

Parthenogenese (jomfrufødsel) hos insekter, myriapoder, spindlere og landbænkebidere

af HENRIK ENGHOFF

(With a summary: Parthenogenesis in insects, myriapods,
arachnids, and terrestrial isopods).

Indledning	31
Ordliste	32
Thelytoki	33
Cyklisk parthenogenese	39
Haplodiploidi	42
Polyploidi i forbindelse med thelytoki	44
Parthenogenesens forekomst hos insekter m. m.	44
Nogle generelle træk af thelytokiens forekomst i dyreriget	56
Geografisk parthenogenese	57
Taxonomiske problemer i forbindelse med thelytoki	58
Summary	60
Litteratur	61

Indledning

Langt de fleste dyr har kønnet (sexuel) formering, dvs. at livscyklus omfatter en sammensmeltning af to celler fra forskellige individer (æg- og sædceller). Der er imidlertid et betydeligt antal dyr, der helt eller delvis har forladt sexualiteten og formerer sig ukønnet: ved knopskydning, fragmentering eller ved *parthenogenese* (jomfrufødsel), dvs. at ubefrugtede æg kommer til udvikling.

I mange tilfælde har man hos ellers kønnede former fundet, at ubefrugtede æg er begyndt at dele sig og har udviklet sig noget, uden at der er kommet færdigt afkom ud af det. Dette fænomen (rudimentær parthenogenese) omtales ikke nærmere her; det har hovedsagelig interesse for cytologer og embryologer og spiller næppe nogen rolle i naturen. Det samme gælder de utallige eksempler på, at parthenogenese er fremkaldt kunstigt: ved kemisk eller anden pirring af ubefrugtede æg. Det følgende handler udelukkende om naturligt forekommende, fuldt funktionel parthenogenese.

Parthenogenese hos insekter

Naturlig parthenogenese er konstateret hos særdeles mange former, tilhørende de fleste af dyrerigets højere taxa, dog hidtil ikke hos pattedyr (med mindre man fæster lid til en næsten 2000 år gammel anekdote). Selv om man holder sig inden for entomologiens rammer, fremtræder parthenogenesen i et utal af variationer. Derfor omfatter denne oversigt en almen gennemgang af de forskellige hovedtyper af parthenogenese før den specielt entomologiske behandling af emnet.

Adskillige personer har været mig behjælpelige med oplysninger om parthenogenese, oplysninger om litteratur om parthenogenese, eller med kritik af manuskriptet. For sådan hjælp takkes Nils Møller Andersen, Fritz Bangsholt, Jens Böcher, Inge Bødker Enghoff, E. W. Kaiser, Ellinor Bro Larsen, Ole Lomholdt, Ebbe Schmidt Nielsen, Bo Vest Pedersen, Ulf Scheller og S. L. Tuxen. K. L. Elsman takkes for udførelsen af illustrationerne.

Ordliste

Til emnet parthenogenese knytter der sig en række specialudtryk, hvoraf nogle sikkert er ukendte for nogle. For at lette læsningen af det følgende gives her en alfabetisk liste over disse udtryk:

<i>udtryk</i>	<i>synonym</i>	<i>forklaring</i>	<i>hoved- omtale side</i>
allopolyploidi	alloploidi	<i>polyploidi</i> , hvor cellerne indeholder kromosomsæt fra forskellige »former«, kræver hybridisering	44
ameiotisk thelytoki	apomiktisk thelytoki	<i>thelytoki</i> , hvor der ikke sker nogen reduktionsdeling (meiose)	35
arrhenotoki		ubefrugtede æg giver hanligt afkom (jvf. <i>haplodiploidi</i>)	42
autopolyploidi	autoploidi	<i>polyploidi</i> , hvor cellerne indeholder ens kromosomsæt	44
bisexualitet	amphimixis	omfatter <i>diplodiploidi</i> og <i>haplodiploidi</i>	
cyklisk parthenogenese	heterogoni	vekslen mellem bisexuelle og <i>parthenogenetiske</i> generationer	39
deuterotoki	amphitoki	ubefrugtede æg giver hanligt + hunligt afkom	39
diplodiploidi	»almindelig« kønnet formering	befrugtede æg giver diploiddt afkom af begge køn, ubefrugtede æg udvikles ikke	34

fakultativ parthenogenese		ubefrugtede æg giver ofte, men ikke altid, afkom	36
geografisk parthenogenese		forekomst af <i>bisexuelle</i> og <i>thelytoke</i> former med forskellig udbredelse inden for samme morfologiske art eller artsgruppe .	57
haplodiploidi		ubefrugtede æg giver haploide hanner (<i>arrhenotoki</i>), befrugtede æg giver diploide hunner	42
meiotisk thelytoki	automiktisk thelytoki	<i>thelytoki</i> , hvor der sker reduktionsdeling (meiose) og påfølgende sammensmeltning af to af moderens kromosomreducerede (azygoide) kerner (undtagelse: <i>præmeiotisk kromosomfordobling</i>)	35
parthenogenese	jomfrufødsel	ubefrugtede æg giver afkom	31
polyploidi		cellerne indeholder mere end to sæt homologe kromosomer, omfatter triploidi, tetraploidi osv. (jvf. <i>allopolyploidi</i> og <i>autopolyploidi</i>)	44
præmeiotisk kromosom- fordobling		meiotisk thelytoki, hvor kromosomtallet før meiosen fordobles for derefter ved meiosen at bringes ned på udgangstallet . .	36
pseudogami	gynogenese	<i>parthenogenese</i> , hvor ægget ikke befrugtes, men kræver aktivering af en sædcelle for at udvikle sig	36
pædogenese		ungdomsstadier (f. eks. larver) forplanter sig	41
rudimentær parthenogenese		ubefrugtede æg påbegynder udvikling, men giver ikke færdigt afkom	31
spanandri		hanner mangler eller er meget sjældne . . .	45
thelytoki		ubefrugtede æg giver hunligt afkom . . .	33
tychoparthenogenese		ubefrugtede æg giver undtagelsesvis afkom	36

Thelytoki

Dette og de to følgende afsnit er at betragte som en summarisk beskrivelse af parthenogenesens mangehånde varianter. En grundigere gennemgang finder man hos White (1973), hvis værk danner en væsentlig del af grundlaget for nærværende oversigt. Specielt for entomologer er Suomalainens (1962) artikel også vigtig.

Parthenogenese hos insekter

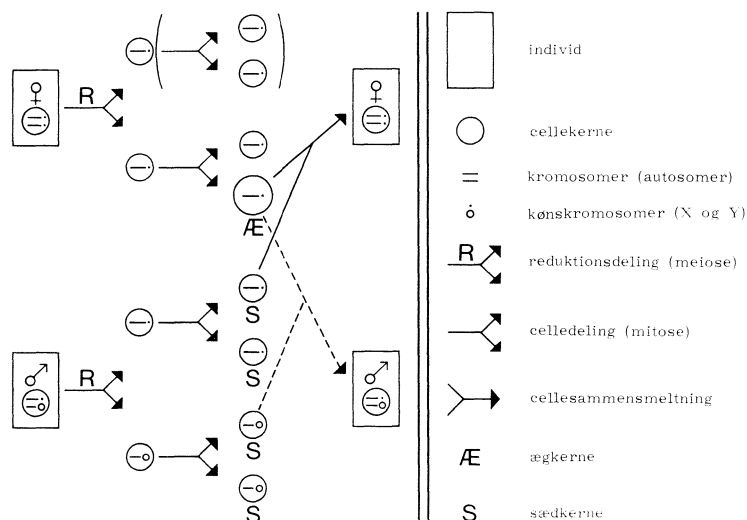


Fig. 1. Skematisk fremstilling af kønscelledannelse, kromosomforhold m. m. ved almindelig bisexuel formering (diplodiploidi). Til højre for dobbeltlinien er de forskellige symboler forklaret.

Den simpleste form for parthenogenese: at ubefrugtede hunner får hunligt afkom, benævnes *thelytoki*. Thelytoki er den almindeligste form for parthenogenese, således at forstå, at man regner med, at den er udviklet et antal af gange uafhængigt af hinanden fra seksuelle former. De fleste thelytoki former er systematisk isolerede, dvs. at deres nærmeste slægtninge er bisexuelle.

Thelytoki – eller i det mindste nogle former for meiotisk thelytoki – henregnes undertiden ligesom selvbefrugtende hermafroditisme til kønnet formering, fordi afkommet er genetisk forskelligt fra moderen (G. C. Williams, 1975). Det forekommer dog denne artikels forfatter mest naturligt at rubricere al thelytoki som ukønnet: det synes meningsløst at tale om køn, når der kun er ét af dem.

Ved overgangen fra bisexualitet til thelytoki er det et problem for den pågældende organisme, at den i stedet for at producere æg med kromosomtallet halvt så stort som dens kropscellers (azygoide ægkerner, fig. 1), skal producere afkom med samme kromosomtallet som dens kropsceller (zygoide kerner).

Den tilsyneladende mindst komplicerede måde, hvorpå dette kan foregå, består i, at der slet ikke sker nogen reduktionsdeling (meiose) under

oogenesen (fig. 2a). Dette kaldes *ameiotisk* (eller *apomiktisk*) *thelytoki*. Ved ameiotisk thelytoki er afkommet genetisk identisk med moderen, bortset fra eventuelle mutationer.

Da man regner med, at alle nulevende thelytoke former har bisexualle forfædre (G. C. Williams, 1975), bør ameiotisk thelytoki betragtes som mere avanceret end *meiotisk* (eller *automiktisk*) *thelytoki*, hvor der lige som hos bisexualle organismer sker reduktionsdeling. Efter reduktionsdelingen sker der så en sammensmeltning af to af moderens azygoide kerner, hvor-

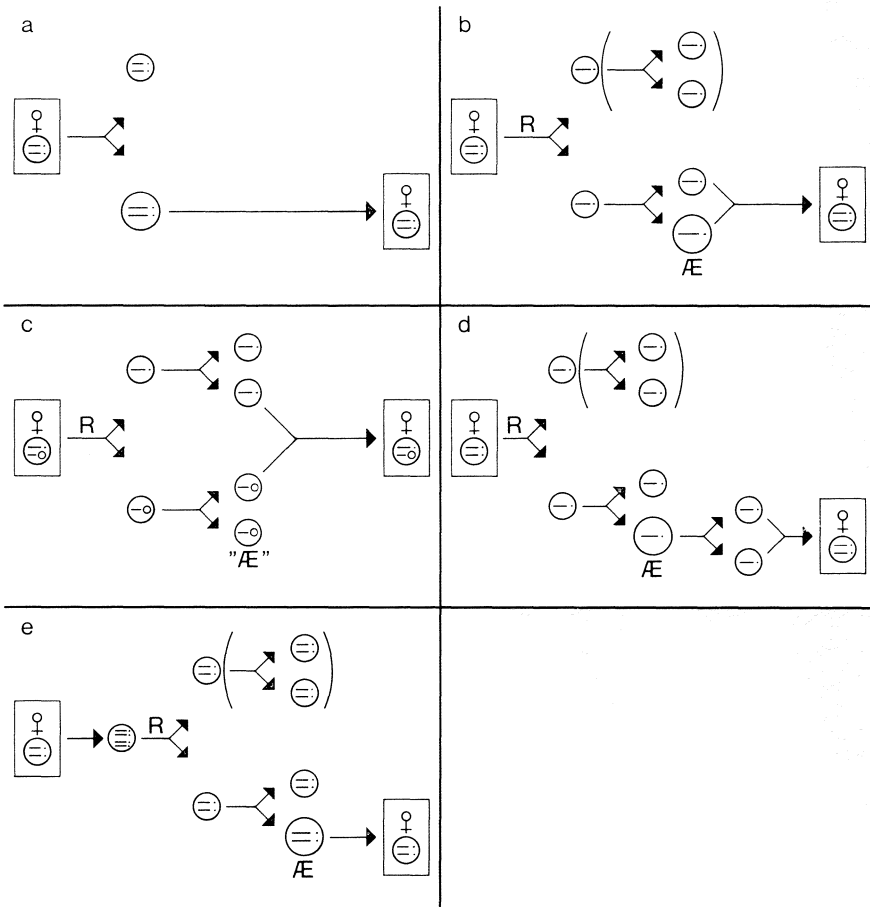


Fig. 2. Skematisk fremstilling af ægmodning, kromosomforhold m. m. ved forskellige typer af thelytoki. a: ameiotisk thelytoki, b-e: forskellige typer af meiotisk thelytoki (se teksten). Symboler som fig. 1.

Parthenogenese hos insekter

ved det zygoide kromosomtallet genetableres. Hvilke azygoide kerner, der smelter sammen, kan variere:

Fig. 2b viser sammensmeltning mellem produkterne af meiosens 2. deling (2. delings søsterkerner). Fig. 2c viser sammensmeltning mellem 2. delings ikke-søsterkerner. Fig. 2d viser sammensmeltning mellem de azygoide, identiske produkter af den første kløvningsdeling. Fig. 2e viser en afvigende form: *præmeiotisk kromosomfordobling*. Før meiosen sker der en fordobling af kromosomtallet, således at kromosomtallet efter meiosen er zygotid. Der sker altså ingen sammensmeltning af kerner.

