

(Aus dem Institut für experimentelle Biologie zu Moskau.  
Direktor Prof. Dr. N. K. KOLTZOFF.)

## EIN FALL DER ERBHOMÖOSIS (DIE GENOVIARIATION „ARISTOPEDIA“) BEI DROSOPHILA MELANOGASTER.

Von

E. I. BALKASCHINA.

Mit 18 Textabbildungen.

(Eingegangen am 25. Oktober 1928.)

### Einleitung.

Unter den zahlreichen untersuchten Genovariationen bei *Drosophila melanogaster* tritt eine kleine Gruppe von Veränderungen hervor, die nicht nur für die Genetik der gegebenen Art, sondern auch für ihre vergleichende Anatomie von Bedeutung ist. Hierher gehören die Fälle der Erbhomöosis, in welchen ein Glied der meristischen Reihe sich die Eigenschaften und Form eines anderen Gliedes erblich aneignet.

Bei *Drosophila melanogaster* sind zwei Typen von erbhomöotischen Veränderungen bekannt, und zwar: der Typus der Zusatzheteromorphose<sup>1</sup>, für den die von HOGE (17) untersuchte Genovariation „*reduplicated legs*“, die in einer Verdoppelung der Beine auf jedem Brustsegment besteht, und die von KOMAI (19) erforschte Genovariation „*Crippled-m*“, die sich in einer Verdoppelung der Beine manifestiert, als Beispiele gelten dürfen.

Der zweite Typus der Homöosis — die Ersatzheteromorphose — kommt bei *Drosophila melanogaster* häufiger vor. MORGANS Schule hat zwei Genovariationen gefunden und untersucht — *bithorax* und *bithorax-b*, in welchen die Halteren durch Flügel ersetzt wurden. Eine ähnliche Genovariation wurde vom Mitarbeiter des Instituts für experimentelle Biologie zu Moskau B. L. ASTAUROFF (1) entdeckt und von ihm unter dem Namen „*tetraptera*“ beschrieben. Die Genovariation „*aristopedia*“, deren Untersuchung diese Arbeit gewidmet ist, stellt ebenfalls einen Fall der Ersatzheteromorphose dar. Hier wird die Arista der Antennen bei den Fliegen durch ein tarsalartiges Organ ersetzt. Eine ähnliche Veränderung wurde auch im MORGANSchen Laboratorium gefunden; sie wurde jedoch keinem genetischen und morphologischen Studium unterzogen (29; S. 74).

<sup>1</sup> Es wird hier die Klassifikation von PRZIBRAM (31) angewendet.

Diese Reihe von homöotischen Veränderungen, die auf Veränderungen in der Erbsubstanz zurückzuführen sind und sich im Organismus während seiner Embryonalperiode entwickeln, ist einer Reihe von völlig analogen homöotischen Veränderungen parallel, die auf dem Wege der Regeneration entstehen; im letzten Falle bildet sich im erwachsenen Organismus an Stelle des exstirpierten Gliedes ein heteromorphes Regenerat. Die regenerative Homöosis kommt bedeutend häufiger vor. HERBST (15) gelang es an *Palaemon* und KŘIŽENECKÝ (22) an *Tenebrio molitor* auf experimentellem Wege an Stelle der exstirpierten Augen antennenartige Organe zu erhalten, während PRZIBRAM (32) an *Sphodromantis bioculata* und BRECHER (6), CUENOT (11) und BORCHARDT (5) an *Dixippus morosus* tarsalartige Gebilde anstatt der entfernten Antennen entstehen sahen usw.

Viele von den bekannt gewordenen Fällen der Homöosis wurden in verschiedenen Arthropoda-Gruppen bei aus der Natur gefangenen Exemplaren gefunden. Weil die Ursachen dieser Veränderungen nicht nachgewiesen werden konnten, müssen wir von der Ausnutzung dieses Materials absehen.

Aus der Betrachtung der beiden parallelen Reihen von erblichen und regenerativen Heteromorphosen ergibt sich die Konsequenz, daß die die Entwicklung des Organs bestimmenden wechselwirkenden Kräfte im Organismus wie bei äußerer Einwirkung, d. h. bei der Exstirpation des Organs, so auch bei innerer Einwirkung, bei genotypischer Variabilität, gleich wirken.

Die gegebene Arbeit hat nun zur Aufgabe, einen Fall der erblichen Ersatzheteromorphose in morphologischer und genetischer Beziehung zu untersuchen.

### Beschreibung des Merkmals.

Die „*aristopedia*“-Fliegen besitzen Antennen und Tarsen die in ihrem distalen Abschnitte verändert sind. Die Anzahl der Glieder in den „*aristopedia*“-Antennen variiert von 2 bis 7—8, anstatt der gewöhnlichen 3, d. h. das Merkmal schwankt von einer starken Reduktion der Antennen bis zu einer nicht minder starken Hypertrophie derselben. Erreicht die Reduktion ihr Maximum, so verschwindet die Arista und das dritte Glied. Das erste und zweite Glied bleiben fast unverändert, nur wird das distale Ende des zweiten Gliedes rundlicher (s. Abb. 2). Vgl. Abb. 1, wo eine normale Antenne dargestellt ist. Die nächste Stufe in der Veränderung der Antenne besteht in der Reduktion der Arista, wobei auf dem Ende des dritten Gliedes eine ganze Gruppe von größeren und kleineren Borsten auftritt; im übrigen bleiben alle Glieder normal (s. Abb. 3). Beim dritten Typus der „*aristopedia*“-Genovariation sind alle drei Glieder der Antenne vorhanden, ebenso auch die Arista, doch der Schaft der letzteren wird be-

deutend dicker, die gewöhnlichen Fiederborsten verschwinden, mit Ausnahme einer oder zweier langer Borsten; dafür zeigt sich aber auf dem verdickten Schaft eine Reihe kürzerer Borsten, deren Typus dem der Beinborsten entspricht. Diese gruppieren sich hauptsächlich am Außen-

