

Zur Evolution der Geschlechtsbestimmung bei *Cylisticus convexus* (Deg.) (Crust. Isop.)

DE LATTINS¹ umfangreiche Kreuzungsexperimente zur Analyse der Geschlechtsvererbung bei dem Oniscoiden *Cylisticus convexus* führten zu der Feststellung, dass für diese Spezies die Existenz eines XY-Mechanismus ausgeschlossen werden muss. Vielmehr erfolgt hier die Geschlechtsbestimmung, wie es auch bei anderen Isopoden der Fall ist²⁻⁵, auf der Grundlage polygener GB⁶, d.h. durch ein System additiv wirkender Geschlechtsrealisatoren, die \pm über das gesamte Genom verteilt lokalisiert sind und voneinander unabhängig vererbt werden. Charakteristisch für diesen Modus ist u.a., dass in den einzelnen Nachkommenschaften die Geschlechter in äusserst unterschiedlichen Relationen erscheinen, wobei weit von 1:1 abweichende Verteilungen in relativ grosser Anzahl vorkommen. Auf dieser Basis kommt durch einen speziellen Mechanismus in einem der von DE LATTIN isolierten Stämme Monogenie zustande. Hier werden also praktisch ausschliesslich Würfe erzeugt, die entweder nur ♀♀ oder nur ♂♂ enthalten. Im Gesamtmaterial DE LATTINS wird dadurch die schon für die polygene GB allein typische Variabilität der Geschlechtsverhältnisse noch bedeutend erhöht.

In eigenen Zuchten von *C. convexus*, deren Ausgangstiere bei Karlsruhe⁷ bzw. bei Yeniköy (Bosporus)⁸ gesammelt worden waren, fanden sich nun ♀♀ und ♂♂ stets im Verhältnis 1:1. Zur Sicherung des Zufallsbefundes wurden eine Reihe von Inzuchten aus den beiden Herkunftsfamilien angesetzt sowie Kreuzungen zwischen Angehörigen beider Populationen durchgeführt. Die Auszählungsergebnisse wurden statistisch geprüft, indem für jede der drei Serien nach dem χ^2 -Verfahren die Homogenität gesichert sowie die Übereinstimmung der Gesamtzahlen mit der 1:1-Erwartung festgestellt wurden (Tabelle). Die Berechnungen bestätigen die aus dem Auszählen der einzelnen Würfe gewonnene Vermutung, dass die Determination der Geschlechter bei diesen Tieren im Verhältnis 1:1 erfolgt. Der Unterschied gegenüber DE LATTINS polygen geschlechtsdeterminiertem Stamm wird sichtbar, wenn die relativen Häufigkeiten der in den Einzelzuchten gefundenen Geschlechterrelationen einander gegenübergestellt werden (Figur 1).

Die unerwartete Regelmässigkeit der 1:1-Geschlechterverteilung in den neuen Zuchten von *Cylisticus* wird verständlich als Konsequenz aus DE LATTINS Vorstellungen über die Evolution der GB bei den Isopoden¹, die er auf Grund seiner Untersuchungen an *Cylisticus* und anderen Asseln entwickelt hat. Gonochorismus hat sich danach bei den Isopoden aus dem ursprünglichen Zustand des Hermaphroditismus zuerst auf der Grundlage modifikatorischer GB herausgebildet. Indem auf diesen labilen Determinationsmodus verschiedene Gene Einfluss gewannen, kam ein System geschlechtsbestimmender Erbfaktoren zustande, dessen Elemente herkunftsgemäss \pm über alle Chromosomen verteilt und nicht wie bei dem bekannten XY-Schema auf bestimmte Chromosomen konzentriert sind. Diese polygene GB ist der gegenwärtig bei den Isopoden allgemein verbreitete GB-Modus. Bei *Cylisticus* ist nun ebenso wie bei vielen anderen Arten eine Entwicklung darüberhinaus erfolgt, und zwar in der Weise, dass spezielle Monogeniemechanismen entstanden⁹⁻¹¹. Dies schien zugleich nach den beim Entwurf der skizzierten Theorie vorliegenden Daten die einzige Richtung der Evolution aus der polygenen GB zu sein. Ausgehend von diesen Vorstellungen kann die Existenz von Linien mit gesetzmässiger 1:1-Geschlechterverteilung bei *C. convexus* als Resultat einer Entwicklung zu einem

