

DAS ZAHLENVERHÄLTNIS DER GESCHLECHTER
IN ZUCHTPOPULATIONEN DER KLEIDERLAUS
(*PEDICULUS CORPORIS* DE GEER, ANOPLURA).

Von

FRITZ P. MÜLLER.

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 18. Januar 1949.)

Inhalt.

I. Einleitung S. 285. — II. Zuchtmethode S. 285. — III. Die benutzten Läusestämme S. 286. — IV. Das Geschlechterverhältnis bei normaler Zuchthaltung und bei verschlechterten Ernährungsbedingungen S. 288. — a) Beobachtungen an dem HASEschen Läusestamm S. 288. — b) Beobachtungen an Stamm II S. 289. — V. Für die beobachteten Zahlenverhältnisse und Verschiebungen des Geschlechterverhältnisses in Frage kommende Ursachen S. 293. — Zusammenfassung S. 298. — Literatur S. 299.

I. Einleitung.

Die Angaben, die über das Zahlenverhältnis der Geschlechter bei der Kleiderlaus (*Pediculus corporis* DE GEER = *vestimenti* NITZSCH) und bei der nahe verwandten Kopflaus (*Pediculus capitis* DE GEER) veröffentlicht wurden (HASE 1915, KEILIN und NUTTALL 1919, BUXTON 1939, MELLANBY 1942), weichen sowohl in Laboratoriumszuchten als auch in natürlichen Populationen stark voneinander ab. Der Anteil des einen Geschlechts wurde oft in beträchtlichem Maße entweder über oder unter 50% der Vollkerfe gefunden. BUXTON beobachtete außerdem im Verlauf von Zuchten Schwankungen in der Zeit. Die Feststellungen der genannten Autoren sollen am Schluß dieser Arbeit im Zusammenhang mit eigenen Beobachtungen besprochen werden. Dabei soll versucht werden, die Ursachen für das in den meisten Fällen nicht dem Zahlenverhältnis ♂♂ : ♀♀ = 1 : 1 entsprechende Geschlechterverhältnis, wie es auf Grund des genetischen Geschlechtsdeterminismus zu erwarten wäre, aufzuzeigen.

Die Gelegenheit für die vorliegenden Untersuchungen ergab sich bei der Durchführung umfangreicher, für Mittelprüfungen benötigter Kleiderlauszuchten, die zeitweise bis zu 30000 Tiere umfaßten, im Laboratorium von Herrn Prof. HASE, dem an dieser Stelle für gewährte Unterstützung bestens gedankt sei.

II. Zuchtmethode.

Zur Haltung der Läuse wurden Holzkäfige der von HASE (1929) beschriebenen Form mit 20 Löchern benutzt, deren Boden mit einer 26 Fäden auf 1 cm zählenden Müllergaze bespannt war. Im allgemeinen erwiesen sich täglich 2 Fütterungen, um 8 Uhr und am späten Nachmittag, als ausreichend. Dabei wurden die Zuchtkästen 45 Min. lang den Blutspendern an den Ober- oder Unterschenkel angesetzt. Die Aufbewahrung der mit Läusen besetzten Kästen außerhalb der Fütterzeiten erfolgte im elektrischen Brutschrank bei 29°.

Für die Gewinnung der zur Weiterzucht benötigten Eier wurden in die mit Imagines, 1 ♂ auf 4 ♀♀, besetzten Käfiglöcher Plättchen aus dunklem Wollstoff von etwa 5 mm Ø eingebracht und in Abständen von 1 oder 2 Tagen erneuert. Zur Weiterzucht dienten nur diejenigen Eier, die von den ♀♀ vom 6. bis zum 12. Tage ihres Imaginalebens abgelegt wurden. Das Einhalten dieser Begrenzung erwies sich als notwendig, da die Benutzung sämtlicher Eier, die von den in den Versuchen befindlichen ♀♀ abgelegt wurden, eine erhebliche Erschwerung der Beobachtungen infolge zu starken Überschneidens der Generationen mit sich gebracht hätte, außerdem mit einer Fehlerquelle zu rechnen war, wenn das Zahlenverhältnis der

Geschlechter bei den von jüngeren ♀♀ gewonnenen Eiern ein anderes ist als bei denen der älteren ♀♀. Nach Abb. 1 ist es, auch unter Berücksichtigung der bei den ♀ Larven etwas kürzeren Entwicklungszeit, sehr wahrscheinlich, daß die von jüngeren ♀♀ abgelegten Eier Imagines mit einem höheren ♀ Anteil liefern. Die Eier wurden im elektrischen Thermostaten bei 34° bebrütet.

Die Junglarven wurden möglichst bald nach Verlassen der Eihüllen täglich mehrere Male gesammelt. Sie wurden für diejenigen Versuche, bei denen die Anzahl der angesetzten, frisch geschlüpften Larven ermittelt wurde, mit einer spitzen Pinzette von den Tuchplättchen

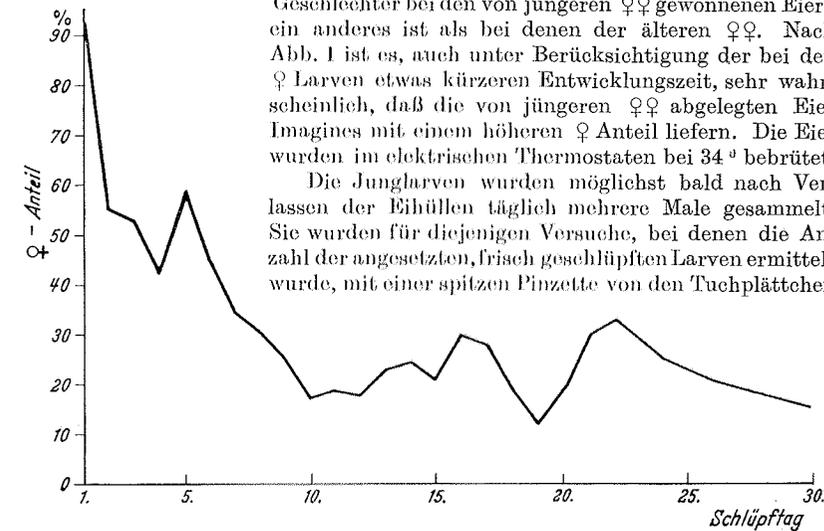


Abb. 1. Verteilung der Geschlechter innerhalb der Generation bei den Nachkommen von 5 ♂♂ und 20 ♀♀, die sich am gleichen Tage zu Imagines gehäutet hatten.

abgenommen. Für die neben den Versuchen laufende Massenzucht wurden die in großen Mengen benötigten Junglarven durch ein zeitsparendes Verfahren, welches das Anfassen eines jeden einzelnen Tieres mit der Pinzette überflüssig machte, von den Eiern abgetrennt. Hierzu wurden die mit schlüpfreifen Eiern behafteten Tuchplättchen in einer offenen Petrischale auf ein umgestülptes Glasschälchen gelegt und in dieser Weise weiterhin bei 34° aufbewahrt. Die bei dieser Temperatur sehr lebhaften Junglarven sammelten sich sehr bald auf dem Boden der Petrischale an (Abb. 2). Dort konnten sie zusammengeklopft und in Knäueln entfernt werden. Die erste Fütterung der Junglarven erfolgte auf der bloßen Haut. Unmittelbar nach dieser wurden sie in die Zuchtkästen gesetzt, so daß die Tiere später als Larven oder Imagines bei jeder Blutaufnahme durch die Gaze des Bodens hindurchstecken mußten.

