Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einzusenden zu wollen.

Bd. XXXII.

20. März 1912.

№ 3.

Inhalt: Hertwig, Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen (Schluss). — Ernst, Neue Beobachtungen bei Ameisen. — Bruu, Weitere Beiträge zur Frage der Koloniengründung bei den Ameisen. — Oppel, Biologie und Entwicklungsmechanik. — Vogt, Geometrie und Ökonomie der Bienenzelle. — Festschrift zum sechzigsten Geburtstag Richard Hertwig's. — Reis, Eine zoologische Festschrift. — Pütter, Vergleichende Physiologie. — Janson, Skizzen und Schemata für den zoologisch-biologischen Unterricht. — Jubiläums Katalog von W. Engelmann. — Jahresbericht über die Ergebnisse der Immunitätsforschung. — Hartmann, Protistenkerne. — Ferienkurse Jena.

Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen.

Von Prof. Richard Hertwig (München).

(Schluss.)

Noch wichtiger als die so viel erörterten Kreuzungen monö-zischer und diözischer Arten scheinen mir die Resultate zu sein, welche Correns durch die Kreuzungen der verschiedenen Formen einer und derselben gynodiözischen Art erhielt. Ich beschränke mich hier auf die Angaben, welche sich auf *Plantago lanceolata* beziehen. Bei derselben gibt es rein weibliche und rein zwitterblütige Formen, dazwischen Formen, bei denen weibliche Blüten und Zwitterblüten in verschiedenem Prozentverhältnis vertreten sind. Befruchtete Correns die rein weiblichen Pflanzen mit Pollen von Zwitterpflanzen, so bestand der größte Teil der Nachkommenschaft aus rein weiblichen Pflanzen, wenigen oder gar keinen reinen Zwittern und intermediären gynomonözischen Formen, unter denen er drei Abstufungen unterschied: 1. überwiegend weiblich, 2. zwitterig und weiblich, 3. überwiegend zwitterig. Besaß die weibliche Pflanze eine wenn auch geringe Neigung zur Zwitterigkeit, indem sie gelegentlich auch Zwitterblüten mit rudimentären (kontabeszenten) Antheren entwickelte, so kam das in der Nachkommenschaft zur Geltung, indem

die Zahl der reinen Weibchen abnahm, die der Zwitter und intermediären Formen sich steigerte. Von besonderem Interesse war es, dass in diesen durch labile Sexualität ausgezeichneten Fällen auch Unterschiede in der Wirkungsweise des Pollens verschiedener Pflanzen zutage traten, indem bei Verwendung des Pollens der einen Pflanze eine stärkere Tendenz zur Zwitterbildung vorhanden war, als wenn man den Pollen einer anderen Pflanze benutzte. Wurde das Pollenmaterial zweier Pflanzen — wir wollen sie a und b nennen — auf drei verschiedene weibliche Pflanzen I, II und III angewandt, so traten die Unterschiede in der Wirkungsweise der beiden Pollensorten bei jeder Pflanze in gleichsinniger Weise auf, wenn auch keine vollkommene Proportionalität herrschte. Ich erläutere das Gesagte an einigen Beispielen.

♀	♂	Zwitter	Überwiegend Zwitter	Weiblich und Zwitter	Überwiegend weiblich	Rein weiblich
I	a	2,8 ⁰ / ₀	1,2 ⁰ / ₀	1,6 ⁰ / ₀	4,8 ⁰ / ₀	89,9 ⁰ / ₀
	b	0 ⁰ / ₀	0 ⁰ / ₀	1,2 ⁰ / ₀	1,8 ⁰ / ₀	97 ⁰ / ₀
II	a	7,7 ⁰ / ₀	1,8 ⁰ / ₀	10,1 ⁰ / ₀	6,5 ⁰ / ₀	73,8 ⁰ / ₀
	b	1,7 ⁰ / ₀	1,2 ⁰ / ₀	8 ⁰ / ₀	8 ⁰ / ₀	81,0 ⁰ / ₀
III	a	23,6 ⁰ / ₀	18,0 ⁰ / ₀	36,5 ⁰ / ₀	3,4 ⁰ / ₀	18,5 ⁰ / ₀
	b	1,5 ⁰ / ₀	3,8 ⁰ / ₀	12,2 ⁰ / ₀	23,7 ⁰ / ₀	58,8 ⁰ / ₀

Diese Untersuchungen Correns' liefern ein vollkommenes Gegenstück zu den Resultaten, welche ich durch Befruchtung indifferent abgestimmter Froscheier mit indifferent abgestimmtem Samen erhielt. Das Gemeinsame beider Versuchsreihen ist zunächst einmal die abgestufte Sexualität. Wie wir bei den Correns'schen Versuchen alle Übergänge zwischen typischen Zwittern und reinen Weibchen haben, so ergaben meine Froschkulturen alle Übergänge von typischen Männchen zu typischen Weibchen. Ein weiteres gemeinsames Merkmal beider Kulturen ist darin gegeben, dass sich ein geschlechtsbestimmender Einfluss sowohl seitens der männlichen als auch der weiblichen Geschlechtszellen nachweisen lässt. Überblickt man die Ergebnisse meiner Kulturen, so kann man den Einfluss verschiedener Spermatozoen auf die gleichen Eier erkennen, wenn man die einzelnen Positionen der horizontalen Reihen vergleicht, den Einfluss verschiedener Eier auf die gleichen Spermatozoen, wenn man in entsprechender Weise die vertikalen Reihen prüft. Um dies auch für die Correns'schen Versuche recht klar zu machen, habe ich seine Resultate in derselben Weise gruppiert wie meine an Fröschen gewonnenen, die senkrechte Anordnung nach den Männchen, die horizontale nach den Weibchen gewählt und

im Interesse der Übersichtlichkeit nur 3 Kategorien anstatt 5, wie es Correns tut, unterschieden: reine Zwitter = ♂, intermediäre Formen (Pflanzen mit weiblichen und mit Zwitterblüten) = J, reine Weibchen = ♀. Die die Eier liefernden Pflanzen bezeichne ich wie oben mit I, II und III, die Pollenpflanzen mit a und b.

	a			b		
I	2,8 ♂.	7,6 J.	89,9 ♀.	0 ♂.	3 J.	97 ♀.
II	7,7 ♂.	18,4 J.	73,8 ♀.	1,7 ♂.	17,2 J.	81,0 ♀.
III	23,6 ♂.	57,9 J.	18,5 ♀.	1,5 ♂.	39,7 J.	58,8 ♀.

Bei der hier durchgeführten Schreibweise der Tabelle sieht man sofort, dass der Same b eine viel stärkere Verschiebung des Sexualitätsverhältnisses nach der weiblichen Seite bewirkt als wie a, dass in analoger Weise die weiblichen Zellen I stärker nach der weiblichen Seite verschieben als II, II wiederum stärker als III. Aber es existiert auch hier wieder wie bei meinen Froschexperimenten keine Proportionalität. Fassen wir, um dies zu beweisen, nur die Prozente der gezüchteten rein weiblichen Pflanzen ins Auge, so verhalten sich die Weibchen der Kulturen III, II und I mit Samen a wie 1 : 4 : 5, mit Samen b wie 1 : 1,2 : 1,38. Vergleichen wir umgekehrt die Serien a und b miteinander, so verhalten sich die Prozente der erzüchteten Weibchen in der Eireihe I wie 1 : 1,09, bei II wie 1 : 1,1, bei III wie 1 : 3,2.

Freilich ist das pflanzliche Material zur Erläuterung dieser höchst eigentümlichen Verhältnisse ungleich günstiger als das von mir benutzte Froschmaterial. Denn man kann das Mengenverhältnis der rein weiblichen, intermediären und rein zwitterigen Formen zahlenmäßig zum Ausdruck bringen, während man bei den Fröschen eine richtige Vorstellung nur gewinnt, wenn man das Material selbst durchmustert und eine lebhaftere Vorstellung von den vielerlei Übergängen gewinnt, welche zwischen typischen Hoden und typischen Ovarien existieren. Auch muss beachtet werden, dass es schließlich bei den Fröschen doch noch zu einer Aufteilung des Materials in die beiden Geschlechter kommt. Bei den Pflanzen ist das nicht der Fall, weil es die verschiedenen Abstufungen der Sexualität gibt, wie sie im vorliegenden Fall durch weibliche, gynomonözische und zwitterige Pflanzen gegeben sind, wozu in anderen Fällen noch Gynodiözie, Andromonözie, Androdiözie und rein männlicher Charakter der Pflanze hinzukommen können.

Ich habe bei Besprechung der indifferenten Froschkulturen versucht, die Erscheinungen derselben mit den bisher gewonnenen

Resultaten der Heterochromosomenforschung in Einklang zu bringen und habe dabei die beiden Erklärungen der Geschlechtsbestimmung, zu denen diese Lehre geführt hat, herangezogen. In ihrer ursprünglichen Fassung verlegte die Heterochromosomenlehre die gesamte Geschlechtsbestimmung in das heterogametische Geschlecht. Indem die Männchen der Insekten zweierlei Spermatozoen bilden, die Weibchen nur einerlei Eier, ist die Geschlechtsbestimmung in den genauer bekannt gewordenen Fällen eine Funktion des Männchens. Erst später hat sich herausgestellt, dass auch die homogametischen Eier an der Geschlechtsbestimmung beteiligt sein können, indem sie aus inneren Ursachen eine Veränderung ihres Chromosomenbestandes (Rückbildung eines x-Chromosoms) erfahren, wodurch das homogametische Geschlecht die Fähigkeit gewinnt, sowohl Männchen als Weibchen zu erzeugen. Wir haben hier zwei ganz verschiedene Vorgänge, welche aber zu demselben Resultat führen. Im einen Fall handelt es sich, um bestimmte Namen einzuführen, um Geschlechtsbestimmung durch Reifeteilung, im anderen Fall um Geschlechtsbestimmung durch Chromosomenumbildung¹⁴⁾.

Das Auffallende an den Züchtungsergebnissen, zu denen sowohl Correns wie ich gekommen sind, ist nun darin gegeben, dass offenbar sowohl vom Männchen wie vom Weibchen geschlechtsbestimmende Einflüsse ausgehen, wie ich das an den Correns'schen Resultaten im einzelnen durchgeführt habe.

