

Aus dem Zoologischen Institut der Eidgen. Techn. Hochschule Zürich

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE ENTSTEHUNG
DER PARTHENOGENESE BEI *SOLENOBIA TRIQUETRELLA* F. R.
(LEPIDOPTERA, PSYCHIDAE)

III. Mitteilung

DIE GEOGRAPHISCHE VERBREITUNG DER DREI RASSEN VON *SOLENOBIA TRIQUETRELLA* (BISEXUELL, DIPLOID UND TETRAPLOID PARTHENOGENETISCH) IN DER SCHWEIZ UND IN ANGRENZENDEN LÄNDERN UND DIE BEZIEHUNGEN ZUR EISZEIT. BEMERKUNGEN ÜBER DIE ENTSTEHUNG DER PARTHENOGENESE*

Von

J. SEILER**

Mit 4 Textabbildungen und 4 Falttafeln, davon 1 farbigen

(Eingegangen am 1. April 1961)

Inhalt	Seite
I. Einleitung	262
1. Problemstellung	262
2. Historische Bemerkungen und Arbeitshypothesen	263
3. Bemerkungen über die Eiszeiten	264
4. Technische Angaben	265
II. Die Befunde	266
1. Die Verbreitung von <i>Triquetrella</i> in der Schweiz und weitere biologische Analyse der drei Rassen	266
a) Die bisexuelle Form S. 266. α) Verbreitung S. 266. β) Das Sexualverhältnis S. 272. — b) Die diploid parthenogenetische Form S. 275. α) Verbreitung S. 275. β) Verbreitung des XY- und des XO-Typus S. 281. γ) Das primäre Sexualverhältnis S. 282. — c) Die tetraploid parthenogenetische <i>Triquetrella</i> S. 284. α) Verbreitung S. 284. β) Aufzuchtresultat und Bemerkungen über die Zytologie S. 289.	
2. <i>Triquetrella</i> in den Ostalpen	292
a) Bemerkungen über die Vergletscherung S. 292. — b) Die Verbreitung von <i>Triquetrella</i> S. 292.	
3. <i>Triquetrella</i> im Gebiet der nordeuropäischen Vereisung und im Gebiet zwischen der alpinen und der nördischen Vergletscherung	294
a) Bemerkungen über die Vergletscherung S. 294. — b) Die heutige Verbreitung im unvergletscherten Zwischengebiet S. 296. — c) <i>Triquetrella</i> im Gebiet der nordischen Vereisung S. 298.	
4. Könnte <i>Triquetrella</i> vom unvergletscherten Zwischengebiet in die Schweiz eingewandert sein?	299
5. Wie erfolgte die Ausbreitung von <i>Triquetrella</i> in der Schweiz? <i>Triquetrella</i> in Gletschernähe	300
6. Morphologischer und physiologischer Vergleich der drei Rassen von <i>Triquetrella</i>	305

* Den Mitarbeitern gewidmet.

** Die Durchführung dieser Arbeit wurde wiederum durch ein Stipendium aus dem Schweiz. Nationalfonds ermöglicht. Dem Kuratorium der Stiftung sei wärmstens gedankt.

Aus dem Jubiläumsfonds der E.T.H. erhielt ich ferner einen Druckkostenzuschuß. Dafür bin ich dem Vorstand der Stiftung, Herrn Prof. PALLMANN, Präsident des Schweiz. Schulrates, und dem Altrector der ETH., Herrn Prof. FREY-WYSSLING, zu sehr großem Dank verpflichtet.

	Seite
III. Die Ergebnisse	306
1. Die Entstehung der Parthenogenese	306
a) Die Entwicklung unbesamter Eier S. 306. — b) Eiablage ohne Begattung der bisexuellen Weibchen und Folgeerscheinungen S. 308.	
2. Der Übergang von der diploiden zur tetraploiden Parthenogenese	312
3. Warum eilt die Umwandlung in der Ostschweiz voraus?	313
Zusammenfassung	313
Literatur	315

I. Einleitung

1. Problemstellung

Das Untersuchungsobjekt, *Solenobia triquetrella* F. R. (Psychidae, Lepidopt.) hat drei Rassen, die sich fortpflanzungsbiologisch, zytologisch und zum Teil auch morphologisch unterscheiden:

1. eine bisexuell sich vermehrende Rasse mit normalem Sexualverhältnis;
2. eine diploid parthenogenetische Rasse, die fast rein thelytok ist;
3. eine tetraploid parthenogenetische Rasse, die rein thelytok und etwa doppelt so groß ist wie 1 und 2.

Die *bisexuelle Rasse*, zweifellos die Ausgangsform, aus welcher die beiden parthenogenetischen Rassen entstanden sind, hat, wie das für die Schmetterlinge typisch ist, weibliche Digametrie; es sind bei manchen Lokalformen XY-Chromosomen vorhanden, andere Lokalformen gehören dem XO-Typus an. Der Nachweis ist erbracht, daß *Triquetrella* im Begriffe ist, das offenbar inerte Y-Chromosom über Bord zu werfen. Die diploide Chromosomenzahl beträgt beim XY-Typus in beiden Geschlechtern 62, beim XO-Typus 62 (= ♂) und 61 (= ♀) (SEILER 1959).

Es ist bereits darauf hingewiesen worden (SEILER 1959, S. 103 u. f.), daß nicht begattete Weibchen der bisexuellen Rasse versuchen, unbesamte Eier zu legen und daß ihnen das gelegentlich gelingt. Außerdem wurde in der gleichen Arbeit gezeigt (Tabelle 3, S. 106), daß unbesamte Eier einen Anlauf zur Entwicklung nehmen und daß diese bis zum fertigen Räupchen führen kann. Diese Tendenz zur Parthenogenese und ihre Bedeutung für die Entstehung einer erblich fixierten Parthenogenese werden wir nun weiter zu verfolgen haben.

In vorläufiger Form wurde auch über das Sexualverhältnis der bisexuellen *Triquetrella* berichtet (l. c. S. 107 u. f.). Die vorliegende Arbeit wird ein neues und ausgedehntes Material zur Entscheidung der Frage nach dem Sexualverhältnis und seiner Bedeutung für die Entstehung der Parthenogenese bringen.

Die *diploid parthenogenetische Triquetrella* hat überraschenderweise denselben XO- bzw. XY-Mechanismus wie die bisexuelle Form. Trotzdem entstehen in der Regel nur Weibchen. Wie das möglich ist, erklärt die Entwicklung. Nach den Reifeteilungen findet nämlich eine Art Selbstbefruchtung statt; dabei verschmelzen zwei Richtungskörper und aus diesem automiktischen Kopulationskern, dem sog. Richtungskopulationskern (R.K.K.) geht das Tier hervor und nicht aus dem Eikern, dessen Weiterentwicklung durch den R.K.K. blockiert wird (SEILER 1960). Da der Kopulationskern immer die XO- bzw. XY-Konstitution hat (vgl. l. c. Abb. 6, S. 54), entstehen nur Weibchen. Kommt aber ausnahmsweise der Eikern zum Zuge, dann entstehen Ausnahmемännchen (l. c., S. 40, Tabelle 3).

Es gibt diploid parthenogenetische Lokalformen, welche in den Instinkten den bisexuellen Weibchen noch sehr nahe stehen (l. c. S. 32 u. f.) und vor der Eiablage die Legeröhre strecken, als ob sie auf das Anfliegen der Männchen warten würden; auch treten in der Embryonalentwicklung relativ häufig Störungen auf. Aus all dem geht hervor, daß bei solchen Lokalformen die Parthenogenese noch nicht stabilisiert ist. Es gibt aber andere Lokalformen, bei welchen das der Fall ist. Solchen Befunden werden wir weiter nachzugehen haben um zeigen zu können, auf welchem Weg die Parthenogenese bei *Triquetrella* eingeführt wurde.

Die tetraploid parthenogenetische Form ist zwar zytologisch untersucht (SEILER 1923); es stehen aber noch wesentliche Fragen offen, so die Frage, ob der Embryo auch hier aus dem R.K.K. hervorgeht. Die Weibchen dieser Rasse beginnen in der Regel sofort nach dem Schlüpfen mit der Eiablage; diese erfolgt in einem Zuge und alle Eier entwickeln sich und liefern ausschließlich Weibchen. Da wir aus Linienzuchten diploid parthenogenetischer Stämme vereinzelt tetraploide Tiere erhielten, sind wir zur Annahme berechtigt, daß die tetraploide *Triquetrella* nicht direkt aus der bisexuellen Form entsteht, sondern, jedenfalls in der Regel, aus der diploid parthenogenetischen Form.

Es besteht also eine genetische Sukzession: bisexuell → diploid parth. → tetraploid parth. In dieser Arbeit soll durch das Studium der geographischen Verbreitung der drei Triquetrellaformen die Frage geprüft werden, ob der zeitlichen Reihenfolge auch eine räumliche, eine geographische Sukzession entspricht.

2. Historische Bemerkungen und Arbeitshypothesen

Die Arbeit an *Triquetrella* begann mit tetraploiden Lokalformen von Berlin, Wannsee, Liepnitz, Ratibor, Weinheim, München usw. (SEILER 1923); es schien so, als ob die *Triquetrella* überall tetraploid wäre, die Tetraploidie aus der Tatsache erschlossen, daß bei der Chromosomenkonjugation vier homologe Elemente zu einer Doppeltetrade zusammentreten. Diese spaltet aber noch in der Metaphase oder der frühen Anaphase der ersten Reifeteilung auf in einfache Tetraden bzw. Dyaden. Es finden zwei Reifeteilungen statt und die Normalzahl der Chromosomen wird reduziert auf 61 oder 62. Durch Kernverschmelzung während der ersten Furchungsteilungen wird dann wieder aufreguliert auf 122 oder 124. Worauf diese Variation in der Chromosomenzahl beruht, werden wir später zu prüfen haben.

Ausnahmsweise unterblieb nun diese Aufregulierung, und die Entwicklung erfolgte bis zum Blastoderm mit der diploiden Chromosomenzahl. Daraus wurde geschlossen, daß die Parthenogenese bei *Triquetrella* ursprünglich diploid gewesen sein dürfte. Wir suchten nach dieser hypothetischen Form und fanden sie, lange Jahre später, auf dem Grat der Lägern (858 m) nördlich Zürich (SEILER 1938).

Der Literatur war zu entnehmen, daß es außerdem noch eine bisexuell sich vermehrende *Triquetrella* geben dürfte (O. HOFMANN 1859; A. HARTMANN 1871 u. a.). Wir fanden sie 1922 dank der genauen Fundortangaben von HOFMANN in einem Föhrenhochwald bei Nürnberg und 1938 auch auf der Lägern (863 m). Durch Kreuzungen ließ sich eindeutig zeigen, daß an der Zusammengehörigkeit der drei *Triquetrella*-Formen keine Zweifel bestehen können (SEILER-PUCHTA 1956).

Wenn man auf der Lägern steht und hat zu Füßen ein Nebelmeer, das den Lägergrat freiläßt und das gegen die Alpen leicht ansteigt, so ragen im Süden

unter anderem der Albiskamm (913 m), der Rossberg (1584 m), der Rigi (1800 m), der Pilatus (2109 m) aus dem Nebelmeer heraus, im Westen die höchsten Gipfel des Jura, im Osten die höchsten Erhebungen des Züricher Oberlandes (—1296 m) und im Hintergrund sind, schneebedeckt, Säntis und Alpen.

So sah die Schweiz zur Zeit der größten Vergletscherung aus. Ein gewaltiges Eismeer überdeckte das Land und begrub alles Leben. Nur im Jura und im Voralpengebiet ragten einzelne Erhebungen, gleich Inseln, aus dem Eis heraus. Diese Erhebungen, wir erwähnten vorhin einige, sind die Inselberge, massifs de réfuge, auch Nunatakker genannt. Auf ihnen konnten Lebewesen, darunter wohl auch *Triquetrella*, die Eiszeit überdauern.

Wie, wenn unser Objekt auf den Inselbergen die Eiszeit überdauert hätte und wenn die Triquetrella der Nunatakker die bisexualle Form gewesen wäre, die dann beim Rückzug der Gletscher nachwanderte und unterwegs zur parthenogenetischen Vermehrung überging, zunächst zur diploiden, dann zur tetraploiden?

Die *Triquetrella*-Weibchen sind flügellos und auch sonst rückgebildete Geschöpfe, die sich nicht einmal von dem Raupensack wegbegeben können (vgl. Abb. 1, S. 267). Also muß die Wanderung durch die Raupen und zu Fuß erfolgt sein, denn eine passive Verbreitung kommt, wie später gezeigt werden soll, kaum in Frage.

Daraus ergibt sich, daß eine räumliche Sukzession bisexualle → diploid parth. → tetraploid parth. bestehen könnte.

Das sind die Arbeitshypothesen, die uns leiteten (SEILER 1943, 1946) und die wir nun Schritt für Schritt zu prüfen haben.

3. Bemerkungen über die Eiszeiten

Zur Zeit der vorletzten, größten Vergletscherung, der Riss-Eiszeit, war fast die ganze Schweiz mit einer gewaltigen Eisschicht überdeckt (Abb. 3, S. 295 u. Tafel IV). Im Westen überflutete der Rhone-Aaregletscher den Jura und drang im Nordwesten und Südwesten noch weit nach Frankreich hinein. Nur die höchsten Gipfel des Jura blieben eisfrei. In der Ost- und Zentralschweiz stießen der Rhein-Thur-Linth- u. Reussgletscher, im Norden und Osten ebenfalls über die Landesgrenzen hinaus. Eisfrei blieben, abgesehen von den über 500 m liegenden Teilen des Randens (Schaffhausen), von Basel und Pruntrut noch die Reihe der Voralpen-Nunatakker, die etwa auf einer Linie: Einmündung der Rhone in der Genfersee — Einmündung des Rheines in den Bodensee liegen, und die in der Karte angedeutet sind.

Im Gebiet des Rhonegletschers ragte nach ALBERT HEIM unter anderem der Dt. de Vaulion etwa 60 m über die Eisoberfläche hinaus, der Chasseron 160 m, der Chasseral 300 m. Die Gipfel der höchsten Erhebungen des Solothurner-, Basler- und Aargauerjura waren durchschnittlich etwa 100 m über dem Eisniveau (80—200 m). Im Gebiet des Rheingletschers und seiner Alliierten schauten die Gipfel der Läger und des Albishorn eben noch aus dem Eis heraus; am Rigi (1800 m) stand das Eis etwa bei 1400 m, am Pilatus (2132 m) bei 1200 m und im Gebiet des Aaregletschers, beispielsweise am Napf (1411 m), bei etwa 1000 m. Nun hatten zwar manche dieser Nunatakker eine Firnkappe oder gar eine kleine Eigenvergletscherung, aber trotzdem war selbst zur Zeit der größten Vereisung, noch genug freier Raum für *Triquetrella* vorhanden. Und da *Triquetrella* heute in unmittelbarer Nähe der Gletscher sehr gut gedeiht, worüber später die Rede sein soll, ist die Annahme keineswegs gewagt, daß unser Objekt auf den Nunatakkern die Eiszeit überdauerte.

Die Vergletscherung auf der Südabdachung der Alpen unterscheidet sich von derjenigen am Nordhang: die Schneegrenze lag höher, der Abfall der Gletscher erfolgte rascher, das Abschmelzungsgebiet war bedeutend größer und die nicht mit Eis bedeckten Teile waren ausgedehnter, als auf der Nordseite der Alpen (Tafel IV). Dieser Unterschied drückt sich, wie wir sehen werden, auffallend deutlich in der Verbreitung der drei *Triquetrella*-Rassen aus.

Auf die Riss-Vergletscherung folgt die langandauernde Riss-Würm-Interglacialzeit. Dann stoßen die Gletscher erneut vor, alles Leben, was nicht fliehen kann (und dazu gehört unser Objekt) begrabend. Die Würmgletscher sind aber, jedenfalls auf dem Alpennordhang, viel weniger mächtig, als diejenigen zur Risszeit (vgl. Karte). Der Rhone-Aaregletscher brandete wohl am Jura an, überflutete ihn aber nicht und zwischen Rhone- und Rheingletscher blieben das Napfgebiet, das Aaretal von Wangen abwärts bis Koblenz eisfrei. Eisfrei blieb ferner das Rheintal von Schaffhausen bis Basel (s. Karte). Die Dauer der Würmeiszeit wird auf ungefähr 100 000 Jahre geschätzt, die Postglacialzeit bis heute auf etwa 20 000 Jahre (vgl. ZEUNER 1950 und die geologischen Werke von ALBERT HEIM: Geologie der Schweiz 1919, ROMAN FREI: Über die Ausbreitung der Diluvialgletscher in der Schweiz 1912, PAUL BECK: Eine Karte der letzten Vergletscherung der Schweizeralpen 1926, das Standardwerk über die Eiszeiten von PENK und BRÜCKNER 1901—1909 und WOLDSTEDT: Das Eiszeitalter, 2. Bd., 2. Aufl. 1954 und 1958).

Die Mehrzahl der Glaciologen sind darin einig, daß die Gründe für einen Gletschervorstoß nicht, oder doch nicht in erster Linie, in einer Vermehrung der Niederschläge, sondern in einem Sinken der Temperatur gesucht werden müssen und umgekehrt ein Gletscherschwund durch ein Ansteigen der Temperatur verursacht wird.

Die Temperaturerniedrigung war in der Würmeiszeit so stark, daß die Gletscher am Nordfuß der Alpen in einer baumlosen Tundra endeten, während die südalpiner Gletscher wohl stellenweise bis in Waldland vorstießen (vgl. WOLDSTEDT II, S. 171), denn die Baumgrenze lag im Süden bei 300—600 m.

„Manche Leser werden sich schon die Frage gestellt haben, was für klimatische Änderungen eine neue Eiszeit auslösen könnten. Die Erniedrigung der Temperaturanglinie um $3\frac{1}{2}$ — 4° C würde bei den Niederschlagsmengen der letzten Jahrzehnte für die Bildung eines Gletschers im Rhonetal genügen, der in der Gegend von Visp eine Mächtigkeit von rund 1400 m erreicht und dessen Zunge bis in das Becken des Genfersees vorstößt“ (KASSER 1959, S. 13).

4. Technische Angaben

Triquetrella überwintert auf dem Stadium der erwachsenen Raupe. Im frühen Frühjahr verlassen die Raupen die Winterquartiere und kriechen zum Anspinnen des Sackes und zur Verpuppung hoch. Das geschieht, je nach der Höhenlage, im März bis Juni. Fast unser gesamtes Freilandmaterial trugen wir auf dem Puppenstadium ein. Da die Weibchen flügellos sind und eine passive Verbreitung, wie bereits erwähnt, kaum in Frage kommt, können wir sicher sein, daß die Tiere, welche wir von einem Fundplatz eintragen, an Ort und Stelle aufgewachsen, also autochthon sind. Diese Feststellung ist für das folgende wichtig.

Da die Puppenruhe kurz ist und nur 14 Tage dauert, kamen wir manchmal zu spät zum Einsammeln. Da blieb nichts anderes übrig, als die Aufzucht von Freilandgelegen. Zum Chromosomenzählen können Freilandgelege nicht benützt werden, denn die Eier dürfen nicht älter sein als höchstens $3\frac{1}{4}$ Std.

Jeder Fundplatz, von dem wir Material hatten, das wir chromosomal analysieren konnten, ist auf der farbigen Schweizerkarte (s. Ende der Arbeit, Tafel IV) eingetragen. Die verschiedenen Rassen halten wir mit verschiedenen Farben auseinander. Der Nichtschweizer wird sich auf unserer stummen Karte, etwa anhand der Seen, leicht orientieren können.

Lokalformen, bei welchen es uns aus dem einen oder anderen Grunde nicht glückte, die Chromosomenzahl zu ermitteln, sind in der Karte nicht aufgeführt, abgesehen von drei Ausnahmen, auf die wir zurückkommen werden.

Jede Lokalform erhält eine Nummer. In den Tabellen 1, 3 und 5 findet der Leser die Namen der Fundstellen. Wir numerieren auf der Karte von links nach rechts, zunächst zwischen den Längengraden 6° — $6^{\circ} 30'$ von Nord nach Süd, dann ebenso zwischen $6^{\circ} 30'$ — 7° von Nord nach Süd usw. Der leichten Auffindbarkeit wegen numerieren wir die Fundplätze in den Tabellen außerdem noch laufend; die laufenden Nummern sind im Text mit L_1 , L_2 , L_3 usw. aufgeführt, die Kartennummern mit K_1 , K_2 , K_3 usw.

Es schien erst so, als ob die Verteilung der drei *Triquetrella*-Rassen in der Schweiz äußerst einfach wäre (vgl. SEILER 1946): auf den Nunatakern die bisexuelle Form, im Mittelland (also zwischen Jura und den Voralpen) die diploid parthenogenetische

Triquetrella, und in den Alpen die tetraploid parthenogenetische Form. Sehr bald stellte sich aber heraus, daß die Verhältnisse komplizierter sind und nur ein sorgfältiges Beobachtungsnetz von den tatsächlichen Verhältnissen eine Vorstellung geben dürfte. Wir haben deshalb dieses Netz seit etwa 1940 bis heute nach Möglichkeit systematisch ausgebaut.

Um ein objektives Bild von der Wirklichkeit übermitteln zu können, war es unser Bestreben, das Beobachtungsnetz gleichmäßig über die ganze Schweiz auszubreiten. Das glückte uns aber nur unvollkommen, vor allem, weil *Triquetrella* mancherorts nicht gefunden werden konnte. Da oder dort sind gewollt Häufungen, so z. B. in der Gegend der Lägern (Tabelle 1, L₂₉, K₁₅₅); wir hofften, auch auf anderen Bergen der Umgebung die bisexuelle Form anzutreffen, fanden sie aber nicht. Die Gegend zwischen dem Rhone- und dem Rheingletscher der Würmeiszeit (Tafel IV) bevorzugten wir unserer Arbeitshypothese wegen. Die Region des Vierwaldstätter- und Zugersees reizte zu intensiver Analyse, weil hier ein Übergang von bisexuell zu tetraploid parthenogenetisch auf engem Raum angetroffen wird; die Dichtigkeit im Südzipfel der Schweiz (Tessin) deshalb, weil wir die bisexuelle und die diploid parthenogenetische Form vermuteten und zunächst nicht fanden und allerdings auch deshalb, weil wir seinerzeit, des 2. Weltkrieges wegen, die Landesgrenze nicht überschreiten konnten.

Unser Netz ist weniger dicht, als man wünschen wird, vor allen Dingen in Gegenden, in welchen *Triquetrella* schwer zu finden ist, wie im Schweizerischen Mittelland: jeder Landfleck ist kultiviert und die Lebensbedingungen für *Triquetrella* sind hier sehr ungünstig. Besonders bemüht hatten wir uns um die Nunatak der Säntisgegend (vgl. Karte); doch scheint hier, aus einem nicht ersichtlichen Grunde, *Triquetrella* zu fehlen oder selten zu sein.

Wie unsere Karte zeigt, gibt es Fundplätze mit zwei *Triquetrella*-Formen; ein Fundplatz (Chasseron, Tabelle 1, L₃ und K₁) hat sogar auf engstem Raum alle drei Rassen nebeneinander. Daraus ergibt sich für uns, daß wir jede Population genau zu analysieren hätten, experimentell und chromosomal. Hier aber sind uns aus zeitlichen Gründen Grenzen gesetzt, die wir nicht überschreiten konnten. Wir sind überzeugt, daß die Zahl der Fundplätze mit gemischtem Bestand, größer ist, als unsere Karte zeigt; sie wird also nur ein annähernd richtiges Bild geben.

Danksagung. Ich (SEILER) habe wieder vielen treuen Helfern zu danken. Nicht genug kann ich Verwalter TÖPPEL (Zool. Inst. E.T.H.) danken, der mit einem besonderen Detektor-Sensorium für *Triquetrella* begabt, mir von Beginn der Arbeit bis heute mit Passion beim Suchen von Freilandmaterial geholfen hat. Gleiches gilt für meine frühere Laborantin LENI MÜLLER, jetzt Frau GROB, und für meine früheren Assistenten, Frau Priv.-Doz. Dr. NARBEL-HOFSTETTER, Dr. FLORIN, Dr. SAUTER, jetzt Kustos am Entomologischen Institut der E.T.H. und für Herrn Lehrer WEBER.

Besonderen Dank schulde ich ferner den österreichischen Entomologen LEO SIEDER (Klagenfurt, Kärnten), HERBERT MEIER (Knittelfeld, Steiermark) und Dr. J. KLIMESCH (Linz a. d. D.). Dank ihrer Hilfe konnten die Verhältnisse in den Ostalpen geklärt werden.

All den Genannten und vielen Nichtgenannten (s. Tabelle 8 und 9) danke ich von Herzen für ihre Hilfe bei der Materialbeschaffung. Ihnen sei diese Arbeit gewidmet!

Endlich habe ich Dr. HANKE vom Geologischen Institut der E.T.H. für Ratschläge in glaciologischen Fragen, den Kollegen IMHOF, GUTTERSON, WINKLER und DÜRST für Hilfe in kartographischer Hinsicht und den Kollegen JAKOB und KASSER für die Hinweise auf die Literatur über die Bewegungen der Schweizer Gletscher, im besonderen des Rhonegletschers, herzlich zu danken.

II. Die Befunde

1. Die Verbreitung von *Triquetrella* in der Schweiz und weitere biologische Analyse der drei Rassen

a) Die bisexuelle Form. α) Die Verbreitung. Der sichere Nachweis der bisexuellen *Triquetrella* für einen bestimmten Fundplatz ist nicht so leicht, wie es scheinen mag. Schlüpfen aus dem meist spärlichen Freilandmaterial mehrere Männchen, so ist ohne chromosomale Untersuchung und ohne Aufzuchtexperimente klar, daß die bisexuelle Form vorhanden ist. Schlüpft aber nur ein Männchen, so bleibt die Möglichkeit, daß es aus einem Gelege der diploid parthenogenetischen Form entstanden sein könnte (vgl. SEILER 1960, Tabelle 3, S. 40).

