

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Ueber die Ungleichzeitigkeit in der Erscheinung der Geschlechter bei Schmetterlingen.

Von

**Wilhelm Petersen** in Reval.

---

Obwohl die zu behandelnde Erscheinung einen allgemeineren Charakter hat, will ich dieselbe zuerst in der Ordnung der Schmetterlinge constatiren, um im Anschluss daran eine Erklärung zu versuchen.

Jeder, der mit Lepidopteren Züchtungsversuche aus dem Ei in grösserm Maasstabe durchgeführt hat, muss die Beobachtung gemacht haben, dass aus Puppen derselben Brut, trotzdem dass Raupen und Puppen durchaus unter gleichen Bedingungen zur Entwicklung gebracht wurden, in der Regel die Männchen früher erscheinen als die Weibchen. Diese Differenz in der Erscheinungszeit ist oft so bedeutend, dass die ♂♂ das Auskriechen der ♀♀ nicht mehr erleben, sondern abgefaltert früher zu Grunde gehen. Auch in der freien Natur kann man bei vielen Arten die Beobachtung machen, dass das Gros der Männchen etwas früher erscheint als die Mehrzahl der Weibchen, was man damit in Einklang bringen kann, dass überhaupt die ♂♂ jeder einzelnen Brut etwas früher entwickelt sind. Ausnahmsweise scheint es auch bei einigen wenigen Arten vorzukommen, dass die ♀♀ zuerst in der Mehrzahl sich zeigen. Jede Localfauna mit genauen Angaben über die Erscheinungszeit der einzelnen Arten liefert uns zahlreiche Beweise, dass eine Differenz in der Erscheinungszeit der Geschlechter factisch existirt und dass das frühere Erscheinen der ♂♂ das typische ist.

Obwohl ich selbst ein reichliches Material zu dieser Frage gesammelt habe, ziehe ich es vor, hier einige Angaben aus der durch

ihre Genauigkeit rühmlich bekannten „Lepidopterologischen Fauna von Estland, Livland und Kurland“ des Baron NOLEKEN zu citiren. Diese Angaben hätten dem Skeptiker gegenüber noch den Vorzug, dass sie sicher *sine studio* niedergeschrieben sind.

*Lycaena semiargus* ROTT., „anfangs die ♂ weit zahlreicher als die ♀“, l. c., p. 58. — *Argynnis niobe* L. und *adippe* SCHIFF, „nach TEICH'S Angaben erscheint *adippe* etwa 10 Tage später als *niobe*, die Weibchen beider Arten aber viel später, wenn die Männchen schon verflogen sind“, l. c., p. 71. — *Argynnis laodice* PALLAS, „die ♂ erscheinen nach TEICH etwa 8—14 Tage früher als die ♀“, l. c., p. 72. — *Chionobas jutta* B., „nach der Beobachtung des Baron HUENE bei Lechts vom 21. Mai bis zum 3. JUNI, und zwar die ♂ schon ziemlich verflogen, die später erscheinenden ♀ aber frisch“, l. c., p. 76. — *Pararga egeria* L., „von Mitte Mai an, das ♀ etwa 14 Tage später“, l. c., p. 78. — *Agria tau* L., l. c., p. 132. — *Acidalia perochraria* F. R., „die ♂ beginnen ihren Flug etwa 8 Tage früher als die ♀“, l. c., p. 226. — *Acidalia commutata* HEIN., „zuerst sind die ♂♂, dann die ♀♀ zahlreicher“, l. c., p. 230. Diesen Angaben könnte ich noch eine grosse Anzahl aus andern Werken und aus eigener Erfahrung hinzufügen, will mich aber damit begnügen, weil ich voraussetze, dass kein gewissenhafter Beobachter gegen den allgemeinen Erfahrungssatz der Ungleichzeitigkeit in der Erscheinung der Geschlechter (als Regel) etwas einzuwenden hat. Nur eine Angabe aus NOLEKEN'S Fauna möchte ich noch anführen; bei *Polyommatus hippothoe* L. heisst es p. 53, dass die ♀♀ zuerst zahlreicher auftreten; und wenn dies auch nicht überall und immer bei dieser Art zutreffen mag, so zweifle ich nicht an der Richtigkeit der Beobachtung und glaube, dass eine solche Abweichung von der allgemeinen Regel auch bei andern Arten vorkommt. Wenigstens besitze ich aus eigener Erfahrung einige Anhaltspunkte dafür.

