

Die Aufklärung des Differenzierungsgrades und der Phylogenese der beiden *Aricia*-Arten Den. et Schiff. und *artaxerxes* Fabr. (allous G. -Hb.) mit Hilfe von Eizuchten und Kreuzungsversuchen (Lep., Lycaenidae). Teil 2

Autor(en): **Kames, Peter**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel**

Band (Jahr): **26 (1976)**

Heft 2

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-1042682>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

DIE AUFKLAERUNG DES DIFFERENZIERUNGSGRADES UND DER PHYLOGENESE DER BEIDEN ARICIA-ARTEN AGESTIS DEN. et SCHIFF. UND ARTAXERXES FABR. (ALLOUS G. -HB.) MIT HILFE VON EIZUCHTEN UND KREUZUNGSVERSUCHEN (LEP., LYCAENIDAE) Teil 2

P. Kames

III. Eigene Kreuzungs- und Rückkreuzungsversuche

Die Experimente wurden von Mai bis Oktober 1973 und von Juli bis Oktober 1975 in Bad Frankenhausen a. Kyffhäuser/DDR mit Aricia artaxerxes FABR. ssp. hercynica KAMES (1969) und A. agestis DEN. et SCHIFF. ssp. astrarche BERGSTRAESSER (1779) angestellt. Zur Charakterisierung morphologischer Merkmale der Präimaginalstadien und der Falter sowie zur Bestimmung der o. g. kritischen Photoperiode dienten mehrere Eizuchten, die ich seit 1965 fast alljährlich mit beiden Taxa in reiner Linie, einmal auch mit Aricia artaxerxes ssp. salmacis STEPHENS (1831) teils mit teils ohne Ueberwinterung der Raupen durchführen konnte. Einige hundert Freilandfalter aus verschiedenen Teilen Europas standen als Vergleichsmaterial zur Verfügung. Wertvolle Hinweise lieferten Kreuzungsversuche, die JARVIS und HOEGH-GULDBERG mit verschiedenen artaxerxes Rassen, darunter auch ssp. hercynica, und agestis durchgeführt und ausführlich publiziert haben.

Die Korrespondenz mit den Herren JARVIS, B.Sc., F.R.E.S./England, Dr. HOEGH-GULDBERG/Dänemark, Prof. Dr. LORKOVIĆ/FR Jugoslawien, Dr. VARGA/SR Ungarn, Dr. KRZYWICKI/VR Polen, Dr. MALICKY/Oesterreich, Dr. MOUCHA und Prof. REIPRICH/ČSSR sowie Dr. URBAHN/DDR gab wertvolle Anregungen; sie führte teils auch zu persönlichen Begegnungen und zum Austausch von Falter- und Zuchtmaterial. Die eigenen Untersuchungen sind also Teil eines internationalen "Teamwork".

A. Ausgangsmaterial

1. Aricia artaxerxes hercynica in reiner Linie

Stammtier war ein mässig verdunkeltes Weibchen aus Rübeland im Harz (Wiesensteppe auf Devonkalk, 450 m ü. M., locus typicus der Unterart), das in Gefangenschaft ab 5. 8. 72 in 14 Tagen noch 205 fruchtbare Eier an Helianthemum nummularium legte.

145 anfangs mit Dauerlicht behandelte, später bei frühherbstlichen Licht- und Temperaturverhältnissen mit Geranium pratense weitergefütterte Raupen ergaben sämtlich ohne Ueberwinterung noch im Oktober und November kräftige Falter, 85 Männchen und 60 Weibchen mit der rassentypischen Variationsbreite ihrer Färbungs- und Zeichnungsmerkmale. Zusammen mit früher gezogenen Tieren wurden sie dazu benutzt, den Zusammenhang zwischen den morphologischen Merkmalen der Raupen, Puppen und Falter innerhalb dieser Rasse zu studieren. Die Männchen begannen fünf Tage eher als die Weibchen zu schlüpfen (normale Proterandrie reinstämmiger Zuchten).

Die restlichen 60 Raupchen, die vom Schlupfen an bei fruhherbstlichen Freilandverhaltnissen aufgezogen wurden, uberwinterten am Ende des dritten Stadiums im Garten. 18 dieser Raupen uberlebten den Winter; sie wurden ab Mitte Marz im geheizten Zimmer mit Helianthemum weitergefuttert und ergaben am 25. - 30. Mai 1973 insgesamt 14 kraftige Falter, 9 Mannchen und 5 Weibchen von hercynica-Geprage. Vier Puppen gingen ein.

Bei den erwachsenen Raupen dieser 14 Falter, die nachfolgend als Parental- (P-)Generation bezeichnet werden, war die Seitenlinie entweder breit weiss ohne rotliche Schattierung (W-Typ, 1 Mannchen), breit weiss mit Spuren einer rotlichen Schattierung an den hinteren Segmenten (Wr-Typ, 2 Mannchen, 3 Weibchen), rein weiss mit rosaroter, schmal durchgehender Besaumung ventral und dorsal (wR-Typ, 2 Mannchen, 1 Weibchen), oder schmal bis breit weiss mit schmaler bis massig breiter, beiderseitiger Purpurrot-Besaumung (wR-Typ, 4 Mannchen, 1 Weibchen). Alle Raupen hatten eine hell grasgrune bis blauliche Grundfarbung, eine dunkelgruntransparente Dorsallinie sowie deutliche, weisslichgrune Schragstreifen. Es sei erwahnt, dass der wr-Raupentyp bei hercynica der haufigste zu sein pflegt und gewohnlich rund die Halfte aller gezogenen Tiere ausmacht.

Die Weiterzucht der einen hercynica-Linie gluckte nur mit den funf Faltern des wR-Raupentyps. Das Weibchen legte uber 100 befruchtete Eier und lebte bis 22. Juni.

Von den Raupchen wurden 85 wieder zuerst drei Wochen lang mit Dauerlicht an Helianthemum und anschliessend bei mittsommerlichen Freilandbedingungen an Geranium ohne Diapause zur Verpuppung gebracht. Auspragung und Haufigkeitsverteilung ihres Seitenlinientyps und der anderen Merkmale entsprachen ziemlich genau den Verhaltnissen der P-Generation.

Die Verpuppung erfolgte zwischen dem 4. 7. und 15. 7. 73 nach dem funften Raupenstadium wahrend einer hochsommerlichen Hitzeperiode. Vom 16. bis 20. Juli schlupften die ersten Falter der F₁-Generation, wieder zuerst nur Mannchen, die sofort zu Kreuzungsversuchen verwendet wurden.

Da ich vom 20. 7. - 5. 8. 73 eine Reise in den Kaukasus unternahm, mussten zahlreiche schlupfbereite Puppen mitgenommen und die noch grunlichen Puppen bis zu meiner Ruckkehr bei etwa 4°C im Kuhlschrank aufbewahrt werden. Viele Falter schlupften in den im Passagierraum mitfliegenden Schachteln in 8000-9000 Metern Hohe, was Verkruppelungen zur Folge hatte und die Bestimmung der Schlupfdaten unmoglich machte. Leider gelang es auch nicht, die frischgeschlupften hercynica-Weibchen im Kaukasus mit Freilandfaltern der einbrutigen ssp. sheljuzhkoi OBRAZTSOW zu paaren.

Um Mitte August schlupften dann zahlreiche weitere hercynica-Falter aus den zwischenzeitlich gekuhlten Puppen. Degenerationserscheinungen waren nicht zu erkennen, und die Falter wurden mit Erfolg zu weiteren Kreuzungsversuchen verwendet.

Im Gegensatz zu den mit Dauerlicht getriebenen Raupen entwickelten sich die im Juni und Juli bei naturlichem Tageslicht gezogenen Raupchen trotz hochsommerlicher Warme nur zogernd und meist nur bis zum dritten Stadium. Einige dieser Raupen erreichten Verpuppungsreife und gingen dann ebenso wie die anderen im Laufe des August und September ein.

2. Arícia agestis ssp. astrarche BERGSTR. in reiner Linie

Ein rassentypisch aussehendes Weibchen der I. Freilandgeneration, das ich am 2. 6. 73 auf submediterraner Felsheide am Südrand des Kyffhäusergebirges bei Bad Frankenhausen gefangen hatte, legte im Flugkäfig 60 befruchtete Eier an *Helianthemum*.

Nach dem Falterhabitus zu urteilen gehören die agestis-Populationen des Mitteldeutschen Trockengebietes, auch die des Kyffhäuser, zur ssp. astrarche BERGSTRAESSER 1779, deren Typenfundort die ehemalige Grafschaft Hanau-Münzenberg ist.

30 Raupen ergaben nach anfänglicher Dauerbelichtung und Weiterzucht unter mittsommerlichen Freilandbedingungen ab 4. 7. die ersten Puppen und ab 16. 7. die Falter, bis zum 20. 7. (Abreise) ebenfalls nur Männchen (normale Proterandrie reiner Stämme). Die bis dahin schlüpfbereiten Puppen wurden auf die Reise mitgenommen, jedoch ohne befriedigendes Ergebnis, die wenigen restlichen Puppen kamen in den Kühlschrank.

Die anderen 30 Raupen wurden vom Schlüpfen an unter mittsommerlichen Freilandbedingungen gehalten und lieferten um Mitte Juli durchweg kräftige Puppen. Diese ergaben nach Aufbewahrung im Kühlschrank ab Mitte August 30 gesunde, rassentypisch aussehende Falter einer natürlichen, zweiten agestis-Generation. Sie wurden teils zu Originalkreuzungen mit hercynica, teils zu Rückkreuzungen mit den zu gleicher Zeit erzielten Hybriden (s. u.) oder auch zu Sammlungszwecken benutzt.

Der Versuch, noch eine dritte Generation zu ziehen, schlug fehl, da das dafür vorgesehene Weibchen zwei Tage nach der Kopulation das Opfer einer Spinne wurde.

Die ausgewachsenen agestis-Raupen hatten wie bei früheren Zuchten eine angedeutete bis schmale rosaweissliche Seitenlinie mit breiter bis stark ausgeprägter, trübe purpurroter Besäumung (R-, rR- und rRR-Typ). Ihre Grundfärbung variierte zwischen hell grasgrün, olivgrün und grünlich goldgelb mit gelblichgrüner Schrägstreifung. Bei den stärker rot gezeichneten Raupen, die zugleich auch die gelblichere Grundfärbung hatten, fand sich eine durchgehende braune Dorsallinie (RgB-Typ).

Die Puppen unterscheiden sich vorwiegend durch den breiteren schwarzbraunen oder schwarzen Augenstrich, teils auch durch die stärkere laterale Rotzeichnung und eine braune Dorsallinie (RgB-Typ der Raupe) von denen der hercynica.

B. Kreuzungen

1. Artaxerxes hercynica-Weibchen x agestis astrarche-Männchen

Zwei hercynica-Weibchen der P-Generation vom Wr-Raupentyp wurden Ende Mai/Anfang Juni 1973 mit zwölf am Kyffhäuser-Südrand gefangenen agestis-Männchen der I. Freilandgeneration im Flugkäfig zusammengebracht. Die Männchen entstammten derselben Population wie das zur agestis-Zucht verwendete Weibchen.

Das erste hercynica-Weibchen paarte sich spontan am 1. Juni und das zweite spontan am 2. Juni bei hellem, warmem Mittagssonnenschein; die Paarungen dauerten 25 bzw. 30 Minuten.

Bei der anschliessenden Einzelhaltung lieferten die bis 22. Juni lebenden Weibchen insgesamt 186 Eier. Davon kollabierten fünf, alle anderen entliessen nach 6 Tagen die Raupchen.

Rund die Halfte der aus beiden Gelegen stammenden Raupchen wurde zunachst 14 Tage lang mit Dauerlicht und in den beiden letzten Stadien unter mittsommerlichen Freilandbedingungen gezogen. Die restlichen Raupen erhielten vom Schlupfen an naturliches Tageslicht (16-17 Stunden), 15-25°C Lufttemperatur und zeitweilige, direkte Sonnenbestrahlung. Anfanglich wurde Helianthemum, spater Geranium gefuttert.

Die ersten mit Dauerlicht getriebenen Raupen verpuppten sich ab 6. Juli und ergaben ab 16. Juli wahrend einer Hitzeperiode die ersten Hybridenfalter. Im Gegensatz zu den reinstammigen Zuchten schlupften bis zum 20. Juli nur Weibchen; das erste Mannchen durfte am 21. Juli geschlupft sein, als ich schon auf Reisen war. Es lag also bei den F₁-Hybriden die fur eine derartige Kombination typische, abnorme Proterogynie vor, ein wichtiger Befund, der uns noch beschaftigen wird.

Alle anderen schlupfbereiten Puppen wurden im Flugkafig untergebracht und der Pflege meiner Kinder anvertraut. Nach der Reise fand ich an die dreissig Falter - etwa zur Halfte Mannchen und Weibchen - vor, die allerdings meist schon abgeflogen waren und viele befruchtete Eier produziert hatten.

Die frischeren Hybridenpuppen lagerten von 20. 7. - 6. 8. bei 4°C im Kuhlschrank und lieferten ab Mitte August gesund wirkende und sexuell aktive Mannchen und Weibchen. Die Verlustquote betrug weniger als 5%.

Die von Anfang an mit naturlicher Tageslange behandelten Hybridenraupen entwickelten sich zum Teil sehr schleppend; nur die knappe Halfte davon, 26 Stuck, ergaben Ende August die Puppen, aus denen im September nach und nach die Falter schlupften - wieder zuerst nur Weibchen, im Abstand von vier Tagen die ersten Mannchen (abnorme Proterogynie).

Drei dieser Puppen fielen durch Monstrositat, d. h. durch fast verdoppeltes Volumen bei relativ zu klein gebliebenen Flugelscheiden, merkwurdig auf und ergaben keine Falter; auch das ist ein wichtiger Befund.

Mitte August 1973 standen so von artaxerxes hercynica, agestis astrarche und ihren F₁-Hybriden puppenfrische Falter beiderlei Geschlechts fur die Wiederholung der Originalkreuzung, fur die reziproke Kombination sowie fur alle moglichen Ruckkreuzungen bereit. Daneben lagen viele befruchtete Eier und die ersten Raupchen aus den inter-se-Paarungen der F₁-Hybriden sowie eine Anzahl Raupen und Puppen der Originalkreuzung vor.

Zur Wiederholung der Originalkreuzung wurden ab 8. August zwei hercynica-Weibchen der F₁-Generation vom Wr-Raupentyp mit zehn agestis-Mannchen der F₁-Generation vom Rgb-Raupentyp zusammengebracht.

Das eine Weibchen paarte sich am 14. August spontan und legte bis 25. August 131 Eier, von denen bis 5. September nur drei nicht geschlupft waren.

Nach anfanglicher Dauerbelichtung und Weiterzucht bei spatsommerlichen Licht- und Temperaturverhaltnissen gediehen die Raupen gut. Die ersten Falter, mittelgrosse Weibchen, schlupften am 14. Oktober. Die ersten Mannchen erschienen am 21. Oktober. Die letzten Falter, durchweg Mann-

chen, schlüpften am 10. November. Wieder lag eine abnorme, ausgeprägte Proterogynie vor.

