

Sind haploide Organismen (Metazoen) lebensfähig?

Von Hans Nachtsheim, Berlin,

Institut für Vererbungsforschung der landwirtschaftlichen Hochschule.

Mit 1 Abbildung.

In Bd. 40 dieser Zeitschrift hat Paula Hertwig (1920) eine Übersicht über die bisherigen Beobachtungen über die Chromosomenzahlen bei künstlicher und natürlicher Parthenogenese gegeben. So verdienstlich diese Zusammenstellung an sich ist, so wenig kann man den Schlußfolgerungen, die sie aus den bisherigen Beobachtungen zieht, beipflichten. Diese Schlußfolgerungen sind kurz gesagt folgende: Sowohl bei künstlicher wie bei natürlicher Parthenogenese entwickeln sich Eier mit diploider Chromosomenzahl, d. h. solche, bei denen die Reduktionsteilung unterblieben oder aber nachträglich eine „regenerative“ Verdoppelung der Chromosomen eingetreten ist, zu normalen Individuen. Künstlich zur Parthenogenese angeregte Eier, in denen nach erfolgter Reduktionsteilung diese Verdoppelung unterbleibt, sollen indessen niemals lebensfähige Larven ergeben, weder bei Echinodermen und Würmern, noch bei Fischen und Amphibien. Und diese vermeintlich allgemein gültige Regel veranlaßt P. Hertwig zu der weiteren Annahme, daß auch in der Natur haploide Parthenogenese als normaler Prozeß nicht vorkommt. Seit den Untersuchungen von Meves (1904, 1907) gelten allgemein die Männchen der Bienen und anderer Hymenopteren als haploide Organismen. Nach P. Hertwig ist die „Theorie der haploiden Beschaffenheit der Drohnen und anderer männlicher Hymenopteren“ durch die vorliegenden Beobachtungen nicht bewiesen, und sie erwägt die Möglichkeit, daß die Hymenopterenmännchen, obwohl aus Eiern mit reduzierter Chromosomenzahl hervorgegangen, diploid sind infolge regenerativer Verdoppelung der Chromosomen. Bei dem großen theoretischen Interesse, das der Frage, ob die Hymenopterenmännchen und andere, die ähnlich entstehen, haploid sind, im Hinblick auf das Geschlechtsbestimmungsproblem zukommt, erscheint es mir angebracht, die Schlußfolgerungen P. Hertwigs einer Kritik zu unterziehen. Ich beschränke mich dabei auf die zoologische Seite der Frage, und auch hier auf die Metazoen. Für die Pflanzen wäre übrigens die Frage dahin zu präzisieren: Sind haploide Sporophyten lebensfähig?

I. Die Entstehung haploider Organismen bei künstlicher Parthenogenese.

Was zunächst die Entstehung haploider Organismen bei künstlicher Parthenogenese anbetrifft, so muß die Behauptung P. Hertwigs, solche Organismen seien allgemein nicht lebensfähig, zum mindesten als verfrüht bezeichnet werden. Daß Eier, die anormalerweise in eine parthenogenetische Entwicklung eingetreten sind, in der Regel Embryonen oder Larven liefern, welche früher oder später absterben, also lebensunfähig sind, ist eine Beobachtung, die bereits in zahlreichen

Gruppen des Tierreichs gemacht worden ist. Um nur zwei Beispiele anzuführen: Paula Hertwig (1920) regte Eier von *Rhabditis pellicio* dadurch zu parthenogenetischer Entwicklung an, daß sie dieselben durch radiumbestrahltes Spermata besamen ließ. Die mit Radium behandelten Spermatozoen dringen zwar in die Eier ein und lösen so die Entwicklung aus, doch wird das Spermachromatin durch die Bestrahlung derart geschädigt, daß es nicht an der Entwicklung teilnimmt; diese ist infolgedessen trotz Besamung der Eier parthenogenetisch (Pseudogamie). Aus den unbefruchteten Eiern entstehen Morulae, Blastulae und Gastrulae, die völlig normal erscheinen. Dann aber bleibt die Entwicklung stehen oder schlägt doch anormale Bahnen ein. Die Furchungszellen werden trübe und undurchsichtig, ab und zu kommt noch ein gekrümmter Embryo zustande, schließlich aber sterben auch diese am weitesten entwickelten Stadien ab, niemals schlüpfte eine einzige Larve aus. Ganz Ähnliches beobachtete ich (Nachtsheim 1919) bei *Dinophilus apatris*. Ich isolierte jungfräuliche Weibchen dieser Spezies und verhinderte so die Begattung. Solche Weibchen zur Geschlechtsreife zu bringen, ist nicht leicht, sie sind meist viel hinfalliger als das begattete Weibchen und gehen häufig vorzeitig zugrunde. Gelingt es, sie durchzubringen, so treten sie schließlich, wenn auch meist viel später als das begattete Weibchen, in die Eiablage ein. Fast alle unbesamt abgesetzten Eier beginnen eine parthenogenetische Entwicklung; hier ist offenbar das Absetzen der Eier ins Wasser das die Entwicklung auslösende Agens, die Besamung findet bei den begatteten Weibchen bereits lange vor Ablage der Eier statt. Aber bei *Dinophilus* wird die Entwicklung der unbefruchteten Eier wie bei *Rhabditis* bald anormal, früher oder später sterben die Embryonen ab, lebensfähige Tiere erhielt auch ich niemals. Besonders bemerkenswert ist, daß die parthenogenetischen Embryonen meist die Tendenz zeigen auseinanderzufallen, d. h. der Zusammenhalt der einzelnen Blastomeren oder Teile des Embryos erscheint gelockert. Aus Embryonen, die ihre Entwicklung verhältnismäßig weit durchzuführen vermochten, erhielt ich die merkwürdigsten Monstra, so wiederholt Tiere mit zwei Köpfen, eine Erscheinung, die wahrscheinlich auch in dem gelockerten Zusammenhang der Teile ihre Ursache hat. Auch diese Individuen vermochten, obwohl sie bisweilen in ihrem Kokon rotierten, die Kokonhülle nicht zu durchbrechen und starben innerhalb des Kokons ab.

In beiden Fällen wurden die in parthenogenetische Entwicklung eingetretenen Eier nicht zytologisch untersucht — meine eigenen Untersuchungen fielen gerade in die Zeit des Kriegsausbruches, der mich zwang, meine Arbeiten abzubrechen —, aber die Annahme, daß bei *Rhabditis* ebenso wie bei *Dinophilus* die Reifung der parthenogenetischen Eier in gleicher Weise erfolgt wie bei den befruchteten, daß also eine Reduktion der Chromosomenzahl eingetreten ist, dürfte kaum auf Widerspruch stoßen. Die Entwicklung hat wahrscheinlich mit der haploiden Chromosomenzahl stattgefunden, und ich stimme auch mit P. Hertwig darin

überein, daß gerade der haploide Charakter die Ursache der anormalen Entwicklung und des schließlichen Absterbens der parthenogenetischen Embryonen gewesen ist. Welches aber ist die tiefere Ursache? P. Hertwig hat selbst darauf hingewiesen, daß eine Chromosomengarnitur, mag sie nun mütterlicher oder (bei Merogonie) väterlicher Herkunft sein, wohl genügen müßte, um alle Anlagen zur Entwicklung zu bringen. Die haploiden Embryonen bzw. Larven bilden ja alle Organe genau wie die normalen aus. Ein Vorhandensein zweier homologer Erbfaktoren, eines doppelten Chromosomensortimentes, ist also nicht erforderlich, damit die Gene in Wirksamkeit treten können. „Wenn sie“ (nämlich die haploiden Larven), sagt P. Hertwig, „sich trotzdem als nicht lebensfähig erweisen, müssen die Gründe hierfür nicht allein in den Chromosomen, sondern vielleicht in den Wechselwirkungen von Kern, Protoplasma und Dotter gesucht werden.“ Dies scheint mir in der Tat die eigentliche Ursache der mangelnden Lebensfähigkeit der künstlich haploiden Individuen zu sein. Die normale Kernplasmarelation ist gestört, der haploide Kern vermag die Arbeit, die ihm beim Aufbau des neuen Individuums zufällt, nicht zu leisten. Diese Hypothese wäre, worauf ebenfalls P. Hertwig bereits aufmerksam gemacht hat, experimenteller Prüfung zugänglich. Eine Durchschnürung zweigeteilter haploid-parthenogenetischer Eier würde das Mißverhältnis zwischen Kern und Plasma beheben. Natürlich müßten für solche Versuche Arten gewählt werden, deren Eier harmonisch-äquipotentielle Systeme darstellen.

