

**Zeitschrift:** Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft =  
Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della  
Società Elvetica di Scienze Naturali

**Herausgeber:** Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

**Band:** 88 (1905)

**Artikel:** Die Resultate dreissigjähriger Experimente mit Bezug auf Artenbildung  
u. Umgestaltung in der Tierwelt

**Autor:** Standfuss, M.

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-90133>

#### **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:** 13.01.2026

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

# Die Resultate dreissigjähriger Experimente mit Bezug auf Artenbildung u. Umgestaltung in der Tierwelt.

Zur Orientierung über die Hauptergebnisse dieser Experimente wurden gegen tausend von dem Vortragenden gezüchteter Falter, sowie eine grössere Anzahl farbiger von Herrn Kunstmaler L. Schröter in Zürich ausgeführter Abbildungen vorgelegt.

Von Prof. Dr. M. STANDFUSS.

Für die Frage: *sind zwei einander nahestehende Pflanzen- oder Tierformen getrennte, distincte Arten oder nicht?* kann aus der äusseren Gestaltung dieser Formen, aus ihren morphologischen Unterschieden, im allgemeinen wenigstens, eine endgültige Beantwortung nicht abgeleitet werden.

Man denke einerseits an die Erscheinung des Generationswechsels bei gewissen Pflanzen- und Tierformen, an eine Anzahl Fälle des sogenannten Saisondimorphismus, ja sogar als Aberrationen finden sich so stark verschiedene Formen im Rahmen einer und derselben Art vereinigt, daß wir, ohne genaue Kenntnis der Wirklichkeit, sicher spezifisch getrennte Typen vor uns zu haben meinen würden.

Man denke andererseits an die nicht seltene Tatsache, daß verwandte Pflanzen- und Tierformen, ja ganze Reihen von Formen nach ihrer äusseren Erscheinung auch bei großer Sorgfalt in sicher umgrenzte Arten nicht geschieden werden können, während wir gewisse Anhaltspunkte haben, häufig die Biologie dieser Formen betreffend, welche es überaus wahrscheinlich machen, daß es sich in diesen Formen in Wirklichkeit um getrennte Arten handelt.

*Das ausschlaggebende Merkmal, das Fundamentalmerkmal, für die endgültige Entscheidung jener Frage ist vielmehr ein physiologisches. Es kommt darauf an, ob die geschlechtsreifen Stadien der vorliegenden Tier- oder Pflanzenformen mit einander gepaart eine dauernde, eine erdgeschichtlich erhaltungsfähige Brut zu zeugen vermögen, oder nicht.*

*Im ersten Falle gehören sie in den Rahmen derselben Art, im letzteren aber nicht.*

Unter ihren morphologischen Charakteren besitzt wohl jede Art auch solche von specifischem Werte, d. h. solche, auf Grund deren sie stets von den nächstverwandten Arten unterschieden werden kann. Allein es gibt kein körperliches Merkmal, welches in der gesamten Welt der Organismen von specifischem Werte wäre. Dieselben morphologischen Eigentümlichkeiten, welche sich bei gewissen Organismen für die Unterscheidung verwandter Arten als durchaus brauchbar und zuverlässig zeigen, erweisen sich bei anderen Organismen für die Lösung der gleichen Frage als nicht stichhaltig, ja vollkommen wertlos.

Es bleibt nichts anderes übrig, als in jedem Falle zu prüfen, welche körperlichen Eigenschaften sich für die gerade untersuchten Arten als specifische herausstellen.

Immerhin werden körperliche Merkmale fast durchweg die unsere Auffassung in der Frage der Artunterscheidung bestimmenden Charaktere sein müssen, weil das Experimentum crucis der Kontrolle durch Hybridation in den seltensten Fällen angewendet werden kann.

Es werden aus der Tierwelt (gewisse Salmoniden und Leporiden etc.) wie aus der Pflanzenwelt (einige Kompositen, Gramineen etc.) einzelne Ausnahmen von jenem Fundamentalgesetz genannt, in denen sicher distincte Arten eine fortpflanzungsfähige Bastardbrut mit einander zeugen sollen. *Gesetzt, es handelt sich in diesen Mischlingen um wirklich*

dauernd erhaltungsfähige Individuengruppen, so können diese sehr vereinzelten Ausnahmen doch den prinzipiellen Wert jenes physiologischen Merkmals „der Art“ — denn es gilt nicht nur für diese oder jene Art, sondern für „die Art“ schlechthin — nicht beeinträchtigen.

Bezüglich der gesamten Pflanzen- und Tierwelt, einschließlich derjenigen Organismen, welche sich, soweit unsere Kenntnis derselben heutzutage reicht, nur ungeschlechtlich vermehren, kann gesagt werden, daß nahestehende Formen dann distincten Arten angehören, wenn der eine Typus den andern nicht direkt hervorzubringen vermag.

Der Sprechende hat sich über die Zuverlässigkeit des genannten Fundamentalmerkmals der Art und damit eng verknüpfte Dinge auf Grund eigener dreißigjähriger Experimente mit Lepidopteren zu vergewissern versucht.

Im ganzen wurden seit 1873 für diese Kreuzungsexperimente 55,600 Individuen von über dreißig Arten verbraucht. Das Ergebnis derselben war folgendes:

Wurden Arten gekreuzt, welche verschiedenen Familien angehörten ( Phragmatobia fuliginosa L. ♂ ;  
Saturnia pavonia L. ♀ ;  
Endromis versicolora L. ♂ ),  
Aglia tau L. ♀ ),

so erwiesen sich die nach der Paarung abgelegten Eier stets als vollkommen unbefruchtet.

Auch die Kreuzung von Arten aus verschiedenen Gattungen ( Aglia tau L. ♂ Saturnia pavonia L. ♀ und umgekehrt ;  
Saturnia pavonia L. ♂ Actias luna L. ♀ ) etc. etc.

lieferte im allgemeinen keine Brut.

*Saturnia pavonia* L. ♂ (Zürich) und *Graëllsia isabellae* Graëlls ♀ (Castilien, Arragonien) gepaart zeugten 1—7% Räupchen (cfr. Standfuß; Handb. 1896 p. 99—100; Taf. III. Fig. 6. Auch Exper. zoolog. Studien 1898 aus Neue Denkschr. d. allgem. schweizer. Gesellsch. f. d. gesamt. Naturw. p. 47).

