

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Herausgegeben von

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

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

40. Band

April-Mai 1920

Nr. 4 u. 5

ausgegeben am 15. Mai 1920

Der jährliche Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt 20 Mark

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, die Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, Alte Akademie, alle übrigen (nach vorheriger Anfrage) an Herrn Prof. Dr. K. Goebel, München, Menzingerstr 15, einzusenden zu wollen.

Inhalt: P. Hertwig, Haploide und diploide Parthenogenese. S. 145.

G. Denzler, Zur Methodik in der Tierpsychologie. S. 175.

A. Ursprung und G. Blum, Dürfen wir die Ausdrücke osmotischer Wert, osmotischer Druck, Turgordruck, Saugkraft synonym gebrauchen? S. 193.

O. Thilo, Das Maulspitzen der Fische. S. 216.

Referate: V. Frauz, Die Lichtfucht der Clausilien. S. 239.

A. Engler, Tropismen und exzentrisches Dickenwachstum der Bäume. S. 240.

Haploide und diploide Parthenogenese.

Von Paula Hertwig, Berlin.

Inhalt.

Einleitung.

A. Künstliche Parthenogenese.

I. Eireifung bei künstlicher Parthenogenese.

a) Ohne Beeinflussung der normalen Reifeteilungen.

b) Unter Abänderung des normalen Reifungsprozesses.

II. Die weitere Entwicklung der künstlich parthenogenetischen Eier.

a) Bei diploidem Chromosomenbestand.

b) Bei haploidem Chromosomenbestand.

1. Bisherige Ansichten über die Aufzuchtmöglichkeit künstlich parthenogenetischer Haplonten.

2. Zusammenstellung der Zuchtergebnisse bei Seeigeln, Nematoden, Dip-
teren, Fischen, Amphibien. — Die Versuche G. Hertwig's mit den
Eiern von *Rana esculenta*.

3. Vergleich der künstlichen mit der natürlichen Parthenogenese.

B. Natürliche Parthenogenese.

I. Ohne Chromosomenreduktion bei Tieren.

II. Somatische und generative Parthenogenese bei Pflanzen.

III. Natürliche Parthenogenese bei Tieren mit durchgeführter Reduktion.

C. Wird die haploide Chromosomenzahl in der weiteren Entwicklung parthenogenetischer Hymenopteren Eier beibehalten oder wird sie nachträglich auf die diploide Zahl erhöht? Die Frage kann vorläufig noch nicht beantwortet werden, ihre Lösung kann erreicht werden durch

a) Chromosomenzählungen,

b) Kernmessungen,

c) Untersuchung der Spermio-genese.

Einleitung.

Die vorliegende Abhandlung will eine kurze Darstellung der bisher bekannten Tatsachen über Eireifung und Entwicklung bei künstlicher und physiologischer Parthenogenese geben. Die existierenden Zusammenstellungen sind teils älteren Datums, so daß eine Übersicht, die auch die neueren Ergebnisse berücksichtigt, mir wünschenswert erschien; teils behandeln sie nur ein Spezialgebiet, wie etwa Hervitt (1906) die Parthenogenese bei Insekten, Delage (1912) die Forschungen über künstliche Parthenogenese. In diesen Spezialarbeiten sind manche Einzelheiten ausführlicher behandelt, es fehlt aber der Überblick über das Gesamtgebiet. Ich glaube daher, daß gerade eine zusammenhängende Darstellung, die die wichtigsten Tatsachen bei Tieren und bei Pflanzen, sowohl bei künstlicher als bei natürlicher Parthenogenese berücksichtigt, zu beachtenswerten Vergleichspunkten führen muß. — Das Hauptgewicht ist, wie schon der Titel sagt, auf die Klarlegung der Chromosomenverhältnisse gelegt worden. Es existiert auf diesem Gebiet noch manches Problem, das erst durch weitere experimentelle und zytologische Forschung gelöst werden muß.

Zuerst will ich mit einer Übersicht über die Resultate bei künstlicher Parthenogenese beginnen, da ich durch Arbeiten über dieselbe zu meiner Zusammenstellung angeregt worden bin.

A. Künstliche Parthenogenese.

Die meisten Mitteilungen über künstliche Parthenogenese bei Tieren und Pflanzen gehören den beiden letzten Jahrzehnten an. Man hat die verschiedensten Mittel zur Auslösung der Parthenogenese verwandt.

1. Chemische Reize, besonders die hyper- und hypotonischen Lösungen nach den Methoden von Loeb, Y. Delage, Herbst und vielen andern Autoren.

2. Physikalische Reize, Temperaturänderungen nach Greely, Lillie, Morgan etc. Auslösung der Parthenogenese durch Anstechen, Schütteln und Reiben der Eier.

3. Biologische Reize. Hierunter verstehe ich die Befruchtung der Eier mit artfremdem oder radiumbestrahltem Sperma. Bei dieser von Kuppelwieser, G. und O. Hertwig angewandten Methode dient der Samenkörper nur als Entwicklungserreger, da weder das artfremde noch das radiumbestrahlte Spermachromatin mit dem Eikern kopuliert.

Zur parthenogenetischen Entwicklung auf künstlichem Wege konnten bisher veranlaßt werden die Eier von Echinodermen (Seeigel und Seestern) von Anneliden (*Nereis*, *Amphitrite* etc.), von Nematoden (*Rhabditis pellio*), Arthropoden (Schmetterlinge und Fliegen), Mollusken, Vertebraten (*Petromyzon*, Fische und Amphibien). Dazu kommen noch von botanischer Seite die Versuche mit Konjugaten und mit den Eiern von *Chara crinita* und *Fucus vesiculosus*.

Zwei Fragen scheinen mir bei der Besprechung der künstlichen Parthenogenese eine nähere Erörterung zu verdienen. Erstens, wann wird

die Entwicklung mit diploider, wann mit haploider Chromosomenzahl eingeleitet? Zweitens, wie entwickeln sich die durch künstliche Parthenogenese erzeugten Organismen, und ist es möglich, sie bis zu geschlechtsreifen Tieren zu züchten?

I. Eireifung bei künstlicher Parthenogenese.

Für die Chromosomenzahlen, die wir in der ersten Teilungsspindel finden, ist es zunächst von Bedeutung, zu welchem Zeitpunkt der entwicklungseregende Reiz, sei er mechanischer, thermischer oder chemischer Art, auf das Ei gewirkt hat. — Wie bei der natürlichen Befruchtung der Samenfäden je nach der Spezies in das Ei auf verschiedenen Stadien der Eireife eindringt, bald schon während der Bildung der ersten Polspindel, bald nach Abschnürung der ersten oder der zweiten Polzelle, so kann auch der Experimentator, je nach dem Material, von dem er ausgeht, das Ei vor oder nach der Reduktion zur Entwicklung anregen. So kann er z. B. bei Eiern von Seesternen, *Maetra* und Anneliden, die erst im Wasser ihre Reifeteilungen durchmachen und zwar normalerweise erst dann, wenn ein Spermatozoon in sie eingedrungen ist, auf physikalischem und besonders chemischem Wege die Reifeteilungen beeinflussen, und den Eikern dazu veranlassen, sowohl mit reduzierter als mit unreduzierter Chromosomenzahl in die Entwicklung zu treten.

Bei den meisten Eiern, wie bei dem viel benutzten Seeigeli, ist indessen die Auslösung der Parthenogenese erst nach vollzogener Reduktion möglich, weil nur das völlig reife Ei in das Wasser entleert wird und daher erst von diesem Zeitpunkt ab der Beeinflussung durch äußere Reize zugänglich ist. Die Parthenogenese des Seeigels wird also mit haploider Chromosomenzahl beginnen, die auch auf späteren Stadien zu finden sein wird (Boveri, Morgan u. a. m.), vorausgesetzt, daß nicht gelegentlich eine Autoregulation der Chromosomenzahl stattfindet.

Auch die Botaniker haben bisher durch physikalische und chemische Reize nur solche Gameten, die die haploide Chromosomenzahl aufwiesen, künstlich zur Entwicklung angeregt. — Die von Overton (1913) nach den zoologischen Methoden durch hypertonische Lösungen zur Teilung veranlaßten Eier von *Fucus*, werden mit reduzierter Chromosomenzahl aus den Oogonien entleert, ebenso sind in den Versuchen von Klebs (1896) und Faber (1912) die Parthenosporen haploid, desgleichen die von Ernst (1917) künstlich zur Parthenosporenbildung gebrachten Eier der haploiden digamen Rasse von *Chara crinita*.

Wenn wir, um die Eier zur Parthenogenese anzuregen, die biologischen Methoden wählen, welche ja bei intrauteriner Befruchtung die einzig möglichen sind, erhalten wir ebenfalls eine haploide Entwicklung. Denn beim Eindringen von artfremdem oder radiumkranken Sperma in das Ei werden in der Regel vom Eikern die Reifeteilungen ebenso durchgeführt, als ob ein normaler arteigener Samenkern anwesend wäre. Gut läßt sich der Reifungsprozeß eines Eies, das durch intensiv radiumbestrahlten Samen zur Parthenogenese angeregt worden ist, bei einem

kleinen Nematoden, *Rhabditis pellio*, verfolgen, dessen große Durchsichtigkeit die Beobachtung am lebenden Objekt gestattet. Die Befruchtung erfolgt beim Übertritt des Eies in den Uterus, zu einer Zeit, wo das Ei noch als Oozyte zu bezeichnen ist, da es noch ein in der Mitte des Eies liegendes Kernbläschen besitzt, mit Chromosomen, die zu Dyaden gruppiert sind. Dringt in dieses Ei ein durch Radiumbestrahlung vermehrungsunfähig gewordener Spermakern, so veranlaßte er, genau wie ein normaler, die Auflösung der Kernmembran und die Durchführung der Reifeteilungen. — Obgleich keine zytologischen Untersuchungen vorliegen, ist das gleiche Verhalten bei den Eiern von Insekten, Amphibien und Fischen anzunehmen, einerlei ob sie als Oozyte wie bei den Fischen, oder vor der zweiten Reifeteilung, wie bei den Amphibien, aktiviert werden.

Auch die Anstichmethode von Bataillon beeinflußt nicht die normale Durchführung der Reduktionsteilung. — In allen diesen Fällen wird die Parthenogenese in der Regel mit einem haploiden Kernmaterial vor sich gehen.

Für die Auslösung der parthenogenetischen Entwicklung mit diploider Chromosomenzahl sind besonders lehrreich die Versuche von Kostanecki (1908) an *Mactra* und von Buchner (1911) an Seesternen. — Durch verschiedene Salzlösungen, deren Konzentration und Einwirkungsdauer Kostanecki variierte, konnten die unreifen *Mactra*-Eier dazu gebracht werden, beide Richtungskörper abzuschneiden. In diesem Fall begann, wie beim Seeigel, die Entwicklung mit dem reduzierten Kern, häufig jedoch derartig, daß die aus der ersten Furchungsspindel hervorgehenden Kerne sich gleich darauf wieder zu einem einzigen, nun natürlich diploiden Kern vereinigten und daß die weitere Entwicklung mit voller Chromosomenzahl einsetzte.

Man kann aber auch die Diploidie der parthenogenetischen *Mactra*-Larve dadurch hervorrufen, daß infolge einer früher einsetzenden kürzeren Einwirkung der Salzlösung entweder nur die zweite Reifeteilung, die bei *Mactra* die Reduktionsteilung ist, oder auch beide Reifeteilungen unterbleiben. In diesem Fall wandelt sich also der Oozytenkern unmittelbar zum Furchungskern um. Kostanecki kann also bei *Mactra* durch das Experiment dieselbe Verschiedenheit bei der Reifung hervorrufen, die man, wie wir später sehen werden, auch bei der natürlichen Parthenogenese beobachten kann.

Ebenso interessant ist es, daß nach O. Hertwig (1890) und Buchner (1911) bei Seesternen ein ähnlicher Entwicklungsmodus künstlich hervorgerufen werden kann, wie ihn Brauer als natürlichen Vorgang bei gewissen Eiern von *Artemia salina* beschreibt. Bringt man nach Buchner Eier von *Asterias glacialis*, deren Kerne sich eben zur ersten Reifeteilung anschicken, für etwa eine Stunde in kohlenensäurehaltiges Wasser, so unterbleibt während dieser Zeit jeder karyokinetische Vorgang. In sauerstoffreiches Wasser zurückgebracht, wird alsbald die erste Polzelle gebildet. Der zweite Richtungskörper wird jedoch nicht

ausgestoßen, es entstehen vielmehr im Ei zwei Kerne, von denen der eine dem reifen weiblichen Kern, der andere dem Kern des zweiten Richtungskörpers entspricht. Diese verschmelzen miteinander in der Mitte des Eies zu einem einzigen Kern, aus dem kurze Zeit darauf die erste, natürlich diploide Furchungsspindel, entsteht. — Diese Beobachtung, die hier nach Buchner's schönen Versuchen beschrieben ist, machte bereits O. Hertwig im Jahre 1890 an überreifen Seesterneiern, ferner Boveri (1890) bei Nematoden und bei *Pterotrachea*. — Ebenso wie bei *Maetra* kann man natürlich auch bei Seesternen die Bildung der zweiten Richtungsspindel ganz unterdrücken und das Ei als Oozyte I. Ordnung zur diploiden Parthenogenese veranlassen. Y. Delage (1902) hat derartige Versuche wiederholt ausgeführt.