Nun scheint aber mitunter die mit der einfachen Chromosomenzahl in die Entwicklung eingetretene Eizelle die Fähigkeit zu besitzen, die normale, für ihre gedeihliche Weiterentwicklung notwendige Kernplasmarelation wiederherzustellen. Jedenfalls steht außer Zweifel, daß Individuen aus künstlich zur Parthenogenese angeregten Eiern vielfach diploid sind, und diese scheinen tatsächlich — auch darin ist P. Hertwig recht zu geben — lebensfähiger zu sein als die haploiden Individuen. Auch hier nur zwei Beispiele, weitere hat ja P. Hertwig aufgeführt. Nach vielen vergeblichen Versuchen, von ihm selbst und anderen unternommen, glückte es Goldschmidt (1917), aus unbefruchteten Eiern von *Lymantria dispar* Raupen und Schmetterlinge aufzuziehen, und zwar erzielte er 7 Weibchen und 12 Männchen sowie 3 Larven, die frühzeitig zugrunde gingen, ohne daß ihr Geschlecht festgestellt werden konnte. Eines der parthenogenetischen Weibchen lieferte, ohne begattet zu sein, abermals ein parthenogenetisches, normal ausschendes Gelege. Die zytologisch untersuchten Raupen (eine weibliche und zwei männliche) erwiesen sich als diploid, Ovogonien und Spermatogonien enthielten die (bei *Lymantria* in beiden Geschlechtern nicht verschiedene, normale Chromosomenzahl. Sodann untersuchte Goldschmidt (1920) die Spermatogenese eines künstlich parthenogenetischen Frosches. Auch dieser war diploid.

Für die diploide Chromosomenzahl der künstlich parthenogenetischen Individuen gibt es verschiedene Erklärungsmöglichkeiten. 1. kann

die Reduktionsteilung ausfallen, sei es, daß gar keine oder nur eine äquationelle Reifungsteilung stattfindet, sei es, daß auch die zweite eine Äquationsteilung ist. 2. kann nach durchgeführter Reduktion der zweite Richtungskörper wieder mit dem Eikern verschmelzen. Oder 3. kann nach normal verlaufener Eireifung die doppelte Chromosomenzahl dadurch wiederhergestellt werden, daß bei der ersten oder einer der ersten Furchungsteilungen die Tochterchromosomen nicht auseinanderweichen, sondern in einem Kern vereinigt werden. Für alle drei Fälle haben wir Beispiele.

Den Ausfall beider Reifungsteilungen oder einer, und zwar der Reduktionsteilung, beobachtete *Kostanecki* (1911) am künstlich parthenogenetischen Ei von *Maetra*. Vielfach löst ja das eindringende Spermium erst den Ablauf der Reifungsteilungen aus. So ist es denkbar, daß bei künstlicher Parthenogenese die Eireifung unvollständig, d. h. unter Ausfall der Reduktion, verläuft. Im allgemeinen dürfte allerdings in den künstlich parthenogenetischen Eiern die Reduktion durchgeführt werden, denn in diesen Eiern ist ja die Chromosomenkonjugation bereits erfolgt und damit der Reduktionsprozeß eingeleitet. Unterbleibt bei natürlicher Parthenogenese die Reduktion, so vermissen wir in der Regel auch die Pseudoreduktion. Der Ausfall der Pseudoreduktion ist hier offenbar sogar das Primäre, so bei der von *P. Hertwig* (1920) beschriebenen Mutation von *Rhabditis pellio*. Bei *Drosophila* kennen wir Gene, die den Austausch zwischen homologen Chromosomen verhindern. So wäre es denkbar, daß bei *Rhabditis pellio* durch mutative Veränderung ein Faktor entstand, dessen Wirkungskreis noch weiter reichte, indem er die Chromosomenkonjugation überhaupt verhinderte. Das Unterbleiben der Konjugation zieht den Ausfall der Reduktionsteilung nach sich; der „Primärtypus“ scheint nirgends verwirklicht zu sein. Bei der Mutation von *Rhabditis pellio* gewinnt das Ei durch die Beibehaltung der diploiden Chromosomenzahl allerdings noch nicht ohne weiteres die Fähigkeit zu parthenogenetischer Entwicklung, das Eindringen eines Spermiums ist notwendig, um den Mechanismus in Gang zu bringen. Aber das Spermium ist nicht mehr als Entwicklungserreger, an der Entwicklung selbst nimmt es nicht teil, die normale Kernplasmarelation ist ja bereits ohne das Spermium gegeben. Bei einer anderen Spezies der Gattung, *Rhabditis aberrans*, überwindet das Ei die Hemmungen auch ohne den Hinzutritt eines Spermiums. Nach *Eva Krügers* Untersuchungen (1913) fehlen in den Eiern dieser *Rhabditis* Chromosomenkonjugation und -reduktion. Die Eier können besamt werden, bedürfen aber nicht der Besamung zur Einleitung der stets parthenogenetischen Entwicklung, der Mechanismus kommt auch ohne Spermium in Gang.

Es wäre von besonderem Interesse, einmal die Wachstumsperiode und Reifung parthenogenetisch sich entwickelnder „Männchen-“ und „Weibchencier“ einer Spezies zu vergleichen, von denen nur die ersteren ihre Chromosomenzahl reduzieren (Gallwespen, Blattwespen, Rotatorien).

Findet auch in den Weibcheneiern eine Chromosomenkonjugation statt? Die bisher vorliegenden Untersuchungen geben uns auf diese Frage keine oder doch nur ungenügende Antwort. Allerdings ist es a priori wahrscheinlicher, daß in diesen Fällen auch in den Weibcheneiern die Reduktion durchgeführt wird, und daß es hier im Plasma des Eies gelegene Faktoren sind — die Weibcheneier sind häufig schon daran zu erkennen, daß sie viel reicher an Reservesubstanzen sind als die Männcheneier —, die die Durchführung der Reduktionsteilung unterdrücken.

Eine Kompensierung der bereits erfolgten Reduktion durch Wiedervereinigung des zweiten Richtungkörpers mit dem Eikern beobachteten O. Hertwig (1890) und Buchner (1911) beim künstlich parthenogenetischen Ei von *Asterias*. Auch dazu bietet uns die natürliche Parthenogenese ein Analogon. Bei *Artemia salina* fand Brauer (1894) zwei Sorten parthenogenetischer Eier. Bei der einen Sorte wird nur ein Richtungkörper gebildet, die Reduktion unterbleibt, bei der anderen, sehr viel selteneren Sorte laufen zwei Reifungsteilungen ab, aber der zweite Richtungkörper wird wieder ins Ei einbezogen, worauf der Kern des zweiten Richtungkörpers mit dem Eikern verschmilzt. Petrunkevitch (1902) und Fries (1910), die später die Eireifung bei *Artemia* untersuchten, stellten allerdings nur den ersten Typus fest, und Petrunkevitch will den von Brauer beschriebenen zweiten Typus nicht als normal gelten lassen. Es ist indessen sehr wohl möglich, daß es sich verschieden verhaltende Rassen gibt, und in diesem Zusammenhang sei auf folgendes aufmerksam gemacht. Brauer beschreibt deutliche Tetraden, während Fries' wichtigste Feststellung darin besteht, daß die synaptischen Phänomene und infolgedessen natürlich auch Tetraden bei *Artemia* vollständig fehlen. Es erscheint mir möglich, ja sogar sehr wahrscheinlich, daß bei dem von Brauer untersuchten Material in der Tat eine Pseudoreduktion stattgefunden hat. So war hier eine Reduktion möglich, die dann aber durch Verschmelzung des zweiten Richtungkörpers mit dem Eikern wieder kompensiert wurde.

Der dritte Fall endlich, die Herstellung der Normalzahl nach regelrecht abgelaufenen Reifungsteilungen durch Verschmelzung der beiden ersten Furchungkerne, wurde wieder von Kostanecki (1911) für künstlich parthenogenetische Eier von *Mactra* beschrieben. Von der natürlichen Parthenogenese ist ein derartiger Fall nicht bekannt.

Welcher Weg zur Erreichung der diploiden Chromosomenzahl bei künstlicher Parthenogenese relativ am häufigsten eingeschlagen wird, wissen wir nicht, da ja in den meisten Fällen die entscheidenden Stadien zytologisch nicht untersucht worden sind. Neuerdings wird vielfach — so von Goldschmidt (1920) — der letztgenannte Weg als der wahrscheinlichste betrachtet. Zweifellos ist aber die Beibehaltung bzw. Wiederherstellung der Normalzahl bei künstlicher Parthenogenese überhaupt eine Ausnahme, und sodann muß ausdrücklich betont werden, daß das Regulationsvermögen nach durchgeführter Reduktion durchaus nicht als eine allgemeine Eigenschaft der Organismen betrachtet werden

darf. Sowohl bei Amphibien wie bei Echinodermen — die am meisten zu den Experimenten benutzten Gruppen — sind es, wie auch P. Hertwig zugibt, immer nur ganz wenige Eier, die sich normal entwickeln und als diploid erweisen. Es mag sein, daß die eine Art ein etwas größeres Regulationsvermögen besitzt als eine andere, soweit unsere bisherigen Beobachtungen reichen, ist es jedoch überall nur minimal entwickelt. Die größte Mehrzahl der bei künstlicher Parthenogenese aus Eiern mit reduzierter Chromosomenzahl hervorgehenden Larven und Embryonen bleibt haploid und ist allerdings infolgedessen pathologisch.

