Die Zellen wurden mit kontinuierlicher Intensität zwischen vier 200-Watt-Metallfadenlampen, die nahe an den Kulturkolben herangebracht wurden, gezüchtet. Einsaat 15 mm³ Zellen in 250 cm³ Kulturlösung K, Ernte nach 24 Std. 178 mm³. p_{H} war anfangs 4,3 und bei der Ernte 5,2. Die Zellen wurden sorgfältig 3-mal in Salzlösung S

(p_{H} 3,8) gewaschen, um alles Bicarbonat zu entfernen. Man beachte, daß bei diesen chlorophyllarmen Zellen die Kontrolle ohne Fluorid sehr viel mehr ausmachte als bei den Zellen des Protokolls 1. Chlorophyllgehalt im Gefäß in 160 mm³ Zellen 0,433 μ Mole. Kegel ohne Einsätze mit 1 Birne. 20°. Dunkel.

Taxonomie und Cytologie von zwei Subspezies der Art *Chironomus thummi*

Von H.-G. KEYL und K. STRENZKE

Aus dem Max-Planck-Institut für Meeresbiologie,
Abt. H. Bauer und Laboratorium K. Strenzke, Wilhelmshaven
(Z. Naturforsch. 11 b, 727—735 [1956]; eingegangen am 23. Juli 1956)

2 Unterarten von *Chironomus thummi* unterscheiden sich in ihren Speicheldrüsen-Chromosomen durch eine Anzahl unilokaler Strukturveränderungen, insbesondere den Grad der Anschwellung (Hetero-Chromatinisierung) der Kinetochor-Region. Die morphologischen Unterschiede beziehen sich in erster Linie auf Muster der Körperpigmentierung; Merkmale der Chätotaxie sind variabler. Obwohl die Unterarten im Laboratorium leicht miteinander kreuzbar sind und voll fertile F_1 -Bastarde liefern, ließ sich experimentell eine ausgeprägte sexuelle Isolation nachweisen. Aus den Freiland-Befunden wird auf eine verschiedene ökologische Einmischung der beiden Unterarten geschlossen.

Im Gegensatz zu unseren umfangreichen Kenntnissen über die Artdifferenzierung bei *Drosophila*¹ liegen für andere Dipteren nur wenige Untersuchungen über bastardierungs-fähige Arten vor. Aus der Gattung *Chironomus* sind zwei Fälle bekannt geworden: das Artenpaar *Ch. (Camptochironomus) tentans* und *pallidivittatus* durch Beer mann² und ein Formenpaar unbekannten systematischen Ranges von *Ch. thummi* durch Goldschmidt³.

Durch Zufall fiel uns ein Bastard zweier *thummi*-Formen in die Hand, der große Ähnlichkeit mit dem von Goldschmidt beschriebenen zu haben schien und zur weiteren Aufklärung cytologisch (Teil II, Verf.: Keyl) und taxonomisch-ökologisch (Teil I u. III, Verf. Strenzke) näher untersucht wurde.

Gelege, die von den Imagines einer aus dem Freiland ins Laboratorium übertragenen Larven-Population von *Chironomus thummi* Kieff. erhalten wurden, erwiesen sich z. T. als nur partiell entwicklungsfähig. Die cytologische Untersuchung durch Bauer* ergab, daß die aus

diesen Gelegen aufgezogenen Larven ausnahmslos Speicheldrüsen-Chromosomen besaßen, die wie bei den von Goldschmidt bearbeiteten Bastarden streckenweise nicht gepaart waren. Durch Einzelaufzucht vollständig entwickelter Gelege und laufende cytologische Kontrolle konnten die beiden genetisch verschiedenen Sippen isoliert und, nachdem die Milieuansprüche der Larven und Imagines geklärt worden waren, in Laboratoriums-Zuchten gehalten werden. Die Identität der herausgezüchteten Stämme mit den Elternformen der ursprünglich beobachteten heterozygoten Bastardgelege konnte im Kreuzungsversuch bestätigt werden.

I.

Die beiden reingezüchteten Formen gehören zu *Chironomus thummi* Kieffer (sensu Goetghebuer⁴; Thienemann und Strenzke⁵). Sie repräsentieren Subspezies dieser Art (*Chironomus thummi thummi* Kieff. und *Ch. th. piger* n. subsp. Str.)*,

⁵ A. Thienemann u. K. Strenzke, Ent. Tidskr. 72, 1 [1951].

* Die Identifikation der Nominatform mit *thummi* erfolgt auf Grund der Kiefferschen Beschreibung, die mit den von Kieffer bestimmten Exemplaren in der Sammlung Thienemanns übereinstimmt, und des ökologischen Verhaltens dieser Subspezies. Die Zuordnung von *piger* zu einer der von Kieffer beschriebenen Arten oder „Varietäten“ der *thummi*-Gruppe war weder an Hand der Diagnosen Kieffers noch durch

Fortsetzung S. 728

* Herrn Prof. Dr. H. Bauer danken wir für die Anregung zu dieser Arbeit.

¹ J. T. Patterson u. W. Stone, Evolution in the genus *Drosophila*, Macmillan, New York 1952.

² W. Beer mann, Chromosoma 7, 198 [1955].

³ E. Goldschmidt, J. Heredity 33, 265 [1942].

⁴ Tendipedidae in „Die Fliegen der palaearktischen Region“, Stuttgart 1937.

deren Imagines sich auch morphologisch trennen lassen.

