

Anatomie eines *Argynnis paphia*-Zwitters, nebst vergleichend-anatomischen Betrachtungen über den Hermaphroditismus bei Lepidopteren.

Von

Dr. Karl Wenke,

Assistent am Institut für Meereskunde
(Berlin).

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Berlin.)

Mit Tafel VII—VIII und 15 Figuren im Text.

Die erste anatomische Untersuchung eines Lepidopterenzwitters fällt in das Jahr 1825; es ist die von FERDINAND SCHULTZ ausgeführte und von RUDOLPHI veröffentlichte Anatomie einer *Gastropacha quercifolia* L. Im Jahre 1829 lieferte FRIEDR. KLUG die Anatomie eines Zwitters von *Melitaea didyma* O. KLUG scheint von der ebenfalls in Berlin veröffentlichten Beschreibung' des SCHULTZ-RUDOLPHI'schen *Gastropacha*-Zwitters nicht unterrichtet gewesen zu sein, denn er sagt: »Der Fall, auch die inneren Fortpflanzungsorgane anatomisch darzulegen, muß sich noch nicht ereignet haben.«

Erst wieder im Jahre 1867 veröffentlichte A. GERSTÄCKER anatomische Befunde an einem *Smerinthus populi*-Zwitter. Die Deutung der Genitalorgane wurde später mehrfach angezweifelt.

Schon dieser Fall lehrte, daß eine genaue Untersuchung der oft stark deformierten und verlagerten Sexualorgane nur auf mikroskopischem Wege möglich ist. Schon GERSTÄCKER erkannte, daß man von den äußeren Geschlechtsmerkmalen nicht auf die inneren schließen dürfe. »Es entsprach die innere Organisation dieses Zwitters nur teilweise seiner äußeren Erscheinung.« Trotzdem tauchte immer wieder der Gedanke auf, daß bei der oft überraschenden Präzision der Trennung in eine rechte und linke verschiedengeschlechtige Hälfte des Körpers eine solche auch innerlich existiere. Außer dem *Smerinthus populi*-Zwitter GERSTÄCKERS gelangten noch drei andre Exemplare dieser Species (von OSKAR SCHULTZ, TETENS und

mir¹⁾ zur Untersuchung. Diese Lepidopterenart stellt demnach nicht nur die meisten anatomisch untersuchten Fälle, sondern ist zugleich diejenige, welche die meisten Zwitter aufzuweisen hat.

Es vergingen zwei Dezennien, bevor 1888 PH. BERTKAUS »Beschreibung eines Zitters von *Gastropacha quercus* L.« nebst einem vollständigen Verzeichnis aller bekannt gewordenen Arthropodenzwitter erschien. Es bildet die Fortsetzung des HAGENSCHEN Verzeichnisses (1861 u. 1863), das alle hermaphroditischen Arthropoden zusammenfaßt, die man bis zum Jahre 1861 bzw. 1863 kannte.

Bis zu den neunziger Jahren muß man die anatomischen Untersuchungen von Lepidopterenzwittern als sehr vereinzelt bezeichnen. Von jetzt ab steigert sich das Interesse an jenen merkwürdigen Wesen, und rasch folgten die Untersuchungen aufeinander. Im Jahre 1891 erschien die gründlichste aller Arbeiten; es ist die von HERMANN TETENS über die »Resultate der anatomischen Untersuchung eines Zitters von *Smerinthus populi* L.«. Sie enthält außer einer genauen Beschreibung und Abbildung der Anatomie gewöhnlicher männlicher und weiblicher Individuen auch die der Puppenhülle, der Flügelschuppen, sowie der äußeren und inneren Genitalien des Zitters.

Weniger befriedigend sind die Ausführungen von STADELMANN: »Über den anatomischen Befund eines Zitters von *Dendrolimus fasciatella*² (Mén.)« (1897). In demselben Jahre veröffentlichte OSKAR SCHULTZ die Anatomie eines Zitters von *Ocneria dispar* L., ferner 1898 von *Smerinthus populi* L. und *Vanessa antiopa* L. Im Jahre 1898/99 erschien von ihm eine mit großem Fleiße zusammengestellte Statistik aller bekannt gewordenen »gynandromorphen (hermaphroditischen) Makrolepidopteren der paläarktischen Fauna«. Leider verlieren seine Publikationen sehr an Übersichtlichkeit, da sie sporadisch in verschiedenen Zeitschriften erschienen. In dasselbe Jahr fallen auch die »Experimentellen zoologischen Studien mit Lepidopteren« von MAX STANDFUSS, welche u. a. die Anatomie eines *Saturnia pavonia* L. *pyri* Schiff-Hybriden, sowie zweier Hybriden von *Saturnia pavonia* L. *spini* Schiff enthalten; es sind vorwiegend Weibchen mit äußeren männlichen Sexualorganen. Mit der Anatomie eines *Saturnia spini* Schiff-Zitters, dessen äußere Bilateralität beiderlei Geschlechtsmerkmale genau der inneren entsprach, schließen die hermaphroditischen Studien des Verfassers. Im neuen Jahrhundert ist seitdem

¹ Die Resultate dieser Untersuchungen werde ich später veröffentlichen.

² Nicht *fasciatellus*.

noch kein anatomisch untersuchter Fall von Hermaphroditismus bei Lepidopteren zur Kenntnis gelangt.

Das Wesen des Hermaphroditismus ist trotz aller Bemühungen namhafter Forscher bisher unerklärt geblieben. Wir müssen uns daher noch mit Anhäufung des Materials zur Lösung dieser Frage bescheiden und namentlich jene Fälle mit möglichster Gründlichkeit studieren, bei denen Hermaphroditismus plötzlich in einer sonst gonochoristischen Tierspecies auftritt. Da man ihn nach meinem Dafürhalten in ganz unbegründeter Weise »abnormen, falschen oder Pseudohermaphroditismus« nennt, habe ich den Ausdruck sporadischer Hermaphroditismus angewendet im Gegensatz zum ständigen H. Jedenfalls gilt es erst zu beweisen, warum es nicht gerade »echter Hermaphroditismus« ist. Vielleicht muß man gerade jenen plötzlich auftretenden Hermaphroditismus als Atavismus bezeichnen, als Rückschlag auf zwitterige Vorfahren der betreffenden Tier- oder Pflanzengattung, dann aber wäre jener Hermaphroditismus echt, wenn man in diesem Falle das Wort »echt« für »ursprünglich« setzen darf. Vielleicht beruht die Erscheinung auf ganz andern Ursachen und ist eine Neubildung. Wie gesagt — die Frage ist zur Beantwortung noch nicht reif. Wir dürfen uns nicht mit »Wörtern« begnügen, besonders nicht mit solchen, die irreführen, oder doch allzu bestimmt eine Erscheinung bezeichnen, die man noch nicht genügend durchschaut. Viele wollen unter Hermaphroditismus nur das gleichzeitige Vorhandensein männlicher und weiblicher Gonaden, bzw. einer Zwitterdrüse (Ovotestis) verstehen. Würde das Sperma eines Individuums auch dessen Eier befruchten, dann wäre dies Hermaphroditismus in seiner reinsten Form. Ich lege diesem strengen Auseinanderhalten nur einen systematischen Wert bei und halte alle Erscheinungen, wie Gynandromorphismus, Androgynie, Hahnenfedrigkeit oder Mannweibigkeit (Arrhenoidie), Weibmännigkeit (Telyidie) und Pseudohermaphroditismus für Grade oder Unterarten, bzw. Variationen einer Haupterscheinung, die wir Hermaphroditismus nennen. Man darf den Wert der stets lückenhaften und je nach dem Stande der Wissenschaft variierenden Begriffe nicht über jenen der Sache selbst setzen.

In vielen Fällen ist eine anatomische Untersuchung des als Zwitter erkannten Tieres nicht mehr möglich. Mit dieser Unmöglichkeit müssen wir ohne weiteres jeden Versuch, den Grad der hermaphroditischen Anlage des Geschlechtes zu bestimmen, fallen lassen. Da ein lebender sporadischer Zwitter sehr selten in die Hände des Anatomen gelangt,

ist es eine um so größere Pflicht, jede Gelegenheit zur Untersuchung dieser merkwürdigen Wesen gründlich auszunutzen.

Man beginne die Untersuchung damit, das Tier in seinen verschiedenen Stellungen zu photographieren, beobachte Bewegung und Körperhaltung und messe veränderliche Teile, wie Antennen. Dann versuche man, wenn es sich beispielsweise um einen zwitterigen Nachtfalter handelt, denselben mit Männchen und Weibchen zusammenzubringen, um vielleicht eine Copula zu veranlassen. In allerneuester Zeit wurde ein solcher Fall im Freien beobachtet, auf den ich später noch zurückkommen werde. Es wäre wichtig, zu erfahren, ob der Hermaphrodit als ♂ oder ♀ fungiert, oder gar abwechselnd einmal die Rolle des ♂ und dann die des ♀ übernimmt. Auch suche man das Farbenkleid möglichst naturgetreu am lebenden, wenn das nicht möglich, am konservierten Objekte wiederzugeben, eventuell mit Hilfe einer Uhrmacherlupe und des ZEISSschen Binoculars, mit dem ich zur größten Zufriedenheit die anatomischen Verhältnisse klarzulegen vermochte. Praktischer ist die Binocularlupe ohne Objektisch, deren langer, beweglicher Arm ein größeres Arbeitsfeld bestreicht, daher die Untersuchung größerer Objekte gestattet und den Vorteil besitzt, daß Objekt, Unterarm und Präparierinstrumente in derselben Ebene liegen. Es empfiehlt sich, von Zeit zu Zeit unter der Lupe zu malen, um Härten zu vermeiden und weiche Übergänge zu erzielen. Das Abdomen, welches dicht am Thorax abgetrennt wurde, wird vorsichtig dorsal aufgeschnitten, indem man die Schere am vorderen Teile des Hinterleibes ansetzt, den Schnitt aber nicht ganz zu Ende führt und dadurch die äußeren Genitalien unverseht läßt. Darauf trenne man mit dem Messer die Innenwand des Integumentes von den Eingeweiden und fixiere das Objekt mit Stecknadeln auf einer Korkplatte, die man mit dem Objekte am besten in CARNOYSche Fixierungsflüssigkeit¹ legt. Man mache es sich zur Hauptbedingung, die Sektion des Zwitter nicht eher zu beginnen, bevor man sich nicht gründlich über die Anatomie gewöhnlicher männlicher und weiblicher Individuen dieser Species klar ist und warte, bis man hinreichendes Untersuchungsmaterial besitzt, das man vor allem im frischen Zustande untersucht²; was man nicht frisch untersuchen kann, wird

¹ Absol. Alkohol 6, Chloroform 3, Eisessig 1 Teil.

² Ich habe auf Exkursionen die Tagfalter lebend in dreieckige Tüten aus glattem Schreibpapier eingeschlossen, ähnlich wie man trockne Tütenfalter verschickt.

nach CARNOY fixiert, um nötigenfalls dieses oder jenes Organ für mikroskopische Schnitte weiter zu behandeln. Ganze Abdomina bette man in Celloidin ein oder behandle sie nach der Methode der kombinierten Einbettung von STEPANOW oder SAMASSA, die sich auch sehr für Schnitte durch ganze Flügel eignet. Für winzige Objekte dürfte sich die Wachsrekonstruktions-Methode empfehlen.

Zur makroskopischen Untersuchung möchte ich noch bemerken, daß die Sonde mehr schadet als nützt, und die Lumina, sowie vor allem die Mündungsöffnungen am besten mikroskopisch festgestellt werden, wie überhaupt jedes Organ nach Abschluß der makroskopischen Arbeiten unbedingt eingebettet und geschnitten werden muß. — Sehr zweckmäßig ist es, die kleine Präparierschale mit dem Objekte in eine flache größere Schale zu stellen, deren Alkohol den zu untersuchenden Gegenstand gerade überdeckt. Man kann auf diese Weise mit der Pipette stets frischen Alkohol herbeistrudeln, wodurch die wegpräparierten Abfälle über den Rand des kleinen Präparierbeckens auf den Boden der Schale fallen. Auf diese Weise ist das Arbeitsfeld stets klar und übersichtlich. Zur hinreichenden Beleuchtung verwende man zwei Schusterkugeln und möglichst helles künstliches, am besten aber Sonnenlicht. Die Lampen und Kugeln stelle man so auf, daß sich die Lichtstrahlen fast in einem rechten Winkel treffen und auf dem Objekte der Schatten, den die eine erzeugt, von der andern aufgehoben wird, wodurch die Organe allseitig gut beleuchtet sind. Man vergesse nicht, bei der Präparation Skizzen und Notizen zu machen, da ein nicht festgehaltenes Situationsbild der Zwitteranatomie für immer verloren ist. Zur Untersuchung der Flügelschuppen des Zwitters zeichne man Flügelumriß und Geäder mit Tinte auf einen Objektträger, überziehe die Skizze mit Balsam und übertrage einzelne Schuppen (Borsten und Haare) des Zwitters in die Zeichnung, verfahre in gleicher Weise auch mit dem übrigen Körper und schließe das Präparat mit dem Deckglase ab.

A. Äußere Anatomie des Zwitters.

(Taf. VII, Fig. 1, 2.)

Die von mir untersuchte Form von *Argynnis paphia* L., welche ich am 18. Juli 1901 auf der Insel Hasselwerder im Tegeler See bei Berlin fing, gehört äußerlich zu den sogenannten halbierten Zwittern. Sie ist links ♀, rechts ♂, innerlich dagegen ein nicht ganz normales, um nicht zu sagen verkümmertes ♀. Bis auf die Ventralseite erschien der Zwitter wie aus einer männlichen und einer

weiblichen Hälfte zusammengesetzt, mit all den kleineren und größeren Geschlechtsmerkmalen¹. Die Antennen waren äußerlich, makroskopisch, wie bei normalen Individuen hinsichtlich Form, Farbe und Größe gleich. Auf die antennalen Sinnesorgane konnte ich den Zwitter leider nicht untersuchen, vermute jedoch, daß auch in dieser Beziehung Geschlechtsdimorphismen bestanden haben. Der Palpus labialis der männlichen Seite war größer und buschiger behaart. Sehr interessant war die Größendifferenz der Augen, indem das große der männlichen Seite gegenüber dem kleinen der weiblichen einen recht sonderbaren, ästhetisch unbefriedigenden Eindruck machte. Das männliche Auge war infolge der bedeutenderen Größe der Medianlinie mehr genähert als das weibliche. Da von dem verkümmerten ersten Gliedmaßenpaare die rechte Extremität abhanden gekommen war, konnte ich nur die linke, der weiblichen Seite angehörende, untersuchen. Es ist eine typisch weibliche, welche neun Glieder besitzt und keine Endklaue trägt. Die Tarsalglieder dieser Extremität tragen die nur dem ♂ zukommenden vier Paar Sporen. Die Coxa und linke Seite des Prothorax tragen die spärlichere weibliche Behaarung. Die Chitinstücke des Thorax sind typisch links weiblich, rechts männlich geformt.

Der schärfste und auffallendste Geschlechtsunterschied sprach sich jedoch in den Flügeln aus, die linkerseits ausgesprochen weiblich, rechterseits männlich waren, und zwar nach Schnitt, Aderung, Farbe, Fleckenzeichnung und Schuppen. Am Vorderflügel der männlichen Seite fielen sofort der erste, zweite und dritte Ramus medianae, sowie die Submediana auf, die mit den nur dem Männchen zukommenden Duftschuppen besetzt erschienen. Es fanden sich die ganz besonders zarten Duftschuppen (Federbuschschuppen: Plumulae penicillatae) des dritten Ramus medianae, neben welchen die Fächer-schuppen (Plumulae flabelliformes) standen. CH. AURIVILLIUS nannte sie Stützorgane der Federbuschschuppen. Wie bei normalen Männchen waren die Plumulae penicillatae der Submediana, sowie des ersten und zweiten Ramus medianae übereinstimmend, aber anders als jene des dritten Ramus med. gebaut. Es sind die an ihrem unteren Teile blauviolett schimmernden, mit breiter Pfeilspitze endigenden Duftschuppen. Die beiden Kanten der Spitze trugen die geknüpften Fransen. Alle Duftorgane waren wie gewöhnlich mit

¹ Ich möchte vor künstlich zusammengeklebten (namentlich *Argynnis paphia*) Exemplaren warnen, von denen mir zwei bekannt wurden. Bei verdächtigen Trockenfaltern ist Aufweichen das beste Prüfungsmittel.

den großen Deckschuppen überdacht. Die Flügeldeckschuppen der männlichen Seite waren schlanker und scharfzackiger; am markantesten zeigte dies wie immer die Oberseite der Vorderflügel. In ganz typischer Weise waren die beiden Vorderflügel des Zwitters, namentlich was Schnitt und Aderung betrifft, dimorph, während die Hinterflügel genau wie bei gewöhnlichen ♂ und ♀ schon nicht mehr jene Prägnanz der Geschlechtsunterschiede aufwiesen. Wie ich durch Projektion des Präparates auf einen Lichtschirm fand, inserieren sich beim männlichen Vorderflügel der zweite und dritte Ramus medianae viel tiefer in der Nähe der Flügelwurzel. Dadurch wird eine wesentliche Verlängerung der genannten Adern erzielt, so daß sich auch mehr Duftorgane ansetzen können. Diese Verhältnisse scheint AURIVILLIUS übersehen zu haben, als er die sekundären Geschlechtsmerkmale nordischer Tagfalter untersuchte.

