

B. h. 50.
UNIVERSITAS TARTUENSIS
1632
FCA - 14294

From Prof. Bidder
Jesuitengasse
A. Verf.

DIE
PARTHENOGENESIS

UND IHR
VERHÄLTNISS ZU DEN ÜBRIGEN ZEUGUNGSARTEN
IM
THIERREICH.

VON
DR. GEORG SEIDLITZ
IN DORPAT.

DER VERSAMMLUNG
DEUTSCHER NATURFORSCHER UND ÄRZTE
ZU IHREM 50 JÄHRIGEN BESTEHEN
GEWIDMET.



LEIPZIG,
VERLAG VON E. BIDDER.
1872.

DIE
PARTHENOGENESIS

UND IHR

VERHÄLTNISS ZU DEN ÜBRIGEN ZEUGUNGSARTEN

IM

THIERREICH.

VON

DR. GEORG SEIDLITZ

IN DORPAT.

DER VERSAMMLUNG
DEUTSCHER NATURFORSCHER UND ÄRZTE
ZU IHREM 50 JÄHRIGEN BESTEHEN
GEWIDMET.



II Bk. 50.

LEIPZIG,
VERLAG VON E. BIDDER.

1872.

Alle Rechte vorbehalten.

Die Verlagshandlung.



Tartu Ülikooli Raamatukogu

i 204986953

„Die Entwicklungsgeschichte ist der wahre Lichtträger für Untersuchungen über organische Körper. Bei jedem Schritt findet sie ihre Anwendung und alle Vorstellungen, die wir von den gegenseitigen Verhältnissen der organischen Körper haben, werden den Einfluss unserer Kenntniss der Entwicklungsgeschichte erfahren.“ Dieser vor 44 Jahren gethane Ausspruch unseres hochverehrten Altmeisters C. E. v. Baer hat sich in der glänzendsten Weise erfüllt und erfüllt sich noch täglich; denn seitdem hat die Erweiterung der Kenntnisse auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte viele ganz gewaltige Umwälzungen in den Vorstellungen der Naturforscher über die Beziehungen der organischen Körper zu einander herbeigeführt. Eine dieser Umwälzungen, die ein lange als unumstösslich geltendes Gesetz durch die Entdeckung neuer Thatsachen erfuhr, soll in Nachstehendem näher erörtert werden.

Der Satz, dass ein von einem weiblichen Individuum geliefertes Ei sich ohne Befruchtung durch männlichen Samen nicht weiter entwickeln könne, stand einst ebenso unangefochten fest, als ihrer Zeit z. B. die Pflanzennatur der Korallen oder die Erschaffung und Unveränderlichkeit der Arten. Zwar lagen schon aus dem vorigen Jahrhundert genaue Beobachtungen von gewissenhaften Forschern vor, die das Gegentheil bewiesen, allein sie wurden dem Dogma zu Liebe als „nicht genügend verbürgt“ bei Seite geschoben. So antwortete z. B. der berühmte Reaumur einem Italiener Castellet, der ihm seine Beobachtungen an Seidenschmetterlingen mittheilte, die als Jungfrauen entwickelfähige Eier gelegt hatten, — ganz kurz: „ex nihilo nihil fit“, und damit war die Sache abgethan. Der

Italiener, der seine Experimente auf's Sorgfältigste wiederholte und immer zu demselben Resultate kam, sah sich zuletzt genöthigt um seine Beobachtung mit dem Ausspruch einer Autorität wie Reaumur ¹⁾ in Einklang zu bringen, seine Zuflucht zu einer unmöglichen Hypothese zu nehmen: die Versuchsthiere, sagte er, hätten sich wohl schon als Raupen begattet, und endlich wollte er solches sogar selbst gesehen haben. Die übrigen an Schmetterlingen wahrgenommenen Fälle von Entwicklungsfähigkeit unbefruchteter Eier waren allerdings nur gelegentlich beobachtete, und durften daher eher als „ungenügend constatirt“ bei Seite geschoben werden, — obgleich Autoritäten wie die eines Pallas dafür eintraten, — dagegen waren an Crustaceen schon 1755 vom scharfsinnigen Schäffer sehr genaue Beobachtungen der männerlosen Fortpflanzung gemacht und zwar sowohl am sogenannten Wasserfloh (*Daphnia*) als auch an *Apus cancriformis* und *productus*. Alle diese wohl erforschten Thatsachen wurden, wie gesagt, lange Zeit unbeachtet gelassen, weil sie sich mit der Lehre von der Nothwendigkeit einer Befruchtung des Eies nicht vertrugen. Und doch betrafen dieselben nicht etwa besonders seltene Naturobjecte, sondern ganz häufige Thiere, die jedem Forscher zur Wiederholung der Beobachtung zugänglich sind. Erst unserem an überraschende Entdeckungen mehr gewöhnten Jahrhundert war es vorbehalten die Frage zum Abschluss zu bringen.

Es ist hauptsächlich Siebold's Verdienst die „Parthenogenese ²⁾“, so nannte er die männerlose Fortpflanzung durch Eier, endlich zur unbestrittenen Anerkennung ³⁾ gebracht zu haben.

¹⁾ Derselbe Reaumur hatte bekanntlich die vom Schiffsarzt Peyssonel 1725 gemachte Entdeckung, dass die Korallen Thiere seien, nicht veröffentlicht „um den Namen des Mannes, der eine so wunderliche Idee gehabt, zu schonen.“

²⁾ Der Name — im Gegensatz zu Gynaekogenese, wie die Fortpflanzung nach erfolgter Befruchtung heisst, — war früher von Owen weniger bezeichnend zur Benennung der monogenen Zeugung gebraucht worden. Vergl. weiter unt. d. Uebersicht der Zeugungsarten.

³⁾ Dennoch treten noch von Zeit zu Zeit einige Zweifler auf. Zwar beruhen deren Einwürfe meist nur auf Unkenntniss der hierhergehörigen

Nachdem er noch 1848 die Annahme einer solchen aus theoretischen Gründen bekämpft hatte, ging er nochmals daran, die betreffenden Erscheinungen zu prüfen, und zwar auf dem sicheren Wege der Beobachtung: um die immer wiederauftauchenden Behauptungen von jungfräulicher Zeugung durch's Experiment endgültig zu widerlegen. — Allein ganz wider Erwarten war das Resultat ¹⁾ ein entgegengesetztes, indem sich das wirkliche Vorkommen wahrer Parthenogenesis ergab. Zwar konnte er damals noch nicht alle der älteren Beobachtungen durch wiederholte Versuche bestätigen, dafür aber wurden neue unumstössliche Beweise für dieselbe gefunden. Besonders bot die von Dr. Dzierzon aufgestellte Hypothese der jungfräulichen Erzeugung der Drohnen, sowie die von ihm und Berlepsch energisch und wissenschaftlich betriebene Bienenzucht, Veranlassung und reiches Material zu Versuchen, und hier wurde der erste vollgültige wissenschaftliche Nachweis wahrer Parthenogenesis im Thierreich, sowohl durch Experimente als auch durch's Microscop geliefert.

Ehe wir näher auf diesen Nachweis eingehen, müssen wir uns zuerst darüber verständigen, was unter wahrer Parthenogenesis zu verstehen ist und welche Stellung dieselbe zu den übrigen Zeugungsarten einnimmt.

Alle elterlichen Zeugungsarten zerfallen in drei Hauptgruppen, Theilung, Knospenbildung oder Sprossung und

Thatsachen, (ein Beispiel liefert das Werk eines gewissen Herrn Plateau: *Etudes sur la Parthénogénèse* Gent 1868), doch kommen auch solche vor denen man nicht gerade diesen Vorwurf machen kann. So sagt z. B. der Entdecker der Parthenogenesis bei Chironomus: „Unsere Meinung (dass wir es mit echten Eiern zu thun haben) wird natürlich nichts verlieren, wenn es auch mit der Zeit bewiesen sein wird, dass auch in dem Thierreich keine Entwicklung ohne Befruchtung statt findet, d. h. dass die Fälle der Parthenogenesis nur Fälle der Selbstbefruchtung sind.“ Grimm: D. ungeschlechl. Fortpflanz. einer Chironomus-Art p. 13. *Mém. d. l'Acad. St. Petersb.*, 7 sér. XV. No. 8 1870.

¹⁾ Dasselbe wurde zuerst auf der 28ten Versammlung der deutschen Naturforscher und Aerzte zu Gotha mitgetheilt (Tageblatt No. 3 p. 28) und 1856 in dem Werk „Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen“, unter Einführung der Benennung, niedergelegt.

