

Zeitschrift: Mitteilungen der Entomologia Zürich und Umgebung
Herausgeber: Entomologia Zürich und Umgebung
Band: - (1915-1922)
Heft: 6

Artikel: Beitrag zur Lebensgeschichte der Fliedermotte (*Xanthospilapteryx syringella* F.)
Autor: Stäger, R.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-650857>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 03.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Beitrag zur Lebensgeschichte der Fliedermotte (*Xanthospilapteryx syringella* F.)

Von Dr. Rob. Stäger, Bern.

I. Einleitung und Geschichtliches.

Obwohl die Fliedermotte einer unserer häufigsten Kleinschmetterlinge ist, dessen Verwüstungen an den Syringensträuchern jedem Gartenbesitzer bekannt genug sind, finden sich nichtsdestoweniger in Fachzeitschriften und populären Büchern unzulängliche und zum Teil falsche Angaben über ihre Lebensweise bis in die neueste Zeit hinein.

Prof. Dr. Th. Bail¹ beschuldigt die Raupe der Fliedermotte des Eindringens in die Blätter von *Syringa vulgaris* und *Syringa persica*, während der Zeit, da jene sich noch in der Knospenlage befinden. Bail sah weder die Eiablage der Motte noch das Eindringen der Raupen in die Blätter der Knospe mit leiblichen Augen. Trotzdem verursachen nach ihm die Raupen durch den Reiz des Eindringens jene großartige Manigfaltigkeit mißbildeter Blattformen, die man am Flieder beobachten kann, und die der Autor auf fünf, seiner Abhandlung beigegebenen Tafeln zur Schau stellt. Alle Abbildungen dieser fünf Tafeln sind Reproduktionen photographischer Aufnahmen. An dem Vorkommen dieser Blattmißbildungen ist daher kein Augenblick zu zweifeln. Schon O. Penzig² gibt eine übersichtliche Zusammenstellung der betreffenden Blattabweichungen beim Flieder in seiner Pflanzenteratologie. Bail unterscheidet mehrere Typen einer gewissen Lappung des sonst ganzrandigen Fliederblattes, und zwar hält sich die Lappung entweder auf einer Seite des Blattes, oder sie geht auf beide Blattseiten über, oder sie betrifft beide Blätter eines Blattpaares. Auch ist manchmal die Mittel-

¹ Th. Bail, „Ueber Pflanzenmißbildungen und ihre Ursachen“. 30. Bericht des Westpreußischen Botan.-Zoolog. Vereins. Danzig 1908, S. 239 ff und 5 Tafeln.

² O. Penzig „Pflanzenteratologie“. Bd. II, S. 145 u. 146.

rippe eines Blattes vom Grund aus gespalten, so daß zwei-spitzige Blätter entstehen. Nicht selten zeigt sich eine Neigung zur Bildung runder Lappen, über denen sich ein lanzettliches Endstück erhebt. Endlich erwähnt Bail noch kreisrunde Blätter mit abnormem oberem Ende. Fast alle diese eigentümlichen Entwicklungsformen der Blätter finden sich nach dem Autor meistens an dem obersten oder an den beiden obersten Blatt-paaren. Aus dem Umstande, daß sich in solchen mißbildeten Blättern oft Miniergänge von *Xanthospilapteryx syringella* be-finden, und daß diese Miniergänge bisweilen direkt an die Einschnitte grenzen, die die Lappen von einander trennen, glaubt Bail berechtigt zu sein, die Fliedermotte als die Ursache der Blattmißbildung beim Flieder und auch bei *Ligustrum vulgare* zu erkennen. Er bezeichnet denn auch die Einbuchtungen des Blattrandes bei den betreffenden Pflanzen als die Einfallstellen der dem Ei der Motte eben entschlüpften winzigen Räupchen. „Aus dem Umstande“, schreibt der Autor wörtlich, „daß das Wachstum des Blattes von der Eintrittsstelle der winzigen Raupen sein Ende erreichte, während das übrige Blatt sich weiter ent-wickelte, ergibt sich von selbst die Bildung von Lappen oder Spitzen.“ Und weiter: „Seit es mir zur Gewißheit geworden war, daß die Entstehung aller oder wenigstens der meisten von mir beobachteten manigfachen Blattformen auf die Wirkung der Fliedermottenraupen zurückzuführen sei, habe ich nie einen Strauch mit solchen Blättern gefunden, an dem nicht später sofort die Verheerungen in die Augen fielen, ja, sie gingen oft unmittelbar von Stellen der Blätter aus, an denen die von mir geschilderten Veränderungen stattgefunden hatten“.

Das Auftreten der Formveränderung an beiden Blättern eines Blattpaares erklärt sich Bail durch das Eindringen der Raupen in die im Aufbrechen befindliche Knospe, da sich die Ränder der ein Paar darstellenden Spreiten noch decken, bzw. berühren. Eine vorgenommene Stichprobe mit der Nadel an einer Knospe schien ihm seine Ansicht zu bestätigen.

Unmöglich, an dieser Stelle auf alle Irrtümer und schiefen Darstellungen Bails eingehen zu können, soll nur noch bemerkt werden, daß, was er manchmal als „Minierstreifen“ geraden Verlaufs mit „verschundenen Oberhäuten“ darstellt und ab-bildet, mit den wirklichen Miniertaschen der Räupchen gar nichts zu tun hat. Bei so kleinen Miniergängen, wie sie zum Teil auf den Tafeln abgebildet sind, fällt überhaupt noch keine Oberhaut heraus. Uebrigens soll nicht bestritten werden, daß auf den Tafeln nicht auch wirkliche Miniergänge zum Abdruck gebracht worden sind.

Aus unseren folgenden Darlegungen wird sich von selbst

ergeben, worin der Bail'sche Irrtum besteht. Vorerst müssen wir uns aber noch etwas weiter in der Literatur umsehen.

Reh, in Sorauers „Handbuch der Pflanzenkrankheiten“¹, offenbar von der Bail'schen Abhandlung infiziert, läßt die Fliedermotte ihre Eier ebenfalls an die Knospen legen, worauf die Raupen in die noch in der Knospenlage befindlichen Blätter eindringen. Dies soll für die erste oder Frühlingsgeneration gelten. Erst die Falter der zweiten oder Sommerbrut legen ihre Eier im Juli an die Unterseite der Fliederblätter.

Nach Hesse und Doflein² nagen die Raupen der Fliedermotte, in Gesellschaften bis zu zwanzig Individuen vereinigt, das Blattgewebe vorwiegend von der Blattspitze her von oben weg, so daß die Haut der Unterseite stehen bleibt. Nach der ersten Häutung verlassen sie ihre Mine, rollen das Blatt mit gesponnenen Fäden von vorn her zusammen und ziehen sich bei Tag in die so entstehende Rolle zurück. Bei Nacht begeben sie sich wieder auf ihre Weidefläche, die Oberseite des Blattes und verschonen stets die Unterseite.

In Brehms Tierleben³ finden wir die Anschauung vertreten, daß im Frühjahr die Eier von den Imagines an den Blattknospen untergebracht werden, worauf letztere von den Raupen ausgefressen würden. Im Juli oder August ist eine zweite Generation herangewachsen. Jetzt werden die Eier an die Blattunterseite von Flieder, Eschen, Evonymus und andern Stäuchern abgesetzt. Wenn die Raupen auskommen, dringen sie sofort in die Blätter ein und fressen an ihnen große blasige Minen aus. Später rollen die Larven das Blatt mit Hilfe einiger Spinnfäden zusammen usw. — Man sieht, der Bearbeiter des Brehm'schen „Tierlebens“ hat offenbar aus den Quellen Bail und Reh geschöpft.

Und doch hat Ernst Heeger⁴ schon im Jahr 1853 richtig erkannt, daß die Eier von dem Weibchen im April oder Mai gewöhnlich zu 10—20 Stück zusammen des Abends an die Laubspitzen (von Knospen sagt er nichts!) gelegt werden. Im weiteren Verlauf seiner Darstellung verfällt allerdings auch dieser Autor auf Unrichtigkeiten. So sollen z. B. die Raupen, die in einem späteren Stadium die Minen verlassen und zur Wicklung eines Blattes übergehen, dieses nach und nach in der Weise aufrollen, daß

¹ Sorauer, „Handbuch der Pflanzenkrankheiten“, Band III.

² Hesse und Doflein, „Tierbau und Tierleben.“ Bd. II, pag. 44.

³ Brehm, „Tierleben“ Bd. II. Die Vielfüßler, Insekten und Spinnenkerfe. 1915.

⁴ Ernst Heeger „Beiträge zur Naturgeschichte der Insekten“. In: Sitzungsberichte der Akad. d. Wissensch. Mathem. naturwiss. Klasse. 10. Bd., Jahrg. 1853, Heft 1—5.

sie jede Nacht nur einen Teil der Spirale verfertigen, von den offenen Seiten hineinschlüpfen und die Oberhaut und das Blattmark benagen, dann die folgende Nacht einen zweiten Spiralgang machen, den umgerollten Teil wieder benagen usw. Wir hätten also ein etappenweises Vorgehen, was nicht richtig ist. Die Rollen bleiben in der Regel an den Seiten auch nicht lange offen. Heeger gibt als Wirtspflanze außer dem Flieder, der Esche und dem Liguster auch noch *Evonymus europaeus* an.

Den Hergang des Blattrollens beschreibt uns sehr genau M. Amyot.¹ Auch macht er uns mit der Lebensweise der Raupen innerhalb der Blattmine, sowie mit dem Puppenstadium bekannt. Aber die Eier konnte er nicht auffinden und über das Eindringen der Raupen ergeht er sich in Vermutungen.

Es scheint erst Leopold Fulmek² 1910 gelungen zu sein, die Eier und den Ort des Eindringens der jungen Räumchen in das Blattinnere aufzufinden, indem er schreibt: „Die in der Jugend fast glasartig farblosen Räumchen dringen aus den vom Falter (in zwei Generationen) im Mai und August an die Blattunterseite längs der Blattrippen abgesetzten Eiern entschlüpft, in das Blattinnere ein, minieren anfangs meist dicht nebeneinander sitzend unter der Blattoberseite und kommen später heraus auf die Blattoberfläche, dieselbe innerhalb eines Wickels skelettierend.“

Es war aber erst in den Jahren 1911, 1913 und 1914 dem schwedischen Forscher Ivar Trägårdh³ vorbehalten, uns über verschiedene Irrtümer und Dunkelheiten im Leben der Fliedermotte aufzuklären. Nach Trägårdh werden die Eier von dem Fliedermottenweibchen immer, sowohl bei der ersten Frühjahrsbrut wie bei späteren Generationen zu 6—18 Stück in einer Reihe dicht aneinander längs eines Blattnervs (gewöhnlich eines Seitennervs) an die Unterseite völlig entwickelter Blätter abgesetzt; niemals an die Knospen.

Fulmek,⁴ der sonst die Morphologie der Raupen von *Xantho-*

¹ M. Amyot, „Histoire de la Teigne syringelle“ (*Tinea syringella* Fabr.); in: Annales de la Soc. Ent. de France. Série 4, Tome 4. Paris 1864.

² Leopold Fulmek, „Zur Kenntnis schädlicher Schmetterlingsraupen“. In: Zeitschr. f. d. landwirtsch. Versuchswesen in Oesterreich. XIII. Jahrgang, Heft 12, 1910.

³ Ivar Trägårdh, „Syrénmalen (*Gracilaria syringella* Fabr.).“ Centralanstalten för Jordbruksförsök. Flygblad No. 30. Uppsala Dez. 1911. Auch in Praktisk Entomologi. Bd. 21. Uppsala 1911.

— Contributions towards the comparative Morphology of the trophi of the lepidopterous leaf-miners. In: Arkiv för Zoologi Bd. 8, No. 9. Uppsala 1913.

— Bladminerare. Meddelande No. 91 från Centralanstalten för försöksväsendet på jordbruksområdet; Entomologiska avdelningen No. 16. Uppsala 1914.

⁴ Loco citato.

spilapteryx gut beherrscht, findet zwischen den minierenden und den späteren, das Blatt skelettierenden Raupen in den Wickeln keinen wesentlichen Unterschied heraus. Fulmek hat, wie es scheint, nur die vorgerückteren Stadien der minierenden Raupen mit den skelettierenden der Wickel verglichen und insofern mag er recht haben.