Das Auszählen der geschlüpften Vollkerfe fand täglich um 10 Uhr statt.

III. Die benutzten Läusestämme.

Beim Beginn der Untersuchungen Ende 1944 stand ein Kopflausstamm zur Verfügung, im folgenden mit „HASEScher Läusestamm“ bezeichnet, der in der oben beschriebenen Art seit 1939 im Labora-

torium gehalten worden war und sich an die durch die Zuchtmethode gegebenen Lebensbedingungen gut angepaßt hatte. Bei ihm war die Larvensterblichkeit gering und die Haltung verhältnismäßig einfach. Das Geschlechterverhältnis war nach Auszählungen frisch geschlüpfter Imagines in der zweiten Hälfte des Jahres 1944 und Anfang 1945 etwa 1:1 oder nur wenig davon verschieden. Der HASESche Läusestamm wurde bis zum April 1945 in der Zucht gehalten.

Zum Aufbau eines neuen Läusestammes, der unter dem Namen „Stamm II“ geführt wird, wurde Ende Februar 1946 aus einer Berliner Desinfektionsanstalt Kleiderlausmaterial bezogen, von dem 13 ♂♂ und 45 ♀♀ für die Weiterzucht benutzt wurden. Diese wurden bei 29° in einem offenen Glasschälchen auf dunklem Wollstoff gehalten und zweimal täglich auf der bloßen Haut gefüttert. Die von ihnen gewonnenen Eier wurden bei 34° bebrütet und die daraus geschlüpften Junglarven nach erstmaliger Fütterung auf der bloßen Haut in die Zuchtkästen gesetzt. Die weitere Zuchtmethode war dann zunächst die gleiche wie bei dem früher benutzten HASESchen Läusestamm.

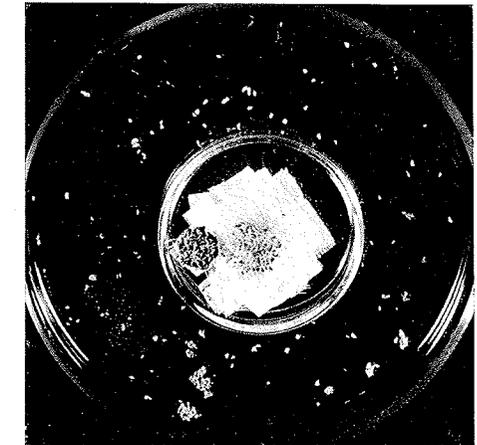


Abb. 2. Vereinfachtes Verfahren zum Abtrennen der Junglarven von den Eiern. Erklärung im Text.

Die erste Nachkommengeneration der Wildläuse lieferte 1238 Imagines, von diesen waren 594 (48%) ♂♂ und 644 (52%) ♀♀, unter denen sich die Elterntiere der Generation Nr. 1 der Tabelle 3 und der Abb. 4 befanden. Von Stamm II wurden 26 aufeinanderfolgende Generationen durchgezüchtet. Die ersten Junglarven von Generation I schlüpften am 30. 3. 46, die letzten Imagines von Generation 26 am 14. 3. 48.

Stamm II war wesentlich schwieriger in der Zucht zu halten als der HASESche Läusestamm, von dem er sich durch eine geringere Vitalität unterschied. Die Larvensterblichkeit war im Durchschnitt größer, die Vollkerfe wurden viel weniger oft als bei dem HASESchen Läusestamm beim Kopulieren beobachtet. Außerdem waren die Tiere in Stamm II deutlich kleiner; Messungen wurden hierüber jedoch nicht angestellt, da die Vergleichszahlen von dem früher benutzten HASESchen Läusestamm fehlten. Die von älteren ♀♀ abgelegten Eier waren bei Stamm II zu einem auffallend großen Teil nicht entwicklungsfähig.

IV. Das Geschlechterverhältnis bei normaler Zuchthaltung und bei verschlechterten Ernährungsbedingungen.

a) Beobachtungen an dem HASESchen Läusestamm.

Dem HASESchen Läusestamm wurden am 3. 11. 44 zwei Portionen Junglarven zu je 250 Tieren unmittelbar nach dem Schlüpfen entnommen und die eine Gruppe bei normaler Zuchthaltung, die andere

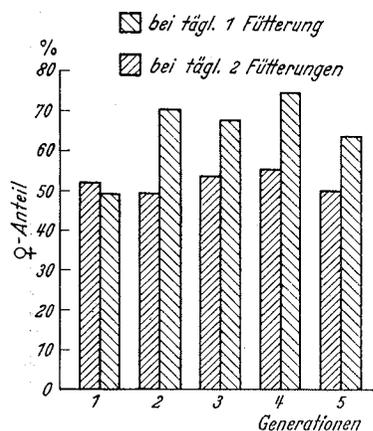


Abb. 3. Der ♀ Anteil in den 5 Generationen des HASESchen Läusestammes bei täglich 1 und 2 Fütterungen.

bei nur einer täglichen Fütterung weiterbeobachtet. Beide Gruppen lieferten Imagines, bei denen die Anteile beider Geschlechter ungefähr je 50% betragen, jedenfalls lag das Zahlenverhältnis von 50% ♂♂:50% ♀♀ noch innerhalb der theoretisch gestatteten Fehlergrenze bei einer Erwartung der im Versuch gewonnenen Zahlenverhältnisse (Tabelle 1 und 2). Dieses Bild änderte sich jedoch bei den nachfolgenden Generationen. Während in dem Versuch mit normaler Zuchthaltung das Zahlenverhältnis sich nur unwesentlich änderte — nur die bei Generation 4 gefundenen Werte liegen etwas außerhalb einer bei Verwirklichung des mechanischen Geschlechterverhältnisses noch in Frage kommenden Fehlergrenze —, zeigten die Imagines in dem Versuch mit nur täglich einmaliger

Tabelle 1. Geschlechterverhältnis des HASESchen Läusestammes bei Fütterung täglich zweimal.