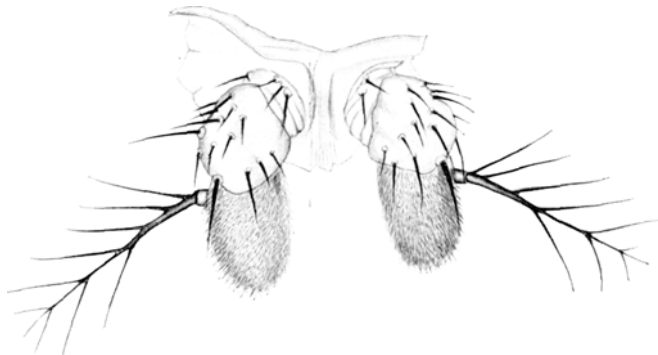


Abb. 1. Antenne einer normalen Fliege.

rande und bilden eine etwas unregelmäßige unterbrochene Reihe; der übrige Teil der Arista ist auch mit starken Borsten bedeckt, doch sind diese nur in geringer Anzahl vorhanden. Der Funiculus trägt auch mehrere starke Borsten (s. Abb. 4).



Abb. 2.



Abb. 3.

Abb. 2–6 stellen verschiedene Stadien der Manifestierung der Genovariation „aristopedia“ dar.



Abb. 4.

Als viertes Stadium in der Entwicklung des Merkmals tritt eine volle Umwandlung der Arista in einen gegliederten Anhang auf, der schon stark an den gegliederten Tarsus erinnert. Dabei beginnt dieser Anhang nicht an der gewöhnlichen Abgliederungsstelle der Arista, ungefähr in der Mitte des Funiculus, sondern an dessen Ende, so daß der Funiculus

selbst unmittelbar in den gegliederten Anhang übergeht. Der Distalteil eines solchen Funiculus erwirbt einen festeren Chitinmantel und bedeckt sich mit einer großen Anzahl starker Borsten, die den Tarsalborsten außerordentlich ähnlich sind. Die feineren von diesen Borsten sind auf der ganzen Oberfläche des entstandenen Zylinders verteilt, während die größeren und dickeren eine regelmäßige Reihe am Außenrande desselben bilden. An diesen tarsalgliedähnlichen Funiculus gliedert sich das nächste regulär geformte Segment an, das volle Ähnlichkeit mit dem entsprechenden Tarsalsegment hat, an dieses wieder das nächste usw.



Abb. 5.

Das ganze Organ spitzt in ein kleines Glied unregelmäßiger Form mit spärlichen Borsten aus. Die Anzahl der neugebildeten Glieder kann in solchen Antennen von 1—5 variieren (s. Abb. 5).



Abb. 6.

Die Höchststufe in der Entwicklung des Merkmals besteht schließlich darin, daß sich anstatt der Arista ein dem Tarsus völlig ähnliches Organ bildet. Die Gliederzahl derartiger Gebilde beträgt gewöhnlich 4, selten 5. Die einzelnen Glieder sind höchst regelmäßig und denjenigen der Tarsen äußerst ähnlich. Diese Ähnlichkeit betrifft nicht nur die Form der Glieder und die Borstenverteilung auf ihnen, sondern auch die spezifischen Eigentümlichkeiten des letzten Gliedes wie der Tarsen so auch der veränderten Antennen (s. Abb. 6). Das letzte Tarsalglied endigt mit einem Paar stark gekrümmter Krallen. An der Basis der Krallen sitzt das Haftläppchen, während etwas höher auf jeder Seite

des Gliedes je eine gesägte Borste sitzt. All dieses finden wir auch am letzten Gliede der „*aristopedia*“-Antennen. Nur die Krallen sind an den Antennen minder stark und schwächer gekrümmt, und zudem ist ihr basaler Teil nicht so regelmäßig gebaut. Im übrigen besteht kein Unterschied. Diese höchste Stufe der Manifestierung des Merkmals findet sich in den „*aristopedia*“-Kulturen am häufigsten (s. Abb. 7 *a* und *c* „*aristopedia*“, 7 *b* und *d* Tarsalglied).

Somit stimmt der Bau des sich an Stelle der Arista bildenden Organs völlig mit demjenigen der Tarsen überein. Bei den „*aristopedia*“-Fliegen hat also ein Ersatz der Arista der Antenne durch den Tarsus stattge-

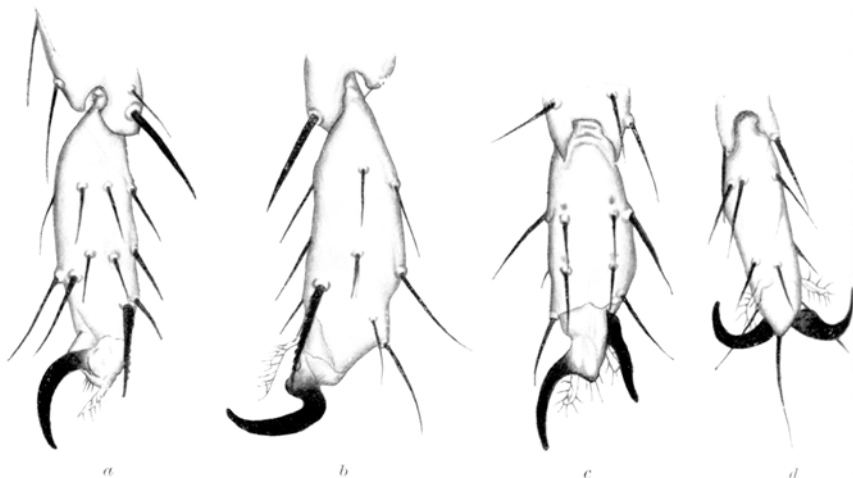


Abb. 7. *a* und *c* letztes Glied der Antenne „*aristopedia*“; *b* und *d* letztes Tarsalglied einer normalen Fliege.

funden. Dieser Umstand gibt uns das Recht, Arista und Tarsus als homologe Organe zu betrachten.

