomitoria*. Spermatogonienmetaphase. X X-Chromosom, Y Y-Chromosom

V. *Calliphora*

1. *Calliphora vomitoria*

Für die Untersuchungen an *C. vomitoria* stand die Nachkommenchaft eines Freiland-♀ zur Verfügung, das ein gemischtgeschlechtliches Gelege erzeugte. Der Befund von STEVENS (1908) und BOYES (1961), daß *C. vomitoria* einen cytologisch ausgeprägten Heterochromosomen-Mechanismus besitzt, konnte durch die Analyse des Chromosomenbestandes in Neuroblasten, Oogonien, Spermatogonien und Spermatozyten bestätigt werden (Abb. 23). Die Geschlechtschromosomen stellen das kleinste der 6 Chromosomenpaare dar und sind im ♂ heteromorph (Abb. 23). Das telokinetische Y ist nur etwa halb so lang wie das X und entspricht in seiner Größe dem Y von *Cynomyia mortuorum*; wie dieses ist es heterochromatisch und weist in den frühen Prophasen eine median gelegene Nukleolareinschnürung auf. Das partiell heterochromatische X-Chromosom ist ebenfalls akrozentrisch und liegt wie das Y in den Inter- und frühen Prophasen am Nukleolus.

Das mitotische und meiotische Verhalten der Geschlechtschromosomen von *C. vomitoria* gleicht völlig dem der Heterochromosomen der anderen Calliphorinen. Auch die Autosomen, die sich auf Grund ihrer Größe und der Lage der Kinetochorregion identifizieren lassen (Abb. 23), verhalten sich in Mitose und ♂-Meiose wie die der anderen untersuchten Arten.

2. *Calliphora erythrocephala*

Die ♀♀ von *C. erythrocephala* sind gleichfalls amphogen; in allen geprüften Nachkommenschaften von ♀♀, die mit zahlreichen ♂♂ in Massenkultur gehalten und zur Eiablage isoliert worden waren, ist ein statistisch hoch gesichertes 1:1-Verhältnis der Geschlechter verwirklicht ($P=0,80$ bis $0,19$; für das Gesamtverhältnis von 551 ♀♀:566 ♂♂ $P=0,66$).

a) Chromosomenstruktur

C. erythrocephala ist bereits wiederholt Objekt cytologischer Untersuchungen gewesen, für die die älteren Autoren Schnittpräparate benutzten. METZ (1916) beschreibt die somatische Paarung der homologen Chromosomen in den Pro- und Metaphasen somatischer und gonialer Mitosen sowie die Metaphase I der ♂-Meiose.

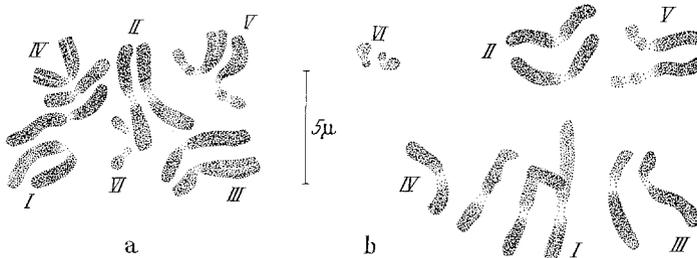


Abb. 24a u. b. *Calliphora erythrocephala*. a Spermatogonien-, b Oogonienmetaphase. I—VI Die großen Chromosomenpaare, VII das kleine Chromosomenpaar

Eine ausführliche Darstellung der Spermatogenese gibt KEUNEKE (1924); nach ihm sind die kleinsten Chromosomen im ♂ heteromorph und werden deshalb als Geschlechtschromosomen angesehen. Zu dem gleichen Resultat kommt NAVILLE (1932), der darüber hinaus im ♀ Homomorphie des kleinsten Chromosomenpaares feststellt. Später machte STRASBURGER (1933), der vornehmlich die Oogenese analysierte, auf den geringen Größenunterschied der kleinen Chromosomen in den Nervenzellen der ♂♂ aufmerksam und betonte, daß sie „nicht deutlich voneinander zu unterscheiden“ seien. Zuletzt hat BIER (1960) anhand von Quetschpräparaten von Oogonien- und Spermatogonienmetaphasen nachgewiesen, daß die kleinen Chromosomen von *C. erythrocephala* in beiden Geschlechtern homomorph und partiell heterochromatisch sind.

Der Befund BIERs konnte bestätigt werden; in Oogonien wie in Spermatogonien sind die beiden kleinen Chromosomen strukturell gleich (Abb. 24a, b). Auch in Neuroblasten, in denen ihre Gestalt besonders deutlich hervortritt, lassen sich keine Unterschiede auffinden. Die kleinen Chromosomen sind telokinetisch; ihre subterminale Einschnürung dient als Nukleolus-Organisator und ist in den frühen Neuroblastenprophasen stets lang ausgezogen. Der meiotische und mitotische Formwechsel der kleinen Chromosomen von *C. erythrocephala* gleicht dem des kleinsten Chromosomenpaares der *Chrysomyia*-Arten und dem der Heterochromosomen der anderen Calliphorinen.

Die haploid 5 großen Chromosomen sind medio- bis submedionetisch (BIER 1960); sie lassen sich im mitotischen Satz auf Grund ihrer unterschiedlichen Länge und der Lage des Kinetochors gut voneinander unterscheiden und zeigen die gleichen strukturellen Merkmale wie die Autosomen von *C. vomitoria*. Chromosom I mit deutlich submedianer und Chromosom II mit ungefähr medianer Kinetochorregion sind am größten (Abb. 24a, b); Chromosom III ist etwas kürzer und hat Schenkel mit einem Längenverhältnis von etwa 1:2. Die Chromosomen IV und V sind kleiner als die übrigen großen; ersteres hat ein Schenkellängenverhältnis von 1:1,3, Chromosom V dagegen ein solches von annähernd 1:2 und besitzt außerdem in seinem kürzeren Schenkel eine nur in den mitotischen Pro- und Metaphasen beider Geschlechter sichtbare, bei den ♂♂ bereits von BIER (1960) beobachtete sekundäre Einschnürung (Abb. 24a, b).

Das Verhalten der großen Chromosomen in den Gonienmitosen und der ♂-Meiose von *C. erythrocephala* entspricht vollkommen dem der anderen bisher untersuchten Calliphorinen. Zwar sollen sich nach KEUNEKE (1924) die homologen Chromosomen getrennt aus dem Interphasekern der Spermatogonien und zum Teil auch der Spermatozyten I herausbilden, doch konnte am vorliegenden Material nur festgestellt werden, daß sie sich stets eng gepaart aus dem Ruhekern herausdifferenzieren.

b) Die genetischen Geschlechtschromosomen

Durch den Erbgang der spontan aufgetretenen rezessiven Mutation *w* (white-apricot), die homozygot Weißäugigkeit bedingt und nur bei den ♀♀ homozygot auftritt, konnte TATE (1947) Heterogametie des ♂ Geschlechts bei *Calliphora erythrocephala* feststellen. Da kein cytologisch ausgeprägter XY-Mechanismus vorhanden ist, bestehen hinsichtlich der Lokalisation der Geschlechtsfaktoren zwei Möglichkeiten: Entweder sind die den Heterochromosomen der anderen Calliphorinen morphologisch entsprechenden kleinen Chromosomen von *C. erythrocephala* trotz des Fehlens eines XY-Dimorphismus die genetischen Geschlechtschromosomen, oder die Geschlechtsrealisatoren liegen in einem der großen Chromosomenpaare. Der Nachweis, daß die letztgenannte Möglichkeit realisiert ist, gelang durch die Erbgangsanalyse von reziproken Translokationen zwischen je zwei großen Chromosomen.

Die Translokationen T2, T3 und T4 fanden sich heterozygot in je einem F₂-Gelege aus der Kreuzung eines normalen ♀ mit einem F₁-♂, dessen Vater röntgenbestrahlt worden war. An der Translokation T2 sind die Chromosomen I und III beteiligt; bei beiden lag die Bruchstelle im kürzeren Schenkel, in Chromosom I im proximalen und in Chromosom III im distalen Abschnitt (Abb. 25a). Alle untersuchten ♂♂ der F₂ waren heterozygot T2/+, sämtliche ♀♀ dagegen normal; auch in der F₃ wurde T2 heterozygot ausschließlich auf alle ♂♂ über-

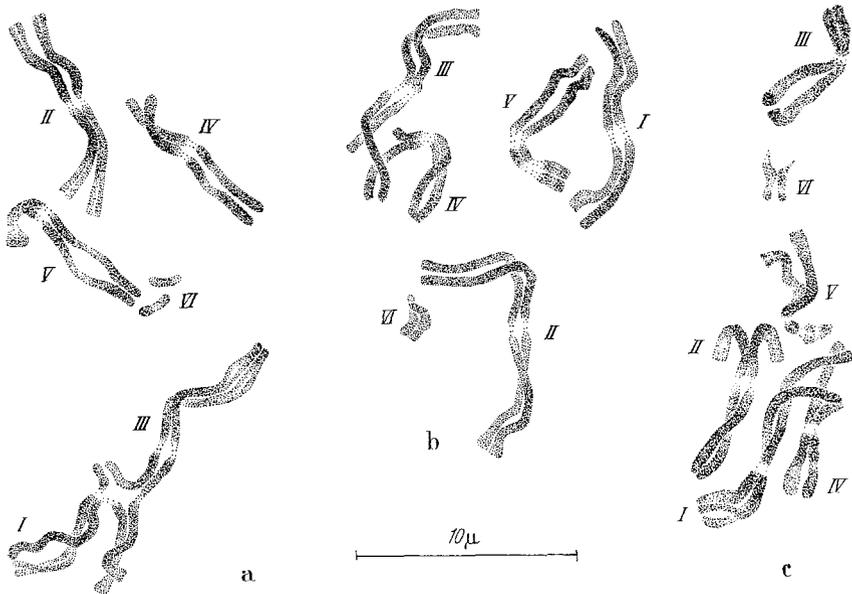


Abb. 25 a—c. *C. erythrocephala*. Spermatogonien mit den heterozygoten reziproken Translokationen T2 (a), T4 (b) und T3 (c). I—VI Die Chromosomenpaare

tragen (Tabelle 15 oben). Aus dem geschlechtsgebundenen Erbgang dieser Translokation geht hervor, daß eines der hier translozierten großen Chromosomen (I oder III) das genetische Y darstellt.

Bei der Translokation T3 haben die Chromosomen I und IV einen Schenkelabschnitt ihrer langen Arme ausgetauscht; der Bruch erfolgte in Chromosom I subterminal und in Chromosom IV proximal (Abb. 25 c). T3 trat heterozygot bei jeweils der Hälfte der F_2 -Tiere sowohl in ♂♂ als auch in ♀♀ auf, zeigte also eine geschlechtsunabhängige Vererbung (Tabelle 15 unten). Demnach kann nicht Chromosom I, sondern muß Chromosom III das genetische Y-Chromosom sein.

Tabelle 15. Erbgang der Translokationen T2, T3 und T4 von *Calliphora erythrocephala*

Translokation	Gene-ration	♀♀		♂♂	
		+ / +	T / +	+ / +	T / +
T2	F_2	10	—	—	19
	F_3	25	—	—	27
T4	insgesamt	35	—	—	46
	F_2	27	—	—	30
	F_3	102	—	—	103
	F_4	53	—	—	47
T3	insgesamt	182	—	—	180
	F_2	23	26	23	27

Die Geschlechtschromosomennatur des Chromosomenpaares III wurde durch den geschlechtsbegrenzten Erbgang einer weiteren Trans-

lokation, T4, bestätigt, an der Chromosom III zusammen mit Chromosom IV beteiligt ist (Abb. 25b). In allen cytologisch geprüften Generationen (F_2 bis F_4) waren sämtliche ♂♂ heterozygot T4/+, während alle ♀♀ den normalen Chromosomenbestand besaßen (Abb. 15 Mitte).

Der geschlechtsgebundene Erbgang der Translokationen T2 und T4 beweist, daß die Geschlechtsbestimmung bei *C. erythrocephala* durch einen XY-Geschlechtschromosomen-Mechanismus mit männlicher Heterogametie kontrolliert wird und daß die Geschlechtsrealisatoren in dem großen Chromosomenpaar III lokalisiert sind. Die heterochromatischen kleinen Chromosomen, die morphologisch den Geschlechtschromosomen von *C. vomitoria* entsprechen, haben bei *C. erythrocephala* im Laufe der Evolution offenbar ihre ursprüngliche Geschlechtsbestimmungs-Funktion verloren, die nunmehr von einem ehemaligen Autosomenpaar ausgeübt wird.

