

een combinatie van maatregelen: verwijdering van houtopslag, extensieve beweiding door schapen, terugdringen van al te intensieve recreatie - hetgeen niet betekent dat alles met prikkeldraad moet worden afgesloten - en verschraving van bepaalde graslandpercelen. Van even groot belang is echter anderzijds een doeltreffende herinrichting van het afgegraven gebied. Men zal niet **alles** moeten willen volplanten en volzaaien met bomen, heesters en gras, maar veel meer aan de natuur zelf moeten durven overlaten. Dit sluit een recreatief gebruik volstrekt niet uit; integendeel, het is te verwachten dat de aantrekkelijkheid van het gebied voor bezoekers daardoor juist zal toenemen. Men zal kleine open plekken met een zo ruw mogelijk oppervlak moeten creëren, bij voorkeur op steile wanden; men zal ook bepaalde vlakkere delen van de groeve braak moeten laten liggen.

Ten dele zal men zulke terreintjes het beste kunnen maaien of beweiden; ten dele kan men ze aan de natuurlijke successie overlaten, waardoor op de duur een struweel of bos kan ontstaan met aanzienlijk hogere natuurwaarde dan het huidige aangeplante ENCI-bos, dat in feite slechts een verzameling bomen voorstelt. De ENCI heeft zich in dit opzicht reeds tot medewerking bereid verklaard, zodat enkele stukken van de afgewerkte groeve niet zijn ingezaaid. Het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg heeft hierin een aantal kleine proefvlakten ingesteld, waarin het ontstaan van pionierbegroeiingen gevolgd wordt. Dit heeft reeds bemoedigende resultaten opgeleverd. Wanneer op deze weg kan worden voortgegaan, kan op de duur nog veel van de oude glorie van de Sint Pietersberg worden hersteld. De deskundigheid is ruimschoots voorhanden; veel geld is er

niet voor nodig; de goede wil zal volstaan.

Mijnheer Lodewijks, op het eerder dit jaar te Maastricht gehouden symposium "kalkgraslanden: beheren voor de toekomst" hebben wij met vreugde van U mogen vernemen, dat ook de provincie Limburg er veel aan gelegen is dat de kalkgraslanden veilig gesteld en goed beheerd worden. Gaarne wil ik dan ook de hoop uitspreken, dat het Provinciaal Bestuur zich bij de plannen tot herinrichting van de St. Pietersberg eveneens veel aan herstel en ontwikkeling van de natuurwaarden gelegen zal laten liggen. Het thans gereedgekomen boekwerk zal hierbij een onmisbare gids en steun blijken te zijn. Het is mij dan ook een bijzonder voorrecht, U, mijnheer Lodewijks, het eerste exemplaar van het hernieuwde levenswerk van ir. Van Schaik te mogen aanbieden."

Gynandromorfen en intersexen bij de Plakker, *Lymantria dispar* L. (Lep., Lymantriidae)

F. Cupedo

Processieweg 2, Geulle

Insecten, waarbij mannelijke en vrouwelijke kenmerken verenigd zijn in één individu hebben altijd al erg tot de verbeelding van entomologen gesproken, waarschijnlijk zelfs vroeger meer dan nu. Immers, in de periode voordat bekend werd hoe bij eenslachtige soorten de sexen ontstaan, was een "tweeslachtig" dier niet alleen een zeldzaam, maar ook een onbegrepen curiosum. Hoewel intussen veel bekend is geworden over het ontstaan van dit soort afwijkingen, is de literatuur er over erg versnipperd, met als gevolg dat er bij veel vlinderliefhebbers toch maar weinig over bekend is. Zelfs over de benamingen (hermafrodiet, gynandromorf, intersex) bestaat nog wel verwarring.

De vangst van een prachtige gynandromorf van *Lymantria dispar* L. (op licht te Vlodrop, door J. Sentjens) vormde de aanleiding om eens wat dieper op dit soort afwijkingen en hun ontstaan in te gaan, temeer omdat ook het niet zo bekende verschijnsel van de intersexualiteit juist bij *Lymantria dispar* zeer uitvoerig bestudeerd is.

Hermafrodieten

Het begrip hermafrodiet is van oudsher op nogal verwarrende wijze ge-

bruikt voor individuen met de meest uiteenlopende afwijkingen in de geslachtskenmerken. Het wordt tegenwoordig, in engere zin, alleen nog gebruikt voor diersoorten waarbij alle individuen, als regel, zowel mannelij-

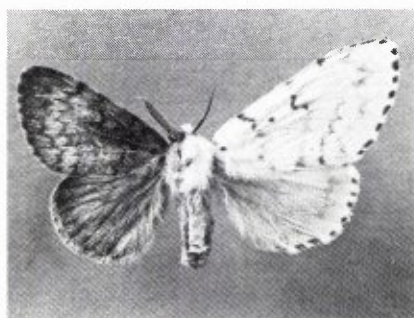
ke als vrouwelijke, functionele voortplantingsorganen bezitten. Soorten dus, waarbij geen mannetjes en wijfjes bestaan. Dit is bijvoorbeeld het geval bij grote groepen slakken en wormen, en ook bij veel planten, maar bij insecten is het erg zeldzaam: alleen de termietenvliegen (fam. Termitoxeniidae) en enkele soorten schildluizen van het geslacht *Icerya* zijn echte hermafrodieten (WEBER, 1974; ROYER, 1975).

In ruimere zin wordt het woord ook nog wel gebruikt voor individuen die door een erfelijke afwijking of een ontwikkelingsstoornis tweërlei voortplantingsorganen bezitten. Omdat echter hermafroditisme in die zin niet meer is dan een van de (afwijkende) kenmerken van een gynandromorf of een intersex, verdient het voorkeur deze laatste termen te gebruiken.

Gynandromorfen

Inleiding

Onder een gynandromorf of gynander verstaat men een individu waarbij een (scherp begrensde) deel van het lichaam de kenmerken van het andere geslacht vertoont. Bij vlinders betekent dit meestal dat bij een mannetje een stuk van een of meer vleugels de vrouwelijke kleur en tekening vertoont, of andersom. (Mooie afbeeldingen geven RUSSWURM 1978, FORD 1955 en 1962, en SMART 1976). Het afwijkend deel kan meer of minder uitgebreid zijn, en in het meest extreme geval is precies de helft van het dier van het andere geslacht. Men spreekt dan van een bilaterale gynandromorf (zie fig. 1).



Figuur 1. Bilaterale gynandromorf van *Lymantria dispar* L. (Coll. J. Sentjens.)

Het meest opvallend is dit natuurlijk bij soorten met een uitgesproken sexuele dimorfie, zoals *L. dispar*, of de soorten waarvan de wijfjes vleugelloos zijn. Een dier dat voor minder dan de helft van het andere geslacht is, noemt men een partiële gynandromorf.

Soorten en namen

De verdeling in bilaterale en partiële gynandromorfen is niet altijd op deze manier gemaakt. OCHSENHEIMER (1816) verstond onder "vollkommene Zwitter" alle dieren waarbij vleugels en sprieten links en rechts verschilden, ook als het achterlijf duidelijk mannelijk of vrouwelijk was.

DORFMEISTER (1867) gebruikt de zelfde termen, maar in een andere bete-

kenis: onder "vollkommene Zwitter" verstaat hij echte hermafrodieten, onder "unvollkommene Zwitter" verstaat hij gynandromorfen. SPEYER (1869) spreekt van "halbierte" (of dichotome) en "nicht halbierte" Zwitter, in de zelfde zin als OCHSENHEIMER, en om de verwarring nog wat groter te maken voert BERTKAU (1889) de termen "vollkommen halbierte", "unvollkommen halbierte" en "gemischte Zwitter" in. Onder unvollkommen halbiert verstaat hij dan dieren die, op het achterlijf na, bilateraal zijn. Hij maakt dit onderscheid overigens terecht, want de vleugels, hoe opvallend ook, zijn uiteindelijk thorax-aanhangsels, en zo'n dier is dus hooguit voor ¼ deel gynandromorf. Daarmee is het echter geen bilaterale gynandromorf meer, maar een partiële. Toch werkt Bertkau's idee nog lang door: DABROWSKI maakt nog in 1971 de verdeling in "complete bilateral" en "superficial bilateral". Dieren van dit laatste type (Bertkau's unvollkommen halbierte Zwitter dus) zijn overigens minder zeldzaam dan echte bilateralen. Een afbeelding ervan, bij *Limantria dispar*, geeft o.a. REBEL (1910, pag. A27). Voor bilaterale gynandromorfen vindt men in de literatuur verder nog de volgende termen: geteilte Zwitter, geschnittene Zwitter, Halbseitenzwitter, laterale Zwitter, en in het engels halved, lateral of bilateral gynandromorph.