Also müssen auch Weibchen zur Prüfung vorhanden sein. Die Weibchen aller bisexualen Lokalformen strecken unmittelbar nach dem Schlüpfen aus der Puppenhülle die Legeröhre (Abb. 1 c) und warten auf die Begattung. Bleiben die Männchen aus, so wird die Legeröhre nach einigen Stunden des Werbens eingezogen (vgl. Abb. 1 a), um in der Frühe der folgenden Tage erneut vorgestreckt zu

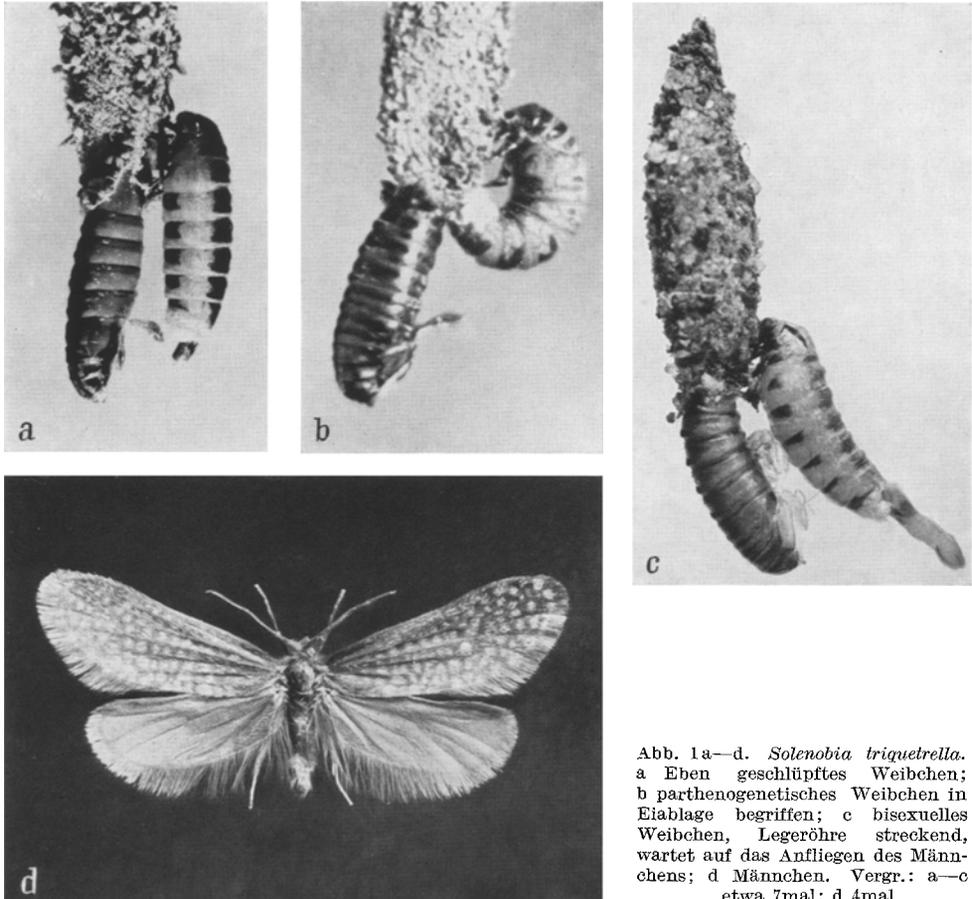


Abb. 1 a—d. *Solenobia triquetrella*. a Eben geschlüpftes Weibchen; b parthenogenetisches Weibchen in Eiablage begriffen; c bisexuelles Weibchen, Legeröhre streckend, wartet auf das Anfliegen des Männchens; d Männchen. Vergr.: a—c etwa 7mal; d 4mal

werden. Schon am ersten Tag nach dem Schlüpfen, oder doch in den nächsten Tagen, versuchen bisexuelle Weibchen, wenn die Männchen ausbleiben, unbesamte Eier zu legen; sie biegen das Abdomen ein (Abb. 1 b), senken die Legeröhre in die Tiefe des Sackes und es glückt ihnen oft, einige bis viele unbesamte Eier zu legen (SEILER 1959, Tabelle 3, S. 108).

Jetzt wird man unsicher, denn die Weibchen solcher diploid parthenogenetischer Lokalformen, welche der bisexuellen *Triquetrella* in ihren Instinkten noch nahestehen (SEILER 1960), strecken, unmittelbar nach dem Schlüpfen aus der Puppenhülle, auch die Legeröhre vor, gelegentlich einige Stunden lang, bevor sie sich zur Ablage unbesamter Eier entschließen.

Man sieht, zur sicheren Analyse der Population eines Fundplatzes sind Aufzuchtexperimente meist unerlässlich, vor allen Dingen dann, wenn der Verdacht

Tabelle 1. Die bisexualle Form. Fundplatzverzeichnis

● Fundplatz rein bisex.; ○ bisex. und tetraploid; ⊙ alle drei Rassen; ● bisex. und diploid parth. mit XO; ⊕ bisex. und diploid parth. mit XY.

Lfd. Nr.	Karten-Nr.		Fundplatz	Kanton	Ungefähre Fundplatzhöhe m	Berghöhe m	Durch Aufzucht geprüft Kultur-Nr. und Zuchtjahr
1	1	●	Dt. de Vaulion	Waadt	1200—1300	1487	35, 1944/45
2	25	●	Fleurier, „La Caroline“	Neuenburg	750		32, 1944/45
3	26	⊙	Chasseron, Gipfelregion	Waadt	1550—1611	1611	36, 1944/45
4	40	●	Rochers de Naye, Sautodoz	Waadt	1820	2045	33, 1944/45
5	41	●	Rochers de Naye, Les Dentaux	Waadt	1700		
6	48	●	Nods	Bern	1000		36, 1943/44
7	49	⊙	Biel	Bern	480		26, 1944/45
8	58	⊕	Gurten Süd bei Bern	Bern	600—700	860	—
9	61	●	Schwarzenburg-Guggisberg	Bern	900	1293	21, 1946/47
10	62	●	Rüti bei Riggisberg, Sonnhalden	Bern	900—1000	1023	27, 1949/50
11	63	⊕	Sangernboden an der kalten Sense	Bern	950		—
12	70	●	Charmey	Freiburg	900		—
13	109	●	Sumiswald	Bern	700—800		22, 1946/47
14	110	●	Napf bei Entlebuch	Luzern	1000—1100	1410	34, 1944/45
15	111	●	Walkringen-Aspiegg	Bern	700	920	26, 1948/49
16	112	●	Signau-Niedermatt	Bern	750		27, 1948/49
17	113	●	Trubschachen	Bern	750		30, 1944/45 20, 1945/46
18	114	●	Escholzmatt-Rüttihus	Luzern	900—950		28, 1948/49
19	115	●	Heitern, Belpberg	Bern	600—650	895	24, 1948/49
20	116	●	Gelterfingen, Belpberg	Bern	600—650		
21	117	⊙	Oberdiessbach-Gummi	Bern	720—850	1021	23, 1948/49
22	118	●	Röthenbach-Bonarli	Bern	900		—
23	119	●	Schangnau-Stössli	Bern	1050		—
24	120	●	Falkenfluh bei Oberdiessbach	Bern	780	1024	—
25	121	●	Heimberg. nördlich Thun	Bern	600—650		22 a, 22 b 1948/49
26	122	●	Thun	Bern	700		28, 1944/45
27	124	●	Sigriswil	Bern	800		—
28	155	⊙	Lägern bei Baden	Aargau	850—860	863	viele
29	179	●	Rigi-Kaltbad	Luzern	1380	1467	31, 1944/45
30	181	●	Entlebuch, Kriesbaumenwald	Luzern	900	933	29, 1948/49
31	182	●	Pilatus-Tomlishorn	Unterwalden	2100	2132	T, 1947/48
32	183	●	Pilatus-Esel	Unterwalden	2100	2123	—
33	186	●	Lopperberg bei Stansstaad	Unterwalden	450	965	19, 1946/47
34	189	●	Stans	Unterwalden	450		2, 1945/46
35	190	●	Büren-Giegel bei Stans	Unterwalden	650—700	1013	20, 1946/47
36	194	●	Flühli, Entlebuch	Unterwalden	1300		—
37	216	●	Strahlegg am Schnebelhorn	Zürich	1080	1204	26, 1946/47 XII,
38	217	●	Schnebelhorn	Zürich	1100	1292	1947/48
39	222	●	Albishorn bei Hausen	Zürich	850—913	913	viele
40	228	●	Hohe Rhone bei Biberbrücke	Zürich	900—1100	1191	35, 1943/44
41	231	●	Lothenbach bei Walchwil	Zug	450		18, 1946/47
42	232	⊙	Walchwil	Zug	450		—
43	233	●	Rossberg bei Goldau	Schwyz	1300—1560	1562	23, 1946/47

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Karten-Nr.		Fundplatz	Kanton	Ungefähre Fundplatzhöhe m	Berghöhe m	Durch Aufzucht geprüft Kultur Nr. und Zuchtjahr
44	235	●	Goldau	Schwyz	550		—
45	236	●	Brunni am Mythen . . .	Schwyz	1112		—
46	237	●	Hasli-Holzegg am Mythen	Schwyz	1100	1407	24, 1946/47
47	241	●	Rotschuh bei Gersau	Schwyz	470	1407	27 a, 1946/47
48	238	●	Alp Gspaa am Mythen .	Schwyz			—
49	266	●	Rovio	Tessin	550		73, 1943/44
50	282	●	Midegg bei Rehetobel .	Appenzell	850		29, 1944/45
51	287	●	Ziegelbrücke	Glarus	450—550		16, 1953/54
52	289	●	Dürschlägi bei Amden .	St. Gallen	1164		15, 1953/54
53	290	●	Hinter-Altschen bei Amden	St. Gallen	1400		—
54	291	●	Niederurnen	Glarus	440		26, 1949/50
55	296	●	Näfels	Glarus	440		—

besteht, daß neben der bisexualen *Triquetrella* auch die diploid parthenogenetische Form vorhanden sein könnte. Wir haben deshalb von fast allen bisexualen Lokalformen mindestens ein unter Kontrolle entstandenes Gelege aufgezogen (Tabelle 1, letzte Kolonne) und verzichteten nur dann auf das Aufzuchtexperiment (das ein Jahr dauert!), wenn wir ausreichendes Freilandmaterial für einen Fundplatz zur Verfügung hatten.

Die Tabelle 1 gibt ein Verzeichnis der Fundplätze der bisexualen Form und die stumme Schweizerkarte (Tafel IV) zeigt ihre geographische Verteilung. Der Übersichtlichkeit wegen trugen wir die bisexualen Fundplätze in Tafel I noch separat in eine Kartenskizze ein; diese ist ebenfalls am Schluß der Arbeit eingefftet.

Es versteht sich von selbst, daß die letzte und vorletzte Vergletscherung für die heutige Verteilung der *Triquetrella* in der Schweiz maßgebend sein muß, wenn die Verteilung überhaupt von der Vergletscherung abhängig ist.

Wir stellen nun als erstes fest, daß die bisexualle *Triquetrella* entlang des Jura-höhenzuges vereinzelt angetroffen wird (Tafel I u. IV, K₁, K₂₅, K₂₆, K₄₈ K₄₉ und K₁₅₅; K₁₅₅ ist der Lägerfundplatz). All diese Fundplätze waren schon in der Risseiszeit eisfrei oder sind doch in der Nähe der Riss-Nunatakker; sie liegen außerdem an der Grenze der Würmgletscher. Nach unserer Arbeitshypothese ist hier die bisexualle Form zu erwarten.

Zwischen K₄₉ und K₁₅₅ (Lägern) scheint sie zu fehlen; eingehend haben wir allerdings nur den Baslerjura (vgl. Tafel IV, K₈₉—K₉₈) und den Aargauerjura (vgl. etwa K₁₄₀—K₁₆₁ der Karte) abgesehen. Hier hat sich der Übergang der bisexualen Form in die diploid parthenogenetische, so dürfen wir wohl annehmen, schon vollzogen. Es sieht also so aus, als ob der Umwandlungsprozeß in der Ostschweiz weiter gediehen wäre als im Westen; im Westen haben wir auf den Jura-höhen zwar auch die diploid parthenogenetische Form, aber außerdem noch da und dort die bisexualle. Wir werden auf diese Vermutung zurückkommen.

Wir stellen als zweites fest, daß die Mehrzahl der bisexualen Fundplätze sich auf einer Linie befindet, welche die Einmündung der Rhone in den Genfersee im Westen mit der Einmündung des Rheines in den Bodensee im Osten verbindet.

Das ist aber, wie einleitend erwähnt, die Zone der Voralpen-Nunatakker der Risseiszeit, die natürlich auch in der Würmeiszeit eisfrei waren. Oder die Fundplätze liegen zwischen dem Rhone- und dem Rheingletscher der Würmeiszeit (vgl. Tafel I u. IV), ebenfalls also in einer Zone, die nicht mit Eis überdeckt war (K_{109–114}, 118, 119).

Das sind wiederum Feststellungen, welche mit unserer Arbeitshypothese in Übereinstimmung stehen und ihre Richtigkeit bestätigen.

In der Risseiszeit war in dem zuletzt genannten Gebiet nur der Napf K₁₁₀ eisfrei (vgl. Tafel IV). Nach dem Zurückweichen der Rissgletscher ist die bisexualle *Triquetrella* nachgewandert und ist in der Napfegend bis heute zum Teil bisexual geblieben. Zu dem gleichen Schluß kommen wir, wenn wir das Gebiet betrachten, das vom Aaregletscher der Würmeiszeit überflutet war (Tafel IV). Hier haben wir heute noch die bisexualen Lokalformen K₅₈, 115–117, 120–122, 124 (vgl. Tafel I u. IV). Als der Aaregletscher Land freigab, ist also *Triquetrella* in der bisexualen Form nachgewandert und ist dann erst auf ihrer Wanderung alpenwärts zur diploiden und dann zur tetraploiden Parthenogenese übergegangen; man verfolge auf der Karte z. B. den Weg von K₁₂₁→K₁₂₂→K₁₂₃→K₁₂₇→K₁₃₀→K₁₃₂ bis K₁₃₃ oder K₁₃₄.

Daß *Triquetrella* nach dem Zurückweichen der Würmgletscher zunächst in der bisexualen Form nachwanderte, zeigt sich auch anderwärts; so im Nunatakgebiet der Churfürsten. Hier haben wir zwar nur für zwei Lokalitäten in der Gegend von Amden die bisexualle Form nachgewiesen und geprüft (K₂₈₉, 290). Nach neuen Beobachtungen dürfte sie aber zum mindesten im Speer- und Mattstockgebiet da und dort noch vorhanden sein. Nach dem Rückzug des Linthgletschers ist die bisexualle *Triquetrella* nachgewandert und im Talboden vermehrt sie sich heute noch bei Niederurnen (K₂₉₁), in Näfels (K₂₉₆) und in Ziegelbrücke (K₂₈₇) zweigeschlechtlich. An den beiden letzten Fundplätzen ist die Umwandlung zur diploid parthenogenetischen Form heute aber im Gang (vgl. Tafel IV). Weiter taleinwärts haben wir schon von Netstal ab (K₂₉₈) die tetraploide Form (K₂₄₄, K₃₀₅).

Zusammenfassend kann man für die Nordabdachung der Zentralalpen also das folgende sagen:

1. *Triquetrella* vermehrt sich auf den Inselbergen vielerorts heute noch bisexual. Die Umwandlung zur Parthenogenese kann aber schon auf den Inselbergen beginnen und bisexualle Stämme und diploid parthenogenetische Linien nebeneinander sein, wie beispielsweise auf der Lägern (K₁₅₅); ausnahmsweise können selbst alle drei *Triquetrella*-Formen vorhanden sein; so auf dem Chasseron (K₂₆). Oder der Übergang zur diploiden Parthenogenese ist ganz vollzogen, wie auf den meisten Jurahöhen, vor allen Dingen denjenigen des Aargauer- und Baslerjuras und auf vielen Nunatakern der Voralpen (vgl. Tafel IV).

2. Die Ausbreitung der *Triquetrella* nach dem Rückzug der Gletscher dürfte in der Regel in der bisexualen Form erfolgt sein. Das folgt für die Rissvergletscherung aus der Tatsache, daß in der weiteren Umgebung des Napf (K₁₁₀) die Vermehrung von *Triquetrella* heute noch bisexual ist (vgl. Karte) und für die Würmvergletscherung wurde dasselbe an zwei Beispielen aus dem Gebiet des Aaregletschers und dem des Linthgletschers demonstriert.

Eine dritte Feststellung betrifft die Verhältnisse auf der Südabdachung der Zentralalpen. Wir folgerten ursprünglich, daß dieselben Verhältnisse, welche wir auf dem Nordhang der Alpen haben, auf dem Südhang wiederkehren müßten. Erst als die Erwartung durch unsere Beobachtungen über die Verbreitung der *Triquetrella*-Rassen im Tessin nicht bestätigt wurden, suchten wir bei den Glaciologen Rat und hörten, wie in der Einleitung schon erwähnt, daß die Vergletscherung im Süden der Alpen ganz andere Züge hat, als diejenige im Norden (vgl. S. 264) und daß unsere Vermutung, vom Standpunkt des Glaciologen aus gesehen, nicht berechtigt sein dürfte.

Wir fanden im Tessin fast ausschließlich die tetraploid parthenogenetische *Triquetrella*; die diploid parthenogenetische suchten wir zunächst vergebens und von der bisexualen fanden wir nur ein Männchen bei Rovio (Tabelle 1, L₄₉, K₂₆₆).

Wir prüften dieses Tier morphologisch und im Kreuzungsexperiment und können mit absoluter Sicherheit feststellen, daß es ein *Triquetrella*-Männchen war, denn die Kopulation mit einem frischgeschlüpften *Triquetrella*-Weibchen erfolgte augenblicklich und stürmisch; keine andere *Solenobia*-art kopuliert spontan mit *Triquetrella* (vgl. SEILER-PUCHTA 1956)! Dieses Männchen kann auch nicht aus dem Gelege eines tetraploid parthenogenetischen Weibchens entstanden sein, denn diese Form ist nach unseren ausgedehnten experimentellen Befunden, die sich auch auf tetraploide Tessiner Lokalformen, darunter Rovio, erstrecken (SEILER-PUCHTA 1956), rein thelytok; es muß vielmehr der bisexualen Form angehören, von der wir allerdings kein zweites Tier finden konnten, trotz wiederholten Suchens (Fundstelle: Wegmäuerrchen, da wo der Fußweg vom Generoso über die Alpe di Melano in die Terasse von Rovio ausmündet).

Ob wir die bisexualen Form gefunden hätten, wenn wir seinerzeit außerhalb der Landesgrenzen die ausgedehnten Nunatakter der Alpensüdseite (vgl. Tafel IV) hätten absuchen können? Vermutlich würde sie sich, da oder dort, wohl noch finden lassen, dies erschlossen aus den Verhältnissen in den Ostalpen, die wir im nächsten Kapitel schildern werden.

Der Leser, der die Geographie der Schweiz nicht kennt, mag auf die Vermutung kommen, daß die geschilderte Verteilung der bisexualen Form ihren Grund darin haben könnte, daß die Lebensbedingungen an den bisexualen Fundplätzen übereinstimmend sind. Davon kann aber keine Rede sein. Die Lebensbedingungen können denkbar verschieden sein, was Nahrung, Klima, geologischen Untergrund usw. anlangt; man findet die bisexualen *Triquetrella* in den Gipfelregionen des Jura und der Voralpen unter Steinen oder am anstehenden Fels, aber auch in der Ebene im Föhren- oder Buchenhochwald oder an Trockenmauern.

Wir haben bereits einleitend erwähnt, daß die bisexualen *Triquetrella* eine Tendenz zur Parthenogenese zeigt. Alle Weibchen bisexualer Lokalformen versuchen unbesamte Eier zu legen, wenn die Begattung ausbleibt. Der Mehrzahl der unbegatteten Weibchen gelingt es auch, mehrere bis viele Eier zu legen (vgl. SEILER 1959, Tabelle 3, S. 106—107). Außerdem steht fest, daß wohl alle unbesamten Eier einen Anlauf zur Entwicklung nehmen (SEILER 1960, S. 78 u. f.), daß diese aber bald auf Abwege gerät und der Embryo abstirbt. Nur selten führt die Entwicklung bis zu schlüpfenden Räumchen, die sich aber in unseren Experimenten nicht als lebensfähig erwiesen.

Besondere Beachtung verdienen nun die Fundplätze mit gemischten Populationen, an denen doch wohl der Übergang von einer Vermehrungsart zur anderen im Gange sein muß. Es erhebt sich die Frage: besteht ein Unterschied in der Stärke der Tendenz zur Parthenogenese zwischen der bisexuellen *Triquetrella* von gemischten Fundplätzen und solchen, die rein bisexuell sind? In der Zusammenstellung der Tabelle 3 (SEILER 1959, S. 106—107) sind zwei Fundplätze mit gemischten Populationen; es sind das Linz a. d. D. (vgl. das folgende Kapitel) und Oberdiessbach (K₁₁₇); in Linz sind am gleichen Fundplatz alle drei *Triquetrella*-Rassen vorhanden, in Oberdiessbach nur zwei, die bisexuelle und die diploid parthenogenetische Form. Aus dem Vergleich der Zahlen ergibt sich, daß kein greifbarer Unterschied in der Stärke der Tendenz zur Parthenogenese vorhanden ist.

Außerdem haben wir die bisexuelle Form von zwei weiteren gemischten Fundplätzen (Lägern K₁₅₅ und Ziegelbrücke K₂₈₇) geprüft, die Lägernform sehr eingehend und an verschiedenen Stämmen und in mehreren aufeinanderfolgenden Generationen. Das Resultat ist dasselbe: es existiert eine Tendenz zur Parthenogenese, sie ist aber nicht größer als bei anderen bisexuellen Lokalformen; weder ist die Zahl der unbesamt abgelegten Eier im Durchschnitt größer, noch entwickeln sich diese, soweit wir wissen, weiter, als bei rein bisexuellen Fundplätzen.

β) *Das Sexualverhältnis.* Man kann die Parthenogeneseprobleme nicht diskutieren, ohne genau orientiert zu sein über das Sexualverhältnis der bisexuellen Form. Aus früheren Aufzuchtexperimenten (vgl. SEILER 1959, S. 107) war schon zu erkennen, daß das Sexualverhältnis ungefähr normal sein dürfte. Der Grad der Sicherheit unserer Feststellung befriedigte uns aus verschiedenen Gründen nicht. Wir nehmen deshalb das Thema erneut auf. Die in der vorliegenden Arbeit (vgl. Tabelle 1) erwähnten Aufzuchten ergaben 1305 ♀: 1273 ♂; das ist ein Verhältnis von 1:0,975. Da die Aufzucht bei unserem Objekt aber schwer ist und lange dauert und deshalb die Verluste relativ groß sind, können Resultate aus Aufzuchten nicht verpflichtend sein.

Ganz sicher geht man, wenn man das Sexualverhältnis an eben aus der Eischale schlüpfenden Räumchen bestimmt; die männlichen Räumchen haben ein Heroldsches Organ (H.O.), die ektodermale Anlage der männlichen Kopulationsorgane. Auf Schnittpräparaten findet man das H. O. leicht. Die weiblichen Tiere haben kein H. O.

Frühere Befunde sind in Tabelle 2, 1—7 und 8 zusammengefaßt. Nur die Lokalform von Zirbitzkogel (8) schien ein anomales Sexualverhältnis zu haben. Das könnte aber ein Zufallsresultat sein! Außerdem ist zu bedenken, daß die Gelege, welche wir benützten, unter Laboratoriumsbedingungen entstanden sind und daß Freilandgelege ein anderes Resultat ergeben könnten: die Reduktions- teilung könnte gerichtet, die Verteilung der X also nicht rein zufallsmäßig sein (vgl. SEILER 1920)!

Wie zu vermuten war, ergaben aber zwei neue, unter Laboratoriumsbedingungen entstandene Gelege, auch für Zirbitzkogel ein normales Sexualverhältnis (Tabelle 2, 9, 10); damit stimmt das Resultat aus Freilandgelegen vom Zirbitzkogel überein (Tabelle 2, 11—17). Vielleicht ist mit einem kleinen Überschuß an Männchen zu rechnen.

Von einem zweiten bisexuellen Fundplatz der Ostalpen, vom Zinken (Tabelle 2, 18—31) hatten wir ein großes Material an Weibchen und Männchen zur Verfügung. Auch hier resultierte ein annähernd normales Sexualverhältnis mit einem kleinen Männchenüberschuß; dasselbe trifft zu für eine dritte bisexuelle Lokalform (Ringkogel), von der wir drei Freilandgelege schlüpfen ließen und die Räumchen prüften.

Da unsere Prüfung sich auf eine ganze Anzahl räumlich weit auseinanderliegender bisexueller Lokalformen erstreckt und auf Freiland- und Laboratoriumsmaterial, dürfen wir heute wohl mit Bestimmtheit annehmen, daß das Sexualverhältnis der bisexuellen *Triquetrella* allgemein ungefähr normal ist.

Der Gedanke mußte sich aufdrängen, daß die Entstehung der Parthenogenese in Zusammenhang stehen könnte mit einem abweichenden Sexualverhältnis der bisexuellen Form. Solchen Ideen ist nun, wie es scheint, ein für allemal der Boden entzogen.

Auffällig ist ein immer wiederkehrender leichter Überschuß an Männchen. Die χ^2 -Probe ergibt, daß die Abweichung vom 1:1 Verhältnis hoch gesichert ist; also ist die Verteilung des X in der Reduktionsteilung doch nicht ganz zufallsmäßig. Wir werden später

auf eine interessante Bestätigung dieser Feststellung stoßen (vgl. S. 283).

Für die Parthenogeneseprobleme ist noch eine kurze Orientierung über die Schlüpfzeiten der beiden Geschlechter notwendig. Die Abb. 2 faßt unsere Beobachtungen an Aufzuchten bisexueller Stämme zusammen. Es ist für *Triquetrella* typisch, daß zuerst die Weibchen schlüpfen. Die Zahl derselben hat am 2. Schlüpf-tag bereits das Maximum erreicht; am 4., 5. und 6. Tag schlüpfen nur noch wenige Weibchen. Erst vom 2. Schlüpf-tag ab erscheinen die Männchen; am 4. Schlüpf-tag haben sie ihr Maximum; am 7. Tag schlüpfen die letzten Männchen einer unter optimalen Bedingungen geführten Aufzucht. Daß die Weibchen zuerst erscheinen, ist zweckmäßig; so besteht, wenigstens theoretisch, die Chance, daß alle Weibchen begattet werden, denn unbegattete Weibchen können einige Tage auf das Anfliegen der Männchen warten, und ein Männchen kann mehrere Weibchen begatten. Die Lebensdauer der Männchen dürfte in der freien Natur kaum mehr als 4 bis 5 Tage betragen.

