

Beiträge zur Biologie des Kleinen Frostspanners (*Cheimatobia brumata* L.).

VII. und VIII. Mitteilung.

Von W. Speyer,

Zweigstelle Stade der Biologischen Reichsanstalt.

VII. Mitteilung¹⁾: Die Morphologie der beiden Geschlechter, die Übertragung der Spermatophore sowie die Morphologie und das Auftreten von Zwittern.

(Mit 4 Tafeln.)

Inhaltsübersicht.

I. Die Geschlechtsorgane und Geschlechtsmerkmale normaler Tiere.

A. Männchen.

1. Kopulationsorgane.
2. Gonaden und Nebenorgane.
3. Bildung und Übertragung der Spermatophore.
4. Fühler.
5. Flügel.
6. Beschuppung des Abdomens.

B. Weibchen.

1. Ovipositor.
2. Gonaden und Nebenorgane.
3. Fühler.
4. Flügel.
5. Beschuppung des Abdomens

C. Die Merkmale männlicher und weiblicher Puppen.

1. Männliche Puppe.
2. Weibliche Puppe.

II. Die Geschlechtsorgane und Geschlechtsmerkmale zwitteriger Tiere.

1. Abdomenspitze.
2. Gonaden und Nebenorgane.
3. Fühler.
4. Flügel.
5. Beschuppung des Abdomens.
6. Beziehung der verschiedenen zwitterigen Organe zueinander.
7. Bildung der zwitterigen Puppen.

III. Die Vererbung der Zwitterigkeit.

IV. Die Bedeutung der Zwitterigkeit für den Massenwechsel des Frostspanners.

Schriftenverzeichnis.

¹⁾ Mitteilung I—VI s. Schriftenverzeichnis.

Im Laufe langjähriger Frostspanner-Untersuchungen hatte ich häufig Gelegenheit, zwittrige Falter zu beobachten. Im Ganzen standen mir 108 Zwitter zur Verfügung, von denen 17 im Freien gefangen worden sind, während 91 in meinen Zuchten auftraten. Das ist immerhin ein ganz reichhaltiges Material, so daß ich mich für berechtigt halte, die Ergebnisse der biologischen und morphologischen Untersuchungen bekannt zu geben.

Um den Bau der Zwitter richtig verstehen zu können, ist zunächst eine morphologische Untersuchung der normalen Männchen und Weibchen notwendig.

I. Die Geschlechtsorgane und Geschlechtsmerkmale normaler Tiere.

A. Männchen.

1. Kopulationsorgane. Die männlichen Kopulationsorgane entsprechen dem von den Lepidopteren bekannten Schema. An dem fast ringförmigen 9. Tergit sind die als Klammerorgane fungierenden Valvae (vermutlich Teile des 9. Sternites) gelenkig befestigt. Dorsal wird das 9. Tergit durch den Uncus verlängert, der — wie ich später zeigen werde — mit Recht als Rest des 10. Tergites aufgefaßt wird (Fig. 1a & b). Wie Uncus und Valvae bei der Kopula das Weibchen festhalten, geht aus der schematischen Abbildung 2 hervor, die nach einem in heißem Alkohol fixierten Pärchen angefertigt worden ist. (Im Leben sind die Längsachsen beider Körper fast gleichgerichtet, jedenfalls nicht so stark gegeneinander geneigt wie bei den fixierten Tieren.) Zwischen den beiden Valvae liegt ein Ringwall, dessen dorsaler und ventraler Teil durch Gelenke verbunden sind. Die Figuren 3—5 geben auch über die Beborstung dieses als Führungsring für den Penis funktionierenden Organes Auskunft. Zwischen dem Ringwall und dem Uncus befindet sich der After. Der gelbbraun chitinierte Penis steckt in einem mit Stacheln bewehrten Präputium (Fig. 3—5). Je nach dem Erregungszustand des Tieres ist der Penis im Ringwall fast verschwunden oder deutlich vorgestreckt. An Präparaten ist zu erkennen, daß die im 8. und 9. Segment liegende Basis des Penis dort, wo von oben her der Ductus ejaculatorius einmündet, pistolengriffartig ventral umgebogen ist (Fig. 3—6). Der häutige Teil des Penis mit dem Flagellum ist in der Ruhe vielfach eingefaltet und wird bis in den Basalteil des Penis durch einen Musculus retractor zurückgezogen (Fig. 6). Während der Peniskörper durch verschiedene Muskeln sowohl vorgestoßen wie zurückgezogen wird, erfolgt die Ausstoßung des häutigen Penis' sowie des Flagellums offenbar nur durch die Erhöhung des Turgors im Penis infolge des Vordringens der Spermatophore. Ein im Pistolengriff liegender breiter Muskel kann den häutigen Penis wieder zurückziehen.

2. Gonaden und Nebenorgane. Von dem unpaaren, in der Puppe großen, im Falter dagegen wesentlich kleineren hellgrünen Hoden gehen 2 Vasa deferentia ab, die sich bald zu blasenartigen Verdickungen erweitern (Fig. 7). Ob man diese Blasen, die je nach dem Alter und

physiologischen Zustand des Tieres früher oder später beginnen und verschieden groß sind, als Vesiculae seminales bezeichnen will oder nicht, — es sind jedenfalls Samenblasen, d. h. Speicherräume für das Sperma, dessen Produktion beim Schlüpfen des Falters aus der Puppe im Wesentlichen beendet ist. Die Samenblasen verengen sich wieder zu Samenleitern, die sich bald jederseits zum sogenannten Ductus ejaculatorius duplex erweitern; dieser nimmt wenig später mit weiter Öffnung die beiden Anhangsdrüsen (Nebenhoden) in sich auf.¹⁾ Die beiden paarigen Gänge vereinigen sich sehr bald zum Ductus ejaculatorius simplex (Fig. 7). Aus Abbildung 8 ist zu erkennen, wie sehr sich alle diese Organe durcheinander schlingen. Da die Schlingen auch noch durch Tracheen und Fett verbunden sind, gelingt die Präparation bei jugendlichen Individuen nicht leicht. Alte Tiere, deren Fettkörper nahezu aufgebraucht ist, sind am besten für diese Untersuchungen geeignet. Nach der Vereinigung der Samenleiter mit den Nebenhoden treten die beiden Gänge zum Ductus ejaculatorius simplex zusammen, der in seinem Anfangsteil etwas bauchig erweitert ist und der sich kurz vor seiner Einmündung in den Penis zu einem muskulösen Schlauch mit kräftiger Intima unwandelt (Fig. 6). Gar nicht selten fand ich in oder auf der äußeren Zellschicht des Ductus ejaculatorius, der Samenblasen und der Nebenhoden zahllose Bakterien, kurze dicke Stäbchen von 0,003 bis 0,006 mm Länge, über deren Herkunft und Bedeutung ich noch keine volle Klarheit gewinnen konnte.²⁾

3. Bildung und Übertragung der Spermatophore. Der etwas angeschwollene Anfangsteil des Ductus ejaculatorius simplex macht den Eindruck, als sei er durch Querwände in Kammern eingeteilt (Fig. 7). Dieser Eindruck wird durch die hier in der Wandung des Ductus liegenden Muskeln und Drüsenzellen hervorgerufen. In diesem Teile des Ductus wird die Spermatophore gebildet, und zwar offensichtlich von den drüsigen Zellen des Ductus und nicht etwa von dem Sekret der Nebenhoden. Erst einige Stunden nach dem Verlassen der Puppe wird die Spermatophore gebildet, die in dem scheinbar gekammerten Teile des Ductus vielfach eingefaltet und traubenförmig ausgebeult ist (Fig. 9). Bei Beginn der Kopula bewegt sich die Spermatophore abwärts (Fig. 10). Sie ist zu diesem Zeitpunkt noch nicht mit Sperma gefüllt, das sich vielmehr in

¹⁾ Es macht oftmals den Eindruck, als ob die Samenleiter in die Nebenhoden einmünden.

²⁾ Da man im Mitteldarm der Falter neben kokken- und spirellenartigen Formen anscheinend dieselben Bakterien findet, wäre es nicht ausgeschlossen, daß ein Teil der Darmbakterien während der Umschmelzungsprozesse in der Puppe frei wird und sich dann an den Gonaden usw. ansetzt. Das gleiche gilt übrigens auch für weibliche Falter. Wenn sich im Mitteldarm die Bakterien nicht finden lassen, dann ist auch die Oberfläche der Gonaden usw. frei von ihnen.

charakteristischen Locken (Fig. 11) vom Ductus ejaculatorius duplex kommend im Anfangsteile des Ductus ejaculatorius simplex anhäuft. Etwa 3—4 Minuten nach Beginn der Kopula ist die Spermatophore aus der Penisspitze als grünliche Blase in die Bursa eingedrungen. Sie ist aber zu diesem Zeitpunkte noch leer von Sperma und hängt mit ihrer Basis an der Penisspitze fest. Der ganze Ductus ejaculatorius bis in den chitinen Peniskörper ist von Sperma in Lockenform angefüllt. Etwa 10 Minuten nach Beginn der Kopula ist das Sperma in die noch mit der Penisspitze verbundene Spermatophore (Fig. 12 & 13) übergetreten; der Ductus hat zwar noch ein weites Lumen aber er ist frei von Sperma. Nach beendeter Kopula muß erst eine neue Spermatophore im Ductus gebildet werden. Die hierfür erforderliche Zeit ist individuell verschieden. Nur äußerst selten wird die Bildung so schnell vor sich gehen, daß in einer Nacht zwei Begattungen ausgeführt werden können.

Wie in der Bursa die Ausweitung der Spermatophore zur Blase erfolgt, konnte ich nicht klarstellen. Nebenhodensekret wird vermutlich im Laufe der Kopula alles Sperma aus dem Ductus ejaculatorius bis in die Spermatophore pressen und dann den im Begattungsgang der Weibchen zu beobachtenden Schleimfaden bilden.

4. Fühler. Die Zahl der auf die beiden Grundglieder folgenden Geißelglieder ist nicht konstant, sie schwankt etwa zwischen 38 und 42. Etwa vom 10. Gliede an ist der Fühler deutlich gesägt (Fig. 14). Auf der Seite der Sägezähne tragen die Glieder lange Haare, die vornehmlich in 2 Querreihen angeordnet sind. Auf dem Rücken der Glieder stehen je 2 Gruppen von schlanken Schuppen.

5. Flügel. Form und Farbe der großen Flügel sind hinreichend bekannt, so daß sich eine nähere Beschreibung erübrigt. Die blaßockergrauen, hellen Schuppen überwiegen die dunkleren Schuppenelemente bei weitem (Fig. 15).

6. Beschuppung des Abdomens. Das normalerweise schlanke Abdomen ist einheitlich blaß-ockergrau beschuppt (Fig. 15). Bei Männchen, deren Flügel sich infolge irgend eines Hindernisses nicht entfalten konnten, behält das Abdomen annähernd die gleiche Dicke, die es beim Ausschlüpfen aus der Puppe besitzt (vgl. Abb. 4 in Mittlg. II). Dadurch kann das Vorhandensein eines Ovars, also von Zwitterigkeit, vorgetäuscht werden.