*Im günstigsten Falle glückte es, dieselben bis nach der zweiten Häutung zu erziehen, dann starben sie ab.*

*Ganz neuerdings gelang es dann endlich auch, Bastardbrut, welche aus der Kreuzung zweier, verschiedenen Gattungen angehörender Arten hervoring, bis zur Imaginalform zu erziehen, nämlich von *Dilina tiliae* L. ♂ und *Smerinthus ocellata* L. ♀. Es wurden im ganzen rund 5000 Individuen der beiden Grundarten zusammen für dieses Experiment verbraucht, welche nur 20 wohlentwickelte Exemplare des Gattungsbastards ergaben, ohne Ausnahme männliche Individuen.*

*Aus Kreuzungen von Arten gleicher Gattung resultierte bei umfassend ausgeführtem Experiment meist Brut.*

Zwei von diesen Kreuzungen

(*Smerinthus*  $\frac{\text{populi L. } \sigma}{\text{ocellata L. } \varphi}$ ; *Malacosoma*  $\frac{\text{neustria L. } \sigma}{\text{franconica Esp. } \varphi}$ ) lieferten nur männliche Individuen, zwei andere

(*Malacosoma*  $\frac{\text{franconica Esp. } \sigma}{\text{castrensis var. veneta Stdfs. } \varphi}$ ;  
 $\frac{\text{neustria L. } \sigma}{\text{castrens. var. veneta Stdfs. } \varphi}$ )

nur weibliche, sexuell verkümmerte Falter.

Drei weitere Hybridationen

(*Smerinthus*  $\frac{\text{ocellata L. } \sigma}{\text{populi L. } \varphi}$ ;  $\frac{\text{ocellata var. atlantica Aust. } \sigma}{\text{populi L. } \varphi}$ ;  
*Pygaera*  $\frac{\text{anachoreta F. } \sigma}{\text{curtula L. } \varphi}$ )

wiesen als Nachkommen viele männliche und sehr wenige weibliche Imagines auf, letztere stets von so kümmerlichem Gesamtgepräge, daß sie wohl sicher nicht fortpflanzungsfähig waren.

Zwei fernere Kreuzungen

(*Saturnia pavonia* L. ♂;  
*spini* Schiff. ♀; *pavonia* L. ♂;  
*pyri* Schiff. ♀)

brachten männliche und weibliche Individuen in normaler Verhältniszahl hervor, aber die Ovarien des einen Mischlings enthielten niemals auch nur Eikeime, die des andern

(*Sat.* *pavonia* L. ♂;  
*spini* Schiff. ♀)

wiesen öfter in geringer Zahl verkümmerte und mißgebildete Eier auf, welche indes, wie viele Versuche bewiesen, sich in keinem einzigen Falle als entwicklungs-fähig zeigten.

*Bei diesen zehn verschiedenen Bastardformen war also eine Fortpflanzung derselben in sich vollkommen unmöglich und ausgeschlossen.*

Schließlich wurden doch aber auch bei diesen Experimenten sechs weitere verschiedene Blendlinge

(*Zygaena trifolii* L. ♂;  
*filipendulae* L. ♀; *Drepana curvatula* Bkh. ♂;  
*falcataria* L. ♂;  
*curvatula* Bkh. ♀; *Pygaera pigra* Hfn. ♂;  
*curtula* L. ♂;  
*pigra* Hfn. ♀; *curtula* L. ♂;  
*anachoreta* F. ♀)

erzogen, bei denen männliche und weibliche Individuen nicht nur der Zahl nach — die letzte Kreuzung, bei der nur sehr wenige Weibchen auftraten, ausgenommen — in normalem Verhältnis erschienen, sondern bei denen die Weibchen auch eine große, hinter dem regulären Eierquantum der Grundarten teilweise kaum zurückstehende Eiermenge in ihren Ovarien enthielten.

Bei drei von diesen sechs verschiedenen Bastarden  
(*Drepana*  $\frac{\text{curvatula Bkh. } \sigma}{\text{falcataria L. } \varphi}$ ; *Pygaera*  $\frac{\text{pigra Hfn. } \sigma}{\text{curtula L. } \varphi}$ ;  
 $\frac{\text{curtula L. } \sigma}{\text{pigra Hfn. } \varphi}$ )

konnte eine Paarung der Bastarde in sich in einer ganzen Anzahl von Fällen herbeigeführt werden. Die Weibchen legten darauf zumeist zahlreiche, anscheinend ganz normal gebildete Eier ab, allein von diesen Eiern schlüpften in den günstigsten Fällen nur 5—11% an Räupchen aus, und eine Aufzucht derselben glückte in keinem einzigen Falle. Die Räupchen gingen sämtlich bald wieder zu Grunde, offenbar gebrach es ihnen an genügender Lebensenergie.

*Fassen wir die aus diesen langjährigen Versuchen bezüglich der verfolgten Fragen sich ergebenden Tatsachen kurz zusammen, so wäre etwa zu sagen:*

*Wir haben da eine ganze Stufenleiter der inneren Wahlverwandtschaft, der physiologischen Affinität zwischen den experimentell controllierten Artenpaaren feststellen können.*

*Zunächst fanden wir solche, die sich wohl zur Kreuzung bringen lassen, ohne indes irgendwie fähig zu sein, Nachkommenschaft mit einander zu zeugen.*

*Weiter zeigten sich Verwandtschaftsverhältnisse, denen zwar hybride Brut, aber anscheinend keine recht lebensfähige Brut entsprang. Es starb dieselbe stets jung, oder doch vor Erreichung der halben Größe wieder ab.*

*Ferner eruierten wir dann mancherlei Stufen einer sich mehr und mehr steigernden physiologischen Affinität zwischen den verschiedenen daraufhin controllierten Artenpaaren bis hinab:*

*schliesslich zur Erzeugung von, wenn auch nicht in hohem Grade, so doch tatsächlich in sich fortpflanzungsfähigen, bruterzeugenden Mischlingsformen.*

*Indes es war diese Brut der Blendlinge niemals so weit lebensfähig, daß eine Aufzucht derselben möglich gewesen wäre.*

*Das Schlußresultat einer dreißigjährigen mühevollen Arbeit lautet mithin:*

**Es war in keinem einzigen Falle möglich, aus der Kreuzung genuiner, der Natur direkt entnommener Arten eine in sich irgendwie erhaltungsfähige Mischlingsform zu erziehen.**

Indes damit war offenbar die vorliegende Frage nicht bis zu ihrem Ende durchgeführt. Stellten auch alle die gezüchteten primären Bastarde keine in sich erhaltungsfähige Formen dar, so waren ja vielleicht mit ihnen durch Paarungen in anderer Richtung secundäre oder tertiäre Hybriden erreichbar, welche möglicher Weise erdgeschichtlich erhaltungsfähige Formen darstellten?