Neben einer derartig starken Veränderung der Arista behalten die Basalglieder der Antenne alle für die Gattung *Drosophila* charakteristischen Eigentümlichkeiten bei, und zwar: das dritte Glied (Funiculus) ist, mit Ausnahme des Distalabschnittes, mit völlig normalen Sinnesstäbchen, in Abwechslung mit feinen Borsten bedeckt. Nach den Angaben von MAYER (26) besitzt das dritte Antennenglied bei der Gattung *Drosophila*, ein Sinnesgrübchen, das sich nach außen durch einen flaschenförmigen Gang öffnet. Von innen ist dieses Grübchen mit Sinneshärchen besetzt. Histologische Untersuchungen, die ich vornahm, bestätigten völlig diese Angaben von MAYER. Wie bei normalen, so ließ sich auch bei „*aristopedia*“-Fliegen je ein Sinnesgrübchen oben beschriebenen Baues feststellen. Abb. 8 *a* und 9 *a* zeigen einen histologischen Schnitt dieses Sinnesorgans von einer normalen Fliege, Abb. 8 *b*

und 9b hingegen einen solchen von einer „aristopedia“-Fliege. Man sieht, daß das Sinnesorgan der veränderten Antenne keine wesentlichen Abweichungen von dem normalen Sinnesgrübchen aufweist.

Die veränderte Antenne kann sich nur *ganz auf einmal* bewegen; in einzelnen Abschnitten sind Biegungen unmöglich. Unter den veränderten

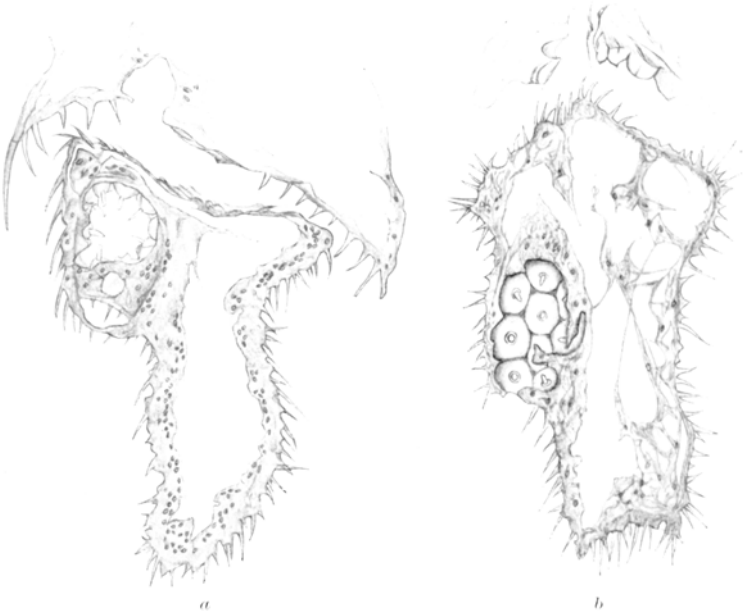


Abb. 8. Längsschnitt durch den Funiculus. Links ist das Sinnesorgan zu sehen. a Normale Fliege, b „aristopedia“.

Fliegen finden sich oft Exemplare, deren Fühler in der Mitte gebogen sind. In solchem Zustande befindet sich die Antenne so lange, bis sie nicht durch eine äußere Ursache auseinandergebogen wird. Beobachtungen an den Bewegungen lebendiger Fliegen zeigen

auch, daß die Antenne nicht die Fähigkeit besitzt, sich selbständig ein- und auseinanderzubiegen; daraus folgt, daß die tarsalähnliche Antenne keine Muskulatur besitzt. Diese Annahme wird durch histologische Untersuchungen bestätigt, denn diese zeigten, daß in den „aristopedia“-Antennen die für die Tarsen so charakteristische Sehne fehlt. Die ganze Innenhöhlung des tarsalartigen Organs ist mit einem losen Gewebe ausgefüllt. Abb. 10 zeigt Querschnitte der veränderten Antenne (a) und des normalen Tarsus (b).



Abb. 9. Querschnitt durch das Sinnesorgan des Funiculus. a Normale Fliege, b „aristopedia“.

Die Genovariation „*aristopedia*“ manifestiert sich nicht nur in der Veränderung der Antennen, sondern auch in gewissen Veränderungen der Tarsen an allen Beinen der Fliege. Die Gliederzahl verringert sich von 5 auf 4, bisweilen sogar auf 3. Am meisten verändert sich das letzte Beinpaar, schwächer das Vorderpaar und am schwächsten das Mittelpaar. Die Gliederzahl des letzten Tarsenpaares beträgt bei den „*aristopedia*“-Fliegen gleich oft 3 und 4, höchst selten treten Fliegen mit fünfgliederigen Hintertarsen auf. Die Vorder-

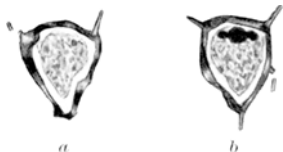


Abb. 10. a Querschnitt durch die Antenne einer „*aristopedia*“-Fliege. b Querschnitt durch den Tarsus einer normalen Fliege.

tarsen sind äußerst selten dreigliedrig, dafür gleich oft vier- oder fünfgliedrig. Das Mittelpaar ist fast immer fünfgliedrig, höchst selten viergliedrig und nie dreigliedrig (s. Abb. 11 a und b; 12 a und b; 13 a und b; 14 a und b).



Abb. 11. Vorderbein eines ♂.  
a Normale Fliege, b „*aristopedia*“.

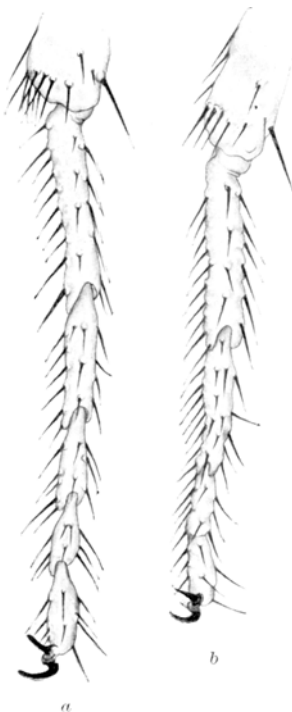


Abb. 12. Vorderbein eines ♀.  
a Normale Fliege, b „*aristopedia*“.

