

## XVII.

(Ústav pro všeobecnou zoologii, Karlova universita, Praha.)

### **Příspěvek k otázce gynandromorphismu u jepic.**

(S popisem gynandromorpha *Baëtis bioculatus* L.)

### **Contribution to the Question of Gynandromorphism in Ephemeroptera.**

(With a description of the gynandromorph *Baëtis bioculatus* L.)

VLADIMÍR LANDA.

Gynandromorphismus byl u jepic pozorován jen ve velmi málo případech. LESTAGE (1922) se jen mimochodem zmiňuje o samici *Baëtis rhodani* Pict. s jedním samčím okem. M. a R. CODREANU (1931) popisují pět nymph, jedno subimago a čtyři imaga téhož druhu (chytáno 1928—1930), samic s jedním nebo se dvěma samčíma očima na různém stupni vývoje. Jedna nympa měla intersexuální ovaria. V žádném případě není jisté, zda jde o gynandromorphismus, či spíše o intersex. NEEDHAM, TRAVER, HSU popisují gynandromorpha *Stenonema interpunctatum* Say, chyceného 1934. SPIETH a IDE popsali 4 případy u druhů: *Leptophlebia mollis*, Hag. (chycená 1933), *Potamanthus flaveola* Walsh (1934), *Stenonema terminatum* Walsh (1935) a *Stenonema rubromaculatum* Clemens (1938). V roce 1944 uvedl DAGGY další dva případy (*Blasturus nebulosus* Walker a *Blasturus cupidus* Say).

Dne 18. VII. 1947 chytil jsem na Berounce při vtoku Kačáku typického gynandromorpha druhu *Baëtis bioculatus* L. Bylo to imago dobře svlečené, létající nad vodou. Velikostí těla (délka 6,5 mm) odpovídá samici. (Exempláře *B. bioculatus* z Berounky jsou velmi malé. Délka těla ♂ přesahuje jen málo přes 5 mm.) U Ephemera, zvláště pak u rodu *Baëtis*, existuje zřetelný dimorphismus, projevující se tvarově (oči, nohy, štěty, vnější rozmnožovací ústroje) i ve zbarvení. Proto je možné příslušnost jednotlivých částí gynandra, až na některá místa na abdomenu, poměrně dobře stanovit.

#### Hlava:

Na hlavě imag rodu *Baëtis* se projevuje dimorphismus zvláště markantně na tvaru složených očí. Samice má elipsovité

facetované oko černé barvy. Samčí oko se skládá ze dvou částí. Vnější, podobné oku samičímu a vnitřní, vzhůru směřující, mohutně válcovitě vystouplé. U *Baëtis bioculatus* je barvy citronově žluté. Gynandromorph (obr. 9, foto 1, 2), má pravé oko normálně samičí. Levé je mohutně vyvinuto zcela ve tvaru oka samčího. Jinak celá hlava svrchu i vpředu jeví barvou i tvarově znaky samice. Tři ocelly, nevystupující svými čočkami tak mohutně jako u samců, jsou jasně samičí. Tykadla připomínají samičí. V celku možno říci, že celá hlava je samičí, s výjimkou levého, typicky samčího oka. Jak se jeví rozhraní na spodní straně hlavy, říci nelze. Mohutná cylindrická část samčího oka, která dosedá značnou plochou, musí nutně působit některé změny na utváření jinak samičí hlavy. Již samo upnutí samčího oka na méně vyklenutou svrchní část samičí hlavy činí určité potíže, které jsou vyrovnány proužkem, který vidíme při basi oka. Levá strana hlavy je více protažena do strany a válcovitá část oka dokonce přečnivá přes střední čáru symetrie hlavy. Levý ocellus, jinak typicky samičí, je růstem samčího oka stočen, čímž se hlava stává ještě zjevněji nesouměrnou. Samčí oko je i co do své vnitřní stavby normálně vyvinuto a napojeno na mozek.