Trägardh untersuchte aber schon die allerjüngsten, eben in das Blattparenchym eingedrungenen Stadien und stellte einen wesentlichen Unterschied zwischen diesen und den folgenden Stadien fest. Er spricht geradezu von einem Dimorphismus. Diese jüngsten Stadien sind glashell und entbehren sowohl der Füße als der Haarborsten vollständig. Ihr Körper ist plattgedrückt, ebenso der verhältnismäßig große Kopf. Diese ganze Form ist der Lebensweise der jungen Larven angepaßt, die, den Bauch nach oben gekehrt, das Pallisadengewebe unter der Epidermis der Blattoberseite minieren, indem sie die Zellen anschneiden und vom ausfließenden Saft sich nähren. Das Blattgewebe des Minenbodens, das der Blattunterseite entspricht, haben sie bisher ruhig stehen lassen. Das ändert sich aber mit dem Augenblick, da die jungen Räupchen sich häuten. Jetzt sind sie zu typischen Klein-Schmetterlingsraupen geworden. Sie haben cylindrischen Bau angenommen, verfügen über drei Paar Brustfüße, drei Paar Bauchfüße und ein Paar Analfüße. Ihre Haut ist mit zahlreichen Haaren versehen. Jetzt bewegen sie sich innerhalb der Mine schon viel freier, nicht mehr wie bisher Körper an Körper eng aneinandergedrängt, sondern gruppenweise und einzeln. Sie haben sich auch in der Mine umgedreht, Bauch abwärts, und benagen jetzt platzweise den Rest des Blattgewebes, den sie vor der Häutung am Boden haben stehen lassen. Im Verlauf weiterer Häutungen wachsen die Larven heran und bald ist der Moment da, wo sie die ausgefressene Mine verlassen, um fortan als Blattwickler aufzutreten. Die Blätter werden von der Spitze aus nach unten gerollt und mit Spinnfäden in dieser Stellung befestigt. Die lichtscheuen Larven halten sich tagsüber in den Rollen auf, um die Oberfläche der Blätter zu benagen. Nachts ziehen sie aus abgeweideten Rollen aus, um frische Blätter zu wickeln.

Die Verpuppung findet in weißlichen Kokons entweder auf dem Erdboden oder in Rindenspalten der Sträucher statt. In Schweden tritt die erste Brut Mitte Juli auf, die zweite im September. Wenn im Herbst und Spätherbst ungewöhnlich mildes Wetter herrscht, wie das bisweilen auch im Norden zutrifft, so dürfte nach Trägardh sogar eine dritte Generation vorkommen.

Da ich das Leben und die Lebensgewohnheiten der Fliedermotte mehrere Sommer hindurch zum Gegenstand des Studiums

gemacht habe, bin ich vielleicht im Falle, da und dort Lücken auszufüllen und einiges Neue zur Kenntnis des interessanten Gegenstandes beizutragen. Der Uebersicht halber folge ich in meiner Darstellung dem Entwicklungsgang des Insektes und bringe jeweilen bei dem betreffenden Abschnitt meine Beobachtungen und Versuche unter. Zum Schluß lasse ich einen kleinen tierpsychologischen Exkurs folgen.

II. Biologie und Entwicklungsgeschichte.

Meine Versuchsobjekte hatte ich nicht weit zu suchen. Die große Fliederlaube vor der Veranda meines Hauses bot mir reiche Gelegenheit zum Studium. Teilweise wurden die Beobachtungen auch auf andere Zier- und wildwachsende Sträucher ausgedehnt.

Eiablage und Eier. Der zierliche Kleinschmetterling mit den schön weiß und dunkelgrau marmorierten Vorderflügeln, schwärmt an milden Maiabenden zahlreich um die Fliederbüsche, aber nur bis zu etwa zwei oder drei Meter vom Boden, höher selten. Weiter oben begegnet man daher später auch fast nie den Minen und Blattrollen. Den stark besonnten obersten Zweigen scheint das Insekt ausweichen zu wollen. Es liebt den Schatten der unteren Partien der Sträucher. Das Erscheinen des Schmetterlings im Frühling kann durch kaltes, regnerisches Wetter hinausgeschoben werden, und hängt genau mit der Entwicklung des Fliederlaubes zusammen. Während ich 1916 schon am 9. Mai die Imagines feststellte, erschienen solche 1917 erst um den 20. Mai herum. Beide Male stand der Flieder auf der Höhe seiner Blüte und das Laub war voll entwickelt, aber noch zart. Da und dort waren auch schon einzelne kleinste Minen zu entdecken, während zur Zeit der ersten Laubentfaltung keine Spur von Minen zu sehen war. An den Blättern vollends, die noch in Knospenlage sich befinden, kann man niemals weder die Eier, noch Minen noch andere Spuren der Fliedermotte nachweisen. Was Bail von der Eiablage an den Knospen erzählt, ist bloße Vermutung, die jeder Tatsächlichkeit entbehrt. Die Formveränderungen der Blätter, die er beschreibt und abbildet, müssen auf ganz andere, noch unbekannte Ursachen zurückgeführt werden, die wohl zur Zeit des Knospenstadiums wirksam sind. Mit der Fliederknospe (Blattknospe) hat unser Kleinschmetterling rein nichts zu tun. Er kann nur voll entwickelte Blätter brauchen.

Wenn ich vorhin sagte, die Motte lege ihre Eier am Flieder bloß bis zu ca. einer Höhe von zwei bis drei Metern vom Boden ab, so trifft dies bei der Esche, insofern es sich um Bäume, nicht

blos um Buschformen derselben handelt, nicht zu. Denn an Eschenbäumen bringt die Imago ihre Eier selbst in Höhen von sieben bis zehn Metern noch unter. Aber auch hier sind es immer die unteren beschatteten Teile der Krone, die bevorzugt werden. Die Höhe an und für sich ist für den Schmetterling kein Hindernis. Was seinen Instinkt bei der Eiablage leitet, ist der Schatten, mithin die größere Feuchtigkeit. Daher sind auch gewöhnlich Fliederbüsche in recht schattigen Gärten öfters und stärker befallen als solche an sonnigen Standorten.

Die Ablage der Eier findet immer an der Blattunterseite statt und zwar meistens im vordern Drittel (nicht an der Spitze, wie Heeger angibt) des völlig entwickelten Blattes. Da liegen sie zu 6—20 Stück in einer Reihe wie die Tasten eines Pianos eng an einander gedrückt unmittelbar an die Seite des Haupt- oder eines Sekundärnervs hingesezt.

Seltener kommt es vor, daß sie gegen die Blattbasis hin abgelegt werden. Sie haben länglich-ovale Form und liegen innerhalb der Reihe in einem rechten Winkel zum Verlauf des Nervs. Die Eiablage kann schon mit dem unbewaffneten Auge wahrgenommen werden und erscheint im schräg auffallenden Licht als ein feines, der Rippe anliegendes, irisierendes Häutchen,¹ von ein bis zwei mm Länge je nach der Anzahl der Eier. Mit der Lupe unterscheidet man gut die einzelnen Eier.

Es ist höchst selten, daß man auf ein und demselben Blatt mehr als eine Eiablage entdeckt. Die ausschlüpfenden Larven von zwei oder gar drei Ablagen würden in dem Parenchym eines Blattes zu wenig Nahrung finden.

Mit dem Erscheinen der Imagines treten auch die Eier an den Fliederblättern auf. Im Jahr 1916 beobachtete ich meine Syringen seit dem 29. April, d. h. von dem Zeitpunkt an, wo die Blattknospen sich öffneten, täglich, ohne eine Spur von Eiern zu finden. Am 2. Mai färbten sich die Blüten-Rispen schon etwas lila und das Laub war schon ganz aus den Knospen heraus und atlasart. Aber ich konnte weder den Schmetterling noch seine Eier entdecken. Erst am 9. Mai beobachtete ich sowohl die Imagines als auch an einem Blatt die erste Eiablage. Im Jahr 1917 hatte sich das Erscheinen der Motten und mithin auch die Eiablage infolge ungünstigen Wetters bis zum 23. Mai hinausgeschoben.

Um festzustellen, wie lange die Eier zu ihrer Reife, d. h. bis zum Ausschlüpfen der Larven brauchen, stellte ich einige Versuche an. Schon 1915 sperrte ich eine Anzahl Imagines, die

¹ Kann auch nach dem Ausschlüpfen der Larven und später noch nachgewiesen werden.

ich aus Kokons gezüchtet hatte, zusammen mit Fliederzweigen, die in einem Wasserglas standen, unter einen großen Glassturz ein. Meine Hoffnung, Eiablagen zu erhalten, ging aber nicht in Erfüllung. Ich schrieb den Mißerfolg dem Umstand zu, es möchte vorher keine Copula stattgefunden haben. 1916 wiederholte ich den Versuch, indem ich aber dieses Mal schwärmende Imagines von draußen hereinbrachte. Dabei variierte ich die Versuchsanstellung so, daß ich einmal die Motten in Glasschalen mit einzelnen Fliederblättern, das andere Mal in große Behälter mit ganzen abgeschnittenen Zweigen verbrachte. Aber immer gingen die Tiere in vier bis fünf Tagen zu Grunde, ohne daß an den Versuchspflanzen Eier zu entdecken waren. Vielleicht sagt den Müttern ein feiner Instinkt, daß die Blätter abgeschnittener Fliederzweige für die zukünftigen Larven kein zureichendes Futter abgeben würden. Es handelt sich dabei wohl um eine Geruchsempfindung. Frische, junge Fliederblätter am lebenden Strauch verbreiten bekanntlich einen sehr feinen Duft, den abgepflückte Blätter oder Blätter abgeschnittener Zweige bald verlieren. Von diesem Gedanken mich leiten lassend, stellte ich daher ein seit langem eingetopftes Fliederbäumchen von ungefähr 40 cm Höhe, das schönes frisches Laub trug, am 21. Mai 1916 in ein großes Insektarium und gab eine ganze Anzahl draußen gefangener Imagines dazu. Die Motten flogen abends ca. 8 Uhr lebhaft um das Bäumchen herum und begaben sich bald an die Unterseite der Blätter, wo sie sich scheinbar still verhielten. Es ist klar, daß der Fliederstock vor der Versuchsanstellung Blatt für Blatt auf das sorgfältigste auf allfällige vorherige Eiablagen untersucht wurde.

Bei der Kontrolle am Morgen des 22. Mai bemerkte ich an den Unterseiten von fünf Blättern je eine Ablage von fünf bis sechs Eiern an den Nerven.

Am 30. Mai in den ersten Morgenstunden zeigten alle diese fünf Blätter kleine Minenanfänge unter der Epidermis der Blattoberseite von durchschnittlich 2—3 mm Durchmesser. Danach geht es also von der Eiablage bis zur ersten sichtbaren Minenspur 9 Tage oder von der Eiablage bis zum Ausschlüpfen der Larven sieben bis acht Tage; denn wir müssen für das Durchdringen der jungen Larven durch das Blatt bis unter die Epidermis seiner Oberseite etwa ein bis zwei Tage in Abrechnung bringen. Zu einem ähnlichen Resultat gelangte ich schon etwas früher. Am 18. Mai 1916 hatte ich ein Fliederblatt mit einer allem Anschein nach frischen Eiablage aus dem Garten hereingebracht und in eine Glasdose gelegt. Am 25. Mai bemerkte ich zum ersten Mal (ich hatte das Blatt vorher täglich der genauesten Visitation unterworfen) unter der Epidermis seiner Oberseite eine kleine

rundliche Mine von 2 mm Durchmesser. Zeitdauer bis zum Beginn des Minierens 8 Tage. Die Eier waren vielleicht schon am 17. gelegt worden. (?) Das konnte nicht genau bestimmt werden. Der Versuch mit dem eingetopften Fliederbäumchen ist aber ganz einwandfrei und dürften danach die Eier bis zu ihrer völligen Reife rund acht Tage brauchen.