| Generation | ♂♂ Anzahl | ♀♀ Anzahl | ♂♂ + ♀♀ zusammen | ♂♂ % | ♀♀ % | m |
|------------|-----------|-----------|------------------|------|------|-------|
| 1 | 99 | 108 | 207 | 47,8 | 52,2 | ± 3,5 |
| 2 | 458 | 445 | 903 | 50,7 | 49,3 | ± 1,7 |
| 3 | 158 | 180 | 338 | 46,8 | 53,2 | ± 2,7 |
| 4 | 271 | 343 | 614 | 44,1 | 55,9 | ± 2,0 |
| 5 | 1608 | 1578 | 3186 | 50,5 | 49,5 | ± 0,9 |

Tabelle 2. Geschlechterverhältnis des HASESchen Läusestammes bei Fütterung täglich einmal.

| Generation | ♂♂ Anzahl | ♀♀ Anzahl | ♂♂ + ♀♀ zusammen | ♂♂ % | ♀♀ % | m |
|------------|-----------|-----------|------------------|------|------|-------|
| 1 | 111 | 107 | 218 | 50,9 | 49,1 | ± 3,4 |
| 2 | 81 | 195 | 276 | 29,4 | 70,6 | ± 2,7 |
| 3 | 99 | 166 | 265 | 37,4 | 62,6 | ± 3,0 |
| 4 | 18 | 52 | 70 | 25,7 | 74,3 | ± 5,2 |
| 5 | 69 | 118 | 187 | 36,9 | 63,1 | ± 3,5 |

Blutaufnahme einen deutlich herabgesetzten ♂ Anteil. Wie aus Tabelle 2 ersichtlich ist, sind die für die Generationen 2—5 gewonnenen Zahlen statistisch gesichert. Abb. 3 zeigt die Größe der ♀ Anteile nach Tabelle 1 und 2 in den 5 aufeinanderfolgenden Generationen. — Die Larvensterblichkeit des HASESchen Läusestammes betrug bei Generation 1 in Tabelle 1 17,2%. Sie war im weiteren Verlauf des Versuches keinen ins Gewicht fallenden Schwankungen unterworfen. In der nebenherlaufenden Massenzucht wurde sie während der Versuchsdauer mit 16,4%, 18,0% und 7,6% ermittelt.

b) Beobachtungen an Stamm II.

Wie oben erwähnt, war die Zuchthaltung von Stamm II mit gewissen Schwierigkeiten verbunden. Die an jedem Tag stattfindenden 2 Fütterungen mußten ganz besonders sorgfältig gehandhabt werden. Es war nicht möglich, diesen Stamm über mehrere Generationen mit nur einer täglichen Fütterung aufrechtzuerhalten, da dann die Larven eine sehr hohe Sterblichkeit zeigten, und die wenigen aus diesen gezogenen Imagines nur sehr wenig Eier produzierten. Deshalb kam hier nur zweimalige Fütterung an jedem Tag zur Anwendung. Aber auch diese Zuchthaltung erwies sich als nicht völlig ausreichend, wie die in Tabelle 3 angegebene, im Verlauf der Generationen zunehmende Larvensterblichkeit zeigt. Mit Generation 12 beginnend wurden deshalb die Tiere bei Dauerfütterung gehalten, d. h. die Zuchtkästen verblieben Tag und Nacht auf der Haut des Blutspenders. Sie wurden bei Bedarf nur kurzfristig zur Abgabe überschüssiger Feuchtigkeit in den 29^o-Brutschrank gebracht. Bei dieser Wartung hatten die Läuse Gelegenheit, mehr als zweimal täglich Blut zu saugen. Die Larvensterblichkeit war sofort nach dieser Umstellung wesentlich niedriger als vorher. Sie nahm jedoch, zumal in den Generationen 17 und 18, wieder zu. Diese Zunahme dürfte dadurch zustande gekommen sein, daß die in Frage kommenden Generationen in die heißen Sommermonate des Jahres 1947 fielen, während der die Tiere hoher Feuchtigkeit, entstanden durch das dauernde Tragen der Zuchtkästen auf der Haut des Blutspenders, ausgesetzt waren. Zu hohe Feuchtigkeit begünstigt nach SIKORA (1944) die Infektion der Läusezucht mit pathogenen Mikroorganismen.

Die kürzeste Dauer der Larvenzeit betrug bei täglich 2 Fütterungen 12 Tage, bei Dauerfütterung 8 Tage. Im ersteren Falle folgten die Generationen in Abständen von etwa 1 Monat, im letzteren Falle von etwa 23 Tagen aufeinander. Es ist damit zu rechnen, daß die bei Dauerfütterung gehaltenen Tiere, solange sie sich in Käfigen auf der Haut des Blutspenders befanden, einer etwas höheren Temperatur als 29^o, bei der die Läuse der Generationen mit täglich 2 Blutaufnahmen

aufbewahrt wurden, ausgesetzt waren. Es dürfte jedoch nicht nur die höhere Temperatur, sondern auch die bessere Ernährung kürzere Entwicklungszeit bewirkt haben.

Mit Generation 23 beginnend wurde wieder auf zweimalige Fütterung zurückgegriffen, wobei die Larvensterblichkeit mit 41—59% im Vergleich zu den Generationen mit Dauerfütterung und zu dem HASESchen Läusestamm größer war.

Tabelle 3 und Abb. 4 zeigen die Zahlenverhältnisse der Geschlechter bei den aufeinanderfolgenden 26 Generationen, die von Stamm II zur Beobachtung gelangten. Bei der anfänglichen normalen Zuchthaltung (Generationen 1—11) ergab sich bei den frisch geschlüpften Imagines ein Geschlechterverhältnis, das im Durchschnitt etwa ♂♂:♀♀ = 1:2 war. Dabei waren die Versuchsbedingungen genau die gleichen wie diejenigen, unter denen bei dem HASESchen Läusestamm das mechanische Geschlechterverhältnis mit nur geringfügigen Abweichungen verwirklicht war. Während die Vollkerfe in den Generationen mit normaler Zuchthaltung einen erhöhten ♀ Anteil zwischen 61,1 und

Tabelle 3. Geschlechterverhältnis, Ei- und Larvensterblichkeit von Stamm II. Generationen 1—11 und 23—26 Fütterung zweimal täglich, 12—22 Dauerfütterung.