Die Regelmäßigkeit der Borstenanordnung ist auf den Tarsen der „*aristopedia*“-Fliegen ebenfalls gestört, und zwar wird die aus starken Borsten bestehende Reihe am Rande der Glieder minder dicht unter-

brochen, wobei die einzelnen Borsten nach verschiedenen Seiten gerichtet sind. Die Tarsalglieder selbst sind bei den „aristopedia“-Fliegen oft etwas angeschwollen, wie dieses auf Abb. 11 *b*, 12 *b* zu sehen ist, oder der Chitinzylinder weist einfach eine minder regelmäßige Form mit Wulsten und Krümmungen auf. Die Verminderung der Gliederzahl findet auf

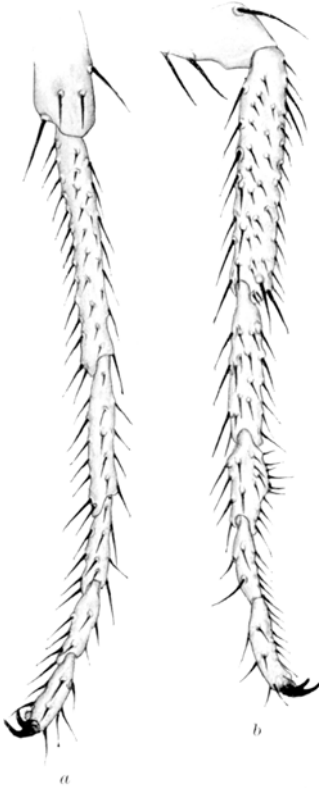


Abb. 13. Mittelbein *a* einer normalen Fliege, *b* „aristopedia“.

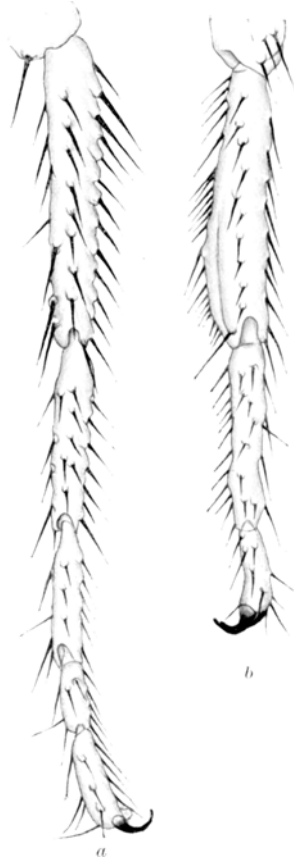


Abb. 14. Mittelbein *a* einer normalen Fliege, *b* „aristopedia“.

dem Wege der Reduktion eines oder zweier Glieder oder auch durch Verschmelzung zweier Glieder in ein Glied statt, wobei letzteres so lang wird, wie zwei normale Glieder zusammen.

Die gleichzeitige Veränderung der Antennen und der Tarsen an allen Beinen bei den „aristopedia“-Fliegen weist auf die pleiotropische Wirkung des Gens *arp* (verkürzte Bezeichnung für „aristopedia“) hin, welche letzterer also den Bau aller Glieder der meristischen Reihe des Insektes beeinflusst.



### Die Entwicklung.

Zwecks Studium der Frage, auf welche Weise das das plastische Merkmal „*aristopedia*“ hervorrufende Gen sich im Organismus manifestiert, dabei den normalen Entwicklungsgang störend, wurden folgende Experimente veranstaltet. Mehrere ♀♀ und ♂♂ von den „*aristopedia*“-Fliegen wurden in einem Probierglas untergebracht, in welches vorher ein Objektglas mit einer dünnen Schicht durchsichtigen, mit Hefe bestrichenen Agarfutters (slide-method) gelegt worden war. Das Probierglas wurde darauf in einem Thermostat mit konstanter Temperatur — 25° C gestellt. Nach Verlauf von 3 Stunden wurde das Probierglas herausgeholt und alle in dieser Zeit von den Fliegen abgelegten Eier vorsichtig mit einem Pinselchen abgenommen und auf feuchtes Filtrierpapier gebracht, welches letzteres in ein Probierglas mit demselben Futter gesteckt wurde. In diesem Probierglas krochen die Larven aus und entwickelten sich. Die Zeit der Aussetzung der Eier wurde notiert und von ihr an die Entwicklung der Larven gerechnet. Das Probierglas mit den herausgeholt



Abb. 15. Imaginalscheibe einer 2-tägigen Larve.  
a Normale Fliege, b „*aristopedia*“.

ausgeholt

Eiern wurde wieder im 25-gradigen Thermostat untergebracht. Zwecks Gewinnung einer größeren Anzahl von Eiern wurde das Experiment mehrere Male wiederholt. Nachdem die Larven ein bestimmtes Alter erreicht hatten, wurden sie mit der Carnoy-Flüssigkeit fixiert und in Paraffin eingebettet; die 6—8  $\mu$  dicken Schnitte wurden mit Hämalaun-Eosin gefärbt. Alle Zeichnungen sind mit Hilfe des Zeichenapparates auf der Höhe des Objektisches bei Okular I und Objektiv des 7. Systems von LEITZ hergestellt. Die Fixierung wurde auf dem Stadium der zwei-, drei-, viertägigen und der sich verpuppenden Larve vorgenommen. Die Puppen hingegen wurden um 3, 5, 10, 15 und 25 Stunden nach der Verpuppung fixiert. Auf 70% Alkohol folgte eine Bearbeitung mit Diaphanol. Parallel mit der Fixierung der „*aristopedia*“-Larven und -Puppen wurde eine völlig gleiche Fixierung normaler Larven und Puppen in völlig gleichen Verhältnissen und in denselben Entwicklungsstadien vorgenommen.