Partiële gynandromorfen (gemischte Zwitter, Mosaïkzwitter, unvollständige Zwitter, partial, mixed of mosaic gynandromorphs) komen voor in alle gradaties. Het afwijkend geslacht kan tot uiting komen in kleine delen van een of meer vleugels, of in hele vleugels. Erg opvallend (en erg zeldzaam) zijn de zgn. gekruiste gynandromorfen: linker voorvleugel en rechter achtervleugel van het zelfde geslacht, de overige twee vleugels van het andere geslacht. LEMPKE (1954) beschrijft o.a. een nederlands exemplaar van *Gonepteryx rhamni*, de citroenvlinder. Ook moet men tot de gekruiste gynanders rekenen een dier zoals door REBEL (1910, fig. A49: *Lymantria monacha*) wordt afgebeeld: vleugels links ♂, rechts ♀, maar de sprieten links ♀, rechts ♂. Het achterlijf is overig-

gens normaal ♂.

Minder zeldzaam zijn exemplaren waarbij uitsluitend de sprieten, soms ook de ogen of de hele kop, van verschillend geslacht zijn. DABROWSKI (1971) vond bij toeval een wel erg opvallende vorm van partiële gynandromorfie: bij een exemplaar van *Zygaena carniolica* Scop. dat er uitzag als een normaal ♀, bleken de voortplantingsorganen deels ♂, deels ♀ te zijn.

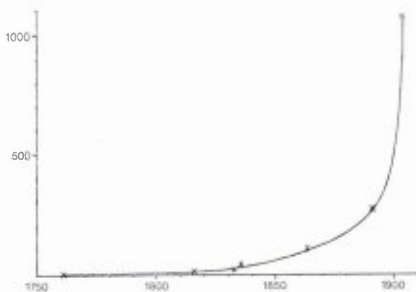
Een andere weinig opvallende groep vormen de gynanders waarbij schubben van het andere geslacht in kleine groepjes over de vleugel gesprekend liggen. In de duitstalige literatuur worden ze "gespritzte Zwitter" genoemd. Een derde categorie, naast de bilaterale en partiële, vormen de bipolaire gynandromorfen, waarbij het voorste deel van het lichaam een ander geslacht bezit dan het achterste. Bij vlinders komt het nauwelijks voor (DONCASTER, 1916, kweekte een ex. van *Abraxas grossulariata*, en LEDERER, 1941, vermeldt een *Colias chrysotheme* van dit type), bij Diptera (vliegen en muggen) en bijen echter regelmatig (v. SIEBOLD 1864, MORGAN 1919, RAY en CRAIG 1963, TAYLOR et al. 1966, LEE 1967, SKIERSKA 1969). Alleen al het feit dat de 13 bipolaire gynanders die Taylor beschrijft alle in het voorste deel vrouwelijk zijn en een mannelijk abdomen bezitten, terwijl bilaterale gynandromorfen even vaak links als rechts mannelijk zijn (TURNER 1915), duidt er echter al op dat de bipolaire muggen op een andere manier ontstaan zijn.

SKIERSKA (1969) noemt nog een vierde type: de transversale gynandromorfen. Dit zijn dieren waarbij de buikzijde van een ander geslacht is als de rugzijde. Hij vermeldt niet bij welke insectengroep dit werd waargenomen.

Hoe zeldzaam zijn gynandromorfen?

De eerste gynandromorfe vlinder werd al in 1761 door Schäffer beschreven als "Der wunderbare und vielleicht in der Natur noch nie erschienene Eulenzwitter." (zie HAGEN, 1861). Het toeval wil, dat ook dit een *L. dispar* was, in 1756 door de nederlander Voelt uit de pop gekweekt. (zie LEDE-

RER, 1941). Daarna volgen, eerst sporadisch maar in de loop van de 19e eeuw steeds regelmatig, meer meldingen van gynandromorfe vlinders, zowel bilaterale als partiële. HAGEN (1861 en 1863) weet er al 107 op te sommen, dertig jaar later kent BERTKAU (1891) er 267, en Schultz weet in de loop van tien jaar maar liefst 1074 gynandromorfe vlinders boven tafel te brengen (SCHULTZ, 1896; 1897; 1898; 1904 a, b en c; 1906), bij in totaal 90 soorten dagvlinders, 128 soorten nachtvlinders en 7 hybriden. Daarna heeft bij mijn weten niemand de moed gehad verder te tellen, maar het totaal aantal moet nu natuurlijk vele malen groter zijn. Een grafische weergave van deze (en andere) gegevens vormt trouwens een aardige afspiegeling van de toenemende interesse in de entomologie in de loop van de vorige eeuw (fig. 2).



Figuur 2. Toename van het aantal bekende gynandromorfen tot ± 1900.

Meetpunten ontleend aan SCHÄFFER 1761, OCHSENHEIMER 1816, BURMEISTER 1832, LEFEBURE 1835, HAGEN 1863, BERTKAU 1891, SCHULTZ 1904b.

Overigens moet gezegd zijn, dat het ogenschijnlijk weinig zinvolle 'registreren van rariteiten' dat onze voorgangers deden, gebeurde met een bewonderenswaardige nauwgezetheid: bij elke genoemde vlinder een uitgebreide beschrijving plus literatuur-opgave of andere bronvermelding.

De genoemde getallen wekken ten onrechte de indruk dat gynanders allesbehalve zeldzaam zijn. Zè hebben echter steeds zozeer de aandacht van de entomologen getrokken dat er, zeker in de vorige eeuw, weinig onbeschreven zijn gebleven.

In de loop der jaren hebben verschillende auteurs zelfs een poging ge-

waagd de mate van zeldzaamheid in een getal uit te drukken.

FREY (1883) schat dat op 100.000 vlinders 2 à 3 gynanders voorkomen, SPEYER (1883) schat de kans er een te vangen 1 op 30.000 (uit eigen ervaring); FROHAWK (1934) vermeldt bij *Pieris napi* L. twee gynanders in een kweek van 50.000 exemplaren, en GARDINER (1972) vond er bij *Pieris brassicae* L. drie op 250.000. Hoewel natuurlijk verschillend, blijken alle schattingen in dezelfde orde van grootte te liggen. (Bij Diptera lijkt de frequentie iets hoger te liggen: TAYLOR et al. (1966) vonden 20 gynandromorfe muggen op een totaal van 400.000, en MORGAN (1919) vond er bij *Drosophila* 40 op 88.000.)

Bij deze getallen -waar het vlinders betreft- moeten echter een paar aantekeningen gemaakt worden:

1. Alle genoemde aantallen berusten op opgaven van mensen die een of meer gynandromorfen gevangen of gekweekt hebben. Maar wie zal zeggen hoeveel vlinders er door andere lepidopterologen zijn gevangen of gekweekt, zonder dat zich daaronder een gynandromorf bevond?

Toch moet men deze aantallen meetellen bij het bepalen van de frequentie waarmee gynanders optreden. Deze komt dan een stuk lager uit. Het is toevallig, dat van een van de bekendste nederlandse lepidopterologen uit de 19e eeuw bekend is hoeveel vlinders hij in handen heeft gehad: P.C.T. Snellen schreef desgevraagd aan A. SPEYER (1888) dat hij tot dan toe ± 40.000 vlinders had opgezet, inheemse en exoten, zonder ooit een gynander tegen te komen.

2. Er zijn soorten die een sterkere neiging vertonen om gynandromorfen voort te brengen dan andere. Duidelijk blijkt dit uit de gegevens van SCHULTZ (1904b). Van de 218 soorten die hij noemt zijn er 150 waar maar een of twee gynanders van bekend zijn; van 52 soorten ligt het aantal tussen de drie en de twintig, en van elf soorten noemt hij er meer dan 20. Dat zijn: *Lymantria dispar* (23 ex.), *Dendrolimus pini* (33), *Lasiocampa quercus* (35), *Polyommatus icarus* (23), *Euchloë cardamines* (38), *Gonepteryx cleopatra*

(41), *G. rhamnii* (45), *Eudia pavonia* (58), *Argynnis paphia* (59) en onbetwist aan de top *Smerinthus populi* (96). Gaat men de soorten na, dan blijkt een lage frequentie niet samen te hangen met een minder goede herkenbaarheid van gynandromorfen bij die soorten.