*Auch in dieser Richtung wurden sehr umfassende, vielfach äußerst anstrengende und zeitraubende Experimente vorgenommen.*

**Das am consequentesten mit *Saturnia spini* Schiff. *pavonia* L. und *pyri* Schiff. durchgeführte beanspruchte allein 14 Jahre und lieferte sieben verschiedene sekundäre und tertiäre Hybridformen.**

*Allein auch bei diesen Experimenten, mochten nun die primären Hybriden durch sogenannte Anpaarung mit ihren Grundarten*

Saturnia  $\left( \frac{\text{pavonia L. } \sigma}{\text{spini Schiff. } \varphi} \right) \sigma$   $\left( \frac{\text{pavonia L. } \sigma}{\text{spini Schiff. } \varphi} \right) \sigma$   
 $\frac{\text{spini Schiff. } \varphi}{\text{pavonia L. } \varphi};$   $\frac{\text{pavonia L. } \varphi}{\text{pavonia L. } \varphi};$   
$$\left( \frac{\left( \frac{\text{pavonia L. } \sigma}{\text{pyri Schiff. } \varphi} \right) \sigma}{\text{pavonia L. } \varphi} \right) \sigma$$
$$\frac{\text{pavonia L. } \varphi}{\text{pavonia L. } \varphi};$$

$$\left( \frac{(\text{pavonia L. } \sigma)}{(\text{pyri Schiff. } \varphi)} \right) \sigma \quad \left( \frac{(\text{pavonia L. } \sigma)}{(\text{pyri Schiff. } \varphi)} \right) \sigma$$

$$\frac{\text{pavonia L. } \varphi}{\text{pyri Schiff. } \varphi};$$

$$\text{Pygaera} \left( \frac{(\text{anachoreta F. } \sigma)}{(\text{curtula L. } \varphi)} \right) \sigma \quad \left( \frac{(\text{curtula L. } \sigma)}{(\text{anachoreta F. } \varphi)} \right) \sigma$$

$$\frac{\text{curtula L. } \varphi}{\text{anachoreta F. } \varphi};$$

$$\left( \left( \frac{(\text{curtula L. } \sigma)}{(\text{anachoreta F. } \varphi)} \right) \sigma \right) \sigma$$

$$\frac{\text{anachoreta F. } \varphi}{\text{anachoreta F. } \varphi};$$

$$\text{Drepana} \left( \frac{\text{curvatula Bkh. } \sigma}{(\text{curvatula Bkh. } \sigma)} \right) \varphi$$

$$\frac{\text{curvatula Bkh. } \varphi}{\text{falcata L. } \varphi}$$

oder durch Kreuzung mit einer dritten Art

$$\text{Saturnia} \left( \frac{(\text{pavonia L. } \sigma)}{(\text{spini Schiff. } \varphi)} \right) \sigma$$

$$\frac{\text{spini Schiff. } \varphi}{\text{pyri Schiff. } \varphi}$$

combiniert werden, oder mochten endlich abgeleitete Bastarde mit einander gepaart werden,

$$\text{Saturnia} \left( \left( \frac{(\text{pavonia L. } \sigma)}{(\text{spini Schiff. } \varphi)} \right) \sigma \right) \sigma$$

$$\frac{\text{pavonia L. } \varphi}{\text{pavonia L. } \varphi};$$

$$\text{Saturnia} \left( \left( \frac{(\text{pavonia L. } \sigma)}{(\text{spini Schiff. } \varphi)} \right) \sigma \right) \varphi$$

$$\frac{\text{pavonia L. } \varphi}{\text{pavonia L. } \varphi}$$

$$\text{Drepana} \left( \frac{\left( \frac{\text{curvatula Bkh. } \sigma}{(\text{curvatula Bkh. } \sigma)} \right) \varphi}{(\text{falcata L. } \varphi)} \right) \sigma$$

$$\left( \frac{\text{curvatula Bkh. } \sigma}{(\text{curvatula Bkh. } \sigma)} \right) \varphi$$

$$\frac{\text{curvatula Bkh. } \varphi}{(\text{curvatula Bkh. } \sigma)} \quad \left( \frac{\text{curvatula Bkh. } \sigma}{(\text{curvatula Bkh. } \sigma)} \right) \varphi$$

$$\frac{\text{falcata L. } \varphi}{(\text{curvatula Bkh. } \sigma)}$$

niemals gelang es, einen in sich erhaltungsfähigen Typus zu erreichen.

*Auf die Spitze getrieben endeten die Experimente stets als Ergebnis mit einigen wenigen Männchen.*

Allein „*Natura non facit saltus.*“ Wo waren wohl die weiteren Sprossen der Leiter nach unten zu noch größerer physiologischer Affinität als sie jene sechs vorgenannten, der Natur direkt entnommenen Artenpaare bei der Kreuzung aufgewiesen hatten, zu suchen?