VI. *Phormia regina*

Über den cytogenetischen Teil der Untersuchungen an *P. regina* ist bereits in einer kurzen Mitteilung berichtet worden (ULLERICH 1961). Die vorliegende Arbeit gibt eine ausführliche Darstellung aller an dieser Art gewonnenen Befunde.

1. Geschlechtsverhältnis

Die ♀♀ von *P. regina* erzeugen gemischtgeschlechtliche Nachkommenschaften. In fast allen geprüften Gelegen isolierter ♀♀ traten ♂♂ und ♀♀ in ungefähr gleicher Häufigkeit auf; die einzige Ausnahme bildet die Geschwisterschaft Ph 42, in der die ♂♂ überwiegen (Tabelle 16). Dem im allgemeinen ausgeglichenen Zahlenverhältnis der Geschlechter entspricht der schon von METZ (1916) festgestellte Heterochromosomen-Apparat, der auf diplogentypische, monohybride Geschlechtsbestimmung bei *P. regina* hinweist.

2. Cytologische Befunde

Nach METZ (1916) und BOYES (1961) besitzt *P. regina* wie die anderen Calliphorinen $2n=12$ Chromosomen, von denen die beiden kleinsten das im ♀ homo- und im ♂ heteromorphe Geschlechtschromosomenpaar darstellen. Diese Angaben wurden durch die Analyse des Chromosomenbestandes der Neuroblasten, Spermato- und Oogonien sowie Spermatozyten bestätigt (Abb. 26a, b).

Die haploid 5 großen Autosomen sind submediokinetisch; auf Grund ihrer unterschiedlichen Länge und der Lage der primären und sekundären Einschnürungen lassen sie sich im mitotischen Chromosomensatz sicher voneinander unterscheiden (Abb. 26a, b). Die Autosomen I und II sind länger als die übrigen; Chromosom II ist etwas kürzer als Chromosom I

und weist im kürzeren Schenkel eine nur in den mitotischen Pro- und frühen Metaphasen sichtbare sekundäre Einschnürung auf, an der es leicht zu erkennen ist. Das Autosom III, das ein Schenkellängenverhältnis von 1:2 besitzt, hat ebenfalls eine im kurzen Arm gelegene Einschnürung, während die Chromosomen IV und V sich anhand ihres unterschiedlichen Schenkellängenverhältnisses (etwa 1:2 bzw. 2:3) identifizieren lassen (Abb. 26 a).

Das X-Chromosom ist ungefähr so lang wie der kleinere Schenkel von Autosom II und besitzt eine submedian gelegene Kinetochorregion sowie nahe dem Ende seines kürzeren Armes eine während der mitotischen Prophasen langgestreckte Nukleolareinschnürung, durch die ein winziger Satellit gebildet wird. Es ist überwiegend heterochromatisch, nur ein kurzer Terminalabschnitt seines längeren Schenkels besteht aus Euchromatin. Das Y-Chromosom ist total heterochromatisch und telokinetisch; es ist nur knapp halb

Tabelle 16. *Geschlechtsverhältnis in den Nachkommenschaften einiger ♀♀ von Phormia regina*

Zucht-Nr.	Anzahl Imagines	Anzahl		P für 1:1
		♀♀	♂♂	
Ph 1	204	101	103	0,89
Ph 4	210	103	107	0,77
Ph 14	222	110	112	0,89
Ph 20	129	67	62	0,66
Ph 42	151	62	89	0,03
Ph 47	266	114	152	0,08
Ph 55	213	119	94	0,09
Ph 56	124	62	62	1,00
Ph 57	206	101	105	0,76
Ph 59	137	63	74	0,37
Summe	1862	902	960	0,18

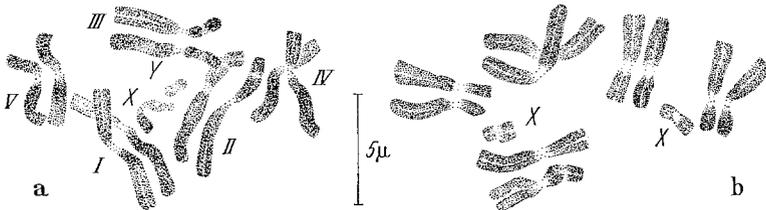


Abb. 26 a u. b. *Phormia regina*. a Spermatogonien-, b Oögonienmetaphase. X X-Chromosom, Y Y-Chromosom, I—V die Autosomenpaare

so lang wie das X und hat eine median lokalisierte Nukleolareinschnürung (Abb. 26 a, b).

In den mitotischen und meiotischen Teilungen verhalten sich die Geschlechtschromosomen von *P. regina* ähnlich wie die Geschlechtschromosomen der anderen Calliphorinen. Die X-Chromosomen erfahren im Verlauf der Oögonienprophase wie die Autosomen eine zunehmende Kontraktion, bei der ihre primäre Einschnürung genau so scharf hervortritt wie die der Autosomen (Abb. 26 b). Das Y-Chromosom dagegen, das in der frühen Spermatogonien- wie Neuroblastenprophase als kurzes, durch die sekundäre Einschnürung in zwei gleich große, positiv hetero-

pyknotische Kügelchen gegliedertes Stäbchen dem Nukleolus anliegt, behält seine Größe während der gesamten Prophase bei und wird in der Metaphase negativ heteropyknotisch, ohne dabei seine Gestalt zu verändern (Abb. 26 a).

Bei Beginn der Wachstumsphase der Spermatocyten I sind die Geschlechtschromosomen wie bei den anderen Arten zu einem rundlichen, heteropyknotischen Komplex vereinigt und bleiben während der gesamten Prophase I bis zur Metaphase I miteinander verbunden; erst in der Anaphase I werden sie voneinander getrennt und reduktionell auf die Pole verteilt. Das X erscheint in der Anaphase I gegenüber den Autosomen sehr klein (vgl. Abb. 30 a, b).

Der mitotische und meiotische Formwechsel der Autosomen vollzieht sich in der für die anderen Calliphorinen dargestellten Weise.

3. Cytogenetische Untersuchungen

a) Vererbung autosomaler Translokationen

Auf Grund der an *Calliphora erythrocephala* gewonnenen Untersuchungsergebnisse, durch die eines der großen, in beiden Geschlechtern homomorphen Chromosomenpaare als genetisches Geschlechtschromosomenpaar erkannt werden konnte, war es notwendig, zur Aufklärung der Geschlechtsbestimmung und der Lokalisation der Geschlechtsfaktoren bei *Phormia regina* trotz des Vorhandenseins eines XY-Dimorphismus den Erbgang sämtlicher Chromosomen zu analysieren. Deshalb wurden zunächst alle großen Chromosomen durch röntgeninduzierte Translokationen markiert und in ihrem Erbgang verfolgt.

Alle autosomalen Translokationen von *P. regina* fanden sich heterozygot in jeweils einem F_2 -Gelege aus der Kreuzung eines normalen ♀ mit einem F_1 -♂, dessen Vater bestrahlt worden war. An der reziproken Translokation T2-4 sind die Autosomen II und IV beteiligt; bei ersterem lag die Bruchstelle im längeren Schenkel subterminal, bei letzterem in der Mitte seines kürzeren Armes. Bei der Translokation T3-5 sind die Chromosomen III und V vom Stückaustausch betroffen; in Autosom III erfolgte der Bruch im distalen Abschnitt seines kürzeren und im Autosom V im proximalen Bereich seines längeren Schenkels. T2-3-4 ist eine Dreifachtranslokation, bei der Schenkelabschnitte der Chromosomen II, III und IV transloziert sind, so daß in den Heterozygoten stets Sechser-Verbände gebildet werden; Chromosom IV hat ein terminales Stück seines kurzen Schenkels mit dem größten Teil des längeren Armes von Chromosom II sowie einen Terminalabschnitt seines langen Schenkels mit einem distalen Stück des längeren Schenkels von Chromosom III ausgetauscht (Abb. 27 b). Das als letztes Autosom durch die bisher aufgeführten Translokationen noch nicht erfaßte Chromosom I

ist an der Dreifachtranslokation T1-3-5 zusammen mit den Autosomen III und V beteiligt; hier hat Chromosom III ein distales Stück seines langen Arms mit einem Abschnitt des kürzeren Schenkels von Chromosom I und außerdem ein Stück seines kurzen Arms mit einem

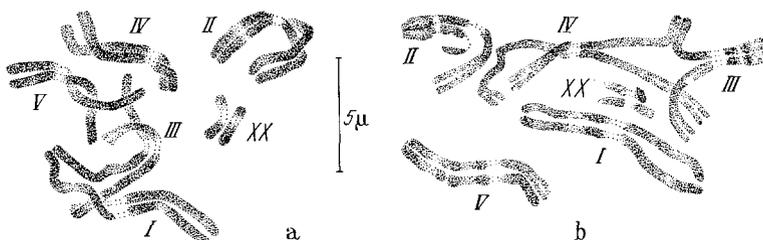


Abb. 27a u. b. *P. regina*. Oogonien mit den heterozygoten reziproken Translokationen T1-3-5 (a) und T2-3-4 (b). X X-Chromosom, I-V Autosomen

Terminalabschnitt des längeren Schenkels von Chromosom V ausgetauscht (Abb. 27a).

Alle autosomalen Translokationen zeigten einen geschlechtsunabhängigen Erbgang; sie traten in der F₂ (und F₃) heterozygot sowohl in ♂♂ als auch in ♀♀ bei ungefähr der Hälfte der Individuen auf, während

Tabelle 17. Vererbung autosomaler Translokationen von *Phormia regina*

Zucht-Nr.	Translokation	Generation	Anzahl der getesteten Nachkommen			
			♀♀		♂♂	
			+/+	T/+	+/+	T/+
P1	T3-5	F ₂	3	4	1	1
		F ₃	6	5	7	7
P14	T2-4	F ₂	8	4	11	6
P15	T2-3-4	F ₂	5	9	5	4
P58	T1-3-5	F ₂	2	1	1	3
		F ₃	9	6	8	8

die übrigen Tiere den normalen Chromosomenbestand besaßen (Tabelle 17). Damit ist nachgewiesen, daß keines der Autosomenpaare von *P. regina* einen genetischen XY-Mechanismus im ♂ repräsentiert.

b) Der Geschlechtsbestimmungs-Modus

Aufschluß über die Geschlechtsbestimmung und die Lokalisation der Geschlechtsfaktoren bei *P. regina* gaben der Erbgang einer Y-Translokation und die mit dieser verbundenen Entstehung von (Ausnahme-) Individuen mit quantitativ abgeänderten Chromosomenbeständen.

Unter den F₂-Gelegen aus Pärchenkreuzungen normaler ♀♀ mit F₁-♂♂, deren Väter bestrahlt worden waren, fand sich eine Nachkom-

menschaft, in der alle untersuchten ♂♂ heterozygot für eine auf die ♂♂ beschränkte reziproke Translokation (= Y-I) zwischen dem Y und dem Autosom I waren (Tabelle 18). Der Bruch lag im Chromosom I in unmittelbarer Nähe der Kinetochorregion auf seiten des kürzeren Schenkels, der im Y wahrscheinlich ungefähr in der Mitte. Die Rekombination der Bruchstücke lieferte die beiden Translokationschromosomen $l(Y-I)$, das aus dem linken (= kürzeren) Schenkel von Autosom I und dem kinetochortragenden Segment des Y-Chromosoms besteht, und $r(Y-I)$, das aus

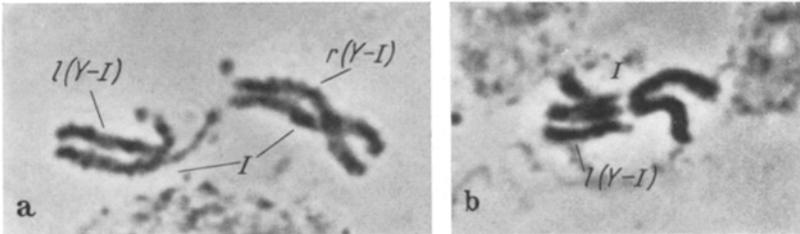


Abb. 28a u. b. *P. regina*. Chromosomen aus Spermatogonien. a Die heterozygote Translokation Y-I. b Normales Chromosomenpaar I und das mit ihm gepaarte Translokationschromosom $l(Y-I)$ von einem Ausnahme-♂ der Konstitution $2A+X+l(Y-I)$

dem rechten (= längeren) Arm von Autosom I einschließlich dessen Kinetochorregion und dem anderen Y-Abschnitt gebildet wurde (Abb. 28a). Dementsprechend ist $l(Y-I)$ telokinetisch, während $r(Y-I)$ einen winzigen, in der Anaphase nur schwer erkennbaren zweiten Schenkel besitzt. Die etwa gleich großen proximalen Enden beider

Tabelle 18. Vererbung der Y-Translokation Y-I und der autosomalen Translokation T4-5 von *Phormia regina* (F_2 -Generation)

	+/+	+/T4-5	Y-I	Y-I und +/T4-5
♀♀	8	12	—	—
♂♂	—	—	9	11

Translokationschromosomen, die in den Spermatogonienpro- und -metaphasen als kleine Kügelchen durch eine deutliche Einschnürung vom übrigen Chromosomensegment getrennt sind (Abb. 28a), werden in den Spermatogonienmetaphasen — wie das Y in normalen Zellen — negativ heteropyknotisch; daher ist anzunehmen, daß der Bruch im Y an oder in der Nähe der median gelegenen sekundären Einschnürung erfolgte.