Bei einer genauern Prüfung dieses Phänomens könnte man zunächst an sexuelle Zuchtwahl denken und meinen, dass auf diese Weise durch früheres Erscheinen der Männchen den Weibchen ein grösseres Material zur Auswahl geboten würde. Wenn ich nun auch einige Beobachtungen verzeichnen kann, wo ein ♀ in ganz ausgesprochener Weise eine Reihe von ♂♂ zurückwies und schliesslich einem ganz bestimmten den Vorzug gab (ich beobachtete dies besonders deutlich bei *Orgyia antiqua* L. und *Bombyx quercus* L.), so glaube ich doch, dass man mit der Annahme von sexueller Zuchtwahl bei Insecten nicht vorsichtig genug sein kann. Im vorliegenden Falle ist dieser Nutzen des frühern Erscheinens der ♂♂ da ganz illusorisch, wo ein grosser

Theil derselben schon zu Grunde gegangen oder gänzlich abgeflattert ist, wenn die ersten ♀♀ auftreten, und dies ist thatsächlich bei einer nicht unbedeutenden Anzahl von Arten der Fall.

Ferner könnte man den Grund für die Verschiedenheit in der Erscheinungszeit in der verschiedenen Entwicklungsdauer der Geschlechter suchen. Es liegt aber kein Grund für die Annahme vor, dass speciell das Sexualsystem des einen Geschlechtes eine längere Bildungsdauer beanspruche als das des andern, und von den Ovarien der weiblichen Schmetterlinge wissen wir, dass sie beim frisch ausgeschlüpften Thier nur eine kleine Anzahl reifer Eier enthalten. Die vollständige Ausbildung der Ovarien ist auch für die Copulation, welche sofort erfolgen kann, gar nicht nöthig. Es bleiben sogar die Ovarien einiger Arten, bei denen beide Geschlechter als Schmetterlinge überwintern, bis nach der Ueberwinterung wenig entwickelt, während andrerseits die Lebensfähigkeit der Spermatozoen im Receptaculum seminis auch bei Schmetterlingen eine sehr grosse ist. Noch kürzlich konnte ich constatiren, dass ein ♀ von *Dasypolia templi* (einer Noctua), welche unter einem Stein, also vor Kälte wenig geschützt, überwintert hatte, bald nachdem es sich aus seiner Erstarrung erholt hatte, befruchtete Eier legte. (Von *D. templi* überwintern nach den bisherigen Erfahrungen nur die Weibchen.)

Was aber die secundären Sexualcharaktere betrifft, die bei den ♂♂ oft eine ausserordentliche Complicirtheit aufweisen, so könnte man ebenso gut für die Ausbildung derselben eine längere Dauer des Puppenstadiums beim ♂ voraussetzen.

Sonst bliebe nur noch übrig, ein Zurückbleiben in der Entwicklung der Weibchen auf Rechnung der gewöhnlich bedeutendern Grösse der weiblichen Thiere zu setzen. Dann müsste man aber auch weiter folgern, dass grosse Puppen im Allgemeinen eine längere Entwicklungsdauer haben als kleine, und das ist gewiss nicht der Fall. An denjenigen Puppen, welche überwintern, kann man es deutlich sehen, dass die grössere Masse des in der Umbildung begriffenen Materials nicht einen längern Zeitraum fordert: Sphingiden, Noctuen, die kleinsten Geometriden und Microlepidopteren erscheinen im Frühjahr zu gleicher Zeit. Wollte man hier einwenden, dass gerade bei den grossen Sphingiden öfters eine mehrjährige Entwicklungsdauer der Puppe beobachtet wird, so lässt sich dagegen auch eine Anzahl von kleinern Formen anführen, welche ebenfalls zuweilen mehrere Jahre als Puppen liegen bleiben. Ich habe Puppen von *Bombyx lanestrus* L. sechs Jahre lang gehalten und dieselben beim Oeffnen des Gespinnstes in demselben