Die Segmentation der Imaginalscheiben der Antennen beginnt bei normalen Fliegen bei 25° C auf dem Stadium der 4—4 $\frac{1}{2}$ -tägigen Larve,

d. h. nicht lange vor der Verpuppung; abgeschlossen wird sie auf dem Stadium der 3—5stündigen Puppe. Die Segmentation der Imaginalscheiben der „aristopedia“-Antennen beginnt hingegen bedeutend früher, und zwar auf dem Stadium der 2tägigen Larve, bald nach Beginn der

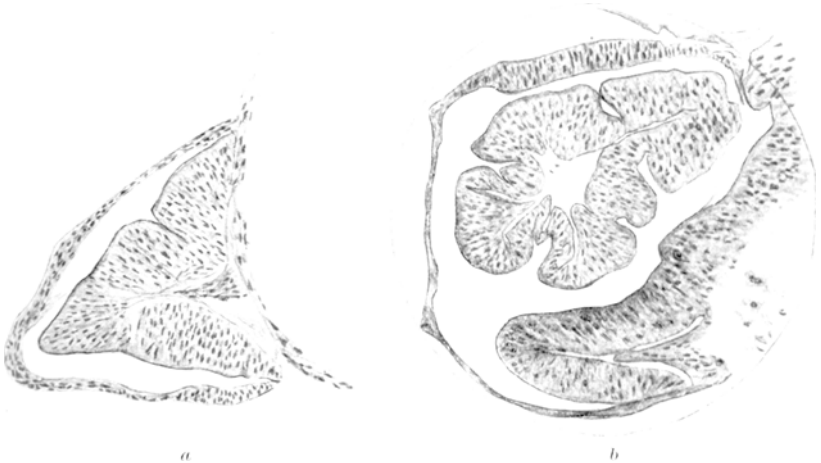


Abb. 16. Imaginalscheibe einer 4tägigen Larve. *a* Normale Fliege, *b* „aristopedia“.

Beinsegmentation (s. Abb. 15 *a* und *b*). Im Moment, da die Segmentation der normalen Antenne beginnt, d. h. wenn die erste Furche, die das erste Glied abgliedert, durchgeht (s. Abb. 16 *a* und *b*), hat sich die Scheibe der veränderten Antenne schon in fünf Glieder geteilt. Auf

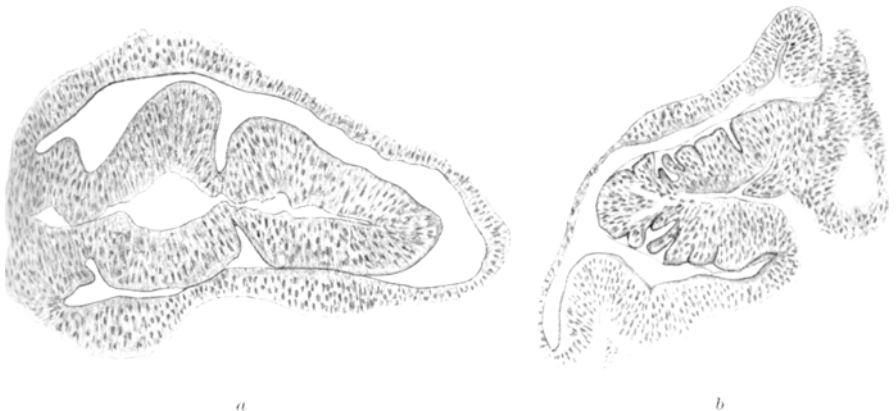


Abb. 17. Imaginalscheibe einer 3stündigen Puppe. *a* Normale Fliege, *b* „aristopedia“.

dem Stadium der 3stündigen Puppe wird die Segmentation wie der normalen so auch der veränderten Antenne abgeschlossen — die normale teilt sich in drei, die veränderte hingegen in sieben bis acht Glieder (s. Abbild. 17 *a* und *b*).

Die weitere Differenzierung der normalen Antenne besteht darin, daß sich der Distalabschnitt des dritten Gliedes in einen langen Fortsatz ausdehnt, der sich alsdann in die Arista umwandelt. Die nachfolgende

Entwicklung der „*aristopedia*“-Antenne besteht in der Ausdehnung und Formierung der Glieder des tarsalartigen Organs, wobei ihre Differenzierung in Richtung der Charaktermerkmale der Tarsen und nicht derjenigen der Antennen abläuft: die Glieder werden zylinderförmig, sie erwerben einen dicken Chitinmantel, auf dem

Ende des letzten Gliedes bilden sich Krallen und ein Haftläppchen, usw. (Abb. 18 a und b).

Somit kommt die Wirkung des Gens „*aristopedia*“ im Laufe der



Abb. 18 a. Antenne einer 25stündigen normalen Puppe.

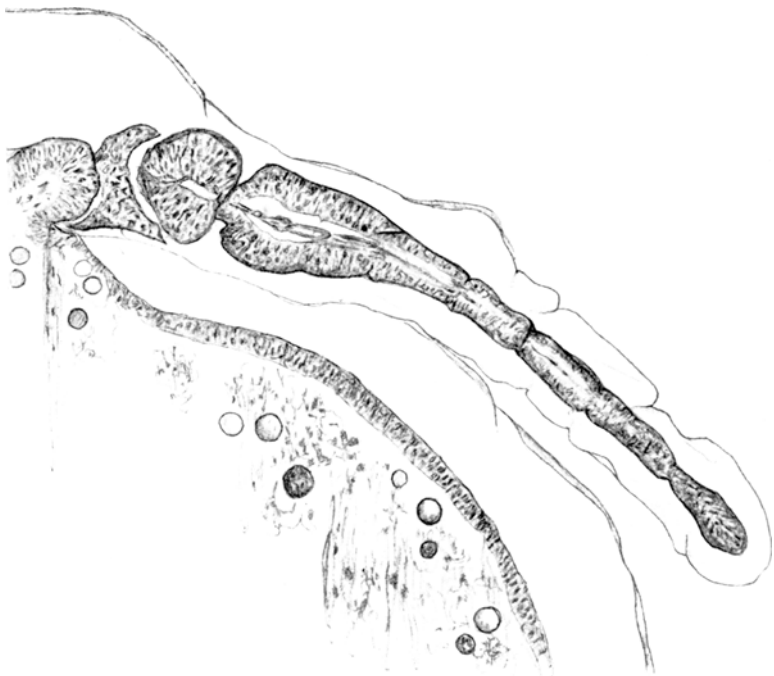


Abb. 18 b. Antenne einer 25stündigen „*aristopedia*“-Puppe.

embryonalen Entwicklung der Fliege in der Stimulation der Imaginalscheiben der Antennen zur Segmentation in einem früheren Entwicklungsstadium, und zwar schon zu Beginn der Beinsegmentation, zum Ausdruck, wie auch in der Lenkung der Differenzierung in Richtung der Tarsen- und nicht der Antennenentwicklung.