Aber besagt diese Feststellung irgendetwas gegen die Existenzfähigkeit haploider Organismen überhaupt? Bei Amphibien, Mollusken, Echinodermen gehört eingeschlechtliche Fortpflanzung nicht in den normalen Lebenszyklus. Zwingen wir die Eier dieser Tiere durch äußere Agentien zu haploider Parthenogenese, so bedeutet das einen tiefgehenden Eingriff in den Mechanismus der Entwicklung. Daß dadurch dieser Mechanismus aus dem Geleise gebracht wird, kann nicht verwunderlich erscheinen. Andererseits wieder — wenn die normale Kernplasma-relation durch Ausfall der Reduktion oder durch irgendeine Regulation bestehen bleibt bzw. wiederhergestellt wird, so ist zu erwarten, daß, wenn nur erst einmal der Mechanismus in Gang gebracht worden ist, er zu normalem Ablauf fähig ist. Die Schwierigkeit, bei normalerweise rein zweigeschlechtlich sich fortpflanzenden Tieren Parthenogenese zu erzielen, besteht in der Beseitigung der Hemmungen, welche die Eizelle verhindern, ohne den Hinzutritt eines Spermiums zu reifen und in die Furchung einzutreten. Wird die Beseitigung dieser Hemmungen und der Beginn der Entwicklung mit diploider Chromosomenzahl erreicht, so steht der Bildung normaler Individuen nichts mehr im Wege. Wird aber die haploide Chromosomenzahl beibehalten, so führt das Mißverhältnis zwischen Kern und Plasma in den allermeisten Fällen früher oder später zu einer abwegigen Entwicklung. Es ist indessen sehr wahrscheinlich, daß die bei haploider künstlicher Parthenogenese eintretenden Störungen in verschiedenen Gruppen und bei verschiedenen Arten, vielleicht auch bei verschiedenen Individuen ungleich groß sind, und so ist es sehr wohl denkbar, daß es Fälle gibt, wo die Störungen überwunden werden und lebensfähige Organismen entstehen. Es scheint, daß *Chaetopterus* eine solche Art ist. Packard (1918) behandelte Eier dieses Polychaeten mit Radium und setzte auf diese Weise den Eikern außer Funktion. Die Eier wurden nunmehr mit normalem Sperma besamt und traten daraufhin in die Entwicklung ein, die ausschließlich mit dem Spermakern durchgeführt wurde. Wir haben hier also einen Fall von Merogonie. Packard untersuchte die Embryonen zytologisch und konnte auf allen Stadien die haploide Chromosomenzahl nachweisen. Leider vermag ich nicht zu sagen, bis zu welchem Stadium Packard die Entwicklung der arrhenokaryotischen Embryonen verfolgt hat, und inwieweit sich ihre Lebensfähigkeit von der normaler Embryonen unterschied, da mir die Originalarbeit bisher nicht zugänglich geworden ist.

In der mir vorliegenden Besprechung der Resultate Packards ist jedenfalls nicht von anormaler Entwicklung dieser haploiden Organismen die Rede. Falls in der Tat hier die haploide Entwicklung normal verläuft, wäre der Fall um so bemerkenswerter, als sie von Spermakern und Eiplasma bewirkt würde. Doch wie dem auch sei — die Behauptung, auf Grund künstlicher Parthenogenese haploide Organismen seien immer lebensunfähig, ist, wie gesagt, zum mindesten verfrüht.

II. Die Entstehung haploider Organismen bei normaler Parthenogenese.

Selbst wenn es uns nicht gelingen sollte, bei Tieren, die sich unter natürlichen Verhältnissen rein zweigeschlechtlich fortpflanzen, auf parthenogenetischem Wege lebensfähige haploide Organismen zu erzielen, so darf daraus nicht die Berechtigung abgeleitet werden, das Vorkommen normalerweise haploider Organismen zu leugnen, es sei denn, es werde der Beweis erbracht, daß die von uns als haploid betrachteten Lebewesen in Wirklichkeit diploid sind. Hat P. Hertwig diesen Nachweis geführt? Um es gleich vorweg zu sagen, ihre Einwände gegen den haploiden Charakter der Hymenopterenmännchen — nur mit diesen beschäftigt sie sich in ihrer Kritik — müssen als nicht beweiskräftig bezeichnet werden.

Zunächst ein kurzer Überblick über die Chromosomenverhältnisse des Hymenopters, das zytologisch am genauesten untersucht ist, der Honigbiene. Der reife Eikern enthält 8 Chromosomen, die als bivalent zu betrachten sind, denn sie zerfallen bei der ersten Furchungsteilung in 16 univalente Elemente, gleichgültig, ob sich der Eikern mit einem Spermakern vereinigt (in den Arbeiterinnen- und Königinneneiern), oder ob er allein den ersten Furchungskern liefert (in den Drohneneiern). Der Spermakern bringt bivalente oder univalente Chromosomen mit, es ist die Chromosomenkoppelung in der Spermatogenese keine so innige wie in der Oogenese; falls bivalente Elemente vorliegen, läßt sich ihre Doppelwertigkeit meist auch morphologisch noch nachweisen. Wie die des Eikernes so zerfallen auch die bivalenten Elemente des Spermakernes bei der ersten Furchungsteilung alle in einwertige Elemente. Im befruchteten Ei ist infolgedessen die Chromosomenzahl 32 (diploide Zahl), im unbefruchteten 16 (haploide Zahl). Die männlichen Embryonen entwickeln sich auch weiterhin mit der haploiden Zahl. Es kann jedoch in den unbefruchteten wie in den befruchteten Eiern im Laufe der Entwicklung eine weitere Zerlegung der Chromosomen in Elemente von geringerer Wertigkeit erfolgen, so daß wir Drohnenkerne mit 32 und Arbeiterinnenkerne mit 64 Chromosomen erhalten. Die 32 Drohnenchromosomen nach der Zerlegung sind natürlich nicht gleichwertig den 32 Arbeiterinnenchromosomen vor der Zerlegung, und ebensowenig sind, falls in den Drohnenkernen abermals eine Zerlegung eintritt, wie Meves (1907) und Petrunkewitsch (1901) beobachtet haben, die 64 Drohnenchromosomen den 64 obigen Arbeiterinnen-

chromosomen gleichzusetzen. In den Keimzellen — Ovogonien wie Spermatogonien — erfolgt wieder eine Koppelung der Chromosomen, d. h. es werden „Sammelchromosomen“, höherwertige Elemente gebildet. Ein weiterer Beweis für den haploiden Charakter der Drohnen ist die Samenreifung. Da nur eine einfache Chromosomengarnitur vorhanden ist, fallen Chromosomenkonjugation und Reduktionsteilung aus, die einzige Reifungsteilung der Spermatozyten ist eine Äquationsteilung.

Nach P. Hertwig bieten sich für die Entscheidung der Frage, ob die Drohnen haploide oder diploide Organismen sind, drei Wege der Untersuchung:

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

Bei ihrer Kritik der Angaben über die Chromosomenzahlen legt sie besonderen Wert auf die Beobachtung von Petrunkewitsch und Meves, welche, wie oben schon gesagt, in somatischen Drohnenzellen 64 Chromosomen fanden, ersterer in Blastodermspindeln, letzterer in Follikelzellen des Hodens. Wie dieses zu erklären ist, habe ich oben dargelegt. Nach P. Hertwig sind die 64 Drohnenchromosomen den 64 Arbeiterinnenchromosomen gleichwertig. Sie nimmt also an, daß die 64 Drohnenchromosomen aus den 32 durch „regenerative Verdoppelung“ hervorgegangen sind, daß sich mit anderen Worten die Chromosomen längsteilt haben ohne nachfolgende Trennung der Tochterchromosomen. Wenn P. Hertwig es als einen „Ausweg“ bezeichnet, die 64 Drohnenchromosomen als univalent, die 64 Arbeiterinnenchromosomen als bivalent zu betrachten, so vergißt sie ganz, daß diese Erklärung auf Grund meiner Beobachtungen über die Chromosomenzahl in Furchungs- und Blastodermspindeln von Arbeiterinnen- und Drohneneiern (in jenen 32, in diesen 16 Chromosomen) die einzig natürliche ist. Daß die erste und zweite Verdoppelung der Zahl im Drohnenei (von 8 auf 16 und von 16 auf 32) nicht als „Regenerationen“ aufzufassen sind, wird auch P. Hertwig zugeben; denn sie erfolgen ja in den Arbeiterinneneiern ganz in der gleichen Weise. Ein „Ausweg“ ist es anzunehmen, die dritte Verdoppelung im Drohnenei sei prinzipiell verschieden von den beiden vorhergehenden, sie beruhe auf einer Längsteilung, die beiden ersten aber auf Querteilungen der Chromosomen. Für die Tatsache, daß während der ganzen Furchung und Blastodermbildung die Entwicklung der Drohneneier trotz haploider Chromosomenzahl normal verläuft, bleibt uns P. Hertwig die Erklärung schuldig. Weshalb erweist sich späterhin die haploide Zahl plötzlich als ungenügend, und wie ist die Möglichkeit gegeben, in allen Zellen, aus denen nunmehr der Embryo bereits besteht, die Verdoppelung im Sinne P. Hertwigs durchzuführen? Selbst in den Fällen, wo bei künstlicher Parthenogenese eine Regulation als Ursache der diploiden Zahl angenommen wird — die einzige Beobachtung einer solchen Regulation ist die von Kostanecki (1911) bei der ersten Furchungsteilung von *Mactra* —, wird die Regulation immer

in die Zeit der ersten oder jedenfalls doch einer der ersten Furchungsteilungen verlegt. Zugegeben auch, daß infolge der Kleinheit der Elemente und ihrer dichten Lagerung die exakte Feststellung der Chromosomenzahl bei der Honigbiene nicht leicht ist, von einer Regulation kann nach meinen Beobachtungen auf den ersten Embryonalstadien (Furchung und Blastodermbildung) jedenfalls nicht die Rede sein.

