

Experimentelle Beobachtungen an parthenogenetischem und bisexuallem *Otiorrhynchus dubius* Stroem (Col., Curculionidae).

Von

CARL H. LINDROTH.

Parthenogenese hat sich als eine innerhalb der Familie *Curculionidae* weit verbreitete Erscheinung herausgestellt. Besonders hat Esko Suomalainen (1940, 1945, 1947, 1953) eine Reihe verdienstvoller Untersuchungen veröffentlicht, in denen er auf cytologischer Grundlage festlegt, dass zahlreiche Rüsselkäfer konstant, andere in Teilen ihres Verbreitungsgebietes, ausschliesslich im weiblichen Geschlecht auftreten und sich demnach parthenogenetisch fortpflanzen.

Diese Parthenogenese ist unter den Curculioniden gewöhnlich mit Polyploidie verknüpft. Suomalainen (1940, p. 68—69) konnte nur in einem Fall (*Polydrosus mollis* Stroem) feststellen, dass Parthenogenese unter beibehaltener Diploidie stattfinden kann. Die übrigen untersuchten parthenogenetischen Arten und Rassen erwiesen sich als tri- oder tetraploid, in zwei Fällen (*Barynotus moerens* Fbr. und *Otiorrhynchus anthracinus* Scop.; Suomalainen 1947, p. 437; 1953, p. 282) sogar als pentaploid.

Von tiergeographischem Gesichtspunkt aus ist es besonders interessant zu bemerken, dass die parthenogenetischen Formen namentlich in Nordeuropa beheimatet sind. Sogar mehrere Curculioniden, die sich in südlicheren Gegenden sexuell fortpflanzen, kommen daselbst nur im weiblichen Geschlecht vor. Unter den 16 in Skandinavien und Finnland angetroffenen Arten der Gattung *Otiorrhynchus* sind Männchen aus dem Gebiete nur von zwei (*arcticus* O. Fbr. und *atroapterus* DeG.) bekannt, aber mindestens von drei der übrigen (*dubius* Stroem, *salicis* Stroem, *scaber* L.) kommt im mitteleuropäischen Gebirge eine bisexuelle Rasse vor. Dies ist ein Beispiel von „geographischer Parthenogenese“.

Es liegt daher nahe, die Entstehung einer Parthenogenese, in diesen wie in manchen anderen Fällen unter den Insekten, mit den diluvialen Vergletscherungen in Zusammenhang bringen zu wollen, umso mehr als auch in den Alpen nachgewiesen werden konnte, dass die bisexuelle Rasse, etwa eines *Otiorrhynchus* (Jahn 1941; Holdhaus 1954, p. 38)

oder der Psychide *Solenobia triquetrella* F. R. (Seiler 1943), auf während des Quartärs nicht-vergletscherte Teile des Gebirges beschränkt ist.

Dieser Zusammenhang dürfte kaum bestritten werden können. Dagegen ist es theoretisch möglich, die Erklärung der Begünstigung der parthenogenetischen gegenüber der bisexualen Form einer und derselben Art auf drei grundverschiedenen Gebieten zu suchen:

1. Die Männchen können besonders empfindlich gegen ungünstige Umweltfaktoren sein, so dass sie, namentlich in schweren Perioden, eine selektive Belastung darstellen. Dann muss es einen Vorteil bedeuten, wenn einzelne parthenogenetische Weibchen auftreten, die sich ohne Paarung fortpflanzen können, und bei starker Selektion kann eine rein parthenogenetische Rasse entstehen.

2. Die Parthenogenese ist normal, in der Gattung *Otiorrhynchus* offenbar konstant, mit Polyploidie verknüpft. Diese Vermehrung des Genbestandes könnte an sich vorteilhaft sein, z. B. eine erhöhte Widerstandskraft gegen Kälte, Austrocknung etc. herbeiführen (s. u. a. Müntzing 1936, p. 293; Suomalainen 1940, p. 115—116), die besonders bei einer Klimaverschlechterung selektiv günstig wäre.

3. Die parthenogenetische Fortpflanzung bedeutet ein enorm gesteigertes Ausbreitungsvermögen. Bei bisexualen Insekten ist ein Ferntransport, sei es mit dem Menschen oder auf „natürlichem“ Weg, ganz vorwiegend im imaginalen Stadium für Neubesiedelung erfolgreich: als befruchtetes Weibchen, oder, viel seltener, durch gleichzeitige Verschleppung beider Geschlechter. Bei einem parthenogenetischen Tier genügt dagegen das Eintreffen an geeignetem Ort eines Einzelindividuums jedes beliebigen Stadiums. Es ist recht charakteristisch, dass die 6 in Neufundland angetroffenen *Otiorrhynchus*-Arten, sämtlich aus Europa eingeschleppt, alle parthenogenetisch sind.