| Generation | Nicht geschlüpfte Eier | Junglarven Anzahl | Imagines ♂♂ + ♀♀ zusammen | Larvensterblichkeit % | ♂♂ Anzahl | ♀♀ Anzahl | ♂♂ % | ♀♀ % | m |
|------------|------------------------|-------------------|---------------------------|-----------------------|-----------|-----------|------|------|-------|
| 1 | | 250 | 165 | 34,0 | 53 | 112 | 32,1 | 67,9 | ± 3,6 |
| 2 | | | 295 | | 75 | 220 | 25,4 | 74,6 | ± 2,5 |
| 3 | | | 466 | | 146 | 320 | 31,3 | 68,7 | ± 2,2 |
| 4 | | | 155 | | 45 | 110 | 29,0 | 71,0 | ± 3,6 |
| 5 | | | 452 | | 147 | 305 | 32,5 | 67,5 | ± 2,2 |
| 6 | | 478 | 242 | 49,4 | 91 | 151 | 37,6 | 62,4 | ± 3,1 |
| 7 | | 1000 | 596 | 40,4 | 232 | 364 | 38,9 | 61,1 | ± 2,0 |
| 8 | | 1000 | 343 | 65,7 | 113 | 230 | 32,9 | 67,1 | ± 2,5 |
| 9 | | 1000 | 382 | 61,8 | 122 | 260 | 31,9 | 68,1 | ± 2,3 |
| 10 | | 1000 | 267 | 73,3 | 80 | 187 | 30,0 | 70,0 | ± 2,8 |
| 11 | | 1000 | 225 | 77,5 | 68 | 157 | 30,2 | 69,8 | ± 3,1 |
| 12 | 84 | 725 | 568 | 21,7 | 226 | 342 | 39,8 | 60,2 | ± 2,1 |
| 13 | 122 | 1546 | 1422 | 8,0 | 810 | 612 | 57,0 | 43,0 | ± 1,3 |
| 14 | 179 | 3365 | 2801 | 16,8 | 1913 | 888 | 68,3 | 31,7 | ± 0,8 |
| 15 | 2 | 200 | 187 | 6,5 | 99 | 88 | 52,9 | 47,1 | ± 3,6 |
| 16 | 15 | 513 | 415 | 19,1 | 285 | 130 | 68,7 | 31,3 | ± 2,3 |
| 17 | 34 | 674 | 368 | 45,4 | 225 | 143 | 61,2 | 38,8 | ± 2,5 |
| 18 | 43 | 500 | 175 | 65,0 | 124 | 51 | 70,8 | 29,2 | ± 3,4 |
| 19 | 28 | 594 | 488 | 17,8 | 325 | 163 | 66,6 | 33,4 | ± 2,1 |
| 20 | 27 | 340 | 246 | 38,2 | 126 | 120 | 51,2 | 48,8 | ± 3,2 |
| 21 | 10 | 294 | 152 | 48,3 | 104 | 48 | 68,4 | 31,6 | ± 3,8 |
| 22 | 6 | 212 | 125 | 41,1 | 88 | 37 | 70,4 | 29,6 | ± 4,1 |
| 23 | 21 | 580 | 237 | 59,1 | 150 | 87 | 63,3 | 36,7 | ± 3,1 |
| 24 | 74 | 472 | 278 | 41,1 | 172 | 106 | 61,8 | 38,2 | ± 2,9 |
| 25 | 23 | 685 | 389 | 43,2 | 199 | 190 | 51,2 | 48,8 | ± 2,5 |
| 26 | | | 73 | | 37 | 36 | 50,7 | 49,3 | ± 5,8 |

74,6% hatten, lagen die Verhältnisse bei Dauerfütterung ab Generation 13 fast umgekehrt. In den bei Dauerfütterung gehaltenen Generationen 13—22 übertraf bei den Vollkerfen die Anzahl der ♂♂ stets die der ♀♀, dabei kommt der gleichmäßige Anteil eines jeden Geschlechts in Höhe von 50% nur bei den Generationen 15 und 20 noch innerhalb der für die gefundenen Zahlen zulässigen Fehlergrenze zu liegen. Nach Wiedereinführung der zweimaligen Fütterung ab Generation 23 machte sich wiederum ein Abklingen des ♂ Anteils bemerkbar, bis schließlich

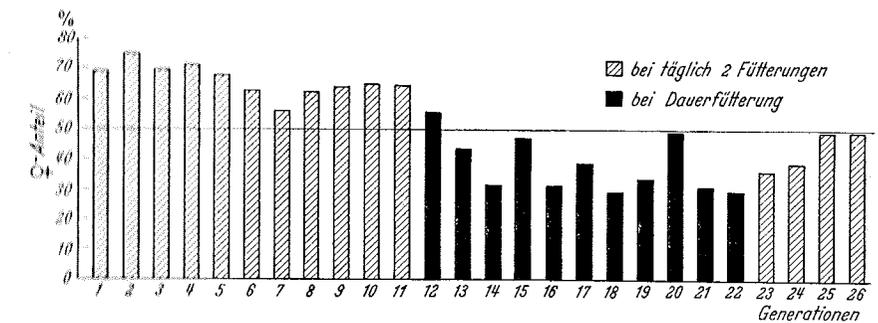


Abb. 4. Der ♂ Anteil in den 26 Generationen von Stamm II bei täglich 2 Fütterungen (1—11, 23—26) und Dauerfütterung (12—22).

in den Generationen 25 und 26 nahezu das mechanische Geschlechterverhältnis verwirklicht war.

Bei der Überprüfung der bei Stamm II gefundenen Zahlenverhältnisse der Geschlechter konnte die zu manchen Zeiten hohe Larvensterblichkeit nicht unberücksichtigt bleiben. Es wurde deshalb bei denjenigen Generationen, bei denen die entsprechenden Zahlen ermittelt worden waren (Tabelle 3), der prozentuale Anteil berechnet, in welchem bei der Annahme, daß die aus den Eiern erhaltenen Junglarven einschließlich der nicht geschlüpften, aber mit deutlich entwickeltem Embryo versehenen Eier zu gleichen Teilen ♂ und ♀ determiniert gewesen seien, Larven jeden Geschlechts während ihrer Entwicklungszeit gestorben sein müßten. Der aus diesen Prozentzahlen und der Anzahl der gestorbenen Larven einschließlich der nicht geschlüpften entwicklungsfähigen Eier als Summe aller Beobachtungen errechnete gestattete mittlere Fehler ließ erkennen, daß der Befund nur bei den Generationen 20 und 25 innerhalb der Fehlergrenze einer Erwartung von 50% ♂♂ und 50% ♀♀ zu liegen kam. Die gefundenen Abweichungen vom mechanischen Geschlechterverhältnis sind demnach auch unter Berücksichtigung der Ei- und Larvensterblichkeit zum mindesten für diejenigen Generationen statistisch gesichert, bei denen die Zahlenwerte für Ei- und Larvensterblichkeit festgehalten wurden.

Die „tauben“ Eier, in denen keine Embryobildung zu sehen war, wurden nicht berücksichtigt. Bei diesen dürfte es sich um nicht befruchtete und somit bei einer diplogentypischen Geschlechtsbestimmung auch um nicht geschlechtlich determinierte Eier handeln.

