Beiträge zur Sexualphysiologie des Schwammspinners.

Von Berthold Klatt.

(Universität Hamburg, Zoologisches Museum.)

Mit 3 Textabbildungen.

Im Jahre 1913 veröffentlichte ich in dieser gleichen Zeitschrift Beobachtungen über ein verschiedenes Verhalten der Schwammspinnerweibchen bei der Eiablage, je nachdem ob es sich um begattete oder unbegattete Tiere handelte. Weibchen, die normal kopuliert haben, setzen prompt in der folgenden Nacht die Hauptmasse ihrer Eier in einem einheitlichen ordentlich mit Wolle überdeckten Haufen ab, die einzelnen Eier in Reihen geordnet, fest mit dem Sekret der Kittdrüsen an die Unterlage angeklebt. Unbegattete Weibchen warten unter deutlichen Zeichen immer mehr zunehmender Kopulationsbegier (lang heraushängende, in ständiger Bewegung erzitternde Legeröhre, Abspreizung des Hinterleibs und der Flügel von der Unterlage) oft tagelang, ehe sie ein oder zwei Eier zusammen mit etwas Wolle flüchtig ablegen, meist nicht fest angekittet, so daß es oft den Anschein hat, als handele es sich mehr um ein Verlieren der den Leib prall füllenden Eiermassen als um ein richtiges Ablegen. Diese „rudimentären Ablagen" folgen sich dann allnächtlich, doch hat das Tier beim bald folgenden Tode meist noch eine erhebliche Anzahl Eier im Leib.

Es sind mir inzwischen von verschiedenen Seiten ähnliche Beobachtungen nicht bloß bei anderen Schmetterlingen, sondern auch aus anderen Insektenordnungen mitgeteilt worden, so daß es sich hier um eine ziemlich weit verbreitete Gewohnheit der Insektenweibchen zu handeln scheint. Teleologisch ist dies Verhalten der Weibchen ja auch gut verständlich. Da bei weitaus den meisten Arten die Eier einer parthenogenetischen Entwicklung nicht fähig sind, würden die ganzen Gelege solcher unbegatteten Weibchen für die Erhaltung der Art ausfallen, wenn die Eier sofort abgesetzt würden, wie das bei begatteten Weibchen geschieht. Der Instinkt des Zurückhaltens ad ultimum vergrößert die Chancen für die Erhaltung der Art, da so selbst bei verschleppten weiblichen Exemplaren sich in den immerhin 8—10 Tagen Falterlebens bis zum Tode viel eher die Möglichkeit bietet, daß eines der lebhaft umherfliegenden Männchen das Weibchen trifft, und die Befruchtung stattfinden kann[1]).

Weit weniger ist die kausale Seite des Tatsachenkomplexes geklärt. Ich sagte in meiner ersten Veröffentlichung, daß „offenbar durch den normalen Kopulationsakt ein Reiz oder ein Komplex von

1) Kopeč weist darauf hin, daß er im Gegensatz zu meinen Beobachtungen die übrigens in gleicher Weise schon 1896 von Fernald gemacht waren — von isolierten unbegatteten Weibchen normale Eigelege erhalten hat. In meinen Zuchten ist ein solches Verhalten in den ganzen Jahren nur drei oder viermal festzustellen gewesen, ist also wie auch Kopec selbst vermutet, als Ausnahmefall für solche isolierten Weibchen zu

Reizen auf das Weibchen ausgeübt wird, der bei ihm die normale Eiablage auslöst.“ Dabei dachte ich in erster Linie an Reize, die auf dem Wege über das Zentralnervensystem das verschiedene Verhalten der Weibchen bestimmen. Dagegen scheint Harms meine Beobachtungen mehr im Sinne innersekretorischer Beziehungen deuten zu wollen[2]). Daß schließlich noch eine dritte Deutungsmöglichkeit besteht, wird man weiter unten sehen.

Ich habe nun schon damals eine nähere Aufklärung der Kausalverhältnisse anzubahnen versucht durch Beobachtungen von Weibchen, die von kastrierten Männchen begattet waren, um festzustellen, inwieweit rein taktile Reize, durch die Einführung des Penis verursacht, oder durch Nebendrüsensekret resp. die Spermien selbst verursachte Reize anderer Art eine Rolle spielen. Durch Kopulation von Männchen, die bereits als Raupen kastriert waren, denen also nur der Hoden fehlte, und andererseits von solchen Männchen, die als Falter kastriert wurden, denen also auch die Nebendrüsen fehlten, war eine Entscheidung bis zu einem gewissen Grade möglich. — Meine damaligen Beobachtungen habe ich nun im Laufe der Jahre gelegentlich meiner Vererbungsversuche erneuern und erweitern können, und besonders als ich im Vorjahre nach endlichem Abschluß des wesentlichsten Teils meiner Hauptversuche meine Zuchten stark einschränken konnte, und eine größere Zahl von Tieren dadurch für Untersuchungen anderer Art frei wurde, habe ich eine ganze Reihe entsprechender Versuche anstellen können, über die ich im folgenden berichten will. Es sind weit über 100 Weibchen, die allein im Vorjahre in genau bestimmter Fragestellung geöffnet und — zum Teil auch mikroskopisch — untersucht wurden. Die Feststellung der Einzelheiten ist also, auch wo nicht die Zahl der Fälle besonders angegeben wird, immer auf mindestens mehrere gleichartige Beobachtungen gestützt.

I. Verhalten normaler Weibchen bei normaler Begattung.

a) Der weibliche Genitalapparat. — Zum tieferen Verständnis der kausalen Beziehungen zwischen Kopulation und Eiablage ist eine genaue Kenntnis des Kopulationsvorgangs nötig, und hierzu sind zunächst wenigstens einige Bemerkungen über den weiblichen Genitalapparat unumgänglich (s. Fig. 1—3). — Bekanntlich haben die meisten Schmetterlinge, so auch der Schwammspinner, im weiblichen Geschlecht

---

betrachten. Man kann sich wohl vorstellen, daß gelegentlich solche Varianten auftreten, bei denen der Instinkt des Zurückhaltens fehlt. Eine strenge Ausmerzung solcher Tiere wird in der freien Natur ja auch keineswegs unter allen Umständen statthaben, da bei diesem häufigen Falter mindestens zur Hauptflugzeit die meisten Weibchen sehr bald nach dem Schlüpfen von irgend einem Männchen gefunden werden dürften, so daß es für diese Individuen also gleichgültig wäre, ob sie den Instinkt des Zurückhaltens haben oder nicht.

2) Ähnlich vielleicht auch Nachtsheim.