Bei der Wahl zwischen diesen drei Möglichkeiten, die Vorteile der Parthenogenese zu erklären, ist die dritte, die ausbreitungsökologisch bedingte, ein Axiom. Die beiden übrigen dagegen müssen durch direkte Naturbeobachtung oder durch Experimente geprüft werden. Ich entschloss mich daher dazu, solche nach Vermögen auszuführen, und wählte als Objekt *Otiorrhynchus dubius* Stroem.

Das Tiermaterial bestand aus:

a. 50 ♂♂ und 30 ♀♀, die ich unter Leitung von Dr. Karl Holdhaus in der *regio alpina* des Gipfels Peitlernock (2340 m ü. M.) in den Gurktaler Alpen, NE von Gmünd, Oberkärnten, am 22. und 26. VI. 1954 einsammelte.

b. 18 parthenogenetische ♀♀ aus Skandinavien, davon 6 aus Norwegen, Grotli Gegend (*reg. alp.*) 11—12. VII. von Dr. Per Brinck, 12 aus Schweden, Jämtland, Medstugan (*reg. betulina*) 3—25. VII. 54 von Lic. Axel Fridén, eingesammelt.

¹ Die Geschlechtsquote an der Fundstelle war also 62.5 : 37.5 zugunsten der ♂♂.

Die Käfer wurden mit *Trifolium repens* gefüttert, einer Pflanze, die auch im Freien als Nährpflanze beobachtet wurde (Lindroth 1931, p. 232).

Zuerst wurde versucht, die Präferenda der Art in Bezug auf Temperatur und Substratfeuchtigkeit durch Verwendung einer zirkularen „Universalorgel“ (Lindroth 1949, p. 85 f., Fig. 7) zu bestimmen. Es zeigte sich indessen, dass die Tiere in beiden Fällen so stumpf reagierten, ohne Ansammlung innerhalb einer bestimmten Vorzugszone, dass diese Versuche aufgegeben wurden.

Tatsächlich war es auch wesentlich bedeutungsvoller, die Resistenz der beiden Formen der Art gegen den Einfluss ungünstiger Umweltfaktoren, namentlich gegen niedrige Temperatur, zu prüfen, und hierauf — auch wegen des spärlichen zu Verfügung stehenden Materials — wurden die Experimente beschränkt. Die Tiere wurden, jedes Individuum in einer Glasschale mit Filtrierpapierboden isoliert, in einem Kälteschrank über Nacht bis $-3-5^{\circ}\text{C}$ abgekühlt. Sie waren dann von Kältestarre betroffen, wurden auf den Rücken gelegt und, durch Abbrechen des elektrischen Stromes, langsam erwärmt (etwa 1°C pro 10 Minuten). In jeder Glasschale steckte ein Thermometer, und die Temperatur wurde in dem Moment abgelesen, in dem sich das Tier in die richtige Lage umkehrte. Diese Temperatur kann als ein Ausdruck der unteren thermischen Grenze der normalen Aktivität des Tieres betrachtet werden, und ihr muss als solcher eine ansehnliche biologische Bedeutung beigemessen werden.

Bei den Versuchen war mir Amanuensis Håkan Stenram in vorzüglicher Weise behilflich.

Die Experimente verliefen folgendermassen:

Exp. 1. 16.VII. 54. 10 ♂ und 10 ♀ aus Kärnten. Abkühlung über Nacht bis -5°C . 5 ♂ und 5 ♀ tot oder sterbend. Die übrigen zeigten folgende „Umkehrungs-Temperaturen“:

♂♂: 6.2, 8.0, 10.3, 13.7, 15.1; Medium $+10.8^{\circ}\text{C}$.

♀♀: 5.3, 9.5, 10.2, 11.4, 13.5; Medium $+10.0^{\circ}\text{C}$.

Exp. 2. 17.VII. 10 ♂ und 10 ♀ aus Kärnten. Abkühlung bis -3°C . 1 ♂ und 1 ♀ sterbend. Erhaltene Werte:

♂♂: 2.3, 5.1, 6.2, 6.4, 6.7, 7.7, 7.8, 9.0, 15.3; Medium $+7.4^{\circ}\text{C}$.

♀♀: 3.9, 5.4, 7.1, 8.4, 10.2, 11.5, 13.5, 13.7, 14.6; Medium $+9.8^{\circ}\text{C}$.