Alle erwachsenen Raupen dieser beiden Kreuzungszuchten hatten eine deutliche, weisse Seitenlinie mit durchgehender, mittelbreiter Purpur-Besäumung. Die Grundfärbung variierte von hell grasgrün mit blassgrüner Schrägstreifung bis olivgrün mit gelblichgrüner Streifenzeichnung, und bei rund einem Drittel der im Frühherbst gezogenen Raupen erschien als Erbteil von agestis eine schwache bis deutliche, braune Dorsallinie. Das Vorhandensein einer weissen Seitenlinie bei brauner Dorsallinie ist eine Merkmalskombination, die bisher weder bei reinen artaxerxes hercynica noch bei reinen agestis beobachtet wurde.

Die Puppen wiesen eine nur mässig variierende, mittelbreite Augenlinie, eine kräftige laterale Rotzeichnung und in einigen Fällen eine schwache, braune Dorsallinie auf.

Bei den Hybridenweibchen imponierte die meist kräftig entwickelte, rotgelbe Fleckenbinde der Flügeloberseite, und die Neigung zur Reduzierung dieser Flecken war im Ganzen **schwach**. Die Männchen gehörten grossenteils zur f. semiallous (rotgelbe Flecken der Oberseite nur auf den Hinterflügeln), die Neigung zur Fleckenreduzierung war im Ganzen mässig, die oberseits völlig ungefleckte Form alloides fehlte. Die Grundfärbung der Ober- und Unterseite hielt etwa die Mitte zwischen der von agestis und artaxerxes hercynica; die Falter ähnelten im Ganzen mehr der agestis.

2. Agestis astrarche-Weibchen x artaxerxes hercynica-Männchen

Ein agestis-F₁-Weibchen, das mit acht kräftigen hercynica-F₁-Männchen gemeinsam gehalten wurde, paarte sich am 8. August spontan. Die Kopulation dauerte bei Mittagssonnenschein 28 Minuten. Trotzdem wurden bis zum 18. August nur 25 Eier gelegt, die zunächst einen befruchteten Eindruck machten, da sie nicht kollabierten. Die mikroskopische Untersuchung ergab jedoch Anfang September homogenen, grünlich-trockenen Inhalt ohne Spuren einer Keimesentwicklung, sie waren also unfruchtbar.

3. Die F₂-Hybriden

Bei der Rückkehr von der Kaukasusreise fand ich im Flugkäfig der F₁-Hybriden 116 durchweg fruchtbare Eier vor, aus denen schon 35 Räumchen geschlüpft waren.

Ein noch frisch aussehendes Weibchen, das am 6. August in Paarung mit einem Geschwistertier beobachtet wurde, legte vom 9. - 19. August weitere 96 Tiere, aus denen die Räumchen sämtlich bis 25. August schlüpften. Die Raupen dieses Geleges erhielten zunächst wieder Dauerlicht und Helianthemum, nach 14 Tagen aber natürliches Tageslicht und Geranium. Viele Raupen gingen in verschiedenen Stadien ein, und nur 57 entwickelten sich zu teils ungewöhnlich kleinen und schlanken Puppen.

Die anderen 116 Raupen, die nur natürliche Licht- und Temperaturverhältnisse geboten bekamen und fortgesetzt mit Helianthemum gefüttert wurden, starben grossenteils schon in den ersten 14 Tagen. Nur 22 erreichten bis Anfang November das dritte Stadium, gingen dann aber bis Dezember 1973 nach und nach ein.

Ab Mitte Oktober schlüpfen aus den 57 Puppen im Laufe von 14 Tagen insgesamt 44 Falter, 25 Männchen und 19 Weibchen, die sich zum Teil durch Kleinheit und Schwäche deutlich von allen anderen gleichzeitig und unter gleichen Bedingungen gezogenen Aricia-Faltern unterschieden. Auf die Gesamtzahl der Eier bezogen lag die Falterausbeute an F_2 -Hybriden bei 21%.

Der Versuch, mit diesen Faltern noch eine dritte Hybridengeneration zu erzeugen, schlug fehl: Die kräftigsten Falter dieser Zucht, zwei Weibchen und acht Männchen, wurden Ende September - Anfang Oktober bei sonnigem Herbstwetter auf dem Balkon im Flugkäfig gehalten. Das eine Weibchen kopulierte am 29. September ein erstes Mal über eine Stunde lang und am 30. September nochmals mit einem anderen Männchen über eine halbe Stunde lang, legte dann aber keine Eier. Das zweite Weibchen paarte sich nicht und legte ebenfalls nicht ab. Obwohl es mittags sommerlich warm wurde, blieben die Männchen sexuell inaktiv.

Bei den Raupen, Puppen und Faltern waren Aufspaltung und Neukombinationen der grosselterlichen Merkmale deutlich: Während die meisten Raupen dem wR -Typ der reinen hercynica sowie der F_1 -Hybriden entsprachen, gleichen zwei Raupen durch das Fehlen jeglicher roten oder braunen Zeichnung und durch ihre bläulichgrüne Grundfärbung zu klein gebliebenen hercynica-Raupen des W -Typs. Andere wieder entsprachen dem kräftig rot und braun gezeichneten, im Ganzen gelblichen Rgb -Typ von agestis. Als Neukombination erschienen bei zwei Raupen eine breite, weisse Seitenlinie mit zarter Rosabesäumung neben einer braunen Dorsallinie bei gelblicher Grundfärbung; fremdartig wirkten auch einige Raupen mit düster tannengrüner Grundfärbung bei weisser, rosa schattierter Seitenlinie, Formen also, die bisher weder bei den verschiedenen artaxerxes-Rassen noch bei agestis beobachtet wurden.

Auch bei den Puppen, die überwiegend dem F_1 -Hybridentyp entsprachen, gab es Neukombinationen, z. B. eine schmale Augenlinie bei brauner Dorsallinie, oder eine sehr breite Augenlinie bei fehlender, lateraler Rotzeichnung. Einige Puppen sahen ganz wie die von hercynica bzw. agestis aus.

Bei den männlichen Faltern tauchte nun wieder die oberseits ganz ungefleckte, einfarbig schwarzbraune f. alloides neben der f. semiallous auf, kombiniert mit einer dunkel graubraunen oder auch ungewöhnlich dunkel schiefergrauen Grundfärbung der Unterseite. Daneben erschienen vollständig rotgelb gefleckte Formen mit hell bräunlich grauer Unterseite wie bei agestis, bei den Weibchen auch mässig verdunkelte Formen. Auffällig war die grosse Variation der Spannweite, besonders bei den im Durchschnitt sehr kleinen Männchen.

Beziehungen eines bestimmten Raupentyps zu einem bestimmten Falterhabitus waren nicht zu erkennen. Ob die Merkmalsverteilung der MENDEL'schen Regeln gehorchte, liess sich an dem relativ geringen Material nicht klären.

C. Rückkreuzungen

1. Hybriden-Weibchen x artaxerxes hercynica-Männchen

Zwei der zuerst geschlüpften Hybriden- F_1 -Weibchen wurden ab 16. Juli mit den ersten acht hercynica- F_1 -Männchen im Flugkäfig untergebracht. Beide Weibchen paarten sich am 18. bzw. 19. Juli spontan und wurden da-

nach einzeln gehalten. Insgesamt wurden bis 9. August 31 Eier gelegt, die bis 21. August nur 6 Raupen ergaben. Diese erreichten bei natürlichen Licht- und Temperaturverhältnissen nur das III. Stadium und gingen im September sämtlich ein.

Ab 10. August wurden zwei weitere Hybriden- F_1 -Weibchen mit acht frischen hercynica- F_1 -Männchen zusammengebracht. Die Falter entstammten den zwischenzeitlich gekühlten Puppen. Eine Paarung wurde nicht beobachtet, musste aber stattgefunden haben, da beide Weibchen bis 25. August viele befruchtete und zahlreiche unfruchtbare Eier legten.

Die Raupen des einen Geleges wurden von Anfang an bei frühherbstlichen Freilandbedingungen mit eingetopftem Helianthemum gefüttert. Sie entwickelten sich sehr schleppend und gingen sämtlich bis Mitte Oktober im II. - III. Stadium ein.

Aus dem anderen Gelege von 75 Eiern schlüpften nur 45 Raupen. Diese wurden zunächst mit Dauerlicht behandelt und vom III. Stadium an bei Freilandbedingungen mit Geranium pratense gefüttert. Die Raupen glichen im V. Stadium dem Wr- und wR-Typ von hercynica und ergaben ab 10. Oktober 45 Falter, durchweg Männchen mittlerer Grösse, fast alle der f. semiallous zugehörig, die sich von den unter gleichen Bedingungen gezogenen, reinrasigen hercynica-Männchen nur noch durch die meist deutlich geringere Spannweite unterschieden.

Bemerkenswert ist, dass sich bei dieser Zucht kein Weibchen entwickelte. Da die Männchen 60% des Geleges ausmachten, was dem normalen Männchenanteil reinstämmiger Zuchten entspricht, ist anzunehmen, dass sich die Hybridisierung selektiv auf den weiblichen Teil der Nachkommenschaft lethal ausgewirkt hatte, ein wichtiger Befund, der zu diskutieren sein wird.

2. Artaxerxes hercynica-Weibchen x Hybriden-Männchen

Ein hercynica- F_1 -Weibchen aus einer gekühlten Puppe, das Mitte August mit acht entsprechend behandelten Hybriden- F_1 -Männchen zusammengebracht wurde, legte bis 23. August 80 Eier, von denen 49 kollabierten. Es schlüpften nur 6 Raupen, die im V. Stadium dem wr- bis wR-Typ von hercynica glichen. Sie ergaben nach anfänglicher Dauerbelichtung ab Ende Oktober kleine Falter von hercynica-Gepräge, 3 Männchen und 3 Weibchen, die aber wegen des trüben und kühlen Wetters nicht mehr zu einem weiteren Zuchtversuch benutzt wurden.

3. Hybriden-Weibchen x agestis-Männchen

Ein aus gekühlten Puppen stammendes Hybriden- F_1 -Weibchen, dem fünf nicht getriebene agestis- F_1 -Männchen beigegeben waren, legte bis 21. August 89 Eier, von denen 5 kollabierten. Aus den anderen Eiern schlüpften die Raupen nach 6 Tagen. Nach anfänglicher Treibzucht mit Dauerlicht entwickelten sich Ende September - Anfang Oktober etwa gleichzeitig 26 Männchen und 28 Weibchen mittlerer Grösse, die sich von den agestis-Grosseltern oberseits durch die leichte Fleckenreduzierung, eine etwas dunklere Grundfärbung und den schwächeren schwarzen Zellschlussfleck der Vorderflügel ein wenig unterschieden.

Ein zweites Hybriden- F_1 -Weibchen lieferte nach Beigesellung von vier aus der Treibzucht stammenden agestis- F_1 -Männchen bis 25. August insgesamt

37 Eier. Nur 15 Raupen schlüpften. Daraus entwickelten sich nach anfänglicher Dauerbelichtung bis Anfang Oktober 9 Männchen und 6 Weibchen mittlerer Grösse, die wie leicht verdunkelte agestis-Falter der II. Freilandgeneration aussahen.

Die erwachsenen Raupen waren denen von agestis äusserst ähnlich, hatten aber zum Teil eine deutlichere, fast weisse Seitenlinie mit mässiger bis breiter Rotbesäumung. Eine gelbliche Grundfärbung in Verbindung mit einer braunen Dorsallinie trat bei rund einem Drittel der Raupen auf.

4. Agestis-Weibchen x Hybriden-Männchen

Ein aus nicht getriebenen Raupen stammendes agestis-F₁-Weibchen paarte sich am 8. August spontan mit einem Hybriden-F₁-Männchen und legte bis 21. August 29 Eier, die keine Raupen ergaben.

5. Rückkreuzung inter se

Zwei Weibchen aus Rückkreuzung C₃ (= 3/4 agestis + 1/4 hercynica) und acht Männchen aus Rückkreuzung C₁ (3/4 hercynica + 1/4 agestis) wurden ab 28. September bei mildem Herbstwetter für eine Woche gemeinsam gehalten. Die Falter sasssen meist mit gebreiteten Flügeln in der Sonne, ohne Paarungsversuche zu machen, und Eier wurden nicht gelegt. Der Versuch wurde bei Beginn einer Regenperiode abgebrochen.

D. F₁-Hybriden 1975

Zwei hercynica-F₂-Weibchen, die sich aus anfangs dauerbelichteten Raupen des wr-Typs entwickelt hatten (Stammtier aus Rübeland/Harz, Juli 1974), wurden um Mitte August 1975 eine Woche lang mit neun agestis-Männchen der II. Freilandgeneration vom Kyffhäuser bei schönstem Sommerwetter zusammengesetzt. Eine Paarung wurde nicht beobachtet. Das eine Weibchen legte 42 unfruchtbare, bald kollabierende Eier; das andere legte ab 23. August insgesamt 210 Eier, die sämtlich fruchtbar waren und die Räumchen nach 6-7 Tagen ergaben. Die ersten 60 Räumchen erhielten vom 29. 8. - 13. 9. Dauerlicht, anschliessend Tageslicht mit stundenweiser, direkter Sonnenbestrahlung. Sie entwickelten sich bei Fütterung mit Geranium pratense rasch zu grossen, schlanken Exemplaren, von denen sich die ersten schon am 20. 9., also nach der ungewöhnlich kurzen Raupenzeit von 22 Tagen, am Ende des V. Stadiums zu grossen, gedrungenen Puppen verwandelten. Zur Zeit - Anfang Oktober - schlüpften nach 11 Tagen Puppenruhe die ersten Falter, wieder zuerst grosse, leicht verdunkelte Weibchen (abnorme Proterogynie). Insgesamt ergibt sich bei dieser Kreuzungszucht eine deutlich beschleunigte Weibchenentwicklung. Das erste Männchen erschien einen Tag nach dem ersten Weibchen.

Die restlichen 150 Raupen erhielten vom Schlüpfen an spätsommerliche Licht- und Temperaturbedingungen mit stundenweiser, direkter Sonnenbestrahlung. Einige dieser Raupen starben im I. Stadium, zwei entwickelten sich bis 23. September zu gesund wirkenden Puppen, einige weitere scheinen sich ohne Diapause weiterentwickeln zu wollen und haben jetzt, Anfang Oktober, das IV. und V. Stadium erreicht; die restlichen 130 Raupen haben sich nach einem mehr oder weniger deutlichen Färbungswechsel im III. Stadium zur Ueberwinterung festgesetzt.

Wie schon 1973 fallen die Raupen der F_1 -Hybriden im letzten Stadium durch eine Variationsbreite ihrer Färbungs- und Zeichnungselemente auf, die viel geringer als bei reinen hercynica- oder agestis-Raupen ist: Die Seitenlinie ist schmal, aber deutlich ausgeprägt, purpurrosa, oder weiss und unvollständig purpurrosa überhaucht, bei allen Raupen schmal bis mässig breit purpurrot gesäumt. Die Grundfärbung variiert leicht um ein helles, saftiges grasgrün mit gelblichgrüner Streifenzeichnung, die Borsten sind farblos, eine braune Dorsallinie fehlt.