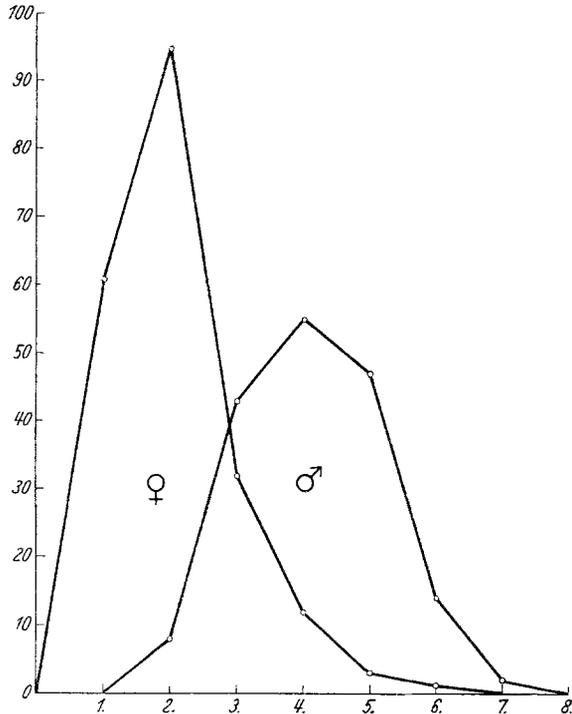


Abb. 2. Schlüpfdaten für die beiden Geschlechter in Geschwisterkulturen. Abszisse: Schlüpf-tage. Ordinate: Zahl der Tiere

Tabelle 2. *Das Sexualverhältnis von verschiedenen Lokalformen der bisexualen Triquetrella, ermittelt an frisch geschlüpften Räupchen*

Nr. 9—34 sind neue Daten; H.O. = Heroldsches Organ.

Nr.	Lokalformen	Bemerkungen	Zahl der Gelege	Zahl der Räupchen	Verluste	Räupchen ohne H.O. = ♀	Räupchen mit H.O. = ♂	In %	
								♀	♂
1—7	Thun, Oberdiessbach, Bürglen, Schnebelhorn, Linz a.d. Donau, Saualpe (Kärnten) (vgl. Tabelle 4, S. 108, SEILER 1959)	Kopulation und Ablage im Labor	12	797	8	387	402	49,0	51,0
8	Zirbitzkogel, Winterleitenhütte (Steiermark) (vgl. Tabelle 4, S. 108, SEILER 1959)	Kopulation und Ablage im Labor	2	145	8	53	84	38,7	61,3
9	Zirbitzkogel, Winterleitenhütte (Steiermark)	Kopulation und Ablage im Labor	1	95	5	45	45		
10	desgl.	desgl.	1	74	3	35	36		
9—10			2	169	8	80	81	49,7	50,3
11	Zirbitzkogel, Winterleitenhütte (Steiermark)	Freilandgelege	1	63	1	32	30		
12	desgl.	desgl.	1	98	2	51	45		
13	„	„	1	96	2	38	56		
14	„	„	1	74	—	38	36		
15	„	„	1	70	1	32	37		
16	„	„	1	66	—	28	38		
17	Zirbitzkogel, Kulmerhütte	„	1	55	—	27	28		
11—17			7	522	6	246	270	47,7	52,3
9—17			9	691	14	326	351	48,2	51,8
18	Zinken, Rottenmanner Tauern (Steiermark)	Kopulation und Ablage im Labor	1	61	—	26	35		
19	desgl.	desgl.	1	74	1	28	45		
20	„	„	1	69	2	36	31		
21	„	„	1	91	—	41	50		
22	„	„	1	65	1	32	32		
23	„	„	1	48	—	27	21		
24	„	„	1	60	2	27	31		
25	„	„	1	59	7	24	28		
26	„	„	1	54	1	30	23		
27	„	„	1	81	5	25	51		
28	„	„	1	93	1	50	42		
29	„	„	1	84	—	42	42		
30	„	„	1	37	—	15	22		
31	„	„	1	101	1	54	46		
18—31			14	977	21	457	499	47,8	52,2
32	Ringkogel, Rottenmanner Tauern (Steiermark)	Freilandgelege	1	47	1	21	25		
33	desgl.	desgl.	1	62	1	27	40		
34	desgl.	desgl.	1	61	1	30	30		
32—34			3	170	3	78	89	46,7	53,3
1—34			40	2780	54	1301	1425	47,7	52,3

b) Die diploid parthenogenetische Form. $\alphaDie Verbreitung. Die farbige Karte am Schluß der Arbeit (Tafel IV) zeigt die Verbreitung der diploid parthenogenetischen *Triquetrella*. In der Tafel II sind die diploid parthenogenetischen Fundplätze separat dargestellt und die Tabelle 3 gibt das Fundortsverzeichnis, wobei die letzte Kolonne orientiert über Aufzuchten parthenogenetischer Gelege (die Kulturen 1—14) und über die F_1 -Zuchten (parth. ♀ × ♂); das sind die Kulturen mit den höheren Nummern.$

Es gibt zwei Wege, den Bestand eines parthenogenetischen Fundplatzes zu analysieren:

1. hat man zur richtigen Zeit fixierte Gelege zur Verfügung, so kann man auf direktem Wege die Chromosomenzahl bestimmen.

2. kann das auch auf indirektem Wege geschehen durch Kreuzung der parthenogenetischen Weibchen mit Männchen der bisexuellen Rasse. Voraussetzung ist, daß man im Moment des Schlüpfens des Weibchens aus der Puppenhülle ein kopulationsberechtigtes Männchen der bisexuellen Rasse zur Verfügung hat. Kreuzt man tetraploide Weibchen, so erhält man in F_1 triploide Intersexe (SEILER 1958, 1959); hat man zur Kreuzung aber ein diploid parthenogenetisches Weibchen benützt, so erhält man in F_1 die reinen Geschlechter, außerdem oft einige gynanderartige sexuelle Mosaiktierchen (vgl. SEILER 1960). Dieser zweite Weg ist mühsam, denn man muß die F_1 hochziehen; er führt aber ebenso sicher zum Ziel, wie der direkte Weg. Soweit wir die Möglichkeit hatten, haben wir beide Methoden benützt (vgl. Tabelle 3 und 5).

Die diploid parthenogenetische Form findet man, wie die Karten Tafel II und IV zeigen, im ganzen Juragebiet und im ganzen schweizerischen Mittelland, außerdem in den Voralpen auf der Nordabdachung der Alpen. Es besteht darüber also kein Zweifel, daß auf Gebiete mit der bisexuellen Form in der Regel solche mit der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* folgen; wo die tetraploide Form direkt an die bisexuelle anstößt oder anzustoßen scheint, wie in der Gegend des Vierwaldstättersees (vgl. auf der Karte $K_{182-193}$), ist unser Beobachtungsnetz sicher nicht engmaschig genug, denn die Umwandlung erfolgt hier auf engstem Raum. Im Extrem kann ja ein Fundplatz alle drei *Triquetrella*-Formen aufweisen (Chasseron-Gipfelregion, L_{20} , K_{26}).

Die postulierte räumliche Sukzession: bisexuelle Triquetrella → diploid parthenogenetische Form besteht also tatsächlich für den Nordhang der Zentralalpen.

Auf der Südabdachung der Schweizeralpen schien die diploid parthenogenetische Form ganz zu fehlen, denn alle Chromosomenzählungen ergaben die tetraploide Zahl (vgl. die farbige Karte, Tafel IV), und alle durchgeführten Kreuzungen ergaben triploide Intersexe (vgl. Tabelle 5) mit einer Ausnahme, die sich auf den Fundplatz K_{318} Alpe di Melano (919 m) am Nordhang des Generoso (Tessin) bezieht; der Fundplatz liegt zwischen Bellavista (1223 m K_{319}) und Rovio (508 m, K_{266}).

Zählungen an zwei Gelegen von Freilandweibchen der Alpe di Melano ergaben die tetraploide Chromosomenzahl. Ein drittes Freilandweibchen konnten wir kreuzen mit einem Männchen einer rein bisexuellen Lokalform (= Kultur 74). Wir erwarteten in F_1 triploide Intersexe, erhielten aber die reinen Geschlechter (63 ♀ : 27 ♂), außerdem 13 Gynander. Ein Teil der F_1 -Weibchen verweigerte die

Tabelle 3. Die diploid parthenogenetische *Triquetrella*. Fundplatzverzeichnis

⊙ Lokalf orm mit XY; ● Lokalf orm mit XO. Gemischte Fundplätze: ⊕ diploid parth. XY und XO; ⊖ bisexuell und diploid parth. XY; ⊗ bisexuell und diploid parth. XO; ⊕ diploid parth. XY und tetraploid; ⊙ diploid parth. XO und tetraploid; ⊗ alle drei Formen.

Lfd. Nr.	Karten Nr.		Fundplatz	Kanton	Zahl der untersuchten Gelege bzw. geprüften ♀	Aufzuchten	
						Kultur-Nr.	Zuchtjahr
1	2	⊙	Le Pont, Vallée de Joux . . .	Waadt	3	22, 78, 1944/45	
2	3	⊙	Le Lieu, Vallée de Joux . . .	Waadt	1	—	
3	4	?	Molendruz, Vallée de Joux . . .	Waadt	1	—	
4	5	?	L'Orient bei Le Sentier . . .	Waadt	1	—	
5	6	●	Mont Tendre	Waadt	1	—	
6	7	⊙	Montricher	Waadt	4	12, 55, 1943/44	
7	8	⊙	L'Isle	Waadt	3	7, 51, 1943/44	
8	9	●	Gimel, nördlich Rolle	Waadt	4	—	
9	10	●	Longirod, nordwestlich Rolle	Waadt	2	53, 1944/45	
10	11	●	Le Vaud, nördlich Nyon . . .	Waadt	2	—	
11	12	●	Le Muids, nördlich Nyon . . .	Waadt	3	75, 1944/45	
12	13	⊙	St. Cergues	Waadt	6	20, 1945/46	
13	14	⊙	Vich, nördlich Nyon	Waadt	3	—	
14	15	⊕	Bursins bei Rolle	Waadt	3	57, 1944/45	
15	16	⊕	Nyon	Waadt	2	—	
16	20	?	Saconnex	Genf	1	—	
17	21	⊙	Genf-Florissant	Genf	4	8, 1943/44, 45, 1944/45	
18	23	⊙	Chaumont	Neuenburg	3	9, 50, 1943/44	
19	24	⊙	La Coudre bei Neuchâtel . . .	Neuenburg	3	10, 52, 1943/44	
20	26	⊕	Chasseron	Waadt	3	36, 1944/45	
21	27	⊕	Payerne	Waadt	2	39, 1944/45	
22	28	⊙	Cossonay	Waadt	2	—	
23	29	⊙	Echallens	Waadt	4	—	
24	30	⊙	Rue a. d. Broye	Freiburg	4	—	
25	31	⊙	Bremblens, nördlich Morges	Waadt	3	70, 1944/45	
26	32	●	Lonay bei Morges	Waadt	1	—	
27	33	⊙	Lausanne	Waadt	3	11, 53, 1943/44	
28	34	●	Tour de Gourze, östlich Lausanne	Waadt	1	—	
29	35	●	Châtel St. Denis	Freiburg	3	—	
30	37	●	Chexbres am Genfer See . . .	Waadt	1	—	
31	39	●	Montreux	Waadt	2	—	
32	42	⊙	Rochers de Naye, Supplys de Souchaud	Waadt	4	76, 1944/45	
33	43	⊕	Villeneuve	Waadt	1	—	
34	44	⊕	Aigle	Waadt	6	74, 1944/45	
35	46	⊙	Moutier	Bern	3	54, 1944/45	
36	47	⊙	Villeret, Val St. Imier	Bern	6	6, 47, 48, 1943/44	
37	49	●	Biel	Bern	2	6, 1944/45	
38	50	●	Dotzigen bei Büren	Bern	24	{ 4, 5, 1953/54; 35, 36a, 36b, 1954/55	
39	51	●	Erlach am Bielersee	Bern	4	1, 32, 34, 1954/55	
40	52	●	Ins, Seeland	Bern	6	—	
41	53	⊙	Münchenbuchsee	Bern	5	—	
42	54	⊙	Wohlen bei Bern	Bern	5	—	
43	55	●	Gümmenen, westlich Bern . . .	Bern	3	—	
44	56	●	Bern	Bern	4	—	
45	57	⊙	Gurten-Nord bei Bern	Bern	2	—	
46	58	⊙	Gurten-Süd	Bern	2	—	
47	59	●	Neuengg	Bern	4	—	

Tabelle 3 (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Karten-Nr.		Fundplatz	Kanton	Zahl der untersuchten Gelege bzw. geprüften ♀	Aufzuchten	
						Kultur-Nr.	Zuchtjahr
48	60	●	Fribourg	Freiburg	6	72, 1944/45	
49	63	●	Sangernboden an der kalten Sense	Bern	2	—	
50	64	?	La Roche, nördlich La Berra	Freiburg	1	—	
51	65	◎	Schwarzseebad	Freiburg	2	—	
51a	65a	●	Oberwil im Simmenthal . . .	Bern	1	—	
52	67	●	Vuadens	Freiburg	4	—	
53	68	◎	La Tour de Trême	Freiburg	4	—	
54	69	◎	Broc	Freiburg	5	61, 1944/45	
55	71	?	Praz-Jean bei Charmey . . .	Freiburg	2	—	
56	72	◎	Im Fang bei Jaun	Freiburg	5	4, 1946/47	
57	73	●	Jaun	Freiburg	4	—	
58	74	●	Gruyère, südlich Broc	Freiburg	3	—	
59	75	●	Enney, südlich Broc	Freiburg	4	—	
60	76	◎	Zweisimmen*	Bern	4	—	
61	77	◎	Albeuve, Pays d'Enhaut . . .	Freiburg	1	—	
62	78	◎	Montbovon, Pays d'Enhaut . .	Freiburg	5	65, 1944/45	
63	79	●	La Tine bei Rossinière, Pays d'Enhaut	Waadt	4	—	
64	80	⊕	Rossinière, Pays d'Enhaut . .	Waadt	2	—	
65	83	⊕	Lenk, Simmental	Bern	2	—	
66	89	●	Pratteln	Basel	4	—	
67	90	◎	Sissacherfluh bei Sissach . . .	Basel	1	—	
68	91	◎	Böckterfluh bei Sissach . . .	Basel	1	—	
69	92	◎	Rote Fluh, östlich Gelterkinder	Basel	2	49, 1944/45	
70	93	◎	Tennikerfluh, südlich Sissach	Basel	1	—	
71	94	◎	Hardfluh bei Diegten	Basel	2	—	
72	95	◎	Breitmis bei Erlinsbach	Aargau	1	—	
73	96	◎	Bölchen, südlich Eptingen . .	Basel	8	{ 11, 1941/42; 1, 2, 32, 33, 35, 1942/43	
74	97	◎	Egerkingen	Solothurn	3	{ 15, 1941/42; 5, 68, 69, 1942/43	
75	98	●	Aarburg	Aargau	4	—	
76	100	●	Bützberg bei Langenthal . . .	Bern	1	—	
77	101	◎	Reiden, südlich Zofingen . . .	Luzern	2	—	
78	102	◎	Madiswil	Bern	1	—	
79	103	●	Huttwil	Bern	1	2, 1946/47	
80	104	⊕	Willisau	Luzern	7	—	
81	105	●	Wynigen, nördlich Burgdorf	Bern	4	—	
82	106	◎	Dürrenroth	Bern	3	—	
83	107	◎	Burgdorf	Bern	8	71, 1944/45	
84	108	◎	Krauchthal	Bern	4	—	
85	117	●	Oberdiessbach-Gummi	Bern	3	1, 1948/49	
86	123	◎	Gwatt bei Thun	Bern	4	—	
87	125	⊕	Hinterstocken am Stockhorn	Bern	3	—	
88	126	?	Klusi am Stockhorn	Bern	1	—	
89	127	◎	Spiez	Bern	6	47, 1944/45	
90	128	◎	Ringgenberg am Brienzensee	Bern	3	43, 1944/45	
91	129	⊕	Erlenbach, Simmenthal	Bern	6	3, 28, 1946/47	
92	130	◎	Hondrich b. Spiez	Bern	4	—	
93	132	◎	Frutigen	Bern	4	—	
94	140	◎	Felsenau bei Koblenz	Aargau	1	—	

* Lokalform mit überzähligem Y.

Tabelle 3 (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Karten-Nr.		Fundplatz	Kanton	Zahl der untersuchten Gelege bzw. geprüften ♀	Aufzuchten	
						Kultur-Nr.	Zuchtjahr
95	142	●	Villigen, nördlich Brugg . . .	Aargau	5	1, 45, 57, 1943/44	
96	143	◎	Rhifluf bei Siggenthal . . .	Aargau	4	43, 1934/44	
97	144	◎	Hexenplatz, Bruggerberg . . .	Aargau	5	—	
98	145	◎	Alpenzeiger, Bruggerberg . . .	Aargau	2	42, 1943/44	
99	147	●	Hertenstein bei Baden . . .	Aargau	3	—	
100	148	●	Ennetbaden bei Baden . . .	Aargau	3	—	
101	149	◎	Niederwenigen, nordöstlich Baden	Zürich	4	11, 12, 13, 1942/43 56, 1943/44	
102	151	●	Mülligen bei Windisch . . .	Aargau	3	13, 1944/45	
103	152	◎	Birmenstorf bei Windisch . . .	Aargau	1	2, 1944/45	
104	153	●	Baden	Aargau	1	—	
105	154	●	Wettingen	Aargau	1	16, 1941/42; 6, 70, 71, 1942/43	
106	155	●	Lägern, östlich Baden	Zürich	viele	—	
107	156	◎	Lägern-Hochwacht	Zürich	viele	—	
108	157	◎	Regensberg a. d. Lägern	Zürich	5	13a, 1943/44	
109	158	●	Wasserfluh bei Aarau	Aarau	1	60, 1943/44	
110	159	◎	Hornberg bei Biberstein	Aargau	3	13b, 44, 1943/44	
111	160	?	Gislifluf bei Wildegg	Aargau	1	2, 1943/44	
112	161	●	Auenstein bei Wildegg	Aargau	2	58, 1943/44	
113	162	●	Lenzburg	Aargau	4	—	
114	163	●	Othmarsingen, südlich Brugg	Aargau	1	—	
115	164	●	Niederrohrdorf bei Mellingen	Aargau	2	—	
116	165	●	Altstetten bei Zürich	Zürich	1	—	
117	166	●	Gränichen bei Aarau	Aargau	5	48, 1944/45	
118	167	●	Widen, nördlich Bremgarten	Aargau	4	—	
119	169	●	Schöffland im Suhrtal	Aargau	4	—	
120	170	●	Birrwil am Hallwilersee	Aargau	1	1, 1946/47	
121	171	●	Ionen im Reusstal	Aargau	1	—	
122	172	●	Muri	Aargau	2	—	
123	173	●	Merenschwand	Aargau	4	—	
124	174	⊕	Beromünster	Luzern	1	—	
125	175	●	Auw am Lindenberg	Aargau	5	—	
126	176	●	Wolhusen	Luzern	5	56, 1944/45	
127	178	●	Weggis	Luzern	1	—	
128	180	⊕	Lützelsau bei Vitznau	Luzern	1	—	
129	188	⊕	Buochli, östlich Bürgenstock	Unterwalden	3	7, 1946/47	
130	197	●	Brienz	Bern	3	—	
131	203	◎	Hemmenthal*	Schaffhausen	5	40, 1944/45	
132	204	◎	Siblingen	Schaffhausen	3	—	
133	205	◎	Beringen	Schaffhausen	1	—	
134	207	●	Stein am Rhein	Schaffhausen	3	55, 1944/45	
135	208	●	Ossingen a. d. Thur	Zürich	1	—	
136	209	◎	Ittingen bei Frauenfeld	Thurgau	1	—	
137	210	⊕	Irchel	Zürich	8	77, 1944/45	
138	211	◎	Kollbrunn, südlich Winterthur	Zürich	4	38, 1944/45	
139	214	●	Uster	Zürich	2	—	
140	218	◎	Erlenbach am Zürichsee	Zürich	3	—	
141	219	●	Albispaf bei Langnau	Zürich	1	—	
142	220	●	Zimmerberg bei Thalwil	Zürich	3	—	
143	224	◎	Stäfa	Zürich	1	—	
144	225	●	Baarburg bei Baar	Zug	3	—	
145	232	●	Walchwil am Zugersee	Zug	1	—	

* Lokalform mit überzähligem Y.

Tabelle 3 (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Karten-Nr.		Fundplatz	Kanton	Zahl der untersuchten Gelege bzw. geprüften ♀	Aufzuchten	
						Kultur-Nr.	Zucht-jahr
146	234	●	Aubrig, Wäggital	Schwyz	1	27 a,	1949/50
147	235	●	Goldau	Schwyz	1	—	—
148	239	●	Richisau, Klöntal	Glarus	1	14,	1947/48
149	240	●	Pragelpaß	Schwyz	8	33,	1947/48
150	241	●	Rotschuh bei Gersau	Schwyz	7	1,	1947/48
151	242	⊕	Axenstraße, südlich Brunnen	Schwyz	1	—	—
152	276	⊙	Weinfeldern	Thurgau	3	—	—
153	278	●	Kradolf im Thurthal	Thurgau	2	—	—
154	279	●	Martinsbrücke bei St. Gallen	St. Gallen	4	—	—
155	281	●	St. Gallen	St. Gallen	1	—	—
156	283	●	Rehetobel, östlich St. Gallen	Appenzell	1	—	—
157	284a	●	Wasserauen, südlich Appenzell	Appenzell	5	—	—
158	286	●	Wildhaus	St. Gallen	2	{ 8 a, 36,	1945/46 33, 1946/47
159	286a	●	Lauvi über Unterwasser	St. Gallen	4	—	—
160	287	●	Ziegelbrücke	Glarus	13	1, 1945/46; 5, 6, 1946/47 2, 1952/53	—
161	288	●	Amdem-Grappen	St. Gallen	3	—	—
162	292	●	Weesen am Wallensee	St. Gallen	6	3,	1953/54
163	293	●	Betlis, Wallensee	St. Gallen	3	—	—
164	294	●	Quinten, Wallensee	St. Gallen	6	37,	1944/45
165	295	●	Wallenstadt, Wallensee	St. Gallen	2	—	—
166	296	●	Näfels	Glarus	6	5,	1947/48
167	297	●	Mürtschental am Mürtschenstock	Glarus	3	—	—
168	299	●	Flums	St. Gallen	4	—	—
169	304	●	Sargans	St. Gallen	1	—	—
170	318	⊕	Alpe di Melano am Generoso	Tessin	5	23, 74, 1943/44 81—83, 1944/45	—
171	326	●	Grub bei Heiden	Appenzell	1	—	—
172	327	⊙	Au-Mondstein, Rheintal	St. Gallen	3	42,	1944/45
173	328	●	St. Anton bei Trogen	Appenzell	3	—	—
174	329	●	St. Anton-Haggen	Appenzell	4	—	—
175	330	⊕	Oberriet, Rheintal	St. Gallen	2	—	—

Ablage unbesamter Eier, ein anderer Teil legte sofort nach dem Schlüpfen parthenogenetisch und die Eier entwickelten sich normal.

Dieses Resultat kann nur verstanden werden unter der Annahme, daß das P-Weibchen der Kultur 74 diploid parthenogenetisch war, es sei denn, daß — etwa als seltene Ausnahme — die Besamung tetraploider Eier eine doppelte Reduktion auslöste. Wir haben zwar gar keine Tatsachen, die für eine solche Annahme sprechen würden; trotzdem muß sie geprüft werden.

Wir prüften die F₁-Tiere durch Rückkreuzungen und benützten dazu die rein bisexual Lokalf orm von Thun (K₁₂₂). Sowohl die Kreuzung Thun ♀ × F₁ ♂ von Kultur 74 (= Kultur 81), wie die reziproke Kreuzung: F₁ ♀ (welches die Ablage unbesamter Eier verweigerte) × Thun ♂ (= Kultur 82) ergaben in F₂ die reinen Geschlechter ungefähr im normalen 1:1-Verhältnis. Also müssen die F₁-Tiere diploid gewesen sein.

Entscheidend für unsere Frage ist endlich die Prüfung der „F₁“-Weibchen, welche parthenogenetisch waren. Soviel wie sicher gingen sie aus unbesamten Eiern hervor; falls das P-Weibchen der Kultur 74 tetraploid war, müssen auch sie tetraploid sein. Sie sind aber diploid. Ein Gelege eines solchen „F₁“-Weibchens zogen wir auf (= Kultur 83) und erhielten lauter parthenogenetische Weibchen, deren Gelege den diploiden Chromosomenbestand hatten.

Damit ist aber der sichere Beweis erbracht, daß auf der Alpe di Melano neben tetraploiden Linien auch diploid parthenogenetische vorhanden sind und zwar solche vom XO-Typus, worauf wir später zurückkommen werden.

Wie es sich erst nachträglich herausstellte, zeigt ein zweiter Fundplatz, der etwa 100 m oberhalb der Alpe di Melano liegt, das gleiche; die tetraploid und die diploid parthenogenetische *Triquetrella* sind nebeneinander und die diploide Form gehört dem XO-Typus an.

Die Verhältnisse auf der Südabdachung der Zentralalpen sind oder waren also, so dürfen wir wohl folgern, im Prinzip gleich wie diejenigen am Nordabhang; nur ist am Südhang die Umwandlung bisexuell → diploid → tetraploid parth. heute fast ganz vollzogen und die Endstufe, die Tetraploidie, ist erreicht.

In den Ostalpen werden wir auf eine interessante Variante stoßen (s. S. 292), welche unsere Schlußfolgerung bestätigt.

Es gibt, wie bereits erwähnt, Fundplätze, welche neben der diploid parthenogenetischen Form noch die bisexuelle *Triquetrella* haben (vgl. Tabelle 3, L₂₀, 37, 46, 85, 106, 147, 160, 166). Hier handelt es sich zweifellos um Lokalformen, welche im Übergang von der bisexuellen zur diploid parthenogenetischen Vermehrung begriffen sind. Dieselben Vorgänge, welche sich während des Rückzuges der Würmgletscher abspielten, laufen also auch heute noch ab. Man wird auf gleiche Ursachen schließen. Welche mögen es sein? Darüber soll am Schluß der Arbeit im Zusammenhang mit den übrigen Fragen der Umwandlung gesprochen werden. Eine Denkmöglichkeit soll aber hier schon vorweggenommen werden. Die primären Ursachen der Umwandlung können kaum in ökologischen Verhältnissen gesucht werden; so sind die rezenten Lebensbedingungen auf dem Chasseron (L₂₀, K₂₆), was Klima, geologischer Untergrund usw. anlangt, denkbar verschieden von denjenigen von Biel oder Oberdiessbach (L₃₇, K₄₉; L₈₅, K₁₁₇) oder Ziegelbrücke und Näfels (L₁₆₀, K₂₈₇; L₁₆₆, K₂₉₆).