Die wesentlichen Färbungsunterschiede gehen aus Abb. 1 hervor. *Chironomus thummi thummi* ist die dunklere Unterart. Die Mesonotalstreifen sind entweder ein-

in beiden Geschlechtern gewöhnlich stärker hervor. Die dunkle Zeichnung auf den Abdominaltergiten II und III ist (besonders beim ♂) meist annähernd rautenförmig; seltener setzt sie in voller Breite dem Oralrand der Tergite an. Mit einem spitz ausgezogenen medianen Fortsatz reicht sie bis oder fast bis zum Hinterrand der Seg-

Abb. 1. Dorsalansicht der Imagines von *Chironomus thummi thummi* (a ♂, c ♀) und *Ch. th. piger* (b ♂, d ♀).

heitlich schwarzbraun (♀) oder durch schwarzbraune Flecke stark verdunkelt (besonders die Lateralstreifen des ♂). Die dunklen Binden auf den Abdominaltergiten II bis IV des ♂ können bis $\frac{4}{5}$ der Länge des Segments einnehmen; ihre Analränder laufen zu den Intersegmentalhäuten parallel oder sind median nur wenig vorgezogen (Segment II). Bei *Chironomus thummi piger* tritt die leuchtend rotbraune Grundfärbung der Mesonotalstreifen

mente. Den klarsten Färbungsunterschied zwischen den beiden Subspezies liefert das Metanotum. Bei *thummi* ist es, abgesehen von der hellen Medianlinie, einheitlich schwarzbraun, lediglich der Oralteil kann etwas fleckig aufgehellt sein. Bei *piger* ist dagegen das orale Drittel oder Viertel des Metanotums durch seine hellgelbe (♂) oder rötlich-gelbe (♀) Färbung scharf gegen den schwarzbraunen Analteil abgesetzt.

Vergleich mit den in der Sammlung Thienemann enthaltenen, von Kieffer determinierten Imagines möglich. — Nach mündlicher Mitteilung Herrn Prof. Dobzhansky besteht neuerdings die Neigung, nur allopatrische taxonomische Einheiten als Subspezies zu bezeichnen. Da es noch offen bleiben muß, wie weit die festgestellte Habitat-Differenzierung der beiden behan-

delten *Chironomus*-Formen durch geographische Momente beeinflusst wird, scheint es, in Übereinstimmung mit dem in der heutigen Chironomiden-Systematik üblichen Verfahren, zweckmäßig, diesen Formen zunächst nur subspezifischen Rang zuzuerkennen. Die definitive Klärung kann erst erfolgen, wenn umfangreiches Material aus verschiedenen Regionen vorliegt.

Abb. 5—9. Speicheldrüsen-Chromosomen des Bastards *Ch. thummi thummi* (t) × *Ch. th. piger* (p).

Abb. 5. Heterozygoter Mittelabschnitt von Chromosom I (Vergr. 1400-fach).

Abb. 6. Heterozygoter Mittelabschnitt von Chromosom II (Vergr. 1200-fach).

Abb. 7. Heterozygoter Mittelabschnitt von Chromosom III (Vergr. 1400-fach).

Abb. 8. Chromosom IV (Vergr. 1400-fach).

Abb. 9. Chromosomensatz (Vergr. 400-fach).

Die Färbungsmerkmale, besonders die Intensität der Schwärzung der Mesonotalstreifen sowie die Form und Breite der abdominalen Querbinden können in gewissen Grenzen variieren. Die geringsten Schwankungen zeigen die Färbungsdifferenzen des Metanotums. Die Zuverlässigkeit dieses Merkmals konnte an Hand der Kreuzungsanalyse von 6 Freiland-Populationen gesichert werden.

Bei den Bastarden überwiegen in der F_1 im allgemeinen die Färbungscharaktere von *piger*. Die Mesonotalstreifen sind jedoch häufig stark verdunkelt wie bei *thummi* (♂, ♀); auch die abdominalen Querbinden sind,

Abb. 2. Verteilung der Borstenzahlen des Scutellums bei den Imagines je einer Dauerzucht von *Ch. th. thummi*, Stamm 53 ($n = 206$ ♂♂ u. 138 ♀♀) und *Ch. th. piger*, Stamm 54 ($n = 212$ ♂♂ u. 179 ♀♀). Laufzeit jeder Zucht 1 Jahr (etwa 19 Generationen).

besonders bei den ♀♀, gewöhnlich breiter. Auf dem Mesonotum kann die mediane Längslinie gut entwickelt sein, ihre dreieckige Erweiterung vor dem Scutellum fehlt aber meist. Der Oraltail oder wenigstens der Vorderrand des Metanotums ist zwar oft, gewöhnlich fleckig oder wolkig, verdunkelt, doch hebt er sich stets von dem einheitlich schwarzbraun gefärbten Analtail deutlich ab. Bei zahlreichen Bastardindividuen, und zwar überwiegend ♀♀, ist die Verdunkelung des Oralteils des Metanotums sehr schwach oder gar nicht ausgeprägt, so daß eine sichere Unterscheidung von *piger* an Hand dieses Merkmals nicht möglich ist.

Außer der Färbung ließen die ersten Generationen der beiden ursprünglich isolierten Stämme von *thummi* und *piger* eine Reihe weiterer Unterschiede erkennen. Der größte Teil der in Tab. 1 erfaßten Merkmale zeigte aber entweder schon in den ersten (z. B. AR) oder in späteren Generationen (z. B. Zahl der Subapikalborsten des Stylus, Chätotaxie der Dorsalfäche des Analsegmentes, ferner die Form des Stylus und der Analspitze) eine so starke individuelle Variation, daß ihnen nur geringer Wert für die Differentialdiagnose zukommt. Die markantesten Unterschiede betreffen die Chätotaxie des Scutellums, die sich in den Dauerzuchten als verhältnismäßig konstant erwies (Abb. 2).