#### H r u d' :

Hruď jeví bilaterální gynandromorphismus (obr. 2, foto 1, 2). Levá strana je samičí, pravá samčí. Na spodní straně není hranice ostrá, naproti tomu je svrchu jasně barevně odlišená. (Samičí část je tmavší.) Gynandromorphismus, projevující se na samotné hrudi barvou, projevuje se tvarově i na jejích extremitách. Levá strana nese nohy samičí (obr. 2, foto 2, — obr. 7 a, b, c, — 8 a, b, c). Rozdíl je patrný zvláště na prvním páru, kde u samce normálně jsou tibia a články tarsu protaženy. Nohy odpovídají délkou jednotlivých částí délkám normálních samců nebo samic. Nejsou na nich patrné přechodné prvky. Pro úplnost uvádím příslušné délky noh 1 páru (v mm): ♂ femur 1, tibia 1,44, tarsus 0,05; 0,6; 0,5; 0,3; 0,2. ♀ femur 0,92, tibia 4,7, tarsus 0,05; 0,14; 0,07; 0,03; 0,26.

Nohy jsou odlišeny i barvou. Odlišná jsou i křídla prvního páru (obr. 5, 6, foto 1, 2). Pravé samčí je jemnější s bezbarvou žilnatinou a se širokou zakalenou pterostigmou, levé samičí je silnější s hnědými žilkami a s úzkou pterostigmou.

Délkou se obě křídla liší jen nepatrně ( $\delta$  5,5;  $\text{♀}$  6). Mnohem zřetelněji se liší velikostí malá křídélka páru druhého (délka  $\delta$  1,15;  $\text{♀}$  0,85 mm).

#### Zadeček:

Zadeček *gynandromorpha* odpovídá velikostí a tvarem samici. Je mohutnější než úzký abdomen samce, což může být způsobeno i tím, že je plný vajíček (viz dále). Protože zadeček samce je bílý, samice hnědý, můžeme (až na poslední články) části charakteru samčího a samičího poměrně dobře odlišit. Vidíme, že tu jde o gynandromorphisus mosaikový. Rozložení je patrné z obr. 2, 3, 4 a z fot. 1, 2. Spodní strana není tak zřetelná, převládá prvek samičí, patrný čtyřmi tmavšími skvrnkami na každém sternitu. Daleko markantnější jsou znaky tvarové. Exemplář má bezvadně vyvinuté samčí plodidlové nožky. Samičí ploška při zadním okraji 7. článku, pod níž normálně u samic vyústují vejcovody, zde není. Tergit posledního článku je celý samičí. Sternit, tvořený dvěma destičkami, je již rozdílný. Pravá je samčí, levá samičí. Stejně je zajímavá odlišnost v dimorfismu štětů rozeznatelná délkou článků i délkou celkovou. Pravý samčí štět je dlouhý 11 mm, levý — samičí 8,5 (délky několika prvních článků: pravý samčí — 0,14; 0,22; 0,18; 0,18; 0,2... mm, — levý samičí: 0,1; 0,07; 0,1; 0,12; 0,12; ... mm).

#### Vnitřní anatomie:

Po ofotografování a odpreparování extermit bylo tělo zalito do parafinu a zhotoveny řezy. Vnitřní stavba nemá již tolik znaků, které by odlišily části samčí a samičí. Mimoto nebyl exemplář speciálně fixován a ležel dlouho v lihu s ostatním materiálem, což vyloučilo přesnější zpracování po stránce histologické, po př. cytologické. Byla však zjištěna alespoň tato fakta, týkající se gonád: exemplář má vyvinuty dva vaječníky plné vajíček. Intersexuálních zjevů na vaječnicích není. Vaječníky však nemají normální vyústění. Varlata nejsou vyvinuta, existují však jejich vývody se zřetelným vyústěním. Až na odchylky právě uvedené ukazuje celé vnitřní uspořádání těla na samici.