In demselben F_2 -Gelege, in dem die Y-Translokation auftrat, fand sich außerdem eine reziproke Translokation (= T4-5) zwischen den Chromosomen IV und V, die Segmente ihrer kürzeren Schenkel ausgetauscht hatten. Wie Tabelle 18 zeigt, kam T4-5 heterozygot bei ungefähr der Hälfte der ♂♂ und ♀♀ vor, wurde also geschlechtsunabhängig vererbt und war mit der Y-Translokation frei kombinierbar.

Daneben trat im Y-I-Stamm zusätzlich eine ebenfalls geschlechtsunabhängige und mit Y-I und T4-5 frei kombinierbare perikinetische Inversion im Autosom II auf (=pI2), in dem die Brüche im kürzeren Schenkel median in der Nähe der sekundären Einschnürung und im längeren Arm nahe dem Ende lagen. Die Rekombination der ungleich großen Fragmente führte gegenüber dem normalen Chromosom II zur Verlängerung des langen und zur Verkürzung des kurzen Schenkels (Autosompaar II in Abb. 29c). Beide autosomalen Chromosomenmutationen konnten wegen ihres nicht geschlechtsgebundenen Erbgangs daher in den weiteren Untersuchungen unberücksichtigt bleiben und ausgekreuzt werden.

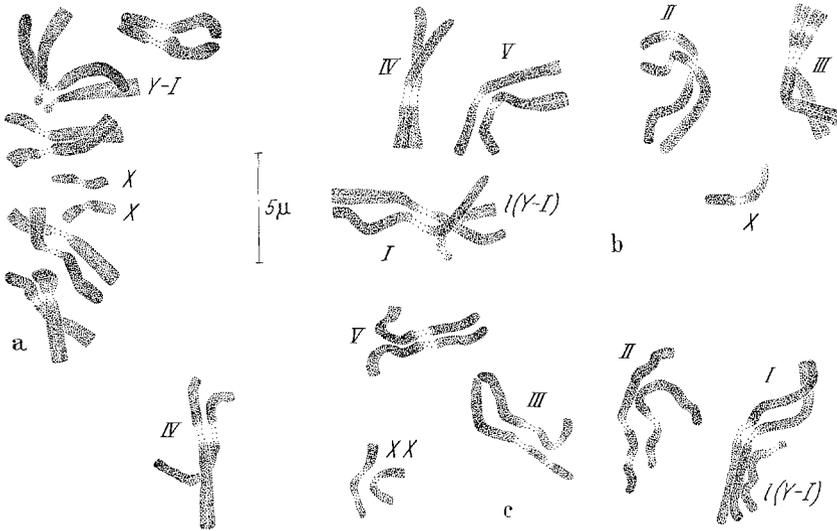


Abb. 29a—c. *P. regina*. Chromosomenbestände in Spermatogonien von Ausnahmestieren des Y-Translokationsstammes. a ♂ der Konstitution $2A+2X+Y$. b ♂ der Konstitution $2A+X+1(Y-I)$. c ♂ der Konstitution $2A+2X+1(Y-I)$

Die Y-Translokation Y-I wurde auch in den Folgegenerationen (F_3 , F_4) ausschließlich in der ♂ Linie vererbt (Tabelle 19). Dabei traten 3 Sorten von Ausnahme-♂♂ auf. Unter insgesamt 340 meist als Puppen geprüften ♂♂ der F_3 und F_4 mit der Y-Translokation fanden sich zwei Tiere, die außer dem vollständigen diploiden Chromosomensatz ein zweites X besaßen (Abb. 29a; Tabelle 19, Spalte [7]) und sich auf Grund der histologischen Differenzierung der Gonaden als ♂ erwiesen. Die Gonaden des einen XXY-♂ enthielten vorwiegend Spermatogonien-Interphasen, dazu nur wenige Prophasen, während in denen des zweiten XXY-♂ bereits alle Stadien der Meiose sowie Spermatozoen vorhanden waren, so daß kein Zweifel am ♂ Geschlecht dieser als Puppen präparierten Individuen besteht. Die Hoden beider XXY-♂ ließen keinerlei histologische Anzeichen von Degenerationserscheinungen erkennen, die auf ein frühzeitiges Absterben solcher Ausnahmetiere hindeuten könnten. Da normale ♀♀ die Chromosomenkonstitution $2A+2X$ haben, Indi-

Tabelle 19. *Geschlechtsgebundener Erbgang der Translokation Y-I von Phormia regina*

Gene- ration	Zucht- Nr.	♀ ♀				♂ ♂				
		+/+	Y-I	Ausnahme- tiere		+/+	Y-I	Ausnahmetiere		
				2A+X	2A +3X			Y-I/2X	2A+X +l(Y-I)	2A+2X +l(Y-I)
				[1]	[2]				[3]	[4]
F ₃	pm 1	19	—	—	—	—	21	1	—	—
	pm 2	48	—	1	1	—	44	—	8	1
	pm 3	33	—	1	—	—	64	—	6	—
	pm 5	57	—	3	—	—	49	—	8	2
F ₄	pm 6	53	—	—	—	—	57	—	7	—
	pa 10	36	—	—	—	—	34	—	4	—
	pa 13	30	—	—	—	—	27	1	6	—
Insgesamt		276	—	5	1	—	296	2	39	3
Kreuzung awy		14	—	—	2	—	3	11	—	1

viduen mit $2A+2X+Y$ jedoch ♂ sind, muß das Y-Chromosom von *P. regina* Träger eines epistatischen ♂-Differentiators sein.

Mit größter Wahrscheinlichkeit resultierten die XXY-Ausnahmetiere aus der Befruchtung normal reduzierter Eizellen ($A+X$) durch Spermien, die infolge von Non-Disjunktion der Translokationschromosomen und des X in der Meiose außer dem haploiden Autosomensatz mit den translozierten Y-Segmenten auch das X bekamen. Daß Non-Disjunktion der Geschlechtschromosomen in der Spermatogenese der Y-I-Heterozygoten tatsächlich vorkommt, ergab die Analyse von 27 Anaphasen I, von denen in einer Zelle das X-Chromosom zu demselben Pol wanderte wie die beiden Translokationschromosomen, so daß eine Spermatocyte II mit der Konstitution $A+XY$ entstand und die zweite nur den normalen (haploiden) Autosomensatz erhielt. Damit ist gleichzeitig die Möglichkeit für die Entstehung von XO-Zygoten aus der Befruchtung normaler Eizellen durch Spermien ohne ein Geschlechtschromosom geschaffen.

Weitere 39 Ausnahme-♂♂ aus der F₃ und F₄ des Y-Translokationsstammes besaßen die Chromosomenkonstitution $2A+X+l(Y-I)$ (Abb. 28b, 29b; Tabelle 19, Spalte [8]). Solche Ausnahme-♂♂ mit partieller Trisomie (des II-Schenkels) und Deficiency des einen Y-Abschnittes sind auf Grund der gestörten Balanceverhältnisse in ihrer Entwicklung gehemmt, verpuppen sich später als die diploiden ♂♂, bleiben kleiner als diese und sterben im allgemeinen während der Puppenphase ab. Anhand der histologischen Differenzierung der Gonaden, in denen alle oder zumindest ein Teil der Stadien der Spermatogenese anzutreffen sind, erweisen sie sich eindeutig als ♂♂. Selten gelingt diesen Ausnahmetieren die Metamorphose zu jungem, aber nicht lebensfähigen Imagines;

als solche konnten drei der 39 Ausnahme-♂♂ geprüft werden, die bereits kurze Zeit nach dem Schlüpfen inaktiv und daher im Anschluß an ihre morphologische Untersuchung präpariert wurden. Zwei dieser ♂♂ besaßen vollkommen normal entwickelte Geschlechtsorgane, beim dritten dagegen waren die Cerci, Paralobi und das Phallosom reduziert. In den im Vergleich zu normalen ♂♂ etwa auf die Hälfte verkürzten und verschmälerten Hoden aller drei Ausnahme-♂♂ fanden sich reichlich Spermatiden und fertige Spermien; meiotische Teilungen liefen wie bei normalen ♂♂ gleichen Alters nur noch spärlich ab.

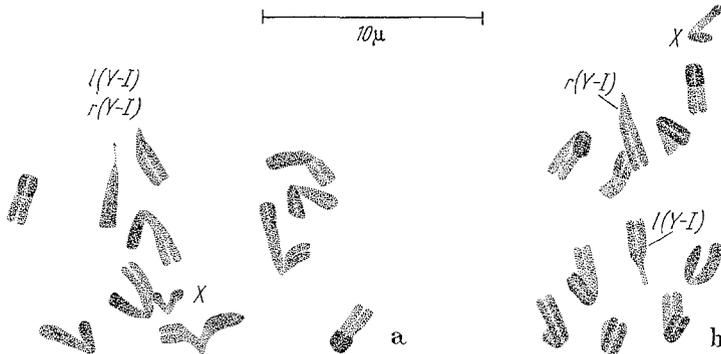
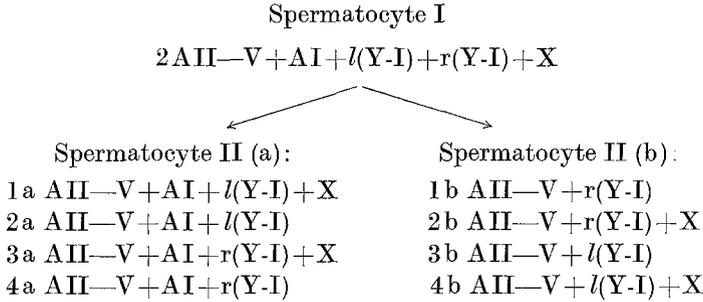


Abb. 30a u. b. *P. regina*. Anaphasen I von ♂♂ des Y-Translokationsstammes. a Normale Verteilung der Chromosomen; die Translokationschromosomen $l(Y-I)$ und $r(Y-I)$ wandern zum gleichen Pol. b Die Translokationschromosomen werden verschiedenen Polen zugeteilt. X X-Chromosom

Außerdem traten drei ebenfalls lebensgeschwächte Ausnahme-♂♂ mit der Chromosomenkonstitution $2A + 2X + l(Y-I)$ auf (Abb. 29c; Tabelle 19, Spalte [9]); eines von ihnen konnte als frischgeschlüpfte Imago untersucht werden, die sich auch morphologisch als ♂ mit vollständig normal entwickelten Geschlechtsorganen erwies. Die Testes dieses Tieres, die vorwiegend Spermatiden und Spermien enthielten, waren nur ungefähr halb so lang wie die gewöhnlicher ♂♂. Die Entstehung von Ausnahme-Individuen mit den Chromosomenbeständen $2A + 2X + l(Y-I)$ und $2A + X + l(Y-I)$, die sämtlich männlich waren, zeigt, daß das Translokationschromosom $l(Y-I)$ den für die Geschlechtsrealisation verantwortlichen epistatischen ♂-Differentiator enthalten muß.