Der zweite Einwand P. Hertwigs bezieht sich auf die Kerngröße der Drohnen. Wenn die Drohnen haploide Organismen sind, so müssen, meint sie, die Kerne der Arbeiterinnen größer sein als die der Drohnen, denn nach Boveri (1905) ist ja die Kernoberfläche der Chromosomenzahl direkt proportional. Nun haben allerdings meine und Maria Oehningers Untersuchungen (1913) ergeben, daß ein gesetzmäßiger Größenunterschied der Arbeiterinnen- und Drohnenkerne nicht existiert. Die Gründe, welche es verständlich machen, daß die von Boveri für Echinodermen gefundenen Gesetzmäßigkeiten bei der Honigbiene fehlen, habe ich seinerzeit dargelegt. Übrigens hat Boveri ja auch selbst noch zu der Frage Stellung genommen. In seiner Arbeit über die Eugstersehen Zwitterbienen (1915) schreibt er: „Die richtige Proportion zwischen Kern und Plasma wird bei der Biene nicht dadurch erreicht, daß sich die Plasmanenge nach der gegebenen Kernmenge reguliert, wie ich (1902) es für Seeigellarven, Gerassimow (1902) für *Spirogyra* nachgewiesen hat; sondern eine erblich fixierte, für verschiedene Organe ungemein verschiedene Zellgröße verursacht im diploiden wie im haploiden Kern ein dort schwächeres, hier stärkeres Chromatinwachstum, bis in beiden Fällen die nämliche Kernmenge erreicht ist.“ In den Fazettenaugen der Drohnen sind die Kerne (entsprechend der Zellgröße) sogar größer als in denen der Arbeiterinnen. Auch die Größe der Drohnen kann nicht als Beweis gegen deren haploiden Charakter ins Feld geführt werden. Die besondere Größe der Drohnen ist ebenso ein sekundäres Geschlechtsmerkmal wie die im Vergleich zu den Weibchen geringe Größe anderer Hymenopterenmännchen sowie der ebenfalls haploiden Männchen der heterogonen Rotatorien. Es sind mit anderen Worten die haploiden Individuen vielfach kleiner als die diploiden der gleichen Spezies, sie müssen es aber nicht sein.

Und nun der dritte Weg: die Untersuchung der Spermatogenese. Alle Untersucher (Meves, Doncaster, Mark und Copeland, Duesberg, Lams, Granata, Nachtsheim, Armbruster) stimmen darin überein, daß in der Spermatogenese der Hymenopterenmännchen nur eine Reifungsteilung stattfindet oder wenigstens die andere lediglich in der Abschnürung einer Zytoplasmaknospe besteht, und es ist, wie auch P. Hertwig zugibt, „nicht daran zu zweifeln, daß Synapsis, Bukettstadium, typische Tetradenbildung fehlen, kurz alle Stadien, die wir mit dem Mechanismus der Konjugation in Zusammenhang bringen“. Die Mehrzahl der Untersucher ist sich denn auch darin einig, daß die einzige Reifungsteilung des Kernes eine Äquationsteilung ist. Doncaster hatte ursprünglich (1906) für *Apis mellifica* eine Re-

duktionsteilung beschrieben, aber seine Darstellung beruhte auf ungenügenden Beobachtungen, und er hat selbst später (1907) seine Angaben berichtigt. Der einzige, der nachdrücklich für eine Reduktionsteilung eintrat, ist Armbruster (1913) auf Grund seiner Untersuchungen über die Spermatogenese von *Osmia cornuta*. Granata (1913) und ich (1913) haben dargelegt, daß die Beobachtungen Armbrusters vollständig im Einklang stehen mit den übrigen, und daß er sie lediglich falsch gedeutet hat. Armbruster dürfte heute (vgl. z. B. seine „Bienenzüchtungskunde“ 1919) seine ursprüngliche Ansicht selbst kaum noch aufrecht erhalten. Selbst wenn über die Frage der Chromosomenzahl in den Tochterplatten der (zweiten) Reifungsteilung keine Einigkeit erzielt werden kann, so verschafft m. E. das gänzliche Fehlen der synaptischen Phänomene und der rudimentäre Zustand der ersten Reifungsteilung uns nahezu die Gewißheit, daß keine Reduktion erfolgt. Daß eine Chromosomenreduktion nach dem „Primärtypus“, also ohne Pseudoreduktion, überhaupt irgendwo vorkommt, dafür fehlt, um es nochmals zu sagen, jeglicher Beweis. P. Hertwig glaubt allerdings eine andere Erklärungsmöglichkeit für das abweichende Verhalten der Chromosomen im Drohenhoden gefunden zu haben. „Wenn“, so sagt sie, „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.“ Es will mir scheinen, daß hier der Theorie zuliebe eine Erklärung gesucht wird auf einem Wege, den P. Hertwig selbst nicht für sehr gangbar halten dürfte. Nach O. Hertwig (1920) ist ja doch der Ausfall der Chromosomenkonjugation gerade eines der Charakteristika „disharmonischer Idioplasmaverbindungen“! Bei Artbastarden fehlt bekanntlich die Chromosomenkonjugation oft vollständig, und es ist die allzu geringe Verwandtschaft der Chromosomen, auf die dies allgemein zurückgeführt wird. Und nun soll bei den Hymenopterenmännchen die Konjugation infolge der allzu nahen Verwandtschaft der Chromosomen nicht möglich sein! Es erinnert das ganz an die veraltete Vorstellung, daß die Spaltung der Gene eine Eigentümlichkeit der Bastarde sei. Wie aber die Spaltung in Homozygoten genau so vor sich geht wie in Heterozygoten, so auch die Konjugation, und auch der Faktorenaustausch zwischen homologen Chromosomen ist — von den allzu disharmonischen Idioplasmaverbindungen abgesehen — unabhängig von dem Grad der Heterozygotie. Nichts berechtigt uns zu der Annahme, daß in reinen Linien — diesen Begriff im weitesten Sinne gefaßt — die Reifungsprozesse anders verlaufen als nach neuer Faktorenkombination. Und daß auch nach „re-

generativer Verdoppelung“ im künstlich parthenogenetischen Ei das Verhalten der Chromosomen vom Normalen nicht im geringsten abweicht, hat Goldschmidt (1920) jüngst durch Untersuchung der Spermatogenese eines parthenogenetischen Frosches gezeigt. Die synaptischen Phänomene sind hier sogar „auffallend klar“. Gesetzt übrigens, bei den Drohnen würde eine ähnliche regenerative Verdoppelung wie bei diesem Frosch stattfinden, aber die Konjugation unterbleiben. Wie bei der dann folgenden Reduktionsteilung nach dem Primärtypus eine gleichmäßige Verteilung der Chromosomen erfolgen soll, so daß jede Spermatische ein vollständiges haploides Sortiment erhält, dafür fehlt jegliche Erklärung.

P. Hertwig hält neue Chromosomenzählungen, Kernmessungen und Untersuchungen der Spermatogenese der Hymenopteren für notwendig. Es ist das ein persönlicher Standpunkt, den man niemand verwehren kann. Ich selbst bin der Meinung, daß solche Untersuchungen uns immer nur aufs neue bestätigen können, daß die Hymenopteren infolge der Kleinheit und großen Zahl ihrer chromatischen Elemente sowie infolge der Chromosomenkoppelungen zytologisch zwar äußerst ungünstige Objekte sind, daß aber selbst bei vorsichtigster Bewertung der Resultate sehr vieles zugunsten des haploiden Charakters der Männchen spricht und nichts dagegen.