De genetiske konsekvenser af meiotisk thelytoki afhænger af, hvilken type restitution af det zygoide kromosomtallet, der foreligger, samt af, hvorvidt der sker overkrydsninger. Her skal kun nævnes: Tilfælde 2d vil give 100% homozygot afkom, fordi de to kerner, der smelter sammen, er identiske. Tilfælde 2e vil give afkom, der er genetisk identisk med moderen, hvis kromosomparringen i den første meiotiske profase udelukkende sker mellem søster-kromosomer, hvilket sandsynligvis ofte er tilfældet; konsekvenserne af præmeiotisk kromosomfordobling er under disse omstændigheder de samme som af ameiotisk thelytoki.

Det er værd at bemærke, at den thelytoke form af sommerfuglen *Solenobia triquetrella* (se side 54) har meiotisk thelytoki af type 2c. Herved sikres, at afkommet er hunligt, idet det hos sommerfugle – i modsætning til f. eks. pattedyr – er hunnen, der har to forskellige kønskromosomer, XY. Hvis restitutionen hos *S. triquetrella* foregik ved mekanisme 2b eller 2d, ville afkommet blive hanligt (XX).

Som nævnt forekommer thelytoki hos mange dyr. Udover de tilfælde, hvor en form forplanter sig ved konstant thelytoki, kendes adskillige tilfælde (f. eks. den hjemlige markgræshoppe, *Chorthippus longicornis*), hvor normalt bisexuelle former undtagelsesvis producerer hunligt afkom uden befrugtning (*tychoparthenogenese*). Dette kan betragtes som et første trin på vejen til konstant thelytoki. Faktisk er det lykkedes i laboratoriet at forøge frekvensen af tychoparthenogenese hos en bananflueart, *Drosophila mercatorum*, ved selektion. Et videre skridt på vejen mod konstant thelytoki repræsenteres af former, hvor en betydelig del af æggene regelmæssigt udvikles uden befrugtning (*fakultativ parthenogenese*).

Pseudogami er en særpræget form for thelytoki. Pseudogame formers æg kræver ikke en egentlig befrugtning for at udvikle sig, men det er nødvendigt, at ægget »pirres« af en sædcelle. Dvs. at der må være hanner til stede (med mindre det pågældende dyr er hermafrodit), men de hanlige gener føres overhovedet ikke videre til afkommet. De nødvendige hanner er som

regel ikke sønner af pseudogame mødre; de »lånes« fra beslægtede bisexuelle former. Et eksempel på pseudogami er tyvebillen *Ptinus mobilis*, som »låner« hanner af den nærtstående bisexuelle *Pt. clavipes*.

På trods af de mange eksempler på thelytoki, som opremses side 44 ff, er det meget store flertal af dyr bisexuelle. White (1973) gætter på, at noget mindre end 1/1000 af samtlige dyrearter er thelytoke. Man må altså regne med, at der er afgørende fordele ved den komplicerede bisexuelle formering. I en helt ny bog om seksualitet forsvaret G. C. Williams (1975) det synspunkt, at bisexuel formering er en fordel, hvis afkommets fremtidige miljø ikke kan forudsiges med sikkerhed (ekstremt eksempel: marine organismer med planktoniske larver). Den bisexuelle formering vil give et mere varieret afkom end thelytoki (og andre ukønnede typer), og chancen for, at der vil være enkelte blandt afkommet, der er veltilpassede det nye miljø, vil være størst ved bisexuel formering. For en uddybning af dette spændende emne henvises til Williams' læseværdige bog.

Det er i overensstemmelse med ovennævnte hypotese, at thelytoki findes hos systematisk isolerede former og ikke er karakteristisk for højere taxa: de thelytoke former kan klare sig et stykke tid, men er ikke i stand til at ændre deres genpulje hurtigt nok, hvis miljøet ændrer sig, og uddør derfor.

På den anden side er der en række kortsigtede fordele ved thelytoki, som gør det forståeligt, at denne formeringsform er blevet »opfundet« så mange gange:

a. Thelytoke former har en fordel i spredningsmæssig henseende: Hvis en bisexuel art skal starte en ny koloni, kræves der enten både en han og en hun eller en befrugtet hun. En ny koloni af en thelytok form kan startes af et hvilket som helst individ (voksen, larve, æg).

b. En population af en bisexuel art kan uddø, som følge af at kønnene ved ringe populationstæthed kan have svært ved at finde hinanden. Et sådant problem har thelytoke former (og selvbevrugtende hermafroditter) selvsagt ikke (Tomlinson, 1966).

c. En thelytok huns afkom består, bortset fra eventuelle »fejltagelser«, udelukkende af hunner. Alt andet lige vil dette bevirke, at en thelytok form kan have en hurtigere populationsvækst end en bisexuel. Dog er »alt andet« ofte ikke lige (White, 1970): Nogle thelytoke former har, sammenlignet med bisexuelle slægtninge, nedsat produktion eller klækkeprocent af æg. Det gælder f. eks. kakerlakken *Pycnoscelus surinamensis* (Roth, 1974) (side 46), kvægmyggen *Gymnopais* sp. (Downes, 1965), bananfluen *Drosophila mangabeirai* (White, 1970) (side 52) og tusindbenet *Nemasoma varicorne* (Enghoff, i trykken b) (side 55). Den nedsatte fertilitet kan forsøgsvis

Parthenogenese hos insekter

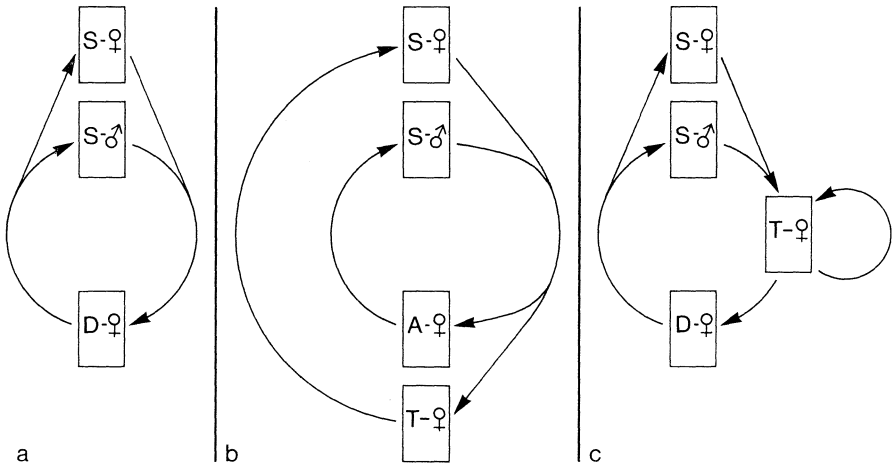


Fig. 3. Skematisk fremstilling af cyklisk parthenogenese. a-c: forskellige typer (se teksten). A-♀: arrhenotok hun, D-♀: deuterotok hun, S-♂ og S-♀: bisexuel han og hun, T-♀: thelytok hun.

forklares ved, at thelytokien i disse tilfælde er af særlig ung dato og de ny-erhvervede kromosomale mekanismer endnu ikke perfekte, således at en del af æggene mislykkes.

d. Thelytoke hunner behøver ikke bruge tid og energi på parringsadfærd – tid og energi, som i stedet kan anvendes til fødesøgning, ægproduktion m. m. Mange thelytoke former, hvis bisexuelle forfædre stadig findes, gør ikke forsøg på at parre sig med eventuelt tilstedeværende bisexuelle hanner, dvs. at der må være sket en evolution i retning af tab af parringsinteresse. Denne evolution har Ikeda & Carson (1973) delvis genskabt i laboratoriet: Efter kun to selektionscykler kunne de frembringe en klon af den thelytoke form af *Drosophila mercatorum* (side 52), som var signifikant mindre parringslysten end udgangsklonen.

e. Hos mange dyr er hanner mindre robuste end hunner, f. eks. hos skjoldlus (White, 1970), sækbærere (Pallesen, 1964) og nogle tusindben (Enghoff, i trykken b, Haacker, 1968). En thelytok form vil derfor kunne overleve på steder, hvor den bisexuelle er udelukket, fordi hannerne ikke kan tåle omgivelserne.

f. Inden for populationsgenetikken opererer man med begrebet *balanceret polymorfi*. Dette betegner forholdet, at heterozygote individer (Aa) er overlegne (mere »fit«) i forhold til begge homozygoter (AA og aa). I en bisexuel population og i de fleste typer af meiotisk thelytoke »populatio-

ner« vil der i hver generation blive produceret et antal af de »underlødige« homozygoter (den genetiske byrde), fordi generne i populationen blandes (eller hos de thelytoke former: fordi der sker rekombination af moderens gener). Ved ameiotisk thelytoki og meiotisk thelytoki med præmeiotisk kromosomfordobling vil der ikke være nogen genetisk byrde, fordi afkommet er genetisk identisk med moderen (White, 1970). Ved andre typer af meiotisk thelytoki er betingelserne for balanceret polymorfi komplicerede (f. eks. Templeton, 1974).

g. Måske den vigtigste forskel på bisexual og ukønnet formering er, at afkommet af et individ, der formerer sig ukønnet, udelukkende har moderens gener. Et bisexuelt individ vil derimod kun være ansvarligt for halvdelen af afkommets gener. Bisexual formering må således forventes at være behæftet med en 50% negativ selektionsværdi. Konsekvenserne af dette interessante synspunkt diskuteres af G. C. Williams (1975).

h. Et specialtilfælde udgøres af de rent thelytoke (anholocykliske) bladlus, der er udviklet fra cyklisk parthenogenetiske (holocykliske) arter med værtsskifte. Ved at springe den bisexuelle generation over bliver disse bladlus i stand til at leve på steder, hvor kun den ene værtsplante gror (eks. *Sacchiphantes* side 47).

Cyklisk parthenogenese

En regelmæssig vekslen mellem bisexuelle og parthenogenetiske generationer kaldes *cyklisk parthenogenese* eller *heterogoni* og kendes hos et beskedent antal grupper i dyreriget. Til gengæld er det så ofte således, at et helt højere taxon er karakteriseret ved denne komplicerede forplantningsmåde. Cyklisk parthenogenese kendes hos bladlus, galhvepse og enkelte andre årevingede, nogle få galmyg og hos en enkelt, højt mærkværdig, amerikansk bille: *Micromalthus debilis* (side 51). Blandt ikke-insekter findes cyklisk parthenogenese hos hjuldyr, dafnier, digene ikter og enkelte parasitiske rundorme.

Fig. 3 viser nogle varianter af cyklisk parthenogenese. Fig. 3a skal anskueliggøre den simpleste form, som findes hos mange galhvepse: Den bisexuelle generation (S-♀ og S-♂) producerer udelukkende hunligt afkom. Disse hunner (D-♀) producerer ved parthenogenese afkom af begge køn, hvorved cyklen er komplet. Det fænomen, at en og samme parthenogenetiske hun producerer såvel hunligt som hanligt afkom, benævnes *denterotoki*.

Hos andre galhvepse er systemet lidt mere raffineret (fig. 3b). Her består den bisexuelle generations afkom af to slags parthenogenetiske hunner:

Parthenogenese hos insekter

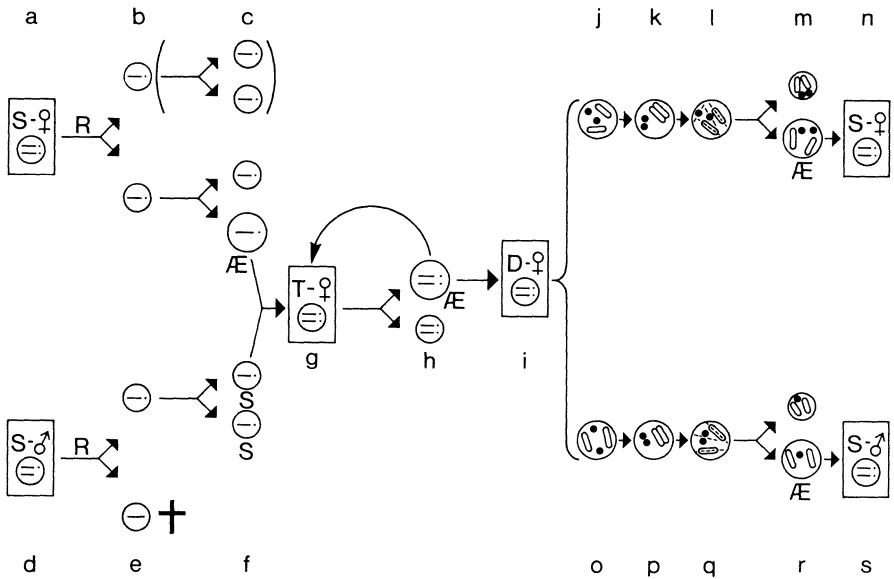


Fig. 4. Schematisk fremstilling af kønscelledannelse, kromosomforhold m. m. hos bladlus. Symboler som fig. 1, dog er kerner og kromosomer tegnet større end ellers i den højre del af figuren (j-m & o-r); her er autosomer repræsenteret af aflange, åbne symboler, kønskromosomer af udfyldte cirkler. Se i øvrigt teksten.

hun-producerende (T-♀) og han-producerende (A-♀). (Når afkommet fra en parthenogenetisk hun er hanligt, taler man om *arrhenotoki*).

Hos bladlus er der mellem den bisexualle og den deuterotoke (eller thelytoke + arrhenotoke) generation indskudt et antal rent thelytoke generationer (fig. 3c).