Ich habe nun oben versucht, diese merkwürdige Erscheinung dadurch zu erklären, dass ich die eine Wirkung auf heterogametische Beschaffenheit des einen Geschlechts (Geschlechtsbestimmung durch Reifeteilung), die andere auf sekundäre Chromosomenumwandlung des anderen Geschlechts zurückführte (Geschlechtsbestimmung durch Chromosomenumwandlung). Ich bin bei diesen Versuchen auf solche Schwierigkeiten gestoßen, dass ich es für ausgeschlossen halte, in weiterer Verfolgung derselben zum Ziel zu gelangen. Noch klarer würde dies aus den Resultaten hervorgehen, zu denen Correns gelangt ist. Wenn man versuchen wollte, sie in ähnlicher Weise vom Standpunkt der Heterochromosomenlehre zu interpretieren, würden sich noch größere Schwierigkeiten ergeben.

Die botanischen Untersuchungen sind aber noch nach einer zweiten Richtung hin von Wichtigkeit, als sie noch viel schöner als meine Froschexperimente erkennen lassen, dass die Art, in welcher bei der Geschlechtsbestimmung verschiedenerlei männliche Geschlechtszellen auf dasselbe Eimaterial wirken, in den vorliegenden

14) Ich möchte hier auf das Ungenaue des Worts „Geschlechtsbestimmung“ hinweisen. Geschlechtsbestimmend wirkt ja ein homogametisches Weibchen auch, wenn es bei parthenogenetischer Fortpflanzung immer nur Weibchen erzeugt. Was im vorliegenden Fall gemeint ist, ist die Bestimmung, ob Männchen oder Weibchen aus dem Ei hervorgehen. Es wäre daher besser zu sagen „geschlechtsdifferenzierend“.

Fällen genau die gleiche ist wie die Art, in welcher verschiedenerlei Eier auf dasselbe Samenmaterial wirken. Diese Ähnlichkeit in der Wirkungsweise der beiderlei Geschlechtszellen macht es unwahrscheinlich, dass die geschlechtsbestimmende Wirkung das eine Mal durch Heterogamete, das andere Mal durch Chromosomenumwandlung bedingt werde. Vielmehr werden wir dahin geführt, eine ähnliche Beschaffenheit der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen anzunehmen, ferner anzunehmen, dass der Einfluss auf die Geschlechtsbestimmung bei den einzelnen weiblichen wie männlichen Geschlechtszellen, wie es auch Strasburger annimmt, mannigfach abgestuft ist. Je nachdem bei der Befruchtung männliche und weibliche Faktoren zusammentreffen, welche einander das Gleichgewicht halten, oder von denen der eine oder der andere überwiegt, werden intermediäre Formen in wechselnder Zahl, Männchen oder Weibchen entstehen.

Schluss.

Ich möchte den vorliegenden Versuch, eine Darstellung vom derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems zu geben, nicht abschließen, ohne einige zusammenfassende Bemerkungen hinzuzufügen.

Wir sind von der Tatsache ausgegangen, dass bei vielen Tieren eine heterogamete Beschaffenheit der Spermatozoen Ursache der Geschlechtsbestimmung ist und dass dieselbe durch die Reifeteilungen herbeigeführt wird. Es scheint aber auch bei manchen Arten vorzukommen — namentlich machen es manche Erscheinungen der geschlechtsbegrenzten Vererbung wahrscheinlich —, dass die Heterogamete eine Eigentümlichkeit der Eier ist. Heterogamete des einen Geschlechts, d. h. das Vorkommen von zweierlei Geschlechtszellen, Männchenerzeugender und Weibchenerzeugender, setzt Homogamete des anderen Geschlechts voraus, die Anwesenheit von einerlei Geschlechtszellen, welche bei Heterogamete des Weibchens männlich, bei Heterogamete des Männchens weiblich determiniert sein müssen. In allen Fällen, in denen diese Bedingungen erfüllt sind, resultiert das Sexualitätsverhältnis 50 : 50, vorausgesetzt, dass das homogamete Geschlecht rezessiv ist.

Die Geschlechtsbestimmung geht von einem bestimmten Chromosom aus, welches wir bei Homogamete des Weibchens x nennen wollen, bei Homogamete des Männchens aus später zu erläuternden Gründen nicht y , wie es in diesem Aufsatz bisher im Anschluss an eine vorhandene Terminologie geschehen ist, sondern z . Im homogameten Geschlecht ist das geschlechtsbestimmende Chromosom stets doppelt vorhanden. Das homogamete Weibchen ist, wenn wir alle übrigen Chromosomen unberücksichtigt lassen, xx , und erzeugt ausschließlich Eier von der Beschaffenheit x . Das zugehörige heterogamete Männchen ist dagegen $x0$, oder wenn dem x ein ihm nicht gleichwertiges Chromosom gegenübersteht, xy . Die Weibchen

erzeugenden Spermatozoen würden dann das x-Chromosom enthalten, die Männchen erzeugenden dagegen bei manchen Arten ein y-Chromosom, bei anderen gar kein Chromosom, also 0. In entsprechender Weise wäre das homogamete Männchen zz mit Spermatozoen von der ausschließlichen Beschaffenheit z , das zugehörige heterogamete Weibchen würde $z0$ sein, oder wenn hier das Männchen bestimmende z ebenfalls durch ein anderes Chromosom vertreten wäre, zv . Die Männchen bestimmenden Eier würden dann das z enthalten, die Weibchen erzeugenden entweder gar kein Chromosom oder ein v -Chromosom. — Wir müssen mit der Möglichkeit rechnen, dass die Anwesenheit der geschlechtsbestimmenden Chromosomen schwierig, vielleicht auch gar nicht durch die Beobachtung festgestellt werden kann. Diese Latenz kann dadurch bedingt sein, dass die Geschlechtschromosomen mit anderen Chromosomen verschmelzen oder in ihrem Aussehen sich von ihnen nicht unterscheiden.

Während die besprochenen Formeln, soweit sie sich auf Tiere mit heterogameten Männchen beziehen, auf Beobachtungen basieren, sind die die Heterogametie des Weibchens voraussetzenden Formeln zunächst noch hypothetischer Natur mit Ausnahme des einen durch die Seeigel repräsentierten Falles, in welchem das Männchen zz , das Weibchen zv ist¹⁵⁾.

Nächst der Befruchtung ist der für die Geschlechtsbestimmung wichtigste Vorgang diejenige Reifeteilung, welche für das Geschlechtschromosom als Reduktionsteilung wirkt. Durch sie wird die Differenzierung in zweierlei Spermatozoen bei Heterogametie des Männchens, in zweierlei Eier bei Heterogametie des Weibchens herbeigeführt.

Das hier entworfene Grundschemata der Geschlechtsbestimmung kann in der mannigfachsten Weise abgeändert werden, wie es zum Teil durch direkte Beobachtung erwiesen ist, zum Teil aus experimentellen Ergebnissen erschlossen werden muss. Die Möglichkeiten solcher Abänderungen sind zum Teil durch einen eigentümlichen Verlauf der Reifeteilungen gegeben. Bei heterogametischer Beschaffenheit des männlichen Geschlechts können die Männchen erzeugenden Spermatozoen zugrunde gehen (Aphiden, Hymenopteren, Nematoden), vielleicht auch in reziproker Weise die Weibchen erzeugenden (Pteropoden). Analoges kann bei der Richtungskörperbildung geschehen, wenn bei der Reifung heterogameter Eier der weibliche Chromosomenkomplex in den Richtungskörper gelangt. (So ist es vielleicht zu erklären, dass überreife Eier

15) Ganz neuerdings ist auch die weibliche Heterogametie der Echinoideen von Pinney und Tennent angezweifelt worden, welche für Heterogametie des männlichen Geschlechts eintreten.

der Frösche die Fähigkeit, Weibchen zu liefern, vollkommen verloren haben.) Durch einen eigentümlichen Verlauf der Reifeteilung wird es auch bewirkt, dass parthenogenetische Eier der Aphiden sich anstatt wie in den vorausgegangenen Generationen zu Weibchen auf einem bestimmten Stadium des Generationszyklus zu Männchen entwickeln.

Weitere Abänderungen des Sexualverhältnisses sind dadurch ermöglicht, dass während der embryonalen oder der postembryonalen Entwicklung eine Veränderung des Chromosomenbestandes eintreten kann. Das Ovar des *Rhabdonema*-Weibchens wird zu einer Zwitterdrüse, indem unter Verlust eines x-Chromosoms gewisse Geschlechtszellen zu Spermatogonien werden. Bei Pteropoden erfahren zwei Chromosome in einem Teil der Zellen der Geschlechtsdrüse eine Abminderung ihres Chromatingehalts und werden so Ursache, dass der Chromatinbestand, welcher anfänglich männliche Beschaffenheit besitzt, die weibliche Zusammensetzung erhält. Wir haben somit hier zwei Beispiele, in denen das eine Mal die männliche Konstitution des Chromatins zur weiblichen, das andere Mal die weibliche zur männlichen umgewandelt wird.

Die besprochenen Erscheinungen lassen erkennen, dass den Geschlechtschromosomen Faktoren übergeordnet sind, welche eine Veränderung derselben bewirken können. Diese Faktoren müssen im Protoplasma ihren Sitz haben; sie können sich hier aus verschiedenen Ursachen entwickeln. In den genannten Fällen entwickeln sie sich im Lauf des individuellen Lebens. Das Gleiche trifft zu, wenn Froschlarven, welche als Weibchen angelegt werden, im Verlauf der Entwicklung doch noch zu Männchen umgemodelt werden. Die das Geschlecht umformenden Faktoren können aber auch im Laufe einer Reihe aufeinanderfolgender Generationen sich entwickeln und allmählich ausschlaggebende Bedeutung gewinnen, wie die Aphiden und Daphniden lehren, deren parthenogenetische Fortpflanzung durch Geschlechtsgenerationen unterbrochen wird. Schließlich kann die Geschlechtsumbildung auch durch äußere Einwirkungen veranlasst werden. So haben wir gesehen, wie unter Einfluss parasitischer Kastration eine männliche Krabbe Eier entwickelt und umgekehrt ein weibliches *Melandryum* Antheren und Pollenmutterzellen erzeugt. Zu den geschlechtsumgestaltenden äußeren Einwirkungen gehören auch die Einflüsse der Temperatur. Am charakteristischsten ist die Kälteeinwirkung, welche bei Parthenogenesis den Eintritt der Geschlechtsgeneration beschleunigt und, wie es scheint, es auch zuwege bringt, dass die Zahl männlicher Froschlarven auf Kosten der weiblichen zunimmt.