Dnes se všeobecně soudí (hlavně na základě studia uměle získaných gynandromorphů), že tento zjev vzniká jako abnormalita při oplození a následujícím embryonálním vývoji. Je ně-

kolik teorií, snažících se gynandromorphismus vysvětlit. DONCASTER (1915) předpokládá polyspermii a představuje si, že vedle pronukleu zůstane ve vajíčku ještě pólová buňka, která je oplozena na opačné pohlaví než pronukleus. GOLDSCHMIDT a KATSUKI dokazují na řezech možnost existence těchto dvou jader na vajíčkách bource morušového. Dvě teorie uvádí MORGAN. První (1905) předpokládá, že přebytečný spermatozoid, vniklý při polyspermii do vajíčka, dává z nějakého důvodu vznik pronukleu, který se dále haploidně dělí a vytváří buňky s charakterem jiného pohlaví, než jsou ty, které vedle toho vznikají z jádra oplozeného normálně. Druhá (1919) předpokládá, že při mitose oplozeného jádra vypadne z neznámého důvodu v jedné z tvořících se buněk heterochromosom určující pohlaví a rozpustí se v plasmě. Buňky powstałe dělením této mají charakter opačného pohlaví. BOVERI (1915) vychází z předpokladu parthenogenese. Do vajíčka, schopného parthenogenetického vývoje, vniká sperma. K proniknutí k pronukleu potřebuje určitou dobu. Je-li jeho postup zpomalen (RÖSCH toho dosahuje sníženou teplotou), začne se zatím pronukleus parthenogeneticky haploidně vyvíjet (podnět k dělení může dát vniknutí spermatu do vajíčka) a sperma oplodní jen jednu ze zatím vzniklých buněk. Tato dává pak vznik normálním diploidním buňkám. Mají-li tyto buňky charakter opačného pohlaví než buňky vyvíjející se haploidně, vzniká gynandromorph. Která z dosavadních teorií je pro vznik gynandromorphů u jepic pravděpodobnější, říci nelze. Pokusně získaných gynandromorphů u Ephemer nemáme a znalostí z cytologie, způsobu determinace pohlaví a embryologie zástupců tohoto řádu je velmi málo. (HEYMONS 1896, MURPHY 1939.) K theorii BOVERIHO, která se zdá být nejméně spekulativní, nutno říci, že její aplikace by byla možná též u jepic. Parthenogenese, kterou předpokládá, je u některých druhů běžná (*Ameletus ludens* Needham, *Ephemerella rotunda* Morgan), u ostatních není vyloučena.

Z různě determinovaných buněk, jejichž vznik se snažily uvedené teorie vysvětlit, vzniká dělením blastoderm a zárodečný proužek. Důležité je, jak jsou různě determinované buňky v proužku rozloženy a jak se při dalším vývoji embrya přeskupují. Závisejí to na mnoha dosud neznámých faktorech, na stupni determinace vývoje vajíčka a na poloze dvou (po

příp. více) počátečních jader vzhledem k rovině bilaterální souměrnosti. Předpokládáme, že, jsou-li tyto buňky uloženy k rovině souměrnosti symetricky, vznikne gynandromorphismus bilaterální, v případě polohy nesymetrické nejružnější mosaiky. Rozložení tělesných částí samčích a samičích může tedy míti nejružnější obměny, což je u jepic z dosavadních popisů gynandromorphů patrné. Naše znalosti z hmyzí embryologie (zvláště počátečních stadií) nám však dosud nedovolují sledovati nazpět vývoj jednotlivých částí gynandromorphického těla a odůvodnit jejich rozložení.

Pokud se však přesto alespoň v nejhrušších rysech snažíme čistě theoreticky vysvětlit případ popsaného gynandromorpha, můžeme usuzovat takto: Buňky blastodermu, vzniklé dělením prvních buněk, co do pohlaví různě determinovaných, hraničily spolu v rovině, která nebyla totožná s rovinou bilaterální souměrnosti (kdyby byla, byl by vznikl gynandromorph bilaterální), ale byla od ní směrem předozadním o malý úhel odchýlena. Buňky, které při další embryologické organizaci byly základem k vytvoření thoraxu, ležely v místech, kde se obě roviny protínaly. Protože zde, v průsečíku a v jeho okolí, se hranice co do pohlaví různě determinovaných buněk prakticky ztotožňovala s rovinou souměrnosti, vznikla hrud bilaterálně gynandromorphická. Dále vpřed a vzad od tohoto

---

*Baëtis bioculatus* L. — gynandromorph.