3. De neiging tot gynandromorfie blijkt, althans voor een deel, erfelijk. Regelmatig komt het voor dat in één broed meerdere gynanders optreden (SPEYER, 1869; 1881; ROTHENBUHLER et al., 1952; GARDINER, 1972), en ook zijn gevallen bekend waar bij doorkweken met een gynandromorf onder de nakomelingen, soms generaties achter elkaar, ook weer gynandromorfen voorkwamen (LEDERER, 1941; GOLDSCHMIDT, 1927, 1931). Een echte bilaterale gynandromorf is echter niet in staat zich voort te planten. Hoewel ze zowel ♂ als ♀ voortplantingsorganen hebben, zijn die zodanig gedeformeerd dat ze niet functioneel kunnen zijn (DABROWSKI en SKALSKI, 1968b; WILTSHIRE, 1980). Wel zijn zij soms tot paring te brengen, maar dan steeds in de rol van ♀ partner (BERTKAU, 1889; REBEL, 1910; SMITH, 1965). Ook zijn er gynanders gevangen van *Parnassius apollo* (BERTKAU, 1889; LEDERER, 1941) en van *Parnassius phoebus* (SCHULTZ, 1887; BERTKAU, 1889) waarbij de ♀ helft van het achterlijf voorzien was van een sphragis (hoornachtig kapje dat door het mannetje na de paring op het achterlijf van het wijfje wordt achtergelaten), een teken dat copulatie (als ♀) heeft plaatsgehad.

4. Verscheidene auteurs constateren dat bij hybriden vaker gynanders voorkomen dan bij zuivere soorten (STANDFUSS, 1886; CRETSCHMAR, 1924; LEDERER, 1941). Zonder dit te willen bestrijden (er zijn erg weinig gegevens) wil ik toch wijzen op twee dingen waar men bij het interpreteren van kruisingsgegevens rekening mee moet houden.

a. Uit het voorafgaande (punt 2) blijkt al dat het verschil maakt welke soorten men kruist. Ter illustratie de gegevens van SCHULTZ (1904b): hij noemt 7 verschillende hybriden, waarbij in totaal 43 gynandromorfen werden waargenomen. 41 hiervan blijken echter primaire of secundaire hybriden te zijn

van *Smerinthus populi* of van *Eudia pavonia*, soorten dus die niet alleen gemakkelijk hybridiseren, maar ook hoog scoren in de gynandromorf-frequentie. Het zou niet juist zijn uit deze gegevens te concluderen dat bij hybriden vaker gynanders optreden.

b. Het is bekend dat bij hybriden intersexen kunnen voorkomen (zie verder). Omdat ze uiterlijk op elkaar kunnen lijken, is het niet ondenkbaar dat in het verleden intersexen als gynanders geïnterpreteerd zijn.

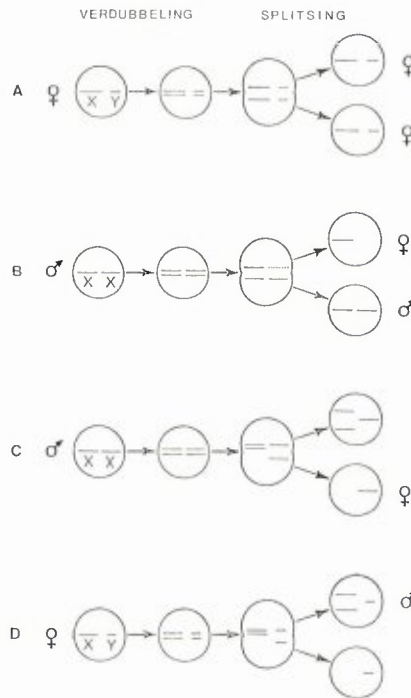
Geslachtsbepaling bij vlinders

Om het ontstaan van gynandromorfen te begrijpen, is het eerst nodig te weten hoe in het normale geval bepaald wordt of een vlinder mannelijk of vrouwelijk wordt:

In iedere cel van elke vlinder bevinden zich chromosomen. Hun aantal per cel is in het algemeen constant binnen de soort. (Bij *Lymantria dispar* zijn het er 62). Twee ervan bepalen het geslacht, en worden geslachtschromosomen genoemd. Er bestaan twee soorten geslachtschromosomen, X-chromosoom en Y-chromosoom genoemd. Een cel die twee X-chromosomen bevat (aangeduid als XX) is mannelijk. Een cel van het type XY is vrouwelijk. Cellen met twee Y-chromosomen komen niet voor. (Bij de meeste diergroepen, ook bij de zoogdieren en de mens, is dit precies andersom: vrouwelijke cellen hebben XX, mannelijke XY).

Bij *Lymantria dispar* blijkt het aantal X-chromosomen (een of twee) bepalend voor het geslacht: een cel met één X-chromosoom wordt altijd vrouwelijk, ook als het Y-chromosoom om een of andere reden ontbreekt.

De normale situatie is dat alle lichaamscellen van een individu de zelfde geslachtschromosomen bevatten. Dat komt doordat ze allemaal door herhaald delen ontstaan zijn uit één cel (de bevruchte eicel of zygote), en omdat bij iedere deling een exact duplicaat wordt gemaakt van ieder chromosoom, waarna die twee over de nieuwe cellen verdeeld worden (zie fig. 3a). De zygote is op haar beurt ontstaan door versmelting van een zaadcel en een eicel, die beide (als



Figuur 3. Normale celdeling (A) en delingsfouten die tot het ontstaan van een gynandromorf kunnen leiden (B, C en D). Verklaring in de tekst.

enige in het lichaam) maar de helft van het normale aantal chromosomen bevatten.

Zij ontstaan uit een normale cel door een zgn. reductiedeling, waarbij de chromosomen gelijkmatig over de nieuwe cellen worden verdeeld. Zaadcellen bevatten daarom altijd één X-chromosoom, eicellen een X-chromosoom of een Y-chromosoom. Op het moment van versmelten staat de chromosoom-samenstelling, en daarmee het geslacht, van het toekomstig individu vast.

Het ontstaan van gynandromorfen

De inmiddels klassiek geworden kruisingsproeven van MORGAN en BRIDGES (1919) wezen uit dat gynandromorfen (ook sexuele mosaïeken genoemd) kunnen ontstaan doordat er bij een celdeling een fout in de chromosoomverdeling optreedt. Zo kan het gebeuren dat er tijdens de embryonale ontwikkeling van een ♂ bij een celdeling een X-chromosoom verloren gaat. Er ontstaat dan een mannelijke XX-cel, en een cel met alleen een X-chromosoom (XO genoemd), die dus vrouwelijk is. Het deel van het lichaam dat uiteindelijk uit deze laatste cel zal

ontstaan is helemaal vrouwelijk (fig. 3b).

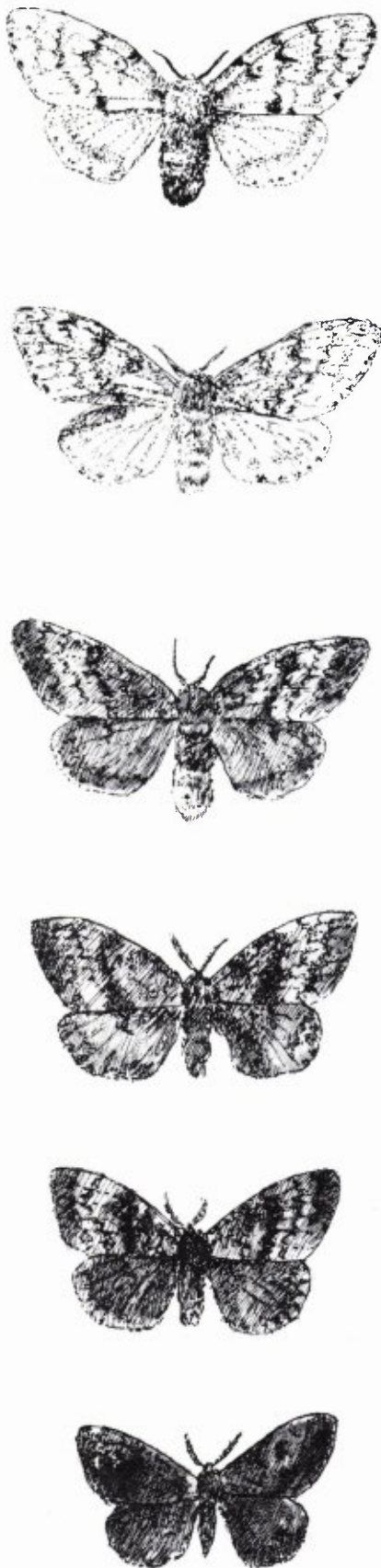
Maar het kan ook gebeuren dat twee identieke chromosomen zich niet over de twee nieuwe cellen verdelen, maar bij elkaar blijven ("non-disjunction"). Gebeurt dit in een ♂ embryo (fig. 3c) dan zal er een XO-cel ontstaan en een XXX-cel. Deze laatste is niet levensvatbaar, maar uit de XO-cel zal na verdere delingen een stuk vrouwelijk weefsel ontstaan in het lichaam van het ♂. Wanneer dit zelfde gebeurt bij een ♀, dan ontstaat er een cel met de samenstelling XXY (mannelijk vanwege de twee X-chromosomen) en een OY-cel. Deze blijkt ook niet levensvatbaar, met als gevolg een mannelijke enclave in het vrouwelijke dier (fig. 3d).