Keimbildung, von denen die letztere, nach der Beschaffenheit der Keime, in die Unterabtheilungen Sporenbildung und Eierbildung sich spaltet. Die Theilung besteht im Zerfall eines Individuums in zwei oder mehrere neue, die selbständig weiter wachsen und sich dann wieder theilen. Bei der Knospenbildung wachsen an der Körperoberfläche Vorragungen heraus, die zu neuen Individuen werden, einige Zeit noch durchaus Theile des Mutterkörpers bleiben, mit ihm gemeinschaftlich sich nähren, endlich aber sich ablösen, um eine selbständige Existenz zu beginnen. Bei einigen Thieren geht dieses Hervorwachsen neuer Individuen an beliebigen Stellen, bei anderen nur an bestimmten vor sich, so z. B. beim Bandwurm am hinteren Ende des Scolex, bei den polypenartigen Ammen der Hydromedusen auf der breiten Spitze der Strobila, bei den Korallenthierchen an bestimmten, je nach den Familien verschiedenen Punkten des Parenchyms, bei einigen Medusen in der verdauenden Höhle. Der Name „Knospung“ oder „Sprossung“ ist für diese Art der Fortpflanzung sehr bezeichnend, indem durch ihn die Aehnlichkeit mit der bei den Pflanzen so häufigen Vermehrungsweise betont wird. Wir sehen hier die kindlichen Individuen an der äusseren oder inneren Oberfläche des elterlichen Körpers entstehen und bis zu einem bedeutenden Grade der Ausbildung, oft sogar zeitlebens, mit demselben in Continuität bleiben. Anders ist es bei der Keimbildung. Hier bilden sich im Inneren des Körpers, meist in besonderen Organen, Wachstumsproducte (Keime), die schon sehr frühzeitig, auf der Entwicklungsstufe einfacher Zellen, abgelöst werden und eine gewisse individuelle Selbständigkeit erlangen. Sie entwickeln sich unter günstigen Bedingungen entweder ohne Weiteres, bald innerhalb bald ausserhalb des elterlichen Körpers, zu neuen Individuen, und heissen in diesem Falle Sporen, oder sie besitzen die Eigenthümlichkeit, von einer anderen, gleichzeitig und meist durch andere Individuen producirt, der selbständigen Entwicklung niemals fähigen Keimart, — den Spermatozoiden des männlichen Samens, — befruchtet werden zu können, meist sogar werden zu müssen,

ehe die Weiterentwicklung zu neuen Individuen erfolgt. Solche Keime heissen Eier. Die Spore also wird nie befruchtet und entwickelt sich stets allein, das Ei dagegen entwickelt sich in den allermeisten Fällen nur nach erfolgter Befruchtung durch das Sperma; da es aber einige Ausnahmen von dieser Regel giebt, kann man die Befruchtungsbedürftigkeit nicht als physiologisches Merkmal des Eies aufstellen, wohl aber die Befruchtungsfähigkeit, die allen wirklichen Eiern zukommt und allen Sporen abgeht. So kann z. B. dasselbe Ei einer Bienenkönigin entweder befruchtet als Arbeiter-Ei oder unbefruchtet als Drohnen-Ei gelegt werden und sich entwickeln, — ist also befruchtungsfähig, aber nicht befruchtungsbedürftig.

Nach der Zeit, in welcher im Laufe des individuellen Lebens die Fortpflanzung eintritt, können wir dieselbe in zwei Kategorien bringen: entweder sie tritt erst ein, nachdem das Individuum seinen individuellen Entwicklungsabschluss und die definitive Form, wenn auch nicht die grösste Wachsthumsvollendung erreicht hat, oder sie geschieht schon früher vor erlangter Formvollendung auf einer noch kindlichen Stufe des Organismus, die noch einer weiteren Entwicklung entgegensieht. Für die letztere Art der Fortpflanzung hat Baer bekanntlich die Benennung *Paedogenesis* eingeführt, während für die erstere bisher noch kein Name vorliegt. Da dieselbe lange Zeit für die allein regelrechte gehalten worden ist¹⁾, so schlage ich, zum Andenken an ähnliche Irrthümer auf anderen Gebieten, für sie den Namen *Orthogenesis*²⁾ vor.

Baer hat die Benennung *Paedogenesis* auf jede Fortpflanzung vor erreichter Formvollendung angewandt. Dieselbe zeigt sich einmal an Individuen, die einer individuellen Fortentwicklung, einer directen Erreichung der definitiven Formvollendung entgegensehen (Larven), dann aber auch an solchen, denen eine individuelle Entwicklung nicht weiter bevorsteht, und die daher die definitive Formvollendung der Art nicht direct, sondern nur

1) Die Fortpflanzungsfähigkeit galt früher z. B. in allen Fällen für ein sicheres Zeichen der vollendeten Entwicklung.

2) Nach Analogie von *orthodox* gebildet.

in ihren Kindern erreichen können (Ammen). Es scheint zweckmässig diese beiden Fortpflanzungserscheinungen nicht unter einem Namen zu vereinigen; indem wir daher die Benennung Paedogenesis auf die erstere, die Larvenvermehrung, beschränken, mag die zweite, die Ammenzeugung, als Trophogenesis ¹⁾ bezeichnet werden.

Jede der vier oben erörterten Zeugungsarten tritt nun sowohl orthogenetisch als auch pädogenetisch als auch (mit Ausnahme der Theilung) trophogenetisch auf. Während das orthogenetische Vorkommen aller vier Zeugungsarten (Theilung, Knospung, Sporenbildung und Eierbildung) schon seit längerer Zeit bekannt ist, kennt man die Trophogenesis erst seit 1819 (durch Chamisso) und näher seit 1842 (durch Steenstrup); das pädogenetische Auftreten aber der vier Zeugungsarten gehört zum Theil zu den neuesten Entdeckungen. Auf sehr jugendlicher Stufe kommt nur Theilung und Knospung vor, während pädogenetische Sporen- und Eierbildung nur den höheren Altersstufen angehören. Das zarteste Alter individueller Selbständigkeit, das es überhaupt giebt, ist das des Eies, und sogar hier haben wir schon Beispiele von Vermehrung durch Theilung, nämlich bei den Tubularien, während die früheste Knospung auf der Stufe des Embryo in den Eihäuten, z. B. bei Gyrodactylus und bei Bryozoen, bekannt ist. Als pädogenetische Sporenbildung ist dagegen die Vermehrungsweise der viviparen Blattläuse (Aphiden) und Gallmückenlarven (Cecidomyia) anzusehen; ja sogar von geschlechtlicher Paedogenesis haben wir Beispiele, und zwar sowohl von gynäkogenetischer als auch von parthenogenetischer. Ersteres liefern uns der mexicanische Axolotl (*Siredon pisciformis*) und der Alpensalamander (*Triton alpestris*), die sich beide schon im Larvenzustande geschlechtlich fortpflanzen. Nur unter günstigen Umständen entwickeln sie sich, durch Verlust der Larvenorgane (Kiemen), zur ausgebildeten Form, die man beim Axolotl früher sogar für eine andere Gattung (*Amblystoma*) hielt. Vielleicht gehört auch das merkwürdige

¹⁾ ἡ τροφός — die Amme.

Verhalten einiger Nereis-Arten, die sich später zu Heteronereis-Formen umwandeln ¹⁾, hierher. Für pädogenetische Parthenogenesis haben wir dagegen nur ein Beispiel in der Fortpflanzungsweise der später zu besprechenden Chermes-Arten. Trophogenetisch tritt am häufigsten die Knospenbildung auf (z. B. Cestoden, Salpen, Hydromedusen, Echinodermen, Nemertinen), seltener die Sporenbildung (z. B. bei den Redien und Cercarienschläuchen der Distomen), noch seltener geschlechtliche Zeugung (z. B. *Ascaris nigrovenosa*), während Theilung hier nicht vorzukommen scheint, und Parthenogenesis bisher noch nicht beobachtet wurde, aber wohl zu erwarten steht.

Die drei ersten Zeugungsarten, sowohl in ihrem orthogenetischen als ihrem pädogenetischen und trophogenetischen Vorkommen, fassen wir unter der Bezeichnung *monogene* oder *ungeschlechtliche* Zeugung zusammen, während die vierte als *digene* oder *geschlechtliche* bezeichnet wird. Die geschlechtliche Zeugung schlägt nun nach der Art der Weiterentwicklung der Keime zwei verschiedene Wege ein: entweder verbinden sich die beiden Keimarten, d. h. das Ei wird durch die Spermatozoiden befruchtet, oder sie verbinden sich nicht, d. h. das Ei entwickelt sich ohne Befruchtung zu einem neuen Individuum. Die erstere im ganzen Thierreich am weitesten verbreitete und bei den Wirbelthieren alleinige Zeugungsart heisst *Gynaekogenesis*, die letztere *Parthenogenesis*. Wir können also von wahrer Parthenogenesis nur dann sprechen, wenn ein geschlechtsreifes der Begattung fähiges weibliches Individuum, echte befruchtungsfähige Eier producirt, die sich ohne erfolgte Befruchtung zu neuen Individuen entwickeln. Während *Gynaekogenesis*, wie wir sahen, auch pädogenetisch und trophogenetisch vorkommt, kennt man echte Parthenogenesis bisher nur orthogenetisch und pädogenetisch. Folgende Tabelle stellt die Zeugungsarten dar, von denen Nr. 3 und 15 noch nicht beobachtet sind, aber nicht ausserhalb des Möglichen liegen.

¹⁾ Nach Malmgren und Claparède.

Uebersicht der Zeugungsarten.

A Theilung	a (1)	ortho- genetisch	b (2)	paedo- genetisch	c (3?)	tropho- genetisch	} Monogene Zeugung.
B Sprossung	a (4)	„	b (5)	„	c (6)	„	
C Keimbildung							
I Sporenbildung . .	a (7)	„	b (8)	„	c (9)	„	} Digene Zeugung.
II Eier und Sperma							
1. Gynaekogenesis	a (10)	„	b (11)	„	c (12)	„	
2. Parthenogenesis	a (13)	„	b (14)	„	c (15?)	„	} Digene Zeugung.