Die Raupen als Mineure. Nachdem die Eier ihre Reife erlangt haben, dringen die winzigen glashellen Räumchen durch die der Blattunterseite anliegende Eiwand hindurch gleich in das Gewebe des Blattes ein. Es ist der nämliche Vorgang, wie er sich bei den meisten Minierern abspielt und wie ich ihn zur Zeit für eine Fliegenmade¹ beschrieben habe. Nur verfügt unsere Schmetterlingsraupe selbstverständlich über andere Mundwerkzeuge als die Made einer Fliege, die sich blos mit ihrem Mundhaken voranhilft. Allerdings hat auch das Räumchen der Fliedermotte in diesem ersten Stadium noch sehr reduzierte Freßwerkzeuge, wie Trägardh² uns lehrt, und es entbehrt der Füße sowohl als der Haarborsten, was schon früher bemerkt wurde. Es frißt noch nicht im eigentlichen Sinn das Blattgewebe, sondern schneidet blos die Zellen an, daß ihr Inhalt ausfließt und nährt sich von diesem. Die Fliegenmade, die miniert, nährt sich die ganze Zeit auf diese Weise. Das erste Stadium der Raupe der Fliedermotte ist also sehr wohl vergleichbar mit einer Fliegenmade. Wir haben somit hier das, was man eine biologische (und morphologische) Konvergenzerscheinung nennen kann. Bevor ich auf das weitere Vordringen der Räumchen im Blatt eingehe, möchte ich noch der Erscheinung Erwähnung tun, daß sie auch an abgeschnittenen Blättern und Zweigen eine Zeit lang minieren. Ebenso wickeln später die älteren Raupen die Blätter abgeschnittener Zweige, so daß man die Vorgänge auch im Zimmer gut verfolgen kann. Sie unterscheiden sich somit stark von den Imagines, die man an abgeschnittenen Zweigen niemals zum Absetzen der Eier bringt.

Nachdem nun die geschlüpften Räumchen die Epidermis der Blattunterseite durchbohrt haben³, dringen sie in einer Kolonne eng an einander geschmiegt, wie ein untrennbares Ganzes durch das Schwammparenchym ohne Aufenthalt vor, bis sie das unter der Epidermis der Blattoberseite liegende Palissadengewebe erreicht haben. Die Zellen dieses Gewebes sind stark chloro-

¹ Stäger Rob., „Einige Beobachtungen an der Made von *Anthomyia ruficis* Bouché.“ In: *Societas entomologica*. Jahrg. 33, No. 3. Seite 9—10, und No. 4, Seite 15—16.

² loco citato.

³ Vielleicht dringen sie durch die Spaltöffnungen ein, was noch zu untersuchen wäre.

phyllhaltig und liegen dicht aneinander. In dieser Zellschicht beginnt ihre eigentliche Tätigkeit, indem sie, wie schon erwähnt, die Zellen eröffnen und von dem ausfließenden Saft sich nähren. Hier bleiben sie längere Zeit. Es ist nun interessant, festzustellen, daß die Raupenkolonne das Blattgewebe nicht, wie man annehmen sollte, auf der kürzesten Strecke, d. h. in senkrechter Richtung von Epidermis zu Epidermis durchwandert, sondern einer Bahn folgt, die schräg verläuft. Der Anfangspunkt dieser Bahn liegt, wie wir wissen, auf der Unterseite des Blattes dicht an einem Nerv (Haupt- oder Seitennerv), der Endpunkt auf der Oberseite unter der Epidermis ungefähr zwei Millimeter von dem betreffenden Nerv links oder rechts nach außen, je nachdem die Eier links oder rechts der Rippe abgesetzt worden waren. Die Kolonne schreitet also immer von unten innen nach oben außen. Ist sie einmal auf ihrem Weideplatz des Palissadengewebes angelangt, so miniert sie unregelmäßig rundliche Plätze aus. Es handelt sich also von Anfang an nicht um „streifenförmige“ Gänge, wie Bail annehmen zu müssen glaubte, sondern um Platzminen, die später zu Blasenminen erweitert werden. Die anfängliche Platzmine mißt im Durchmesser 2—3 mm und schreitet rasch voran in der Zunahme.

Die Glieder einer Larvenkolonne kleben vermittelt eines gallertig-viskosen Stoffes an einander, offenbar damit sie sich nicht verlieren. Bisweilen trennt sich aber eine Kolonne in zwei Haufen, die dann von dem Augenblick an auch getrennt marschieren. Dadurch entstehen dann tief eingebuchtete oder gegabelte Platzminen. Ich will gleich hier vorwegnehmen, daß in den späteren Blasenminen manchmal kleinere und größere, d. h. entwickeltere Raupen vorkommen, die doch alle von ein und demselben Gelege herkommen. Vielleicht gibt obige Beobachtung der Kolonnentrennung den Schlüssel zu dem Rätsel ab. Es ist nämlich leicht ersichtlich, daß der größere Haufen der zerrissenen Kolonne nach dem Grundsatz: „Vereinte Kraft macht stark“ üppiger und rascher heranwächst als der kleinere schwächere Haufen, den es mehr Mühe kosten wird, die „Zellfässer“ anzuzapfen. Die Beobachtung Trägårdh's, daß die jungen Räumchen in frühen Stadien, d. h. so lange sie das Palissadengewebe bearbeiten, den Bauch nach oben, d. h. nach der Oberseite des Blattes zugekehrt halten, habe auch ich bestätigt gefunden.

Sind einmal die ersten Anfänge der Minen vorhanden, so nehmen sie rasch zu. Minen, die am 23. Mai 1917 erst 2 mm im Durchmesser hatten, wiesen am 25. Mai schon einen Durchmesser von 2 cm auf. Die Räumchen dieser dreitägigen Minen hatten schon etwas Haare bekommen, waren indes immer noch

von platter Gestalt und mit dem Bauch nach oben gekehrt. Am 31. Mai maßen die nämlichen Minen (vom 23. Mai) 4—5 cm und nahmen den größern Teil der Blattspreite ein. Die blasenförmig abgehobene Epidermis fängt an, sich braun zu färben. Die eigentliche ausgebildete Blasenmine braucht also bis zu der besagten Größe ca. 9 Tage. Zur Kontrolle hatte ich verschiedene Fliederblätter an den Sträuchern im Freien mit Farbe bezeichnet und schaute täglich das Größerwerden der Mine nach. Immer gelangte ich zu dieser Frist von circa neun Tagen. Wenn man nun solche, neun bis zehn Tage alte Blasenminen öffnet, indem man sorgfältig die obere Epidermis, die zu schrumpfen beginnt, abhebt, erblickt man nicht selten die Räumchenkolonne irgendwo in einem Winkel ruhig daliegen. Sie hat eine opake, milchglasweiße Farbe angenommen. Das ist das Stadium der Häutung. Wir können es auch treffen, daß wir da und dort auf dem Boden (Unterseite) der Minen in kleinen Häufchen die abgeworfenen, weißglänzenden und gallertig-klebrig erscheinenden Häute wahrnehmen, während die gehäuteten, nun etwa 3 mm großen Raupen, ganz vom Typus einer Kleinschmetterlingsraupe mit cylindrischem Leib, Behaarung und Füßen, auch ausgebildeten Freßwerkzeugen versehen, eifrig der weiteren Ausbeutung der Mine obliegen. Bis zu dieser Häutung war der Minenboden, d. h. das der Epidermis der Blattunterseite aufliegende Schwammparenchym vollständig unberührt geblieben. Beim Oeffnen der Mine erblickte man einen lückenlosen grünen Ueberzug. Seit der Häutung hat sich das Bild vollständig geändert. Die Raupen, die bisher nur das Palissadengewebe verzehrten, haben sich nun umgedreht (den Bauch abwärts) und wenden vom Tag der Häutung an ihre ganze Aufmerksamkeit diesem Bodenbelag zu, indem sie nicht mehr in engem Anschluß an einander, sondern einzeln oder in kleinen Gruppen, wie es sich trifft, das Schwammparenchym des Minenbodens fleckweise abnagen.

Haben die jungen in einer Kolonne marschierenden Larven den in halbfüssigem Zustand ausgeschiedenen Kot ihrer Marschroute entsprechend bisher in zierlichen konzentrischen Linien am Boden abgesetzt, so deponieren jetzt die ältern, das Schwammparenchym verzehrenden Raupen ihre Exkremente in einzelnen unregelmäßig verteilten Häufchen. Diese mit Spinnvermögen bereits ausgestatteten Raupen sind nach 4—5 Tagen mit dem Abweiden des Minenbodens fertig, messen ca. 4 Millimeter in der Länge und haben nun ein Alter von rund 14 Tagen. Die Mine ist nun total ausgefressen, so daß nur noch die Epidermis der Unter- und Oberseite übrig bleibt.

Es gibt viele Minen, in denen nur das Palissadengewebe

verzehrt und das Schwammparenchym total unberührt gelassen wird. So z. B. rührt die Miniermade von *Anthomyia rumicis* Bouché¹ das Schwammgewebe der Ampferblätter nie an. Auch nach dem Auswandern dieser Fliegenmade trifft man immer noch den grünen intakten Bodenbelag der Mine.

Das Verhalten der Fliedermottenraupen läßt sich sowohl in der freien Natur als im Zimmer beobachten. Am 5. Juni 1917 verbrachte ich eine Anzahl untätiger, milchigweiß erscheinender Larven aus Minen von draußen her auf noch unbenagte Minenböden, die ich ebenfalls im Freien gesammelt und der braunen blasigen Epidermis entledigt hatte und versorgte alles in einer feucht gehaltenen Glasschale. Schon am Morgen des 6. Juni hatten sich die meisten Raupen gehäutet und machten sich gleich daran, das grüne Gewebe der Minenunterseite fensterartig zu benagen.

Haben die Raupen nun eine Mine nach allen Richtungen leer gefressen, so treibt sie wohl das Gefühl des Hungers aus ihrer bisherigen Wohnung heraus. Sie verlassen daher durch eine oder mehrere kleine Oeffnungen von unregelmäßig-rundlicher Gestalt in der Epidermis der Ober- aber oft auch der Blattunterseite die Mine des Nachts oder in den ersten Morgenstunden und begeben sich auf ein frisches Blatt, um es aufzurollen. Bevor wir aber die Fliedermottenraupe als Blattwickler verfolgen, haben wir noch einiger Versuche zu gedenken, die wir mit den Minenbewohnern anstellten. Es interessierte mich, in Erfahrung zu bringen, wie sich Räupchen, bevor sie normalerweise (also mit 14 Tagen) ihre Mine verlassen, bei künstlicher Entfernung aus derselben verhalten würden.

Am 25. Mai 1917 entnahm ich einer Mine im Freien ca. 5—6 Tage alte Larven und verbrachte sie in eine feuchtgehaltene Glasdose auf die Unterseite eines Fliederblattes, das ich mit einem zweiten Blatte zudeckte. Nach wenigen Stunden hatten die Räupchen kleine Fenster aus der Epidermis der Blattunterseite genagt. Betreffs des Alters der Raupen konnte ich mich kaum getäuscht haben, da sie aus einer mit Farbe markierten Mine meiner Fliederbüsche herstammten, deren schrittweise Entwicklung ich genau verfolgt hatte. Man kann eben auch hier annehmen, daß Not erfinderisch macht. Uebrigens gingen die Räupchen trotz oder vielleicht gerade infolge ihrer großen Anstrengung bald ein.

Am 3. Juni 1917 mache ich den Versuch nochmals mit ca. 8—9 Tage alten Raupen. Sie sind 2 mm lang und bereits mit Spinnvermögen ausgestattet. Eine läßt sich an einem 10 cm

¹ Stäger, l. c.

langen Faden von einem Blatt herunter. Später macht sie sich auf der freien Unterseite eines Blattes an dem ins Wasser gestellten Fliederzweig zu schaffen. Ich bemerke, daß sie die Epidermis oasenartig oder fensterartig benagt. Am 6. Juni bemerke ich zu meinem Erstaunen, daß die Larve auf der Unterseite jenes Blattes über die Fraßstellen ein weißes Häutchen gewoben hat und daß sie, in diesen Raum zwischen Häutchen und Epidermis der Blattunterseite zurückgezogen, ihr Fraßgeschäft weiter betreibt. Zu ihr in das Versteck haben sich noch drei andere, soeben gehäutete Kolleginnen begeben. Da fressen sie nun, unter ihrer Filzdecke scheinbar wohlgeborgen, weite Fenster in das Cewebe des Blattes und strecken manchmal die Köpfe seitlich aus ihrem Schlupfwinkel hervor. Auch setzen sie im Innern Kot ab. Wer weiß, ob diese Raupen nicht auf diese abnorme Art ihre Reife zur Verpuppung erreicht hätten, wäre nicht ein besonderes Ereignis dazwischen gekommen. Am 7. Juni nämlich, da ich meine Versuchstiere kontrollieren will, ertappe ich auf frischer Tat eine Schildwanze, die gerade damit beschäftigt ist, die Räupchen durch das gewobene Häutchen hindurch auszusaugen. Schon liegen zwei leere Bälge darin und eine dritte Raupe wird in Angriff genommen. Die Räupchen von *Xanthospilapteryx* haben offenbar alle Ursache, sich normalerweise in Minen und später in Blattwickeln aufzuhalten.