Was nun die Veränderlichkeit der Geschlechtschromosomen anlangt, so scheint dieselbe in den einzelnen Abteilungen des Tier- und Pflanzenreichs sehr verschieden zu sein. In den meisten Fällen

scheint ja der Sexualearakter der Geschlechtszellen festgefügt zu sein, so dass der durch die Entwicklung der Geschlechtszellen gegebene Mechanismus der Geschlechtsbestimmung sich allen äußeren Einwirkungen gegenüber mit Zähigkeit behauptet. Diese in vielen Fällen unzweifelhaft vorhandene Festigung des Sexualcharakters hat zu der Auffassung geführt, dass eine willkürliche Geschlechtsbestimmung unmöglich sei. Ich glaube, dass dieser Satz sich in der ihm häufig zuerteilten Allgemeinheit nicht wird aufrecht erhalten lassen, nicht einmal für die Wirbeltiere. In manchen Fällen wird, wie in den besprochenen Beispielen, eine metagame willkürliche Geschlechtsbestimmung sich ermöglichen lassen. Wo das nicht gelingt, wird es oft möglich sein, durch Beeinflussung der über das Geschlecht entscheidenden Reifeteilungen eine willkürliche Geschlechtsbestimmung zu erzielen.

Es erübrigt, noch einiges über die Natur der geschlechtsbestimmenden Faktoren zu sagen. Wir gehen dabei von dem aus dem Vorausgehenden sich ergebenden Satz aus, dass die unmittelbare Geschlechtsbestimmung vom Kern ausgeht, speziell von den Chromosomen desselben. Eine weitere Möglichkeit ist darin gegeben, dass außerhalb des Kerns entstehende Einflüsse den Kern modifizieren und dadurch mittelbar geschlechtsbestimmend wirken können. Die zur Geschlechtsbestimmung erforderlichen Unterschiede in den Chromosomen können entweder quantitativer oder qualitativer Natur sein.

In früheren Arbeiten hatte ich mich dafür ausgesprochen, dass die geschlechtsbestimmenden Unterschiede quantitativer Natur sind. Ausgehend von der Tatsache, dass männliche und weibliche Gameten sich in der gesamten Organismenwelt dadurch voneinander unterscheiden, dass bei gleicher Kerngröße die einen wenig, oft sogar minimale Quantitäten Protoplasma enthalten, die anderen enorm viel, habe ich vermutet, dass das männliche Geschlecht durch den relativen Reichtum an Kernsubstanz, durch eine zugunsten des Kerns modifizierte Kernplasmarelation, vom weiblichen unterschieden sei. In dieser Auffassung wurde ich durch mancherlei Erfahrungen befestigt, so z. B. durch die Erfahrung, dass niedere Temperaturen, welche erwiesenermaßen eine Vergrößerung des Kerns auf Kosten des Protoplasma bedingen, in nicht wenigen Fällen auch die Entwicklung des männlichen Geschlechts auf Kosten des weiblichen begünstigen. Die Schwierigkeiten, welche sich daraus ergeben, dass parthenogenetische Eier sich häufig mit der halben Chromosomenzahl entwickeln und trotzdem die Tendenz haben, Männchen zu liefern, suchte ich dadurch zu erklären, dass Inzucht (autogene Entwicklung) ähnlich der Kältewirkung im Lauf der Entwicklung eine Zunahme der Kernsubstanz auf Kosten des Protoplasma herbeiführe. Die Abminderung des Chromatinbestandes der

Männchen erzeugenden Spermatozoen heterogametischer Insekten deutete ich als eine Annäherung an Parthenogenesis.

Für die quantitative Erklärung der in den geschlechtsbestimmenden Faktoren vorhandenen Unterschiede sind Boveri und vorübergehend Goldschmidt und Morgan eingetreten, freilich in ganz anderem Sinn als es von mir geschehen ist: es sei, wie die Befunde an Insekten lehren, das weibliche Geschlecht durch ein Plus an Chromatin ausgezeichnet. Durch diesen reicheren Chromatingehalt werde das intensivere Wachstum der Eier erklärt.

Die quantitativen Erklärungen der Sexualitätsunterschiede besitzen mancherlei Vorzüge; sie eröffnen uns Verständnis für die vielfältigen Abstufungen der Sexualitätstendenz, wie sie bei Pflanzen und Tieren vorkommen und von mir für die indifferenten Froschkulturen und an der Hand der Correns'schen Experimente auch für Pflanzen erläutert worden sind. Sie erleichtern auch das Verständnis für das Auftreten der sogen. sekundären Geschlechtscharaktere. Diese sind von zweierlei Natur. Manche sekundären Geschlechtscharaktere sind Folgeerscheinungen der Anwesenheit der Sexualdrüsen. Für sie sollte der Ausdruck „sekundäre Geschlechtscharaktere“ reserviert bleiben. Sie entwickeln sich unter dem Einfluss der inneren Sekretion der Geschlechtsorgane, bleiben daher bei rechtzeitiger Kastration aus, können andererseits auch beim entgegengesetzten Geschlecht hervorgerufen werden, wenn man ihm Extrakte aus der Geschlechtsdrüse des einen Geschlechts einverleibt. So konnte Steinach bei kastrierten männlichen Ratten durch Transplantation von Ovarien es erzielen, dass der Penis rudimentär wie eine Clitoris wurde, dass die Tiere in der Entwicklung der Brustdrüsen, im Wachstum des Gesamtkörpers und des Skeletts und in der Beschaffenheit des Haarkleides weibliche Beschaffenheit annahmen.

Es gibt nun aber eine zweite Kategorie sekundärer Geschlechtscharaktere, für welche ich den Ausdruck „konkordante Geschlechtscharaktere“ vorschlagen möchte; sie entwickeln sich unabhängig von den Geschlechtsdrüsen, aber in Harmonie mit denselben, offenbar weil Beschaffenheit der Geschlechtsdrüse und konkordante Geschlechtscharaktere beide in einem und demselben Ei entstehen und durch einen gemeinsamen Faktor, denselben Chromosomenkomplex bedingt sind. Sie entwickeln sich daher auch, wenn die betreffenden Tiere frühzeitig kastriert werden, ja auch dann, wenn man in die kastrierten Tiere die entgegengesetzte Geschlechtsdrüse transplantiert und glücklich zur Anheilung bringt, wie man bei jungen Schmetterlingsraupen in kastrierte Männchen Ovarien, in kastrierte Weibchen Hoden eingepflanzt hat ohne dadurch die konkordanten Geschlechtscharaktere zu verändern (Oudemans, Meisenheimer, Kopèc).

Die quantitative Erklärung der Sexualität bietet den Vorteil, das Auftreten dieser konkordanten Geschlechtscharaktere und die

Art ihrer Erblichkeit ohne weiteres verständlich zu machen. Denn sie fasst das Geschlecht nicht wie eine der vielen Hunderte und Tausende von Eigenschaften auf, wie sie vergleichbar einem Mosaik das Wesen eines Organismus ausmachen und an räumlich begrenzten Stellen zur Entfaltung kommen, sondern als eine Grundstimmung des gesamten Organismus, welche sich in allen Organen äußert und Ursache wird, dass sich dieselben in mehr oder minder differenter Weise nach der männlichen oder weiblichen Seite weiter entwickeln. In welchem Maße die Gesamtheit der Organisation durch das Geschlecht beeinflusst werden kann, lehren am schönsten die rudimentären Männchen der *Cirripeden*, des *Dinophilus* und vor allem von *Bonellia*, bei denen sich gewaltige Größenunterschiede mit ganz auffälligen Unterschieden in fast allen Organen paaren. Ich kann meine Auffassungsweise nicht besser verständlich machen, als durch den Vergleich mit einem Musikstück. Ich möchte dann die Eigenschaften eines Organismus mit den einzelnen Melodien und Passagen vergleichen, den Geschlechtscharakter dagegen mit der Tonart, in welcher ein Musikstück geschrieben ist.

Für die Erblichkeit der Geschlechtscharaktere ergeben sich aus der hier vorgetragenen Auffassung folgende Konsequenzen. Erblich würden die Geschlechtscharaktere als solche nicht sein; erblich wäre immer nur der mittlere Artcharakter. Für jedes Organ, mag es auch noch so sehr im männlichen und weiblichen Geschlecht verschieden sein, ist in der Erbmasse ein und derselbe Determinant oder Determinantenkomplex enthalten. Dass sich derselbe nach der weiblichen oder männlichen Seite weiter entwickelt, oft in so auffallender Weise, wie es für viele Säugetiere und Vögel bekannt ist, ist eine Folge des trophischen Zustandes der Gewebe, wie er durch den allgemeinen Sexualcharakter bestimmt wird. Es würde das etwas Ähnliches sein, wie die Entwicklung der Gallen bei Pflanzen; die Fähigkeit, sie zu bilden ist erblich; dass sie gebildet werden, hängt von einem sich hinzugesellenden Faktor ab, wie er durch das Eindringen des Parasiten gegeben wird. Aus dieser Auffassungsweise heraus bedarf eine seit Darwin's Zeiten viel erörterte Erscheinung keiner besonderen Erklärung; ich meine die Erscheinung, dass die männlichen Sexualcharaktere durch Vermittlung der Mutter auf die männliche Nachkommenschaft vererbt werden können, und umgekehrt die weiblichen Charaktere durch Vermittlung des Vaters auf die weiblichen Individuen.

Ich verkenne nun nicht, dass die quantitative Erklärung der Geschlechtsbestimmung auf vielerlei Schwierigkeiten stößt. Bei der Heterochromosomenforschung hat sich im allgemeinen herausgestellt, dass das Weibchen mehr Chromatin enthält als das Männchen (2 x-Chromosomen anstatt 1 x). Aber es gibt auch Ausnahmen. Bei manchen Orthopteren, bei denen ein y-Chromosom auftritt, soll

es vorkommen, dass das y-Chromosom mehr Maße enthält als die x-Chromosome (Payne); und bei Mollusken sollen sich anstatt der Spermatogonien Eier bilden, wenn ein Teil der Chromosomen eine Diminution erfährt (Zarnek). Es scheint somit beides vorzukommen, dass das männliche Geschlecht in manchen Fällen mehr, in anderen Fällen weniger Chromatin enthält als das weibliche.