Wie in der Färbung zeigen die Bastarde von

thummi und *piger* auch in diesem Merkmal starke Annäherung oder Angleichung an *piger* (Abb. 3).

Obwohl die beträchtlichen Differenzen in der Zahl der Scutellum-Borsten in den Dauerzuchten der einzelnen Stämme verhältnismäßig konstant blieben, erlauben auch sie keine durchgehende Trennung der beiden Rassen. Die Chätotaxie des Scutellums wird wie die Körpergröße (in den Tabellen ausgedrückt durch die Flügellänge) und die meisten anderen untersuchten Merkmale von den Milieuverhältnissen,

Abb. 3. Verteilung der Borstenzahlen des Scutellums bei den ♂♂ einer Kreuzung von *Ch. th. thummi* (Stamm 53) und *Ch. th. piger* (Stamm Dangast) ($n =$ je 30).

unter denen die Larven aufwuchsen (besonders der Populationsdichte), beeinflußt. Tab. 2 gibt das Ergebnis von Versuchen wieder, in denen je 28, 70 und 280 aus einem Gelege stammende Larven in gleich großen Schalen (Bodenfläche etwa 280 cm²) mit der gleichen Gesamtmenge an Substrat und Futter aufgezogen wurden. Abgesehen von der z. T. erheblich verlängerten Larvalentwicklung trat bei beiden Unterarten in den mit 280 Larven besetzten Schalen mit der verringerten Körpergröße eine Verminderung der Borstenzahlen und des AR-Wertes ein. Die festgestellten Unterschiede machen es möglich, die in den einzelnen Zuchten beobachteten jahreszeitlichen Schwankungen der diagnostischen Werte zu erklären, zumal damit zu rechnen ist, daß Faktoren, die in den Versuchen möglichst optimal gehalten wurden (z. B. die O₂-Versorgung), eine weitere Erhöhung der Differenzen verursachen können.

Das Ausmaß der von diesen Faktoren bestimmten Modifikation reicht jedoch nicht aus, um die Differenzen in der Chätotaxie zu erklären, die zwischen den Ausgangsstämmen und zahlreichen aus Freilandgelegen und -larven im Laboratorium aufgezogenen P-Generationen festgestellt wurden. Im allgemeinen weist *piger* zwar die für diese Unterart nach den

	<i>thummi</i>	<i>n</i>	<i>piger</i>	<i>n</i>
Flügelänge ♂	3,1 ± 0,26	226	3,7 ± 0,21	138
Flügelänge ♀	3,1 ± 0,28	167	3,8 ± 0,28	136
Zahl der Scutellum-Borsten ♂	23,0 ± 4,65	236	47,3 ± 5,58	141
Zahl der Scutellum-Borsten ♀	27,5 ± 4,48	139	54,6 ± 7,16	135
Zahl der Subapikal-Borsten auf dem Stylus	8,7 ± 0,89	203	11,7 ± 1,45	162
Zahl der Dorsal-Borsten auf dem Analsegment	9,0 ± 2,79	203	14,9 ± 4,54	162
Antennenverhältnis (AR)	3,1 ± 0,2	124	3,5 ± 0,17	144

Tab. 1. Mittelwerte und Standardabweichung der diagnostischen Merkmale von *Chironomus thummi thummi* und *Chironomus thummi piger* aus zwei monatlich untersuchten Dauerzuchten (Laufzeit 1 Jahr = etwa 19 Generationen).

Stammzuchten charakteristischen höheren Werte auf; die Unterschiede gegenüber *thummi* sind jedoch, auch bei gleicher Körpergröße (Flügelänge), z. T. sehr gering. Vielfache Überschneidungen der Werte zeigen, daß außer der Färbung keine durchgehenden Unterscheidungsmerkmale erfaßt wurden (Tab. 3). Da die Werte in den auf Freilandgelegen basierten Dauer- und Einzelzuchten * innerhalb der zu erwartenden modifikatorisch bedingten Grenzen konstant blieben (Abb. 4), sind die beobachteten Differenzen vermutlich auf genetische Unterschiede zwischen den einzelnen Freiland-Populationen der beiden Subspezies zurückzuführen.

II.

Eine sichere Unterscheidung der beiden Subspezies ist mit Hilfe der Struktur der Speicheldrüsen-Chromosomen möglich. Zur Kennzeichnung der Unterschiede eignen sich am besten die Chromosomen des Bastards, weil dort struktur-heterozygote Regionen durch Änderung des Paarungsbildes sofort auffallen; außerdem erlaubt die Ausbildung der Chromosomen beider Ausgangsformen unter gleichartigen Bedingungen einen unmittelbaren Vergleich **. Der Karyo-

* Dauerzuchten wurden in Kachelbecken mit geräumigen Flugkäfigen gehalten; abgesehen von wöchentlichen Futtergaben, Wasserwechsel in etwa 3-monatigem Abstand und laufender Abnahme des größten Teils der Gelege konnten sich die Folgegenerationen der auf einem Gelege basierenden P-Generationen in diesen Zuchten unter ständiger Panmixie entwickeln. In den Einzelzuchten wurden Einzelgelege in kleineren Becken aufgezogen; für die Weiterzucht wurde jeweils nur ein durch Geschwisterpaarung befruchtetes Gelege verwendet.