Het ontstaan van een bilaterale gynandromorf

Hoe eerder er in de embryonale ontwikkeling een dergelijke storing optreedt, hoe groter het lichaamsdeel zal zijn waarvan het geslacht veranderd is. In het uiterste geval, namelijk wanneer al bij de eerste deling van de zygote een fout wordt gemaakt, ontstaat er een bilaterale gynandromorf.

Bekijkt men echter fig. 3, dan valt op dat bij de mogelijkheden c en d steeds een van de dochtercellen afsterft. Een dergelijke fout bij de eerste deling zal dus tot gevolg hebben dat het geslacht van het hele dier verandert, en zal niet opgemerkt worden. Een bilaterale gynandromorf kan dus alleen ontstaan door verlies van een X-chromosoom, waarmee meteen eenduidig vaststaat dat er sprake is van een oorspronkelijk mannelijk individu. Treedt er verlies van een X-chromosoom op tijdens de tweede klievingsdeling, dan ontstaat er een "kwart-gynander", enz.

Een bilaterale gynandromorf kan echter ook op een heel andere manier ontstaan: het komt wel voor, dat bij de vorming van eicellen in het moederlichaam door een onregelmatigheid in de afloop van de reductiedeling een eicel ontstaat met twee kernen. Wanneer beide kernen bevrucht worden ontstaat er geen tweeling, maar - omdat de kernen zich binnen dezelfde eischal bevinden - één embryo, waar-



Figuur 4. Wijfje (boven) en een serie vrouwelijke intersexen in verschillende gradaties. Naar GOLDSCHMIDT 1934, fig. 10 (Del. H. Peeters).

van linker en rechter helft zijn ontstaan uit twee zygoten. Men zou kunnen zeggen: een twee-eiëge eenling. Wanneer echter een eikern een X-chromosoom bezat, en de ander een Y-chromosoom, dan moet er een bilaterale gynandromorf ontstaan. (Het ontstaan van een tweekernige eicel kan weer verschillende oorzaken hebben, ook bij vlinders. Het zou te voeren daar hier op in te gaan.)

Soms is aan een gynander te zien dat hij op deze manier ontstaan is: omdat namelijk beide helften uit verschillende zaad- en eikernen ontstaan zijn, kunnen zij genetische verschillen vertonen, die door andere dan de geslachtschromosomen bepaald worden. Bij vlinders werd dit o.a. waargenomen door GOLDSCHMIDT (1931) en FORD (1955). Het voorkomen van tweekernige eicellen bij vlinders werd ook cytologisch al vroeg bevestigd (zie CRETSCHMAR, 1924).

RAI en CRAIG (1963) wisten aan te tonen dat de bij Diptera regelmatig optredende bipolaire gynandromorfen vermoedelijk op deze wijze ontstaan.

Kompartimentering

Voorwaarde voor het ontstaan van strikt gescheiden mannelijke en vrouwelijke weefsels in een individu is, dat de geslachtskenmerken van ieder weefsel worden bepaald door de chromosoom-samenstelling van de cellen waaruit het is opgebouwd. Bij de insecten is er zo'n directe beïnvloeding. (In tegenstelling tot bv. de mens, waar de X- en Y-chromosomen vooral het ontstaan van de voortplantingsorganen bepalen. Deze produceren dan hormonen die via de bloedbaan in het lichaam verspreid worden en daar de (secundaire) geslachtskenmerken tot uitdrukking laten komen.)

Een tweede voorwaarde is, dat al bij de eerste delingen van de zygote alle kernen volgens een streng ruimtelijk schema gerangschikt blijven. Immers, al na de eerste deling moet vaststaan dat 1) de nakomelingen van die twee kernen ruimtelijk gescheiden blijven, en 2) deze zich zullen ontwikkelen tot de linker- en rechterhelft (en niet bv. voor- en achterkant) van het embryo. (Waaruit automatisch volgt dat bipolaire gynandromorfie een andere oor-

zaak moet hebben dan bilaterale, althans bij de zelfde diergroep).

Bij een aantal insecten-orde (kevers, vliesvleugeligen, vlinders, vliegen en muggen) is dit inderdaad het geval, en ligt de ontwikkeling van organen uit verschillende celgroepen al zeer vroeg vast (WEBER, 1974). Bij andere groepen (bv. de libellen) deelt zich de eikern weliswaar ook volgens een strak ruimtelijk schema, maar vormt dan in eerste instantie een groep van nog niet gedetermineerde cellen. Later ontwikkelen zich de cellen tot organen, echter ongeacht hun herkomst. Dit verklaart waarom bij libellen geen bilaterale gynandromorfen voorkomen (SEIBEL, 1936).

Dat bij soorten uit de eerste groep ook post-embryonaal (dus in het larvestadium) de determinatie van celgroepen volgens streng schema verloopt is op elegante wijze aangetoond bij *Drosophila melanogaster*, de fruitvlieg. BELLIDO *et al.* (1979) wisten met genetische markerings technieken aan te tonen dat er al in het embryo een strenge verdeling van het lichaam in kompartimenten plaatsvindt, die in de loop van de larvale ontwikkeling steeds verder verfijnd wordt. De vroegste door hun geconstateerde kompartimentering valt samen met de segmentatie, daarna treden met mathematische regelmaat verdere verdelingen op.

Een grondige studie van een groot aantal gynandromorfen zou misschien ook een -zij het wat grovere- reconstructie van de kompartimentering bij vlinders mogelijk kunnen maken. Immers: de weefsels zijn voldoende gemarkeerd (door hun geslacht), en wel in alle stadia van de ontwikkeling (partiële gynandromorfen zijn er in alle graden).

Experimentele oorzaken

Experimenteel blijken gynandromorfen op verschillende manieren geïnduceerd te kunnen worden. OLIVER en DELFIN (1967) bestreken de buik van mannelijke teken met aceton, en kregen onder de nakomelingen verschillende gynandromorfen. De nakomelingen hiervan waren echter weer volledig normaal.

GARDINER (1972) vond in een kweek

van *Pieris brassicae*, die geïnfecteerd was met granulosis-virus, maar liefst 42 gynanders ("gespritzte Zwitter"), onder 526 nakomelingen (bijna 1 op 12), en in een niet geïnfecteerde controlegroep van de zelfde stam niet één. Het is natuurlijk moeilijk uit te maken of hier sprake is van een storing in de celdeling, of van een invloed op de uitwerking van de geslachtsbepalende factoren. Met andere woorden: of er sprake is van een genetische, of van een fysiologische gynandromorf. Beide experimenten bleken overigens niet reproduceerbaar.

Andere oorzaken

Bij andere insecten-orden zijn tal van andere oorzaken van gynandromorfie bekend geworden. Het zou te ver voeren deze ook te bespreken. Een beknopt overzicht, en literatuurverwijzingen vindt men bij WIEBES (1976).

Vroegere verklaringen

Tot het eind van de 19e eeuw, dus voordat bekend was hoe het verschil tussen de geslachten veroorzaakt wordt, was elke poging om het ontstaan van een gynandromorf te verklaren, in onze ogen althans, een slag in de lucht. Toch is het boeiend te zien hoe sommige heldere geesten in hun fantasievolle speculaties -maar gehinderd door een gebrek aan kennis- soms verrassend dicht bij de waarheid kwamen. En even boeiend is het te zien welke foutieve verklaringen er bedacht zijn, waarvan wij -gehinderd door onze kennis- de originaliteit al te gemakkelijk onderwaarden.

Wie zich voor dit historisch aspect interesseert kan ik ter lezing aanbevelen LACORDIAIRE (1838), VON SIEBOLD (1864), DORFMEISTER (1868), SPEYER (1869), KURZ (1874), PACKARD (1875) en STANDFUSS (1886).

Intersexen

Inleiding

Ook een intersex vertoont een mengsel van σ en φ kenmerken.