Wir kommen nun zu der qualitativen Erklärung der Geschlechtsunterschiede. Diese stellt „Männlichkeit“ und „Weiblichkeit“ in gleiche Linie mit den vielen anderen Eigenschaften eines Organismus, wie z. B. Farbe der Haare, der Augen bei Tieren, der Blüten und Blätter bei Pflanzen etc.; sie kommt daher zum Resultat, dass die Geschlechter nach denselben Regeln, wie sie zuerst durch Mendel erkannt wurden, vererbt werden, oder, um mich der modernen Ausdrucksweise zu bedienen, dass sie „mendelnde Eigenschaften“ sind. Wie man nun für jede Eigenschaft eine bestimmte „Erbinheit“ (Faktor, Determinant) annimmt, so geschieht es auch für die Geschlechter. Man spricht von einem weiblichen und einem männlichen Faktor, den man in die Berechnung der Erbliehkeitsformeln einsetzen kann, wie die Faktoren für die übrigen Eigenschaften des Körpers. Die hiermit kurz charakterisierte Auffassung der Sexualität wurde schon vermutungsweise von Mendel ausgesprochen; sie ist unter den Erbliehkeitsforschern zur herrschenden geworden. Viel hat hierzu beigetragen, dass es einen bestimmten Fall von Mendelvererbung gibt, bei welchem dasselbe Zahlenverhältnis der Formen (50 : 50) resultiert, welches wir oben mit großer Wahrscheinlichkeit als die der Geschlechtsverteilung zugrunde liegende, wenn auch im einzelnen vielfach durch sekundäre Momente abgeänderte Norm bezeichnet haben. Das Zahlenverhältnis kommt im Bereich der mendelistischen Vererbung zustande bei Monohybriden, bei Organismen, welche sich nur in bezug auf ein Merkmal unterscheiden oder wenigstens nur mit Rücksicht auf die Erbliehkeit eines differenten Merkmals untereinander verglichen werden, wie es ja auch bei der Erbliehkeit der Geschlechter der Fall ist. Eine weitere Voraussetzung für die Realisierung des Zahlenverhältnisses ist, dass von den zur Kreuzung verwandten Monohybriden der eine homozygot, der andere heterozygot ist. Demgemäß haben die Erbliehkeitsforscher die Forderung aufgestellt, dass das eine bei der Befruchtung verwandte Geschlecht homozygot, das andere heterozygot sei¹⁶⁾,

16) Bei Bastardierung von Monohybriden tritt Heterozygotie (dass derselbe Charakter in zwei verschiedenen Formen zugleich vorhanden ist in der Regel bei der F¹-Generation zum erstenmal auf, d. h. in der ersten durch Bastardierung erhaltenen Generation. Bei der Geschlechterklärung kommt selbstverständlich die F¹-Generation nicht in Frage. Es kommt aber auch vor, dass Heterozygotie spontan auftritt, indem das eine Merkmal eines Merkmalspaars ganz schwindet oder verändert wird. Wir müssen somit Bastardheterozygotie und spontane Heterozygotie („Heterozygotie durch Faktorenausfall“) unterscheiden.

dass das eine Geschlecht den ihm zukommenden Geschlechtsfaktor (z. B. Weiblichkeit) doppelt enthält, das andere den ihm eigenen (Männlichkeit) und den ihm entgegengesetzten (Weiblichkeit) zugleich. Soll im letzteren Fall der eigene Faktor (Männlichkeit) allein zur Geltung kommen, so muss er über den anderen (Weiblichkeit) dominieren.

Bei der Darstellung der Heterochromosomenforschung haben wir gesehen, dass bei den Insekten das weibliche Geschlecht homogamet ist, indem es zwei x-Chromosomen enthält, das männliche Geschlecht dagegen heterogamet, indem das zweite x fehlt oder durch ein y ersetzt ist. Es lag nahe, Homogametrie mit Mendel'scher Homozygotie und ebenso Heterogametrie mit Heterozygotie zu identifizieren, zumal als es vorkommt, dass Homogametrie durch Ausfall eines x sich in Heterogametrie verwandelt, ebenso wie die spontane Heterozygotie aus Homozygotie entstehen kann (vergl. die Anm. 15). Bei der Durchführung dieses Gedankens stieß man jedoch auf große Schwierigkeiten. Wir würden genötigt sein, das x-Chromosom als „Weibchenbestimmer“ aufzufassen und in entsprechender Weise das y-Chromosom als „Männchenbestimmer“. Nun fehlt aber das y-Chromosom in der Mehrzahl der Fälle, ohne anderweitig vertreten zu sein. Die betreffenden Insektenmännchen wären somit Tiere, welche sich zu Männchen entwickelten, obwohl sie keinen Männchenbestimmer haben und trotzdem sie einen Weibchenbestimmer enthalten. Das wäre völlig paradox. Man hat viele Versuche gemacht, diese Schwierigkeit zu beseitigen; dieselben sind aber so unglücklich, dass ich auf ihre Darstellung verzichte. Will man die qualitative Geschlechtsbestimmung aufrecht erhalten, so müsste man den Männchen bestimmenden Faktor nicht im y-Chromosom, sondern irgendwo anders, z. B. im Bereich der übrigen Chromosomen suchen. Dann würde es aber wohl nötig sein, auch den Weibchen bestimmenden Faktor in entsprechender Weise anderweitig zu lokalisieren. Das x könnte dann nur den Wert eines Hilfsfaktors haben, welcher bei Verdoppelung dem weiblichen Faktor, in einfacher Zahl dem männlichen Faktor das Übergewicht verleiht. In diesen Erwägungen ist der Grund gegeben, weshalb ich es oben beanstandet habe, das das männliche Geschlecht bestimmende Chromosom y-Chromosom zu nennen und die Bezeichnung z vorgezogen habe.

Ist das Gesagte schon geeignet, um die Schwierigkeiten zu erläutern, welche der Übertragung der Mendel-Regeln auf das Sexualitätsproblem entgegenstehen, so werden wir durch einige weitere Erwägungen noch mehr zu einer zurückhaltenden Stellungnahme veranlasst. Ich komme dabei noch einmal auf diejenigen sekundären Geschlechtscharaktere, welche ich „konkordante“ genannt habe, zurück.

Wie die mendelistische Erklärung der Geschlechtsvererbung bestimmte männliche und weibliche Determinanten annimmt, so

nimmt sie folgerichtig auch besondere Determinanten für die konkordanten Geschlechtscharaktere an. Es gilt nun zu erklären, wie die harmonische Vererbung des Geschlechts und der zugehörigen Geschlechtscharaktere zustande kommt. Man könnte in ähnlicher Weise, wie wir oben die geschlechtsbegrenzte Vererbung erklärt haben, daran denken, dass die Faktoren für die konkordanten Geschlechtscharaktere in dem Geschlechtschromosom (oder dem das Geschlecht aktivierenden Chromosom) eingeschlossen wären. Eine derartige Annahme würde auf keine Schwierigkeiten stoßen, so lange es sich um einige wenige Geschlechtscharaktere handelt. Aber wir haben oben Fälle (*Cirripedien*, *Dinophilus*, *Bonellia*) kennen gelernt, in denen das Männchen fast in jedem Organ mehr oder minder bedeutende Unterschiede im Vergleich zum Weibchen zeigt, in denen man somit annehmen müsste, dass sämtliche Erbinheiten mit dem Geschlechtschromosom verbunden seien, eine Annahme, welche mit den Chromosomenbeobachtungen kaum vereinbar ist. Wahrscheinlich gilt dieser Einwand für die meisten tierischen Organismen. Denn wie ich schon oben angedeutet habe, bin ich der Ansicht, dass in jedem Organsystem Unterschiede zwischen den beiden Geschlechtern existieren. Nur hat man sich daran gewöhnt, von „sekundären Geschlechtscharakteren“ nur dann zu sprechen, wenn die Unterschiede auffälliger Natur sind. Die Verschiedenheiten im Knochenbau, in der Muskulatur, in den geistigen Fähigkeiten und in vielem anderen, welche beim Menschen zwischen Mann und Frau existieren, sind sicherlich nicht ausschließlich sekundäre Geschlechtscharaktere in dem Sinn, wie ich oben den Begriff enger gefasst habe, sondern wohl zum größten Teil konkordante Geschlechtscharaktere.

Es ließen sich noch manche Schwierigkeiten geltend machen, welche der mendelistischen Erklärung der Geschlechtsvererbung entgegenstehen. Ich trage jedoch Bedenken, in einem Aufsatz, der vorwiegend der zusammenfassenden Darstellung des Tatsachenmaterials gewidmet ist, theoretischen Erwägungen allzu weiten Spielraum zu gewähren. Das entscheidende Wort werden ja doch methodische Beobachtung und experimentelle Forschung zu sprechen haben. Beide finden in der Neuzeit so ausgezeichnete Pflege, dass wir von ihnen die Lösung des schweren Problems in nicht allzuferner Zukunft erwarten dürfen.

Literatur.

- v. Baehr, W. B., Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermato-genese von *Aphis saliceti* (Arch. f. Zellf., 3. Bd., 1. u. 2. Heft, 1909).
Baltzer, F., Die Chromosomen von *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus micro-tuberculatus* (Arch. f. Zellf., 2. Bd., 4. Heft, 1909).
Bateson, W., Mendel's Principles of Heredity. Cambridge 1909.
Bayer, H., Befruchtung und Geschlechtsbildung, Straßburg 1904.