Stadium der Entwicklung gefunden, wie solche, die einige Wochen alt waren. Die letzten Entwicklungsvorgänge innerhalb der Puppenhülle gehen im Allgemeinen rapid vor sich, und oft unterscheidet sich die Puppe eine Woche vor dem Auskriechen im Mai nur wenig von dem Zustande derselben vor der Ueberwinterung im Herbst. Wir besitzen einen guten Maasstab für die in der Puppe sich abspielenden Entwicklungsvorgänge in der Gewichtsabnahme derselben, indem bei erhöhter Lebensthätigkeit mehr Oxydationsproducte, Kohlensäure und Wasser, abgegeben werden. Durch sorgfältige Wägungen einer grössern Reihe von Puppen konnte ich mit Sicherheit constatiren, dass die Gewichtsabnahme einige Tage vor dem Ausschlüpfen des Schmetterlings ein Maximum erreicht, dem gegenüber der Verlust in der Zeit vorher (der Anfang des Puppenstadiums ist ausgenommen) geradezu verschwindend ist. Bei Arten, deren Erscheinungszeit in den Anfang des Frühlings fällt und deren Flugperiode eine kurze ist, scheint sich die Ausbildung des Falters ganz besonders auf eine kurze Zeit zusammenzudrängen. Da manche Arten in Jahren, wo die Witterungsverhältnisse, besonders im Frühjahr, durchaus ungünstige sind, ganz zu fehlen scheinen, so zweifle ich nicht, dass die Fähigkeit der Puppe, eventuell ein oder zwei Jahre länger liegen zu bleiben, der Erhaltung der Art von grossem Nutzen sein kann. Wer die Witterungsverhältnisse bei uns in Estland kennt, wird zugeben müssen, dass einige unserer hochnordischen Moosmoor-Relicten, wie z. B. *Argynnis freya* THNBG., die eine sehr an das Datum gebundene kurze Flugperiode haben, in manchen Frühjahren wegen wochenlang anhaltenden kalten und regnerischen Wetters unbedingt zu Grunde gehen müssten, wenn sie nicht als Puppen unbeschadet das nächste Frühjahr erwarten könnten.

Auch bei andern Arten, wie z. B. *Erebia ligea* L., glaubt man eine zweijährige Haupterscheinungsperiode beobachtet zu haben — wir sehen aber, dass auch bei allen diesen Arten die Männchen durchschnittlich entschieden früher erscheinen als die Weibchen.

Es bleibt somit sehr wenig Wahrscheinlichkeit für die Annahme übrig, dass das Geschlecht an sich eine verschiedene Entwicklungsdauer im Larven- und Puppenstadium habe, und wir müssen nach andern Ursachen suchen.

Mir scheint die Nützlichkeit der Einrichtung, dass innerhalb derselben Brut das eine Geschlecht früher erscheint als das andere, darin zu liegen, dass auf diese Weise am erfolgreichsten die engere Inzucht verhindert wird, und es lässt sich sehr wohl denken, dass

diese nützliche Einrichtung auf dem Wege natürlicher Zuchtwahl erworben wurde.

Vorausgesetzt nun, dass in der Erscheinungszeit verschiedener Bruten nur kleine Verschiebungen auftreten, und solche sind tatsächlich immer vorhanden, so werden die ♀♀ der Brut A wohl mit den ♂♂ der Brut B oder C zusammentreffen, nicht aber mit denen der eignen, und bei Arten, deren ♂♂ bedeutend früher erscheinen, kann unter Umständen jede enge Inzucht vollständig ausgeschlossen werden.

Wie sehr die Natur im Pflanzenreich dahin strebt, die Inzucht zu vermeiden und möglichst viel Kreuzungen zu erzielen, erkennen wir aus unzähligen Einrichtungen, welche einerseits die Selbstbefruchtung hermaphroditischer Blüten verhindern und andererseits die Kreuzungen begünstigen. Wie mir scheint, bietet die Ungleichzeitigkeit in der Erscheinung der Geschlechter bei Schmetterlingen ein frappantes Analogon zur Ungleichzeitigkeit der Entfaltung männlicher und weiblicher Blüten an derselben Pflanze resp. der ungleichzeitigen Entwicklung von Staubblättern und Griffel innerhalb derselben Blüte. Als Analogon der Dichogamie bei Pflanzen wollen wir hier bei Thieren die Bezeichnung Dichogennese<sup>1)</sup> brauchen und wie dort von protandrischen und protogynischen Arten sprechen.