Im Gegensatz dazu haben sich die Zeichnungselemente der Puppen als überraschend variabel erwiesen: Bei einigen Puppen ist die Augelinie schmal und zart graubraun wie bei hercynica, bei anderen breit und schwarz wie bei agestis, bei den meisten schmal und dunkel graubraun. Damit beliebig kombiniert ist eine zarte, homogen rosafarbene oder auch eine m.o.w. breite, weisslich längsgeteilte Rotzeichnung der Seitenlinie am Abdomen. Eine braune Dorsallinie ist nur bei einer Puppe deutlich (diese und sieben weitere sind ohne ersichtlichen Grund abgestorben), fehlt aber sonst völlig. Die Hybridenpuppen haben durchweg eine gedrungene Gestalt wie die von agestis, sind mit 9-10 mm Länge aber erheblich grösser als diese.

Die Falter imponieren durch ihre der reinen hercynica entsprechende Grösse (26-29 mm), zugleich aber durch die in beiden Geschlechtern zwischen agestis- und hercynica-Verhältnissen variierende Färbung und Zeichnung. Bei den Männchen ist die rotgelbe Fleckenbinde zum Teil bis zur f. semi-allous reduziert, bei einigen Weibchen ist sie deutlich stärker als bei agestis entwickelt.

Die Inhomogenität der Färbungs- und Zeichnungsmerkmale schon in F_1 zwingt zu der Annahme, dass a) die einzelnen Merkmale der Raupen, Puppen und auch der Falter nicht nur von je einem Paar alleler Gene, sondern von mehreren bis vielen Genen induziert werden, die b) auf mehrere Chromosomen verteilt und daher frei kombinierbar sind (s. Diskussion der Befunde).

E. Hercynica- und agestis-Zuchten 1975 in reiner Linie

Der Versuch, im August 1975 mit neun F_2 -Weibchen und 13 F_2 -Männchen der Rübeler hercynica-Population (Stammtier Juli 1974) noch eine dritte Filialgeneration zu erzeugen, schlug trotz besten Wetters fehl. Eine Paarung wurde nicht beobachtet. Insgesamt wurden rund 300 Eier gelegt, die aber zumeist kollabierten und sämtlich unfruchtbar waren

Freilandweibchen von hercynica, die ich am 3. Juli d.J. im Alten Stolberg/südl. Harzvorland und am 14. Juli d.J. bei Rübeler im Harz fing, legten zahlreiche, durchweg fruchtbare Eier. Die bei natürlichen Lichtverhältnissen gehaltenen Jungraupen befinden sich trotz des sehr warmen, sonnenscheinreichen Spätsommers sämtlich seit Mitte August im III. Stadium in Diapause.

Freilandweibchen von agestis, die ich am 20. Juli d.J. nahe Niederlehme bei Berlin, am 25. Juli d.J. östlich von Erkner bei Berlin und im Laufe des August d.J. am Kyffhäuser fing, lieferten ebenfalls viele fruchtbare Eier. Sämtliche Raupen, sowohl die mit Dauerlicht behandelten als auch die bis Ende August bei Freilandbedingungen gezogenen, ergaben ab 8. bzw. 13. September eine vollständige, dritte Generation typischer agestis-Fal-

ter. Die Männchen begannen 1-8 Tage eher als die Weibchen zu schlüpfen. Die Falter waren fruchtbar. Drei Weibchen, die bis 6. Oktober lebten, haben fast 300 Eier gelegt. Die ersten Jungrauen befinden sich jetzt im II. - III. Stadium. Durch Dauerbelichtung wäre in diesem Jahr noch eine vierte agestis-Generation erzielbar gewesen. Eine dritte Freilandgeneration wurde bei Berlin in diesem Jahr um Mitte September beobachtet.

Demgegenüber sind agestis-Raupen, die erst Ende August d. J. schlüpften, nach Behandlung mit natürlicher Tageslänge trotz des sommerlich warmen Frühherbstes sämtlich um Mitte September in Diapause gegangen. Diese Befunde bestätigen abermals das eingangs zur kritischen Photoperiode und zur Generationenfolge von agestis und hercynica bzw. artaxerxes Gesagte.

IV. Vergleichende Betrachtung und Diskussion der Befunde

Die vielen Eizuchten und Kreuzungsexperimente der letzten fünfzehn Jahre bestätigen, was man bis 1960 allein aus den morphologisch-anatomischen Merkmalen und der Generationenzahl von Freilandfaltern geschlossen hatte: Aricia agestis DEN. et SCHIFF. und Aricia artaxerxes FABR. (= allous G.-HB.) im weiteren Sinne unterscheiden sich deutlich in genetisch fixierten habituellen und anatomischen Merkmalen ihrer Raupen, Puppen und Falter, ausserdem in physiologischen, die Generationenzahl und die Fortpflanzung steuernden Eigenschaften.

Im Folgenden soll zunächst erörtert werden, ob es diese Befunde rechtfertigen, agestis und artaxerxes als zwei reproduktiv isolierte, echte Arten zu betrachten, oder welchen Status die beiden sowie ihre Untereinheiten sonst haben. Der Versuch, ihre Stammes- und Siedlungsgeschichte zu rekonstruieren, schliesst sich an.

1. Morphologisch-anatomische Merkmale der Raupen, Puppen und Falter

Als typisch für agestis gelten bei den Faltern die warm braune, in beiden Geschlechtern ausgedehnt rotgelb gefleckte Oberseite aller Flügel, der auffallende, schwarze Zellschlussfleck im Vorderflügel, die geringe Spannweite und ein relativ gedrungener Flügelschnitt. Bezeichnend für agestis-Raupen sind im V. Stadium die schmale, rosafarbene Seitenlinie mit breiter, trübe purpurroter Besäumung, eine braune Dorsallinie, bräunliche Tuberkel und Borsten, sowie die gelblich getönte Grundfärbung. Bei den agestis-Puppen erscheint als zusätzliches Zeichnungselement ein breiter, schwarzer Strich entlang dem Vorderrand des Augendeckels.

Leitmerkmale aller bisher näher untersuchten artaxerxes-Rassen sind dagegen bei den Faltern, insbesondere bei den Männchen, die schwärzlich verdunkelte, schwach oder gar nicht rotgelb gefleckte Flügeloberseite in Verbindung mit einem reduzierten, schwarzen Zellschlussfleck des Vorderflügels, in beiden Geschlechtern auch der gestrecktere Flügelschnitt und die grössere Spannweite. Einzelne artaxerxes-Rassen sind durch weitere Sondermerkmale gekennzeichnet. Die erwachsenen Raupen weisen eine stets deutliche, klar weisse bis gelblichweisse Seitenlinie auf, die entweder ungeschattigt bleibt oder je nach Rasse unterschiedlich stark und verschieden häufig rosa, fleischrot, purpurrot oder rötlichbraun gesäumt ist. Typisch sind ferner die transparent-dunkelgrüne Dorsallinie bei farblosen

Tuberkeln und Borsten, sowie die bläulichgrüne bis grasgrüne Grundfärbung. Die artaxerxes-Puppen entsprechen bezüglich der bunten Zeichnungselemente den Raupen, aus denen sie hervorgegangen sind, und weisen eine zartere, graubraune bis schwarzbraune Augenlinie auf. Erwachsene Raupen und Puppen sind absolut und relativ länger als die von agestis (Einzelheiten s. bei BEURET 1960, JARVIS 1958-69, HOEGH-GULDBERG u. Mitarb. 1961-74, VARGA 1968, LORKOVIĆ und SIJARIĆ 1969, KAMES 1969 a, b).

Artaxerxes-Falter der verschiedenen Rassen unterscheiden sich von agestis ausserdem in der durchschnittlichen Anzahl der Fühlerglieder (BEURET, VARGA, eigene Messungen), in den durchschnittlichen Absolut- und Relativmassen der männlichen und weiblichen Vorderbeinglieder (HOEGH-GULDBERG, eigene Messungen), sowie in bestimmten Absolut- und Relativmassen des Genitalskeletts (BEURET, JARVIS, HOEGH-GULDBERG, LORKOVIĆ und SIJARIĆ).

Andererseits bestätigen die vielen Untersuchungen, dass alle diese Merkmale auch dann, wenn extreme, modifikatorisch wirksame Einflüsse auszuschliessen sind, bei agestis wie auch bei artaxerxes und innerhalb ihrer einzelnen Rassen eine so grosse, sich stark überschneidende Variationsbreite haben, dass viele Falter erst nach einer varianz-analytischen Untersuchung mehrerer ihrer Merkmale "mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit" bestimmt werden können (s. u.). BEURET's Feststellung gilt nach wie vor: Es gibt kein äusseres oder anatomisches Einzelmerkmal, das für sich alleine eine sichere Zuordnung des einzelnen Individuums zu agestis oder zu artaxerxes ermöglichen würde, auch nicht bei den Jugendstadien, wie wir jetzt hinzufügen müssen. So kommt z. B. eine bräunliche Dorsallinie nicht nur bei überwinternden, sondern auch bei den erwachsenen Raupen und den Puppen alpiner und nordwesteuropäischer artaxerxes-Rassen häufig vor, oft in Kombination mit einer stärkeren Rot- bis Braunschattierung der weissen Seitenlinie; umgekehrt findet man bei agestis-Raupen häufig eine transparent-dunkelgrüne Dorsallinie bei klar grasgrüner Grundfärbung, selten auch eine deutliche, fast weisse Seitenlinie. Bei den meisten artaxerxes-Rassen sind Männchen und Weibchen mit einer vollständigen, rotgelben Fleckenbinde keine Seltenheit; andererseits findet sich sogar bei agestis-Weibchen öfter eine Reduzierung der rotgelben Fleckenreihe im Apex des Vorderflügels.

Solche Merkmalsüberschneidungen werfen die Frage auf, ob es auch im Freiland wenigstens gelegentlich zur Hybridisierung kommt, oder ob es Mischpopulationen gibt, die sich als solche dauerhaft erhalten. Das könnte theoretisch dort der Fall sein, wo einbrütige (artaxerxes-) und zweibrütige (agestis-) Populationen eng benachbart leben oder - wie z. B. bei Sandhammaren an der Südspitze Schwedens - einen gemeinsamen Habitat bewohnen. Gelegenheit zur Vermischung bestünde in solchen Kontaktzonen, wenn spät schlüpfende artaxerxes-Weibchen, etwa Anfang August, mit den zuerst schlüpfenden Männchen der zweiten agestis-Generation zusammentreffen.

Die zahlreichen Kreuzungs- und Rückkreuzungsversuche lassen jedoch klar erkennen, dass Mischpopulationen, deren Individuen bezüglich ihrer morphologisch-anatomischen und physiologischen Eigenschaften als Polyhybriden ersten bis n-ten Grades aufzufassen wären, die gesamte Palette aller bei agestis und artaxerxes allgemein vorhandenen Raupen-, Puppen- und

Faltermerkmale in allen bisher beobachteten Kombinationen aufweisen müssten. Nachdem JARVIS und HOEGH-GULDBERG zeigen konnten, dass auch die Anlage für die Länge der kritischen Photoperiode (resp. Generationenfolge) unabhängig von den morphologischen Merkmalen vererbt wird, wäre darüber hinaus zu erwarten, dass bei fortgesetztem, ungehindertem Austausch von Erbgut (Panmixie) alle möglichen Merkmalskombinationen in Verbindung mit Einbrütigkeit wie auch in Verbindung mit Mehrbrütigkeit auftreten.

Im Freiland sind derartige Populationen bisher nicht entdeckt worden. Immer haben sich die untersuchten Populationen im Zuchtversuch durch das Fehlen (!) bestimmter Merkmale und Merkmalskombinationen in ihrer Gesamtheit (!) klar als "agestis" oder als "artaxerxes" erwiesen. So konnte z. B. bei den im Freiland stets einbrütigen (hercynica-) Populationen von Rübeland im Harz und vom Alten Stolberg trotz vieler Zuchten über z. T. drei Generationen der Rgb-Raupentyp im IV. und V. Stadium nicht gefunden werden, der aber bei mehrbrütigen (agestis-) Populationen und bei den F₂-Hybriden regelmässig vorkommt. Umgekehrt fehlten bei meinen fortgesetzten Zuchten mehrbrütiger (agestis-) Populationen mit Material aus Halle (S.), Bad Frankenhausen und der östlichen Umgebung von Berlin völlig der W- bis wr-Raupentyp, Formen also, die bei Einbrütigen in allen meinen Zuchten häufig waren und bei den F₂-Hybriden wieder "herausmenden". Zugleich fehlte bei den agestis-Zuchten völlig die bei Einbrütigen häufige und bei den F₂-Hybriden einzeln wiedererscheinende Falterform unicolor LEMPKE=alloides (oberseits einfarbig schwarzbraun). Die Falterform semiallous, der bei Harzer Einbrütigen rund 50% aller Männchen angehören, und die auch bei den Hybriden verschiedener Mischungsgrade häufig ist, fehlte bei meinen agestis-Zuchten gänzlich - bei Freilandfaltern mehrbrütiger Populationen ist sie eine sehr seltene Ausnahme. Entsprechende Beobachtungen wurden auch in anderen Teilen Europas gemacht, wie aus der Literatur hervorgeht. Der Versuch, den W- oder wr-Typ der erwachsenen Raupe bei hercynica rein herauszuzüchten, führte zu interessanten Erkenntnissen. In beiden Fällen erschienen zwar der W-, Wr-, wr- und der wr-Typ (letzterer häufig, wenn beide Eltern zu diesem Typ gehörten), niemals aber der rR- bis R-Typ (Seitenlinie nur angedeutet und rosafarbig, Rotbesäumung breit bis ausfliessend); dieser rR- bis R-Typ, der bei erwachsenen agestis-Raupen immer häufig ist und auch bei den F₂-Hybriden als Folge der Aufspaltung und Rekombination grosselterlicher Merkmale wiedererschien, hätte wenigstens einmal auftreten müssen, wenn es sich bei den Stammtieren des wr-Typs um Hybriden aus hercynica vom W- bis wr-Typ und agestis vom R-Typ gehandelt hätte.

Demnach kann man eine ausgeprägte Rotzeichnung bei artaxerxes-Rassen nicht als Beweis für einen "agestis-Einschlag" betrachten, obwohl der wr-Typ gerade bei den Hybriden der häufigste ist. Gleiches gilt für eine bräunliche Dorsallinie bei Einbrütigen, für ein Merkmal also, das schon deshalb schwer deutbar ist, weil seine Ausprägung von hormonellen, belichtungsabhängigen Vorgängen (Diapausekleid !) mitbestimmt wird. Wahrscheinlich handelt es sich bei beiden Merkmalen um ein indifferentes, beiden Arten gemeinsames Erbteil einer hypothetischen Ur-Aricia, aus der sich agestis und artaxerxes entwickelt haben.

Die Ausprägung der rosafarbenen bis roten Besäumung scheint das Resultat mehrerer frei kombinierbarer Gene zu sein, die sich in ihrer phänologi-

schen Wirkung abschwächen oder auch verstärken. Es hat den Anschein, dass sich die Anlagen für "weisse Seitenlinie" und "Rotbesäumung" nicht oder nur wenig beeinflussen. Offenbar ist die Anlage für "weisse Seitenlinie" bei artaxerxes stark, bei agestis dagegen nicht oder nur schwach entwickelt.