Gonosomenmechanismus aus der polygenen GB gedeutet werden. Prinzipiell ist ja bei durchgehendem Vorkommen des 1:1-Geschlechtsverhältnisses das Wirken eines XY-Mechanismus¹² anzunehmen, auch wenn weder geschlechtsgebundene Vererbung¹³ noch cytologische Daten¹⁴ als weitere Argumente dafür herangezogen werden können. Aber es lassen sich für die vorgeschlagene Deutung eine ganze Reihe von neueren Befunden an verschiedenen Isopodenspezies anführen. Zunächst wird die Grundvoraussetzung dafür, nämlich die Auffassung, dass bei den Isopoden der Weg von polygener GB zum XY-Mechanismus führt und nicht etwa umgekehrt, durch die Tatsache als richtig erwiesen, dass jeweils ganz unterschiedliche Gonosomenmechanismen analysiert wurden,

| Herkunft | Ansätze | Gesamtergebnis | | α -Homogenität | α -1:1-Erwartung |
|-----------|-------------------------|----------------|-----|-----------------------|-------------------------|
| | | ♀♀ | ♂♂ | | |
| Karlsruhe | 20 Inzuchten | 398 | 388 | ca. 40% | ca. 65% |
| Yeniköy | 30 Inzuchten | 430 | 415 | ca. 35% | ca. 60% |
| — | 16 Interpop.-Kreuzungen | 306 | 286 | ca. 50% | ca. 40% |

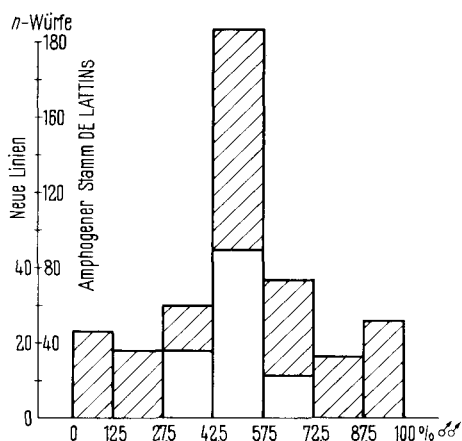


Fig. 1. ♂♂-Prozente in Inzuchtnachkommenschaften von *Cylisticus convexus*. Weiss = Linien mit 1:1-Geschlechtsverhältnis; schraffiert = polygen geschlechtsdeterminierter Stamm (die Werte wurden aus der Tabelle bei DE LATTIN¹ zusammengestellt). Nur in dem polygen geschlechtsdeterminierten Stamm reicht die Variabilität in den ♂♂-Prozenten über den ganzen Bereich von 0–100%.

¹ G. DE LATTIN, Z. VererbLehre 84, 536 (1952).

² G. DE LATTIN, Z. VererbLehre 84, 1 (1951).

³ I. SEITZ, Dissertation Mainz (1954).

⁴ G. VITAGLIANO TADINI, Atti Accad. naz. Lincei 34, 8, 573 (1963).

⁵ J.-J. LEGRAND, C. r. Acad. Sci. Paris 243, 1565 (1956).

⁶ C. KOSSWIG, Naturw. Rdsch. 18, 392 (1965).

⁷ Fräulein Dr. H. TEICHMANN danke ich für die Überlassung von Tieren aus ihren Zuchten.

⁸ Der Universität Istanbul verdanke ich durch ein Stipendium die Möglichkeit, die Tiere zu sammeln.

⁹ G. JOHNSON, Bull. biol. Fr. Belg. 95, 177 (1961).

¹⁰ W. LUEKEN, Z. wiss. Zool. 166, 252 (1962).

¹¹ A. VANDEL, Bull. biol. Fr. Belg. 75, 316 (1941).

¹² A. HEILBRONN und C. KOSSWIG, Principia genetica (Paul Parey, Hamburg und Berlin 1965).

¹³ G. DE LATTIN, Zool. Anz. 160, 313 (1958).

¹⁴ H. TEICHMANN, Mitt. zool. Mus. Hamburg 60, 1 (1962).

wo es inzwischen bei Isopoden gelang, näheren Aufschluss zu gewinnen: Bei *Armadillidium vulgare*^{10,15} und *A. nasatum*^{10,16} sowie bei *Tecticeps*¹⁷ wurde Heterogamete der ♂♂ gefunden, bei *Idotea balthica*¹⁸ und *Porcellio dilatatus*¹⁹ dagegen Heterogamete der ♀♀, dasselbe zwar auch bei *Jaera marina*²⁰, als weitere Besonderheit hier jedoch mit multiplem X. Ausserdem spricht für die Annahme, dass Gonosomenmechanismen bei Isopoden Neuentwicklungen darstellen, der Umstand, dass in mehreren der ohnehin seltenen Fälle in die Determination

des Geschlechts durch die Gonosomen andere Faktoren noch eingreifen: autosomale Geschlechtsrealisatoren bei *Idotea*¹⁸ sowie bei *A. nasatum*¹⁶, Umwelteinflüsse, und zwar die Tageslänge, bei *A. vulgare*²¹. Und in die gleiche Richtung weist schliesslich die Beschränkung der Gonosomenmechanismen auf bestimmte Populationen einer Art. Hierin steht *C. convexus* nicht allein: Bei *A. vulgare* wurden ganz extreme Unterschiede zwischen Populationen in bezug auf die GB festgestellt¹⁰, die sich schon in den Würfen der ♀♀ aus dem Freiland zeigen (Figur 2). Auch die Befunde bei *Haplophthalmus danicus*⁹ sind vielleicht vergleichbar.