Die Ursache für das Vorkommen solcher Ausnahme ♂♂ liegt in der Bildung von Spermien mit quantitativ abgeänderten Chromosomenbeständen, die auf der häufig unregelmäßigen Verteilung der Translokationschromosomen in der Anaphase I beruht (vgl. S. 90). Damit jede Spermatocyte II den vollständigen haploiden Chromosomensatz erhält, müßten $l(Y-I)$ und $r(Y-I)$ stets zum gleichen und das nicht translozierte homologe Autosom I sowie das X zum entgegengesetzten Pol wandern; das war aber nur bei 17 von insgesamt 26 sicher analysierbaren Anaphasen I der Fall (Abb. 30a). In den übrigen 9 Zellen wurden $l(Y-I)$

und $r(Y-I)$ verschiedenen Polen zugeteilt (Abb. 30 b), so daß Spermatozyten II mit unbalancierten Chromosomenbeständen resultierten. Dabei ergeben sich theoretisch die folgenden 4 Verteilungsmöglichkeiten, durch die 8 Sorten von Spermatozyten II entstehen ($AII-V =$ Autosomen II bis V):



Die Spermatozyten II der Gruppe 1 a—4 a zeichnen sich durch Duplikation, die der Gruppe 1 b—4 b durch Deficiency eines Schenkels von Autosom I aus; entsprechend besitzen alle Zellen nur einen der beiden translozierten Y-Abschnitte, während das X bei der Hälfte der Spermatozyten II beider Gruppen vorhanden ist. In den geprüften Anaphasen I waren die Verteilungstypen 1 (= 1mal), 2 (= 5mal) und 4 (= 1mal) realisiert, während der Verteilungstyp 3 — sicher nur wegen der geringen Anzahl der aufgefundenen Anaphasen — fehlte; bei zwei Anaphasen waren $l(Y-I)$ und $r(Y-I)$ nicht sicher voneinander zu unterscheiden, so daß der Verteilungstyp nicht bestimmt werden konnte. Offenbar sind aber nur solche Eizellen entwicklungsfähig, die von Spermien der Konstitutionen $AII-V + AI + l(Y-I) + X$ und $AII-V + AI + l(Y-I)$ befruchtet werden und aus denen dann jene Ausnahme-♂♂ mit den Chromosomenbeständen $2A + 2X + l(Y-I)$ und $2A + X + l(Y-I)$ hervorgehen; denn Tiere mit Trisomie des Ir-Schenkels und Deficiency des entsprechenden Y-Segmentes oder solche mit Deficiency eines Schenkels von Autosom I sowie des entsprechenden Y-Abschnittes kamen im untersuchten Material weder unter den ♀♀ noch bei den ♂♂ vor.

Einen weiteren Nachweis, daß der Geschlechtschromosomen-Mechanismus bei *P. regina* nicht wie bei *Drosophila* genetisch nach dem Balance-Prinzip von X und Autosomen funktioniert, lieferte das Auftreten von Ausnahme-♀♀ im Y-Translokationsstamm. Unter den insgesamt 282 als Puppen präparierten ♀♀ der F_3 und F_4 , die an der Ausbildung der Ovariolen eindeutig als solche zu erkennen waren und in der überwiegenden Mehrzahl die normale Chromosomenkonstitution $2A + 2X$ besaßen, fanden sich neben einem Tier mit 3 X-Chromosomen fünf weitere Ausnahme-♀♀ mit nur einem X (Abb. 31; Tabelle 19, Spalte [3]), die durch Non-Disjunktion der Geschlechtschromosomen entstanden sein

mußten (vgl. S. 90). Die XO-♀♀ waren zum Teil gegenüber normalen ♀♀ in ihrer Entwicklung verzögert und teilweise kleiner als diese. Um nach Möglichkeit ein solches XO-♀ zur Fortpflanzung zu bringen, wurden

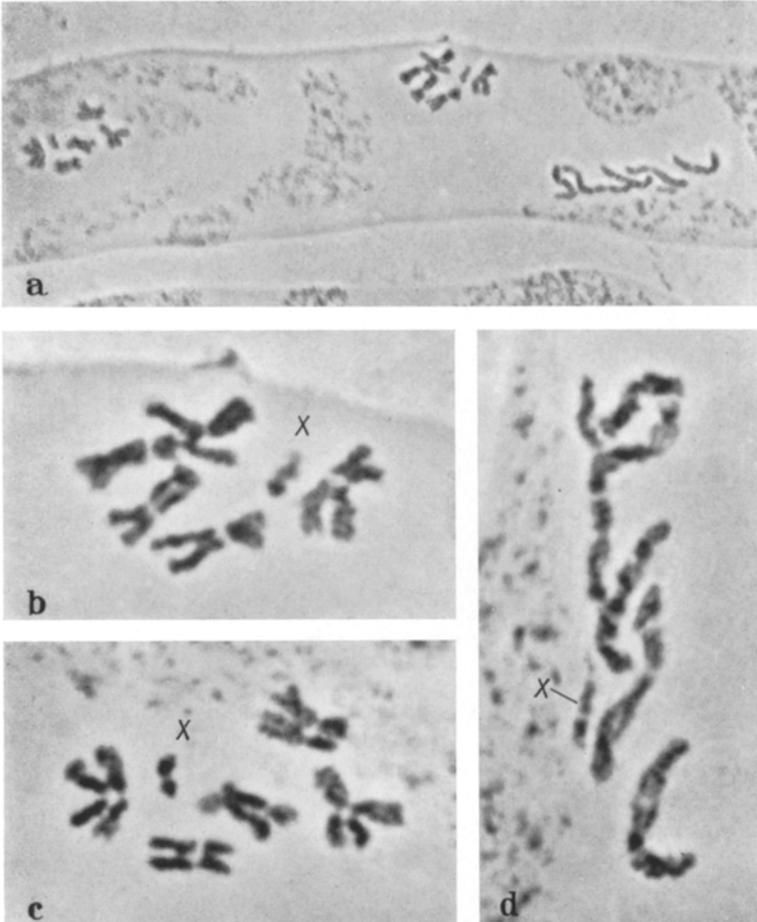


Abb. 31 a—d. *P. regina*. Chromosomenbestände in Oogonien eines XO-♀. a Übersichtsbild einer Ovariole mit 3 Oogonienpro- bzw. -metaphasen. Vergr. 950 ×. b—d Die in a abgebildeten Oogonien in stärkerer Vergrößerung (3000 ×). X X-Chromosom

insgesamt 53 Puppen auf Grund ihrer verzögerten Entwicklung und geringeren Größe ausgelesen. Es schlüpfen außer jenen vier als junge Imagines untersuchte Ausnahme-♂♂ (s. S. 91) auch zwei morphologisch vollkommen normale ♀♀, von denen eines mit einem ♂ des Normalstammes ein partiell entwicklungsfähiges Gelege erzeugte. Bei der Präparation eines Teils der Puppen dieser Nachkommenschaft fanden sich

XO- und XX-♀♀ in gleicher Häufigkeit, während die nur halb so zahlreichen ♂♂ ausschließlich normale XY-Tiere waren, da sich die theoretisch in gleicher Anzahl zu erwartenden ♂♂ ohne X nicht zu entwickeln vermochten (Tabelle 20).

Aus den restlichen 84 nicht präparierten Puppen dieses Geleges schlüpfen 43 ♀♀ und 29 ♂♂, die morphologisch normal waren. Die Hälfte der ♀-Imagines wurde mit normalen ♂♂, die andere Hälfte mit ♂♂ des Y-Translokationsstammes gepaart. Offenbar waren die ♀♀ aber durch die für die morphologische Untersuchung erforderliche (Äther-) Betäubung geschädigt worden; denn es resultierte nur ein Einzelgelege aus der Kreuzung der ♀♀ mit ♂♂ des Y-Translokationsstammes. Die Präparation eines Teils der Puppen dieses Geleges brachte folgendes

Tabelle 20. Nachkommenschaft aus der Kreuzung eines Ausnahme-♀ ($2A+X$) mit einem normalen ♂ ($2A+XY$) von *Phormia regina*

♀♀		♂♂	
$2A+2X$	$2A+X$	$2A+XY$	$2A+Y$
23	20	21	—

Ergebnis (Kreuzung awy in Tabelle 19, unterste Zeile): Bis auf zwei ♀♀ mit je 3 X-Chromosomen besaßen alle übrigen ♀♀ die normale Konstitution $2A+2X$. Von den ♂♂ wiesen nur 3 Tiere den diploiden Chromosomenbestand auf; die überwiegende Mehrzahl zeichnete sich durch den Besitz eines zweiten X-Chromosoms aus, und ein weiteres ♂ hatte die Konstitution $2A+2X+l(Y-I)$. Auf Grund dieser Befunde kann nicht mit Sicherheit entschieden werden, welche Konstitution die Eltern dieser Nachkommenschaften besessen hatten. Die hohe Anzahl der ♂♂ mit $2A+2X+Y$ läßt jedoch vermuten, daß ihr Vater den gleichen Chromosomenbestand besessen hat. Da sich unter den geprüften ♀♀ außer 2 Ausnahmetieren mit 3 X nur normale XX-, aber keine XO-♀♀ fanden, war die Mutter wahrscheinlich normal $2A+2X$. Es läßt sich jedoch nicht ausschließen, daß sie ein XO-♀ war und daß Töchter dieser Konstitution nicht oder nur in geringer Anzahl entstanden; denn in zwei von drei analysierbaren Anaphasen I eines ♂ mit $2A+2X+Y$ wanderten beide X-Chromosomen zum gleichen Pol, so daß mit häufigem Non-Disjunktion der beiden X-Chromosomen in ♂♂ solcher Konstitution zu rechnen ist. Spermien mit $A+2X$ müßten bei der Befruchtung von Eizellen eines XO-♀ dann ♀♀ mit $2X$ und $3X$ liefern.

29 Puppen des Geleges aus der Kreuzung awy wurden nicht präpariert; davon schlüpfen 12 morphologisch normale Imagines, 8 ♀♀ und 4 ♂♂. Die ♀♀ wurden mit einem dieser ♂♂, die restlichen ♂♂ mit je 10 ♀♀ des Normalstammes zusammengesetzt. ♀♀ aller 4 Paarungen legten reichlich Eier ab, die jedoch sämtlich unentwickelt blieben. In einem Fall konnte Kopulation beobachtet werden, bei der aber offenbar keine Spermien übertragen wurden; denn bei der späteren Untersuchung der Receptacula derjenigen ♀♀, von denen mindestens eines kopuliert hatte, ließen sich keine Spermien auffinden. Die Hoden des dazugehörigen ♂,

dessen Chromosomenkonstitution mangels geeigneter Teilungsstadien nicht bestimmt werden konnte, enthielten vorwiegend Spermien.

Aus den vorliegenden Befunden geht hervor, daß XO-Tiere stets weiblich sind und trotz des Vorhandenseins von nur einem X voll fertil sein können. Über die Geschlechtsbestimmung bei *Phormia regina* entscheidet allein die An- bzw. Abwesenheit des im Y-Chromosom lokalisierten epistatischen ♂-Differentiators.

D. Diskussion

I. Die Chromosomen

Die hier dargestellten Befunde zeigen, daß die Calliphorinen trotz des Vorkommens zweier so verschiedener Fortpflanzungsweisen wie Monogenie und Amphogenie anscheinend eine cytologisch weitgehend uniforme Unterfamilie darstellen. Alle untersuchten Arten besitzen nicht nur die gleiche Chromosomenanzahl und strukturell ähnliche Chromosomensätze, sondern gleichen einander auch im mitotischen und meiotischen Verhalten der Chromosomen.

Alle Arten weisen neben fünf großen, überwiegend euchromatischen Chromosomenpaaren ein Paar total oder partiell heterochromatischer Chromosomen auf, die bei den meisten Arten im ♂ heteromorph (XY), im ♀ dagegen gleich (XX) sind, wobei das Y-Chromosom stets deutlich kleiner ist als das X; nur bei den monogenen Formen *Chrysomyia albiceps* und *C. rufifacies* sowie bei der amphogenen Art *Calliphora erythrocephala* sind sie in beiden Geschlechtern isomorph, so daß bei diesen Arten strukturelle Anzeichen für Heterogametie eines Geschlechts fehlen. Bei der Mehrzahl der Calliphorinen ist das heterochromatische Chromosomenpaar das kleinste des Satzes; lediglich die X-Chromosomen von *Lucilia sericata* und *L. cuprina dorsalis* überragen die Autosomen an Länge, während diejenigen von *L. illustris* und *L. caesar* etwa der Länge des größten Autosoms entsprechen. Nukleolen- und Chromozentrenbildung, eine geringe Paarungstendenz während der Gonien- und Neuroblastenmitosen sowie die Aufrechterhaltung der heteropyknotischen Assoziation in den Spermatocyten bis zur Diakinese oder frühen Metaphase I kennzeichnen das Verhalten und die enge Verwandtschaft der heterochromatischen Chromosomen aller Calliphorinen.