Nicht immer ist eine Thierart auf eine der besprochenen Zeugungsarten beschränkt, sondern sehr oft treten Combinationen verschiedener Vermehrungsweisen, sei's neben einander, sei's alternirend, bei ein und derselben Species auf. Dass zwei Zeugungsarten, z. B. Knospung neben Sporenbildung oder Knospung neben Eierbildung oder Theilung neben Sporenbildung, bei Individuen derselben Art auf der definitiven Formentwicklungsstufe, oder bei demselben Individuum neben einander vorkommen, ist bei den niederen Thieren, namentlich bei den Coelenteraten eine nicht seltene Erscheinung, und ergibt sich einfach als mehrseitige Wachsthumsbethätigung nach Erreichung der individuellen Ausbildung. Das Alterniren dagegen verschiedenartiger Generationen kommt dadurch zu Stande, dass sich bei manchen Thieren in die Entwicklung vom Embryo bis zur definitiven Form eine frühzeitige Vermehrung auf niederer Entwicklungsstufe einschleibt, und zwar entweder auf einer Entwicklungsstufe, die auch direct in die definitive Form sich umzuwandeln fähig ist (Larve) oder auf einer solchen, der diese Möglichkeit der individuellen Fortentwicklung abgeht, (Amme), so dass daher die definitive Species-Form nur von den Kindern erreicht werden kann. Die Vermehrung von Larven, mag dieselbe nun durch Theilung, Knospung, Sporenbildung oder geschlechtlich erfolgen, nennen wir, wie erwähnt, allein Paedogenesis (Baer) oder „Kindervermehrung“, die Fortpflanzung der Ammen dagegen Trophogenesis oder „Ammenzeugung“ und das Vorkommen der Ammenzeugung im Entwicklungs gange einer Species „Generationswechsel“, weil 2 oder

mehrere verschiedene Generationen, mit einander abwechselnd, den Zeugungskreis ausmachen. Die Trophogenese zeigt mit der Orthogenese darin Analogie, dass sie nach Abschluss der Formentwicklung des Individuums (Amme) erfolgt, und ist daher von Paedogenese wohl zu unterscheiden, wo die Entwicklung der Larvenform, wenn auch nicht bei dem proliferirenden Individuum, so doch bei Seinesgleichen möglich ist und meist regelmässig eintritt ¹⁾.

In fast allen bisher bekannten Fällen von echtem Generationswechsel, der im Thierreich sehr weit verbreitet ist, — nur bei Wirbelthieren und Gliederthieren (Arthropoden) kommt er nicht vor, — wechselt Gynaekogenese (als Zeugungsart der definitiven Speciesform) mit monogener Ammenzeugung, nur bei *Ascaris*

¹⁾ Auch die Bezeichnung „Generationswechsel“ (Metagenese) muss auf das Vorkommen echter Ammenzeugung (Trophogenese) im Zeugungskreis einer Art beschränkt werden, da hier allein mit der definitiven Speciesform eine andere Form (die Ammenform) abwechselt, die dadurch eine gewisse Selbständigkeit aufweist, dass sie sich niemals in die definitive Speciesform (durch Metamorphose) umwandeln kann, wie das bei jeder Larvenform wohl der Fall ist. Beim Vorkommen von Paedogenese wird der Zeugungskreis nur durch eine Form, nebst deren Metamorphosen, gebildet, beim echten Generationswechsel dagegen besteht er aus 2 oder 3 Formen (der definitiven Speciesform und 1 oder 2 Ammenformen), die nie durch Metamorphose in einander übergehen, obgleich sie bisweilen jede für sich Metamorphosen durchzumachen haben. Noch weniger als das Vorkommen von Paedogenese kann das von orthogenetischer Parthenogenese zum echten Generationswechsel gerechnet werden (vergl. z. B. Haeckel, Gen. Morph. II, p. 88—94, Metagenese), weil hier nicht einmal eine Larve als zweite generirende Form auftritt, sondern ein ausgebildetes Geschlechtsthier derselben definitiven Speciesform, die sich auch gynäkogetisch fortpflanzt.

Die Ammenzeugung kann man sich sehr wohl aus regelmässig alternirender Paedogenese, durch allmähliches Selbständigwerden (Verlust der Fähigkeit zur Metamorphose) der proliferirenden Larvenform (Uebergang der Larve in eine Amme), hervorgegangen denken. Aus diesem Grunde stellten wir in der tabellarischen Uebersicht der Zeugungsarten (s. oben) Orthogenese als ursprünglichste Form derselben in erste Linie, die als Einschleissel in den individuellen Entwicklungsgang zu betrachtende Paedogenese in 2. Linie, und die aus Paedogenese hervorgegangene Trophogenese in 3. Linie.

nigrovenosa¹⁾ ist die Ammenzeugung eine geschlechtliche, die Vermehrung der definitiven Form aber, wie es scheint, parthenogenetisch, während bei *Leptodera appendiculata*, einem in einer Schnecke (*Arion empiricorum*) lebenden Wurm, beide miteinander wechselnde Generationen sich gynäkogenetisch fortpflanzen. Endlich liegt auch bei dem von Haeckel bei einer Qualle (*Geryonia hastata*) entdeckten eigenthümlichen Generationswechsel, den er „Alloeogenesis“ genannt hat, eine geschlechtliche Ammenzeugung vor²⁾.

Für das Vorkommen von Paedogenesis im Zeugungskreise einer Art haben wir keine besondere Benennung, auch tritt dieselbe meist nicht regelmässig alternirend auf, sondern wiederholt sich ununterbrochen mehr oder weniger oft zwischen der mehr oder weniger selten zurückkehrenden orthogenetischen Gynaekogenesis (als der Zeugungsart der definitiven Speciesform) bis sie dieselbe zuletzt fast ganz oder ganz verdrängt. Bei den Blattläusen z. B. kehrt, nachdem den Sommer über Larven, durch viele Generationen hindurch, pädogenetisch Larven erzeugten, im Herbst die definitive zu Gynaekogenesis befähigte Speciesform wieder, bei einigen Gallmücken (*Cecidomyia*), deren Maden den ganzen Winter über in feuchtem Moder pädogenetisch Ihresgleichen erzeugen, verpuppt sich im Sommer die letzte Madengeneration und entwickelt sich zu Geschlechtsthieren, männlichen und weiblichen Gallmücken, die wieder befruchtete Eier produciren³⁾. Bei beiden, sowohl bei den

¹⁾ Dieser in der Lunge des Frosches lebende Eingeweidewurm aus der Familie der Ascariden (Spulwürmer), ist bisher nur in weiblichen Exemplaren beobachtet worden, die sich also wahrscheinlich parthenogenetisch fortpflanzen. Die Embryonen derselben entwickeln sich nach Leuckart's und Mecznikow's Beobachtung in feuchter Erde zu Rhabditis-ähnlichen Würmern, die sich geschlechtlich fortpflanzen, und deren Kinder, wieder in die Lunge des Frosches einwandernd, zu *Ascaris nigrovenosa* werden.

²⁾ Alloeogenesis (Haeckel) und Heterogenesis (Claus) wären somit gleichbedeutend und bezeichnen die geschlechtliche Ammenzeugung.

³⁾ Der einzige Unterschied zwischen der Paedogenesis bei den Blattläusen und der bei den Cecidomyiden besteht darin, dass die ersteren zu den Insekten mit unvollkommener Metamorphose gehören, ihre Larven

Blattläusen als auch bei den Cécidomyiden, lassen sich, durch Erhalten der nöthigen Bedingungen, die pädogenetischen Generationen beliebig lange künstlich fortsetzen (bei ersteren ist es bis auf 4 Jahre gelungen), während ihnen im Naturzustande eine Grenze durch den Wechsel der Jahreszeiten gesetzt zu sein scheint. Bei dem Axolotl dagegen ist die Paedogenesis, die hier nicht wie bei jenen monogen, sondern geschlechtlich und zwar gynäkogenetisch erfolgt, bereits so weit constant geworden, dass sie die orthogenetische Vermehrung vielleicht schon ganz verdrängt hat. Ebenfalls geschlechtlich aber parthenogenetisch ist die bei Chermes (einer Blattlaus) beobachtete Paedogenesis, die aber die Orthogenesis der Art nicht verdrängt hat, sondern mit derselben abwechselt, und zwar bei Chermes Abietis ganz regelmässig, bei Chermes Laricis weniger regelmässig.

Ein ähnliches Verhältniss wie die Trophogenesis und Paedogenesis nimmt im Zeugungskreise vieler Arten die orthogenetische Parthenogenesis ein. Regelmässig mit Gynaekogenesis der definitiven Speciesform wechselnd, sehen wir sie nur bei gewissen Hymenopteren und zwar nur bei Erzeugung des männlichen Geschlechtes, sonst kehrt die Gynaekogenesis entweder erst nach einer mehr oder weniger langen Reihe parthenogenetischer Generationen wieder (z. B. bei den Daphniden im Herbst) oder ist auch ganz durch Parthenogenesis verdrängt. Letzteres ist der Fall bei den männerlosen Colonien der Sackträger (Psychiden) und Phyllopoden (*Apus productus* u. *canceriformis*), bei den Gallwespen (Cynipiden), bei den meisten Rotiferen und bei *Ascaris nigrovenosa*, wo noch ein Generationswechsel mit geschlechtlicher Ammenzeugung hinzukommt.