Polygene Bedingtheit der einzelnen Merkmale, polyphäne Wirkung der verschiedenen Gene und die relativ hohe Zahl von haploid 23 Chromosomen in beiden Taxonen (nach LORKOVIĆ und SIJARIĆ 1969) sind die Erklärung dafür, dass verschiedene Einzelmerkmale bei den Nachkommen manchmal stärker als bei beiden Elternteilen ausgeprägt werden. Diese als Heterosis bekannte Erscheinung wurde besonders bei agestis-artaxerxes-Hybriden, aber auch bei Mischlingen aus verschiedenen artaxerxes-Raupen beobachtet, wahrscheinlich deshalb, weil das zum Mittelmaß führende Zusammenwirken der betreffenden Gene (intermediäre Vererbung) nicht mehr so wie bei rassen- bzw. artgleichem Erbgut funktioniert (genetic imbalance bei JARVIS und HOEGH-GULDBERG). Diese Umstände machen es schwer, über die Ausprägung und die Dominanz einzelner Merkmale bei den Nachkommen etwas vorherzusagen. Der für die schottische Nominatrasse artaxerxes typische, weisse Zellschlussfleck auf der Oberseite der Vorderflügel wird nach FRYDENBERG und HOEGH-GULDBERG von einem einzigen, rezessiven Gen induziert; bei den meisten anderen Merkmalen liegen kompliziertere Vererbungsverhältnisse in Form einer multiplen Allelomorphie vor. So zeigte sich z. B., dass die olivbraune Tönung der Unterseite schottischer oder Harzer artaxerxes-Falter bei der Kreuzung mit agestis das eine Mal dominant, ein anderes Mal rezessiv oder intermediär vererbt wurde, oder dass bei reziproken Kombinationen ein Dominanzwechsel für dieses oder auch für andere Merkmale eintrat. Männchen und Weibchen derselben Zucht können sich bezüglich der Dominanz einzelner Merkmale unterschiedlich verhalten usw.. Bei meiner diesjährigen Kreuzungszucht mit agestis und artaxerxes ssp. hercynica erschienen schon in F₁ bei den Faltern beiderlei Geschlechts auf der Unterseite alle Uebergänge vom hellen, zarten Aschgrau (wie bei agestis-Männchen) bis zum Olivbraun reinrassiger hercynica-Weibchen. Aehnlich unberechenbar wird auch die Ausprägung der rotgelben, vom Geschlecht kontrollierten Fleckenreihe vererbt.

Umso bemerkenswerter ist, dass eine bestimmte Variationsbreite bei agestis einerseits und bei den verschiedenen artaxerxes-Rassen andererseits im Freiland und bei normalen Zuchtbedingungen nicht überschritten wird. Das spricht entschieden für die Homogenität der Erbanlagen innerhalb der einzelnen Taxa, zugleich auch für ihre deutliche, genetische Trennung.

Zahlreiche im Freiland selten erscheinende Sonderformen konnten von JARVIS und HOEGH-GULDBERG in den letzten Jahren durch die Kühlung verpuppungsbereiter Raupen und der Puppen als "Phänokopien" künstlich erzeugt und als Modifikationen identifiziert werden. Dabei zeigte sich, dass die Puppenkühlung bei den Hybriden aus den südsandinavischen artaxerxes-Rassen vandalica, rambringi und horkei zu verstärkten heterotischen Erscheinungen führte und bei den Hybriden aus artaxerxes ssp. vandalica und südenglischen agestis die höchste Zahl von z. T. neuartigen Modifikationen erzeugte. Hier hatten genetische Unausgeglichenheit bzw. Gen-Unverträglichkeit und Puppenkühlung bestimmte enzymatische Vorgänge gleichsinnig und damit auch besonders auffällig gestört. Die einzelnen geprüften Rassen reagierten auf den gleichen Insult zum Teil recht verschieden. Die Tempe-

raturexperimente haben sich so als eine wertvolle Methode erwiesen, genetische Unterschiede zwischen den genannten Taxonen sichtbar zu machen.

Auch die ungewöhnlich grosse Variation der Spannweite bei den F_2 -Hybriden aus agestis und artaxerxes hercynica und die Monstrosität einiger ihrer Puppen sind der morphologische Ausdruck für ein gestörtes Zusammenwirken der Gene, das zugleich auch Zeugungsunfähigkeit verursachte. Da gleiche Erscheinungen bei den F_1 - und F_2 -Hybriden aus dänischen agestis und artaxerxes vandalica auftraten, bei anderen unter gleichen Bedingungen durchgeführten Kreuzungen aber fehlten, können sie nicht die zufällige Folge irgendwelcher unzulänglichen Zuchtbedingungen gewesen sein. Hier zeigen sich Gesetzmässigkeiten von grundsätzlicher Bedeutung (s. u.).

Wie schwierig und falsch es sein kann, die Diagnose "agestis" oder "artaxerxes" aus nur einem habituellen Merkmal zu stellen und etwas über die Artverschiedenheit auszusagen, sei an der Grundfärbung der Flügelunterseite erläutert: Diese ist bei den südwesteuropäischen bis vorderasiatischen, gebirgsbewohnenden Einbrütigen (A. artaxerxes ssp. montensis, ssp. issekutzi, ssp. sheljuzhkoii u. a.) bei den Männchen überwiegend hellgrau bis gelblichgrau und nur bei den Weibchen deutlich bräunlichgrau; bei den mittel-, ost- und nordeuropäischen Einbrütigen (artaxerxes ssp. allous, ssp. hercynica, ssp. inhonora, ssp. rambringi u. a.) wird sie auch bei den Männchen deutlich bräunlich und bei den Weibchen manchmal schon düster graubraun bis olivbraun; in Nordengland und Schottland schliesslich ist sie in beiden Geschlechtern der ssp. salmacis und ssp. artaxerxes (Nominatrasse) überwiegend olivbraun bis kaffeebraun, nimmt aber innerhalb Schottlands nach Norden zu wieder einen grauen Ton an. Bei agestis verhält sich die Unterseite gerade umgekehrt: Bei südeuropäischen bis vorderasiatischen Populationen überwiegen gelblichbraune bis hellbraune Töne (ähnlich wie bei Aricia cramera ESCHSCHOLTZ 1821); bei südenglischen, mitteleuropäischen und südschandinavischen Populationen sind die Männchen der I. Generation fast rein hell aschgrau, die der II. (und III.) Generation zart bräunlichgrau, und die Weibchen zeigen unterseits ein variables, helles Milchkafee-braun. Hinzu kommt noch, dass Wärme während der Raupen- und Puppenzeit zu grossen Faltern mit gesättigten Farben (in Mittel- und Nordeuropa zu verstärkten Brauntönen), Kühle dagegen zu kleineren Faltern mit trübem Kolorit und grau getönter Unterseite führt, ohne aber den rassen- oder artspezifischen Färbungscharakter ganz zu verwischen. Unter solchen Umständen ist verständlich, dass BERGMANN (1952) die grossen, verdunkelten und einbrütigen hercynica-Falter Thüringens und des Harzgebirges sowie einfarbig schwarzbraune Falter der f. unicolor LEMPKE (false f. allous) des Alpenraumes als Kühle-Feuchtigkeits- und Wärme-Feuchtigkeits-Modifikationen einer einheitlichen "Lycaena astrarche BERGSTRAESSER" fehldeuten konnte.

LORKOVIĆ und SIJARIĆ suchten die Frage, ob es sich bei agestis und allous in Jugoslawien um zwei reproduktiv isolierte, echte Arten handelt, dadurch zu beantworten, dass sie an insgesamt 65 ein- bzw. zweibrütigen Faltern aus der Umgebung von Sarajevo 18 verschiedene Merkmale varianzanalytisch untersuchten. Sie fanden einige Merkmale und Merkmalskombinationen nur bei agestis, andere nur bei allous; bestimmte Merkmalskombinationen, die bei fortgesetztem, ungehindertem Genaustausch zwischen beiden Gruppen (Panmixie) und bei intermediärer Vererbung der meisten untersuchten Merkmale hätten auftreten müssen, fehlten gänzlich.

Diese und weitere Befunde - z. B. die fast komplette Trennung der Häufigkeitskurven der Aedoeagus-Länge - führten zu der Annahme, dass ein "en bloc" wirkender Faktor existiere, der eine Panmixie verhindere und die Falter von Sarajevo in zwei reproduktiv isolierte, selbständige Arten, eben in agestis und in allous, unterteile. Die Autoren vermuteten, dass es sich bei dem isolierenden Prinzip um eine ausgeprägte, sexuelle Aversion zwischen den artfremden Partnern handelt, da 1) eine räumlich-zeitliche Isolierung in dieser Gegend nicht bestand, 2) eine verminderte Fruchtbarkeit bei den mit einer manuellen Kopulationsmethode erzielten F₁- bis F₃-Hybriden fehlte, und 3) Spontanpaarungen zwischen agestis und allous in diesen Versuchen ausblieben.

Da sich aber bei diesen Experimenten auch die artgleichen Partner nicht spontan paarten, besteht der Verdacht, dass die Zuchtbedingungen nicht optimal waren. Ausserdem bleibt zu fragen, ob die Anzahl von 65 Faltern angesichts der geschilderten, unübersichtlichen Dominanzverhältnisse für so weitreichende Schlüsse nicht doch zu klein war. Die Schlussfolgerungen der beiden Autoren können schon deshalb nicht für agestis und artaxerxes im Ganzen gelten, weil die Falter mittel- und nordwesteuropäischer Rassen beider Gruppen in Gefangenschaft ohne weiteres miteinander kopulierten, und weil dann bei den Hybriden z. T. erhebliche, genetisch bedingte Störungen regelmässig auftraten. Bezüglich der Raupen- und Puppenzeichnung fanden LORKOVIC und SIJARIC die gleichen Unterschiede zwischen agestis und artaxerxes (allous) wie die anderen genannten Autoren und wie ich selbst.

Wenn auch die morphologisch-anatomischen Befunde, die hier nicht alle erwähnt werden können, insgesamt auf eine stabilisierte, genetische Trennung beider Gruppen und einiger ihrer Untereinheiten hinweisen, so sind sie doch für sich allein noch kein endgültiger Beweis für die Artverschiedenheit von agestis und artaxerxes. Grössere Aussagekraft und grössere biologische Bedeutung haben Störungen der Reproduktionsmechanismen, denen wir uns zuwenden.

2. Reproduktionsstörungen und Isolationsmechanismen

Paarungsbereitschaft und Fruchtbarkeit der Falter sowie die Lebenskraft der Jugendstände pflegen bei der Treibzucht von Schmetterlingen schon in wenigen Generationen stark abzunehmen oder ganz zu erlöschen, so auch bei Aricia nach der belichtungsinduzierten Ausschaltung der Diapause. Degenerationserscheinungen zeigen sich bei artaxerxes, insbesondere bei den Männchen, eher und stärker als bei agestis und bei den Weibchen, wie JARVIS', HOEGH-GULDBERG's und meine Zuchterfahrungen lehren. Sie sind teils auf die Ausschaltung der Raupendiapause, d. h. eines genetisch vorgegebenen Ruhestadiums, teils auch auf die ungünstigen Licht- und Ernährungsbedingungen im Spätherbst und Winter sowie auf den bei der Zucht fehlenden Temperaturwechsel zwischen Nacht und Tag zurückzuführen. Die schwächenden Treibeffekte müssen bei der Beurteilung der Hybridisierungsfolgen in Rechnung gestellt und von den genetisch bedingten Störungen sorgfältig abgegrenzt werden. Andererseits dürften die Auswirkungen genetischer Unausgeglichenheiten bei der Treibzucht bisweilen deutlicher werden als unter Freilandbedingungen. Allgemein können Vitalitäts-, Fertilitäts- und Entwicklungsstörungen bei Kreuzungsexperimenten überhaupt nur dann als Folge von "genetic imbalance" gedeutet werden, wenn sie bei den Paral-

lelzuchten reiner Stämme (Kontrollen) fehlen.

Die Schwächung der Fortpflanzungskraft muss nicht immer an den Faltern äusserlich erkennbar sein. So waren in einigen meiner hercynica-Zuchten gerade die grössten Männchen die sexuell am wenigsten aktiven, sie waren anscheinend "ins Kraut geschossen".

Das Paarungsverhalten der gezogenen und der Freilandfalter in Gefangenschaft ist besonders kritisch zu beurteilen. Trotz günstigster äusserer Bedingungen bleibt meist ein Teil der Weibchen im Flugkäfig ungepaart, auch bei reinstämmigen Zuchten. Ursache dafür könnte sein, dass es bei den Männchen infolge des erzwungenen Zusammenlebens mit den Partnern auf engem Raume zur Geruchs -Adaptation (Abstumpfung, Gewöhnung) gegenüber dem anlockenden und erregend wirkenden Sexual-Duftstoff der Weibchen (Pheromon) kommt. So etwas konnte z. B. bei Bombyx mori L. mit elektrophysiologischen Methoden nachgewiesen werden. Dafür spricht u. a., dass die Weibchen prompt kopuliert werden und dann viele Eier produzieren, wenn man sie nach einer ausgiebigen Fütterung mit Honigwasser isoliert, einige Tage lang durch mässiges Kühlen ruhigstellt und danach bei Wärme den Männchen einzeln beigestellt (HOEGH-GULDBERG und JARVIS). Vermutlich bilden die Weibchen während der Ruhigstellung uneingeschränkt Sexual-Duftstoff, der dann konzentriert freigesetzt wird und eine starke Wirkung entfaltet. Haben die Weibchen dagegen schon längere Zeit mit erhobenem Hinterleib, gespreizten Afterhaaren (Durftorgan!) und zitternden Flügeln "gebettelt", dann ist ihr Drüsenepithel, das den Duftstoff bildet, möglicherweise erschöpft, und sie werden auch von frisch eingesetzten Männchen nicht mehr beachtet. Sonnenschein alleine ist noch kein ausreichendes Paarungsstimulans, es muss bei hohem Sonnenstand warm bis heiss sein. So paarten sich agestis- bzw. hercynica-Falter an einem sonnigen, aber kühlen Oktobertag des Jahres 1972 auf meinem Balkon über Mittag erst, als ich mit einem Heizventilator Warmluft von etwa 30°C in die Flugkäfige blies. Erinnerung sei auch an den Umstand, dass von mehreren gleichaltrigen Männchen oft nur eines Paarungsversuche unternimmt. Ueberhaupt scheint bei Aricia das männliche Geschlecht das störanfälligere zu sein. So brachten gezogene, normal grosse hercynica-F₂-Falter, unter sich gehalten, trotz bester Wetterbedingungen nur unfruchtbare Eier hervor, während die Weibchen derselben Zucht mit Freilandmännchen von agestis in Gefangenschaft viele grosse F₁-Hybriden zeugten. Folglich kann das Ausbleiben einer Paarung oder die Unfruchtbarkeit der Eier nicht als Beweis für die Artverschiedenheit der betreffenden Partner gelten.

Diese vielen Unsicherheiten und Einschränkungen zwingen zu dem Eingeständnis, dass eine Aversion des einen Geschlechts von agestis gegenüber dem anderen Geschlecht von artaxerxes - und damit auch eine sexuelle (Paarungs-) Isolation der beiden Gruppen - im Experiment bisher nicht zweifelsfrei nachgewiesen wurde. Ungeklärt ist noch, ob sich die gruppenfremden Partner im Freiland ebenso wie in Gefangenschaft zueinander verhalten.