Der er to kritiske punkter i sådanne cykler. For det første skal det sikres, at alt afkommet af den bisexualle generation bliver hunligt; for det andet skal den genetiske kønsbestemmelse »genopstå« hos parthenogenetiske hunner. Som eksempel på, hvordan disse problemer kan klares, gennemgås cyklus hos bladlus (en grundigere behandling findes hos White, 1973):

Fig. 4 viser, at oogenesis hos de seksuelle hunner (S-♀) foregår ganske normalt, med halvering af kromosomtallet fra $2N+XX$ ($2N$ =autosomer, XX =kønskromosomer) til $N+X$ (a-b). Hos hannen, som kun har ét kønskromosom ($2N+XO$), sker der ligeledes en reduktion, således at der dannes to sekundære spermatocytter (d-e): én med $N+X$ og én med $N+O$. Den celle, der intet kønskromosom får ($N+O$), modtager imidlertid meget mindre cytoplasma end den anden og degenererer. Det er altså kun $N+X$ -

spermatocytten, der gennemgår en yderligere (mitotisk) deling (e-f) og giver ophav til spermatozoer. Dvs. at alle spermatozoer har $N+X$ kromosomer, og når de befrugter et æg (med $N+X$ kromosomer) (cf-g), bliver resultatet en hun ($2N+XX$). Denne hun ($T-\text{♀}$) producerer ved ameiotisk thelytoki døtre, som kan give ophav til flere thelytoke generationer (g-h, g-h, g-h...).

Før eller siden ophører denne rent thelytoke formering, og $T-\text{♀♀}$ producerer deuterotoke døtre ($D-\text{♀♀}$). En deuterotok hun producerer to slags æg: 1) Hos *hun-æg* sker der, som normalt ved kønscelledannelse, en parring af homologe kromosomer (j-k). Imidlertid falder de homologe kromosomer fra hinanden igen (k-l) og deles mitotisk, så resultatet bliver en hun ($2N+XX$) (l-n). 2) Hos *han-æg* sker der ligeledes en kromosomparring (o-p), men kun autosomerne falder fra hinanden igen, X-kromosomerne forbliver parrede (p-q). Mens autosomerne deles mitotisk i modningsdelingen, falder X-kromosomerne simpelthen »forsinket« fra hinanden uden at deles; herved fås en han ($2N+X$) (q-s).

Det må understreges, at ovenstående kun er et eksempel. I den anden store insektgruppe med cyklisk parthenogenese, galhvepsene, foregår generationsskiftet således på en ganske anden måde i forbindelse med de årevingedes specielle kromosomforhold (side 42).

Hos de galmyg, der har cyklisk parthenogenese, samt hos billen *Micro-malthus debilis*, er de parthenogenetiske generationer *pædogenetiske*, dvs. at de forplanter sig på et larvestadium.

Former med cyklisk parthenogenese kombinerer de langsigtede fordele ved bisexual formering med nogle af thelytokiens kortsigtede plusser (side 37); det er derfor forståeligt, at cyklisk parthenogenese i modsætning til ren thelytoki kan være karakteristisk for hele højere taxa.

En smuk illustration af den genetiske forskel mellem konstant thelytoki og cyklisk parthenogenese er Hebert's (1974a, b) studier over dafnien *Daphnia magna*. På ustabile lokaliteter (udtørrende damme) har *D. magna* regelmæssig cyklisk parthenogenese; populationen starter hvert år fra befrugtede, overvintrende æg. Enzymelektroforetiske undersøgelser over sådanne populationer viste, at de som regel var i genetisk (Hardy-Weinberg) ligevægt. På stabile lokaliteter er forplantningen næsten udelukkende thelytok, og på sådanne lokaliteter fandt Hebert ofte store afvigelser fra Hardy-Weinberg ligevægt (for mange heterozygoter i forhold til det forventede, jvf. side 38).

Interessante teoretiske overvejelser over cyklisk parthenogenese, bl. a. over forholdet mellem antallet af bisexuelle og parthenogenetiske generationer, findes hos G. C. Williams (1975).

Parthenogenese hos insekter

Haplodiploidi

Denne betegnelse dækker over et bisexualt system, hvor hanner er haploide (har ét kromosomsæt, N) og fremgår af ubefrugtede æg, mens hunner er diploide (har to identiske kromosomsæt, 2N) og fremgår af befrugtede æg. Fig. 5 viser, hvordan haplodiploidi fungerer: Oogenesis er normal, med reduktionsdeling, således at ægget bliver haploidt som hos »almindelige« bisexuelle (diplodiploide) organismer. Derimod sker der ingen reduktionsdeling under spermatogenesis; sædcellerne har altså samme kromosomtallet (N) som hannens celler. Hvis det haploide æg befrugtes, fås et diploidt afkom (en hun); hvis det ikke befrugtes, fås et haploidt afkom (en han). Som nævnt side 40 benævnes dette, at ubefrugtede æg giver hanligt afkom, *arrhenotiki*.

Ligesom cyklisk parthenogenese, og i modsætning til thelytoki, er haplodiploidi kun opstået nogle få gange, men er til gengæld ofte karakteristisk for hele højere taxa. Således er, så vidt vides, alle årevingede insekter og thrips haplodiploide (bortset fra isolerede former, der sekundært er blevet thelytoke). Endvidere kendes haplodiploidi hos en gruppe skjoldlus (tribus Iceryni), hos nogle mellus, hos billen *Micromalthus debilis* (side 51) samt hos enkelte barkbiller. Uden for insekterne kendes haplodiploidi i adskillige grupper af mider og hos en stor gruppe af hjuldyr.

Der knytter sig mange interessante teoretiske problemer til haplodiploidi. For eksempel: Hvorfor bliver haploide individer hanner og diploide individer hunner? Hos snyltehvepsen *Bracon hebetor* (= *Habrobracon juglandis*) har man fundet, at individer, der er heterozygote for en antal »kønsfaktorer« (af disse findes mindst 9, som muligvis kan betragtes som multiple

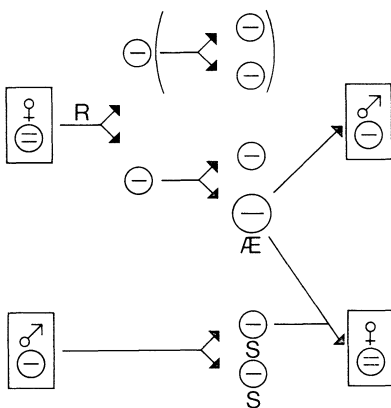


Fig. 5. Skematisk fremstilling af kønscelldannelse, kromosomforhold m. m. ved haplodiploidi. Symboler som fig. 1.

alleler på et enkelt locus), bliver hunner; individer med kun én type allel bliver hanner. Eksistensen af et stort antal alleler vil stærkt mindske chancen for, at et diploidt individ får to eksemplarer af samme allel. Sådanne individer kan dog tænkes opstået ved stærk indavl, og ved stærk indavl har man i laboratoriet netop produceret diploide hanner. Voila! Denne ret simple mekanisme er dog ikke generelt forekommende hos haplodiploide organismer; Crozier (1971) omtaler de vigtigste alternative hypoteser.

Haplodiploide formers genetik adskiller sig væsentligt fra andre bisexuelle (diplodiploide) formers. Hartl (1971) behandler nogle af de populationsgenetiske aspekter af haplodiploidi. Her skal blot nævnes følgende: De haploide hanner kan selvfølgelig ikke være heterozygote. Et eventuelt underlødigt gen vil i hannerne blive udsat for fuld selektion, mens det i en diploid organisme delvis vil kunne »skjule sig« som heterozygot (hvis det er recessivt). Som følge heraf vil man ikke forvente så megen balanceret polymorfi (side 38) hos en haplodiploid organisme som hos en diplodiploid.

Det er omdiskuteret, hvorvidt man vil forvente størst genetisk variabilitet hos de haploide hanner eller de diploide hunner; endnu hersker der uklarhed på dette punkt (Oliver & Herrin, 1974).

En yderst interessant teori om sammenhængen mellem haplodiploidi og *social adfærd* er udviklet af W. D. Hamilton og diskuteres udførligt af Wilson (1971). Social adfærd er udviklet ca. et dusin gange inden for de årevingede insekter (dog kun i gruppen Aculeata: gravehvepse, gedehamse, bier, myrer m. m.). Blandt de øvrige arthropoder kendes egentlig social adfærd kun hos termitter. Kernen i Hamiltons teori er, at i det haplodiploide system har en hun flere gener fælles med sine søstre end med sin mor og sine døtre. Derfor kan det bedre betale sig for en given hun (arbejder) at hjælpe sin mor (dronning) med at producere mere afkom (søstre) end at producere afkom selv. Dette skal forstås således, at det bedst kan betale sig for et individ at sørge for, at der bliver produceret afkom med så mange gener som muligt fælles med det pågældende individ.

Man kan spekulere over, hvorfor social adfærd ikke forekommer hos andre haplodiploide grupper såsom thrips og ikke-aculeate årevingede. Wilson (1971) foreslår som forklaring, at disse dyr ikke besidder en anden nødvendig forudsætning for udviklingen af social adfærd: at moderen forbliver i tæt kontakt med sit afkom. Denne forudsætning opfyldes af de haplodiploide barkbiller (*Xyleborus* spp., side 51) og Wilson (*l. c.*) anser disse billers mangel på social adfærd som et modargument til Hamiltons teori.

Parthenogenese hos insekter

Polyploidi i forbindelse med thelytoki

Hos de fleste dyr indeholder kropscellerne to sæt homologe kromosomer (diploidi), mens kønscellerne kun har ét sæt (haploidi).

Polyploidi betyder, at en organismes celler indeholder mere end to sæt homologe kromosomer. Polyploidi omfatter *triploidi* (tre sæt homologe kromosomer), *tetraploidi* (fire sæt), *pentaploidi* (fem sæt) osv.

Polyploidi er vidt udbredt blandt højere planter. I modsætning hertil er kun få dyr polyploide. White (1973) gennemgår forskellige hypoteser om denne forskel mellem dyr og højere planter.

Det er et faktum, at flertallet af de dyriske polyploider, der kendes, er thelytoke. Det vil føre for vidt at komme ind på alle de hypoteser, der er udkastet om dette emne; blot følgende nævnes: Det vil være et stort problem for en polyploid form, at der meget nemt kan komme uorden i paringen af homologe kromosomer under reduktionsdelingen. I en normal, diploid celle, parres jo de homologe kromosomer to og to (danner bivalenter); hvis der er mere end to sæt homologe kromosomer, er der fare for dannelse af multivalenter, og produkterne af reduktionsdelingen vil da ikke få det rigtige antal kromosomer. Det er klart, at hos former med ameiotisk thelytoki, hvor der slet ikke sker nogen reduktionsdeling, er denne hindring for polyploidi ikke til stede. Det samme gælder former med meiotisk thelytoki af typen med præmeiotisk kromosomfordobling og påfølgende parring udelukkende mellem søsterkromosomer.

Man kan skelne mellem to typer polyploidi: *autopolyploidi* (autoploidi), hvor polyploidiseringen sker »ved egen hjælp«, og *allopolyploidi* (alloploidi), hvor polyploidiseringen sker ved hybridisering med en nærtstående form. En triploid form ($3N$) kan f. eks. tænkes opstået ved hybridisering mellem en diploid ameiotisk thelytok form (diploide æg, $2N$) og en nærtbeslægtet diploid, bisexual form (haploide sædceller, N). Både auto- og allopolyploider synes at være repræsenteret blandt polypløide, thelytoke dyr (Suomalainen, 1962).

En vigtig genetisk konsekvens af polyploidi *per se* vil være, at en mutation vil have meget svært ved at udtrykke sig, fordi den som »modvægt« har to eller flere portioner af den oprindelige allel. Dvs., at man må forvente stor genetisk stabilitet hos polypløide former.

Parthenogenesens forekomst hos insekter m. m.

I dette afsnit omtales kortfattet parthenogenese hos de enkelte ordner af insekter og hos andre landarthropoder. Der lægges hovedvægt på eksempler

fra den danske fauna, men nogle af de bedst undersøgte tilfælde omtales uafhængigt af geografisk forekomst. Herved får man forhåbentlig et mere levende billede af parthenogenesens mangearthethed og betydning i naturen, end hvad der var muligt at give i de foregående afsnit.

I mange tilfælde må man, selv om endegyldigt bevis ikke foreligger, antage at en form forplanter sig ved thelytoki, hvis hanner er ukendte eller meget sjældne i forhold til hunner. Dette betegnes *spanandri*. Eksempler, hvor spanandri er det eneste grundlag for en mistanke om thelytoki, er kun medtaget i meget begrænset omfang.

For hvert af de omtalte højere taxa er, så vidt muligt, angivet en eller flere oversigtsartikler om parthenogenese. De eksempler, der ikke er forsynet med kildehenvisning, er taget fra disse oversigter.

Insekt- (hexapod-) ordnernes rækkefølge og navngivning følger Kristensen (1970). Parthenogenese er, så vidt jeg ved, ukendt hos følgende hexapodordner: Diplura, Protura, Odonata (guldsmede), Plecoptera (slørvinger), Dermaptera (ørentviste), Grylloblattodea, Zoraptera, Megaloptera (dovenfluer, kamelhalsfluer m. m.), Mecoptera (skorpionfluer) og Siphonaptera (lopper) samt hos myriapodklassen Symphyla.

Collembola, springhaler

Oversigt: Schaller (1970), Petersen (1971). Thelytoki er påvist hos flere arter, bl. a. to almindelige danske former: *Tullbergia krausbaueri* og *Isotoma notabilis*. Hos den ligeledes danske *Neanura muscorum* kendes en bisexual, diploid form og en thelytok polyplloid (polyplloidiseringsgrad variabel) form (Cassagnau, 1972). *Onychiurus procampatus* (dansk) har tilsyneladende to typer hunner: en lille, normalt bisexual form og en stor thelytok form, som imidlertid kun forplanter sig, hvis der er hanner af *O. tricampatus* (dansk) til stede. Dette må fortolkes som pseudogami (Hale, 1964).