Auch ein anderes Mal beobachtete ich noch eine Raupe von ca. 12 Tagen auf der Unterseite ein Gespinnst anfertigen und unter dessen Schutz die Epidermis und das Grundgewebe benagen. Es ist bemerkenswert, daß im Allgemeinen auch gehäutete Raupen (10, 11 und 12tägige), aus der Mine entfernt, noch nicht zur Rollenbildung schreiten, sondern auf die geschilderte Weise die Blätter skeletieren und meistens vorzeitig zu Grunde gehen.

Erst wenn sie etwa 14 Tage alt geworden sind, erwacht in ihnen der Trieb, die Blätter zu wickeln. Sie messen zu dieser Zeit 3—4 mm. Minen, die 14 Tage alt sind, findet man regelmäßig leer, nur noch mit dem zurückgelassenen Kot angefüllt. Die ersten am 23. Mai 1917 aufgetretenen und mit Farbe markierten Minen waren am 5. Juni (genau nach 14 Tagen) von ihren Insassen verlassen, und am gleichen Tage konstatierte ich die ersten Blattrollen dieses Jahres, die von 3—4 mm langen Raupen bezogen waren.

Wir werden nun unsere Raupen in ihrer Eigenschaft als Blattwickler kennen lernen.

Die Raupen der Fliedermotte als Blattwickler. Die Technik des Blattwickelns oder Blattrollens war schon Amyot¹

¹ Loco citato.

ziemlich gut bekannt, doch ist ihm noch manches dabei entgangen, was hier registriert werden soll. Vor allem hat er gänzlich übersehen, daß die Raupen die Hauptrippe des zu rollenden Blattes an mehreren Stellen durchbeißen. Wir werden später den Vorgang genauer schildern.

Nachdem die Raupen nach 14 Tagen die Mine verlassen haben, was meistens nachts und morgens geschieht, gehen sie auf dem kürzesten Weg zu einem frischen benachbarten Blatt, um es in Arbeit zu nehmen. Daß sie das alte Blatt rollen, das sie miniert hatten, ist sehr selten, da es nur mehr wenig Nahrung bieten kann.

Daß sie nicht lange herumwandern und unnütze Spaziergänge machen, habe ich durch den Versuch festgestellt: Um den 16. Juni 1917 herum hatte ich einen Fliederzweig mit jungen Minen in eine Vase meines Arbeitszimmers gesteckt. Am 22. Juni zeigten sich in der Epidermis der Unterseite einer reifen Mine zwei kleine Löcher, eines von runder und das andere von ovaler Gestalt, und durch diese Löcher entwichen nun sechs Raupen, kletterten eine hinter der andern den Blattstiel des bisher minierten Blattes hinunter und den Blattstiel des gegenüberstehenden Blattes (der Flieder hat bekanntlich gegenständige Blätter) hinauf an die Unterseite der Spreite, um das Geschäft des Wickelns zu beginnen.

Wenn an einem Zweig zwei gegenständige Blätter miniert worden waren, wie ich dies am 5. Juli 1917 an *Ligustrum vulgare* feststellte, dann gehen die Auswanderer auf die zwei nächsten, tiefer am Zweig stehenden Blätter, um sie zu rollen. Manchmal gehen sie auch an die nächst höher gelegenen Blätter, aber jedenfalls halten sie sich wenn möglich an die Nachbarschaft ihrer früheren Wohnstätten.

Die Raupen einer Mine verteilen sich auch gewöhnlich nicht auf verschiedene neue Blätter, sondern bleiben hübsch zusammen an ihrem neuen Weideplatz. Aber es können sich zwei Auswanderer-Kolonnen aus zwei Minen unter Umständen auf dasselbe neue Blatt begeben und dann besorgen sie das Rollen gemeinschaftlich. Daher kommt auch manchmal der Größenunterschied der Raupen in ein und derselben Blattrolle. Dieser erklärt sich aber auch dadurch, daß oft eine junge Auswanderer-Kolonnie in eine schon vorhandene Rolle, die mit älteren Raupen gefüllt ist, eindringt und sich die Arbeit der letzteren zu Nutze macht. Auf dem Versuchsweg ist mir diese Mischung ohne weiteres gelungen: Raupen aus reifen Minen sowohl als aus verschiedenen Rollen auch bei ungleichem Alter (doch mindestens 14 Tage alt) in bunter Unordnung auf frische Blätter gesetzt, beginnen alsbald gemeinsam die Einrollung des Blattes und bleiben

bis zu ihrer gänzlichen Reife in den Wickeln. Das Leben der Fliedermotte in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien ist eben sehr mannigfaltig und spielt sich nach keinem starren Schema ab.

Ist eine Auswanderer-Kolonie auf ihrem neuen Arbeitsfelde d. h. dem frisch bezogenen Blatt angelangt, so verteilen sie sofort die Rollen. Während eine Raupe mit dem Einbiegen der Blätter beschäftigt ist, laufen 1—2 andere Individuen der Mittelrippe entlang und kerben sie an mehreren Stellen durch. Zunächst wenden wir diesem letztern Akt unsere Aufmerksamkeit zu. Es ist sehr interessant, die Tiere bei der Inangriffnahme dieser Arbeit zu verfolgen. Sie beginnen an der Spitze und schreiten in der Richtung der Basis weiter. Dabei stellen sie sich parallel mit der Mittelrippe auf, den Kopf nach der Blattbasis gerichtet, und beginnen den starren Nerv energisch zu bearbeiten. Bald ist er der Quere nach durchgebissen bis auf die Epidermis der Blattoberseite. Die Bißstelle stellt eine quer-ovale Grube mit nach außen erweiterter Oeffnung dar, die auch das nächstangrenzende Gewebe der Blattunterseite in sich bezieht. Die Raupe frißt also links und rechts des Nervs noch ein wenig in die Spreite hinein. Da diese Kerben nach außen, also nach der Blatt-Unterseite hin weiter offen sind, läßt sich nun das Blatt ohne jeden Widerstand leicht einrollen. Seine federnde Kraft ist gebrochen. Die Bißstellen stehen 3 mm bis 1 cm und mehr von einander ab, und werden in einer Anzahl von 4—14 an einer einzigen Rippe hergestellt. Mitunter sieht man die Kerben auch an einem starken Seitennerv. Ganz zarte Blätter werden bisweilen ohne Rippenkerben gerollt. Der Zweck des Durchbeißen der Rippen ist ersichtlich kein anderer, als das Blatt zum Rollen recht gefügig zu machen. Ueber die Mitte des Blattes hinaus, also an der Basis wird der Nerv selten mehr durchfressen. Die Rolle wird auch meistens nur aus der vorderen Blathälfte hergestellt, ohne indes starren Regeln zu verfallen. Der Saftzufluß des Blattes ist durch die Bißstellen nicht gefährdet, da die basale Hälfte des Hauptnervs intakt bleibt, ebenso die basal abgehenden Sekundärnerven, die den Saftzufluß den Anastomosen der ganzen Spreite übermitteln können. Das Blatt welkt infolge dessen nicht vorzeitig, und die Rolle selbst bleibt frisch und grün.

Während wir die Rippenbeißer sich selbst überlassen, begeben wir uns nun zu der einzigen Blattrollerin an der Spitze der Spreite. Die übrigen Glieder der Gesellschaft haben vorderhand keine Bedeutung für uns, da sie einstweilen noch planlos auf dem Blatt herumspazieren. Die Raupe, die die Rolle der ersten Einbiegung der Spitze an der Unterseite des Blattes

übernommen hat, spinnt, den Kopf abwärts nach der Spitze gerichtet, zunächst einige Fäden auf der Blattfläche, von der Mittelrippe ausgehend gegen den Seitenrand des Blattes nahe der äußersten Spitze. Wir sehen sie deutlich mit dem Vorderleib kleine Exkursionen nach rechts und links ausführen. Dann befestigt sie sich mit den Analfüßen auf dem sicheren Boden dieser wenigen Fäden und holt etwas weiter aus, indem sie die folgenden Spinnfäden am äussersten Seitenrand der Spitze (links oder rechts, je nach ihrem Standpunkt links oder rechts der Mittelrippe) anheftet und sie schräg nach dem Mittelnerv hinüberträgt. Durch den Zug, den diese Fäden ausüben, wird der Seitenrand der Spitze und diese selbst einseitig nach links oder rechts etwas umbogen, so daß ihre Richtung eine Schräge zum Mittelnerv darstellt.

In der Literatur findet man angegeben, die Spitze selbst werde auf die Richtung der Mittelrippe eingebogen. Ich habe immer beobachtet, daß die Spitze zunächst einseitig, also schräg eingezogen wird. Erst im späteren Verlauf steht die Richtung der Rolle senkrecht zum Verlauf des Mittelnervs. Es ist auch sofort einleuchtend, daß es leichter sein muß, den Seitenrand der Spitze einzuziehen, als diese direkt.

Hier muß ich auch Amyot entgegenreten betreffs seiner Ansicht über die Arbeitsleistung der spinnenden Larve. Amyot glaubt, letztere ziehe aktiv mit Hilfe der Fäden die Spitze ein und rolle das Blatt vollends auf. Ein genaues Studium des Spinnaktes hat mir gezeigt, daß dies nicht richtig sein kann.

Der Spinnfaden, aus einem Exkret hervorgegangen, ist im Augenblick seiner Entstehung noch halbflüssig. Vergleichsweise kann man dies mit dickem Zuckersyrup nachmachen, indem man damit Fäden zieht. Solange ein solcher Faden aber noch frisch ist, stehen auch seine Moleküle weiter auseinander: der Faden ist lockerer. Erst mit dem Erhärten, was bald eintritt, zieht er sich zusammen, verkürzt sich und wird starrer. Das Nämliche ist mit dem Spinnfaden der Fliedermottenraupe der Fall. Nachdem dieser Faden an seinen beiden Endpunkten befestigt ist, verkürzt er sich durch das Trocknen und zieht infolge der Veränderung seines Aggregatzustandes ganz passiv die Blattspitze nach einwärts. Man muß auch nur der Raupe zuschauen, wie sie die Fäden anbringt. Den Hinterkörper fixiert, den Vorderkörper frei beweglich, heftet sie das Produkt ihrer Spinndrüsen hüben und drüben, am Rand der Blattspitze und am Mittelnerv in rascher Folge an. Wie ein Weberschiffchen fliegt der Vorderkörper hin und her, nur mit dem Mund an den Anheftungspunkten etwas verweilend. Aber ein Zug, ein Anziehen einer Blattpartie zur andern wird von der Raupe nie und nimmer

bewerkstelligt. Einzig das Trocknen und daherige Verkürzen der Spinnfäden, die am richtigen Ort angebracht werden, besorgt das Aufrollen des Blattes.

Ist nun die Sache soweit, daß die Spitze von ihrer einen Seite her sich etwas nach innen, d. h. nach der Unterseite des Blattes einbiegt, so hat die Raupe, bildlich gesprochen, gewonnenes Spiel und es folgt ein weiterer Akt des Vorgehens. Von jetzt an heftet die Spinnerin ihren Faden nicht mehr am Seitenrand der Spitze, sondern am Rücken ihrer Umschlagstelle, d. h. an ihrer Oberseite an und zieht sie nach der Unterseite des Blattes hin. Durch das Verkürzen dieses Fadens oder besser des Fadenstranges wird auf die Umschlagstelle ein Zug ausgeübt und die Spitze biegt sich dadurch noch mehr ein. Indem die folgenden Stränge immer etwas weiter oben am Rücken der Umschlagstelle einerseits und etwas weiter basalwärts auf der Blattunterseite anderseits angeheftet werden, rollt sich die Spitze und der vorderste Teil der Spreite immer mehr nach unten um. Es ist klar, daß die früher angelegten Fadenstränge beim Fortschreiten der Rolle wieder erschlaffen und als ausgediente Hilfsmittel mitsamt dem Blatt aufgerollt werden. Die eigentlichen Fixationsstränge bilden immer die zuletzt gesponnenen Fadenstränge.