B. Weibchen.

1. Ovipositor. Nach Eidmann (1929, S. 1—66) ist der Ovipositor der Schmetterlinge ein Abkömmling des 9. und 10. Segments. An der Basis des Ovipositors setzt jederseits eine lange Chitingräte an, mit deren Hilfe verschiedene Muskelgruppen den Ovipositor ausstrecken und geschickt hin- und herbewegen können. Diese Bewegungen werden durch

Drehungen des 8. Segmentes unterstützt, die wiederum durch 2 lange, gabelförmig angreifende Chitingräten und deren Muskulatur bewirkt werden. Die Spitze des mit zahlreichen kräftigen Sinneshaaren besetzten Ovipositors ist — besonders auf der Ventralseite — tief gespalten, so daß gewissermaßen 2 Klappen entstehen, zwischen denen der Ovidukt mündet (Fig. 16—18). Die beiden Klappen sind offenbar die restlichen Teile des 10. Segments. Der After liegt dem Oviporus dorsal dicht auf. Der zur Bursa copulatrix führende Begattungsgang mündet in der ventralen Gelenkhaut zwischen dem 7. und 8. Segment.

2. Gonaden und Nebengane. Die 8 Ovarialschläuche münden zu je 4 gemeinsam in kurzen paarigen Ovidukten, die sich zu dem unpaaren Ovidukt vereinigen (Fig. 19). Letzterer erweitert sich plötzlich zum sogenannten Vestibulum, in das einerseits der Samengang (Ductus seminalis) von der Bursa copulatrix, andererseits vom Receptaculum seminis her der Ductus receptaculi einmündet (vgl. Abb. 2 in Mittlg. II). Der Ductus receptaculi bildet in seinem mittleren Abschnitt den gewundenen und offenbar als Samenpumpe dienenden Canalis spiralis. Im Vestibulum erfolgt vermutlich die Besamung der ausgewachsenen Eier, die beim jungfräulichen Weibchen besonders die uterusartig aufgetriebenen basalen Teile der Eiröhren, aber auch die paarigen Ovidukte und den unpaaren Ovidukt erfüllen (Abb. 1 in Mittlg. II).

Vom Ostium bursae aus führt der in seinem Anfangsteil oft mit Luft gefüllte, fein gefaltete und daher erweiterungsfähige, im mittleren Abschnitt gelb chitinisierte¹⁾ Begattungsgang („Bursahals“) zur Bursa copulatrix (Fig. 20). Die Wandung der Bursa ist zwar weiß und dünn aber doch recht zäh. In der Wandung liegen 2 gelbe Chitinplatten (Lamina dentata), deren zweireihig bzw. morgensternartig angeordnete Stacheln wahrscheinlich als Reizorgane für den Penis, vielleicht aber auch zum Festhalten der Spermatophoren dienen. Der Samengang (Ductus seminalis) verläßt die Bursa unmittelbar neben der Mündung des Begattungsganges. Die Spermatophore liegt mit ihrem blasenförmigen Kopf tief in der Bursa; ihr langer Schwanz steckt anfänglich im Begattungsgang, wird aber später in der Bursa aufgeknäult, so daß seine Mündung dem Beginn des Ductus seminalis zugekehrt ist. Eine Auflösung der Spermatophoren-Wandung in der Bursa, wie ich noch in Mitteilung III annahm, ist also für das Freiwerden des Spermas nicht erforderlich. Von dem aufgeknäulten Spermatophorenschwanz geht anscheinend ein Schleimfaden bis in den Begattungsgang.

¹⁾ Die gelbe Chitinisierung umfaßt den Begattungsgang als eine nicht völlig geschlossene Röhre; die Verbindung wird durch eine dünne und wohl erweiterungsfähige Haut hergestellt.

Der Ductus receptaculi verläßt das gestreckt nierenförmige Receptaculum in der Mitte einer Längsseite, während von dessen einem Pol die langgestreckte, am Ende geteilte Anhangsdrüse abgeht.

Wenig unterhalb des Vestibulums münden vereint die beiden, in ihrem basalen Teil, namentlich bei jungfräulichen Weibchen, gewaltig angeschwollenen Kittdrüsen (Abb. 2 in Mittlg. II).

3. Fühler. Die Zahl der Geißelglieder ist ebenso wenig konstant wie beim Männchen, sie schwankt zwischen 34 und 38. Im Durchschnitt hat also das Weibchen etwas weniger Fühlerglieder als das Männchen. Viel auffallender unterscheiden sich aber die Fühler der beiden Geschlechter in der Form, Beschuppung und Behaarung der Geißelglieder (Fig. 14). Die einheitlich zylindrischen, nur an der Fühlerspitze schwach gesägten Geißelglieder der Weibchen sind allseitig beschuppt; Sinneshaare sind nur spärlich vorhanden.

4. Flügel. Die Länge der funktionsunfähigen kurzen Flügel ist außerordentlich verschieden (Fig. 21 & 22). Im allgemeinen reichen sie nur bis zum Hinterrande des 3. Abdominaltergites. (Das 1. Tergit ist sehr schmal und auf Figur 22 nicht zu erkennen.) Neben Weibchen mit noch kürzeren Flügelstummeln (Länge der Vorderflügel etwa 2 mm) kommen aber andere vor, deren Flügel noch den Hinterrand des 4. Tergites bedecken können (Länge der Vorderflügel etwa 3,7 mm). Alle Übergänge sind vorhanden. Die großflügeligen Weibchen erinnern mitunter schon stark an die Weibchen von *Cheimatobia boreata*. Von Zwitterigkeit kann aber hierbei keine Rede sein. Auf den weiblichen Flügeln überwiegen oft die dunklen Schuppen. Eine dunkle Schuppenbinde quer vor der Spitze der Vorderflügel ist fast stets vorhanden, doch haben wir schon Weibchen mit fast einheitlich dunklen Flügeln gesehen. Die Hinterflügel pflegen meistens hellere Schuppen zu tragen. Mit der Reduktion der Flügel geht natürlich eine Reduktion der Flugmuskulatur Hand in Hand (vgl. Eggers 1939). Die Weibchen können ihre Flügel nicht in schwirrende Bewegung versetzen, sondern nur langsam und schwächlich bewegen.

5. Beschuppung des Abdomens. Die Abdominaltergite sind mit dunklen und hellen Schuppen besetzt, wodurch eine regelmäßige Zeichnung — die allerdings bei den einzelnen Individuen nicht völlig gleich ist — entsteht (Fig. 22). Die Sternite sind meist hell beschuppt. Jedes Stigma steht in einer kreisförmigen Fläche heller Schuppen, die von einem Ringe dunkler Schuppen umgeben ist (Fig. 23).

C. Die Merkmale männlicher und weiblicher Puppen.

1. Männliche Puppe. Die Flügelscheiden reichen im allgemeinen bis zur hinteren Kante des 4. Abdominalsegmentes (Abb. 1 in Mittlg. I).

Die Entscheidung, ob eine männliche oder weibliche Puppe vorliegt, ist jedoch mit Hilfe dieses relativen Merkmales nicht immer leicht zu treffen. Ohne jeden Zweifel ist dagegen die männliche Puppe an der Lage und Gestalt der Geschlechtsöffnung zu erkennen, die man als etwa semmel-förmiges Gebilde im 9. Sternit leicht finden kann (Fig. 24). Im Raume des 10. Sternites liegt zwischen einer Gruppe flacher Furchen die lange Afterspalte.

2. Weibliche Puppe. Die Flügelscheiden erreichen niemals den Hinterrand des 4. Abdominalsegmentes. Über den Wert der Flügelscheiden als Geschlechtsmerkmal s. o. Entsprechend den Verhältnissen bei der Imago findet man auch bei der Puppe 2 Geschlechtsöffnungen angedeutet (Fig. 25). Das Ostium bursae liegt als kurze, stärker chitinisierte Spalte am Hinterrande des 8. Sternites. Dieses Sternit trägt auch noch weitere flache und wenig auffallende Furchen. Der Oviporus liegt als sehr kurzer dunkler Eindruck am Vorderrande des 9. Sternites. Lage und Gestalt der Afteröffnung entsprechen den oben geschilderten Verhältnissen.

II. Die Geschlechtsorgane und Geschlechtsmerkmale zwittriger Tiere.

Wir werden bei sämtlichen untersuchten Merkmalen feststellen, daß alle Übergänge vom normalen Männchen bis zum normalen Weibchen vorkommen. Die ersten Anfänge einer Zwitterigkeit sind demgemäß oft nur bei großer Erfahrung mit dem Objekt festzustellen und werden selbst dann noch häufig übersehen werden. Kein Zwitter gleicht dem anderen. Ich muß mich auf die Besprechung der häufigsten Bildungen beschränken¹⁾

1. Abdomenspitze. Bei dem stärker männlich betonten Tier macht sich die Zwitterigkeit oft nur in einer Verbreiterung des Uncus bemerkbar. Ist die Zwitterigkeit stärker, so sind nur noch die Seitenkanten des breiten Uncus dunkel chitiniert, während die Mittellinie hell erscheint. Schließlich finden wir eine von der Spitze bis zum Grunde fortschreitende Spaltung des Uncus in 2 mehr oder weniger selbständige und häufig unregelmäßig gekrümmte Hälften. Bei den Valvae beobachten wir eine fortschreitende Verkleinerung, die rechts und links so verschieden stark sein kann, daß die eine Genitalklappe vollständig fehlt, während die andere noch gut ausgebildet ist. Nicht selten teilt sich auch eine Genitalklappe in 2 nahezu selbständige und meist verschieden große Teile. Der „Ringwall“ kann ebenfalls zweimal, sogar dreimal vorhanden sein. Im letzteren Falle besaß nur der mittlere Ringwall einen Penis. Diese Dreifachbildung des männlichen Sexualporus

¹⁾ Die von mir bereits beschriebenen Melaninbrocken (Mittlg. I, S. 54) finden sich in der Leibeshöhle von Zwittern ganz besonders zahlreich und häufig. Da die vielfach verkrüppelten inneren Organe den Umschmelzungsprozessen während der Metamorphose besonders hinderlich sein werden, wird diese Erscheinung durch meinen Deutungsversuch (a. a. O.) hinreichend erklärt.

war bereits bei der Puppe zu erkennen. Daß ein Ringwall vorhanden ist, während der Penis fehlt, haben wir mehrfach beobachtet.

Bei den stärker weiblich betonten Tieren ist zunächst eine etwas stärkere und gelbliche Chitinisierung der Außenkanten des Ovipositors zu beobachten. Sodann wird den langsam sich verkleinernden Klappen des Ovipositors (oder auch nur einer der Klappen) ein uncusartiger Chitinstab aufgelagert (Fig. 26 u. 27). Schließlich kann auf der einen Seite ein halber Uncus, auf der anderen Seite ein halber Ovipositor vorhanden sein (Fig. 28 u. 29). Damit ist die Brücke zu den mehr männlich betonten Zwittern geschlagen. Nicht selten steht auf dem Genitalfeld der Zwitter noch ein überzähliger, aber stark verkleinerter und bräunlich gefärbter Ovipositor. Die Spitzen des Ovipositors und der Uncus sind demnach homologe Elemente des gleichen, also des 11. Segmentes (vgl. Witschi 1929, S. 83—84).

Gelegentlich findet man Zwitter, denen eine kleine nackte Blase aus der Hinterleibsspitze heraushängt. Ich habe den Eindruck, daß es sich hierbei um die ausgestülpte Bursa copulatrix handelt, wenn auch manchmal eine abnorm kleine Bursa an der normalen Stelle außerdem noch vorhanden ist. Derartige Organverlagerungen und Organverdoppelungen sind auch sonst bei unseren Zwittern nicht selten. In den Fällen, in denen die Blase außen einige Schuppen und Haare trägt, ist freilich keine Beziehung zur Bursa gegeben.