- Beard, J., The determination of sex in animal development (Zool. Jahrb., Bd. 16, 4. Heft, 1902).
- Boring, A. M., A small Chromosome in *Ascaris megalcephala* (Arch. f. Zellf., Bd. 4, 1909).
- Börner, Eine monogr. Studie über Chermiden (Arb. a. d. k. biol. Anst. f. Land- u. Forstwissensch., Bd. VI, Heft 2, 1908).
- Boveri, Th., Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus (Verh. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg, N. F., Bd. XLI, 1911).
- Ders., Über Beziehungen des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung (Sitzungsber. d. phys.-med. Gesellsch. Würzburg, Jahrg. 1908—1909).
- Ders., Über „Geschlechtschromosomen“ bei Nematoden (Arch. f. Zellf., 4. Bd., 1. Heft, 1909).
- Brunelli, G., La spermatogenesi della *Trypaxalis* (Mem. Acad. d. Linc. Roma 1910).
- Ders., La spermatogenesi del „*Gryllus desertus*“ Pall. (Ricerche fatte nell. ist. d. anat. comp. Univ. d. Roma 1909).
- Buchner, Das akzessorische Chromosom in Spermatogenese und Orogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion (Arch. f. Zellf., 3. Bd., 3. Heft, 1909).
- Bugnion, E., Les cellules sexuelles et la détermination du sexe (Bull. Soc. Vaud. sc. Nat., Bd. 66, 1910).
- Castle, W. E., A Mendelian View of Sex-heredity (Science N. S., Bd. 29, 1909).
- Correns, C., Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts (Berlin, 1907).
- Ders., Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiözischen Pflanzen (Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. 1908, Bd. XXVIa, Heft 9).
- Ders., Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflussbarkeit (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 44, 1907).
- Ders., Weitere Untersuchungen über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflussbarkeit (ebenda Bd. 45, 1908).
- Cuénot, Sur la détermination du sexe chez les animaux (Bull. scient. de la France et de la Belg., Bd. 32, 1899).
- Doncaster, L. and G. H. Raynor, Sex inheritance in the moth *Abraaxas grossulariata* and its variety *laticolor* (Report Evol. Comm. Bd. 4, 1908).
- Doncaster, L., On the maturation of the unfertilized egg and the fate of the polar bodies in the *Tenthredinidae* (Quart. Journ. Micr. Sc., Bd. 49, 1906).
- Ders., Gametogenesis of the Gall Fly *Neuroterus lenticularis* (Proc. Roy. Soc. London, Bd. 82, 1910).
- Düsing, C., Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen (Jena, Zeitschr. Naturw., Bd. 19, 1886).
- Edwards, C. L., The sex determining chromosomes in *Ascaris* (Arch. Zellf., Bd. 5, 1911).
- Ders., The Sex-Chromosomes in *Ascaris felis* (Arch. f. Zellf., Bd. 7, 1911).
- Emery, C., Considerazioni intorno alla regola del Dzierzon sulla determinazione del sesso nelle Api e in altri Imenotteri (Nota alla R. Acad. di Scienze di Bologna, 16 Gennaio 1910).
- Enriques, P., La conjugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori (Arch. Protistenk., Bd. 9, 1907).
- Erlanger und Lauterborn, Über die ersten Entwicklungsvorgänge im parthenogenetischen und befruchteten Rädertierei (Zool. Anz., Bd. 20, 1897).
- Federley, H., Vererbungsstudien an der Lepidopteren-Gattung *Pygaera* (Arch. f. Rass.- u. Ges.-Biol., 1911, 3. Heft).
- Grassi, B., Ricerche sulle fillosere etc. eseguite nel R. Osservatorio antifillosserico di Fauglia etc. (Rendiconti dell'Acad. d. Lincei, 1. Sett. 1907).

- Ders., Osservazioni intorno al fenomeno della rudimentazione nei fillosserini (Rendiconti della R. Accademia dei Lincei, vol. XIX, serie 5 a).
- Ders., Di alcune questioni d'indole generale collegantisi con lo studio delle fillosserini (Rendic. d. R. Acad. d. Lincei, vol. XVIII, serie 5 a).
- Goldschmidt, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig 1911.
- Ders., Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre. I. (Arch. f. Zellf., 1910).
- Ders., Das Problem der Geschlechtsbestimmung (Die Umschau Nr. 11, 1910).
- Ders., Über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere. Münch. mediz. Wochenschr. 1911.
- Gulick, A., Über die Geschlechtschromosomen bei einigen Nematoden (Arch. f. Zellf., Bd 6, 1911).
- Gutherz, Über den gegenwärtigen Stand der Heterochromosomenforschung (Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1911, Nr. 5).
- Guyer, M. F., Nucleus and cytoplasm in heredity (The American Naturalist 1911).
- Ders., The spermatogenesis of the domestic Guinea (Anat. Anz. Bd. XXXIV, 1909).
- Ders., The spermatogenesis of the domestic chicken (Anat. Anz. Bd. XXXIV, 1909).
- Ders., Accessory Chromosomes in Man (Biological Bull., Bd. 19, 1910).
- Hartmann, M., Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem (Arch. f. Protistenk., Bd. 14, 1909).
- Heape, Notes on the proportion of sexes in dogs (Proceed. of the Cambridge Philos. Society, Vol. XIV, Ps. II).
- Ders., The proportion of sexes produced by whites and coloured people in Cuba (Philos. Transact. of the Royal Society of London. Series B, Vol. 200).
- Hertwig, R., Über das Problem der sexuellen Differenzierung (Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1905).
- Ders., Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem (ebenda II, 1906; III, 1907).
- Issakowitsch, Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden (Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 69, 1906).
- King, Helen, The sex ratio in hybrid rats (Biolog. Bulletin, Vol. XXI, Nr. 2, July 1911).
- Dies., The effects of semi-spaying and semi-castration on the sex ratio of the albino rat. (Journ. of exper. Zool., Vol. 10, Nr. 4, May 1911).
- Dies., Temperature as a factor in the determination of sex in Amphibians (Biolog. Bulletin, Vol. XVIII, Nr. 3, Febr. 1910).
- Dies., Studies on sex-determination in Amphibians (Biolog. Bulletin, Vol. XX, Nr. 4, March 1911).
- Kopeć, St., Experimentaluntersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen (Bull. Acad. Sci. Cracovie 1908).
- Ders., Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen (Arch. Entw.-Mech., Bd. 33, 1911).
- Kuschakewitsch, S., Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana esculenta* (Festschr. f. R. Hertwig, Bd. 2, 1910).
- Lenhossek, Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1903.
- Marchal, Élie et Émile, Recherches experimentales sur la sexualité des spores chez les mousses dioïques (Memoires couronnés publiés par la classe des sciences Acad. roy. d. Belgique, Bd. 1, 1906).
- Dieselben, Aposporie et sexualité chez les Mousses (Bull. Acad. roy. Belgique, Classe des sciences 1907, Nr. 7).
- Maupas, M., Sur le déterminisme de la sexualité chez *Hydatina senta* (C. R. Acad. Sc. d. Paris, Bd. 113, 1891).
- de Meijere, J. C. H., Über getrennte Vererbung der Geschlechter (Biol. Centralbl., Bd. XXX, Nr. 6, März 1910).

- Ders., Über Jakobson's Züchtungsversuche bezüglich des Polymorphismus von *Papilio Memon* L. ♀ und über die Vererbung sekundärer Geschlechtsmerkmale (Zeitschr. f. indukt. Abst. und Vererbungslehre, 1910, Bd. III, Heft 3).
- Meisenheimer, J., Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. Jena 1909.
- Ders., Zur Ovarialtransplantation bei Schmetterlingen (Zool. Anz., Bd. 35, 1910).
- Ders., Über die Wirkung von Hoden- und Ovarialsubstanz auf die sekundären Geschlechtsmerkmale des Frosches (Zool. Anz., Bd. 38, 1911).
- Meves, Fr., Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Arch. mikr. Anat., Bd. 70, 1907).
- Montgomery, Th., The spermatogenesis of *Syrbula* and *Lycosa* with general considerations upon Chromosome Reduction and the Heterochromosomes (Proceed. of the Acad. of Nat. Science of Philadelphia, Febr. 1905).
- Ders., On morphological differences of the Chromosomes of *Ascaris megalocephala* (Arch. f. Zellf., 2. Bd., 1. Heft).
- Ders., Are particular Chromosomes Sex Determinants (Biological Bull., Bd. 19, 1910).
- Mordwilko, A., Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse (Biol. Centralbl., Bd. 27 u. 29, 1907, 1909).
- Morgan, Th., The Chromosomes in the parthenogenetic and sexual eggs of *Phylloxera*s and *Aphids* (Proc. of the Society f. exp. Biol. and Med., Vol. 7, Nr. 5, 1910).
- Ders., The origin of five mutations in eye color in *Drosophila* and their modes of inheritance (Science, N. S., Vol. XXXIII, Nr. 849, Apr. 1911).
- Ders., The origin of nine-wing mutations in *Drosophila* (Science, N. S., Vol. XXXIII, Nr. 847, March 1911).
- Ders., The biological signification and control of sex (Science, N. S., Vol. XXV, Nr. 636, March 1907).
- Ders., The method of inheritance of two sex-limited characters in the same animal (Proceed. of the Soc. for exp. Biology and Med., Vol. 8, Nr. 1, Oct. 1910).
- Ders., An alteration of the sex-ratio induced by hybridization (Proc. of the Soc. f. exp. Biol. and Med., Vol. 8, Nr. 3, Febr. 1911).
- Ders., Is the female frog heterozygous in regard to sex-determination? (The amer. Naturalist, Vol. XLV, April 1911).
- Ders., An attempt to analyze the constitution of the Chromosomes on the Basis of Sex-limited Inheritance in *Drosophila* (Journ. of exp. Zool., Vol. 11, Nr. 4, Nov. 1911).
- Ders., A biological and cytological study of sex-determination in *Phylloxera*s and *Aphids* (Journ. of exp. Zool., Vol. VII, Nr. 2, Sept. 1909).
- Ders., The reproduction of two kinds of spermatozoa in *Phylloxera*s etc. (Proc. of the Soc. f. exp. Biol. and Med., Vol. V, Nr. 3, 1908).
- Morrill, Charles V., The Chromosomes in the Oogenesis, Fertilisation and Cleavage of Coreid Hemiptera (Biol. Bull., Bd. 19, 1910).
- Noll, F., Versuche über Geschlechtsbestimmung bei diözischen Pflanzen (Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilk. zu Bonn, Jahrg. 1907).
- Nussbaum, M., Die Entstehung des Geschlechts bei *Hydatina senta* (Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 49).
- Oudemans, J. Th., Falter aus kastrierten Raupen (Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 12, 1899).
- Papanicolau, G., Exper. Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse d. Daphniden (Biol. Centralbl., Bd. XXX, 1910).
- Payne, F., On the Sexual Differences of the Chromosome Groups in *Galgulus ocellatus* (Biol. Bull., Bd. 14).
- Ders., Some New Types of Chromosome Distribution and their Relation to Sex (ebenda Bd. 16, 1909).
- Ders., The Chromosomes of *Acholla multispinosa* (Biol. Bull., Bd. 17, March 1910).