### Die Herkunft.

Die Genovariation „*aristopedia*“ wurde von mir während eines kollektiven Studiums des genotypischen Bestandes einer wilden Population von *Drosophila melanogaster* der Stadt Gelendjik im Kaukasus unter Leitung von S. S. TSHETVERIKOV gefunden. Sie erschien in der Nachkommenschaft eines wilden, aus dieser Population stammenden Weibchens.

Das wilde Stammweibchen wurde in Gelendjik gefangen und in ein Probierglas gesetzt. Phänotypisch sah dieses Weibchen nach allen Merkmalen normal aus. Die erste Generation von ihm war ebenfalls normal. Aus dieser Generation wurden alsdann zehn Kreuzungen eingerichtet, von welchen in zwei „*aristopedia*“-Fliegen erschienen.

Vom genetischen Standpunkt kann ein derartiges Auftreten eines rezessiven (wie dieses weiter gezeigt ist) Merkmals nach folgendem Schema erklärt werden (S. S. TSHETVERIKOV 36). Das wilde Weibchen oder eines von den Männchen, die jenes in der Natur befruchtet hatten, waren nach dem Gen *arp* heterozygot. In  $F_1$  tauchte eine gewisse Anzahl von heterozygoten Exemplaren auf. Bei der Kreuzung durch Inzucht konnten etliche Paare getroffen werden, in denen beide Fliegen nach dem Gen „*aristopedia*“ heterozygot waren. Derartige Kreuzungen gab es im gegebenen Falle zwei unter zehn. Der Charakter der Erscheinung des Merkmals zeigt, daß das Gen *arp* bei dem wilden Weibchen vorhanden war, d. h. in heterozygotem Zustande in der wilden Population der *Drosophila melanogaster* von Gelendjik enthalten war und im Laboratorium durch Inzucht ausgespalten wurde.

Die miteinander gekreuzten „*aristopedia*“-Fliegen gaben eine Linie, in der alle 100% der Fliegen verändert waren.

### Genetische Analyse.

Die Genovariation „*aristopedia*“ ist rezessiv. In  $F_1$  wurde durch Kreuzung eines „*aristopedia*“-Weibchens mit einem normalen Männchen eine normale Nachkommenschaft gewonnen. In  $F_2$ , die durch Kreuzung von Heterozygoten der ersten Generation entstand, war das Verhältnis der normalen zu den veränderten Fliegen gleich  $3,17 N : 0,83 arp$ . (s. Tabelle 1). Der teilweise Mangel an veränderten Fliegen ist auf die herabgesetzte Lebensfähigkeit der „*aristopedia*“-Fliegen zurückzuführen; dasselbe wurde auch bei der Kreuzung dieser Fliegen mit *Curly*-

Fliegen beobachtet. Aus den Resultaten der ersten Generation ist zu sehen, daß das Gen *arp* rezessiv und nicht mit dem Geschlecht verbunden ist.

Tabelle 1.  $P \text{♀} \frac{arp}{arp} \times \text{♂} +.$

$F_1$ 435 normal.		
$F_2$	+	<i>arp</i>
	1168	304

Das Verhältnis 3,17+ : 0,83 *arp*. Zur Bestimmung des unser Gen enthaltenden Chromosoms wurden „*aristopedia*“-Fliegen mit der Linie *Cy* gekreuzt. Heterozygote Männchen wurden mit „*aristopedia*“-Weibchen gekreuzt. Von dieser Kreuzung erhielten wir das Verhältnis I *arp* : I *arp Cy* : I *Cy* : I *N*, wie das auf Tabelle 2 zu sehen ist. Folglich liegt das Gen *arp* nicht im zweiten Chromosom.

Tabelle 2.  $\text{♀} \frac{arp}{arp} \times \text{♂} \frac{Cy \text{ } arp}{+ \quad +}.$

<i>Cy</i>	<i>arp</i>	<i>Cy arp</i>	+	Total
210	190	173	217	790

Weil es nach den negativen Ergebnissen mit dem I. und II. Chromosom am wahrscheinlichsten war, daß das Gen *arp* sich im III. Chromosom befindet, so wurde die Kreuzung so veranstaltet, daß es möglich wäre, zugleich das Chromosom und den Ort des Gens in ihm festzustellen. Zu diesem Zwecke wurden „*aristopedia*“-Fliegen mit Fliegen aus der Linie *H* gekreuzt und heterozygote Weibchen wieder mit *arp*-Männchen rückgekreuzt. Die so gewonnenen Ergebnisse zeigen, daß das Gen *arp* im III. Chromosom liegt. Die Kreuzungsangaben sind in Tabelle 3 angeführt. Die normale und *arp H*-Klasse machen 10,3% der ge-

Tabelle 3.  $\text{♀} \frac{arp \text{ } +}{+ \text{ } H} \times \text{♂} \frac{arp}{arp}.$

<i>H</i>	<i>arp</i>	<i>H arp</i>	+	Total
837	892	109	89	1927

$$\frac{198 \cdot 100}{1927} = 10,3 \%$$

wonnenen Fliegenmenge aus, d. h. diese Fliegen sind bestimmt durch crossingover und nicht auf dem Wege der einfachen MENDELschen Spaltung entstanden. Das Gen *arp* liegt folglich im dritten Chromosom, 10,3 Einheiten rechts oder links vom Gen *H*.