2. Gonaden und Nebenorganē. In der Mehrzahl aller Zwitter findet man Ovarien mit reifen Eiern, auch dann, wenn die Hinterleibsspitze stark männlich betont ist. Allerdings sind die Ovarien nur selten völlig normal. Einzelne Eiröhren, häufig die 4 Eiröhren der einen Seite, können fehlen, mitunter ist sogar nur noch 1 Eiröhre vorhanden. Unregelmäßige Querverbindungen zwischen den Ovarialschläuchen sind nicht selten. Auch die Zahl der vorhandenen Eier ist sehr verschieden. Einige Ovarien können strotzend voll, andere wieder völlig leer sein. Sehr selten fehlen Eier vollständig. Recht oft findet man Hoden und sonstige männliche Organe neben einzelnen Ovarien usw. Manchmal ist der Hoden mit einem kurzen Ovar fest verbunden. Daß es sich in diesen Fällen tatsächlich um Hodensubstanz handelte, konnte durch die mikroskopische Feststellung von Spermien nachgewiesen werden.

Die Kittdrüsen sind teils vorhanden, teils fehlen sie ganz oder nur auf einer Seite. Der Ovidukt zeigt mannigfache Mißbildungen; er kann auch vollkommen fehlen, so daß die kurzen paarigen Ovidukte blind enden (Fig. 30). Auch die Bursa copulatrix fehlt mitunter vollständig oder hängt ausgestülpt außen an der Hinterleibsspitze (s. o.); häufiger noch ist das Receptaculum seminis stark verkleinert oder ganz verschwunden.

Von den männlichen Organen ist außer dem Hoden und den Nebenhoden (die mitunter doppelt und dann ohne Ausführung angelegt werden) auch der angeschwollene Anfangsteil des Ductus ejaculatorius gelegentlich zu finden. Infolge seiner scheinbaren Kammerung ist er sogar oft sehr viel leichter zu erkennen als der Hoden selber, ganz besonders bei Alkoholmaterial.

Sehr auffallend ist ein herzförmiges, stark chitinisiertes Organ, das ich bei einigen Zwittern gefunden habe, und dessen innere Wandung mit zahlreichen Haarborsten und vereinzelt Schuppen besetzt ist (Fig. 31 bis 33). Ich glaube annehmen zu dürfen, daß es sich bei diesem Organ in den meisten Fällen um den umgestülpten und in die Leibeshöhle verlagerten „Ringwall“ des Penis handelt. Gelegentlich scheinen aber auch andere Teile der äußeren Geschlechtsregion, z. B. die Umgebung des Ostium bursae, eingestülpt zu werden, so daß Gebilde entstehen, die mit dem herzförmigen Organ Ähnlichkeit besitzen.

3. Fühler. Die meisten Zwitter haben rein weibliche Fühler; dies war selbst bei einem Falter der Fall, dessen Gonaden rein männlich waren (die Vorderflügel waren etwas verlängert, die Hinterflügel normal weiblich, die rechte Valva leicht verkrüppelt, der Uncus kreuzschnabelartig tief gespalten).

Gelegentlich kommen Zwitter mit je einem männlichen und einem weiblichen Fühler vor; in einem dieser Fälle war der linke Fühler männlich, der rechte weiblich, während umgekehrt die rechte Uncushälfte männlich, und anstelle der linken Hälfte ein halber Ovipositor vorhanden war. Die Vermischung männlicher und weiblicher Geißelglieder auf demselben Fühler ist selten. Nur einmal fand ich 2 männliche Fühler bei einem Exemplar, das hinsichtlich der Flügel, der Körperbeschuppung und der inneren Organe ausgesprochen zwitterig veranlagt war.

4. Flügel. Die hier beigegebenen Figuren (34—37) zeigen, daß die Mischung weiblicher und männlicher Charaktere außerordentlich verschiedenartig ist. Daß beide Flügel der einen Seite rein männlich, die der anderen Seite rein weiblich sind, ist zwar selten, kommt aber gelegentlich vor (Fig. 38). In diesen Fällen ist der Kopf etwas nach der weiblichen Seite hin geneigt infolge der stärkeren Ausbildung der männlichen Thoraxhälfte und ihrer Muskulatur. Kotte (1931) hat einen ganz ähnlichen Zwitter abgebildet. Häufiger stimmen die beiden Vorderflügel bzw. die beiden Hinterflügel überein. Zumeist findet man Flügel von gemischtem Charakter. Die Flügel sind dann schmal aber oft sehr lang, dabei vielfach verdreht, eingerollt und gelegentlich in einzelne Zipfel verlängert. Nicht selten finden sich große Blutblasen in den Flügelflächen. Die Feststellung, ob es sich um sogenannte Krüppelmännchen oder um Zwitter handelt, ist in manchen Fällen an den Flügeln

allein nicht zu erkennen. Es müssen dann andere Merkmale zur Beurteilung herangezogen werden.

5. Beschuppung des Abdomens. Die Verteilung ockergrauer (σ) sowie weißer (hellgrauer) und schwarzer Schuppen (ϱ) ist in den meisten Fällen ganz unregelmäßig (Abb. 36 u. 37). An dieser fleckigen Beschuppung sind bei etwa 10facher Vergrößerung selbst solche Falter, die im Anfangsstadium der Zwitterigkeit stehen, fast stets leicht zu erkennen. Bei Zwittern, deren Flügel auf der einen Seite rein weiblich, auf der anderen rein männlich sind, besteht auch eine scharfe Trennungslinie zwischen der dunkel, also weiblich beschuppten einen Abdomenhälfte (Seite der weiblichen Flügel) und der ockergrauen, also männlichen anderen Hälfte (Seite der männlichen Flügel). Die Trennungslinie auf dem Rücken braucht aber nicht genau in der Mediane zu verlaufen. Recht oft findet man bei einzelnen Abdominalsegmenten eine scharfe Trennung der beiden Seiten, während andere Segmente desselben Tieres weibliche und männliche Schuppen unregelmäßig vermischt besitzen.

6. Beziehung der verschiedenen zwitterigen Organe zueinander. Schon mehrfach wurde in den vorhergehenden Abschnitten darauf hingewiesen, wie außerordentlich verschiedenartig und gesetzlos die Beziehungen der einzelnen Organe zueinander sind. Dasselbe soll hier an dem Beispiel des herzförmigen Organes gezeigt werden.

Das herzförmige Organ (s. o.) habe ich bisher in 6 Fällen gefunden. Es liegt der Rektalblase dicht auf oder ist tief in der Abdomenspitze versteckt. In einem Falle sind die Fühler und die Abdomenspitze normal weiblich, und von den sonst weiblichen Flügeln ist nur der rechte Vorderflügel fahnenartig verlängert. Dieser Zwitter hat mit einem normalen Männchen kopuliert und danach befruchtete Eier abgelegt. — In einem 2. Fall ist der eine Fühler im Spitzendrittel, der andere an der Basis männlich behaart, beide Valvae fehlen, die rechte Klappe des Ovipositors läuft in einen hornigen Haken aus, der linken Hälfte ist der chitinige Uncus aufgelagert. Es fehlen der Penis mit dem Ringwall, die Bursa copulatrix, das Ostium bursae und das Receptaculum seminis. Vorhanden sind alle Ovarien (prall voll reifer Eier), Reste der Hoden-Samenblasen mit dem Ductus ejaculatorius und 1 Kittdrüse. — Der 3. Fall betrifft ein Tier, dessen Fühler und Flügel links rein männlich, rechts rein weiblich sind. Die Halbseitigkeit erstreckt sich auch auf die inneren Organe: nur 1 Ovar mit 4 Eischläuchen ist vorhanden, von denen einer ganz leer ist, die anderen teils verkürzt und teils annähernd normal und mit Eiern angefüllt sind. Auch 1 Kittdrüse fehlt. Bursa und Receptaculum fehlen, aber der in den Ovidukt mündende Canalis spiralis ist vorhanden. Die linke Valva ist verkrüppelt und klein, die rechte bis zur Unkenntlichkeit verkrüppelt. Das herzförmige Organ liegt der

Basis der Valven so dicht an, daß man an einen entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang beider Organe glauben könnte, und zwar um so mehr, als in diesem Fall der Penis und Teile des Ringwalles vorhanden sind. Die linke Hälfte des Uncus ist normal, rechts steht ein verkrüppelter Ovipositor. — Im 4. Fall handelt es sich um einen Zwitter, dessen linker Fühler männlich, dessen rechter weiblich (mit wenigen männlichen Haaren) gebildet ist. Von den Flügeln ist der linke Hinterflügel sehr kurz, schmal und dick, aber doch von männlichem Charakter; die anderen sind mehr oder weniger stark fahnenförmig gebildet, also deutlicher männlich. Ovarialschläuche und Eier fehlen. Dagegen ist der Hoden mit den Samenblasen vorhanden; auch die Valvae sind annähernd normal. Aber vom Uncus ist nur die rechte Hälfte vorhanden, links steht ein Ovipositor (die Geschlechtsverteilung ist hier also umgekehrt als bei den Fühlern). Ringwall und Penis fehlen. Die Bursa fehlt, aber dort, wo das Ostium bursae zu suchen ist, ist das herzförmige Organ in der Leibeshöhle der Außenhaut angeheftet. Man könnte fast vermuten, daß es aus einer Einstülpung des Ostium bursae und seiner Umgebung entstanden ist. — Der 5. Fall betrifft ein Tier mit männlichen Fühlern, dessen linker Vorderflügel fast normal weiblich, dessen linker Hinterflügel fast normal männlich ist, während die beiden rechten Flügel schmale, teilweise verdrehte oder zusammengerollte Fahnen sind. Vom Uncus ist nur die linke Hälfte vorhanden, die rechte wird durch einen normal behaarten halben Ovipositor ergänzt. Valvae, Geschlechtsöffnung und Penis sind normal männlich. Die Eiröhren sind voll reifer Eier. Von den Kittdrüsen ist nur die linke vorhanden, anstelle der rechten scheint ein Nebenhoden zu stehen. Bursa und Receptaculum fehlen. In der Nähe des unpaaren Oviduktes findet sich eine kleine, unregelmäßig gestaltete Blase, die nur schwach gelblich chitiniert ist und auf ihrer Innenfläche einige Haare und Schuppen trägt. Trotz ihrer atypischen Gestalt muß diese Blase wohl als „herzförmiges Organ“ gedeutet werden, das hier wiederum kaum als Einstülpung des Ringwalles aufgefaßt werden kann, da dieser nebst dem Penis vorhanden ist. — Als 6. und letzten Fall haben wir ein Tier mit normalen weiblichen Fühlern, dessen Hinterflügel ebenfalls normal weiblich sind, während sich die Vorderflügel zu körperlangen schmalen Fahnen umgebildet haben. Ovarialschläuche voll reifer Eier; auch die Kittdrüsen sind vorhanden. Der Begattungsgang ist verkürzt, und die Bursa wird durch das „herzförmige Organ“ zur Seite gedrückt. Durch das Organ geht der Penis hindurch. Die an die Basalplatten des normalen Ringwalles anschließenden gelenkigen Teile sind in dem herzförmigen Organ deutlich wiederzuerkennen. — Die sehr kleinen und verkrüppelten Valvae sind in der ventralen Medianlinie miteinander verwachsen. Der Uncus ist etwas verkürzt und tief gespalten: jede Hälfte

ist mit einem darunter liegenden halben Ovipositor verwachsen. Der Ringwall ist doppelt aber unvollständig angelegt, darunter befindet sich eine auffallend weite Geschlechtsöffnung.