Es sind gegenwärtig bereits so viele Fälle von Parthenogenesis bekannt ¹⁾, dass man die Erscheinung zum besseren

also den Geschlechtsthieren ähnlich sind, und keinen Puppenzustand durchzumachen haben, während die Gallmücken, zu den Dipteren, Insekten mit vollkommener Verwandlung, gehörend, wurmförmliche Larven haben, die sich während eines Puppenzustandes zum vollkommenen Insekt umwandeln.

¹⁾ Bisher nur bei Krebsen, Insekten, Räderthieren und einigen Würmern. Das von einem Beobachter bei einer Spinne wahrgenommene

Verständniss in mehrere Kategorien theilen muss. Wir geben zuerst eine tabellarische Uebersicht derselben:

Uebersicht der parthenogenetischen Zeugungsarten.

I. Exceptionelle Parthenogenesis. (15 Arten Schmetterlinge, 12 Arten Pflanzen.)

II. Regelmässige Parthenogenesis.

A) Gemischte Parthenogenesis

- a. ♂ u. ♀ in jeder Generation. (*Ascaris nigrovenosa*.)
- b. ♂ nur selten (im Herbst.) (*Daphniden*.)

B) Thelytokische Parthenogenesis.

- a. ♂ kommen in besonderen Colonien vor. (*Psychiden*, *Phyllopoden*.)
- b. ♂ unbekannt.

C) Arrhenotokische Parthenogenesis.

- a. Unbefruchtete ♀ legen nur im Nothfall Eier (*Apis*.)
- b. „ „ „ regelmässig Eier. (*Bombus*, *Nematus*, *Polistes*.)

I. Die exceptionelle Parthenogenesis tritt regellos hin und wieder auf, wenn zufällig Begattung ausbleibt, und kann unter günstigen Bedingungen mehrere Generationen hindurch unterhalten werden. Sie ist bisher an etwa 12 Arten Pflanzen¹⁾ und 15 Arten Schmetterlingen²⁾ mit mehr oder weniger Sicherheit beobachtet worden. Am wenigsten vereinzelt

Vorkommniss ist nicht mit genügender Sicherheit als Parthenogenesis constatirt. Der Wahrscheinlichkeit ihres Vorkommens bei Arachniden steht aber nichts im Wege.

¹⁾ Braun nennt als „zuverlässiger beobachtet“ folgende: *Cannabis sativa*, *Spinacia oleracea*, *Lychnis dioica*, *Mercurialis annua*, *Bryonia dioica*, *Datisca cannabina*, *Pistacia narbonensis*, *Cucurbita Melopepo* und *Citrullus*, *Urtica pilulifera*, *Ficus Carica*. Abh. d. Akad. d. Wiss. z. Berlin 1856 p. 316 u. 317.

²⁾ Gerstäcker führt folgende Schmetterlinge auf: *Sphinx ligustri*, *Smerinthus populi* und *ocellatus*, *Euprepia caja* und *villica*, *Sartornia*

steht sie beim Seidenspinner (*Bombyx Mori*) da, an dem, wie erwähnt, schon Castellet im vorigen Jahrhundert diese Erscheinung durch Experimente constatirte, die damals aber von Reaumur abgewiesen wurde. Gegenwärtig ist dieselbe in Südfrankreich und der Lombardei so häufig, dass die Seidenzüchter sie nach Jourdan's und Gasparin's Mittheilung ¹⁾ praktisch benutzen, und die Weibchen nur alle zwei Jahr zur Begattung zulassen, dazwischen aber jungfräuliche Eier (*graine vierge*) zur Zucht benutzen, die an Entwicklungsfähigkeit den befruchteten nicht nachstehen sollen. Wir haben hier ein Beispiel wie durch (in diesem Fall künstliche) Züchtung aus exceptioneller Parthenogenesis regelmässige werden kann. Das Geschlecht der Producte anlangend, sind hier Männchen und Weibchen ziemlich in gleicher Anzahl vertreten, doch scheint bei weiter fortgesetzter parthenogenetischer Züchtung auch hier schon Tendenz zu Thelytokie einerseits und Arrhenotokie andererseits sich zu zeigen, was uns das Hervorgehen dieser beiden extremen Formen aus gemischter Parthenogenesis erklärlich macht. Braun ²⁾ theilt nach Gaertner ³⁾ folgende Versuche mit: Girou erhielt von *Spinacia* durch parthenogenetische Samen mehr weibliche als männliche Pflanzen; die monöische *Urtica pilulifera*, welche nach Henschel reichlich Samen trug, ungeachtet die männlichen Blüthen vor der Entfaltung abgeschnitten wurden, soll bei Fortsetzung des Versuches bis zur fünften Generation die auffallende Erscheinung gezeigt haben, dass die Versuchspflanzen nach der Folge der Generationen immer weniger männliche Blüthen hervorbrachten, so dass schon in der 4. Generation das Versuchsexemplar fast ganz weiblich war. Dagegen erhielt

Polyphemus, *Gastropacha pini*, *quercifolia*, *potatoria* und *quercus*, *Liparis dispar* und *ochropoda*, *Orgyia pudibunda*, *Psyche apiformis*, *Bombyx mori*, Bronn's Klass. u. Ord. V. p. 166.

¹⁾ Comptes rend. T. 53, p. 1083, 1861 und *ibid.* T. 44, p. 291, 1857. Subul, Beitr. z. Parth. p. 233.

²⁾ Braun: Ueb. Parthenogenesis b. Pflanzen Abh. d. Akad. d. Wiss. z. Berl. 1856 p. 329.

³⁾ Gaertner: Beiträge zur Kenntniss d. Befruchtung 1844.

Bernhardi, der die Experimente mit dem Hanf bis zur 5. Generation fortsetzte:

bei der 1. Aussaat	10 ♀	und	10 ♂
„ „ 2.	7 „	„	8 „
„ „ 3.	7 „	„	12 „
„ „ 4.	5 „	„	16 „
„ „ 5.	2 „	„	15 „

Die fünfte Generation enthielt also bereits $7\frac{1}{2}$ mal so viel männliche als weibliche Pflanzen.

II. Regelmässige Parthenogenesis nennen wir diejenige jungfräuliche Zeugung, die in der Entwicklungsweise einer frei lebenden Art constant geworden ist und auch ohne künstliche Ausschliessung der Befruchtung regelmässig, sei es alternirend sei es ausschliesslich, erfolgt. Je nach dem Geschlecht der auf diesem Wege gezeugten Individuen, theilen wir die regelmässige Parthenogenesis in gemischte, d. h. sowohl Männchen als auch Weibchen liefernde, thelytokische, d. h. nur Weibchen liefernde, und arrenotokische, d. h. nur Männchen liefernde.

A. Die gemischte Parthenogenesis liefert entweder a) in jeder Generation sowohl Weibchen als auch Männchen, (die jedoch nicht zur Formvollendung gelangen, sondern sich trophogenetisch fortpflanzen: *Ascaris nigrovenosa*) ¹⁾ oder b) erst nach mehreren ausschliesslich weiblichen Generationen auch Männchen, die dann eine gynaeckogenetische Generation zur Folge haben. Dieses Verhältniss findet sich nicht selten bei den Daphniden, ²⁾ kleinen Krebschen, die auch Wasserflöhe genannt werden. Die Weibchen legen den ganzen Sommer über durch mehrere Generationen jungfräuliche Eier (sog. Sommereier), aus denen bloss Weibchen hervorgehen; erst im Herbst gehen aus denselben auch Männchen hervor, und die jetzt von den Weibchen producirt „Wintereier“ sind grösser,

¹⁾ Aehnlich verhält es sich vielleicht bei *Filaria medinensis*, von der ebenfalls nur Weibchen bekannt sind.

²⁾ Ausser der Gattung *Daphnia* sind ferner *Polyphemus oculus*, *Bythotrephes longimanus* und *Leptodora hyalina* zu nennen.

wahrscheinlich befruchtet und überdauern die raue Jahreszeit, um im nächsten Frühjahr eine neue jungfräuliche Generation zu liefern. Ganz ebenso verläuft die Fortpflanzung der Rädertiere (Rotatoria), die ebenfalls Sommer- und Wintereier legen, von denen die ersteren unbefruchtet sind und erst im Herbst neben den Weibchen auch Männchen liefern, durch deren Zuthun dann die Wintereier entstehen. Auszunehmen ist die Familie der Philodinäen, bei deren Arten man die Männchen überhaupt nicht kennt. Auch die von Grimm bei einer Chironomus-Art entdeckte Parthenogenesis liefert nach mehreren thelytokischen Generationen wahrscheinlich (wie Grimm vermuthet) im Herbst auch Männchen¹⁾. Eigenthümlich ist bei dieser Mücke, dass das Eierlegen während des Sommers und darauf der Tod schon erfolgt, ehe das Insekt die Puppenhülle sprengt. Es nähert sich diese Erscheinung daher einer Paedogenesis, ist aber doch keine solche, weil das Insekt seine Metamorphose bereits vollkommen durchgemacht hat und nur noch die Puppenhaut zu sprengen braucht um als Imago zu erscheinen. Ja es kommen nach Grimm sogar Fälle vor, wo das Insekt nur einen Theil seiner Eier vor dem Ausschlüpfen ablegt und dann als Imago hervorgeht. Die Sackträger-Weibchen legen ihre Eier unmittelbar nach dem Ausschlüpfen in die leere Puppenhaut, ein Eierlegen unmittelbar vor dem Ausschlüpfen kann uns daher nicht veranlassen bei Chironomus eine Paedogenesis zu sehen. Die Grenze zwischen Imago und Larve wird durch die vollendete Metamorphose bestimmt, nicht aber durch den Act des Ausschlüpfens²⁾. Im Herbst nun verlassen die Weibchen als vollkommene Insekten die Puppenhaut ohne ihre Eier vorher abzulegen und fliegen zum vermeintlichen Hochzeitsflug fort. Indess sind auch ihre Eier ohne Befruchtung entwicklungsfähig, da es Grimm gelang, sie ihnen abzunehmen und im

¹⁾ Da Grimm die Art nicht nennt, so lässt sich auch nicht sagen, ob das Männchen derselben bekannt ist.