zwei Öffnungen des Genitalapparats: außer der Mündung des Ovidukts am Ende der dem letzten Segment angehörenden Legeröhre noch eine besondere Kopulationsöffnung an der Ventralseite des achten Segments. Durch diese dringt der Penis in die Bursa copulatrix ein, die beim Schwammspinner in drei fast gleichlange Abschnitte gegliedert erscheint: der Bursamündung folgend zunächst der Bursahals, bis zum Abgange des von der Bursa zum Ovidukt führenden Samenganges (Ductus seminalis Petersen) gerechnet, dann der mittlere, der größten Ausdehnung fähige Teil, der Bursasack, dem oben ein Bursaanhang ansitzt. Die Partie zwischen Sack und Anhang ist stark eingeschnürt, die kommunizierende Öffnung also gering. Der Halsteil dagegen erweitert sich ganz allmählich zum Sack. Der Samengang, der die Verbindung zum Ovidukt und weiter zum Receptaculum seminis herstellt, ist etwa so lang als der Bursahals, und mündet auf der Dorsalseite in den Ovidukt, aber nicht genau in der dorsalen Mittellinie, sondern etwas mehr links, wie überhaupt die Bursa links neben dem Ovidukt gelegen ist (s. Fig. 1). Rechts, dicht neben der Mündung des Samenganges, also genau in der dorsalen Mittellinie des Ovidukts, jedoch eine Kleinigkeit mehr analwärts gerückt, also unterhalb der Samengangmündung geht vom Ovidukt der Gang des Receptaculums ab, der in seinem Anfangsteil spiralig gewunden ist, daher wohl auch als „Spiralgang“ bezeichnet wird. Er ist etwa halb so dick, als der Samengang, aber um ein beträchtliches länger; an seinem Ende erweitert er sich zu dem kolbenförmigen Receptaculum, das eine schlauchförmige Anhangsdrüse besitzt. Auch das Receptaculum liegt links vom Ovidukt, dem Bursaanhang eng angeschmiegt; die Anhangsdrüse des Receptaculums ist durch feine Bindegewebsstränge an dem Bursaanhang sogar festgeheftet, so daß sie gelegentlich bei nicht sehr sorgfältiger Auseinanderlegung der Organe vom Receptaculum abreißt und an der Bursa sitzen bleibt. Die Spiraltouren am Beginn des Receptaculumganges verlaufen von der Dorsalseite gesehen stets in folgender Weise: Zuerst eine halbe Umdrehung nach rechts — also entgegengesetzt dem Uhrzeigerlauf —, und zwar ist dieser Halbbogen oralwärts offen; dann folgt ein Umschlag der Windungsrichtung und anderthalb bis zwei Umdrehungen im Sinne des Uhrzeigers. Auch in seinem weiteren Verlauf zum Receptaculum hin kann der Receptaculumgang in verschiedenen Windungen liegen, doch diese sind bei Auseinanderlegung der Organe stets ohne weiteres durch Ziehen auszugleichen, also nur durch die Enge des Raumes bedingt (die Eimassen pressen ja alles auf das engste zusammen), während die Spiraltouren eine dauernde, festbestimmte anatomische Einrichtung darstellen. — Der Receptaculumgang mündet mit einer seinem engen Lumen entsprechenden Öffnung auf einer Papille in den Ovidukt (Fig. 2 u. 3). Der Durchmesser dieser Papille entspricht etwa der Öffnungsweite des daneben und etwas oberhalb in den Ovidukt mündenden Samenganges. — Weiter analwärts etwa einen Eidurchmesser

entfernt, mündet in den Ovidukt der gemeinsame Ausführungsgang der beiden Kittdrüsen, meist auch auf der Dorsalseite; doch kommt hier gelegentlich auch Mündung auf der rechten oder linken und sogar ventralen Seite des Oviduktes vor. Auch die sehr langen schlauchförmigen Kittdrüsen selbst haben keine genau bestimmte Lagerung, während die Topographie von Bursa und Receptaculum, und besonders

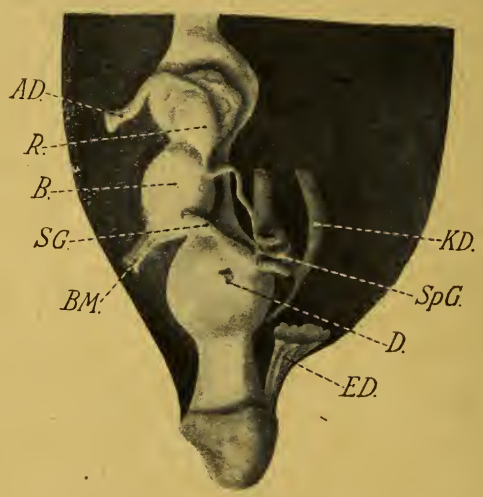

Fig. 1. Weibliche Geschlechtsorgane des Schwammspinners in der normalen Lagerung; linke Körperseite ist entfernt, ebenso die Eimassen, Kittdrüsen z. T. und die übrigen Organe. Ein Ei ist gerade im Durchtritt.

Erklärung der Bezeichnungen zu Fig. 1—3.

AD. Anhangsdrüse des Receptaculum.
B. Bursasack.
BM. Bursamündung.
D. Dilatator des Vestibulum, am Ansatz durchschnitten.
ED. Enddarm.
KD. Kittdrüse (in Fig. 2 Kittdrüsengang).
M. Muskulatur.
OM. Mündung des Ovidukt.
P. Papille des Spiralganges.
Py. Pylorus.
R. Receptaculum, auf dem Bursaanhang liegend
Se. Sekret im Bursaanhang.
Spe. Spermatophore eines Kastraten im Bursasack.
SpG. Spiralgang des Receptaculum.
SG. Samengang.

die Lage der beiden Mündungen dieser Organe in den Ovidukt stets die oben beschriebene ist. — Auf halbem Wege zwischen der Mündung des Kittdrüsenganges einerseits und den beiden anderen Gangmündungen andererseits setzt rechts und links an der Oviduktwand ein Muskel an, der ziemlich unter rechtem Winkel abgeht und durch die Leibeshöhle seitwärts zur Gonapophyse zieht.

Die eben beschriebenen topographischen Beziehungen der einzelnen Teile zueinander können wir wohl verstehen, wenn wir die Funktionen derselben betrachten. Das Sekret der Kittdrüsen, das bei älteren Weibchen auch im untersten Abschnitt des Oviduktes, nicht bloß in den Drüsen selbst, anzutreffen ist, dient zur Anheftung der abgelegten Eier an die Unterlage. Es ist seiner chemischen Natur

Fig. 2.

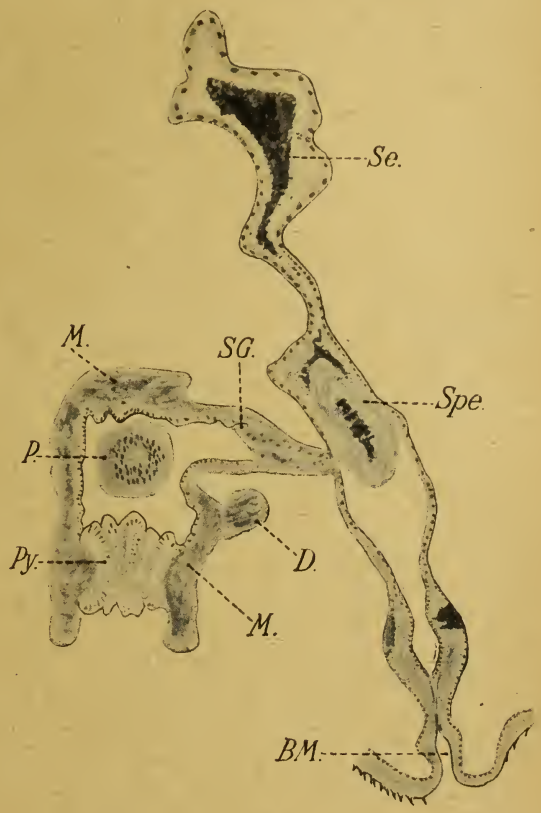

Fig. 3.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch den Ovidukt. — Erklärung der Bezeichnungen s. Fig. 1.

Fig. 3. Frontalschnitt durch das Vestibulum und die Bursa eines von einem Kastraten begatteten Weibchens. — Erklärung der Bezeichnungen s. Fig. 1.

nach nicht näher bekannt, jedenfalls aber eine Säure, die Lackmuspapier augenblicklich sehr stark rötet. Es liegt nahe daran zu denken, daß diese Säure, mit welcher die Eioberfläche bei der Ablage überzogen wird, — auch die Eier geben angefeuchtet diese saure Reaktion — als baktericides Mittel wirkt und so Schädigungen von den Eiern fernhält. Im Gegensatz dazu ist das Sekret des Receptaculumanhangs, welches das Receptaculum derart füllt, daß es eine schwappende Blase

darstellt, eine stark alkalisch reagierende Flüssigkeit, so daß wir daraus schließen können, daß eine saure Umgebung den Spermien nicht zusagen wird. Demgemäß sehen wir denn auch eine Einrichtung im Ovidukt (Fig. 2 u. 3) getroffen, um zu verhindern, daß das saure Sekret der Kittdrüsen aufwärts in die Gegend des Vestibulums[3]) gelangen kann, wo die Befruchtung des durchtretenden Eies stattfindet: Oberhalb der Mündung der Kittdrüsen besteht das Epithel des Oviduktes auf eine kurze Strecke aus sehr hohen Zellen, die in der Mitte des Lumens von allen Seiten zusammenstoßen und so in der Ruhelage einen Verschluß zwischen oberem und unterem Oviduktabschnitt herstellen, also ein richtiger Pylorus. Während des Eidurchtrittes aber stellt das Ei ja selbst einen Pfropf dar, der mit dem sauren Sekret der Kittdrüsen erst in Berührung kommt, nachdem die Befruchtung vollzogen ist, und das Ei den Pylorus passiert hat. Hinter ihm schließt dieser wieder; das Ei selbst aber schiebt das im unteren Oviduktabschnitt vorhandene Sekret nach außen. In die Gegend, in welcher die Spermien sich befinden (in das Vestibulum) kann also kein saures Sekret gelangen. So wird es auch verständlich, daß die Mündung der Kittdrüsen etwa einen Eidurchmesser von der Mündung des Receptaculumganges entfernt ist.