Bei der Ungunst der Hymenopteren für zytologische Untersuchungen ist es um so erfreulicher, daß neuerdings ein Objekt entdeckt worden ist, wo die Fortpflanzung ähnlich erfolgt wie bei den Hymenopteren, ohne daß durch hohe Zahl und Koppelung die Chromosomenverhältnisse zu Mißdeutungen Anlaß geben können. Schrader (1920) fand, daß bei *Trialeurodes vaporariorum*, einer Mottenlaus, die Männchen parthenogenetisch entstehen aus Eiern mit reduzierter Chromosomenzahl, die 11 beträgt. Diese Zahl wird während der ganzen Entwicklung beibehalten, wie eine Prüfung der verschiedensten Somazellen ohne Schwierigkeit ergibt. Synaptische Phänomene, Tetradenbildung, Reduktionsteilung fallen auch hier in der Spermatogenese aus, ja der Reifungsprozeß ist sogar noch weiter rudimentär geworden als bei den Hymenopteren. Es wird nicht einmal mehr der „Anlauf“ zu der ersten Reifungsteilung genommen, und die zweite unterscheidet sich nicht im geringsten von einer Spermatogonienteilung, morphologisch sind die Spermatozyten und Spermatogonien überhaupt nicht verschieden. Wie bei den Hymenopteren liefern alle befruchteten Eier Weibchen, die natürlich 22 Chromosomen haben. Von besonderem Interesse ist, daß in England eine Rasse von *Trialeurodes vaporariorum* vorkommt — Schrader benutzte zu seinen Untersuchungen eine amerikanische Rasse —, die anscheinend nur aus parthenogenetisch sich entwickelnden Weibchen besteht. Zytologische Untersuchungen an dieser Rasse fehlen bisher, doch darf man in Analogie zu den Hymenopteren wohl vermuten, daß diese Weibchen diploid sind, und zwar infolge Ausfalls der Reduktion. Eine vergleichende Untersuchung der Fort-

pflanzung und der Chromosomenverhältnisse der Aleurodiden wäre sehr erwünscht. Anbei (Abb. 1) gebe ich die Äquatorialplatte der ersten Reifungsspindel im Ei von *Aleurodes acer* wieder¹⁾. Sie zeigt, ohne jede Schwierigkeit zählbar, 14 große Chromosomen (Tetraden). Ob bei *Aleurodes acer* die Männchen ebenfalls parthenogenetisch entstehen und haploid sind, vermag ich vorläufig nicht zu sagen, da mir Material von Männ-

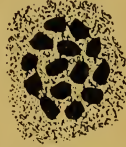


Abb. 1. Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung im Ei von *Aleurodes acer* (14 Tetraden).

chen fehlt und z. Zt. nicht zu gewinnen ist. Übrigens sei nicht verschwiegen, daß nach Schrader die Chromosomenverhältnisse in der Spermatogenese wesentlich ungünstiger sind als in der Ovogenese. Da aber, wie die Abbildungen Schraders dartun, die Somazellen der Männchen eine sichere Entscheidung über die Chromosomenzahl zulassen, so kann an der haploiden Natur der Männchen kein Zweifel sein.

Außer den Männchen der Hymenopteren und von *Trialeurodes* sind uns nur noch die Männchen der heterogenen Rotatorien als haploid bekannt. Bei letzteren scheinen die Chromosomenverhältnisse infolge der Kleinheit der Elemente leider noch ungünstiger zu sein als bei den Hymenopteren. Normalerweise haploide Weibchen gibt es, soweit uns bekannt, nicht. Im Vergleich zur diploiden Parthenogenese ist die haploide Parthenogenese außerordentlich selten. Und diese Tatsache wird uns verständlich, wenn wir die schon hervorgehobenen Schwierigkeiten berücksichtigen, die sich dieser Form der Parthenogenese entgegenstellen. Sicher sind die beiden Formen der Parthenogenese unabhängig voneinander entstanden. Die Fähigkeit zu diploider Parthenogenese ist in vielen Gruppen des Tierreichs erreicht worden, und wo sie normalerweise fehlt, da können wir experimentell aus unbefruchteten Eiern lebensfähige Organismen erzielen, vorausgesetzt, daß es uns gelingt, die der Entwicklung des unbefruchteten Eies entgegenstehenden Hemmungen zu beseitigen und die Beibehaltung bzw. Regulation der ursprünglichen Chromosomenzahl durchzusetzen. Die Fähigkeit zu haploider Parthenogenese ist auf einige wenige Gruppen beschränkt geblieben. Und daß es in diesen Fällen auch nur Männchen sind, welche haploid-parthenogenetisch entstehen, erscheint ohne weiteres einleuchtend auf Grund der Vorstellungen über die Wirkungsweise der Geschlechtsfaktoren, zu denen wir in den letzten Jahren gelangt sind.

1) Das Präparat wurde mir von Herrn Professor Buchner liebenswürdigerweise zur Verfügung gestellt.

III. Parthenogenese und Geschlechtsbestimmung.

Wenn, wie P. Hertwig annimmt, die Hymenopterenmännchen diploid wären, so würden damit nicht nur unsere theoretischen Vorstellungen über die Geschlechtsbestimmung bei den Hymenopteren über den Haufen geworfen, sondern es würden überhaupt für das Sexualitätsproblem ernste Schwierigkeiten entstehen. P. Hertwig nimmt zu dieser Frage keine Stellung.

Morphologisch differente Geschlechtschromosomen sind bei den Hymenopteren nicht vorhanden. Daß „Geschlechtschromosomen“ existieren, erscheint uns heute als eine selbstverständliche Annahme. R. Hertwig hat schon 1912 die Vermutung geäußert, der „Hymenopterentypus“ der Geschlechtsbestimmung sei nur eine Modifikation des Heterochromosomentypus. Während beim Heterochromosomentypus die Autosomensortimente in beiden Geschlechtern gleich beschaffen und nur die Geschlechtschromosomen verschieden sind ($2X$ in dem einen, $1X$ bzw. $1X + 1Y$ in dem anderen Geschlecht), erstreckt sich beim Hymenopterentypus die Differenz auch auf die Autosomen, zwei (haploide) Autosomengarnituren $+ 2X$ sind für das Weibchen, eine (haploide) Autosomengarnitur $+ 1X$ ist für das Männchen charakteristisch. Die parthenogenetische Entstehung der Hymenopterenmännchen ist ja zweifellos eine sekundäre Erscheinung, auch sie müssen ehemals diploide Organismen gewesen sein, und gerade durch den Erwerb der Fähigkeit zu haploider Parthenogenese ist der ursprüngliche Heterochromosomentypus modifiziert worden, es ist aus dem ursprünglich heterogameten Männchen infolge der Parthenogenese ein homogametes geworden. Im einzelnen habe ich diesen Vorgang bereits bei früherer Gelegenheit (1913) auseinandergesetzt und verweise hier auf meine damalige Darstellung. „Es ist ohne weiteres klar“, sagt Goldschmidt (1920), „daß die Tatsachen völlig in den Rahmen des uns schon bekannten Mechanismus fallen, und daß die Besonderheit nur die ist, daß die Biene zur Herstellung des Sexualverhältnisses nicht den sonst eingeschlagenen Weg der Heterogametrie benutzt, sondern genau den gleichen Effekt in Bezug auf die quantitative Kombination der Geschlechtsenzyme durch Verwendung der Parthenogenese bei Homogametrie beider Geschlechter erzielt.“ Würde aber im unbefruchteten Bienenei eine Regulation der Chromosomenzahl im Sinne P. Hertwigs vor sich gehen, so müßten wir auf Grund dieser theoretischen Betrachtungen keine Männchen, sondern Weibchen erwarten. Wir hätten ja dann bei dem parthenogenetischen Individuum die gleiche quantitative Kombination der Geschlechtsenzyme wie bei der Mutter! Überall aber, wo bei Parthenogenese der Chromosomenbestand im Ei völlig unverändert und damit eben die quantitative Kombination der Geschlechtsenzyme erhalten bleibt, entstehen, soweit uns bisher bekannt ist, immer nur Weibchen. Bei weiblicher

Homogametrie würde also Parthenogenese zu Weibchen führen: 1. bei Ausfall der Reduktion ($2X$), 2. bei Verschmelzung des zweiten Richtungskörpers mit dem Eikern ($X + X = 2X$), 3. bei Chromosomenregulation nach erfolgter Reduktion ($X + X = 2X$). Bei weiblicher Homogametrie liefert Parthenogenese Männchen: 1. bei Reduktion ($1X$), 2. bei Ausfall der Reduktion nur für die Autosomen ($1X$). Für den ersten Fall der parthenogenetischen Entstehung der Männchen liefern uns die Hymenopteren, für den zweiten die Aphiden ein Beispiel. Komplizierter liegen die Verhältnisse bei weiblicher Heterogametrie. Je nachdem ob die erste oder die zweite Reifungsteilung für die Geschlechtschromosomen die Reduktionsteilung ist, erhalten wir folgende Möglichkeiten der Eireifung. Es bedeuten dabei die über dem Strich stehenden Buchstaben die in den Richtungskörper gelangenden, die unter dem Strich stehenden die im Ei verbleibenden chromatischen Elemente.