Mit dem Weiterschreiten der Rolle von der Spitze her nach hinten, wird die Rolle natürlich immer breiter. Es ist jetzt Platz genug für zwei und mehr Mitarbeiterinnen. Ich sah einmal bis sechs Raupen zugleich mit dem Wickeln des Blattes beschäftigt. Gewöhnlich sind aber 2—3 daran gleichzeitig beteiligt.

Um ihr Werk rasch zu fördern, steigen sie nicht selten auf die zuletzt gesponnenen Stränge und fixieren sich mit den Analfüßen daselbst, um den Vorderkörper möglichst frei zu bekommen und weite Exkursionen ausführen zu können. So kommt der neue Strang einerseits weit hinten am Rücken der Rolle und anderseits weit hinten nach der Blattunterseite zu liegen, und bei seinem Zusammenziehen spiralt sich die Rolle ein gutes Stück einwärts. Die Fixationsstränge, 3—4 an der Zahl, oft aber auch bis 6 (wenn ebensoviele Raupen miteinander arbeiten), verlaufen vom Rollenrücken etwas gegen den Mittelnerv konvergierend schräg nach der Blattunterseite. Eine fertige Rolle erreicht selten die Blattbasis, sondern nimmt etwa die vordere Hälfte der Spreite ein. Die größeren Widerstände an der Blattbasis werden der gänzlichen Aufrollung ein Ziel setzen. Anderseits findet man bisweilen, wie schon angedeutet, Rollen, die die ganze Spreite einnehmen und wobei der Mittelnerv nicht einmal eingekerbt wurde. Es handelt sich in diesen Fällen um

sehr zarte Blätter kleinern Umfangs. Die Fieder des Eschenblattes werden meistens ganz bis zur Basis gerollt.

Eine Rolle weist 2—3 ganze Umgänge auf, die ziemlich dicht aufeinanderliegen. Schon während des Rollens begeben sich die weiter nicht beschäftigten Raupen, auch diejenigen, die sich mit dem Zerbeißen des Mittelnervs abgegeben hatten, in die bereits fertigen Spiralgänge hinein, um, an der Spitze anfangend, dem Freßgeschäft obzuliegen.

Das Blatt ist nun gewickelt, die letztgesponnenen Fixationsstränge bleiben in ihrer schrägen Richtung gespannt und verhindern den Wickel am Zurückschnellen; aber die Rolle ist doch noch nicht ganz fertig. Ihre Seiten stehen noch offen, wir können hinein- und hindurchblicken und die „Würmer“ belauschen, und das verträgt sich nicht mit den Prinzipien eines echten Wicklers. Er will ungestört sein in seiner Behausung. Daher macht er sich gleich nach der Rollung daran, die Seitenöffnungen zuzustopfen. Das gelingt ihm auf Grund seiner bisherigen Tätigkeit vortrefflich. Er setzt einfach seine Spinnröhren wieder in Funktion. Zuerst geht er aus der Rolle heraus an die Seitenöffnungen und zieht einige Fäden vom oberen Rand der Oeffnung nach dem unteren Rand; dann setzt er sich frei auf diese Fäden selber und spinnt einige starke Fixationsstränge im gleichen Sinn. Dadurch werden die beiden Ränder einander schon etwas genähert. Nun schlüpft das Tierchen zwischen den Fäden in die Rolle hinein und webt die noch bleibende Spalte vollends mit immer kürzeren Fäden zu, bis Rand an Rand steht und endlich wie verlötet erscheint.

Die Exkursion, die die Raupe beim Spinnen der Rollen nach jeder Seite ausführt, beträgt ca. 4 cm, also im Ganzen 8 cm.

Die Aufrollung des Blattes dauert nach meinen Beobachtungen 1 bis 1½ Stunden; der Verschluß der seitlichen Oeffnungen ca. eine halbe Stunde. Normalerweise ist also eine Rolle in ungefähr zwei Stunden fix und fertig. Während das Aufrollen in einem Zug ohne Aufschub von statten geht, wird manchmal mit dem Seitenverschluß bis zu mehreren Stunden zugewartet. Also immer wieder eine große Tendenz zu Abweichungen und Variationen des Handelns.

Sämtliche Raupen der Gesellschaft befinden sich jetzt, mit Ausnahme vielleicht von einer, die immer noch da oder dort an der Rolle mit Spinnen beschäftigt ist, innerhalb der Spiralgänge des Wickels wohlgeborgen. Zunächst sitzen sie ganz zu innerst im kleinsten Umgang der Spitze. Ihre Unterseite wird zuerst bis auf die Epidermis der Blattoberseite abgenagt, dann schreiten die Raupen gleicherweise immer weiter basalwärts innerhalb der Um-

gänge, bis die ganze Rolle schließlich nur noch aus der dünnen, gebräunten Epidermis der Oberseite besteht. Den Kot wissen die Insassen geschickt von den frischen Fraßplätzen hinweg in die schon ausgefressene Spitze hinauszuschaffen, wo er mit einigen Spinnfäden befestigt wird.

Die Wände der Umgänge in den noch grünen Rollen sind wie mit Tau beschlagen, feucht. Die Raupen scheinen dies zu ihrem guten Gedeihen nötig zu haben. Deshalb meiden sie ja auch das Anlegen der Minen sowohl wie der Rollen an den stark besonnten Zweigen der obersten Partien der Sträucher und Bäume. Bei Regen füllen sich manchmal die Rollen mit Wasser, was den Tieren nicht zu schaden scheint.

Die Zeit, während der die Raupen in der Rolle bleiben, hängt stark von der Größe des jeweiligen Blattes ab. Die kleinen Blätter bzw. Fiederchen von *Ligustrum vulgare* und *Fraxinus excelsior* z. B. sind schon nach drei Tagen völlig bis auf die Epidermis aufgezehrt. Daher sieht man oft an einem einzigen Blatt der Esche fast sämtliche Fiederchen in Rollen verwandelt; denn die noch nicht ausgereiften Raupen verlassen die ausgefressenen Rollen und wickeln neue in der nächsten Nähe, bis sie zur Verpuppung herangewachsen sind. In größeren Blättern, wie die der *Syringa vulgaris* sind, verbringen die Raupen oft die ganze Zeit bis zu ihrer Reife, d. h. bis sie etwa 8 mm lang geworden sind, ohne Rollenwechsel vorzunehmen.

Die Gesamtzeit des Aufenthaltes in den Rollen suchte ich durch streng kontrollierte Beobachtungen zu ermitteln und fand einen Durchschnitt von 10—12 Tagen, nach welchem Termin die Raupen sich zur Verpuppung anschicken. Vom frisch gelegten Ei an bis zum Moment der Verpuppung kommen wir mit Berücksichtigung des früher Mitgeteilten somit auf eine Zeitdauer von 32—34 Tagen, wobei das Reifen der Eier 8 Tage, der Aufenthalt der Raupe in der Mine 14 Tage, und derjenige in den Rollen 10—12 Tage beansprucht.

Während des Aufenthaltes in den Rollen sollen noch zwei Häutungen vorkommen, was ich nicht verfolgt habe. In älteren Rollen ohne Insassen findet man am äußersten Umgang gewöhnlich 2—3 kleine, unregelmäßige Löcher. Das sind die Ausgangsöffnungen, die die Raupen vor dem Auszug hineingebissen haben.

Von dem bisher dargestellten normalen Gang der Rollenbildung gibt es verschiedene Abweichungen oder Variationen.

Wir haben bereits der Aufrollung des Blattes ohne Zerbeißen der Mittelrippe Erwähnung getan. Es kommt auch gelegentlich einmal ein Aufrollen nach der Oberseite des Blattes oder ein solches der einen Blatthälfte, also parallel der Mittelrippe vor.

Es giebt aber auch Fälle, wo die Raupen überhaupt keine Wickel verfertigen, und diese sind nicht einmal so selten. Bei Regenwetter kommen oft durch das Niederbiegen der Fliederzweige zwei Blattflächen aufeinander zu liegen und verkleben durch die Feuchtigkeit. Den engen Hohlraum, der zwischen den beiden Blattflächen stellenweise besteht, machen sich nun die Raupen zu Nutze, indem sie dort hineinkriechen und die Unterseite des oberen Blattes fressen. Ich habe solche „Nester“ oft angetroffen. Die Raupen hatten schon ansehnliche Größe, zum Zeichen, daß es ihnen da ganz gut erging. Entweder gelangten die Raupen direkt aus Minen da hinein, oder sie hatten vorher schon eine Rolle ausgefressen und benutzten den Schlupfwinkel zur Vollendung ihrer Reife.

Wieder in anderen Fällen (besonders bei anhaltendem Regenwetter) werden die beiden Blatthälften einer Spreite, die zufällig aufeinander zu liegen kommen, an ihren Rändern allseitig durch Spinnfäden verlötet, und die Raupen verzehren in dem so entstandenen Hohlraum das Blattgewebe. Ich möchte diese Gebilde „Krapfen“ nennen, denn sie haben mit solchen die größte Aehnlichkeit in der Form.

Auch mehrere Blätter können bisweilen zu einem Knäuel zusammengesponnen werden, um die Wickel zu ersetzen. Die Raupen wissen sich immer auf diese oder jene Art zu helfen. Beim Versuch im Zimmer giebt es für sie noch eine andere Möglichkeit, ihre Existenz ohne Rollenbildung zu fristen. Am 19. Juni 1915 verbrachte ich einen Fliederzweig in ein Wasserglas. Ein Blatt lag mit seiner Unterseite der Glaswand dicht an. Eines der Versuchstiere benützte sofort diese Gelegenheit, drückte sich um das Geschätt der Rollenwicklung und verkroch sich zwischen Glaswand und Blattunterseite, um hier geschützt vor Unbilden, das Blattgewebe abzuweiden.

Sind nun die Raupen herangereift, d. h. haben sie eine ungefährige Größe von 8 mm erreicht, so erlischt der Freßtrieb in ihnen und sie verlassen gewöhnlich (nicht immer, wie wir sehen werden) ihre bisherige Wohnung, sei es die Rolle oder die bloß leichthin zusammengesponnenen Blätter. Oft sieht man sie am frühen Morgen von den Blättern der Sträucher an einem langen Faden, den sie spinnen, auf die Erde herabturnen.

Die Verpuppung. Die Raupen erreichen mit Hilfe des genannten Fadens auf direktem Weg den Erdboden, wo sie ihren Kokon weben. Viele ziehen aber der Luftreise sozusagen den „Landweg“ vor, indem sie den Zweigen entlang den Stamm hinuntergehen und in dessen Rindenspalten, Löchern und andern kleinen Schlupfwinkeln sich einspinnen. Wieder andere verlassen die Rollen überhaupt nicht, sondern verpuppen sich

innerhalb derselben. Den letztern Fall habe ich öfters festgestellt. Am 4. Juli 1917 z. B. fand ich in den ausgefressenen dünnen Blattrollen von *Fraxinus ornus*¹ wiederholt die Kokons samt Puppen der Fliedermotte. Dasselbe Vorkommen bestätigte ich beim Flieder. Fast regelmäßig beobachtet man das Verpuppen in Rollen und Blattfalten, wenn man die Tiere zu Versuchszwecken in kleinern Behältern im Zimmer hält. Am 11. Juni 1915 steckte ich eine Anzahl Blattrollen, von draußen hereingebracht, in eine größere Glasdose. Am 14. Juni von einer Reise zurückgekehrt, fand ich in Rollen und umgebogenen Blättern verschiedene fertige und halbfertige Kokons. Einige Raupen hatten erst angefangen, einen Platz zur Verpuppung auszusuchen. Auch den Akt des Kokonspinnens selbst habe ich verfolgen können. Dazu wählt sich die Raupe irgendwo eine Vertiefung, sei es auf der Erde, oder in einer Borkenspalte, oder wie bei meinen Beobachtungen den Winkel einer Umschlagstelle eines Blattes oder gar den Boden einer Glasdose, dort, wo er an die Seitenwände stößt. Das Tier legt sich mit dem Rücken in die tiefste Ecke der betreffenden Nische und beginnt über sich in immer dichter Folge die offene Seite der Nische mit zunächst unter sich parallelen und dann gekreuzten Fäden zuzuweben, bis ein weißliches Häutchen entsteht, das die Raupe abschließt. Dies ist die äußerste Schicht des Kokons. Er ist selten rings um die Raupe herum gewoben, sondern nur insoweit als das Tier nach außen nicht gedeckt ist. Gegen die Rückenpartie ist es ja von den Seitenteilen des Blattes oder der Borke etc. geschützt. Später wattiert es dann immerhin den ganzen von ihm eingenommenen Raum mit dem Produkt seiner Spinndrüsen aus, so daß es weich wie in einem Flaumbett liegt. Hier drinnen in dem ziemlich flachen schildförmigen Kokon verwandelt es sich in die bernsteingelbe Puppe mit der das Hinterende etwas überragenden Gabel, die die Fühler der zukünftigen Imago darstellt.