Eine genauere Betrachtung der Fälle, wo bei Schmetterlingen Dichogennese in ausgesprochener Weise auftritt, bestätigt mir die Annahme, dass der Hauptgrund dieser Einrichtung in der Vermeidung der Inzucht zu suchen sei.

Protandrie trifft zu:

1) Bei Arten, deren ♀♀ träge sind und sich oft erst bei der Eierablage zum Fluge anschicken. Die ♀♀ besitzen in diesem Falle ausgezeichnete Mittel zum Anlocken der ♂♂, wahrscheinlich Duftstoffe, welche von den mit besonders ausgebildeten Fühlern versehenen ♂♂ auf weite Entfernungen empfunden werden.

Einen besondern Fall dieser Kategorie, welcher meist Bombyciden angehören, bilden die Arten, deren ♀♀ flügellos, also zur weitem Fortbewegung vollständig untauglich sind.

Die ♂♂ aller dieser Arten haben die Gewohnheit, in wildem Fluge bei Tage das ganze Revier nach ♀♀ abzusuchen (Beispiele: *Bombyx*

1) Diese Bezeichnung schlug mir der kürzlich verstorbene Graf ALEXANDER KEYSERLING vor, der sich mit meiner Deutung der vorliegenden Verhältnisse vollständig einverstanden erklärte; *διχῶς* und *γεννάω*.

*quercus, rubi, Aglia tau, Endromis versicolora*, die Arten der Gattung *Orgyia* und die Psychiden). Die Anziehungskraft der ♀♀ beginnt oft sofort nach dem Verlassen der Puppenhülle, und ich kann die schon früher von Andern gemachte Beobachtung bestätigen, dass ♀♀ mit noch ganz unentwickelten Flügeln die Copulation eingehen.

2) Bei Arten, welche ihre Eier klumpenweise ablegen, deren Raupen aber sich nicht weit zerstreuen oder gar nesterweise zusammenbleiben (Beispiele: *Bombyx castrensis, neustria* und viele andere Bombyciden). Bei einigen dieser Arten, welche in der Jugend nesterweise zusammenleben, sich aber später, besonders nach dem Ueberwintern, weit zerstreuen, habe ich einen auffallenden Unterschied in der Erscheinungszeit der Geschlechter nicht beobachten können, z. B. bei *Arctia caja*, die ich zu vielen Hunderten, nach Bruten geordnet, erzogen habe, während z. B. bei *Lasiocampa quercifolia*, wo die Raupen auch nach der Ueberwinterung möglichst zusammenbleiben, eine ausgesprochene Protandrie herrscht.

3) Bei Arten, die ein beschränktes Terrain occupiren und durch geringe Flugfähigkeit in bestimmte Grenzen gebannt sind. Dies tritt besonders deutlich bei den Lycäniden hervor, welche die kleinsten und schwächlichsten Formen unter den Rholoceren aufzuweisen haben. Es will mir fast scheinen, als ob hier innerhalb der Gattung die Kleinheit und Schwächlichkeit mit einer grössern Differenz in der Erscheinungszeit der Geschlechter Hand in Hand geht. Unter den bei uns heimischen Arten tritt dies bei *aegon* und *argus* recht deutlich hervor, ein besonders reichliches Material aber für diese Beobachtung bot mir die Fülle der persischen Lycänen; ich führe hier nur *aegagrus, cytis, staudingeri, hyrcana, anisophthalma* an, von denen die meisten ausserordentlich beschränkte Flugplätze, andere ein wenig entwickeltes Flugvermögen besitzen. Hier treffen auch wieder die ♂♂ einer spätern Brut mit den ersten ♀♀ einer frühern Brut zusammen. Die zu allererst erschienenen ♂♂ sind jedenfalls längst abgefaltert, wenn die ♀♀ derselben Brut erscheinen. Bei *aegagrus* z. B. mit sehr beschränktem Fluggebiet — oft war es nur ein kleines Stück eines Bergabhanges, wo die Art sich in Menge tummelte — waren die ersten ♂♂ wegen ihres wilden Fluges über den mit scharfkantigen Geröllsteinen besetzten Boden schon nach einigen Tagen vollständig abgeflogen, und erst später sah ich wieder frische ♂♂ gleichzeitig mit eben ausgeschlüpften ♀♀ fliegen.