Vergleicht man bei den mit Dauerfütterung aufgezogenen Generationen die Larvensterblichkeit mit dem für die Imagines ermittelten Geschlechterverhältnis, so ist, obwohl einerseits die mit 8 und 6,5% die geringste Larvensterblichkeit aufweisenden Generationen 13 und 15 dem mechanischen Geschlechterverhältnis ziemlich nahekommen, doch keine deutliche Wechselbeziehung festzustellen, da andererseits dieses bei 20 trotz höherer Larvensterblichkeit nahezu verwirklicht ist und in 14, 16 und 19 ein Zahlenverhältnis ♂♂: ♀♀ = 2:1 beobachtet wurde. Bei diesen 3 zuletzt genannten Generationen hatte ein relativ hoher Prozentsatz an Larven die Entwicklung bis zum Ende durchlaufen. Für die während der Dauerfütterung ermittelten Schwankungen in den Anteilen eines jeden Geschlechts (Abb. 4) kommt also die Erklärung durch eine höhere Sterblichkeit der ♀ Larven, die z. B. durch die höhere Feuchtigkeit bedingt gewesen sein könnte, zum mindesten nicht allein in Frage. Buxton (1940) fand: 1. daß bei der Kleiderlaus die Nachkommen eines isoliert gehaltenen Paares häufig entweder nur ♂♂ oder ♀♀ sind; 2. daß das eine Geschlecht nur in wenigen Exemplaren vertreten sein kann; 3. daß aber auch beide Geschlechter in den Nachkommen eines Paares in ungefähr gleicher Anzahl vorkommen können. Bei Berücksichtigung der Buxtonschen Versuche lassen sich die beobachteten Schwankungen dadurch erklären, daß bei den für die einzelnen Generationen ausgewählten Elterntieren solche mit besonders stark wirkenden ♂ oder ♀ Geschlechtsfaktoren (s. unten) in einem von Fall zu Fall verschiedenen Mengenverhältnis vorhanden gewesen sein mußten. Zur Nachprüfung der Buxtonschen Beobachtungen wurden bei beiden Läusestämmen zu den verschiedensten Zeiten frisch geschlüpfte Imagines paarweise isoliert und ihre Nachkommenschaft getrennt aufgezogen. Dabei gehörten die Nachkommen niemals nur einem Geschlecht an. Dagegen war das gefundene Geschlechterverhältnis von Fall zu Fall verschieden. Es konnte jedoch infolge zu hoher Larvensterblichkeit vielfach nicht als gesichert angesehen werden. Auch Buxton weist darauf hin, daß die Ergebnisse seiner oft nur mit wenigen Tieren ausgeführten Beobachtungen mit Fehlern behaftet sind, da von den als Larven gestorbenen Nachkommen eines jeden Paares das Geschlecht nicht mehr ermittelt werden konnte. Von meinen zahlreichen Versuchen zur Feststellung des Geschlechts der Nachkommen monogamer ♀♀ sei nur einer hier aufgeführt, bei dem die gefundenen Zahlenverhältnisse in Anbetracht der nicht zu hohen Larvensterblichkeit am besten ausgenutzt werden.

Tabelle 4. Geschlechterverhältnis, Ei- und Larvensterblichkeit der Nachkommen von monogamen ♀♀ (Stamm II, Generation 14, Dauerfütterung).

| Paar Nr. | Nicht geschlüpfte Eier | Jung- larven Anzahl | Imagines ♂♂ + ♀♀ zu- sammen | Larven- sterb- lichkeit % | ♂♂ Anzahl | ♀♀ Anzahl | ♂♂ % | ♀♀ % | m |
|-------------|---------------------------|---------------------------|--------------------------------------|------------------------------------|--------------|--------------|---------|---------|-------|
| 1 | 2 | 92 | 78 | 17,0 | 38 | 40 | 48,8 | 51,2 | ± 5,6 |
| 2 | 3 | 174 | 99 | 44,1 | 64 | 35 | 64,6 | 35,4 | ± 4,8 |
| 3 | 10 | 141 | 132 | 12,6 | 71 | 61 | 53,8 | 46,2 | ± 4,3 |
| 4 | 5 | 150 | 148 | 4,5 | 87 | 61 | 58,8 | 41,2 | ± 4,0 |
| 5 | 7 | 144 | 139 | 7,9 | 110 | 29 | 79,1 | 20,9 | ± 3,4 |
| 6 | 5 | 151 | 109 | 30,1 | 50 | 59 | 45,9 | 54,1 | ± 4,8 |
| 7 | 5 | 109 | 46 | 59,6 | 24 | 22 | 52,2 | 47,8 | ± 7,4 |
| 8 | — | 31 | 28 | 9,7 | 19 | 9 | 67,9 | 32,1 | ± 8,8 |
| 9 | 2 | 49 | 49 | 3,9 | 20 | 29 | 40,8 | 59,2 | ± 7,0 |
| 10 | 8 | 79 | 71 | 18,4 | 41 | 30 | 57,7 | 42,3 | ± 5,9 |

Zu diesem Versuch (Ergebnisse in Tabelle 4), wurden je 10 der Generation 14 von Stamm II angehörende ♂♂ und ♀♀ unmittelbar nach Abschluß des III. Larvenstadiums paarweise isoliert. Die von den ♀♀ abgelegten Eier wurden mit den in die Käfiglöcher gelegten Tuchplättchen vollständig gesammelt. Die erhaltenen Larven wurden bei Dauerfütterung sorgfältig aufgezogen. Sie lieferten Imagines mit unterschiedlichem Geschlechterverhältnis. Überall dort, wo das gefundene Zahlenverhältnis unter Berücksichtigung des errechneten gestatteten mittleren Fehlers, auch unter Einbeziehung der Ei- und Larvensterblichkeit, von dem mechanischen Geschlechterverhältnis abwich, handelte es sich um Überwiegen des ♂ Anteils, das bei den Nachkommen der Paare 2, 5 und 8 besonders deutlich ist.

V. Für die beobachteten Zahlenverhältnisse und Verschiebungen des Geschlechterverhältnisses in Frage kommende Ursachen.

In beiden benutzten Läusestämmen ändert sich der zahlenmäßige Anteil im Auftreten der Geschlechter bei den Vollkerfen gleichsinnig bei verschiedenen Ernährungsbedingungen. Bei dem HASESchen Läusestamm war das Geschlechterverhältnis der Imagines bei einer täglichen Fütterung etwa ♂♂: ♀♀ = 1:2, während es in dem gleichzeitig mit gleichem Ausgangsmaterial laufenden Parallelversuch bei normaler Zuchthaltung etwa 1:1 betrug. Dieser Unterschied ist offenbar eine Folge davon, daß während der Entwicklungszeit die Sterblichkeit der ♂ Larven bei verschlechterter Ernährung eine größere ist als die der ♀ Larven. Auch bei Stamm II zeigte es sich, daß die Imagines der Generationen mit weniger Fütterungen einen höheren ♀ Anteil als bei besserer Ernährung hatten. Daß sich die Geschlechter hinsichtlich ihrer ökologischen Valenz schon im Larvenstadium unterscheiden, bekommt auch dadurch einen höheren Wahrscheinlichkeitsgrad, daß

die larvale Entwicklungszeit der ♀♀ eine etwas kürzere als die der ♂♂ ist. Die bei sämtlichen Versuchen ermittelte Protogynie ließ bei normaler Zuchthaltung die Vollkerfe des ♀ Geschlechts im Durchschnitt 0,4 Tage früher als die des ♂ Geschlechts schlüpfen. Abb. 5 zeigt die Menge der ♂ und ♀ Vollkerfe, die an aufeinanderfolgenden Tagen geschlüpft waren und die sich aus 250 Junglarven, die innerhalb 3 Stunden aus den Eiern gekommen waren, entwickelt hatten.