Zusammenfassend können wir sagen, daß wir je nach Wahl des Materials und der Methode Eier bald mit der haploiden, bald mit der diploiden Chromosomenzahl die parthenogenetische Entwicklung beginnen sehen.

II. Die weitere Entwicklung der künstlich parthenogenetischen Eier.

a) Bei diploider Parthenogenese.

Es ist sehr bedauerlich, daß bei denjenigen Eiern, die beim Beginn der parthenogenetischen Entwicklung die diploide Chromosomenzahl nachweislich besitzen, die Zuchtresultate außerordentlich ungünstig sind. Es liegt dies erstens daran, daß die weitere Zucht gerade bei einer Anzahl hierhergehörigen Fälle technisch die größten Schwierigkeiten bietet, so bei *Maetra* und den Anneliden. Zweitens rufen auch die zur Auslösung der Entwicklung verwendeten hyper- und hypotonischen Lösungen oft eine dauernde Schädigung des Eies hervor, und zwar in besonders hohem Grade dann, wenn unreife Eier zur Parthenogenese angeregt werden; häufig verläuft bereits die erste Furchung in hohem Maße pathologisch. — Der einzige Experimentator, dem es gelang, parthenogenetische Larven aus Seesterneiern, die die zweite Reifeteilung nicht vollzogen hatten, längere Zeit zu züchten, ist Y. Delage, der darüber in seinen 1904, 1907 und 1908 erschienenen Abhandlungen berichtet. Er konnte von einer sehr großen Anzahl von Larven nur etwa 13—15 durch die Metamorphose bringen. Zwei von diesen wurden $3\frac{1}{2}$ und 4 mm groß. Leider wurden nicht gleichzeitig normale Kontrollen gezogen, so daß man nicht entscheiden kann, ob das frühzeitige Absterben der Mehrzahl eine Folge der ungünstigen und technisch sehr schwierigen Zuchtbedingungen oder der parthenogenetischen Entstehung war. Die Anfangsstadien schienen nicht immer normal zu sein. Über das weitere Schicksal der ausmetamorphosierten Seesterne wurde nicht weiter berichtet.

b) Bei haploider Parthenogenese.

Weit zahlreicher sind die Berichte über einen normalen Beginn der Entwicklung bei solchen Eiern, die entweder erst als Reifeier oder durch

biologische Reize zur Parthenogenese angeregt wurden. Die ersten Teilungen verlaufen absolut normal, wie z. B. beim Seeigel, bei *Rhabditis pellio*, bei Fischen und bei Amphibien. Bei allen diesen Objekten konnte nachgewiesen werden, daß in der ersten Furchungsspindel — abgesehen von einigen Ausnahmen, die nachher besprochen werden, die haploide Chromosomenzahl vorhanden ist, und daß sie auch auf späteren embryonalen und larvalen Stadien erhalten bleibt, wie Chromosomenzählungen und Kernmessungen beweisen.

Können sich nun solche haploiden Organismen ebenso wie normal-kernige entwickeln, können sie zu geschlechtsreifen Tieren heranwachsen? Die Ansichten über diese Frage haben vom Beginn der Forschung über künstliche Parthenogenese nicht unerhebliche Wandlungen erfahren, die nicht uninteressant zu verfolgen sind, zumal sie eng zusammenhängen mit der Auffassung, die man von der Natur der Chromosome gewann.

1. Bisherige Ansichten über die Lebensfähigkeit haploid parthenogenetischer Larven.

Während der ersten Periode der Parthenogeneseforschung wurde die Ansicht vertreten, daß, wenn eine normale Entwicklung stattfinden sollte, die Chromosomenzahl durch Autoregulation auf die diploide Zahl erhöht werden müßte. Y. Delage (1901, S. 301) glaubt den Nachweis für das Stattfinden einer Regulation durch Chromosomenzählungen bei *Strongylocentrotus* in der Tat erbracht zu haben. Auch Petrunkevitch (1904) betont, daß die Zahl der Chromosome von der größten Wichtigkeit sei, da jedes Chromosom determinierend für die spätere Entwicklung wäre, und diese mit einer geringeren als der normalen Chromosomenzahl pathologisch verlaufen müßte. — Von botanischer Seite ist es namentlich Strasburger (1907, 1908, 1909, S. 106), der entschieden die Ansicht verfißt, daß die Diplophase einer Pflanze sich unter keinen Umständen ebenso gut mit der haploiden Chromosomenzahl entwickeln könne. Er erklärt ausdrücklich, daß ihm kein Beispiel einer diploiden Generation begegnet sei, die sich zur haploiden Entwicklung befähigt gezeigt hätte. „Die Möglichkeit hierzu scheint auf bedeutende, ja bei bisher untersuchten Objekten auf unüberwindliche Schwierigkeiten zu stoßen.“

Mittlerweile war namentlich bei den Zoologen ein Umschwung in der Ansicht über die Bedeutung der Chromosome eingetreten. Boveri begründete die Lehre, daß jeder Organismus zwei homologe Garnituren von Chromosomen, die eine als mütterliches, die andere als väterliches Erbteil, enthielte. Da jedes Chromosom einen bestimmten Anlagekomplex verträte, seien also alle lebenswichtigen Anlagen doppelt vorhanden. Ein Chromosomensatz, wie er bei der haploiden Parthenogenese vorhanden sei, genüge also vollständig zur normalen Ausbildung aller Organe. — Gestützt wurde diese Ansicht durch die Beobachtung der fast ganz normalen Parthenogenese bei Seeigeln und manchen Anneliden bis zum Pluteus resp. bis zur Wimperlare. — Im Gegensatz zu Delage's

Behauptung einer Autoregulation wurde von Boveri, Wilson und vielen andern einwandfrei die haploide Chromosomenzahl auf späteren Stadien der Ontogenese festgestellt. Auch Delage's Angaben wurden in Zweifel gezogen, da Boveri die von Delage angegebene Chromosomenzahl 18 für die haploide, nicht wie jener für die diploide hielt. Eigene Zählungen bei *Strongylocentrotus lividus* hatten ihn überzeugt, daß 36 die Normalzahl sei. — Neuerdings kann man nun freilich Boveri's Widerlegung nicht als völlig beweisend ansehen. Es hat sich herausgestellt, daß bei den nahe verwandten *Echinus* zwei Rassen, eine univalente mit 18, und eine bivalente mit 36 Chromosomen existieren (Boveri 1915 S. 6, Stevens 1902). Möglicherweise ist das gleiche der Fall bei *Strongylocentrotus*, und hat Delage mit der univalenten Form gearbeitet. Da er aber nie gleichzeitig bei Kontrollen und Versuchsobjekten, die von der gleichen Mutter stammen, die Chromosomenzahl bestimmt hat, so müssen seine Angaben als sehr unwahrscheinlich bezeichnet werden, um so mehr, als sie von keinem anderen Autor an demselben viel untersuchten Objekt bestätigt wurden. Delage's Beweis für eine in der Regel stattfindende Autoregulation ist also durchaus nicht überzeugend.

Durch die Untersuchungen und Theorien Boveri's hat die Ansicht, daß, wie Buchner (1911, S. 605) sagt: „die Existenzmöglichkeit eines Organismus mit der halben Chromosomenzahl von vornherein gegeben ist,“ in den letzten Jahren festen Fuß gefaßt. Die meisten Parthenogenese-Forscher zweifeln nicht mehr an der theoretischen Möglichkeit einer Aufzucht von haploid-parthenogenetischen Tieren. Sie sehen in dieser Frage, wie z. B. Loeb, nur noch ein technisches Problem, nämlich, die Eier durch die chemische oder physikalische Vorbehandlung möglichst wenig zu schädigen und unter die günstigsten Zuchtbedingungen zu bringen.

Ein großer Fehler in dieser Auffassung liegt nun darin, daß man die Beobachtungen über die gute Entwicklung bis zum Pluteus verallgemeinert hat, ohne zu bedenken, daß Pluteus und Wimperlarve doch noch ein recht frühes larvales Stadium sind. Nichts berechtigt zu der Annahme, daß nun auch die spätere Entwicklung bis zum ausgewachsenen Tier normal verlaufen müsse. — Neuere Untersuchungen haben daher auch gezeigt, daß die Frage nach der Aufzuchtsmöglichkeit haploid-parthenogenetischer Tiere durchaus nicht richtig beantwortet worden ist.

2. Zusammenstellung der Zuchtergebnisse.

Bei einer Zusammenstellung der Zuchtergebnisse haploidkerniger Embryonen und Larven kommen natürlich nur die Beobachtungen über diejenigen Tierarten in Frage, deren Aufzucht bis zum ausgewachsenen Zustand in der Gefangenschaft möglich ist, also von den Evertebraten die Seeigel, die freilebenden Nematoden und Schmetterlinge, von den Vertebraten Fische und Amphibien.

Der Seeigel ist wohl dasjenige Objekt, das am häufigsten zu Ver-

suchen über künstliche Parthenogenese benutzt worden ist. Obgleich nun mit Leichtigkeit von den verschiedensten Autoren haploid-parthenogenetische Plutei gezogen wurden, blieb doch bis 1912 Delage der einzige, der versuchte, die Tiere durch die Metamorphose zu bringen. Er erhielt von einem sehr großen Ausgangsmaterial nur 6 vollkommen ausmetamorphosierte Seeigel. 2 von diesen wurden ziemlich groß und einer bildete sogar rudimentäre Gonaden aus, die ihn als Männchen kenntlich machten. — In weit größerem Umfang wurde die Aufzucht in Plymorth von Cr. Shearer und D. J. Lloyd mit bemerkenswerten Resultaten ausgeführt. Die Verfasser haben eine Methode ausfindig gemacht, mit deren Hilfe es gelingt, normale Seeigellarven leicht und sicher über die Metamorphose hinaus zu züchten. Haploide Larven, die nach den Methoden von Loeb und Delage zur Parthenogenese gebracht waren, wurden auf allen Stadien der Entwicklung mit normalen verglichen. Es stellte sich nun heraus, daß zwischen beiden Kulturen stets gewisse Unterschiede zu bemerken waren. Für die parthenogenetischen Larven war von Anfang an charakteristisch eine Trübung des Protoplasma, die gegenüber den außerordentlich durchsichtigen, klaren Kontrollen besonders auffiel. Sie entwickelten sich rascher bis zum 4—8 armigen Pluteus, dann setzte aber eine derartige Verlangsamung ein, daß die Kontrollen sie bald überholten. Die normalen Plutei gelangten bis zur Metamorphose in 5—6 Wochen, die parthenogenetischen brauchten 8, meistens 10 Wochen. Ferner waren die parthenogenetischen Larven stets etwas anormal gebaut, wie es z. B. deutlich in der Ausbildung der Arme zu sehen war. — Wichtig ist nun das Endresultat. Je mehr sich die parthenogenetischen Plutei der Metamorphose nähern, desto schwächer werden sie und scheinen unfähig zu sein, die Reste des Pluteus zu resorbieren. Sie bleiben wochenlang auf diesem Stadium und sterben schließlich, ohne die Metamorphose vollendet zu haben. Nur etwa 15 Exemplare überlebten 1 Woche die Metamorphose. — Die Verfasser glauben nun, daß es trotz der eben beschriebenen Mißerfolge dennoch unter günstigen Bedingungen gelingen müßte, parthenogenetische Larven zu ausgewachsenen Seeigeln heranzuziehen. Mir scheint jedoch der Mißerfolg nicht in einer mangelhaften Zuchtmethode, mit der ja bei normalem Material so gute Erfolge erzielt wurden, sondern vielmehr in der mangelhaften Lebensfähigkeit haploider Larven begründet zu sein. Wir haben ja auch gesehen, daß Delage keineswegs einen besseren Erfolg gehabt hat. Trotz seiner Angaben, die ich vorhin schon kritisiert habe, ist anzunehmen, daß auch seine Larven haploid und aus diesem Grunde nicht lebensfähig gewesen sind. Die 2 Seeigel, die lange Zeit am Leben blieben, sind als Ausnahmen zu betrachten, die nichts an der Beurteilung des Gesamtergebnisses ändern können. Ich halte es für durchaus möglich, daß diese wenigen Tiere diploid und nicht haploid waren. Wenn auch eine Regulation der Chromosomenzahl nicht stets, wie Delage behauptet, eintritt, so kann sie doch gelegentlich z. B. durch Monasterbildung nach Wilson (1901) und Boveri (1905) stattfinden. Oder

es kann ein unreifes Seeigeelei, wie es ausnahmsweise in das Wasser entleert wird, unter Zurückhaltung des zweiten Richtungkörpers zur diploiden Parthenogenese veranlaßt worden sein.