Auch der Bursaanhang besitzt alkalisch reagierenden Inhalt, jedoch ist die Reaktion schwächer, auch handelt es sich nicht um eine Flüssigkeit, sondern eine Art käsiger Masse, etwas milchig getrübt aussehend. Diese füllt den Bursaanhang keineswegs völlig aus. Bei frisch geschlüpften Weibchen ist sie zuweilen sogar ziemlich spärlich vorhanden, so daß der Bursaanhang runzlig und eingefallen aussieht. Die Masse nimmt mit dem Alter etwas zu, verfärbt sich zuweilen auch gelblich bis rötlich. Bei Weibchen, die begattet sind, ist die Masse viel stärker, der Bursaanhang fast prall gefüllt. Bei jungfräulichen Tieren stellt sich die Masse unter dem Mikroskop dar als aus feinen kugeligen Körnchen bestehend, die Hämatoxylin rasch aufnehmen. Bei der Bläuung der Schnitte mit Ammoniak bleiben sie noch rötlich gefärbt, wenn die Kerne längst blau geworden sind. Offenbar handelt es sich um ein Sekret der Zellen der Wand des Bursaanhanges, die höher und plasmareicher sind, als die flachen Zellen des Bursasackes und des Bursahalses, auch nicht mit Chitin überzogen sind wie diese. Petersen hat auch bei einigen anderen Schmetterlingen einen Bursaanhang und in diesem derartige körnige Massen gefunden. Offenbar hat dies Sekret bei der Kopulation und zwar bei der Auflösung der Spermatophore etwas zu tun. Aber genaueres vermag ich noch nicht zu sagen und will über die von mir diesbezüglich angestellten Versuche sowie über die sonstigen histologischen Unter-

3) So wird die Gegend des Oviductus communis, in welche Samengang und Spiralgang münden, meist bezeichnet (s. Meisenheimer).

suchungen des Genitalapparates, deren Erörterung hier nur stören würde, schweigen.

b) Die Vorgänge bei der Kopulation. — Damit sind wir beim Kopulationsvorgang selbst angelangt. Ich habe bei einer großen Zahl von Weibchen in den verschiedensten Zeitabschnitten vom Beginn der Kopulation ab gerechnet, Sektionen am lebenden vorgenommen, sowohl das Verhalten der Genitalien unter dem Binocular beobachtet, als auch mikroskopische Untersuchungen, frisch wie an Serienschnitten, angestellt. Es soll hier das Verhalten des männlichen Genitalapparates nur soweit das zum Verständnis der Vorgänge im Weibchen notwendig ist, berührt werden. Vieles wie die Bildung der Spermatophore u. s. w. ist mir noch wenig bekannt, auch hinsichtlich der weiteren Vorgänge im Weibchen muß ich wie man sehen wird noch manches Fragezeichen stehen lassen resp. erst aufstellen.

In den ersten 5—8 Minuten nach Einführung des Penis ist noch nichts besonderes zu bemerken. Dann beginnt das Vorquellen des Sekretes des Ductus ejaculatorius. Zuweilen gelingt es, wenn man an den eben dekapitierten Tieren schnell die Präparation vollzieht, das heißt in diesem Falle, am Weibchen in die geöffnete Bursa blickt, das Herausquellen des durchsichtigen Sekrettropfens aus der Penisöffnung zu sehen. Das Einquellen der Spermatophore in die Bursa muß dann ziemlich rasch von statten gehen[4]: eine Viertelstunde ab Kopulationsbeginn ist die eiförmige Spermatophore schon in beinahe voller Größe vorhanden, sie liegt aber noch zum Teil im Bursahals, während später ihr unteres Ende auf der Höhe des abgehenden Samenganges liegt Dieses Höherschieben wird vielleicht vom Penis besorgt. Das Männchen bleibt ja $1^1/_2$—2 Stunden mit dem Weibchen verbunden, und wenn man den Penis von künstlich getrennten Tieren, die nur erst ca. 20 Minuten kopuliert haben, vergleicht mit dem Penis nach ca. einstündiger Kopulation, so sieht man im letzten Falle den Endteil des Ductus ejaculatorius kappenförmig vorgetrieben, während dieses „Präputium" (oder „die Peniseichel", siehe bei Zander) im Anfang der Kopulation noch nicht vorgestülpt erscheint. In einem Falle, wo es glückte, den Penis in der Bursa steckend zu konservieren, erfüllte dieses Präputium den ganzen Bursahals bis zum Abgange des Samenganges; dahinter lag erst die Spermatophore.

---

4) Trotz der Stärke des Druckes, den das Männchen bei der Ejakulation somit ausüben muß, ist dieser natürlich immer noch so schwach, daß wir ihn schwer nachzuahmen vermögen. Ich versuchte mit Hilfe einer feinen Glaskapillare bestimmte Lösungen in die Bursa zu spritzen (Versuche, um etwa künstliche Parthenogenese auszulösen), aber es füllt sich, wenn man wirklich so glücklich ist, ohne etwas zu zerstören, in den Bursahals zu gelangen, auch bei sanftesten Druck nicht bloß der Sack, sondern auch der Bursaanhang bis zum Platzen, was bei der Kopulation natürlich nie geschieht.

Demgemäß kann man auch Männchen im ersten Stadium der Kopulation leichter aus dem Weibchen künstlich lösen, während im zweiten Stadium dabei häufig der Penis abreißt, weil er eben durch den blasig vorgetriebenen Teil des Ductus ejaculatorius gehalten wird. Es kann sein, daß der Penis in diesem zweiten Stadium noch irgend eine besondere Aufgabe zu vollziehen hat. Es kann sich aber auch um eine bloße Folgeerscheinung der sexuellen Erregung handeln. In letzterem Sinne spricht es, daß Weibchen, von denen man bereits nach einer Viertelstunde Kopulationszeit das Männchen entfernt hat, bei denen die Vortreibung des Präputiums also noch nicht stattgefunden hat, ganz normale Eiablagen vollziehen.

Auf keinen Fall dürfte der Penis etwas bei der Eröffnung der Spermatophore zu besorgen haben. Hinsichtlich dieses Punktes sind verschiedene Anschauungen geäußert, zu deren Verständnis aber zunächst eine Schilderung der Spermatophore nötig erscheint. Die Wand derselben besteht aus dem Sekret des Ductus ejaculatorius, das eine zähflüssige durchsichtige elastische Masse darstellt. Auf Schnitten zeigt es eine lamelläre Schichtung, die wohl aber durch die Konservierung erst entsteht. Diese Wand ist an den Längsflächen der eiförmigen Spermatophore oft sehr dünn, an den Polen dicker, doch sind diese Verhältnisse wechselnd und hängen natürlich von den relativen Massenverhältnissen des bei der einzelnen Ejaculation produzierten Spermas einerseits und des Hüllensekretes andererseits ab. Am unteren Ende der Spermatophore läuft das Wandsekret meist in einen ganz kurzen Zapfen (Collum Petersen) aus. Im Innern finden sich große Mengen von Spermatozoen, noch zu festen lockenartigen Bündeln verpackt, so wie man sie im männlichen Genitalapparat antrifft. Ferner im Leben milchweiße Brocken, aus den männlichen Nebendrüsen stammend und eine Grundsubstanz, die aus winzigen kleinen Pünktchen besteht. Die Spermien sind noch ohne Bewegung.