Es wird in der Literatur angegeben, die Puppenruhe dauere ca. 14 Tage. Bei meinen Zuchtversuchen ging es drei Wochen, bis die Imagines schlüpften. Ich hatte die Zeit vom Tag des Kokon-Spinnens an gerechnet. Die eigentliche Umwandlung der Raupe in die Puppe innerhalb des Kokons beansprucht aber auch noch ca. 5—6 Tage, so daß wirklich die eigentliche Puppenruhe 14 Tage betragen mag. Raupen, nach 2—3 Tagen (vom Anfang des Kokonspinnens) wieder aus dem Kokon herausgenommen, beginnen neuerdings sich einzuspinnen. Die Fliedermotte ist sehr leicht zu züchten. Man erhält ganze Schwärme aus eingetragenen Rollen.

¹ Im Botanischen Garten in Bern.

Vom Tag der Eiablage bis zum Moment der Verpuppung haben wir 32—34 Tage gezählt. Dazu kommen nun noch ca. 20 Tage vom Moment des Kokonspinnens bis zum Ausschlüpfen der Imago. Das macht zusammen vom Ei bis zum Schmetterling 52—54 Tage oder ca. 7 Wochen. Es ist wohl wahrscheinlich, daß die Entwicklung im Sommer etwas rascher verläuft. Nehmen wir als mittlere Zeitdauer eines Entwicklungs-Cyklus 6 Wochen an und bezeichnen den 1. Mai als ersten Tag der Eiablage (was bei uns sehr selten sein dürfte), so kommen wir auf drei oder in einem ganz günstigen Sommer in Bern auf höchstens vier Generationen. Die letzte Generation würde es aber höchstens noch bis zum Puppenstadium bringen, denn bis zur vollen Entwicklung der Imago würde es Ende Oktober werden. Da fliegt keine Fliedermotte mehr.

Am 12. Oktober 1916 gab es in meinem Garten an den Fliederbüschen noch viele Rollen. Es war herrlich warmes Herbstwetter mit sommerlichen Temperaturen. Am 16. Oktober gleichen Jahres war es geradezu noch heiß. In der darauffolgenden Nacht fiel Schnee bis auf 1200 m hinunter. Am 17. und 18. Oktober schneite es auch in Bern. Der Schnee blieb auf den noch belätterten Bäumen und Büschen liegen. Am Morgen des 18. Oktobers herrschte eine Temperatur von + 1 bis 0° Cels. Am 22. Oktober schaute ich meine Fliederbüsche nach. • Alle Raupen hatten aus den Rollen bei Zeiten die Flucht ergriffen. In vielen Wickeln aber gab es soeben vollendete Kokons und Puppen.

Am 5. September 1921 beobachtete ich noch viele kleinere Mienen am Flieder. Die Raupen derselben erreichten im Spätherbst wahrscheinlich noch die Reife zur Verpuppung. Leider konnte ich sie im Oktober nicht mehr verfolgen.

In einem gewöhnlichen Frühjahr treffen wir bei uns die ersten Eier erst etwa von Mitte Mai an. Ist der Herbst nun auch nicht besonders begünstigt und lang, so wird es in unsern Gegenden für gewöhnlich mit drei Generationen sein Bewenden haben. Trägårdh rechnet normalerweise in Schweden mit zwei Generationen und zwar einer ersten Mitte Juli und einer zweiten im September. Er hält allerhöchstens eine dritte für möglich, wenn der Herbst außergewöhnlich mild ist. Andererseits berechnet Amyot für Paris 4—5 Generationen, was dort bei der Milde des Klimas und besonders der größern Milde des Frühjahrs wohl möglich ist. Uebrigens handelt es sich bei Amyot um bloße Schätzungen; denn die genauere Zeitdauer der Entwicklung des Schmetterlings war ihm nicht bekannt.

Die Puppen der letzten oder Herbstgeneration überwintern selbstverständlich in den Kokons, die sie in der Erde oder

Spalten der Borke oder in den Blattrollen etc. gewoben haben, um im Frühjahr die Imagines hervorgehen zu lassen, sobald die Zeit gekommen ist. Damit haben wir den Lebensgang der Fliedermotte durch das ganze Jahr in allen seinen Phasen verfolgt.

Aber es gibt noch weitere Fragen zu erörtern, die unser Interesse nicht weniger beanspruchen werden. So herrscht in der Literatur eine Unsicherheit betreffs der Nährpflanzen der Fliedermotte.

Nährpflanzenkreis. Nach Heeger miniert und skelettiert die Larve der Fliedermotte die Blätter von *Syringa persica*, *Fraxinus excelsior*, *Ligustrum vulgare*, *Evonymus europaeus* und einiger anderer (welcher?) Straucharten. Nach Frey¹ kommt in Betracht: *Syringa vulgaris*, *Ligustrum vulgare* und *Fraxinus excelsior*.

Amyot spricht nur von *Syringa spec.* Bail beobachtete die Raupe resp. Minen an *Syringa vulgaris*, *Syringa persica* var. *laciniata* und *Ligustrum vulgare*. Trägårdh erwähnt als Nährpflanzen die Syringe, die Esche und den Liguster. Kaltenbach² führt an: *Syringa vulgaris*, *Ligustrum vulgare* und *Fraxinus excelsior*.

Sorhagen³, offenbar beeinflusst von Heeger, zählt zu den Nährpflanzen außer *Syringa* sp., *Ligustrum vulgare* und *Fraxinus excelsior* auch *Evonymus europaeus* und „fremde Laubarten.“

Nach meinen eigenen Beobachtungen miniert und rollt die Fliedermotte die Blätter von *Syringa vulgaris*, *S. persica*, *Ligustrum vulgare*, *Fraxinus excelsior* und *Fraxinus ornus*, nie und nimmer aber die Blätter von *Evonymus europaeus*. Ich halte die Angabe betreffs *Evonymus* in der Literatur einfach für eine Verwechslung mit *Ligustrum vulgare*. Um die Frage betr. Zugehörigkeit von *Evonymus* zum Nährpflanzenkreis der Fliedermotte zu prüfen, machte ich folgenden Versuch: Am 24. Juni 1915 verbrachte ich eine größere Anzahl halbwüchsiger Raupen aus Minen meiner Flieder in eine große Glasdose, die mit feuchtem Sand beschickt war. Fünf volle Tage lang ließ ich sie hungern. Am 29. Juni setzte ich ihnen zarte Blätter von *Evonymus europaeus* vor. Sofort suchten sie die Blätter nach allen Richtungen ab, ließen sie aber in der Folge unberührt. Sie machten weder Minen noch nagten sie oberflächlich; auch erfolgte keine Rollung der Blätter, obwohl inzwischen einige

¹ Frey H., „Die Tineen der Schweiz“. Zürich 1856.

² Kaltenbach J. H., „Die Pflanzenfeinde aus der Klasse der Insekten“. Stuttgart 1874.

³ Sorhagen Ludwig, „Die Kleinschmetterlinge der Mark Brandenburg“. Berlin 1886.

Raupen die Reife hiezu erlangt haben mußten. Sie hungerten also trotz des zarten Futters weiter. Da legte ich nach einigen Stunden ein Fliederblatt hinein. Sofort krochen acht Stück der Häftlinge unter das Blatt und benagten in großen Fenstern dessen Unterseite bis auf die Epidermis der Oberseite. Später gab ich noch einige Fliederblätter hinein. Da fingen einige ältere Raupen an, sie regelrecht aufzurollen.

Später mache ich nochmals einen Versuch mit dem gleichen Mißerfolg. Niemals wird *Evonymus* angerührt. Dagegen benutzen diesmal einige ausgereifte Raupen die leicht nach der Oberseite zusammenklappbaren Blätter, um hier ihre Kokons zu spinnen. Sie ziehen mit Hilfe ihrer Fäden einfach die einander genäherten Blattränder der Oberseite zusammen und verpuppen sich dann in dem so entstandenen Hohlraum des Blattes. Auch in der Natur fand ich *Evonymus* niemals weder mit Minen noch mit Rollen, die von der Fliedermotte herstammten.

Fraxinus ornus dagegen ist ein neuer Wirt von *Xanthospilapteryx syringella*. Ich fand ihn nirgends in der Literatur verzeichnet. Ein großer Baum der Manna-Esche im botanischen Garten in Bern war im Juni 1915 voll von Minen und Rollen, obwohl das Blatt, resp. die Fiederchen des Blattes weit starrer sind als die Blätter von *Evonymus*. Auch in meinem Arbeitszimmer rollten die Raupen die Blattfieder von *Fraxinus ornus* unter meinen Augen.

Um zu erproben, ob gegebenen Falles die Raupen die Blätter von andern Pflanzen als Futter benützen würden, stellte ich draußen in meinem Garten noch andere Versuche an. Reife Larven aus soeben vollendeten Rollen des Flieders heraus genommen und nach einander auf Blätter von *Tradescantia*, *Convolvulus sepium*, *Heliotropium*, Margrithen usw. verbracht, sind ratlos. Nach einigem Umherirren auf diesen Pflanzen lassen sie sich an Spinnfäden auf die Erde hinunter. Das Gleiche geschieht, als ich sie auf zarte Bohnenblätter setze. Einzig bei der bekannten Schlingpflanze *Cobaea scandens* machten sie einige Anstrengungen. Die eine oder andere Raupe begann nach langer Untersuchung des Blattes, dasselbe von der Spitze her einzurollen. Aber nach einem einzigen Umgang verließ sie das Blatt endgültig. Zum Fraß kam es nie, obwohl ich den gleichen Versuch mehrmals wiederholte. Am 21. Juni 15 wird die äußerste Spitze von *Cobaea*-Blättern zu wiederholten Malen eingerollt; aber die Raupen nehmen nie dauernden Aufenthalt auf dem Blatt, und von Fraß habe ich nie eine Spur entdeckt. Immerhin ist die Tatsache bemerkenswert, daß die Raupen an *Cobaea* wenigstens einen ersten Versuch wagen. Vielleicht ließen sie sich künstlich an diese Pflanze anpassen.

Was die geographische Verbreitung der Fliedermotte betrifft, können wir sie vom Norden Europas durch Finnland, Livland, Schweden, Norwegen, Polen, Deutschland, Frankreich, England, die Schweiz bis in die Toskana verfolgen. Nach Frey geht sie in der Schweiz, wo sie im Hügelland gemein ist, bis in die „niedern Alpen“, so z. B. am Rigi. Auch der Verfasser hat sie schon bei 1200 m beobachtet.

III. Tierpsychologische Betrachtungen.

Unsere Arbeit über die Fliedermotte wäre nicht vollständig, wenn wir nicht, wenigstens einigermaßen, auf ihr psychisches Verhalten zu sprechen kämen. Ihre Lebensgewohnheiten fordern uns geradezu zu einer kleinen Diskussion heraus. Ueber das psychische Gebahren der Hymenopteren, vor allem der Ameisen, sind Bände geschrieben worden.

Wir haben uns daran gewöhnt, die Ameisen als die psychisch höchstentwickelten Wesen des großen Insektenreiches zu betrachten und staunen mit Recht ihre Leistungen an. Aber wir dürfen nicht vergessen, daß die Termiten, die in systematischer Hinsicht zu den Parias der Kerbtierwelt gezählt werden, den hochorganisierten Ameisen psychisch in keiner Weise nachstehen. Daher müssen wir uns nicht verwundern, wenn wir auch noch in andern primitiven Ordnungen wenigstens Anklänge an soziale Instinkte und variable Lebensgewohnheiten antreffen. Wir sind uns nur nicht gewohnt, bei niedrigeren Wesen an etwas Psychisches zu denken. Steht man aber nicht auf dem Standpunkt der reinen Reflextheorie, sondern anerkennt für das höher im System stehende Tier ein seelisches Prinzip, so ist man logischerweise gezwungen, es auch für das niedrigere Wesen anzunehmen. Viel zu einseitig hat man bis jetzt fast ausschließlich die Hymenopteren psychologisch zergliedert. Aber wir werden sehen, daß es nicht weniger interessant ist, die Instinktäußerungen niederer Insekten zu studieren und die Anfänge sozialer Betätigung zu betrachten. Die Fliedermotte ist kein ungeeignetes Objekt hiezu.