Het wezenlijke verschil met een gy-

nandromorf is echter dat een intersex genetisch geheel σ of φ is: in alle lichaamscellen bevinden zich dezelfde chromosomen. Men kan dus onderscheid maken tussen (genetisch) mannelijke en vrouwelijke intersexen. In het uiterlijk van de vlinders is er meer sprake van een vermenging van σ en φ kenmerken, dan van een naast elkaar bestaan. Het duidelijkst is dat bij de φ intersexen van *L. dispar*. Daar is niet alleen de vleugeltekening, maar ook de vorm en kleur van lijf en sprieten een homogeen mengsel van mannelijk en vrouwelijk (zie fig. 4). Bij de σ intersexen is er meer sprake van een mosaïek van mannelijke en vrouwelijke kenmerken; niet alleen in vleugeltekening (zie fig. 5), maar ook bv. in de opbouw van de sprieten: op dezelfde spriet vindt men lange (σ) en korte (φ) zijtakjes (MOSBACHER, 1975). Op het eerste gezicht kunnen ze met gynanders verwisseld worden.

In de **mate** van intersexualiteit zijn op twee manieren gradaties mogelijk:

1) Verschillende individuen kunnen in verschillende mate de kenmerken van het andere geslacht vertonen (zie fig. 4 en 5).

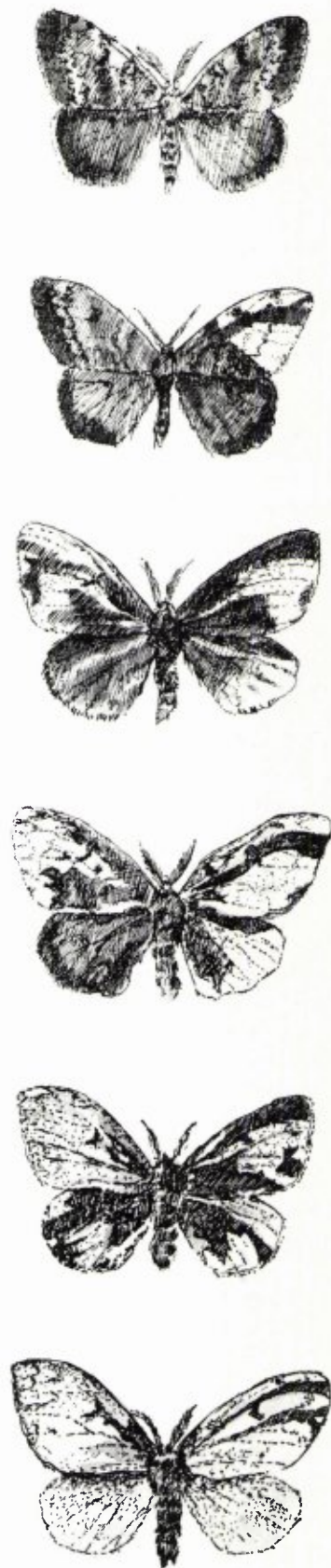
2) Binnen één individu zijn niet alle organen even sterk veranderd.

Beide punten kunnen verklaard worden vanuit de vroegste ontwikkeling van intersexen:

Embryonale en larvale ontwikkeling

Het verschijnsel van de intersexualiteit bij *Lymantria dispar* is uitgebreid onderzocht door GOLDSCHMIDT. Een samenvattend overzicht van zijn werk vindt men in zijn publicatie van 1934. Zijn belangrijkste conclusie, bekend als de "keerpunt-theorie", luidt aldus: Een intersex begint zijn embryonale ontwikkeling in overeenstemming met zijn chromosomaal geslacht. Een XX-individu begint dus zijn ontwikkeling als σ . Vanaf een bepaald moment in de ontwikkeling (het "keerpunt") ontwikkelen zich alle organen verder vrouwelijk. Dit moment kan vroeger of later zijn, met als gevolg meer of minder extreme intersexen. (Verklaring voor punt 1).

De organen die zich in het embryo



Figuur 5. Mannetje (boven) en een serie mannelijke intersexen in verschillende gradaties. Naar GOLDSCHMIDT 1934, fig. 12. (Del. H. Peeters).

vroeg ontwikkelen zullen dan al "af" zijn, (dus mannelijk), organen die zich juist aan het ontwikkelen zijn als het keerpunt optreedt zullen van gemengd geslacht worden, en de organen die het laatst worden gevormd zullen vrouwelijk zijn. (Verklaring voor punt 2).

Bij een vrouwelijke intersex geldt uiteraard het omgekeerde, maar steeds ontstaat er binnen een individu een verschil tussen vroeg aangelegde organen (zoals de voortplantingsorganen) en laat aangelegde organen (als de vleugels). Het verschil tussen een gynander en een intersex wordt dan ook wel als volgt omschreven (GOLDSCHMIDT l.c., p.11; MORGAN, 1919; HERING, 1940; FORD, 1955): een gynandromorf is een ruimtelijke seksuele mozaïek (♂ en ♀ weefsels ontstaan naast elkaar), een intersex is een seksuele mozaïek in de tijd (♂ en ♀ weefsels ontstaan na elkaar).

Voor de volledigheid zij echter vermeld dat er ook twijfels zijn aan deze lang gehuldigde theorie. MOSBACHER (1969) vond namelijk dat zich in de voortplantingsklieren van intersexuele plakkers vanaf het begin zaadcellen en eicellen naast elkaar ontwikkelen. De ontwikkeling verloopt weliswaar vertraagd, maar synchroon. Ook in andere organen (vleugels, sprieten) worden mannelijke en vrouwelijke elementen naast elkaar aangetroffen. Wat de mannelijke intersexen betreft is hierover dus het laatste woord zeker nog niet gezegd.

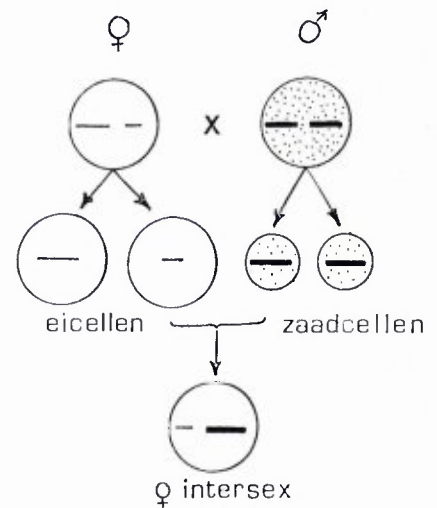
Het ontstaan van intersexen bij *Lymantria dispar*

Nu is wel uiteengezet hoe zich een intersex ontwikkelt, maar nog niet waarom zich een bepaalde vlinder tot intersex ontwikkelt. Daarvoor is het nodig het mechanisme van de geslachtsbepaling wat nauwkeuriger te bekijken. Het geslacht van een cel wordt bepaald door de geslachtschromosomen. Op het eerste gezicht lijkt het Y-chromosoom daarin geen rol te spelen: het kan rustig gemist worden. Toch blijken wel degelijk de factoren die een cel vrouwelijk maken op het Y-chromosoom te liggen, en de "man-

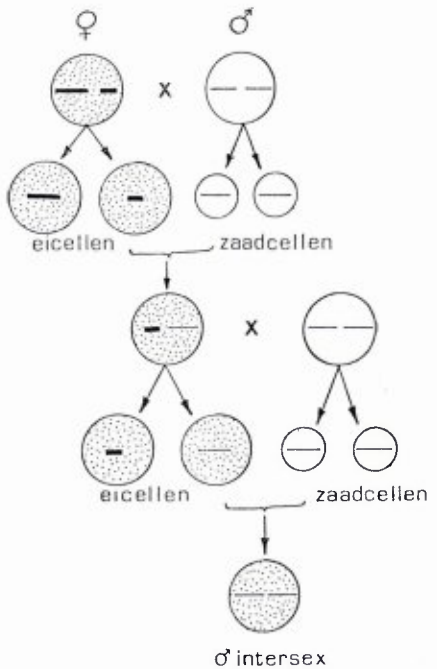
nelijke factoren" op het X-chromosoom. Maar: al voor de reductie-oefening oefent het Y-chromosoom invloed uit op het cytoplasma van de cel, waardoor dit als het ware vrouwelijk wordt. Elke eicel, met of zonder Y-chromosoom, heeft dus "vrouwelijk" cytoplasma. (GOLDSCHMIDT, 1955). Na de bevruchting bevat elke zygote dus vrouwelijk cytoplasma, plus een of twee X-chromosomen. Het uiteindelijke geslacht van een cel blijkt nu te worden bepaald door de verhouding tussen mannelijke en vrouwelijke factoren: de mannelijke invloed van één X-chromosoom blijkt niet voldoende om de cytoplasma-invloed te onderdrukken, zodat een XY- of XO-cel vrouwelijk wordt. Twee X-chromosomen samen overstemmen echter de vrouwelijke invloed, en een XX-cel wordt mannelijk.