- Pflüger, E., Versuche der Befruchtung überreifer Eier (Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 29).
- Pinney, E., A Study of Chromosomes of *Hippoonö esculenta* and *Moirā atropos* (Biol. Bull., Bd. 21, 1911).
- Popoff, M., Die Gametenbildung und die Konjugation von *Carchesium polypinum* (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXIX, Heft 3, 1908).
- Potts, F. A., The modification of the sexual characters of the Hermit Crab caused by the parasite *Peltogaster* (Quart. Journ. Micr. Sc., Bd. 50, 1906).
- Prandtl, H., Die Konjugation von *Didinium nasutum* (Arch. f. Protistenk., Bd. 7, 1906).
- Punnett, On Nutrition and Sex Determination in Man (Proc. Cambr. Phil. Soc., Bd. 12, 1903).
- Ders., Sex-determination in *Hydatina*, with some Remarks on Parthenogenesis (Proc. of the Royal Soc. B, Vol. 78, 1906).
- Ders., On the alleged influence of lecithin upon the determination of sex in rabbits (Proc. of the Cambridge philos. soc., Vol. XV, Pt. II).
- Rauber, Der Überschuss an Knabengeburt und seine biologische Bedeutung. Leipzig 1901.
- Russo, A., Studien über die Bestimmung des weiblichen Geschlechts. Jena 1909.
- Schaudinn, F., Die Befruchtung der Protozoen (Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1905).
- Schleip, W., Über die Chromatinverhältnisse bei *Angiostomum nigr.* (Ber. Naturf. Gesellsch., Freiburg i./B., Bd. 29, 1911).
- Ders., Das Verhalten des Chromatins bei *Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Chromatin und Geschlechtsbestimmung (Arch. f. Zellf., Bd. 7, 1911).
- Schultze, O., Zur Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen (Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 63, 1903).
- Shearer, Cresswell, The problem of Sex determination in *Dinophilus gyro-ciliatus* (Journ. marine biol. Association, Bd. 9, 1911).
- Shull, G. H., Reversible sex mutants in *Lychnis dioica* (The bot. gaz., Bd. 52, 1911).
- Shull, A. Fr., Studies in the Life-Cycle of *Hydatina senta* (Journ. Exp. Zool., Bd. 8 u. 10, 1910, 1911).
- Smith, J., Studies in the experimental Analysis of Sex (Quart. Journ. Micr. Sc., Bd. 50, 55, 56, 57, 1910, 1911).
- Steinach, Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen (Zentralbl. f. Physiol., Bd. XXIV, Nr. 13).
- Ders., Willkürliche Umwandlung von Säugetiermännchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Geschlechtscharakteren und weiblicher Psyche. Arch. ges. Physiol. Bd. 144.
- Stevens, N. M., A study of the germ-cells of certain *Diptera* with reference to the Heterochromosomes and the Phenomena of Synapsis (Journ. Exp. Zool., Bd. 5, 1908).
- Dies., An unequal pair of Heterochromosomes in *Forficula* (Journ. Exp. Zool., Bd. 8, 1910).
- Dies., The Chromosomes in *Diabrotica vittata*, etc. (Journ. Exp. Zool., Bd. 5, Nr. 4, 1908).
- Dies., A note on reduction in the Maturation of male eggs in *Aphis* (Biol. Bull., Bd. 18, 1910).
- Dies., The Chromosomes in the germ-cells of *Culex* (Journ. Exp. Zool., Bd. 8, 1910).
- Dies., Further studies on Heterochromosomes in Mosquitoes (Biol. Bull., Vol. 20, 1911).
- Dies., Heterochromosomes in the Guinea-Pig. (Biol. Bull., Bd. 21, 1911).
- Strasburger, E., Versuche mit diözischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung (Biol. Centralbl., Bd. XX, 1900).
- Ders., Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsverteilung (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 45, Heft 4).

- Ders., Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen (Jahrb. wiss. Bot., Bd. 47, 1909).
- Ders., Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenese und Reduktionsteilung. Jena, Fischer, 1909.
- Ders., Die geschlechtsbestimmenden Ursachen (Jahrb. wiss. Bot., Bd. 48, 1910).
- Ders., Chromosomenzahl. Jena, G. Fischer, 1910.
- Tennent, D. II., A Heterochromosome of Male Origin in *Echinoids* (Biol. Bull., Bd. 21, 1911).
- Wilson, E. B., Studies on Chromosomes (I—VI Journ. Exper. Zool., Bd. 2, 3, 6, 9, VII Journ. Morph., Bd. 22, 1905—1911).
- Ders., The Chromosomes in Relation to the Determination of Sex. Science, N. S., Bd. 22, 1905).
- Ders., A New Theory of Sex-Production (ebenda Bd. 23, 1906).
- Ders., Recent Researches on the Determination and Heredity of Sex (ebenda Bd. 27, 1909).
- Ders., The Sex Chromosomes (Arch. Mikr. Anat., Bd. 76, 1911).
- Woltereck, R., Über Veränderung der Sexualität bei Daphniden (Internat. Revue d. Hydrobiologie, Bd. IV, 1911).
- Zarnik, B., Über den Chromosomenzyklus bei Pteropoden (Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1911).

Berichtigung: Auf Seite 10, Heft 1, Zeile 12—14 von oben sind durch ein Versehen die Bezeichnungen Männchen und Weibchen vertauscht. Der Satz muss heißen: „dass Befruchtung mit Spermatozoen, welche das x-Chromosom enthalten, Weibchen liefert, Befruchtung mit Spermatozoen, welche das x-Chromosom nicht enthalten, Männchen.“

Neue Beobachtungen bei Ameisen¹⁾.

Von Christian Ernst,
Ban St. Martin bei Metz.

6. *Laclaps oophilus* bei *Lasius flavus*. — Diese Acarine hatte ich bis zum Jahr 1909 nur bei *Formica* wahrgenommen, und zwar stets nur in vereinzelt Exemplaren, wie auch Wasmann, der die Güte hatte, das Tier für mich zu bestimmen, sie nur bei *F. sanguinea*, *rufibarbis*, *fuscus*, *rufa* und *Polyergus rufescens* mit *rufibarbis* als Sklaven gefunden hat. In dem genannten Jahr entwickelten sie sich indessen in einem künstlichen *Lasius*-Nest unter Umständen, die höchst eigentümlich waren.

In einem neuen Versuchsnest, Nr. 71 meiner Sammlung, vereinigte ich am 29. August 1909 13 Königinnen von *Lasius flavus*, die ich aus einem Schwarm gesammelt hatte. Vom 30. bis 31. August hatten sie bereits eine kleine Mauer von Erdklümpchen nach der Lichtseite hin gebaut, den Anfang eines rundlichen Schutzhöfchens, wie dies viele isolierte Königinnen tun. Ziemlich regelmäßig unmittelbar nach dem Hochzeitsflug; wenigstens ist da die Arbeit am intensivsten. So beobachtete ich mehrfach bei *Myrmica*, *Tapinoma* und am schönsten bei *Lasius niger* und *flavus*. Die letzteren ins-

1) Vgl. Bd. XXV, Nr. 2 und XXVI, Nr. 7.

besondere haben bei mir, wenn sie zu einem isoliert waren, mit den feuchten Erdklümpchen vielfach ein richtiges Gewölbe aufgeführt, das zuletzt oben auch vollständig geschlossen wurde. Alle meine isolierten Königinnen aber, auch die ohne Schutzhof, wie eine Anzahl *F. rufibarbis*, die ich nicht habe bauen sehen, haben in dem künstlichen Nest ein bestimmtes Aufenthaltsplätzchen, das sie selten wechseln und nur ausnahmsweise verlassen und zu dem sie, wenn sie aufgestört werden, mit einer Art Heimgefühl zurückkehren, wie der Hase zu seinem Lager.

Schon am 5. September begann in dem Höfchen die Ablage der Eier, die von den Königinnen durch Streicheln und Beleckern gemeinschaftlich und mit einem gewissen Wetteifer bebrütet wurden. Die Larven entwickelten sich ziemlich langsam. Während ich bei *Lasius niger* schon von Ende Juli bis Oktober entwickelte Junge erzog, erschien in meinem Nest Nr. 71 die erste gelblichweise Arbeiterin anfangs Mai. Kurz darauf war das Junge verschwunden. Das wiederholte sich einige Male. Am 4. Juni schlüpfte wieder eine Arbeiterin aus, am 5. Juni suchte ich sie vergebens, aber an demselben Platz, wo ich sie gesehen hatte, lagen jetzt Teilchen von ihr, und an diesen saßen 2 *Laelaps oophilus*. Bald nachher sah ich auf einem abseits liegenden Plätzchen wiederum Beinchen und andere Reste einer Arbeiterin und nach meinem Tagebuch einen „Haufen von *Laelaps oophilus*“ daran.

Das erste Auftreten der *Laelaps* in diesem Neste habe ich leider nicht beobachtet, wenigstens nicht beachtet. Ich kann aber nur annehmen, dass sie von den Königinnen vom Hochzeitsflug mitgebracht worden waren. Vom frühesten Frühjahr her entwickelten sie sich sehr rasch und so zahlreich, dass es von entwickelten Tieren und Nymphen im Juni in dem Neste mit 12×9 cm Bodenfläche geradezu wimmelte. Sie saßen nicht bloß auf den Eiern, sondern krochen im ganzen Behälter umher, auf hervorragenden Erdklümpchen, an der Innenseite des Deckglases, mit Vorliebe auch an den Wirten. Bei diesen saßen sie dann gern an und in der Taillenfuge; bisweilen beobachtete ich auch, dass sie bei einer die Eier beleckenden Königin von den Eiern auf das Maul hinüberkletterten und da erst durch energische Schüttelbewegungen des Kopfes abgeschüttelt und vertrieben wurden. Wasmann bemerkt²⁾, dass er nie, auch mikroskopisch nicht, festgestellt habe, dass die *Laelaps* die Eier ansaugten, und dass sie wahrscheinlich von dem Speichelsekret der beleckenden Ameisen lebten.