Exp. 3. 26.VII. 10 ♂ und 10 ♀ aus Kärnten. Abkühlung bis -5°C . 1 ♂ und 2 ♀ tot oder sterbend. Erhaltene Werte:

♂♂: 3.4, 5.7, 6.8, 7.7, 8.0, 9.2, 10.8, 12.4, 14.3; Medium $+8.7^{\circ}\text{C}$.

♀♀: 7.3, 8.5, 9.6, 12.1, 13.3, 14.6, 15.8, 16.9; Medium $+12.3^{\circ}\text{C}$.

Exp. 4. 6.VIII. 8 ♀ aus Kärnten, 8 ♀ aus Skandinavien (Norwegen und Jämtland). Die Abkühlung, bis -5°C , geschah wesentlich langsamer als in den übrigen Versuchen. 1 ♀ jeder Provenienz tot. Erhaltene Werte:

Kärnten: 0.8, 3.7, 4.1, 4.5, 5.4, 5.9, 8.0; Medium $+4.6^{\circ}\text{C}$.

Skand.: 2.0, 2.0, 2.0, 2.1, 2.9, 3.2, 9.2; Medium $+3.5^{\circ}\text{C}$.

Exp. 5. 1.IX. 6 ♀ aus Skandinavien (Jämtland). Abkühlung bis -3° C. Erhaltene Werte:

5.5, 5.6, 6.7, 6.8, 6.9, 7.8; Medium $+6.6^{\circ}$ C.

Exp. 6. 6.IX. 6 ♀ aus Skandinavien (Jämtland). Abkühlung bis -4° C. 1 ♀ tot. Erhaltene Werte:

5.5, 6.1, 6.4, 6.5, 6.9; Medium $+6.3^{\circ}$ C.

Wegen der solcherlei Versuchen anhaftenden Fehler sei auf Lindroth 1949 (p. 104) verwiesen. Deutlich geht vor allem aus den obigen Zahlen hervor, dass nicht nur die Höhe der Abkühlung, sondern auch ein schnelleres Tempo derselben die Lage der thermischen Aktivitätsgrenze erhöht: die langsame Abkühlung in *Exp. 4* ergab besonders niedrige Werte. Dagegen spielt die Länge der vorangehenden Gefangenschafts-Periode offenbar keine oder höchstens eine belanglose Rolle.

Auf Grund der durch die oben relatierten Versuche erhaltenen Werte seien folgende Vergleiche und Schlüsse gestattet:

I. Die ♂♂ der bisexuellen Rasse (aus Kärnten) haben eine niedrigere untere thermische Aktivitätsgrenze als die ♀♀. Als Mittelwerte der drei gemeinschaftlich ausgeführten Versuche (*Exp. 1—3*) ergibt sich: für 23 ♂♂ $+8.6^{\circ}$, für 22 ♀♀ $+10.7^{\circ}$ C. Auch unter normalen Umweltbedingungen zeigen sich die ♂♂ als wesentlich aktiver (schnellere Bewegungen, grössere Vagilität etc.). Es dürfte also unberechtigt sein, die ♂♂ als einen „selektiven Ballast“, besonders in einer kritischen Periode kälteren Klimas, zu betrachten (Alternative 1, oben).

II. Für einen Vergleich zwischen bisexuellen (diploiden) und parthenogenetischen (tetraploiden) ♀♀ eignen sich besonders *Exp. 2, 4, 5, 6*. Die gemeinschaftlichen Mittelwerte sind: für 16 bisexuelle Kärntner ♀♀ (*Exp. 2* und *4*) $+7.5^{\circ}$ C, für 18 parthenogenetische ♀♀ aus Skandinavien (*Exp. 4, 5* und *6*) $+5.2^{\circ}$ C. Diese Differenz ist grösser als die zwischen den beiden Geschlechtern der Kärntner Population. Die parthenogenetischen ♀♀ zeigen sogar, in den vergleichbaren Versuchen (*Exp. 5* und *6* contra *Exp. 2*) einen niedrigeren Wert als die ♂♂: $+6.4^{\circ}$ (11 Ex.), bzw. $+7.4^{\circ}$ (9 Ex.). Es darf geschlossen werden, dass die parthenogenetischen ♀♀ tatsächlich eine günstiger (niedriger) gelegene untere thermische Grenze der Aktivität besitzen (Alternative 2, oben). Hingewiesen sei in diesem Zusammenhang darauf, dass eine Verschiebung dieser Grenze auf weniger als 2° C eine Verlängerung (bzw. Abkürzung) der zusammenhängenden jährlichen Aktivitätsperiode mit rund drei Wochen bedeutet (Lindroth 1949, p. 191).