Auch das Abdomen (Taf. VII, Fig. 3) war der Form nach links weiblich, rechts männlich. Die präzise Sonderung weiblicher Charaktere links und männlicher Charaktere rechts der Medianebene, die möglicherweise sich auch auf das Nervensystem erstreckte und das Seelenleben beeinflusste (geistiger Hermaphroditismus), ließ am Abdominalende nach. Zum ersten Male bemerkte ich an dem *Argynnis*-zwitter ein Prävalieren weiblicher Sexualelemente insofern, als der Ovipositor (weibl. Genitalklappe) (Taf. VII, Fig. 4, 5, Nr. 21) die linke Seite der Cloake flankierte und in völlig normaler Größe auftrat, während der Genitalapparat der rechten äußerlich männlichen Seite verkümmert war (Taf. VII, Fig. 3, 4, Nr. 18, 19, 20). Nichts sah ich von der Valva mit dem Processus superior und inferior, nichts vom Dens¹, Hamulus und der Crista obliqua; auch Penis und Fultura fehlten. Nur die Basalseite der Copulationsorgane, nämlich Tergit und Sternit des neunten Segments mit dem außerordentlich reducierten Uncus waren nachweisbar. Tergit und Sternit waren durch den Angulus sternotergalis (Taf. VII, Fig. 3, 4, Nr. 22) gelenkig verbunden. Wie beim normalen ♀ besaß die Cloake zwei Öffnungen: Darm- und Uterusöffnung. Bildete die dorsale Mittellinie bis an den Basalteil des Genitalapparates noch eine scharfe Grenze zwischen den männlichen und weiblichen Teilen, so schwand sie auf der Ventralseite völlig. Hier wurde die ganze Unterseite des Abdominalendes von den Vaginalteilen eingenommen. Wie beim normalen ♀ lag zwischen dem siebenten und achten Segmente die zur Bursa copulatrix führende Vaginalöffnung (Ostium bursae) (Taf. VII, Fig. 3, Nr. 14).

¹ Wie ich den spitzen Fortsatz nenne.

B. Innere Anatomie des Zwitter.

Am Anfange der Betrachtung der inneren Anatomie möchte ich vorgreifend bemerken, daß es sich um eine völlige Unterdrückung jedweder männlichen und eine partielle Verlagerung, zum Teil auch Verkümmern nicht vollständig vorhandener weiblicher Organe handelt.

Vorhanden war auf der linken, äußerlich weiblichen Seite der Eierstock mit den vier wohlentwickelten Eiröhren (Taf. VII, Fig. 3, Textfig. 15), sowie die linke Tube (Oviduct), welche Organe von Eiern erfüllt waren. Dagegen fehlte auf der rechten, äußerlich männlichen Seite nicht nur jede Spur von Hoden mit den Drüsenschläuchen und dem Ductus ejaculatorius (Textfig. 15), sondern auch der rechte Eierstock nebst Tube, dessen Vorhandensein die innere Anatomie zu einer vollkommen weiblichen gemacht hätte. Anstatt daß sich nun die linke Tube, die sechs Eilängen statt zwei maß und dadurch mehr einem Oviductus communis (Uterus) glich, nach dem Abdominalende wandte, mündete sie auf völlig unerklärliche Weise in die wulstigfaltige Wand des Corpus bursae (Taf. VII, Fig. 3, Nr. 10). Der Eierstock glich jenem eines normalen ♀ zur Zeit der Eireife. Die vielen grünlich-neapelgelben Eier mit ihren 18 Meridianrippen waren außerordentlich gut entwickelt. Der histologische Bau der Tube (Taf. VII, Fig. 6) glich im wesentlichen jenem des ♀. Auffällig war die abnorme Größe der Zellen des Innenepithels und besonders ihrer Kerne. Das zarte äußere Peritonealepithel der Ovarialschläuche fehlt der Tube, wie HENNEGUY (1904) angibt, so daß sie nur aus zwei Schichten: einer aus quergestreiften Fibrillen zusammengesetzten Ringmuskelschicht (die äußere Längsmuskelschicht fehlte) und aus dem Innenepithel besteht. Letzteres wird gegen das Lumen der Tube mit einer zarten Chitinmembran gedeckt. Die histologischen Bauelemente stimmten mit Ausnahme erwähnter Unterschiede mit jenen der von mir untersuchten *Argynnis*-Weibchen überein. Als eigentlicher Uterus fand sich ein rudimentäres, blindsackförmiges Organ (Taf. VII, Fig. 3, Nr. 11, Textfig. 15, Nr. 6) mit einem Zipfel am blinden Ende. Es war eierleer, flach zusammengedrückt und mündete mit einem Porus genitalis unter dem Anus ganz normal in den Cloacalraum. Auf mikroskopisch untersuchten Schnitten war es nicht schwer, dieses Gebilde als Uterusblindsack (Oviductus communis) zu identifizieren, zumal es das allerdings stark deformierte Receptaculum seminis und die normal gebildeten Kittdrüsen auf-

nahm. Der Uterusblindsack war seinem histologischen Charakter nach von allen Organen das interessanteste. Trotz der Verkürzung wies er alle charakteristischen Veränderungen auf, die seinem Verlaufe entsprechen, so daß die Querschnitte in rascher Folge sehr wechselvolle Bilder darstellen. Auffallend war die spärliche Entwicklung der äußeren oder Längsmuskelschicht. Sie besteht, wie Taf. VII, Fig. 7 zeigt, aus wenigen Bündeln, während bei den untersuchten Weibchen von *Argynnis paphia* viel mehr Längsmuskelbündel vorhanden sind. Die mittlere oder Ringmuskelschicht war ganz besonders gut ausgebildet und übertraf sogar die innere Drüsenepithelschicht an Stärke, was sonst Schnitte auf gleicher Höhe nicht zeigen. Die Cylinderzellen des Innenepithels waren unverhältnismäßig lang und schmal und besaßen Kerne von wechselnder Größe, bei gewöhnlichen ♀ sind die Kerne größer, namentlich im Vergleich mit jenen des unteren Teiles in der Figur. Die Innenmembran (Chitinmembran) war viel dünner als sonst. Taf. VII, Fig. 8 zeigt einen Schnitt, der das Receptaculum seminis nach seinem Eintritte in den Oviductus communis (Uterusblindsack) trifft, welcher letzterer hier fast nur Ringmuskulatur und ein Innenepithel mit sehr niedrigen Cylinderzellen aufweist. Das Receptaculum besaß keine Muskulatur an seiner Mündung und enthielt wie sonst in seinem Lumen eine körnige, durch Eosin gefärbte, lichtbrechende Masse. Das Innenepithel entsandte nach dem Schlauchinnern nur kurze Fortsätze. Sonst zeigte das Receptaculum seminis keine nennenswerten Veränderungen. Die keulige Ausbuchtung des Schlauches (Taf. VII, Fig. 3, Nr. 12; Textfig. 15, Nr. 7) entsprach dem Bau nach jener Anhangsblase, die nie Sperma enthält und vielleicht nur als Nahrungsbehälter für die Spermatozoen dient. Ich traf bei gewöhnlichen ♀ nur in dem langen Schlauche, dem eigentlichen Receptaculum, Sperma an. Taf. VIII, Fig. 9 zeigt einen Schnitt durch den Oviductus communis (Uterusblindsack), der auch den Ductus seminalis trifft, Letzterer schien bei makroskopischer Untersuchung ganz zu fehlen, denn es war keine Spur von einem Schlauche zu sehen, der Bursa und Oviductus communis verband. Während aber, wie sonst auf das dünne Außenepithel eine starke Muscularis folgt, bestehend aus quergestreiften Ringmuskelfibrillen, die auch HENNEGUY (1904) erwähnt, war beim Zwitter auch nicht eine Andeutung davon vorhanden. Dagegen war das Innenepithel des Ductus seminalis übermäßig stark entwickelt und bestand aus dichtgedrängten, hohen Cylinderzellen mit Kernen an der Basis. Der Inhalt des Schlauchlumens.

bestehend aus jenen charakteristischen, stark lichtbrechenden Körnchen, ließ jedoch unverkennbar dieses Organ als Ductus seminalis erscheinen, so abweichend es auch gebaut war. Einen Schnitt durch das caudale Ende des Oviductus communis (Uterusblindsackes) zeigt Taf. VIII, Fig. 10. Auch hier fehlte die Längsmuskelschicht, wohingegen die Lage der Ringmuskeln sehr stark war. Die Zellen des Innenepithels waren nicht mehr cylindrisch, sondern unregelmäßig, parenchymatisch. Hin und wieder, wie in Fig. 10, Taf. VIII unten, standen sie in den Fortsätzen, die das Innenepithel nach dem Uteruslumen entsendet, um die hohle Längsachse des Fortsatzes gruppiert, ähnlich wie die Samenkörner um die Spindel des Maiskolbens. Eine dicke, äußerst faltenreiche Chitinmembran, die sich als Zotten nach dem Uteruslumen vorstülpt, überkleidete die Zellen des Epithels.

Die Kittdrüsen (Glandulae ferruminiferae)¹, welche sehr groß und mit Secret prall gefüllt waren, wie bei einem ♂, dessen Eiablage im vollsten Gange ist, zeigten in ihrem Bau keinerlei Abänderungen. Die Drüse war von einer Ringmuskelschicht umkleidet, auf welche die starke Lage kubischer Drüsenzellen folgte, die gegen den Drüsenraum mit einer Membran bekleidet waren. Die zu- und abführenden Schläuche bestanden aus einer hohen Schicht Cylinderzellen, innen und außen von einer Membran umgeben.

Duftdrüsen (Glandulae odoriferae) waren nicht nachweisbar.

Das Ostium der etwas verkümmerten Bursa copulatrix (Taf. VII, Fig. 3, Nr. 14) lag an normaler Stelle zwischen dem siebenten und achten Abdominalsegmente. In dem wulstig veränderten Corpus bursae lag ein etwas deformiertes Organ, das in natürlicher Form einem Füllhorn gleicht² (Taf. VII, Fig. 3, Nr. 15). Bei dem Zwitter war, wie die Abbildung zeigt, sowohl die Form, als auch die Querringelung genannten Organs unregelmäßig; oft erschienen die Ringe unterbrochen und nicht geschlossen. Die Wand der Bursa copulatrix war fast doppelt so stark, die Zellen und besonders die Kerne noch einmal so groß wie gewöhnlich. Zum Vergleiche mögen zwei Schnitte durch die Bursa dienen, die aus ungefähr gleicher Gegend dieses Organs entnommen sind. Fig. 11, Taf. VIII entstammt einem gewöhnlichen ♀, fixiert am 16. Juli, Fig. 12, Taf. VIII dem

¹ Die ich ihres Inhaltes wegen so zu benennen vorschlage.

² Ich halte dieses Gebilde für eine Clitoris und werde es bei der Anatomie gewöhnlicher *Argynnis*-Weibchen genauer beschreiben.

Argynnis-Zwitter, dessen Körper am 18. Juli fixiert wurde. Die äußere Ringmuskelschicht war gut entwickelt; außer einigen basal gelagerten Zellen des Innenepithels standen die meisten auf den, der Längsachse der Bursa parallelen Vorstülpungen gruppiert¹. Der Nucleolus und das Kerngerüst waren überaus deutlich zu erkennen. Eine starke Chitinmembran deckte die nach dem Lumen der Bursa vorragenden Längsleisten. Bursa und Clitoris waren jedoch nicht so stark deformiert, als daß eine Copula unmöglich gewesen wäre. Wie schon erwähnt, fehlte jede äußere Anlage des Ductus seminalis; er ließ sich nur auf eine kurze Strecke innerhalb der Uteruswandung nachweisen. Auffallend war die meist doppelte Größe der Kerne und Zellen sämtlicher Organe.

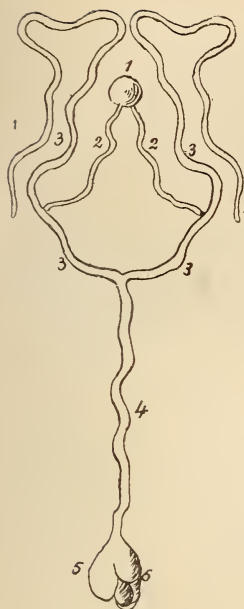
C. Vergleichende und allgemeine Betrachtungen.

Die Copulationsfähigkeit des *Argynnis paphia*-Zwitters ist sehr wahrscheinlich, ja sogar sicher anzunehmen, da das Ostium bursae zwischen dem VII. und VIII. Abdominalsegmente, also an richtiger Stelle lag. Da Bursa und Clitoris von der normalen Form nicht stark abwichen, hätte der Zwitter sehr wohl als ♀ fungieren können und zwar nur als solches. BERTKAU (1888/89) sagt: »Es ist die Frage aufgeworfen worden, inwieweit die Zwitter zur Fortpflanzung tauglich seien, wobei wir die Frage, ob sie sich selbst befruchten können, einmal ganz beiseite lassen wollen. Ein Fall, daß ein Zwitter als ♂ die Begattung mit einem ♀ versucht hätte, ist mir nicht bekannt geworden. Die Zwitterdrohnen des EUGSTERschen (Bienen-) Stockes kamen nicht in die Lage, sich zu versuchen, da sie sofort nach ihrem Auschlüpfen aus der Puppe von den Arbeitern aus dem Stocke getrieben wurden und draußen bald elend umkommen mußten. Die Arbeiterinnen müssen sie demnach auch als Drohnen für unnütze Geschöpfe gehalten haben. Die Verbindung eines normalen ♂ mit einem zwitterhaft gebildeten Exemplar, wobei letzteres als ♀ fungierte, ist indessen mehrfach beobachtet worden, bzw. zu erschließen. So werden ein Exemplar von *Parnassius apollo* und *delius* erwähnt, von denen das eine ein regelrecht halbiertes Zwitter war, das andre »Zeichen des Hermaphroditismus« trug. Beide wiesen das Begattungszeichen auf zum Beweise, daß sie mit einem ♂ copuliert hatten. NEWMAN berichtet ferner von einer *Ocneria dispar* von weiblichem Habitus, deren Fühler aber die Mitte

¹ Die Bursa copulatrix ist ein Sack, dessen Innenseite Längsrippen trägt, ähnlich dem Wellblech.

zwischen ♂ und ♀ hielten. Dieses Exemplar wurde drei Stunden lang von einem ♂ begattet, legte aber keine Eier ab, die überhaupt nicht entwickelt waren und starb nach drei Tagen. ALTUM fing einen gemischten Zwitter von *Dytiscus latissimus* in Copula mit einem ♂. Leider wurde die Untersuchung der Geschlechtsorgane, die in diesem Falle ganz besonderes Interesse gehabt hätte, unterlassen. Aus diesen Verbindungen von ♂ mit zwitterhaften ♀ ist indessen für die Frage der Fortpflanzungsfähigkeit nichts zu folgern, da ja eine copulatio inter mares unter den Insekten keineswegs zu den Seltenheiten gehört. Daß bei dem von mir beschriebenen Exemplar ein ♂ die Copulation hatte vollziehen können, braucht nicht ausgeführt zu werden, ebensowenig aber auch, daß die Liebesmühe verloren gewesen wäre, und so neige ich mich überhaupt der Ansicht zu, daß solche Zwitter tatsächlich generis neutrius (?) sind, eine Ansicht, die auch durch SCOPOLIS Bericht (Introductio p. 416) von befruchteten Eiern, die ein Zwitter von *Gastropacha pini* gelegt haben soll, nicht erschüttert worden ist.« Diese Ansicht BERTKAUS, die auch GERSTÄCKER (1867) vertrat, ist mehrfach widerlegt worden, worauf ich noch zurückkomme. Auch A. SEITZ behauptet die Copulationsfähigkeit bei Zwittern, »doch übernehmen sie nach den bisher gemachten Beobachtungen nur die Funktion von ♀. Ob die gelegten Eier fruchtbar sind, weiß man nicht«. Daß Lepidopterenzwitter copulationsfähig sein können, weist einwandsfrei CLOQUET nach. Über diese ebenso wichtige wie interessante Beobachtung der Copula eines äußerlich links männlichen, rechts weiblichen Zitters einer *Argynnis paphia* L. mit einem ♂ berichtet J. DE JOANNIS (1904) wie folgt: »Im Juni 1904 fing CLOQUET aus Boulogne sur Seine im Walde von Marly zwei *Argynnis paphia* L., die in copula flogen. Der Zwitter fungierte als Weibchen.« J. VOSSELER (1903) sagt: »Schon mehrere Lepidopterenzwitter wurden in Copula angetroffen; bei einigen war leicht nachzuweisen, daß die Begattung erfolglos war.« Zum Zweck einer vergleichenden Betrachtung habe ich die Befunde sämtlicher anatomisch untersuchten Lepidopterenzwitter in fünfzehn Figuren zusammengestellt¹.

¹ Mit Ausnahme dreier Zeichnungen (TETENS, GERSTÄCKER, BERTKAU) habe ich die Schemata der Zwitteranatomie nach der Beschreibung der Autoren entworfen. Die Figuren geben daher die anatomischen Verhältnisse nur annäherungsweise wieder. Überall da, wo Organe punktiert gezeichnet sind, fehlten Angaben über Vorhanden- oder Nichtvorhandensein derselben. Alle Darstellungen zeigen die Anatomie, wie sie sich bei Öffnung der Dorsalseite des Abdomens bietet; sie gestatten daher einen direkten Vergleich mit den

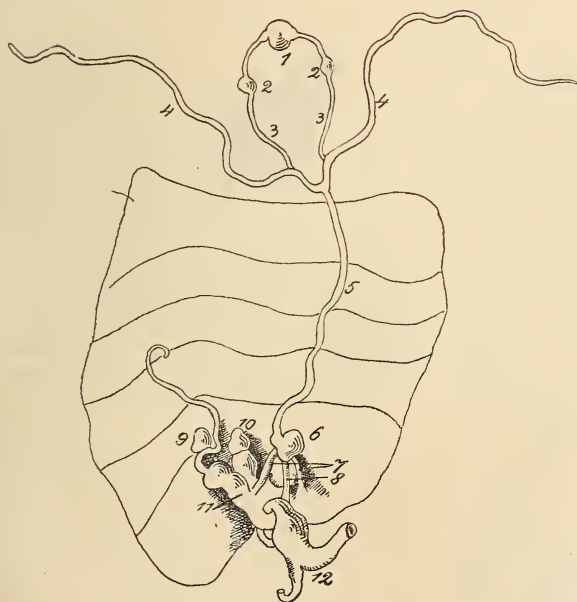


Textfig. 1.