Wenn wir vom Fundplatz Rovio (vgl. Kapitel a, S. 271 und K₂₆₆, L₉₂ der Tabelle 5) absehen, kennen wir keinen Fundplatz, an welchem neben der bisexuellen Form noch die tetraploid parthenogenetische vorhanden wäre; wohl aber gibt es zahlreiche Fundplätze mit der diploid und der tetraploid parthenogenetischen *Triquetrella* (vgl. Tabelle 3 und die Tafel IV: L₁₄, K₁₅; L₁₅, K₁₆; L₂₁, K₂₇; L₃₃, K₄₃; L₆₄, K₈₀; L₆₅, K₈₃; L₈₇, K₁₂₅; L₉₁, K₁₂₉; L₁₂₄, K₁₇₄; L₁₂₈, K₁₈₀; L₁₂₉, K₁₈₈; L₁₅₁, K₂₄₂; L₁₇₀, K₃₁₈; L₁₇₅, K₃₃₀). Das sind zweifellos Fundplätze, an welchen heute noch der Übergang von der diploid zur tetraploid parthenogenetischen Form sich vollzieht.

Diese Tatsachen zeigen erneut, daß aus der bisexuellen Triquetrella die diploid parthenogenetische hervorgeht und erst aus dieser die tetraploide Form. Zwar ist es an sich durchaus denkbar, daß die tetraploide Form direkt aus der bisexuellen hervorgehen könnte. Sichere Tatsachen, welche für eine solche Genese sprechen würden, besitzen wir für schweizerische Lokalformen von Triquetrella aber nicht.

β) *Verbreitung des XY- und XO-Typus.* Wir schilderten einleitend die merkwürdige Zytologie der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* (vgl. S. 262) und erwähnten, daß Geschlechtschromosomen vorhanden sind und zwar kann der XY- oder der XO-Typus vorliegen. In unserem Fall ist der XY-Mechanismus zweifellos der ursprüngliche Typus; aus ihm geht nachweislich der XO-Typus dadurch hervor, daß das offenbar leere Y-Chromosom über Bord geworfen wird (SEILER 1959, 1960). Ob nun der genetischen Sukzession $XY \rightarrow XO$ bei unserem Objekt auch eine räumliche Sukzession entspricht, etwa derart, daß gegen das Verbreitungsgebiet der tetraploiden Form zu der XO-Typus vorherrscht oder gar da oder dort allein vorhanden ist? Dann müßten sich vielleicht Aussagen über die Chromosomenzahl der tetraploiden Form machen lassen.

Diese Fragen und Vermutungen faszinierten uns so sehr, daß wir die mühevollen und zeitraubende Aufgabe übernahmen, nach Möglichkeit für alle diploid parthenogenetischen Lokalformen den Geschlechtschromosomen-Typus zu ermitteln. Das Resultat der Untersuchung stellen wir in der Kartenskizze der Tafel II zusammen, in welcher wir durch verschiedene Zeichensymbole Lokalformen mit XY von solchen mit XO auseinanderhalten.

Wie die Tafel II zeigt, sind die Befunde jedenfalls nicht so, daß die Umwandlung $XY \rightarrow XO$ ohne weiteres auch in der geographischen Verbreitung beider Geschlechtschromosomen-Typen zum Ausdruck käme. Trotzdem ergeben sich einige wesentliche Befunde: entlang der Juralinie herrscht der ursprüngliche XY-Typus vor (Tafel II); gegen das Verbreitungsgebiet der tetraploiden *Triquetrella* (vgl. Tafel IV) haben wir in der Westschweiz relativ häufig ebenfalls diploide Lokalformen mit dem XY-Typus, seltener solche mit XO (Tafel II); gegen das Verbreitungsgebiet der tetraploiden Form in der Zentral- und Ostschweiz (vgl. farbige Karte) sind fast ausnahmslos diploid parthenogenetische Lokalformen mit dem XO-Typus vorhanden (Tafel II). Auch die diploide Form von Alpe di Melano (K_{318}) hat den XO-Typus (Tabelle 4, No 42).

Nun kennen wir zwar die zytologischen Einzelheiten der Entstehung der Tetraploidie aus der Diploidie noch nicht; im Prinzip wird es sich aber einfach um eine Verdoppelung des diploiden Satzes handeln. Ist das so, dann dürfte es vielleicht möglich sein, über die Chromosomenzahl, mit welcher die tetraploid parthenogenetische Form startet, Voraussagen zu machen: in der Zentral- und Ostschweiz, also in den Kantonen Luzern, Unterwalden, Uri, Schwyz, Glarus, Graubünden (im Stromgebiet des Rheines), dürfte die Ausgangs-Chromosomenzahl zweimal 61 betragen, während in den alpinen Gebieten der Westschweiz (Freiburg, Waadt, Genf, Wallis, einschließlich des Berner Oberlandes) neben zweimal 62 auch zweimal 61 als „Startzahlen“ zu erwarten sein werden. Nicht tangiert bleibt natürlich die Frage, ob und auf welche Weise und in welchem Tempo der Geschlechtschromosomen-Mechanismus dann innerhalb der tetraploiden Linien späterhin Abänderungen erfährt.

Darüber, ob unsere Voraussagen zutreffen, oder ob sie nicht zutreffen und die Dinge anders liegen, werden wir in der IV. Mitteilung dieser Untersuchungsreihe über die Entstehung der Parthenogenese berichten. —

Es wird nicht verblüffen, daß wir auch in bezug auf die Geschlechtschromosomen-Typen feststellen müssen, daß es Fundplätze gibt, an welchen nebeneinander

XY-Linien und XO-Linien existieren (vgl. L_{34} , K_{44} ; L_{58} , K_{74} ; L_{60} , K_{76} ; L_{80} , K_{104} ; L_{97} , K_{144} ; L_{106} , K_{155} und L_{137} , K_{210} ; Tabelle 3 und Tafel II).

Man wird sich fragen, warum die Umwandlung des XY-Typus in den XO-Typus in der Ostschweiz weitergediehen ist, als in der Westschweiz. Vielleicht stoßen wir da zum zweitenmal auf eine Erscheinung, der wir in anderer Form bei der bisexuellen *Triquetrella* schon begegnet sind. Da stellten wir fest, daß entlang des Jurahöhenzuges von Südwest nach Nordost in bezug auf die Umwandlung der bisexuellen *Triquetrella* in die diploid parthenogenetische Form ein Gefälle besteht (vgl. Tafel I u. IV); im Osten ist die Umwandlung so viel wie vollzogen, im Westen hinkt sie nach. Da wir später nochmals zu einer analogen Feststellung kommen werden, wollen wir dann versuchen, uns über diesen Parallelismus Gedanken zu machen.

γ) *Das primäre Sexualverhältnis.* Wir prüften für die bisexuelle *Triquetrella* das primäre Sexualverhältnis. Dieses läßt sich, wie gezeigt, mit absoluter Sicherheit an frisch geschlüpften Räupechen feststellen. Es beträgt annähernd 1:1, mit einem leichten, statistisch gesicherten Männchenüberschuß ($\varnothing:\sigma = 47,7\%$ zu $52,3\%$; $n = 2726$). Daraus ergibt sich also, daß der Geschlechtschromosomen-Mechanismus wenigstens annähernd zufallsmäßig abläuft. Da nun die diploid parthenogenetische *Triquetrella* denselben Geschlechtschromosomen-Mechanismus hat, wie die bisexuelle Form, wird die Frage interessieren, ob er auch noch ebenso funktioniert, d. h. ob das „primäre Sexualverhältnis“ auch hier annähernd 1:1 beträgt.

In der II. Mitteilung (vgl. SEILER 1960, S. 47, Tabelle 4) haben wir zwar diese Frage schon aufgegriffen, hatten aber zu ihrer Beantwortung noch kein ausreichendes Zahlenmaterial. Heute verfügen wir über ein solches und stellen deshalb die neuen Befunde, zusammen mit den früheren, in Tabelle 4 dar.

Wir zählen die Chromosomen in den Tochterplatten der ersten Reifeteilung, die Reduktionsteilung ist, aus und stellen fest, wie häufig das X nach außen, also in den Richtungskörper gelangt, wie häufig es nach innen geht. Lokalformen mit dem XY-Typus können wir für diese Zwecke nicht benützen, weil der Größenunterschied zwischen X und Y zu gering ist. Dagegen eignen sich Lokalformen mit dem XO-Typus gut. Geht das X nach außen, so hat die äußere Tochterplatte 31 Chromosomen, die innere nur 30 und umgekehrt, wenn das X nach innen geht (vgl. z. B. SEILER 1960, Abb. 1a, S. 45). Geschieht das letztere, so müßte aus einem solchen Ei ein Männchen entstehen, im umgekehrten Fall ein Weibchen (vgl. l. c. S. 54, Abb. 6). Wir sind also in der Lage, das Verhältnis der Eier mit X zu dem ohne X, also sozusagen das primäre Sexualverhältnis, bestimmen zu können, wenn wir hier diesen Terminus gebrauchen dürfen; wir wissen aber, daß die Entwicklung bei der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* nicht vom Eikern, sondern vom Richtungskopulationskern ausgeht und die Form thelytok ist, weil der R.K.K. immer die XO-Konstitution hat.

Da nun denkbar wäre, daß der Ablauf des Geschlechtschromosomen-Mechanismus bei verschiedenen Lokalformen verschieden sein könnte, müßten wir das primäre Sexualverhältnis für alle Lokalformen bestimmen. Das ist aber, so wie die Dinge bei Schmetterlingen liegen, aus zeitlichen Gründen kaum möglich; denn nur solche Tochterplattenpaare der ersten Reifeteilung eignen sich zum Auszählen, die mehr oder minder in der optischen Ebene liegen und auch sonst einwandfrei sind, und es ist im großen und ganzen eine Zufallssache, ob man

solche Plattenpaare bekommt oder nicht (vgl. das technische Kapitel in der Mitteilung II, 1960). Im Laufe der Jahre ist es uns immerhin geglückt, für etwas über 40 verschiedene Lokalformen ein brauchbares Zahlenmaterial zu bekommen (Tabelle 4).

In der Zusammenstellung der Tabelle 4 berücksichtigten wir übrigens nur solche Lokalformen, bei welchen uns je mindestens zehn brauchbare Plattenpaare zur Verfügung standen.

Wenn wir von allen Einzelheiten absehen, so springt als Hauptresultat die Tatsache in die Augen, daß das primäre Sexualverhältnis auch bei der diploid parthenogenetischen Form annähernd 1:1 ist und daß auch hier, wie bei der bisexuellen Form, ein leichter Überschuß an Männchen besteht; er beträgt für die schweizerischen Lokalformen der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* 1:1,17; für die bisexuelle Form betrug er 1:1,095. Die Abweichung vom 1:1-Verhältnis ist, wie die χ^2 -Probe ergibt, auch für die diploid parthenogenetische Form statistisch gesichert; dagegen ist der Unterschied zwischen dem 1:1,17- und dem 1:1,095-Verhältnis nicht signifikant.

Wir schließen aus diesen Befunden, daß beim Übergang von der bisexuellen zur diploid parthenogenetischen Vermehrung am Ablauf des Geschlechtschromosomen-Mechanismus ebenso wenig etwas geändert wurde, wie am Konjugations- und Reifeteilungsmechanismus der übrigen Chromosomen.

Prüft man ferner die Einzelresultate der Tabelle 4, so erhält man den Eindruck, daß das ganze Material homogen sein dürfte und kaum Anhaltspunkte dafür

Tabelle 4. Verhalten des X in der Reduktionsteilung der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* vom XO-Typus

Lau- fende Nr.	Kar- ten-Nr.	Lokalformen	Das X wandert nach	
			außen = ♀	innen = ♂
1. Schweizerische Lokalformen				
1—16	—	Zusammenfassung der Tabelle 4, 1960.	309	377
17	14	Vich, Waadt.	7	8
18	16	Nyon, Waadt	7	9
19	26	Chasseron, Waadt	6	8
20	39	Montreux, Waadt	6	7
21	44	Aigle, Wallis.	16	20
22	49	Biel, Bern	24	24
23	80	Rossinière, Waadt	7	8
24	100	Bützberg, Bern	11	5
25	117	Oberdiessbach, Bern	8	10
26	142	Villigen, Aargau	7	10
27	144	Hexenplatz, Aargau	8	10
28	171	Ionen, Aargau	9	10
29	172	Muri, Aargau	24	19
30	173	Merenschwand, Aargau	25	27
31	175	Auw, Aargau	32	31
32	176	Wolhusen, Luzern	12	14
33	225	Baarburg, Zug	19	17
34	239	Richisau, Glarus	4	6
35	242	Axenstraße, Schwyz	6	9
36	278	Kradolf, Thurgau	23	21
37	279	Martinsbrücke, St. Gallen	19	22
38	284 a	Wasserauen, Appenzell	37	42
39	286	Wildhaus, St. Gallen	21	26
40	286 a	Lauterbach, über Unterwasser, St. Gallen	20	35
41	297	Mürtschentäl, Glarus	10	12
42	318	Alpe di Melano, Tessin	16	24
		Σ	693	811
		Verhältnis 1:1,17. %	46,1	53,9
2. Österreichische Lokalformen				
1		Reiting, Steiermark	10	26
2		Launsdorf, Kärnten	13	6
3		Paternion, Kärnten	8	8
		Σ	31	40
		Verhältnis 1:1,29. %	43,66	56,34

vorliegen, daß das primäre Sexualverhältnis verschiedener Lokalformen verschieden sein könnte.

Wir kennen, vorgehend gesagt, noch drei österreichische diploid parthenogenetische Lokalformen (Tabelle 4); sie gehören alle dem XO-Typus an. Obwohl unser Zahlenmaterial hier klein ist, ist doch kaum daran zu zweifeln, daß das Verhältnis der Eier ohne X zu dem mit X annähernd 1:1 ist und daß auch hier ein leichter Männchenüberschuß besteht (1:1,29). Und damit stimmt wiederum das primäre Sexualverhältnis, ermittelt an frisch geschlüpften Räumchen der uns bekannten bisexuellen österreichischen Lokalformen, fast genau überein (vgl. Tabelle 2, S. 274, Nr. 8—34); es beträgt 1:1,12.

Also wurde auch hier beim Übergang von der bisexuellen zur diploid parthenogenetischen Vermehrung am Chromosomen-Mechanismus nichts geändert. Das dürfte für unser Objekt vermutlich allgemein gelten.

c) Die tetraploid parthenogenetische *Triquetrella*. *α) Verbreitung.* Die farbige Karte am Schluß der Arbeit (Tafel IV) zeigt die Verbreitung der tetraploiden Form in der Schweiz und die Tabelle 5 gibt das Fundortsverzeichnis. Wiederum orientiert die letzte Kolonne der Tabelle über die durchgeführten Aufzuchten und über die Kreuzungen mit Männchen der bisexuellen Form; bei den Kultur-Nummern 1—25 handelt es sich fast ausschließlich um Aufzuchten von parthenogenetischen Gelegen; die höheren Kultur-Nummern sind Kreuzungen. Ergaben diese Intersexe, so ist sicher, daß das P-Weibchen tetraploid war. Mit Ausnahme von drei Gruppen von Lokalformen beruhen aber alle Angaben der Karte auf direkten Chromosomenzählungen.

Weder direkt noch indirekt konnte nämlich die Chromosomenzahl bestimmt werden für eine Reihe von Fundplätzen der rechten und linken Talseite des Fieschertales (L_{61a} , K_{202a} ; L_{62b} , K_{202b}), ferner für Saas-Grund und Saas-Fee (L_{34} , K_{138a} ; L_{35} , K_{138b}) und für Morteratsch (L_{150a} , K_{344a}); hier kamen wir einige Tage zu spät zum Einsammeln und hatten nicht mehr die Möglichkeit, Freilandgelege aufzuziehen. Daß es sich aber um tetraploide Lokalformen handelt, wird niemand bezweifeln. Wie die Karte zeigt, haben die Alpen ausschließlich die tetraploide *Triquetrella*.

Daß der genetischen Sukzession diploid→tetraploid auch eine räumliche, geographische Sukzession entspricht, springt hier besonders deutlich in die Augen.

Die tetraploide Form findet man aber auch da oder dort im schweizerischen Mittelland, in der Westschweiz nur vereinzelt, relativ häufig in der Ostschweiz. Da ist, wie wir annehmen möchten, der Übergang zur Tetraploidie weitgehend vollzogen. Zum drittenmal stoßen wir damit auf die Vorstellung, daß der Umwandlungsprozeß im Nordosten weiter gediehen ist, als im Westen. Im allgemeinen Teil der Arbeit werden wir versuchen, diese Tatsachen und Vorstellungen zu interpretieren. Außerdem werden wir auch andere Deutungsmöglichkeiten des Tatsachenmaterials zu prüfen haben.

Auf der Südabdachung der Zentralalpen ist der Übergang diploid→tetraploid, wie gesagt, heute fast ganz vollzogen. Die wenigen oberitalienischen Fundplätze ($K_{320-325}$), von welchen wir Material haben, sind ebenfalls tetraploid. Vermutlich ist die ganze Poebene tetraploid und erst im Apennin ist die diploid parthenogenetische und eventuell noch die bisexuelle Form zu erwarten.

Tabelle 5. Die tetraploid parthenogenetische *Triquetrella*. Fundplatzverzeichnis

○ tetraploid; ⊕ tetraploid und diploid mit XY; ⊙ tetraploid und diploid mit XO;
 ● tetraploid und bisexual; ⊕ alle drei Formen.

Lfd. Nr.	Karten Nr.		Fundplatz	Kanton	Un- gefähr- liche Höhen- lage des Fund- platzes m	Zahl der unter- suchten Gelege bzw. geprüf- ten ♀	Aufzuchten	
							Kultur- Nr.	Zucht- jahr
1	15	⊙	Bursins bei Rolle . . .	Waadt	475	1	—	
2	16	⊙	Nyon	Waadt	410	1	—	
3	17	○	Mies bei Versoix	Waadt	425	2	—	
4	18	○	Versoix	Genf	420	2	46, 1944/45	
5	19	○	Chambésy bei Genf . . .	Genf	377	2	—	
6	22	○	Veyrier, südlich Genf . .	Genf	428	4	—	
7	26	●	Chasseron	Waadt	1600	4	24, 1944/45	
8	27	⊙	Payerne	Waadt	454	2	—	
9	36	○	Puidoux, Lavaux . . .	Waadt	670	1	—	
10	38	○	Vevey	Waadt	389	1	—	
11	43	⊕	Villeneuve	Waadt	377	2	—	
12	45	○	Porrentruy, Ajoie . . .	Bern	426	4	—	
13	63	?	Sangernboden* an der kalten Sense	Bern	950	1	—	
14	66	○	Vaulruz, westlich Bulle	Freiburg	817	4	67, 1944/45	
15	80	⊙	Rossinière, Pays d'Enhaut	Waadt	890	1	—	
16	81	○	Le Vanel bei Rouge- mont, Pays d'Enhaut	Waadt	1007	2	68, 1944/45	
17	82	○	Saanen	Bern	1014	2	—	
18	83	⊕	Lenk, Simmental	Bern	1070	2	—	
19	84	○	Gryon, nördlich St. Maurice	Waadt	1131	3	59, 1944/45	
20	85	○	St. Maurice	Wallis	420	5	41, 1944/45	
21	86	○	Sion	Wallis	521	1	—	
22	87	○	Saxon	Wallis	539	2	—	
23	88	○	Martigny	Wallis	477	6	73, 1944/45	
24	125	⊙	Hinterstocken am Stockhorn	Bern	1800	1	—	
25	126	?⊙	Klusi am Stockhorn . . .	Bern	1500	2	—	
26	129	⊕	Erlenbach, Simmental . .	Bern	681	1	28, 1946/47	
27	131	○	Zweilütschinen	Bern	655	1	11, 1947/48	
28	133	○	Adelboden, Engstligen- tal	Bern	1356	3	36, 1947/48	
29	134	○	Kandersteg	Bern	1160	1	10, 1947/48	
30	135	○	Goppenstein	Wallis	1194	3	15, 1947/48	
31	136	○	Sierre	Wallis	540	4	—	
32	137	○	Zeneggen über Visp . . .	Wallis	1451	1	—	
33	138	○	Grächen, Nikolaital . . .	Wallis	1616	1	8b, 1945/46	
34	138a	?	Saasgrund	Wallis	1562	—	—	
35	138b	?	Saas-Fee	Wallis	1860	—	—	
36	139	○	Zermatt	Wallis	1620	2	16, 32, 1947/48	
37	141	○	Leuggern, südlich Koblentz	Aargau	343	1	—	
38	150	○	Schöfflisdorf bei Diels- dorf	Zürich	461	5	22, 1938/39 6, 7, 1939/40 16, 1940/41 31, 1953/54	
39	168	○	Uetliberg bei Zürich . .	Zürich	873	1	—	
40	174	⊕	Beromünster	Luzern	650	3	—	

* Unsicher ob tetraploid.

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Karten-Nr.		Fundplatz	Kanton	Ungefähre Höhenlage des Fundplatzes m	Zahl der untersuchten Gelege bzw. geprüften ♀	Aufzuchten	
							Kultur-Nr.	Zuchtjahr
41	177	○	Malters, westlich Luzern	Luzern	509	4	—	—
42	180	④	Lützelau bei Gersau	Luzern	450	2	—	—
43	185	○	Hergiswil, östlich Pilatus	Unterwalden	450	3	23, 1945/46	—
44	187	○	Ennetbürgen am Bürgenstock	Unterwalden	439	5	—	—
45	188	④	Buochli am Bürgenstock	Unterwalden	527	6	8, 9, 10, 1946/47	—
46	191	○	Acheri bei Kerns	Unterwalden	600	4	—	—
47	192	○	Kernmatt bei Kerns	Unterwalden	465	4	—	—
48	193	○	Ramersberg bei Sarnen	Unterwalden	680	2	3, 1945/46 12, 1946/47 50, 51, 1946/47	—
49	196	○	Brünig	Bern	1011	1	—	—
50	198	○	Brienzwiler	Bern	709	1	—	—
51	199	○	Hohfluh über Meiringen	Bern	1100	5	34, 1945/46	—
52	200	○	Grindelwald-Dorf	Bern	1057	4	—	—
53	200a	○	Unterhäusern bei Grindelwald	Bern	1200	3	—	—
54	200b	○	Ht. Wetterhorn, Oberer Grindelwald-Gletscher	Bern	1220	2	—	—
55	201	○	Obergestelen	Wallis	1367	3	—	—
56	201a	○	Oberwald	Wallis	1370	1	—	—
57	201b	○	Oberwald-Gletsch.	Wallis	1490	1	—	—
58	201c	○	Gletsch I	Wallis	1771	3	—	—
59	201d	○	Gletsch II	Wallis	1775	1	—	—
60	201e	○	Gletsch-Untersaas	Wallis	2060	1	—	—
61	202	○	Fiesch, Goms	Wallis	1060	2	—	—
61a	202a	?	Fieschertal-Fieschergletscher links	Wallis	1240	—	—	—
62	206	○	Schaffhausen-Heerenberg	Schaffhausen	440	4	—	—
62b	202b	?	Fieschertal-Fieschergletscher rechts	Wallis	1330	—	—	—
63	212	○	Dussnang bei Sirmach	Thurgau	595	3	—	—
64	213	○	Greifensee	Zürich	440	1	—	—
65	215	○	Aatal bei Uster	Zürich	470	3	—	—
66	221	○	Herrliberg am Zürichsee	Zürich	409	2	—	—
67	223	○	Wädenswil am Zürichsee	Zürich	500	3	—	—
68	226	○	Oberwil am Zugersee	Zug	417	7	24, 1947/48	—
69	242	④	Axenstraße, südlich Brunnen	Schwyz	460	4	44, 1944/45	—
70	244	○	Klausenstraße bei Linthal	Glarus	700	5	7, 33, 1945/46	—
71	245	○	Amsteg, Reußthal	Uri	540	1	6, 1945/46	—
72	246	○	Wassen, Reußthal	Uri	928	1	8, 1945/46	—
73	247	○	Disentis, Vorder- rheintal	Graubünden	1147	2	27, 1945/46	—
74	248	○	Göschenen, Reußthal	Uri	1107	3	35, 1945/46	—
75	249	○	Andermatt, Urserental	Uri	1440	2	19, 1945/46	—
76	250	○	Valle bei Airolo	Tessin	1200	2	75, 1943/44	—

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Karten-Nr.		Fundplatz	Kanton	Ungefähre Höhenlage des Fundplatzes m	Zahl der untersuchten Gelege bzw. geprüften ♀	Aufzuchten	
							Kultur-Nr.	Zuchtjahr
77	251	○	Brugniasco, östlich Airolo	Tessin	1411	2	—	
78	252	○	Val Piora	Tessin	1840	1	5a, 1949/50	
79	253	○	Altanca, östlich Airolo	Tessin	1380	2	24, 1943/44	
80	254	○	Olivone, Val Blenio . .	Tessin	900	2	12, 1947/48	15, 16, 1848/49
81	255	○	Aquarossa, Val Calanca	Tessin	530	2	—	
82	256	○	Fusio, Val Lavizzaria	Tessin	1280	1	—	
83	257	○	Prato-Broglio, Val Lavizzaria . . .	Tessin	750	2	—	
84	258	○	Biasca	Tessin	305	4	—	
85	259	○	Intragna, Val Centovalli	Tessin	370	4	—	
86	260	○	San Nazzaro bei Magadino	Tessin	211	3	18, 1943/44	15, 1944/45
								21, 22, 1945/46
87	261	○	Rivera bei Bironico . .	Tessin	500	2	—	
88	262	○	Vira bei Taverne . . .	Tessin	500	1	—	
89	263	○	Taverne	Tessin	405	2	—	
90	264	○	Tesserete	Tessin	520	1	—	
91	265	○	Monte Bré bei Lugano	Tessin	900	1	1a, 1951/52	
92	266	●	Rovio am Generoso . .	Tessin	508	2	19, 20, 21, 22, 1943/44	
93	267	○	Riva San Vitale, Luganersee	Tessin	300	1	—	
94	268	○	Meride, Luganersee . .	Tessin	582	3	—	
95	269	○	Ligornetto, westlich Mendrisio	Tessin	362	2	66, 1944/45	
96	270	○	Somazzo bei Mendrisio	Tessin	580	2	—	
97	271	○	Salorino bei Mendrisio	Tessin	480	3	—	
98	272	○	Stabio	Tessin	345	4	60, 1944/45	42, 1945/46
99	273	○	Brusata bei Stabio . .	Tessin	390	2	—	
100	274	○	Novazzano, westlich Chiasso	Tessin	346	1	—	
101	275	○	Hugelshofen, nördlich Weinfelden	Thurgau	510	4	—	
102	277	○	Gutbertshausen bei Sulgen	Thurgau	490	2	—	
103	278 a	○	Uzwil	St. Gallen	567	2	—	
104	278 b	○	Loretto, Toggenburg .	St. Gallen	615	2	—	
105	278 c	○	Ebnat-Kappel, Toggenburg	St. Gallen	635	4	—	
106	278 d	○	Rietbad-Säge, Toggenburg	St. Gallen	940	5	—	
107	280	○	Abtwil bei St. Gallen	St. Gallen	658	5	63, 1944/45	44, 1945/46
108	284	○	Ruhsitz am Kamor . .	Appenzell	1380	1	79, 1944/45	
109	285	○	Kamor, Alp Stofel . .	St. Gallen	1300	1	—	
110	298	○	Netstal, Linthtal . . .	Glarus	480	1	8, 1947/48	
111	300	○	Weite-Wartau, Rheintal	St. Gallen	469	4	—	
112	301	○	Gonzen, Hinterspina .	St. Gallen	1255	1	4, 1945/46	
113	302	○	Gonzen in der Laui . .	St. Gallen	750	1	—	
114	303	○	Mels	St. Gallen	624	2	—	
115	305	○	Engi, Sernftal	Glarus	770	4	—	