*Wo liegen die Anfänge der Divergenz zur Herausgestaltung neuer Species?*

Es schienen *drei verschiedene Formengruppen* zur experimentellen Controlle nach dieser Richtung hin ins Auge gefaßt werden zu müssen:

1. *Kleine, schwankende, scheinbar spontan unter der Art auftretende Neubildungen, individuell fluctuierende Variationen unbekannten Ursprungs, wie wir sie vielleicht bezeichnen können.*

2. *Constant auftretende Neubildungen von meist charakteristischem Gepräge, im allgemeinen wohl sich deckend mit den durch die Arbeiten von De Vries, Correns, A. Lang, Bateson, Davenport etc. etc. und die wieder aufgefundenen Mendelschen Arbeiten unter dem Namen „Mutationen“ neuerdings ganz allgemein bekannt gewordenen Formen.*

3. *Die Lokalrassen, die klimatischen Varietäten.*

An die sub 1. genannten Formen bin ich erst in den letzten Jahren mit Zuchtexperimenten fleißiger herangetreten. Zumal controllierte ich gewisse Neubildungen des Lindenschwärmer (Dilina tiliae L.) mit schwindender oder sich verbreiternder Mittelbinde der Vorderflügel, welche mit der Normalform gepaart wurden. Diese Neubildungen erloschen bei den Experimenten unter der Nachkommenschaft ganz oder doch fast ganz wieder dadurch, daß sie bei einer nur sehr geringen Zahl der Nachkommen wieder

erscheinen, und auch nur bei einer geringen Zahl in einem Übergang zur Hauptform auftreten.

*Es dürfte den in diese 1. Kategorie gehörenden Formen nur dann eine Bedeutung als artbildende Factoren zukommen, wenn ihr spontaner Charakter ein scheinbarer ist; sie vielmehr in Wirklichkeit durch eine wiederkehrende Einwirkung der Außenwelt hervorgerufen, dadurch festgehalten und allmählich gesteigert werden.*

*Auf die 2. Gruppe, welche jetzt als „Mutationen“ — denn als solche möchte ich auf Grund der gewonnenen Resultate die hier gedachten Formen auffassen — ein großes aktuelles Interesse gewonnen haben, stieß ich zuerst; bereits im Jahre 1876.* Es handelte sich damals um ein Zuchtexperiment, mit *Boarmia repandata* L., welche mit ihrer constanten Aberration ab. *conversaria* Hb. gepaart wurde. Von 1885 ab zog ich dann auch Brut aus der Paarung von *Aglia tau* L. mit ab. *lugens* Stdfs, sowie von *Lymantria monacha* L. mit ab. *eremita* O.

*Mit der Gattung Aglia wurden die Experimente neun Jahre nach einander durchgeführt.*

*Die Nachkommenschaft zerfiel bei allen drei Arten stets scharf geschieden wieder in die Normalform und in die Mutation (Aberratio), von einem einmaligen, eigenartigen Ergebnis bei *Lymantria monacha* L. abgesehen (cfr. Standfuß; Handbuch 1896 p. 308).*

*Ein constantes Verhältnis zwischen der nach der gegenwärtig üblichen Benennung dominierenden und recessiven Form habe ich bei jenen Zuchten nicht gefunden, obwohl einige derselben sehr hohe Prozente an wohlentwickelten Faltern lieferten.*

*Die von vorn herein hier stets sich zeigende reinliche Scheidung zwischen den verschiedenen Formen, der constant sich erhaltende Abstand zwischen Mutation und Normalform oder Mutation und Mutation, hat De Vries und seine*

*Nachfolger dazu geführt, in diesen Mutationen elementare Arten, oder wie wir dafür wohl auch sagen können, beginnende, noch unfertige Arten zu sehen, also gerade das, was wir suchten.*

*Indes eben der Umstand, daß die Mutationen ein ganz anderes Bild der Vererbung aufweisen, nämlich ein vollkommenes Fehlen von Zwischenformen, während Art mit Art gekreuzt stets Übergangsserien zwischen den zeugenden Species, in ihrer morphologischen Erscheinung pendelnde Formen ergeben, muß uns daran zweifeln lassen, daß wir in den Mutationen tatsächlich elementare Arten vor uns haben.*

Man könnte diesem Einwurf entgegenhalten, daß der Unterschied von Art zu Art natürlich nicht als eine Einheit, sondern als eine Summe von vielen Summanden zu fassen sei, von denen jeder durch Mutation entstanden gedacht werden könne. Bei dem einen Bastarde wären dann gewisse dieser Summanden (Mutationen) als auftretend, andere als ausgeblieben zu betrachten, bei einem weiteren Bastarde aus gleicher Kreuzung wären wieder andere Mutationen (Summanden) dominant oder recessiv geworden.

Selbst diese Auffassung als richtig vorausgesetzt, was sie indes wohl nicht ist, so ist doch zu antworten, daß oft genug ein kleines, artunterscheidendes Merkmal, welches jener Auffassung entsprechend nur als *ein* Summand zu denken ist, bei den verschiedenen Bastarden einer Brut in verschiedenem Grade vorhanden ist, nicht aber, wie es das Wesen der Mutation fordert, bei dem einen fehlt und bei dem andern voll ausgesprochen vorliegt. Kurz von dieser Anschauungsweise her dürfte die Mutationstheorie eine haltbare Stütze nicht gewinnen können.

*Weiter wäre zu sagen, daß in der ganz besonders artenreichen Insektenwelt Mutationen, das heißt in constantem Abstande von etwelchen Formen der Art auftretende*

Abweichungen, durchaus *keine Seltenheiten sind*. Ganz neuerdings habe ich solche in Anzahl bei gewissen Schwärmerarten (braunrote Formen von *Dilina tiliae* L. und *Smerinthus austauti* Obr.) erzogen. *Allein es wird von allen diesen Mutationen nicht eine genannt werden können, für welche die Herausgestaltung zu einer distincten Art auch nur mit einem höheren Grade von Wahrscheinlichkeit dürfte vorausgesagt werden können.*

*Wohl mag mit der Artbildung die Herausgestaltung von Mutationen nicht selten zusammenhängen, nicht aber dürften umgekehrt die Mutationen sich zu Arten herausgestalten.*

Als *Mutationen* werden dann auch eine sehr große Anzahl nur in *einem* Geschlecht bei einer ganzen Reihe von Arten an gleichem Orte des Vorkommens *auftretender Formen angesehen werden müssen*. Man spricht dann von einem *Dimorphismus*, *bisweilen sogar Trimorphismus* des männlichen oder weiblichen Geschlechtes dieser Arten. Zumal in den Gattungen *Papilio*, *Colias* ist diese Erscheinung eine häufige. Sehr oft finden sich in solchen Fällen bei verwandten Arten ganz analoge Mutationen oder sogar analoge Reihen von Mutationen.