Durch diese dargelegte sekundäre Verschiebung des Geschlechterverhältnisses (infolge verschieden hoher Sterblichkeit der Geschlechter

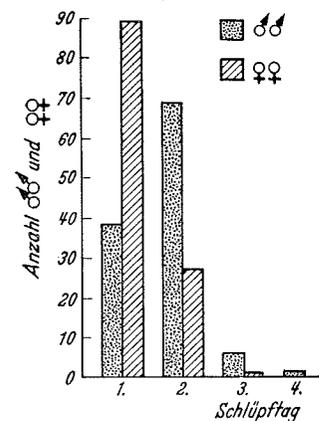


Abb. 5. Die Anzahl der ♂ und ♀ Vollkerfe an den einzelnen Schlüpftagen bei einem Ausgangsmaterial von 250 Junglarven, die innerhalb 3 Stunden aus den Eiern gekommen waren.

während der Larvenzeit) lassen sich die in Abschnitt 4 gefundenen Zahlenverhältnisse jedoch nur zum Teil erklären. Da bei günstigster Zuchthaltung mit einer nach Möglichkeit geringen Larvensterblichkeit bei Stamm II ein höherer ♂ Anteil als bei dem HASESchen Läusestamm gefunden wurde, war auf ein genotypisch festgelegtes Geschlechterverhältnis zu schließen. Dieses war während der Versuchszeit bei Stamm II nach der ♂ Seite hin verschoben und betrug bei dem HASESchen Läusestamm ungefähr 1:1.

Zur Erklärung dieser genotypisch bedingten Verschiebung kann das GOLDSCHMIDTSche Schema herangezogen werden. Nach diesem Schema wird die Entwicklung zum ♂ oder ♀ Typus durch ein antagonistisches System von Geschlechtsfaktoren

M und F dirigiert, wobei der eine im heterogametischen Geschlecht quantitativ heterozygot angenommen wird. Nach den Angaben von DEPDOLLA ist bei *Pediculus corporis* DE GIEER das ♂ heterozygot. Die Wirkungsstärke dieser Geschlechtsfaktoren kann nach GOLDSCHMIDT bei verschiedenen Rassen einer Art verschieden sein. Bei Kreuzungen kann der M-Faktor der einen Ausgangsrasse eine größere Wirkungsstärke als derjenige der anderen besitzen und unter den Nachkommen ♀ Intersexualität hervorrufen, die sich je nach dem Ausgangsmaterial in einem verschieden hohen Anteil von sexuellen Zwischenformen, oder, bei besonders starken Unterschieden, von Umwandlungs-♂♂ äußern soll, deren gametische Beschaffenheit, ohne Berücksichtigung der unterschiedlich quantitativ beeinflussten Reaktionsnorm, der des anderen Geschlechts entsprechen müßte.

Obwohl die Kleiderlaus und die nahe verwandte Kopflaus bei Vorliegen reiner Stämme gestaltlich und hinsichtlich der Lebensweise

deutlich verschieden sind, werden beide von manchen Autoren in einer Art zusammengefaßt. Bastarde lassen sich im Experiment leicht erhalten und scheinen auch unter natürlichen Bedingungen eine große Rolle zu spielen. SIKORA (1944) kommt durch Vergleich von Läusestämmen zu dem Resultat, daß die in den Kleidern hausenden Läuse weder morphologisch noch biologisch eine Einheit sind, es handle sich dabei vielmehr um Zwischenformen oder -formgemische zwischen einer großen, das Käfigleben gut vertragenden eigentlichen Kleiderlaus und einer kleinen, im Käfig äußerst schwer zu haltenden Kopflaus. Durch einen Vergleich der bei den vorliegenden Untersuchungen benutzten Läusestämme werden die Beobachtungen von SIKORA bestätigt. Der HASESche Läusestamm, vor Beginn der Untersuchungen schon 4 Jahre im Laboratorium gehalten, war an das Käfigleben infolge einer durch diesen bedingten Selektion gut angepaßt und stellte im wesentlichen den *corporis*-Typ dar, während der Stamm II, im Käfig viel schwerer zum Saugen zu bringen und außerdem kleiner von Gestalt, zu einem im Gewicht fallenden Anteil mit dem *capitis*-Typ vermischt war. Es lag deshalb nahe, die oben angegebene, von GOLDSCHMIDT aus seinen Kreuzungsversuchen mit Rassen des Schwammspinners (*Lymantria dispar* L.) abgeleitete Deutung der Verschiebung des Geschlechterverhältnisses durch Anwesenheit von Geschlechtsfaktoren, die bei den benutzten Rassen quantitativ verschieden sind, auch für die Menschenläuse der Gattung *Pediculus* in Anwendung zu bringen. Demnach wäre nach den oben mitgeteilten Beobachtungen in beiden Läusestämmen dem *capitis*-Anteil ein starker ♂ bestimmender Faktor oder deren mehrere zuzuschreiben. Es kann damit gerechnet werden, daß dieser Beziehung über die vorliegenden Untersuchungen hinausgehend für Kleider- und Kopflaus größere, wenn auch keine generelle Bedeutung zukommt. KEILIN und NUTTALL (1919) bringen Zahlenangaben über das Geschlechterverhältnis bei den Imagines der Nachkommen bei Kreuzungen von *corporis* ♂ mit *capitis* ♀ und reziprok *capitis* ♂ mit *corporis* ♀, die von BACOT ausgeführt worden waren. In 4 von 6 Kreuzungsversuchen ergab sich ein Überwiegen der ♂♂, während aus den restlichen 2 Versuchen, bei denen in einem Falle beide Geschlechter in gleicher Zahl erhalten worden waren, im anderen Falle die ♀♀ überwogen, wegen einer zu geringen Anzahl Tiere keine Schlüsse gezogen werden können. In freien Populationen kann der gesamte Bestand eines Wirtes von einem befruchteten ♀ abstammen und deshalb, wie der Versuch in Tabelle 4 zeigt, ein anderes Geschlechterverhältnis als auf anderen Wirten aufweisen. Bei zygotischer Intersexualität kann nach GOLDSCHMIDT der Fall eintreten, daß sämtliche Nachkommen eines monogamen ♀ nur einem Geschlecht angehören. Wie oben berichtet, wurden von BUXTON (1940) tatsächlich bei den Nachkommen