Wenn wir uns nun zu den Beobachtungen, die mit der Aufzucht anderer haploid-parthenogenetischer Evertebraten gemacht wurden, wenden, so gibt der von mir zu Experimenten benutzte Nematode *Rhabditis pellio* (1918) ein klares Bild. Die Zucht ist eine außerordentlich leichte.

Rhabditis pellio entwickelt sich in 4—5 Tagen zum geschlechtsreifen Tier in einem kleinen Tropfen Wasser, der mit etwas faulendem Fleisch als Nahrung für die heranwachsenden Larven versehen ist. Werden die Eier durch radiumbestrahltes Sperma, das vermehrungsunfähig vom Eikern gesondert bleibt, zur Entwicklung angeregt, so beginnt sie durchaus normal, wie man sich unter dem Mikroskop überzeugen kann. Die Morula, Blastula und Gastrula unterscheidet sich nicht von der normalen. Es werden auch noch gekrümmte Embryonen gebildet, die aber bereits trübes Plasma besitzen und nicht mehr als Larven die Eihüllen verlassen können.

Ebensowenig gelang es meinem Bruder, parthenogenetische Larven von *Drosophila* zu erhalten. Er brachte bestrahlte Männchen zur Kopulation mit normalen Weibchen. Die Eiablage wurde beobachtet. Es ist anzunehmen, daß diese Eier eine parthenogenetische Entwicklung begannen; denn nach den Erfahrungen an andern Objekten muß die Bestrahlungszeit ausgereicht haben, um das Spermachromatin vermehrungsunfähig zu machen.

Zahlreiche Beobachtungen liegen auch bei Schmetterlingen vor. Parthenogenese bei Arten, die in der Regel befruchtungsbedürftig sind, kann ja in der Tat durch mechanische oder chemische Mittel künstlich hervorgerufen werden oder ist wahrscheinlich, wenn sie ohne Zutun des Beobachters eintrat, durch äußere, unbeachtete Momente ausnahmsweise ausgelöst worden. An dieser Stelle interessiert uns namentlich die Angabe Henking's (1892) und Platner's (1888), daß parthenogenetische Schmetterlingseier 2 Richtungkörper bilden, also wahrscheinlich mit haploidem Kern die Entwicklung beginnen. Die Angaben über die weitere Zucht sind ziemlich dürftig. Tichomiroff konnte ebenso wie Nußbaum seine mit Schwefelsäure oder durch Bürsten aktivierten *Bombyx*-Eier nur bis zur Entwicklung von Embryonen bringen. Auch Hartmann (1918, S. 2) berichtet neuerdings, daß die parthenogenetische Entwicklung von *Bombyx* bald zum Stillstand kommt und daß keine Raupen aus den Eiern schlüpfen. Andere Autoren, z. B. Platner (1888. *Liparis dispar*) haben kleine Räupchen erhalten, von deren weiteren Lebensschicksalen man nur erfährt, daß sie früh gestorben sind. Mehrfach wird man auf spätere Berichte verträstet, die dann aber ausgeblieben sind. Einzig und allein Siebold (1856) scheint besseren Erfolg bei der Zucht gehabt zu haben. Von 1540 Eiern von *Bombyx mori* entwickelten sich 274 zu Raupen, von diesen 11 zu 7 männlichen und zu 4 weiblichen Schmetterlingen. Diese Angaben werden von weniger

glücklichen Züchtern häufig als Versuchsfehler interpretiert, meiner Ansicht nach mit Unrecht. Ich möchte sie so erklären, daß unter einer großen Menge haploid-parthenogenetischer lebensunfähiger Individuen, ganz wie bei den Seeigeln von Delage, einige diploid-parthenogenetische Exemplare sich befunden haben.

Erweist es sich, wie wir sehen, bei den Evertebraten bisher als unmöglich, lebensfähige haploide Tiere zu züchten, so können wir uns nicht wundern, wenn wir dieselbe Regel bei den höher organisierten Wirbeltieren bestätigt finden. Ohne technische Schwierigkeiten lassen sich Versuche bei Fischen und Amphibien ausführen, und beide haben zu dem übereinstimmenden Resultat geführt, daß eine Aufzucht von hemikaryotischen Larven nicht möglich ist.

Bei den Fischen liegen die Versuche von Oppermann und G. und P. Hertwig vor. Die Auslösung der Parthenogenese geschah durch Aktivierung des Eies mittelst vermehrungsunfähigem radiumbestrahltem Sperma, dessen vollkommene Ausschaltung von der Entwicklung zytologisch nachgewiesen wurde. Die Haploidkernigkeit der Larven wurde durch Kernmessungen festgestellt. Weder die Forellenlarven Oppermann's, noch die *Crenilabrus*- und *Gobius*-Larven von G. und P. Hertwig erwiesen sich als entwicklungsfähig. Eine Trübung des Protoplasma machte sich bereits frühzeitig bemerkbar.

Am entscheidendsten für die hier erörterte Frage sind die Versuche an Amphibien. Bei ihnen ist es besonders von Vorteil, daß mehrere Autoren mit den verschiedensten Mitteln ihre Versuche angestellt haben. Künstliche Parthenogenese bei Amphibien wurde durch chemische Mittel, durch die Anstichmethode von Bataillon, durch Befruchtung mit radiumbestrahltem und mit artfremdem Sperma veranlaßt. — Es fällt nun auf, daß trotz der vielen Tausend von Eiern, mit denen gearbeitet worden ist, nur eine verschwindend kleine Zahl von ausmetamorphosierten Fröschen erhalten wurde, obgleich die Zucht anfänglich sehr leicht ist, und später keine unüberwindlichen Schwierigkeiten bietet. Die meisten Larven, deren haploide Natur sich leicht durch Kernmessungen oder Chromosomenzählungen nachweisen läßt, zeigen Zwergwuchs und sterben frühzeitig, meist im Alter von 2—3 Wochen. Von einem der wenigen Fröschen, die Brachet züchten konnte, berichtet er, daß dieser mehr als die haploide Chromosomenzahl besaß. Loeb hat neuerdings mit Hilfe der Anstichmethode über 20 fast erwachsene parthenogenetische *Rana pipiens* gezogen. Diejenigen Tiere, die bisher auf ihre Chromosomenzahl untersucht wurden, erwiesen sich als diploidkernig.

Für die schlechte Entwicklung der überwiegenden Mehrzahl der Larven glaubten Brachet, Bataillon, Loeb, Lewy und andere die durch den Anstich hervorgerufene Schädigung der Eier verantwortlich machen zu müssen, obgleich es wenig wahrscheinlich ist, daß diese auf die älteren Larven mehr als auf die ersten Furchungen einwirken sollte. Nicht stichhaltig ist die Erklärung jedenfalls für die Eier, die in den Versuchen von O., G. und P. Hertwig durch Befruch-

tung mit radiumbestrahltem oder artfremdem Sperma zur Parthenogenese veranlaßt wurden. Obgleich hier nicht die geringste Schädigung des Eies vorlag, entwickelten sich alle Larven mit ganz geringen Ausnahmen ebenso schlecht wie bei den Anstichversuchen.

Völlige Aufklärung über das uns hier beschäftigende Problem haben erst die Versuche und Erörterungen von G. Hertwig (1913 und 1918) gebracht, der als erster in seiner Arbeit „Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden radiumbestrahlten Samen“ darauf aufmerksam machte, daß haploide Larven lebensunfähig wären.

Beweisend ist folgender Versuch G. Hertwig's (1918) mit artfremder Befruchtung von *Rana esc.*-Eiern, in welchem gleichzeitig sowohl haploide als wie diploide parthenogenetische Larven entstehen. Bringt man Samen von *Bufo vir.* zu Eiern von *Rana esc.*, so dringt dieser bis zu einem gewissen Prozentsatz in die Eier ein. Die idioplasmatische Differenz zwischen dem *Esculentia*- und dem *Bufo*-Chromatin ist aber, wie G. Hertwig ausführt, zu groß, als daß eine Verschmelzung eintreten könnte. Das artfremde Spermatozoon wirkt nur als Entwicklungserreger. Auffallend ist nun, daß nur ein gewisser Teil der aktivierten Eier, den wir mit A bezeichnen wollen, sich gleichzeitig mit den Kontrollen teilt. Bei den andern Eiern (Serie B) setzt die Entwicklung um einen Teilungsschritt verspätet ein, so daß diese Eier erst 2geteilt sind, wenn die von A und den Kontrollen bereits 4geteilt sind, u. s. f. Werden nun die Serien A und B getrennt gezüchtet, so entwickelt sich A zu haploiden früh sterbenden Zwerglarven, B hingegen zu diplokaryotischen Larven, die genau so groß und gesund wie die Kontrollen sind, und deren Aufzucht zu ausmetamorphosierten Fröschen sicherlich gelingen wird. — G. Hertwig weist hier nachdrücklich hin auf den Zusammenhang von reduzierter Chromosomenzahl mit Zwergenwuchs und Entwicklungsunfähigkeit im Gegensatz zu den derselben Zucht entstammenden diploiden Larven, bei denen eine Regulation der Chromosomenzahl stattgefunden haben muß. Wie diese Verdoppelung im vorliegenden Versuch zustande gekommen ist, glaubt G. Hertwig mit ziemlicher Sicherheit sagen zu können. Er nimmt Monasterbildung vor der ersten Teilung an. Ob die gleiche Erklärung für andere diploid parthenogenetische Larven, die in den Kreuzungs- und Radiumexperimenten Hertwig's sowie bei Baillon und Loeb gelegentlich auftraten, ebenfalls zutrifft, muß dahingestellt bleiben. Möglich ist ja auch, daß die diploide Chromosomenzahl wie bei *Asterias* und *Maetra* durch ein Ausbleiben der zweiten Richtungskörperbildung hergestellt wird.

Sehr schwer ist es eine Erklärung dafür zu finden, daß eine Entwicklung mit haploiden Kernen, einerlei ob sie von der Mutter oder vom Vater geliefert werden, nicht möglich ist. Denn Boveri's Hypothese, daß eine halbe Chromosomengarnitur genügt, um alle Anlagen zur Entwicklung zu bringen, scheint trotz des schlechten Enderfolges der Zuchten zu Recht zu bestehen: Es bilden ja die haploiden Larven alle Organe genau wie die normalen aus. Wenn sie sich trotzdem als nicht lebens-

fähig erweisen, müssen die Gründe hierfür nicht allein in den Chromosomen, sondern vielleicht in den Wechselwirkungen von Kern, Protoplasma und Dotter gesucht werden.

G. Hertwig (1918, S. 61) sucht „das stets neben Zwergwuchs beobachtete Auftreten von allerlei pathologischen Störungen bei den haploidkernigen Larven durch verringerte Wachstumsenergie der Zellen und das dadurch geschaffene Mißverhältnis zwischen dem im Ei zu verarbeitenden Dottermaterial“ zu erklären, indem er sich auf Erfahrungen bei Bastardierungsexperimenten stützt. — Diese Hypothese bedarf freilich noch der experimentellen Stütze. Man könnte vielleicht versuchen, zweigeteilte parthenogenetische Tritoneier zu durchschnüren und dadurch zur Ausbildung von Zwillingslarven zu veranlassen. Das Mißverhältnis zwischen Dottermenge und haploidem Kern wäre hier behoben.