7. Bildung der zwittrigen Puppen. Was von den zwittrigen Faltern gesagt wurde, gilt auch für die Puppen: nicht 2 Individuen sind zu finden, die sich gleichen. Nur selten sind die Flügelscheiden der einen Seite ausgesprochen männlich, die der anderen Seite ebenso deutlich weiblich. Meistens finden sich undeutliche Übergänge, so daß dieses an sich schon wenig geeignete Geschlechtsmerkmal noch unbrauchbarer wird. Die Zwitterigkeit einer Puppe — aber nicht der Grad der Zwitterigkeit — ist dagegen stets an der Ausbildung der Geschlechtsöffnung zu erkennen (Abb. 39). Häufig findet man seitliche Verlagerungen des semmelförmigen männlichen Porus, dessen eine Hälfte (selten der ganze Porus) überdies verdoppelt sein kann. Gelegentlich ist auch noch der Oviporus neben der männlichen Geschlechtsöffnung zu sehen. Meistens werden diese beiden verwachsen sein. Oral vor dem männlichen Porus sieht man sehr häufig eine, manchmal sogar mehrere Andeutungen des Ostium bursae. Eine genaue Definition der verschiedenen sonst noch beobachteten Mißbildungen stößt auf Schwierigkeiten.

III. Die Vererbung der Zwitterigkeit.

In der Mehrzahl der von mir beobachteten Fälle üben die zwittrigen Falter auf normale Männchen keinerlei Reize aus; die gleichen Zwitter interessieren sich ihrerseits auch nicht für normale Weibchen. Nur in 2 Fällen fand ich deutlich zwittrige Weibchen, die — wie die Präparation ergab — zu einer Eiablage nie imstande gewesen wären, in fester Kopula mit einem normalen Männchen. Männchen, vor allem aber Weibchen, mit den ersten Anfängen einer Zwitterigkeit sind dagegen stets bereit, eine Paarung einzugehen. Dadurch ist die Möglichkeit gegeben, den Erbgang der Zwitterigkeit zu untersuchen.

Zunächst seien einige Bemerkungen über die Herkünfte unserer Zwitter vorausgeschickt.

Im Freien fand ich Zwitter

1924 (1 Stück) bei Naumburg/S. im „Sperlingsholz“.

1925 (1 Stück) „ „ „ „

1929 (10 Stück) in Ruschwedel (Kr. Stade) in einer größeren Apfelanlage.

1934 (2 Stück) in Brunshausen (Kr. Stade) in einer kleinen Obstanlage.

Das Sperlingsholz bei Naumburg ist ein gemischter Laubwald, u. a. mit vielen Buchen, Hainbuchen und Eichen.

Ruschwedel liegt auf der Geest. Die Apfelanlage grenzt an einen kleinen Laubwald, der vornehmlich Buchen und Hainbuchen enthält. Die andere Längsseite der Anlage stößt an eine mit Birken bepflanzte Landstraße.

Brunshausen liegt in der Elbmarsch und zwar im sogenannten Außen-deichsland. Größere Obstanlagen fehlen; zu jedem der wenigen, auf „Wurten“

liegenden Bauernhäuser gehört aber ein Obstgarten. Pappeln und Weiden sind in der Nachbarschaft zahlreich vorhanden. Birken jedoch fehlen.

Die Z u c h t e n, in denen Zwitter auftraten, stammten ursprünglich aus Groß-Thun (Kr. Stade, Geestland; Gebüsch, auch Birken, vorhanden), aus einem Moor bei Campe (b. Stade; Moorboden an die Geest angrenzend; Gebüsch mit vielen Birken vorhanden), Neuenkirchen im Altenlande (Kr. Stade; Marschland, an Moorflächen grenzend; außer Obstanlagen Weiden und Pappeln in der Nähe, aber keine Birken) und aus der Schweiz (bei Lausanne, 900 m hoch). Besonders die Zuchten aus dem Moor bei Campe und aus Neuenkirchen haben sehr viele Zwitter ergeben.

Im Sperlingsholz bei Naumburg, in Ruschwedel, Gr. Thun und im Moor bei Campe könnte neben *Cheimatobia brumata* auch *Cheimatobia boreata* vorkommen, wenn wir dort auch keinen Falter dieser nahe verwandten Art beobachtet haben. Allerdings haben wir nicht ausdrücklich nach *boreata* gesucht. Daß *boreata* in Neuenkirchen vorhanden ist, erscheint mir sehr unwahrscheinlich. Ob *boreata* bei Lausanne vorkommt, entzieht sich meiner Kenntnis. Daß *brumata* und *boreata* sich kreuzen lassen, habe ich im Versuch festgestellt, und zwar lassen sich *brumata*-Weibchen ohne Schwierigkeit durch *boreata*-Männchen begatten, während *boreata*-Weibchen die fremden Männchen trotz ihres eifrigen Werbens beharrlich ablehnen (Speyer, Tätigkeitsbericht 1937 u. Mittlg. V, S. 2427). Da bei Art- und Rassenkreuzungen Zwitter besonders leicht auftreten sollen, wäre in dem gleichzeitigen Vorkommen von *brumata* und *boreata*, die sich zweifellos auch im Freien kreuzen, eine Möglichkeit zur Entstehung von Zwittern gegeben. Allerdings traten in meinen wiederholt durchgeführten und durch mehrere Generationen weitergezogenen *brumata* × *boreata*-Kreuzungen bisher nur 6 Zwitter auf (einer in einer F₂- und fünf in einer F₃-Generation)¹⁾. Es besteht freilich die Möglichkeit, daß durch die Einschleppung anderer Lokalrassen (als Eier an jungen Bäumen oder an Pfropfreisern) mit stärkerer oder schwächerer sexueller Valenz der Anstoß zur Zwitterbildung an den genannten Örtlichkeiten gegeben worden ist. Daß die Zwitterigkeit ein erbliches Merkmal ist, geht schon aus dem verhältnismäßig häufigen Vorkommen der Zwitter an einzelnen Örtlichkeiten (bzw. in einzelnen Zuchtstämmen) hervor, während an anderen Örtlichkeiten und in anderen Zuchtstämmen Zwitter vollkommen fehlen. Zur experimentellen Nachprüfung paarte ich im Herbst 1934 ein schwach zwitteriges Weibchen (Herkunft: Brunschhausen) mit einem normalen Männchen der gleichen Herkunft. Die Zwitterigkeit des Weibchens konnte nur daran erkannt werden, daß der rechte

¹⁾ Über diese Kreuzung wird in der folgenden (VIII.) Mitteilung eingehend berichtet. Hier sei nur soviel gesagt, daß das zur Kreuzung benutzte *brumata*-Weibchen aus meiner Schweizer Zucht 40 A (900 m hoch, bei Lausanne) stammte, in der auch sonst Zwitter aufgetreten waren.

Vorderflügel etwas verlängert war (kaum von halber Körperlänge), und daß — wie sich bei der Präparation nach dem Tode zeigte — die Außenkanten der beiden Ovipositorhälften etwas stärker gelblich chitinisiert waren als bei normalen Weibchen. Ovarien, Kittdrüsen, Bursa und Receptaculum schienen rein weiblich zu sein. Ob die Beschuppung des Abdomens fleckig war, wurde damals leider nicht notiert. Die beiden Tiere gingen die Kopula ohne weiteres ein. Das Weibchen legte 238 Eier (fast seinen gesamten Vorrat) ab, von denen nur 3 unbefruchtet waren. Die befruchteten Eier ergaben sämtlich Raupen, von denen jedoch nur 135 bis zur Puppe gezogen werden konnten. Es schlüpfen 16 anscheinend normale Männchen, 82 anscheinend normale Weibchen und 26 deutlich zwittrige Tiere. 11 Puppen waren gestorben. Von den Faltern waren also 13% Männchen, 66% Weibchen und 21% Zwitter. Rechnet man die — nicht näher untersuchten — gestorbenen Puppen als Männchen (die bekanntlich ungünstigen Einflüssen leichter als die Weibchen erliegen), so hätten wir 20% Männchen, 61% Weibchen und 19% Zwitter. Auf jeden Fall ist der Prozentsatz der zwittrigen Tiere außerordentlich hoch, viel höher als ich jemals unter natürlichen Verhältnissen im Freien beobachtet habe. Daß die Anlage zur Zwitterigkeit in manchen *brunata*-Familien erblich ist, kann demnach nicht zweifelhaft sein. Ob wir einen besonderen Faktor für Zwitterigkeit annehmen können, oder ob es sich vielmehr im Sinne Goldschmidt's (1931; s. auch Hartmann 1939) um das Kreuzungsergebnis „starker“ und „schwacher“ Rassen handelt, dies zu entscheiden, möchte ich den Genetikern überlassen.

IV. Die Bedeutung der Zwitterigkeit für den Massenwechsel des Frostspanners.

Die Versuche und Beobachtungen haben gezeigt, daß in manchen *brunata*-Familien neben normalen Männchen und Weibchen und neben mehr oder weniger stark zwittrigen, d. h. zur Fortpflanzung unfähigen Tieren, auch schwachzwittrige Falter auftreten, die sich fortpflanzen können und damit die Anlage zur Zwitterigkeit weitervererben. Populationen, in denen Zwitterfamilien vorhanden sind, haben also bei ihrer Gradation alljährlich mit einem inneren Widerstand zu kämpfen, von dem restlos gesunde Populationen frei sind. Dieser Widerstand ist aber vermutlich praktisch recht gering, da die Zahl fortpflanzungsfähiger Nachkommen in jeder gesunden Familie erheblich größer sein wird als in einer Zwitterfamilie die Zahl der fortpflanzungsfähigen Nachkommen mit Anlage zur Zwitterigkeit. Die Zahl der erbgesunden Falter wird also absolut und relativ schneller anwachsen als die Zahl der Zwitter. Damit entfällt leider auch die Möglichkeit, Angehörige aus Zwitterfamilien in Obstanlagen usw., die durch Frostspannerfraß regelmäßig gefährdet sind,

auszusetzen und so den Schädling gewissermaßen durch Einkreuzen eines Letalfaktors zu bekämpfen. (Abgeschlossen November 1939).

Schriftenverzeichnis.

Eggers, F., Phyletische Korrelation bei der Flügelreduktion von Lepidopteren. — Verhandl. VII. Internat. Kongr. Entomologie, 2, 694—711, Berlin 1939.

Eidmann, H., Morphologische und physiologische Untersuchungen am weiblichen Genitalapparat der Lepidopteren. Ztschr. angew. Ent. 15, 1—66, Berlin 1929.

Goldschmidt, R., Die sexuellen Zwischenstufen. — Monogr. a. d. Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere, 23, Berlin 1931.

Hartmann, M., Geschlecht und Geschlechtsbestimmung im Tier- und Pflanzenreich. Berlin 1939.

Kotte, W., Gibt es fliegende Frostspannerweibchen? — Anz. Schädlingsk. 7, 16—17, Berlin 1931.

Speyer, W., Tätigkeitsbericht der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft Zweigstelle Stade für die Zeit vom 1. April 1936 bis 31. März 1937. — Altländer Obstbau u. Landwirtschaft, Beilage zur „Altländer Ztg.“, 44. Jg., Nr. 49 u. 59, Jork 1937.