Nu bewoont de plakker een groot deel van de oude wereld, in een aantal geografische rassen. De uiterlijke verschillen tussen deze rassen zijn klein, maar wel blijkt er in de loop van de tijd een verschil te zijn ontstaan in de "kracht" van de geslachtsbepalende factoren. Deze zijn bv. (zowel de mannelijke als de vrouwelijke) bij sommige japanse rassen sterker dan bij het europese. Kruist men nu een europees ♀ met zo'n "sterk" ♂, dan zal in een ♀ zygote het cytoplasma van de (europese) eicel samenkomen met het X-chromosoom van de vader. De "mannelijke factoren" hierop zijn echter te sterk om zich door de vrouwelijke factoren uit te laten schakelen, maar ook niet sterk genoeg om die cytoplasma-invloed geheel te onderdrukken: er ontstaat een (genetisch vrouwelijke) intersex. (fig. 6).

Genetisch mannelijke intersexen (XX) ontstaan wanneer uit een japans ♀ en een europees ♂ een dochter geboren wordt, die opnieuw paart met een europees ♂. Haar zonen bezitten dan twee "europese" X-chromosomen, die normaal voldoende sterk zouden zijn om de vrouwelijke factoren in het europese ras te onderdrukken, maar die nu geconfronteerd worden met de (sterkere) vrouwelijke factoren van het japanse ras. Deze vlinders ontwikkelen zich tot mannelijke intersexen. (zie fig. 7)



Figuur 6. Het ontstaan van een vrouwelijke intersex. Verklaring zie de tekst.



Figuur 7. Het ontstaan van een mannelijke intersex. Verklaring zie de tekst.

Doordat er gradaties bestaan in de "kracht" van de verschillende rassen, ontstaan de eerder genoemde gradaties in de mate van intersexualiteit. In het meest extreme geval, namelijk als men een ♀ van een zeer zwak ras (bv. van het eiland Hokkaido) kruist met een ♂ van een erg sterk ras, (bv. uit de omgeving van Tokyo), zijn de nakomelingen ogenschijnlijk allemaal mannelijk. De genetisch vrouwelijke nakomelingen vertonen namelijk de hoogste

graad van intersexualiteit: volledige omkering van het geslacht!

De omkering is zo compleet, dat niet alleen uiterlijke kenmerken, maar ook de copulatie-organen mannelijk worden, ja zelfs de ovariën worden testes, en produceren functionele spermieën. Zo'n dier is in staat een normaal ♀ te bevruchten, een kruising dus van het type XY x XY.

Ook het omgekeerde, mannetjes die vrouwelijk worden, komt voor, maar deze blijken nauwelijks levensvatbaar. Er zijn er maar een paar bekend.

Intersexen bij hybriden

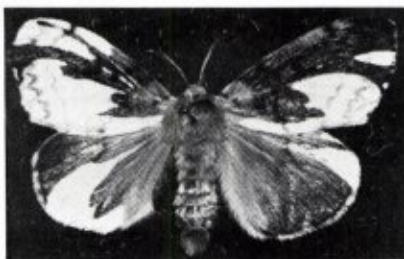
Als de geslachtsbepalende factoren bij verschillende rassen van een soort in kracht kunnen verschillen, ligt de veronderstelling voor de hand -hoewel nooit experimenteel bewezen- dat dit ook bij verwante soorten het geval kan zijn, als beide het zelfde mechanisme voor de geslachtsbepaling bezitten. (Dat dan overigens best een ander kan zijn dan bij *L. dispar*). Inderdaad zijn er waarnemingen van intersexuele hybriden (MORGAN, 1919; FORD, 1955; FRY, 1980). Het is zelfs waarschijnlijk dat een aantal vlinders die in oudere literatuur vermeld zijn als gynandromorfe hybriden in werkelijkheid intersexen zijn.

Ook het feit dat bij sommige kruisingen tussen twee soorten uitsluitend of bijna uitsluitend mannelijke nakomelingen ontstaan (FORD, 1955; FRY, 1980) vindt hierin misschien zijn verklaring. Mogelijk is de onbalans tussen mannelijke en vrouwelijke factoren bij de vrouwelijke nakomelingen zo groot dat zij niet levensvatbaar zijn. (Wanneer dit verschijnsel zich voordoet bij hybriden van insectensoorten waarbij de mannetjes XY en de wijfjes XX bezitten zijn het inderdaad de mannetjes die ontbreken).

Intersexen in de natuur

Uit het bovenstaande volgt dat men intersexen in de natuur niet gauw zal tegenkomen. Ontmoetingen tussen individuen van verschillende geografische rassen van een soort moeten tot de grootste zeldzaamheden behoren,

anders zijn het immers al snel geen rassen meer! Toch zijn intersexen, met name van *L. dispar*, bekend, en ze zijn niet eens zo zeldzaam als men mag verwachten. De 19e-eeuwse lepidopterologen vermelden al regelmatig mannelijke intersexen van *Lymantria dispar*. Ze worden dan weliswaar nog aangezien voor gynandromorfen, maar al vrij snel heeft men toch in de gaten dat er met deze dieren meer aan de hand is. Schultz noemt ze dan ook "Scheinzwitser", en telt ze niet mee in zijn opsomming van Gynandromorfen (1904b). Een kwart eeuw later worden ze door Lambillion beschreven als een vorm (f. *variegata*) van *L. dispar* (fig. 8), (hoewel inmiddels het



Figuur 8. *Lymantria dispar* f. *variegata* Lamb., holotype.

Uit: *Lambillionea* 29 (1929), pl. 1, fig. 4.

fenomeen van de intersexualiteit bij deze soort door Goldschmidt bestudeerd en beschreven is.)

Van deze mannelijke intersexen zijn er ook in Nederland een aantal gevangen. (Zie LEMPKE, 1936, 1959).

Van in de vrije natuur gevangen vrouwelijke intersexen ken ik eigenlijk maar één melding. Het is een exemplaar uit de collectie Gerl, in het Berlijns Museum (destijds althans), en wordt voor het eerst beschreven door KLUG (1829), waarna HAGEN (1861) en SPEYER (1889) nog eens uitgebreid op het voor hun toch wel erg merkwaardige beest terugkomen.

het feit dat de natuurlijke intersexen haast allemaal mannelijk zijn duidt er op, dat hun ontstaan waarschijnlijk een andere oorzaak heeft. Als zij ontstonden uit een kruising van twee rassen -op zich al zo goed als onmogelijk- zou men juist meer vrouwelijke intersexen verwachten. Immers, de mannelijke intersexen ontstaan pas in de tweede generatie (zie fig. 7). En inder-

daad, ook in de kweken van Goldschmidt verscheen af en toe een onverwachte mannelijke intersex in kruisingen tussen ras-genoten (bij japanse, russische en duitse dieren). Goldschmidt veronderstelt dat hier sprake is van een mutatie, die de geslachtsbepalende factoren op het X-chromosoom verandert in "ultra-zwak", zodat er ook bij kruisingen binnen het ras intersexuele nakomelingen kunnen ontstaan. Dat intersexualiteit inderdaad het gevolg kan zijn van mutatie van één gen is inmiddels, weliswaar bij *Drosophila melanogaster*, bewezen (HILDRETH, 1963).

Intersexen bij andere diersoorten

Het ontstaan van intersexen op de hierboven beschreven wijze is experimenteel alleen aangetoond bij *Lymantria dispar*. Bij andere diergroepen (zelfs al bij andere groepen van vlinders) vindt men een ander mechanisme wat betreft de geslachtsbepaling. Intersexen ontstaan daar dus ook door andere oorzaken dan hier beschreven.

(Zie voor een globaal overzicht DOBZHANSKY, 1963; GOLDSCHMIDT, 1955 of CROW, 1979.)

Tot slot

Afwijkende vormen, in handen van een verzamelaar, belanden meestal snel in een vangpot: ze moeten zo gaaf mogelijk blijven.

Ik hoop met het voorafgaande duidelijk gemaakt te hebben dat het ook erg boeiend kan zijn met deze dieren verder te kweken.

Een gynandromorf, in hoe geringe mate ook, kan gynandromorfen voortbrengen. En omdat bij een gerichte kweek de kenmerken van beide ouders bekend zijn, zijn achteraf gemakkelijker conclusies mogelijk omtrent de manier waarop (in die kweek althans) de gynanders ontstonden. Het feit dat men een gynander vaak al kan herkennen aan de rups (MORGAN, 1919) en aan de pop (SPEYER, 1869) kan in zo'n geval weer extra informa-

tie opleveren.

Interessanter nog, biologisch gezien, zijn de intersexen. Voor diegenen, die wel eens vlinders kweken, is bovenstaande misschien een stimulans om, als de gelegenheid zich voordoet, eens kruisingen tot stand te brengen tussen vlinders uit verschillende populaties.