Anders steht es mit bestimmten Entwicklungs- und Fortpflanzungsstörungen, die bei den agestis-artaxerxes-Hybriden, teils auch bei den Hybriden aus verschiedenen artaxerxes-Rassen auffallend regelmässig auftraten, bei den reinstämmigen Zuchten aber fehlten (vergl. Tabelle 1).

Tabelle 1: Kreuzungen verschiedener Rassen von Aricia artaxerxes FABR. mit Aricia agestis DENIS et SCHIFFERMUELLER

Herkunft		Besonderheiten in F ₁ -F ₂ (Publikation)	Experimentator
Männchen	Weibchen		Versuchsjahr
<u>agestis</u> S-England, Winchester	x <u>artaxerxes</u> S-Schottland, Hawick	Proterogynie, im Mittel von 2 Tagen	Jarvis 1962 (1966) Frydenberg u. Hoegh- Guldberg
<u>agestis</u> S-England, Winchester	x <u>salmacis</u> NW-England, Warton	Proterogynie, im Mittel von 4 Tagen; 27 M., 39 W.	Jarvis 1962 (1966)
<u>agestis</u> S-England, Reading	x <u>salmacis</u> NO-England, Sherburn	Proterogynie angedeu- tet	Jarvis 1967 (1969)
<u>agestis</u> S-England, Winchester	x <u>vandalica</u> Jütland, Nordküste	Proterogynie bei sehr beschleunigter Ent- wicklung	Jarvis 1963 (1966) Hoegh-Guldberg 1963 (1966)
<u>agestis</u> S-England, Reading	x <u>vandalica</u> Jütland, Nordküste	Proterogynie in F ₁	Jarvis 1972, Hoegh- Guldberg (1974)
<u>agestis</u> Kyffhäuser- gebirge/ DDR	x <u>hercynica</u> Rübeland im Harz/ DDR	Proterogynie von 1-7 Tagen und z. T. mon- ströse Puppen in F ₁ ; in F ₂ Sterilität, z. T. Kleinheit; bei Rückkreuzungen z. T. totaler Ausfall der W., hohe Mortalität der Jugend- stände, sterile Eier trotz Paarung	Kames 1973, 1975 (diese Arbeit)
<u>agestis</u> Kroatien, Zagreb	x <u>macedonica</u> W-Kroatien, Plitvice- Seen	Proterogynie in F ₁ : bei Zimmerzucht er- schienen die meisten W. vor, alle M. erst nach Diapause; erst nach manueller Kopula- tion F ₁ -F ₃ -Hybriden	Lorković 1961- 1962 (briefl. Mitt. 1975)

<u>artaxerxes</u> Schottland Stonehaven	x <u>agestis</u> S-England	28 W. mit verzöger- ter Entwicklung, männliche Puppen alle abgestorben	Jarvis 1964 (1969) Frydenberg u. Hoegh- Guldberg (1966)
<u>salmacis</u> NW-England, Warton	x <u>agestis</u> S-England, Winchester	ausgeprägte Proteran- drie; im Mittel von 10 Tagen; 24 M., 8W.	Jarvis 1962 (1966)

<u>salmacis</u>	x	<u>agestis</u>	ausgeprägte Proterandrie von 13 Tagen bei stark verzögertem Wachstum der Weibchen; Sex-Ratio 2:1	Jarvis 1967 (1969), Hoegh-Guldberg u. Jarvis (1969)
NO-England, Sherburn		S-England, Reading		
<u>vandalica</u>	x	<u>agestis</u>	Entwicklung der M. teils beschleunigt, die der W. verzögert; Proterogynie in F ₂ , z.T. monströse Puppen in F ₁ ; Fertilität der Eier von F ₁ und F ₂ vermindert	Hoegh-Guldberg u. Jarvis 1968 (1969)
Jütland, Nordküste		Jütland, Ostseite bei Sletterhage		
<u>allous</u>	x	<u>agestis</u>	viele unfruchtbare und wenige fruchtbare Eier in zwei Ansetzungen; 5 bzw. 4 Larven, 2 bzw. 1 männlicher Falter	Hoegh-Guldberg u. Jarvis 1968 (1969)
Oesterreich, Trawiesalm 1300 m		Jütland, Ostseite bei Sletterhage		
<u>hercynica</u>	x	<u>agestis</u>	trotz Paarung nur unfruchtbare Eier	Kames 1973 (diese Arbeit)
Rübeland, im Harz/ DDR		Kyffhäuser- gebirge/ DDR		

Hervorzuheben sind in erster Linie

- a) die erheblich beschleunigte oder verzögerte Entwicklung der Männchen oder Weibchen, im Extrem bis zum Absterben eines Geschlechts, teils mit Umkehrung der normalen Phänologie (Proterogynie statt der bei Lycaeniden und bei Aricia normalen Proterandrie),
- b) das Ausbleiben der Raupendiapause im Herbst trotz der Kurztag-Belichtung der Eilarven,
- c) monströse Puppen mit resultierender Verkrüppelung und Absterben der Falter,
- d) Zwergenwuchs der Männchen bei normal grossen Weibchen,
- e) Zeugungsunfähigkeit bei erhalten gebliebenem Paarungstrieb,
- f) die Produktion ungewöhnlich vieler, zum Teil deformierter Eier mit Störungen der Embryonalentwicklung,
- g) erhebliche Unterschiede in der Fertilität der Eier und der Vitalität der Jugendstände zwischen Original- und reziproker Kreuzung, und
- h) der totale Ausfall des einen Geschlechts sowie andere Unregelmässigkeiten bei den Rückkreuzungen.

Diese Störungen der Reproduktionsfähigkeit, die auf wesentlichen genetischen Differenzen zwischen den verwendeten Partnern und den zugehörigen Populationen beruhen, dürften eine sehr oder weniger perfekte, gametische und/oder zygotische Isolation (LORKOVIĆ 1958) zwischen agestis und arta-

xerxes herbeiführen und somit auch die artliche Trennung fördern und stabilisieren. Diese Befunde eröffnen zugleich Einblicke in die Entwicklungsgeschichte der beiden Aricia-Stämme bzw. -Arten, wie nachfolgend dargestellt wird:

Tabelle 1 lässt klar erkennen, dass sich eine mehr oder weniger deutliche, abnorme Proterogynie immer dann entwickelt hat, wenn das Männchen zu agestis, das Weibchen aber zu irgendeiner artaxerxes-Rasse gehörte. Bei der reziproken Kombination kam es dagegen zur gesteigerten Proterandrie bis zum Auseinanderklaffen der Flugzeiten der Männchen und Weibchen, teils durch die verzögerte Weibchenentwicklung. Diese schon von JARVIS entdeckte, jetzt erneut bestätigte "Proterogynie-Regel" möchte ich aus zwei Gründen als den interessantesten Befund unserer Kreuzungsexperimente werten:

Sie beweist erstens, dass sich die untersuchten artaxerxes-Untereinheiten trotz ihrer zum Teil erheblichen, genetischen Unterschiede (s. u.) und trotz ihrer weiten, räumlichen Trennung der agestis gegenüber unerwartet einheitlich verhalten; sie stehen der agestis genetisch als ein einheitlich reagierendes Ganzes, eben als die Art artaxerxes, gegenüber, und die einzelnen Untereinheiten sind miteinander näher verwandt als mit agestis.

Zweitens kann ausgesagt werden, dass sich jene molekulargenetische Veränderung, die bei der Hybridisierung heutzutage mit überraschender Regelmässigkeit eine Proterogynie induziert, entwickelt haben muss, bevor die Rassenbildung innerhalb des artaxerxes-Stammes eingesetzt hat, denn es ist ganz unwahrscheinlich, dass sich eine derart spezielle und wohl auch zugleich komplexe Strukturänderung in den einzelnen, jetzt weit getrennten artaxerxes-Untereinheiten selbständig und in völlig gleicher Weise vollzogen haben könnte. Folglich ist das betreffende, speziell-komplexe Genmuster ein allen untersuchten artaxerxes-Populationen gemeinsames Erbe einer Ur-artaxerxes. Da die geographische, zur Rassenbildung führende Aufspaltung des artaxerxes-Stammes in Nordwesteuropa vor etwa 8000 Jahren begonnen haben dürfte, wie noch gezeigt wird, muss sich die hypothetische Ur-artaxerxes spätestens bis zu diesem Zeitpunkt, wahrscheinlich aber schon während einer der letzten Vereisungsperioden, genetisch in der speziell-komplexen Weise von agestis getrennt haben. Weitere genetische Veränderungen innerhalb der einzelnen artaxerxes-Populationen, die bei ihrer Kreuzung zu teils erheblichen Störungen in der Nachkommenschaft führen (s. unten), wären demnach jüngeren bis jüngsten Datums. Daraus folgt dann, dass wir es bei artaxerxes mit einer plastischen Art zu tun haben, der noch Entwicklungstendenzen innewohnen. Demgegenüber stellt sich agestis als eine "konservative" Art dar. Die grundlegenden Unterschiede zwischen agestis und artaxerxes kommen auch in ihrem ganz verschiedenen Verbreitungs- und Ausbreitungstyp zum Ausdruck (Abbildung 1).

Zweifelhaft bleibt jedoch, ob die Proterogynie, falls sie sich im Freiland überhaupt ausbilden würden, eine fortgesetzte Vermischung verhindern könnte, da bei den Hybridenzuchten meist einige Männchen und Weibchen gleichzeitig schlüpften. Eher könnte das vorzeitige Schlüpfen der Männchen oder das verspätete Erscheinen der Weibchen eine Paarung unmöglich machen und die Entwicklung einer Mischpopulation verhindern. Es ist ohne weiteres klar, dass sich eine Mischpopulation, räumlich von den Stammpopulationen ge-

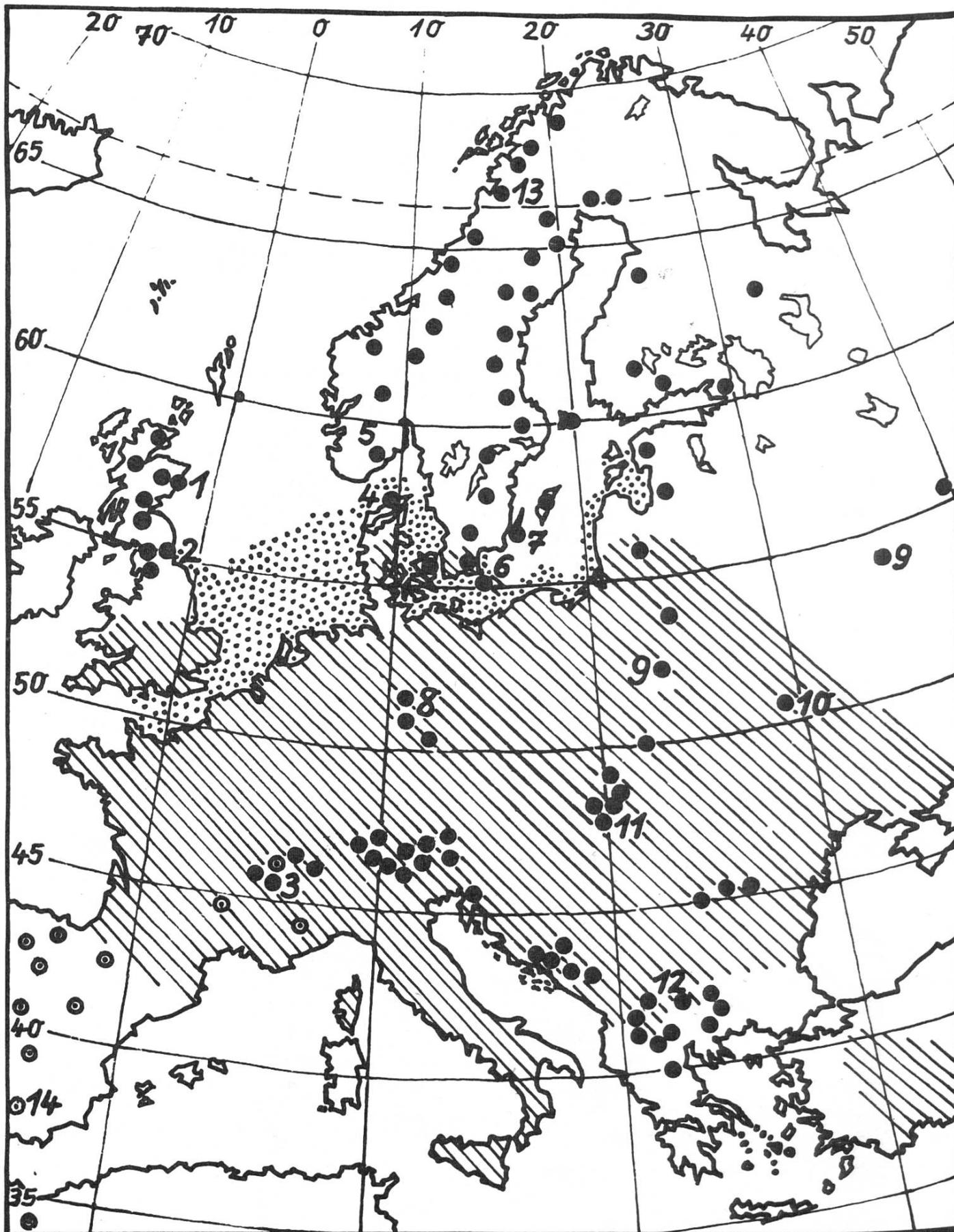


Abb. 1: Aricia artaxerxes FABR. und ihre Rassen (●, 1-13, s. Text), Aricia montensis VERITY (⊙) und Aricia agestis DEN. et SCHIFF. (schraffiertes Gebiet) in Europa.

Punktirtes Gebiet: Landverbindung zwischen Britannien, Jütland, der skandinavischen Halbinsel und Mitteleuropa im Bereich der Nordsee und südlichen Ostsee zur Zeit des Haselgipfels um 8000 v. d. Zw. (nach SAUREMA 1934, JESSEN 1935, BERTSCH 1953).

trennt, nicht reproduzieren kann, wenn die Männchen oder Weibchen schon in F_1 gänzlich ausbleiben oder unfruchtbar sind.

Anders ist die Situation, wenn das eine Geschlecht erst in F_2 oder nur bei einem Teil der Rückkreuzungen ausfällt und die Mischlinge zugleich weiterhin mit agestis und/oder artaxerxes Kontakt haben. In diesem Falle wäre über die Hybriden noch ein beschränkter Gen-Austausch zwischen den beiden Stammformen möglich, und F_1 -Hybriden könnten immer wieder neu entstehen. In den eigenen Versuchen blieben die Weibchen zwar aus, wenn Hybriden- F_1 -Weibchen mit hercynica-Männchen rückgekreuzt wurden, und bei der reziproken Kombination gab es nur einige schwächliche Nachkommen, doch waren entscheidende Störungen nicht festzustellen, wenn die Hybriden- F_1 -Weibchen mit agestis-Männchen rückgekreuzt wurden; Nachkommenschaft blieb aber ganz aus, wenn agestis-Weibchen mit hercynica-Männchen oder Hybriden- F_1 -Männchen gepaart wurden. Die Originalkreuzung hercynica-Weibchen mit agestis-Männchen führte wiederholt zu äusserlich gesunden, sexuell aktiven und fruchtbaren F_1 -Hybriden (und stets zur Proterogynie), doch wurden dann in F_2 , zumindestens an den Männchen, degenerative Veränderungen wie Zwergwuchs und Unfruchtbarkeit deutlich.