** Eine genaue Darstellung aller Struktur-Verschiedenheiten und die Veröffentlichung der Chromosomenkarten erfolgt an anderer Stelle.

typ von *Ch. thummi* (Bauer⁶) besteht aus 4 Chromosomen, von denen die mit I und II bezeichneten ungefähr gleich lang sind, das III. um ein Drittel kürzer ist, während die Länge des IV., welches 2 Balbianiringe und den Nukleolus enthält, nur ungefähr ein Viertel von der des Chromosoms I beträgt. Die Chromosomen I, II und III des Bastards *thummi* × *piger* sind in ihrem mittleren Teil und meist auch an den Enden ungepaart (Abb. 9 ***), das IV. Chromosom ist nur in einem Endabschnitt gepaart (Abb. 8, 9). Die Chromosomen der beiden Subspezies unterscheiden sich am auffälligsten durch je eine kräftige Ver-

Abb. 4. Verteilung der Borstenzahlen des Scutellums bei den ♂♂ zweier Dauerzuchten von *Ch. th. piger*. Laufzeit 7 (Stamm 100, *n* = 80) und 11 Monate (Stamm 73, *n* = 111).

dickung bei *thummi*, die ungefähr in der Mitte der medianen Paarungslücke der drei langen Chromosomen lokalisiert ist (Abb. 5, 6, 7); im Chromosom IV befindet sich eine derartige Aufblähung im Endabschnitt e (Abb. 8). Dagegen sind solche Anschwellungen bei *piger* in den Chromosomen I und II nur angedeutet (Abb. 5, 6) und fehlen im III. und IV. Chromosom völlig (Abb. 7, 8). Bauer^{6, 7} deutet diese Regionen als heterochromatisch und als Sitz des Kinetochors, womit sich die drei langen Chromosomen als mediokinetisch und das IV. als telokinetisch erweisen ****.

Außer in der verschiedenen Ausbildung der Kinetochor-Region manifestiert sich die Heterozygotie durch unterschiedliche Färbung und Dicke einzelner Querscheiben, jedoch niemals durch Veränderung der Scheibenordnung (Inversionen). Diese Verhältnisse

⁶ H. Bauer, Z. Zellforsch. mikroskop. Anat. **23**, 280 [1935].

*** Abb. 5—9 s. Tafel S. 728 a u. b.

⁷ H. Bauer, Zool. Jb. Physiol. **56**, 239 [1936].

**** Eigene Untersuchungen an Speicheldrüsen-Chromosomen von F₁-Nachkommen röntgenbestrahlter ♂♂ von *Ch. thummi thummi* bestätigen diese Deutung. Unter den reziproken Translokationen wurden niemals Fälle beobachtet, in denen zwei der angenommenen Kinetochor-Regionen in einem Chromosom vereinigt sind.

	<i>Ch. th. thummi</i> (Stamm 53)						<i>Ch. th. piger</i> (Stamm 100)					
Zahl der Larven pro Schale geschlüpfte Imagines [%] (♂, ♀)	28	70	280	28	70	280	28	70	280	28	70	280
Entwicklungs- d. (Larve+Puppe) in Tagen	92,9	94,3	81,4	82,1	90,0	42,9	17—24	18—24	11—49	28—22	18—24	20—56
Flügelänge	♂ 3,3 ♀ 3,2—3,4	♂ 3,5 ♀ 3,4—3,6	♂ 3,4 ♀ 3,4—3,5	♂ 3,8 ♀ 3,7—3,9	♂ 2,9 ♀ 2,7—3,1	♂ 2,9 ♀ 2,7—3,1	♂ 3,8 ♀ 3,6—3,9	♂ 4,1 ♀ 4,1—4,2	♂ 3,8 ♀ 3,7—4,0	♂ 4,0 ♀ 3,8—4,2	♂ 3,2 ♀ 3,0—3,4	♂ 3,1 ♀ 3,1—3,3
Zahl der Scutellum-Borsten	32,9 25—41	38,7 37—42	33,6 29—38	40,7 34—49	28,4 25—31	32,8 28—37	40,4 30—52	60,0 54—69	39,3 35—44	54,2 48—59	36,4 31—42	40,1 35—44
Zahl der Subapikal-Borst. auf dem Stylus (♂)	9,7 9—10	9,7 9—10	9,2 8—10	11,2 10—12	10,9 10—12	10,3 10—12						
Zahl der Dorsal-Borsten auf dem Analsegment (♂)	8,1 4—11	7,6 4—10	7,2 2—10	16,1 13—22	16,2 10—19	14,2 10—19						
Antennenverhältnis (AR) (♂)	3,2 3,0—3,3	3,2 3,0—3,4	3,0 2,8—3,3	3,4 3,3—3,6	3,3 3,2—3,6	3,1 3,0—3,3						

Tab. 2. Mittel- und Extremwerte der diagnostischen Merkmale von je 10 Imagines aus verschiedenen stark besetzten Zuchtchalen mit gleicher Gesamtmenge an Substrat und Futter.

lassen sich am einfachsten bei den Chromosomen I und IV erkennen. Dort erlaubt das Vorhandensein deutlicher Scheibengruppen eine leichte Identifizierung der homologen Chromosomen-Abschnitte.

Bei Chromosom I (Abb. 5) herrscht in den Abschnitten b 3, b 4 und e 2 völlige Übereinstimmung in allen Struktureinheiten; c 1, c 2, c 3, c 4, d 1 und e 1 unterscheiden sich lediglich durch die stärkere Färbung bzw. größere Dicke einzelner Scheiben bei *thummi*. Die Kinetochor-Region erweist sich für eine Analyse der Scheibenanordnung als besonders schwierig. Da aber der Grad der Aufblähung variabel ist, gelingt es, solche Fälle zu finden, die auch für diesen Abschnitt einen Vergleich mit der Scheibenfolge von *piger* zulassen.