— Entomologie. Mit besonderer Berücksichtigung der Biologie, Ökologie und Gradationslehre der Insekten. — Wissenschaftl. Forschungsberichte. Naturwissenschaftl. Reihe, 43, 194 S., Dresden & Leipzig 1937 (Verlag Theodor Steinkopff).

— Über das Vorkommen von Lokalrassen des Kleinen Frostspanners (*Cheimatobia brumata* L.). — Arb. physiol. angew. Ent. 5, 50—76, Berlin-Dahlem, 1938. (I. Mittlg.).

— Beiträge zur Biologie des Kleinen Frostspanners (*Cheimatobia brumata* L.). Das Ausschlüpfen der Raupen und der Flug der Falter unter Berücksichtigung innerer und äußerer Faktoren. — Zeitschr. Pflkrankh. & Pflschutz, 48, 449—471, Stuttgart 1938. (II. Mittlg.).

— Die Lebensdauer der Frostspanner-Falter (*Cheimatobia brumata* L.) unter dem Einfluß von Begattung und Eiablage. — Arb. physiol. angew. Ent. 5, 155—165, Berlin-Dahlem, 1938. (III. Mittlg.).

— Über die Zusammenhänge zwischen Begattung, Befruchtung und Eiablage beim Kleinen Frostspanner (*Cheimatobia brumata* L.). — Ebenda, 5, 226—228, 1938. (IV. Mittlg.).

— Neuere Feststellungen über die Biologie des Kleinen Frostspanners (*Cheimatobia brumata* L. — Verhandl. VII. Internat. Kongr. Entomologie, 3, 2419—2435, Berlin 1939. (V. Mittlg.).

— Beiträge zur Biologie des Kleinen Frostspanners (*Cheimatobia brumata* L.). VI. Mitteilung: Die Tachine *Monochaeta albicans* Fall. als Parasit der Frostspanner-raupen. Arb. physiol. angew. Ent. 7, 52—59, 1940.

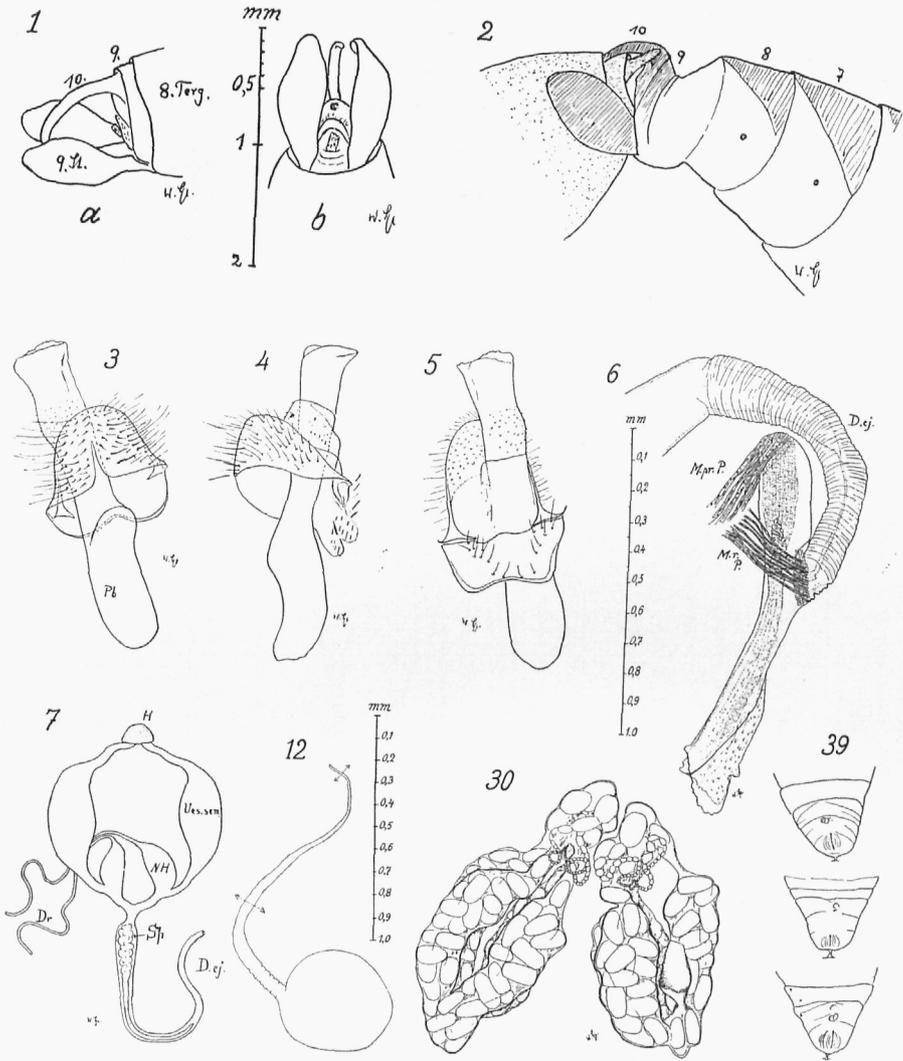
Witschi, E., Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Tieren. Handbuch der Vererbungswissenschaft, 2, Berlin 1929.

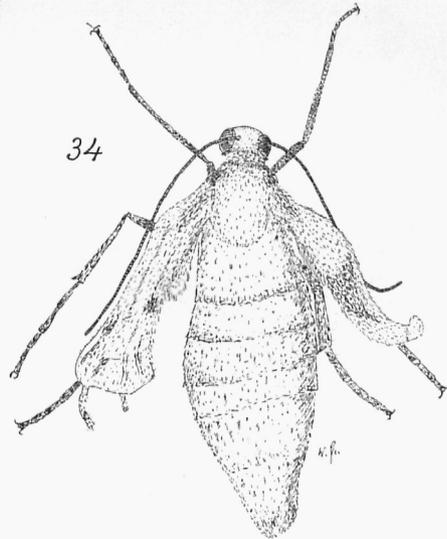
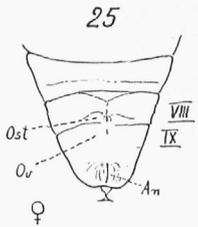
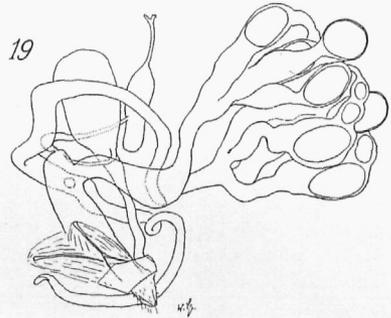
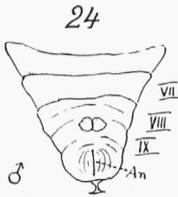
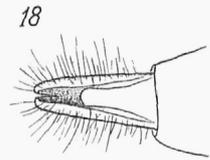
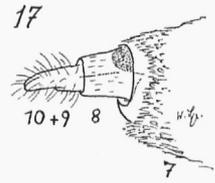
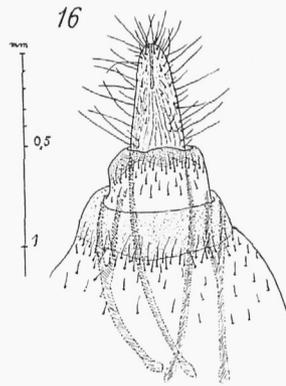
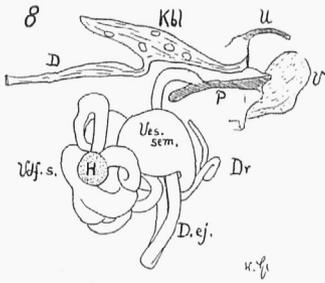
Figurenerklärung der Tafeln 4—7.

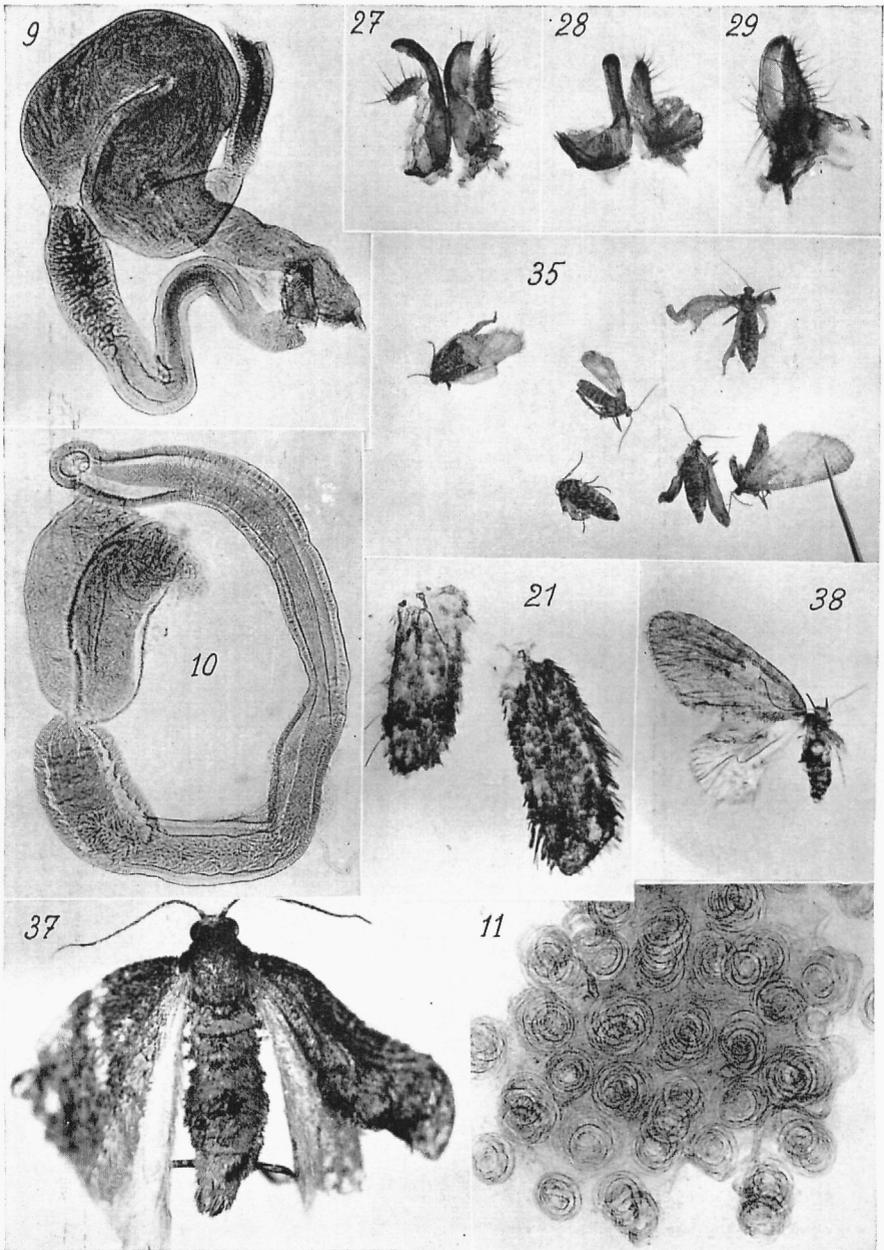
Fig. 1. Kopulationsorgane des Männchens (Schuppen und Haare entfernt). a Seitenansicht, b Ventralansicht. 9 St. = Valvae, 10. = Uncus.