Die für alle Dipteren charakteristische somatische Paarung der homologen Chromosomen, die seit STEVENS (1908) bekannt ist, sowie die parallel dazu verlaufende Reduktion der syndetischen Prozesse in der ♂-Meiose sind bei allen Calliphoriden in hohem Grade ausgeprägt. In den Oo- und Spermatogonien differenzieren sich die homologen großen Chromosomen stets auf ihrer ganzen Länge eng gepaart aus dem Interphasekern heraus.

Die ♂-Meiose der Calliphorinen ist durch das Fehlen jeglicher synaptischer Prozesse und den Ausfall der Chiasmenbildung gekennzeichnet. Die Abwesenheit der Chiasmen zeigt sich an der anhaltenden vollständigen Paarung der Homologen bis zur Metaphase I sowie an dem bis zur frühen Anaphase I verzögerten Auftreten des Chromatidenspalts. Bei mehr als der Hälfte der untersuchten Arten erfolgt die anaphasische Teilung der Bivalente im ♂ in der für achiasmatische Meiosen typischen Weise glatt und ungehindert ohne irgendwelche Anzeichen für etwa in Pro- oder Metaphase verdeckt gebliebene Chiasmen¹.

Auf Grund des achiasmatischen Verlaufs der Spermatogenese der Calliphoriden ist mit dem Fehlen des Faktorenaustausches in den ♂♂ zu rechnen. Entsprechende Befunde COOPERS (1949) an *Drosophila melanogaster* zeigen, daß bei 1—7,6% der Bivalente im ♂ Chiasmen gebildet werden, obwohl kein crossing-over erfolgt. Ob das auch für die ♂♂ der Calliphoriden zutrifft, kann mit Sicherheit nur durch die cytologische Analyse der Anaphase I von Inversionsheterozygoten (BAUER 1946) oder genetische Untersuchungen entschieden werden, doch zeigt die geschlechtsgebundene Vererbung der Translokationen T2 und T4 von *Calliphora erythrocephala*, daß in den morphologisch undifferenzierten Geschlechtschromosomen dieser Art im untersuchten Material kein crossing-over zwischen den Translokationschromosomen und dem Geschlecht erfolgte. Darüber hinaus konnte TATE (1947) an weitaus umfangreichem Material bei der gleichen Art das Fehlen des Faktorenaustausches zwischen dem rezessiven geschlechtsgebundenen Gen *w* und dem Geschlecht feststellen.

Für die ♀♀ ist ein normaler Verlauf der Meiose mit Faktorenaustausch anzunehmen, obwohl die Reifeteilungen der Oocyten in der vorliegenden Arbeit nicht untersucht wurden und die pachytänartigen Stadien der wachsenden Oocyten vor der Karyosphärenbildung keinen Hinweis auf das Vorhandensein von Chiasmen lieferten; bisher ist jedoch noch kein einziger gesicherter Fall bekannt, bei dem der Faktorenaustausch in beiden Geschlechtern fehlt.

II. Geschlechtsbestimmung

1. XY-Geschlechtschromosomen-Mechanismen

Wie bei zahlreichen anderen Organismen wird auch bei der Mehrzahl der untersuchten Calliphorinen die diplogentypische Geschlechtsbestimmung durch einen cytologisch ausgeprägten XY-Geschlechtschromosomen-Apparat kontrolliert. Dessen Wirkungsweise kann aller-

¹ Bei den ♂♂ von *Chrysomya megacephala*, *Lucilia sericata*, *L. cuprina dorsalis* und *Phormia regina* treten nebeneinander Anaphasen I mit ungestörter Partnerentrennung und solche mit Verklebungsbrückenbildung auf. Worauf ihre Bildung beruht, ist ungeklärt.

dings nur in wenigen, methodisch günstigen Fällen durch die cyto-genetische Analyse von Individuen mit quantitativ abgeänderten Chromosomenbeständen aufgeklärt werden und ist daher nur von einigen wenigen Arten bekannt. Unter dem Eindruck der an *Drosophila* gewonnenen Befunde, nach denen das Y-Chromosom für die Geschlechtsrealisation bedeutungslos ist und das Geschlecht allein durch die X-Chromosomen in Balance mit den Autosomen bestimmt wird (BRIDGES 1916, 1922), nahm man zunächst verallgemeinernd an, alle XY-Mechanismen funktionierten genetisch in derselben Weise wie bei *Drosophila*. Gleiche Befunde an der Blütenpflanze *Rumex acetosa* schienen diese Auffassung zu bestätigen (ONO 1935). Später konnten jedoch WARMKE und BLAKESLEE (1940), WARMKE (1946) sowie WESTERGAARD (1940, 1948) im Y-Chromosom der Blütenpflanze *Melandrium* einen starken Männlichkeitsbestimmer nachweisen, und für *Bombyx mori* mit cytologisch nicht erkennbarer, aber genetisch nachgewiesener Heterogametie der ♀♀ wurde ein starker ♀-Realisator im genetischen Y-Chromosom festgestellt (vgl. TANAKA 1953), so daß es bei einem nicht näher analysierten Heterochromosomen-Mechanismus offen bleibt, ob die Geschlechtsbestimmung durch einen im Y-Chromosom lokalisierten epistatischen Geschlechtstfaktor oder aber durch das quantitative Verhältnis der X-Chromosomen zu den Autosomen erfolgt.

Unter den Insekten mit heteromorphen Geschlechtschromosomen stellt die in der vorliegenden Arbeit analysierte Fliege *Phormia regina* den ersten Fall dar, für den die geschlechtsentscheidende Rolle des Y-Chromosoms nachgewiesen wird. Das Auftreten von durch Non-Disjunktion der Geschlechtschromosomen entstandenen Ausnahme-♂♂ im Y-Translokationsstamm mit der Konstitution $2A+2X+Y$ beweist, daß das Y-Chromosom von *P. regina* Träger eines starken ♂-Realisators ist; denn Individuen mit dem Chromosomenbestand $2A+2X$ sind stets weiblich¹. Wie das Ergebnis der Kreuzung awy (Tabelle 19, unterste Zeile) vermuten läßt, sind XXY -♂♂ offenbar lebensfähig und können fertil sein. Außerdem bestätigen jene partiell trisomen Ausnahmestiere mit dem Chromosomenbestand $2A+2X+l(Y-I)$ bzw. $2A+X+l(Y-I)$, die stets männlich sind, daß das Translokationschromosom $l(Y-I)$ den für die Geschlechtsrealisation verantwortlichen Abschnitt des Y-Chromosoms enthalten muß. Die Lebensuntüchtigkeit dieser beiden Klassen von Ausnahme-♂♂ findet eine Erklärung in der durch die partielle Trisomie sowie durch Deficiency eines Y-Abschnittes verursachten Störung der Genbalance. Die gleiche Ursache kann dafür verantwortlich sein, daß bei einem der drei als junge Imagines untersuchten ♂♂ mit $2A+X+l(Y-I)$ die Genitalia unvollständig ausgebildet waren.

¹ Für rein cytoplasmatisch bedingte Geschlechtsbestimmung sind keinerlei Anhaltspunkte gegeben.

Das Vorkommen von XO-Tieren im Y-Translokationsstamm liefert einen weiteren Beweis dafür, daß der XY-Geschlechtschromosomen-Mechanismus bei *P. regina* nicht wie bei *Drosophila* genetisch als XO-Mechanismus funktioniert, sondern daß die Geschlechtsbestimmung allein durch die An- bzw. Abwesenheit eines im Y-Chromosom lokalisierten epistatischen ♂-Differentiators vollzogen wird. Solche XO-Individuen sind im Gegensatz zu *Drosophila*, wo sie männlich sind, bei *Phormia* stets weiblich, unterscheiden sich morphologisch nicht von normalen XX-♀♀ und können fertil sein. Auf Grund des einen auch im Y-Translokationsstamm (Yt2) von *Lucilia cuprina dorsalis* gefundenen XO-♀ ist für diese Art der gleiche Geschlechtsbestimmungs-Modus wie der für *Phormia* nachgewiesene anzunehmen. Ob dieser auch bei den anderen amphogenen Calliphorinen verwirklicht ist, das erscheint bei der nahen Verwandtschaft der Arten wahrscheinlich; es kann aber erst nach Prüfung des Einflusses quantitativ abgeänderter Chromosomenbestände auf die Geschlechtsrealisation bei diesen Arten entschieden werden; denn Fälle wie *Dasyllis grossa*, *Tephritis arnicæ* und *Scatophila unicornis* mit XO-Heterogamete der ♂♂ (METZ 1922, KEUNEKE 1924, HEITZ 1933) zeigen, daß die Geschlechtsbestimmung nach dem X/A-Balance-Prinzip unter den Brachyceren nicht auf *Drosophila* beschränkt ist. Die XO-Heterogamete der ♂♂ von *Dasyllis grossa* läßt vermuten, daß bei der verwandten Art *D. thoracica* der cytologisch ausgeprägte XY-Geschlechtschromosomen-Apparat (METZ 1916) wie bei *Drosophila* genetisch nach dem Balance-Prinzip arbeitet.

Diese Befunde an *Phormia* und *Lucilia* stehen nicht allein. Für die Maus, die wie *Phormia regina* einen cytologisch ausgeprägten Heterosomen-Mechanismus besitzt, wurde kürzlich der gleiche Geschlechtsbestimmungs-Modus mit der geschlechtsentscheidenden Rolle des Y-Chromosoms festgestellt (s. RUSSELL 1961). Auch bei der Maus traten morphologisch normale und fertile XO-♀♀ auf, die zunächst genetisch durch Markierungsgene erkannt (RUSSELL, RUSSELL und GOWER 1959) und dann cytologisch als solche nachgewiesen wurden (WELSHONS und RUSSELL 1959). Die Parallele zu *Phormia* wird vollständig durch die Befunde von RUSSELL und CHU (1961), die unter den Nachkommen aus einer bestimmten Kreuzung ein Ausnahme-♂ entdeckten, das auf Grund der in der Kreuzung verwendeten Markierungsgene ein XXY-♂ gewesen sein mußte. Die cytologische Analyse bestätigte die XXY-Konstitution dieses lebensfähigen Tieres, das normale Größe und einen männlichen Phänotyp besaß, aber steril war.

Beim Menschen scheint die Geschlechtsbestimmung ebenfalls durch einen im Y-Chromosom lokalisierten starken ♂-Realisator vorgenommen zu werden. Die cytologische Untersuchung männlicher Patienten, die das „Klinefelter Syndrom“ aufwiesen, offenbarte in mehreren

Fällen eine XXY-Konstitution (JACOBS und STRONG 1959, FORD, POLANI, BRIGGS und BISHOP 1959). Außerdem fanden ANDERS, PRADER, HAUSCHTECK, SCHÄRER, SIEBENMANN und HELLER (1960) bei einem Knaben mit Idiotie und multiplen Mißbildungen in den meisten der untersuchten Zellen einen Geschlechtschromosomenbestand von 4X-Chromosomen und 1Y-Chromosom, in einigen anderen Zellen 3X+1Y bzw. 5X+1Y. Daneben erwies sich ein weiblicher Patient mit dem „Turner Syndrom“ als ein XO-Individuum (FORD, POLANI, BRIGGS und BISHOP 1959). Die prinzipielle Übereinstimmung der an *Melandrium*, an der Maus und am Menschen sowie an *Phormia regina* gewonnenen Ergebnisse belegt das Vorkommen des Geschlechtsbestimmungs-Modus mit der geschlechtsentscheidenden Rolle des Y-Chromosoms bei Organismen verschiedenster systematischer Gruppen, so daß mit einer weiten Verbreitung dieses Geschlechtsbestimmungs-Typus gerechnet werden muß.

Für *Chironomus tentans* mit cytologisch nicht erkennbaren Geschlechtschromosomen wies BEERMANN (1955) durch die Erbgangsanalyse verschiedener geschlechtsgebundener Inversionen bei männlicher Heterogametie das Auftreten zweier nicht-homologer Y-Chromosomen nach. Nach BEERMANN kann die Entstehung der beiden Y-Chromosomen als Folge einer Translokation des in diesem Falle epistatischen ♂-Differentiators interpretiert werden. In dem gleichgelagerten Fall der Phoride *Aphiochaeta xanthina*, bei der die Vererbung des Geschlechts entweder dem ersten oder dem dritten Chromosom folgt, nahm TOKUNAGA (1958) als Ursache der Entstehung zweier Männchentypen gleichfalls Translokation eines starken ♂-Realisators an, die MAINX (1959) dann durch Kopplungsanalysen genetisch beweisen konnte.