Textfig. 1a.

Ocneria dispar L. (OSK. SCHULTZ, 1897). 1, Testis; 2, Vasa deferentia; 3, Glandulae accessoriae; 4, Ductus ejaculatorius; 5, linke Valva, verkürzt; 6, rechte Valva, normal.



Textfig. 2.

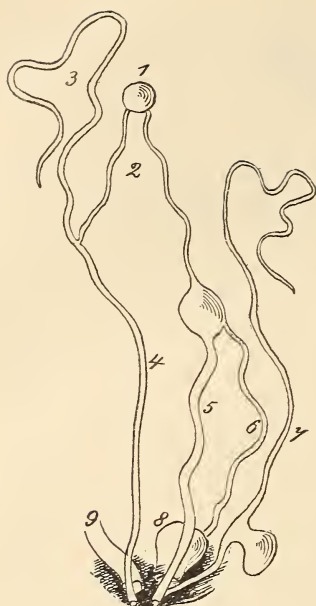


Textfig. 2a.

Smerinthus populi L. (HERM. TETENS, 1891). 1, Testis; 2, Vesiculae seminales; 3, Vasa deferentia; 4, Glandulae accessoriae; 5, Ductus ejaculatorius; 6, Peniswurzel; 7, Penismuskeln; 8, Penis; 9, Receptaculum seminis; 10, Bursa copulatrix; 11, Rudiment des unpaaren Eileiters; 12, Intestinum.

Schemata der Zwitter selbst. Die schwarz gehaltenen Partien geben die äußerlich männlichen, die weißen hingegen die weiblichen Sexualmerkmale an. Ich beginne in der

Darstellung mit dem männlichsten Zwitter und gelange zum weiblichsten, der als letztes Glied in der Kette sexueller Übergänge den Ring schließt.



Textfig. 3.

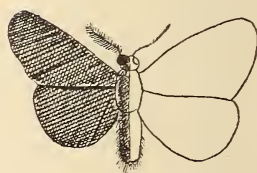


Textfig. 3a.

Dendrolimus fasciatella (Mén.) (STADELMANN, 1897). 1, Testis; 2, Vasa deferentia; 3, Glandula accessoria; 4, Ductus ejaculatorius; 5, Uterus; 6, Ductus seminalis; 7, Receptaculum seminis; 8, Bursa copulatrix; 9, Intestinum.

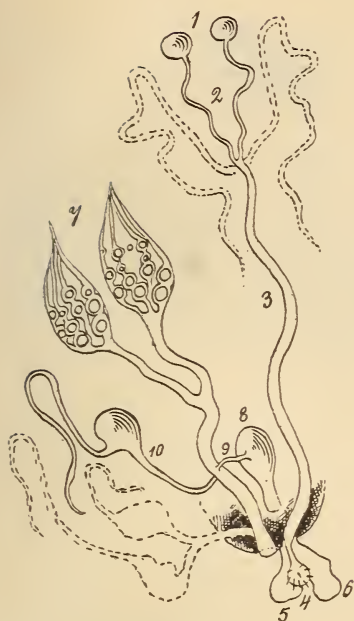


Textfig. 4.

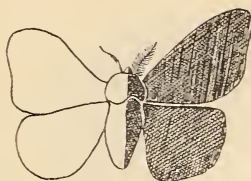


Textfig. 4a.

Gastropacha quercifolia L. (FERD. SCHULTZ - RUDOLPHI, 1825). 1, Testis; 2, (Testis?) Vesica seminalis; 3, Vas deferens; 4, Glandulae accessoriae; 5, Ductus ejaculatorius; 6, Penis; 7, Ovar mit neun kleinen Eiern; 8, Oviduct mit 18 großen Eiern; 9, Samen-gefäß?; 10, Kittdrüse; 11, Intestinum.

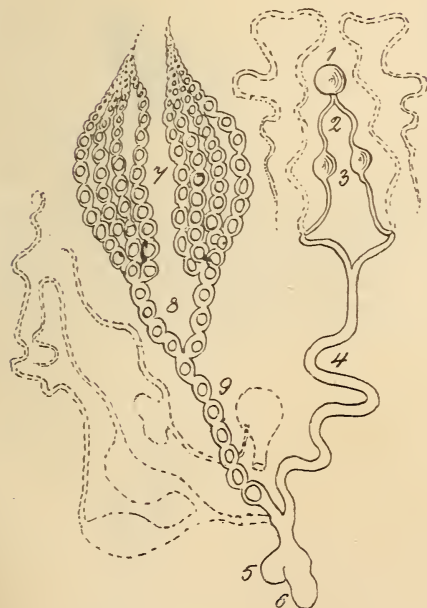


Textfig. 5.



Textfig. 5a.

Saturnia spini Schiff. (MAX STANDFUSS, 1898). 1, Testes; 2, Vasa deferentia, verkürzt; 3, Ductus ejaculatorius, verkürzt; 4, Penis, gut entwickelt; 5, kleine linke Valva; 6, rechte Valva, gut entwickelt; 7, Ovarien, verkümmert, mit einigen gut entwickelten und einigen verkümmerten Eiern; 8, Bursa copulatrix, verschlossen; 9, Ductus seminalis; 10, Receptaculum seminis.



Textfig. 6.



Textfig. 6a.

Melitaea didyma O. (FRIEDR. KLUG, 1829). 1, Testis; 2, Vasa deferentia; 3, Vesiculae seminales; 4, Ductus ejaculatorius; 5, linke Valva, verkürzt; 6, rechte Valva, gut entwickelt; 7, Ovarien mit beträchtlicher Menge von Eiern; 8, Oviducte; 9, Oviductus communis.

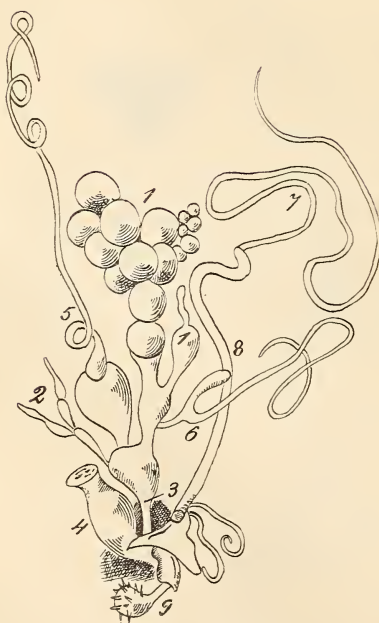


Textfig. 7.



Textfig. 7a.

Smerinthus populi L. (KARL WENKE, 1906). 1, linkes Ovar, gut entwickelt; 2, rechtes Ovar, rudimentär; 3, Testis ohne Sperma; 4, Vesiculae seminales, mit Fett umhüllt; 5, Vasa deferentia; 6, Glandulae accessoriae; 7, Fettkörper; 8, Oviductus communis mit sichtbarem Lumen am oralen Ende; 9, Bursa copulatrix; 10, Ductus seminalis; 11, flügelartige Erweiterung des Oviductus communis; 12, Ovipositor der linken Seite; 13, Valvae, gut entwickelt; 14, Penis, gut entwickelt; 15, Intestinum; 16, Anus.

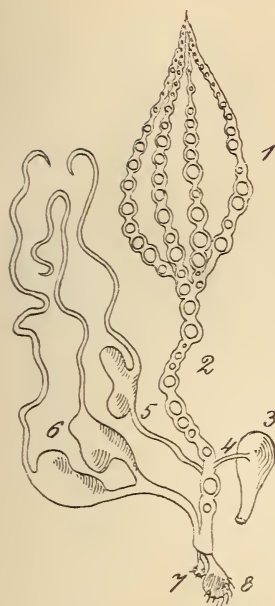


Textfig. 8.

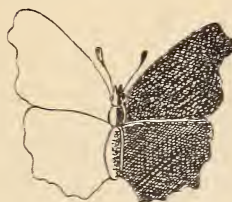


Textfig. 8a.

Smerinthus populi L. (A. GERSTÄCKER, 1867). 1, rechtes, 2, linkes Ovar, verkümmert; 3, Oviductus communis, verschlossen; 4, Bursa copulatrix, verschlossen; 5, (Receptaculum seminis?) Kittdrüse; 6, (Glandula mucosa?) Receptaculum seminis; 7, Glandula (mucosa) accessoria; 8, Ductus ejaculatorius; 9, Penis.

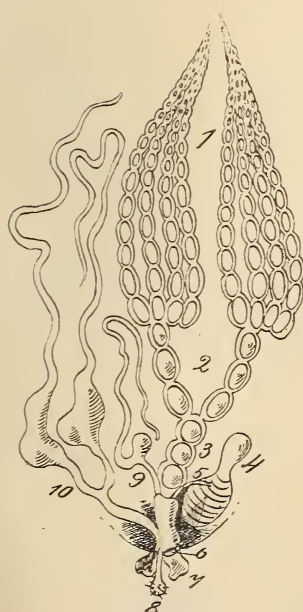


Textfig. 9.



Textfig. 9a.

Vanessa antiopa L. (OSK. SCHULTZ, 1898). 1, Ovar mit beträchtlicher Anzahl gut entwickelter und verkümmerter Eier; 2, Oviduct; 3, Bursa copulatrix; 4, Ductus seminalis; 5, Receptaculum seminis; 6, Kittdrüsen; 7, Penis, rudimentär; 8, rechte Valva.



Textfig. 10.



Textfig. 10a.

Smerinthus populi L. (OSK. SCHULTZ, 1898). 1, Ovarien; 2, Oviducte; 3, Oviductus communis; 4, Bursa copulatrix; 5, Ductus seminalis; 6, Mündung des Oviductus communis; 7, Valvae, verkümmert; 8, Penis; 9, Receptaculum seminis; 10, Kittdrüsen.

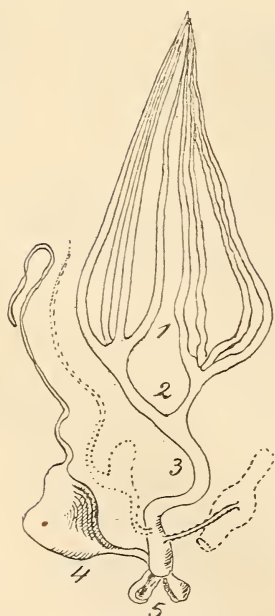


Textfig. 11.



Textfig. 11a.

Saturnia pavonia L. \times *spini* Schiff. (MAX STANDFUSS, 1898),
1, Ovarien mit 22 großen und kleinen, unregelmäßig verstreuten Eiern; 2, Oviducte; 3, Oviductus communis; 4, Bursa copulatrix; 5, Ductus seminalis; 6, Receptaculum seminis; 7, drei
Kittdrüsen; 8, Valvae; 9, Penis mit Scheide.

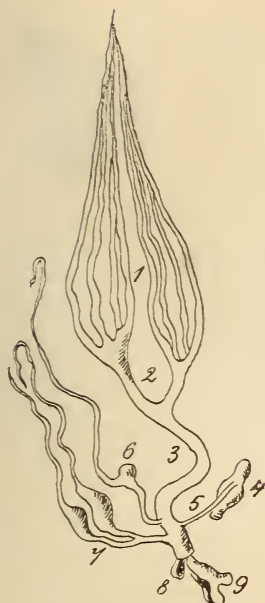


Textfig. 12.

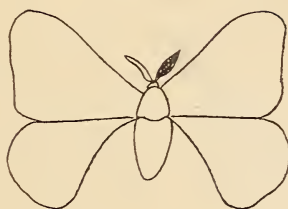


Textfig. 12a.

Saturnia pavonia L. \times *spini* Schiff. (MAX STANDFUSS, 1898).
1, Ovarien, verkümmert, eierleer; 2, Oviducte; 3, Oviductus communis; 4, nur eine Kittdrüse von doppelter Größe einer normalen; 5, verkümmerte, fast symmetrische Valvae.

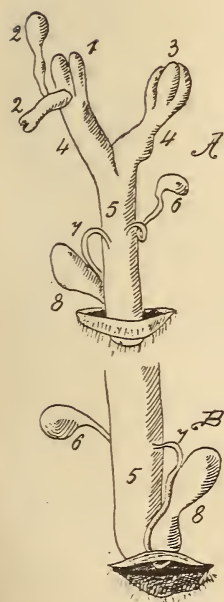


Textfig. 13.



Textfig. 13 a.

Saturnia pavonia L. \times *pyri* Schiff. (MAX STANDFUSS, 1898). 1, Ovarien, verkümmert und eierleer; 2, Oviducte; 3, Oviductus communis; 4, Bursa copulatrix, verkümmert; 5, Ductus seminalis; 6, Receptaculum seminis, verkümmert; 7, Kittdrüsen, verkümmert; 8, Rudiment der linken Valva; 9, rechte Valva, kräftig, aber mißgebildet.

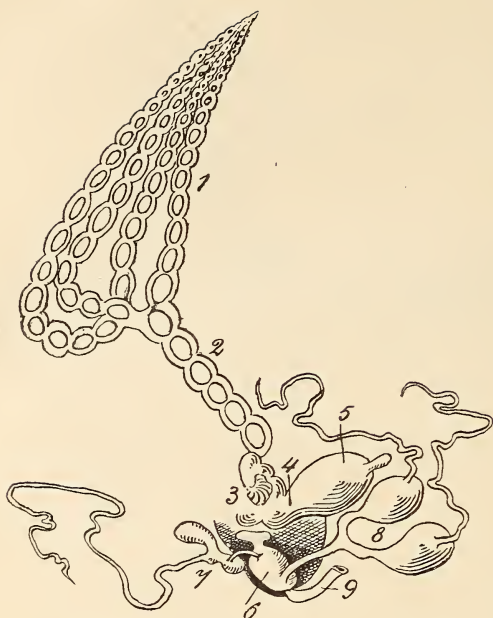


Textfig. 14.



Textfig. 14 a.

Gastropacha quercifolia L. (BERTKAU, 1888, 1889). 1, linkes Ovar, stark verkümmert; 2, Rudimente zweier Ovarialröhren; 3, rechtes Ovar, stark verkümmert; 4, Oviducte; 5, Oviductus communis, blind endend; 6, Receptaculum seminis; 7, Ductus seminalis; 8, Bursa copulatrix mit weitem Ostium (Spalte). A, von oben, B, von unten gesehen.



Textfig. 15.



Textfig. 15a.

Argynnis paphia L. (KARL WENKE, 1906). 1, linkes Ovar, gut entwickelt; 2, Oviduct (Tube, Trompete) mit sechs Eiern, mündend in 3, Corpus bursae copulatricis mit Clitoris; 4, Collum; 5, Caput bursae mit zipfelförmigem Anhang; 6, Rest des Oviductus communis, oral blind, caudal mit Ostium endend; 7, Receptaculum seminis, deformiert; 8, Kittdrüsen, gut entw.; 9, Intestinum.

Prüft man die Lepidopterenzwitter auf ihre Copulationsfähigkeit, so sieht man, daß die *Oeneria dispar* (OSK. SCHULTZ, 1897) nicht einmal als ♂ fungieren konnte, da die linke Valva verkürzt war und der Penis fehlte. Die *Smerinthus populi* (TETENS, 1891) hätte als ♂ und ♀ copulieren können; in letzterem Falle freilich erfolglos. Der *Dendrolimus fasciatella* (STADELMANN, 1897) fehlten Penis und Valvae, sie hätte im Besitz der Bursa nur als ♀ erfolglos copulieren können, da der Eierstock fehlte. Die *Gastropacha quercifolia* (SCHULTZ-RUDOLPHI, 1825) hätte bei dem gut ausgebildeten Penis trotz des Fehlens der Valvae vielleicht als ♂ fungieren können, oder auch als ♀, wenn man Nr. 9, Textfig. 4 als Bursa copulatrix ansprechen darf¹? Dieses Exemplar eröffnet mit dem Vorhandensein von Testis und Ovar die Reihe der sogenannten echten Zwitter und erfüllt die Postulate des strengsten Kritikers. Die von STANFUSS (1898) beschriebene *Saturnia spini* Schiff. ist von allen Hermaphroditen der vollkommenste, denn er weist ein Nebeneinander von männlichen und weiblichen Genitalorganen auf, das ihn als ♂ wie als ♀ voll und ganz qualifiziert; männliche und weibliche Copulationsorgane

¹ BERTKAU hielt Nr. 10 für eine solche.

waren bis auf die etwas kleinere linke Valva gut ausgebildet. Leider beschrieb FRIEDR. KLUG (1829) den Zwitter von *Melitaea didyma* so ungenau, daß man nur sagen kann, er hätte sich als ♂ gar nicht, als ♀ vielleicht führen können. Die *Smerinthus populi*¹ (K. WENKE, 1906) hätte sowohl als ♂, als auch als ♀ copulieren können, da Penis und Valvae, Bursa copulatrix und Ductus seminalis vorhanden waren. GERSTÄCKERS *Smerinthus populi* (1867) hätte beim Mangel der Valvae zur Not als ♂, aber nicht als ♀ fungieren können, da die Bursa copulatrix verschlossen war. Mit der zwittrigen *Vanessa antiopa* (OSK. SCHULTZ, 1898) schwindet immer mehr das männliche Element, das sich nur noch in teilweise oder ganz rudimentären Genitalibus externis geltend macht, um schließlich ganz zu verschwinden. Genannter Zwitter hätte wohl kaum als ♂, wohl aber als ♀ copulieren können; dasselbe gilt auch von der *Smerinthus populi* (OSK. SCHULTZ, 1898), bei der allerdings nur die Valven kümmerlich, der Penis aber normal war. Zum letzten Male tritt ein Penis mit Valven bei dem Hybriden von *Saturnia pavonia* L. × *spini* Schiff. (STANDFUSS, 1898) auf, der wohl als ♂ und ♀ copuliert hätte, im ersteren Falle ohne jeden Erfolg, da, wie bei den beiden vorher erwähnten Zwittern, keine Spur innerer männlicher Geschlechtsorgane vorhanden war. Der zweite Hybride von *Saturnia pavonia* L. × *spini* Schiff. (STANDFUSS, 1898) war von allen Lepidopterenzwittern entschieden der unfähigste, denn abgesehen von den völlig tauben Ovarialröhren und den rudimentären Valvae fehlten Penis und vielleicht auch Bursa copulatrix. Der hybride Zwitter von *Saturnia pavonia* L. × *pyri* Schiff. (STANDFUSS, 1898) konnte nur die Rolle des ♀ übernehmen; dasselbe gilt von der *Gastropacha quercifolia* (PH. BERTKAU, 1888/99) und der *Argynnis paphia* (K. WENKE, 1906). Eine Zusammenfassung der Betrachtungen ergibt, daß von fünfzehn Zwittern sieben bis neun als ♂, neun bis zehn als ♀ hätten fungieren können.