Diese Befunde enthalten wieder eine Regel: Die Störungen scheinen umso ausgeprägter zu sein und sich in den Präimaginalstadien umso früher zu zeigen, je höher der Anteil von hercynica-Erbgut in den F_1 - und F_2 -Hybriden ist. Ausserdem scheinen die Männchen ihre Fortpflanzungsfähigkeit bei der lichtinduzierten Treibzucht umso leichter zu verlieren, je mehr sich ihr Genbestand dem der Einbrütigen nähert. Die Befunde zeigen ausserdem, dass es möglich ist, Erbmaterial von hercynica sukzessive in dem von agestis "zu verdünnen", nicht oder weniger gut jedoch agestis-Erbgut in dem hercynica. Ähnliche, nicht ganz so regelmässige Beobachtungen machten JARVIS und HOEGH-GULDBERG bei ihren Experimenten mit britischen agestis- und artaxerxes-Populationen, auch bei Verwendung von Raupen, die mit einer Diapause normal überwintern konnten. Dieser Umstand und die "regelmässige Unregelmässigkeit" deuten darauf hin, dass die Störungen nicht durch die Treibzucht, sondern durch genetische Unterschiede zwischen den verwendeten Stammeltern bedingt waren.

Es ist wahrscheinlich, dass derartige Störungen die in Kontaktzonen eventuell entstehenden Mischpopulationen erheblich schwächen, weil ein Teil der Paarungen entweder keine oder nur minderwertige Nachkommen ergibt. Zahlenmässig schwache Mischpopulationen können dann durch ungünstige äussere Einflüsse zusätzlich dezimiert und rasch ausgelöscht werden.

Gleiche Folgen ergeben sich, wenn die Diapause bei einem Teil der Hybridenraupen im Herbst trotz einer Kurztagbelichtung ausbleibt, da diese Raupen wegen der mangelhaften Umstellung ihres Stoffwechsels im Winter wegsterben oder noch im Spätherbst Imagines hervorbringen, die zu dieser Zeit nicht kopulieren. Vermutlich ist bei solchen Raupen der neuro-hormonale Mechanismus, der die Diapause in Abhängigkeit von der Belichtung steuert, durch gewisse Gen-Unverträglichkeiten ausser Funktion gesetzt worden.

Bei einigen Kreuzungen zeigten sich auf jeder Entwicklungsstufe erhebliche Störungen, die sich in ihrer biologischen Wirkung summieren und die Entstehung einer sich selbst reproduzierenden Mischpopulation kaum zulassen. Im Freiland dürften weitere negative Einflüsse hinzukommen, die bei der Aufzucht im Zimmer von jedem Individuum sorgfältig ferngehalten werden.

Problematisch und zum Teil überraschend sind die Ergebnisse der Kreuzungen verschiedener artaxerxes-Rassen untereinander (HOEGH-GULDBERG und JARVIS 1966-1974, graphische Darstellungen 1969). Unter Berücksichtigung der Zuchtbedingungen im Herbst und Winter lassen sich die Ergebnisse in wenigstens vier Gruppen einteilen, die anscheinend den Differenzierungsgrad der einzelnen Taxone widerspiegeln:

Die erste Gruppe enthält artaxerxes-Untereinheiten, von denen je zwei bei der Kreuzung in beiden Richtungen bis zur F_2 normale, unvermindert fruchtbare Nachkommen ergaben. Es sind dies die Paarungen

artaxerxes/Schottland x salmacis/Nordengland,
rambringi/Südschweden x vandalica/Jütland, und
rambringi/Südschweden x rambringi-Aehnliche/Ostsee-Insel Bornholm.

Diese Taxa verhalten sich in dieser Zusammenstellung wie Rassen im klassischen Sinne, so dass an ihrer Artgleichheit nicht zu zweifeln ist. Hierzu gehören von der Morphologie her auch die einbrütigen Populationen der dänischen Hauptinsel Seeland.

Die zweite Ergebnisgruppe enthält Kreuzungen, die in der einen Richtung wenigstens bis zur F_1 normale Verhältnisse, in der reziproken Kombination aber keine Nachkommen oder eine stark verminderte Fruchtbarkeit der Falter mit Vitalitätsverlusten der Jugendstände ergaben. Wichtig ist, dass es sich hier wie auch in den beiden folgenden Gruppen zum Teil um dieselben Taxa wie in der ersten Gruppe handelt, jedoch in anderer Zusammenstellung:

vandalica/Jütland x rambringi-Aehnliche/Ostsee-Insel Bornholm,
vandalica/Jütland x horkei/Ostsee-Insel Oeland,
rambringi/Südschweden x horkei/Ostsee-Insel Oeland,
vandalica/Jütland x salmacis/Nordengland, und
opheimi/Südnorwegen x salmacis/Nordengland.

Die dritte Ergebnisgruppe, bei der sich in F_1 normale Verhältnisse, in F_2 aber Entwicklungsstörungen der Jugendstände und eine erheblich verminderte Fruchtbarkeit zeigten, enthält die Kreuzungen

salmacis/Nordengland x allous/Oberengadin, Schweizer Alpen, und
vandalica/Jütland x hercynica/Harzgebiet in der DDR.

Es sei darauf hingewiesen, dass sich salmacis und allous in allen Stadien trotz ihrer grossen, geographischen Entfernung sehr ähneln, und dass hercynica morphologisch den südschwedischen Faltern sehr nahe steht.

In der vierten Gruppe gab es trotz der beobachteten oder wahrscheinlich erfolgten Paarung in allen geprüften Richtungen entweder nur einige vermindert fruchtbare F_1 -Hybriden oder überhaupt keine Nachkommen, also auch keine F_2 -Generation, so bei den Kreuzungen

vandalica/Jütland x artaxerxes/Schottland,
vandalica/Jütland x opheimi/Südnorwegen,
rambringi/Südschweden x opheimi/Südnorwegen,
rambringi/Südschweden x salmacis/Nordengland, und
hercynica/Harzgebiet, DDR x allous/Oberengadin, Schweizer Alpen.

Die erste dieser Kreuzungen ergab zwar viele Eier, aber nur eine nicht schlüpfähige Raupe und einige abgestorbene, z. T. missbildete Embryonen

in den Eiern.

Demnach lässt sich aussagen, dass die genetisch bedingten Störungen innerhalb des artaxerxes-Stammes mit der steigenden, geographischen Entfernung und mit zunehmender, räumlicher Isolierung, vor allem wohl durch grosse Wasserflächen und weite Kultursteppen, deutlicher werden. Die beobachteten Fertilitäts- und Vitalitätsstörungen entsprechen nicht nur dem geographischen, sondern auch dem genetischen Abstand zwischen diesen verschiedenen artaxerxes-Untereinheiten. Daher ist zu fragen, ob wir hier a) überhaupt noch mit allopatrischen, eigentlichen Rassen (Subspecies) einer gemeinsamen Art, oder aber b) mit mehreren selbständigen Arten zu tun haben.

In Uebereinstimmung mit JARVIS, HOEGH-GULDBERG und VARGA möchte ich beide Fragen mit "nein" beantworten. Dafür gibt es mehrere Gründe:

Erstens verhalten sich die südsandinavischen Einbrütigen aus Jütland, Südschweden und der Ostsee-Insel Bornholm in den Kombinationen der Ergebnisgruppe 1 wie klassische Rassen derselben Art zueinander, während sich dieselben Populationen in den Zusammenstellungen der zweiten Ergebnisgruppe wie verschiedene Arten zueinander verhalten. Diese Populationen bzw. Taxa können aber nicht artgleich und zugleich auch artverschieden sein! Derselbe Widerspruch tut sich bei den Kombinationen der zweiten Ergebnisgruppe auf, da hier in der einen Kreuzungsrichtung normale Fortpflanzungsverhältnisse herrschten, die für Artgleichheit sprechen, während die reziproken Kreuzungen mit gleichem Zuchtmaterial eine schwer gestörte Fortpflanzung erkennen liessen. Das Problem wird an den Beziehungen zwischen den Taxonen vandalica, salmacis und artaxerxes besonders deutlich, zugleich aber auch lösbar: Die beiden ersteren gehören zur Ergebnisgruppe 2, sie wären sowohl "artgleich" als auch "artverschieden", die beiden letzteren haben sich aber zweifelsfrei als artgleiche Rassen erwiesen; vandalica und artaxerxes wären aber nach den Ergebnissen der Gruppe 4 als zwei völlig getrennte Arten zu betrachten! Da nun salmacis als artgleich mit artaxerxes gelten muss und auch als artgleich mit vandalica gelten darf, sind auch vandalica und artaxerxes nach den Regeln der Logik als artgleich zu betrachten ("Sind zwei Dinge einem dritten gleich, dann sind sie auch untereinander gleich"). Die nordenglische Untereinheit stellt demnach ein verbindendes Glied zwischen der schottischen und der jütländischen Untereinheit dar; in gleicher Weise, d. h. über (zufällig noch existierende) Zwischenglieder sind auch die weit voneinander getrennten Einbrütigen Südnorwegens, Südschwedens, der dänischen und schwedischen Ostsee-Inseln, des Harzgebirges in der Mitte Europas und die alpinen Populationen miteinander verbunden.

Ganz ähnliche oder gleiche Verhältnisse in der Pieris-napi- und Erebia-tyndarus-Gruppe veranlassten LORKOVIC (1958), vom Zustand der unvollständigen Speziation zu sprechen und den Begriff der Semispecies (Halbart) in die Taxonomie einzuführen. Zur Begründung, dass es sich hier nicht um einen Verlegenheitsausdruck, sondern um eine logische Notwendigkeit handelt, wies er darauf hin, dass die Evolution im allgemeinen nicht in einem grossen Schritt eine neue, reproduktiv vollständig isolierte Art hervorbringt, sondern über kleine Gen-Aenderungen, die sich im Laufe der Zeit in ihrer Wirkung summieren. Der Fall artaxerxes ist dafür ein anschauliches Beispiel. Wir haben es also mit einer Kollektivspezies ("Sammelart") zu tun,

die einem weit verzweigten Baum entspricht: Die Endglieder, von denen jedes für sich betrachtet als eine gesonderte, echte Art gelten könnte, sind in Wirklichkeit Halbarten, die teils durch weitere Halbarten schwächeren Ausprägungsgrades, teils durch echte Rassen zur Kollektivspezies artaxerxes genetisch miteinander verbunden sind. Angesichts ihrer Entwicklungspotenz dürften sich einige dieser Halbarten in nicht allzu ferner Zukunft zu reproduktiv völlig isolierten, selbständigen Arten weiterentwickelt haben.

Dieser Sachverhalt zwingt zu der Frage, ob agestis vielleicht doch nur eine Halbart der Kollektivspezies artaxerxes sei. Das ist vor allem aus folgenden Gründen zu verneinen: Erstens bilden beide Taxa dort, wo es räumlich möglich wäre, nach unseren bisherigen Kenntnissen keine Freilandhybriden (s. o.). Zweitens sind sie nicht nur durch eine Vielzahl morphologisch-anatomischer Merkmale, sondern auch durch die Verschiedenheit ihrer kritischen Photoperiode mit den daraus resultierenden Unterschieden ihrer Flugzeiten und Generationenzahl deutlich in zwei grosse Gruppen mit reicher, sub- bis semispezifischer Gliederung unterteilt. Es sei daran erinnert, dass die beschriebenen Hybridisierungen zwischen bestimmten artaxerxes-Untereinheiten und agestis überhaupt nur dadurch möglich waren, dass die Flugzeiten der taxonfremden Falter mit Hilfe der Langtagbelichtung ihrer Jung-raupen synchronisiert wurden, und dass man den Faltern die jeweils populations- bzw. taxongleichen Geschlechtspartner vorenthielt. Drittens gibt es zwischen agestis und artaxerxes anscheinend kein verbindendes Zwischenglied mehr. Viertens bewohnt agestis ein ziemlich geschlossenes Areal, in das in weiten Teilen Europas etliche artaxerxes-Untereinheiten disjunkt eingesprengt sind. Fünftens bestehen zwischen agestis und artaxerxes, ihren bevorzugten Biotopen und Futterpflanzen nach zu urteilen, gewisse ökologische Unterschiede, die im Einzelnen allerdings noch genauer zu untersuchen sein werden. Ausserdem sind innerhalb des agestis-Stammes ebenfalls Aufspaltungstendenzen erkennbar: Die Subspezies astrarche ist im Habitus von den südeuropäischen und vorderasiatischen Populationen wenigstens im männlichen Geschlecht deutlich verschieden, und die südenglischen Populationen unterscheiden sich zumindest von denen der mitteleuropäischen ssp. astrarche durch die dunkleren Flügelscheiden der Puppen und leeren Puppenhüllen.

Auf Grund der geschilderten Befunde kann zusammenfassend ausgesagt werden, dass sich agestis und artaxerxes nach der lichtinduzierten, künstlichen Synchronisierung ihrer Flugzeiten und bei erzwungenem Zusammensein im beengenden Flugkäfig zwar wie Halbarten stärkeren Ausprägungsgrades, im Freiland jedoch wie zwei selbständige, reproduktiv völlig isolierte Arten bzw. Kollektivspezies zu einander verhalten.

Der Differenzierungsprozess kann bei diesen beiden Arten aus der nacheiszeitlichen Land-, Klima- und Vegetationsentwicklung in Nord- und Mitteleuropa besonders gut rekonstruiert werden.

3. Versuch einer Rekonstruktion der Entwicklungs- und Siedlungsgeschichte der beiden Aricia-Arten und einzelner ihrer Untereinheiten

Aricia agestis SCHIFF. ist von Syrien an westwärts über Kleinasien, die Balkan- und die Apenninen-Halbinsel, Korsika und Frankreich bis an die Westküste Mittelenglands verbreitet; von dort verläuft ihre nördliche Ver-

breitungsgrenze, ganz Mitteleuropa einschliessend, über Jütland, die Hauptinseln Dänemarks, die südschwedische Landschaft Schonen, Lettland, Litauen, die Bjelbrussische und Ukrainische SSR bis zum nördlichen Kaukasus-Vorland (z. B. Berg Mashuk bei Pjatigorsk, leg. KAMES und STEIDEL am 21. 7. 1973). Die nördliche Arealgrenze entspricht nach den Ermittlungen HOEGH-GULDBERG's (1966) in England und Südschweden der 16°C-Juli-Isotherme und in Dänemark etwa der 15,5°C-Juli-Isotherme bzw. in Nord-europa der aus den Temperaturen der Monate April bis September errechneten 13°C-Isotherme. Weiter nördlich kann die Art vermutlich nicht überleben, weil ihre Junglarven dort noch im Frühherbst mehr Lichtstunden erhalten würden, als ihrer kritischen Photoperiode entsprechen; das würde ihre Diapause - und damit auch eine Umstellung auf den nordischen Winter - verhindern. Demnach hat agestis jetzt eine ostmediterranean-pontisch-mitteleuropäische Verbreitung. In Mitteleuropa bewohnt sie Trocken- und Halbtrockenrasen kontinental-pontischen und submediterranen Gepräges auf leicht erwärmbaren Böden des Flach- und Hügellandes (Einmuldungen und Verebnungsflächen der Gips- und Muschelkalkhügel, sandig-lehmige Brachäcker u. ä.), in Südosteuropa und in den Ostalpen geht sie bis 1000 Meter hinauf. Ihre Wirtspflanze ist im Nordwesten ihrer Gesamtverbreitung *Helianthemum nummularium* MILLER, im Süden und Osten, vor allem auf sandigen Böden, *Erodium cicutarium* L'HER. In Thüringen liegen ihre Biotope in der offenen Kulturlandschaft und in der sogenannten Steppheide (BERGMANN 1952).