Algemeen wordt er van uitgegaan dat men de verschillen tussen populaties van een soort het best kan bestuderen door ze gescheiden te kweken -en in veel opzichten is dat natuurlijk ook zo-, maar door dit soort kruisingen kunnen verschillen aan het licht komen die uiterlijk niet waarneembaar zijn, maar die wel veel wezenlijker informatie verschaffen over de mate van isolatie en speciatie (het ontstaan van soorten uit ondersoorten) dan welk waarneembaar kenmerk ook. Men hoeft hiervoor overigens niet naar Japan te reizen. FORD (1955) vond bij *Lasiocampa trifolii* al intersexen in een kruising van dieren uit Kent en uit Cornwall, en bij *Coenonympha tullia* bleek de afstand Cumberland - Noord-oost Schotland al groot genoeg.

In beide gevallen, zoals te verwachten, vrouwelijke intersexen!

Als de geografische isolatie maar lang genoeg geduurd heeft, hoeft de afstand niet groot te zijn. Ik ben ervan overtuigd dat er met een beetje uitgekruisende kruisingen ook bij ons nog interessante resultaten bereikt kunnen worden.

Nawoord

Veel dank ben ik verschuldigd aan de heer J. Dzon in Maastricht, die de poolse literatuur voor me vertaalde, en aan Herman Peeters in Cadier en keer, die de figuren 4 en 5 tekende naar de originele foto's van Goldschmidt.

Overigens ben ik me ervan bewust dat ik maar een fractie van de bestaande literatuur heb kunnen raadplegen. Ik ben dan ook bij voorbaat iedereen erkentelijk die mij wil attenderen op nieuwe inzichten of op belangrijke literatuur.

Summary

After some remarks on the frequency with which gynandromorphs occur among butterflies and moths, the major causes of their origin in Lepidoptera are discussed. The differences between gynandromorphs and intersexes are described, and the main results of Goldschmidt's work on intersexuality in *Lymantria dispar* are summarised.

It is pointed out that interracial crosses, when intersexuals occur among the offspring, may yield more information on the rate of speciation or subspeciation than any visible character does.

Literatuur

- BURMEISTER, H., 1832. Handbuch der Entomologie, Teil I. Reimer, Berlin.
- BERTKAU, PH., 1889. Beschreibung eines Zwitters von *Gastropacha quercus*, nebst allgemeinen Bemerkungen und einem Verzeichnis der beschriebenen Arthropodenzwitter. Arch. Naturgesch. 55: 75-116.
- BERTKAU, PH., 1891. Beschreibung eines Arthropodenzwitters. Arch. Naturgesch. 57: 229-237.
- BRIGGS, C.A., 1881. Hybrid Hermaphrodite of *Smerinthus populi*. The Entomologist XIV (221): 217.
- CRETSCHMAR, M., 1924. Die Entstehung der Gynandromorphen. Int. Ent. Z. 18: 43-44, 54-56.
- CROW, J.F., 1979. Overzicht van de genetica. 2e dr. Groningen, Wolters Noordhoff bv., 351 pp.
- DABROWSKI, J.S. en A.W. SKALSKI, 1968a. The cases of gynandromorphism in *Gonepteryx rhamni* L. (Pieridae). Acta Musei Silesiae, series A, XVII: 77-81.
- DABROWSKI, J.S. en A.W. SKALSKI, 1968b. Beiträge zum Gynandromorphismus bei Schmetterlinge III: über Gynander von *Agronome paphia* L. (Lep. Nymphalidae). Dtsch. Ent. Z. n.F.15 (4/5): 431-444.
- DABROWSKI, J.S., 1971. Ein Fall von Gynandromorphismus bei *Zygaena carniolica* Scop. (Lep. Zygaenidae). Ent. Nachr. 15: 124-127.
- DABROWSKI, J.S. en A.W. SKALSKI, 1971. A study in Lepidoptera Gynandromorphism. Int. Congr. Ent. I: 239-240.
- DOBZHANSKY, TH., 1963. Evolutie en erfelijkheid. Aula-pocket, Het Spectrum, Utrecht.
- DONCASTER, L., 1916. On some gynandromorphic specimens of *Abraxas grossulariata*. Proc. Cambridge Phil. Soc. XVIII.
- DORFMEISTER, G., 1867. Über die Zwitter bei den Schmetterlingen. Mitt. naturw. Ver. Steierm. IV: 68-70.
- FORD, E.B., 1955. Moths. Collins, London.
- FORD, E.B., 1962. Butterflies, 2e ed., 3e dr. Collins, London.
- FREY, H., 1883. Ein Hermaphrodit von *Erebia Euryale-Adyte*. Ent. Ztg. Stettin. 44: 373.
- FROHAWK, F.W., 1934. The complete book of British butterflies. Ward, Lock + co., London. 284 p.
- FRY, R.A., 1980. Further notes on hybrid hawkmoths. Bull. Amat. Ent. Soc. 39: 175-185.
- GARCIA-BELLIDO, A., P.A. LAWRENCE en G. MORATA, 1979. Kompartimente in der Entwicklung der Tiere. Spekt. Wissensch. 1979(7): 8-16.
- GARDINER, B.O.C., 1972. Gynandromorphism in *Pieris brassicae* L. J. Res. Lepidopt. 11(3): 129-140.
- GILCHRIST, B.M. en J.B.S. HALDANE, 1947. Sex-linkage and sex determination in a mosquito, *Culex molestus*. Hereditas 33: 175-190.
- GOLDSCHMIDT, R. en E. FISCHER, 1927. Erblicher Gynandromorphismus bei Schmetterlingen. Arch. Entw. Mech., 109: 1-13.
- GOLDSCHMIDT, R. en K. KATSUKI, 1931. Vierte Mitteilung über erblichen Gynandromorphismus und somatische Mosaikbildung bei *Bombyx mori* L.

Biol. Zentralbl. 51: 58-74.

- GOLDSCHMIDT, R., 1934. *Lymantria*. Bibliographia Genetica 11: 1-186.
- GOLDSCHMIDT, R., 1955. Theoretical Genetics. Berkeley (Cal.), University of California press, 563 pp.
- HAGEN, H., 1861. Insekten-Zwitter. Ent. Ztg. Stettin 22: 259-286.
- HAGEN, H., 1863. Insekten-Zwitter. Ent. Ztg. Stettin. 24: 189-195.
- HERING, M., 1940. Lepidopterologisches Wörterbuch. Alfred kernen Verlag, Stuttgart-W.
- HILDRETH, PH. E., 1963. A gene which transforms males and females into intersexes. Proc. 11th Int. Congr. Genetics, The Hague, 1: 171.
- KLUG, F., 1829. Bemerkungen bei Gelegenheit der Zergliederung eines Zwitters der *Melitaea didyma*, nebst Beschreibung der Zwitter in der Insektenammlung des Königl. Zool. Museums in Berlin. Verhandl. Ges. Naturf. Freunde 1: 363-369.
- KURZ, W., 1874. Ueber androgyne Missbildung bei Cladoceren. Sber. Akad. Wiss. Wien, 69(1): 40-46.
- LACORDAIRE, J.Th., 1838. Introduction à l'Entomologie, tome II, pag. 428 e.v. Paris, Roret.
- LEDERER, G., 1941. Die Naturgeschichte der Tagfalter, Teil II: 195-205. A. Kernen Verlag Stuttgart-W.
- LEE, V.H., 1967. Gynandromorphism in the Sabethine, *Trichoposopon digitatum* (Rondani). Mosquito News, 27(3): 426-427.
- LEFEBURE, H., 1835. Description d'un *Argus Alexis* hermaphrodite. Ann. Soc. Entom. 4: 145-151.
- LEMPKE, B.J., 1936. *Lymantria dispar* L. et ses formes. Lambillionea 36: 227-236.
- LEMPKE, B.J., 1954. Catalogus der nederlandse Lepidoptera, 2e suppl. Tijdschr. Ent. 97(4): 301-344.
- LEMPKE, B.J., 1959. Catalogus der nederlandse Lepidoptera, 6e suppl. Tijdschr. Ent. 102(1): 58-134.
- MORGAN, T.H. en C.B. BRIDGES, 1919. The origin of gynandromorphs. In: Contributions to the genetics of *Drosophila melanogaster*. Carnegie Inst. Washington, publ. no. 278: 1-122.
- MOSBACHER, G.C., 1969. Die postembryonale Entwicklung der intersexuellen Gonaden von *Lymantria dispar* L. und ihre Bedeutung für die Interpretation des Intersexualitätsphänomens. Verh. Dtsch. Zool. Ges. (Suppl.) 33: 144-152.
- MOSBACHER, G.C., 1975. Sex specific cell differentiation in different types of intersexes of *Lymantria dispar* L. in: R. Reinboth (ed.): Intersexuality in the animal kingdom. Berlin, Springer Verlag, p. 146-157.
- NEKRUTENKO, Y.P., 1965. Three cases of gynandromorphism in *Gonepteryx*: an observation with ultraviolet rays. J. Res. Lepidopt. 4(2): 103-108.
- OCHSENHEIMER, F., 1816. Die Schmetterlinge von Europa, fortgesetzt von F. Treitschke, deel IV. Fleischer, Leipzig.
- OLIVER, J.H. en E.D. DELFIN, 1967. Gynandromorphism in *Dermacentor occidentalis* (Acari: Ixodidae). Ann. Ent. Soc. Am. 60(50): 1119-1121.
- PACKARD, A.S., 1875. On Gynandromorphism in the *Lepidoptera*. Mem. Boston Soc. nat. Hist. II (4,3): 409-419.
- PINTUREAU, B., 1979. Etude du dimorphisme sexuel chez *Lymantria dispar* et *L. japonica* (Lép., Lymantriidae). Arch. zool. exper. gen. 120: 155-162.