Männliche Sexualität herrscht bei drei Zwittern vor und zwar bei *Ocneria dispar* (OSK. SCHULTZ, 1897), die rein männlich ist, äußerlich aber eingesprengte weibliche Zeichnungen aufweist. Weibliche innere Organe treten dann bei *Smerinthus populi* (TETENS, 1891), mehr noch bei *Dendrolimus fasciatella* (STADELMANN, 1897) auf.

Männliche und weibliche Sexualität zu annähernd gleichen Teilen weisen unter fünfzehn fünf Zwitter auf, nämlich *Gastropacha*

¹ Die ausführliche Beschreibung dieses Zwitters folgt später in einer besonderen Arbeit.

quercifolia (SCHULTZ-RUDOLPHI, 1825), am vollkommensten aber *Saturnia spini* Schiff. (STANDFUSS, 1898), ferner auch *Melitaea didyma* (FRIEDR. KLUG, 1829), *Smerinthus populi* (K. WENKE, 1906) und *Smerinthus populi* (GERSTÄCKER, 1867).

Weibliche Sexualität herrscht bei sechs Zwittern vor (also noch einmal so stark vorherrschend wie die männliche). Die überwiegende Zahl von Lepidopterenzwittern mit vorherrschend inneren weiblichen Sexualcharakteren erklärt die Behauptung, welche A. SEITZ aussprach: »Doch übernehmen sie nach den bisher gemachten Beobachtungen nur die Funktion von Weibchen.« Nicht als ob vorwiegend männliche Zwitter unfähig wären zu copulieren, sondern weil sie in der Minderzahl sind, wurde eine Copula mit Weibchen noch nicht beobachtet, möchte ich berichtigend hinzufügen.

Fremdbefruchtungsfähigkeit wäre anzunehmen bei *Vanessa antiopa* (OSK. SCHULTZ, 1898), vor allem bei *Smerinthus populi* (OSK. SCHULTZ, 1898), dann auch bei *Saturnia pavonia-spini* (STANDFUSS, 1898) mit dem eierhaltigen Ovar. Vielleicht wäre auch *Argynnis paphia* (K. WENKE, 1906) befruchtungsfähig gewesen. Die Befruchtungsfähigkeit dieses Zwitter war nicht vollkommen unmöglich, denn die in die Bursa copulatrix durch die Spermatophoren eingebrachten Spermatozoen können sicherlich eine geraume Zeit lebensfähig bleiben, um auf direktem Wege die Eier des mit der Bursa in Contact getretenen Oviductes zu befruchten.

Selbstbefruchtung wäre bei *Gastropacha quercifolia* (SCHULTZ-RUDOLPHI, 1825) und *Saturnia spini* (STANDFUSS, 1898) nicht ausgeschlossen, aber sehr unwahrscheinlich. Am leichtesten aber hätte sich *Melitaea didyma* (FRIEDR. KLUG, 1829) selbst befruchten können. SCOPOLI behauptet von seiner im Jahre 1777 entdeckten *Gastropacha pini* mit seinem Gewährsmann PILLER, daß die aus den gelegten Eiern hervorgegangenen Raupen durch Selbstbefruchtung entstanden seien, indem das hervorgestreckte Copulationsorgan die Eier der weiblichen Seite befruchtet haben soll. LACORDAIRE bestreitet das und glaubt, daß durch unmittelbaren Zusammenhang des Vas deferens mit dem Oviduct eine Befruchtung der Eier im Innern des Körpers bewerkstelligt worden sei.

Was die sexuelle Impotenz betrifft, könnte man eine solche beinahe bei *Ocneria dispar* (OSK. SCHULTZ, 1897) annehmen, wenn das Vorhandensein des Penis ein unbedingtes Erfordernis ist; dasselbe gilt von STADELMANN'S *Dendrolimus fasciatella* und KLUG'S *Melitaea didyma*. Der Zwitter von *Smerinthus populi* (K. WENKE, 1906) ist

vielleicht impotent. Sexuell völlig untauglich waren sicherlich die eierlose *Saturnia pavonia* \times *spini* und *Saturnia pavonia* \times *pyri* (STANDFUSS, 1898). Bedingungsweise impotent wäre vielleicht auch der Zwitter von *Argynnis paphia* (K. WENKE, 1906). Die Zusammenfassung ergibt, daß zwei bis sieben Zwitter impotent wären. Dazu möchte ich bemerken, daß der Hoden nur in einem einzigen Falle auf seinen Inhalt untersucht wurde, somit die obige Zahl eher zu niedrig, als zu hoch ist.

Die Bursa copulatrix ist bei den bisher untersuchten Lepidopterenzwittern das am konstantesten auftretende Organ. Von fünfzehn Zwittern kam es bei einem einzigen [*Ocneria dispar* (OSK. SCHULTZ, 1897)] entschieden nicht vor, bei drei Individuen ist es nicht ganz sicher als vorhanden anzunehmen. Diese interessante Tatsache ist ein weiterer Grund, weshalb man bisher nur als σ copulierende Zwitter sah. Verschllossen war die Bursa nur bei GERSTÄCKERS *Smerinthus populi* (1867).

Ein Receptaculum seminis kommt unter fünfzehn Zwittern bei zehn bis zwölf Individuen vor; es fehlte der *Ocneria dispar* (OSK. SCHULTZ, 1897), wahrscheinlich auch der *Gastropacha quercifolia* (SCHULTZ-RUDOLPHI, 1825), ferner auch *Smerinthus populi* (K. WENKE, 1906).

Die Kittdrüsen sind beim Aufbau der Zwitteranatomie recht verschieden gebildet worden. In der Tat sind sie ja auch jenes Organ, welches, abgesehen von den Duftdrüsen, im Geschlechtsleben die kleinste Rolle spielt und werden phylogenetisch das zuletzt erworbene sein. Im Leben des Einzeltieres treten sie zuletzt in Tätigkeit und sind oft selbst bei gut entwickelten (gefüllten) Eierstöcken des σ noch klein und schlaff, entwickeln sich aber bei Eintritt der Eier in die Oviducte rasch. Von den fünfzehn Zwittern besaßen acht bis zehn Exemplare Kittdrüsen. Drei Hermaphroditen, *Gastropacha quercifolia* (SCHULTZ-RUDOLPHI 1825)¹, *Smerinthus populi* (GERSTÄCKER, 1867) und die eierlose *Saturnia pavonia* \times *spini* (STANDFUSS, 1898) hatten nur eine, letztere dafür aber um so größere, wohl aus zweien verschmolzene Kittdrüse. Die eiertragende *Saturnia pavonia* \times *spini* (STANDFUSS, 1898) besaß sogar drei Kittdrüsen. Verkümmert waren sie wie auch alle andern Organe bei *Saturnia*

¹ GERSTÄCKER hielt die Kittdrüse für ein Samengefäß, BERKKAU für eine Bursa copulatrix; aber die Lage des Organs, seine »durchsichtige grüne Flüssigkeit«, die beiden, sich vereinigenden Schläuche charakterisieren es hinlänglich.

paronia × *pyri* (STANDFUSS, 1898). Kittdrüsen von normaler Größe und Form zeigen *Vanessa antiopa* (OSK. SCHULTZ, 1898), *Smerinthus populi* (OSK. SCHULTZ, 1898) und *Argynnis paphia* (K. WENKE, 1906). Wahrscheinlich besaßen auch *Saturnia spini* (STANDFUSS, 1898) und *Melitaea didyma* (FRIEDR. KLUG, 1829) ein Paar Kittdrüsen.

Ovarien trugen von fünfzehn Zwittern zwölf Exemplare, was im Vergleich zu den vorhandenen sieben Testes eine sehr hohe Zahl ist. Zwei Hermaphroditen besaßen eierleere Ovarien: *Saturnia paronia* × *spini* und *Sa. p.* × *pyri* (STANDFUSS, 1898). Ganz rudimentär waren jene der *Gastropacha quercifolia* (BERTKAU, 1888/89), stark verkümmert bei *Smerinthus populi* (GERSTÄCKER, 1867). Nur ein einziges Ovar fand sich bei drei Hermaphroditen: *Gastropacha quercifolia* (SCHULTZ-RUDOLPHI, 1825), *Vanessa antiopa* (OSK. SCHULTZ, 1898) und *Argynnis paphia* (K. WENKE, 1906). Ein entwickeltes und ein rudimentäres Ovar zeigte *Smerinthus populi* (K. WENKE, 1906), während zwei etwas verkümmerte Eierstücke *Saturnia spini* (STANDFUSS, 1898) besaß. Völlig entwickelte beide Ovarien mit Eiern hatten *Melitaea didyma* (FRIEDR. KLUG, 1829), *Smerinthus populi* (OSK. SCHULTZ, 1898) und der eine der beiden Hybriden von *Saturnia paronia* × *spini* (STANDFUSS, 1898).

Testes besaßen von fünfzehn Zwittern sieben, und zwar: *Ocneria dispar* (OSK. SCHULTZ, 1897), *Smerinthus populi* (TETENS, 1891), *Dendrolimus fasciatella* (STADELMANN, 1897), *Gastropacha quercifolia* (SCHULTZ-RUDOLPHI, 1825), *Saturnia spini* (STANDFUSS, 1898), *Melitaea didyma* (FRIEDR. KLUG, 1829) und *Smerinthus populi* (K. WENKE, 1906).

Vasa deferentia waren überall nachweisbar, wo Testes existierten (in sieben unter fünfzehn Fällen), das eine Vas deferens fehlte nur bei *Gastropacha quercifolia* (SCHULTZ-RUDOLPHI, 1825).

Ein Ductus ejaculatorius fand sich in sieben Fällen. Dieses Organ war nicht ganz so wie die Vasa deferentia an das Vorhandensein des Testis geknüpft, denn *Smerinthus populi* (K. WENKE, 1906) besaß wohl einen Hoden und die beiden Vesiculae seminales nebst Vasa deferentia usw., aber nur das äußerste Ende des Ductus ejaculatorius in den Penis übergehend. Die Existenz des Ductus ejaculatorius bei fehlendem Testis zeigte *Smerinthus populi* (GERSTÄCKER, 1867).

Accessorische Drüsen traten, analog den Kittdrüsen des ♀ weniger konstant auf; sie fanden sich in sechs bis acht Fällen, und zwar in der Zweizahl bei *Ocneria dispar* (OSK. SCHULTZ 1897), *Smerinthus populi* (TETENS, 1891), *Gastropacha quercifolia* (SCHULTZ-RUDOLPHI, 1825) und *Smerinthus populi* (K. WENKE, 1906). Nur

eine accessorische Drüse besitzen *Dendrolimus fasciatella* (STADELMANN, 1897) und *Smerinthus populi* (GERSTÄCKER, 1867).

Sexuelle Zwischenstufen oder Sexualvarianten kommen auch bei Lepidopteren vor — das lehren die anatomisch untersuchten Fälle der Zwitter dieser Ordnung des Tierreichs. Sie geben einen Begriff von der außerordentlichen Mannigfaltigkeit der Kombinationen, mit welchen die beiden Sexualelemente in die Erscheinung treten und jeder Bemühung, sie in ein festes System zu zwingen, spotten. Ein Blick auf die Anatomie der Hermaphroditen zeigt die verschiedensten Übergänge von männlicher zu weiblicher Sexualität, deren Kenntnis mit dem Fortschritte der Wissenschaft wächst.

Ein Vergleich der inneren mit der äußeren Anatomie beweist die interessante Tatsache, daß die Topographie äußerer Geschlechtsmerkmale doch im großen und ganzen jener der inneren Sexualorgane entspricht, freilich nicht unbedingt und nicht in allen Fällen. Der beste Beweis für letztere Behauptung ist die hochinteressante Anatomie der *Smerinthus populi* (K. WENKE, 1906), welche bei äußerlich genauer Halbierung in eine links weibliche, rechts männliche Hälfte (das Abdominalende ausgenommen) eine merkwürdige doppelte Wechselfolge weiblicher und männlicher Sexualität der Reproduktionsorgane kennzeichnet. Bei der *Vanessa antiopa* (OSK. SCHULTZ, 1898) fehlte jede Spur innerer männlicher Sexualorgane, obgleich die äußere rechte Hälfte männlich war. *Smerinthus populi* (OSK. SCHULTZ, 1898) besaß zwei männliche Fühler und einen männlichen linken Vorderflügel, *Gastropacha quercifolia* (BERTKAU, 1888/89) trug einen männlichen rechten Fühler und rechts fast rein männliche Flügel, *Argynnis paphia* (K. WENKE, 1906) war rechterseits ganz männlich, und es zeigte sich bei keinem der erwähnten Exemplare innerlich ein männliches Organ. STANDFUSS (1898) sagt: »Es muß betont werden, daß bisher nur solche Individuen von Lepidopteren, welche in ihrem Äußeren eine ganz scharfe, durchgehende Scheidung in eine durchweg weibliche und eine durchweg männliche Hälfte aufwiesen, gleichzeitig ein Nebeneinander der Keimdrüsen beider Geschlechter, wenn auch des einen oder beider in unvollkommener Ausbildung, bei der anatomischen Untersuchung ergeben haben.« Diese Behauptung wird für die Dauer kaum ihre Gültigkeit bewahren, denn schon die *Vanessa antiopa* (OSK. SCHULTZ, 1898) war beinahe ganz scharf und durchgehend, d. h. nach der dorsalen und ventralen Mittellinie in eine männliche und weibliche Hälfte geschieden, ohne ein inneres männliches Sexualorgan zu haben; das-

selbe gilt von *Argynnis paphia* (K. WENKE, 1906), deren scharfe Sonderung erst auf der Ventralseite nachließ, während *Smerinthus populi* (K. WENKE, 1906) ein zweimal abwechselndes Hintereinander von Keimdrüsen beider Geschlechter besaß. Keinesfalls kann folgende Behauptung desselben Autors aufrecht erhalten werden, die da sagt: »Verkümmert und atrophisch zeigten sich auch bei allen übrigen bisher anatomisch untersuchten hermaphroditischen Lepidopteren die weiblichen Keimdrüsen, während die männlichen der normalen Verfassung viel näher kamen, oder diese sogar vollständig erreichten«. Die *Melitaea didyma* (FRIEDR. KLUG, 1829) besaß »Eierstöcke mit einer beträchtlichen Menge hellgrüner Eier« und *Smerinthus populi* (OSK. SCHULTZ, 1898) wies eine weibliche Anatomie auf, wie sie vollkommener kaum gedacht werden kann. Sonderbarerweise bespricht OSKAR SCHULTZ auf den ersten drei Seiten die in demselben Jahre (1898) erschienene Arbeit von MAX STANDFUSS, ohne auf die grundverschiedenen Ergebnisse seiner Untersuchungen hinzuweisen. Interessant ist die Correlation zwischen Fühlern und Haftorganen (Valven), die STANDFUSS bei seinen vier Saturnien fand: »Bei Symmetrie der Fühler, symmetrische Entwicklung der Haftorgane, bei Asymmetrie asymmetrische Ausbildung, d. h. dem in männlicher Entwicklungsrichtung größeren Fühler entsprechend, auf der gleichen Seite eine stärker entwickelte männliche Greifzange.« Dieser Satz gilt jedoch ausschließlich für seine vier *Saturnia*-Zwitter und ist auf keinen Fall zu verallgemeinern.