Wie soll in diesen Fällen die Herausgestaltung neuer Arten erfolgen? Soll jede der Mutationen schließlich zur distincten Art werden und so zwei Artenreihen neben einander entstehen, von denen sich je ein Paar äußerlich in hohem Grade entspricht?

---

*Anmerkung.* Ich stehe auf Grund meiner Experimente und langjähriger Beobachtung der lebenden Tierwelt bezüglich meiner Auffassung der Mutationen im wesentlichen durchaus auf dem Standpunkte von Kollege L. Plate (Berlin), wie er diesen in kurzen, klaren Ausführungen in seiner Arbeit „Die Mutationstheorie im Lichte zoologischer Tatsachen“ (erschienen in dem Bericht über den sechsten internat zoolog. Kongreß in Bern 1904) niedergelegt hat.

Dafür gibt es doch wohl keine Beispiele in der Natur?

Es sei endlich die Bemerkung nicht unterlassen, daß es mir bisher nie möglich gewesen ist, eine physiologische Divergenz zwischen Mutation und Normalform bei den Zuchtexperimenten zu beobachten. Weder versagten jemals Eier, noch erwies sich die Brut weniger fortpflanzungsfähig als die zeugenden Typen.

Wären dergleichen physiologische Divergenzen zu konstatieren, dann läge die Sache bei den betreffenden Mutationen allerdings anders.

Die 3. zu prüfende Gruppe waren die Lokalrassen. Im Laufe der Jahre wurde eine große Menge Brut aus Paarungen von Arten, deren männliche und weibliche Individuen teilweise von weit getrennten Örtlichkeiten stammten [Dilina tiliae L. ♂♂ von Zürich — ♀♀ von Wien, Breslau, Berlin; Saturnia pavonia L. ♂♂ von Zürich — ♀♀ von Zara (Dalmatien), Monterotondo (Rom), Neapel; Epicnaptera ilicifolia L. ♂ von Bolkenhein (Schlesien) — ♀ von Riga etc. etc.] meist zur Verwendung bei den Hybridisations-Experimenten von mir erzogen.

Stets wiesen diese Lokalrassen bei den betreffenden Arten geringere oder deutlichere morphologische Unterschiede auf. Die erhaltenen Mischlingsbruten bildeten regelmäßig eine individuell zwischen jenen Ursprungsrassen pendelnde Zwischenserie.

Eine physiologische Divergenz, welche bei der Zeugung zum Austrag gekommen wäre, habe ich in den vorgenannten Züchtungen nicht beobachtet. Weder schienen mir Eier aus den vorgenommenen Rassenpaarungen sich nicht entwickelt zu haben, noch zeigte sich der Rassenmischling greifbar weniger fruchtbar als die Ursprungsförmen. Lagen solche Divergenzen dennoch in Wirklichkeit vor, so müssen sie sehr geringgradige gewesen und mir dadurch entgangen sein.

Anders stellte sich das Ergebnis aus der Paarung zwischen *Spilosoma rustica* Hb. (Bergell, Calabrien, Rumaenien etc.) und ihrer Lokalrasse *Spilosoma rustica* var. *mendica* Cl. (Nordhang der Alpen, Frankreich, Deutschland etc.) Hier zeigte die Mischlingsbrut in ihrer äuferen Erscheinung ein gleiches individuelles Schwanken zwischen den beiden elterlichen Lokalrasse, und aus der Paarung zwischen *Spil. rustica* Männchen und *rustica* var. *mendica* Weibchen schlüpfen wie bei jenen vorgenannten Rassenmischlingen alle Eier aus. Hingegen ergab bei der umgekehrten Paarung, also der zwischen *Spilos. rustica* var. *mendica* Männchen und *rustica* Weibchen, ein individuell stark schwankender Prozentsatz der nach der Paarung abgelegten Eier keine Räupchen (cfr. Standfuß; Handbuch 1896 p. 223—226) und die aus beiden Kreuzungen nachmals aufgezogene Brut war geringer an Zahl und erwies sich weniger fruchtbar als die beiden Ursprungsformen. Im allgemeinen entsprechende Verhältnisse wies die Paarung zwischen *Callimorpha dominula* L. (Nordhang der Alpen, Frankreich, Deutschland etc.) mit ihrer Lokalrasse *Callimorpha dominula* var. *persona* Hb. (Toscana, Calabrien) auf (cfr. Standfuß; Handbuch 1896 p. 220—222). Bei diesen Callimorphen konnte ferner auch durch Experiment nachgewiesen werden, daß der Duft, den die weiblichen Individuen zum Anlocken und Stimulieren der Copulationslust der männlichen hervorbringen, bei den beiden Rassen in sichtlicher Divergenz begriffen ist (cfr. Standfuß; Handbuch 1896 p. 107.)

Diese Dinge alle werden doch wohl richtig so gedeutet, daß bei diesen *Spilosoma*- und *Callimorpha*-Formen gewisse Schritte des Herausgestaltungsprozesses neuer Arten zu unserer Beobachtung gelangen.

Wir haben in *Spilosoma rustica* var. *mendica* Cl. und *Callimorpha dominula* var. *persona* Hb. — denn diese

beiden Rassen sind als die erdgeschichtlich jüngeren Formen zu fassen — in Bildung begriffene, noch unfertige Arten vor uns. Die Herausgestaltung dieser spezifischen Divergenz ist gewiß sehr dadurch begünstigt worden, daß sich beide Rassen von ihren Grundformen mehr oder weniger örtlich geschieden in der Natur vorfinden.

*Das Ergebnis der Kreuzung zwischen den jüngeren Rassen und ihren Grundformen ist nur graduell, nicht aber fundamental verschieden von dem Kreuzungsergebnis jener vorgenannten sechs Artenpaare aus den Gattungen: Zygaea, Pygaera, Drepana.*

Wohl fehlen noch eine Reihe Sprossen in der Stufenleiter der physiologischen Affinität zwischen jenen Rassenpaarungen und diesen Artenkreuzungen in unseren Experimenten, allein bei genügendem Suchen werden auch solche Zwischensprossen noch aufgefunden werden können.