Über die Lokalisation der rezessiven weiblichen Geschlechtsfaktoren bei *Phormia* geben die bisherigen Untersuchungsergebnisse noch keine eindeutige Auskunft. Die Entstehung morphologisch normaler und fertiler XO-♀♀ könnte mit der Annahme erklärt werden, daß die ♀-bestimmenden Faktoren nicht in den X-Chromosomen, sondern in einem Autosomenpaar lokalisiert oder über alle Autosomen verteilt sind. Das ließe sich jedoch nur nachweisen, wenn es gelänge, ♀♀ ohne ein X-Chromosom zu erhalten oder wenn sich XY-Tiere mit triploiden oder aneuploiden Autosomenbeständen als Intersexe erwiesen. Die erstgenannte Nachweismöglichkeit wird sich jedoch kaum verifizieren lassen, denn wie das Fehlen der aus der Kreuzung eines XO-♀ mit einem normalen XY-♂ theoretisch auch zu erwartenden ♂♂ ohne X demonstriert (Tabelle 20), ist der Besitz eines X-Chromosoms für die *Phormia*-♂♂ lebensnotwendig, so daß auch für die Existenz der ♀♀ das Vorhandensein wenigstens eines X Voraussetzung sein wird.

Die weiblichen Geschlechtsfaktoren könnten aber auch in den X-Chromosomen lokalisiert sein, wie es bei *Drosophila melanogaster* durch die übereinstimmenden Befunde von DOBZHANSKY und SCHULTZ (1934) und PIPKIN (1940) sowie bei dem Lebermoos *Sphaerocarpus Donellii* (zuletzt KIRCHHEISEN 1959) nachgewiesen worden ist; das würde bedeuten, daß bei *Phormia* bereits die einfache Dosis der weiblichen Faktoren imstande wäre, bei Abwesenheit des Y-Chromosoms das weibliche Geschlecht zu realisieren; denn XO-♀♀ sind ja morphologisch normal und können fertil sein. Es läge dann eine Parallele zu der Blütenpflanze *Melandrium* vor, deren X-Chromosom WARMKE (1946) auf Grund der Intersexualität bedingenden Kombination von 4X mit 1Y eine ♀-determinierende Wirkung zuschreibt. Da Individuen mit einer Kombination von mehr als 2 X-Chromosomen mit 1Y bei *Phormia* bisher aber noch nicht gefunden wurden, bleibt eine ♀-bestimmende Wirkung des X-Chromosoms bei dieser Art noch fraglich.

Die in der vorliegenden Arbeit für *Phormia regina* und *Lucilia cuprina dorsalis* durch die streng geschlechtsgebundene Vererbung von Y-Translokationen und durch das Auftreten von Ausnahmetieren mit quantitativ abgeänderten Chromosomenbeständen nachgewiesene Geschlechtschromosomennatur der morphologisch differenzierten Heterochromosomen berechtigt zu der Annahme, daß auch die cytologisch unterscheidbaren X- und Y-Chromosomen der anderen amphogenen Calliphorinen einschließlich derjenigen von *Calliphora vomitoria* in Beziehung zur Geschlechtsbestimmung stehen, wobei der Modus der Geschlechtsbestimmung noch offen bleibt.

Gleiches könnte bei nur vergleichend cytologischer Betrachtung für das ebenfalls heterochromatische kleine Chromosomenpaar von *Calliphora erythrocephala* angenommen werden, das den Geschlechtschromosomen der übrigen amphogenen Calliphorinen morphologisch entspricht, aber in beiden Geschlechtern isomorph ist. Durch die Erbgangsanalyse reziproker Translokationen konnte jedoch bei *C. erythrocephala* eines der großen Chromosomenpaare als das genetische XY-Geschlechtschromosomenpaar identifiziert werden, das im mitotischen Chromosomensatz keinerlei Anzeichen einer morphologischen Differenzierung in X und Y erkennen läßt und strukturell einem Autosomenpaar von *C. vomitoria* entspricht. Damit ist nachgewiesen, daß bei den beiden (auch cytologisch) nahe verwandten Arten derselben Gattung die Geschlechtsbestimmung von nicht-homologen Chromosomenpaaren kontrolliert wird. Offenbar haben die kleinen heterochromatischen Chromosomen bei *C. erythrocephala* im Laufe der Evolution im Gegensatz zu denjenigen von *C. vomitoria* ihre ursprüngliche Geschlechtsbestimmungsfunktion eingebüßt, die nunmehr von einem ehemaligen Autosomenpaar ausgeübt

wird. Die ungefähr übereinstimmende Größe und Struktur des X-Chromosoms von *C. vomitoria* und der kleinen Chromosomen von *C. erythrocephala* lassen vermuten, daß nach Übernahme der Geschlechtsbestimmungsfunktion durch ein ehemaliges Autosomenpaar bei *C. erythrocephala* eine Homozygotisierung der kleinen Chromosomen zu XX erfolgte.

Nach der Hypothese von MULLER (1918), der sich auch DARLINGTON (1937) und WESTERGAARD (1948) anschlossen, ist die Ausbildung eines XY-Dimorphismus auf einen durch die permanente Heterozygotie bedingten fortschreitenden Abbau des Y-Chromosoms zurückzuführen (vgl. auch BEERMANN 1955). Dementsprechend lassen sich die Calliphorinen in bezug auf die Reduktion ihrer Geschlechtschromosomen formal in eine Reihe einordnen, die von *Lucilia sericata* mit dem relativ am wenigsten vorangeschrittenen Abbau der Heterosomen angeführt wird und über *L. cuprina dorsalis*, *L. illustris* und *L. caesar* zu Arten wie *Cynomyia mortuorum*, *Phormia regina* und *Calliphora vomitoria* mit sehr kleinen Geschlechtschromosomen führt. *Calliphora erythrocephala* schließlich stellt unter den bisher untersuchten amphogenen Calliphorinen den (vorläufigen) Endpunkt einer phylogenetischen Entwicklung mit progressiver Degeneration der ursprünglichen Geschlechtschromosomen dar; als nächster Schritt eines solchen Evolutionsprozesses wäre der totale Verlust der für die Geschlechtsrealisation bedeutungslos gewordenen kleinen Chromosomen anzunehmen, doch werden sie wohl noch irgendeine genetische Bedeutung haben, die ihre totale Reduktion verhindert.

Der Übergang der Geschlechtsbestimmungsfunktion vom degenerierten Y-Chromosom auf ein Autosom könnte in Anlehnung an die bei *Chironomus* (BEERMANN 1955) und *Aphiochaeta* (TOKUNAGA 1958, MAINX 1959) erhobenen Befunde als Folge der Translokation des starken ♂-Differentiators (bzw. des ganzen rudimentären Y-Chromosoms) gedeutet werden, oder es ist durch Genmutation in einem Autosom ein neuer ♂-Faktor entstanden. Ob auch bei *Calliphora erythrocephala* wie bei *Chironomus* und *Aphiochaeta* verschiedene nicht-homologe Y-Chromosomen vorkommen, müßte durch eine umfangreiche Analyse verschiedener Populationen geprüft werden. Die älteren Befunde von KEUNEKE (1924) und NAVILLE (1932), die für die ♂♂ von *C. erythrocephala* deutliche Heteromorphie des kleinen Chromosomenpaares angeben, beruhen wahrscheinlich auf einer irrtümlichen Deutung der Präparate oder auf einer Verwechslung mit *Calliphora vomitoria*; theoretisch wäre es aber auch vorstellbar, daß bei *C. erythrocephala* noch Populationen existieren, in denen die kleinen Chromosomen bei den ♂♂ noch heteromorph sind.

2. Monogenie

Das Vorherrschen der amphogenen Arten unter den Calliphorinen sowie ihre cytologische Übereinstimmung mit den monogenen Arten zeigen, daß die für *Chrysomyia albiceps* und *C. rufifacies* charakteristische monogene Fortpflanzungsweise sekundär entstanden ist. Das läßt vor allem ein Vergleich mit anderen Arten der Gattung *Chrysomyia* erkennen, die wie *C. pinguis* (KANO, briefliche Mitteilung) und die in der vorliegenden Arbeit untersuchte Species *C. megacephala* amphogen sind, wobei für die letztgenannte Art ein cytologisch ausgeprägter XY-Geschlechtschromosomen-Apparat mit männlicher Heterogametrie festgestellt wurde. Nach Ausbildung des neuen, Monogenie bedingenden Geschlechtsbestimmungs-Mechanismus muß eine Homozygotisierung der bei den beiden monogenen Formen ebenfalls noch vorhandenen heterochromatischen, aber in beiden Geschlechtern isomorphen kleinen Chromosomen erfolgt sein, denn durch die Erbgangsanalyse reziproker Translokationen wurde nachgewiesen, daß die kleinen Chromosomen von *C. albiceps* und *C. rufifacies* keine Geschlechtsbestimmungsfunktion mehr ausüben; sie stellen in dieser Beziehung also eine Parallele zu den ihnen morphologisch entsprechenden kleinen Chromosomen von *Calliphora erythrocephala* dar. Wie bei der letztgenannten Art müssen also auch die Geschlechtstaktoren der monogenen Fliegen „autosomal“ lokalisiert sein. Auf Grund der engen Verwandtschaft von *Chrysomyia albiceps* und *C. rufifacies* ist anzunehmen, daß die Monogenie in der Gattung *Chrysomyia* monophyletisch entstanden ist.

Die umfangreichen Zuchtversuche mit *C. albiceps* und *C. rufifacies* haben ergeben, daß ihre ♀♀ fast immer unisexuelle Nachkommenschaften hervorbringen, wobei die ♂♂ keinen Einfluß auf das Geschlecht der F₁ ausüben. Alle Eier eines Geleges sind grundsätzlich entwicklungs-fähig und sexuell einheitlich determiniert, so daß die Erzeugung unisexueller Nachkommenschaften bei den Chrysomyien nicht wie in den sex-ratio-Stämmen von *Drosophila prosaltans* (CAVALCANTI und FALCAO 1954, CAVALCANTI, FALCAO und CASTRO 1957), *D. bifasciata* (MAGNI 1954), *D. paulistorum* (MALOGOLOWKIN 1958) oder *D. willistoni* (MALOGOLOWKIN und POULSON 1957, MALOGOLOWKIN, POULSON und WRIGHT 1959) durch ein Absterben des jeweils entgegengesetzten Geschlechts zustande kommt. Der Monogenie der Calliphorinen liegt vermutlich ein formal ähnlicher Geschlechtsbestimmungs-Mechanismus zugrunde, wie er bei den Sciariden verwirklicht ist (METZ 1938).

Allerdings sind die Verhältnisse bei *Sciara* infolge des ungewöhnlichen Chromosomenverhaltens wesentlich komplizierter. Für die weiteren Besonderheiten bei *Sciara* sei auf die Zusammenfassung von METZ (1938) verwiesen.

Bei *Chrysomyia albiceps* und *C. rufifacies* aber fehlen alle jene für *Sciara* charakteristischen Komplikationen im Chromosomenverhalten. Gemeinsam sind den monogenen Dipteren nur der fehlende Einfluß der ♂♂ auf das Geschlecht der F_1 sowie die 1:1-Aufspaltung der Nachkommen thelygener ♀♀ in thelygene und arrhenogene Töchter. Anhand dieser Befunde lassen sich die Verhältnisse bei den monogenen Chrysomyien am einfachsten erklären, wenn man — wie bereits oben betont wurde (S. 57) — annimmt, daß die thelygenen ♀♀ heterozygot für einen dominanten weiblichen Geschlechtsrealisator F' mit prädeterminativer Geschlechtsbestimmungswirkung, die arrhenogenen ♀♀ ebenso wie die ♂♂ homozygot für das rezessive Allel f sind (Abb. 2). Untersuchungen mit dem Ziel, den aus der 1:1-Aufspaltung der beiden ♀-Sorten und der Homogametie der ♂♂ erschlossenen Homo-Heterozygotie-Mechanismus im ♀ cytogenetisch zu beweisen, haben jedoch bisher noch keinen geschlechtsgebundenen Erbgang eines Chromosoms aufzeigen können, obgleich alle Chromosomen durch reziproke Translokationen markiert und in ihrem Erbgang verfolgt wurden.