²⁾ Dagegen muss zugegeben werden dass der vorliegende Fall uns andeutet, wie durch allmähliches Zurückrücken des Eierlegens in's Larvenleben echte Paedogenesis entstehen kann.

Wasser zu Larven zu züchten. Es liegt daher eben so nahe auch für die Imagines eine parthenogenetische Fortpflanzung anzunehmen, als eine Begattung mit Männchen, die Grimm nie auftreten sah, obgleich er doch zahlreiche Beobachtungen gemacht zu haben scheint. Vielleicht nahm er dieses auch nur darum an, weil er gegen Parthenogenesis im Allgemeinen ein nicht näher motivirtes Misstrauen hatte ¹⁾, und es könnte sich leicht herausstellen, dass wir es hier vielmehr mit reiner Thelytokie zu thun haben. Sollte sich dieses bestätigen, so könnten wir vermuthen, dass die fragliche Chironomus-Art auf dem besten Wege sei, eine ähnliche Fortpflanzungsweise zu erreichen, wie die von *Chermes Laricis* und *Abietis* ²⁾, wo pädogenetische Parthenogenesis mit orthogenetischer wechselt. Es braucht nur das Eierlegen der Puppe allmählich bis vor die Metamorphose, also bis in's Larvenleben zurückzuweichen, um dieses Verhältniss herzustellen, das allerdings für die zu erzielende Nachkommenzahl von bedeutendem Vortheil sein müsste; denn je früher die Individuen proliferiren können, desto mehr Generationen können sich im Lauf des Sommers folgen.

Vielleicht gehört auch die bei *Artemia salina*, einem zu den Phyllopoden zählenden Salzwasserkrebschen, beobachtete Parthenogenesis zur gemischten, wenn die seltenen Männchen von Zeit zu Zeit aus parthenogenetischen Eiern hervorgehen und nicht etwa in gesonderten zweigeschlechtlichen Colonien constant vorkommen, in welchem Falle *Artemia salina* zur folgenden Kategorie (B. a.) zu zählen wäre. Ueberhaupt bildet die zuletzt geschilderte gemischte Parthenogenesis eine deutliche Uebergangsstufe zur rein thelytokischen, denn es folgen jedesmal auf viele thelytokische Generationen nur eine gemischte parthenogenetische und eine gynäkogenetische, worauf wieder viele thelytokische. Man sieht wie die letztere durch allmähliche Ausdehnung die Oberhand gewinnen und zuletzt ununterbrochen die einzige Art der Fortpflanzung werden kann, wie es in der Abtheilung B. b. der Fall ist; dagegen kann die gemischte

¹⁾ Vergl. oben p. 4 Anm. 3.

²⁾ Vergl. weiter unten.

Parthenogenesis niemals in die unter B. a. geschilderte übergehen, weil hier die Männchen nie parthenogenetisch, sondern nur gynäkogenetisch entstehen.

B. Die thelytokische Parthenogenesis¹⁾ zeichnet sich dadurch aus, dass aus den unbefruchtet sich entwickelnden Eiern stets nur Weibchen hervorgehen, niemals aber auch Männchen. Wo letztere bei derselben Art überhaupt vorkommen, sind sie stets Product gynäkogenetischer Zeugung, die in besonderen zweigeschlechtlichen, von den jungfräulichen getrennten Colonien ausgeübt wird. Je nachdem solche zweigeschlechtliche Generationen vorkommen oder nicht, theilen wir die thelytokische Parthenogenesis in zwei Abtheilungen.

a. Schon vor mehr als einem Jahrhundert beobachtete der alte Schäffer²⁾, dass *Apus productus* und *canceriformis*, zwei zu den Phyllopoden gehörende, ziemlich grosse, in ganz Europa nicht seltene Krebse, ohne Begattung entwicklungsfähige Eier zu legen im Stande seien, was ihm durch Versuche einige Generationen hindurch festzustellen gelang. Indess erkannte er nicht die richtige Bedeutung der Erscheinung, sondern hielt die Thiere für Zwitter, welche Ansicht bis zum Jahre 1841 ihre Vertreter fand und manchen braven Anatomen bei den einfachen Weibchen männliche Geschlechtsorgane zu sehen und zu beschreiben verführte. Erst 1856 wurde von Siebold die richtige Ansicht ausgesprochen, dass hier wahre Parthenogenesis statffinde. Später hat derselbe Autor durch zahlreiche Beobachtungen und in Uebereinstimmung mit mehreren anderweitigen Erfahrungen constatirt, dass diese beiden Krebsarten in den meisten Gegenden Europa's nur in jungfräulichen Staaten leben und jahraus jahrein nur parthenogenetisch sich vermehren. Nur in einzelnen Gegenden (bei Krakau, Pest, Breslau, in Croatien, bei Rouen) sind seit 1857 auch Colonien beider Arten entdeckt worden, die alljährlich

¹⁾ Der Name Thelytokie wurde von Siebold eingeführt, Beitr. z. Parth. p. 225.

²⁾ Die jungfräuliche Zeugung der Daphniden war ihm auch schon bekannt.

neben den Weibchen auch männliche Individuen, freilich in geringerer Zahl, beherbergen und folglich gynäkogenetisch sich vermehren, sei es ausschliesslich, sei es neben Parthenogenesis. Ist letzteres der Fall, dass nämlich in einer auch von Männchen bewohnten Colonie Parthenogenesis, wenn auch nur als Fähigkeit einzelner Weibchen, vorkommt, so liegt die Möglichkeit einer Naturzüchtung in dieser Richtung nahe, (da diese Fähigkeit für die zu erzielende Nachkommenzahl von grosser Bedeutung ist ¹⁾, und ist die Fähigkeit jungfräulicher thelytokischer Zeugung einmal erworben und diese Emancipation durch Vererbung Allgemein- gut der weiblichen Bewohner einer Colonie geworden, dann bedarf es nur eines Zufalles um die ganze Colonie, oder einen Theil derselben ²⁾, der Männchen zu berauben und in einen jungfräulichen Staat zu verwandeln.

Ganz dasselbe Verhältniss als bei den eben besprochenen beiden Apus-Arten, findet sich bei drei Schmetterlingen: *Solenobia lichenella* und *triquetrella* und *Psyche Helix*. Diese drei zu den sog. Sackträgern gehörenden Arten waren schon seit längerer Zeit als nur in weiblichen Exemplaren vorkommend bekannt, und auch ihre Vermehrung durch jungfräuliche Eier war bereits

¹⁾ Abgesehen davon, dass ein dieser Fähigkeit ermangelndes Weibchen, bei der relativen Seltenheit der Männchen (1—28%) ohne Befruchtung und somit ohne Nachkommen bleiben kann, stellt sich schon durch einfache Rechnung ihr bedeutender Nachtheil vor den zur thelytokischen Parthenogenesis befähigten Weibchen heraus. Gesetzt eine Jungfrau lieferte 60 weibliche, ein befruchtetes Weibchen aber 50 weibliche und 10 männliche Nachkommen, so erreichten die Nachkommen der ersteren in der 4. Generation die Zahl 12960000, die weiblichen der letzteren nur 6250000, also nicht halb so viel. Diese Betrachtung zeigt zugleich durch ein concretes Beispiel, wie friedlich derjenige „Kampf um's Dasein“, der allein bei der Naturzüchtung direkt in Wirksamkeit tritt, nämlich der Wettkampf mit Seinesgleichen um die grösste Nachkommenzahl, verläuft. Allen, die das Prinzip der Naturzüchtung nicht verstehen, weil sie den „Kampf um's Dasein“ falsch auffassen, sei dieses Beispiel empfohlen. Näher ist dieser Punkt erörtert in meiner „Darwinschen Theorie“ p. 80* u. 199 (Dorpat. 1871).