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Karten-Nr.		Fundplatz	Kanton	Ungefähre Höhenlage des Fundplatzes m	Zahl der untersuchten Gelege bzw. geprüften ♀	Aufzuchten	
							Kultur-Nr.	Zuchtjahr
116	306	○	Alp Galans bei Weis-	St. Gallen	1400	1	—	
117	307	○	tannen	St. Gallen	1150	1	—	
118	308	○	Ringgenberg bei Weis-	St. Gallen	1100	4	11, 1946/47	
119	309	○	tannen	Graubünden	600	2	18, 1941/42	
120	310	○	Klostersalp bei Weis-	Graubünden	1080	1	73, 1942/43	
121	311	○	Calanda bei Chur . .	Graubünden	625	7	13, 1947/48	
			Flims	Graubünden			18, 19, 1940/41	
			Rothenbrunnen,	Graubünden			20, 21, 66, 68,	
			Hinterrhental . . .	Graubünden			69, 1941/42	
122	312	○	Vals, St. Peterstal . .	Graubünden	1256	4	35, 1947/48	
123	313	○	Splügen, Hinterrhental	Graubünden	1460	2	—	
124	314	○	Lostallo, Misox	Graubünden	426	1	30, 1945/46	
125	315	○	Bellinzona	Tessin	235	1	—	
126	316	○	Generoso	Tessin	1700	4	1, 2, 1950/51	
127	317	○	Alpe di Sella am Gene-	Tessin	1200	6	51, 1944/45	
			roso	Tessin			45, 1945/46	
128	318	⊕	Alpe di Melano	Tessin	919	5	23, 74, 1943/44	
			am Generoso	Tessin			81—83, 1944/45	
129	319	○	Bellavista, Generoso . .	Tessin	1223	1	—	
130	320	○	Monte Olimpino	Oberitalien	240	2	—	
			bei Como	Oberitalien			—	
131	321	○	Bulgarograsso	Oberitalien	326	3	20, 1948/49	
			bei Como	Oberitalien			—	
132	322	○	Cassina Rizzardi	Oberitalien	320	1	—	
			bei Como	Oberitalien			—	
133	323	○	Fino bei Como	Oberitalien	330	1	—	
134	324	○	Cucciago bei Como . . .	Oberitalien	345	2	—	
135	325	○	Mariano bei Como . . .	Oberitalien	249	1	—	
136	330	⊕	Oberriet, Rheintal . . .	St. Gallen	421	2	—	
137	331	○	Maienfeld	Graubünden	520	4	—	
138	332	○	Ragaz	St. Gallen	520	5	28, 1947/48	
139	333	○	Küblis, Prätigau	Graubünden	820	2	—	
140	334	○	Haldenstein bei Chur . .	Graubünden	570	4	—	
141	335	○	St. Luzzi bei Chur . . .	Graubünden	1000	1	17, 1941/42	
142	336	○	Maladers bei Chur . . .	Graubünden	1002	1	—	
143	337	○	Laret, nördlich Davos	Graubünden	1530	3	23a, 1940/41	
				Graubünden			22, 1941/42	
				Graubünden			74, 1942/43	
144	338	○	Seehorn bei Davos . . .	Graubünden	1800	2	—	
145	339	○	Davos	Graubünden	1570	1	—	
146	340	○	Lenzerheide	Graubünden	1480	1	—	
147	341	○	Alvaschein bei Tiefen-	Graubünden	880	1	68a, 1942/43	
			kastel	Graubünden			22, 1940/41	
148	342	○	Filisur	Graubünden	1037	2	—	
149	343	○	Samaden	Graubünden	1727	3	—	
150	344	○	Pontresina	Graubünden	1803	2	17a, 1946/47	
150a	344a	○	Morteratsch	Graubünden	1900	—	—	
151	345	○	Bivio, Oberhalbstein . .	Graubünden	1776	6	34, 1947/48	
152	346	○	Sils-Baseglia,	Graubünden	1800	4	16, 1946/47	
			Ober-Engadin	Graubünden			—	

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Karten-Nr.		Fundplatz	Kanton	Un-gefährliche Höhenlage des Fundplatzes m	Zahl der untersuchten Gelege bzw. geprüften ♀	Aufzuchten	
							Kultur-Nr.	Zuchtjahr
153	347	○	Casaccia, Bergell . . .	Graubünden	1460	5	17, 1946/47	
154	348	○	Rotticcio, Bergell . . .	Graubünden	1273	1	—	
155	349	○	Fetan, Unter-Engadin .	Graubünden	1636	4	15, 1946/47	
156	350	○	Schuls, Unter-Engadin	Graubünden	1244	1	13, 1946/47	
157	351	○	Alp Grüm, Berninapaß	Graubünden	2095	1	—	
158	352	○	Poschiavo, Puschlav .	Graubünden	1011	1	14, 1946/47	
159	353	○	Piazzo, Puschlav . . .	Graubünden	790	1	—	
160	354	○	Brusio, Puschlav . . .	Graubünden	780	1	—	
161	355	○	Lughina bei Campocologno	Graubünden	1470	1	—	
162	356	○	Campocologno, Puschlav	Graubünden	550	3	9, 1942/43 71, 1943/44	

Die Frage, warum die Parthenogenese nicht bei der Diploidie stehen blieb, sondern zur Tetraploidie weiterschritt, soll zurückgestellt werden. Auch die Frage, ob Außenfaktoren beim Übergang eine Rolle spielten, soll später behandelt werden. Hier machen wir nur, um uns ein vorläufiges Urteil bilden zu können, auf einige Tatsachen aufmerksam. An den Fundplätzen mit der diploiden und der tetraploiden Form muß der Übergang sozusagen vor unseren Augen sich vollziehen. Es gibt im Mittelland solche Fundplätze (K_{15, 16, 27, 174}); es gibt im Vor-alpengebiet solche Fundplätze (vgl. die farbige Karte) und desgleichen auch auf den Jurahöhen (K₂₆). Unter den denkbar verschiedensten Außenbedingungen läuft also die Umwandlung ab.

Oder werfen wir einen Blick auf die Höhenlagen der Fundplätze mit der tetraploiden *Triquetrella* (vgl. Tabelle 5), so stellen wir fest, daß sie auf allen Höhenstufen von etwa 300 m bis etwa 2100 m vorkommt, was allerdings nicht heißt, daß sie hier auch entstanden ist.

Zu all dem kommt nun noch, das sei vorgreifend gesagt, daß die tetraploide *Triquetrella* in ganz Mitteleuropa bestimmt vorherrschend ist und hier in den mannigfaltigsten Biotopen angetroffen wird und daß ganz Nordeuropa fast sicher nur die tetraploide Form besitzt.

Man sieht also, daß mit Milieufaktoren als primärer Ursache der Umwandlung der diploiden in die tetraploide Form kaum etwas anzufangen sein wird.

Aus der Tatsache, daß es auch im Mittelland gemischte Fundplätze gibt und aus unserer Annahme, daß im östlichen Mittelland die Umwandlung bereits weitgehend vollzogen ist, möchten wir weiter folgern, daß die Tage der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* auch auf der Nordabdachung der Alpen gezählt sind.

β) *Aufzuchtresultat und Bemerkungen über die Zytologie.* Wir haben im Laufe der Jahre von rund 50 verschiedenen schweizerischen Lokalformen der tetraploiden *Triquetrella* parthenogenetische Gelege, die unter Kontrolle entstanden sind, aufgezogen (vgl. Tabelle 5, letzte Kolonne). Die Resultate brauchen im einzelnen nicht dargestellt zu werden, denn das Ergebnis kann in einem Satz zusammengefaßt werden: *Die tetraploid parthenogenetische Triquetrella ist rein thelytok.*

Tabelle 6. *Triquetrella* in den Ostalpen

○ tetraploid; ● diploid (XO-Typus); ● bisexuell.

Lfd. Nr.	Karten-Nr.		Fundplätze	Material gesammelt von	Aufzuchten oder Kreuzungen * Kultur-Nr. und Zuchtjahr
1	1	○	München-Nymphenburg	SEILER	—
2	2	○	München-Bogenhausen	SEILER	1, 1935/36—1941/42; 83*, 84*, 1941/42
3	3	○	Manching, südöstlich Ingolstadt	SEILER	—
4	4	○	Hög, südlich Manching	SEILER	—
5	5	○	Ebersbergerforst, östlich München	SEILER	—
6	6	○	Forstenriederpark, Isartal, Oberbayern	SEILER	—
7	7	○	Wolfratshausen, Isartal, Oberbayern	SEILER	—
8	8	○	Miesbach, Oberbayern	V. DEHN	6, 1948/49
9	9	○	Innsbruck, Tirol	M. BURMANN	—
10	10	○	Silltal, südlich Innsbruck	M. BURMANN	—
11	11	○	Ritten über Bozen, Südtirol	SEILER	—
12	—	○	Trento, südlich Bozen	PERINI	—
13	—	○	Mt. Gregnadul, Westjulische Alpen	SEIDER	13a, 1953/54
14	—	○	Vipava, nördlich Triest	SEIDER	—
15	—	●	Triest	MEIER u. SEIDER	—
16	—	○	Matulje, Fiume	MEIER u. SEIDER	—
17	12	●	Pfenningsberg (etwa 350—400 m) bei Linz	KLIMESCH	8*, 14*, 1950/51
18	13	●	Luftenberg (etwa 300 m) bei Linz	KLIMESCH	3, 30*, 31*, 1943/44; 5, 1944/45; 15*, 1945/46; 18, 1947/48 52*, 1944/45;
19	14	○	Wien	ZERNY, KITSCHOLT	37, 41*, 1945/46
20	15	○	Steyr, Oberösterreich	MITTERBERGER	—
21	16	○	Steyermühl, Oberösterreich	MEIER	—
22	17	○	Traunstein (800 m), Oberösterreich	FOLTIN	—
23	18	○	Gstatterboden an der Enns, Steiermark	MEIER	—
24	19	○	Hieflau an der Enns, Steiermark	MEIER	—
25	20	○	Kindberg an der Mürz, Steiermark	MEIER	—
26	21	○	Kapfenberg an der Mürz, Steiermark	MEIER	—
27	22	○	Proleb an der Mürz, Steiermark	MEIER	—
28	23	○	Leoben an der Mürz, Steiermark	MEIER	—
29	24	①	Reiting am Gösseck, 1200 bis 1300 m, Eisenerzalpen	MEIER	—
30	25	●	Zinken, 1700—2100 m, Rottenmanner Tauern, Steiermark	MEIER	—
31	26	●	Pletzen am Ringkogel, Rottenmanner Tauern, Steiermark	MEIER	—
32	27	○	St. Georgen, oberes Murtal, Steiermark	MEIER	—
33	28	○	Gleinalpe-Steinplan, 1200 bis 1300 m, Steiermark	MEIER	—
34	29	●	Zirbitzkogel, Winterleitenhütte, 1700—1900 m, Seetaler-alpen, Steiermark	MEIER	—
35	30	●	Zirbitzkogel, Kulmerhütte 1800m, Seetaler-alpen, Steiermark	MEIER	—

Tabelle 6 (Fortsetzung)

Lfd. Nr.	Karten-Nr.		Fundplätze	Material gesammelt von	Aufzuchten oder Kreuzungen* Kultur-Nr. und Zuchtjahr
36	31	●	Metnitzeralpen, 1300—1500 m, Kärnten	MEIER	—
37	32	○	Graz, Steiermark	MEIXNER	8, 1944/45; 13*, 1945/46
38	33	○	Gösting bei Graz, Steiermark	MEIER	—
39	34	○	Köflach, Steiermark	MEIER	5, 1955/56
40	35	○	Friesach, Kärnten	MEIER	—
41	36	○	Gurk, Gurktal, Kärnten	MEIER	—
42	37	○	Althofen-Hirt, Gurktal, Kärnten	MEIER, SIEDER	—
43	38	○	Eberstein, 700 m, Görtschitztal, Kärnten	SIEDER	—
44	39	○	Obereberstein, 750 m, Görtschitztal, Kärnten	SIEDER	—
45	40	○	St. Oswald, 1050 m, Görtschitztal, Kärnten	SIEDER	—
46	41	●	Saualpe, Truckerhütte, 1600 m, Kärnten	SIEDER	—
47	42	●	Saualpe, Klippitztörl, 1600 m, Kärnten	MEIER	—
48	43	○	St. Leonhard, Lavanttal, Kärnten	MEIER	—
49	44	○	Twimberg, Lavanttal, Kärnten	MEIER	—
50	45	○	St. Gertraud, Lavanttal, Kärnten	MEIER	—
51	46	⊙	Launsdorf, Gurktal, Kärnten	MEIER	—
52	47	○	Brückl, Gurktal, Kärnten	SIEDER	—
53	48	○	Wietersdorf, Görtschitztal, Kärnten	MEIER	—
54	49	○	St. Georgen, südlich Graz, Steiermark	MEIER	—
55	50	○	Marburg, Maribor an der Drava	HOFMANN	3, 1944/45; 17*, 1945/46
56	51	○	Klagenfurt, Kärnten	SIEDER	—
57	52	○	Warmbad-Villach, Kärnten	SIEDER	—
58	53	○	Arnoldstein, Kärnten	SIEDER	—
59	54	⊙	Paternion-Feistritz, Mölltal, Kärnten	SIEDER	—

Außerdem prüften wir im Aufzuchtexperiment, vorgreifend gesagt, rund 30 verschiedene Lokalformen von Deutschland, Österreich, Tschechoslowakei, Polen, Finnland, Schweden, Norwegen, Dänemark, England, Frankreich, Italien, Kanada (vgl. Tabelle 6, 8, 9). Manche dieser Lokalformen, die wir für unsere Intersexualitätsuntersuchungen brauchten (vgl. SEILER 1958), züchteten wir in mehreren aufeinanderfolgenden Jahren. Mit einer Ausnahme erwiesen sich alle ebenfalls als rein thelytok. In einer Aufzucht eines parthenogenetischen Geleges von Helsinki erhielten wir dagegen ein Männchen; doch sind wir soviel wie sicher, daß dieses Tier durch eine Unaufmerksamkeit aus einer bisexuellen Kultur in diejenige von Helsinki hineingeriet.

Die diploid parthenogenetische *Triquetrella* ist, wie geschildert, nicht rein thelytok; bei einigen Lokalformen treten mit einiger Regelmäßigkeit vereinzelt Männchen auf. Ihre Entstehung konnte weitgehend aufgeklärt werden (vgl. SEILER 1960). Und jetzt erwächst für uns die Aufgabe zu erklären, warum die tetraploide *Triquetrella* rein thelytok ist. Dazu müßten wir über die Geschlechts-

chromosomen der tetraploiden Form Bescheid wissen und ferner wissen, wie die Aufregulierung zur Tetraploidie erfolgt. Das sind die Hauptprobleme, die uns in der nächsten Mitteilung (IV) beschäftigen werden; ob uns die Lösung glückt, wissen wir noch nicht.

2. *Triquetrella* in den Ostalpen

Was die *Triquetrella* außerhalb der Schweiz anlangt, waren wir im wesentlichen auf die Hilfe von Kollegen oder Freunden angewiesen und können zumeist nicht mehr bieten als Stichproben. Nur für den südöstlichen, für unsere Zwecke interessantesten Teil der Ostalpen besitzen wir, dank der Mitarbeit österreichischer Entomologen (vgl. S. 266) ein einigermaßen ausreichendes Beobachtungsmaterial.

a) Bemerkungen über die Vergletscherung. Der Rheingletscher der Risseiszeit stieß im Nordosten bis an die Donau und den Riss vor. Für die übrigen Gletscher am Nordhang der Ostalpen ist charakteristisch, daß sie wenig über den Alpenrand ins Vorland vorrückten (vgl. Tafel III); am weitesten kam der Innegletscher, der in der Risseiszeit bis Erding vorstieß (vgl. v. KLEBELSBERG: Gletscherkunde, Abb. 84) und das Fundamentalwerk von PENK u. BRÜCKNER über die Eiszeiten, Bd. III). München, Linz, Steyr, Graz lagen in der Riss- und Würmeiszeit außerhalb der Gletschergrenzen (Tafel III).

Für unsere Zwecke interessiert die Vergletscherung der Südostabdachung der Alpen (vgl. Tafel III). Die beiden großen Gletscher der Mur und der Drau blieben zur Würmeiszeit weit innerhalb des Alpenrandes, beide zudem noch mehr oder minder getrennt durch ein aperes Gebiet, das etwa 50 km nach Westen greift. Eine Vorlandsvergletscherung fehlt also im Osten und Südosten ganz. Das ist verständlich, denn die Berghöhen nehmen gegen Osten zu ab, desgleichen nehmen die Niederschlagsmengen ab, denn das Klima wird kontinentaler. Westlich und östlich des Lavanttales haben die höchsten Erhebungen aber noch kleine Eigenvergletscherungen oder doch Firnkappen; das trifft z. B. zu für die höchsten Erhebungen der Saualpe (2081 m) und der Seetaleralpen (2377 m), die westlich des Lavanttales liegen (Fundplätze K_{40-42} und K_{29} und K_{30}) und für die Korralpen, östlich des Lavanttales.

b) Die Verbreitung von *Triquetrella*. Wir verfolgen *Triquetrella* zunächst auf einer Nordsüdlinie durch den zentralen Teil der Ostalpen von München — über Innsbruck—Bozen—Triest nach Fiume (vgl. Tabelle 6 und die Tafel III). Die engere und weitere Umgebung Münchens (K_{1-8}) ist rein tetraploid. Eine Linie von München-Bogenhausen (K_2) zogen wir in sechs aufeinanderfolgenden Generationen auf und erhielten, wie bei allen anderen Aufzuchten tetraploid parthenogenetischer Lokalformen, ausschließlich Weibchen.

Auch die übrigen Stationen auf unserer Nordsüdlinie (vgl. Tabelle 6, L_{9-16}) sind rein tetraploid. Davon macht nur Triest (L_{15}) eine Ausnahme. Triest ist bisexuell. Über das Biotop dieser bisexuellen *Triquetrella* schreibt SIEDER: „Wir (MEIER und SIEDER) fanden die Säcke in den breiten Trogräben, die von den Karsthöhen gegen die Stadt herunterziehen und durch die nur bei starken Regengüssen Wasser rinnt. Die Säcke waren an den Stämmen von Buchen, Eichen und Edelkastanien angespannen.“

Unser Hauptmaterial aus den Ostalpen stammt aber aus dem Mur- und Draugebiet, und zwar aus dem Grenzgebiet der Vergletscherung. Die Tabelle 6 und die Tafel III orientieren über die Fundplätze, von welchen uns die österreichischen Freunde je so reichliches Material zur Verfügung stellten, daß wir, abgesehen von der Prüfung der bisexualen und gemischten Populationen, meist auf Aufzuchten verzichten konnten. Auf der Karte numerieren wir hier von Norden nach Süden. Dem Leser sei empfohlen, zur Ergänzung unserer hydrographischen Kartenskizze der Tafel III eine topographische Karte der Ostalpen zuzuziehen.

Die beiden Fundplätze in der Nähe von Linz ($K_{12, 13}$) interessieren besonders. Hier sind alle drei *Triquetrella*-Rassen nebeneinander; die bisexualen Form dominiert stark und ist zudem hier relativ häufig. Über den zahlenmäßigen Anteil der beiden parthenogenetischen Rassen an den Populationen von K_{12} und K_{13} kann nichts Sicheres ausgesagt werden, denn wir erhielten von Dr. KLIMESCH (Linz) (der die Freundlichkeit hatte, uns jahrelang mit *Triquetrella* „zu beliefern“) fast ausschließlich Männchen und nur relativ wenige Weibchen (schätzungsweise 1000:50). Die männlichen Raupen spinnen ihren Sack an Buchenhochstämmen an; wo die Weibchen sich verpuppen, konnte Dr. KLIMESCH bis heute noch nicht ausfindig machen.

Vorgreifend gesagt, passierte mir (SEILER) dasselbe an dem gemischten Fundplatz in Nürnberg (siehe S. 296). Auch hier ist *Triquetrella* relativ häufig; es handelt sich um einen Föhrenhochwald auf magerem Sandboden; Unterholz fehlt, der spärliche Pflanzenwuchs besteht aus Gräsern, Erika, Ginster, Heidelbeeren, Moos usw. Ich trug im Laufe der Jahre zu Kreuzungszwecken ein sehr großes Material ein, aus welchem fast nur Männchen schlüpften. Das primäre Sexualverhältnis beträgt aber hier, wie in Linz, fast genau 1:1 (vgl. für Linz Tabelle 2, S. 274). Wo die weiblichen Raupen sich zur Verpuppung anspinnen, ist also auch für Nürnberg noch zu ermitteln; vermutlich geschieht das in Bodennähe.

Abgesehen von Linz haben alle übrigen Fundplätze, die außerhalb der Gletschergrenze liegen, die tetraploid parthenogenetische *Triquetrella* (vgl. Tafel III und Tabelle 6). Auch im vergletscherten Gebiet kann die tetraploide Form vorhanden sein (vgl. z. B. K_{51-53}); das trifft vor allem für Tallagen zu. In Höhenlagen über der Oberfläche der Würmgletscher, findet man auf den Nunatakkern heute noch die bisexualen Form (vgl. Tabelle 6 und Tafel III, $K_{25, 26, 31}$). Dasselbe gilt für Berge, welche zwar außerhalb der Gletschergrenze liegen, aber Firnkämme hatten (vgl. PENK, Bd. III, Abb. S. 1072/1073) (Tafel III, $K_{30, 31}$ und $K_{41, 42}$).

Nebenbei bemerkt, werden hier nur die bisexualen Fundplätze aufgezählt, deren Populationen wir im Experiment prüfen konnten. MEIER und SIEDER kennen aber noch eine ganze Reihe weiterer Fundorte mit der bisexualen Form. Auch kennen wir mehr Fundplätze mit der parthenogenetischen *Triquetrella*, als in unserer Tafel III aufgeführt sind. Wir haben nur diejenigen aufgenommen, an welchen die Chromosomenzählung eindeutig glückte.

Es fällt auf, daß zwei der bisexualen Fundplätze (K_{29} und K_{42}) neben der bisexualen noch die tetraploide *Triquetrella* haben. Man ist versucht, zu folgern, daß in den Ostalpen die Tage der bisexualen *Triquetrella* gezählt sein dürften, ähnlich wie auf der Südabdachung der Zentralalpen.

Weiter entsteht der Verdacht, daß in den Ostalpen die tetraploide Form direkt aus der bisexualen entstehen könnte oder, daß die diploid parthenogenetische Phase nur von kurzer Dauer ist. Für die letztere Vorstellung spricht die Tatsache, daß zwar diploid parthenogenetische Lokalformen in den Ostalpen vorhanden sind, aber nur als seltene Ausnahmen (Tafel III, K₂₄, 46, 54). In Reiting (1200 bis 1300 m K₂₄) am Gösseck (2215 m), der eine Erhebung mit Firnkamm (PENK) gewesen sein dürfte, sind beide parthenogenetischen Rassen nebeneinander; das trifft auch zu für Launsdorf im Gurktal (K₄₆); Paternion-Feistritz im Mölltal (K₅₄) hat anscheinend nur die diploid parthenogenetische Form.

Die Möglichkeit, daß die tetraploide *Triquetrella* direkt aus der bisexualen Form entsteht, bleibt aber bestehen. Freund SIEDER hatte die Güte, auf dem Anmarsch zu einem bisexualen Fundplatz (Truckerhütte, Saualpe K₄₁) systematisch zu sammeln; das Ergebnis ist in Tafel III unter K₃₇₋₄₀ aufgeführt. Alle Lokalformen K₃₇₋₄₀ waren tetraploid; die diploid parthenogenetische Form fehlt also.

Es scheint demnach fast so, als ob in der Ostabdachung der Alpen in Wirklichkeit beides geschieht: *Entstehung der tetraploiden Form direkt aus der bisexualen und Entstehung über ein diploid parthenogenetisches Zwischenstadium von kurzer Dauer.*

Zusammenfassend kann man für die Ostalpen folgendes sagen:

1. Wie die Zentralalpen, so haben auch die Ostalpen in dem Teil, der ganz vergletschert war, ausschließlich die tetraploid parthenogenetische Form, wenigstens allem Anschein nach. Unser Tatsachenmaterial ist aber hier nicht ausreichend.

2. Die Ostabdachung der Alpen hat auf den Nunatakkern des Mur- und Draugletschers und auf den Bergen mit Firnkämmen direkt außerhalb der Grenzen der Würmgletscher noch die bisexualen Form.

3. Vereinzelt ist sie auch auf der Südabdachung der Ostalpen vorhanden (Triest), dementsprechend, was wir für die Südabdachung der Zentralalpen feststellten.

4. Die diploid parthenogenetische Form ist im Osten sehr selten, wiederum vergleichbar den Verhältnissen auf der Südabdachung der Zentralalpen.

5. Außerhalb der Gletschergrenzen haben wir (abgesehen von Linz) nur die tetraploid parthenogenetische Form.

3. *Triquetrella* im Gebiet der nordeuropäischen Vereisung und im Gebiet zwischen der alpinen und der nordischen Vergletscherung

Über die Verbreitung von *Triquetrella* in diesen Gebieten haben wir nicht mehr als stichprobenartige Beobachtungen. Aus ihnen wird aber vielleicht doch erkennbar, was vorhanden sein dürfte. Ein kurzer Bericht mag deshalb berechtigt sein.

a) **Bemerkungen über die Vergletscherung.** Die Abb. 3 gibt eine Vorstellung von der Ausdehnung der maximalen alpinen und nordeuropäischen Vereisung. In Nordeuropa waren Irland und der größte Teil von England von Eis überflutet; nur Südengland blieb dauernd eisfrei. Auf dem Festland erreichte der Gletscher den Niederrhein und kam im Ruhrgebiet etwa bis Duisburg. Weiter ostwärts stieß er am Deutschen Mittelgebirge an. Die Linie Halle—Leipzig—Breslau—

Lemberg—Kiew entspricht ungefähr seiner Südgrenze (vgl. WOLDSTEDT 1958, Bd. II, Tafel I).