Als naheliegende Ursache dafür könnte freier Austausch zwischen F'/f und dem Translokationsort angenommen werden. Ist der Austauschwert hoch, würde der Nachweis einer geschlechtsgebundenen Vererbung des den Faktor F' bzw. f tragenden Chromosoms außerordentlich erschwert werden und könnte dadurch bisher verhindert worden sein; dann aber wäre es doch grundsätzlich möglich, durch den Erbgang eines Translokationschromosoms, in dem der Chromosomenbruch in unmittelbarer Nähe des Gen-Ortes f erfolgte und dadurch den Faktorenaustausch weitgehend oder vollständig unterdrückt, die Heterozygotie der thelygenen ♀♀ zu beweisen.

Die Entstehung der Monogenie bei *Chrysomyia* kann hypothetisch mit der Annahme erklärt werden, daß bei dem ursprünglich sicher vorhanden gewesenem XY-Mechanismus die weiblichen Geschlechtsfaktoren in den Autosomen lokalisiert waren, während das Y-Chromosom wie bei *Phormia regina* Träger eines epistatischen ♂-Differentiators gewesen ist. Durch Mutation könnte dann aus einem der autosomalen rezessiven Weiblichkeitsfaktoren der dominante weibliche Geschlechtsrealisator F' mit prädeterminativer Geschlechtsbestimmungswirkung entstanden sein, der absolute Epistasie über den ♂-Faktor im Y-Chromosom erlangte und dadurch zwangsläufig eine Homozygotisierung der ursprünglichen Geschlechtschromosomen zu XX oder YY herbeiführte.

Nicht ohne weiteres läßt sich jener bei *Chrysomyia rufifacies* einmal aufgetretene Fall nach dem Homo-Heterozygotie-Schema der Monogenie erklären, bei dem in einer weiblichen Geschwisterschaft neben normal monogenen ♀♀ auch solche vorkamen, die vorwiegend aus ♀♀ oder aus ♂♂ bestehende Gelege mit Ausnahmetieren des anderen Geschlechts

hervorbrachten (Tabelle 6). Für die Ausnahme-♀♀ wäre theoretisch zunächst die Konstitution ff zu erwarten, und dementsprechend sollten sie alle arrhenogen sein, da ♂♂ normalerweise aus ff × ff-Paarungen hervorgehen. Das war aber nicht der Fall, denn unter den Ausnahme-♀♀ fanden sich sowohl thelygene als auch arrhenogene Tiere in gleicher Häufigkeit, desgleichen unter den ♀♀ jener Ausnahmezucht, in der ♂♂ und ♀♀ in gleicher Anzahl auftraten (Tabelle 7). Auch in den Folgegenerationen blieb die Monogenie streng gewahrt, so daß angenommen werden kann, daß die Mütter jener Ausnahmezuchten heterozygot F'f gewesen sind; dasselbe gilt für die Mütter jener Nachkommenschaften, in denen ♂♂ als Ausnahmetiere vorkamen. Sämtliche Ausnahmetiere könnten im Hinblick auf die postulierte F'f-Konstitution der Mütter als „weibliche“ Nachkommenschaften mit Ausnahme-♂♂ aufgefaßt werden, wobei die Häufigkeit der ♂♂ in den einzelnen Geschwisterschaften Werte von 0,4—99,4% annimmt. Die Entstehung dieser ♂♂ ließe sich dann mit der Annahme interpretieren, daß die in der Regel 100%ige Penetranz des F'-Faktors etwa durch Modifikationsgene (oder Umwelteinflüsse) in unterschiedlichem Grade bis zu seiner fast vollständigen Unterdrückung herabgesetzt werden kann. Weitere Untersuchungen müssen diese Erscheinungen noch aufklären.

Daß die Geschlechtsrealisation und damit das Geschlechtsverhältnis durch andere Gene beeinflußt werden kann, zeigen z. B. die an den sex-ratio-Stämmen mehrerer *Drosophila*-Arten erhobenen Befunde. Ein Gen oder eine Genkombination im X Chromosom von *D. affinis* (und anderen Arten) bewirkt bei den ♂♂, die dieses X besitzen, in der Spermatogenese die Degeneration des Y-Chromosoms und die zweimalige Teilung der X-Chromosomen in der Meiose, so daß nur ♀-bestimmende Spermien mit einem X entstehen; solche sex-ratio-♂♂ erzeugen eine fast rein weibliche Nachkommenschaft (STURTEVANT und DOBZHANSKY 1936). Dieser Effekt kann bei *D. affinis* überlagert werden durch ein rezessives autosomales Gen, das in homozygotem Zustand ein sex-ratio-♂ in ein „male sex ratio“-♂ umwandelt, welches dann eine fast rein männliche F₁ erzeugt (NOVITSKI 1947)¹.

In den Zuchten von *Sciara* traten ebenfalls Ausnahmetiere auf; ihre Entstehung erklärt METZ (1938) mit der Annahme, daß die Chromosomenelimination nicht allein von dem dominanten Faktor bzw. dessen rezessiven Allelen kontrolliert wird, sondern auch durch zahlreiche andere, über die Autosomen und X-Chromosomen verteilte Gene beeinflußt werden kann, die bei extremer Konstellation eine der X-Chromosomenkonstitution entgegengesetzte gerichtete Elimination im Soma bewirken.

¹ Kürzlich stellten POULSON und SAKAGUCHI (1961) fest, daß der „sex-ratio“-Faktor bei *Drosophila melanogaster*, *D. nebulosa* und *D. willistoni* mit einer Spirochäte identisch ist.

Die Ausnahme-♀♀ erwiesen sich erwartungsgemäß (in der Keimbahn) stets als homozygot für den rezessiven Faktor und damit als arrhenogen, und unter den Ausnahme-♂♂ fanden sich sowohl XX- als auch (meist sterile) X'X-Tiere.

Eine rein modifikatorische Geschlechtsbestimmung bei *C. albiceps* und *C. rufifacies*, die wegen der Entstehung von Ausnahmetieren und des bisher nicht gelungenen cytogenetischen Nachweises einer Heterozygotie der thelygenen ♀♀ in Betracht gezogen werden könnte, ist äußerst unwahrscheinlich, weil die überwiegende Mehrzahl aller geprüften Nachkommenschaften thelygener ♀♀ eine statistisch gesicherte 1:1-Aufspaltung in thelygene und arrhenogene ♀♀ zeigt und das Auftreten von Ausnahmetieren bislang nur in einer Generation beobachtet wurde; durch diese Befunde erscheint eine genotypisch bedingte Bestimmung des Geschlechts bei den monogenen Calliphorinen hinreichend gesichert. Vorerst nicht mit Sicherheit auszuschließen ist eine plasmatisch gesteuerte Geschlechtsbestimmung, doch ist eine solche wegen der fast immer realisierten 1:1-Aufspaltung der beiden ♀-Sorten ebenfalls wenig wahrscheinlich.

Im Prinzip ähnliche Verhältnisse wie bei *Sciara* und den monogenen Calliphorinen finden sich bei dem Isopoden *Cylisticus convexus* (DE LATTIN 1952) und dem Collembolen *Sminthurides aquaticus* (ANDERS und ANDERS 1959), die gleichfalls durch eine — weniger streng ausgeprägte — monogene Fortpflanzungsweise ausgezeichnet sind. Neben thelygenen ♀♀ mit rein oder fast rein weiblichen Nachkommenschaften sowie arrhenogenen ♀♀ mit rein oder vorwiegend männlichem Nachwuchs treten aber auch echte amphogene ♀♀ auf, die gemischtgeschlechtliche Nachkommenschaften erzeugen, in denen das Geschlechtsverhältnis alle möglichen ♂♂-Indices von niedrigen bis zu hohen Werten zeigt. Während sich bei *Cylisticus* amphogene Stämme züchten lassen, in denen vorzugsweise wieder amphogene ♀♀, daneben aber auch monogene Tiere auftreten, ist das bei *Sminthurides* nicht möglich, weil dort die Amphogenie weitaus seltener vorkommt und die ♀♀ aus amphogenen Zuchten in der Mehrzahl rein männliche Nachkommenschaften erzeugen. Die bei *Cylisticus* geprüften Ausnahme-♀♀ aus überwiegend männlichen Nachkommenschaften waren ausnahmslos, solche von *Sminthurides* vorwiegend arrhenogen, der Rest thelygen.

Diese Erscheinungen bei *Cylisticus* und *Sminthurides* werden von DE LATTIN (1952) sowie ANDERS und ANDERS (1959) auf der Grundlage polyfaktorierter Geschlechtsbestimmung interpretiert. Die Monogenie wird durch die Annahme erklärt, daß die thelygenen ♀♀ heterozygot für einen dominanten relativen Geschlechtsrealisator F', der prädeterminativ wirkt und über das übrige Realisatorensystem absolut (bei *Cylisticus* nur im Zusammenwirken mit einem dominanten Intensivatorgen) epistatisch

ist; die arrhenogenen ♀♀ sind wie die ♂♂ homozygot für das rezessive Allel. Bei Abwesenheit des dominanten Weiblichkeitsfaktors bzw. des Intensivatorgens sollen dann die übrigen Geschlechtsrealisatoren in Erscheinung treten und bei extremer Konstellation die Entstehung von Ausnahmetieren bzw. amphogener Nachkommenschaften bewirken.

Es scheint also, daß die Monogenie bei *Chrysomyia* strenger festgelegt ist als bei *Sminthurides* und vor allem *Cylisticus*. Alle Arten zeigen jedoch eine bemerkenswerte Übereinstimmung im prädeteterminativen Erbgang eines dominanten Weiblichkeitsbestimmers, dessen Penetranz offenbar durch andere Gene beeinflußt werden kann. Die Existenz eines solchen Faktors bleibt jedoch so lange hypothetisch, bis es wie bei *Sciara* (vgl. METZ 1938, CROUSE 1960) gelungen ist, ihn sicher zu lokalisieren. *Chrysomyia albiceps* und *C. rufifacies* bieten technisch die Möglichkeit, dieses Ziel durch weitere cytogenetische und genetische (Kopplungsanalyse) Untersuchungen zu erreichen.

Zusammenfassung

1. Es werden das Verhalten der Chromosomen in Spermatogenese und Oogonienmitosen sowie die Geschlechtsbestimmungs-Mechanismen folgender Arten der Unterfamilie *Calliphorinae* (*Diptera*) untersucht: *Chrysomyia albiceps*, *C. rufifacies*, *C. megacephala*, *Lucilia sericata*, *L. cuprina dorsalis*, *L. illustris*, *Cynomyia mortuorum*, *Calliphora vomitoria*, *C. erythrocephala* und *Phormia regina*; von *Lucilia caesar* wurde ausschließlich, bei den anderen Arten ergänzend der Chromosomenbestand der Neuroblasten untersucht.

2. *Chrysomyia albiceps* und *C. rufifacies* zeichnen sich durch ihre monogene Fortpflanzungsweise aus; alle anderen Arten sind amphogen.

3. Monogene und amphogene Calliphorinen besitzen die gleiche Chromosomenzahl ($2n = 12$) sowie strukturell ähnliche Chromosomensätze und zeigen prinzipiell gleiches Chromosomenverhalten.

4. Alle Arten weisen neben 5 großen euchromatischen, medio- bis submediokinetischen Chromosomenpaaren 1 Paar partiell oder total heterochromatischer Chromosomen auf, die bei den amphogenen Species mit Ausnahme von *Calliphora erythrocephala* im ♂ heteromorph (XY) und im ♀ gleich (XX), bei *Calliphora erythrocephala* und den monogenen *Chrysomyia*-Arten dagegen in beiden Geschlechtern homomorph sind.

5. Die Spermatogenese aller Calliphorinen verläuft achiasmatisch.

6. Durch die streng geschlechtsgebundene Vererbung röntgeninduzierter Y-Autosom-Translokationen wird die Geschlechtschromosomenatur der Heterochromosomen von *Phormia regina* und *Lucilia cuprina dorsalis* nachgewiesen; alle großen Chromosomen von *P. regina* weisen einen geschlechtsunabhängigen Erbgang auf.

7. Das Y-Chromosom von *Phormia regina* enthält einen epistatischen ♂-Differenziator; im Y-Translokationsstamm auftretende XXY-Ausnahmetiere sind stets männlich, XO-Ausnahme-Individuen morphologisch normale und fertile ♀♀. Das Vorkommen eines XO-♀ bei *Lucilia cuprina dorsalis* bestätigt auch für diese Art die geschlechtsentscheidende Rolle des Y-Chromosoms.