Erst ca. 2 Stunden nach Beginn der Kopulation, gleichgültig, ob das Männchen schon entfernt ist, oder Kopulation weiter besteht, gleichgültig auch, wie alt das Weibchen ist, finden wir die Spermienbündel gelöst und die Spermatozoen in lebhaftester Bewegung, die Wand der Spermatophore am unteren Ende seitlich durchbrochen, die Überwanderung in das Receptaculum beginnt. Ich vermute, daß es die Bewegungen der Spermatozoen sind, welche die dünne Wand der Spermatophore sprengen. Aber welches sind die Gründe, daß diese vom bewegungslosen Zustand in den lockenförmigen Bündeln in lebhafteste Bewegungen geraten? Das Nebendrüsensekret z. B., das ja auch eine Aufgabe haben wird, kann das kaum bewirken, sonst müßte man doch annehmen, daß bereits in den Samenblasen des Männchens sich die Beweglichkeit einstellte. Hat das Sekret des Ductus ejaculatorius oder vielleicht das Sekret des Bursaanhanges,

das zum Teil der Spermatophore außen anliegt (s. Fig. 3), etwas dabei zu tun? Ich vermag keine Lösung dieser Frage zu geben. Die schon von Petersen zurückgewiesene Annahme Hagens, daß der Chitinbelag der Bursa, der bei einigen Schmetterlingen mit Zähnchen versehen ist, die Spermatophore aufreiße, kommt beim Schwammspinner nicht in Frage, da eine solche Lamina dentata hier fehlt. Petersen selbst stellt sich vor, daß durch Kontraktionen der Bursa die Spermatophore, die unten eine Öffnung habe, ausgepreßt wird. Damit würde aber das wichtigste Moment, der Übergang der Spermien aus dem bewegungslosen in den beweglichen Zustand nicht erklärt. Wohl aber mögen Kontraktionen der Bursa mithelfen [5]).

Solche ganz schwachen Bewegungen der Bursa habe ich mit Sicherheit gelegentlich beobachtet, eine Beobachtung, die im Gegensatz steht zu der Behauptung Balbiani's, die Bursa habe keine Muskulatur. Durch diese Bewegungen wird die Spermatophorenhülle nach oben in den Bursaanhang befördert. Schon 3—4 Stunden ab Beginn der Kopulation kann man ihren Oberteil in den Isthmus zwischen Bursasack und Bursaanhang eingeklemmt finden. Sie rückt dann später noch höher hinauf, und bei den meisten Weibchen, die ich mehrere Tage nach der Kopulation darauf untersuchte, läßt sich schon bei frischer Untersuchung der Hüllenrest, an seiner Elastizität leicht kenntlich, im Bursaanhang nachweisen, noch besser natürlich auf Schnittserien. Auch das Sekret der Nebendrüsen, sowie gelegentlich einige wenige Spermatozoen verbleiben in der Bursa und gelangen zum Teil mit in den Anhang hinauf. So erklärt sich dessen stärkere Füllung bei begatteten Weibchen.

In das Receptaculum gelangen einzig und allein die Spermien selbst, und zwar kann man sowohl bei Öffnung des Samenganges während der Überwanderung wie auch durch Beobachtung des sich füllenden Receptaculums unter dem Mikroskop feststellen, daß die Spermatazoen als eine Art zähflüssiger Masse hinüber befördert werden; denn als ein selbständiges Überwandern wie Balbiani es auffaßte, darf man es wohl kaum bezeichnen. Vielmehr sind die treibenden Kräfte auch wieder in Muskelkontraktionen zu sehen, die man am vivisezierten Tier zur Zeit der Überwanderung am Samengang, Ovidukt und sogar am Receptaculum erkennt. Allerdings hören diese, zum Teil sehr energischen Kontraktionen bald nach Öffnung des Tieres auf; man muß also schnell präparieren und das Tier vorher nicht betäuben

5) Nach Leuckart kommt bei der Bienenkönigin die Auspressung des Spermas aus der Spermatophore dadurch zustande, daß das einhüllende Sekret der männlichen Nebendrüsen „erhärtet und sich dabei immer mehr zusammenzieht". In der Tat glaube ich bei frisch herauspräparierten Spermatophoren des Schwammspinners in einem Tröpfchen Wasser unter dem Mikroskop eine Quellung (nicht „Verhärtung") der Hülle und damit vielleicht eine Verengung des Binnenraumes der Spermatophore feststellen zu können. Wie weit das normalerweise der Fall ist, steht dahin.

sondern plötzlich dekapitieren. Auch dann noch sieht man nicht stets alle diese Bewegungen. Ein Einwand, der übrigens bezüglich dieser Muskelkontraktionen, die nach meiner gleich zu gebenden Schilderung als treibende Kräfte für die Überwanderung in Frage kommen, gemacht werden könnte, daß sie nämlich durch den Reiz der arbeitenden Instrumente ausgelöst werden, wäre sicher nur zum kleinen Teil berechtigt, da man an jungfräulichen Weibchen auf diese Weise ähnlich energische Kontraktionen nie auslöst. Im einzelnen dürfte sich der Prozeß der Überwanderung folgendermaßen abspielen: Die aus dem Unterteil der Spermatophore direkt in den Samengang gelangende Spermienmasse wird durch rasch hintereinander erfolgende peristaltische Kontraktionen desselben in den Ovidukt befördert. An diesem sieht man gleichzeitig oberhalb und unterhalb der Mündungen beider Gänge kräftige Kontraktionen sich wiederholen, so daß an diesen Stellen der Ovidukt stark zusammengeschnürt ist, während die dazwischen liegende Partie (das Vestibulum) eher erweitert erscheint. Wahrscheinlich spielen hierbei die zwei seitlich ansetzenden Muskeln eine Rolle. Durch die Kombination dieser Bewegungen scheint der zähflüssigen Spermienmasse ihr Weg vorgeschrieben zu werden. Von Bedeutung für das richtige Hineingelangen derselben in das Receptaculum scheinen mir auch die oben beschriebenen konstanten topographischen Beziehungen der Mündungen beider Gänge wie ihre Ausmaße: Der Samengang mündet etwas schräg analwärts verlaufend in den Ovidukt, so daß der stets etwas weiter unterhalb aber dicht daneben abgehende Spiralgang, dessen erste Windung ja zunächst auch analwärts zieht, ungefähr in der Verlängerung des Samenganges verläuft (Fig. 1). Die ins Oviduktlumen vorspringende Papille der Spiralgangmündung entspricht in ihrer Ausdehnung der Öffnungsweite der Samengangmündung, wie der Propfen der Flaschenmündung (Fig. 3). Doch muß ich zugeben, daß es sich hier um eine Mutmaßung handelt; gesehen, was wohl nur auf Schnitten möglich wäre, habe ich eine Einführung der Papille in die Mündung des Samenganges nie, was jedoch bei der während der Konservierung auftretenden Kontraktionen leicht erklärlich ist. — Man wird wohl immer in ziemlich hohem Maße auf Kombinationen aus einzelnen lückenhaften Beobachtungen am lebenden und Mutmaßungen auf Grund der anatomischen Verhältnisse angewiesen sein, wenn man sich ein klares Bild der Überwanderung im einzelnen machen will[6]). Übrigens sei erwähnt, daß Adam wie auch schon vor ihm Bresslau für die Biene Saugwirkungen der von ihm genauer untersuchten Spermapumpe des Receptaculums mit verantwortlich macht für die Füllung desselben mit Sperma. Bei den Schmetter-

6) Auch Petersen vermutet, daß bei der Hinüberbeförderung des Spermas in das Receptaculum „peristaltische Bewegungen dieser Kanäle" mitwirken. Ebenso glaubt Blunck (im Anschluß an Stein), daß bei *Dytiscus* Kontraktionen der Vagina für die Beförderung des Spermas in die Bursa und das Receptaculum in Frage kommen.