3. Vergleich der künstlichen mit der natürlichen Parthenogenese.

Diejenigen Forscher, die unter dem Einfluß von Boveri und seiner Schule an die volle Entwicklungsfähigkeit hemikaryotischer Larven glaubten, wurden in ihrer Ansicht bestärkt durch die ihrer Meinung nach vollkommen analogen Fälle bei physiologischer Parthenogenese. So vergleicht z. B. Buchner (1911, S. 605) die sich haploid entwickelnden Echinodermen mit den Hymenopteren. „In beiden Fällen werden 2 Richtungskörper abgeschnürt, die Chromosomenzahl reduziert, und das sich entwickelnde Tier besitzt zeitlebens nur die halbe Chromosomenzahl. Es ist daher ersichtlich, daß von dieser Seite keine Bedenken bezüglich der Lebensfähigkeit des parthenogenetischen Keimes sich erheben können.“ — Wir haben nun gesehen, daß die Tatsachen der Theorie nicht Recht gegeben haben. Bei allen Objekten, bei denen eine hemikaryotische Aufzucht versucht wurde, hat sich herausgestellt, daß die haploide Chromosomenzahl zur Entwicklung eines auf die diploide Zahl eingestellten Organismus nicht genügt. Von diesem Erfahrungssatz ausgehend, ist es wohl erlaubt, das Problem einmal von der andern Seite zu betrachten und die Frage zu stellen, ob es wirklich feststeht, wie man jetzt ziemlich allgemein annimmt, daß es eine normale haploide Entwicklung bei physiologischer Parthenogenese gibt. Es genügt bei der Prüfung dieser Frage nicht allein die Feststellung, daß das Ei die Reduktionsteilungen durchgeführt hat, es muß vielmehr auch geprüft werden, ob in den fraglichen Fällen die haploide Zahl beibehalten wird, was, wie wir gesehen haben, durchaus nicht immer der Fall zu sein braucht. Ich will selbstverständlich nun nicht meinerseits der Theorie zu Liebe die Behauptung aufstellen, daß z. B. die Existenz haploider Drohnen unmöglich sei, weil sich Seeigel, Nematoden, Frösche u. s. w. nicht mit der halben Chromosomenzahl entwickeln können. Aber ich will darauf aufmerksam machen, daß hier ein noch ungeöstes Problem vorliegt und daß die vorliegenden Angaben durchaus nicht genügen, um die Möglichkeit normaler haploider Entwicklung zu beweisen.

B. Natürliche Parthenogenese.

I. Ohne Chromosomenreduktion bei Tieren.

Ehe wir zu der kritischen Prüfung der Angaben über normale haploide Entwicklung übergehen, halte ich einen Überblick unserer Kenntnisse von der Eireifung bei physiologischer Parthenogenese resp. Apogamie im Tier- und Pflanzenreich für wünschenswert.

Ebenso wie man bei der künstlichen Parthenogenese sowohl Reifeier als wie auch Oozyten zur Entwicklung bringen kann, finden wir auch, daß bei natürlicher Parthenogenese die sich entwickelnde Eizelle bald die Reduktion der Chromosomen unterdrückt, bald in normaler Weise durchführt. Der letztere Modus ist relativ selten und da, wo er auftritt, mit Begleiterscheinungen verbunden, die die Deutung der Chromosomenverhältnisse außerordentlich erschweren. Um so klarer sind die Entwicklungsvorgänge im ersten Fall, der zu einer diploiden Entwicklung führt und eine recht häufige Erscheinung bei tierischen und pflanzlichen Eiern ist.

Mit dem Ausbleiben der Chromosomenreduktion, das schon durch das Fehlen der typischen Tetradenfiguren und Bukettstadien vorbereitet wird, werden die beiden Reifeteilungen zu überflüssigen Einrichtungen. Sehen wir doch den Zweck der mit der Polzellenbildung verbundenen komplizierten Kernteilungsvorgängen eben in der erfolgenden Reduktion der Chromosomen. Dennoch sind häufig eine, bisweilen sogar beide Reifeteilungen beibehalten, freilich unter Abänderung der typischen Chromosomenanordnung.

Die parthenogenetische Entwicklung einer Eizelle als Oozyte unter vollständiger Unterdrückung der Polzellenbildung, ist bisher nur für die Gallwespe *Neuroterus lenticularis* von Doncaster 1906 beschrieben worden. Der Oozytenkern besitzt 20 Einzelchromosomen. Er rückt im Prophasenstadium an die Oberfläche des Eies, um dann aber unmittelbar ohne eine einzige Richtungsspindel zu bilden, wieder in die Mitte des Eies zu wandern und dort die erste Furchungsspindel mit 20 Chromosomen zu bilden.

Weit häufiger finden wir einen andern Typus der Eireifung, bei dem die erste Reifeteilung, die eine Äquations- aber keine Reduktionsteilung ist, durchgeführt wird. — Am übersichtlichsten wird uns dieser Typus bei den viel untersuchten Aphiden veranschaulicht. — Die parthenogenetisch sich entwickelnden Sommereier bilden nach den Untersuchungen von Stschelkanowzew (1904), Stevens (1905), Hervitt (1906), von Baehr (1909), Morgan (1906, 1909, 1912, 1915) nur einen einzigen Richtungskörper. Dieser einer Reifeteilung geht keine Anordnung der Chromosomen zu den bekannten Tetraden voran, und man findet die gleiche Anzahl von Chromosomen vor und nach der Reifeteilung im Eikern. Dieser entspricht also dem Kern einer Oozyte erster Ordnung und rückt als solcher in die Mitte des Eies um die erste Furchungsspindel zu bilden. Der entstehende Embryo besitzt natürlich die diploide Chromosomenzahl.

Ebenso verläuft die Reifung parthenogenetischer Eier bei vielen andern Arthropoden, z. B. bei den Dipteren und Phyllopoden. — Die pädogenetisch sich fortpflanzenden *Miastor*-Larven machen nach Kahle (1908) nur eine Reifeteilung — eine Äquationsteilung —, durch, beginnen also ebenfalls die Entwicklung mit der diploiden Chromosomenzahl. — Für die Phyllopoden ist derselbe Reifungsmodus, d. h. die Bildung eines einzigen Richtungskörpers mit ausbleibender Reduktion nachgewiesen worden für *Artemia salina* (Petrunkevitch 1902, Fries 1910), *Daphnia pulex*, *Polyphemus pediculus* (Kühn 1908) und *Simocephalus vetulus* (Chambers 1913). Zu den gleichen Resultaten kommen für einige Cypriden Woltereck (1908) und Schleip (1909). — Auch einzelne diploid-parthenogenetisch sich entwickelnde Würmer sind hier anzuführen, so die Trematoden nach den Untersuchungen von Cary (1908), die Nematoden (nach Krüger 1913 und P. Hertwig 1919) und die parthenogenetisch Weibchen erzeugenden Eier des Rotators *Hydatina senta* (Whitney 1909) und *Asplanchna priodonta* (Erlanger und Lauterborn 1897). — Es können aber auch sehr wohl zwei Reifeteilungen durchgeführt werden und die Reduktion kann trotzdem ausbleiben. Ein derartiges Verhalten zeigen die Eier von *Rhodites rosae* nach den Untersuchungen von Schleip (1909). Diese Gallwespe, die nur in weiblichen Individuen bekannt ist, besitzt 12 Chromosomen. Wir finden sie sowohl in den Ovozytenkernen und in den beiden Richtungsspindeln, als auch in der ersten Furchungsspindel. Alle beiden Reifeteilungen sind also Äquations- und keine Reduktionsteilungen. Dem gleichen Typus scheinen sich noch andere Hymenopteren anzuschließen, wenn dieselben auch nicht so sorgfältig untersucht worden sind wie *Rhodites rosae*. Die weiblichen parthenogenetisch sich entwickelnden Eier einiger Tenthrediniden (*Nematus ribesii*, *Poecilosoma luteolum*) bilden den Untersuchungen von Doncaster folgend ebenfalls 2 Reifungsteilungen ohne Reduktion. Wahrscheinlich ist auch der Reifungsprozeß von *Bacillus rossii* hierherzustellen. v. Baehr konnte die Bildung von 2 Richtungskörpern nachweisen, ohne jedoch mit Sicherheit angeben zu können, ob eine Reduktion erfolgt oder nicht. Das Ausbleiben derselben muß aber, wenn man keine regenerative Chromosomenverdoppelung annehmen will, aus dem Zuchtresultat postuliert werden, da die Bazillen sich durch Generationen hindurch parthenogenetisch fortpflanzen.

Hier seien auch noch die Angaben von Brauer für *Artemia salina* erwähnt, um einen weiteren Modus zu zeigen, wie die diploide Chromosomenzahl aufrecht erhalten werden kann. Es kann sich hierbei bei Brauer's Untersuchungen um einen Sonderfall handeln, der vielleicht nur einer bestimmten Sippe eigentümlich ist, denn Petrunkevitch (1902) und Fries (1910) konnten am gleichen Objekt Brauer's Resultate nicht bestätigen.

Nach Brauer verläuft die Eireifung bei *Artemia* folgendermaßen: Die erste Richtungsspindel zeigt in der Äquatorialplatte 84 Vierergruppen. Ebensoviele Dyaden sind im ersten Richtungskörper und im

Ei zurückbleibend zu zählen. Nun unterscheidet Brauer 2 Sorten von Eiern. Bei der einen unterbleibt wie bei *Aphis* die Bildung der zweiten Richtungsspindel, was auch Fries und Petrunkevitch bestätigen konnten. — Bei dem andern Teil der Eier aber wird die zweite Richtungsspindel, häufig sogar der zweite Richtungskörper, gebildet. Jedoch wird dieser bald wieder in das Ooplasma zurückgezogen, worauf sein Kern sich an den Eikern anlegt und mit ihm zusammen die erste Furchungsspindel bildet. — Die Entwicklung ist nun natürlich, trotzdem die Reduktionsteilungen durchgeführt wurden, eine diploide, da ja der Kern des zweiten Richtungskörpers die Rolle des Samenkerns übernommen hat.

Ähnliche Vorgänge sind bereits weiter oben bei der künstlichen Parthenogenese des Seesterneies geschildert worden. Sie treten aber auch auf bei der Parthenogamie mancher Protisten, wie Hartmann 1909 hervorhebt. Denn bei einigen Arten sind automiktische Vorgänge bei fraglos parthenogenetischer Entwicklung beobachtet worden, so von Schaudinn (1904) bei *Haemoproteus noctuae*, von Neresheimer (1908) bei *Ichthyophthirius* und von Hartmann bei *Lambliia muris*. Es kommt hier in den Makrogameten (bisweilen vielleicht auch in den Mikrogameten) zur Verschmelzung von zwei reduzierten Mikronuklei und Hineinwandern derselben in den Makronukleus, wodurch wie bei der normalen Kopulation eine einkernige Zelle entsteht.

Alle parthenogenetisch sich entwickelnden Eier, deren Reifungsmodus in diesem Abschnitt besprochen wurde, sind obligatorisch parthenogenetisch. Sie haben die Fähigkeit, befruchtet zu werden, verloren. Aus ihnen entstehen Generationen von Weibchen, entweder in steter Folge, wie bei den Nematoden, *Bacillus rossii*, *Artemia salina* u. s. w., oder alternierend mit Generationen, in denen Männchen und Weibchen gleichzeitig auftreten (Aphiden, Daphniden). Die Ursache der zeitweisen Entstehung von Männchen aus obligatorisch parthenogenetischen Eiern ist uns seit den Untersuchungen von Morgan kein Rätsel mehr. Morgan erkennt sie in der Verteilung der Heterochromosomen bei der einen Reifeteilung auf Ei und Richtungskörper. Es ist anzunehmen; daß die Verhältnisse bei den Daphniden ähnliche sind. Die Rotatorien und Tenthrediniden werden uns später noch einmal beschäftigen.

Indem ich die Angaben über wohl sicherlich diploide Parthenogenese bei den Lepidopteren (*Solenobia* und *Psyche*) hier nicht näher erörtere, da die eingehenden Untersuchungen von Seiler noch ausstehen, gehe ich zu den Verhältnissen bei den Pflanzen über.