Neigen die Lepidopteren mehr zur Zwitterbildung als andre Tiere? Nein, denn das sporadische Auftreten von Hermaphroditen kommt höchstwahrscheinlich bei allen gonochoristischen Lebewesen (auch bei Pflanzen) vor, hat sich aber oft infolge geringer oder ganz fehlender Prägnanz der Geschlechtsunterschiede unsrer Beachtung entzogen. Wir stehen erst am Anfange eingehender Untersuchungen dieser Frage. Das lehrt die Medizin, welche erst in allerneuester Zeit nachwies, daß Fälle von sogenanntem Pseudohermaphroditismus beim Menschen durchaus nicht so selten sind. FRANZ VON NEUGEBAUER sammelte über 1000 Fälle. Den mikroskopischen Nachweis eines Ovotestis lieferte SALÉN »Hermaphroditismus verus unilateralis beim Menschen« (1900), ferner GARRÉ »Fall von echtem Hermaphroditismus beim Menschen« (1903) und L. PICK, »Über Neubildungen am Genitale bei Zwittern« (1905), der einen Hoden neben weiblichen inneren und äußeren Genitalien konstatierte. OUDEMANS (1898) sagt: »Ob nun in dieser Ordnung (Lepidopteren) der Prozent-

satz (an Zwittern) wirklich höher ist als anderswo, ist sehr fraglich; ich glaube es nicht, sondern vermute vielmehr, daß dabei die ungeheure Zahl von Lepidopteren, die alljährlich in die Hände der Tausende von Sammlern gerät, zu berücksichtigen ist, wobei die oft sehr auffallenden sekundären Geschlechtsmerkmale der Falter das Entdecken gynandromorpher Stücke erleichtert. Doch scheint die Schätzung (SPEYER, FREY), daß unter 100 000 normalen Lepidopteren zwei bis drei gynandromorphe Exemplare sich vorfinden, eher zu hoch, als zu niedrig berechnet zu sein.«

Welche Lepidopteren-species neigt mehr zur Zwitterbildung? Bei häufigeren und geschlechtlich wohldifferenzierten Arten treten Fälle von sporadischem Hermaphroditismus weit häufiger auf, weil solche Tiere, sowie OUDEMANS ganz richtig bemerkt, sofort auffallen; man denke nur an *Oeneria dispar* mit den kleinen braunen, buschig fühlrigen Männchen und den hellgefärbten großen Weibchen, ferner *Pieris cardamines*, dessen halbe Vorderflügel beim ♂ rot sind, beim ♀ nicht, oder gar wie der bekannte kuriose Zwitter einer *Formica sanguinea* im Berliner Museum für Naturkunde, dessen linke Hälfte flügeltragend, einem ♀, die rechte flügellose aber einem Arbeiter angehört. Auch die relative Individuenzahl und die Größe der Tiere spielt hierbei eine wichtige Rolle, denn es ist nicht gleich, ob ich an einem Exkursionstage 50 oder nur 5 Exemplare einer Species zu Gesicht bekomme, ferner ob es auffällige, oder unscheinbare Individuen sind, ob der paläarktischen Fauna angehörend, oder nicht. Wesentlich ist es, ob eine Insektenart vorzugsweise nachts, oder mehr bei Tage fliegt. Eine Betrachtung der Statistik beobachteter Lepidopteren-zwitter führt fast zur Annahme, daß manche Falterarten mehr zum Hermaphroditismus neigen. Ich entnehme der Zusammenstellung von OSKAR SCHULTZ (1898/99) folgende Zahlen:

Zwitter paläarktischer Makrolepidopteren:

Rhopalocera: 85 Arten mit 366 Exemplaren.

Sphinges: 16 » » 106 »

Bombyces: 59 » » 353 »

Noctuae: 17 » » 21 »

Geometrae: 34 » » 63 »

Summa: 211 Arten mit 909 Exemplaren.

Davon entfallen auf:

Smerinthus populi L. 67 Exempl. *Rhodocera rhamni* L. 40 Exempl.

Saturnia pavonia L. 51 Exempl. *Rhodocera cleopatra* L. 34 Exempl.

Anthocharis cardamines L. 33 Expl. *Ocneria dispar* L. 23 Exempl.
Argynnis paphia L. 33 Exempl. *Bupalus piniarius* L. 16 Exempl.
Lasiocampa pini L. 29 Exempl. *Lasiocampa fasciatella*, ab. *excel-*
lycaena icarus Rtb. 28 Exempl. *lens* L. 15 Exempl.
Bombyx quercus L. 24 Exempl. *Limenitis populi* L. 13 Exempl.

Die von OSK. SCHULTZ (1898/99) angegebene Zahl von 33 *Argynnis paphia*-Zwittern hat sich seit 6 Jahren auf 54 erhöht, so daß man das Tausend aller Makrolepidopterenzwitter als überschritten betrachten darf.

Summarische Übersicht der *Argynnis paphia*-Zwitter.

♂+		+	Gemischt		Ohne Angabe des Geschlechts
FALLOU	SPEYER	ALLIS	BARRETT	(2 Stck.)	RÜHL (7 Stck.)
HANSCHMANN	TEICH	ALTUM	HÜBNER		O. SCHULTZ
HEIL	THIELE	GHILIANI	WISKOTT		(7 Stck.)
HÖRNLEIN	URWICK	KNATZ			SILBERMANN
JOANNIS	VOSSELER	OCHSENHEI-			
KNATZ	WEIR	RÖHER [MER			
KREYE	K. WENKE	SPEYER			
	(2 Stck.)	K. WENKE			
RÜHL	WILLIAMS	(2 Stck.)			
O. SCHULTZ	WISKOTT	WESMAEL			
(3 Stck.)	(2 Stck.)	WISKOTT			
		(3 Stck.)			
Sa.	22	13	4		15
Zusammen 54.					

Interessant ist es, daß gerade durch gynandromorphe Individuen von *Argynnis paphia* L., die auf einer Seite männliche, auf der andern weibliche Flügel besaßen, die ♂ und ♀ sicher als zu dieser Art gehörig erkannt wurden. Die Artidentifizierung männlicher und weiblicher Lepidopteren ist mitunter nicht leicht. Ich erinnere dabei an *Papilio nicanor*, welche Species zwei verschieden gefärbte ♀ besitzt. *Papilio memnon* hat drei, *P. agenor* sogar fünf verschieden gefärbte ♀. Trotz mancher Bedenken will es mir scheinen, als ob gewisse Insektenarten mehr zum Hermaphroditismus neigten als andre, als ob die geschlechtsbestimmenden Faktoren oscillierten. Damit berührt sich auch die vielumstrittene Frage nach

Ursachen und Entstehung des Zwittertums.

Sie hat, sagt GERSTÄCKER, die Entomologen wiederholt beschäftigt; SCHÄFFER warf sie auf. SCOPOLI glaubte an die Einspinnung zweier

Raupen in einem Kokon. Diese Unwahrscheinlichkeit leuchtete schon OCHSENHEIMER ein, der alles als Mißgeburten bezeichnete und ihre Entstehung aus der Vereinigung zweier verschiedener Keime herleitete und schon ganz richtig die Zwitternatur bereits der Raupe und Puppe vindizierte. An die frühe Vereinigung glaubte auch LACORDAIRE. J. GEOFFROY SAINT HILAIRE, RUDOLPHI und GERSTÄCKER schreiben die Prädisposition für einen Hermaphroditen bereits dem Embryo zu, zumal die Larve der Lepidopteren bereits männliche und weibliche Geschlechtsorgane erkennen läßt. »Sollte selbst der Nachweis von der ersten Anlage halb männlicher, halb weiblicher Organe bei dem noch im Ei eingeschlossenen Embryo geführt worden sein, so würde uns das ultimum agens für die Hervorbringung beider trotzdem verborgen bleiben und die Hypothese eines vitium primae conformationis immer wieder an die Stelle wirklicher Erkenntnis treten müssen. Für die Entstehung der Bienenzwitter hat v. SIEBOLD mit Glück die partielle Befruchtung des Eidotters durch eine ungenügende Anzahl von Spermatozoen hypothetisch hinzustellen versucht. Die bei der ersten Anlage andrer Arthropodenzwitter obwaltenden Umstände entziehen sich dagegen bis jetzt vollständig unsern Vorstellungen.« BERTKAU (1889) sagt: »Über die Ursachen der Zwitterbildungen sind zwei annehmbare Vermutungen aufgestellt worden, die aber, wie sie nur für ganz bestimmte Fälle aufgestellt sind, auch nur eine beschränkte Zulässigkeit haben.« BERTKAU führt nun die erwähnte Hypothese SIEBOLDS an und sagt: »Sie muß aber natürlich auf die Fälle beschränkt bleiben, in denen es sich um Insekten handelt, bei denen Parthenogenesis mit Arrhenotokie vorkommt, und so möchte für die verhältnismäßig zahlreichen Fälle von Zwittern, unter den Bienen, Ameisen, Schlupf- und Blattwespen jene Erklärung Gültigkeit haben. Sie aber auch auf die Schmetterlinge auszudehnen, wie PACKARD es tat, geht so lange nicht an, als wir nicht bei diesen die Bedingungen kennen, welche die Entwicklung eines Eies zu einem männlichen, oder weiblichen Individuum veranlassen, bzw. so lange wir nicht wissen, ob bei ihnen auch Arrhenotokie oder Telytokie vorkommt.« Die Krüppeltheorie BERTKAUS und GERSTÄCKERS wurde bereits von TETENS widerlegt, während ich jene von STANDFUSS, die nur auf die weibliche Sexualität der Zwitter ausgedehnt wurde, bereits oben zurückgewiesen habe. Interessant sind folgende Bemerkungen BERTKAUS (1888/89): »Von SCHEVEN hatte mit seiner Frage vollkommen Recht, ob die Vereinigung männlicher und weiblicher Charaktere bei den sogenannten Insekten- und besonders bei den Schmetter-

lingszwittern nicht bloß eine äußerliche sei, und ob nicht die Geschlechtsorgane nur einem Geschlechte angehörten. Unsre *Gastropacha* klärt die Ansichten über den Einfluß der Geschlechtsdrüsen auf die sekundären Geschlechtsmerkmale, bzw. die Behauptung DARWINS von dem Vorhandensein latenter männlicher Merkmale beim ♀ und latenter weiblicher Merkmale beim ♂. Den Einfluß der zur Reife gelangenden Geschlechtsdrüsen auf die sekundären Geschlechtscharaktere haben wir dann nicht sowohl in der Ausbildung des dem betreffenden Geschlecht zukommenden, als vielmehr in der Unterdrückung der dem andern Geschlecht eigentümlichen sekundären Geschlechtsmerkmale zu sehen. Hier, wo die weiblichen Geschlechtsdrüsen vollkommen verkümmert waren, konnten sie auch die Entfaltung der männlichen sekundären Geschlechtscharaktere nicht hintanhaltend. Aus dem Typus der Wirbeltiere sind ähnliche Beispiele auch schon bekannt: Hirschkühe und Ricken mit Geweihen, Hennen mit Hahnenfedern usw. Unter den Insektenzwittern mögen namentlich die sogenannten gemischten Zwitter und unter den halbierten Zwittern diejenigen, bei denen der Hinterleib die Merkmale nur des einen Geschlechts trägt, weitere Belege für unsre Ansicht enthalten.* Unerklärt bleibt dabei immer das »Wie« und »Warum« der Hemmung eines der beiden geschlechtsbestimmenden Faktoren. Warum und wie halten sich die miteinander ringenden Kräfte annähernd das Gleichgewicht, so daß die Resultante dieses Kräftepaares als Produkt ein Zwitterwesen ergibt? Vielleicht gründet sich das relativ häufige Vorkommen von halbierten Zwittern auf die frühere oder noch vorhandene Bilateralität der Keimdrüsenanlage. Es wäre möglich, daß die Gonade einer Seite in ihrer Entwicklung gestört wird, oder letztere ganz unterbleibt, so daß dann innerlich nichts von Geschlechtsorganen auf dieser Seite zu finden ist. Das Resultat wäre dann beispielsweise bei meiner *Argynnis*, die innen (links) rein weiblich war, ein völliges Fehlen weiblicher Organe rechterseits und das sofortige Überwiegen schlummernder männlicher sekundärer Charaktere, d. h. Auftreten männlicher Flügel usw. auf eben dieser Seite, wie es tatsächlich der Fall war. STANDFUSS (1898) sagt: »Auf eine embryonal in dem Kerfindividuum vorhandene Doppelanlage, welche die Fähigkeit in sich schloß, durch Entwicklung der einen oder der andern Hälfte dieser Anlage entweder eine männliche, oder eine weibliche Keimdrüse zur Entfaltung zu bringen, können die hermaphroditischen Bildungen bei den Insekten auch nicht zurück-

geführt werden. Soweit man ihre Entwicklungsgeschichte kennt, ist von einer solchen Doppelanlage nichts nachweisbar, und normaler Hermaphroditismus, wie er sich in mehreren andern Tierordnungen findet, nirgends vorhanden.« Dagegen sprechen die Untersuchungen, die RICH. HEYMONS machte und 1890 unter dem Titel: »Über die hermaphroditische Anlage der Sexualdrüsen beim ♂ von *Phyllodromia germanica*« veröffentlichte. Hier heißt es: »In manchen Fällen läßt sich aber auch eine Weiterentwicklung der kugeligen Gebilde (im Hoden) nachweisen, die dann ähnlich wie bei der Genitalanlage des ♀ verläuft und sogar zur Entstehung von rudimentären Eiröhren, oder selbst zur Anlage von Eiern führt.«

»Hybridation«, sagt Standfuß, »bewirkt ganz handgreifliche Störungen in der normalen Entwicklung der männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte.« Unter den abgeleiteten Hybriden traten ihm von 282 Individuen 27 gynandromorphe auf, die sich auf 20 verschiedene Bruten verteilen. Unter 2000 erzeugten primären Hybriden erhielt er nur ein gynandromorphes Exemplar. »Unzweifelhaft ist also der Prozentsatz an Gynandromorphismen unter den primären Bastarden ein verschwindender im Vergleich zu dem unter den abgeleiteten. Immerhin ist er wohl relativ höher als unter Individuen von genuiner Herkunft, was wir im Auge behalten müssen.«

Kastration an Raupen führte OUDEMANS (1898) aus und untersuchte dann die Falter. »Als Resultate ergaben sich bei ein und demselben Individuum entweder gemischte Gynandromorphen, bei welchem männliche und weibliche Charaktere an verschiedenen Stellen auftraten, oder halbierte Gynandromorphen, welche die Geschlechtsmerkmale je auf einer Hälfte lokalisiert zeigen. Bei letzteren sind nicht selten auch die Copulationsorgane halbiert.«

Ursachen der Verlagerung innerer Organe, wie sie meine *Argynnis paphia* zeigt, können kaum durch die Keimblattlehre erklärt werden. Aus welchem Grunde sich der Eierstock mit dem Oviduct an die Bursa copulatrix fixierte, die doch ectodermaler Herkunft ist, bleibt danach unerklärlich. Näher liegt es, diese Erscheinung auf Druck und Pressungen zurückzuführen, denn die voluminösen weiblichen Organe, vor allem die Eier zur Legeperiode, beanspruchen nicht wenig Raum, so daß das chitinöse und wenig nachgiebige Körperintegument sämtliche Organe des Abdomens preßt und zwängt. Ich fand bei weiblichen Faltern nicht selten das Receptaculum seminis derart zwischen die beiden Kittdrüsen gedrängt, daß

von ihm kaum noch etwas zu sehen war. Auch zeigten die Eier häufig Kanten und eckige Formen als Folgen des Druckes¹. Nur die elastische Bursa copulatrix behielt ihre Form und damit ihren Hohlraum zur Aufnahme der Spermatophorenkeulen stets unverändert.

Eine nicht minder wichtige, vielleicht die am schwierigsten zu beantwortende Frage ist die nach der Priorität des Hermaphroditismus bzw. des Gonochorismus. Über diese Fundamentalfrage gehen die Meinungen der Forscher weit auseinander. Zu jenen, die den Hermaphroditismus für primär halten, gehört GEGENBAUR (1870). Er sagt: »Das Verhalten der eier- und samenbereitenden Organe zueinander zeigt sich sehr verschiedenartig und muß gleichfalls vom Standpunkte der Differenzierung aus beurteilt werden. Wir sehen nämlich, daß in den unteren Abteilungen beiderlei Geschlechtsorgane miteinander vereinigt sind . . . Mit einer Verteilung von beiderlei Organen auf verschiedene Individuen vollzieht sich die geschlechtliche Differenzierung . . . Wenn der hermaphroditische Zustand als der niedrige anzusehen ist, so wird die geschlechtliche Trennung von ihm aus abzuleiten sein. Diese Änderung erfolgt durch Verkümmerung des einen, oder des andern Apparates, so daß Zwitterbildung für die Trennung der Geschlechter die Unterlage abgibt. Diese Differenzierung durch einseitige Rückbildung muß für die verschiedenen Ausbildungszustände statuiert werden, so daß sie nicht bloß für an sich niederstehende Organe auftritt. Die Entwicklung zeigt nämlich, daß auch an sehr hoch sich ausbildenden Apparaten eine primitive Vereinigung der Geschlechtsorgane existiert, und daß das Individuum auf einem gewissen Entwicklungsstadium hermaphroditische Bildung darstellt.«

In demselben Sinne spricht HAECKEL² von der »hochwichtigen Erkenntnis, daß das älteste und ursprünglichste Geschlechtsverhältnis die Zwitterbildung war, und daß aus dieser erst sekundär (durch Arbeitsteilung) die Geschlechtstrennung hervorging. Die Zwitterbildung ist bei den niederen Tieren der verschiedensten Gruppen vorherrschend, . . . auch alle älteren wirbellosen Vorfahren des Menschen, von den Gasträden bis zu den Chordoniern aufwärts, werden Zwitter gewesen sein. Ein hochwichtiges Zeugnis liefert die merkwürdige, erst vor wenigen Jahren durch WALDEYERS Untersuchungen festgestellte Tatsache, daß auch bei den Wirbeltieren, beim Menschen

¹ Bei allseitig (gleichem?) Druck sechsseitige Prismen, wie Bienenwabenzellen.

² ERNST HAECKEL, Anthropogenie. 1874. S. 657.

ebenso wie bei den übrigen Vertebraten, die ursprüngliche Anlage der Geschlechtsorgane hermaphroditisch ist«.