In Südfrankreich schliesst sich das Verbreitungsgebiet der iberisch-nordwestafrikanischen *Aricia cramera* ESCHH. an, die südeuropäischen agestis-Faltern sehr ähneln kann, jedoch am Genitale gut zu erkennen ist (BEURET 1960).

Aricia artaxerxes FABR. ist mit einer nördlichen Rassenkette von Ostsibirien an westwärts durch den südlichen Teil der sibirischen Taiga und den Laubwaldgürtel Osteuropas (ssp. inhonora JACHONTOV, ssp. ucrainica OBRAZTSOW) einerseits über Polen bis zum Harz und Thüringen (ssp. hercynica), andererseits über die Baltischen Sowjetrepubliken, Fennoskandien, Dänemark und Nordengland bis nach Schottland (ssp. salmacis, ssp. artaxerxes) verbreitet. In Schweden und Norwegen lebt die Art in der ssp. lyn-gensis HOEGH-GULDBERG noch nördlich des Polarkreises. Eine Kette südlicher artaxerxes-Rassen (montensis-Gruppe sensu VARGA 1968) bewohnt Armenien und Transkaukasien (ssp. azerbajhdana OBRAZTSOW), den Kaukasus (ssp. sheljuzhkoj OBRAZTSOW), Kleinasien, die Balkan-Halbinsel (ssp. macedonica VERITY), den Karpathenraum (ssp. issekutzi BALOGH), die Alpen (ssp. allous GEYER-HUEBNER) und ihre südlichen sowie südwestlichen Randgebiete (ssp. alpiummagna, montiummagna und semimontensis VERITY, ssp. de brosi BEURET), ferner die Pyrenäen und die Gebirge der iberischen Halbinsel bis hin zum Atlasgebirge Marokkos (ssp. montensis VERITY). Die nördlichen Rassen bewohnen teils Lichtungen warmer Mischwälder mit Wiesensteppe im Flach- und niedrigen Bergland, teils schütter mit Laubholz bewachsene Südhänge felsiger Hügel bis 500 m ü. d. M., teils auch Lichtungen der Küstenwälder oder Graudünen. Die südlichen Rassen leben sowohl in kräuterreichen Lichtungen des Buschwaldes auf Karstplateaus als auch auf warmen, blütenreichen Südhängen der montanen bis subalpinen Region bewaldeter Hochgebirge. Im Kaukasus fand ich sie in 1600-2000 m Höhe. Demnach ist artaxerxes eine sibirische oder mongolische,

euro-asiatisch verbreitete Art, von der sich die montensis-Gruppe vermutlich schon vor oder während der Würm-Vereisungen abgespalten und in den südeuropäischen Refugialgebieten (einschliesslich der Kalkhügel des Karpathenbeckens) separat weiterentwickelt hat (VARGA 1968). Auf Grund ihrer ökologischen Ansprüche und jetzt bewohnten Biotope gehört artaxerxes weder zu den boreo-montanen noch zu den arktisch-alpinen Arten, sondern sie ist nach VARGA zu den "angarischen" Arten sensu UVAROV (1928) und ANDER (1951) zu stellen, die im westlichen Teil ihres Areals eine nördlich-montane Disjunktion zeigen. Als ihre Wirtspflanzen wurden *Helianthemum nummularium* MILLER (Gemeines Sonnenröschen), *Geranium sanguineum* L. (Blutroter Storchschnabel) und *Geranium silvaticum* L. (Wald-Storchschnabel) festgestellt.

Die unterschiedliche Verbreitung der beiden Arten in der Horizontalen und in der Vertikalen, die mit der verschiedenen kritischen Photoperiode der Jungraupen nicht vollständig erklärt werden kann, lässt auf grössere ökologische Verschiedenheiten schliessen, als sie bei der Zimmerzucht sichtbar werden.

Nimmt man für die hypothetische, gemeinsame Ur-Aricia bzw. Ur-artaxerxes dieselben oder ähnliche ökologische Bedürfnisse wie für die rezenten Arten an, dann kann es während der verschiedenen Vereisungsperioden, auch während des nur mässig kalten Würm-Glacial, in Fennoskandien, in der nördlichen Hälfte Mittel- und Osteuropas, in den Alpen und in Schottland keine Aricia-Populationen von agestis- oder artaxerxes-Charakter gegeben haben. Vermutlich hatten die vier grossen Vereisungen eine in Europa weit verbreitete, vor- bis frühzeitliche Ur-Aricia wiederholt in eine mittelasiatisch-mongolische Gruppe und in mediterrane Gruppen zersprengt, die sich infolge ihrer geographischen Isolierung in Richtung auf artaxerxes, agestis und cramera zu differenzieren begannen. Während des Riss-Würm-Interstadials dürfte dann am ehesten die östlich-kontinentale, durch Auslesevorgänge einbrütig gewordene Gruppe Mitteleuropa, Teile Skandinaviens und Britannien bis an die Atlantikküste wiederbesiedelt haben. Anscheinend wurde diese Ur-artaxerxes durch die Würm-Vereisung im nördlichen Mitteleuropa abermals ausgelöscht und sowohl in südwestlicher und südöstlicher Richtung in die Refugialgebiete Südeuropas als auch nach Osten in die jetzigen Steppengebiete West- bis Mittelasiens zurückgedrängt. JARVIS hält es für möglich, dass sich einzelne ihrer Populationen im Süden Englands unter dem Einfluss des nahen Atlantik während des Würm-Glacial halten und von hier aus Schottland frühzeitig wiederbesiedeln konnten. Umstritten ist, ob es während einer der vier Vereisungen an der Nordwestküste Norwegens eisfreies Land mit einer Vegetation gab, die einer Ur-artaxerxes das Ueberleben in diesem Gebiet und eine frühzeitige Differenzierung in Richtung auf die rezente ssp. lyngensis ermöglicht hätte. Wahrscheinlicher ist aber, dass Skandinavien nach dem Abschmelzen der Eiskappe weithin ziemlich gleichmässig und sehr rasch von einem gemeinsamen Vorläufer aller jetzt dort lebenden Rassen und Halbarten völlig neu besiedelt wurde, im Süden auch von einem agestis-Vorläufer.

Wegen der vermutlichen ökologischen Ansprüche und Lebensgewohnheiten der spät- bis nacheiszeitlichen Aricia-Populationen mussten für eine Besiedlung Nord- und Mitteleuropas drei Voraussetzungen gleichzeitig erfüllt sein, nämlich 1) eine kontinuierliche Landverbindung zwischen Mitteleuropa und Skandinavien einerseits und Britannien andererseits, 2) ausreichend

warme Sommermonate, und 3) Wiesen- und Waldsteppe sowie submediterrane Trocken- und Halbtrockenrasen bis nach Skandinavien hinein mit kontinuierlicher Verbindung zu den entsprechenden Vegetationskomplexen Südwest- und Südeuropas sowie Westasiens.

Geophysikalische, geologische, vegetations- und bodenkundliche Untersuchungen haben ergeben, dass diese günstige Konstellation im nördlichen Mitteleuropa und in weiten Teilen Skandinaviens etwa vom 10. bis 4. Jahrtausend v. d. Zw. bestanden hat: Am Beginn dieses Zeitraumes war Nordeuropa durch die zunehmend intensive Sonnenstrahlung so weit erwärmt, dass sich der Eisschild völlig auf die skandinavische Halbinsel zurückgezogen und Britannien, Jütland und Südschweden freigegeben hatte. Mitteleuropa hing über das Doggerland - den jetzigen Boden der südlichen Nordsee - noch mit England und über Jütland mit Südschweden einschliesslich der Insel Bornholm in breiter Landverbindung zusammen. Diese für unsere Betrachtung wichtige Landmasse war vom nordischen Eis, das rasch weiter abtaute, zunächst durch das Yoldia-Meer (Ur-Ostsee) und den westlich breit anschliessenden Skagerrak getrennt. Zu dieser Zeit dominierte im nördlichen Mitteleuropa bereits ein lichter Birken-Kiefernwald mit winterharten Blütenpflanzen, unter denen sich auch *Helianthemum* befand, so dass sowohl von Britannien her eine der schottischen *artaxerxes* ähnliche als auch von Südosten her eine kontinentale, wahrscheinlich der *inhonora* ähnliche, einbrütige *Aricia* bis zum Harz und über die breite Landverbindung bis nach Jütland und Südschweden vordringen konnte. Mit der weiteren Erwärmung, die um das Jahr 8000 v. d. Zw. ihren Höhepunkt erreichte, wurden rings um die skandinavischen Hochgebirge weite Landstriche frei; dadurch rückte der für die ersten skandinavischen *Aricia*-Populationen geeignete Lebensraum weit nach Norden und Nordwesten bis an die norwegische Westküste vor. Zugleich hielten lichte Haselstrauch-Buschwälder von Südwesteuropa her, wenig später auch Ulmen-Eichen-Linden-Mischwälder von Südosten her in Mitteleuropa und Südsandinavien Einzug, begleitet von kontinentalen und pontischen Wiesensteppen. Die beginnende Landhebung der skandinavischen Halbinsel engte die Verbindung zwischen dem Skagerrak und dem Yoldia-Meer, das nun zum Ancylus-See wurde, im Bereich der Mittelschwedischen Schwelle bis auf die späteren grossen Seen und ihren westlichen Abfluss so weit ein, dass etwa vom 7. bis zum 5. Jahrtausend (Zeit des Haselgipfels, Ausbreitung des Eichenmischwaldes) von Südschweden aus weitere *Aricia*-Falter fast ganz Skandinavien besiedeln konnten. Zugleich könnten südwesteuropäische oder britische, der *salmacis* ähnliche Falter über das Doggerland die Südostküste Norwegens, Jütland und das Harzgebiet erreicht und sich mit kontinentalen, der *inhonora* ähnlichen Faltern zu den späteren Rassen *opheimi*, *vandalica* und *hercynica* bzw. *rambringi* vermischt haben. Ebenso ist möglich, dass *inhonora*-ähnliche Falter über das Doggerland zusammen mit dem Eichen-Mischwald nach Britannien eingewandert sind und sich dort mit dem eingeborenen Eiszeit-Relikt der westlichen Ur-*artaxerxes*-Populationen zur späteren *salmacis* vermischt haben, während sich die nördlich dieser Landbrücke wohnenden Populationen Schottlands schon zur typischen Form und Rasse *artaxerxes* zu differenzieren begannen. Auf diese Weise würden sich die eigentümlichen genetischen und morphologischen Beziehungen zwischen den britischen, südskandinavischen, zentraleuropäischen und alpinen Einbrütigen leicht erklären lassen.

Bis zum 5. Jahrtausend war die Erwärmung so weit fortgeschritten, dass zusammen mit wärme- und trockenheitliebende Pflanzen auch östliche Aricia-Populationen über Finnland und Lappland die Nordwestküste Norwegens erreichen konnten. Mit der Ausbildung milder Winter und der allmählichen Umstellung auf ein subatlantisch-ausgeglichenes Klima dürften zu Beginn der Eichenmischwald-Zeit von Südost- und Südwesteuropa her mediterrane Pflanzen, mit ihnen auch mehrbrütige Falter vom agestis-Typ und andere mediterrane Insektenarten über Mitteleuropa bis weit nach Skandinavien hinein vorgedrungen sein. Pollenanalytische Untersuchungen, fossile Eichenstrünke und Haselnüsse auf den jetzt über der Baumgrenze liegenden Gipfeln der deutschen Mittelgebirge, fossile Samen wärmebedürftiger Wasserpflanzen in Finnland, Nord- und Mittelschweden, das ehemalige Vorkommen mediterraner Mollusken in Norddeutschland und Dänemark bis weit ins Nordmeer hinauf, Funde des wärmeliebenden Käfers Platydemia violaceum aus vorgeschichtlicher Zeit in Finnland, der Nachweis eines abgekürzten, borealen bis subborealen Verlandungstyps der Seen in Schweden wie am Oberrhein und viele weitere Befunde lassen darauf schließen, dass die Jahresmitteltemperatur auf der Höhe der Eichenmischwald-Zeit - etwa im 5. bis 4. Jahrtausend - in Norwegen um 2,3 - 2,7°C, in Westjütland um 2,0°C und in Mitteleuropa stellenweise um 3,0°C höher lag, und dass es auch trockener als jetzt war.

Das Abschmelzen des arktischen und skandinavischen Eises sowie damit zusammenhängende Hebungs- und Senkungsvorgänge in Nordwesteuropa hatten jedoch zur Folge, dass sich parallel zur Ausbildung des Laubmischwaldes rasch geographische Veränderungen vollzogen, die für die britischen und skandinavischen Aricia-Populationen schicksalhaft werden sollten: Der Meeresspiegel stieg um rund 100 Meter, das Doggerland versank, Britannien wurde vom Festland breit getrennt, der Skagerrak verbreiterte sich, die Nordküste Jütlands löste sich vom Hinterland; die Landverbindung zwischen Norddeutschland-Jütland und Südschweden wurde durch breite Meeresarme in die dänischen Inseln zerlegt, und die Landzungen Südschwedens verwandelten sich in Ostsee-Inseln. Dadurch dürfte schon auf der Höhe der Eichenmischwald-Zeit eine spätere Besiedlung England, der dänischen Inseln und Südschwedens durch Aricia agestis sowie ein weiterer Austausch von Erbmaterial zwischen den britischen, norwegischen, dänischen, schwedischen und mitteleuropäischen artaxerxes-Populationen unterbunden worden sein.

Vom 4. Jahrtausend an wurde es in weiten Teilen Europas, vor allem im Westen und Norden, spürbar kühler und feuchter: Rotbuchenwälder und atlantische Zwergstrauchheiden drängten den Eichenmischwald, die kontinentalpontische Wiesensteppe und die submediterranen Trockenrasen, mit ihnen auch die agestis- und artaxerxes-Populationen, auf südexponierte Hänge, in den Windschatten der Gebirge und auf leicht erwärmbare Böden zurück. Waldsteppe und Steppenheiden wichen nach Südosten aus, die Aricia-Biotope wurden mehr und mehr voneinander isoliert. Dadurch gerieten insbesondere die britischen, mitteleuropäischen und skandinavischen Populationen unter klimatische und räumliche Bedingungen, die selektierend und modifizierend wirkten; die Aufspaltung in die zahlreichen artaxerxes-Rassen und -Halbarten kam in Gang, der genetische Abstand zu agestis vergrößerte sich. Vom 4. Jahrtausend an griff auch der Mensch nachweisbar in die Landschaft ein: Auf den verbliebenen Steppen des Tieflandes wurden Ackerbau

und Viehzucht getrieben, Ruderalflächen, Brachäcker und Waldlichtungen entstanden neu, der Eichenmischwald erfuhr später eine indirekte Förderung durch die unregelmäßige Waldwirtschaft, die Fichte wurde auch ins niedere Bergland verpflanzt usw. . Dadurch sind für agestis in der Ebene und Hügelstufe im Ganzen bessere Lebensmöglichkeiten erhalten geblieben als für artaxerxes. Im Mitteldeutschen Trockengebiet findet sich agestis heutzutage auf ehemaligen, vergrasteten Weinbergen, am Rande von Schaftriften, in alten Obstplantagen u. ä. . Im Gegensatz dazu ist artaxerxes hercynica ein Relikt, das sich im Harz und im Alten Stolberg, bei Jena und im oberen Saaletal/Thüringen in blütenreichen Auflichtungen des Bergwaldes auf Kalkboden erhalten und in der Neuzeit auf benachbarten Rodungsflächen ausbreiten konnte. Im Harz und in Thüringen sind die agestis- und artaxerxes-Habitate überall durch einen Waldgürtel getrennt.