Thysanura, urinsekter

Thelytoki er påvist hos den vidt udbredte væksthussart, *Nicoletia meinerti* (Picchi, 1972). I den artsfattige skandinaviske fauna er hanner ukendte hos to arter, *Dilta suecica* og *Petrobius lohmanderi*, skønt et betydeligt antal hunner foreligger (spanandri) (Agrell, 1944).

Ephemeroptera, døgnfluer

Oversigt: Illies (1968), McCafferty & Huff (1974). Hos adskillige arter forekommer spanandri, og thelytoki er påvist hos flere. *Centroptilum luteolum* (dansk) er bemærkelsesværdig, idet man hos denne art har klækket både hanner og hunner af ubefrugtede æg (deuterotoki).

Embioptera

Oversigt: Kaltenbach (1968). Adskillige thelytoke former kendes i denne orden (som ikke har nordeuropæiske repræsentanter).

Parthenogenese hos insekter

Et særligt interessant tilfælde, den mediterrane *Haploembia solieri*, er undersøgt af Stefani, hvis resultater refereres af White (1970): Foruden en bisexual, diploid form omfatter denne art en thelytok, diploid form (triploide individer findes nu og da og opstår tilsyneladende fra den thelytoke, diploide form). På visse lokaliteter findes den bisexuelle og den thelytoke form sammen, og det spændende er, at der på disse lokaliteter er en nøje sammenhæng mellem procenten af thelytoke hunner og procenten af individer (begge køn), der er parasiterede af en gregarin (encellet dyr). Denne gregarin er mest skadelig for hanner, som bliver sterile ved parasiteringen. Herved har den thelytoke form fået »forørende« en selektiv fordel (jvf. side 38, punkt e).

Dermaptera, ørentviste

Parthenogenese er ukendt hos ørentviste (Chapman, 1969). Dog beretter Günther & Herter (1974) om en hun af den almindelige *Forficula auricularia* (fra Azorerne), som i kultur fik et kuld på 24 ♀♀, 0 ♂♂. Forfatterne nævner parthenogenese (thelytoki) som en tænkelig forklaring på dette, men det kan absolut ikke udelukkes, at den skæve kønsfordeling skyldes en tilfældighed eller har en anden årsag.

Orthoptera, græshopper og fårekylinger

Oversigter: Beier (1972), White (1973). Tychoparthenogenese og fakultativ thelytoki er vidt udbredt i denne orden. Den hjemlige markgræshoppe *Chorthippus longicornis* er allerede nævnt, og de to velkendte vandregørshopper, *Locusta migratoria* og *Schistocerca gregaria* kan også lejlighedsvis forplante sig parthenogenetisk.

Konstant thelytoki kendes hos den europæiske myrmekofile fårekyling *Myrmecophila acervorum* (kun i dele af udbredelsesområdet). Endvidere hos den store, mediterrane, vingeløse løvgræshoppe *Saga pedo* (tetraploid), der ofte fremhæves som et eksempel på geografisk parthenogenese (side 57): *S. pedo* findes i vidt adskilte kolonier fra det sydlige Rusland til Spanien, slægtens andre arter har langt mindre udbredelsesområder.

En af de bedst undersøgte thelytoke græshopper er den australske markgræshoppe *Moraba virgo*, undersøgt af White. *M. virgo* er især bemærkelsesværdig, fordi den har præmeiotisk kromosomfordobling (side 36), hvilket er sjældent hos insekter.

Cheleoptera, vandrende pinde og blade

Oversigter: Beier (1968a), White (1973). Både fakultativ og konstant thelytoki er hyppig blandt »pinde og blade«. Her nævnes kun det velkendte laboratorie- og terrariedyr *Carausius morosus*, som er konstant thelytok.

Dictyoptera, knælere, kakerlakker, termitter

Oversigter: Beier (1968b, 1974), Weidner (1970). Enkelte tilfælde af thelytoki kendes hos knælere og termitter. Blandt kakerlakker er der beskrevet adskillige tilfælde af fakultativ thelytoki, således hos den amerikanske kakerlak, *Periplaneta americana*, som findes indslæbt hos os, men kun en enkelt art, *Pycnoscelus surinamensis*, er konstant thelytok.

Psocoptera, barklus og boglus

Oversigter: Mockford (1971), Weidner (1972). Blandt ordnens ca. (!) 1647 arter er thelytoki påvist hos 28 og findes formodentlig hos yderligere 13. Hos 12 af de 28 arter, der vides at kunne forplante sig ved thelytoki, kendes dog også bisexuelle former. De thelytoke

former synes at være jævnt fordelt gennem ordnens 32 familier, således at forstå, at der ikke er nogle familier, der udmærker sig ved særlig høj frekvens af thelytoke former.

Af ca. 100 mellemeuropæiske arter er ikke mindre end 14 thelytoke. Som eksempel på en dansk thelytok Psocopter nævnes den almindelige *Caecilius flavidus*.

I de tilfælde, hvor en nominel art omfatter både en bisexual og en thelytok form, er den thelytoke ofte udbredt over større områder end den bisexualle (geografisk parthenogenese, side 57).

Phthiraptera, pelslus, fjerlus, lus

Oversigt: Kéler (1969). Blandt pelslus og fjerlus (underordner *Amblycera* og *Ischnocera*) er parthenogenese påvist i nogle få tilfælde. Parthenogenese er så vidt jeg ved ukendt hos ægte lus (underorden *Anoplura*).

Hemiptera, næbmundede

Det er praktisk at opdele omtalen af de næbmundede efter de fire underordner, da disse forholder sig yderst forskelligt m. h. t. forekomst af parthenogenese.

Coleorrhyncha: Parthenogenese så vidt jeg ved ukendt.

Heteroptera, tæger: Parthenogenese er meget sjælden. Indtil for nylig har man kun regnet med én thelytok form, blomstertægen *Campyloneura virgula* (dansk), hvor hanner er overmåde sjældne i Europa skønt almindelige i Nordafrika (Wagner, 1968). For nylig er der imidlertid påvist et par andre eksempler på spanandri hos tæger: Blomstertægen *Chlamydatus pullus* vidt udbredt i den palæarktiske region, og begge køn forekommer her. Men arten er også vidt udbredt på Grønland, og herfra kendes kun hunner, skønt Böcher (1971) har undersøgt over 800 imagines. Et lignende, omend mindre overbevisende eksempel er skøjteløberen *Mesovelvia amoena*. Skønt den er bisexual i Nordamerika, fandt Gagné & Howarth (1975) 26 ♀♀, 0 ♂♂ i huler på Hawaii, hvortil *M. amoena* formodes at være indslæbt. Forfatterne anser parthenogenese (thelytoki) som en mulig forklaring på dette.

Auchenorrhyncha, cikader: Parthenogenese er meget sjælden. Så vidt jeg ved, er thelytoki kun påvist hos den nordamerikanske *Agallia quadripunctata* (Black & Oman, 1947).

Sternorrhyncha, bladlopper, mellus, bladlus, skjoldlus:

Ingen bladlopper (*Psylloidea*) er mig bekendt parthenogenetiske.

Blandt mellusene (*Aleyrodoidea*) forekommer derimod både thelytoki og haplodiploidi. Den meget almindelige væksthus-mellus, *Trialeurodes vaporariorum* (»hvide fluer«) omfatter endog både en thelytok og en haplodiploid »race« (Thomsen, 1927). Den thelytoke form har meiotisk thelytoki med sammensmeltning af produkterne af første kløvningsdeling (side 35, fig. 2d).

Bladlus (*Aphidoidea*) er skoleeksempler på cyklisk parthenogenese, og denne formeringsform er – i et utal af mere eller mindre komplicerede variationer – karakteristisk for hele overfamilien. Som eksempel gennemgås, efter Steffan (1968) og Heie (1973), livscyklus hos 3 arter af slægten *Sacchiphantes* (= *Chermes*), hvoraf 2 er velkendte som forårsagere af de store ananasgaller på rødgran (fig. 6).

Sacchiphantes viridis (»den grønne ananasgallelus«) er værtsskiftende mellem gran (*Picea*) og lærk (*Larix*). Dens cyklus er toårig (de fleste bladlus har etårig cyklus og den familie,

Parthenogenese hos insekter

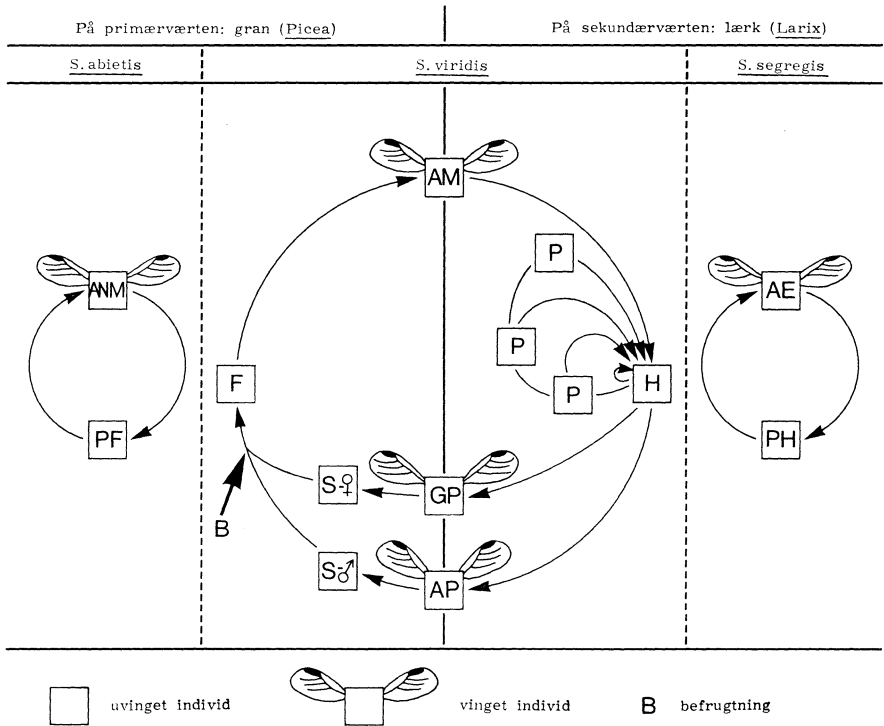


Fig. 6. Skematisk fremstilling af livscyklus hos 3 arter af bladluslægten *Sacchiphantes* (ananasgallelus). Omtegnet og forenklet efter Steffan (1968). AE: alata-exsulans, AM: alata-migrans, ANM: alata-non-migrans, AP: andropara, (B: befrugtning), F: fundatrix, GP: gynopara, H: hiemosistens, P: progrediens, PF: pseudo-fundatrix, PH: pseudo-hiemosistens, S-♂ og S-♀: sexuales han og hun. Alle undtagen S-♂ er hunner.

som slægten *Sacchiphantes* tilhører (*Adelgidae*) er yderligere bemærkelsesværdig ved, at alle generationer er æglæggende (hos de fleste bladlus er de fleste generationer levende-fødende, vivipare). Ananasgallerne dannes af en overvintrende, vingeløs, thelytok hun (*fundatrix*) og især dens unger (*alatae-migrantes*). Alatae migrantes er vingede og thelytoke og flyver fra gran til lærk, hvor de lægger æg. Ud af disse kommer *hiemosistens*-generationen (uvingede, thelytoke hunner), som overvintre. Hiemosistentes kan få to typer afkom: 1) uvingede, thelytoke hunner (*progredientes*), der forbliver på lærk og kan leve der i flere generationer, 2) vingede hunner, der flyver til gran, hvor nogle af dem (*gynoparae*) lægger æg, der bliver til hunner (gynoparae er altså thelytoke), mens andre (*androparae*) lægger han-æg (androparae er arrhenotoke). Disse hunner og hanner (*sexuales*) er vingeløse og repræsenterer den eneste generation med kønnet forering. Af det befrugtede æg kommer fundatrix, og cirklen er sluttet.

Denne indviklede cyklus, med både bisexuelle og parthenogenetiske generationer, kaldes en *holocyklus*. Bemærk, at *S. viridis* har en »bicyklus« på lærk af udelukkende thelytoke

generationer (hiemosistentes og progredientes). Fra en sådan »bicyklus« er springet ikke langt til en konstant thelytok cyklus, der er uden forbindelse med holocyklus. En sådan anholocyklisk form kendes da også. Den regnes som en selvstændig art, *Sacchiphantes segregis*. *S. segregis* har to typer hunner: *pseudohiemosistentes* (svarer til *S. viridis*' hiemosistentes) og *alatae-exsulantes*, som – skønt de er vingede – forbliver på lærk (de kan dog naturligvis sprede arten fra ét lærketræ til et andet).

På gran findes også en anholocyklisk form, *Sacchiphantes abietis* (»den gule ananaspallelus«) med to typer hunner: *pseudofundatrices* (svarer til *S. viridis*' fundatrices) og *alatae-non-migrantes*.

Disse tre arter af *Sacchiphantes* illustrerer ganske godt væsentlige træk af bladlusenes parthenogenese. De kromosomale mekanismer er omtalt side 40. Vil man vide mere om disse yderst interessante dyr, kan Heie's pamflet (1973) anbefales, og Lampel (1969) giver en uhyre grundig gennemgang af forskellige bladlus' livscykler.