II. Somatische und generative Parthenogenese bei Pflanzen.

Der diploiden Parthenogenese der Zoologen entspricht botanischerseits diejenige Entwicklungsart, die Winkler als somatische Parthenogenese, Strasburger als ovogame Apogamie bezeichnet hat. Charakteristisch für die „somatische Parthenogenese“ ist, wie schon der

Name sagt, die Entwicklung eines Embryos aus einer unbefruchteten Eizelle, die den diploiden oder somatischen Chromosomenbestand aufweist. — Da nun normalerweise das Ei, als eine Zelle des Gametophyten, die haploide Chromosomenzahl besitzt, so müssen der somatischen Parthenogenese Vorgänge vorangehen, durch die entweder die Eizelle allein, oder alle Zellen des Gametophyten die diploide Chromosomenzahl erhalten. Ersteres wird erreicht durch Kombination mit Aposporie; eine somatische, diploide Zelle des Nucellus oder des Integuments tritt an die Stelle der degenerierenden Makrospore, wie es z. B. bei einigen *Hieracium*-Arten nach Rosenberg (1907) der Fall ist. — Der zweite Modus ist durch viele Untersuchungen der letzten Jahre aufgeklärt worden. Somatische Parthenogenese wird möglich, wenn die Reduktion bei der Makrosporen- resp. Embryosackbildung unterbleibt. Die zwei Teilungsschritte, die von der Makrosporenmutterzelle (eigentlich Makrosporengroßmutterzelle) zur Bildung der vier Makrosporen (Tetradenbildung) führt, lassen sich ohne weiteres mit den Reifungsteilungen des tierischen Eiers vergleichen: die Makrosporen- oder Embryosackmutterzelle ist der Oozyte des tierischen Organismus gleichzusetzen.

Es ist nun interessant festzustellen, daß auch bei den ovoapogamen Angiospermen trotz Ausschaltung des Reduktionsvorganges 2 Kernteilungsschritte von der Embryosackmutterzelle zu den Embryosäcken führen können, ebenso wie die Bildung von 2 Richtungskörpern im tierischen Ei bisweilen beibehalten wird (*Rhodites rosae*). Das ist der Fall bei der ovogamen Apogamie von *Marsilia Drummondii* nach Strasburger (1907). Ferner bei der Ranunculacee *Thalictrum purpurascens* (Overton 1904), bei den Eualchemillen (Murbeck 1901 und Strasburger 1905) und bei der Saururacee *Houttuynia cordata* (Shibata 1908), bei der wenigstens die untere der beiden Embryosacktochterzellen noch eine zweite vollständige Teilung durchmacht. — Bei allen diesen Pflanzen sind 2 typische Karyokinesen an die Stelle der Reduktionsteilungen getreten.

Häufiger finden wir, daß eine der beiden Tetradenteilungen ganz unterdrückt wird, ebenso wie das diploid-parthenogenetische Ei am häufigsten nur einen Richtungskörper bildet (Aphidentypus). Als Beispiele führe ich an: *Taraxacum officinale* (Juel 1905), *Wikstroemia indica* (Strasburger 1910) und manche Hieracien (Rosenberg 1907, Ostenfeld 1908).

Schließlich unterbleibt bisweilen jede Teilung der Embryosackmutterzelle, aus der sich direkt die apogame Embryosackanlage entwickelt, welche selbstverständlich diploid ist. Dieses Verhalten wurde von Juel für *Antennaria alpina* (1900) und für die Mehrzahl der Samenanlagen von *Burmannia coelestis* von Ernst (1909—12) nachgewiesen.

Wir finden also auch bei den Pflanzen einen Typus der Makrosporenbildung, der dem Eireifungsmodus von *Neuroterus lenticularis* entspricht. In beiden Fällen hat die Ausscheidung des Reduktionsvorganges auch zum vollständigen Wegfall der damit verbundenen Kernteilungsvorgänge geführt.

Die Beispiele haploider oder generativer Parthenogenese beschränken sich auf die niederen Pflanzen, auf Algen aus der Familie der Conjugaten. — Wir finden hier bisweilen natürliche fakultative Parthenogenese bei *Spirogyra* (Klebs 1896, Zukal 1897, Rosenvinge 1883) und innerhalb der Gattung *Zygnema*. Am genauesten untersucht sind die Verhältnisse bei *Spirogyra*, deren vegetative Zellen und Gameten haploid, und nur die Zygoten, die aus der Kopulation zweier Gameten entstehen, diploid sind. Nun kann man nach Klebs und Faber, je nach den Kulturbedingungen, die *Spirogyra*-Fäden zur Zygo- oder Parthenosporenbildung anregen. Trotzdem es sich hierbei größtenteils um Laboratoriumsbeobachtungen handelt, hervorgerufen durch besondere Zuchtmedien und Beleuchtungen, rechne ich diese Fälle zur natürlichen Parthenogenese, da erstens die Versuchsbedingungen, abgestandenes Wasser, helle Beleuchtung, sehr wohl auch in der Natur eintreten können und ferner auch verschiedene *Spirogyra*-Arten mit Zygosporien sowohl als Parthenosporen in demselben Faden gefunden wurden. Es ist keine Frage, daß wir hier einen Fall von fakultativer, haploider oder generativer Parthenogenese vor uns haben, da sich ja Gameten mit haploider Chromosomenzahl unter Ausfall der Kopulation entwickeln. Nach W. und G. West (1898) werden auch bei *Zygnema* Parthenosporen gefunden.

Während nun die durch Amphimixis entstandenen diploiden Zygosporien bei ihrer Keimung durch 2 Reduktionsteilungen ihre Chromosomenzahl auf die Hälfte vermindern, so daß wieder ein haploider *Spirogyra*-Faden entsteht, keimen die Parthenosporen unter Fortfall der Reduktionsteilungen. Mithin besitzt der aus einer Parthenospore entstehende, Gameten produzierende, Thallus ebenfalls die für ihn normale haploide und nicht etwa eine geringere Chromosomenzahl.

Bei höher organisierten Pflanzen ist kein einziger Fall generativer Parthenogenese bekannt, selbst bei *Chara crinita*, die längere Zeit als Schulbeispiel für haploide Parthenogenese eines höher entwickelten pflanzlichen Organismus galt, ist jetzt durch die Untersuchungen von Ernst obligatorische somatische Parthenogenese oder richtiger Apogamie nachgewiesen worden. Der die Parthenosporen erzeugende Thallophyt ist samt seinen Eizellen diploid im Gegensatz zu den befruchtungsbedürftigen haploiden Eizellen auf normal haploiden Thallophyten der bisexualen Rasse. Bei der Keimung der Parthenosporen unterbleibt die Reduktion, die bei der Keimung der Zygosporien stattfindet.

Um Wiederholungen zu vermeiden möchte ich hier gleich die Folgerungen, die sich aus den dargelegten Beobachtungen bei Pflanzen ergeben, erörtern. — Wie wir gesehen haben, führt die Parthenogenese oder ovogame Aposporie in keinem einzigen Fall zur Entwicklung mit haploiden Kernen in einer für gewöhnlich diploiden Generation, noch wird je ein haploider Thallus mit einer geringeren als für die Art normalen Zahl gebildet. Dasselbe gilt für vegetative und apogame Vermehrung, so daß wir mit Strasburger ganz allgemein sagen können, „ein phanerogamer Sporophyt mit haploider Chromosomenzahl ist bisher nicht

bekannt“. — Dagegen existieren zwei Angaben, die für Pteridophyten generative Apogamie beweisen wollen. Der Farn *Lastrea pseudomas* var. *cristata apospora* vermehrt sich nach Farmer und Digby (1907) nur apogam. Im ganzen Lebenszyklus des Farns ist die Chromosomenzahl sowohl in den Kernen des Gametophyten als des Sporophyten gleich 60. Es muß also entweder der Gametophyt diploid oder der Sporophyt haploid sein. Farmer und Digby entschieden sich für die letztere Annahme, die ihnen, sowie auch Winkler, fast zur Gewißheit wird durch die Bestimmung der Chromosomenzahlen bei verwandten Arten. Bei der typischen *Lastrea pseudomas* beträgt die reduzierte Chromosomenzahl 72, bei anderen *Lastrea*-Arten die Chromosomenzahl im Sporophyten mindestens mehr als 100. Demgegenüber weisen andere Autoren darauf hin, daß bei den Chromosomenzählungen gerade bei den *Lastrea*-Formen Irrtümer untergelaufen sein können, so daß nach Ernst (1918, S. 217) „die Möglichkeit diploider, an Stelle der postulierten haploiden Apogamie nicht völlig von der Hand zu weisen ist“.

Liefert *Lastrea pseudomas* den Verfechtern der generativen Apogamie nur einen Wahrscheinlichkeitsbeweis, so wurde bis vor kurzem diese Entwicklungsart bei *Nephrodium molle* ziemlich allgemein als richtig anerkannt, sogar 1909 und 1910 von Strasburger. — Nach Yamanouchi (1907 und 1908) entstehen bei *Nephrodium* nebeneinander auf sexuellem und (unter besonderen Kulturbedingungen) apogamen Wege Sporophyten. Im ersten Fall findet man 128 Chromosomen, im zweiten, also in dem apogamen Sporophyten, 64 Chromosomen wie in den Prothallien. Nach Winkler kann es hier „nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, daß generative Apogamie vorliegt“ und man müßte sich seinem Urteil anschließen, wenn nicht neuerdings die Angaben Yamanouchi's bestritten würden (Mottier 1915). Ferner will ich auf eine Deutung von Gates (1909, S. 546) aufmerksam machen. Er hält es nach der Höhe der Chromosomenzahl für wahrscheinlich, daß *Nephrodium molle* ähnlich wie *Oenothera gigas* einer vorangegangenen Verdoppelung der Chromosomen seinen Ursprung verdankt, also tetraploid sei. Die Zahl 128 entspräche nämlich der $4x$ -Zahl von anderen Polypodiaceen. Die Annahme von Gates würde erklären, warum ein Sporophyt sich mit 64 Chromosomen entwickeln kann, denn das wäre ja nur die Rückkehr zu der ursprünglichen $2x$ -Zahl.

III. Natürliche Parthenogenese bei den Tieren mit durchgeführter Reduktion.

Die Fälle auf zoologischem Gebiet, bei denen vor Beginn der parthenogenetischen Entwicklung die Reduktionsteilungen vollzogen werden, hat R. Hertwig als den sogenannten „Hymenopteren“-Typus zusammengefaßt, weil sie sich in bezug auf die Chromosomenreduktion ebenso verhalten wie das viel untersuchte Bienenei. — Ich beginne daher auch mit einer Schilderung der Reifung des Arbeiterinnen- und des Drohnen-

eies, und folge hierbei den Angaben Nachtsheim's, die ja im wesentlichen mit denjenigen von Petrunkevitch übereinstimmen.

Die Bienenkönigin legt 2 Sorten von Eiern, die einen enthalten Spermatozoen, die im Augenblick der Eiablage über das Ei entleert werden, und entwickeln sich zu weiblichen Bienen. Die andern bleiben unbefruchtet und liefern Drohnen. Der Reifungsprozeß verläuft bei beiden Eisorten ganz gleich, ist also unabhängig von der Anwesenheit oder dem Fehlen der Spermatozoen. — Zur Zeit der Ablage finden wir bereits die erste Richtungsspindel, deren beide Tochterplatten ziemlich deutlich je 8 Doppelchromosome erkennen lassen. Im weiteren Verlauf der Reifung bildet sich die innere Chromosomengruppe zur Äquatorialplatte des zweiten Richtungskörpers um, und zur gleichen Zeit macht der Kern des ersten Richtungskörpers eine zweite Teilung durch. Da sich der Richtungskörper nicht vom Ei abgeschnürt hat, sieht man zu dieser Zeit 4 Chromosomengruppen an der Peripherie des Eies liegen, von denen jede 8 bivalente Einzelchromosome enthalten soll. Im befruchteten Ei folgt dann die Vereinigung des reifen weiblichen Kernes mit dem zum männlichen Pronukleus inzwischen umgewandelten Spermakern; im Drohnenei „wandert der weibliche Kern quer durch das ganze Ei bis zum Rande der konkaven Seite des Eies. Erst hier — man möchte sagen: nach dieser vergeblichen Suche nach einem männlichen Vorkern — bildet er sich zur ersten Furchungsspindel um“ (Nachtsheim).

Diesem Eireifungsmodus scheinen andere Hymenopteren zu folgen, aus deren befruchteten Eiern sich Weibchen, und aus deren parthenogenetischen Eiern sich Männchen entwickeln. Zytologisch untersucht wurden nur wenige Objekte, so die parasitische *Litomastix trucatellus* von Silvestri (1906) und *Formica sanguinea* von Schleip (1908). — Schleip findet die haploide Zahl von 24 Chromosomen im zweiten Richtungskörper ebenso wie in dem Kern der Ovozyte zweiter Ordnung. Hierzu muß freilich bemerkt werden, daß nicht vollkommen einwandfrei nachgewiesen wurde, daß die diploide Chromosomenzahl in befruchteten Eiern und in weiblichen Somazellen gleich 48 ist.

Ebenso bedürfen die Angaben von Doncaster (1906, 1910 und 1911) über den Verlauf der Eireifung bei Tenthrediniden (*Nematus ribesii*, *Poecilosoma luteolum*) und Cynipiden (*Neuroterus lenticularis*) nochmals der Prüfung, um so mehr, als der Autor bei der Deutung seiner Befunde selbst wiederholt die Ansicht wechselte.