	Erste Reifungsteilung	Zweite Reifungsteilung
I.	$\frac{O}{X}$	$\frac{X}{X}$
II.	$\frac{X}{O}$	$\frac{O}{O}$
III.	$\frac{XO}{XO}$	$\frac{O}{X}$
IV.	$\frac{XO}{XO}$	$\frac{X}{O}$

Bei vollständigem Ausfall der Reduktion können natürlich auch hier nur Weibchen erzeugt werden (XO). Bei haploider Parthenogenese würden, die Möglichkeit zu dieser in der betreffenden Gruppe vorausgesetzt, 50 % der Eier²⁾ (die nach Typus I und III gereiften) Weibchen ergeben (XO), 50 % (die nach Typus II und IV gereiften) würden wahrscheinlich infolge gänzlichen Fehlens von Geschlechtschromosomen absterben. Bei diploider Parthenogenese infolge Verschmelzung des zweiten Richtungskörpers mit dem Eikern erhielten wir: bei Typus I Männchen ($X + X = 2X$), bei Typus III und IV Weibchen ($X + O = 1X$), bei Typus II lebensunfähige Individuen ($O + O = O$)³⁾. Bei diploider Parthenogenese infolge Regulation der Chromosomenzahl nach erfolgter Reduktion erhielten wir: bei Typus I und III Männchen ($X + X = 2X$), bei Typus II und IV lebensunfähige Individuen ($O + O = O$).

2) Es sei hier angenommen, daß alle vier Typen gleichzeitig vorkommen, daß also bald die erste, bald die zweite Reifungsteilung die Reduktionsteilung ist.

3) Goldschmidt (1917, 1920) meint, daß bei sekundärer Verschmelzung des Richtungskerns mit dem Eikern „ein solches parthenogenetisches Ei genau den mütterlichen Chromosomensatz hätte und deshalb weiblich sein müsse“. Dies wäre indessen nur dann richtig, wenn immer die zweite Reifungsteilung die Reduktionsteilung wäre (Typus III und IV). Bei den einzigen bisher genau untersuchten Tieren mit weiblicher Heterogametrie, den Schmetterlingen, ist aber nach Seilers Untersuchungen (1917) die erste Reifungsteilung die Reduktionsteilung (Typus I und II). Es würden somit bei

Schließlich noch einige Worte über die Entstehung von Männchen aus befruchteten und von Weibchen aus unbefruchteten Eiern bei der Honigbiene. P. Hertwig hebt hervor, „daß selbst Nachtsheim (1917) die „Möglichkeit der Entstehung von Männchen aus befruchteten Eiern von *Apis mellifica*“ zugibt“. „Es müßte demnach“, so fährt sie fort, „wenn man nicht zu gewagten Hilfhypothesen greifen will, sowohl haploide als wie diploide Männchen und Weibchen geben, und es erscheint mir unwahrscheinlich, daß sich die zwei Arten äußerlich gar nicht von einander unterscheiden lassen sollten.“ Ich muß demgegenüber betonen, daß ich die Möglichkeit der Entstehung von Männchen aus befruchteten Bieneneiern, also diploider Drohnen, zwar immer (1913, 1915, 1917) zugegeben, aber immer nur als einen — wenigstens heutzutage — anormalen Vorgang betrachtet habe. „Es müßte“, so sagte ich 1915, „ein Defekt des Chromosoms bzw. der Chromosomen, die Träger der Erbfaktoren für das Geschlecht sind, genügen, um die Entstehung eines Weibchens aus dem befruchteten Ei unmöglich zu machen.“ Seither haben wir durch Bridges das Phänomen der „Non-disjunction“ kennen gelernt. Wenn bei der Reifung eines Bieneneies anormalerweise die beiden Geschlechtschromosomen nicht getrennt werden und beide in den Richtungskörper geraten, so hat ein solches Ei, falls es besamt wird, nur ein X, muß also trotz Besamung ein Männchen liefern, und zwar ein diploides Männchen. Gleichzeitig eröffnet uns die „Non-disjunction“ auch das Verständnis für die Entstehung von Weibchen aus unbefruchteten Bieneneiern: Werden die beiden Geschlechtschromosomen nicht getrennt und bleiben im Ei, so muß ein solches Ei, mag es besamt werden oder unbesamt bleiben, ein Weibchen liefern, bei Besamung ein diploides mit 3 X, bei Nichtbesamung ein haploides mit 2 X. Daß sich die haploiden Männchen und Weibchen einerseits und die diploiden Männchen und Weibchen andererseits äußerlich irgendwie unterscheiden, ist sehr wohl möglich, ja auch mir wahrscheinlich. Welcher Art aber diese Unterschiede sind, können wir doch erst dann feststellen, wenn wirklich einmal diploide Bienenmännchen und haploide Bienenweibchen gefunden werden, bisher kennen wir sie nur in der Theorie!

Neuerdings werden Angaben von Onions (1912, 1914) viel zitiert, der beobachtet haben will, daß bei der Kapbiene sehr häufig begattungsunfähige Arbeiterinnen zur Eiablage schreiten, und aus diesen unbesamten Eiern sollen Arbeiterinnen und Königinnen, ausnahmsweise auch Drohnen, hervorgehen. Auch für Ameisen ist ja Derartiges wie-

den Schmetterlingen diploid-parthenogenetische Weibchen entstehen nur bei Ausfall der Reduktion. Bei Verschmelzung des zweiten Richtungskörpers mit dem Eikern erhielten wir teils Männchen, teils lebensunfähige Individuen, und das gleiche wäre der Fall bei Regulation der Chromosomenzahl nach Reduktion.

Anm. bei der Korrektur. Seiler (1921) beschreibt bei *Fumea casta* und bei *Talaeoporia tubulosa* Embryonen ohne X-Chromosom und nimmt an, dass daraus Weibchen entstehen. Den Beweis, daß derartige Embryonen sich normal weiterentwickeln und lebensfähige Weibchen liefern, betrachte ich indessen noch nicht als erbracht.

derholt behauptet worden. Ich stehe allen diesen Angaben mit großer Skepsis gegenüber, zumal da die mit den nötigen Vorsichtsmaßregeln zur Klärung dieser Frage eigens angestellten Experimente negative Resultate gezeitigt haben. Immerhin ist es möglich, daß gewisse Bienen- und Ameisenrassen existieren, bei denen eine Tendenz zur Abänderung des Mechanismus der Eireifung (z. B. Ausfall der Reduktion) besteht, die die Entstehung von Weibchen aus befruchteten Eiern im Gefolge hat. Zytologische Untersuchungen an solchen Rassen wären sehr erwünscht.

Goldschmidt erwägt sogar neuerdings (1920) allen Ernstes die Möglichkeit, ob nicht doch an der Dickelschen Theorie, daß die Arbeiterinnen das Geschlecht der Bienenbrut durch verschiedene Sekrete in bestimmte Richtung zu lenken vermögen, etwas Wahres sei. Anlaß geben ihm dazu seine Beobachtungen über zygotische Intersexualität bei *Lymantria* und über Umwandlung von weiblich sein sollen den Keimen dieses Schmetterlings in männliche. „Im Hinblick auf jene Tatsachen“, so meint er, „wäre es daher gar nicht so erstaunlich, wenn den Arbeiterinnen der Bienen eine analoge Fähigkeit zukäme, nämlich durch besondere Beschaffenheit des Futterbreies entweder die Reaktionsgeschwindigkeit des männlichen Enzymes zu steigern, oder . . . die Differenzierungsgeschwindigkeit der Organe zu verschieben oder gar direkt den Chemismus des Körpers umzuändern und somit ebenso männliche Bienen aus befruchteten, also weiblichen, Eiern zu erziehen, wie wir männliche Schwammspinner durch abnorme quantitative Kombinationen der Geschlechtsenzyme aus weiblich bestimmten Eiern erziehen.“ Zugegeben auch, daß die höchst wertvollen und interessantesten Untersuchungen Goldschmidts über Intersexualität uns manches heute in völlig neuem Lichte erscheinen lassen, hier scheint mir aber doch ohne triftigen Grund Wasser auf die Mühle der Dickelianer gegossen zu werden. Goldschmidt erhielt durch die „abnorme quantitative Kombination der Geschlechtsenzyme“ aus weiblich bestimmten Eiern nicht nur Männchen, sondern intersexuelle Individuen jeglichen Grades. Weshalb treten denn bei den Bienen, falls die Arbeiterinnen einer solchen Umstimmung des Geschlechtes fähig sind, niemals intersexuelle Tiere auf? Weshalb vermögen die Arbeiterinnen nicht auch aus „Drohneiern“, d. h. unbefruchteten Eiern, die ja doch nach Goldschmidt ebenfalls männliche und weibliche Enzyme enthalten, weibliche Individuen zu erziehen? Kurz, der Vergleich Goldschmidts scheint mir nicht berechtigt zu sein, die Angaben Dickels und seiner Anhänger gewinnen durch ihn nicht im geringsten an Wahrscheinlichkeit.