Andrerseits bemerken wir, dass bei Arten, die nicht auffallend protandrisch sind, grosse Flugfähigkeit und Beweglichkeit zur Regel ge-

hören, sowie die Gewohnheit, sofort nach dem Verlassen der Puppenhülle die engere Heimath des Larvenstadiums zu verlassen. Dies tritt besonders deutlich an Arten hervor, deren Raupen nesterweise beisammenleben (hierher gehören besonders einige *Vanessa*-Arten).

---

Wir haben bisher die Voraussetzung gelten lassen, dass in der Natur die Inzucht in der Regel als etwas Schädliches nach Möglichkeit vermieden und eingeschränkt wird, und es ist in der That die Zahl der Einrichtungen, welche besonders bei Pflanzen in unzweideutigster Weise zur Vermeidung derselben vorhanden sind, so gross, dass wir von der Wichtigkeit dieser Einrichtungen voll überzeugt sein müssen.

Bei Besprechung der Hermaphroditen sagt DARWIN<sup>1)</sup>: „Fürs erste habe ich eine grosse Masse von Thatsachen gesammelt und so viele Versuche angestellt, welche übereinstimmend mit der fast allgemeinen Ueberzeugung der Züchter beweisen, dass bei Thieren wie bei Pflanzen eine Kreuzung zwischen verschiedenen Varietäten oder zwischen Individuen einer und derselben Varietät, aber von verschiedenen Linien, der Nachkommenschaft Stärke und Fruchtbarkeit verleiht, und anderseits, dass enge Inzucht Kraft und Fruchtbarkeit vermindert etc. etc.“ Doch können wir den Satz, dass Inzucht immer zur Degeneration führe, nicht mit absoluter Sicherheit aussprechen, weil der experimentelle Beweis bisher mangelhaft ist und im Gegentheil eine Anzahl von Fällen darauf hinzudeuten scheint, dass Degeneration durchaus nicht die nothwendige Folge der Inzucht zu sein braucht. Wir haben Beispiele, dass einige Racen von Hausthieren im Zustande der Domestication durch Generationen hindurch trotz aller Inzucht von ihrer Fruchtbarkeit nichts einzubüssen scheinen, und die Kaninchen von Porto Santo z. B. stammen alle von einer Mutter ab, ohne die geringste Degeneration zu zeigen. Es scheint in diesen Fällen wohl in erster Linie darauf anzukommen, dass nur die geeigneten Individuen, durch Zuchtwahl von Seiten der Menschen oder der Natur, zu Trägern des Stammes werden. — Wir wollen es nun versuchen, diese Thatsachen und Beobachtungen im Lichte der neuern Vererbungstheorien zu betrachten.

Als die wichtigste Errungenschaft biologischer Forschung in den letzten Jahrzehnten können wir den Nachweis betrachten, dass es eine

---

1) Entstehung der Arten, p. 119.

Vererbungssubstanz giebt, die sich in den Keimzellen und höchst wahrscheinlich nur im Kern derselben findet. Wie diese Substanz als Trägerin aller Vererbungstendenzen dorthin gelangt, ist eine Frage, deren Beantwortung noch verschiedene Hypothesen und Theorien wachgerufen hat, und unter diesen hat, wie es scheint, bisher die von WEISMANN und GALTON mit ausserordentlichem Scharfsinn durchgeführte Theorie von der „Continuität des Keimplasmas“ es am besten verstanden, den bisher bekannten Thatsachen der Vererbung gerecht zu werden. Im Anschluss an seine Theorie von der Continuität des Keimplasmas hat WEISMANN zuerst die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung in einem ganz neuen Lichte erscheinen lassen und nachgewiesen, dass mit dieser das Mittel gegeben ist, durch welches die individuelle Variabilität nicht nur entstehen kann, sondern entstehen muss.