Fig. 2. Männliche und weibliche Hinterleibsspitze während der Kopula

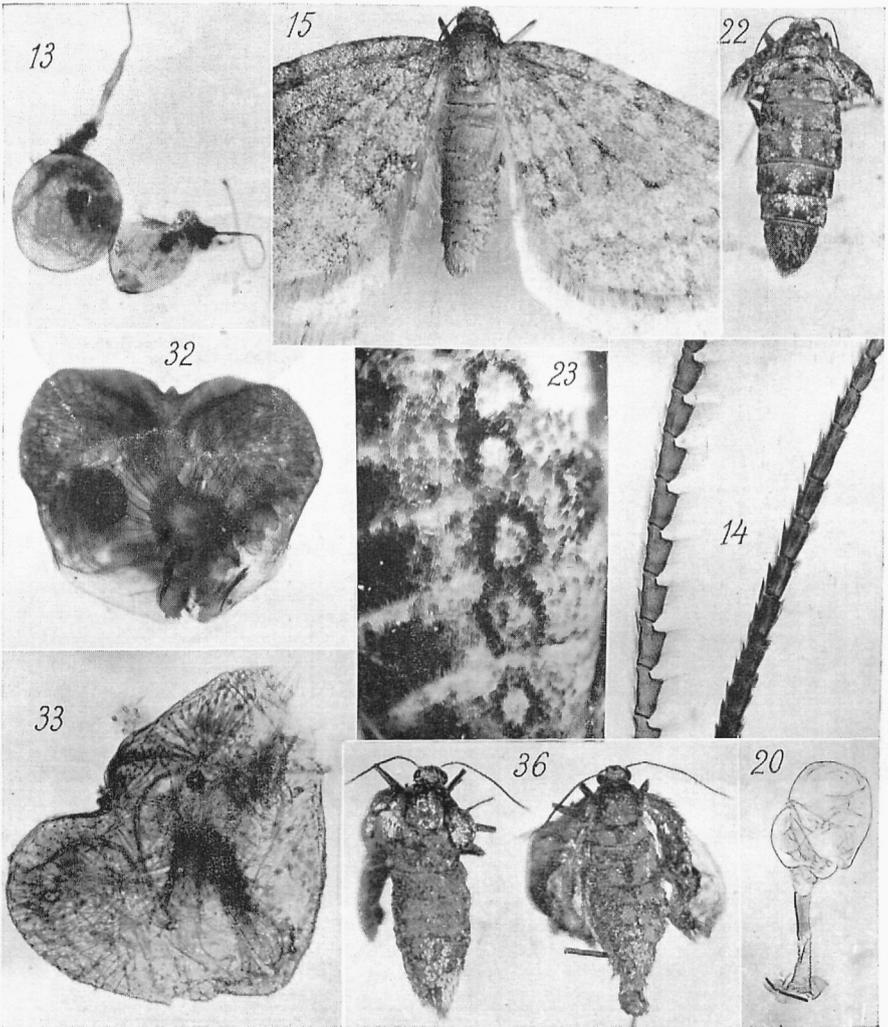
- (Schuppen und Haare entfernt). Zwischen dem 8. und 9. Segment des Männchens eine breite Intersegmentalhaut.
- Fig. 3. Ringwall mit Penis. Dorsalansicht. Pb = Penisbasis.
- Fig. 4. Wie Fig. 3. Seitenansicht.
- Fig. 5. Wie Fig. 3. Ventralansicht.
- Fig. 6. Penis in Ruhestellung. D. ej. = Ductus ejaculatorius; M. pr. P. = Muskel zum Ausstoßen des Peniskörpers; M. r. P. = Rückziehmuskel des Peniskörpers.
- Fig. 7. Männliche Geschlechtsorgane. H = Hoden; Ves. sem. = Samenblase; NH = Anhangsdrüsen (Nebenhoden); Dr. = drüsiger Teil der Nebenhoden; Sp. = Anlage einer Spermatophore; D. ej. = Ductus ejaculatorius.
- Fig. 8. Männliche Geschlechtsorgane in natürlicher Lage (Ansicht von links). D = Enddarm; Kbl. = Kotblase; U = Uncus; V = rechte Valva; P = Penis; Vdf. s. = Vas deferens simplex (Basis des Ductus ejaculatorius); H = Hoden; Ves. sem. = Samenblase; Dr = drüsiger Teil des Nebenhodens.
- Fig. 9. Bildung einer Spermatophore in der Basis des Ductus ejaculatorius. Die Spermatophore ist noch leer.
- Fig. 10. Wie Fig. 9, aber die immer noch leere Spermatophore ist durch Samenmassen weiter abwärts gedrückt worden.
- Fig. 11. Sperma in typischen „Locken“ zusammengerollt (aus einer Samenblase herausgedrückt). Durchmesser einer Lockenwindung etwa 0,1 mm.
- Fig. 12. Spermatophore, unmittelbar nach vollzogener Kopula aus den Geschlechtswegen des Weibchens freipräpariert. Bis zum 1. Pfeil lag die Spermatophore in der Bursa copulatrix. Der Abschnitt zwischen den beiden Pfeilen steckte im Begattungsgang; der letzte Teil des Spermatophoren-Schwanzes (vom 2. Pfeile an) ragte aus dem Ostium bursae heraus.
- Fig. 13. Zwei aus der Bursa eines alten Weibchens herauspräparierte Spermatophoren.
- Fig. 14. Mittlere Glieder eines männlichen (links) und weiblichen (rechts) Fühlers.
- Fig. 15. Beschuppung eines Männchens.
- Fig. 16. Hinterleibsende eines Weibchens mit Ovipositor. Dorsalansicht.
- Fig. 17. Wie Fig. 16, aber Seitenansicht.
- Fig. 18. Wie Fig. 16, aber Ventralansicht.
- Fig. 19. Geschlechtsorgane eines alten Weibchens nach fast beendeter Eiablage.
- Fig. 20. Bursa copulatrix mit Begattungsgang. In der Bursa liegen 2 Spermatophoren mit aufgerollten Schwänzen.
- Fig. 21. Rechtes Flügelpaar eines Weibchens.
- Fig. 22. Beschuppung eines Weibchens.
- Fig. 23. Seitenansicht des weiblichen Abdomens mit dunklen Schuppenringen (links Dorsalseite).
- Fig. 24. Hinterleibsspitze einer männlichen Puppe. An = Afteröffnung.
- Fig. 25. Hinterleibsspitze einer weiblichen Puppe. Ost = Ostium bursae; Ov = Oviporus.
- Fig. 26. Hinterleibsspitze eines Zwitter. Rechts (vom Beschauer) normaler Ovipositor, links mit Auflagerung eines uncusartigen Chitinstabes. Maßstab wie Fig. 16.







W. Speyer, Beiträge zur Biologie des Kleinen Frostspanners, VII.



- Fig. 27. Hinterleibsspitze eines Zwitters. Jederseits ein halber Uncus und ein (verkleinerter) halber Ovipositor vorhanden. (Präparat gequetscht).
 Fig. 28. Hinterleibsspitze eines Zwitters. Rechts (vom Beschauer) ein halber Ovipositor, links ein halber Uncus.
 Fig. 29. Hinterleibsspitze eines Zwitters. Rechts (vom Beschauer) ein halber Ovipositor; links ein halber Uncus, dessen Basis aber wie ein Ovipositor mit Haaren besetzt ist.
 Fig. 30. Zwitter-Ovarien mit Verschluss der Ovidukte (eine Eiröhre des rechten Ovars bei der Präparation zerstört).
 Fig. 31. Sogenanntes „herzförmiges Organ“.
 Fig. 32. „Herzförmiges Organ“.
 Fig. 33. „Herzförmiges Organ“.
 Fig. 34. Habitusbild eines Zwitters.
 Fig. 35. 6 gleichzeitig gefangene Zwitter verschiedenen Grades (narkotisiert).
 Fig. 36. Zwei Zwitter mit verschiedener Beschuppung und Flügelform.
 Fig. 37. Zwitter mit starkem männlichen Einschlag.
 Fig. 38. Lateraler Zwitter.
 Fig. 39. Hinterleibsenden von 3 zwittrigen Puppen.

VIII. Mitteilung¹⁾: Kreuzungen zwischen *Cheimatobia brumata* L. und *Cheimatobia boreata* Hb. (= *fagata* Scharfbg.).

(Mit 11 Textfiguren.)

Das beim Kleinen Frostspanner mancherorts recht häufige Auftreten von Zwittern (s. Mittlg. VII) ließ die Vermutung aufkommen, daß diese Störung möglicherweise durch spontane Kreuzungen des Kleinen Frostspanners mit dem nahe verwandten Birken-Frostspanner (*Cheimatobia boreata* Hb.) verursacht wird. Daß bei Art- und Rassenkreuzungen Zwitter besonders zahlreich entstehen, ist ja schon wiederholt beschrieben worden. Wenn sich auch unsere Vermutung bei der Durchführung von Kreuzungsversuchen nicht bestätigte, so ist es dennoch vielleicht nicht überflüssig, die wichtigsten Versuchsergebnisse bekannt zu geben.

Während die *brumata*-Raupen sehr polyphag sind, lassen sich die *boreata*-Raupen am besten mit Hainbuchenblättern füttern; Birken- und Ahornblätter eignen sich nicht so gut, obwohl *boreata* z. B. in Schweden gerade an Birken schädlich wird. Auch an Buchen sollen die Raupen leben. Dementsprechend findet man *brumata* in Obstanlagen und Wäldern, *boreata* anscheinend nur in Wäldern. Die Möglichkeit zur Bastardierung ist demnach in Wäldern häufig gegeben, wenn die Falter beider Arten gleichzeitig erscheinen. Das ist in der Tat der Fall: in meinen Zuchten schlüpften die ursprünglich aus Hamburg-Bahrenfeld stammenden *boreata*-

¹⁾ Mitteilung I—VII s. Schriftenverzeichnis.

Falter¹⁾ regelmäßig von Anfang Oktober bis Anfang November, also während der Flugzeit der meisten *brumata*-Rassen (vgl. Mittlg. I).

Zur Prüfung der Frage, ob *brumata* und *boreata* überhaupt in der Lage oder willens sind, mit einander zu kopulieren, setzte ich in den Jahren 1935, 1936 und 1937 wiederholt einzelne frisch geschlüpfte Männchen und Weibchen zusammen. In allen Fällen ließen sich die *brumata*-Weibchen durch *boreata*-Männchen begatten; die von ihnen abgelegten Eier erwiesen sich größtenteils als befruchtet. Dagegen glückte die reziproke Kreuzung niemals (die Versuche wurden mit 55 *boreata*-Weibchen ausgeführt); es kam trotz der Bemühungen der *brumata*-Männchen nicht einmal zu einer oberflächlichen Vereinigung der Geschlechter. — Die Bastarde erwiesen sich als fertil; wir haben sie bis zur F₃-Generation weitergezogen, dann aber die Zucht abgebrochen.

Zum Vergleich der Bastarde mit den Eltern müssen erst die morphologischen Unterschiede von *brumata* und *boreata* beschrieben werden. Beide Arten sind offenbar sehr nahe verwandt, denn es lassen sich nur wenige Unterscheidungsmerkmale auffinden, und selbst diese sind oft recht fließend.

I. Die Eischale trägt bei *brumata* zahlreiche rundliche bis ovale Eindrücke, so daß sie wie gehämmertes Metall aussieht. Bei *boreata* sind diese Eindrücke sehr stark länglich.

II. Unterschiede der Raupen. Die *boreata*-Raupen sind zunächst etwas größer als die *brumata*-Raupen, sie bleiben aber später im Wachstum zurück (vgl. Tabelle 1). Auffallender sind die Färbungsunterschiede. Ich beschränke mich auf einen Vergleich der erwachsenen Raupen.