Der findes et væld af parthenogenetiske skjoldlus (*Coccoidea*), og adskillige typer af parthenogenese er repræsenteret blandt dem. En god oversigt er givet af Nur (1971); det følgende er et koncentrat af denne artikel:

a. *Haplodiploidi* er karakteristisk for medlemmerne af tribus *Iceryini* (fam. *Margarodidae*). Mindst 3 arter, bl. a. det frygtede skadedyr »vatpudeskjoldlusen« *Icerya purchasi*, er gået et skridt videre, og er blevet hermafroditter, hvilket er meget sjældent hos insekter (»rene« haploide hanner kan dog også optræde hos disse arter).

b. *Diploid arrhenotoki*, dvs. at ubefrugtede æg bliver til diploide hanner, kendes fra en enkelt art (*Lecanium putmani*) og ellers ikke i dyreriget (bortset fra i forbindelse med cyklisk parthenogenese).

c. *Deuterotoki* kendes hos et par arter.

d. *Meiotisk thelytoki* kendes hos adskillige *Lecanium*-arter, hvor den er af den type, som vises på fig. 2b (sammensmeltning af 2. delings søster-kerner). Meiotisk thelytoki med sammensmeltning af produkter af de første kløvningsdelinger (fig. 2d) kendes hos andre slægter.

e. *Ameiotisk thelytoki* kendes bl. a. hos to *Lecanium*-arter (*L. hesperidum* og *L. hemisphaericum*), der også har en fakultativt meiotisk thelytok form (Thomsen, 1927).

En idé om, hvor hyppig parthenogenese er hos skjoldlus, kan man få af følgende tal: Blandt 140 undersøgte arter af egentlige skjoldlus (*Diaspididae*) var 24 parthenogenetiske (11 af disse havde også bisexuelle former). Af 80 arter uldlus (*Pseudococcidae*) var 8 parthenogenetiske (1 havde også en bisexual form).

Thysanoptera, thrips.

Oversigter: Priesner (1968), Lewis (1973). Ordnen som helhed er karakteriseret ved haplodiploidi. Der findes dog et betydeligt antal thelytoke former, som uden tvivl er opstået fra haplodiploide forfædre. Nogle arter omfatter både haplodiploide og thelytoke former, ofte udbredt forskelligt. Hos andre synes der at være en årstidsvariation i forplantningsmåden (cyklisk parthenogenese??). Thelytoki er særlig hyppig blandt arter, der lever i væksthuse.

Neuroptera, netvinger.

Jeg kender kun New's (1967) udokumenterede påstand: at adskillige af de almindelige britiske arter af familierne *Chrysopidae* (guldojer) og *Hereroiidae* er fakultativt parthenogenetiske.

Parthenogenese hos insekter

Coleoptera, biller.

Oversigter: White (1970, 1973), Smith (1971). Både thelytoki, cyklisk parthenogenese og haplodiploidi kendes hos biller.

Thelytoki kendes først og fremmest hos snudebiller (*Curculionidae*). Af hjemlige eksempler kan nævnes hovedparten af vore *Otiorrhynchus*-arter, *Polydrosus mollis* og *Strophosomus melanogrammus*. Mange af disse snudebiller har både en bisexual og en thelytok form, adskillige endda flere thelytoker former med forskellige polyploidiniveauer, og disse former har som regel forskellig udbredelse, se f. eks. fig. 7. Snudebillernes thelytoki er ameiotisk, og polyploidi er reglen: Smith (1971) kender således kun 2 thelytoker former, som er forblevet diploide, men hele 30 triploider, 14 tetraploider, 6 pentaploider og 2 hexaploider.

Også blandt bladbiller (*Chrysomelidae*) findes thelytoker former. Den bedst kendte er



Fig. 7. Udbredelsen af *Otiorrhynchus singularis*, en snudebille. De tre krydser i Pyrenæerne viser forekomst af den bisexualle form, i resten af udbredelsesområdet (hvis østgrænse er ukendt og som også omfatter Azorerne) er arten thelytok. Efter Magnano, 1973.

Adoxus obscurus, som i Europa er thelytok og triploid, men i Canada er bisexual og diploid.

Ptinus mobilis (*Ptinidae*) er allerede nævnt (side 37) som et eksempel på pseudogami.

Yderligere eksempler på thelytoki hos biller findes i familierne vandkærer (*Hydrophilidae*) (den nordamerikanske og sibiriske *Helophorus orientalis* (Angus, 1970)), *Ciidae* (den nordamerikanske *Cis fuscipes*), klannere (*Dermestidae*) (*Reesa vespulae*, som bl. a. i de senere år har gjort sig bemærket som skadedyr i de skandinaviske lande (Andersson, 1973)) og endelig rovbiller (*Staphylinidae*), hvor thelytoki er påvist hos *Atheta fungi* (Korge, 1975) og yderligere må formodes at forekomme hos *Atheta hercynica* (Brundin, 1943) og flere arter af slægten *Amischa* (S. A. Williams, 1969).

Micromalthus debilis er en i reproduktiv henseende overmåde besynderlige bille. Den er eneste repræsentant for familien *Micromalthidae*, som placeres i den primitive underorden Archostemata. De fleste individer af *Micromalthus* er hunlige larver, der forplanter sig ved thelytoki (pædogese, side 41). Nogle af de pædogenetiske larver producerer imidlertid imagines af begge køn: diploide hunner og haploide hanner. Dette leder tanken hen på cyklisk parthenogenese med en vekslen mellem thelytoke (pædogenetiske) og haplodiploide generationer (jvf. nedenfor, galhvepse). Imidlertid er i hvert fald de hanlige imagines funktionsløse, så i praksis er *Micromalthus* konstant thelytok. »Spildproduktionen« af imagines tyder dog på, at der tidligere har været en funktionel bisexual (haplodiploid) generation.

Haplodiploidi er i øvrigt kendt hos to (ikke danske) barkbiller (*Scolytidae*) af slægten *Xyleborus*.

Hymenoptera, årevingede.

Oversigter: Bischoff (1927), Slobodchikoff & Dalby (1971), White (1973). Med nogle thelytoke undtagelser er alle hidtil undersøgte årevingede haplodiploide. De årevingede (ca. 100.000 arter) nævnes ofte som eksempel på, at haplodiploidi er et succesrigt »påfund«. Se i øvrigt side 43 om sammenhængen mellem haplodiploidi og social adfærd hos årevingede.

Thelytoki er ret almindelig blandt årevingede. Både meiotisk og ameiotisk thelytoki kendes, og der findes thelytoki i de fleste store undergrupper af årevingede:

Bladhvepse (*Tenthredinoidea*). Dansk eksempel: *Fenusa* (= *Caliosysphinga*) *dohrnii* (Pieronek, 1973).

Ichneumonoidea. Dansk eksempel: *Venturia* (= *Nemeritis*) *canescens*.

Chalcidoidea. Et stort antal former, bl. a. 16 ud af 53 undersøgte *Aphytis*-»arter«, 16 ud af 41 undersøgte *Thysanus*- eller *Signiphora*-»arter«.

Galhvepse (*Cynipoidea*). Se nedenfor.

Bethyloidea.

Myrer (*Formicoidea*). Se nedenfor.

Bier (*Apoidea*). Dansk eksempel: Honningbien, *Apis mellifera* har tycho-parthenogenese; den sydafrikanske underart, *A. m. capensis*, er dog regelmæssigt fakultativt thelytok (Wilson, 1971).

Cyklisk parthenogenese findes hos galhvepse (*Cynipoidea*) (se side 39). Her skal tilføjes, at de to generationer: haplodiploid og rent parthenogenetisk, er af forskelligt udseende og lever i forskelligt udseende galler. Flere galhvepse bl. a. i slægten *Andricus* har mistet den haploide generation og er rent thelytoke, analogt med de anholocykliske bladlus.

Cyklisk parthenogenese kendes også fra nogle få galledannende chalcidoider (Bischoff,

Parthenogenese hos insekter

1927) og hos enkelte myrer af slægterne *Oecophylla*, *Harpagoxenos* og *Crematogaster* (Wilson, 1971).

Diptera, tovingede.

Oversigter: White (1970, 1973), Hennig (1973). Thelytoki er vidt udbredt hos fluer og myg. Både meiotisk og ameiotisk thelytoki kendes, og adskillige ameiotisk thelytoke tovingede er polyploide; dog er der hidtil kun fundet triploider. Manglen på højere polyploider (tetraploider, pentaploider osv.) forklares forsøgsvis af White (1973) ved, at høje polyploidiserings-grader muligvis er uforenelige med de polytene kromosomer, også kaldet kæmpekromosomer, som findes i mange af de tovingedes celler (bedst kendt i spytkirtler).

Forekomsten af kæmpekromosomer letter i øvrigt studiet af genetiske forhold hos thelytoke tovingede, fordi man direkte kan se strukturelle detaljer i kæmpekromosomerne. Hos mange thelytoke former er der fundet stærk heterozygoti for kromosom-inversioner (se side 38). M. h. t. disse inversioner er der i flere tilfælde fundet polymorfi, både geografisk variation og variation på samme lokalitet. Af kvægmyggen *Cnephia mutata* er der således fundet over 700 thelytoke »biotoper« karakteriseret ved forskellige kombinationer af inversionsheterozygotier.

Thelytoki kendes hos følgende tovinge-familier:

Sommerfuglemyg, *Psychodidae*. Dansk eksempel: *Psychoda severini*.

Stikmyg, *Culicidae*. Tycho parthenogenese hos *Aedes aegypti* og *Culex pipiens fatigans*.

Dansemyg, *Chironomidae*. Mange former. Dansk eksempel: *Pseudosmittia virgo* (Bo Vest Pedersen, personlig meddelelse).

Kvægmyg, *Simuliidae*. Adskillige former, bl. a. den overfor nævnte *Cnephia mutata*. Nogle kvægmyg er ud over at være thelytoke mere eller mindre reduceret morfologisk. I det nordlige Norge lykkes det således ikke for de fleste individer af *Prosimulium ursinum* at komme ud af puppen; æggene frigives fra den døde hun, når den efterhånden går i opløsning (Downes, 1965).

Mitter, *Ceratopogonidae*.

Galmyg, *Itonididae* (= *Cecidiomyidae*). Tycho parthenogenese kendes hos *Wachtliella persicariae*, som også herhjemme danner galler på pileurt (*Polygonum*). Se i øvrigt nedenfor under cyklisk parthenogenese.

Dansefluer, *Empididae*. Spanandriske former kendes hos flere danske arter af slægten *Platypalpus* (Chvála, 1975).

Spidsvingefluer, *Lonchopteridae*. Den nordamerikanske *Lonchoptera dubia* omfatter fire thelytoke biotyper, som kan skelnes på deres (kæmpe-) kromosomer. To eller flere af de fire former findes ofte på samme lokalitet, og det antages, at formerne har lidt forskellige nicher, da en af dem ellers »burde« udkonkurrere de andre. Den europæiske (bl. a. danske) *L. furcata* er ligeledes thelytok (Baud, 1973).

Markfluer, *Chamaemyiidae*.

Minérfluer, *Agromyziidae*. Nogle *Phytomyza*-arter.

Bananfluer, *Drosophilidae*. Tycho parthenogenese kendes hos adskillige *Drosophila*-arter, bl. a. *D. mercatorum* (side 38). En enkelt art, den sydamerikanske *D. mangabeirai*, er konstant thelytok.

Cyklisk parthenogenese i forbindelse med pædogese kendes hos galmyg (*Itonididae*), bl. a. de danske arter *Miastor metraloas* og *Heteropeza pygmaea* (= *Oligarces paradoxus*). Af historiske og/eller patriotiske årsager bør det nævnes, at *M. metraloas* og *O. paradoxus*

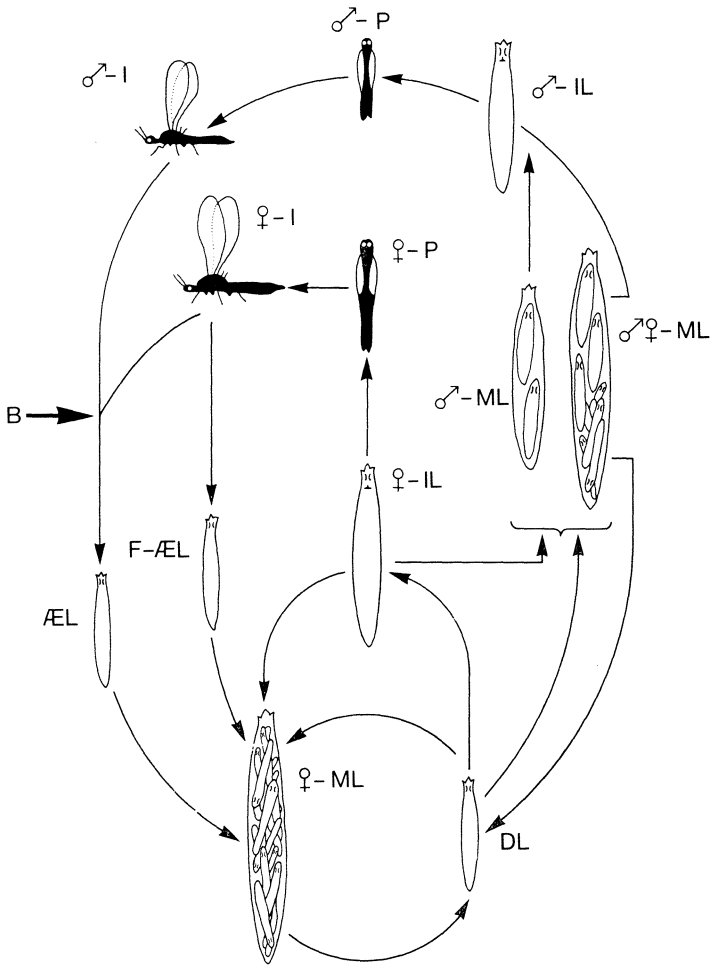


Fig. 8. Skematisk fremstilling af livscyklus hos galmyggen *Heteropeza pygmaea*. Omtegnet og forenklet efter Hennig, 1973. (B: befrugtning), DL: datterlarve, F-ÆL: faderløs æglarve, ♂-I: han-imago, ♀-I: hun-imago, ♂-IL: han-imagolarve, ♀-IL: hun-imagolarve, ♂-ML: han-moderlarve, ♂♀-ML: han-hun-moderlarve, ♀-ML: hun-moderlarve, ♂-P: han-puppe, ♀-P: hun-puppe, ÆL: æglarve.

er beskrevet af danskeren Meinert (1864, 1865), som også omtalte pædogesen hos de to arter. Her gennemgås efter Hennig (1973) den komplicerede cyklus hos *Heteropeza pygmaea* (fig. 8):

Den »centrale« fremtrædelsesform af *H. pygmaea* er den larve, som kaldes *hun-moderlarve* (♀-ML). Hun-moderlarven producerer ved thelytok, pædogenetisk vivipari *datterlarver* (DL).