Summary. In two strains of *C. convexus*, an Isopod which is known to be sex-determined by a polygenic system, monofactorial sex determination has been found. This is considered to be the result of an evolutionary step from polygenic to gonosomal sex determination within the species.

W. LUEKEN

Genetisches Institut der Justus-Liebig-Universität,
63 Giessen (Deutschland), 7. April 1966.

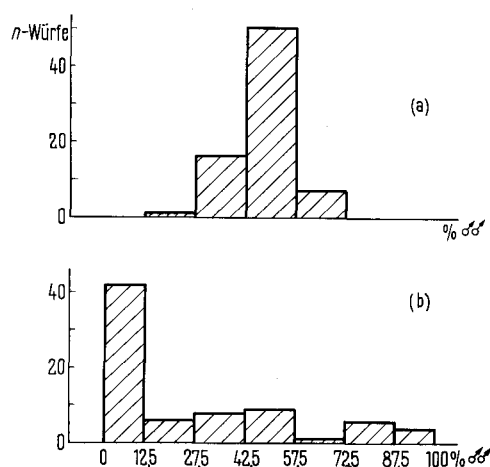


Fig. 2. ♂-Prozente in Würfen der ♀♀ aus dem Freiland von *Armadillidium vulgare*. (a) Aus den Populationen Lüneburg und Lauenburg; (b) aus der Population Lägerdorf.

¹⁵ W. LUEKEN, unveröffentlicht.

¹⁶ W. LUEKEN, Z. VererbLehre 97, 345 (1966).

¹⁷ H. NIYAMA, Int. J. Cytol. 21, 38 (1956).

¹⁸ E. TINTURIER-HAMELIN, Cah. Biol. mar. 4, 473 (1963).

¹⁹ J.-J. LEGRAND, C. r. Soc. Biol. 158, 340 (1964).

²⁰ H. STAIGER und CH. BOCQUET, Experientia 10, 64 (1954).

²¹ C. BECKER-CARUS, Verh. dt. zool. Ges. Jena (1965), im Druck.

Block to Pseudopregnancy in Mice Caused by Exposure to Male Urine

An olfactory block to pregnancy in newly-mated mice, caused by the proximity of males, especially males belonging to a different (alien) strain from the stud male, has been described by BRUCE^{1,2}. Neither pregnancy nor pseudopregnancy (the expected result of an infertile mating) ensues as a result of exposure to males, and the female returns to oestrus as though mating has not occurred. Recent work suggests that the pheromones responsible for causing the pregnancy block are excreted in the urine of males^{3,4} and are associated with androgens directly or indirectly through some androgen dependent gland⁵. However, no experiments directly concerned with the effect of males on pseudopregnant females have been reported previously, and the present report deals with the effect of alien male urine on females made pseudopregnant by mating with vasectomized males.

All females and the vasectomized males were albinos of the Parkes strain. Females were separated from the stud male when the vaginal plug was found (day 0) and housed singly. 24 h later (day 1 of pseudopregnancy) the females received one of the following treatments: (1) exposure to fresh urine from 12 CBA males on days 1–3 post coitum, in the arrangement described elsewhere⁴; (2) exposure to the same situation as in the previous case, except that

urine from CBA males was prevented from reaching the females (urine controls); or (3) left undisturbed after separation from the vasectomized males. Daily vaginal smears were examined from all females up to day 7 post coitum, and, as in the case of pregnancy block^{2,4}, a return of vaginal cornification within this period was taken to indicate a pseudopregnancy failure. The results are summarized in the Table.

Effect of alien male urine on pseudopregnant females

| Treatment | Proportion and % of females with pseudopregnancy block | Proportion and % of females remaining pseudopregnant |
|--------------------|--|--|
| Urine of CBA males | 48/54 (89%) | 6/54 (11%) |
| Urine controls | 10/54 (19%) | 44/54 (81%) |
| Undisturbed | 2/10 (20%) | 8/10 (80%) |

¹ H. M. BRUCE, Nature 184, 105 (1959).

² H. M. BRUCE, J. Reprod. Fert. 7, 96 (1960).

³ C. J. DOMINIC, J. Reprod. Fert. 8, 266 (1964).

⁴ C. J. DOMINIC, J. Reprod. Fert. 11, in press (1966).

⁵ C. J. DOMINIC, J. Reprod. Fert. 10, 469 (1965).