Das Gebiet zwischen der alpinen und der nordischen Vereisung blieb im wesentlichen unvergletschert; doch gab es auch hier vereinzelte, kleinere Vergletscherungen. Die bedeutendsten waren die in den Vogesen (Abb. 3); bescheidener war die Vereisung in der Riss- und Würmzeit im Schwarzwald. Nach Osten wird die Vergletscherung noch geringer; das deshalb, weil das Klima kontinen-



Abb. 3. Die maximale Vergletscherung Europas. (Aus HOLDHAUS 1954, Tafel 38)

taler wird. Im Bayerischen und Böhmerwald, in den Sudeten und im Riesengebirge ist die Vereisung nur noch sehr bescheiden; im Thüringer Wald und im Harz konnten nur Spuren von Vergletscherung gefunden werden.

Wir haben später die Frage zu beantworten, von wo aus der nordische Raum nach dem Rückzug der Gletscher neu besiedelt wurde. Um Antwort geben zu können, muß ein Wort über Klima und Flora des unvergletscherten Zwischengebietes gesagt werden:

Für das Maximum der letzten Vereisung wird nach WOLDSTEDT (1954) (Bd. I, S. 316 u. f.) ein Januarmittel angegeben, das wohl zwischen -14° und -22° lag und es ist mit einem Julimittel zwischen 5° und 10° zu rechnen. Das bedeutet im Vergleich mit dem heutigen Klima (vgl. Tabelle 7) eine erhebliche Absenkung der Temperaturen, besonders im Winter. Nun lebt *Triquetrella* heute, wie später

im einzelnen geschildert werden soll, in unmittelbarer Gletschernähe und gedeiht auf 2100—2200 m noch sehr gut, so beispielsweise in der Gipfelregion des Pilatus (2132 m). Außerdem haben wir bei unseren Zuchten auch in den strengsten Wintern niemals Frostschäden wahrgenommen, obwohl wir die *Triquetrella*-Raupen im Freien züchteten und überwinterten. Eine Senkung der Wintertemperatur dürfte die Lebensbedingungen von *Triquetrella* also kaum beeinträchtigen; eher noch die Senkung der Sommertemperatur. Die wird sich aber nur in einer Verlangsamung des Lebenszyklus auswirken. *Triquetrella* hat zu meist einen einjährigen Zyklus; in Höhenlagen und in nordischen Gebieten scheint dieser aber da und dort zweijährig zu sein. Vielleicht war unser Objekt in der Eiszeit überall zweijährig.

Auch die übrigen Lebensbedingungen waren für *Triquetrella* nicht ungünstig. *Triquetrella* ernährt sich, jedenfalls als junge Raupe, wohl ausschließlich von

Tabelle 7. *Mittlere Monatstemperaturen für schweizerische Fundorte*

Ort	Höhe in m	Zeitraum	Mittlere Temperatur für	
			Januar	Juli
1. Zürich . .	493	1901—1940	-0,1°	+17,7°
2. Rigi . . .	1787	1901—1940	-4,5°	+9,8°
3. Chasseron	1600	1901—1940	-3,8°	+10,3°
4. Pilatus .	2068	1901—1940	-5,7°	+7,9°

Algen und Flechten, „Steinflechten, Baumflechten“, nimmt in späteren Stadien auch Detritus, angewelkte Blätter u. dgl. auf und verschmäht selbst animalische Kost nicht. All das war auch während der Zeit der Vergletscherung im Zwischen gebiet überall zu haben. Dieses

hatte den Charakter der Tundra, war eine sog. Frostschutt-Tundra oder eine Lößtundra oder Lößsteppe, vereinzelt in eine Lößwaldsteppe übergehend (vgl. Vegetationskarte der Würmzeit, WOLDSTEDT I, S. 320).

Es ist also nicht daran zu zweifeln, daß *Triquetrella* im nicht vergletscherten Gebiet existieren konnte.

b) Die heutige Verbreitung von *Triquetrella* im unvergletscherten Zwischen gebiet. Die Tabelle 8 stellt unsere Befunde zusammen. Fast alle Fundplätze des Zwischengebietes haben die tetraploide *Triquetrella*. Diese Feststellung beruht ausnahmslos auf Chromosomenzählungen. Alle Aufzuchten aus parthenogenetischen Gelegen, die unter Kontrolle entstanden sind, ergaben ausschließlich Weibchen (letzte Kolonne der Tabelle 8). Daß die untersuchten Lokalformen tetraploid sind, ergab sich weiter aus den zahlreichen mit * bezeichneten Kreuzungen parthenogenetischer Weibchen mit Männchen der bisexuellen Rasse. Die F₁ setzt sich zusammen aus Intersexen verschiedener Grade und aus einem kleineren oder größeren Prozentsatz an parthenogenetischen Weibchen, die wohl aus unbefruchteten Eiern hervorgingen, oder aus befruchteten Eiern, in welchen die Amphimixis unterblieb.

Die diploid parthenogenetische Form fehlt im Zwischengebiet, wenn wir absehen von den beiden schon besprochenen Linzer Fundplätzen (L₁₈, 19), an welchen alle drei *Triquetrella*-Rassen vorhanden sind.

Die bisexuelle *Triquetrella* ist außer in Linz, wie erwähnt, noch im Reichswald bei Nürnberg (L₈, Tabelle 8) vorhanden. Wir bezeichneten den Fundplatz (Dutzendteich) als gemischt ●; das ist vielleicht nicht ganz korrekt, denn die

Tabelle 8. *Triquetrella* im Gebiet zwischen der alpinen und der nordeuropäischen Vergletscherung

○ tetraploid; ● bisexuell und tetraploid; ⊕ alle drei Rassen.

Lfd. Nr.		Lokalform	Material erhalten von:	Aufzuchten und Kreuzungen * Kultur-Nr.; Zuchtjahr
1	○	Bexley bei London, England . . .	FORD	17*, 1952/53
2	○	Forêt de Marly, Paris, Frankreich	NARBEL	9, 9Fr., 1947/48 21*, 1948/49
3	○	Porrentruy, Ajoie, Schweiz, vgl. Tabelle 5		
4	○	Saarbrücken, Pfalz, Deutschland .	LIENIG	1922
5	○	Heidelberg, Baden, Deutschland .	BEYER	4, 5, 1943/44 28*, 32*, 1945/46
6	○	Weinheim, Baden, Deutschland . .	LIENIG	1922
7	○	Tromm, Odenwald, Deutschland . .	LIENIG	—
8	●	Dutzennteich, Nürnberg, Deutsch- land	SEILER	viele Aufzuchten und Kreuzungen in den Jahren 1924—1928
9	○	Valznerweiher, Nürnberg, Deutsch- land	SEILER	viele Aufzuchten und Kreuzungen in den Jahren 1924—1928
10	○	Schmausenbuck, Nürnberg, Deutschland	SEILER	
11	○	München und Umgebung, vgl. Tabelle 6 u. Tafel III, K ₁₋₈	SEILER	
12	○	Tharandt bei Dresden, Deutschland	RITSCHELT, GROSCHKE	12, 26, 1944/45 25*, 1945/46 56*, 1946/47
	● ?	Tharandt bei Dresden, Deutschland	RITSCHELT, GROSCHKE	
13	○	Zwickau, Sachsen, Deutschland . .	KAHLE	8, 19, 1948/49
14	○	Klotzsche, Sachsen, Deutschland .	KAHLE	—
15	○	Tetschen an der Elbe, Tschecho- slowakei	ZIMMERMANN	20, 21, 1940/41 24, 76*, 80*, 1941/42 8, 1942/43
16	○	Laube, nördlich Tetschen, Tsche- choslowakei	ZIMMERMANN	23, 1940/41; 81*, 82*, 1941/42; 7, 1942/43 15, 69*, 70*, 1943/44 20, 1944/45 3*, 1945/46
17	○	Prag, Tschechoslowakei	SCHWARZ	18*, 1950/51
18	⊕	Pfeningberg bei Linz. vgl. Tabelle 6, K 12		
19	⊕	Luftenberg bei Linz, vgl. Tabelle 6, K 13		
20	○	Steyr, Oberösterreich, vgl. Tabelle 6, K 15		
21	○	Steyrer Mühl, Oberösterreich, vgl. Tabelle 6, K 16		
22	○	Wien, Oberösterreich, vgl. Tabelle 6, K 14		
23—35	○	Die übrigen Fundplätze der Ost- abdachung der Alpen K 20, 21, 22, 23, 28, 32—34, 43—45, 49, 50, Tabelle 6		
36	○	Ratibor	?	1918

Biotope der bisexuellen und der tetraploid parthenogenetischen Rasse sind verschieden. Die bisexuelle *Triquetrella* fanden wir ausschließlich an Föhrenstämmen, die tetraploid parthenogenetische Form dagegen ausschließlich an Lattenzäunen innerhalb des Forstes oder am Rande des Forstes. Nebenbei bemerkt: die Weibchen dieser parthenogenetischen Rasse werden im Freiland ausnahmsweise begattet; das ergibt sich aus der Tatsache, daß in unserm sehr großen Freilandmaterial vom Dutzendteich sich ein Intersex befand.

Vielleicht hat außerdem Tharandt (Tabelle 8, L₁₂) die bisexuelle Form. Aus Freilandsäcken schlüpfte auf der Reise nach Zürich ein Männchen, das tot ankam, also nur noch morphologisch geprüft werden konnte. Im großen und ganzen stimmen seine Merkmale mit der üblichen *Triquetrella* überein, in einigen Merkmalen zeigt es nach Dr. SAUTER Abweichungen von der Norm. Daß in der Dresdener Gegend die bisexuelle *Triquetrella* aber vorhanden sein könnte, geht aus der Tatsache hervor, daß im Zoologischen Museum Dresden einheimische *Triquetrella*-Säcke mit männlicher Puppenhülle vorhanden sind.

Das war auch mit einer der Gründe, warum wir uns besonders bemühten, Material aus der weiteren Umgebung von Dresden zu bekommen. Alle Fundplätze, von welchen uns Säcke zugeschickt wurden (Tabelle 8, Nr. 12—16), ergaben aber die tetraploide Form, die wir in Aufzuchtexperimenten und in Kreuzungsversuchen sorgfältig prüften (vgl. letzte Kolonne der Tabelle 8).

Wir vermuten, daß im Zwischengebiet da oder dort noch Reliktareale mit der bisexuellen *Triquetrella* vorhanden sein dürften: der Harz, der Thüringer Wald, das Fichtel-Erz-Riesengebirge, die Sudeten, der Böhmer- und der Bayrische Wald sollten daraufhin geprüft werden. Wir hoffen, daß deutsche und tschechische Forscher das Thema aufnehmen.

Zusammenfassend stellen wir für das unvergletscherte Zwischengebiet das folgende fest:

1. Die bisexuelle *Triquetrella* wird nur noch in vereinzelt Reliktarealen angetroffen (Nürnberg, Linz).
2. Die diploid parthenogenetische Form fehlt fast ganz.
3. Obwohl unser Beobachtungsmaterial noch zu klein ist, geht aus ihm doch deutlich hervor, daß im Zwischengebiet die tetraploide *Triquetrella* vorherrscht.

c) ***Triquetrella* im Gebiet der nordischen Vereisung.** Die Tabelle 9 stellt unsere Befunde zusammen. Aus Montreal (Tabelle 9, Nr. 1) erhielten wir eine *Solenobia, walshella* genannt. Im Sack gleicht dieses Objekt der *Triquetrella*. Die Kreuzung eines frischgeschlüpften *walshella*-Weibchens mit einem Männchen der bisexuellen *Triquetrella* erfolgte augenblicklich. Es sei daran erinnert, daß nach unseren Befunden (SEILER-PUCHTA 1956) keine andere *Solenobia*-Art spontan mit *Triquetrella* kopuliert. Die Aufzucht eines parthenogenetisch entstandenen Geleges ergab ausschließlich Weibchen, die Chromosomenzahl ist tetraploid und da die F₁ aus der Kreuzung „*walshella*“ ♀ × ♂ *Triquetrella* aus Intersexen und parthenogenetischen Weibchen besteht, schließen wir, daß das, was wir unter dem Namen *walshella* erhielten, identisch ist mit unserer *Triquetrella*. Auch die morphologische Prüfung der „*walshella*“-Weibchen ergab die Übereinstimmung mit *Triquetrella*.

Gleich wie Montreal, sind auch die Lokalformen im Gebiet der europäischen nordischen Vereisung tetraploid (vgl. Tabelle 9). Diese Feststellung beruht für

Tabelle 9. *Triquetrella* im Gebiet der nordischen Vereisung

○ tetraploid.

Lfd. Nr.		Lokalform	Material erhalten von:	Aufzuchten und Kreuzungen* Kultur-Nr., Zuchtjahr
1	○	Montreal, Kanada	HOFSTETTER-NARBEL	54, 55*, 1948/49
2	○	Bremen, St. Magnus, Deutschland	EGGE	7, 1948/49; 19*, 1949/50
3	○	Berlin: Grunewald, Zehlendorf, Wannsee, Liepnitzsee, Bernau usw.	SEILER	viele parth. Zuchten 1915—1920
4	○	Lilleröd, Dänemark	THOMSEN	11, 18*, 1945/46
5	○	Grönhold, Dänemark	THOMSEN	19, 1944/45; 16*, 1945/46
6	○	Bergen, Hardangerfjord, Norwegen	NILS KNABEN	9a, 1942/43
7	○	Lund, Schweden	MELANDER	21*, 1950/51
8	○	Waren, Mecklenburg, Deutschland	SACHTLEBEN	—
9	○	Bellinchen an der Oder, Neumark	?	9, 1944/45; 14*, 1945/46
10	○	Lissa bei Breslau	GOETSCH	62*, 1944/45
11	○	Poznan (Posen) Polen	KIETCZEWOSKI	22*, 1950/51
12	○	Helsinki, Finnland	SUOMALAINEN	17, 1947/48; 3.1948/49 . 18*, 1949/50

alle Lokalformen auf der direkten Chromosomenzählung. Nur bei der Form von Bergen ist uns die nicht geglückt. Aus der Größe der Säcke schließen wir zwar auf Tetraploidie, wohl wissend, daß solche Schlüsse nicht sicher sind. Wie die Tabelle zeigt, können auch die Weibchen dieser nordischen *Triquetrella* gekreuzt werden mit Männchen der bisexuellen Form und wie zu erwarten war, traten in der F₁ Generation auch hier Intersexe auf.

Da unsere Fundplätze im Gebiet der nordischen Vereisung weit auseinanderliegen (vgl. Tabelle 9), wird die Voraussage, daß der nordische Raum ausschließlich die tetraploide *Triquetrella* haben dürfte, nicht zu gewagt sein.

Im Westen des großen nordeuropäischen Inlandeises gab es zwar Nunatakker. Die Wahrscheinlichkeit, daß auf ihnen *Triquetrella* die Eiszeit überdauerte und von hier aus sich ausbreitete, scheint aber gering. Auch wenn wir uns darin täuschen sollten, ist doch sicher, daß die Neubesiedelung des gewaltigen, nordischen Raumes (vgl. Abb. 3, S. 295) nach dem Rückgang der Gletscher wohl ausschließlich vom unvergletscherten Zwischengebiet aus erfolgt sein muß und alles spricht dafür, daß *Triquetrella* in der tetraploiden Form einwanderte.

Man kann unsere Befunde kurz so zusammenfassen:

1. Was wir an Lokalformen aus dem Gebiet der nordischen Vereisung auf-treiben und zytologisch prüfen konnten, ist tetraploid. Wir vermuten, daß im nordischen Raum die anderen zwei *Triquetrella*-Rassen ganz fehlen.

2. Die Neubesiedelung des nordischen Gebietes muß im wesentlichen vom unvereisten Zwischengebiet aus erfolgt sein.

4. Könnte *Triquetrella* vom unvergletscherten Zwischengebiet in die Schweiz eingewandert sein?

Wie geschildert, hat das Zwischengebiet heute, soweit wir wenigstens wissen, nur die tetraploid parthenogenetische *Triquetrella*, abgesehen von den beiden bisexuellen Reliktarealen bei Nürnberg und bei Linz. Auch für den Teil der

Schweiz, der unvergletschert blieb, ist eine tetraploid parthenogenetische Lokalform nachgewiesen (Pruntrut K_{45} der farbigen Karte). Sonst hat die Schweiz heute entlang des Jurahöhenzuges außer einigen bisexuellen Fundplätzen im wesentlichen nur die diploid parthenogenetische Form. Diese ist auch im schweizerischen Mittelland vorherrschend (s. die Tafel I, II und IV).

Nun wird man, wie folgt, argumentieren müssen: Einen Grund zur Annahme, daß die bisexuelle *Triquetrella* aus dem Zwischengebiet, also von Westen und von Norden in die Schweiz eingewandert wäre, haben wir nicht. Welche Form oder welche Formen das Zwischengebiet während der Rissvergletscherung hatte, wissen wir nicht. Sollte die diploid parthenogenetische *Triquetrella* vorhanden gewesen und bei uns eingewandert sein und nach dem Rückzug der Würmgletscher den Jura und das schweizerische Mittelland bevölkert haben, so müßte die Frage beantwortet werden, warum *Triquetrella* jenseits unserer West- und Nordgrenze zur Tetraploidie übergang, während sie diesseits der Grenze diploid blieb. Es dürfte unmöglich sein, diese beinahe politische Frage zu beantworten.

Es bliebe noch die Möglichkeit, daß *Triquetrella* entlang der West- und Nordgrenze in der tetraploiden Form einwanderte, und nach dem Grenzübertritt, etwa durch Rückmutationen, diploid wurde. Eine solche Annahme ist aber absurd. Die Möglichkeit, daß als ganz seltenes Phänomen die tetraploide *Triquetrella* in die diploid parthenogenetische Form rückmutieren könnte, soll aber zugegeben werden. Wir haben sogar zytologische Anhaltspunkte dafür, daß das ganz ausnahmsweise tatsächlich geschieht. Im Aufzuchtexperiment entdeckten wir aber nichts derartiges; außerdem geht aus der Tatsache, daß die Alpen rein tetraploid sind, hervor, daß eine Rückmutation niemals als häufiges Ereignis vorkommen kann.

Wir dürfen somit schließen:

1. Eine Besiedelung der Schweiz durch Einwanderung der *Triquetrella* von Westen und von Norden kommt nicht in Frage, oder kann doch nur eine ganz untergeordnete Rolle gespielt haben.

2. Die Schweiz muß also, jedenfalls im wesentlichen, von den Nunatakkern aus besiedelt worden sein.

5. Wie erfolgte die Ausbreitung von *Triquetrella* in der Schweiz?

Triquetrella in Gletschernähe

Fast überall, wo wir an den für *Triquetrella* typischen Biotopen nach unserem Objekt suchten, fanden wir es auch, selbst im hintersten Alpentäl. Es ist nicht leicht, sich vorzustellen, wie es den Weg dahin fand. Die Imagogeneration kann für die Ausbreitung keine Rolle spielen, weil die Weibchen flügellos sind und in ihrem kurzen Leben, das bei den parthenogenetischen Formen höchstens einen Tag dauert, nicht einmal über den Raupensack hinauskommen. Also muß die Ausbreitung auf dem Raupenstadium erfolgen. Dieses ist aber auch von relativ kurzer Dauer. Frühestens Mitte Mai schlüpfen die jungen Räumchen; in höheren Lagen geschieht das erst Mitte bis Ende Juni. Im Herbst sind die Raupen bei dem einjährigen Lebenszyklus erwachsen und suchen, wenn die ersten starken Fröste kommen, ihre Winterschlupfwinkel auf. Das geschieht im Spätherbst, September und Oktober. Im Frühjahr nimmt die einjährige Raupe keine Nahrung

mehr auf, sondern spinnt den Sack an, dreht sich im Sack um und verpuppt sich. Das Anspinnen kann schon in den verborgenen Winterquartieren erfolgen; meist allerdings kriechen die Raupen erst hoch, an Felsblöcken, anstehendem Fels, an Baumstämmen, Lattenzäunen, Trockenmauern usw.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß man sich ernstlich fragen muß, ob die Dauer der Zeitspanne vom Beginn des Rückzuges der Würmgletscher bis heute zur Besiedelung der Schweiz ausreichte, falls es sich um eine aktive Besiedelung handeln sollte. Dabei muß noch in Rechnung gesetzt werden, daß die Raupen, bildlich gesprochen, einen schweren Sack auf dem Rücken tragen und in den Bewegungen behindert sind. Nehmen wir ein konkretes Beispiel, um auf die Schwierigkeiten der Wanderung hinzuweisen. *Triquetrella* sei auf beiden Talseiten der Rhone auf der Höhe von Sion (K₈₆, Tafel IV) angelangt. Sie will weiter talaufwärts und stößt auf der linken Talseite auf den Bergfluß, der aus dem Val d'Hérens kommt. Wie kommt sie hinüber? Bei Sièrre (K₁₃₆) und weiter oben kommen abermals Seitenflüsse der Rhone. Sie muß die Hindernisse irgendwie genommen haben, denn sie ist in Zeneggen (K₁₃₇) hoch über dem Tale der Visp relativ häufig.

Nun können wir uns zur Not vorstellen, daß *Triquetrella* von Zeneggen dem Talhang entlang Zermatt erreichen konnte, wo sie tatsächlich vorhanden ist (K₁₃₉); aber wir können uns nicht vorstellen, wie sie über die Zermatter-Visp hinüber nach Grächen (K₁₃₈) kam. *Triquetrella* ist auch in Saas-Grund (K_{138a}); wie kam sie über die Saaser-Visp hinüber nach Saas-Fee (K_{138b}), wo sie ebenfalls nachgewiesen ist?

Ob Triquetrella passiv verbreitet wird? Etwa durch den Wind? Die *Triquetrella*-Raupen leben meist im Verborgenen, unter Steinen, in Felsspalten, in Lücken von Trockenmauern vor allem unter den obersten Deckplatten, in Rissen der Baumrinde und dgl. mehr. Das sind alles keine günstigen Angriffspunkte für eine Verfrachtung durch den Wind. Der mag dann und wann aber eine untergeordnete Rolle gespielt haben oder heute noch spielen, so vielleicht, daß die jungen Räupehen in dem Moment, in welchem sie aus dem mütterlichen Sack schlüpfen, vertragen oder daß die zum Anspinnen hochkriechenden Raupen mitgenommen werden. Aber auf diesem Wege kann die Verbreitung nicht zustande kommen, wie sie *Triquetrella* heute in der Schweiz hat (vgl. Karte). Was man sich sonst noch an Möglichkeiten der passiven Verbreitung ausdenken kann, ist derart, daß eine Aufzählung sich schon gar nicht lohnt.

Oder waren die Triquetrella-Weibchen beflügelt zur Zeit der Besiedelung der Schweiz? Dann wäre das Problem der Ausbreitung gelöst, denkt man, vergißt dabei aber, daß die *Triquetrella*-Weibchen ihre Eier in den Raupensack legen und man sich nicht gut vorstellen kann, daß die Weibchen ihren Sack verlassen. Allerdings gibt es Kleinschmetterlinge, die zu den Psychiden gestellt werden und die das tun, so *Diplodoma*. *Diplodoma* hat beflügelte Weibchen und einen Raupensack, der dem *Triquetrella*-Sack sehr ähnlich ist. Die Eier werden aber nach TUTT (Bd. II, 149) außerhalb des Sackes abgelegt und zugedeckt mit Afterwolle, gleich wie z. B. *Lymantria* das macht. *Triquetrella* legt unter normalen Bedingungen aber niemals außerhalb des Sackes ab.

Wären übrigens die *Triquetrella*-Weibchen zur Zeit der Besiedelung der Schweiz beflügelt gewesen, so müßte die Flügellosigkeit erst in jüngster Zeit ent-

standen sein. Das ist aber deshalb undenkbar, weil alle Organe, mit Ausnahme des Geschlechtsapparates, also nicht nur die Flügel, stark zurückgebildet sind, und außerdem hat fast die ganze Familie der Psychiden reduzierte Weibchen. Daß so umfassende Änderungen sozusagen erst kürzlich entstanden sein könnten, ist unmöglich.

Auf die Frage, wie die Schweiz denn sonst besiedelt wurde und wie *Triquetrella* den Weg in jedes Alpental fand, gibt es aber eine denkbar einfache Antwort:

Die Triquetrella-Raupen gingen zu Fuß und folgten dem sich zurückziehenden Gletscher direkt. Daß das so ist, kann man beweisen, wenn man die Verhältnisse an den heutigen Gletschern prüft. Da stellten wir zunächst fest, daß *Triquetrella* in Gletschernähe angetroffen wird, so z. B. am oberen Grindelwaldgletscher (K_{20c}, 200a, 200b der farbigen Karte), am Hohbalmgletscher bei Saas-Fee (K_{138b}), am Fieschergletscher (K_{202a}, 202b), am Rhonegletscher (K_{201a-e}), am Morteratschgletscher (K_{344a}) usw. In keinem Land sind nun die Bewegungen der Gletscher so genau registriert worden wie bei uns. Sehr genau sind wir vor allem über die Bewegungen des Rhonegletschers in den letzten 100 Jahren unterrichtet, bildlich und kartographisch. Die Abb. 4 orientiert über die Situation am Rhonegletscher.

Einige Endmoränen unmittelbar hinter dem Hotel Gletsch markieren die Gletscherenden von Vorstößen der Jahre 1602, 1818 und 1856. Die Abb. 4 zeigt die Ausdehnung des Gletschers im Jahre 1874. Etwa 1 km des sog. Gletschbodens ist bereits eisfrei. 1921 war der ganze Boden eisfrei (etwa 1 $\frac{1}{2}$ km); durch eine erste Marke ist der ungefähre Gletscherstand dieses Jahres angegeben. Die obere Marke deutet den heutigen Stand an.

Natürlich wird *Triquetrella* nur dort dem Gletscher direkt folgen, wo die Lebensbedingungen günstig sind; das ist im Gletschboden der Fall und er ist tatsächlich vom Hotel Gletsch bis zur Marke 1921 mit *Triquetrella* besiedelt, wenn auch nicht dicht. Der Steilhang von der Marke 1921—1961 ist nackter Fels und schwer zugänglich. Da dürfte *Triquetrella* dem Gletscher nicht gefolgt sein.