Was uns an der Fliedermotte und ihren verschiedenen Entwicklungs-Zuständen immer wieder auffällt, ist ihr Vermögen, ihre Handlungsweise zu modifizieren, zu variieren, den gegebenen Umständen sofort anzupassen. Dieses Vermögen der Fliedermotte erkennen wir aber erst bei einer detaillierten Erforschung ihrer Lebensgewohnheiten, wie es hier geschehen ist. Außer Bienen und Ameisen sind vielleicht erst die Solitärwespen auf diese Eigentümlichkeit hin geprüft worden. Auch hier bei diesen nicht Staaten bildenden Hymenopteren sind die beiden G. und

E. Peckham¹ zu dem Schluß gekommen, daß die Variation auf psychologischem Gebiete genau so verbreitet sei wie auf morphologischem. Ich bin der Ueberzeugung, daß, soweit tierisches Leben vorhanden ist, auch das Vermögen der Instinktmodifikation in gradueller Abstufung mitgegeben ist. Sobald man ein tierisches Objekt nach dieser Richtung genauer studiert, wird man von der Manigfaltigkeit und Abänderungsfähigkeit des Instinktes überrascht.²

Was speziell *Xanthospilapteryx syringella* betrifft, ist ihre Virtuosität im Erfassen des gegebenen Moments geradezu phänomenal: Wie wir sahen, beginnen unreife Räupchen, die wir vorzeitig den Minen entnehmen, die Epidermis und das Gewebe der Blattunterseite zu benagen. Etwas ältere spinnen sich in totaler Abänderung ihres bisherigen Lebens innerhalb der Mine, auf die Unterseite eines andern Blattes verbracht, ein kleines Versteck, unter dessen Schutz sie die Epidermis und das Grundgewebe abweiden.

Sind die Raupen einmal zur Auswanderung aus den Minen reif, so nimmt die Tendenz zur psychischen Variation erst recht zu. Bald rollen sie die Blätter nach vorherigem Einkerbten der Mittelrippe, bald ohne diese Vorbereitung. In manchen Fällen wird das Blatt nach oben statt nach unten gerollt. Auch von der Seite wird es bisweilen in Angriff genommen. Es giebt Fälle, wo überhaupt keine Wickel angefertigt werden. Wir sahen, daß bei Regenwetter aufeinanderliegende Blätter der Sträucher einfach am Rande verwoben werden („Krapfen“). Ebenso werden mitunter Blattknäuel zusammengesponnen und in deren Innern das Gewebe verzehrt. In Versuchsdosen gehen die Raupen zwischen Blatt und Glaswand und skelettieren die Unterseite der Spreite. Man muß dabei nicht etwa glauben, die Tiere weichen gewissermaßen aus „Laune“ oder Zufall von der Regel ab. Es sind im Gegenteil immer bestimmte Umstände vorhanden, die ihre Modifikationen veranlassen und wenn sie uns auch nicht immer klar sind. Beim Versuch im Zimmer ist es offenbar die Beschränktheit der Dose, die das Rollen des Blattes nicht zulässt. Wenn einmal ein Blatt nach der Oberseite statt nach der Unterseite gerollt wird, so kann eine schon vorhandene leichte Aufwärtsbiegung der Spitze nach oben den Anlaß hiezu gegeben haben. Bei Regenwetter ist es das Aufeinanderkleben

¹ Peckham G. und E. „Instinkt und Gewohnheiten der solitären Wespen.“ Uebers. v. Walter Schönichen. Berlin 1904 bei Paul Parey.

² Vergleiche auch: Stäger, Rob. „Variation des Schlüpfens bei *Apanteles octonarius* Rtzb. (?). In Zeitschr. f. wiss. Ins.-Biologie. 1915. Heft 11/12.

der fenchten Blätter, das die Handlungsweise der Raupen bestimmen mag. Der Instinkt ist eben keine starre Hohlform, in die das tierische Wesen sich unter allen Umständen pressen muß. Er ist im Gegenteil bis zu einer gewissen Grenze plastisch und gleicht, bildlich gesprochen, eher einem Gummisack, den ich mit meiner Hand da und dort, wo es mir beliebt, ausdehnen oder zusammenziehen kann. Ich kann ihn formen. Auf Grund individueller Erfahrung ändert das Tier seine Handlungsweise in Anpassung an vorhandene Umstände ab. Braucht man deswegen zur Intelligenz, d. h. zu einem bewußten Handeln des Tieres seine Zuflucht zu nehmen? Ist es nicht Reflex, so ist es Intelligenz. Dies sind die zwei extremen Richtungen in der Tier-Psychologie. Die Peckhams würden unbedingt nach ihrer Auffassung viele der von mir hier angeführten Modifikationen im Handeln der Fliedermottenraupen als intelligente Handlungen beanspruchen. Ist es denn ein wesentlicher Unterschied, ob *Pompilus marginatus*, jener nordamerikanische „Spinnenjäger“ der Peckhams¹, seine gefangene Beute, die er gewöhnlich während der Suche nach einem Nistplatz auf den Boden legte, nun auf's Mal in Anbetracht der dort herum-schweifenden Ameisen auf eine Pflanze trägt oder ob die unreife Fliedermottenraupe, die wir der Mine entnehmen, auf einem andern Blatt ganz gegen ihre Gewohnheit ein Versteck aus Fäden spinnt, und darin geborgen, das Blattgewebe abnagt! Kommt es grundsätzlich nicht auf das Gleiche heraus, ob die reifen, aus der Mine ausgewanderten Raupen von *Xanthospilapteryx* manchmal bei Regenwetter das Geschäft des Blattwickelns umgehend, die vom Sturm und Wasser aufeinandergepressten Fliederblätter nur leichthin zusammenspinnen, und innerhalb dieser „Krapfen“ das Gewebe abweiden, oder ob Pelopäus², anstatt seine Nester in „hohlen Stämmen oder an abschüssigen Felsen“ anzulegen, sie einmal in Schornsteinen oder unter den Dachrinnen von Gebäuden unterbringt!

„Reflexwirkungen hier wie dort“, sagen die einen; „intelligente Handlungen beiderorts“, sagen die andern.

Das Sprichwort: *medio tutissimus ibis* ist schon von den Alten geprägt worden. Der Mittelweg ist in der Philosophie nie der schlechteste gewesen. Wir gehen ihn auch in der Tierpsychologie. Ob Fliedermotte, ob *Pompilus* oder *Pelopaeus* — ich habe weder eine bloße Reflexmaschine, noch ein bewußt zweckmäßig handelndes Wesen, aber ein Wesen vor mir, in dem eine Kraft unbewusst zweckmäßiges Handeln bewirkt,

¹ loco cit. pag. 128 ff. u. pag. 194.

² pag. 157 ff. u. pag. 193 des Peckham'schen Werks.

so daß letzteres wie intelligentes Handeln aussieht. Und diese Kraft, die die Tierseele ausmacht, wird durch die Sinneswahrnehmungen des Tieres unmittelbar beeinflußt und dirigiert. Das Tier sieht, so gut wie ich, es hat Tastempfindung, so gut wie ich. Ist es eine besondere Intelligenzleistung von mir, wenn ich auf der Straße einem Auto ausweiche, laue Mailüfte von einem Schneesturm unterscheide und den ersteren den Vorzug gebe? Ich kann beides, das Ausweichen vor dem Auto und das Unterscheiden verschiedener Temperaturen zum Gegenstand bewußten Denkens machen und eine gelehrte Abhandlung darüber schreiben; ich kann aber auch das Eine wie das Andere rein instinktiv empfinden, ohne daß es mir zum klaren Bewußtsein wird. Die niedern Seelenkräfte des Tieres sind in mir ebenso wirksam, wie meine eigenen höheren Kräfte des bewußten und logischen Denkens, dem in der Fähigkeit des Urteilens die Krone aufgesetzt wird. Aber das Tier entbehrt dieser höheren Kräfte, die in mir wirken, gänzlich. Hier klafft ein Hiatus, der unüberbrückbar ist, und der unser Beider Unterschied ausmacht. Ich werde im folgenden Abschnitt ein Beispiel anführen, das die ganze Gedankenlosigkeit des Tieres in gewissen Situationen, in die es das Experiment versetzt, trefflich illustriert. Doch vorerst noch ein Wort über die Tendenz zur Geselligkeit bei der Fledermotte!

Was uns bei der Fledermotte, als einem nichtsozialen Tier besonders auffällt, ist ihre große Neigung zur Geselligkeit: das Muttertier setzt die Eier in einem Streifen ab. Die jungen Larven dringen miteinander in enger Kolonne in das Blattgewebe ein, das sie zunächst in gedrängtem Verbande minieren. Miteinander verlassen sie die Mine und wandern auf ein neues Blatt, um es gemeinsam zu rollen und in Gemeinschaft sein Gewebe zu verzehren. Selbst die Imagines treten gern an den Fliederbüschen in kleinen Schwärmen auf, wie ich oft an lauen Frühlingsabenden beobachtete. Ähnliche Neigung zur Bildung von Gesellschaften (nicht Staaten!) finden wir bei der Gattung *Hyponomeuta*, dem Kiefernprozessionsspinner (*Thaumetopoea pityocampa*), dem Eichenprozessionsspinner (*Th. processionea*), dem Goldafter (*Euproctis chrysorrhoea*), dem Ringelspinner (*Malacosoma neustria*), dem Heerwurm (*Sciara militaris* und *S. morio*), und manchen andern Insekten. Gemeinsam verfertigen alle diese ihre Nester, gehen gemeinsam nach den Fraßstellen, machen gemeinsame Wanderungen und verpuppen sich vielfach gemeinsam, wie z. B. *Hyponomeuta malinella*.

Was bei der Fledermotte ganz besonders in die Augen springt, ist das Prinzip der Arbeitsteilung oder das Spezialisten-

tum, worüber ich in meinen „Erlebnissen mit Insekten“¹ Einiges mitgeteilt habe. Der Vorgang des Blattrollens ist uns bekannt; aber ich führe hier noch ein prägnantes Beispiel an, das ich meinen Aufzeichnungen entnehme: Am 19. Juni 1915 steckte ich einen Zweig von *Fraxinus ornus* in eine Vase und setzte verschieden große Räumchen der Fliedermotte auf die Fiederblätter der Manna-Esche. Die Räumchen stammten aus verschiedenen ganz jungen Rollen vom Flieder. Anfangs irrten sie ratlos auf dem Zweig herum. Dann vereinigten sich sieben Stück auf ein und demselben Fiederchen eines *Fraxinus*-Blattes und begaben sich in cumulo an die Spitze desselben. Eines beginnt dort die ersten Fäden zu ziehen, hört aber bald wieder auf. Endlich beginnt es wieder, und ein zweites folgt. Die Spitze biegt sich schon etwas ein, und nun treten gleich vier Spinnerinnen auf, zwei an der äußersten Spitze und zwei etwas weiter hinter ihr, während zwei bis drei andere, bisher unbeschäftigte Räumchen der Blattrippe entlang laufen und sie an mehreren Stellen durchnagen. Die vier Arbeiterinnen an der Spitze teilen sich derart in ihre Aufgabe, daß die ersten zwei die Spitze immer mehr einzuziehen sich bemühen, indes die zwei später hinzugekommenen schon den Rücken der kleinen Rolle mit der Blattunterseite verbinden. Alle sieben Raupen sind jetzt in Tätigkeit. Nachdem die Mittelrippe eingebissen und die Rolle schon größer geworden ist, machen sich gleich sechs von den sieben Raupen an das Werk des Blattwickelns, das nun sehr rasch voranschreitet. Es ist drollig zuzusehen, wie alle diese Spinnerinnen in einer Reihe nebeneinander ihren Vorderkörper wie Weberschifflein fast im Takt hin- und herschleudern. Wir erinnern uns, daß wir Raupen aus verschiedenen jungen Fliederrollen und Raupen verschiedener Größe resp. Alters auf den Eschenzweig setzten. Wir könnten vermuten, die Arbeit verteile sich vielleicht nach Alter und Größe. Obwohl wir in unserem Versuch die „Rippenbeißer“ im späteren Verlauf als Wicklerinnen auftreten sahen, entschlossen wir uns dennoch, zu einem neuen Versuch, um volle Klarheit zu bekommen.