lingen dürfte der Spiralteil des Receptaculumganges dieser Spermapumpe entsprechen. Ich habe an diesen Teilen nie irgend welche Kontraktionen bemerkt, wohl aber ganz schwache Bewegungen des Receptaculums selbst, dort, wo es sich zum Gange verengert. — In welchem Zeitraum die Überwanderung der ganzen Spermamasse beendet wird, ist natürlich nicht leicht festzustellen. Bei den wenigen Tieren, die ich 3 und 4 Stunden nach Beginn der Kopulation untersuchte, war sie schon fertig vollendet, ebenso bei allen noch später sezierten. Ich glaube danach, sie dürfte höchstens 1—2 Stunden in Anspruch nehmen, vielleicht noch rascher beendet sein.

c) Die Eiablage. — Der normalen Begattung folgt bei gesunden Weibchen prompt in der folgenden Nacht die normale Eiablage. Über die Rolle der Spermapumpe, die wohl ebenso, wie in der von Bresslau für die Biene aufgedeckten Weise die Dosierung der zu jedem durchtretenden Ei zuzulassenden Spermamenge vorzunehmen hat, habe ich keine genaueren Untersuchungen angestellt, ebensowenig über die Verhältnisse beim Eintritt der Spermien in die Eier. Jedenfalls geht die Eiablage, einmal begonnen, rasch von statten, wenn das Tier nicht gestört wird. So fand ich bei einem Weibchen in einem Zeitraum von höchstens zwei Stunden 101 Eier ordnungsmäßig abgelegt und mit Wolle überdeckt. Die Hauptmasse der Eier wird so auf einen Satz abgelegt. Man findet aber bei jungen Weibchen gleich nach dem Schlüpfen immer eine ganze Anzahl noch kleinerer unreifer Eier; diese dürften wohl rasch heranwachsen, da man bei Weibchen, die einige Tage älter sind, keine solchen mehr vorfindet. Diese Nachschübe von Eiern setzt das Weibchen, das den einmal eingenommenen Platz beibehält, noch in den nächsten Nächten zu der Eiablage hinzu.

Diese normale Ablage der Eier wird im allgemeinen nur im Dunkeln vollzogen, stets längere Zeit nach der Kopulation. Auch wenn man die Tiere künstlich dunkel hält, vergehen bei jungen frisch geschlüpften Weibchen mindestens 7 Stunden, vom Beginn der Kopulation ab gerechnet, ehe die Eiablage begonnen wird. Anders bei Weibchen, die schon mehrere Tage alt sind, und mehr oder minder starke Zeichen der Kopulationsbegier (s. o. p. 539, sowie Klatt 1913) äußerten. Hier kann die Eiablage sehr beschleunigt werden, wenn man die Tiere im Dunkeln und ungestört läßt. In den drei extremsten Fällen meiner darauf bezüglichen Versuche (Alter der Weibchen 4—6 Tage) wurde bei dem

1. Tier $2^1/_2$ Stunden ab Beginn der Kopulation die Eiablage gerade begonnen (1. Ei fest angekittet); bei dem
2. Tier 3 Stunden ab Beginn der Kopulation das Tier bei der Eiablage betroffen (schon 10 Eier ordnungsgemäß angekittet); bei dem
3. Tier $3^1/_2$ Stunden nach Beginn der Kopulation das Tier bei der Eiablage betroffen (15 Eier bereits ordnungsmäßig angelegt).

Bei Tier 2 war zu diesem Zeitpunkt die Überwanderung der Spermien bereits beendet;

bei Tier 1 begann sie gerade (im Receptaculum noch keine vorhanden, wohl aber in der Bursa);

bei Tier 3 war das Receptaculum eben im Beginn der Füllung.

Diese Versuche sind in verschiedener Hinsicht lehrreich. Einmal zeigen sie, daß nur die Eiablage, nicht der Überwanderungsprozeß der Spermien durch das Alter des Weibchens beschleunigt wird. Es ist also keine allgemeine Beschleunigung aller physiologischen Vorgänge durch das Alter vorhanden (zu dieser Frage wurden eine ganze Anzahl ähnlicher Versuche mit verschieden alten Weibchen angestellt). Man ist vielmehr versucht, sich vorzustellen, daß nur die mächtig drängende Eimasse — bei so alten Tieren sind ja alle (s. o. p. 549) Eier schon herangereift, der Raum also noch viel beengter als bei frischen Weibchen — die erhöhte Kopulationsbegier und die Beschleunigung der Ablage veranlaßt, mit der im Fall 1 und 3 nicht einmal gewartet wird, bis die Überwanderung ins Receptaculum vor sich gegangen ist. Vielleicht wird aber auch die anormale Hinzögerung der Überwanderung gerade durch die vorschnelle Ablage der Eier bewirkt. Denn man kann sich schwer vorstellen, daß die Überwanderung der Spermatozoen und die Ablage der Eier sich gleichzeitig abzuspielen vermögen, obwohl bei Tier 3 trotz des gerade im Durchtritt befindlichen Eies zugleich die üblichen Kontraktionen an Bursa und Samengang beobachtet wurden. — Bei Tier 3 wäre also mit der Eiablage begonnen worden, als schon die ersten Spermatozoen in das Receptaculum gelangt waren, bei Tier 1 sogar noch früher, als eben die Überwanderung beginnen wollte. — Von Interesse ist es übrigens auch, daß die von Tier 3 abgelegten 15 Eier sich entwickelten, also befruchtet waren (bei 1 und 2 wurde dies leider nicht kontrolliert). Daraus ergibt sich, daß zum mindesten normale Füllung des Receptaculums nicht notwendig ist zur Befruchtung der Eier. Es liegt ja auch näher daran zu denken, daß die gerade im Ovidukt befindlichen Spermien die Befruchtung vollziehen, als daß die Spermapumpe in Tätigkeit tritt. — Von besonderer Wichtigkeit sind diese Versuche über Beschleunigung der Ablage durch das Alter für das Hauptproblem dieser Arbeit, wie weiter unten ausgeführt wird.

d) Verhalten kranker Weibchen. — Ein abnormes Verhalten normal begatteter Weibchen habe ich gelegentlich meiner Vererbungsstudien jedes Jahr bei einer kleinen Zahl von Tieren beobachtet. Den Schlüssel dazu fand ich erst bei meinen vorjährigen Experimenten. — Es gibt immer mal hier und da ein Weibchen, welches trotz normaler Begattung durch ein bekanntermaßen vollwertiges Männchen keine normale Eiablage vollzieht, entweder gar nichts ablegt oder nur etwas Wolle oder vielleicht einige Eier in ganz un-

ordentlicher Weise ähnlich wie das für die rudimentäre Ablage normaler Weibchen charakteristisch ist. Meist fallen solche anormalen Weibchen auf durch endloses Umherflattern besonders in der Dunkelheit. Wenn sie nach mehreren Tagen sterben, findet man den Leib voller Eier, das Receptaculum zuweilen mit Spermien gefüllt, zuweilen ungefüllt (trotz der vorangegangenen Kopulation), die Bursa aber strotzend gefüllt mit einer glasklaren gallertigen Masse. Nicht bloß der Bursaanhang, in welchem man jedoch bei den in weniger hohem Maße erkrankten Tieren den ersten Anfang der Gallertbildung feststellen kann, sondern bei stärker kranken auch die ganze eigentliche Bursa bis zur Mündung. Man kann die Gallerte herauspräparieren, sie behält dann die Form der Bursa bei, wie ein Ausguß derselben. In Wasser zergeht sie leicht, sie hat leicht alkalische Reaktion. Offenbar handelt es sich um eine krankhafte Veränderung des Bursasekretes; auf die histologischen Veränderungen will ich an dieser Stelle nicht eingehen. Gefunden habe ich hochgradige Erkrankungen dieser Art auch bei Weibchen, die eben geschlüpft waren, das Alter der Tiere spielt also keine Rolle. Trotz der Anwesenheit der Gallerte kann aber wie es scheint, die Überwanderung des Spermas in einigen Fällen sich vollziehen, wenn man für die Tiere, bei denen ich das Receptaculum gefüllt fand, nicht annehmen will, daß die Gallertbildung erst später einsetzte. Bei anderen Individuen fand ich, obwohl die Kopulation tagelang zurücklag, keine Überwanderung, die Spermien sogar noch in den bekannten lockenförmigen Bündeln bewegungslos zusammenliegend. In welcher Weise die Erkrankung der Bursa das anormale Verhalten der Weibchen bewirkt, vermag ich nicht zu sagen. Daß die Tiere fähig sind, Eier zu legen, beweisen ja manche von ihnen durch die Tat, auch ist das Receptaculum bei manchen normal mit Spermien gefüllt, und trotzdem nicht die Spur einer normalen Eiablage. — Es ist möglich, daß auch bei einigen Weibchen meiner Transplantationsversuche (Klatt 1919), die abnormes Verhalten hinsichtlich der Eiablage zeigten (z. B. Nr. 11), diese Erkrankung der Bursa eine Rolle spielte. Damals war mir dieselbe noch nicht bekannt.