In gleicher Weise äußert sich CLAUS¹: »Die einfachste und ursprünglichste Form des Auftretens von Geschlechtsorganen ist die hermaphroditische... Wir finden den Hermaphroditismus in allen Tierkreisen, besonders aber in den niederen, und zwar erscheinen vorzugsweise langsam bewegliche (Land- sowie kriechende Wasserschnecken, Opisthobranchien, Turbellarien, Hirudineen, Oligochäten) oder vereinzelt auftretende Parasiten (Cestoden, Trematoden) oder festgeheftete Tiere (Austern, Cirripeden, Bryozoen, Tunicaten) hermaphroditisch... Physiologisch führt die zu verschiedenen Zeiten eintretende Reife von Sperma und Eiern mancher Zwitter, wie Gastropoden und Salpen bereits zur Trennung der Geschlechter und geht morphologisch bei einseitiger Ausbildung der einen Art von Geschlechtsorganen unter gleichzeitiger Verkümmern der andern in dieselbe über (*Distomum filicollae* und *haematobium*), in welchem Falle nicht selten Spuren einer hermaphroditischen Anlage zurückbleiben, wie solche auch an den Ausführungsgängen der Geschlechtsorgane bei den Vertebraten nachweisbar sind. Bei den Amphibien und höheren Vertebraten finden sich männliche und weibliche Leitungswege, welche sich sekundär aus dem Urnierengang entwickeln, in jedem Individuum angelegt. Der Oviduct (MÜLLERScher Gang) bildet sich beim Männchen bis auf schwache Reste zurück, während umgekehrt der Samenleiter (WOLFFScher Gang) im weiblichen Geschlecht verkümmert, oder wie bei den Amphibien als Leitungsgang des Harnsecretes Verwendung findet.«

Gegen diese eben angeführten Anschauungen, die von allen Forschern als angenommen galten, erhob, wie Fritz MÜLLER (1885) erwähnte, zum ersten Male bereits im Jahre 1845 STEENSTRUP² Einspruch (Übersetzung S. 10 u. 11): »Gegen diese hier kurz geäußerten Betrachtungen darf man nicht wie gewöhnlich einwenden, was man bei allzuvielen Gelegenheiten angeführt und beinahe ebenso oft mißverstanden hat, daß die Natur in einem beständigen, wenn auch langsamen Fortschreiten, oder gleichsam in einem stetigen Gleiten von dem Einfachen zu dem Zusammengesetzten, von dem Niederen

¹ C. CLAUS, Lehrbuch der Zoologie. Marburg 1891. S. 96.

² JOH. JAPETUS SM. STEENSTRUP, Untersuchungen über das Vorkommen des Hermaphroditismus in der Natur. Aus dem Dänischen übers. von Dr. C. F. HORN-SCHUH. Greifswald 1846. 130 S. 2 Taf. — Undersøgelse over hermaphroditismens tilværelse i naturen. 1845.

zu dem Höheren, und — so drücken sich unsre Physiologen in der vorliegenden Sache aus — von dem »Indifferenten«, dem Geschlechtslosen zu dem Geschlechtlichen und von dem Geschlechtsgegensatze, welcher erst nur zwischen den Fortpflanzungsstoffen und Fortpflanzungswerkzeugen stattfindet, zu dem Geschlechtsgegensatze zwischen den sich fortpflanzenden Wesen selbst begriffen sei. Eine solche Anschauung über die Entwicklung des Geschlechtsgegensatzes ist nur ein Überrest von der Anschauung des ganzen Tierreiches, der ganzen Naturentwicklung nach einer einzigen Linie und Entstehung des Höheren aus dem Niederen durch die öftere Hinzufügung von einem Plus, oder einem Wenigmehr zu dem Vorhergehenden; und folglich muß sie auch das Schicksal mit diesen Anschauungen teilen und mit ihnen verschwinden. Hätte sie ihre Richtigkeit, so müßte sie wohl ihren einfachsten Ausdruck darin finden, daß es immer die niedersten Formen in der Entwicklungsreihe wären, die hermaphroditisch wären, indem das Höhere, das getrennte Geschlecht, sich durch sie heraufgebildet hätte. Aber mit dem Umfang, den der Hermaphroditismus auf¹ dem gegenwärtigen Standpunkte der Wissenschaft hat, hält dies nicht entfernt Stich. Es sind gerade die höchsten Schnecken, die lungenatmenden Landschnecken, welche für die vollkommensten Hermaphroditen in der Weichtierreihe angesehen werden, während umgekehrt der weit überwiegende Teil der tiefer stehenden Meeres-
schnecken für getrenntgeschlechtig erkannt (gehalten) wird; ebenso sind alle Egel und Würmer beinahe ohne Ausnahme dem Hermaphroditismus verschrieben, während man schon von (seit) den frühesten Zeiten männliche und weibliche Individuen unter den in den Eingeweiden der höheren Tiere schmarotzenden und weit tiefer stehenden Spulwürmern und anderen Rundwürmern anwesend erkannt hat. Ferner stehen bei den Muscheln und Plattwürmern Gattungen und Arten mit getrenntem und gesammeltem Geschlecht² zwischeneinander, ohne daß man wagen dürfte, die letzteren auf eine tiefere Stufe zu setzen, als die ersteren; und oft muß man sie wohl sogar auf eine höhere setzen. — Aber selbst wenn alles dieses nicht der Fall wäre, welcher Grund berechtigt uns wohl dazu, anzunehmen, daß zur Hervorbringung des Lebens auf einem tieferen Standpunkte nicht derselbe Gegensatz zwischen den Fortpflanzungsstoffen dieser Stufe gefordert wird?«

»Wenn das Geschlecht³ eines Tieres wirklich seinen Sitz allein

¹ Soll wohl heißen: nach dem gegenwärtigen Standpunkte ...

² Besser: »monöcische und diöcische Gattungen bzw. Arten ...

³ S. 9 der Übersetzung.

in den Geschlechtswerkzeugen hätte, so könnte man sich wohl zwei Geschlechter in einem Tiere vereinigt denken. Das Geschlecht ist also nicht etwas, das seinen Sitz an einer gegebenen Stelle hat, das sich nur durch ein bestimmtes Werkzeug äußert; es wirkt durch das ganze Wesen, es hat sich entwickelt in jedem Punkte desselben. In einem männlichen Geschöpfe ist jeder, auch der kleinste Teil männlich, mag er auch noch so sehr dem entsprechenden Teile eines weiblichen Geschöpfes gleichen, und in diesem ist gleicher Weise auch der kleinste Teil weiblich. Eine Vereinigung beider Geschlechtswerkzeuge in einem Geschöpfe wird dasselbe also erst dann zweigeschlechtig machen, wenn beider Geschlechter Naturen durch den ganzen Körper herrschen und sich in jedem einzelnen Punkte geltend machen können, etwas, was infolge des Gegensatzes beider Geschlechter nur als gegenseitiges Aufheben, als ein Verschwinden aller Geschlechtlichkeit in einem solchen Geschöpfe sich äußern kann . . . Je männlicher das Männliche, je weiblicher das Weibliche hervortritt, je kräftiger jeder Gegensatz ist, desto kräftiger geht die Fortpflanzung und Entwicklung vor sich. Wie leicht der geschlechtliche Gegensatz geschwächt werden kann und infolgedessen die freudige und kräftige Fortpflanzung gehindert wird, davon können all die Tiere, die wir mehr oder minder zu unsern Hausgenossen gemacht haben, Säugetiere wie Vögel, zahlreiche Beispiele abgeben; denn deren Geschichte hat uns genugsam gezeigt, daß zur Erzeugung fruchtbarer und kräftiger Nachkommen Kreuzung von Einzelwesen verschiedenen Blutes und Samens erforderlich ist. Aber scheint die bei so manchen Tieren gemachte Erfahrung und die darauf gegründete Behandlung es außer allem Zweifel zu stellen, daß der geschlechtliche Gegensatz zwischen den Zeugungsstoffen schon etwas geschwächt wird bei Wesen, die in näherer Blutsverwandtschaft stehen, so erscheint eine weit größere Schwächung, oder gar ein völliges Schwinden des geschlechtlichen Gegensatzes eintreten zu müssen zwischen den Zeugungsstoffen, die von und in einem und demselben Tiere abgesondert werden!«

Anknüpfend an die Ausführungen STEENSTRUPS spricht sich FRITZ MÜLLER ebenfalls gegen die herrschende Anschauung, der Hermaphroditismus wäre das Ursprünglichere, aus. Hören wir auch noch dessen interessante Citate:

»Diese und andre physiologische Betrachtungen, auf die ich später zurückkommen werde, hatten in STEENSTRUP Zweifel erweckt, ob überhaupt Zwittertum im Tierreiche wirklich vorkomme, und ihn

veranlaßt, die damals allgemein als Zwitter geltenden Tiere einer erneuten Prüfung zu unterwerfen. Durch das Ergebnis dieser Prüfung hielt er sich zu der Behauptung berechtigt, daß es überhaupt keine Zwitter gebe. Die ganze Lehre vom Hermaphroditismus erklärte er (a. a. O. S. 85) als einen bloßen Notbehelf („Nødhjælp“) der Wissenschaft für gewisse Fortpflanzungsverhältnisse, die sie noch nicht in der rechten Weise zu erklären gewußt habe.

STEENSTRUP dürfte durch seine Deutungen der Geschlechtsverhältnisse der Blutegel, Lungenschnecken usw., so scharfsinnig sie auch waren, kaum andre mit dem Bau dieser Tiere vertraute Forscher von dem Nichtvorhandensein der Zwitterbildung bei denselben überzeugt haben und hat wohl selbst seine damalige Auffassung derselben aufgegeben. Darin aber, meine ich, hatte er vollkommen recht, daß er die Zwitterchaft als etwas dem ursprünglichen Wesen der geschlechtlichen Fortpflanzung schnurstracks Zuwiderlaufendes ansah, und wenn nicht die Lehre vom Hermaphroditismus, so darf man wohl den Hermaphroditismus selbst als einen Notbehelf bezeichnen, als ein Auskunftsmittel, durch welches gewisse Tiere den für sie bestehenden Schwierigkeiten einer Kreuzung verschiedener Einzelwesen und den damit verbundenen Gefahren für den Fortbestand der Art entgingen.

Noch heute dürften STEENSTRUPS niedergeschriebene allgemeinere Betrachtungen denen zu ernster Erwägung zu empfehlen sein, die in schroffem Gegensatz zu ihm in der Zwitterbildung die einfachste und ursprünglichste Weise der geschlechtlichen Fortpflanzung sehen wollen.

Es ist dies, so viel ich weiß, die fast einstimmige Meinung der Zoologen; sie erscheint ihnen so selbstverständlich, daß sie sich kaum bemüht haben, andre Beweise dafür zu geben, als, um mich der Worte STEENSTRUPS zu bedienen, »den Gemeinplatz, den man bei so vielen Gelegenheiten angeführt und fast ebenso oft mißverstanden hat, daß die Natur in einem beständigen Fortschritte vom Einfachen zum Zusammengesetzten, vom Niederen zum Höheren sei, — oder, wie es in diesem Falle lautet, vom Indifferenten, Geschlechtslosen zum Geschlechtlichen, von dem nur zwischen Zeugungsstoffen und Geschlechtswerkzeugen desselben Tieres stattfindenden geschlechtlichen Gegensatze zu dem zwischen den sich fortpflanzenden Wesen selbst«.

Ich habe es für wichtig erachtet, die Zitate in etwas ausgiebigerer Weise anzuführen, handelt es sich doch um die wichtigsten Fragen

in der Lehre vom Hermaphroditismus. — Bei Spongien¹ ist der Hermaphroditismus sicher primär, bei manchen Parasiten, deren Lebensweise die Vereinigung der Geschlechter erschwerte und sie zum Hermaphroditismus zwang, kann diese Erscheinung eine sekundäre sein, wenn sie ursprünglich gonochoristisch, eine tertiäre aber, wenn diese Tiere anfangs Zwitter waren. In letzterem Falle vereinigten sie wie niedere Protozoen beiderlei Sexualität in einer Person, gingen später zum Gonochorismus, und endlich notgedrungen zum Hermaphroditismus über. — Hermaphroditismus ist demnach nicht immer ein Zeichen primitiver Natur, sondern die notwendige Folge der harmonischen Übereinstimmung äußerer Lebensbedingungen und der Lebensweisen der Tiere.

Anhang.

Äußere Beschreibung eines *Argynnis paphia*-Zwitters ♂+.

Der halbierte Zwitter von *Argynnis paphia* L. wurde von CHARPENTIER bei Hirschberg in Schlesien gefangen und mit dessen Sammlung vom Museum für Naturkunde in Berlin erworben, wo genannter *Argynnis*-Zwitter sub Nr. 1745 aufbewahrt wird. Nachdem ich mich durch Aufweichen von der Echtheit des Zwitters überzeugt hatte, konnte ich folgende Geschlechtsmerkmale feststellen: Das Exemplar ist links der Medianlinie vollkommen ♂, rechts vollkommen ♀ mit allen Merkmalen der betreffenden Geschlechter. Linker Palpus labialis größer mit rötlich gelber, starker Behaarung, rechter Palpus kleiner mit kürzerer weiblicher Behaarung und matter Färbung. Linkes Auge etwas größer als rechtes. Von dem ersten Extremitätenpaare war das linke Bein männlich, das rechte weiblich mit den für die beiden Geschlechter charakteristischen Verkümmierungen. Der Thorax zeigte links männliche, rechts weibliche Behaarung. Die Femora der drei linken Beine waren stärker behaart als jene der rechten. Die linken männlichen Flügel waren auffallend kleiner als die rechten weiblichen. Die Flügel trugen, was Schnitt, Aderung, Beschuppung und Färbung betrifft, alle Kennzeichen des männlichen bzw. weiblichen Geschlechts. Dasselbe gilt auch von der Unterseite, wo besonders die großen grünen Flecken an der Spitze des weiblichen Vorderflügels auffielen. Interessant (jedoch am Trockenfalter nicht mehr so gut erkennbar) war die Kombination

¹ F. E. SCHULZE, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. 1878. S. 418.

der grundverschiedenen männlichen und weiblichen Form des Abdomens; dazu kam der links stark entwickelte Afterbusch und die Valva. Von den beiden Reihen ihrer inneren Prominenzen war die dorsale und von dieser der größere jener beiden Kolben mit Stachelbesatz (*Processus superior*) deutlich erkennbar. Wie bei meinem anatomisch untersuchten *Argynnis*-Zwitter, gefangen am 18. Juli 1901, war auch hier der Basalteil des männlichen Copulationsorgans vorhanden. Er bestand aus der neunten abdominalen Rückenschuppe (Dorsalbogen, Tergit), welche merkwürdigerweise auch auf die weibliche Seite hinüberraigte, also einen völligen Halbring darstellte, dem jedoch der Uncus fehlte. Von einem Penis auf der linken und einem Ovipositor auf der rechten Seite konnte ich nichts entdecken, da diese Organe immer stark zurückgezogen, tief im Innern des Abdomens liegen. Der Zwitter hat vielleicht für statistische Zwecke einigen Wert. Erwähnen möchte ich noch zwei *Argynnis paphia*-Zwitter +♂, ♀ in der Sammlung KRICHELDORF-Berlin.

Für das Interesse an diesen Untersuchungen spreche ich dem Direktor des zoologischen Instituts, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. F. E. SCHULZE, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. K. MÖBIUS, Direktor des Museums für Naturkunde, sowie Herrn Prof. Dr. F. KARSCH und Herrn Dr. P. DEGENER meinen wärmsten Dank aus.

Berlin, im Januar 1906.

Literaturverzeichnis.

Zur schnelleren Übersicht habe ich als graphische Darstellungsweise äußerlicher Geschlechtsmerkmale unter Verwendung der üblichen Zeichen ♂ für Männchen, ♀ für Weibchen, ♂ für Arbeiter, folgende kombinierten Symbole angewendet:

- | | |
|--|--------------------------------|
| ♂ = vorn Männchen; | ♂ = vorn und rechts Männchen; |
| ♀ = hinten Weibchen; | ♀ = hinten und links Weibchen. |
| ♂ = vorn, linker und rechter Hinterflügel Männchen; | |
| ♀ = hinten linker und rechter Vorderflügel Weibchen usw. | |

ALLIS, »Zwitter von *Argynnis paphia* +♂.« Mag.-Nat. Hist. 1832. Vol. V. S. 753. Stettiner Entom. Zeitg. 1863. S. 190 von HAGEN erwähnt.

BERNH. ALTUM, »Halbierter Zwitter von *Argynnis paphia* +♂ links var. *valesina*.« Zeitschr. Forst- u. Jagdwesen. 1890. Bd. XXII. S. 52.

— »Ein Zwitter von *Dytiscus latissimus* ♂ in Copula mit zwei ♂.« Stettiner Entom. Ztg. 1865. S. 350. Fig. *g* Taf. II. 2. Jahrg. 1866.