Daß trotz einer Fülle von Arbeiten über die Fortpflanzung der Bienen und der Hymenopteren überhaupt noch manches Problem hier vorliegt, will ich nicht bestreiten. Das zeigen z. B. jetzt wieder die merkwürdigen Resultate von Whiting (1921) über Mosaik-Männchen aus befruchteten Eiern bei Wespen, deren ausführliche Darstellung noch

aussteht. Whiting kreuzte eine Schlupfwespe (*Hadrobracon*) mit orangefarbenen Augen mit einer solchen mit schwarzen Augen. Schwarz ist dominant über orange. Heterozygote Weibchen, deren Begattung verhindert wird, produzieren nur männliche Nachkommenschaft, und zwar 50 % schwarzäugige und 50 % orangeäugige Männchen (personifizierte Gameten!). Werden orangeäugige Männchen mit schwarzäugigen Weibchen gepaart, so sind alle F_1 -Individuen schwarzäugig. Bei der reziproken Kreuzung sind die diploiden F_1 -Weibchen schwarzäugig, die haploiden F_1 -Männchen orangeäugig, eine Vererbung übers Kreuz, die an die geschlechtsgebundene Vererbung erinnert — Whiting nennt sie „sex-linkoid“ —, ohne daß aber hier eine Lokalisation des Faktors für orange im X-Chromosom angenommen werden darf. Außerdem entstanden nun aber bei der letztgenannten Kreuzung auch einige schwarzäugige Männchen. Sie müssen aus besamten Eiern hervorgegangen sein. Die nächstliegende Annahme ist die, daß diese Männchen diploid gewesen sind. Sie müßten dann für schwarz heterozygot gewesen sein und „schwarze“ und „orangene“ Spermien in gleicher Zahl geliefert haben. Das war indessen niemals der Fall. Entweder enthielten alle Spermien eines solchen Ausnahmismännchens den Faktor für schwarz, oder aber es besaßen alle den Faktor für orange. Die Kreuzung eines solchen schwarzäugigen Männchens mit einem orangeäugigen Weibchen ermöglichte unschwer diese Prüfung. Whiting zieht daraus den Schluß, daß auch die aus den besamten Eiern hervorgegangenen Männchen haploid, und daß ihre Gonaden bald väterlichen, bald mütterlichen Ursprungs sind. Die Tiere sind reine Männchen, aber Mosaik-Männchen, einzelne Teile stammen von der Mutter, andere vom Vater her. Wir müßten also annehmen, daß auf die Besamung der Eier keine Vereinigung des weiblichen und des männlichen Vorkernes erfolgte, Eikern und Spermakern entwickelten sich jeder für sich, „parthenogenetisch“, weiter, und alle Abkömmlinge des ersteren erhielten natürlich die mütterlichen, alle Abkömmlinge des letzteren die väterlichen Eigenschaften. Mit einer solchen selbständigen Weiterentwicklung eines oder mehrerer Spermakerne hat ja bereits Morgan bei seiner Theorie der Entstehung der Zwitterbienen gerechnet. Die Beobachtungen Whittings scheinen für eine derartige Möglichkeit zu sprechen.

Nachtrag bei der Korrektur.

Erst jetzt wird mir eine im vorigen Jahre erschienene Arbeit von G. Jegen bekannt, betitelt „Zur Geschlechtsbestimmung bei *Apis mellifica*“. Da die Ausführungen des Verfassers geeignet sind, in die viel diskutierte Frage aufs neue Verwirrung zu bringen, möchte ich zu den Untersuchungen noch kurz Stellung nehmen.

Jegen behauptet: 1. Drohnen von drohnenbrütigen Königinnen und eierlegenden Arbeiterinnen, also aus sicher unbefruchteten Eiern hervorgegangene haploide Drohnen, sind zeugungsunfähig. 2. Drohnen

normal begatteter Königinnen sind im Gegensatz zu den eben genannten diploid. Es findet in der Spermatogenese eine Reduktionsteilung statt, es werden zwei Sorten von Spermien gebildet, weibchenbestimmende und männchenbestimmende, von denen die letzteren wahrscheinlich ein X-Chromosom erhalten. Aus diesen vermeintlichen Beobachtungen werden folgende theoretischen Folgerungen gezogen: Alle Nachkommen einer normalen Bienenkönigin entstehen aus befruchteten Eiern. Ob Männchen oder Weibchen sich entwickeln, hängt von dem zur Befruchtung kommenden Spermium ab. Die männchenbestimmenden Spermien sind vermutlich nur unter gewissen äußeren Bedingungen — Bedingungen, die nur zur Zeit der Drohneneiablage gegeben sind — aktiv. Das Fehlen von Beobachtungen über Befruchtungsvorgänge im Drohnenei ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß „das männlich determinierende Sperma sehr viel rascher wirkt“, die Befruchtungsvorgänge, so meint Jegen, könnten sich hier früher und in kürzerer Zeit vollziehen.

Ad. 1. Der von Jegen behauptete Unterschied zwischen normalen und „anormalen“ Drohnen existiert nicht. Da sich Drohnen von drohnenbrütigen Königinnen und Drohnenmütterchen in der Regel in Arbeiterinnenzellen entwickeln, sind sie allerdings kleiner als normale Drohnen und häufig mehr oder weniger verkümmert. Die engen Zellen machen ihnen die volle Entfaltung ihrer Organe unmöglich, speziell die Hoden werden in ihrer Entwicklung behindert. Aber diese Entwicklungshemmung und -störung ist lediglich eine Folge der Milieueinwirkung. Würde Jegen „anormale“ Drohnen untersuchen, die sich in ihrem normalen Milieu, d. h. in Drohnenzellen, entwickelt haben, so würde er nicht den geringsten Unterschied finden. Von einer Sterilität derartiger Drohnen oder auch nur von herabgesetzter Fruchtbarkeit kann gar keine Rede sein. Es läßt sich jederzeit der Nachweis führen, daß sie ebenso zeugungsfähig sind wie jede „normale“ Drohne.

Ad. 2. Die Angaben Jegens über die Samenreifung normaler Drohnen sind ebenfalls irrig, wenigstens soweit sie sich auf Reduktion und Geschlechtschromosomen beziehen. Ob die kleineren Spermatozoen, die sogenannten Richtungskörper, nicht zugrunde gehen, wie Jegen im Gegensatz zu Meves und anderen behauptet, ist eine Frage, zu der ich nicht so kategorisch Stellung nehmen kann, da ich das Schicksal dieser kleinen Spermatozoen nicht an eigenen Präparaten verfolgt habe. Im Hinblick auf die übrigen Befunde Jegens erscheint mir aber auch diese Angabe wenig wahrscheinlich.

Nachdem sich die Prämissen als falsch erwiesen haben, erübrigt es sich, die theoretischen Folgerungen Jegens — betreffend die mysteriöse Reaktionsfähigkeit der männchenbestimmenden Spermien und den nicht weniger mysteriösen Befruchtungsmodus dieser Spermien — einer weiteren Kritik zu unterziehen. Sollte der vorläufigen Mitteilung Jegens die ausführliche Arbeit noch folgen, so werde ich gelegentlich der Veröffentlichung im Gange befindlicher Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie der Honigbiene auf seine Angaben nochmals zurückkommen.

Literaturverzeichnis.

- Armbruster, L. 1913. Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden (*Osmia cornuta* Latr.). Beiträge zur Geschlechtsbestimmungsfrage und zum Reduktionsproblem. Arch. f. Zellforsch., Bd. 11.
- , —. 1916. Zur Phylogenie der Geschlechtsbestimmungsweise bei Bienen. Zugleich ein Beitrag zur Erforschung der Parthenogenese sowie der Stammesgeschichte der Bienen. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 40.
- , —. 1919. Bienezüchtungskunde. Versuch der Anwendung wissenschaftlicher Vererbungslehren auf die Züchtung eines Nutztieres. I. Teil. Leipzig u. Berlin 1919.
- Armbruster, L., Nachtsheim, H., u. Roemer, Th. 1917. Die Hymenopteren als Studienobjekt azygoter Vererbungserscheinungen. Experimentum crucis theoriae Mendelianae. Zeitschr. f. induct. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 17.
- Boveri, Th. 1905. Zellenstudien, Heft V. Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jena.
- , —. 1915. Über die Entstehung der Eugsterschen Zwitterbienen. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 41.
- Brauer, A. 1894. Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von *Artemia salina*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43.
- Buchner, P. 1911. Die Reifung des Seesterneies bei experimenteller Parthenogenese. Arch. f. Zellforsch., Bd. 6.
- Doneaster, L. 1906a. On the maturation of the unfertilized egg and the fate of the polar bodies in the *Tenthredinidae* (Sawflies). Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. 49.
- , —. 1906b. Spermatogenesis of the Hive Bee (*Apis mellifica*). Anat. Anz., Bd. 29.
- , —. 1907a. Gametogenesis and fertilisation in *Nematus ribesii*. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. 51.
- , —. 1907b. Spermatogenesis of the Honey Bee. Anat. Anz., Bd. 31.
- , —. 1909. Gametogenesis of the Sawfly *Nematus ribesii*. A correction. Nature, Vol. 82, Science, Vol. 31.
- , —. 1910, 1911, 1916. Gametogenesis and sex-determination in the Gall-fly, *Neuroterus lenticularis* (*Spathogaster baccarum*). Parts I—III. Proc. Roy. Soc., B, Vol. 82, 83, 89.
- Fries, W. 1910. Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von *Branchipus Grubei* und der parthenogenetischen Generationen von *Artemia salina*. Arch. f. Zellforsch., Bd. 4.
- Goldschmidt, R. 1917. On a case of facultative parthenogenesis in the gipsy-moth *Lymantria dispar* L. With a discussion of the relation of parthenogenesis to sex. Biol. Bull., Vol. 32.
- , —. 1920. Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre II. Die Spermatogenese eines parthenogenetischen Frosches nebst Bemerkungen zur Frage, welches Geschlecht bei den Amphibien des heterozygotische ist. Arch. f. Zellforsch., Bd. 15.
- , —. 1920. Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin.
- Granata, L. 1909. Le divisioni degli spermatoцитi di *Xylocopa violacea* L. Biologica (Torino), Vol. 2.
- , —. 1913. Ancora sulle divisioni degli spermatoцитi di *Xylocopa violacea* L. Monit. Zool. Ital., Anno 24.
- Hertwig, O. 1890. Experimentelle Studien am tierischen Ei. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 17.
- , —. 1920. Allgemeine Biologie. 5. Aufl. Jena.
- Hertwig, Paula. 1920. Abweichende Form der Parthenogenese bei einer Mutation von *Rhabditis pellio*. Eine experimentell cytologische Untersuchung. Arch. f. mikr. Anat., Festschr. f. O. Hertwig.