II. Verhalten normaler Weibchen bei nicht normaler Begattung.

Bei ungestörter Kopulation führt fast jede Kopulation eines normalen Männchens zur Ejakulation einer Spermatophore. Nur bei einem Männchen konnte ich trotz langdauernder Verbindung mit dem Weibchen und trotz anatomisch normalem Genitalapparat keine Spermatophore, sondern nur ein winziges Tröpfchen Sekrets des Ductus ejaculatorius finden, das am Penis hängen blieb und nicht in die Bursa gelangte[7]). Durch künstliche Unterbrechung der Kopulation

7) Ein sehr großes kräftiges Männchen mit normalem Apparat konnte überhaupt nicht zur Kopulation, nicht einmal zu einem Kopulationsversuch gebracht werden.

in den ersten 8 Minuten (s. o p. 545) kann man natürlich die Ejakulation unterbinden. Ich habe eine Versuchsreihe dieser Art mit ganz frisch geschlüpften Weibchen angestellt, indem ich die Männchen 3 bis 5 Minuten nach Kopulationsbeginn löste. Die Weibchen vollzogen prompt in der folgenden Nacht eine rudimentäre Eiablage, die Sektion ergab, wie zu erwarten, das Fehlen einer Ejakulation. Es stimmt das völlig überein mit dem Versuch von 1913, wo ein auf dem Falterstadium kastriertes Männchen, dem also nicht bloß Hoden, sondern auch die Nebendrüsen fehlten, Ejakulation also höchst unwahrscheinlich war, gleichfalls nur die rudimentäre, nicht die normale Eiablage auslöste.

Aber auch auf dem Raupenstadium kastrierte Männchen, denen also nur die Hoden fehlen, lösen bei normalen Weibchen bloß eine rudimentäre Ablage aus. Dieses schon 1913, dann auch 1918 bei meinen Transplantationsversuchen immer wieder gefundene Verhalten ergaben auch genau so meine neuen Versuche. Die genauere Untersuchung dieser Weibchen, insgesamt 30 Tiere, ergab, daß in der Mehrzahl der Fälle von kastrierten Männchen eine kleine Spermatophore ejakuliert wird, die aber natürlich keine Spermien enthält (s. Fig. 3). Sie besteht aus dem Nebendrüsenprodukt, das ganz vom Sekret des Ductus ejaculatorius umschlossen ist. Nur ist diese Hülle relativ viel dicker als bei einer normalen Spermatophore, da infolge Fehlens der Spermien der Inhalt wesentlich geringer, die Masse des ejakulierten Sekrets des Ductus ejaculatorius aber wohl ziemlich die gleiche ist, wie bei einer normalen Ejakulation. Diese Spermatophoren kastrierter Männchen dürften höchstens $^1/_4$—$^1/_3$ der Masse einer normalen Spermatophore haben.

In manchen Fällen (ca. 15 % aller Kopulationen von Kastraten) findet überhaupt keine Ejakulation statt. Es scheint das aber keineswegs ein Anzeichen der Erschöpfung des betreffenden Männchen zu sein, denn es können die folgenden Kopulationen desselben Individuums wieder zur Ejakulation führen; bisweilen ist es gleich die erste Kopulation, die das Männchen vollzieht, welche ohne Ejakulation verläuft, und es können dann noch bis zu 5 Kopulationen mit Ejakulation folgen (6 ist die Höchstzahl, die ich bei einem Kastraten beobachtete [8]).

Wie verhält sich nun der weibliche Genitalapparat bei einer Kopulation durch ein kastriertes Männchen, was insbesondere wird mit der Spermatophore? Zunächst einmal findet keine Überwanderung irgend eines Teiles derselben in das Receptaculum statt. Ich habe jedenfalls in diesem nie etwas anderes als die auch bei unbe-

8) Übrigens ist im Hinblick auf die Ausführungen von Blunck von Interesse festzustellen, daß auch meine normalen Männchen, wenn ihnen Gelegenheit geboten wurde, stets mehrmals kopulierten, eventuell mit demselben Weibchen.

gatteten Weibchen vorhandene Flüssigkeit der Anhangsdrüse feststellen können. Das stimmt ja auch zum Verhalten bei normaler Kopulation, wo nur die Spermien überwandern; und diese fehlen ja eben der Spermatophore eines Kastraten. Aber auch die bei normaler Kopulation in der Bursa verbleibenden Teile der Spermatophore, Hülle und Nebendrüsensekret, verhalten sich bei Kopulation durch einen Kastraten etwas anders. Sie bleiben nämlich immer im Bursasack liegen und gelangen höchstens bis an die Grenze zwischen Sack und Anhang; aber nie, selbst Tage nach der Kopulation, fand ich Teile der Spermatophore im Anhang selbst, wie das bei der normalen Spermatophore schon wenige Stunden nach der Kopulation die Regel ist. Das hängt wohl damit zusammen, daß so energische Kontraktionen, wie bei normaler Begattung hier an den Genitalien nie beobachtet werden konnten. Ich habe 10 der von kastrierten Männchen begatteten Weibchen in der fraglichen Zeit, wo die Überwanderung sonst stattfindet, also auch die Kontraktionen beobachtet werden können, viviseziert, d. h. in dem Zeitraum von $1^1/_2$ bis 5 Stunden ab Beginn der Kopulation (1 Tier $1^1/_2$, 1 Tier 2, 2 Tiere $2^1/_2$, 2 Tiere 3, 2 Tiere 4, 2 Tiere 5 Stunden nach Kopulationsbeginn). Nur bei den 3 am spätesten nach Kopulationsbeginn sezierten konnte ich Kontraktionen feststellen, sowohl an der Bursa, am Samengang, am Ovidukt wie auch am Receptaculum. Aber sie waren weit schwächer als nach normaler Kopulation, dürften in den meisten Fällen wohl ganz ausfallen. Sicher behaupten kann man das Letztere natürlich nie, da man ja ein und dasselbe Tier nicht dauernd daraufhin beobachten kann, sondern jedes nur zu der Zeit, wo man es gerade seziert. Jedenfalls stimmt diese Tatsache, daß Kontraktionen meist vermißt wurden, resp. sehr schwach waren, überein mit der Tatsache, daß die Spermatophore in der Bursa nur unvollkommen oder gar nicht nach oben befördert wird.

Zwei Weibchen, die ich mehrmals von kastrierten Männchen begatten ließ, und die hierdurch mehrere Spermatophoren erhielten, verhielten sich nicht anders, als die übrigen: sie ergaben nur rudimentäre Ablagen.

III. Verhalten kastrierter Weibchen.

Aus verschiedenen Gründen, die gleich erörtert werden sollen, hielt ich es für wünschenswert, auch das Verhalten kastrierter Weibchen der Kopulation gegenüber zu untersuchen. Leider kamen nur 11 der als Raupen kastrierten Weibchen durch bis zum Falterstadium, und von diesen litten, wie sich bei der Sektion herausstellte, 5 an der eigenartigen Erkrankung der Bursa, die ja ein abnormes Verhalten der Tiere veranlaßt. Man könnte vielleicht auf den Gedanken kommen, daß dieser hohe Prozentsatz an Erkrankungen in diesem

Falle irgendwie mit der Kastration zusammenhängt. Ich glaube das aber nicht. Vielmehr dürfte sich diese Häufung der Krankheitsfälle bei den Kastraten daraus erklären, daß ich ziemlich spät die Kastration vornahm, als schon die meisten Raupen verpuppt waren. Es standen mir also hauptsächlich Tiere zur Kastration zur Verfügung, deren Entwicklung sich etwas verzögert hatte. Die Gründe für diese Verzögerung, die bei einem Teil sicher in irgend einer Erkrankung zu suchen sein dürften, geben vielleicht auch zugleich den Grund für die krankhafte Veränderung der Bursa auf dem späteren Falterstadium. — Diese Versuche mit kastrierten Weibchen sind also leider noch zu gering an Zahl, um in allem bindende Schlüsse zu ziehen, aber die wenigen Ergebnisse sollen doch erwähnt werden.