Wir werden schon jetzt mit gutem Recht annehmen dürfen, daß ein Hauptweg, den Mutter Natur für die Bildung neuer Arten anweist, von den Lokalrassen durchlaufen wird. Ein Hauptweg, vielleicht der einzige Weg.

*Ist es nun vielleicht auch möglich, einen kleinen Einblick in die Quellen der Neu- und Umgestaltung der organischen Welt zu gewinnen, auch etwa in diejenigen Umgestaltungen, welche wir mit der Bildung neuer Arten verknüpft sehen?*

Schon von dem Anfange der Siebziger-Jahre ab begann ich dieser Frage durch Versuche näher zu treten.

Zunächst durch **Fütterungs-Experimente**, wie wir wohl kurz und doch verständlich sagen können.

*Nicht weitgehende, aber doch unbestreitbare Umgestaltungen des Farbenkleides erfuhren dabei die Falter der Spilosoma menthastris Esp. lubricipeda L. und Callimorpha dominula L., indem ich Brut der Grundformen dieser Arten vom Ei auf mit Nährpflanzen erzog, welche*

ich abgeschnitten zunächst abwelken ließ und dann in Wasser einfrischte, in welchem Kochsalz reichlich gelöst war.

Nach diesem Erfolge glaubte ich damals, in der Beschaffenheit der Nahrung einen für das Gepräge des Faltergewandes ausschlaggebenden Faktor gefunden zu haben, mußte mich aber durch weitere, ausgedehnte Fütterungsexperimente (cfr. Standfuß, Handbuch 1896 p. 207 u. 208; 211—215) sehr bald überzeugen, daß dies irrtümlich sei. Bei allen weiteren dergleichen stark variierten Versuchen ließ sich wohl oft genug eine Verkümmерung in Größe und Färbung nachweisen, nicht aber eine nennenswerte Umgestaltung der Zeichnung.

Von den neuerdings in gleicher Richtung von anderen Seiten — M. von Linden, A. Pictet u. a. m. — ausgeführten Experimenten haben namentlich diejenigen der Gräfin von Linden einige neue, bemerkenswerte Tatsachen zu Tage gefördert.

Im allgemeinen aber sind gerade bei der Auslegung der Resultate dieser Versuche sehr reichlich Irrtümer untergelaufen, welche fast durchweg auf nicht genügend allseitiger Kenntnis der untersuchten Arten beruhen.

So wurde denn sehr bald von mir mit Temperatur-Experimenten begonnen, und zwar in zweifacher Weise:

1. in Dorfmeister-Weismannschem Sinne lediglich der Puppenphase gegenüber. Indes die Versuche wurden, nachdem ich bereits 1885 mit *Araschnia levana* var. *prorsa* L. und 1887 mit *Argynnis lathonia* L. experimentiert hatte, von 1893 ab im Gegensatz zu jenen beiden ebengenannten Forschern einmal auf eine große Anzahl von Arten ausgedehnt und zweitens in den angewendeten Graden nach der Plus- und Minusseite hin bedeutend erweitert.

2. Wurde, schon von 1879 ab, eine Reihe von Arten vom Ei auf bei konstanter Einwirkung erhöhter Temperatur ( $+ 20^{\circ}$  bis  $+ 30^{\circ}$  C.) bis zur Imaginalentwicklung erzogen.

Für beide Reihen kamen bis zum gegenwärtigen Zeitpunkte 48,500 Individuen von gegen 70 Arten zum Verbrauch.

1. Aus den Ergebnissen der Temperatur-Einwirkung auf das Puppenstadium sei hervorgehoben:

a) Es läßt sich bei gewissen Arten, welche die *Erscheinung des Saison-Dimorphismus* zeigen, durch Temperatur-Einwirkung erreichen, daß die Falterform der wärmeren Jahreszeit mit dem äußeren Gepräge der Form der kühleren Jahreszeit aus der Puppe schlüpft und teilweise auch umgekehrt: die Form der kühleren Jahreszeit das Gepräge der in der warmen Jahreszeit fliegenden Falter erhält. *Araschnia levana* L. kann in ihre generatio *aestiva* *prorsa* L.; *Polygonia c. album* L. in gen. *aest. hutchinsoni* Robs.; *Chryophanus amphidamas* Esp. in gen. *aest. obscura* Rühl. etc. etc. und umgekehrt verwandelt werden.

b) Viele Arten haben an verschiedenen Orten ihres Vorkommens, wie wir schon bei den Hybridations-Experimenten zu erwähnen Gelegenheit hatten, ein verschiedenes Gewand.

Auch diese Lokalrassen lassen sich in einer Anzahl von Fällen durch das Experiment bisweilen in täuschender Ähnlichkeit, öfter aber doch annähernd herstellen.

Dabei verändern sich die experimentell behandelten Tiere nicht nur in Färbung und Zeichnung, sondern der Einfluß erstreckt sich in vielen Fällen auch auf die Gestalt der Flügel.

Ferner liegt es, um zwei verschiedene, spezielle Beispiele herauszuheben, nicht etwa so, daß unsere Züricher Sommerform des Schwalbenschwarzes (*Papilio machaon* L.) — denn Puppen dieser Form wurden verwendet — die hier im Juli von einer Durchschnittstemperatur von  $+18,4^{\circ}$  C. getroffen wird, durch constante Behandlung mit  $24,5^{\circ}$  C. d. h. der Durchschnittstemperatur des Julis

in Jerusalem, in die palaestinensische Sommerform verwandelt werden könnte. Keineswegs! Dies gelingt vielmehr erst bei einer constanten Einwirkung von  $+37^{\circ}$  bis  $+38^{\circ}$  Celsius.

Es würde wahrscheinlich die Einwirkung von  $24,5^{\circ}$  C. auf die Züricher Schwäbenschwanzpuppen einer außerordentlich hohen Zahl von Generationen gegenüber wiederholt werden müssen, um das Gewand des Jerusalemer Typus zu erreichen.