Tabelle 1. Breite der Kopfkapseln.

Raupenstadium	<i>brumata</i>	<i>boreata</i>
I	0,26 mm	0,31 mm
II	0,43 "	0,51 "
III	0,7 "	0,71 "
IV	1,2 "	1,05 "
V	1,8 "	1,55 "

a) *brumata*. Grundfarbe des Körpers mehr oder weniger hell gelblichgrün mit 2 lebhafter gelbgrünen Rückenstreifen. Zumeist laufen seitlich von diesen Streifen jederseits noch zwei etwas blässere Streifen. Die Basalplättchen der Borstenhaare hell grünlichgrau, fast unsichtbar. Kopfkapsel durchscheinend hell graubraun (in den ersten Stadien olivbraun) bis hell gelblichgrün. Prothorax und Analtergit kaum dunkler als die

¹⁾ Herrn Präparator Diehl in Hamburg danke ich auch an dieser Stelle für die freundliche Überlassung von Zuchtmaterial.

Umgebung. Stigmen hell, etwa von der Farbe des Körpers. Thorakalbeine bräunlichgelb.

b) *boreata*. Grundfarbe des Körpers mehr oder weniger dunkel olivgrau mit jederseits 3 dicht nebeneinander herlaufenden hell gelbgrünen Seitenstreifen, von denen die beiden dorsalen am breitesten, die 4 lateralen häufig unterbrochen sind. Die Basalplättchen der Borstenhaare fast unsichtbar. Kopfkapsel schmutzig gelb bis olivgrün (in den jungen Stadien fast schwarz) mit dunklerer Zeichnung. Prothorax und Analtergit wenig dunkler als die Umgebung. Stigmen schwarz. Thorakalbeine schwarzbraun.

III. Unterschiede der Puppen. Am Cremaster sind die Puppen der beiden Arten ziemlich leicht zu unterscheiden. Während der verhältnismäßig lange Cremaster von *brumata* nur kurze Seitenäste besitzt, ist der Cremaster von *boreata* kurz, aber seine Seitenäste sind auffallend lang (vgl. Fig. 1 u. 2).

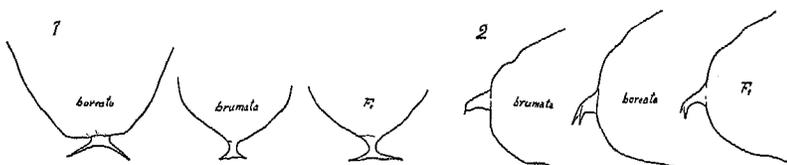


Fig. 1. Cremaster von *Cheimatobia*-Puppen. Ventralansichten.

Fig. 2. Cremaster von *Cheimatobia*-Puppen. Seitenansichten.

IV. Unterschiede der Falter. Jedem Sammler ist bekannt, daß die Weibchen von *brumata* nur kurze Flügelstummel besitzen, während die Flügelstummel der *boreata*-Weibchen erheblich länger sind. Eine ganz scharfe Trennung nur nach der Flügellänge ist aber nicht möglich, denn die Vorderflügel der *brumata*-Weibchen variieren in der Länge von 2 bis etwa 3,7 mm, die der *boreata*-Weibchen von 4 bis 5 mm (ohne die wimperartige Behaarung des Flügel-Außenrandes). Dagegen ist die Aderung ein recht brauchbares Merkmal. Die Aderung der *brumata*-Vorderflügel ist — gleichgültig ob es sich um großflügelige oder kleinflügelige Weibchen handelt — außerordentlich stark reduziert, während sie bei den *boreata*-Weibchen ziemlich vollständig vorhanden ist (Fig. 3).

Die Männchen unterscheidet der Sammler hauptsächlich durch die Färbung. Die Hinterflügel der *boreata*-Männchen besitzen einen weißseidigen Glanz, der den im Ganzen dunkleren *brumata*-Männchen fehlt. Herrn Präparator Diehl vom Zoologischen Museum in Hamburg verdanke ich Angaben über weitere Merkmale: die Flügel von *boreata*, besonders die Vorderflügel, sind länger ausgezogen als die von *brumata*. Die Binde des Hinterflügels ist bei *boreata* dem Außenrande viel mehr genähert als bei *brumata*; *boreata* trägt auf dem Hinterflügel nie mehr als 1

Binde, *brumata* dagegen 3 Binden. (Die Binden können jedoch bei beiden Arten, besonders bei *boreata* völlig fehlen.) Im Durchschnitt ist die Zelle des Hinterflügels bei *boreata* im Verhältnis zur Flügellänge länger als

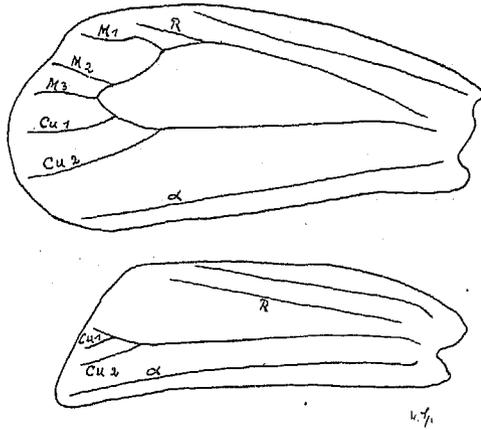


Fig 3. Linker Vorderflügel der Weibchen von *boreata* (oben) und *brumata* (unten).

bei *brumata*. Weiter sind die Binden bei *brumata* meistens nach außen gewinkelt; dies ist auch bei den Vorderflügeln der Fall, wenn auch oft nur sehr schwach. — Herr Diehl weist daraufhin, daß bei *boreata*-Faltern, die im Laboratorium gezogen worden sind, die Gegensätze zu *brumata* nicht so ausgeprägt wie bei Freilandtieren seien. In der Tat habe ich bei meinen gezogenen Faltern die von Herrn Diehl genannten Merkmale — abgesehen von dem Seidenglanz der Hinterflügel — für eine sichere Unterscheidung nicht benutzen können. Dieser Seidenglanz scheint nicht nur durch die schwächere Pigmentierung, sondern besonders durch die Anordnung und Form der Schuppen bedingt zu sein. Die Hinterflügel beider Arten sind dicht bedeckt mit flachliegenden Schuppen, die an ihrem freien Ende spatelförmig verbreitert sind und in mehrere Zacken auslaufen. Zwischen diesen gewöhnlichen Schuppen stehen in wesentlich geringerer Zahl etwas größere und leicht abstehende Schuppen, die zumeist in einer einzigen Spitze enden. Bei *brumata* sind diese „Deckschuppen“ breiter als bei *boreata*; außerdem scheinen sie dichter zu stehen als bei *boreata* (vgl. Fig. 4 u. 5).

Ein weiteres Merkmal, das aber auch nur mäßigen Wert besitzt, fand ich beim Vergleich der Flügel-Aderung beider Arten (vergl. Fig. 6—9). Bei *boreata* ist im Vorder- und Hinterflügel die mit a bezeichnete Querader häufig kleiner als b. Bei *brumata* ist a meistens, aber nicht immer größer als b; gelegentlich können die verschiedenen Flügel ein und desselben Falters verschiedene Adernverhältnisse zeigen.

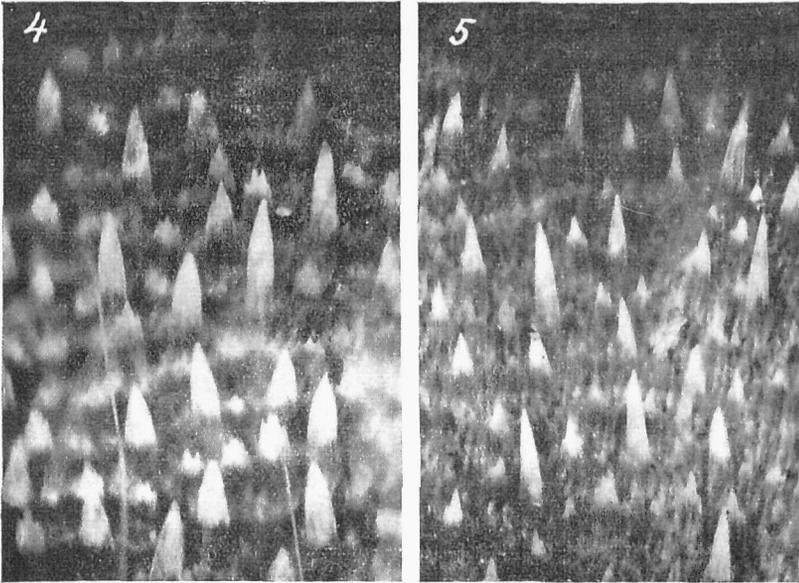


Fig. 4. Beschuppung des Hinterflügels (Oberseite) von *Ch. brumata*.
(Leitz, Ultropak Objektiv U-O 11 ×).

Fig. 5. Beschuppung des Hinterflügels (Oberseite) von *Ch. boreata*.
(Leitz, Ultropak Objektiv U-O 11 ×).

Bei den *brumata*-Männchen ist die sägeförmige Gestalt der Fühler sehr viel stärker ausgeprägt als bei den *boreata*-Männchen. Jedes einzelne Fühlerglied ist bei *brumata* in der Mehrzahl der Fälle nicht nur breiter sondern vor allem auch länger als bei *boreata*. Die Längen verhalten sich etwa wie 85:70. Bei *brumata* ist jedes der mittleren Fühlerglieder an der Unterseite seines distalen Endes stark eingeschnürt, bei *boreata* nur äußerst wenig (Fig. 10 u. 11). Zahl und Gestalt der Sinneskegel an den Fühlergliedern ist bei *boreata* und *brumata* gleich. Die männlichen Begattungsorgane ähneln sich bei beiden Arten so sehr, daß wir keine klaren Unterschiede feststellen konnten.

Beschreibung der Bastarde.

I. Eier. Die Eier der von *boreata*-Männchen begatteten *brumata*-Weibchen besitzen begreiflicherweise durchaus die Form und Schalenstruktur der normalen *brumata*-Eier. Würden sich *boreata*-Weibchen von *brumata*-Männchen begatten lassen, dann müßten diese Weibchen normale *boreata*-Eier ablegen. Anders liegen die Verhältnisse bei den von den Bastardweibchen abgelegten Eiern. Hier sollte man bei der Schalen-

struktur etwa einen Mischcharakter erwarten. Tatsächlich aber scheinen die Eier der F_1 - und F_2 -Weibchen durchaus den *brumata*-Eiern zu gleichen.