Es war aber zu erwarten, daß *Triquetrella* nicht nur im Talgrund, sondern auch an den Seitenhängen vorrückt. Der linke Talhang (mit der Furkastraße) ist ungünstig; er hat heute Erlengebüsch, das *Triquetrella* nicht liebt; im Talgrund, unterhalb der Einmündung des Muttbaches, fanden wir aber im Gletscherboden doch einige Säcke. Der rechte Talhang ist günstiger; ganz vereinzelt findet man da und dort *Triquetrella* (vgl. Abb. 4). Relativ gut besiedelt ist eine Seitenmoräne in Untersaas (1989—2100 m). Nach Prof. RENAUD (Lausanne)¹ gehört sie zu dem Vorstoß von 1856; selbst die dem Gletscher zugewandte Seite ist besiedelt, obwohl hier die Verwitterung noch wenig weit gediehen und nur eine sehr magere Pflanzennarbe und ab und zu eine Kümmerlärche oder eine Salixstaude vorhanden ist.

Damit dürfte der Beweis erbracht sein, daß *Triquetrella* dem zurückweichenden Gletscher unmittelbar folgt, und wir verstehen jetzt, daß sie den Weg ins hinterste Alpental findet.

Auch die Frage, wie kommt Triquetrella von einem Flußufer auf das andere, findet eine einfache Lösung. Ist eine ausgedehnte Endmoräne vorhanden, und fließt das Schmelzwasser unter derselben ab, so besteht für *Triquetrella* eine

¹ Für die briefliche Mitteilung danke ich bestens!

Landverbindung zwischen der einen und der anderen Seite des Haupttales, und unter Umständen zugleich auch zwischen der linken und der rechten Seite eines einmündenden Nebentales. Es stehen aber noch andere Wege offen: so liegt z. B.

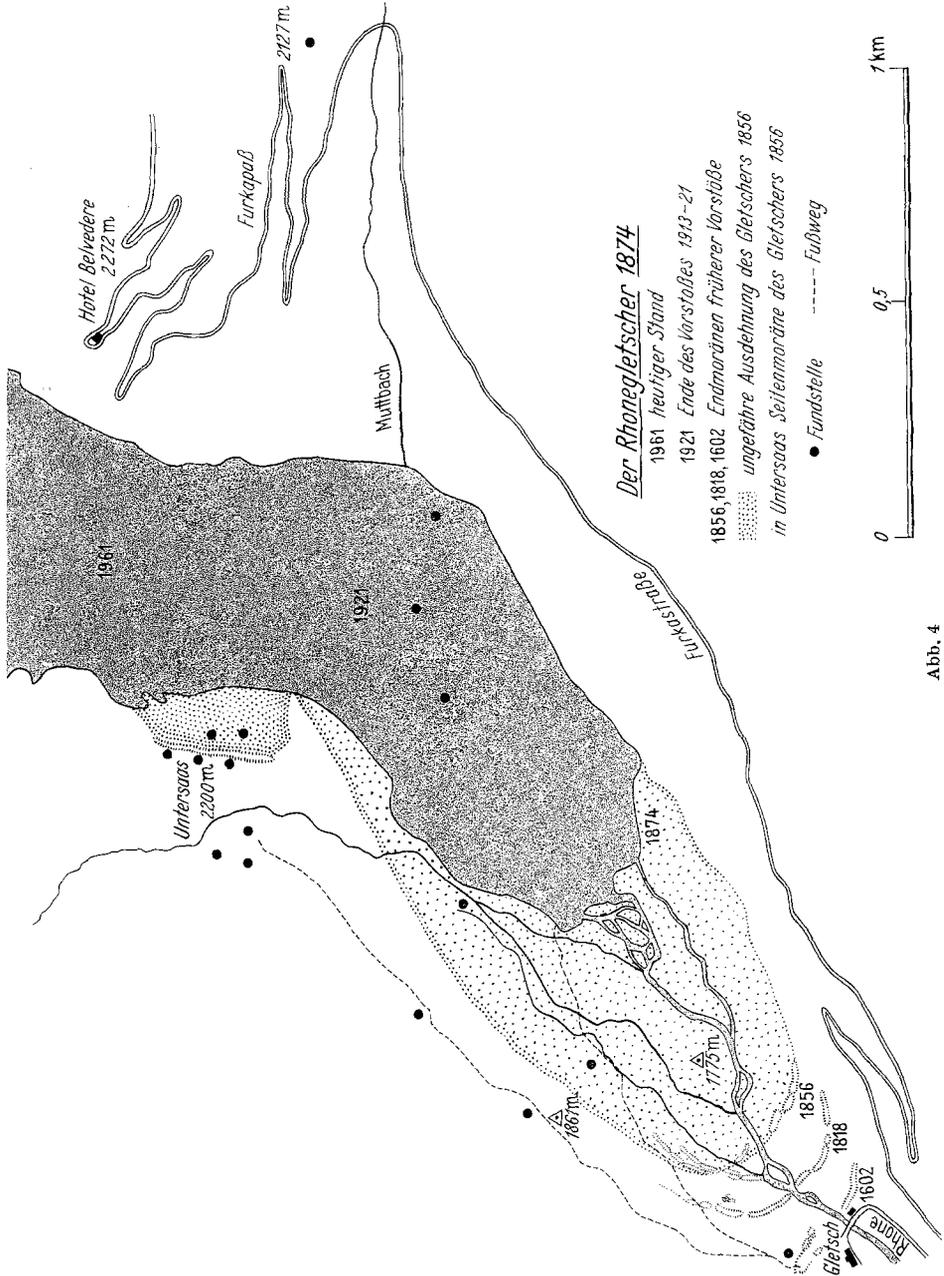


Abb. 4

der Abfluß des Rhonegletschers heute hinten im Gletschboden auf der linken Talseite; *Triquetrella* hatte also die Möglichkeit, sich nach links auszubreiten und sie hat das auch getan. Im hinteren Teil des Gletschbodens ist, mehr auf der

rechten Talseite, eine alte, jetzt trockene Rinne der Rhone. Wenn der Gletscher seinen Stand ändert, ändert sich zumeist auch die Abflußrichtung des Schmelzwassers. Sollte dieses später den Weg in die alte Rinne wiederfinden und der jetzige Lauf austrocknen, dann wäre *Triquetrella* trockenen Fußes von einer auf die andere Flußseite gekommen. Das mag ein Modellbeispiel sein.

Warum wanderte Triquetrella aber dem weichenden Gletscher nach? Diese Frage ist leicht zu beantworten. *Triquetrella* lebte auf den Nunatakkern während der langen Dauer der Eiszeit in unmittelbarer Nähe der Gletscher und sie gedeiht in Gletschernähe, wie wir heute feststellen können, sehr gut. Als der Gletscher zurückwich, wanderte sie gleichsam dem ihr günstigen Milieu nach. Hatte der Nunatakker eine Firnkappe oder eine kleine Eigenvergletscherung (vgl. Kapitel I, 3), so konnten die Auswanderer zwei verschiedene Richtungen einschlagen: talwärts, dem weichenden Gletscher nach, oder bergan, der schwindenden Firnkappe und damit dem Berggipfel entgegen. So verstehen wir, daß heute noch *Triquetrella* in der Gipfelregion und oft nur in der Gipfelregion mancher Nunatakker angetroffen wird (Rocher de Naye K_{40, 41}; Dt. de Vaultion K₁; Chasseron K₂₆; Pilatus K_{182, 183}; Rigi K₁₇₉ usw.).

Das Auswandern nach oben hat eine Konzentration der Population auf engem Raum zur Folge, das Wandern talwärts umgekehrt eine Ausbreitung auf einem erweiterten Raum. Auf diesen wichtigen Punkt werden wir zurückkommen.

Man sieht, die Frage, warum wandert *Triquetrella* dem Gletscher nach, bereitet keine Schwierigkeit. Da die Migration aber wohl mehr oder minder richtungslos gewesen sein mag, ist auch klar, daß es je nur einem Teil der Tiere glückte, in Gletschernähe und damit im gewohnten Milieu zu bleiben. Einem anderen Teil glückte das nicht, er blieb auf allen Stationen des Rückzuges der Gletscher zurück und mußte sich dem neuen Milieu anpassen. *So resultierte die allgemeine Verbreitung, die Triquetrella heute hat.*

Der Rückzugsweg der Gletscher gibt den Weg an, auf welchem *Triquetrella* in die Alpentäler einwanderte; es sei denn, man hätte mit der Möglichkeit zu rechnen, daß *Triquetrella* Paßlücken der Alpen überschreitet. Unsere höchsten Fundplätze sind der Pilatus (2132 m, K_{182, 183}) und Untersaas am Rhonegletscher (2100 m, K_{201e}). Auf der linken Seite des Rhonegletschers suchten wir oberhalb des Hotels Belvedere [2272 m (vgl. Abb. 4)] vergebens. Dagegen fanden wir *Triquetrella* weiter unten bei etwa 2100 m in der Nähe der Station Belvedere (Abb. 4). An Paßstraßen haben wir nur den Julier systematisch abgesucht. *Triquetrella* ist in Bivio (1776 bis etwa 1858 m, K₃₄₅) vorhanden; auf der Paßhöhe (2288 m) suchten wir vergebens, fanden sie aber wieder in Silvaplana (1815 m) und an anderen Stellen des Oberengadins (K₃₄₆). Aus den mitgeteilten Befunden ergibt sich, daß es an sich nicht ganz ausgeschlossen wäre, daß *Triquetrella* heute da oder dort Paßlücken überschreiten könnte.

Für die Beantwortung der aufgeworfenen Frage sind aber nicht die heutigen, sondern die eiszeitlichen Verhältnisse maßgebend. Sämtliche Nord-Südpäßlücken und auch die West-Ostübergänge waren noch vereist, als z. B. der Rhonegletscher sich bereits ins Rhonetal und der Rheingletscher ins Rheintal zurückgezogen hatten. Was für diese Gletscher gilt, dürfte m. m. allgemein gelten.

Zur Besiedelung der Alpentäler und ihrer vielen Seitentäler stand für Triquetrella also nur ein Weg offen, und das war der Rückzugsweg der Haupt- und Nebengletscher.

Wallis ist also vom unteren Rhonetal her besiedelt worden, Graubünden vom unteren Rheintal her und das Engadin vom Inntal her, das Puschlav (K₃₅₁₋₃₅₆) und das Bergell (K_{347, 348}) aus dem Stromgebiet der Adda, der Kanton Tessin und das Misox aus dem Stromgebiet des Tessinflusses.

Gleich liegen die Verhältnisse in anderen Gebieten, so auch auf der Nordabdachung der Alpen. Auch hier waren die Rückzugswege der Gletscher die Wege, auf welchen *Triquetrella* in die Alpentäler einwanderte.

6. *Morphologischer und physiologischer Vergleich der drei Rassen von Triquetrella*

Wir referieren hier noch kurz über einige Befunde, welche wir im folgenden brauchen werden.

Die tetraploide *Triquetrella* ist größer als die diploide und die wieder ist größer, als die bisexuelle Form. An Puppen aus Kulturen, die gut gediehen, sind Volumensmessungen ausgeführt worden (SEILER-PUCHTA 1956, S. 159). Die Puppen volumina bisexuell → diploid parth. → tetraploid parth. verhalten sich wie 1 : 1,85 zu 2,14. Wie dieses Verhältnis zu interpretieren ist, soll hier nicht untersucht werden. Es genügt zu wissen, daß die parthenogenetischen Rassen größer und zugleich robuster sind, als die bisexuelle Form. Diese bereitet bei der Aufzucht die größten Schwierigkeiten. Die parthenogenetischen Rassen gedeihen in der Regel besser, am besten die tetraploide *Triquetrella*.

Tabelle 10. Zahl der Eier pro Gelege bei *S. triquetrella*

Art	Herkunft und Kultur-Nr.	Zucht-jahr	Zahl der Gelege	M ± m	σ	Variat. Bereich
1. <i>S. triquetrella</i> bisex. . . .	Dürschlägi (Schweiz) K 15	1954/55	20	111,00 ± 4,69	20,98	58—139
2. <i>S. triquetrella</i> dipl. parth.	Lägern (Schweiz) K 1 + 2	1937/38	29	105,66 ± 4,06	21,85	71—144
3. <i>S. triquetrella</i> dipl. parth.	Erlach (Schweiz) K 1	1954/55	14	86,5 ± 5,43	20,31	54—114
4. <i>S. triquetrella</i> tetr. parth.	Ramersberg (Schweiz) K 12	1946/47	16	143,69 ± 2,45	9,78	116—161
5. <i>S. triquetrella</i> tetr. parth.	Ramersberg (Schweiz) K 3	1945/46	22	140,14 ± 3,98	18,68	87—161

Für unsere Zwecke ist weiter die Feststellung wichtig, daß die diploid parthenogenetische *Triquetrella* durchschnittlich mindestens ebensoviele Eier produziert, wie die bisexuelle Form (Tabelle 10). Die in der Tabelle 10 zufällig herausgegriffene Lokalform von Dürschlägi (K₂₃₉) war besonders vital und dürfte, was die Eizahl anlangt, stark über dem Mittel der bisexuellen Lokalformen stehen. Die diploid parthenogenetische *Triquetrella* ist der bisexuellen aber natürlich vor allem darin überlegen, daß ihre Vermehrungsrate mindestens doppelt so groß ist.

Da die tetraploide *Triquetrella* doppelt so viele Chromosomen hat, wie die diploiden Formen und im Vergleich mit der bisexuellen *Triquetrella* auch doppelt

so groß ist, läge die Vermutung nahe, daß ihre Eier doppelt so groß sein könnten. Das trifft aber nicht zu; die Eigröße der drei Rassen stimmt überein. Für die beiden parthenogenetischen Rassen hat ULRICH ausgedehnte Messungen an lebenden Eiern durchgeführt (vgl. SEILER 1937, Tabelle 1, S. 289) und festgestellt, daß ein Größenunterschied nicht besteht. Dafür produziert die tetraploide Form im Mittel annähernd doppelt so viele Eier, wie die diploiden Rassen.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß die diploid parthenogenetische *Triquetrella* der bisexuellen Form stark überlegen ist, und daß die tetraploide *Triquetrella* im Konkurrenzkampf ein mindestens ebenso großes Plus hat gegenüber der diploid parthenogenetischen Rasse. Da muß allerdings sofort beigefügt werden, daß die Besiedelung nirgendwo so dicht ist, daß eine direkte Konkurrenz um einen Lebensraum erfolgen würde.

III. Die Ergebnisse

Wir beschränken uns im folgenden fast ganz auf unser Objekt. Die Parthenogenese- und Polyploidie-Probleme sind in jüngster Zeit so gründlich diskutiert worden (vgl. VANDEL 1946, MATTHEY 1954, WHITE 1954, SWANSON 1957, SUOMALAINEN 1950, 1958), daß die Notwendigkeit, unsere Ergebnisse mit älteren Befunden zu konfrontieren, nicht besteht.

Auch liegt es uns fern, die ausgedehnte Literatur über den Einfluß der Vergletscherung auf die Verbreitung der Tierwelt heranzuziehen. Hier sei nur verwiesen auf das große Werk von HOLDHAUS: „Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas“ (1954) und auf die wertvolle Darstellung von Einzelproblemen in JANETSCHKE (1956).

1. Bemerkungen über die Entstehung der Parthenogenese

a) Die Entwicklung unbesamter Eier. Wir sind in zytologischer Hinsicht gut orientiert über den Weg, auf welchem die Parthenogenese eingeführt wurde (SEILER 1959, 1960). Er ist genial einfach: der ganze Chromosomen-Mechanismus der bisexuellen *Triquetrella* wird unverändert übernommen; selbst der Geschlechtschromosomen-Mechanismus wird beibehalten; ein Teil der diploid parthenogenetischen Lokalformen hat außerdem, entsprechend den Verhältnissen bei der bisexuellen *Triquetrella*, den XO-, der andere den XY-Typus und es werden zwei Sorten von Eiern gebildet, und zwar auch im Zahlenverhältnis 1:1. Trotzdem entstehen nur Weibchen, denn nach den Reifeteilungen geschieht etwas Unwahrscheinliches: es findet zwischen zwei Richtungskörpern eine Art Selbstbefruchtung statt und aus dem diploiden Kopulationsprodukt (innerer Deszendent des I. Richtungskörpers + II. Richtungskörpers), dem sog. Richtungskopulationskern (R.K.K.), entsteht der Organismus und weil der R.K.K. immer die XO- bzw. die XY-Konstitution hat (vgl. SEILER 1960, Abb. 6, S. 54), resultieren nur Weibchen.

Für unsere Zwecke interessiert das Verhalten des haploiden Eikernes. Nach den Reifeteilungen wandert er zunächst an die Stelle, an welcher im besamten Ei die Amphimixis stattfindet (vgl. l. c. Abb. 7, S. 56). Wird nun das Ei der parthenogenetischen *Triquetrella* besamt, so erfolgt an dieser Stelle auch die Amphimixis, jedenfalls bei den diploid parthenogenetischen Lokalformen, welche der bisexuellen *Triquetrella* noch nahestehen. In diesem Fall blockiert der Befruch-

tungskern die Weiterentwicklung des R.K.K., gleich wie das auch im Ei der bisexuellen *Triquetrella* geschieht. Bei dieser wird nämlich auch ein R.K.K. gebildet; der R.K.K. ist also keineswegs eine Neubildung der Parthenogenese; er stand sozusagen verwendungsbereit da und wurde bei der Entstehung der Parthenogenese nur in geschickter Weise herangezogen und zu Ehren geführt.

Im unbesamten parthenogenetischen Ei „wandert“ der haploide Eikern hierauf an den vorderen Eipol (vgl. Abb. 7, l. c.) und kommt an der Eiperipherie in das Keimhautblastem zu liegen. Hier laufen die ersten Furchungsteilungen ab und durch unregelmäßige automiktische Vorgänge erfolgt die Erhöhung der Chromosomenzahl. Dabei entstehen zum Teil hochpolyploide Kerne. Aus der Art, wie diese Kernverschmelzungen erfolgen, wird klar, daß die Abkömmlinge des Eikernes dem Untergang geweiht sind.

Wenn man sich fragt, warum das geschieht, so könnte man zunächst vermuten, daß im Keimhautblastem zu dieser Entwicklungszeit eine geordnete Entwicklung noch nicht möglich ist, geht doch der äußere Deszendent des ersten Richtungkörpers, der auch im Keimhautblastem liegt, ebenfalls zugrunde. Die ersten Furchungsteilungen des R.K.K. laufen dagegen in dem Eibezirk ab, in welchem auch bei amphimiktischer Fortpflanzung die erste Furchung erfolgt, und der dafür prädestiniert ist.

In einer ersten Mitteilung über die Entwicklung im diploid parthenogenetischen Ei (SEILER 1953) wurde aber schon darauf hingewiesen, daß wohl in erster Linie ein Zeitfaktor eine Rolle spielt. Die Automixis von Deszendenten des Eikernes erfolgt in der Regel erst nach der 3.—5. Furchungsteilung; lange vor dieser Phase ist der R.K.K. aber schon gebildet, die Chromosomenzahl zur Diploidie aufreguliert und es sind bereits die ersten Furchungsteilungen des R.K.K. erfolgt. Die Deszendenten des R.K.K. mögen nun einen hemmenden Einfluß auf den Ablauf der Mitosen der Abkömmlinge des Eikernes ausüben und diese bleiben deshalb stecken (l. c. S. 46). Kurz gesagt, im parthenogenetischen Ei blockiert der in der Entwicklung vorauseilende R.K.K. die Weiterentwicklung des zeitlich nachhinkenden Eikernes; der hat bei seiner Wanderung an den vorderen Eipol seine Chance vertan.

Der Kreis der Feststellungen wird geschlossen durch die Beobachtung, daß im unbesamt abgelegten Ei der bisexuellen *Triquetrella* sich sowohl der R.K.K. wie der Eikern unkontrolliert weiterentwickelt. So entsteht meist ein Chaos und der Keim stirbt in der Regel früh schon ab. Weder blockiert also hier der R.K.K. den Eikern, noch umgekehrt. Daraus ergibt sich, daß Faktoren, welche die Bildung und die Weiterentwicklung des R.K.K. beschleunigen oder die des Eikernes verlangsamen, oder die beides tun, die Entstehung der Parthenogenese begünstigen.

Wie bei der Entstehung der Parthenogenese der R.K.K. dem Eikern den Rang abgelaufen hat, kann im einzelnen noch nicht rekonstruiert werden; das eine aber ist jetzt schon sicher, daß das nicht auf einen Schlag geschah, denn es gibt diploid parthenogenetische Lokalförmungen, bei welchen die Parthenogenese noch nicht stabilisiert ist und regelmäßig ein ansehnlicher Teil der Eier in der Entwicklung stecken bleibt (vgl. Tabelle 1 u. 2, SEILER 1960). Da ist also offenbar die Vorherrschaft des R.K.K. noch nicht genügend gesichert.

Die Verhältnisse scheinen bei fakultativ parthenogenetischen *Drosophila*-arten in mehr als einer Hinsicht ähnlich zu liegen. Nach STALKER (1954) entwickeln sich nur ungefähr 1,5% der unbesamt abgelegten Eier von *D. parthenogenetica* und *D. polymorpha*; bei einem thelytok parthenogenetischen Stamm von *D. mangabeirai* entwickeln sich etwa 60%, davon erreichen aber nur 80% das adulte Stadium (CARSON, WHEELER and HEED 1957). SPRACKLING (1960) hat STALKERS Objekte statistisch-zytologisch untersucht und kommt zu einigen Feststellungen, die sich mit den unserigen decken. "The healthier nuclei in preblastoderm embryos developing from unfertilized eggs were generally located deep within the egg cytoplasm; those in the cortex were usually degenerate and were not cleaving normally" (p. 256).

Wie bei *Triquetrella* verläuft die Meiose bei *D. parthenogenetica* wohl in der Regel normal. Während der ersten Furchung wird dann die Chromosomenzahl meist aufreguliert. Es scheint SPRACKLING zytologisch aber nicht gelungen zu sein, zu zeigen, wie das im einzelnen geschieht, nur das eine scheint sicher zu sein, daß Richtungskörper herangezogen werden; dasselbe trifft auch zu für *D. mangabeirai*. Über die ältere Literatur zur fakultativen Parthenogenese hat VANDEL (1936) referiert.

Während der fakultativen Parthenogenese bei *D. parthenogenetica* in natürlichen Populationen wohl keine Bedeutung zukommt, ist das bei *D. mangabeirai* offenbar der Fall „where the system has presumable evolved under natural selection“ (MURDY and CARSON 1959, p. 362). Daß bei *Triquetrella* die parthenogenetische Vermehrung einen positiven Selektionswert hat, steht außer Zweifel. Die Art, wie die Parthenogenese eingeführt wurde, könnte außerdem nicht zweckmäßiger sein. Solange noch Männchen vorhanden sind, können parthenogenetische Weibchen begattet werden; es kann auf amphimiktische Vermehrung umgeschaltet werden und es treten Entwicklungsstörungen nicht auf. Und fehlen Männchen, so geht es auch ohne sie. Die Unabhängigkeit der Weibchen bedeutet für *Triquetrella* bei der Kurzlebigkeit und Hinfälligkeit der Imagogeneration außerordentlich viel; außerdem ist die Vermehrungsrate bei Parthenogenese doppelt so groß wie bei bisexueller Vermehrung.

b) Eiablage ohne Begattung der bisexuellen Weibchen und Folgeerscheinungen.

Es sei daran erinnert, daß die Weibchen der bisexuellen *Triquetrella* dann, wenn die Begattung ausbleibt, sich sehr intensiv bemühen, unbesamte Eier zu legen und daß das nicht selten glückt (vgl. Tabelle 3, S. 106, SEILER 1959). Wir prüften diese Tendenz zur Parthenogenese bei fast allen uns bekannten bisexuellen Lokalformen, wobei wir uns natürlich besonders interessierten für die Fundplätze, an welchen neben der bisexuellen *Triquetrella* auch die diploid parthenogenetische vorhanden ist; wir mußten feststellen, daß ein greifbarer Unterschied in der Stärke der Tendenz zur Parthenogenese nicht nachweisbar ist.

Alle Faktoren nun, welche die bisexuellen Weibchen veranlassen, die Ablage unbesamter Eier zu versuchen, könnten die Entstehung der Parthenogenese begünstigen. Schon in der ersten Arbeit über *Triquetrella* (vgl. SEILER 1923, S. 27) beschäftigte uns der Gedanke, ob das Auftreten der Parthenogenese mit dem Seltenerwerden der Männchen in ursächlichem Zusammenhang stehen könnte. Dieser Verdacht ist für andere Objekte oft ausgesprochen und ebenso oft bezweifelt worden. So schreibt VANDEL in seinem grundlegenden Buch über Parthenogenese

(1931, S. 312 u. f.): „On pourrait admettre, enfin, que la parthénogénèse représente une propriété acquise progressivement, les femelles ayant acquis l'habitude de pondre, en raison de la rareté des mâles, des oeufs non fécondés dont un nombre de plus en plus élevé, au cours des générations successives, aurait été capable de se développer. Les quelques faits que nous connaissons contredisent cette hypothèse . . . Nous concluerons en disant que l'absence de fécondation considérée comme facteur capable de provoquer l'apparition d'une reproduction parthénogénétique constitue une hypothèse possible; mais que cette hypothèse n'a jamais été vérifiée, jusqu'ici, de façon certaine, et qu'en tout cas, elle ne saurait s'appliquer à la totalité des cas de parthénogénèse.“

Trotz der Skepsis VANDEL'S schien es uns gut und auch zweckmäßig, die ausgesprochene Hypothese weiter zu verfolgen, weil eine andere und bessere Arbeitshypothese, die sich auf *Triquetrella* anwenden ließe, nicht existiert. Deshalb bemühten wir uns zunächst, über das Sexualverhältnis bei den verschiedenen Lokalförmern der bisexuellen *Triquetrella* eindeutigen und endgültigen Aufschluß zu bekommen. Erhebungen in der freien Natur scheiden als unbrauchbar aus, weil es Biotope gibt, an welchen die erwachsenen weiblichen und männlichen Raupen ihre Säcke an verschiedenen Orten anspinnen und wir, wie erwähnt, die Stellen, an welchen sich die weiblichen Tiere vorzugsweise anspinnen, für Nürnberg und Linz z. B. überhaupt noch nicht kennen und anderwärts ist die Besiedelung zu wenig dicht, um aus Freilandbeobachtungen verwendbare Resultate zu bekommen.

Auch die Resultate aus Aufzuchten scheiden der relativ hohen Sterblichkeit wegen aus. Man kann aber das Sexualverhältnis, wie geschildert (vgl. S. 272), ganz eindeutig an frischgeschlüpften Räumchen feststellen. Es beträgt nahezu genau 1:1; nicht nur ist keine Minderzahl an Männchen vorhanden, in Wirklichkeit besteht im Gegenteil ein statistisch gesicherter, schwacher Männchenüberschuß.