Auch liefern umgekehrt Puppen des interessanten *Doritis apollinus* Hbst. von Aintab (Syrien), selbst im März bei uns im Freien zum Ausschlüpfen gebracht, keineswegs Falter, die einer nördlichen Lokaiform, etwa von Amasia, oder entsprechend nördlicher Gegend sich irgendwie annähern würden.

Vielmehr erwiesen sich diese wie alle anderen untersuchten Lokalformen als relativ sehr fest, sie sind erblich fixiert, übertragen also ihre Charaktere durchaus auf ihre Nachkommenschaft, wie Zuchtexperimente zeigen, und konnten erst durch Temperaturen, welche von den sie normaler Weise treffenden wesentlich und dauernd abweichen, greifbar umgestaltet werden.

c) *Eine große Menge von Arten treten in der freien Natur dann und wann in einem von dem Normaltypus stark verschiedenen Kleide, als sogenannte Aberrationen auf.*

Diese Formen, welche an keinen bestimmten Ort und keine bestimmte Jahreszeit gebunden sind, finden sich allerdings in der Natur sehr selten.

*Auch diese Aberrationen ließen sich durch bestimmte Temperatur-Einwirkungen herstellen und zwar von dem Sprechenden zuerst auch durch solche Temperaturen, welche die betreffenden Arten sehr wohl gelegentlich in ganz gleicher Weise in der freien Natur treffen können, ja sicher treffen müssen.*

*Es konnten somit die Entstehungsgründe dieser bisher durchaus rätselhaften und viel umstrittenen Formen in der freien Natur zur Evidenz an ihnen nachgewiesen werden.*

Dergleichen experimentell herzustellende Aberrationen finden sich in der freien Natur noch am zahlreichsten in den Gattungen: *Apatura*, *Limenitis*, *Pyrameis*, *Vanessa*, *Polygonia*, *Araschnia*, *Melitaea*, *Argynnis*, *Chrysophanus*, *Lycaena* und diesen verwandten Formen.

In weiterer Fortführung des Versuches, welcher zur Verwandlung des kleinen Fuchses (*Vanessa urticae* L.) in eine Aberration führte, durch Zuchtexperiment mit extrem veränderten Individuen *gelang es dem Sprechenden dann noch, das künstlich veränderte Kleid auf einen Teil der Nachkommen dieser Tiere übertragen zu sehen und damit diese Experimente auch für die viel diskutierte Frage der Vererbung erworbener Eigenschaften nutzbar zu machen.*

d) *Eine weitere Umgestaltung des Faltergewandes durch Temperatur-Einwirkung auf die Puppenphase betraf die Erscheinung des sogenannten sexuellen Färbungsdimorphismus. Es konnte dieser durch die Versuche in einigen Fällen aufgehoben oder doch auf ein Minimum reduziert werden; so bei *Rhodocera rhamni* L., dem Zitronenfalter, und bei *Parnassius apollo* L., dem Apollo unserer Alpen.*

e) *Schließlich wurden durch diese Temperatur-Einwirkungen auch eine ganze Reihe von Arten so verändert, daß sich ihr Falterkostüm demjenigen anderer verwandter Arten sehr sichtlich annäherte.*

Durch Kälteeinwirkung z. B. *Parnassius apollo* L. aus der Schweiz, dem *Parnassius discobolus* Stgr. von Ala Tau, Fergana u. s. w. Durch gleiches Experiment *Chrysophanus dispar*. var. *rutilus* Wernbr. von Brandenburg an *Chrysophanus hippothoë* L. von Zürich etc., umgekehrt durch Wärme die eigentümliche Schwalben-

schwanzart der Hochgebirge Corsikas und Sardiniens (*Papilio hospiton Géné*) in der Richtung nach dem Gepräge unseres gewöhnlichen schweizerischen Schwalbenschwanzes (*Papilio machaon L.*) hin etc. etc. etc.

*So war es diesen Experimenten vorbehalten, in der Natur zur Zeit festgelegte Artenunterschiede teilweise aufzuheben und durch künstlich erzeugte Formen Brücken zu schlagen zwischen heute spezifisch getrennten Typen.*

**2. Die experimentell untersuchten Arten wurden vom Ei auf bis zum Falter in erhöhter Temperatur erzogen.**

Die so behandelten Tiere verhielten sich den Arten nach verschieden: Bei der Ueberzahl derselben wurde durch die erhöhte Temperatur die Zeit der Ernährung und des Wachstums der Raupe stark abgekürzt, und diese Formen so durch das Experiment bezüglich ihrer Größe wesentlich reduziert, sowie auch sonst verändert. Im äußersten Falle wurde das Gewicht auf den siebenten Teil des normalen verringert.

Eine kleinere Anzahl von Arten behielt in dieser erhöhten Temperatur die normale Zeit ihrer Ernährung bei. Diese Arten wurden durch die Behandlung, welche sie erfuhren, erheblich vergrößert und wie jene erste Reihe ebenfalls noch anderweitig umgestaltet.

Gewisse dritte Arten endlich reagierten in einer Anzahl Individuen im Sinne der ersten, in anderen Individuen wieder im Sinne der zweiten Artengruppe und zeigten dann auch in den beiden Individuenserien eine gegensätzliche Gestaltung.

*Eemerkenswert ist das Ergebnis dieser Versuche darum, weil wir eine ganze Auswahl verwandter Artenpaare in der Natur haben, welche sich biologisch in bestimmter Richtung ebenso zu einander verhalten wie die untersuchten Arten zu ihren experimentell umgestimmten Formen.*

Ein Beispiel: Die große Pappelglucke (*Gastropacha populifolia* Esp.) wächst während der kühlen Jahreszeit im Herbst und Frühjahr langsam in etwa 25 Wochen zu einem großen Typus heran. Die sehr nahe verwandte kleine Glucke (*Epicnaptera tremulifolia* Hb.) hingegen wächst als Raupe während der wärmsten Jahreszeit in 11 Wochen heran und ergibt eine sehr viel kleinere Form.

Versetzen wir künstlich die Brut der großen Glucke in die Lebensbedingungen der kleinen, so lieferte die Brut dieser großen Art sofort einen Falter, der in mehrfacher Beziehung der kleinen Art angenähert ist.