Zunächst die Gründe, die mich überhaupt veranlaßten, Versuche mit kastrierten Weibchen anzustellen. Ich hatte bei meinen Transplantationsversuchen beobachtet, daß die Ablagen von begatteten Weibchen, welche infolge Nichtverwachsung des Ovars mit dem Ausführgang ihre Eier nicht absetzen konnten, dennoch regelmäßig, reihenweise nebeneinander geordnet die Abdrücke ihrer Legeröhrenöffnung aufwiesen, wie bei normaler Eiablage, nur daß eben die Eier selbst fehlten. Diese Tatsache ist an und für sich interessant, da a priori wohl jeder annehmen dürfte, wie auch ich bis dahin, daß das enge reihenweise Nebeneinandersetzen der Eier reizphysiologisch so zustande kommt, daß das erstmalig abgesetzte Ei durch Ausübung von Tastreizen auf die Legeröhre diese zur Ablage des nächsten Eies dicht neben dem ersten veranlaßt, und so fort. Ich wollte nun zunächst einmal prüfen, ob diese Eigenart einer geordneten reihenweisen „Eiablage ohne Eier“ auch solchen Weibchen zukäme, die gar keine Eier enthielten, oder nur solchen, die wie meine transplantierten Weibchen von 1918 mit Eiern versehen waren und sie nur nicht absetzen konnten. Mit anderen Worten, ob vielleicht die bloße Anwesenheit von Eiern, auch wenn sie nicht durch den Ovidukt austreten konnten, Vorbedingung für eine solche reihenweise Ablage sei. Zu diesem Zweck hatte ich außer den Kastrationen in einer zweiten Versuchsreihe auch noch Reimplantationen vorgenommen, die also eine nochmalige Wiederholung meiner Beobachtungen an den transplantierten Tieren von 1918 ermöglichten. — Die Frage, ob der Anwesenheit oder Nichtanwesenheit von Eiern überhaupt irgend eine Bedeutung für das Verhalten der Weibchen zukommt, war auch aus anderen Gründen naheliegend. So ist man, wie oben (p. 539 u. 550) ausgeführt wurde, versucht, die rudimentäre Ablage allein belassener Weibchen, die ja erst nach mehreren Tagen eintritt, wenn alle Eier ausgereift sind und das Abdomen bis zum Platzen füllen, ursächlich auf diese drängenden Eimassen zurückzuführen, ebenso die Beschleunigung der Eiablage nach erfolgter Kopulation bei solchen alten jungfräulichen Weibchen (s. o. p. 550). — Eine weitere Frage ist es, ob das Receptaculum nur arbeitet und Spermien abgibt, wenn ein Ei

durchtritt, oder ob ein solcher Reiz nicht dazu nötig ist. Schließlich konnte man überhaupt die Frage aufwerfen, ob — im Gegensatz zu den Meisenheimer'schen Feststellungen — diese feinsten physiologischen Mechanismen wie die Auflösung der Spermatophore, Spermaüberwanderung u. s. w. nicht doch vielleicht bei Kastraten anders verlaufen würden als bei normalen Tieren.

Nun dies letztere ist sicher nicht der Fall. Wenn ich auch nichts darüber aussagen kann, ob hinsichtlich der Schnelligkeit der Überwanderung graduelle Unterschiede zu normalen bestehen, spätestens einen Tag nach der Kopulation (dies meine am frühesten vorgenommene Sektion) ist das Receptaculum voll Sperma. Der Bursaanhang enthält die Reste der Spermatophore. Ebenso zeigen die beiden Fälle, wo ich gesunde kastrierte Weibchen von kastrierten Männchen begatten ließ, (1 resp. 3 Tage nach der Kopulation), die Spermatophore im Bursasack, das Receptaculum frei, also ganz wie bei unkastrierten Weibchen nach Kopulation mit einem Kastraten. — Dagegen scheint das Receptaculum nicht zu arbeiten, wenn ich nach dem einen untersuchten Fall urteilen darf, der auf folgender Überlegung beruht: Wenn das Receptaculum selbständig arbeitet, Eier aber nicht abgelegt werden können, müssen sich die in den Ovidukt abgegebenen Spermien dort ansammeln, und man müßte mehrere Tage nach der Kopulation doch eine größere Anzahl von ihnen dort antreffen. In dem einen genau auf Serienschnitten untersuchten Fall habe ich aber nicht ein Spermium dort angetroffen, wiewohl das Receptaculum voll von solchen war.

Das äußere Benehmen der kastrierten Weibchen ist auch genau so wie bei normalen Weibchen; auch hier ein allmähliches Steigen der Kopulationsbegier mit dem Alter, auch hier (in einem Fall sehr deutlich festgestellt) eine Beschleunigung der Ablage mit dem Alter (schon 3 Stunden nach Kopulationsbeginn), wenn zugleich im Dunkeln gehalten. Auch die reihenweis geordnete „Eiablage ohne Eier" findet sich wie bei reimplantierten Tieren. Die Anwesenheit der Eier ist also ohne ursächliche Bedeutung für das äußere Verhalten der Weibchen. — Was aber mag es dann sein, das die deutliche Steigerung der Kopulationsbegier und die Beschleunigung mit dem Alter veranlaßt? Ist es die Ansammlung des Sekretes der Kittdrüsen im Endteil des Oviduktes? Ist es die Abnahme des Energievorrates, welcher beim Schwammspinner, der als Falter keine Nahrung aufnehmen kann, ja fest bestimmt sein muß, durch die Lebensschicksale der Raupe als des einzigen Energievorrat sammelnden Stadiums? Ist es im speziellen die Abnahme der Fettvorräte, die man deutlich feststellen kann durch Vergleich älterer mit frischgeschlüpften Faltern oder der allmähliche Wasserverlust[9])? — In geeigneter Form

9) In diesem Zusammenhang sei auf die starke Füllung des Enddarms mit Flüssigkeit hingewiesen und auf die noch unbekannte Rolle, welche dieselbe in der Physiologie des Tieres spielen muß. Vielleicht hat der Enddarm auch irgend eine Hilfsfunktion beim Auspressen der Eier.

angestellte experimentelle Untersuchungen werden über diese Altersveränderungen und damit vielleicht auch über die Ursachen des Benehmens im Alter Aufklärung schaffen können.

IV. Die Ursachen der rudimentären und der normalen Eiablage.

Mit den Erörterungen am Schluß des vorhergehenden Abschnittes haben wir schon den Kernpunkt der Arbeit, die Frage nach den Ursachen der Eiablage angeschnitten. Die kastrierten Weibchen zeigen uns, daß die eigentliche Hauptsache bei der Eiablage, nämlich die Eier, ohne Bedeutung sind für die Vornahme der Ablage. Dadurch wird es auch sehr fraglich, ob die rudimentäre Ablage älterer isolierter Weibchen als ein „Verlieren" von Eiern infolge Drängens der Eimassen aufgefaßt werden darf, wie das zunächst das naheliegendste scheint (s. o. p 539) Das Hervorrufen der rudimentären Ablage durch Kopulation mit einem kastrierten Männchen bei ganz frisch geschlüpften normalen Weibchen, bei denen die Eimasse also noch nicht eine in diesem Maße drängende Wirkung ausübt, zeigt vielmehr, daß zum mindesten andere Reize vikariierend einspringen können. Und zwar genügen als solche, wie ich schon 1913 schloß und jetzt durch die Beobachtungen mit kurzfristiger Begattung durch normale Männchen (s. o. p. 552), die also nicht zum Absetzen einer Spermatophore führt, bestätigen kann, die rein taktilen Reize, die mit der Einführung des Penis verbunden sind.