Parthenogenese hos insekter

En datterlarve kan vokse op til a: en hun-moderlarve, som producerer datterlarver osv., osv., b: en *hun-imagolarve* (♀-IL), c: en *han-moderlarve* (♂-ML), d: en *han-hun-moderlarve* (♂♀-ML).

Hun-imagolarven har også flere muligheder: Den kan forpuppe sig (♀-P) og blive til en *hun-imago* (♀-I), men den kan også udvikle sig til en hun-moderlarve, en han-moderlarve eller en han-hun-moderlarve.

Han-moderlarven producerer ved arrhenotok, pædogenetisk vivipari *han-imago-larver* (♂-IL), som forpupper sig (♂-P) og bliver til *han-imagines* (♂-I).

Han-hun-moderlarven er deuterotok, pædogenetisk og vivipar. Dens hanlige afkom er han-imagolarver og dens hunlige afkom datterlarver, hvis mange muligheder er omtalt ovenfor.

Hun-imago kan lægge to slags æg, a: ubefrugtede, hvoraf fremgår *faderløse æglarver* (F-ÆL), b: befrugtede, hvoraf fremgår *æglarver* (ÆL). Begge typer æglarver udvikler sig til hun-moderlarver.

Trichoptera, vårfluer.

Oversigter: Corbet (1966), Malichy (1973). Thelytoki kendes bl. a. hos flere *Apatania*-arter, deriblandt vor hjemlige *A. muliebris*.

A. muliebris er yderst variabel, og der er beskrevet et antal underarter, hvoraf flere kan forekomme på én og samme lokalitet, f. eks. *A. m. cimbrica* og *A. m. intermedia* i Lille Blåkilde i Himmerland (Nielsen, 1969). Sameksistens af underarter vil være uhørt hos en bisexual art, hvor allopatri (geografisk adskillelse) indgår i den gængse underartsdefinition (se videre side 59).

Lepidoptera, sommerfugle.

Oversigt: White, 1973. Det klassiske eksempel på parthenogenese hos sommerfugle er sækbærerne, *Psychidae*. Inden for denne familie, som bl. a. er karakteriseret ved at hunnerne har mere eller mindre reducerede vinger, er der mange arter, som har thelytoke former. Den thelytoke sommerfugl par excellence er *Solenobia triquetrella* (se også side 36). Denne art omfatter tre former: en bisexual diploid form, som næsten udelukkende findes på schweiziske nunatakker (bjerge, der ragede op over isen under istiderne) og i deres nærmeste omgivelser; en diploid thelytok form, som er udbredt i en ret smal zone uden for den bisexuelle forms område; en tetraploid thelytok form, som findes over store dele af Europa, bl. a. i Danmark (Seiler, 1961).

Et tilfælde, hvor både den bisexuelle og den thelytoke form findes i Danmark er *Solenobia lichenella* (Pallesen, 1964).

Uden for sækbærernes familie findes der thelytoke former i familierne *Lymantriidae* (penselspinderen *Orgyia antiqua* og *O. gonostigma* er fakultativt thelytoke, mens *O. dubia* er rent thelytok i en del af sit udbredelsesområde (Vandel, 1931)) og *Lasiocampidae* (*Mesocelis* sp. fra Sydafrika (Taylor 1966)). Både *Orgyia*-arterne og *Mesocelis* sp. har hunner med reducerede vinger.

Strepsiptera, viftevinger.

Oversigt: Kinzelbach (1971). Hanner af viftevinger fanges sjældent, hvorfor der har været udkastet teorier om thelytoki. Dog kan det fastslås, at parthenogenese ikke findes i familien *Stylopidae*. Angivelser om parthenogenese inden for andre familier kan ikke tilbagevises.

Diplopoda, tusindben.

Oversigt: Enghoff (i trykken a). Thelytoki er påvist hos tre arter, som alle forekommer i Danmark: *Polyxenus lagurus*, *Nemasoma varicorne* og *Proteroiulus fuscus*. Hertil kommer et antal helt eller delvis spanandriske arter. *P. lagurus* og *N. varicorne* omfatter foruden thelytoko også bisexuelle former. I begge tilfælde har de to former delvis overlappende udbredelser, og i begge tilfælde findes både de thelytoko og bisexuelle former i Danmark. Den bisexuelle form af *N. varicorne* har sin nordvestgrænse i Danmark, idet den kun findes på Lolland-Falster-Møn, Sjælland, Fyn og Østjylland op til Djursland, mens den thelytoko form findes over hele landet (Enghoff, upubliceret).

Chilopoda, skolopendre.

Sograff (1882) mener at have påvist parthenogenese hos *Geophilus proximus*, men hans resultater giver ikke det afgørende bevis. Dog er *G. proximus* (som er dansk) spanandrisk i hovedparten af sit udbredelsesområde (Palmén & Rantala, 1954). Af andre danske spanandriske skolopendre findes *Brachyschendyla dentata* (Enghoff, 1973), *Lamyctes fulvicornis* og *L. coeculus* (Enghoff, 1975) samt *Lithobius macilentus* (= *aulacopus*) (Eason, 1964).

Pauropoda.

Oversigt: Scheller, 1970. Adskillige arter, især inden for slægten *Allopauropus*, er spanandriske i dele af eller hele deres udbredelsesområde.

Arachnida, spindlere.

Oversigter (mider): Oliver (1971), White (1973). Inden for denne store gruppe af leddyr er parthenogenese først og fremmest kendt hos mider (*Acari*):

Haplodiploidi findes hos adskillige midefamilier, og haplodiploidien er ofte karakteristisk for højere taxa (f. eks. familier). Haplodiploidi er udbredt inden for grupperne Mesostigmata (rovmidler m. m.), Prostigmata (galmider, spindemider m. m.) og Astigmata, men er ukendt hos Cryptostigmata (pansermider) og Metastigmata (flåt m. m.). Af familier, der som helhed er karakteriserede ved haplodiploidi (med undtagelse af sekundært thelytoko former) kan nævnes rovmidfamilien *Macrochelidae* og spindemiderne (*Tetranychidae*).

Skønt midegruppernes indbyrdes slægtskabsforhold langt fra er afklarede, kan det fastslås, at haplodiploidi er opstået mere end én gang hos mider.

I modsætning til haplodiploidi er thelytoki hos mider som hos andre dyr udviklet et stort antal gange hos systematisk isolerede former. Thelytoko former findes i grupperne Mesostigmata (rovmidler m. m.), Metastigmata (flåt m. m.), Prostigmata (galmider, spindemider m. m., bl. a. stikkelsbærmiden *Bryobia praetiosa*), Astigmata og Cryptostigmata (pansermider).

En af de bedst kendte thelytoko mider er flåten *Haemaphysalis longicornis*, som er vidt udbredt i Østasien og den australske region. Der findes en bisexuel, diploid form og en thelytok, triploid form, og de to former har forskellige udbredelsesarealer (geografisk parthenogenese, side 57).

Uden for miderne kendes parthenogenese (thelytoki) hos en enkelt, brasiliansk skorpion (*Scorpiones*), *Tityus serrulatus* (Matthiesen, 1971).

Efter at forekomsten af thelytoki hos edderkopper (*Araneae*) har været stærkt debatteret, må det nu accepteres, at mindst én afrikansk *Theotima*-art (*Ochyroceratidae*) er

Parthenogenese hos insekter

thelytok. Skønt det afgørende bevis: produktion af yngel fra en garanteret ubefrugtet hun, ikke foreligger, kan Machado's (1964) iagttagelser (ingen hanner blandt flere hundrede individer, skønt hanner er hyppige hos beslægtede arter; ingen hunner med spermatozoer i kønsvejene, skønt voksne hunner af beslægtede arter næsten altid har spermatozoer) næppe fortolkes som andet end thelytoki.

Tilfælde af spanandri, som nok må forklares ved thelytoki, kendes også hos piskeskorpioner (*Uropygi*) (Lawrence, 1958) og mejere (*Opiliones*) (Briggs, 1971).

Oniscoidea, landbænkebidere.

Oversigt: White (1973). Blandt bænkebidere findes et klassisk eksempel på geografisk parthenogenese (side 57) *Trichoniscus pusillus* findes i størstedelen af Mellem- og Nord-europa som en thelytok, triploid form (underarten *pusillus*). I Sydeuropa og det sydlige Mellemeuropa (nordligst i England) findes bisexualle, diploide former (underarten *provissorius* og andre) (Vandel, 1960). I de dele af Frankrig, hvor begge former findes, lever den thelytoke form på de tørreste lokaliteter (habitat segregation, side 58).

Nogle generelle træk af thelytokiens forekomst i dyreriget

Det er påfaldende, at thelytoke dyr som regel er udstyret med ringe spredningsevne: Tages de næbmundede insekter som eksempel, er thelytoki hyppig blandt de lidet mobile skjoldlus, men meget sjældent blandt de mobile tæger og cikader. En anden sammenligning kan gøres mellem mider (lidet mobile, thelytoki hyppig) og edderkopper (meget mobile, thelytoki meget sjældent). Thelytoki er ukendt hos guldsmede, som er yderst mobile dyr, men forholdsvis hyppig hos tusindben (Enghoff, i trykken a), som er kendt for at være lidet mobile.

I grupper, hvis medlemmer normalt er mobile, er de thelytoke former ofte sekundært immobile. Et smukt eksempel er sommerfugle, hvor de thelytoke former (i familierne *Psychidae*, *Lymantriidae* og *Lasiocampidae*) har kortvingede eller vingeløse hunner.

Det vil altså være nærliggende at betragte thelytokien som en kompensations for nedsat spredningsevne (jvf. side 37 pkt. a-b). White (1973) anfører dog, at kombinationen af thelytoki og immobilitet kan opfattes som en afspjeling af thelytoke formers ringe evne til at ændre deres genotype: Mobile dyr er nødt til at være »forberedt« på flere forskellige miljøer end immobile, derfor kan thelytoki ikke så godt udvikles hos mobile dyr.

White's teori er dog ikke ganske overbevisende, og Clark (1972) anfører da også en modstridende generalisering af thelytokiens forekomst; nemlig at thelytoki er almindelig hos dyr, der bebor diskontinuerte og/eller ustabile habitater (f. eks. temporære pytter, henfaldende plantemateriale, ådsler, frugter, gødning), men sjældent hos dyr, der bebor forholdsvis stabile og ensartede miljøer (f. eks. havet). Det, som favoriserer thelytoki i ustabile og

diskontinuerte miljøer, er den forøgede spredningsevne og reproduktions-evne (det gælder om at udnytte ressourcen, så længe den er der).

I overensstemmelse med Clarks teori er en anden generalisation (Ricklefs, 1973, se også Enghoff, i trykken a), nemlig at thelytoki er hyppigst hos små dyr. Dyr, som bebor ustabile miljøer, vil fortrinsvis være små former på grund af det i disse miljøer eksisterende selektionstryk for hurtig reproduktion (r-selektion).

Geografisk parthenogenese

I mange tilfælde regnes et thelytokt taxon som en »form« eller »underart« af en ellers bisexual art (se side 58). I disse tilfælde, samt hvor der findes nært beslægtede bisexuelle og thelytoke arter, er der ofte betydelige forskelle i udbredelse mellem de bisexuelle og thelytoke former. Dette har der været nævnt adskillige eksempler på i afsnittet side 44 ff, og fænomenet betegnes *geografisk parthenogenese* efter Vandel (1928) som giver en oversigt over de dengang kendte eksempler.

Her skal kort repeteres nogle eksempler på geografisk parthenogenese: fårekyllingen *Myrmecophila acervorum* (side 46), græshoppen *Saga pedo* (side 46), adskillige bark- og boglus (side 46), tægen *Chlamydatus pullus* (side 47), bladlus af slægten *Sacchiphantes* (anholocykliske former videre udbredt end holocykliske, side 47), snudebiller af slægten *Otiorrhynchus* (side 50, fig. 7), bladbillen *Adoxus obscurus* (side 51), sækbæreren *Solenobia triquetrella* (side 54), tusindbenene *Polyxenus lagurus* og *Nemasoma varicorne* (side 55), flåten *Haemaphysalis longicornis* (side 55) og bænkebidere *Trichoniscus pusillus* (side 56).