Und trotzdem könnte, so wie die Dinge bei *Triquetrella* liegen, ein wahrer Kern in der Hypothese stecken. Nur ist der springende Punkt nicht eine Verschiebung des Sexualverhältnisses zuungunsten der Männchen, sondern die Dichte der Besiedelung ist entscheidend. Ist ein Verbreitungsgebiet dicht besiedelt, so dürften die meisten Weibchen begattet werden, obwohl die Imagines sehr kurzlebig, hinfällig und gefährdet sind. Das letztere trifft vor allen Dingen für die Männchen zu. Außerdem ist zu bedenken, daß die Schlüpftermine für beide Geschlechter verschieden liegen (vgl. S. 273); das wirkt sich bei normaler Besiedelungsdichte günstig aus, verkehrt sich aber ins Gegenteil, wenn die Besiedelung spärlich ist. Selbst an relativ dicht besiedelten Fundplätzen können, wie wir wissen, vereinzelt Weibchen unbegattet bleiben. Sucht man nämlich einen solchen Fundplatz nach dem Schlüpfen der Imagines ab, so findet man oft Weibchensäcke ohne Gelege, aber gefüllt mit Afterwolle. Wie wir aus den Erfahrungen im Laboratorium wissen, versuchen unbegattete bisexuelle Weibchen zu legen und decken das Gelege, auch wenn es nur „imaginär“ ist, oder nur aus wenigen Eiern besteht, mit Afterwolle zu, wie sie das unter normalen Umständen nach fertiger Ablage gewohnt sind. Wenn schon an Fundplätzen, welche relativ dicht besiedelt sind, Weibchen unbegattet bleiben, dann erst recht an Fundplätzen, die nur spärlich besiedelt sind. Das ist direkt festgestellt für den Lägerfundplatz (K₁₅₅), und

einige andere Fundplätze. Da nun setzen unsere Überlegungen über die eiszeitlichen Verhältnisse ein.

Als die Gletscher sich zurückzogen, änderten sich die ökologischen Verhältnisse auf den Nunatakkern. Das hatte eine Migration der bisexuellen *Triquetrella* zur Folge. Die konnte, wie geschildert, in zwei entgegengesetzten Richtungen erfolgen, einmal talwärts, dann gipfelwärts. Wir verfolgen das Schicksal der „beiden Kategorien“ von Auswanderern getrennt.

Das Land, das der zurückweichende Gletscher freigab und in das *Triquetrella* einzog, war anfangs nur wenig dicht besiedelt. Da geschah dasselbe, was auch heute in wenig dicht besiedelten Gebieten geschieht: wenn bisexuelle Weibchen nicht begattet werden, so versuchen sie, unbesamte Eier zu legen; das glückt ab und zu. Außerdem ist die Tendenz zur parthenogenetischen Entwicklung der Eier so groß, daß wohl alle unbesamt abgelegten Eier einen Anlauf zur Entwicklung nehmen. Die stoppt zwar in der Regel früh schon, aber ausnahmsweise entstehen, wie geschildert, fertige Räumchen.

Nun ist mir (SEILER) selbst zwar eine Aufzucht solcher Räumchen an *Triquetrella* nicht geglückt. Aber was bedeuten die paar Experimente, die ein Mensch machen kann, gegenüber dem, was die Natur kann. Anderen Forschern ist übrigens die Aufzucht aus unbesamten Eiern an anderen bisexuellen Schmetterlingen geglückt (vgl. SEILER 1960, S. 82).

Welche Faktoren zusammentreffen müssen, um dem R.K.K. das Übergewicht über den Eikern zu geben (davon hängt es ab!) wissen wir zwar nicht. Das eine aber scheint sicher, daß die Entstehung einer erblich fixierten Parthenogenese begünstigt wurde erstens durch die Bedingungen, unter welchen *Triquetrella* beim Rückzug der Gletscher lebte und zweitens durch die natürliche Tendenz zur Parthenogenese, die *Triquetrella* hat.

Die zweite Kategorie von Auswanderern ging, wie geschildert, bergaufwärts und besiedelte die freigewordene Gipfelregion. Die Population konzentrierte sich so auf einem engeren Raum. Deshalb blieb die Besiedelung dicht genug, so daß die bisexuelle Vermehrung in der Gipfelregion der Nunatakker da und dort bis auf den heutigen Tag erhalten blieb.

Man kann einwenden: hier wird aus dem heutigen Zustand auf Vorgänge geschlossen, welche in der Vergangenheit sich abspielten; vielleicht hat sich der Übergang bisexuell \rightarrow diploid parth. gar nicht in der Nähe der Nunatakker oder gar auf denselben vollzogen, sondern es hat die bisexuelle *Triquetrella* zunächst vielleicht das ganze Mittelland besiedelt und erst in rückläufiger Richtung fortschreitend hat sich die Umwandlung vollzogen. Diese ist heute in Nähe der Nunatakker oder in der Gipfelregion derselben angelangt.

Wir glauben nicht, daß diese rein spekulative Auffassung Gewicht hat, sehen jedenfalls keinen einzigen triftigen Grund, der uns zwingen würde, so zu argumentieren, wie wir es eben taten; auch wüßten wir keine Antwort auf die Frage, warum die Verhältnisse im Napfgebiet z. B. (K₁₁₀ usw.) ebenso sind, wie im Gebiet des Aaregletschers (K_{115, 116} usw.), obwohl das ganze Napfgebiet in der Würmzeit eisfrei blieb. Die einfachste Interpretation für beide Gebiete ist die, welche wir im speziellen Teil schon gaben: *Triquetrella* wanderte dem sich zurückziehenden Gletscher in der bisexuellen Form nach und ging, bald etwas früher, bald etwas

später, d. h. bald näher den Nunatakkern, bald etwas weiter weg, zur diploid parthenogenetischen Vermehrung über, wenn die Umwandlung sich nicht schon auf den Nunatakkern (Chasseron K_{26} , Lägern K_{155} usw.) vollzog.

Damit steht die Tatsache in Einklang, daß eine größere Zahl von bisexuellen Fundplätzen heute noch gleichzeitig die diploid parthenogenetische Form hat (K_{26} , 49, 58, 63, 117, 155, 232, 235, 241, 287, 296). Man kann diese Befunde kaum anders interpretieren, als so, daß der Übergang bisex. \rightarrow diploid parth. hier erst heute sich vollzieht und zwar aus demselben Grunde, wie ehemals: wenn die Besiedelungsdichte ein bestimmtes Maß unterschreitet, dann bleiben bisexuelle Weibchen unbegattet und versuchen, unbesamte Eier zu legen und damit haben wir eine Situation, welche die Entstehung der erblich fixierten Parthenogenese begünstigt.

Es sind nur zwei bisexuelle Fundplätze bekannt, die eine dichte Besiedelung haben. Das sind bezeichnenderweise die beiden einzigen Fundplätze im unvergletscherten Zwischengebiet: Nürnberg und Linz. Die Lebensbedingungen müssen hier für *Triquetrella* günstig sein, deshalb ist die Besiedelung dicht und darum ist *Triquetrella* hier bisexuell geblieben, obwohl ringsherum alles tetraploid geworden ist. Der Reichswald bei Nürnberg war früher der Fundplatz, von welchem wir zu Kreuzungszwecken jährlich Männchen holten (vgl. S. 293), und später erhielten wir von Linz zu demselben Zwecke jährlich ein großes Material; es mögen im ganzen weit über 1000 Männchen gewesen sein! So viele Tiere würde man an den schweizerischen Fundplätzen nicht zusammenbringen, auch wenn man an allen Fundorten sammeln würde.

Es ist deshalb wahrscheinlich, daß die Tage der bisexuellen Triquetrella im schweizerischen Gebiet gezählt sein dürften. In der Ost- und Südschweiz ist sie ja heute schon fast ganz verschwunden.

Daß die bisexuelle Form gezeichnet ist, kann man direkt feststellen. Den Lägernfundplatz (K_{155}) z. B. haben wir über 20 Jahre unter Beobachtung und stellen fest, daß es heute schon schwer fällt, auch nur wenige bisexuelle Tiere zu finden, obwohl wir seit langem von diesem Fundplatz kein Material mehr beziehen und auch in den ersten Jahren nach der Entdeckung (1938 u. f.) nur eine bescheidene Zahl von Tieren eintrugen. Ähnliches gilt für den Fundplatz Albishorn (K_{222}), den wir allerdings stärker geschädigt haben. Von allen übrigen schweizerischen Fundplätzen der bisexuellen *Triquetrella* bezogen wir nur soviel an lebendem Material, als zur Orientierung über die Beschaffenheit der Population unerlässlich war.

Im speziellen Teil der Arbeit haben wir die Frage schon berührt (vgl. S. 271), ob ökologische Faktoren irgendwelcher Art den Übergang von der bisexuellen zur diploid parthenogenetischen Vermehrung ausgelöst haben könnten. Als primäre Ursachen kommen ökologische Faktoren aber kaum in Frage, weil die Verhältnisse an den gemischten Fundplätzen, die hier zu vergleichen sind, von Fundplatz zu Fundplatz so sehr verschieden sind, daß man vergeblich nach Faktoren sucht, die für alle diese Fundplätze typisch sind. Damit soll aber die Möglichkeit nicht geleugnet werden, daß es Außenfaktoren geben könnte, welche die Entstehung der Parthenogenese auch begünstigen, nur kennen wir keine solche Faktoren. Die primären Ursachen der Umwandlung suchen wir, wie geschildert, in anderer Richtung.

2. Der Übergang von der diploiden zur tetraploiden Parthenogenese

Wir wissen noch nicht, warum *Triquetrella* von der diploiden zur tetraploiden Parthenogenese überging; auch können wir noch nicht sagen, was zytologisch dabei geschah, oder was heute noch geschieht, denn der Übergang ist ja noch nicht abgeschlossen. Wir kennen nur den Ablauf der Reifeteilungen bei der tetraploiden *Triquetrella* (SEILER 1923), wissen aber nicht, ob der Organismus auch hier aus einem R.K.K. hervorgeht. Weiter muß noch die genaue Chromosomenzahl ermittelt und der Geschlechtschromosomen-Mechanismus aufgeklärt werden, wenn das im Bereich des Möglichen liegt.

Erst wenn die skizzierten Untersuchungen gemacht sind, kann die Frage nach den Ursachen des Überganges von der Diploidie zur Tetraploidie von einer soliden Grundlage aus diskutiert werden. Dabei werden die folgenden faunistischen Tatsachen zu berücksichtigen sein: Wie unsere Ergebnisse zeigen (vgl. die Tafel IV), vollzieht sich der Übergang heute unter denkbar verschiedenen ökologischen Verhältnissen; er ist im Gang in der Gipfelregion des Chasseron (K_{26}), er vollzieht sich aber auch unter ganz anderen äußeren Bedingungen im Mittelland ($K_{15, 16, 27, 174}$) und wieder unter anderen in den Voralpen ($K_{43, 80, 83, 125, 126? 129, 180, 188, 242}$) und im Rheintal (K_{330}).

Für die Probleme, welche wir zu lösen haben, wäre viel gewonnen, wenn wir die Frage entscheiden könnten, in welcher Form *Triquetrella* in die Alpen einwanderte. Aus den Verhältnissen, die heute im Mittelland bestehen, könnte man vermuten, daß in den Alpen früher dieselbe Situation bestand, d. h., daß *Triquetrella* in der diploid parthenogenetischen Form einwanderte und daß diese dann zur Tetraploidie überging, wobei dieser Vorgang heute in den Alpen abgeschlossen ist und sich nun im schweizerischen Mittelland fortsetzt.

Wir zweifeln sehr an der Richtigkeit dieser Deutung und zwar aus folgenden Gründen:

1. Im Mittelland beginnt heute da und dort der Übergang und man dürfte erwarten, daß in den Alpen da oder dort wenigstens noch ein Reliktareal der diploid parth. Rasse vorhanden sein müßte. Das ist in den Zentralalpen aber bestimmt nicht der Fall und wahrscheinlich auch im vergletscherten Teil der Ostalpen nicht.

2. Wir nahmen für den Übergang bisexuell \rightarrow diploid parth. an, daß er beim Rückzug der Gletscher in der Nähe der Nunatakker erfolgte oder auf denselben, gleich wie das heute auch noch geschieht. Nun argumentieren wir über die Umwandlung diploid parth. \rightarrow tetraploid parth. im Prinzip gleich: Obwohl dieser Übergang im Mittelland heute da oder dort erfolgt, tritt doch eine Übergangszone auffällig in Erscheinung; sie liegt auf der Linie: Einmündung der Rhone in den Genfersee-Einmündung des Rheines in den Bodensee. Die Wahrscheinlichkeit spricht dafür, daß das auch in der Zeit des Rückzuges der Gletscher die ungefähre Grenze zwischen diploid \rightarrow tetraploid parth. war und daß also *Triquetrella* in der tetraploiden Form in die Alpen einwanderte.

3. Die Verhältnisse auf der Südabdachung der Zentralalpen und der Südostabdachung der Ostalpen sprechen im gleichen Sinne; hier scheint die diploide Phase aber von kurzer Dauer gewesen zu sein oder sie ist es heute noch. Daß die *Triquetrella*-Form, welche in die Alpentäler einwanderte, die tetraploide *Triquetrella* ist, ist hier fast sicher.

Das faunistische Tatsachenmaterial für den Übergang diploid→tetraploid parth. ist nun dargestellt. Wenn die heute noch fehlenden zytologischen Daten auch vorliegen, soll über die Frage diskutiert werden, welche Ursachen die Entstehung der Tetraploidie bewirkt haben mögen.

3. Warum eilt die Umwandlung in der Ostschweiz voraus?

Wir stellten erstens fest, daß die bisexuelle *Triquetrella* im östlichen Teil des Jurahöhenzuges fast ganz fehlt und nur die diploid parthenogenetische Form vorhanden ist (s. Karte), während im Westen neben der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* da und dort noch die bisexuelle Rasse vorhanden ist. Wir schlossen, daß im Osten die Umwandlung weiter gediehen ist, als im Westen.

Wir stellten zweitens fest, daß die Umwandlung des XY-Typus in den XO-Typus der Geschlechtschromosomen im Osten, jedenfalls in der Voralpenzone, soviel wie abgeschlossen ist, während die Umwandlung im Westen noch lange nicht so weit ist.

Und drittens machten wir darauf aufmerksam, daß im östlichen Mittelland so viele Fundplätze mit der tetraploid parthenogenetischen Form vorhanden sind, während diese im westlichen Mittelland (abgesehen von der Genfersee-Gegend) noch fast ganz fehlt.

Ob es eine gemeinsame Ursache für alle drei Erscheinungen gibt? Man wird sie in glaciologischen Vorgängen zu suchen haben. Das östliche Mittelland scheint in der Würmzeit, so wird der Tiergeographen vermuten, früher eisfrei geworden zu sein, als das westliche Mittelland, das dem Hochgebirge näher liegt. Dann hätten wir eine analoge Situation, wie zwischen der Nord- und der Südabdachung der Alpen. Hier erfolgte der Rückzug der Gletscher rascher, als im Norden, der heutige Zustand wurde früher erreicht und zur Umwandlung bisexuell→tetraploid, die im Süden fast restlos vollzogen ist, stand mehr Zeit zur Verfügung. Analog also im Mittelland, nur dürfte hier der zeitliche Unterschied zwischen Ost und West nicht so groß gewesen sein, wie zwischen Süden und Norden in unserem Vergleichsbeispiel. Deshalb ist auch das Umwandlungsergebnis im Mittelland noch nicht bei der Endphase angelangt.

Wir bilden uns nicht ein, mit dieser simplen Formel eine erschöpfende Erklärung gegeben zu haben für Vorgänge, welche zweifellos komplexer Natur sind. Vor allem sei darauf hingewiesen, daß die Tatsache unerklärt bleibt, warum im östlichen Jura der XY-Typus noch vorherrscht. Außerdem ist mit der Möglichkeit zu rechnen, daß im östlichen Mittelland die tetraploide *Triquetrella* z. T. von Norden oder Nordosten eingewandert sein könnte; wenn wir das auch für sehr unwahrscheinlich halten.

Zusammenfassung

Die wesentlichen Befunde und Schlußfolgerungen können wie folgt zusammengefaßt werden:

1. Die Art der heutigen Verbreitung der drei Rassen von *Solenobia triquetrella* und das Auftreten der Parthenogenese sind Folgeerscheinungen der Vergletscherung.

2. Auf den massifs de refuge, den Nunatakkern, überdauerte *Triquetrella* in der bisexuellen Form die Vergletscherung. Sie findet sich heute noch auf vielen Nunatakkern.

3. Das erste Land, das die Gletscher bei ihrem Rückzug freigaben, Jura, Mittelland und Voralpen, ist im wesentlichen von der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* bevölkert. Zuletzt wurden die Alpentäler frei. Diese haben ausschließlich die tetraploide Form. Es besteht also, wie erwartet, eine geographische Sukzession bisexuell→diploid parth.→tetraploid parth.

4. Durch den Rückzug der Gletscher und die damit verbundene Änderung der ökologischen Verhältnisse, wurde eine Migration ausgelöst; sie mag im wesentlichen richtungslos gewesen sein. Einem Teil der Tiere glückte der Anschluß an das alte „Gletschermilieu“; einem anderen Teil glückte er nicht, er blieb zurück und paßte sich dem neuen Milieu an. Und so auf allen Stationen des Gletscherrückzuges. *Triquetrella* folgte den sich zurückziehenden Gletschern direkt; das kann man an den heutigen Verhältnissen in Gletschernähe beweisen. Deshalb fand unser Objekt den Weg ins hinterste Alpental. So entstand die allgemeine Verbreitung, die *Triquetrella* heute hat.

5. Die auslösenden Faktoren für den Übergang bisexuell→diploid parth. suchen wir in der Besiedlungsdichte und der Tendenz zur Parthenogenese, welche die bisexuelle *Triquetrella* hat. Diese Tendenz ist wohl durch natürliche Selektion entstanden. Die bisexuelle Form wanderte dem zurückweichenden Gletscher nach, wobei das Neuland zunächst nur wenig dicht besiedelt war. Sinkt die Besiedlungsdichte aber unter ein bestimmtes Maß, dann bleiben bisexuelle Weibchen häufig unbegattet und versuchen, unbesamte Eier zu legen. Das gelingt ihnen ab und zu, und ab und zu entstehen aus unbesamten Eiern bisexueller Weibchen fertige Räumchen. So haben wir eine Situation, welche die Entstehung einer erblich fixierten Parthenogenese begünstigte.

6. Manche Nunatakker hatten Firnkappen oder kleine Eigenvergletscherungen. Als diese verschwanden, wanderte *Triquetrella* auch bergaufwärts und besiedelte die Gipfelregion. Das bedeutete aber eine Konzentration der Population auf einem engeren Raum; die Besiedlungsdichte blieb so groß genug, daß die bisexuelle Vermehrung bis heute auf vielen Nunatakkern sich fortsetzen konnte.

7. Über die auslösenden Ursachen für den Übergang diploid parth.→tetraploid parth. soll erst diskutiert werden, wenn noch ausstehende zytologische Ergänzungen über die tetraploide Form gemacht sind.

8. Auf der Südabdachung der Zentralalpen haben wir fast ausschließlich die tetraploide *Triquetrella*. In der Nunatakker-Region besteht aber noch ein kleines Reliktareal mit der bisexuellen Form und ein solches mit der diploid parthenogenetischen *Triquetrella*. Im Prinzip hatten wir im Süden wohl dieselben Verhältnisse, wie auf der Nordabdachung. Zum Unterschied zwischen Süd und Nord können wir nur sagen, daß im Süden die Gletscher rascher abschmolzen und die heutigen Verhältnisse früher erreicht wurden als am Nordhang. Ein Zeitfaktor ist also im Spiele.

9. In den Ostalpen haben wir im Prinzip dieselben Verhältnisse wie in den Zentralalpen; die ganz vergletscherten Teile scheinen ausschließlich die tetraploide *Triquetrella* zu haben; in der Zone der Nunatakker am Südostabhang, im Gebiet des Mur- und Draugletschers, haben wir auf den Nunatakkern und den Bergen mit Firnkappen oder Eigengletschern die bisexuelle *Triquetrella*. Da wir die diploid parthenogenetische Form nur ganz vereinzelt fanden, schließen wir, daß im Osten die diploide Phase nur von ganz kurzer Dauer war (vielleicht ent-

sprechend den Verhältnissen auf der Südabdachung der Schweizer Alpen). Es ist auch möglich, daß hier die tetraploide *Triquetrella* gelegentlich direkt aus der bisexualen Form entstanden ist.

10. Für das Gebiet der nordischen Vereisung haben wir nur ein bescheidenes Material. Es scheint, daß dieses Gebiet ausschließlich die tetraploide *Triquetrella* hat.

11. Dasselbe gilt für das im wesentlichen unvergletscherte Gebiet zwischen der alpinen und der nordischen Vereisung. Hier aber haben wir noch zwei Fundplätze mit gemischten Populationen. Nürnberg hat die bisexualle *Triquetrella* und daneben die tetraploide Rasse, Linz a. d. Donau hat alle drei Rassen nebeneinander, die bisexualle dominiert.

12. An beiden Fundplätzen ist die Besiedelung heute noch dicht; wir verstehen deshalb, daß die bisexualle Vermehrung beibehalten werden konnte, obwohl im Zwischengebiet sonst überall die Entwicklung bei der Tetraploidie angelangt ist.

13. Die Rückzugswege der Haupt- und Nebengletscher waren die einzigen Straßen, auf welchen *Triquetrella* in die Alpen einziehen konnte, denn die Nord-Südpaßlücken und auch die Ostwestlücken waren noch vereist, als sich die Gletscher schon in die Haupttäler der Alpen zurückgezogen hatten.

Literatur

- CARSON, H. L., M. WHEELER and W. B. HEED: A parthenogenetic strain of *Drosophila mangabeirai* M. Genetics of Drosoph. No 5721, XI, 1957.
- FREI, R.: Über die Ausbreitung der Diluvialgletscher in der Schweiz. In Beiträge zur Geologischen Karte der Schweiz. Neue Folge, XLI. Liefg, 1912.
- HARTMANN, A. Die Kleinschmetterlinge des europäischen Faunengebietes. München 1871.
- HELM, A. Geologie der Schweiz, 2. Bd. Leipzig: Tauchnitzverlag 1919.
- HOFMANN, O.: Über die Naturgeschichte der Psychiden. Diss. Erlangen 1859. S. 1—54.
- HOLDHAUS, K.: Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. Abh. zool. bot. Ges. Wien 18, 1—493 (1954).
- JANETSCHKE, H.: Das Problem der inneralpinen Eiszeitüberdauerung durch Tiere. (Ein Beitrag zur Geschichte der Nivalfauna). Öst. zool. Z. 6, 421—506 (1956).
- KASSER, P.: Der Einfluß von Gletscherrückgang und Gletschervorstoß auf den Wasserhaushalt. Z. Wasser- u. Energiewirtsch. 1959, 1—15.
- KLEBELSBERG, R. v.: Handbuch der Gletscherkunde und Glacialgeologie, Bd. 2. Wien: Springer 1949.
- MATTHEY, R.: La polyploidie animale naturelle. Proc. 9th Intern. Congr. Genet. 1, 302—306 (1954).
- MURDY, W. H., and H. L. CARSON: Parthenogenesis in *Drosophila mangabeirai* M. Amer. Naturalist 93, No 873, 355—363 (1959).
- PENK, A., u. E. BRÜCKNER: Die Alpen im Eiszeitalter, 3. Bd. Leipzig: Tauchnitzverlag 1909.
- SEILER, J.: Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden I. Experimentelle Beeinflussung der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung bei *Talaeoporia tubulosa*. R. Arch. Zellforsch. 15, 249—268 (1920).
- Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. IV. Die Parthenogenese der Psychiden. Z. induct. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre 31, 1—96 (1923).
- Ergebnisse aus der Kreuzung einer diploid parthenogenetischen *Solenobia triquetrella* mit Männchen einer bisexualen Rasse. Rev. suisse Zool. 45, 405—412 (1938).
- Über den Ursprung der Parthenogenese und Polyploidie bei Schmetterlingen. Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch. 17, 513—528 (1942).
- Die Verbreitungsgebiete der verschiedenen Rassen von *Solenobia triquetrella* (Psychid.) in der Schweiz. Rev. suisse Zool. 53, 529—533 (1946).
- Die Zytologie und Geschlechtsbestimmung der diploid parthenogenetischen *Solenobia triquetrella*. Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch. 28, 40—47 (1953).

- SEILER, J.: Die Entwicklung des Genitalapparates bei triploiden Intersexen von *Solenobia triquetrella* F.R. (Lepid. Psychid.). Deutung des Intersexualitätsphänomens. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **150**, 199—372 (1958).
- Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei *Solenobia triquetrella* F.R. (Lepid. Psychid.). I. Mitt. Die Zytologie der bisexualen *Solenobia triquetrella*, ihr Verhalten und ihr Sexualverhältnis. Chromosoma (Berl.) **10**, 73—114 (1959).
- II. Mitteilung: Analyse der diploid parthenogenetischen *Solenobia triquetrella*. Verhalten, Aufzuchtresultate und Zytologie. Chromosoma (Berl.) **11**, 29—102 (1960).
- , u. O. PUCHTA: Die Fortpflanzungsbiologie der Solenobien (Lepid. Psychid.). Verhalten bei Artkreuzungen und F₁-Resultate. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **149**, 115—246 (1956).
- SUOMALAINEN, E.: Parthenogenesis in Animals. Advanc. Genet. **3**, 193—253 (1950).
- On Polyploidy in Animals. S.-B. finn. Akad. **1958**, 105—119.
- SPRACKLING-SANGER, E.: The chromosome complement of the developing eggs produced by *Drosophila parthenogenetica* Stalker virgin females. Genetics **45**, 243—256 (1960).
- STALKER, H. D.: Parthenogenesis in *Drosophila*. Genetics **39**, 4—34 (1954).
- SWANSON, C. P., u. G. RÖBBELEN: Cytology and Cytogenetics. Amerikanische Ausgabe 1957, deutsche Übersetzung 1960.
- TUTT, J. W.: British Lepidoptera, vol. 2. London: Swan Sonnenschein & Co. 1900.
- VANDEL, A.: La Parthénogénèse, p. 412. Paris: Doin & Cie. 1931.
- La parthénogénèse géographique. IV. Polyploidie et distribution géographique. Bull. biol. France Belg. **74**, 94—100 (1940).
- Le rôle de la polyploidie dans le règne animal. Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch. **21**, 397—410 (1946).
- WHITE, W. J.: Animal cytology and evolution, second edit., p. 1—454. Cambridge: Cambridge University Press 1954.
- WOLDSTEDT, P.: Das Eiszeitalter, 2. Aufl., Bd. 2. 1954, 1956.

Prof. Dr. J. SEILER,
 Zoologisches Laboratorium der E.T.H.,
 Zürich, Tannenstr. 11