- RAI, K.S. en G.B. CRAIG jr., 1963. Genetics of Gynandromorph Production in *Aedes aegypti*. Proc. 11th Int. Congr. Genetics, The Hague, 1: 171-172.
- REBEL, H., 1910. Fr. Berge's Schmetterlingsbuch, 9e opl. E. Schweitzerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- ROTHENBUHLER, W.C., J.W. GOWEN en O.W. PARK, 1952. Androgenesis with Zygotogenesis in Gynandromorphic Honeybees (*Apis mellifera* L.). Science 115: 637-638.
- ROYER, M., 1975. Hermaphroditism in insects. Studies on *Icerya purchasi*. In: R. Reinboth (ed.), 1975. Intersexuality in the animal kingdom. Berlin, Springer Verlag, p. 135-145.
- RUSSWURM, A.D.A., 1978. Aberrations of British Butterflies. E.W. Classey Ltd., Faringdon, 151 p.
- SCHULTZ, O., 1896. Gynandromorphe (hermaphroditische) Macrolepidopteren der Paläarktischen Fauna I. Illte. Wschr. Ent. I: 287-290.
- SCHULTZ, O., 1897. Idem, II. Illte. Wschr. Ent. II: 346-350.
- SCHULTZ, O., 1898. Idem, III. Illte. Z. Ent. III: 85-89.
- SCHULTZ, O., 1904a. Idem, IV. Berl. Ent. Z. XLVIII: 71-116.
- SCHULTZ, O., 1904b. Übersicht über die bisher bekannt gewordenen Fälle von Gynandromorphismus bei Paläarktischen Macrolepidopteren nach Familien, Gattungen und Species. Allg. Z. Ent. IX: 304-310.
- SCHULTZ, O., 1904c. Wie viele Fälle von Gynandromorphismus sind bei den einzelnen pal. Macrolepidopteren-Spezies (Abarten und Varietäten) beobachtet worden? Ent. Z. Frankf. a.M. XVIII(19): 73-75.
- SCHULTZ, O., 1906. Gynandromorphen Makrolepidopteren der Paläarktischen Fauna V. Ent. Z. Frankf. a.M. XX(19): 129-130.
- SEIDEL, F., 1936. Entwicklungsphysiologie des Insektenkeimes. Verh. Dtsch. Zool. Ges.
- SIEBOLD, C.TH. VON, 1864. Ueber Zwitterbienen. Z. wiss. Zool., XIV: 73-80.
- SKIERSKA, B., 1969. Case of gynandromorphism in *Aedes (Ochlerotatus) excrucians* (Walker, 1856) (Diptera, Culicidae). Polskie Pismo Ent. 39(2): 401-406.
- SMART, P., 1976. Moussault's groot vlinderboek. Bew. C.J. Zwakhals. Baarn, Moussault's uitgeverij b.v.
- SMITH, T.L., 1968. Gynandromorphism in the Greater Wax Moth, *Galleria mellonella*. Ann. Ent. Soc. Amer. 61(5): 1336-1338.
- SPEYER, A., 1869. Zwitter-Bildungen bei *Sphinx nerii* und einige Worte über den Hermaphroditismus der Insecten überhaupt. Ent. Ztg. Stettin. 30(7-9): 235-255.
- SPEYER, A., 1881. Eine Zwitterfamilie von *Saturnia pavonia*. Ent. Ztg. Stettin, 42: 477-486.
- SPEYER, A., 1883. Eine hermaphroditische *Boarmia repandata*, beschrieben und mit einer statistischen Glosse begleitet. Ent. Ztg. Stettin, 44: 20-25.
- SPEYER, A., 1888. Lepidopterologische Mittheilungen: 1. Halbrite Zwitter von *Argynnis paphia* und eine statistische Notiz. Ent. Ztg. Stettin, 49: 200-203.
- STANDFUSS, M., 1886. Lepidopterologisches. Ent. Ztg. Stettin, 47: 318-322.
- TAYLOR, D., K. MEADOWS en N. BRANCH, 1966. Gynandromorphism in *Culex* (Linnaeus) mosquitoes collected in the Tampa Bay area 1962 through 1964. Mosquito News, 26(1): 8-10.
- TURNER, H.J., 1915. Gynandromorphs and sex. Ent. Rec. 27: 58-60.
- WEBER, H., 1974. Grundriss der Insektenkunde, 5e druk. G. Fischer Verlag, Stuttgart. 640 pp.
- WIEBES, J.T., 1976. Gynandromorfie bij insecten. Voordracht 21e lenteverg. Ned. Entomol. Ver. Jaarboek 1974-1976 Ned. Entomol. Ver. Amsterdam: 90-97.
- WILTSHIRE, E.P., 1980. A hermaphrodite Large Blue (*Maculinea arion* (L.): Lep., Lycaenidae). Proc. Brit. Ent. Nat. Hist. Soc., 13: 30-32.

De vondst van een onderkaaksbeen van een onbekende Mosasauriër (*Reptilia, Mosasauridae*) in de Sibbergroeve

A.W.F. Meijer

Natuurhistorisch Museum Maastricht.

In het vroege voorjaar van 1983 kreeg het Natuurhistorisch Museum Maastricht van de heer L. Bisscheroux te Margraten enige brokken kalksteen met botfragmenten ten geschenke, die kort tevoren tijdens het uitzagen van bouwstenen in de Sibbergroeve te Sibbe, gemeente Valkenburg a/d Geul (groeve no. 55 in VAN WIJNGAARDEN, 1977) waren ontdekt. De bewuste kalksteen behoort tot de Formatie van Maastricht en wel tot het bovenste gedeelte van de Kalksteen van Emael (W.M. FELDER, 1975, fig. 2.1.3.). Uit een van de kalksteenbrokken kwam tijdens het uitprepareren een gedeelte van een rechter onderkaaksbeen (het "dentale") van een Mosasauriër-achtig Reptiel te voorschijn. Het fragment omvat alle tandklassen (dit zijn er 15), maar helaas ontbreken alle tanden. Daarmee is een van de belangrijkste kenmerken voor determinatie afwezig. Wanneer de nog wel aanwezige kenmerken niet zo uitermate interessant waren gebleken, dan was dit fossiel vermoedelijk al gauw hetzelfde lot beschoren als zoveel "indeterminabelen": een roemloos einde in een vergeten lade.

Het fossiel, dat onder nr. NHMM 198349 in de kollektie van het Natuurhistorisch Museum Maastricht werd opgenomen, is 33 cm lang en ter plaatse van de zesde tand van voren

("tandpositie 6") 2,7 cm hoog.

Ter vergelijking: de overeenkomstige lengte bedraagt bij het welbekende "Parijse exemplaar" van *Mosasaurus hoffmanni* ongeveer 75 cm. Vanaf de

voorstte punt tot aan tandpositie 6 is het kaakfragment tamelijk onbeschadigd, maar verder naar achteren ontbreekt het onderste deel, zodat het daar niet meer mogelijk is om de hoogte te meten. Deze beschadiging was al vóór de inbedding van de kaak in het sediment aanwezig. Het fossiel wekt trouwens de indruk, o.a. door de afronding van de breukvlakken, geruime tijd op de zeebodem te hebben gelegen voordat het door sediment werd bedekt. Zo vertoont de buitenste kaakrand ter hoogte van de voorste drie tandposities een afvlakking, die wellicht door schuiven over de zeebodem is ontstaan. In de bodems van de tandkassen 3, 4, 7 en 10 zijn gaten gevallen, waarschijnlijk door wegrotten van het bot.