Der Geschlechtszyklus von *Neuroterus* verläuft wie folgt: Im Mai erscheint die Frühlingsgeneration, die nur aus Weibchen besteht. Ein Teil der Weibchen legt ausschließlich solche Eier, die keine Reduktionsteilungen durchmachen und sich parthenogenetisch wieder zu Weibchen entwickeln. Die Reifung dieser Eier wurde bereits auf Seite 161 besprochen. Der zweite Teil der Weibchen legt Eier, die eine Reduktionsteilung durchmachen, durch die die Chromosomenzahl von 20 auf 10 herabgesetzt wird, und aus denen sich, ohne daß eine Befruchtung

erfolgt, ausschließlich Männchen entwickeln. Die Männchen und Weibchen bilden die im Juni erscheinende Sommergeneration. Die Sommerweibchen legen befruchtungsbedürftige Eier, die 2 Reifungsteilungen mit Chromosomenreduktion durchmachen, besamt werden, und aus denen dann wieder die Weibchen der Frühlingsgeneration aber keine Männchen hervorgehen.

Der Zyklus von *Nematus ribesii* scheint ähnlich zu sein, doch sind die Angaben in den verschiedenen Arbeiten von Doncaster zu widerspruchsvoll, als daß sie zu einer definitiven Darstellung eine geeignete Grundlage abgeben könnten. — Man findet anscheinend 2 Typen der Reifung. Ein Teil der Eier macht 2 Äquationsteilungen durch mit je 8 Chromosomen, die andern reduzieren die Chromosomenzahl auf 4. Wahrscheinlich können nur die so reduzierten Eier befruchtet werden. Wenn es nicht geschieht, können sie sich zum mindesten bis zum Blastodermstadium, vielleicht auch weiter (zu Männchen?) entwickeln. — Zusammenfassend wäre zu sagen, daß bei den Hymenopteren aus befruchteten Eiern stets ausschließlich Weibchen entstehen, und daß sich auch unbefruchtete Eier entwickeln können, trotzdem sie bei den Reifeteilungen eine Chromosomenreduktion erfahren haben. In diesem Fall entstehen stets Männchen, und zwar sind bei den Vespiden und Apiden die Eier fakultativ-parthenogenetisch, bei den Tenthrediniden und Cynipiden hingegen sind die Männcheneier ebenso wie die Weibcheneier obligatorisch-parthenogenetisch.

Ähnlich wie bei den Hymenopteren liegen die Verhältnisse bei den Rotatorien. — Aus befruchteten Dauereiern entstehen ausschließlich Weibchen. In ihrer parthenogenetischen Nachkommenschaft treten je nach der Beschaffenheit des Zuchtmediums (Shull 1910—1911) bald früher, bald später „sexupare“ Weibchen auf. Die Eier der sexuparen Weibchen verhalten sich genau so wie diejenigen der Bienenkönigin. Sie können befruchtet werden und wandeln sich dann zu dickschaligen Dauereiern um, die, wie oben schon gesagt, ausschließlich zu Weibchen werden. Es kann aber auch die Befruchtung unterbleiben, und dann entstehen ausschließlich Männchen. — Shull konnte durch einen Versuch beweisen, daß die Männcheneier wirklich fakultativ-parthenogenetisch sind. Er brachte ein sexupares Weibchen mit einem alten Männchen zusammen. Dieses besaß nicht mehr genug Spermatozoen um sämtliche Eier des Weibchens zu befruchten. Das Weibchen brachte darauf nebeneinander dünnschalige Männchen- und dickschalige Dauereier hervor. — Die zytologischen Verhältnisse wurden von Whitney untersucht. Weibliche, obligatorisch-parthenogenetische Eier, die bereits S. 162 besprochen wurden, enthalten 20—30 Chromosomen. Es entsteht nur ein Richtungskörper, eine Reduktion findet nicht statt. Die fakultativ-parthenogenetischen Männcheneier hingegen bilden ebenso wie die Dauereier 2 Richtungskörper, und Whitney konnte nur 10—14 im Ei verbleibende Chromosomen zählen.

C. Wird die haploide Chromosomenzahl während der weiteren Entwicklung parthenogenetischer Hymenoptereneier beibehalten?

Bei allen von mir bisher besprochenen Untersuchungen gewinnt man den Eindruck, daß noch vieles der Aufklärung bedarf. Indessen scheinen doch zwei wesentliche Punkte gesichert zu sein: erstens, daß bei einigen Hymenopteren und Rotatorien die Dzierzon'sche Theorie zu Recht besteht, also unbefruchtete Eier sich parthenogenetisch zu Männchen, befruchtete sich zu Weibchen entwickeln; zweitens, daß die unbefruchteten Eier genau denselben Reifungsmodus durchmachen wie die befruchteten, indem sie die Chromosomenreduktion durchführen.

Durch beide Feststellungen ist aber noch nichts darüber ausgesagt, ob die Eier bei der weiteren Entwicklung die reduzierte Chromosomenzahl beibehalten. Liegt es doch nicht aus dem Bereich der Möglichkeit, daß, wie bei der künstlichen Parthenogenese, eine regenerative Verdoppelung der Chromosomen stattfindet. — Die Bedenken, die sich gegen eine Entwicklung mit halber Chromosomenzahl erhoben haben, sind größtenteils bereits im vorigen Abschnitt dargestellt worden, so daß ich hier nur noch auf zwei Punkte einzugehen brauche.

Nach den Untersuchungen von Gates, Artom, G. und O. Hertwig, Winkler scheint ein Zusammenhang zwischen Chromosomenzahl und der Größe der Kerne, Zellen, Organe und des ganzen Organismus zu bestehen. Tetraploide Pflanzen und Tiere zeichnen sich durch Riesenzwuchs, haploide Individuen durch reduzierte Körpergröße aus. Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, geben die fraglichen Männchen keinen Anhaltspunkt zum Beweis ihrer haploiden Beschaffenheit. Zuweilen sind sie allerdings kleiner und schwächer als die entsprechenden Weibchen, wie z. B. die Männchen von *Osmia cornuta* und des Rotators *Hydatina senta*. Doch läßt sich in allen diesen Fällen das geringere Wachstum durch äußere Einflüsse erklären, wie durch die schlechtere Ernährung der Larven (*Osmia*) oder durch die geringere Größe der Männcheneier (*Hydatina*). — Häufig ist das Verhältnis auch gerade umgekehrt. Die Männchen zeichnen sich, wie z. B. die Drohnen, durch besondere Größe fast aller Organe aus.

Zweitens taucht immer wieder die Behauptung auf, daß befruchtete Eier gelegentlich auch Drohnen liefern können, und daß aus unbefruchteten Arbeiterinneneiern neben Männchen auch Weibchen entstehen. Ich kann hier nicht auf die verwickelte Streitfrage, die als Kampfmittel für und gegen die Dzierzon'sche Theorie benutzt wird, näher eingehen, und möchte nur hervorheben, daß selbst Anhänger derselben, wie z. B. R. Hertwig, die Entstehung von Weibchen nebst Männchen aus unbefruchteten Arbeiterinneneiern der Ameisen für sehr wahrscheinlich halten (1912, S. 37) und daß selbst Nachtsheim (1917, S. 287) die „Möglichkeit der Entstehung von Männchen aus befruchteten Eiern von *Apis mellifica*“ zugibt. Es müßte demnach, wenn man nicht zu gewagten Hypothesen greifen will, sowohl haploide als wie diploide Männchen und Weibchen geben, und es erscheint mir unwahrscheinlich, daß sich

die zwei Arten äußerlich gar nicht voneinander unterscheiden lassen sollten.

Von besonderem Wert für die Entscheidung der Frage nach der Chromosomenzahl sind drei Wege der Untersuchung:

1. Chromosomenzählungen möglichst auf jungen und älteren Stadien,
2. Kernmessungen,
3. Untersuchungen der Spermatogenese.

Alle drei Wege sind bereits beschrritten worden, jedoch ohne daß wir ans Ziel gelangt sind, da noch viele Unklarheiten und Widersprüche bestehen geblieben sind.

So sind nach den Chromosomenzählungen bei Bienen durch Petrunkewitsch, Nachtsheim, Meves, im reifen Ei 8 bivalente Chromosomen enthalten, zu denen bei der Befruchtung 16 univalente Chromosomen des Spermakerns kommen. In der ersten Furchungsspindel sind 32 Chromosomen zu zählen, es müssen also die 8 bivalenten in Einzelchromosome zerfallen sein. In der Keimbahn soll nun die Zahl 32 bis zur Eireife beibehalten werden, im Soma jedoch sind 64 Chromosomen gezählt worden. — Bei den Drohnen besitzt das Ei 8 Doppelchromosome, die in der ersten Furchungsspindel in 16 zerfallen, also gleich der haploiden Zahl von 32 im Arbeiterinnenei. Nach Nachtsheim findet man Blastodermispindeln mit ebenfalls 16 Chromosomen, woraus er schließt, daß die haploide Zahl beibehalten wird. Demgegenüber zählte Petrunkewitsch in Blastodermispindeln von unbefruchteten Eiern 64 Chromosomen und die gleiche Zahl 64 wurde auch von Meves in den Follikelzellen des Hodens gefunden. Mag man nun auch die Angaben von Petrunkewitsch und Meves mit Nachtsheim als Ausnahmen, die gewissen Rassen eigentümlich sind, betrachten, so steht doch immerhin fest, daß im Soma sowohl von Weibchen als wie von Männchen die gleiche Chromosomenzahl gefunden wurde und es bleibt, wenn man die einen haploid, die andern diploid nennen will, nur der Ausweg, die 64 Arbeiterinnenchromosomen als bivalent zu bezeichnen.

Liegen nun bei *Apis* dank der Bemühungen mehrerer Autoren wenigstens eine größere Anzahl von Angaben über die so schwer festzustellenden Chromosomenzahlen vor, so fehlen eingehende Untersuchungen fast vollständig bei andern Objekten. Bei *Formica rufa* hat Schleip zwar die Chromosomen der parthenogenetischen Eier wiederholt gezählt und 24 im Furchungskern und später in Blastodermzellen gefunden, daneben, allerdings selten, auch abweichende Zahlen, ein vielfaches von 24. Weniger glücklich ist er bei der Bestimmung der Chromosomenzahlen im befruchteten Ei gewesen. Genaue Zählungen fehlen vollständig. Er führt einige indirekte Beweise für die Zahl 24 im weiblichen Pronukleus an und hat nur eine einzige Furchungsspindel mit weit über 30 Chromosomen gezählt, wobei aber zu bemerken ist, daß die Chromosome bereits im Auseinanderrücken sein könnten.

Ebenso wenig befriedigend sind die Angaben von Doncaster über *Neuroterus*. Er hält 20 für die diploide, 10 für die haploide Zahl. In

seiner 1911 erschienenen Abhandlung stellt er den Chromosomenzyklus wie folgt dar: Die Oozyte enthält 20 Chromosome, das Reifei 10. Zu diesen kommen bei der Befruchtung 10 Chromosomen des Spermakerns. Die diploide Zahl 20 findet sich im weiblichen Soma sowohl der Frühlings- als wie der Sommergeneration. Demgegenüber sollen die Männchen im Soma nur 10 Chromosomen besitzen. Diese Zahl wurde wenigstens in dem sich entwickelnden Nervensystem des Männchens gefunden. Aber: außer den haploiden Mitosen wurden gelegentlich diploide gefunden, und in der Abhandlung vom Jahre 1910 heißt es: Somatische Mitosen junger Puppen besitzen etwa 20 Chromosomen sowohl bei den parthenogenetischen Frühlingsweibchen als wie bei den Männchen und Weibchen der Sommergeneration.

Die von mir gegebene Übersicht über die mühsame und darum durchaus noch nicht bei allen Objekten durchgeführten Feststellungen des Chromosomenzyklus zeigt deutlich genug, daß auf diesem Wege bisher kein definitiver Beweis für die haploide Natur der Männchen geführt worden ist. Die Kleinheit der Chromosome und ihre so häufig auftretenden Koppelungen erschweren den Überblick ungemein.

Keineswegs besser fielen bisher Kernmessungen aus, die freilich nur bei *Apis mellifica* von Nachtsheim und Maria Oehninger ausgeführt wurden. Bekanntlich stehen nach Boveri, Gates, Gerassimow, Hertwig u. a. m. die Kerngrößen in einem konstanten Verhältnis zur Chromosomenzahl, und zwar soll nach Boveri die Kernoberfläche, nach Hertwig der Kerninhalt der Chromosomenzahl direkt proportional sein.