²⁾ Es ist zu bemerken, dass die genannten Apus-Arten meist in Wassertümpeln vorkommen, die jedes Abflusses entbehren und bei weiterem Austrocknen oft in mehrere isolirte Tümpel zerfallen wodurch die Möglichkeit einer Absonderung kleiner Colonien gegeben ist.

beobachtet, und schon von De Geer, Scriba und Speyer berichtet; doch hielt man die Beobachtungen für fehlerhaft, weil die Tatsache zu unglaublich schien. Die Sackträger zeigen die Eigenthümlichkeit, dass die Räumchen sich ein schneckenförmiges Gehäuse („Sack“) aus Sandkörnern, Holzsplittern etc. bauen, in welchem sie leben und sich zuletzt verpuppen. Aus dem Gehäuse kriecht dann nach vollendeter Verwandlung der weibliche Schmetterling, ist aber kaum als solcher zu erkennen, denn ihm fehlen die Flügel, ihm fehlen fast ganz die Beine (sie sind kürzer als bei der Raupe.) Dennoch ist es ein ausgebildetes Weibchen: es besitzt die doppelte Geschlechtsöffnung¹⁾, die bursa copulatrix und das receptaculum seminis in vollständiger Ausbildung, letzteres bleibt aber leer und das madenförmige Weibchen macht sich sofort nach dem Ausschlüpfen daran, seine jungfräulichen Eier in den leeren Raupensack abzusetzen, die dann nach kurzer Zeit junge Räumchen liefern. So pflanzen sich diese 3 an manchen Orten Europas häufigen Arten Generation um Generation parthenogenetisch fort, ohne dass Männchen zum Vorschein kommen. Bis vor kurzer Zeit waren diese sogar gänzlich unbekannt und erst 1858 wurden die zweigeschlechtlichen Generationen der *Solenobia triquetrella* und *lichenella* von O. Hofmann entdeckt, (die der letzteren war zwar schon 1852 von Zeller beschrieben aber verkannt worden²⁾). Das Männchen von *Psyche Helix* ist sogar erst 1866 bei Botzen gefunden³⁾.

Bei den zweigeschlechtlichen Colonien der beiden *Solenobia*-Arten ist die parthenogenetische Fähigkeit der Weibchen nicht ausgebildet; denn sie sterben ohne Eier zu legen, wenn die Begattung durch die geflügelten, hier in beträchtlicher Anzahl

¹⁾ Alle Schmetterlingsweibchen haben 2 Geschlechtsöffnungen hinter einander, die vordere dient zur Begattung und führt zur bursa copulatrix, die hintere dient zum Absetzen der Eier.

²⁾ O. Hofmann, Naturgesch. der Psychiden, Berl. entomol. Zeitschr. IV. p. 1. Zeller beschrieb die zweigeschl. Generationen der *Sol. lichenella* als *Sol. Pineti*. „D. Tinaceen-Gattungen“, *Linnaea entom.* VII p. 348.

³⁾ Vergl. Claus, Ueb. d. Männchen von *Psyche Helix* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 17. p. 470.

vorhandenen Männchen nicht erfolgt; dagegen sind die Weibchen der parthenogenetischen Generationen (wenigstens bei *Solenobia triquetrella*), wenn ihnen, ehe sie mit dem Eierlegen begonnen haben, Männchen beigegeben werden, zur Begattung bereit, scheinen aber dadurch in ihrer Thelytokie nicht gehindert zu werden¹⁾. Nähere Versuche mit den zweigeschlechtlichen Generationen von *Psyche Helix* sind bisher nicht gemacht, doch scheinen hier die Männchen so selten zu sein, dass man auf parthenogenetische Fähigkeit der Weibchen auch in den zweigeschlechtlichen Colonien schliessen muss. Es ist das ein Uebergangsstadium zur folgenden Abtheilung, bei der die Männchen ganz ausgefallen zu sein scheinen.

Ebenfalls hierher gehören einige Schildläuse nämlich sicher *Aspidiotus Nerii*, dessen Männchen bekannt, sowie wahrscheinlich zwei zu derselben Gattung und zwei zu *Lecanium* gehörige unbenannte Arten, bei denen Leuckart ebenfalls Parthenogenesis nachgewiesen hat, ohne indess zu erwähnen, ob ihm männliche Individuen der Arten vorgekommen seien. Es bleibt daher die Möglichkeit offen, dass sie zur folgenden Abtheilung (B. b.) gehören.

Die regelmässige Parthenogenesis bei Pflanzen ist gleichfalls in die gegenwärtige Kategorie zu nehmen, doch scheinen, soweit bisher die Beobachtungen gemacht sind, nur zwei Arten dieses Verhältniss zu zeigen, das von A. Braun zuerst als regelmässige Parthenogenesis erkannt wurde²⁾. Die eine ist *Caelebogyne ilicifolia*, die seit dem Anfang unseres Jahrhunderts nach England eingeführt, hier und in allen botanischen Gärten Deutschland's, an die sie später von dort aus gelangte, nur weibliche Blüten treibt, die vollkommen entwicklungsfähige Samen liefern. Die männlichen Blüten, die nur in ihrem Vaterlande, in Europa aber nie vorkommen, sind erst vor Kurzem

¹⁾ Letztere Beobachtung bezieht sich freilich nur auf einen Versuch, der A. Hartmann gelang. Die Kleinschmetterlinge Münchens 1871. Siebold, Beitr. z. Parth. 1871 p. 149.

²⁾ A. Braun l. c. und Nachtrag dazu ibid. 1859.

bekannt geworden ¹⁾. Die andere Pflanze ist *Chara crinita*, eine an verschiedenen Orten an der Ostsee häufige cryptogamische Wasserpflanze, die sich hier durch nur weibliche Fructificationsorgane (Sporangien) fortpflanzt, während bei Astrachan und in Siebenbürgen auch zweigeschlechtliche Generationen, mit männlichen Fructificationsorganen (Antheridien) entdeckt worden sind.

b. Die ganz männerlosen Arten (soweit sie nicht bloss auf unserer augenblicklichen Unkenntniss der Männchen beruhen) können entweder aus der unter A. b. erörterten gemischten Parthenogenesis, durch Zunahme der thelytokischen Generationen, oder aus der vorigen Kategorie B. a. durch Aussterben der zweigeschlechtlichen Colonien, hervorgegangen sein. Letzteres dürfte bei *Limnadia Hermannii*, einem zu den Phyllopoden gehörenden Krebse ²⁾, von dem man bloss Weibchen kennt, angenommen werden, (wegen der Verwandtschaft zu *Apus productus* und *cancriformis*), während ersteres bei den zur Familie der Philodinäen gehörenden Räderthierchen, von denen ebenfalls die Männchen unbekannt sind, der Fall sein würde, weil die übrigen Räderthierchen eine zu A. b. gehörende Parthenogenesis zeigen ³⁾. Ohne dass wir eine Vermuthung über die Entstehung der betreffenden reinen Thelytokie aussprechen könnten, sind hier ferner gegen 30 Arten der Gattung *Cynips*, eine *Apophyllus*-Art und zwei *Neuroterus*-Arten zu nennen, alles Gallwespen, von denen bisher nur das weibliche Geschlecht bekannt ist. Schon im Jahre 1840 constatirte Hartig, dass diese weiblichen Gallwespen ohne Begattung entwicklungsfähige Eier legen. Er züchtete von einer Art gegen 10000, von einer anderen gegen 4000 Individuen, ohne je ein Männchen zu erhalten, beobachtete aber, dass die Weibchen gleich nach dem Ausschlüpfen sich daran machten ihre jungfräulichen Eier abzulegen. Zuerst hielt Hartig die

¹⁾ Braun l. c. p. 331.

²⁾ Da diese Art bisher nur bei Strassburg, Fontainebleau, Breslau, Berlin, und in Norwegen gefunden wurde, liegt die Vermuthung allerdings nah, dass an andern Fundorten auch noch zweigeschlechtliche Generationen vorkommen mögen.

³⁾ Vergl. Cohn, Zeitschr. f. wiss. Zool. IX. p. 293.

Cynips Arten, in Folge dieser Erscheinung, für Zwitter, später sah er seinen Irrthum ein und erklärte die Sache für ein Räthsel. Es ist aber kein Zweifel, dass wir es hier mit der höchsten Stufe thelytokischer Parthenogenesis zu thun haben, die bis zum vollständigen Erlöschen des männlichen Geschlechts geführt zu haben scheint. Endlich gehören hierher noch eine Schildlaus, *Lecanium hesperidum*, und vier Blattläuse, *Chermes Abietis*, *Laricis* und *Piceae* Ratzb. (?), und *Phylloxera coccinea* ¹⁾.