In dem Chromosom IV (Abb. 8) sind außer der unterschiedlichen Gestalt der kinetochoren-tragenden Enden im Abschnitt e keine Anzeichen einer Heterozygotie in der Querscheiben-Ausbildung zu erkennen. Die zwischen den Balbianiringen und dem Nukleolus liegenden Scheibengruppen sind in allen Einzelheiten gleichartig. Bei der Variabilität der Gestalt der Balbianiringe und des Nukleolus-Bildungsortes ist es unmöglich, etwaige geringfügige Unterschiede dieser Strukturen festzustellen.

Die Schwierigkeiten, die bei der Homologisierung des heterozygoten Teils von Chromosom II (Abb. 6)

entstehen, liegen allein in der dichten Aufeinanderfolge dünner, meist wenig markanter Scheiben. Mehr oder weniger große Färbungs- und geringe Abstandsunterschiede, die auf der Abbildung nicht zu erkennen sind, bilden die einzigen Unterscheidungsmerkmale zwischen den beiden Unterarten.

Der heterozygote Mittelteil von Chromosom III (Abb. 7) zeigt von allen 4 Chromosomen die erheblichsten Verschiedenheiten. An Stelle der mit mehreren stark gefärbten Scheiben ausgestatteten heterochromatischen Aufblähung in b 2 von *thummi* steht bei *piger* eine blasse Scheibengruppe. Zwei sehr dicke Scheiben bei *thummi* (b 1 und b 3) haben bei *piger* dünne, kaum sichtbare Homologe. Im übrigen herrscht Übereinstimmung in Gruppenbildung und Scheibenzahl.

Eine cytologische Rassendifferenzierung, die ausschließlich auf Unterschiede in der Querscheiben-Ausprägung und nicht auf Veränderungen der Genordnung innerhalb der heterozygoten Regionen beruht, ist bisher bei den Chironomiden noch nicht beschrieben worden*. E. Goldschmidt³ gibt für den

* Ein Beispiel einer offenbar ähnlichen cytologischen Differenzierung bildet der Bastard von *Sciara ocellaris* × *S. reynoldsi* (C. W. Metz u. E. G. Lawrence, J. Heredity 29, 176 [1938]). Die Speicheldrüsen-Chromosomen dieses Bastards sind inversionsfrei und zeigen in ih-

	Herkunft der							
	Lünen (Westfalen)		Neuß (Rheinland)		Rondorf (Rheinland)		Wilhelmshaven Freilandbecken B	
Unterart	<i>thummi</i>		<i>thummi</i>		<i>thummi</i>		<i>piger</i>	
Zahl der untersuchten Gelege oder Larvenfänge	1		1		1		5	
Flügelänge	♂ 4,0 3,3—4,2	♀ 4,2 3,4—4,3	♂ 3,8 3,5—4,0	♀ 4,0 3,6—4,2	♂ 3,8 3,2—4,0	♀ 3,8 3,3—4,0	♂ 3,5 2,9—4,1	♀ 3,7 2,8—4,2
n	10	10	10	10	10	10	46	39
Zahl der Scutellum- Borsten	41,7 25—50	43,0 32—54	38,9 25—46	44,9 36—58	38,2 28—46	46,5 34—62	39,8 26—52	45,3 32—64
n	10	10	10	10	11	10	46	39
Zahl der Subapikal- borsten des Stylus	10,7 8—12		11,6 8—13		11,4 10—14		13,1 10—17	
n	10		23		10		55	
Zahl der Dorsalborsten des Analsegments	9,9 6—17		10,0 3—16		11,5 6—22		14,2 5—26	
n	10		23		10		55	
Antennenverhältnis (AR)	3,4 3,0—3,7		3,3 3,0—3,5		3,3 3,1—3,7		3,4 3,2—3,6	
n	12		14		12		19	

Tab. 3. Mittel- und Extremwerte der diagnostischen Merkmale

Bastard der zwei palästinensischen Formen von *Ch. thummi* an, daß die Chromosomen in ihren ungepaarten Abschnitten eine nicht homologisierbare Querscheiben-Anordnung besitzen, und vermutet, daß die Differenzierung dieser Formen auf einer Umordnung kleiner Chromosomen-Abschnitte (minute rearrangements) beruhe*. Eine derartige Deutung trifft für den Karyotyp unseres Bastards nicht zu. Die Differenzierung der Subspezies *thummi* und *piger* geschieht, soweit sich das cytologisch beurteilen läßt, offensichtlich durch Veränderungen in den Querscheiben selbst, die sich als quantitative Unterschiede der Färbbarkeit ausdrücken. Die Bedeutung, die ausgesprochenen Heterochromatin-Mutationen dabei zufällt, läßt sich nicht scharf abgrenzen, da es gegenwärtig nicht möglich ist, Heterochromatin streng zu definieren. Eine gewisse Wahrscheinlichkeit, daß außerhalb der Kinetochor-Region Heterochromatin an dem Differenzierungs-Prozeß beteiligt ist, besteht bei Chromosom III. Die beiden in den Abschnitten b 2 und b 3 des *thummi*-Chromosoms liegenden auf-

ren ungepaarten Regionen Unterschiede in der Färbung und Ausbildung einzelner Scheiben und Scheibengruppen. Ähnliche Erscheinungen treten auch bei den kleinen Strukturmutationen auf, die Beermann² neben hochgradiger Inversionsheterozygotie bei dem Artbastard *Chironomus tentans* × *C. pallidivittatus* gefunden hat.