Nachtsheim vergleicht die Furchungskerne auf frühen Stadien. Er meint, „daß zwar ein Unterschied in der Größe der Kerne der Furchungszellen bei Drohnen und Arbeiterinnen besteht, daß aber keinesfalls von einem gesetzmäßigen Größenunterschied die Rede sein kann“. Außerdem gibt er zu, daß die jungen, sich stark vermehrenden Kerne außerordentlich ungünstig für Messungen seien, was ja ohne weiteres verständlich ist.

M. Oehninger benutzte für ihre vergleichenden Kernmessungen Puppen, deren Augen sich bereits färbten. Verglichen wurden die Kerne der verschiedensten Organe, wie z. B. der Tracheen, der Hypodermis, der Muskel. Das wesentliche Ergebnis „läßt sich dahin zusammenfassen, daß im allgemeinen die Kerngrößen der homologen Organe bei Drohnen und Arbeiterinnen gleich sind“.

Wenn nun natürlich auch zugegeben werden muß, daß die Boveri'schen Regeln nicht ohne weiteres bei Hymenopteren Geltung zu haben brauchen, so geben doch zum mindesten die Resultate keinen Anhalt für die Annahme von haploiden somatischen Kernen bei den Drohnen. Der negative Ausfall der Kernmessungen ist immerhin auffallend, wenn wir bedenken, wie genau die Kernproportionen bei anderen Objekten stimmen, vorausgesetzt, daß gewisse Kautelen (gleiches Alter, gleiche Temperatur) eingehalten werden.

Die größte Stütze hat die Theorie der haploiden Beschaffenheit der Drohnen und anderer männlicher Hymenopteren durch Untersuchungen der Spermiogenese erhalten. Man geht dabei von folgender Überlegung aus: Wenn in der Keimbahn der Drohnen nur die haploide Chromosomenzahl vorhanden ist, so darf während der Spermiogenese keine Reduktion erfolgen, da sonst eine stetige weitere Herabsetzung bei den folgenden Generationen von Weibchen und Männchen stattfinden würde.

Nach Meves beweisen seine Untersuchungen des Drohnenhodens, daß die Reduktion tatsächlich ausbleibt. Fraglos weicht die Spermiogenese bei *Apis mellifica* und anderen Hymenopteren erheblich vom üblichen Schema ab. Es fehlen bereits während der Wachstumsperiode die übliche Synapsis, die Längsspaltung und die Konjugation der Chromosome. Die beiden Reifeteilungen verlaufen derart, daß bei der ersten Teilung eine leere Plasmaknospe, bei der zweiten ein nackter Kern oder bei *Vespa* und *Camponotus* zwei gleichwertige Tochterzellen gebildet werden. In den Spermatozyten zählt Meves teils 16, teils 8 Chromosomen und hält letztere für gekoppelte Chromosomen eines Sortiments. Die erste Spermatozytenteilung, die nur zu einer Plasmaabschnürung führt, sei die unterdrückte Reduktionsteilung, die zweite eine Äquationsteilung.

So bestechend nun auch Meves' Versuch ist, die abweichenden Verhältnisse bei der Samenreifung von Drohnen in Zusammenhang mit der Theorie von der haploiden Beschaffenheit der Keimbahnzellen zu bringen, so ist sie dennoch nicht als vollkommen beweisend zu betrachten. Denn erstens sind gegen die Interpretation der Meves'schen Chromosomenbefunde von Armbruster Bedenken geäußert worden, und zweitens haben Untersuchungen an demselben und anderen Objekten z. T. äußerst unklare, z. T. abweichende Resultate ergeben. So gibt Doncaster 1906 für *Apis mell.* an, daß die zweite Spermatozytenteilung eine Reduktion der Chromosomen von 16 auf 8 herbeiführe. 1907 deutet er allerdings seine Figuren im Sinne von Meves um. Weder bei *Vespa maculata* (Mark und Copeland 1907) noch bei *Vespa crabro* (Meves und Duesberg) konnten die Chromosomenverhältnisse geklärt werden. — Lams kann für *Camponotus herculeanus* weder die Chromosomenzahl bestimmen noch angeben, ob die zweite Spermatozytenteilung eine Äquationsteilung ist. — Granata schließt sich zwar für *Xylocopa violacea* der Meves'schen Deutung an, bleibt uns aber den Beweis schuldig, denn er konnte wegen Materialmangel, wie er selbst angibt, die fraglichen Kernteilungen nicht näher untersuchen. — Die Schlüsse, die Doncaster aus seinen Untersuchungen bei *Nematus ribesii* zieht, sind wenig überzeugend, zumal der Autor selbst seine Interpretationen verschiedentlich abgeändert hat und hier anscheinend ein für die Chromosomenforschung besonders ungünstiges Objekt vorliegt.

Im Gegensatz zu den eben erwähnten Arbeiten, die, wenn auch mit geringer Beweiskraft, sich der Meves'schen Interpretation anschließen, kommt Armbruster für *Osmia cornuta* zu anderen Resultaten. Er findet während der Samenreifung ebenfalls nur eine Kernteilung, aber

eine solche, „welche die Herabsetzung der Chromosomenzahl von 16 auf 8 herbeiführt, also offenbar eine Reduktionsteilung ist“.

Eindeutiger als wie die Zahlenangaben über die Chromosomen während der Reifungsteilungen, ist das Verhalten des Chromatins während der Wachstumsperiode der Spermatozyten beschrieben. Es ist nicht daran zu zweifeln, daß *Synapsis* Bukettstadium, typische Tetradenbildung fehlen, kurz alle Stadien, die wir mit dem Mechanismus der Konjugation in Zusammenhang bringen. Es liegt nun freilich der Schluß nahe, das Ausbleiben der Konjugation durch das Fehlen des Partners infolge der haploiden Chromosomenzahl zu erklären; es darf jedoch nicht übersehen werden, daß es noch andere Erklärungsmöglichkeiten für das abweichende Verhalten der Chromosomen im Drohnenhoden gibt. Wenn die Drohnen diploid sind, so müßte die diploide Zahl durch regenerative Verdoppelung bei parthenogenetischer Entwicklung entstanden sein. Es wären somit nur mütterliche, und zweitens idioplasmatisch vollkommen identische Chromosomen vorhanden. Daß diese nicht miteinander konjugieren, ist wohl verständlich, wenn wir das Wesentliche bei der Chromosomenkonjugation mit *Montgomery* in der Vereinigung je eines männlichen und eines weiblichen Chromosoms oder nach neueren Forschungen in dem Faktorenaustausch zwischen zwei idioplasmatisch verschiedenen Chromosomen sehen. Ich erinnere hier nur kurz an den gestörten Verlauf der Reduktionsvorgänge bei tetraploiden Pflanzen, z. B. bei *Oenothera Lam. gigas* nach den Untersuchungen von *Gates* (1911) und *Davis* (1911).

Es wäre interessant, wenn man durch künstliche Parthenogenese solche Tiere, etwa Amphibien, bei denen man die regenerative Verdoppelung beobachtet hat, bis zur Geschlechtsreife ziehen könnte um deren Spermio- und Oogenese auf die Konjugations- und Reduktionsfragen hin zu prüfen.

Literaturverzeichnis.

- Armbruster*, 1913. Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden (*Osmia cornuta*). Arch. f. Zellforsch. Bd. 11.
- Armbruster*, *Nachtsheim* und *Roemer*, 1917. Die Hymenopteren als Studienobjekt azygoter Vererbungserscheinungen. Zeitschr. für ind. Abst.- und Vererbungslehre. Bd. XVII, H. 4.
- Artom*, C. L., 1912. Le basi citologiche di una nuova sistemica del genere *Artemia*. Arch. f. Zellforsch. Bd. IX.
- Bataillon*, E., 1909. L'imprégnation hétérogène sans Amphimixie nucleaire chez les Amphibiens et les Echinodermes. Arch. f. Entw.-Mechan. Bd. 28.
- Derselbe 1910. Le problème de la fécondation circonscrite par l'imprégnation sans amphimixie et la parthénogénèse traumatique. Arch. de Zool. exp. Tom. 6, Nr. 2.
- Derselbe 1910. L'embryogénèse complète provoquée chez les Amphibiens par piquûre de l'oeuf vierge, larves parthénogénétiques de *Rana fusca*. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. T. 150.
- Boveri*, Th. 1890. Zellstudien. Jen. Zeitschrift 1890.
- Derselbe 1900. Zellstudien. Heft IV.
- Derselbe 1905. Zellstudien. Heft V.

- Boveri, Th. 1907. Zellstudien. Heft VI.
- Derselbe 1914. Über die Charaktere von Echiniden-Bastardlarven bei verschiedenem Mengenverhältnis mütterlicher und väterlicher Substanzen. Verh. d. Phys. med. Ges. z. Würzburg. N. F. Bd. 43.
- Brachet, A., 1911. La parthénogénèse expérimentale dans l'oeuf de *Rana fusca*. Arch. de biol. Tome 26.
- Buchner, 1911. Die Reifung des Seesterneis bei experimenteller Parthenogenese. Arch. f. Zellforsch. Bd. VI.
- Cary, L. R., 1909. The life history of *Diplodiscus temporatus* Stafford. With especial reference to the development of the parthenogenetic egg. (Trematoden). Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 28.
- Chambers, R., 1913. The spermatogenesis of a Daphnid, *Simocephalus vetulus*. A preliminary paper. Biol. Bull. Vol. 25.
- Davis, B. M., 1911. Cytological Studies on *Oenothera*. Ann. of Bot. Bd. 25, S. 941—974.
- Delage, Y., 1901. Études expérimentales sur la maturation cytoplasmique chez les Echinodermes. Arch. de Zool. exp. Tom. 9.
- Derselbe 1902. Nouvelles recherches sur la parthénogénèse expérimentale chez les Asterias 3. Ser. T. 10.
- Derselbe 1902. L'acide carbonique comme agent de choix de la parthénogénèse chez les Asteries. C. R. Ac. Sc. CXXXV.
- Derselbe 1904. Arch. Zool. exp. 4^e. Ser. T. II.
- Derselbe 1907. C. R. Ac. Sc. CXLV.
- Derselbe 1908. Les vraies facteurs de la parthénogénèse expérimentale. Elevage des larves parth. jusqu'à la forme parfaite. Arch. zool. expér. 4. Ser. Tom 7.
- Derselbe 1909. Le sexe chez les Oursins issus de parthénogénèse expérimentale. C. R. Ac. Sc. T. 148.
- Derselbe 1912. La parthénogénèse expérimentale. Verh. Inter. VIII. Zool. Kongreß Graz. Jena 1912. (Enthält vollständige Literaturliste mit kurzer Inhaltsangabe!)
- Doncaster, 1906. On the maturation of the unfertilised egg and the fate of the polar bodies in the Tenthredinidae. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 49.
- Derselbe 1906. Spermatogenesis of the Hive Bee (*Apis mellifica*) Anat. Anz. Bd. 29.
- Derselbe 1907. Gametogenesis and fertilisation in *Nematus ribesii*. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 51.
- Derselbe 1907. Spermatogenesis of the Honey Bee. Anat. Anz. Bd. 31.
- Derselbe 1909. Gametogenesis of the Sawfly *Nematus ribesii*. Nature Vol. 82.
- Derselbe 1910—1911. Gametogenesis of the Gallfly, *Neuroterus lenticularis* Proc. Roy. Soc. Vol. 82 u. 83.
- Derselbe 1914. The determination of sex in the Gallfly, *Neuroterus lenticularis*. Nature Vol. 94.
- Erlanger, R. v. u. Lauterborn, 1897. Über die ersten Entwicklungsvorgänge im parthenogenetischen und befruchteten Rädertierei. Zool. Anz. Bd. 20.
- Ernst, A., 1909. Apogamie bei *Burmannia coelestis*. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. 27.
- Derselbe 1916. Experimentelle Erzeugung erblicher Parthenogenesis. Zeitschrift f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. 17.
- Derselbe 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena. Verlag Fischer.
- Faber, F. C. v., 1912. *Spirogyra tjibodensis* n. sp. Eine schnell „zerspringende Form“ mit Parthenosporen-ähnlichen und normalen Zygoten. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. 2. Sér. Bd. 11.