Es wäre selbstverständlich wünschenswert, wenn die Versuche mit grösserem Material wiederholt werden könnten, und besonders, dass sie auch mit den beiden Formen anderer Curculioniden (und Insekten) mit „geographischer Parthenogenese“ durchgeführt würden. Die vorliegende Untersuchung dürfte jedoch zu der Auffassung einen Beitrag geliefert haben, dass die parthenogenetische und polyploide Rasse einer

Tierart auch durch andere Eigenschaften selektiv begünstigt ist, als durch diejenigen, die mit der veränderten Fortpflanzung unmittelbar in Verbindung stehen, d. h. dass die Polyploidie an sich eine grössere Widerstandskraft, in diesem Fall gegen ungünstige thermische Faktoren, herbeiführt.

Von Interesse in Verbindung mit etwaigen künftigen Versuchen, parthenogenetische ♀♀ von Curculioniden mit ♂♂ zu paaren, dürfte die Beobachtung sein, dass die Kärntner ♂♂ von *Otiorrhynchus dubius* auch nach wochenlanger Isolierung, nach der sie sehr paarungslustig waren, für die skandinavischen ♀♀ kein Interesse zeigten und keine Kopulation versuchten. Offenbar sind die physiologischen Reize des normalen diploiden Weibchen auf das Männchen durch (oder nach) Entstehung der Parthenogenese verlorengegangen. Künftige Befruchtungsversuche müssen offenbar auf artifiziellem Weg durchgeführt werden.

Summary.

Experiments were made in order to determine the lower thermal limit of activity in *Otiorrhynchus dubius* Stroem, comparing the bisexual and diploid form from the Alps (Carinthia, Austria) with the parthenogenetic and tetraploid form from Scandinavia. The beetles were cooled down in a refrigerator, whereupon the temperature was slowly raised and registered in the moment in which the insect turned round to its normal position, dorsal side up. Two main results were obtained:— (1) The males seem to be more hardy than the „bisexual“ females. They thus probably constitute no „selective ballast,“ the loss of which would mean an advantage to the species. (2) The tetraploid females seem to be similarly superior to the diploid ones, apparently a direct consequence of the polyploidy. This would be in accordance with the fact that the parthenogenetic form of the species is confined to those parts of Europe which have been exposed to heavy and repeated glaciations during Quaternary time, hence the battle-fields of an unusually severe selection. The advantage of the parthenogenetic form is still more enhanced by the enormously increased powers of dispersal, the transport of a single individual in any stage of development being sufficient for colonizing a new area.

Literatur.

- Holdhaus, Karl 1954. Die Spuren der Eiszeit in der Fauna Europas. — Zool.-Bot. Gesellsch. Wien.
Holdhaus, Karl und Lindroth, Carl H. 1939. Die europäischen Koelepteren mit borealpiner Verbreitung. — Ann. Naturh. Mus. 50. Wien.

- Jahn, Else 1941. Über Parthenogenese bei forstschädlichen Otiorrhynchus-Arten in den während der Eiszeit vergletscherten Gebieten der Ostalpen. — *Zeitschr. Angew. Ent.* 28. Berlin.
- Lindroth, Carl H. 1931. Die Insektenfauna Islands und ihre Probleme. — *Zool. Bidrag* 13. Uppsala.
- 1949. Die fennoskandischen Carabidae. III. — *K. Vet. Vitt. Samh. Handl.* (6) B. 4. Göteborg.
- Müntzing, Arne 1936. The evolutionary significance of autopolyploidy. — *Hereditas.* 21. Lund.
- Seiler, J. 1943. Über den Ursprung der Parthenogenese und Polyploidie bei Schmetterlingen. — *Arch. Julius Klaus-Stift.* 18. Zürich.
- Suomalainen, Esko 1940. Beiträge zur Zytologie der parthenogenetischen Insekten. I. Coleoptera. — *Ann. Ac. Sci. Fenn. A.* 54. Helsingfors.
- 1945. Zu den Chromosomenverhältnissen und dem Artbildungsproblem bei parthenogenetischen Tieren. — *Sitzungsber. Finn. Ak. Wiss.* (1944). Helsingfors.
- 1947. Parthenogenese und Polyploidie bei Rüsselkäfern (Curculionidae). — *Hereditas.* 33. Lund.
- 1953. Die Polyploidie bei den parthenogenetischen Rüsselkäfern. — *Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch.* (1952). *Zool. Anzeig. Suppl.* 17. Leipzig.