* Aus den veröffentlichten Illustrationen ist ein strenger Beweis für diese Deutung nicht zu entnehmen. Bei

fallend dicken Scheiben machen den Eindruck eingeschobener Heterochromatin-Blöcke. Dagegen dürften die weniger starken Färbungsunterschiede, wie sie vorwiegend im Chromosom II auftreten, auf Veränderungen im euchromatischen Material beruhen.

Das streckenweise Ausbleiben der Paarung in den Bastardchromosomen kann nicht die unmittelbare Folge der Struktur-Heterozygotie sein, da im Pachytän eine normale Paarung beobachtet worden ist*. Die Ursachen dieser Erscheinung, die auf physiologische Differenzen in den betreffenden Chromosomen-Abschnitten der beiden Unterarten liegen dürften, sind unbekannt.

III.

Die Frage, ob außer den morphologischen und cytologischen auch bionomische, ethologische oder ökologische Unterschiede zwischen *thummi* und *piger* bestehen, war von besonderem Interesse. Bei etwa gleichen Eizahlen sind die Gelege von *piger* z. B. im allgemeinen bedeutend voluminöser als die von *thummi*, was offensichtlich auf einer stärkeren Quellbarkeit der gallertigen Grund-

der sonstigen Ähnlichkeit mit dem hier beschriebenen Bastard bezüglich der Anschwellungen und der Paarungslücken erscheint es nicht ausgeschlossen, daß die Goldschmidt'sche Interpretation unrichtig ist.

* Bauer mdl.

Nach unveröffentlichten Untersuchungen von Ito ist Chiasmabildung in den in Speicheldrüsen-Chromosomen ungepaarten Bereichen möglich, wie das Auftreten von crossing-over-Fällen in F₂- und Rückkreuzungen beweist.

untersuchten Imagines

Wilhelmshaven Freilandbecken S		Wilhelmshaven Freilandbecken K		Dangast		Jever, Tümpel K		Jever, Tümpel H	
<i>piger</i>		<i>piger</i>		<i>piger</i>		<i>piger</i>		<i>piger</i>	
2		4		1		4		1	
♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
3,5	3,4	3,5	3,6	3,8	4,1	3,6	3,6	3,1	3,2
3,3—3,8	3,0—3,7	2,8—3,8	2,6—4,0	3,7—4,0	4,0—4,2	3,3—3,9	3,1—3,9	3,0—3,3	3,0—3,3
25	8	40	40	10	10	39	37	7	3
34,9	41,9	36,8	47,3	35,7	40,5	42,0	44,4	31,3	37,7
29—47	35—51	26—48	32—57	30—42	33—54	32—56	35—57	28—36	36—40
25	8	40	40	20	20	38	37	6	3
12,7		12,1		10,6		13,6		10,9	
11—14		9—15		10—12		10—15		10—12	
28		57		20		37		7	
12,3		13,9		12,2		14,8		12,4	
7—20		7—30		10—17		8—24		9—16	
28		57		20		37		7	
3,4		3,5		3,4		3,3		3,6	
3,0—3,6		3,0—4,1		3,2—3,6		3,2—4,0		3,3—4,0	
7		24		17		10		11	

von 9 Freilandpopulationen von *Chironomus thummi*.

substanz beruht. Vermutlich ist dadurch auch die häufig zu beobachtende geringere Haftfähigkeit der Gelege am Substrat bedingt. Da aber sowohl die Zahl der Eier im Gelege wie die Wasseraufnahme der Gallerte von verschiedenen Außenfaktoren abhängen, ermöglicht dieses Merkmal keine durchgehende Trennung der beiden Subspezies. Unterschiede im Paarungsverhalten der Imagines, auf die Beobachtungen an den zuerst isolierten Stämmen hinzuweisen schienen, ließen sich trotz Variation der Größe und Form der Flugkäfige, der relativen Luftfeuchtigkeit, der Lichtintensität, der Luftbewegung und der Zahl der verwendeten kopulationsfähigen Imagines experimentell nicht nachweisen. Obwohl *thummi* im allgemeinen flugfreudiger als *piger* ist und auch in engräumigen Flugkäfigen (bis etwa 5 l Luftraum) einen höheren Prozentsatz an entwicklungsfähigen Gelegen liefert, hängen beide Erscheinungen wahrscheinlich nicht oder wenigstens nicht ausschließlich mit einer höheren Kopulations-Bereitschaft dieser Unterart unter Laboratoriumsverhältnissen zusammen. Einzelzuchten aus Freilandgelegen zeigten, daß die erste Generation beider Subspezies in gleich großen Flugräumen annähernd gleiche Mengen an vollständig entwicklungsfähigen Gelegen hervorbringen kann. Erst bei der Weiterzucht der durch Geschwisterpaarung befruchteten Gelege machen sich gewisse Unterschiede bemerkbar. Trotz Konstanzhaltung der Flugraumgröße und, soweit wie möglich, auch der physiographischen Außenfaktoren, nimmt die Zahl der entwicklungsfähigen Gelege bei *piger* gewöhnlich schon in den ersten Generationen sehr stark ab. Nach durchschnittlich 2 bis 3 Generationen (im Minimum in der P, im Maximum in der F₃) werden keine entwicklungsfähigen Eier mehr hervorgebracht. Auch *thummi* zeigt bei Inzucht eine Ab-