Müssen wir aber in der sexuellen Fortpflanzung eine Einrichtung sehen, durch welche die individuelle Variabilität der Metazoen auf der nöthigen Höhe erhalten wird, dann könnten wir uns wohl denken, dass durch Vermeidung von engerer Inzucht die Summe verschiedener Vererbungstendenzen bei der Vereinigung von Keimzellen noch gesteigert oder wenigstens die Gefahr, dass die Complication des Keimplasmas geringer wird, vermieden werden kann.

Vorausgesetzt, dass erworbene Charaktere nicht vererbt werden — und in der That ist noch kein Fall bekannt, wo eine Vererbung derselben sich wirklich constatiren liess<sup>1)</sup> — so würden die aus engerer Inzucht hervorgegangenen Individuen einer Art nur über eine ganz bestimmte Anzahl von Vererbungstendenzen verfügen; diese würden unter Umständen ausreichen, um die Art innerhalb ganz bestimmter Lebensbedingungen lebensfähig erscheinen zu lassen, sie würden aber nicht mehr ausreichen, wenn beim Wechsel der Lebensbedingungen neue Anforderungen an die Art gestellt werden und das Maass individueller Variabilität nun nicht gross genug ist, um durch ganz neue Combinationen von Charakteren der Selection das nöthige Material an die Hand zu geben.

Bei engerer Inzucht werden, wie wir es thatsächlich beobachten,

1) Vergl. hierüber ausser den WEISMANN'schen Arbeiten: ZIEGLER, Können erworbene pathologische Eigenschaften vererbt werden etc.? Jena, 1886; ferner C. WEIGERT, in: SCHMIDT's Jahrbüchern der gesammten Medicin, Bd. 215, Jahrg. 1887, Nr. 7 u. 8; auch in England bietet diese brennende Frage zu vielfachen Controversen Anlass, wie die letzten Jahrgänge der „Nature“ beweisen; ferner A. R. WALLACE, Darwinism.

gewisse Charaktere durch Summation gleicher Vererbungstendenzen bisweilen auffallend stärker hervortreten; sobald dies aber auf Kosten anderer für die Erhaltung der Art wichtiger Charaktere geschieht, wird man in dieser Accumulation sonst nützlicher Merkmale keinen Nutzen mehr, sondern nur einen Schaden für die Art sehen.

So werden wir es wohl verstehen, dass die Inzucht nicht immer schädlich zu sein braucht, dass sie aber wohl unter Umständen der Art direct verderblich werden kann. Wenn bei den überall und zu jeder Zeit sich ändernden äussern Lebensbedingungen der Natur ein mannigfaltigeres Material von Lebewesen für diese neuen Bedingungen zur Auswahl übergeben wird, so kann dies für die Erhaltung der Art nur von Nutzen sein. Das grösste Maass von individueller Variabilität aber wird erreicht, wenn die zur Copulation gelangenden Individuen derselben Art möglichst entfernt verwandt sind (im engsten Sinne dieses Wortes). Von diesem Gesichtspunkt aus können wir es verstehen, warum so viele Einrichtungen zur Vermeidung der engern Inzucht getroffen sind.

Die Erklärung, wie diese Einrichtungen auf dem Wege der Selection entstanden sind, dürfte nicht allzu schwierig sein. Wenn, mit Bezug auf vorliegenden Fall bei Schmetterlingen, die Weibchen, welche innerhalb einer Brut in Folge individueller Anlage in der Entwicklung zurückgeblieben waren, mehr Chancen hatten, mit Männchen einer andern Brut eine tüchtigere Nachkommenschaft zu erzeugen, so bietet es durchaus keine Schwierigkeit, diese individuelle Eigenthümlichkeit auf dem Wege der Selection gesteigert zu sehen, indem die Weibchen ihre Eigenthümlichkeit, hinter den Männchen in der Entwicklung zurückbleiben, jedes Mal auf ihre Nachkommen vererben mussten.

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere](#)

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: [6](#)

Autor(en)/Author(s): Petersen Wilhelm

Artikel/Article: [Über die Ungleichzeitigkeit in der Erscheinung der Geschlechter bei Schmetterlingen. 671-679](#)