1. Poslední zadečkové články zespodu. — Last dorsal segment from below.
2. Schema rozložení částí samčích (značeny bíle) a samičích (značeny tečkovaně). Nerozlišitelné části šikmo vyčárovány. — Sketch of the arrangement of the male (shown white) and female (shown dotted) parts. Parts which cannot be distinguished are shown by shading.
- 3, 4. Schema zadečku z levého a pravého boku (označení jako v předešlém). — Sketch of the abdomen from the left and right sides (signatures as above).
5. Levé křídlo prvního a druhého páru (♀). — Left wing of the first and second pairs (♀).
6. Pravé křídlo prvního a druhého páru (♂). — Right wing of the first and second pairs (♂).
7. a, b, c) Levá noha prvního, druhého a třetího páru (♀). — Left leg of the first, second and third pairs (♀).
8. a, b, c) Pravá noha prvního, druhého a třetího páru (♂). — Right leg of the first, second and third pairs (♂).
9. Hlava zpředu. — Head from the front.

místa se již hranice buněk s charakterem samčím a samičím odchylovala více a proto při jejich další organisaci vznikla mosaika, sestavená vcelku spirálně. Těto ryze theoretické úvaze odpovídá okolnost, že na hlavě popisovaného exempláře je samčí část vlevo, na konci zadečku pak vpravo. Ostrou hranici na hřbetě hrudi můžeme vysvětlit tím, že se v této čáře setkaly proti sobě rostoucí stěny při poslední fázi embryonálního vývoje, kdy obrůstaly střevo. Pro další studium vztahů gynandromorphismu a intersexu má význam to, že intersexualita nebyla na žádné části těla zjištěna.

#### SUMMARY.

Gynandromorphism was observed in Ephemeroptera in a few cases only. LESTAGE (1922) mentions a female *Baëtis rhodani* Pict. with one male eye. M. and R. CODREANU (1931) describe 5 nymphs, 4 imagos and 1 subimago of the same species. (This is more probably a case of intersexuality.) SPIETIK and IDE (1938): *Leptophlebia mollis* Hag., *Potamanthus flavoola* Walsh, *Stenonema terminatum* Walsh, and *Stenomena rubromaculatum* Clemens. DAGGY (1944): *Blasturus nebulosus* Walker, *Blasturus cupidus* Say.

Another gynandromorph-imago *Baëtis bioculatus* L. was caught in the Berounka River near Srbsko, 18—VII—1947. The length of the body, 6,5 mm., corresponds to that of a female. (The specimens of *B. bioculatus* from the Berounka are very small.) The clear dimorphism of this species makes it possible to determine the male and female parts of the body.

The head has the character of a female, but the left eye is powerfully developed as in males (fig. 9, photos 1, 2). The cylindrical part of the eye, which is attached by a large surface, causes some changes in the configuration of the head. Its attachment to the less convex female head is adjusted by a stripe visible at the base. The left ocellus (typically female) is twisted.

The thorax shows a bilateral gynandromorphism (fig. 2, photos 1, 2). The left side is female, while the right side is male. The limit is very sharp on the dorsal side (the female part is darker). Similarly also the extremities differ — the legs and wings (fig. 2, photo 2; figs. 7a, b, c; 8a, b, c). The difference is visible especially in the legs of the first pair (♂ fe-

mur 1 mm, tibia 1,44, tarsus 0,05; 0,6; 0,5; 0,3; 0,2. ♀ femur 0,92; tibia 4,7; tarsus 0,05; 0,14; 0,07; 0,03; 0,26. The anterior wings differ especially in the venation (♀ brown; ♂ hyaline), the posterior ones in size (length ♂ 1,15 mm., ♀ 0,85 mm.).

The abdomen shows a mosaic gynandromorphism (figs. 2, 3, 4; photos 1, 2). The male forceps are perfectly developed; the egg valve at the margin of the VIIIth sternite is lacking. The right tail, 11 mm. long, is male, the left one, 8,5 mm. long is female. (Length of the segments: ♂ 0,4, 0,22, 0,18, 0,18, 0,2 mm.; ♀ 0,1, 0,07, 0,1, 0,12, 0,12 mm.)