- Hertwig, Paula. 1920. Haploide und diploide Parthenogenese. Biol. Zentralbl., Bd. 40.
- Hertwig, R. 1912. Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Centralbl., Bd. 32.
- Jegen, G. 1920. Zur Geschlechtsbestimmung bei *Apis mellifica*. Festschr. für Zschokke. Basel 1920.
- Kostanecki, K. 1911. Über parthenogenetische Entwicklung der Eier von *Mactra* mit vorausgegangener oder unterbliebener Ausstoßung der Richtungskörper. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 78, Abt. II.
- Krüger, Eva. 1913. Fortpflanzung und Keimzellenbildung von *Rhabditis aberrans*, nov. sp. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 105.
- Lams, H. 1908. Les divisions des spermatocytes chez la fourmi (*Camponotus herculeanus* L.). Arch. f. Zellforsch., Bd. 1.
- Mark, E. L., a. Copeland, M. 1906. Some stages in the spermatogenesis of the Honey Bee. Proc. Amer. Acad. Arts Sc., Vol. 42.
- , —, —, —. 1907. Maturation stages in the spermatogenesis of *Vespa maculata* L. Proc. Amer. Acad. Arts Sc., Vol. 43.
- Meves, F. 1904. Über „Richtungskörperbildung“ im Hoden von Hymenopteren. Anat. Anz., Bd. 24.
- , —. 1907. Die Spermatocyteinteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 70.
- Meves, F. u. Duesberg, J. 1908. Die Spermatocyteinteilungen bei der Hornisse (*Vespa crabro* L.). Arch. f. mikr. Anat., Bd. 71.
- Morgan, Th. H. 1905. An alternative interpretation of gynandromorphous insects. Science, N.S. Vol. 21.
- , —. 1909. Hybridology and gynandromorphism. Amer. Natur., Vol. 43.
- Nachtsheim, H. 1913. Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Arch. f. Zellforsch., Bd. 11.
- , —. 1915. Entstehen auch aus befruchteten Bieneneiern Drohnen? Eine Kritik der Anschauungen O. Dickels über die Geschlechtsbestimmung bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene. Biol. Centralbl., Bd. 35.
- , —. 1919. Zytologische und experimentelle Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus apatris* (Korsch.). Arch. f. mikr. Anat., Bd. 93, Abt. II.
- Oehninger, Maria. 1913. Über Kerngrößen bei Bienen. Verh. d. Phys.-Med. Ges. zu Würzburg, N.F. Bd. 42.
- Onions, G. W. 1912. South African "fertile worker-bees". Agricult. Journ. of the Union of South Africa, Vol. 3.
- , —. 1914. South African "fertile" worker-bees. Agricult. Journ. of the Union of South Africa, Vol. 7.
- Packard, C. 1918. The effect of radium radiations on the development of *Chaetopterus*. Biol. Bull., Vol. 35.
- Petrunkewitsch, A. 1901. Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 14.
- , —. 1902. Die Reifung der parthenogenetischen Eier von *Artemia salina*. Anat. Anz., Bd. 21.
- , —. 1903. Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 17.
- Schrader, F. 1920. Sex determination in the white fly (*Trialeurodes vaporariorum*). Journ. of Morph., Vol. 34.

- Seiler, J. 1917. Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungsl., Bd. 18.
- , —. 1921. Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. II. Die Chromosomenzyklen von *Fumea casta* und *Talaeporia tubulosa*. „Non-disjunction“ der Geschlechtschromosomen. Arch. f. Zellforsch., Bd. 16.
- Whiting, P. W. 1921. The production of mosaic males from fertilized eggs in Hymenoptera. Anat. Record, Vol. 20, p. 210 (nur Vortragsbericht).

Referate.

Hermann Klaatsch: Der Werdegang der Menschheit und die Entstehung der Kultur.

Nach dem Tode des Verfassers herausgegeben von Dr. A. Heilborn. Mit 58 teils farbigen Tafeln und Beilagen und zahlreichen Abbildungen im Text. Berlin, Leipzig, Wien, Stuttgart. Deutsches Verlagshaus Bong & Co. 1920.

Der Verfasser des vorliegenden Werkes, der Breslauer Anthropologe H. Klaatsch, hat die letzten Jahrzehnte seines Lebens dem Studium der Urgeschichte der Menschheit gewidmet. Er war in hervorragender Weise an den Ausgrabungen, besonders in Südfrankreich beteiligt, kannte auch aus eigener Anschauung die meisten übrigen Fundstätten und das in Museen aufbewahrte prähistorische Material und hatte auf Forschungsreisen ausgedehnte Untersuchungen über niedere Völkerrassen, namentlich die Australneger angestellt. Und so war er wie wenige andere berufen eine Urgeschichte der Menschheit zu schreiben. Der Text des Werks war schon vor Ausbruch des Krieges fertiggestellt. Doch war es dem vor 5 Jahren verstorbenen Verfasser nicht mehr vergönnt, die Drucklegung zu erleben. Daher hat einer seiner Freunde, Dr. A. Heilborn, die Mühe der Veröffentlichung auf sich genommen und den Text durch einige inzwischen notwendig gewordene Zusätze erweitert.

In den ersten Kapiteln behandelt der Verfasser die sich in der Anatomie ausdrückenden verwandtschaftlichen Beziehungen des Menschen zu den übrigen Wirbeltieren, besonders den anthropoiden Affen. Er hebt dabei mehr als es gewöhnlich geschieht, die Tatsache hervor, daß der Mensch trotz der von ihm erreichten hohen Entwicklungsstufe sich viele ursprüngliche Charaktere und daher eine große Anpassungsfähigkeit bewahrt habe. Als solche ursprüngliche Charaktere hebt Klaatsch die Fünffingrigkeit seiner Extremitäten und den für ein Säugetier wenig spezialisierten Bau des Gebisses hervor, beides Charaktere, die auch bei den menschenähnlichen Affen eine einseitige Entwicklung erfahren hätten, durch welche ihnen eine höhere Entwicklung unmöglich gemacht worden sei. Im Gebiß der Anthropoiden seien die Eckzähne in einer an Raubtiere erinnernden Weise vergrößert worden. Dies habe eine starke Entfaltung der Kaumuskulatur und diese wieder die Ausbildung gewaltiger Muskelleisten am Schädel zur Folge gehabt, durch welche das Wachstum des Hirns beeinträchtigt worden sei. Die Extremitäten der Anthropoiden wie auch der übrigen Affen seien einseitig an das Baumleben angepaßte Greiforgane geworden. Daher die enorme Verlängerung der vorderen Extremitäten, die mehr oder minder ausgesprochene Verkümmern des Daumens, wodurch die Hand die Fähigkeit verloren habe sich zu dem vielgestaltigen Werkzeug zu vervollkommen, wie es die menschliche Hand ist. Durch die Umbildung des Fußes zu einem Greiffuß sei der für die Menschwerdung so wichtige aufrechte Gang behindert worden. Klaatsch faßt daher die lebenden Anthropoiden nicht als Urformen auf, sondern als Abkömmlinge menschenähnlicherer Urformen, die in einseitige Entwicklungsbahnen geraten sind.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Nachtsheim Hans

Artikel/Article: [Sind haploide Organismen \(Metazoen\) lebensfähig? 459-479](#)