Während die Fortpflanzung von *Lecanium hesperidum* nichts auffallendes zeigt, ist die der genannten Blattläuse von höchstem Interesse, indem wir es hier mit paedogenetischer Parthenogenesis zu thun haben, die (bei den beiden erstgenannten Arten sicher, bei den zwei anderen höchst wahrscheinlich) regelmässig mit orthogenetischer Parthenogenesis wechselt. Bei *Chermes Abietis*, der Tannenlaus, überwintert eine kleine sandkorn-grosse Larve unter einer weisswolligen selbsterzeugten Decke, indem sie sich mit ihrem Rüssel an einer jungen Tannenknospe anheftet. Im Frühjahr behält sie ihre Stellung unverändert bei, wächst unter mehrmaliger Häutung heran und legt endlich eine grosse Anzahl Eier (bis 200) dicht hinter sich ab, womit ihr Leben abschliesst. Gleichzeitig ist die junge Knospe, in deren Achse der Rüssel der Larve tief eingesenkt war, als verkrüppelter Trieb hervorgebrochen, mit geschwollenen Nadeln, zwischen welche sich die jungen, bald aus den Eiern schlüpfenden Larven begeben um deren Saft zu saugen. Durch diesen Reiz schwellen die Nadeln noch mehr und bilden endlich einen geschlossenen Kopf in dessen inneren Fächern die Larven heranwachsen. Zur letzten Häutung, welcher ein zeitweiliger puppenähnlicher Ruhestand vorausgeht, verlassen diese jedoch ihre Zellen und verwandeln sich im Freien meist bei Sonnenschein zur vollkommenen geflügelten Insektenform. Aber auch diese besteht nur aus Weibchen, die nach wenigen Tagen sterben, nachdem sie ihre parthenogenetischen Eier abgelegt

¹⁾ Vergl. Leuckart „Zur Kenntniss des Generationswechsels und der Parthenogenesis“ Frkf. 53 p. 33 und „Die Fortpflanzung der Rindenläuse“ Arch. f. Naturg. XXV. Bd. 1, 1859 p. 203—330.

haben. Aus diesen Eiern gehen dann bald die kleinen Larven hervor, die in sehr jugendlichem Zustande auf die beschriebene Weise überwintern. *Chermes Laricis* ist noch nicht so genau untersucht, scheint aber nach Ratzeburg dadurch abzuweichen, dass im Sommer mehrere pädogenetische Generationen auf einander folgen und Larven gleichzeitig mit geflügelten Individuen auftreten. Bei *Chermes piceae* Ratz. und *Phylloxera coccinea* Heyden glückte es Leuckart bloss die pädogenetische Parthenogenesis der flügellosen Generation zu beobachten, doch ist es sehr wahrscheinlich, dass ersterer Art eine geflügelte Generation nicht fehlt, und dass die geflügelte Form der letzteren, die schon längere Zeit bekannt ist, nur aus Weibchen besteht, und somit auf Parthenogenesis angewiesen ist.

C. Arrenotokische Parthenogenesis ¹⁾ nennen wir diejenige jungfräuliche Zeugung, bei welcher die unbefruchteten Eier immer nur männliche Individuen liefern, wogegen die weiblichen nur aus befruchteten Eiern hervorgehen. Während die thelytokische Parthenogenesis die Möglichkeit mehrmaliger Wiederholung bedingt und dadurch zuletzt zur alleinigen Zeugungsart bei einer Species werden kann, schliesst dagegen die arrenotokische eine Wiederholung aus, indem die ausschliesslich männlichen Nachkommen nur Spermatozoen produciren, sich also nicht allein fortpflanzen können, und weibliche Nachkommen hier nur gynäkogenetisch erzeugt werden. Es kommt dadurch ein regelmässiger Wechsel von zweigeschlechtlicher und jungfräulicher Zeugung zu Stande, indem das eine Geschlecht auf dem einen Wege, das andere auf dem anderen Wege entsteht, keines aber ohne Dazwischenkunft des anderen Geschlechtes Seinesgleichen erzeugen kann. Die parthenogenetisch entstandenen Männchen können nur gynäkogenetisch Weibchen erzeugen, und die auf diesem Wege entstandenen

¹⁾ Der Name Arrenotokie wurde von Leuckart eingeführt, Z. Kenntn. d. Generationswechsels u. d. Parthenog. p. 52, 1858, und ist nicht nur älter sondern auch (ebenso wie Thelytokie) richtiger gebildet, als die Bezeichnungen von Breyer (Ann. Soc. entom. belge VI p. 92, 1862 „androgénétique“ und „gynécogénétique.“)

Weibchen können nur entweder parthenogenetisch Männchen oder mit Beihülfe jungfräulich erzeugter Männchen ihr eignes Geschlecht produciren. So hat jedes Individuum einen Erzeuger, der anders entstand als es selbst: Jedes Weibchen hat einen durch Parthenogenesis entstandenen Vater, und jedes Männchen eine zweigeschlechtlich gezeugte Mutter. Es hängt mit den eigenthümlich ausgebildeten, geselligen, auf Arbeitstheilung beruhenden Familienverhältnissen der hier in Betracht kommenden Insekten zusammen, dass bisweilen beide Arten der Fortpflanzung von ein und demselben befruchteten weiblichen Individuum willkürlich ausgeführt werden. Je nachdem dieses Verhältniss die Regel ist, oder stets auch unbefruchtete Weibchen am Fortpflanzungsgeschäft participiren, theilen wir die Arrenotokie in zwei Unterabtheilungen.

a. Bei der zuerst zu betrachtenden der Honigbiene zukommenden Vermehrungsweise legt ein und dasselbe, in jeder Colonie einzige ¹⁾, befruchtungsfähige Weibchen (Königin), nach einmaliger Begattung willkürlich sowohl befruchtete Eier, aus denen sich Weibchen entwickeln, als auch unbefruchtete, aus denen Männchen werden. Es ist hierzu durch die Eigenthümlichkeit der Geschlechtsorgane befähigt, indem bei der Begattung das männliche Sperma nicht bis zu den Eiern in den Eiröhren vordringt, sondern sich in einen besonderen Behälter, das receptaculum seminis, ergiesst, in welchem es lange Zeit (bis 5 Jahre) aufbewahrt und willkürlich zur Befruchtung der durch den Eileiter gleitenden Eier verwandt wird. So legt die Bienenkönigin, nach vollendetem Hochzeitsflug, abwechselnd bald gynäkogenetische bald parthenogenetische Eier, obgleich sie durchaus keine *παρθένος* ist ²⁾, ja zuletzt, wenn der Vorrath

¹⁾ Die übrigen, in grosser Zahl vorhandenen Weibchen, durch enge Brutzellen und schlechteres Futter im Wachsthum gehemmt, sind nur zu den häuslichen Arbeiten befähigt, heissen daher Arbeiterinnen. „Geschlechtslos“ sind sie indess keineswegs, wie sie bisweilen irrtümlich genannt werden.

²⁾ Dass es bei der Unterscheidung von Gynaekogenesis und Parthenogenesis nicht, wie der Wortlaut es verlangt, auf den Zustand des Eierlegenden Weibchens, sondern allein auf die Befruchtung der Eier an-

des receptaculum seminis erschöpft, muss sie sich auf die letztere Fortpflanzungsweise beschränken, was der Gesellschaft den Untergang bringt. (Drohnentrüchtigkeit.)

Dass wirklich die Männchen der hier in Betracht kommenden Hymenopteren stets aus unbefruchteten Eiern hervorgehen, wurde, wie Eingangs erwähnt, zuerst bei der Honigbiene definitiv nachgewiesen, nachdem Dzierzon diese Hypothese schon 1842 aufgestellt, später aber wieder bezweifelt hatte. Die Beweise sind folgende: 1) Wenn eine Bienenkönigin am Hochzeitsflug also auch an der Begattung gehindert wird, so entwickeln sich aus ihren Eiern blos Drohnen (Männchen). 2) Wenn eine Arbeiterin ausnahmsweise Eier legt, so liefern diese nur Drohnen. 3) Wird eine Bienenkönigin nach erfolgter Begattung am Hinterleibe so verletzt, dass das receptaculum seminis leidet (Lähmung?), so entwickeln sich aus ihren Eiern nur Drohnen. 4) Werden die Spermatozoiden im receptaculum seminis einer Bienenkönigin durch Frost getödtet, so tritt sofort Drohnentrüchtigkeit ein. 5) Ist eine Bienenkönigin im Alter drohnentrüchtig, so ergibt sich bei der Section ihr receptaculum seminis als leer. 6) Endlich gelang es Siebold in den Eiern der für weibliche Brut bestimmten Waben Spermatozoiden durchs Microscop nachzuweisen, während dieselben in den Eiern der Drohnenzellen stets fehlten.

Wenn die Bienenkönigin zu Grunde geht, so kommt es zwar vor, dass eine oder mehrere Arbeiterinnen, deren Eierstöcke weiter ausgebildet sind, das Geschäft des Eierlegens übernehmen, was dann Drohnentrüchtigkeit und Untergang der Colonie zur Folge hat¹⁾. Es ist dieses jedoch nur ein anomales, pathologisches Ereigniss im Familienleben der Bienen und wohl zu unterscheiden von dem regelmässigen Eierlegen der Jungfrauen bei den in der folgenden Abtheilung zu nenn-

kommt, zeigen auch die meisten Fische und Amphibien, die obgleich ohne Begattung nur gynäkogenetisch sich fortpflanzen.