Ofte er udbredelsesmønstret sådan, at den bisexuelle form har en ret lille, til tider relik-agtig udbredelse, mens den thelytoke form er videre udbredt, således at den bisexuelle form er »omringet« af den thelytoke (f. eks. *Otiorrhynchus singularis* (fig. 7), *Solenobia triquetrella* og *Nemasoma varicorne*). Den vide (marginale) udbredelse af thelytoke former kan let forstås ud fra de på side 37 nævnte konsekvenser af thelytoki (forøget spredningsevne m. m.), især når man tager i betragtning, at mange thelytoke former utvivlsomt er polyfyletiske, dvs. opstået flere gange fra samme bisexuelle art, eventuelt fra forskelligt tilpassede lokale populationer af samme art (White, 1973). De tilfælde, hvor den thelytoke form mangler i den del af udbredelsesområdet der er besat af den bisexuelle form, kan forklares ud fra konkurrencen mellem formerne (Enghoff, i trykken b): Den bisexuelle form er overlegen i et vist område, hvor dens miljøkrav er opfyldt, evt. fordi den

Parthenogenese hos insekter

producerer flere æg end den thelytoke (side 37, punkt c), og kan her udkonkurrere den thelytoke form. Uden for dette område er den thelytoke form overlegen (f. eks. på grund af forøget spredningsevne, eller fordi den ikke er afhængig af skrøbelige hanner, side 37, punkt a, b og d) og udkonkurrerer den bisexuelle form, for så vidt som denne nogensinde når frem. Enghoff (i trykken b) fortolker eksempelvis udbredelsesforholdene hos tusindbenet *Nemasoma varicorne* på denne måde.

Der kendes også eksempler på, at bisexuelle og thelytoke former findes i samme geografiske område, men lever i forskellige habitater, f. eks. bænkebideren *Trichoniscus pusillus* (side 56) (habitat segregation, se Enghoff (i trykken b)).

På grund af mange thelytoke formers evne til at leve under barske forhold kan man finde visse generelle geografiske tendenser i hyppigheden af thelytoki. Således er thelytoki forholdsvis hyppig blandt arktiske insekter (Downes, 1965). Suomalainen (1954, 1962) har påvist, at den procentvise andel af thelytoke, polyploide *Otiorrhynchus*-former tiltager kraftigt fra syd (Østrig, Schweiz) mod nord (Fennoskandien), ligesom det er tilfældet for planternes vedkommende.

Taxonomiske problemer i forbindelse med thelytoki

Trods stadige diskussioner er vel de fleste taxonomer, der arbejder med nulevende dyr, enige om at definere den taxonomiske grundenhed, *arten*, biologisk: En art er en gruppe af individer, der er indbyrdes forplantningsdygtige, og som er forplantningsmæssigt isoleret fra andre sådanne grupper (Mayr, 1969).

I dette biologiske artsbegreb indgår altså, at individer skal kunne parres med positivt resultat. Dette kriterium kan ifølge sagens natur ikke mødes af rent thelytoke organismer. Man må altså søge andre veje, hvis man vil afgrænse thelytoke arter. Nærliggende er det at benytte et rent morfologisk artsbegreb, hvor en art defineres som noget i retning af »en gruppe individer, der ligner hinanden og er forskellige fra andre grupper af individer«.

Som tidligere nævnt er thelytoke former oftest systematisk isolerede, dvs. at deres nærmeste slægtninge er bisexuelle. I tilfælde, hvor en thelytok form er »tydeligt« forskellig fra sine formodede nærmeste slægtninge og er nogenlunde ensartet, er der ikke noget i vejen for, at den kan kaldes en art. Men hvor der findes morfologisk meget ens bisexuelle og thelytoke former, eventuelt flere thelytoke former med forskelligt polyploidiniveau, som f. eks. inden for sommerfugleslægten *Solenobia* og snudebilleslægten *Otiorrhynchus*, bliver artsafgrænsningen problematisk. Den mulige polyfyli af

chelytoke former (side 57) bidrager yderligere til at vanskeliggøre en artsdefinition.

I mangel af bedre løsning foreslår Mayr (1969) at betegne de thelytoke taxa som »former« – et neutralt ord, som bl. a. udmærker sig ved ikke at give nomenklatoriske problemer. F. eks. »den thelytoke form af *Nemasoma varicorne*«, »den tetraploide, thelytoke form af *Solenobia triquetrella*«. Udtrykket »biotype« ses også hyppigt anvendt. I alle tilfælde må det frarådes at benævne thelytoke former som underarter (som det f. eks. er gjort hos bænkebidere *Trichoniscus pusillus* og vårfluen *Apatania muliebris*), da underarter inden for det biologiske artsbegreb betegner geografiske racer.

Strengt taget bør man heller ikke tale om thelytoke populationer, for en population er i evolutionslæren defineret som en gruppe individer, der forplanter sig indbyrdes (Mayr, 1969).

Udover disse teoretiske problemer er der nogle praktiske, men ikke mindre generende: I mange dyregrupper er systematikken i uforholdsmæssig høj grad baseret på hanlige kønsorganer, som ofte er meget komplicerede og giver gode taxonomiske karakterer. I sådanne tilfælde er thelytoki »katastrofal«. Hos mange thelytoke former optræder der nogle få »fejltagelses-hanner« – man kunne tro, at sådanne hanner kunne redde systematikeren, men det behøver ikke at være tilfældet: Disse hanner er formodentlig oftest funktionsløse og er altså ikke udsat for en stabiliserende selektion. Som følge deraf kan de tillade sig at se »forkerte« ud, dvs. at de meget få hanner udviser en uforholdsmæssig stor indbyrdes variation. Dette kan forlede taxonomer til at beskrive alt for mange arter.

Problemet er mig bekendt ikke omtalt i tidligere litteratur, men kan opfattes som et specialtilfælde af »degenererende strukturers høje variabilitet« (Simpson, 1944). Hunlige karakterer, der står i forbindelse med parring, kan ligeledes forventes at udvise forøget, degenerativ variabilitet hos thelytoke former. Som eksempel herpå kan nævnes spermateket hos rovbillen *Atheta fungi* (Korge, 1975).

Cyklisk parthenogenese lægger ingen hindringer i vejen for anvendelse af det biologiske artsbegreb. Skønt artens formering i lang tid kan ske ved thelytoki, indskydes der med regelmæssige mellemrum en bisexual generation, hvor den indbyrdes forplantningsdygtighed kan afprøves.

Ej heller haplodiploidi volder taxonomiske knuder, da der jo her til stighed foregår parring.

Parthenogenese hos insekter

SUMMARY:

Parthenogenesis in insects, myriapods, arachnids, and terrestrial isopods.

The major types of parthenogenesis: thelytoky, cyclical parthenogenesis, haplodiploidy, and the related phenomena arrhenotoky, deuterotoky, pseudogamy, pedogenesis, poly-ploidy, and spanandry are reviewed, chiefly on the basis of White's (1973) book. General trends in the occurrence of thelytoky in the animal kingdom are discussed as are the genetical, ecological, biogeographical, and taxonomical consequences of thelytoky.

Examples of proved or suspected parthenogenesis in the insect orders and groups of other terrestrial arthropods are given. These include: Collembola: *Tullbergia krausbaueri*, *Isotoma notabilis*, *Neanura muscorum*, *Onychiurus tricampatus* (thelytokous). Thysanura: *Nicoletia meinerti*, *Dilta suecica*, *Petrobius lohmanderi* (thelytokous). Ephemeroptera: *Centroptilum luteolum* (deuterotokous). Embioptera: *Haploembia solieri* (thelytokous). Orthoptera: *Chorthippus longicornis*, *Locusta migratoria*, *Schistocerca gregaria* (tycho-parthenogenetic), *Myrmecophila acervorum*, *Saga pedo*, *Moraba virgo* (thelytokous). Cheleoptera: *Carausius morosus* (thelytokous). Dictyoptera: *Periplaneta americana* (facultatively thelytokous), *Pycnoscelus surinamensis* (thelytokous). Psocoptera: *Caecilius flavidus* (thelytokous). Hemiptera Heteroptera: *Campyloneura virgula*, *Chlamydatus pullus*, *Mesovelvia amoena* (thelytokous). Hemiptera Auchenorrhyncha: *Agallia quadripunctata* (thelytokous). Hemiptera Sternorrhyncha, Aleyrodoidea: *Trialeurodes vaporariorum* (thelytokous and haplodiploid forms). Hemiptera Sternorrhyncha, Aphidoidea: Cyclical parthenogenesis characteristic of entire superfamily, purely thelytokous (anholocyclic) forms are *Sacchiphantes segregis* and *S. abietis*. Hemiptera Sternorrhyncha, Coccoidea: tribe Iceryini (haplodiploid), *Icerya purchasi* (haplodiploid hermaphroditic), *Lecanium putmani* (diploid arrhenotokous), *Lecanium hesperidum*, *L. hemisphaericum*, *L. spp.* (thelytokous). Thysanoptera: Haplodiploidy characteristic of entire order, some forms secondarily thelytokous. Coleoptera: *Otiorrhynchus spp.*, *Polydrosus mollis*, *Strophosomus melanogrammus*, *Adoxus obscurus*, *Ptinus mobilis*, *Helophorus orientalis*, *Cis fuscipes*, *Reesa vespulae*, *Atheta fungi*, *A. hercynica*, *Amischa spp.* (thelytokous), *Micromalthus debilis* (thelytokous, cyclical parthenogenetic, haplodiploid, pedogenetic), *Xyleborus spp.* (haplodiploid). Hymenoptera: Haplodiploidy characteristic of entire order, thelytokous forms are *Fenusa dobrni*, *Venturia canescens*, *Aphytis spp.*, *Thysanus* or *Signiphora spp.*; *Apis mellifera capensis* (facultatively thelytokous), *Oecophylla sp.*, *Harpagoxenos sp.*, *Crematogaster sp.*, Cynipoidea (cyclical parthenogenetic). Diptera: *Aedes aegypti*, *Culex pipiens*, *Wachtliella persicariae*, *Drosophila mercatorum* (tychoparthenogenetic), *Psychoda severini*, *Pseudosmittia virgo*, *Cnephia mutata*, *Prosimulium ursinum*, *Platypalpus spp.*, *Lonchoptera dubia*, *L. furcata*, *Phytomyza spp.*, *Drosophila mangabeirai* (thelytokous), *Miastor metraloas*, *Heteropeza pygmaea* (cyclical parthenogenetic). Trichoptera: *Apatania muliebris* (thelytokous). Lepidoptera: *Orgyia antiqua*, *O. gonostigma* (facultatively thelytokous), *Solenobia triquetrella*, *S. lichenella*, *Orgyia dubia*, *Mesocelis sp.* (thelytokous). Diplopoda: *Polyxenus lagurus*, *Nemasoma varicorne*, *Proteroiulus fuscus* (thelytokous). Chilopoda: *Geophilus proximus*, *Brachyschendyla dentata*, *Lamyctes fulvicornis*, *L. coeculus*, *Lithobius macilentus* (thelytokous). Pauropoda: *Allopauropus spp.* (thelytokous). Acari: Haplodiploidy characteristic of several families, thelytokous forms are *Bryobia praetiosa*, *Haemaphysalis longicornis*. Scorpiones: *Tityus serrulatus* (thelytokous). Araneae: *Theotima spp.* (thelytokous). Onischoidea: *Trichoniscus pusillus* (thelytokous).

In the beginning of each paragraph on an insect order etc., one or more references to comprehensive treatments of parthenogenesis are given, when possible (Danish: »Oversigt«). Numerous special references are given in the text.

To the author's knowledge, parthenogenesis has not been recorded in Diplura, Protura, Odonata, Plecoptera, Dermaptera, Grylloblattodea, Zoraptera, Megaloptera, Mecoptera, Siphonaptera, Symphyla, and several orders of arachnids.

LITTERATUR

- Agrell, I., 1944: Die schwedischen Thysanuren. *Opusc. ent.* 9: 23–36.
- Andersson, G., 1973: En för Sverige ny skadegörare – *Reesa vespulae* (Mill.). *Fauna Flora, Upps.* 68: 69–73.
- Angus, R. B., 1970: *Helophorus orientalis* (Coleoptera: Hydrophilidae), a parthenogenetic water beetle from Siberia and North America, and a British Pleistocene fossil. *Can. Ent.* 102: 129–143.
- Baud, F., 1973: Biologie et cytologie de cinq espèces du genre *Lonchoptera* Meig. (Dipt.) dont l'une est parthénogénétique et les autres bissexués, avec quelques remarques d'ordre taxonomique. *Revue suisse Zool.* 80: 473–515.
- Beier, M., 1968a: Phasmida (Stab- oder Gespenstheuschrecken). *Handb. Zool.* 4 (2) 2/10: 1–56.
- 1968b: Mantodea (Fangheuschrecken). *Ibid.* 4 (2) 2/12: 1–47.
- 1972: Saltatoria (Grillen und Heuschrecken). *Ibid.* 4 (2) 2/9: 1–217.
- 1974: Blattariae (Schaben). *Ibid.* 4 (2) 2/13: 1–127.
- Bischoff, H., 1927: Biologie der Hymenopteren. 598 pp. Verlag von Julius Springer. Berlin.
- Black, L. M. & Oman, P. W., 1947: Parthenogenesis in a leafhopper, *Agallia quadripunctata* (Provancher) (Homoptera: Cicadellidae). *Proc. ent. Soc. Wash.* 49: 19–20.
- Briggs, T. S., 1971: Relict harvestmen from the Pacific Northwest. *Pan-Pacif. Ent.* 47: 165–178.
- Brundin, L., 1943: Zur Kenntnis einiger in die *Atheta*-Untergattung *Metaxya* M. & R. gestellten Arten (Col. Staphylinidae). *Lunds Univ. Årsskr. N. F.* 2. 39: 1–37,7 pl.
- Böcher, J., 1971: Preliminary studies on the biology and ecology of *Chlamydatius pullus* (Reuter) (Heteroptera: Miridae) in Greenland. *Meddr Grønland* 191,3: 1–29, 6 pl.
- Cassagnau, P., 1972: Parthénogénèse géographique et polypléidie chez *Neanura muscorum* (Templeton), Collembole Neanuride. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris Ser. D. Sci. Nat.* 274: 1846–1848.
- Chapman, R. F., 1969: The insects. Structure and function. xii + 819 pp. The English Universities Press Ltd. London.
- Chvála, M., 1975: The Tachydromiinae (Dipt. Empididae) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna ent. scand.* 3: 1–336.
- Clark, W. C., 1972: The ecological implications of parthenogenesis. 1 p. Abstracts of papers to be presented at the Aphid Symposium of the 21st Anniversary Conference. Entomological Society of New Zealand.
- Corbet, P. S., 1966: Parthenogenesis in caddisflies (Trichoptera). *Can. J. Zool.* 44: 981–982.
- Crozier, R. H., 1971: Heterozygosity and sex determination in haplo-diploidy. *Am. Nat.* 105: 399–412.