- Farmer, J. B. und Digby, L., 1907. Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. Ann. of Botany. Vol. 21.
- Fries, W., 1910. Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von *Branchipus* Grubei und der parthenogenetischen Generationen von *Artemia salina*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 4.
- Gates, R., 1909. The stature and chromosomes of *Oenothera gigas* de Vries. Arch. f. Zellforsch. Bd. 3.
- Derselbe 1911. Pollenformation in *Oenothera gigas*. Ann. of Botany. Bd. 25.
- Derselbe 1913. Tetraploid mutants and chromosome mechanismus. Biol. Zentralbl. Bd. 33.
- Gerassimow, J. J., 1902. Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 1, 1902.
- Granata, L., 1909. Le divisioni degli spermatoцитi di *Xylocopa violacea* L. Biologica (Torino) Vol. 2.
- Derselbe 1913. Ancora sulle divisioni degli spermatoцитi di *Xylocopa violacea* L. Monit. Zool. Ital. Anno 24.
- Greely, A. W. 1903. On the effect of variations in the temperature upon the process of artificial parthenogenesis. Biol. Bull. Vol. 4.
- Hartmann, Max, 1909. Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. f. Protistenkunde Bd. 14.
- Derselbe 1918. Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungerscheinungen bei haploiden Organismen (*Chlamydomonas*, *Phycomyces*, Honigbiene). Zeitschr. f. ind. Abstammungs- und Vererbungslehre. Bd. 20, H. 1.
- Henking, H., 1892. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Spezielles und Allgemeines. Zeitschr. f. wiss. Zool Bd. 54.
- Hertwig, G., 1911. Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalem Samen Arch. f. mikr. Anat. Bd. 77. Abt. II.
- Derselbe 1913. Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden radiumbestrahlten Samen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 81. Abt. II.
- Derselbe 1918 Kreuzungsversuche an Amphibien I. Wahre und falsche Bastarde. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 19. Abt. II.
- Hertwig, O. Allgemeine Biologie. 5. Aufl. Jena 1920.
- Derselbe 1890. Experimentelle Studien am tierischen Ei. Jenaische Zeitschr. Bd. 17.
- Derselbe 1911. Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Bonn, Fr. Cohen.
- Derselbe 1913. Versuche an Tritoneiern über die Einwirkung bestrahlter Samenfäden auf die tierische Entwicklung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 82. Abt. II.
- Hertwig, Paula, 1913. Das Verhalten des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Froschei Arch. f. mikr. Anat. Bd. 82 Abt. II.
- Dieselbe 1916. Durch Radiumbestrahlung verursachte Entwicklung von halbkernigen Triton- und Fischembryonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 87. Abt. II.
- Dieselbe 1917. Beeinflussung der Geschlechtszellen und der Nachkommenschaft durch Bestrahlung mit radioaktiven Substanzen. (Sammelreferat.) Zeitschrift f ind. Abstammungs- und Vererbungslehre. Bd. 17.
- Dieselbe 1919. Abweichende Form der Parthenogenese bei einer Mutation von *Rhabditis pellio*. Arch. f. mikr. Anat. Festschrift für O. Hertwig.
- Hertwig, G. u. P., 1913. Beeinflussung der männlichen Keimzellen durch chemische Stoffe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83. Abt. II.
- Dieselben 1914. Kreuzungsversuche an Knochenfischen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 84.

- Hertwig, R., 1912. Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Zentralblatt. Bd. 32.
- Hewitt, G. G., 1906. The cytological aspect of parthenogenesis in Insects. Mem. Proc. Manchester lit. philos. Soc. Vol. 50.
- Juel, H. O., 1900. Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antenneria*. K. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. 33.
- Derselbe 1905. Tetradenteilung bei *Taraxacum* und andern Cichorien. K. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. 39.
- Kahle, W., 1908. Die Paedogenese der Cecidomyiden. Zoologica, Heft 55.
- Klebs, G., 1896. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena.
- Kostanecki, 1911. Über parthenogenetische Entwicklung der Eier von *Mactra* mit vorausgegangener oder unterbliebener Ausstoßung der Richtungskörper. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 78. Abt. II.
- Krüger, E., 1913. Oogenese und Spermatogenese von *Rhabditis aberrans*. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 105. H. 1.
- Kühn, A., 1908. Die Entwicklung der Eizellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren *Daphnia pulex* de Geer und *Polyphemus pediculus* de Geer. Arch. f. Zellf. Bd. 1.
- Kupelwieser, H., 1909. Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 27.
- Derselbe 1912. Weitere Untersuchungen über Entwicklungserregung durch stammfremde Spermien, insbesondere über die Befruchtung der Seeigeleier durch Wurm Sperma. Arch. f. Zellforsch. Bd. 8.
- Lams, H., 1908. Les divisions des spermatocytes chez la fourmi. (*Camponotus herculeaneus* L.) Arch. f. Zellf. Bd. I.
- Lewy, F., 1913. Über künstliche Entwicklungserregung bei Amphibien Arch. f. mikr. Anat. Bd. 82. Abt. II.
- Lillie, R., 1908. Momentary elevation of temperature as a means of producing artificial parthenogenesis in starfish eggs and the conditions of its action. Journ. of exp. Zool. Vol. 5.
- Loeb, J., 1906. Untersuchungen über künstliche Parthenogenese und das Wesen des Befruchtungsvorganges. Leipzig.
- Derselbe 1909. Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies. (Künstliche Parthenogenese.) Berlin 1909.
- Derselbe 1918. Further experiments on the sex of parthen frogs. Proc. Nat. Acad. of Sc. T. III.
- Meves, F., 1907. Die Spermatocyteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70.
- Meves, F. und Duesberg, J., 1908. Die Spermatocyteilungen bei der Hornisse (*Vespa crabro* L.). Arch. f. mikr. Anat. Bd. 71.
- Montgomery, Th. H., 1901. A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa. Trans. Amer. phil. Soc. 20. 1901.
- Morgan, T. H. 1906. The male and female eggs of Phylloxerans of the hickories. Biol. Bull. Vol. 10.
- Derselbe 1909. A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids. Journ. of exp. Zool. Vol. 7.
- Derselbe 1912. The elimination of the sex chromosomes from the male-producing eggs of Phylloxerans. Journ. exp. Zool. Vol. 12.
- Derselbe 1915. The predetermination of sex in Phylloxerans and Aphids. Journ. exper. Zool. Vol. 19.

- Mottier, D. M., 1915. Beobachtungen über einige Farnprothallien mit Bezug auf eingebettete Antheridien und Apogamie. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 56.
- Murbeck, Sv., 1904. Parthenogenese bei den Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium*. Botan. Notiser. Lund. *
- Nachtsheim, H., 1913. Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (*Apis mel.*). Arch. f. Zellforsch. Bd. 11.
- Derselbe 1915. Entstehen auch aus befruchteten Bieneneiern Drohnen? Biol. Zentralblatt. Bd. 35.
- Derselbe 1916. Zusammen mit Armbruster und Roemer, siehe Armbruster.
- Neresheimer, E., 1908. Der Zeugungskreis des Ichthyophthirius. Ber. bayr. biol. Versuchsstation München. Bd. 1.
- Nußbaum, M., 1898. Parthenogenese bei den Schmetterlingen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 53.
- Öehninger, Maria, 1913. Über Kerngrößen bei Bienen. Verh. der Phys.-Med. Gesellsch. zu Würzb. N. F. Bd. XLII.
- Oppermann, K., 1913. Die Entwicklung von Forelleneiern nach Befruchtung mit radiumbestrahlten Samenfäden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83. Abt. II.
- Ostenfeld, C. H., 1910. Further studies on the apogamy and hybridization of the Hieracia. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- und Vererbungslehre. Bd. 3.
- Overton, J. B., 1904. Über Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens*. Ber. d. Dtsch. bot. Ges. Bd. 22.
- Derselbe 1913. Artificial Parthenogenesis in *Fucus*. Science N. S. Bd. 37.
- Petrunkewitsch, A., 1901. Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb., Anat. Bd. 14.
- Derselbe 1902. Die Reifung der parthenogenetischen Eier von *Artemia salina*. Anat. Anz. Bd. 21.
- Derselbe 1903. Das Schicksal der Richtungskörper im Drohneei. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 17.
- Derselbe 1904. Künstliche Parthenogenese. Zool. Jahrb. Suppl. 7.
- Phillips, E. F., 1903. A review of parthenogenesis. Proc. Amer. phil. Soc. Vol. 42.
- Platner, G., 1889. Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von *Liparis dispar*. Biol. Zentralbl. Bd. 8.
- Rosenberg, O., 1907. Cytological studies on the apogamy in *Hieracium*. Botanisk. Tidsskrift. Vol. 28.
- Rosenvinge, L. R., 1883. Om *Spirogyra groenlandica* nov. spec. og dens Parthenosporedannelse. Öfversigt af Kongl. Vet. Akad. Förhandlingar. Bd. 14.
- Schaudinn, F., 1904. Generations- und Wirtswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochaeta*. Arch. f. Protistenk. Bd. 80.
- Schleip, W., 1908. Die Richtungskörperbildung im Ei von *Formica sanguinea*. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 26.
- Derselbe 1909. Die Reifung des Eies von *Rhodites rosae* L. und einige allgemeine Bemerkungen über die Chromosomen bei parthen. Fortpflanzung. Zool. Anz. Bd. 35.
- Derselbe 1909. Vergleichende Untersuchung der Eireife bei parthenogenetisch und bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostracoden. Arch. f. Zellforsch. Bd. 2.
- Shearer, Cr. and Lloyd, D. J., 1913. On Methods of producing artificial Parthenogenesis in *Echinus esculentus* and the rearing of the parthenogenetic plutei through Metamorphosis. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. 58.
- Shibata, K. and Miyake, K., 1908. Über Parthenogenesis bei *Houttuynia cordata*. The botan. Magazine. Bd. 22.

- Shull, A. Fr., 1910 u. 1911. Studies in the Life-Cycle of *Hydatina senta*. Journ. of Exp. Zool. Vol. 8 u. 10.
- Siebold, C. Th. E. von, 1856. Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. Ein Beitrag zur Fortpflanzungsgeschichte der Tiere. Leipzig.
- Silvestri, Fil., 1906. Contribuzione alla conoscenza biologica degli Imenotterie parassiti i Biologica del *Litomastix truncatellus*. Anali Scuola Agricolt. Portici Vol. VI.
- Stevens, N., 1902. Experimentals Studies on Eggs of *Echinus microtuberculatus*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 15.
- Derselbe 1915. A study of the germ cells of *Aphis rosae* and *Aphis oenotherae*. Journ. of exp. Zool. Vol. 2.
- Strasburger, Ed., 1905. Die Apogamie der Eualchemillen und allgemeine Gesichtspunkte die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd 41.
- Derselbe 1907. Apogamie bei *Marsilia*. Flora oder allgem. bot. Zeitung. Bd. 97.
- Derselbe 1909. Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Histol. Beiträge. Jena. Bd. 7.
- Derselbe 1910. Die Chromosomenzahl der *Wikstroemia indica* C. A. Mey. Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg. 3ième Suppl. Bd. 1.
- Derselbe 1910. Chromosomenzahl. Flora. Bd. 100.
- Stschelkanovzew, J. P. 1904. Über die Eireifung bei viviparen Aphiden. Vorl. Mitt. Biol. Zentralbl. Bd. 24.
- Taschenberg, O. 1892. Historische Entwicklung der Lehre von der Parthenogenesis. Abh. naturf. Ges. Halle. Bd. 17.
- Tichomiroff, A., 1886. Die künstliche Parthenogenesis bei Insekten. Arch. f. Anat. u. Physiol. Abt. Physiol.
- Derselbe 1888. Nochmals über Parthenogenesis bei *Bombyx mori*. Zool. Anz. Jahrg. 11.
- West, W. and G. S., 1898. Observations on the Conjugatae. Ann. of. Botany. Vol. 12.
- Whitney, D. 1909. Observations on the Maturation stages of the parthenogenetic and sexual eggs of *Hydatina senta*. Journ. exp. Zool. Vol. 6.
- Wilson, E. B., 1901. Experimental Studies in Cytology II und III. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 12.
- Winkler, H., 1901. Über Merogonie und Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 36.
- Derselbe 1908. Über Parthenogenese und Apogamie im Pflanzenreich. Jena, Gustav Fischer.
- Woltereck, R., 1898. Zur Bildung und Entwicklung des Ostrakodeneies. Kerngeschichtliche und biologische Studien an parthenogenetischen Cypriden. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 64.
- Yamanouchi, S., 1908. Apogamy in Nephrodium. Bot. Gazette. Vol. 45.
- Zukal, H., 1879. Ein Fall von Parthenogenesis bei einem Conjugaten (*Spirogyra spec.*). Österr. botan. Zeitschr. Bd. 29.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: [40](#)

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

Artikel/Article: [Haploide und diploide Parthenogenese. 145-174](#)