¹⁾ Wird dagegen eine Arbeiterlarve in gehöriger Jugend (etwa im 6ten Tage ihres Lebens) in eine erweiterte Zelle gesetzt und mit königlichem Futter grossgezogen, so entwickelt sie sich zu einer vollkommenen begattungsfähigen Königin und kann ihren Stamm fortpflanzen.

den Hymenopteren. Dass auch bei Ameisen ein ähnliches Verhalten der Arbeiterinnen vorkomme, ist sehr wahrscheinlich, da Leuckart in den letzteren nicht selten ausgebildete Eier fand. Ob dieselben aber entwicklungsfähig und ob sie arrenotokisch seien ist noch nicht nachgewiesen.

b. Die regelmässige Betheiligung der Jungfrauen an der Vermehrung der Familie zeigt sich sowohl bei Arten der gesellig lebenden Hymenopteren als auch bei ungeselligen. Es ist zu bemerken, dass die ersteren sämmtlich solche Arten sind, bei welchen jährlich ein befruchtet überwintertes Weibchen eine Colonie neu begründet, wodurch sie sich wesentlich von den Bienen unterscheiden. Das seine Familie gründende Weibchen ist zuerst Mutter und Arbeiterin zugleich, sie muss die Zellen allein bauen, die sie mit Eiern belegt, und muss die Maden allein auffüttern. Erst wenn ihre ersten dürftig genährten Töchter mit bauen und füttern helfen, gewinnt die Colonie grössere Ausdehnung und die jüngeren Schwestern werden immer besser genährt, bis die letzten von der Körpergrösse der Mutter auskriechen, und falls sie befruchtet werden, zum Ueberwintern und zur Gründung neuer Familien im kommenden Frühjahr befähigt sind. Noch fehlen aber die befruchtenden Männchen. Die Mutter hat, da sie auch arbeiten muss, nur einen geringen Vorrath an Eiern, der meist zugleich mit dem Inhalt des receptaculum seminis bei Gründung der weiblichen Familie fast erschöpft ist, und sie kann zuletzt nur noch ein paar unbefruchtete Eier, aus denen dann Männchen hervorgehen, liefern. Es muss der Familie für ihre Weiterbegründung im nächsten Frühjahr und somit für die Erhaltung der Art von grossem Vortheil sein, wenn die älteren Jungfrauen sich nach ihren Kräften am Fortpflanzungsgeschäft betheiligen und auf parthenogenetischem Wege die nöthigen Männer für ihre jüngsten Schwestern liefern. In der That findet sich dieses Verhältniss bei *Polistes gallica*, einer im südlichen und mittleren Europa nicht seltenen Wespe, deren Fortpflanzungsweise Siebold erst kürzlich durch seine klassischen Untersuchungen genauer

festgestellt hat¹⁾. Auch hier gelang es vollständig die Arrenotokie durch Experimente nachzuweisen, indem in Familien, die entweiselte, d. h. der Mutter beraubt wurden, die zurückbleibenden jungfräulichen Töchter alsbald Eier legten, aus denen sich nur Männchen entwickelten. Auch eine zufällig entweiselte Colonie von *Vespa holsatica* erwies sich als drohnenbrütig²⁾, wodurch die arrenotokische Parthenogenesis auch bei dieser Wespenart festgestellt ist, wobei freilich noch die Frage offen bleibt, ob die jungfräulichen Töchter sich regelmässig oder nur im Nothfalle an's Eierlegen machen; doch ist ersteres nach Analogie von *Polistes gallica* wahrscheinlich. Dasselbe gilt von *Vespa britannica*, von welcher Ormerod eine weisellose Colonie beobachtete, von *Vespa germanica*, von der Leuckart eine Arbeiterin parthenogenesirend antraf, von *Vespa crabro*, der Hornisse, von welcher Gundelach eine entweiselte aber sich vermehrende Colonie beobachtete, und von (wahrscheinlich allen Arten der) Hummeln, bei denen Huber der Jüngere schon am Anfang dieses Jahrhunderts Arbeiterinnen Eier legen sah, aus denen sich nur männliche Individuen entwickelten. Bei *Nematus ventricosus* einer nicht gesellig lebenden Wespe, die zu den Tenthrediniden (Blattwespen) gehört und alljährlich in unseren Gärten an Stachel- und Johannisbeeren als gelbe, schwarz-gesprenkelte Stachelbeer-Raupe grossen Schaden anrichtet, ist dasselbe Verhältniss schon 1820 von Robert Thom beobachtet worden, der es indess auf Befruchtung im Raupenzustande zurückführen wollte und zudem seine Beobachtung im Journal einer Gartenbaugesellschaft vergrub, wo sie den Zoologen unbekannt bleiben musste. Kessler's Verdienst, die Parthenogenesis bei *Nematus ventricosus* neu entdeckt und experimentell nachgewiesen zu haben, bleibt daher ungeschmälert³⁾, namentlich was die Arrenotokie derselben

¹⁾ Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. Lpz. 1871. Entscheidend für dieses Verhältniss ist der p. 99 u. 100 mitgetheilte Fund vom 20. Sept. 1867.

²⁾ Siebold l. c. p. 102—105.

³⁾ H. F. Kessler: Die Lebensgeschichte von *Ceutorhynchus sulcicollis* und *Nematus ventricosus* Cassel 1866. — Die Entwicklung der Larven wurde auch schon früher ausführlich von Snellen van Vollenhoven

betrifft, die später Siebold durch zahlreiche Versuche bestätigte ¹⁾. Hiernach legen alle Weibchen, die stets aus befruchteten Eiern stammen, sofort ihre unbefruchteten Eier an die Blätter der Stachelbeeren ab, auch wenn sie keine Gelegenheit zur Begattung haben, zu der sie übrigens alle befähigt sind. Hierdurch unterscheiden sie sich wesentlich von den parthenogenesirenden Jungfrauen der Wespen und Hummeln, die (wenigstens die ältesten kleineren) sowie die Arbeiterinnen der Bienen, heirathsunfähig sind.

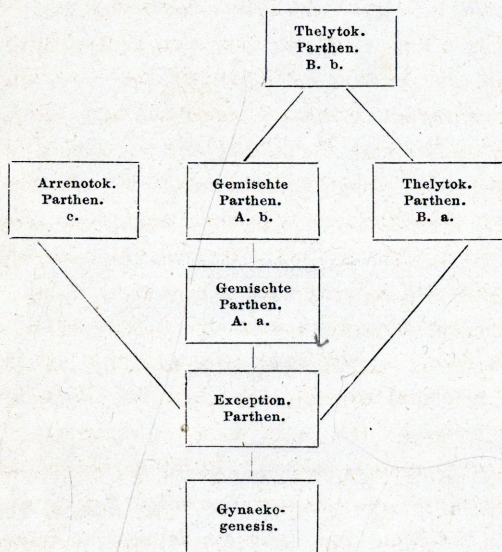
Hiermit schliesst die Reihe der Arten, in deren Zeugungskreise, soweit bis jetzt bekannt, Parthenogenesis ihren regelmässigen Platz hat; doch ist nach den Fortschritten, die unsere Kenntniss in der kurzen Zeit gemacht hat, seit durch Siebold die Frage angeregt worden, vorauszusehen, dass bald noch weit reicheres Material an Beobachtungen vorliegen wird, das richtig verwerthet noch nähere Aufschlüsse über die Entstehung der verschiedenen parthenogenetischen Zeugungsarten liefern dürfte. Werfen wir vorläufig noch einen Rückblick auf das bisher Mitgetheilte, so ergiebt sich zunächst als direkt aus Gynaekogenesis hervorgegangen die exceptionelle Parthenogenesis. Aus dieser lassen sich dann zunächst ableiten: 1) Die gemischte, jedesmal sowohl Männchen als Weibchen liefernde Parthenogenesis, die wir unter A. a. betrachteten, 2) die thelytokische, nur Weibchen liefernde Parthenogenesis, die neben der Gynaekogenesis in gesonderten Colonien vorkommt und die wir unter B. a. stellten, und endlich 3) die arrenotokische, nur Männchen liefernde (C.) Während aus letzterer nichts weiter abzuleiten ist, (ausser dass sie in zwei Formen auftritt), geht aus der ersten diejenige gemischte Parthenogenesis hervor, bei welcher die Männchen nur selten (meist im Herbst) auftreten (A. b), und aus der zweiten entwickelt sich, durch Aussterben der zweigeschlechtlichen Colonien, jene Thelytokie, bei der das männliche Geschlecht überhaupt fehlt. (B. b.) Diese letztere kann aber auch auf anderem Wege entstehen, nämlich aus A. b.,

behandelt, und in schönen Abbildungen dargestellt. Tijdschrift voor Entomologie II. 1859

¹⁾ Siebold: Beiträge z. Parthenog. 1871 p. 106—130.

indem die Männchen immer seltener auftreten und zuletzt gar nicht mehr vorkommen. Es ist in diesem Falle ein Rückschlag zum Vorkommen von männlichen Individuen immer noch möglich, da dieselben aus parthenogenetischen Eiern hervorgehen, während ein Rückschlag nach B. a. nicht mehr möglich ist, weil hier die Männchen nur zweigeschlechtlich entstanden.

Der besprochene Entwicklungsgang der verschiedenen Arten von Parthenogenesis liesse sich in Form eines Stammbaumes etwa folgender Gestalt darstellen.



Bedenkt man, dass bis vor 16 Jahren alle in diesem Entwurf über der Gynaekogenesis stehenden Erscheinungen, wenn auch nicht alle unbekannt, so doch unanerkant waren, und erinnert man sich ferner der überraschenden pädogenetischen Zeugungsarten, so muss man, wie einst Steenstrup in Bezug auf den Generationswechsel es that, auch hier dem Goethe'schen Wort Recht geben: „Die Natur geht ihren Gang, und was uns als Ausnahme erscheint, ist in der Regel.“

Druck von Oskar Leiner in Leipzig.



DRUCK VON OSKAR LEINER IN LEIPZIG.