- CHRISTOPHER AURIVILLIUS, »Über sekundäre Geschlechtscharaktere nordischer Tagfalter.« Stockholm. 1880. 50 S., 3 Taf.
- CHAS. G. BARRETT, »Gynandrous aberration in *Argynnis paphia* ♂⁺ ♀⁺«. Proceed. Entom. Soc. London 1893. p. 30. Entom. Month. Mag. 1893. Vol. XXIX. p. 189.
- PHILIPP BERTKAU, »Beschreibung eines Zwitters von *Gastropacha quereus* +♂, nebst allgemeinen Bemerkungen und einer Fortsetzung des HAGENschen Verzeichnisses der Arthropodenzwitter.« Sitzb. Niederrhein. Ges. Nat. Heilk. 1888. S. 67, 3 Fig. im Text. Arch. Naturg. 1889. Jahrg. 55. Bd. I. H. 1. S. 75—116, Fig. 1—3.
- HERM. BURMEISTER, »Handbuch der Entomologie.« (Hermaphroditismus Bd. I. S. 337—343.) Berlin 1832. 5 Bde.
- C. CLAUS, »Lehrbuch der Zoologie.« (Hermaphroditismus S. 96.) Marburg 1891.
- M. J. FALLOU, »Note sur un nouveau cas d'hermaphroditisme chez un Lépidoptère Rhopalocère du genre *Argynnis paphia* ♂+.« Annal. Soc. Entom. France. 1865. p. 496—498, Taf. XI, Fig. 10 col. Rechts mit etwas männlicher Beimengung auf den Flügeln, gefangen am 10. 6. 1865 im Walde von Fontainebleau.
- KARL FR. v. GÄRTNER, »Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich mit Hinweisung auf die ähnlichen Erscheinungen im Tierreiche.« Stuttgart 1849. 8°.
- GARRÉ, »Fall von echtem Hermaphroditismus beim Menschen.« Deutsche Med. Wochenschr. 1903. Nr. 5. S. 77. VIRCHOWS Arch. 1903. Bd. CLXXII. (Ref. SIMON.) Anat. Anz. 1903. (Ref. ZANDER.) Jahrb. Sexuelle Zwischenst. 1904. Bd. VI. S. 291—293.
- KARL GEGENBAUR, »Grundzüge der vergleichenden Anatomie.« Leipzig 1898.
- A. GERSTÄCKER, »Hermaphroditismus bei Arthropoden.« BRONNS Klass. Ordn. Tierr. V, II. S. 109—112.
- »Ein Zwitter von *Smerinthus populi*«. (Anatomisch unters.) Sitzb. Ges. Naturf. Freunde Berlin 1867. S. 25—26. 1 Fig. BRONNS Klass. Ordn. Tierr. V. I. S. 213—215. 1 Fig.
- VITTORE GHILIANI, »Ermaphroditismo e dimorfismo riuniti in un medesimo Lepidottero *Colias hyale* +♂, *Argynnis paphia* +♂.« Bull. Soc. Entom. Italie 1877. Vol. IX. p. 245—248. Links var. valesina, rechts Stammform; auf der Unterseite diese Verschiedenheit aber nur an den Vorderflügeln deutlich zeigend. Hinterleib nur rechts mit Valva. Von E. Pocci erhalten.
- ERNST HAECKEL, »Anthropogenie.« (Zwittertum S. 657.) 1874.
- H. HAGEN, »Verzeichnis der Insektenzwitter.« Stettiner Entom. Zeitg. 1861. Bd. XXII. S. 259—286. Nachtrag. 1863. Bd. XXIV. S. 189—195.
- C. HANSCHMANN, »*Argynnis paphia*-Zwitter ♂+, rechts ab. valesina.« Entom. Zeitschr. Guben 1893. Bd. VII. S. 139 (Abb. HOFMANN »Schmetterlinge«. II. Aufl. Taf. LV, II).
- HEIL, »*Argynnis paphia*-Zwitter ♂+, rechts ab. valesina.« Entom. Zeitschr. Guben 1893. Bd. VII. S. 159. Gefangen Juli 1889; von der Forstakad. Eberswalde erworben.
- L. FÉLIX HENNEGUY, »Les Insectes«, Morphologie, Reproduction, Embryogénie. Paris 1904. 804 p. IV Tab. 622 Fig.
- RICHARD HEYMONS, »Über die hermaphroditische Anlage der Sexualdrüsen beim ♂ von *Phyllodromia germanica*«. Zool. Anz. 1890. Bd. XIII. S. 451—457.

- HÖRNLEIN, »Argynnis paphia-Zwitter ♀+.« Berliner Entom. Zeitschr. 1900. Bd. XLV. (Sitzb. f. d. Jahr 1899. S. 47.) Links mit Valva, rechte Seite etwas kleiner; gef. b. Sagan.
- JAKOB HÜBNER, »Sammlung europäischer Schmetterlinge.« Hermaphrodit von Argynnis paphia ♀+, links paphia, rechts var. valesina. Augsburg 1796, 1805, 1834. 3 Bd.; siehe Bd. 1805. S. 13. Nr. 19. Taf. 190. Fig. 935, 936 col. H. sagt S. 13: »In der Ukraine, wo sich valesina höchst zahlreich zeigt, sah ich unter ganz ockerfarbigen und schwärzlichen Beispielen solche, die nur einerseits schwärzlich waren.« (Er hat die Zwitternatur dieser Falter nicht erkannt.)
- G. JAKOBSON, »Über anomale Copulation bei Insekten.« Horae Soc. Entom. Rossicae V. XXXI. p. CXXV—CXXXI; Russisch. Zool. Centralbl. 1898. S. 718. Ref.
- J. DE JOANNIS, »Observation biologique.« (Copula zwischen Argynnis paphia-Zwitter ♀+ und ♂.) Bull. Soc. Entom. France 1904. Nr. 19. p. 280. Auf der linken Seite das charakteristische männliche, rechts das weibliche 1. Bein (sog. Putzpfüßchen); links Valva (pince), rechts das weibliche Organ (Ovipositor?), welches aber nicht, wie Verf. anzunehmen scheint, zur Begattung, sondern zur Eiablage dient.
- G. JOSEPH, »Über die Zeit der Geschlechtsdifferenzierung in den Eiern einiger Lipariden.« Jahrb. Schles. Ges. Vaterl. Cultur. 1870 (1871?) Nr. 48. p. 143.
- VICTOR KLINKHARDT, »Beiträge zur Morphologie und Morphogenie des männlichen Genitalapparates der Rhopaloceren.« Leipzig 1903?
- FRIEDR. KLUG, »Bemerkungen bei der Gelegenheit der Zergliederung eines Zwitters der Melitaea didyma O., nebst Beschreibung der Zwitter des Königl. Musei in Berlin.« Verh. Ges. Naturf. Freunde Berlin 1829. Bd. I. S. 363—369. Taf. 15.
- KNATZ, »Zwei Argynnis paphia-Zwitter ♀+, +♂.« Entom. Zeitschr. Guben 1887. Bd. I. S. 5. Gef. 1886 b. Cassel.
- H. KREYE, »Hermaphrodit von Argynnis paphia L. ♀+.« Festschr. Nat. Ges. Hannover 1897. S. 224. Taf. IX. 3 Fig. col. Die Beschreibung deckt sich mit meiner von CHARPENTIER gefangenen A. paphia ♀+.
- LACORDAIRE, »Introduction Entom.« Vol. II. p. 428. (Mißbild. u. Zwitter.)
- FRITZ MÜLLER, Die Zwitterbildung im Tierreiche.« I. Bedenken gegen die herrschende Ansicht. Kosmos 1885. Bd. XVII. S. 321—324.
- FRANZ VON NEUGEBAUER, »103 Beobachtungen von mehr oder weniger hochgradiger Entwicklung eines Uterus beim Manne.« Pseudohermaphroditismus masculinus internus. Jahrb. Sexuelle Zwischenstuf. 1904. Jahrg. 6. S. 215—276.
- NEWMANN, »Zwitter von Ocnaria (Liparis) dispar.« Proceed. Entom. Soc. London 1862. p. 70.
- M. NUSSBAUM, »Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich.« Arch. Mikrosk. Anat. 1880. Bd. XVIII. S. 1.
- FERD. OCHSENHEIMER, »Schmetterlinge Europas.« (16 Zwitter, darunter Argynnis paphia L. +♂.) Wien 1816. Bd. IV. S. 186—187. 1 Fig. Rechts mit Afterbusch.
- J. TH. OUDEMANS, »Falter castrierter Raupen, wie sie aussehen und wie sie sich benehmen.« (Versuche an Ocnaria dispar L.) Zool. Jahrb. (Syst.) 1898. Bd. XII. S. 71—88, Taf. III, IV, V; 2 Fig. im Text.

- WILH. PETERSEN, »Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren.« Mém. Acad. St. Pétersbourg 1900. Sér. 8. Vol. IX. Nr. 6.
- »Zur Morphologie der Generationsorgane der Schmetterlinge und ihre Bedeutung für die Artbildung.« Mém. Acad. Sc. Pétersbourg 1904. Sér. 8. Vol. XVI. Nr. 8. 84 p. 64 Fig. im Text.
- L. PICK, »Über Neubildungen am Genitale bei (menschl.) Zwittern, nebst Beiträgen zur Lehre von den Adenomen des Hodens und des Eierstocks.« Arch. Gynäkol. 1905.
- JOH. RÖBER, »Ein Hermaphrodit von *Argynnis paphia* L. ♀+.« Corresp. Entom. Ver. Iris 1884—1888. Bd. I. S. 3. Links vollständig weiblich, Vorder- und Vorderflügel oberseits und oberer Außenwinkel des Hinterflügels mit weibl. Färbung. Abdomen links weibl., rechts männl.
- RÜHL, »Acht *Argynnis paphia*-Zwitter.« »Palaeart. Großschmetterlinge.« S. 455. Nr. 1. ♀+ Rechts ab. valesina, gef. b. Grabow in Meklenburg 1890. Nr. 2. Gef. v. Prof. HUGUENIN 1892 in Bad Weißenberg. Nr. 3. Gef. 1825 Ardennen. Nr. 4. Gef. 1886 Ardennen. Nr. 5. Gef. 1895 Grunewald (Berlin). Nr. 6. Gef. 1895 Eberswalde b./Berlin. Nr. 7 u. 8. Gef. 1894 New Forest.
- E. VON SALÉN, »Fall von Hermaphroditismus verus unilateralis beim Menschen.« Verh. Deutsch. Pathol. Ges. Berlin 1900. S. 241. Jahrb. Sexuelle Zwischenst. 1904. Bd. VI. S. 318—319.
- FERD. SCHULTZ — K. A. RUDOLPHI, »Beschreibung einer seltenen menschlichen Zwitterbildung nebst vorangeschickten allgemeinen Bemerkungen über Zwittertiere.« (Anat. unters. Bombyx [*Gastropacha*] *quercifolia* Zwitter ♀+.) Abhandl. Akad. Wiss. Berlin 1825. S. 46—69.
- OSKAR SCHULTZ, »*Argynnis paphia*-Zwitter ♀+, rechts ab. valesina.« Illustr. Wochenschr. Entom. 1896. Bd. I. S. 338. (Aufbewahrt im Mus. d. Eidgenöss. Polytechn. Zürich.)
- »Sieben *Argynnis paphia*-Zwitter.« Illustr. Wochenschr. Entom. 1897. Bd. II. S. 331. Eine *Argynnis paphia* ♂+ aus d. Samml. HARTMANN in Reichenbach 1896, die andern in Samml. O. STAUDINGER.
- »*Argynnis paphia*-Zwitter ♀+.« Illustr. Wochenschr. Entom. 1898. Bd. III. S. 105. Rechte Flügel, Fühler und Leib weibl., links männl. Sammlung A. PILZ, Heinrichau.
- »Über den inneren Bau gynandromorpher (hermaphroditischer) Macrolepidopteren« (*Ocnaria dispar* ♂+). Illustr. Wochenschr. Entom. 1897. Bd. II. Nr. 13. S. 199—202. Nr. 14. p. 215—218.
- »Über den anatomischen Befund des Geschlechtsapparates zweier gynandromorpher Lepidopteren: *Smerinthus populi* L. ♂ und *Vanessa antiopa* L. ♀.« Berliner Entom. Zeitschr. 1898. Bd. XLIII. S. 409—413.
- »Gynandromorphe (hermaphroditische) Macrolepidopteren der palaearktischen Fauna.« III. Teil, Statistik. Illustr. Wochenschr. Entom. 1898. Bd. III. S. 85—89, 102—105, 135—137, 167—169, 183—185, 294—297, 308—312.
- »Relative Häufigkeit des Auftretens gynandromorpher Bildungen bei den einzelnen palaearktischen Lepidopterenarten.« (Gesamtstatistik.) Insektenbörse 1899. Nr. 4.
- F. E. SCHUZE, »Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien.« (Hermaphr. S. 418.) Zeitschr. Wiss. Zool. 1878. Bd. XXX. S. 379—420. Taf. XXI—XXIV.

SCOPOLI, »Introductio ad historiam naturalem.« (Zwitter von *Gastropacha pini*.) 1777. S. 416.

A. SEITZ, »Allgemeine Biologie der Schmetterlinge.« Zool. Jahrb. (System.) Bd. III.

GUSTAVE SILBERMANN, »Argynnis paphia-Zwitter.« Revue Entom. 1833. Vol. I. p. 50. (Im Besitze von M. STUDER, Bern.)

A. SPEYER, »Zwei halbierte Zwitter von *Argynnis paphia* +♂, ♂+.« Stettiner Entom. Zeitg. 1888. S. 200—202. Gef. 1885/86 bei Kassel.

STADELMANN, »Über den anatomischen Befund eines Zwitters von *Dendrolimus fasciatella* (Mén.) ♂+.« Sitzb. Ges. Naturf. Freunde Berlin 1897. Nr. 8. S. 135—137.

MAX STANDFUSS, »Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren.« Vier Saturniazwitter:

1. *Saturnia* $\frac{\left(\frac{\text{pavonia } \delta}{\text{pyri } \varnothing}\right) \delta}{\text{pavonia } \varnothing} + \varnothing$. 2. *Saturnia* $\frac{\left(\frac{\text{pavonia } \delta}{\text{spini } \varnothing}\right) \delta}{\text{pavonia } \varnothing} \varnothing$ ohne Eier
3. *Saturnia* $\frac{\left(\frac{\text{pavonia } \delta}{\text{spini } \varnothing}\right) \delta}{\text{pavonia } \varnothing} \varnothing$ mit Eiern. 4. *Saturnia spini* Schiff +♂.

JOH. JAP. SM. STEENSTRUP, »Undersøgelse over hermaphroditismens tilværelse i naturen.« 1845.

— »Untersuchungen über das Vorkommen des Hermaphroditismus in der Natur.« (Aus dem Dänischen übers. von C. F. HORNSCHUH.) Greifswald 1846. 130 S. 2 Taf.

HERM. STITZ, »Der Genitalapparat der Makrolepidopteren.« I. Der männliche Genitalapparat. Zool. Jahrb. (Anat.) 1900. Bd. XIV. S. 135—176, Taf. VII—XI. Zool. Centralbl. Bd. VIII. S. 170—172 (Ref. HEYMONS).

— »Der Genitalapparat weiblicher Lepidopteren.« Zool. Jahrb. (Anat.) 1902. Bd. V.

TEICH, »Argynnis paphia-Zwitter ♂+.« Stettiner Entom. Zeitg. 1866. S. 132.

HERMANN TETENS, »Resultate der anatomischen Untersuchung eines lateralen Zwitters von *Smerinthus populi* +♂.« Berliner Entom. Zeitschr. 1891. Bd. XXXVI. H. 2. S. 457—466, Taf. XIII.

THIELE, »Hermaphroditismus und Variation von *Argynnis paphia* L. ♂+.« Berliner Entom. Zeitschr. 1895. Bd. XL. (Sitzb. f. d. J. 1894. S. 8.) Genau in der Mittellinie geteilt. Auch die Fühler haben verschiedene Färbung (?). Gefangen im Grunewald b. Berlin.

W. F. URWICK, »Gynandromorphous (hermaphrodite) *Argynnis paphia* ♂+.« Entomologists Rec. Journ. Var. 1900. Vol. XII. p. 242. Entomologist 1900, Vol. XXXIII. p. 266. Entom. Month. Mag. 1900. Vol. XXXVI. p. 240. Linker Vorderflügel mit einem Flecke weiblicher Valesinafärbung; rechter ganz var. valesina. Gef. am 28. 7. 1900 bei Lyndhurst, New Forest.

J. VOSSELER, »Über Zwitterbildungen bei Insekten.« *Rhodocera rhamni* +♂, *Argynnis paphia* ab. valesina ♂+. Jahresh. Ver. Württemberg 1893. Bd. XLIX. S. LXI—LXIII. Halbierter Zwitter von *A. paphia*. Links männl., rechts weibl. Linkes Auge größer. Am Körperende links Haltzange (Valva). Unterseite der Flügel auf beiden Hälften ziemlich gleich, nur ist die Färbung der Unterseite der Hinterflügel nicht scharf differenziert. Die rechte (weibl.) Hälfte gehört wegen des dunkleren Grundtones der var. valesina Esp. an.

- RUD. WAGNER, »Lehrbuch der vergl. Anatomie.« (Lehrb. d. Zootomie: Hermaphroditismus Bd. I. S. 142.) Leipzig 1843. I. Teil: Anatomie d. Wirbeltiere.
- W. WALDEYER, »Eierstock und Ei.« Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgesch. d. Sexualorgane. Leipzig 1870. 174 S. 6 Taf.
- J. J. WEIR, »Aberration in the genus *Argynnis*.« A. *paphia* ♀+. Entomologist 1882. Vol. XV. p. 49—51. Taf. I. Fig. 5, 5a col. Rechts var. *valesina*. Gef. von BERN. COOPER, New Forest 12. 7. 1881.
- WEISMANN, Äußere Einflüsse als Entwicklungsreize.« Jena 1894.
- KARL WENKE, »Anatomie eines *Argynnis paphia*-Zwitters +♂, nebst vergleichend anatomischen Betrachtungen über den Hermaphroditismus bei Lepidopteren.« (Gef. Tegel b. Berlin. 18. 7. 1901.) Äußere Beschreibung eines *Argynnis paphia*-Zwitters ♀+, gef. v. CHARPENTIER, Hirschberg i. Schlesien, Samml. d. Mus. f. Naturkunde Berlin. Zwei *Argynnis paphia*-Zwitter +♂, ♀+. Samml. KRICHELDORF, Berlin. Diese Zeitschr. 1906. Bd. LXXXIV, S. 95—138. [Dissert. Berlin.]
- M. WESMAEL, »Notice sur un Lépidoptère gynandromorphe (hermaphrodite: *Argynnis paphia* +♂).« Bull. Acad. Sci. Bruxelles 1837. Vol. IV. p. 11—15. Fig. col. L'Institut 1837. Vol. V. No. 217. p. 226. Revue Zool. 1838. p. 141. Annal. Soc. Entom. France 1837. Vol. VI. (Bull. p. LXIII—LXVI.). FRORIEP Notiz. 1837. Vol. III. No. 21. p. 324—326. Rechts *paphia*, links var. *valesina*, besonders am linken Hinterflügel. Rechte Valva vorhanden. Penis wurde nicht bemerkt. Linker Vorderfl. gemischtgeschlechtlich. Rechts männliches, links weibliches Putzpfötchen.
- C. H. WILLIAMS, »Gynandromorphous *Argynnis paphia* ♀+.« Entomologist 1894. Vol. XXIV. p. 216.
- MAX WISKOTT, »Die Lepidopterenzwitter meiner Sammlung.« (Darunter 7 *Argynnis paphia*.) Festschr. Ver. Schles. Insektenk. Breslau 1897. S. 91—141, 4 Taf. 73 Fig. 1. +♂ rechts Valva, gef. Nassau. 2. +♂ gef. Saarb. 3. ♀+ gef. Sachsen. 4. ♀+ Berlin. 5. Gemischt, vorwiegend ♀, rechte Unterseite ♂, Leib ♀, rechts Valva. Aus Dresden. 6. +♂ links ab. *valesina*, gef. Kanton Wallis. 7. Gemischt und ab. *valesina* ♂, rechts Afterbusch; gef. Berlin.
- ENOCH ZANDER, »Beiträge zur Morphologie des männlichen Geschlechtsapparates der Lepidopteren.« Diese Zeitschr. 1903. Bd. LXXIV. S. 557.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VII (Fig. 1—8).