Am 5. Juni 1917 experimentierten wir mit einer einzigen Raupe, die wir auf die Blätter eines eingetopften Fliedersträuchleins im Zimmer verbrachten. Die Einsame vagabundiert zuerst umher und sucht die Blätter ab, und setzt sich dann auf ein auserwähltes Blatt, um die Mittelrippe desselben an 17 nahe bei einander liegenden Stellen durchzufressen. Diese hohe Zahl der Kerben ist sehr bemerkenswert. Nie habe ich in der Natur, wo immer mehrere Exemplare ein Blatt rollen,

¹ Stäger Rob. „Erlebnisse mit Insekten.“ Bei Rascher & Cie. Zürich 1919.

so viele und so nahe bei einander liegende Bißstellen gezählt. Sagt die Erfahrung der einzelnen Raupe, daß sie das Blatt eher bewältigen kann, wenn sie es erst an sehr vielen Stellen knickt?

Nachdem die Raupe den Hauptnerv derart bearbeitet hatte, begab sie sich an die Blattspitze und begann in der uns bekannten Weise dieselbe einzubiegen und zu rollen. Nachdem auch diese Arbeit getan war, begab sie sich in die Rolle hinein, um das Gewebe der Unterseite zu benagen. Am 6. Juni mache ich einen zweiten Versuch mit einer einzelnen Raupe von 4 mm Länge, die ich aus einer Rolle meiner Fliederbüsche im Garten von vielen Insassen wegnahm. Auf das Versuchsblatt gesetzt, frißt sie erst 15 Kerben in den Mittelnerv und rollt nachher das Blatt von der Spitze auf.

Diese beiden Versuche zeigen zur Evidenz, daß jede Raupe der Fliedermotte zu beiden Arbeiten, sowohl zum Einbeißen der Rippen als zum Einrollen des Blattes befähigt ist. Wir konstatieren etwas ganz Ähnliches bei den Arbeitern der Ameisen, auch da, wo sie nicht morphologisch in Arbeiter und Soldaten differenziert sind. Man spricht dort von einem psychischen Polymorphismus. Ganz genau dasselbe haben wir bei den Raupen der Fliedermotte. Auch hier haben wir eine Vielgestaltigkeit des Handelns, die mit keiner morphologischen Differenzierung im Zusammenhang steht. Sie wird erklärbar durch die Elastizität des durch die Sinneseindrücke affizierten Begehrungsvermögens.

Ich bin dem Leser hier noch ein Beispiel schuldig, das zeigen soll, daß die Fliedermottenraupe bei Leibe nicht etwa bewußt und mit intelligenter Ueberlegung handelt.

Am 7. Juni 1917 versetzte ich zwei Raupen von 4 mm Länge aus einer jungen Rolle von draußen auf dasselbe eingetopfte Fliedersträuchlein, auf dem die einsame Raupe vom 5. Juni 1917 allein ihre Rolle fertiggebracht hatte. Ich bemerke, daß ich inzwischen diese Rolle vom 5. Juni zur Untersuchung vollständig wieder entrollt hatte, so daß sie als flaches Blatt mit den 17 Kerben vor mir lag. Eines der am 7. Juni auf das Sträuchlein versetzten Räuplein kommt nun auf seiner Wanderung auf dieses von mir entrollte Blatt, läuft die Mittelrippe entlang und frißt sie dicht neben den schon vorhandenen 17 Kerben an verschiedenen Stellen nochmals durch, um dann nachher an die Wickelung der Spitze zu gehen.

Da muß ich unwillkürlich an den *Bombus terrestris* und die Lerchenspornblüte (*Corydalis cava*) denken¹. Jene Hummel entnimmt bekanntlich der Blüte den Nektar, indem sie Löcher

¹ Stäger Rob., „Erlebnisse mit Insekten.“ pag. 88 ff.

in den Sporn beißt. Aber keine benützt das Loch der Vorgängerinnen. Jede macht ihr eigenes und kämen zehn Hummeln hinter einander angefliegen. Daher sieht manchmal so ein Sporn von *Corydalis cava* aus wie eine Flöte mit lauter Löchern, die in einer Linie gruppiert sind.

Was bei den Tieren oftmals wie eine intelligente, wohlüberlegte Handlung aussieht, ist nichts anderes, als die reflexartig erfolgende Reaktion auf bestimmte Reize hin (Instinkt im engern Sinne) oder eine auf Grund von Sinneswahrnehmungen und Lernvermögen erfolgende Alteration des Handelns (Instinkt im erweiterten Sinn). Im erstern Fall handelt es sich um Ererbtes, im letztern Fall um Erworbenes. Daß das im individuellen Leben Erworbene nicht gleichzeitig fixiertes Ererbtes sein kann, geht ohne Weiteres aus der Tatsache hervor, daß manche Situation, der sich das Tier gewachsen zeigt, vielleicht nur ein einziges Mal in seinem Leben eintritt.

Wenn also meine Fliedermottenraupe vom 7. Juni 1917 eine bereits gekerbte Mittelrippe zum Ueberfluß nochmals einkerbt, so leistet sie sich dieses „Vergnügen“ auf Grund eines erblich fixierten Triebes hin, und in gleichen Bahnen bewegt sich *Bombus terrestris*, wenn er den schon eröffneten *Corydalis*-Sporn nochmals anbeißt. Wenn aber die Fliedermottenraupe in gänzlicher Abweichung ihrer bisherigen Gewohnheit auf dem Versuchsblatt ein Versteck aus Spinnfäden webt, oder statt Rollen zu bilden, die Gelegenheit zweier vom Regen aufeinandergepreßten Blätter benützt, so ist ein solches Verhalten schon eher als eine Instinkthandlung im erweiterten Sinn aufzufassen, die sich auf das Vermögen einer raschen Verwertung von Sinneswahrnehmungen (Erfahrung) stützt.

Was die Arbeitsteilung bei unseren in Frage stehenden Raupen betrifft, so ist sie meines Erachtens auf erblich fixierte Triebe zurückzuführen. Jedes Individuum ist Spinnerin und Rippenbeißerin; es kommt nur darauf an, ob der Reiz der Blattspitze oder der der Blattrippe es zu dieser oder jener Handlung antreibt.

Eine Erscheinung im Leben der *Xanthospilapteryx*-Raupen haben wir hier noch nicht näher betrachtet: die plötzliche Instinktänderung innerhalb des normalen Ablaufs ihrer Entwicklung. Zuerst minieren die Raupen das Blatt; auf's Mal verlassen sie es, wandern auf ein anderes und rollen es auf, um seine Unterseite zu benagen; zwei ganz heterogene Tätigkeiten. Aber sie vollziehen sich regelmäßig mit der Bestimmtheit und Sicherheit eines Mechanismus. Ohne Zweifel haben wir es hier mit ererbten, durch Millionen von Generationen erstarrten „Trieben“

zu tun, die viel leichter als die psychischen Variationen oder Modifikationen zu erklären sind.

Viele Schmetterlingsarten sind bekannt, welche im Raupenstadium in Gesellschaft leben und gemeinsam ein Nest bauen, wie schon früher bemerkt worden ist; aber eine derartige Verteilung der Arbeit, wie wir sie bei *Xanthospilapteryx* nachweisen konnten, ist bisher nicht beobachtet worden. Auch J. H. Fabre¹ weiß trotz seines minutiösen Studiums des Kiefernprozessionsspinners (*Thaumtopoea pityocampa*) nichts von einer Arbeitsteilung zu berichten. Um so mehr sind wir berechtigt, von subsozialen Instinkten der Fliedermotte zu sprechen. Denn innerhalb des Lebens in einer Gesellschaft bedeutet entschieden die Spezialisierung der Arbeit eine höhere Stufe auf der Leiter zur eigentlichen Staatenbildung, wie wir sie einerseits bei den tief im System stehenden Termiten und anderseits bei den hochstehenden Hymenopteren haben.

Es ist aber auch denkbar, daß die gesellig lebenden Schmetterlinge, Blattwespen, Fliegen etc. bisher nicht so genau auf Anklänge an das Genossenschaftsleben untersucht wurden, wie es in der vorstehenden Arbeit in Bezug auf die Fliedermotte geschehen ist. Jedenfalls bieten diese niederen Insekten sowohl in biolog.-ökologischer als psychologischer Hinsicht noch viel des Interessanten und es wäre zu wünschen, daß ein Teil der großen Aufmerksamkeit, die fast zu einseitig den Hymenopteren gewidmet wird, auch auf andere Ordnungen des großen Insektenreiches sich richten würde.

Endlich sei mir noch gestattet, verschiedenen Herren, die mich durch Literaturangaben unterstützt haben, den verbindlichsten Dank auszusprechen, nämlich den Herren Dr. Th. Steck, Oberbibliothekar an der Stadtbibliothek in Bern, J. Müller-Rutz, St. Gallen, Prof. Dr. O. Schneider-Orelli an der Eidgenöss. techn. Hochschule in Zürich und Dr. Ivar Trägårdh an der Statens Skogsförsöksanstalt in Experimentalfältet (Schweden).

Bern, 11. März 1922.

oo

Literaturverzeichnis.

1. Amyot M., „Histoire de la Teigne syringelle.“ (*Tinea syringella* Fabr.) Annales de la soc. entom. de France. 4. Sér., Tome 4. Paris 1864.
2. Bail Th., „Ueber Pflanzenmißbildungen und ihre Ursachen.“ 30. Bericht des westpreuß. Bot. Zool. Ver., Danzig 1908.
3. Brehm's Tierleben. Insektenband. 1915.

¹ J. H. Fabre, „Souvenirs entomologiques“ in der deutschen Uebersetzung des Kosmos. „Bilder aus der Insektenwelt.“ III. Reihe, pag. 22 ff.

4. Buttel-Reepen, „Leben und Wesen der Bienen.“ Braunschweig 1915.
5. Escherich K., „Die Ameise.“ Braunschweig 1917.
6. Fabre J. H., „Souvenirs entomologiques.“ Uebers. des Franck'schen Verlags, Stuttgart 3. Reihe.
7. Frey H., „Die Tineen der Schweiz.“ Zürich 1956.
8. Fulmek Leopold, „Zur Kenntnis schädlicher Schmetterlingsraupen.“ „Die Raupen der Fliedermotte.“ Zeitschr. f. d. Landwirtsch. Versuchswesen in Oesterreich. XIII. Jahrg., Heft 12. Wien 1910.
9. Heeger Ernst, „Beitrag z. Naturgeschichte der Insekten“. Sitz.-Ber. der Math.-naturwiss. Klasse d. k. Akademie der Wiss. 10. Bd., Wien 1853.
10. Hesse u. Doflein, „Tierbau und Tierleben“. Bd. II.
11. Kaltenbach J. H. „Die Pflanzenfeinde aus der Klasse der Insekten.“ Stuttgart 1874.
12. Peckham G. u. E., „Instinkt und Gewohnheiten der solitären Wespen.“ Berlin 1904.
13. Peñzig O., „Pflanzenteratologie.“ Bd. II, S. 145 und 146.
14. Reuter O. M. „Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten.“ Berlin 1913.
15. Sorauer, „Handbuch der Pflanzenkrankheiten.“ Bd. III. (Reh.).
16. Stäger Rob. „Einige Beobachtungen an der Made von *Anthomyia rumicis* Bouché.“ In: *Societas entomologica*. Jahrg. 33, No. 3, pag. 9—10 u. No. 4, pag. 15—16.
- 17 — „Variation des Schlüpfens bei *Apanteles octonarius* Rtzb (?)“. In: *Zeitschr. f. wissensch. Ins.-Biol.*, Heft 11/12. 1915.
18. — „Erlebnisse mit Insekten.“ Rascher & Co. 1919.
19. Trägårdh Ivar, „Syrénmalen“. Centralanstalten för Jordbruksförsök. Flygblad No. 30. Entomologiska afdelningen No. 9. Uppsala 1911.
20. — „Contributions towards the Comparative Morphology of the Lepidopterous Leaf-Miners.“ *Arkiv för Zoologi*. Bd. 8, No. 9. Uppsala 1913.
21. — „Bladmineraer.“ *Meddelande* Nr. 91 från Centralanstalten för försöksväsendet på jordbruksområdet. Entomologiskavdelingen. No. 16. Uppsala 1914.
22. Wasmann Erich, „Der Trichterwickler. Eine naturwissenschaftliche Studie über den Tierinstinkt.“ Münster i. W. 1884.