nahme der entwicklungsfähigen Gelege im Laufe der Generationen. Das Absinken der Fertilität erfolgt in den meisten Einzelzuchten dieser Rasse jedoch weniger abrupt als bei *piger*, und durchschnittlich werden zahlreiche Inzucht-Generationen durchlaufen (minimal 5, maximal 12), ehe keine entwicklungsfähigen Eier mehr abgelegt werden. An den Imagines der späteren Generationen mehrerer Inzuchtstämme traten zunehmend Mißbildungen auf (permanente Spreizstellung der Flügel, Reduktion der Antennen und der Vordertarsen), die wahrscheinlich mit einer Verringerung der Kopulationsfähigkeit und allgemein einer Herabsetzung der Vitalität verknüpft sind. Mit dem unterschiedlichen Verhalten der beiden Unterarten bei Inzucht erklärt sich vermutlich auch der im Mittel wesentlich höhere Anteil an total entwicklungsfähigen Gelegen in den Dauerzuchten von *thummi*. Von 4006 Gelegen einer über 12 Monate laufenden Dauerzucht dieser Subspezies waren 78,6% total, 18,4% partiell und 3,0% nicht entwickelt. 10 676 Gelege aus 3 Dauerzuchten von *piger* setzten sich dagegen aus 59,6% total, 22,7% partiell und 17,7% nicht entwickelten Gelegen zusammen. Crowding-Effekte können sich auf diese Weise in den Zuchtbecken mit *thummi* stärker auswirken, was natürlich bei der Beurteilung der in den Dauerzuchten dieser Unterart zu beobachtenden geringeren durchschnittlichen Körpergröße und Borstenzahlen zu berücksichtigen ist.

Hinweise auf ein unterschiedliches ökologisches Verhalten der beiden Subspezies waren aus den Laboratoriums-Zuchten nicht zu gewinnen. Dagegen machen die vorliegenden Befunde eine verschiedene Verteilung auf die Freiland-Biotope wahrscheinlich. In der Umgebung von Wilhelmshaven wurden bis-

Zahl der verwendeten		Zahl der Gelege mit % entwickelten Eiern								
♂ ♂	♀ ♀	Σ	100	> 90	> 75	> 50	> 25	> 10	< 10	0
a. <i>thummi</i> × <i>thummi</i>										
44	30	30	18	9			1			2
28	25	20	11	2			2			5
69	12	12	2	5	1	1				3
141	67	62	31	16	1	1	3			10
		100	50	25,8	1,6	1,6	4,9			16,1 %
b. <i>piger</i> × <i>piger</i>										
122	85	71	20	10	1	1				39
70	20	17	9			1		1		6
57	18	15		2						13
249	123	103	29	12	1	2		1		58
		100	28,1	11,7	1,0	1,9		1,0		56,3 %
c. <i>thummi</i> × <i>piger</i>										
150	76	68	1	2		3	1	2	13	46
70	18	15			1			1	2	11
70	23	12							1	11
50	27	23	4	5	1	1	1			11
39	30	10	4	1						5
42	16	6				1				5
421	190	134	9	8	2	5	2	3	16	89
		100	6,7	6,0	1,5	3,7	1,5	2,2	12,0	66,4 %

Tab. 4. Entwicklungsfähigkeit der in 6 Kreuzungsversuchen erhaltenen Gelege.

her 9 Freiland-Populationen von *Chironomus thummi* in mehr oder weniger regelmäßigen Zeitabständen untersucht. Auf Grund der Färbungscharaktere, deren Zuverlässigkeit in 3 Fällen durch Kreuzung mit Laboratoriums-Stämmen und cytologische Analyse der Bastarde bestätigt werden konnte, handelte es sich ausnahmslos um reine Populationen von *piger*. Die Biotope, aus denen die Gelege oder Larven stammten, waren Kleingewässer in der Nähe von Bauerngehöften und auf Viehweiden sowie Versuchsbecken, deren Wasser durch Zugabe von Kuh- und Taubendünger eutrophiert worden war. Zu *piger* sind ferner Imagines zu stellen, die uns vom Ufer des Neusiedler Sees (Österreich) vorliegen (leg. Mainx „in einem halbversunkenen Boot“) sowie die Populationen, die von Thienemann und Strenzke⁵ aus der Umgebung von Plön/Holstein (Gartenbecken, Dorfteich Hassberg) untersucht worden waren. Das Habitat dieser Unterart bildeten also in allen Fällen nichtperiodische, meist makrophyten-arme oder -freie Kleingewässer, die zwar (meist durch animalische Exkremente) hoch eutroph waren, aber keinen ausgeprägten Abwasser-Charakter hatten. In den Versuchsbecken vermochte sich *piger* bei Salinitätswerten bis 5,3‰ zu entwickeln.

Reine Populationen von *Ch. th. thummi* wurden im Wilhelmshavener Untersuchungsgebiet bisher nicht gefunden. Dagegen gehörten die Larven, die wir von 3 Firmen als Aquarienfisch-Futter erhielten, entweder ausschließlich (Lünen/Westf., Neuss/Rheinl.) oder überwiegend (Rhondorf/Rheinland, hier etwa 10% Bastarde mit ungepaarten Chromosomen) *thummi* an. In allen Fällen wurde die Bestimmung durch Kreuzung mit Laborstämmen und cytologische Untersuchung der Bastarde gesichert. Die von Bauer⁶ untersuchten Larven, die von einer thüringischen Firma bezogen wurden, gehören auf Grund des Chromosomen-Baues ebenfalls zu *thummi*. Nach der Färbung müssen ferner sämtliche in der Sammlung Thienemanns enthaltenen Imagines aus dem Rheinland und Westfalen zu dieser Subspezies gestellt werden. Die Larven, aus denen sie gezüchtet wurden, stammen aus Gewässern, die durch das Einleiten organischer Abwässer hochgradig verunreinigt waren; sie werden nach Thienemann⁸ von Kolkwitz und Marsson als typisch für die α -mesosaprobe Zone bezeichnet, kommen aber auch noch in der poly- und β -mesosaprobe Zone vor. Da