eines isoliert gehaltenen Paares Vollkerfe erhalten, die entweder nur ♂♂ oder nur ♀♀ waren. HASE (1915) fand bei der Auszählung von 4382 von einer größeren Anzahl Wirtspersonen gesammelten Kleiderläusen ein Zahlenverhältnis 100 ♂♂:175 ♀♀:233 Larven, das entspricht einem ♀ Anteil von 63,6%. NUTTALL (1919) zählte bei 2769 Imagines aus verschiedenen, auch überseeischen Gebieten 59,1% ♀♀, dabei handelte es sich um Kopf- und Kleiderläuse, sowie um Mischpopulationen. Von 944 Kleiderläusen, die von HINDLE (nach NUTTALL 1919) aufgezogen wurden, waren 60% ♀♀, während NUTTALL (1919) unter 952 in Zuchten erhaltenen Imagines der Kleiderlaus 47,4% ♀♀ fand. MELLANBY (1942) sammelte von den Köpfen von 98 Kindern 1377 Läuse; 1180 waren Larven, 121 erwachsene ♂♂ und 76 erwachsene ♀♀, der ♀ Anteil bei den Imagines betrug also 38,6%. Bei den Zuchten von HINDLE kann das Überwiegen der ♀ Vollkerfe durch eine unter den Zuchtbedingungen erhöhte Sterblichkeit der ♂ Larven erklärt werden. Auf Grund obiger Angaben muß jedoch damit gerechnet werden, daß auch bei einem Überwiegen des ♀ Anteils die Verschiebung des Geschlechterverhältnisses *nicht ausschließlich* auf postembryonale Veränderungen zurückgeführt werden kann. Das ergibt sich auch aus den oben erwähnten Beobachtungen von BUXTON, nach denen die Nachkommen eines isoliert gehaltenen *corporis*-Paares gelegentlich nur ♂♂ oder nur ♀♀ sind. Da in den beiden von mir untersuchten Läusestämmen bei günstigster Zuchthaltung kein sicheres Überwiegen der ♀ Vollkerfe festgestellt werden konnte, so sind in diesem Falle offenbar nicht die genetischen Voraussetzungen hierfür vorhanden gewesen.

In diesem Zusammenhange sei noch eine Erklärung für Überwiegen eines Geschlechts durch postlarvale Verschiebung erwähnt, die BUXTON (1939) bei freien Populationen der Kopflaus an Hand seiner in Tabelle 5 wiedergegebenen Zahlen abgeleitet hat. BUXTON stellte auf dünn besiedelten Köpfen ein Überwiegen der ♀ Vollkerfe fest, während in dichten Populationen die ♂♂ in der Überzahl waren. Der Autor nimmt an, daß die mit der Besiedlungsdichte zunehmende Vermännlichung eine Folge des Anwachsens der Population ist, da die ♀♀ bei Anwesenheit vieler ♂♂ durch die häufigen Kopulationen geschädigt werden und eine kürzere Lebensdauer haben. Diese Art der Verminderung der ♀♀ ist auch experimentell nachgewiesen. Es kann ferner angenommen werden, daß das Überwiegen der ♀♀ in den individuenarmen Populationen auch genotypisch bedingt ist. Bei unseren Massenzuchten erwiesen sich manche Personen als Blutspender wenig geeignet, an ihnen sogen die Läuse nur mangelhaft. Den frei vorkommenden Kopf- und Kleiderläusen ist nur selten Gelegenheit zu einem Wirtswechsel gegeben. Das Verbleiben auf einem weniger geeigneten Wirt kann

Tabelle 5. Die Anzahl der männlichen und weiblichen Kopfläuse auf 125 befallenen Köpfen in einem tropischen Zuchthaus (nach BUXTON 1939).

| Erwachsene Läuse je Kopf | Anzahl der Köpfe | Anzahl der Läuse | | ♂♂ auf 100 ♀♀ |
|-----------------------------|---------------------|------------------|------|------------------|
| | | ♂♂ | ♀♀ | |
| 1—2 | 49 | 20 | 46 | 43,5 |
| 3—10 | 32 | 85 | 101 | 84,2 |
| 11—25 | 22 | 166 | 198 | 83,8 |
| 26—100 | 13 | 307 | 310 | 99,0 |
| 101 und mehr | 9 | 1768 | 1179 | 150,0 |
| zusammen | 125 | 2346 | 1834 | 127,9 |

sich wie Entwicklung unter verschlechterten Ernährungsbedingungen und damit auch durch eine erhöhte Sterblichkeit der ♂ Larven, also in Form eines erhöhten ♀ Anteils bei den Imagines äußern.

Die Erklärung einer zygotisch festgelegten Verschiebung des Geschlechterverhältnisses bei Kleiderlaus- und Kopflauspopulationen mit Hilfe des GOLDSCHMIDTSchen Schemas im Zusammenhang mit Rassen- (oder Apt-) Kreuzungen gewinnt an Wahrscheinlichkeit durch das oft beobachtete Auftreten von Intersexen. Die grundlegenden GOLDSCHMIDTSchen *Lymantria*-Versuche führten sehr häufig zu sexuellen Zwischenformen und ergaben nur im extremsten Fall Geschlechterumkehr. Das nicht seltene Vorkommen von Intersexen in Populationen von Menschenläusen der Gattung *Pediculus* ist ein bemerkenswerter Parallellfall. BACOTS Kreuzungsexperimente *corporis* × *capitis* lieferten bis zu 12% Intersexe. NUTTALL fand solche in einer natürlichen *corporis*-Population in einem Anteil von 9%. Auch bei dem HASESchen Läusestamm wurden gelegentlich sexuelle Zwischenformen gefunden. Inwieweit es sich dabei um triploide Intersexe gehandelt haben könnte, ist mir nicht bekannt. Bei Stamm II wurden Zwischenformen nicht beobachtet. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß Tiere mit nur sehr schwach ausgeprägter Intersexualität übersehen wurden.

Die Existenz von Umwandlungs-♂♂ und -♀♀ mit einer dem anderen Geschlecht entsprechenden gametischen Beschaffenheit wurde von GOLDSCHMIDT durch genetische Analyse von Zuchten, in denen das Vorliegen solcher Formen anzunehmen war, nachzuweisen versucht. BÖRNER (1924) sieht jedoch nach einer kritischen Überprüfung der GOLDSCHMIDTSchen Zuchtergebnisse das Vorkommen derartiger Umwandlungsformen nicht als gesichert an. Er rechnet vielmehr damit, daß die in den *Lymantria*-Rassenkreuzungen festgestellten Verschiebungen des Geschlechterverhältnisses durch letale Wirkung bestimmter Kombinationen für das eine Geschlecht zustande gekommen sind. BÖRNER begründet seine Auffassung unter anderem damit, daß nach GOLDSCHMIDT Fruchtbarkeit und Lebensenergie der *Lymantria*-Intersexe im umgekehrten Verhältnis zur Stärke der Intersexualität stehen.