Am 12. Juni sah ich wieder einmal *Laelaps* an 2 angenagten toten Jungen, und meine Vermutung, dass die *Laelaps* kein einziges Junge aufkommen ließen, wurde mir fast zur Gewissheit. Endlich

2) Zoolog. Anzeiger 1897.

am 23. Juni konnte ich den rätselhaften Vorgang mit der Lupe genau beobachten. Ein eben ausgekrochenes, noch ganz weiches Junge lag, sich windend, auf dem Boden und $1\frac{1}{2}$ Dutzend *Laclaps* krabbelten mit einer Art wütenden Eifers an dem Tier herum, insbesondere am Thorax und den Ansatzstellen der Beine. Wie ich vermute, um die Ameise am Aufstehen zu hindern. Solange ich wenigstens beobachtete — und ich habe dem Vorgang lange zugesehen — war es der kleinen Arbeiterin kein einzigesmal gelungen, auf die Beine zu kommen, trotz alles Drehens und Windens unter den Angriffen der kleinen Räuber. Bei der Schwierigkeit der Beobachtung — Kleinheit der Objekte, scharfe Lupe, Deckglas — konnte ich leider das Ende nicht abwarten und musste an diesem Tage die Beobachtung aufgeben. Am folgenden Tage aber lagen auf demselben Platze Beinchen und andere Reste des getöteten Tieres, genau so, wie ich es zuvor bei den anderen gesehen hatte. Wie die Acarinen das Tier zerlegt haben, habe ich also nicht beobachtet, aber Anfang und Ende habe ich gesehen und muss es den Acarinenforschern überlassen, sich von dem Fehlenden eine zutreffende Vorstellung zu machen.

Die *Laclaps*, die in dem Nest 71 wie eine Seuche gekommen waren, sind übrigens ebenso verschwunden. Ich sehe jetzt keinen einzigen mehr.

7. „Freundschaft“ und Tod bei isolierten Ameisen. — Nicht die Freundschaft, in der alle Ameisen derselben Kolonie miteinander leben, meine ich. Sie ist bekannt als Verwandtschaft eigener Art, die auf dem spezifischen Geruch, dem durch die Fühler festgestellten Nestgeruch beruht, wobei durch dieses einfache mechanische Mittel das Verwandte sofort herausgeföhlt und friedlich angenommen, alles Fremde aber abgestoßen werden kann. Dabei kennen die Individuen sich als solche nicht, sie erkennen nur die Verwandtschaft, diese aber selbst bei der leisesten und flüchtigsten Fühlerberührung mit so untrüglicher Sicherheit, dass auch für uns damit ein bequemes Mittel gegeben ist, weit auseinander liegende Zweignester als zu derselben Kolonie gehörend zu erkennen³⁾. Mit den Worten „die Individuen kennen einander nicht“ ist zugleich gesagt, dass keine 2 Individuen einander vor den anderen bevorzugen, dass sie also in kein sichtbares engeres Verhältnis zueinander treten. M. W. sind solche Erscheinungen nie beobachtet worden. Sie widersprechen auch der ganzen Organisation des Staates.

Wesentlich anders sieht es bei isolierten Ameisen aus. Bei einer großen Zahl von Versuchen, die seit längerer Zeit von mir mit isolierten Ameisen angestellt worden sind, habe ich in vielen

3) Im *Extrait du Ier Congrès international d'entomologie*, 1910, berichtet Forel, dass er auf diese Weise bei mehr als 40 Nestern der *F. sanguinea* in einer Längenausdehnung von 150 m die Zusammengehörigkeit zu einer Kolonie festgestellt habe.

Fällen bei Isolierung zu zweien mit mehr oder weniger Erfolg die Tiere zu einer Art „Befreundung“ gebracht. Die 2 Ameisen stehen dann immer beieinander, und zwar entweder voreinander, indem sie die Fühler leise hin- und herbewegen, so dass diese ab und zu sich ruhig berühren, oder parallel beieinander und gleich gerichtet mit entsprechender Fühlerberührung, oder aber entgegengesetzt gerichtet, so dass jede mit den Fühlern das Abdomen der Gefährtin betasten kann. Da die Fühlerbewegung ein sehr deutliches Ausdrucksmittel für Erregung und Beruhigung sind, ersieht man aus den langsamen, wiegenden Bewegungen, dass diese Berührung den Tieren Befriedigung gewährt, wenn es auch nur sinnliche Befriedigung ist. Das Gegenteil zeigt sich sofort bei einer zufälligen oder absichtlich herbeigeführten Trennung, wenn eines der Tiere den gewöhnlichen Aufenthaltsort im künstlichen Nest verlassen hat oder von dem Beobachter weggesetzt worden ist. Dann suchen sich die Tiere mit allen Merkmalen der Unruhe und zeigen sich erst dann wieder ruhig und zufrieden, wenn sie sich wiedergefunden haben. Und der Akt des Wiederfindens wird je nach Sonderart durch bestimmte Ausdrucksweisen der Befriedigung ausgezeichnet, sehr lebhaftes und rasches Berühren mit den Fühlern, Belecken des Maules u. dgl., wonach die Tiere dann nach und nach wieder in den gewöhnlichen Zustand ruhigen Beisammenseins übergehen. Es sind also drei aufeinander folgende Erscheinungen, die durch zwei Akte, Trennung und Wiederfinden, fest abgegrenzt werden, sich in ihren Ausdrucksformen deutlich und sichtbar voneinander abheben und den inneren Zuständen Beruhigung, Erregung, Beruhigung entsprechen.

Die Versuche gelingen nicht mit allen Arten und Geschlechtsformen gleich gut. Von Männchen habe ich aus bekannten Gründen überhaupt abgesehen. Von den zwei anderen Formen kann allgemein gesagt werden, dass Königinnen viel geeigneter sind als Arbeiterinnen. Der Grund ist unschwer zu erkennen. Die Königinnen sind sesshafter und halten, im künstlichen Nest isoliert, an dem bestimmten Aufenthaltsort, mit oder ohne Kesselbau, fest. Dass sie nach vorgenommener Trennung aber stärker die Gefährtin als den Wohnplatz suchen, sieht man leicht, wenn sie bei dem zickzackartigen Suchen im Nest den kesselförmigen Wohnplatz direkt durchschreiten, um zu der fortgewanderten Gefährtin zu gelangen. Die Königinnen sind durch ihr Nestleben aber auch auf das Zusammensein mehr angewiesen und widerstreben einer Eingewöhnung, wenn man will Zähmung, weniger als die Arbeiterinnen. Von dem genannten Versuchsnest 71 habe ich später den Glasdeckel bis zu $\frac{3}{4}$ Stunden wegnehmen können, ohne dass die Tiere das Nest verließen. Einzelne habe ich dabei mit der Pinzette auf den Rücken meiner Hand gesetzt, da eine Zeitlang herumsuchen lassen und sie dann einfach wieder zu ihren Gefährtinnen gebracht. Selbst von

3 Paar alt eingefangener Königinnen von *F. rufibarbis*, die lange sehr scheu und unzugänglich waren, ist ein überlebendes Paar jetzt, nach fast 2 Jahren so gewöhnt, dass ich bei ihnen den Deckel eine volle halbe Stunde wegnehmen kann.

Auch die Arten unterscheiden sich in Leichtigkeit und Stärke der Befreundung. Die besten Erfolge hatte ich mit Königinnen von *Lasius flavus*, gute auch mit *Myrmica*-Arten und *Tapinoma*. Bei letzteren selbst mit nestfremden Königinnen. Von *Formica* habe ich nur *pratensis*, *gagates*, *rufibarbis* und *fusca* isoliert gehalten, mit geringerem Ergebnis. Bei Arbeiterinnen, die schlechter zusammenhalten, sind von mir hauptsächlich artfremde Individuen in besonderen Isolierzellen vereinigt worden, so *Lasius fuliginosus*, *niger*, *alienus* und *emarginatus*, sowie *Formica rufibarbis* und *pratensis*. Von letzteren mag ein Beispiel angeführt werden.

Zu einer in der Zelle schon heimischen *Rufibarbis* wurde eine gleichstarke *Pratensis* gesetzt. Sofort wütende Beißerei, ineinander verbissenes Knäuel. Nach einiger Zeit gab die *Pratensis* den Kampf auf. Am Tag darauf hatte sie ein Hinterbein verloren und war nach einigen Tagen eingegangen. Bald darauf setzte ich eine zweite *Pratensis* aus demselben Neste zu. Keine eigentliche Beißerei. Die *Rufibarbis* suchte aber die *Pratensis* und bedrohte sie mit den Kiefern, während die *Pratensis* sich bei Annäherung der *Rufibarbis* jedesmal furchtsam still hielt und sich duckte. Noch Tags darauf war die *Rufibarbis* sehr erregt und tat, als wenn sie beißen wollte. Es blieb aber bei der Geste. Die *Pratensis* wich langsam mit dem Kopfe aus und duckte sich vorbei. Nach 10 Tagen lebten die Tiere schon im besten Einvernehmen. Da ging mir auch diese *Pratensis* ein. Gegen die sodann zugesetzte dritte *Pratensis* desselben Nestes betrug sich die *Rufibarbis* sofort ohne alle Feindseligkeit, und heute, nach 5 Monaten, sind die Tiere so unzertrennlich beisammen, wie ich es bis jetzt noch von keinem Arbeiterpaar erlebt habe. Sie stehen meist im Winkel voreinander, so dass sich die Antennen mit leisen Schlägen berühren, und selten kommt es vor, dass beim Aufdecken des Nestchens eins von dem andern sich entfernt hat. Überschaut man die Vorgänge, dann hat es fast den Anschein, als wenn bei der *Rufibarbis* die Schicksale der 3 *Pratensis* in eins zusammengefloßen wären, als wenn für sie jede folgende *Pratensis* nur in die Fußtapfen der Vorgängerin getreten wäre. Oder, was dasselbe ist, die *Rufibarbis* hat von dem Wechsel der Individuen gar nichts bemerkt, und indem jede *Pratensis* da fortsetzte, wo die Vorgängerin aufhörte, war es bei der *Rufibarbis* langsame Gewöhnung an die fremde Art.