Fig. 1. *Argynnis paphia*-Zwitter +♂ (gef. am 18. Juli 1901), von der Dorsalseite gesehen. Die linke, mattbraun gefärbte weibliche Seite besitzt einen kleineren Palpus labialis und ein kleineres Auge als die rechte, rotbraun gefärbte männliche. (Nat. GröÙe.)

Fig. 2. *Argynnis paphia*-Zwitter +♂ von der Ventralseite gesehen. (Nat. GröÙe.)

Fig. 3. *Argynnis paphia*-Zwitter ♂: Anatomie des Abdomens, halbschematisch. (Vergr. 16,2 fach.)

Fig. 4. Abdominalende des Zwitters (schräg von oben gesehen), mit Ovipositor auf der weibl. und stark verkümmerten Haftorganen auf der männl. Seite. (Vergr. 16,2 fach.)

Fig. 5. Ovipositor der linken Seite im Profil dargestellt. (Vergr. 16,2 fach.)

1. Herz. 2. Bauchganglienkeite. 3. Magen. 4. Kropf. 5. Mitteldarm. 6. Colon. 7. Rectum mit Coecum (23). 8. Linker Eierstock. 9. Linker Oviduct. 10. Mündung des Oviducts in die Bursa. 11. Uterusblindsack. 12. Receptaculum seminis. 13. Glandulae ferruminiferae. 14. Ostium bursae. 15. Clitoris. 16. Collum bursae. 17. Zipfelförmiger Anhang des Caput bursae. 18. Sternit. 19. Tergit. 20. Uncus des IX. männl. Segments. 21. Linker Ovipositor. 22. Angulus sternotergalis. 23. Coecum.

Fig. 6. Teil eines Querschnittes durch die linke Tube des Zwitters. (Vergr. 264/1.) 1. Schicht quergestreifter Ringmuskeln. 2. Innenepithel. 3. Chitinmembran. 4. Ei.

Fig. 7. Teil eines Querschnittes durch den Uterusblindsack Oviductus communis) des Zwitters. (Vergr. 231/1.) 1. Längsmuskelschicht. 2. Ringmuskelschicht. 3. Innenepithel. 4. Chitinmembran.

Fig. 8. Teil eines Querschnittes durch den Uterusblindsack Oviductus communis) des Zwitters mit Receptaculum seminis. (Vergr. 210/1.) 1. Schicht quergestreifter Ringmuskeln. 2. Innenepithel. 3. Receptaculum seminis. 4. Füllmasse des Rec. sem.

Tafel VIII (Fig. 9–12).

Fig. 9. Querschnitt durch den Uterusblindsack (Oviductus communis) des Zwitters. (Verg. 208/1.) 1. Ringmuskelschicht. 2. Innenepithel. 3. Ductus seminalis.

Fig. 10. Teil eines Querschnittes durch das caudale Ende des Uterusblindsackes (Oviductus communis) des Zwitters. (Verg. 230/1.) 1. Ringmuskelschicht. 2. Innenepithel. 3. Dicke Chitinmembran.

Fig. 11. Teil eines Querschnittes durch die Bursa copulatrix eines gewöhnlichen ♀ von *Argynnis paphia*. (Verg. 360/1.)

Fig. 12. Teil eines Querschnittes durch die Bursa copulatrix des *Argynnis paphia*-Zwitters. (Verg. 360/1.) 1. Ringmuskelschicht. 2. Innenepithel. 3. Chitinmembran.

Fig. 1.



♀

♂

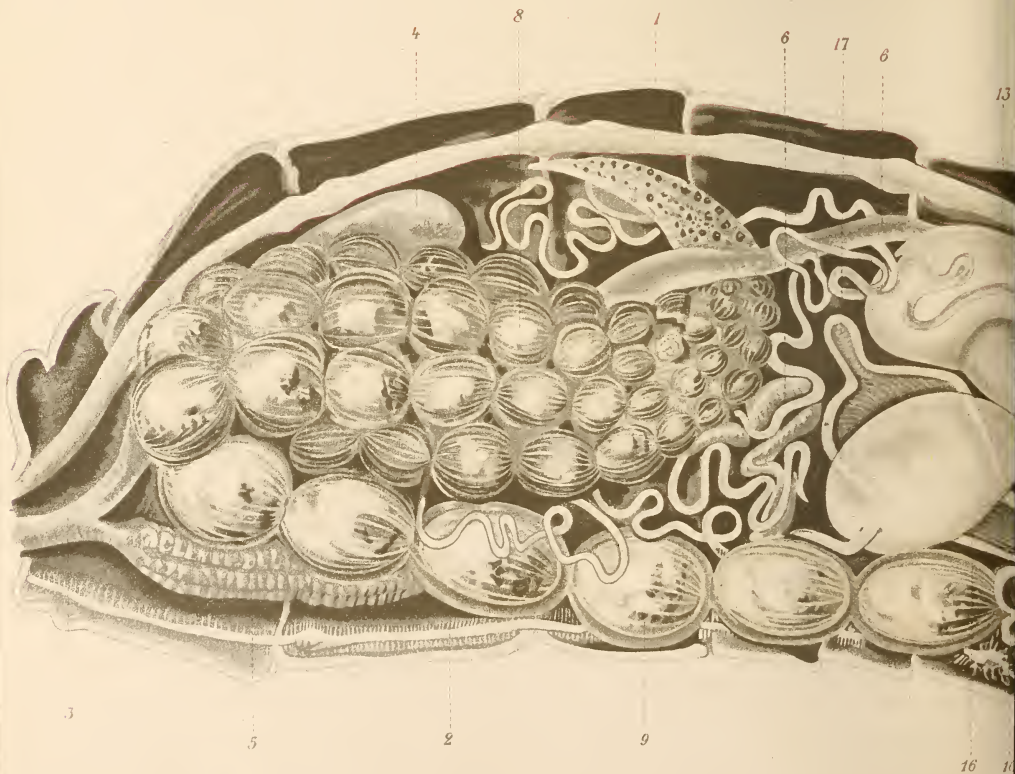
Fig. 2.



♂

♀

Fig. 3.



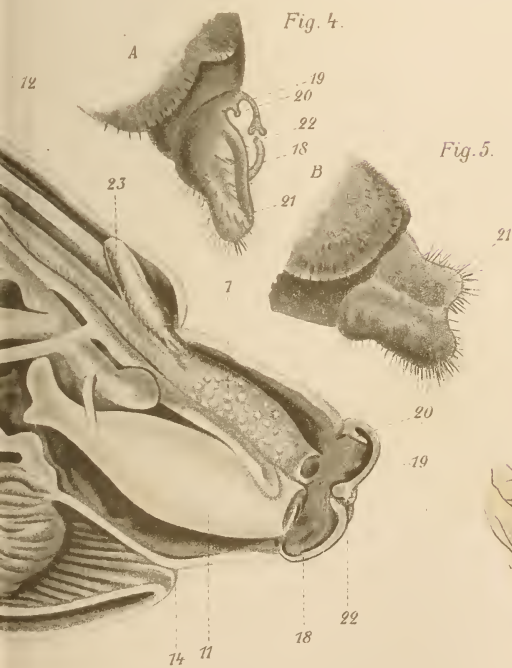
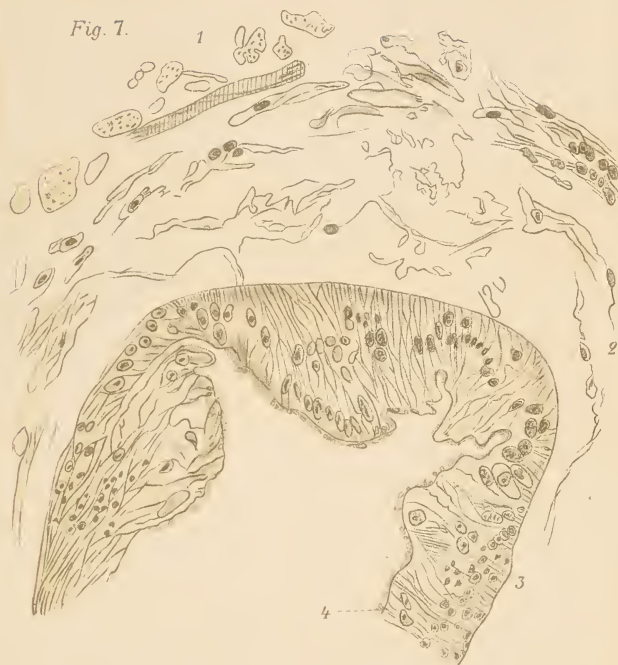


Fig. 1.



♀

Fig. 2.



♂

♀

Fig. 3.

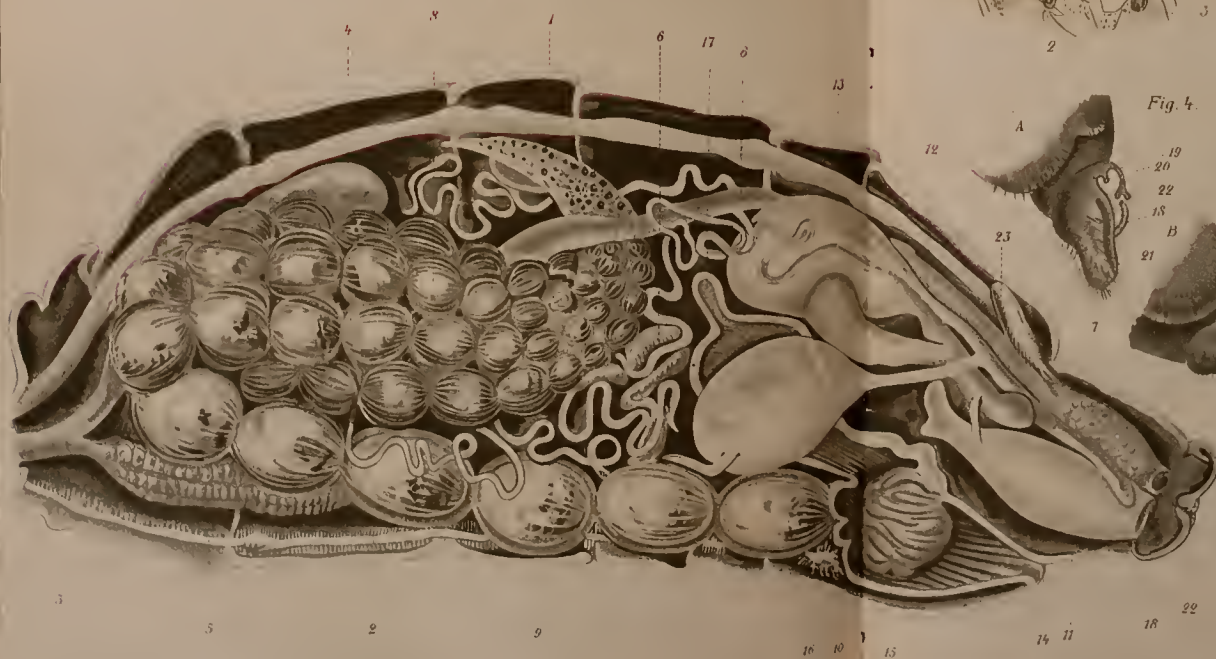


Fig. 6.

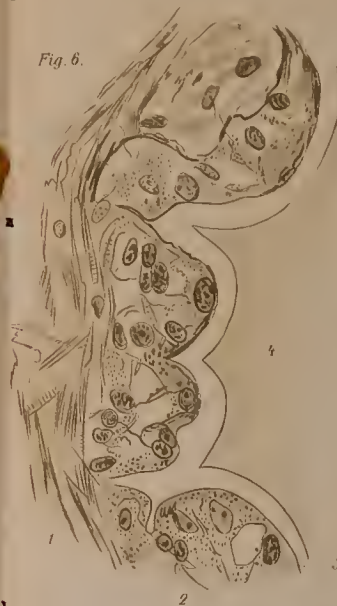


Fig. 7.

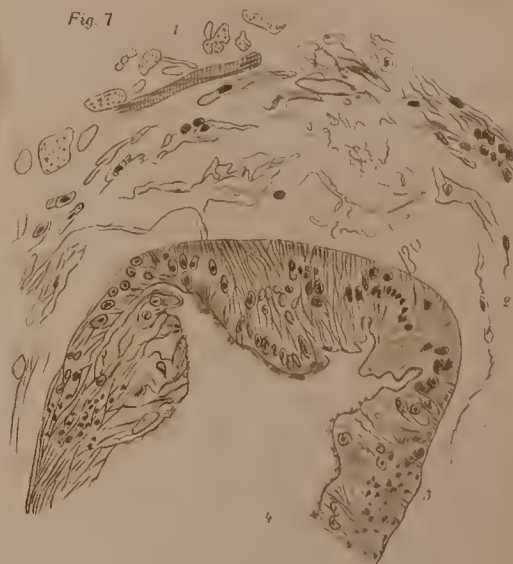


Fig. 4.



Fig. 5.

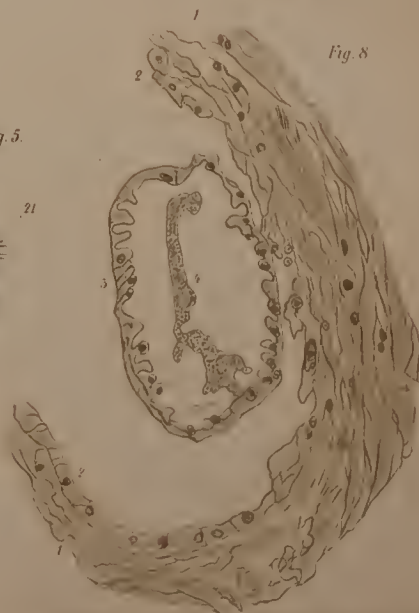


Fig. 8.

Fig. 9.

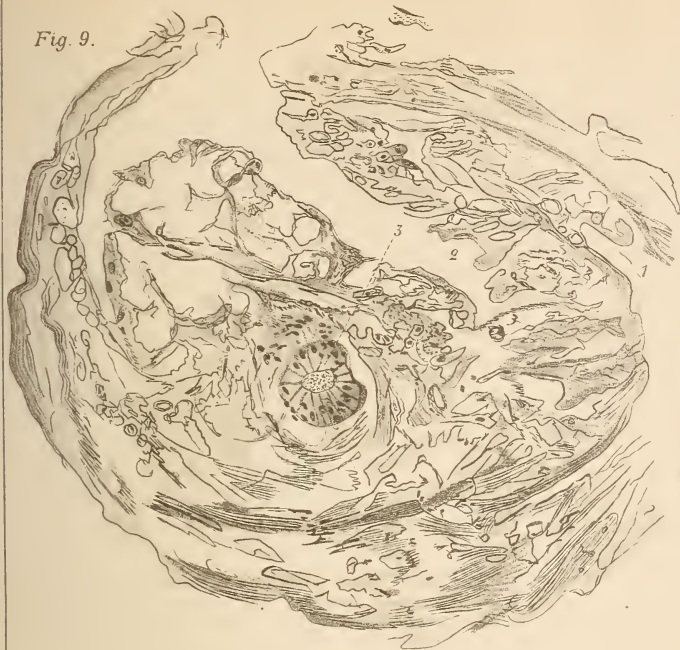


Fig. 11.



Fig. 10.

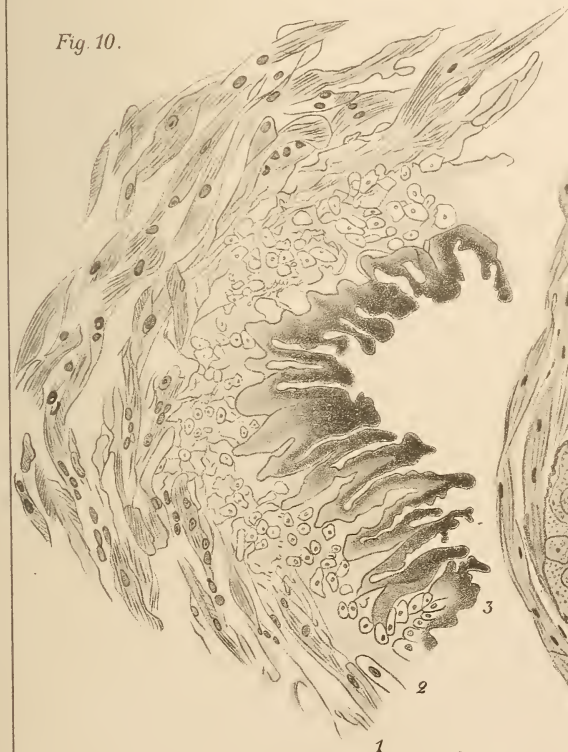


Fig. 12.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [84](#)

Autor(en)/Author(s): Wenke Karl

Artikel/Article: [Anatomie eines Argynnis paphia-Zwitter, nebst vergleichend- anatomischen Betrachtungen über den Hermaphroditismus bei Lepidopteren 95-138](#)