**Inner anatomy:** Slides were made of the body, but as the material had not been fixed and had been lying for a long time in alcohol, they could not be worked histologically and cytologically. With regard to its inner anatomy the specimen shows female features. There are no testes, the ovaries are full of eggs (no intersexual feature is apparent), but they are without outlets. Instead there are here the outlets of the lacking testes.

The most important theories explaining the gynandromorphism were given by DONCASTER (1915), MORGAN (1905, 1919 — rather speculatively), and BOVERI (1915). BOVERI's theory worked out for bees and assuming parthenogenesis would be applicable also to the Ephemeroptera (parthenogenesis is in some species usual, in others possible).

The question is discussed of the origin of the most different types of gynandromorphs from differently determinomorphic original cells. Our present knowledge of insect embryology does not yet allow us to trace backwards the development of the different parts of the gynandromorphic body and to explain their arrangement.

In outline we can explain quite theoretically the case of the gynandromorph described as follows: The limit of the sexually differently determined cells of the blastoderm lay in a plane which deviated only by a small angle from the plane of the bilateral symmetry. The cells which were the origin of the future thorax lay in the places where the two planes intersected. As at this point of intersection and in its immediate vicinity the limit was practically identical with the plane of the bilateral symmetry, a bilaterally gynandromorphic thorax was formed. Farther to the front and to the back, where the

limit deviated already more, a mosaic was formed. This purely theoretical explanation agrees also with the fact that in the head the male part is to the left, at the end of the back to the right. The sharp limit on the back of the thorax can be explained by assuming that the walls which in the last phase of the embryonal development grow around the alimentary canal meet when growing towards each other in this line. Intersexuality has not been found in any part of the body.

#### LITERATURA.

- HEYMONS, R.: Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeropteren. Anhang. z. d. Abhandl. d. Kgl. Akad. d. Wiss., Berlin 1896.
- MORGAN, T. H.: An alternative interpretation of gynandromorphous insects. *Science*. XXI, 1905.
- DONCASTER, L.: On the relations between chromosomes, sex-limited transmission and sex-determination in *Abraxas glossulariata*. *Journal of Genetics*. 4, 1915.
- BOVERI, T.: Ueber Entstehung der Engsterschen Zwitterbienen. *Arch. Entw. Mech.*, 41, 1915.
- MORGAN, T. H.—BRIDGES, G. B.: The Origin of Gynandromorphs. *Carnegie Inst. Washington*, 278, 1919.
- LESTAGE, J. A.: Deux cas de tératologie. *Ann. Biol. Lac.* XI : 85—87, 1922.
- RÖSCH, G. A.: Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Zwittern bei der Honigbiene (*Apis mellifera* L.) II. *Verh. Deutsch. zool. Gess. Leipzig*. 32 : 219—226, 1928.
- GOLDSCHMIDT, R.—KATSUKI, K.: Cytologie des erblichen Gynandromorphismus von *Bombyx mori*. *Biol. Zbl., Leipzig*. 48 : 685—699, 1928.
- MEISENHEIMER, J.: *Geschlecht und Geschlechter*, Jena, 1930.
- CODREANU, R. M.: Étude de plusieurs cas de mosaïque sexuelle chez une Ephemere (*Baëtis rhodani* Pict.). *Bull. Biol. France Belgique*. 65, 1931.
- NEEDHAM, J. G.—TRAVER, J. R.—HSU, YIN-CHI: *The Biology of Mayflies*. Comstock Publ. Comp. Ithaca, New York 1935.
- MURPHY, H. E.: Notes on the biology of some of our North American species of Mayflies. *Bull. Lloyd. Library, Entomol. Ser.* 2 : 2—568, 1939.
- SPIETH, H. T.—IDE, F. P.: Some Gynandromorphs of Ephemeroptera. *Canad. Entomologist* LXXX, 8, 1939.
- JOHANNSEN, O. A.—BUTT, F. H.: *Embryology of Insects and Myriapods*. Mc. Graw-Hill Comp. New York 1941.
- CAULLERY, M.: *Organisme et sexualité*. Encyclopédie Scientifique, Paris 1942.
- DAGGY, R. H.: Two mayfly gynandromorphs. *Proc. ent. Soc. Washington*. 46 : 256—258, 1944.
- MORLEY: Ant gynandromorphs and other mosaics. *Nature* 157; 741—742, 1946.