Zwecks genauerer Bestimmung des Ortes des Gens *arp* im III. Chromosom wurden *arp*-Fliegen mit Fliegen, die das rezessive Gen des III. Chromosoms *ro* besaßen, gekreuzt, und Weibchen-Heterozygoten aus  $F_1$ , mit Männchen-Analysatoren aus einer speziell erzeugten Linie *arp . ro* rückgekreuzt. Durch 19 Kreuzungen wurden 5750 Fliegen gewonnen, von welchen sich 1730 als zu den crossover-Klassen zugehörig erwiesen. Die Ergebnisse dieser Kreuzungsserie sind auf Tabelle 4 dar-

gestellt. Der crossover-Prozent zwischen *ro* und *arp* erwies sich gleich 30,1, d. h. größer als die crossover-Zahl zwischen *ro* und *H* 21,6 (Tabelle 4).

Tabelle 4. ♀  $\frac{+ ro}{arp +} \times \delta \frac{arp ro}{arp ro}$ .

<i>arp</i>	<i>ro</i>	<i>arp ro</i>	+	Total
2019	2000	792	938	5750
$\frac{1730 \cdot 100}{5750} = 30,1 \% + 1,5 \% = 31,6 \%$ .				

Das Gen *arp* liegt also links vom Gen Hairless. Auf der Strecke zwischen *ro* und *arp* konnte eine gewisse Anzahl von doppelten Crossings-overs stattfinden; zur Feststellung der genauen crossover-Zahl ist es deshalb notwendig, daß wir die Verbesserung auf doppelte Durchkreuzungen für den gegebenen Abschnitt einführen; diese beträgt 1,5%. Das Ergebnis ist: die Entfernung zwischen *ro* und *arp* = 31,6, d. h. das Gen *arp* liegt auf 59,5 nach den Angaben mit *ro*, oder auf 59,2 nach den Angaben mit *H*.

Das Gen *arp* liegt folglich auf dem 59,4 Punkt, d. h. in demselben Abschnitt des III. Chromosoms, in dem fast alle bekannten Gene bei *Drosophila melanogaster* konzentriert sind, die homöotische Veränderungen hervorrufen.

#### Zusammenfassung.

Das erbliche Merkmal „aristopedia“ bei *Drosophila melanogaster* stellt eine sich gut manifestierende rezessive Genovariation dar. Sein Gen liegt auf dem 59,4. Punkt des III. Chromosoms. Das Merkmal eignet sich besonders gut zur Arbeit, da es mit unbewaffnetem Auge zu unterscheiden ist. Die Genovariation entstand in natürlichen Verhältnissen, sie wurde in der wilden Population der *Drosophila melanogaster* in der Stadt Gelandjik (Kaukasus) gefunden.

Die Manifestierung des Merkmals besteht in einer Veränderung der Antennen; sie schwankt von der Reduktion des letzten Antennengliedes und der Arista bis zur hypertrophischen Vergrößerung der letzteren in einen gegliederten tarsenähnlichen Anhang. Diese Eigenschaft eines und desselben Gens, eine äußerst positiven, so auch einen äußerst negativen Effekt hervorzurufen, ist eine höchst interessante Eigentümlichkeit einiger genetischen Faktoren.

Das tarsenähnliche Organ stellt einen Anhang am Distalende des dritten Antennengliedes dar, welches sich an einen chitinösen Auswuchs angliedert. Die Glieder des Anhanges haben auch einen harten Chitinmantel und sind mit starken Borsten bedeckt, die genau sowie auf den Gliedern der Tarsen in Reihen geordnet sind. Der Anhang besteht aus 3—5 Gliedern, außer den 3 Gliedern der Antenne. Das letzte Glied ist voll-

kommen dem letzten Tarsusglied ähnlich. Es trägt Krallen und ein pulvillum. Auf der veränderten Antenne bleibt das der normalen Antenne eigentümliche Sinnesorgan erhalten.

Die Genovariation „*aristopedia*“ ist als Ersatz eines Gliedes der meristischen Reihe (der Antenne) durch ein anderes Glied (den Tarsus) aufzufassen, d. h. sie stellt einen typischen Fall der Erbhomöosis dar und kann als Beweis für die Homologie der Arista und des Tarsus dienen.

Außer der Veränderung der Antennen findet bei den „*aristopedia*“-Fliegen eine parallele Veränderung der Beine statt, die sich in einer Verringerung der Zahl der Tarsenglieder äußert. Somit ist die Genovariation „*aristopedia*“ pleiotropisch.

Die gegebene Erbhomöosis ist einer ganzen Reihe von ähnlichen homöotischen Veränderungen analog, die auf dem Wege der Regeneration nach der Exstirpation des betreffenden Organs entstehen. Somit ist die Reaktion des Organismus auf Veränderungen in der Erbmasse und auf äußere Impulse (Exstirpation im gegebenen Falle) gleich.

Die Wirkung des „*aristopedia*“-Gens kommt während der Embryonalentwicklung darin zum Ausdruck, daß die Imaginalscheiben der Antennen in einer früheren Entwicklungsperiode zur Segmentierung stimuliert werden, und zwar auf dem Stadium der Beinsegmentierung. Die Differenzierung des Organs findet ebenfalls in der Entwicklungsweise der Beine und nicht der der Antennen statt.

Die Entstehung einer derartigen Veränderung bei *Drosophila melanogaster* liefert den Beweis dafür, daß sogar die meristischen Anlagen von derartig hochdifferenzierten Organismen, wie der Dipteren, die Fähigkeiten behalten, ihre Entwicklungsrichtung zu ändern und sich in ihr Homologon zu verwandeln. Die Genovariation „*aristopedia*“ ist ein Beweis für die Isopotenzialität der Anlagen bei den Dipteren.

Die Erbveränderung „*aristopedia*“ stellt eine Störung des Merkmalkomplexes einer Art, ja, sogar einer noch höheren Kategorie dar. Die Genovariationen rufen also nicht nur im Rahmen der Art Veränderungen hervor, sondern sie können den veränderten Organismus auch über die Grenzen einer taxonomischen Einheit höherer Ordnung hinausführen.