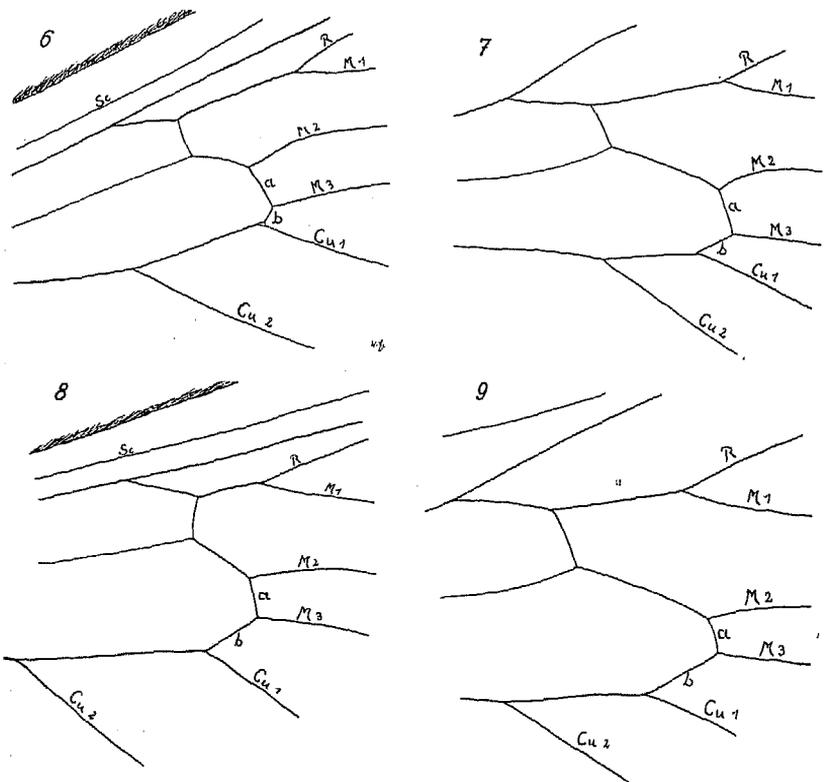


Fig. 6. Aderung des rechten Vorderflügels (Ausschnitt) von *Ch. brumata*.
 Fig. 7. Aderung des rechten Hinterflügels (Ausschnitt) von *Ch. brumata*.
 Fig. 8. Aderung des rechten Vorderflügels (Ausschnitt) von *Ch. boreata*.
 Fig. 9. Aderung des rechten Hinterflügels (Ausschnitt) von *Ch. boreata*.

II. Raupen. Die Bastardraupen (F_1) ähneln in der Jugend sehr stark den reinen *brumata*-Raupen (vergl. P. Hertwig, S. 21), später wird der Mischlingscharakter deutlicher. Die Stigmen sind schwarzbraun, und die Zeichnung der Kopfkapsel ist dunkler als bei *brumata*-Raupen. Die Bastarde fressen *Salix*-Blätter ebenso gern wie *brumata*. Die F_2 -Raupen sind im allgemeinen noch dunkler als die F_1 -Raupen. Individuelle Verschiedenheiten sind vorhanden, aber eine klare Aufspaltung ließ sich nicht feststellen.

III. Puppen. Der Cremaster der F_1 -Puppen hat etwa die gleiche Länge wie bei *brumata*-Puppen, aber die Seitenäste sind länger und

erinnern dadurch stark an *boreata*. In einzelnen kann man aber mancherlei kleine Abweichungen feststellen; es ist nur selten eine größere Ähnlichkeit zu *boreata*, viel häufiger zu *brumata* vorhanden. Bei den F_2 -Puppen liegen die Verhältnisse anscheinend ebenso.

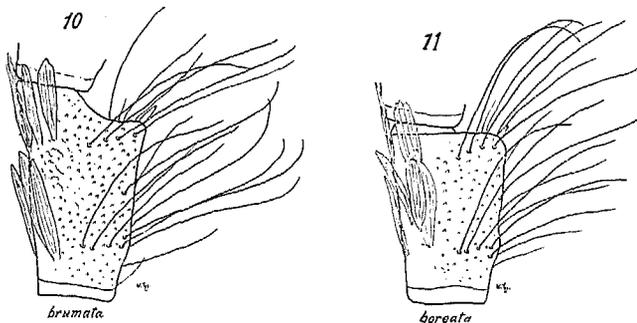


Fig. 10. 17. Geißelglied eines männlichen *brumata*-Fühlers.

Fig. 11. 17. Geißelglied eines männlichen *boreata*-Fühlers.

IV. Falter. In der Färbung gleichen die Weibchen der Bastarde durchaus den *brumata*-Weibchen. Auch die Aderung der Flügelstummel entspricht den von *brumata* geschilderten Verhältnissen. Die Größe der Flügel wechselt, sie bleibt aber immer etwas geringer als die der *boreata*-Flügel.

Die Männchen der Bastarde sind großenteils wie *brumata* gefärbt, einige wenige haben etwas hellere, an *boreata* erinnernde Hinterflügel. Daß die Adern kein sehr zuverlässiges Merkmal sind, sagte ich bereits oben (S. 108). Bezeichnen wir das Adernverhältnis $a < b$ mit o (*boreata*), das Verhältnis $a > b$ mit u (*brumata*), dann finden wir bei *boreata* nicht selten 100% o , nur bei manchen *brumata*-Herkünften fast 100% u , sonst oft ganz andere Verhältnisse (z. B. 10% u , 50% o und 40% gemischt — d. h. auf einigen Flügeln u , auf anderen desgleichen Tieres o ; oder 37% u , 30% o und 33% gemischt)¹⁾. Das Verhältnis 1 u :1 o :1 gemischt scheint bei *brumata* häufiger vorzukommen. Bei F_1 -Faltern fand ich 30% u , 5% o und 65% gemischt. Bei F_2 -Faltern zählte ich 24% u , 14% o und 62% gemischt, — es herrschen also in der F_1 - und F_2 -Generation wohl grundsätzlich die gleichen Verhältnisse. Die zwischen *boreata* und *brumata* bestehenden Verschiedenheiten der Hinterflügel-Beschuppung (s. S. 108) sind an sich so gering, daß man bei den Bastarden

¹⁾ Herr Diehl schrieb mir, daß er bei Hamburger Sammlungsstücken folgende Werte gefunden hat: *boreata* 20% o und 80% u ; *brumata* 22% o und 56% u . Bei den restlichen Exemplaren waren die Ader-Abschnitte a und b gleich groß.

keine deutlichen Verhältnisse erwarten darf. Ich beschränkte mich daher auf Stichproben bei F_1 -Faltern; hierbei fand ich eine sehr stark an *brumata* erinnernde Beschuppung.

Die Fühler der männlichen Bastarde sind mit sehr wenigen Ausnahmen ($< 1\%$) *brumata*-artig. Kleine Verschiedenheiten in den Proportionen der Fühlerglieder dürften wohl innerhalb der normalen Variationsbreite liegen.

Das Zahlenverhältnis der Geschlechter wurde in unseren Zuchtversuchen ermittelt (Tabelle 2). Wenn bei *brumata* das Zahlenverhältnis der Geschlechter in den ersten Jahren merklich zugunsten der Weibchen verschoben war, so mag das an den damals noch nicht optimalen Zuchtbedingungen gelegen haben (die männlichen Tiere scheinen empfindlicher als die weiblichen zu sein). In der Regel dürfte das Geschlechtsverhältnis sowohl bei *brumata* wie bei *boreata* gleich 1:1 sein. Das Gleiche scheint — im Gegensatz zu sonstigen Berichten über Artkreuzungen — auch für unsere Bastarde zu gelten. Aus welchem Grunde in der F_1 -Generation die Männchen so stark in der Überzahl waren, ließ sich nicht ermitteln

Tabelle 2. Zahlenverhältnis der Geschlechter auf Grund von Zuchtversuchen.

	<i>brumata</i> ♂ %	<i>boreata</i> ♂ %	Kreuzung ♂ %
1930	31,5	—	—
1931	36	—	—
1932	45	—	—
1933	44	—	—
1934	44	—	—
1935	49	50,6	—
1936	49	49	78 (F_1)
1937	52	52	47 (F_2)
1938	—	45,5	47 (F_3)
1939	—	54	—

Die sonst bei Bastarden, besonders im heterogenetischen Geschlecht. (bei den Lepidopteren also bei den Weibchen) häufige Herabminderung der geschlechtlichen Leistungsfähigkeit wurde bei unseren Bastarden nicht beobachtet, — weder bei den Männchen noch bei den Weibchen.

Schließlich kann noch gesagt werden, daß in den F_1 -Generationen meiner Kreuzungen Zwitter niemals auftraten. In der F_2 -Generation kam 1 Zwitter zur Beobachtung. In der sehr individuenreichen F_3 -Generation waren es 5; davon hatten 2 nahezu rein weibliche Fühler, während ihre Flügel zwar leicht verkrüppelt aber ebenso wie die Kopulationsorgane rein männlich waren. Nur einer von ihnen war außerdem

an der fleckigen Beschuppung des Abdomens als Zwitter zu erkennen. Eine auffallende Zunahme der Zwitterhäufigkeit ist also durch die Bastardierung nicht eingetreten.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß durch die Bastardierung von *Cheimatobia brumata*-Weibchen und *Cheimatobia boreata*-Männchen fertile Nachkommen erzielt werden, in denen die väterlichen Artcharaktere (*boreata*) zugunsten der mütterlichen (*brumata*) weitgehend unterdrückt werden. Eine klare Aufspaltung der Merkmale erfolgt auch in den späteren Generationen nicht. Rückkreuzungen wurden nicht ausgeführt. Weiteren Aufschluß könnte nur eine Untersuchung der Chromosomen-Verhältnisse bringen.

Da die Bastarde gegenüber den Stammeltern weder einen gesteigerten Nahrungsverbrauch zeigen, noch in anderer Weise phytopathologisch gefährlicher zu sein scheinen, braucht die Praxis das spontan mögliche Auftreten der Kreuzung *brumata* × *boreata* nicht zu fürchten.

Schriftenverzeichnis.

- Hertwig, P. Artbastarde bei Tieren. — Handb. d. Vererbungswissenschaft, Lieferung 21 (II, B), Bd. II. 1936.
- Speyer, W. Über das Vorkommen von Lokalrassen des Kleinen Frostspanners (*Cheimatobia brumata* L.) — Arb. physiol. angew. Ent. Berlin-Dahlem, 5, 50—76. Berlin-Dahlem 1938. (I. Mittlg.)
- Beiträge zur Biologie des Kleinen Frostspanners (*Cheimatobia brumata* L.). Das Ausschlüpfen der Raupen und der Flug der Falter unter Berücksichtigung innerer und äußerer Faktoren. — Zeitschr. f. Pfl.krankh. u. Pfl.schutz, 48, 449—471. Stuttgart 1938. (II. Mittlg.)
 - Die Lebensdauer der Frostspanner-Falter (*Cheimatobia brumata* L.) unter dem Einfluß von Begattung und Eiablage. — Arb. physiol. angew. Ent. 5, 155—165, Berlin-Dahlem, 1938. (III. Mittlg.)
 - Über die Zusammenhänge zwischen Begattung, Befruchtung und Eiablage beim Kleinen Frostspanner (*Cheimatobia brumata* L.). — Ebenda, 5, 226—228, Berlin-Dahlem, 1938. (IV. Mittlg.)
 - Neuere Feststellungen über die Biologie des Kleinen Frostspanners (*Cheimatobia brumata* L.). — Verhandl. d. VII. Internat. Kongresses f. Entomologie, 4, 2419—2435. Berlin 1939. (V. Mittlg.)
 - Beiträge zur Biologie des Kleinen Frostspanners (*Cheimatobia brumata* L.). VI. Mitteilung: Die Tachine *Monochaeta albicans* Fall. als Parasit der Frostspanner-Raupen. Arb. phys. angew. Ent., 7, 52—59, Berlin-Dahlem, 1940.
 - Beiträge zur Biologie des Kleinen Frostspanners (*Cheimatobia brumata* L.). VII. Mitteilung: Die Morphologie der beiden Geschlechter, die Übertragung der Spermatophore sowie die Morphologie und das Auftreten von Zwittern. — Ebenda, 7, 89—105, 1940.