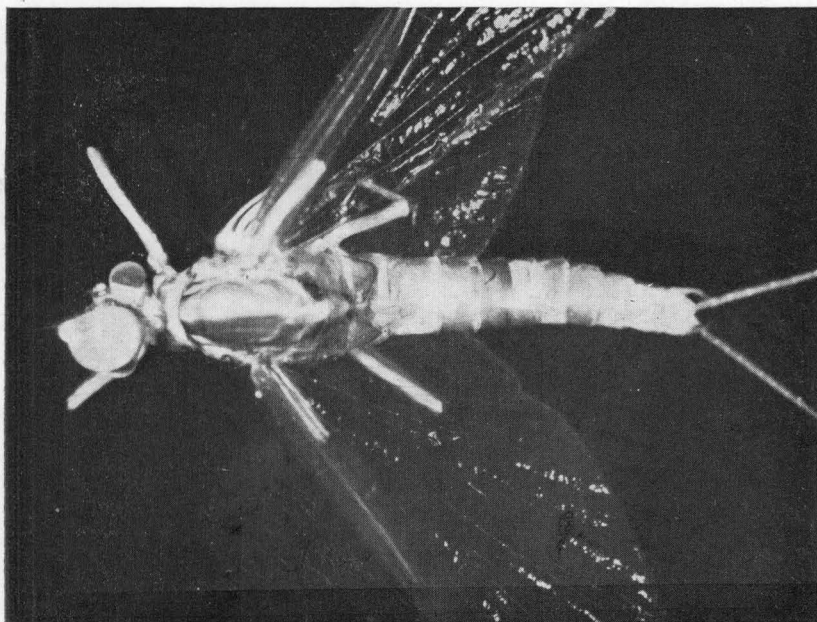


Foto 1.

*Baetis bioculatus* L. — *gynandromorph*. Pohled shora. Na tmavém pozadí patrna světlá žilnatina samčího křídla. — View from above. On the dark background the light venation of the male wing is visible.

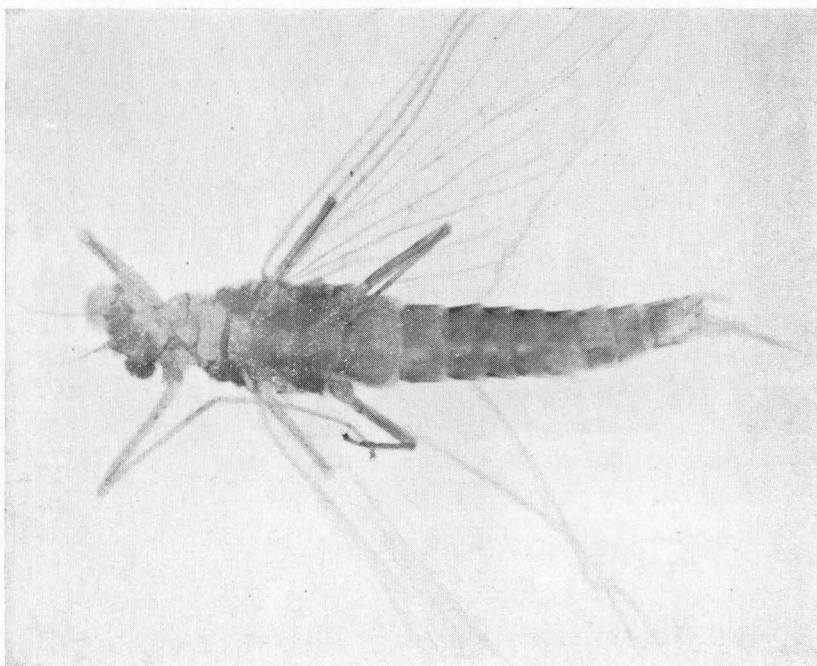


Foto 2.

*Baetis bioculatus* L. — *gynandromorph*. Pohled zespodu. Na světlém pozadí patrna tmavá žilnatina samičího křídla. — View from below. On the light background the dark venation of the female wing is visible.