Merkwürdige Wahrnehmungen habe ich nun gemacht, wenn eine von zwei befreundeten Ameisen einging. Nicht in allen diesen Fällen, aber doch in einer Zahl, dass man nach einem allgemeineren

Grunde forschen kann. Die Ausdrucksformen hierbei sind stark und ungewöhnlich und denen eines tieferen Seelenlebens nicht unähnlich. Nach dem Absterben der Gefährtin und schon während desselben bemächtigt sich der Überlebenden eine große Unruhe. Sie geht ruhelos um den Körper herum, befühlt ihn, beleckt den Mund und bei Rücken- oder Seitenlage auch das Abdomen, tritt dann wie suchend weg, stockt, kehrt zurück, setzt ein oder beide Vorderbeinchen auf den daliegenden Körper und wittert mit vorgeichtetem Kopfe und starr ausgestreckten Fühlern in die Luft. Gerade jenes rasche stoßweise, ruckweise Hinwenden und Abwenden, das den Tieren im Zusammenleben sonst ganz fremd ist, finde ich in meinem Tagebuch mehrfach verzeichnet. Es gehört mit dem unruhigen, aufgeregten Befühlen und Belecken in den von mir beobachteten Fällen zu den typischen Ausdrucksbewegungen. So geht das eine Zeitlang hin und her, ohne dass das Tier zur Ruhe kommt. Nach 1—2 Tagen aber ändert sich das Verhalten vollständig. Die Überlebende meidet die Tote, bedeckt sie wohl mit Erde oder schleppt sie auf einen entlegenen Abfallplatz — nach allgemeiner Ameisensitte. Zwei Beispiele mögen als Illustration dienen.

Zu einer isolierten *Fusca* hatte ich ein eben ausgekrochenes Junge gebracht, das von einer *Rufibarbis* stammte. Es hatte den von Forel in F. d. I. S., S. 54 beschriebenen kleinsten Typus, war von der *Fusca* nur durch die geringere Größe zu unterscheiden und wurde von dieser ohne weiteres und, wie es schien, gern angenommen. Nach monatelangem Zusammenleben, das in der oben beschriebenen Weise verlief, erschien die *Fusca* am 31. Dezember sehr hinfällig, konnte sich kaum auf den Beinen halten. Am 1. Januar war sie tot. Bei der kleinen *Rufibarbis*, die nie eine andere Ameise gesehen hatte als diese *Fusca*, habe ich nun die oben erwähnten Erscheinungen am deutlichsten, vielseitigsten und in stärkstem Maße wahrgenommen. Sie zog u. a. auch die Tote auf ein Korkplättchen, das als Trockenplättchen diente, abwechselnd herauf und hinab und sprang so aufgereggt um die tote *Fusca* herum, dass ich in meinem Tagebuch notierte: „weiß gar nicht, was sie machen soll.“ Ich enthalte mich gerade bei diesem Beispiel, das ich nicht ohne Teilnahme erlebt habe, mit gutem Grunde aller Ausdrücke, mit denen wir unser eigenes Seelenleben darstellen; aber wollte ich ein anschauliches Bild von dem Gebaren dieses Tieres geben, dann würde ich es nur mit menschlichen Ausdrücken tun können. Das andere Beispiel entnehme ich, der Seltenheit halber, dem Zusammenleben von zwei Königinnen und einer Arbeiterin von *Tapinoma erraticum*. Als die Arbeiterin im Sterben lag, überraschte es mich, dass auch hier die Königinnen sich in der oben geschilderten Weise auffallend betrugten, obschon sie noch zu zweien waren. Allerdings war das Belecken und Be-

tasten der sterbenden und toten Arbeiterin ruhiger als in anderen Fällen, aber die Beschäftigung mit ihr war ebenso dauernd, insbesondere das ständige Zurückkehren nach kurzem Abwenden. Aufgefallen ist mir dabei auch noch eine individuelle Verschiedenheit, die nicht unerwähnt bleiben soll. Eine der Königinnen hatte, wohl beim Einfangen, einen Fühler eingebüßt und konnte dadurch gut unterschieden werden. Diese nun war es, die sich sehr viel mehr um die Tote bemühte als die andere.

Wenn wir nun eine Erklärung der seltsamen Erscheinungen bei „Freundschaft“ und Tod versuchen, werden wir der bewährten Regel folgen müssen, dass wir die entsprechenden psychischen Zustände an der untersten Grenze suchen, wo die Erscheinungen gerade noch erklärt werden können. Es wäre übereilt, ohne weiteres an die höheren Gefühle unseres eigenen Seelenlebens zu denken, an die erhabenen Gefühlszustände einer hochstehenden menschlichen Freundschaft oder der Trauer um einen Verstorbenen. Einer einfacheren, dem Sinnesleben sich anschließenden Erklärung nähern wir uns, wenn wir bedenken, wie sehr ein beständiges, wenn auch noch so flüchtiges Berühren mit den Fühlern ein starkes, den Staat erhaltendes Bedürfnis für die Ameisen ist. Es ist die Grundlage des sozialen Verkehrs. Wenn auf dem Wege zwischen Nest und Futterplatz viele Hunderte von *Lasius emarginatus* aneinander vorüber-eilen, dann unterlassen es nie zwei begegnende, falls sie in Reichweite sind, mit einem kurzen Ruck, der nur einen kleinen Bruchteil einer Sekunde dauert, die Fühler aneinander zu stoßen. Jedes Individuum wird geprüft. So mag wohl bei zwei isolierten Ameisen jede dieses Bedürfnis an der einzigen Gefährtin befriedigen. Auch die Unruhe und das Unlustgefühl bei der zeitweiligen Trennung, sowie die Erregung beim Tode der Gefährtin würden sich so annähernd erklären lassen. Nicht erschöpfend, wie ich glaube; mir scheinen vielmehr Gefühlsformen hier vorzuliegen — wenn auch nur spurenhalt — die das einfache Sinnesleben überragen. Der Fall der drei *Tapinoma*, den ich mit gutem Bedacht erwähnt habe, spricht für sich. Ebensowenig vermag ich anders das, menschlicher Verzweiflung täuschend ähnliche Gebaren der kleinen *Rufibarbis* zu erklären. Ich hüte mich, ihr eine solche Verzweiflung wirklich zuzuschreiben. Als bei den *Tapinoma* die Arbeiterin im Absterben war, lag sie zuletzt auf der rechten Seite und hob nur ab und zu mühsam das linke Hinterbein in die Höhe. Strich nun eine an ihr herumgehende Königin an dem linken Fühler vorbei, dann streckte das Tier mit erwachendem Leben zitternd den Fühler nach der Gefährtin hin. Wir dürfen überzeugt sein, dass das nur mechanische Bewegung auf den erfolgten Reiz war. Aber wie täuschend ähnlich sind solche Vorgänge menschlichen Ausdrucksformen und den damit verbundenen Seelenbewegungen!

8. *Fannia manicata* melkt Blattläuse mit den Ameisen. — In meinem Garten steht ein Hollunderbusch, der in jedem Frühjahr stark, bis auf Fußlänge, zurückgeschnitten wird und dann rasch über mannshohe, dicke Schosse treibt. An den weichen Endstücken siedeln sich dann regelmäßig Aphiden an, die streckenweise die dicken Zweige vollständig bedecken. Die Blattläuse werden wiederum besucht von *Lasius emarginatus*, die in Höhlungen der nahen Gartenmauer und Ritzen des Hauses ihre Wohnung haben. Im Sommer des Jahres 1910 ging ich an dem Busch vorüber und schaute von ungefähr den *Lasius* zu, wie sie die Blattläuse melkten. Auf einmal bemerkte ich auf dem schwärzlichen Gewimmel der Aphiden mit und neben den *Lasius* ein halbes Dutzend Fliegen, die mir auffielen durch einen starken Schopf nach hinten gerichteter Rückenhaare — Herr Dr. Speiser in Labes hat das *Dipteron* später als *Fannia manicata* bestimmt — und weil ich sofort sah, dass sie auf den Aphiden nicht bloß einen zufälligen Ruhepunkt gefunden hatten. Sie gingen wie die *Lasius* suchend auf ihnen herum, flogen kurz ab nach einer Nachbarstelle, kamen zurück und hatten sichtlich bei den Blattläusen ein wichtiges Geschäft, in dem sie sich gar nicht stören ließen.

Als ich genauer auf eine ruhende *Fannia* hinschaute, sah ich mit Erstaunen, wie sie genau in derselben Weise, wie in der Nachbarschaft die *Lasius*, eine Blattlaus melkte. Sie streichelte mit sehr raschen Bewegungen der Vorderfüßchen den Hinterleib der Blattlaus so lange, bis der süße Tropfen hervorquoll, und senkte hierauf den Rüssel, wie alle saugenden Fliegen es tun. Der Vorgang war mir so neu, dass ich die Richtigkeit der Beobachtung mit der rasch herbeigeholten Lupe an mehreren *Fannia* sicherstellte. An einem der folgenden Tage wurden die Beobachtungen, die in Augenhöhe sehr bequem und in aller Ruhe vorgenommen werden konnten, an einer Anzahl von *Fannia* noch einmal wiederholt. Seitdem habe ich von diesen Dipteren nichts mehr gesehen. Auch im verflossenen Sommer habe ich vergebens nach ihnen ungeschaut.

Herr Dr. Speiser, nach dessen Mitteilungen diese Art von Lebensgemeinschaft bei *Fannia manicata* noch nicht bekannt war, hat darauf aufmerksam gemacht, dass die Männchen an den Vorderbeinen eigentümlich manschettenartig angeordnete Haare tragen, die auch den Namen *manicata* veranlasst haben, und bemerkt, es sei denkbar, dass diese Haarmanschetten mit dem Melken der Blattläuse im Zusammenhang ständen. Zur Aufhellung des Sachverhaltes müsste freilich durch weitere Beobachtung festgestellt werden, ob das Melken nur von den Männchen oder von beiden Geschlechtern ausgeübt wird. Unter den von mir damals gesammelten Exemplaren sind beide Geschlechter vertreten⁴⁾.

4) Nach brieflicher Mitteilung von E. Wasmann dürfte der von mir beobachtete Vorgang als ein „sehr merkwürdiger Fall von aktiver Mimikry“ anzusehen sein.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [32](#)

Autor(en)/Author(s): Hertwig Richard

Artikel/Article: [Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. 129-153](#)