Parthenogenese hos insekter

- Downes, J. A., 1965: Adaptations of insects in the Arctic. *A. Rev. Ent.* 10: 257–274.
- Eason, E. H., 1964: Centipedes of the British Isles. x+ 294 pp., 5 pl. Fr. Warne & Co. London and New York.
- Enghoff, H., 1973: Diplopoda and Chilopoda from suburban localities around Copenhagen. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.* 136: 43–48.
- 1975: Notes on *Lamyctes coeculus* (Brölemann), a cosmopolitan, parthenogenetic centipede (Chilopoda: Henicopidae). *Ent. scand.* 6: 45–46.
- i trykken a: Parthenogenesis and spanandry in millipedes.
- i trykken b: Competition in connection with geographic parthenogenesis. Theory and examples, including some original observation on *Nemasoma varicorne* C. L. Koch (Diplopoda: Blaniulidae).
- Gagné, W. C. & Howarth, F. G., 1975: The cavernicolous fauna of Hawaiian lava tubes 6. Mesoveliidae or water treaders (Heteroptera). *Pacif. Insects* 16: 399–413.
- Günther, K. & Herter, K., 1974: Dermaptera (Ohrwürmer). *Handb. Zool.* 4 (2) 2/11: 1–158.
- Haacker, U., 1968: Deskriptive, experimentelle und vergleichende Untersuchungen zur Autökologie rhein-mainischer Diplopoden. *Oecologia (Berl.)* 1: 87–129.
- Hale, W. G., 1964: Experimental studies on the taxonomic status of some members of the *Onychiurus armatus* species group. *Revue Ecol. Biol. Sol* 1: 501–510.
- Hartl, D. L., 1971: Some aspects of natural selection in arrhenotokous populations. *Am. Zool.* 11: 309–325.
- Hebert, P. D. N., 1974a: Enzyme variability in natural populations of *Daphnia magna* II. Genotypic frequencies in permanent populations. *Genetics* 77: 323–334.
- 1974b: Enzyme variability in natural populations of *Daphnia magna* III. Genotypic frequencies in intermittent populations. *Ibid.* 77: 335–341.
- Heie, O. E., 1973: Bladlus. *Natur Mus., Århus* 15, 4: 1–22.
- Hennig, W., 1973: Diptera (Zweiflügler). *Handb. Zool.* 4 (2) 2/31: 1–337.
- Ikeda, H. & Carson, H. L., 1973: Selection for mating reluctance in females of a diploid parthenogenetic strain of *Drosophila mercatorum*. *Genetics* 75: 541–555.
- Illies, J., 1968: Ephemeroptera (Eintagsfliegen). *Handb. Zool.* 4 (2) 2/5: 1–63.
- Kaltenbach, A., 1968: Embiidea (Spinnfüßer). *Ibid.* 4 (2) 2/8: 1–29.
- Kéler, S. V., 1969: Mallophaga (Federlinge und Haarlinge). *Ibid.* 4 (2) 2/17: 1–72.
- Kinzelbach, R., 1971: Strepsiptera (Fächerflügler). *Ibid.* 4 (2) 2/24: 1–68.
- Korge, H., 1975: Untersuchung einer parthenogenetischen Population von *Atheta fungi* (Gravenhorst, 1806). *Ent. Bl. Biol. Syst. Käfer* 71: 165–172.
- Kristensen, N. P., 1970: Systematisk entomologi. 173 pp. Munksgaards forlag. København.
- Lampel, G., 1968: Die Biologie des Blattlaus-Generationswechsels. 264 pp. Gustav Fischer Verlag. Jena.
- Lawrence, R. F., 1958: Whipscorpions (Uropygi) from Angola, the Belgian Congo and Mossambique. *Publçoes cult. Co. Diam. Angola* 40: 71–79. Citeret efter Machado, 1964.
- Lewis, T., 1973: Thrips. Their biology, ecology and economic importance. xv + 349 pp. Academic Press. London and New York.
- Machado, A. de B., 1964: Ochyroceratidae nouveaux d'Afrique (Araneae). *Ann. Natal Mus.* 16: 215–230.
- Magnano, L., 1973: Gli »*Otiorhynchus*« dei gruppi »*singularis*« L. e »*carmagnolae*« Villa e considerazioni sulla partenogenesi di alcune di esse. *Atti Mus. civ. Stor. nat. Trieste* 28,2: 305–396.

- Malicky, H., 1973: Trichoptera (Köcherfliegen). *Handb. Zool.* 4 (2) 2/29: 1–114.
- Matthiesen, F. A., 1971: The breeding of *Tityus serrulatus* Lutz and Mello 1927, in captivity (Scorpiones: Buthidae). *Rev. Bras. Pesqui. Med. Biol.* 4: 299–300. Citeret efter Biological Abstracts bd. 54, nr. 31735.
- Mayr, E., 1969: Principles of systematic zoology. xii + 428 pp. McGraw-Hill Book Company. New York etc.
- McCafferty, W. P. & Huff, B. L. Jr., 1974: Parthenogenesis in the mayfly *Stenonema femoratum* (Say) (Ephemeroptera: Heptageniidae). *Ent. News* 85: 76–80.
- Meinert, F., 1864: *Miastor metraloas*: Yderligere Oplysning om den af Prof. Nic. Wagner nyligt beskrevne Insektlarve, som formerer sig ved Spiredannelse. *Naturh. Tidsskr.* 3. R. 3: 37–43.
- 1865: Endnu et Par Ord om *Miastor* tilligemed Bemærkninger om Spiredannelsen hos den anden *Cecidomyia*-Larve og om Æggets Dannelse og Udvikling i Dyreriget overhovedet. *Ibid.* 3: 225–238.
- Mockford, E. L., 1971: Parthenogenesis in Psocids (Insecta: Psocoptera). *Am. Zool.* 11: 327–339.
- New, T. R., 1967: The flight activity of some British Hemerobiidae and Chrysopidae, as indicated by suction-trap catches. *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)* 42: 93–100.
- Nielsen, A., 1969: On the subspecies of *Apatania muliebris* Mcl. (Trichoptera). *Ent. Meddr* 37: 313–318.
- Nur, U., 1971: Parthenogenesis in Coccids (Homoptera). *Am. Zool.* 11: 301–308.
- Oliver, J. H. Jr., 1971: Parthenogenesis in mites and ticks (Arachnida: Acari). *Ibid.* 11: 283–299.
- Oliver, J. H. Jr. & Herrin, C. S., 1974: Morphometrics of sexual dimorphism in an arrhenotokous mite, *Ornithonyssus bacoti* (Acari: Mesostigmata). *J. exp. Zool.* 189: 291–302.
- Pallesen, G., 1964: Om vore *Solenobia*-arter. *Flora Fauna* 70: 70–83.
- Palmén, E. & Rantala, M., 1954: On the life-history and ecology of *Pachymerium ferrugineum* (C. L. Koch) (Chilopoda, Geophilidae). *Suomal. eläin-ja kasvit. Seur. van. eläin. Julk.* 16,3: ii + 44 pp.
- Petersen, H., 1971: Parthenogenesis in two common species of Collembola: *Tullbergia krausbaueri* (Börner) and *Isotoma notabilis* Schäffer. *Revue Ecol. Biol. Sol* 8: 133–138.
- Picchi, V. D., 1972: Parthenogenetic reproduction in the silverfish *Nicoletia meinerti* (Thysanura). *Jl. N. Y. ent. Soc.* 80: 2–4.
- Pieronek, B., 1973: The biology and morphology of larval *Fenusa dohrnii* Tischbein (Tenthredinidae, Hymenoptera). *Acta zool. cracov.* 18: 41–72, 4 pl. (på polsk, engelsk resumé).
- Priesner, H., 1968: Thysanoptera (Physopoda, Blasenfüsser). *Handb. Zool.* 4 (2) 2/19: 1–32.
- Ricklefs, R. E., 1973: Ecology. x + 861 pp. Thomas Nelson & Sons Ltd. London.
- Roth, L. M., 1974: Reproductive potential of bisexual *Pycnoscelus indicus* and clones of its parthenogenetic relative, *Pycnoscelus surinamensis*. *Ann. ent. Soc. Am.* 67: 215–223.
- Schaller, F., 1970: Collembola (Springschwänze). *Handb. Zool.* 4 (2) 2/1: 1–72.
- Scheller, U., 1970: The Pauropoda of Ceylon. *Ent. scand., Suppl.* 1: 5–97.
- Seiler, J., 1961: Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei *Solenobia triquetrella* F. R. (Lepidoptera, Psychidae). III. Mitteilung. Die geographische Verbreitung der drei Rassen von *Solenobia triquetrella* (bisexuell, diploid und tetraploid par-

Parthenogenese hos insekter

- thenogenetisch) in der Schweiz und in angrenzenden Ländern und die Beziehungen zur Eiszeit. Bemerkungen über die Entstehung der Parthenogenese. *Z. VererbLehre* 92: 261–316, 4 pl.
- Simpson, G. G., 1944: Tempo and mode in evolution. xviii + 237 pp. Columbia University Press. New York.
- Slobodchikoff, C. N. & Daly, H. V., 1971: Systematic and evolutionary implications of parthenogenesis in the Hymenoptera. *Am. Zool.* 11: 273–282.
- Smith, S. G., 1971: Parthenogenesis and polyploidy in beetles. *Ibid.* 11: 341–349.
- Sograff, N., 1882: Zur Embryologie der Chilopoden. Vorläufige Mittheilung. *Zool. Anz.* 5: 582–585.
- Steffan, A. W., 1968: Evolution und Systematik der Adelgidae (Homoptera: Aphidina). *Zoologica, Stuttg.* 40,5: 1–139, 2 pl.
- Suomalainen, E., 1954: Zur Zytologie der parthenogenetischen Curculioniden der Schweiz. *Chromosoma* 6: 627–655.
- 1962: Significance of parthenogenesis in the evolution of insects. *A. Rev. Ent.* 7: 349–366.
- Taylor, J. S., 1966: An unusual moth from Pearston. *Afr. wild Life* 20: 23–27.
- Templeton, A. R., 1974: Density dependent selection in parthenogenetic and self-mating populations. *Theor. Popul. Biol.* 5: 229–250.
- Thomsen, M., 1927: Studien über die Parthenogenese bei einigen Cocciden und Aleurodiden. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 5: 1–116, 4 pl.
- Tomlinson, J., 1966: The advantages of hermaphroditism and parthenogenesis. *J. Theor. Biol.* 11: 54–58.
- Vandel, A., 1928: La Parthénogenèse géographique. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 62: 164–281, 3 pl.
- 1931: La Parthénogenèse. xx + 412 pp. G. Doin & Cie, Editeurs. Paris.
- 1960: Isopodes terrestres (Première Partie). *Faune Fr.* 64: 1–416.
- Wagner, E., 1968: Über *Campyloneura virgula* Herrich-Schäffer (Hem. Het. Miridae). *Mitt. dt. ent. Ges.* 27: 46–47.
- Weidner, H., 1970: Isoptera (Termiten). *Handb. Zool.* 4 (2) 2/14: 1–147.
- 1972: Copeognatha (Psocodea). *Ibid.* 4 (2) 2/16: 1–94.
- White, M. J. D., 1970: Heterozygosity and genetic polymorphism in parthenogenetic animals. in: Hecht, M. K. & Steere, W. C. (eds.): Essays in evolution and genetics in honor of Theodosius Dobzhansky. North-Holland Publishing Company. Amsterdam: 237–262.
- 1973: Animal cytology and evolution (third edition). viii + 961 pp. Cambridge, at the University Press.
- Williams, G. C., 1975: Sex and evolution. Monographs in population biology 8. x + 200 pp. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Williams, S. A., 1969: The British species of the genus *Amischa* Thomson (Col. Staphylinidae), including *A. soror* Kraatz, an addition to the list. *Entomologist's mon. Mag.* 105: 38–43.
- Wilson, E. O., 1971: The insect societies. x + 548 pp. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.

Forfatterens adresse/author's adress:
Zoologisk Museum, Universitetsparken 15,
DK-2100 København Ø, Danmark.