*Die Ergebnisse dieser Versuche sind danach geeignet, ein Licht auf die Ursachen der Differenzierung und Herausgestaltung gewisser verwandter Formen- und Artenpaare in der Natur zu werfen.*

Es dürften diese Ursachen in Veränderungen der Temperaturverhältnisse zu suchen sein, welche die Vorfahren der in Frage kommenden Insektentypen trafen. Stets müssen wir uns, wie die Experimente und viele Beispiele aus der freien Natur zeigen, mit diesen Vorgängen eine mehr oder weniger ausgesprochene zeitliche Scheidung zwischen dem geschlechtsreifen Stadium der auf die Temperaturveränderungen reagierenden Individuengruppe und dem unveränderten Grundstocke der Art Hand in Hand gehend denken. Diese zeitliche Scheidung konnte das Selbständigenwerden der in Divergenz begriffenen Individuengruppe nur begünstigen (cfr. Standfuß; Handbuch 1896 p. 141—153).

Und nun noch wenige Worte zum Schluß:

*Aus den Kreuzungs-Experimenten konnten wir nachweisen, daß bei der Paarung gewisser Lokalrassen, also klimatischer Varietäten, einiger Arten Resultate auftreten, welche sich nur graduell, nicht aber fundamental von den Ergebnissen unterscheiden, die wir als Resultate der*

*Kreuzung nahe verwandter, aber sicher distinkter Arten zu registrieren hatten.*

Wir sahen danach, doch wohl mit Recht, jene von ihren Grundformen sich abspaltenden klimatischen Varietäten als in Bildung begriffene Arten an.

Mit Hilfe der Temperatur-Experimente vermochten wir neben mancherlei anderen Umprägungen auch solche herbeizuführen, welche eine Lokalrasse in eine andere der gleichen Spezies annähernd oder ganz umwandelte, ja auch solche, welche eine Art einer anderen mehr oder weniger annäherte.

Wir konnten, kurz gesagt, vielerlei morphologische Umgestaltungen durch Wärme-Einwirkungen in unseren Versuchen hervorrufen.

*Allein nicht nur Veränderungen der äußeren Erscheinung wurden durch den Faktor der Temperatur experimentell erreicht, sondern auch physiologische Umwandlungen.*

Wenn wir bei der Einwirkung extremer Temperaturen entstandene Neubildungen ihre neu erworbenen Eigenschaften im Zuchtexperiment auf einen Teil ihrer Nachkommenschaft übertragen sehen, so handelt es sich um physiologische Dinge, um eine Beeinflussung der sexuellen Sphäre im Sinne einer Vererbungsfähigkeit jener neu erworbenen Eigenschaften.

Die schwerwiegende Bedeutung der Temperatur für diese sexuelle Sphäre geht auch aus zwei bei den Hybridisations-Experimenten beobachteten Tatsachen hervor.

1. Bei regulärer Weise als Falter ungleichzeitig erscheinenden Arten ist, wenn die Kreuzungs-Experimente gelingen sollen, natürlich Sorge dafür zu tragen, daß diese Spezies sich gleichzeitig aus der Puppe zur Imago entwickeln. Diese Entwicklung muß stets unter Temperaturverhältnissen vor sich gehen, welche für die in Frage

kommenden Species annähernd normale sind. Geschieht dies nicht, so büßen männliche, wie weibliche Individuen ihre Fortpflanzungsfähigkeit teilweise oder ganz ein.

*Arctia aulica* L. entwickelte sich z. B. bei + 33° C. nach achttägiger Puppenruhe — nur die Puppen wurden in dieser Temperatur gehalten — zu sterilen Imagines, obwohl eine Paarung und Eiablage dieser Falter sehr leicht zu erreichen war. So erhaltene Männchen und Weibchen erwiesen sich auch steril bei der Paarung mit normal entwickelten Individuen ihrer Art.

Hingegen ergaben Puppen von *Arctia aulica*, welche 28—40 Tage im Eisschranke (+ 4° C.) gelegen hatten, bei + 21° C. nach weiteren 14—17 Tagen Falter, welche in beiden Geschlechtern eine nahezu normale Fruchtbarkeit zeigten.

2. Bei den Hybridations-Experimenten mit *Dilinatiliae* L. *Smerinthus ocellata* L. und *populi* L. konnte ich beobachten, daß die hybriden Paarungen nur bei Temperaturen eintreten, welche zwischen + 10° und + 17,5° C. lagen.

Dabei erfolgte der Flug zur Paarung bei jeder dieser Arten in der freien Natur während ganz bestimmter Zeit in der Nacht, welche fast auf die Minute genau abgegrenzt werden konnte.

Die Männchen von *Dilina tiliae* L. flogen zwischen  $1\frac{1}{2}$  9—10 $\frac{1}{4}$  Uhr, die Männchen von *Smerinthus ocellata* von  $1\frac{1}{2}$  11— $1\frac{1}{2}$  2 Uhr und diejenigen von *Smerinthus populi* von 12—3 Uhr morgens. Auch bei anderen Arten, welche ich bei den zahlreichen Experimenten auf diese Verhältnisse hin beobachtete, zeigte sich eine gleich scharf abgegrenzte Paarungszeit.

Es sei hier nur angedeutet, daß diese Zeit wohl unzweifelhaft mit einem Temperaturoptimum für den Zustand des Fluges der betreffenden Arten zusammenhängt.

*Bisher sind zumeist, gewiß mit Recht, von den Einflüssen der Außenwelt, welche im Gang der Erdgeschichte nicht nur für die äußere Umwandlung der Organismen, sondern auch für die Herausgestaltung neuer selbständiger Arten von Bedeutung gewesen sind, klimatische Einflüsse als die schwerwiegendsten angesehen worden. In dem komplizierten Total des Klimas aber ist wiederum die Temperatur als der maßgebendste Faktor für diese Differenzierungen der Lebewelt zu betrachten.*

*Wir können mit ihm weitgehende morphologische und nachweisbar auch physiologische Umgestaltungen experimentell hervorrufen.*

*Luzern, den 12. September 1905.*