### Literaturverzeichnis.

1. Astauroff, B. (1927): Studien über die erbliche Veränderung der Halteren bei *Drosophila melanogaster* Schien. J. de Biol. expér., Sér. A, 3, Nr 1—2 (russ.).
- 2. Bateson, W. (1894): Materials for the study of variation. London.
3. Bengtsson, S. (1905): Zur Morphologie des Insektenkopfes. Zool. Anz. 29, Nr 15.
- 4. Biberhofer, R. (1905): Über Regeneration des dritten Maxillipedes beim Flußkreb (Artacus fluviatilis). Arch. Entw.mechan. 19.
5. Borchardt, Eva (1927): Beitrag zur heteromorphen Regeneration bei *Dixippus morosus*. Roux' Arch. 110, H. 2.
- 6. Brecher, L. (1924): Die Bedingungen für Fühlerfüße bei *Dixippus morosus*. Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.mechan. 102.
- 7. Bridges, C.

- (1922): The origin of variations in sexual and sex-limited characters. Amer. Naturalist 56. — 8. **Bridges, C. and Morgan, Th.** (1913): The third chromosome group of mutant characters of *Drosophila melanogaster*. Carnegie Inst. Washington. — 9. **Brindley, H.** (1897): On the regeneration of the legs in the Blattidae. Proc. zool. Soc. S. 903. — 10. **Chantran, S.** (1873): Expériences sur la régénération des yeux chez les écrevisses. C. r. Acad. Sci. 76. — 11. **Cuénot** (1921): Régénération des pattes à la place d'antennes sectionnées chez un Phasme. Ebenda 172, Nr 16. — 12. **Doumerc, A.** (1834): Notice sur quelques monstruosités entomologiques. Ann. Soc. entomol. France 3. — 13. **Eggers, F.** (1924): Zur Kenntnis der antennalen stiftführenden Sinnesorgane der Insekten. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 2, H. 3/4. — 14. **Hauser, G.** (1880): Physiologische und histologische Untersuchungen über die Geruchsorgane der Insekten. Z. Zool. 34. — 15. **Herbst, C.** (1896): Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. Arch. Entw.mechan. 2. — 16. **Hofer** (1894): Ein Krebs mit einer Extremität statt eines Stielauges. Verh. dtsh. zool. Ges. — 17. **Hoge, M. A.** (1915): The influence of temperature on the development of a mendelian character. J. of exper. Zool. 18. — 18. **Janda, V.** (1913): Fühlerähnliche Heteromorphosen an Stelle von Augen bei *Stylopyga orientalis* and *Tenebrio molitor*. Arch. Entw.mechan. 36. — 19. **Komai, P.** (1926): Crippled, a new mutant character of *Drosophila melanogaster* and its inheritance. Genetics 11. — 20. **Kratz, G.** (1876): Über eine merkwürdige Monstruosität bei *Cymbeax axillaris* (Hymenoptera). Dtsch. entomol. Z. 20. — 21. **Kriechbaumer, J.** (1889): Höchst merkwürdige Mißbildung eines Fühlers von *Bombus variabilis*. Entomol. Nachr.-J. 15. — 22. **Kříženecky, J.** (1914): Über Restitutionserscheinungen an Stelle von Augen bei *Tenebrio*-Larven nach Zerstörung der optischen Ganglien. Arch. Entw.mechan. 37, H. 4. — 23. **Lebedinsky, X.** (1925): Die Isopotenz allgemeinhomologer Körperteile des Metazoenorganismus. Abh. theor. Biol. H. 22. — 24. **Liebermann, A.** (1925): Correlation zwischen den antennalen Geruchsorganen und der Biologie der Musciden. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 5. — 25. **Lowne, B. Th.** (1893—95): The anatomy, physiology, morphology and development of the blow-fly (*Callifora erythrocephala*). London. — 26. **Mayer, P.** (1878/79): Sopra certi organi di senso nelle antenne dei Ditteri. Atti Accad. d. Lincei Anno 776. — 27. **Megusar, F.** (1907): Regeneration der Tentakel und des Auges bei der Spitzschlamm Schnecke (*Limnea*). Arch. Entw.mechan. 25. — 28. **Milne-Edwards** (1864): Sur un cas de transformation du pédoncule oculaire en une antenne observé chez une languste. C. r. Acad. Sci. 59. — 29. **Morgan, Th., Bridges, C. and Sturtevant, A.** (1925): The Genetics of *Drosophila*. S. Gravenhage, M. Nijhoff. — 30. **Przibram, H.** (1909): Experimental-Zoologie. 2. Regeneration. Leipzig und Wien. — 31. (1910): Die Homöosis bei Arthropoden. Arch. Entw.mechan. 29. — 32. (1925): Fangbeine als Regenerate. Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.mechan. 102. — 33. **Röhler, E.** (1905): Zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Dipteren. Zool. Anz. 30. — 34. **Schmidt-Jensen, O. H.** (1913): Homeotisk Regeneration af Antennes hos en Phasmidæ *Carausius morosus*. Videns. med. d. natur. foren. 65. — 35. **Schultz, E.** (1905): Über atavistische Regeneration bei Flußkrebsen. Arch. Entw.mechan. 20. — 36. **Philippshenko, J.** (1912): Razvitie Isotomi (*Isotoma cinerea* Nic.). Petersburg (russ.). — 37. **Tornier, G.** (1900): Das Entstehen von Käfermißbildungen, besonders Hyperantennie und Hypermelie. Arch. Entw.mechan. 9. — 38. **Weismann, A.** (1864): Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an *Musca vomitoria* und *Sarcophaga carnaria*. Z. Zool. 14. — 39. **Werber, J.** (1904): Regeneration des exstirpierten Fühlers und Auges beim Mehlkäfer (*Tenebrio molitor*). Arch. Entw.-mechan. 19. — 40. **Wheeler, W. M.** (1896): An antenniform appendage in *Dilophus tibialis* Loew. Ebenda 3.