8. Die kleinen heterochromatischen Chromosomen von *Calliphora erythrocephala* haben keine Geschlechtsbestimmungs-Funktion mehr; diese wird von einem großen, morphologisch undifferenzierten Chromosomenpaar ausgeübt.

9. Dem XY-Geschlechtsbestimmungs-Mechanismus aller amphogenen Calliphorinen entspricht das 1:1-Verhältnis der Geschlechter in Geschwisterschaften.

10. Bei den monogenen Arten *Chrysomyia albiceps* und *C. rufifacies* üben die kleinen heterochromatischen Chromosomen ebenfalls keine Geschlechtsbestimmungs-Funktion mehr aus.

11. Thelygenie (♀♀-Erzeugung) und Arrhenogenie (♂♂-Erzeugung) sind Eigenschaften der ♀♀; die ♂♂ haben keinen erkennbaren Einfluß auf das Geschlecht der Nachkommenschaft. Die überwiegende Mehrzahl der geprüften Nachkommenschaften thelygener ♀♀ zeigt eine statistisch gesicherte 1:1-Aufspaltung in thelygene und arrhenogene ♀♀.

12. Die Monogenie wird mit der Annahme erklärt, daß die thelygenen ♀♀ heterozygot für einen dominanten weiblichen Geschlechtsrealisator (F') mit prädeterminativer Geschlechtsbestimmungs-Wirkung und die arrhenogenen ♀♀ wie die ♂♂ homozygot für das rezessive Allel (f) sind.

Literatur

- ANDERS, A., u. F. ANDERS: Monogenie bei *Sminthurides aquaticus* BOURL. (*Collembola*). Zool. Anz., Suppl. **23**, 81—91 (1960).
- ANDERS, G., A. PRADER, E. HAUSCHTECK, K. SCHÄRER, R. E. SIEBENMANN u. R. HELLER: Multiples Sex-Chromatin und komplexes chromosomales Mosaik bei einem Knaben mit Idiotie und multiplen Mißbildungen. Helv. paediat. Acta **15**, 512—532 (1960).
- BARNES, H. F.: The sex ratio at the time of emergence and the occurrence of unisexual families in the gall midges (*Cecidomyiidae*, *Diptera*.) J. Genet. **24**, 225—234 (1931).
- The identity of the swede midge, with notes on its biology. Ann. appl. Biol. **37**, 241—248 (1950).
- BAUER, H.: Gekoppelte Vererbung bei *Phryne fenestratis* und die Beziehung zwischen Faktorenaustausch und Chiasmabildung. Biol. Zbl. **65**, 108—115 (1946).
- BERMANN, W.: Geschlechtsbestimmung und Evolution der genetischen Y-Chromosomen bei *Chironomus*. Biol. Zbl. **74**, 525—544 (1955).
- BIER, K.: Der Karyotyp von *Calliphora erythrocephala* MEIGEN unter besonderer Berücksichtigung der Nährzellkernchromosomen im gebündelten und gepaarten Zustand. Chromosoma (Berl.) **11**, 335—364 (1960).

- BOYES, J. W.: Somatic chromosomes of higher *Diptera*. V. Interspecific and intra-specific variation in the *Calliphoridae*. *Canad. J. Zool.* **39**, 549—570 (1961).
- BRIDGES, C. B.: Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. *Genetics* **1**, 1—52 (1916).
- The origin of variations in sexual and sex limited characters. *Amer. Naturalist* **56**, 51—63 (1922).
- CAVALCANTI, A. G. L., and D. N. FALCAO: A new type of sex-ratio in *Drosophila prosaltans*. *Caryologia (Firenze)* **6**, 1233—1235 (1954).
- — and L. E. CASTRO: Sex-ratio in *Drosophila prosaltans*, a character due to interaction between nuclear genes and a cytoplasmic factor. *Amer. Naturalist* **91**, 327—329 (1957).
- COOPER, K. W.: The cytogenetics of meiosis in *Drosophila*. Mitotic and meiotic autosomal chiasmata without crossing over in the male. *J. Morph.* **84**, 81—122 (1949).
- CROUSE, H. V.: The nature of the influence of X-translocations on sex of progeny in *Sciara coprophila*. *Chromosoma (Berl.)* **11**, 146—166 (1960).
- DARLINGTON, C. D.: *Recent advances in cytology*, 2nd ed. London: Churchill 1937.
- DOBZHANSKY, TH., and J. SCHULTZ: The distribution of sex factors in the X-chromosome of *Drosophila melanogaster*. *J. Genet.* **28**, 349—386 (1934).
- FORD, C. E., P. E. POLANI, J. H. BRIGGS and P. M. F. BISHOP: A presumptive human XXY/XX mosaic. *Nature (Lond.)* **183**, 1030—1032 (1959).
- HEITZ, E.: Die somatische Heteropyknose bei *Drosophila melanogaster* und ihre genetische Bedeutung. (Cytologische Untersuchungen an Dipteren. III.) *Z. Zellforsch.* **20**, 237—287 (1933).
- HOLDAWAY, F. G.: The synonymy and distribution of *Chrysomyia rufifacies* (MACQ.), an Australian sheep blowfly. *Bull. ent. Res.* **24**, 549—560 (1933).
- JACOBS, P. A., and J. A. STRONG: A case of human intersexuality having a possible XXY sex-determining mechanism. *Nature (Lond.)* **183**, 302—303 (1959).
- KEUNEKE, W.: Über die Spermatogenese einiger Dipteren. *Z. Zellenlehre* **1**, 357—412 (1924).
- KIRCHEISEN, G.: Chromosomenbestand und Geschlecht bei heteroploiden Nachkommen von *Sphaerocarpus Donellii*. *Z. Vererb.-Lehre* **91**, 94—105 (1959).
- LATTIN, G. DE: Über die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts einiger Oniscoideen (Crust. Isop.). II. Mitteilung: Zur Vererbung der Monogenie von *Cylisticus convexus* (DEG.). *Z. induct. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **84**, 536—567 (1952).
- MACKERRAS, M. J.: Observations on the life-histories, nutritional requirements and fecundity of blow-flies. *Bull. ent. Res.* **24**, 353 (1933).
- MAGNI, G. E.: Thermic cure of cytoplasmic sex-ratio in *Drosophila bifasciata*. *Caryologia (Firenze)* **6**, 1213—1216 (1954).
- MAINX, F.: Die Geschlechtsverhältnisse der Phoride *Megaselia scalaris* und das Problem einer alternativen Geschlechtsbestimmung. *Z. Vererb.-Lehre* **90**, 251—256 (1959).
- MALOGOLOWKIN, CH.: Maternally inherited „sex ratio“ conditions in *Drosophila willistoni* and *Drosophila paulistorum*. *Genetics* **43**, 274—286 (1958).
- , and D. F. POULSON: Infective transfer of maternally inherited abnormal sex ratio in *Drosophila willistoni*. *Science* **126**, 32 (1957).
- — and E. Y. WRIGHT: Experimental transfer of maternally inherited abnormal sex-ratio in *Drosophila willistoni*. *Genetics* **44**, 59—74 (1959).
- METZ, C. W.: Chromosome studies on the Diptera II. The paired association of chromosomes in the Diptera, and its significance. *J. exp. Zool.* **21**, 213—262 (1916).

- METZ, C. W.: Chromosome studies on the Diptera IV. Incomplete synapsis of chromosomes in *Dasyllis grossa* FABR. Biol. Bull. **43**, 253—266 (1922).
Chromosome behavior, inheritance and sex determination in *Sciara*. Amer. Naturalist **72**, 485—520 (1938).
- MULLER, H. J.: Genetic variability, twin hybrids and constant hybrids, in a case of balanced lethal factors. Genetics **3**, 422—499 (1918).
- NAVILLE, A.: Les bases cytologiques de la théorie du „Crossing-over“: Étude sur la spermatogénèse et l'ovogénèse des *Calliphorinae*. Z. Zellforsch. **16**, 440—470 (1932).
- NOVITSKI, E.: Genetic analysis of an anomalous sex ratio condition in *Drosophila affinis*. Genetics **32**, 526—534 (1947).
- ONO, T.: Chromosomen und Sexualität von *Rumex acetosa*. Sci. Rep. Tōhoku Univ., Ser. IV, **10**, 41—210 (1935).
- PATTON, W. S., and E. C. CUSHING: Studies on the higher Diptera of medical and veterinary importance. A revision of the genera of the subfamily *Calliphorinae* based on a comparative study of the male and female terminalia. The genus *Chrysomyia* ROBINEAU-DOSVOIDY (sens. lat.). Ann. trop. Med. Parasit. **28**, 217—223 (1934).
- PIPKIN, S. B.: Multiple sex genes in the X-chromosome of *Drosophila melanogaster*. Univ. Texas Publ. **4032**, 126—156 (1940).
- POULSON, D. F., and B. SAKAGUCHI: Nature of „sex-ratio“ agent in *Drosophila*. Science **133**, 1489—1490 (1961).
- ROY, D. N., and L. B. SIDONS: On the life history and bionomics of *Chrysomyia rufifacies* MACQ. (Order *Diptera*, Family *Calliphoridae*). Parasitology **31**, 442—447 (1939).
- RUSSELL, L. B.: Genetics of mammalian sex chromosomes. Mouse studies throw light on the functions and on the occasionally aberrant behavior of sex chromosomes. Science **133**, 1795—1803 (1961).
- , and E. H. Y. CHU: An XXY male in the mouse. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **47**, 571—575 (1961).
- RUSSELL, W. L., L. B. RUSSELL and J. S. GOWER: Exceptional inheritance of a sex-linked gene in the mouse explained on the basis that the X/O sex chromosome constitution is female. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **45**, 554—560 (1959).
- STEINER, G.: Eine Zuchtweise für Fleischfliegen. Zool. Anz. **138**, 97—106 (1942).
- STEVENS, N. M.: A study of the germ cells of certain Diptera, with reference to the heterochromosomes and the phenomena of synapsis. J. exp. Zool. **5**, 359—374 (1908).
- STRASBURGER, E. H.: Über den Formwechsel des Chromatins in der Eientwicklung der Fliege *Calliphora erythrocephala* MEIGEN. Z. Zellforsch. **17**, 83—117 (1933).
- STURTEVANT, A. H., and T. DOBZHANSKY: Geographical distribution and cytology of „sex ratio“ in *Drosophila pseudoobscura* and related species. Genetics **21**, 473—490 (1936).
- TANAKA, Y.: Genetics of the Silkworm, *Bombyx mori*. Advanc. Genet. **5**, 240—324 (1953).
- TATE, P.: A sex-linked and sex-limited white-eyed mutation of the blow-fly (*Calliphora erythrocephala*). J. Genet. **48**, 176—191 (1947).
- TOKUNAGA, C.: The Y chromosome in sex determination of *Aphiochaeta xanthina* SPEISER. Proc. X. Internat. Congr. Genet. **2**, 295—296 (1958).
- ULLERICH, F.-H.: Monogene Fortpflanzung bei der Fliege *Chrysomyia albiceps*. Z. Naturforsch. **13** b, 473—474 (1958).
- Geschlechtsbestimmung bei der Fliege *Phormia regina*. Naturwissenschaften **48**, 559—560 (1961).

- WARMKE, H. E.: Sex determination and sex balance in *Melandrium*. Amer. J. Bot. **33**, 648—660 (1946).
- , and A. F. BLAKESLEE: The establishment of a 4n dioecious race in *Melandrium*. Amer. J. Bot. **27**, 751—762 (1940).
- WATERHOUSE, D. F., and S. J. PARAMONOV: The status of the two species of *Lucilia* (Diptera, Calliphoridae) attacking sheep in Australia. Aust. J. Sci. Res., Ser. B, **3**, 310—336 (1950).
- WELSHONS, W. J., and L. B. RUSSELL: The Y-chromosome as the bearer of male determining factors in the mouse. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) **45**, 560—566 (1959).
- WESTERGAARD, M.: Studies on cytology and sex determination in polyploid forms of *Melandrium album*. Dansk Bot. Ark. **10**, 1—131 (1940).
- The relation between chromosome constitution and sex in the offspring of triploid *Melandrium*. Hereditas (Lund) **34**, 257—279 (1948).
- ZUMPT, F.: *Calliphorinae*: In: E. LINDNER, Die Fliegen der palaearktischen Region, Teil 64i. Stuttgart 1956.

F.-H. ULLERICH,
Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Abt. H. BAUER,
74 Tübingen, Melanchthonstraße 36