Es sei somit wenig wahrscheinlich, daß die mit zunehmender Geschlechtsstörung an den Endpunkten stehenden Umwandlungsformen normale Lebensfunktionen und normale Fruchtbarkeit aufweisen, während bei den stärker intersexuellen Individuen Unfruchtbarkeit und höchste Sterblichkeit zu beobachten sind. Jedenfalls setzen sowohl die GOLDSCHMIDTSche als auch die BÖRNERsche Interpretation quantitativ verschieden anzunehmende genetisch-funktionale Wechselwirkungen voraus, wie sie am ehesten oder vielleicht nur beim Zusammentreffen von Rassen oder zur Bastardbildung befähigter Arten in Erscheinung treten können.

Auch bei anderen amphigenen Insekten, bei denen wie bei der Kleiderlaus jede Art von Parthenogenese ausgeschlossen zu sein scheint, kommen Abweichungen vom mechanischen Geschlechterverhältnis vor. Die neuere Literatur der angewandten Entomologie bringt zahlreiche Beispiele hierüber. Es werden auch Verschiebungen beschrieben, die mit dem Auf- und Abklingen von Übervermehrungen bei Schadinsekten parallel gehen. In den meisten Fällen wird es sich dabei wohl um postembryonale Verschiebungen infolge unterschiedlicher Sterblichkeit der ♂ und ♀ Larvenstadien oder um andere sekundäre, z. B. durch die Sammeltechnik bedingte Erscheinungen handeln. Es ist aber vereinzelt Vorkommen von genotypischer Verschiebung des Geschlechterverhältnisses nicht ausgeschlossen. Die für die Kleiderlaus gegebene Erklärung wird sich voraussichtlich nur in einzelnen Fällen anwenden lassen, da die meisten Massenauftritte autochthoner Entstehung sein dürften, so daß dann die Ursache nicht bei einem Hinzutreten neuer Rassenelemente gesucht werden kann.

Zusammenfassung.

Es wurden 2 Stämme der Kleiderlaus (*Pediculus corporis* DE GEER) 5 bzw. 26 Generationen lang in Zucht gehalten und für die Imagines einer jeden Generation das Geschlechterverhältnis ermittelt.

Die dabei beobachteten Abweichungen vom mechanischen Geschlechterverhältnis sind in ihrer Entstehung 1. auf postembryonale Verschiebungen bei Verschlechterung der Lebensbedingungen, 2. auf ein im Genotypus festgelegtes, nicht ♂♂ : ♀♀ = 1:1 betragendes Zahlenverhältnis zurückzuführen.

Bei schlechterer Ernährung wurden in beiden Stämmen Vollkerfe mit erhöhtem ♀ Anteil erhalten. Es handelt sich dabei um eine postembryonale Verschiebung, nämlich erhöhte Sterblichkeit der ♂ Larven infolge größerer Empfindlichkeit dieser gegen ungenügende Ernährung.

Bei günstigster Zuchthaltung, mit einer nach Möglichkeit niedrigen Larvensterblichkeit ergab sich für die Imagines des einen Läusestammes ein Geschlechterverhältnis von rund 1:1, für die des anderen Stammes

ein Zahlenverhältnis von ♂♂ : ♀♀ bis zu 2:1. Im letzteren Falle war eine nicht dem mechanischen Geschlechterverhältnis entsprechende Verteilung der Geschlechter zygotisch festgelegt.

Derjenige Läusestamm, der bei günstigster Zuchthaltung mit geringer Larvensterblichkeit starke Abweichung vom mechanischen Geschlechterverhältnis zeigte, erwies sich hinsichtlich seines biologischen Verhaltens nicht als reiner *corporis*-Typ, sondern mit *capitis*-Elementen vermischt. Die im Genotypus enthaltene Verschiebung wird als eine Folge von Rassenkreuzung angesehen, für deren konstitutionelle Wirkung eine der beiden folgenden Ursachen in Frage kommt: 1. Die Geschlechtsfaktoren M und F, unter deren Einfluß die jeweilige Entwicklung zu ♂ oder ♀ differenzierten Formen zustande kommt, müssen bei den *corporis*- und *capitis*-Typen mit unterschiedlichen Wirkungsstärken angenommen werden, welche nach GOLDSCHMIDT die häufig beobachteten sexuellen Zwischenformen und im Extremfalle völlige Geschlechtsumkehr durch zygotische Intersexualität und damit eine Verschiebung des Geschlechterverhältnisses im Genotypus entstehen lassen. — 2. Es muß aber auch damit gerechnet werden, daß in Rassenkreuzungen letal wirkende Kombinationen auftreten, die das normale Geschlechterverhältnis zuungunsten des einen Geschlechts verschieben.

Literatur.

- BÖRNER, C.: Zur Theorie der Geschlechtsvererbung. Abhandlungen herausgeg. vom Naturwissenschaftlichen Verein zu Bremen, Bd. 25. 1924. — BUXTON, P. A.: The louse. London 1939. — * The biology of the body louse (*Pediculus humanus corporis*: Anoplura) under experimental conditions. Parasitology 32 (1940). — DEPDOLLA, PH.: Die Keimzellenbildung und die Befruchtung bei den Insekten. Im Handbuch der Entomologie, herausgeg. von CUR. SCHRÖDER, Bd. I. Jena 1928. — GOLDSCHMIDT, R.: Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsvererbung. Berlin 1920. — Untersuchungen über Intersexualität. Z. Abstamm.lehre 23 (1920); 29 (1922); 31 (1923). — HASE, A.: Beiträge zu einer Biologie der Kleiderlaus (*Pediculus corporis* DE GEER = *vestimenti* NITZSCH). Flugschriften der Deutschen Gesellschaft für angewandte Entomologie, Nr 1. Berlin 1915. — Methoden zur Züchtung von Wanzen, Läusen und Flöhen. Handbuch der pathogenen Mikroorganismen, Band 10, Lieferung 37, 1929. — KELLEN, D., and G. H. F. NUTTALL: Hermaphroditism and other abnormalities in *Pediculus humanus*. Parasitology 11 (1919). — * MELLANBY, K.: Natural populations of the head-louse (*Pediculus humanus capitis*: Anoplura) on infected children in England. Parasitology 34 (1942). — NUTTALL, G. H. F.: The biology of *Pediculus humanus*. Parasitology 11 (1919). — SIKORA, H.: Meine Erfahrungen bei der Läusezucht. Z. Hyg. 125 (1944).

Von den mit * versehenen Arbeiten konnten nur Referate eingesehen werden.

Dr. FRITZ P. MÜLLER, (19a) Naumburg a. d. Saale,
Weißenfels Str. 57a.