Welches sind aber nun die Ursachen der normalen Ablage? Von den 1913 als möglicherweise in Betracht kommend aufgezählten fallen verschiedene ohne weiteres fort. Zunächst Dehnungsreize infolge Füllung des Receptaculums und der Bursa. Denn das Receptaculum ist besonders bei älteren Weibchen schon an sich sehr stark gefüllt mit dem Sekret der Anhangsdrüse. Die Dehnung der Bursa ist in den Fällen, wo ein kastriertes Männchen kopuliert und eine Spermatophore abgesetzt hat, gleichfalls vorhanden, zumal wenn durch mehrmalige Kopulation (s. p. 553) annähernd die gleiche Substanzmenge eingeführt wird, wie bei mancher normalen Kopulation. Ebensowenig kommen, wie gleichfalls die Kopulationen kastrierter Männchen zeigen, chemische Reize von den Nebendrüsensekreten ausgehend als Ursache in Frage. Einzig und allein die Anwesenheit von Spermien ist die Voraussetzung für die Vornahme einer normalen Ablage. Wo sich diese Spermien befinden, ob schon im Receptaculum, ob auf der Wanderung dorthin, ob noch in der Bursa, das ist gleichgültig, wie die drei Fälle mit Beschleunigung der Ablage zeigen (s. p. 549). Nur scheinen die Spermien beweglich sein zu müssen, denn so lange sie noch unbeweglich zu Bündeln verpackt sind, habe ich keine Anstalten zur Ablage treffen sehen. Also auch bei den normalen Ablagen wären es dann, wie bei der durch unvollkommene Kopulation ausgelösten rudimentären vermut-

lich taktile Reize, welche die Ablage veranlassen. Nur daß sie im letzten Falle eine kurze vorübergehende Episode darstellen, während sie nach normaler Kopulation länger andauern. Wenn es manchem, in allzu anthropozentrischer Auffassung, vielleicht wenig wahrscheinlich erscheint, daß das Gewimmel der Spermien vom Weibchen als Reiz wahrgenommen wird, so möchte ich darauf hinweisen, daß sowohl die Quantität des Spermas als die Größe des einzelnen Spermiums im Vergleich zur Größe des Tieres hier doch eine ganz andere ist als etwa beim Säugetier[10]).

Bei dieser Auffassung ist natürlich kein Raum für die Annahme einer innersekretorischen Bedingtheit der Eiablage. Gegen eine solche spricht vor allem, daß die Ablage erst Stunden nach der Kopulation bei Eintritt bestimmter äußerer Bedingungen (Dunkelheit) vorgenommen wird, also je nach dem Zeitpunkt der Kopulation, ob dieselbe morgens, mittags oder abends stattfand, verschieden lange Zeit nach derselben.

Diese Überlegung gilt auch zugleich gegen eine zweite Auffassung, die man vertreten könnte. Man könnte sich nämlich vorstellen, daß der vom Penis (bei nicht normaler Kopulation) resp. von den Spermien (bei normaler Kopulation) ausgehende Reiz direkt auf die Muskeln der Bursa und des Samenganges einwirke und die Kontraktionen derselben auslöse, und daß diese dann direkt weitergeleitet werden zu den Muskeln des Ovidukts und des übrigen Genitalapparats in ähnlicher Weise wie solche direkte Reizleitung zwischen den Muskeln des Vorhofs und der Kammer am Wirbeltierherzen nachgewiesen ist (Külbs).

Die angestellte Überlegung zeigt vielmehr, daß der Weg vom Reiz zur Reaktion über das Zentralnervensystem gehen dürfte. In diesem Sinne sprechen vor allem auch die Ergebnisse Kopeč's, der bei Exstirpation bestimmter Hirnteile des Schwammspinners eine Störung der geordneten Eiablage fand, eine „unkoordinierte“ Ablage, die er der von mir beschriebenen „rudimentären“ gleichsetzt.

Daß die hier für den Schwammspinner festgestellten Vorgänge als typisch für die Insekten im allgemeinen gelten können, vermag man natürlich nicht mit Bestimmtheit zu sagen, obwohl besonders die ganz ähnlichen Feststellungen Regens an einem dem Schwammspinner so entfernt stehenden Insekt, wie die Grille es ist, in diesem Sinne sprechen[11]).

---

10) Noch größer ist das Mißverhältnis zwischen Spermium und Tier bei Ostracoden. Einer Cypris müßte ja das Spermium des Männchens gleichsam als ein selbständiges Tier erscheinen.

11) Ebenso, was Einzelheiten angeht, die im Text hier und da angezogenen gleichartigen Beobachtungen an Käfern und Hymenopteren; vgl. auch die Abbildungen bei Cholodkovsky, während seine Schlüsse mir wenig wahrscheinlich dünken.

Literatur.

Adam, A. Bau und Mechanismus des Receptaculum seminis bei den Bienen, Wespen und Ameisen. — Zool. Jahrb. Anat. 35. 1912.

Balbiani, M. Sur le mécanisme de la fécondation chez les Lépidoptères. — Compt rend. de l'acad. des sciences. Paris. T. 68. 1869.

Bresslau, E. Der Samenblasengang der Bienenkönigin. — Zool. Anz. 29. 1906.

Blunck, H. Das Geschlechtsleben des *Dytiscus marginalis* L. — Z. f. w. Z. 102. 1912.

Cholodkovsky, N. Über die Spermatodosen der Locustiden. — Zool. Anz. 41. 1913.

Forbush, E H and Fernald, C. K. The Gypsy moth. — Boston 1896

Hagen. Über ein eigentümliches Organ in der Begattungstasche zweier Tineiden und dessen Bedeutung für die Befruchtung. — Zool. Anz. 5. 1882.

Harms, W. Experimentelle Untersuchungen über die innere Sekretion der Keimdrüsen und deren Beziehung zum Gesamtorganismus. — Jena 1914.

Klatt, B. Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Kopulation und Eiablage beim Schwammspinner. — Biol. Zbt 33. 1913.

— Keimdrüsentransplantationen beim Schwammspinner. — Ztsch. für ind. Abst. u. Vererbsl. 22. 1919.

Kopeß, St. Lokalisationsversuche am zentralen Nervensystem der Raupen und Falter. Zool. Jahrb., Allg. Zool. u. Phys. 36. 1919.

Külbs, F. Das Reizleitungssystem im Herzen der Wirbeltiere. — Im Handb. d. inneren Medicin von Mohr u. Stachelin, Bd. II. Berlin, Springer. 1913.

Leuckart, R. Zur Kenntnis des Generationswechsels und der Parthenogenesis der Insekten. — Moleschotts Unters. z. Naturl., 4. 1858.

Meisenheimer, J. Experimentelle Studien zur Soma- u. Geschlechtsdifferenzierung I. Jena 1909.

Nachtsheim, H. Zytologische und experimentelle Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus apatris* Korsch. — A. f. mikr. An. Bd. 93. Abt. II. 1919.

Petersen, W. Über die Spermatophoren der Schmetterlinge. — Z. f w. Z. 88. 1907.

Regen, J. Kastration und ihre Folgeerscheinungen bei *Gryllus campestris* L. — Zool. Anz. 35. 1910.

Zander, E. Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren. — Z. f. w. Z. 74. 1903.

Motorische und sensorielle Tiertypen.

Von J. S. Szymanski, Basel.

Wie wohl bekannt, konnte L. Lange auf Grund seiner Versuche über die Reaktionszeit zwei individuell verschiedene Reaktionsweisen bei den Menschen unterscheiden.

Die eine derselben, die „extrem muskuläre" Reaktion, besteht darin, daß von dem Reagenten der denkbar größte Grad seiner Spannung ausschließlich zur vorbereitenden Innervation der reagierenden Muskelgruppe angewandt wird.

Die andere Reaktionsweise, und zwar die „extrem sensorielle", wird dadurch gekennzeichnet, daß ein möglichst hoher Grad der Spannung ausschließlich zur Auffassung des Sinneseindruckes, unter der prinzi-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: 40

Autor(en)/Author(s): Klatt Berthold

Artikel/Article: Beiträge zur Sexualphysiologie des Schwammspinners. 539-558