⁸ A. Thienemann, Chironomus. Stuttgart 1954.

die als Fischfutter zu erhaltenden Larven gewöhnlich in Gewässern gesammelt werden, die einen ähnlichen limnologischen Charakter haben wie die von Thienemann gekennzeichneten Abwasser-Fundstellen, scheint *thummi* demnach enger an saprobe Verhältnisse gebunden zu sein als *piger*.

Die vorliegenden Befunde machen es also wahrscheinlich, daß die beiden morphologisch und cytologisch differenzierbaren Unterarten von *Chironomus thummi* verschiedene ökologische Nischen einnehmen; *piger* bevorzugt die von Thienemann genannten eutrophen Kleingewässer und Seen, während *thummi* eine ausgeprägt saprophile, vielleicht sogar saprobionte Form wäre. Durch weitere Untersuchungen soll versucht werden, diese Auffassung zu bestätigen und die Milieuanprüche der Unterarten schärfer zu fassen. Eine geographische Trennung des heutigen Areals von *thummi* und *piger* liegt offensichtlich nicht vor (Auftreten von Bastarden in Wilhelmshaven und Rondorf). Rückschlüsse auf den Entstehungsmodus der intraspezifischen Differenzierung innerhalb der Art *Chironomus thummi* können aus den vorliegenden Funden nicht gezogen werden.

Bis zu welchem Grad die beiden Subspezies im Freiland reproduktiv isoliert sind, läßt sich noch nicht entscheiden. Im Versuch ist die wechselseitige Kopulation leicht herbeizuführen; allerdings ist der Anteil an nicht oder nur zu einem geringen Prozentsatz entwicklungsfähigen Gelegen bei der Paarung von ♂♂ und ♀♀ verschiedener Unterarten größer als bei

der Kreuzung von Angehörigen der gleichen Unterart (Tab. 4). Die Entwicklung der Bastard-Larven verläuft in der F_1 normal, und die Zahl der von den Bastard-Imagines der F_1 produzierten entwicklungsfähigen Gelege entspricht in Übereinstimmung mit den Ergebnissen Goldschmidts³ den Verhältnissen in homozygoten Populationen. Schon die Gesamtzahlen der bei den Kreuzungsversuchen erhaltenen Gelege deuten auf eine höhere Kopulationsrate zwischen Partnern der gleichen Unterart hin (Tab. 4); wegen des unterschiedlichen Alters der verwendeten ♂♂ können die Versuche in dieser Hinsicht aber nur mit Vorbehalt ausgewertet werden. In Flugkäfigen, in denen zu ♀♀ von *thummi* die gleiche Anzahl gleichaltriger ♂♂ beider Subspezies gesetzt wurden, ließ sich eine ausgeprägte selektive Kopulations-Bereitschaft nachweisen. Es fanden ausschließlich oder überwiegend (85—100%) Gleichpaarungen statt (cytologische Untersuchung der F_1 -Larven). Fremdpaarungen erfolgten nur am Ende der Versuche, als das ursprüngliche Zahlenverhältnis der ♂♂ von *thummi* und *piger* durch den Tod zahlreicher Imagines zufällige Verschiebungen erfahren hatte. Daß auch im Freiland die Kopulation zwischen Angehörigen verschiedener Subspezies möglich ist, zeigt die Larven-Population Rondorf, die etwa 10% Heterozygote enthielt. Die Klärung der Frage, unter welchen Verhältnissen es im Freiland zur Bastardierung kommt und wie die Bastarde ökologisch eingestellt sind, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

BERICHTE

Die Hybridisierung der Atome und ihre Beziehungen zu Valenz und Struktur

Von GÜNTHER SCHOTT¹

Aus dem Institut für Anorganische Chemie der Universität Rostock

(Z. Naturforsch. 11 b, 735—747 [1956]; eingegangen am 20. Februar 1956)

Die Konzeption des Hybridbegriffes hat sich seit seiner Einführung durch Pauling² als Arbeitshypothese so überaus bewährt und als derart leistungsfähig erwiesen, daß er ein nahezu unentbehrliches Hilfsmittel der theoretischen Chemie geworden ist. Nach Ansicht des Verfassers kommt ihm bei der Betrachtung struktureller Probleme eine absolut zentrale Bedeutung zu, da mit ihm alle experi-

mentell prüfbaren Strukturelemente, wie Bindungslänge, Bindungsenergie, Valenzwinkel, Dipolmoment usw., ursächlich und direkt verknüpft sind. Der Hybridbegriff verdient es also, auch dem mehr praktisch orientierten Chemiker nahegebracht zu werden. Aufgabe des Aufsatzes soll es sein, in diesem Sinne zwischen Theorie und Praxis zu vermitteln, den Hybridbegriff anschaulich zu erläutern und seine vielfältige Leistungsfähigkeit für Fragen der Valenz und Struktur darzulegen.

¹ Nach einem Vortrag anlässlich der Hauptjahrestagung 1955 der Chemischen Gesellschaft in der DDR in Leipzig am 20. 10. 1955.

² L. Pauling, J. Amer. chem. Soc. 53, 1367 [1931].