Trotz ihrer starken, räumlichen Isolierung ist hercynica im Habitus den Faltern des südschandinavischen rambringi-Formenkreises (Seeland, Schonen, Bornholm) so ähnlich geblieben, dass sich die Zusammenfassung aller dieser Populationen zu einem südschandinavisch-hercynischen Rassenkreis aufdrängt. Das resultiert nicht nur aus den klimatischen Ähnlichkeiten zwischen den Hochflächen der mitteldeutschen Rumpfgebirge und Südschandinavien, sondern vor allem wohl aus einem annähernd gleichen Genbestand aller hierher gehörenden Populationen. Es ist sicherlich kein Zufall, dass die Falter dieses Rassenkreises nicht nur geographisch, sondern auch in der Grundfärbung und der Ausprägung weißer Zeichnungselemente ihrer Unterseite, in der Ausprägung und Häufigkeitsverteilung der rotgelben Saummonde sowie in der Färbung der Fransen die Mitte zwischen der kontrastreich-bunten salmacis und der kontrastarmen inhonora halten. Man darf annehmen, dass ein solcher Habitus durch das Zusammentreffen westeuropäisch-britischer Felshügel-Bewohner und osteuropäischer Waldsteppen-Falter am Schnittpunkt zweier Einwanderungswege entstanden ist. Polnische und russische inhonora-Falter unterscheiden sich - den wenigen mir vorliegenden Stücken nach zu urteilen - von den Faltern des südschandinavisch-hercynischen Rassenkreises durch eine etwas hellere, trübe bräunliche Grundfärbung und eine schwächer entwickelte, weiße Saumzeichnung der Unterseite, durch die Neigung zur diffusen, bräunlichen Verdunkelung der Fransen auch bei den Männchen sowie durch das viel häufigere Auftreten der oberseits einfarbig schwarzbraunen f. unicolor (KRZYWICKI, in litt.).

Ihrerseits scheint inhonora im Habitus zwischen den Mitteleuropäern sowie der Karpathenrasse issekutzi der montensis-Gruppe und den sibirischen Einbrütigen zu stehen, die lt. SEITZ (1909) im östlichen Teil ihrer Verbreitung, am Amur, durchweg zur f. unicolor (false f. allous) gehören.

Das lässt darauf schließen, dass inhonora eine entwicklungs- und siedlungsgeschichtliche Schlüsselstellung einnimmt. Leider ist die Biologie der osteuropäischen und sibirischen Einbrütigen noch unbekannt.

Da auch über die Jugendstadien der südeuropäischen Aricia-Gruppen (mit Ausnahme der nordungarischen, bosnischen, kroatischen und alpinen) keine Angaben vorliegen und Kreuzungsversuche mit den anderen südeuropäischen Ein- und Mehrbrütigen fehlen, sind Aussagen zu ihrer Stammesgeschichte spekulativ. Man darf jedoch annehmen, dass die Rassen der montensis-Gruppe im Ganzen ziemlich homogen geblieben sind, weil sie die Spät- und Nach-

eiszeit ohne allzu krasse Klimaschwankungen und ohne grössere Arealverschiebungen in Biotopen überstehen konnten, die den jetzt bewohnten weitgehend ähnelten. Am weitesten vom montensis-Habitus entfernt, mit diesem aber durch die Formen oder Rassen semimontensis und de brosi der Westalpen verbunden, ist die zentralalpine ssp. allous; diese dürfte in der Wärmezeit ins Alpeninnere gelangt sein, sich aber infolge des Klimasturzes in frühgeschichtlicher Zeit auf die jetzt bewohnten, sonnigen Talflanken isolierter Hochtäler zurückgezogen haben. Eine Parallele zu allous scheint die nordskandinavische artaxerxes ssp. lyngensis darzustellen, die wahrscheinlich durch Isolierung unter dem Einfluss des subarktischen Klimas aus einer rambringi-ähnlichen Form entstanden ist. Eine der lyngensis ähnelnde Form konnte HOEGH-GULDBERG (1974) durch die Kühlung noch weicher Puppen der vandalica-horkei-Hybriden erzeugen. Ungeklärt ist noch, in welcher Weise oder in welchem Stadium diese noch jenseits des Polarkreises lebenden Populationen überwintern. Man kann lediglich aussagen, dass ihre Ueberwinterung nicht von einer kritischen Photoperiode ihrer Junglarven gesteuert sein kann, da diese unter den Langtag-Bedingungen des Polarsommers aufwachsen.

Vermutlich hat erst die grossflächige Entwaldung der südeuropäischen Mittelgebirge dazu geführt, dass agestis und artaxerxes z. B. im niederen Bergland des jugoslawischen Karstgebiets aufeinander treffen. Es ist wahrscheinlich, dass die Trennung in zwei separate Arten seit langem auf ganz verschiedenen Höhenstufen, die durch einen Waldgürtel voneinander getrennt waren, vollendet wurde.

Es wäre nötig, nun auch die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den südeuropäischen agestis-, artaxerxes- und cramera-Populationen mit Hilfe von Eizuchten und Kreuzungsexperimenten aufzuklären. Wie in dieser Arbeit gezeigt wurde, hat auch der Freizeit-Entomologe die Möglichkeit, die hier nur in groben Zügen entworfene Entwicklungs- und Siedlungsgeschichte der erwähnten und weiterer Aricia-Gruppen mit einfachen Mitteln zu untersuchen, zu korrigieren und die Einzelheiten zu ergänzen.

Legenden für Abbildungen 2 bis 5 (siehe nächste 2 Seiten)

Abb. 2 und 3: Aricia-Männchen, Ober- und Unterseiten,

Abb. 4 und 5: Aricia-Weibchen, Ober- und Unterseiten;

jeweils linke Reihe oben: A. artaxerxes hercynica F₁, ex ovo, 1973;

Mitte: F₁-Hybride der Kreuzunghercynica-Weibchen x
agestis-Männchen, ex ovo mit Langtagbelichtung,
August 1973;

unten: A. agestis, II. Gen., ex ovo, August 1973;

jeweils rechte Reihe: F₂-Hybriden (hercynica-Weibchen x agestis-Männchen)², Variationsbreite, ex ovo mit Langtagbelichtung, September-Oktober 1973

Natürliche Grösse: Linke obere Falter 27,5 mm, kleinstes Männchen F₂ 21 mm, grösstes Weibchen 28,5 mm.

Die Falter befinden sich in der Sammlung des Verfassers.

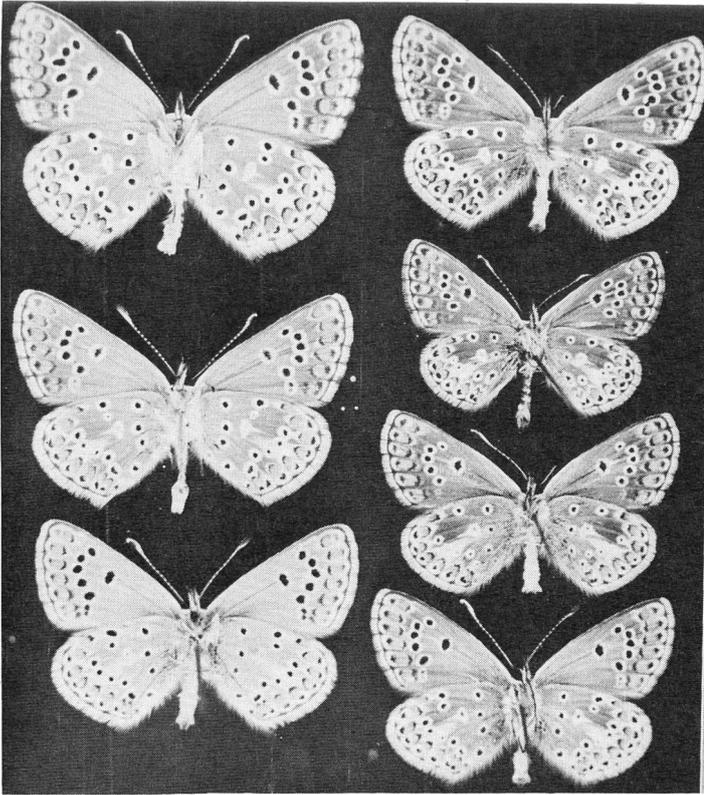


Abbildung 3

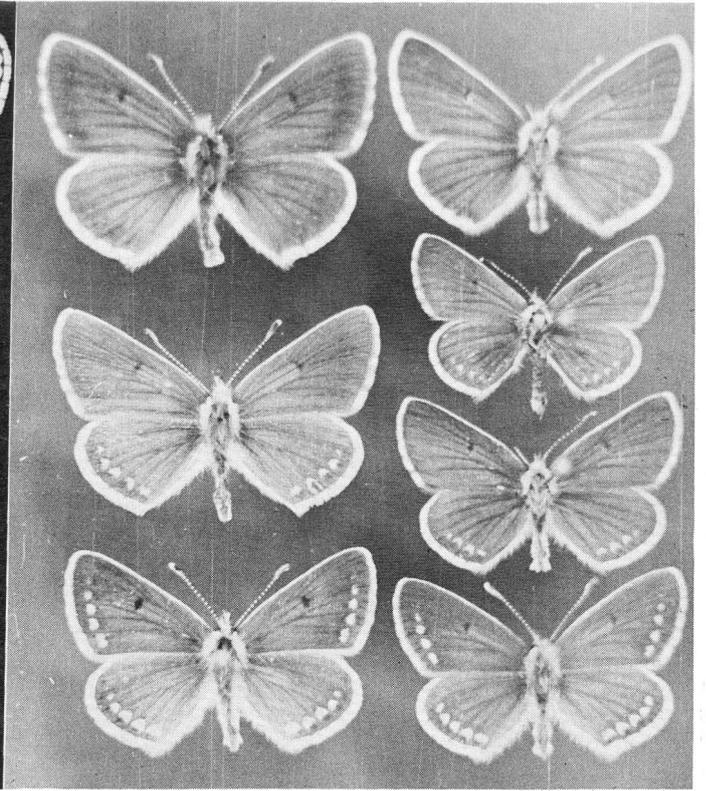


Abbildung 2

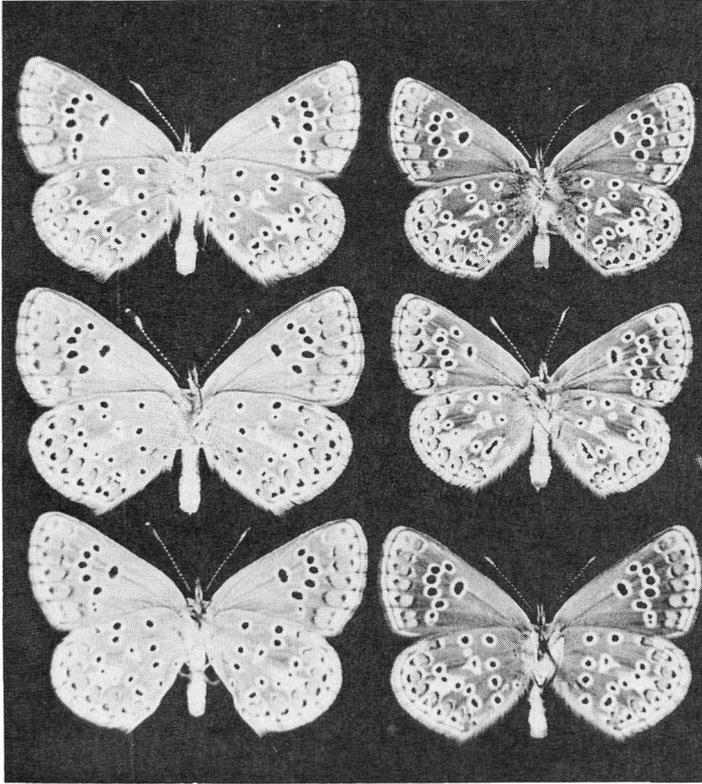


Abbildung 5

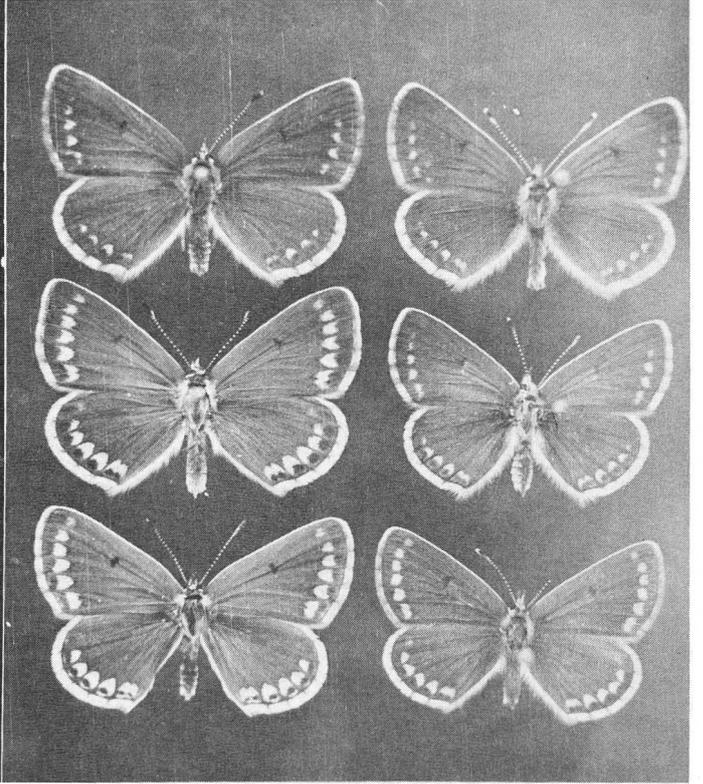


Abbildung 4

L i t e r a t u r

- ANDER, K. 1951 Die boreo-alpinen Orthopteren Europas. - Opusc. Entomol., Lund.
- BALOGH, I. 1956 Új Lycaenida-faj Magyarországról. - Eine neue Lycaenide aus Ungarn. - Folia Entomol. Hung. IX, S. 65-67.
- BERGMANN, A. 1952 Die Grossschmetterlinge Mitteldeutschlands. Bd. 2 Tagfalter; Verbreitung, Formen und Lebensgemeinschaften. S. 370 und 375-378. Jena: Urania.
- BERGSTRAESSER 1779 Nomenklator III.
- BERTSCH, K. 1953 Geschichte des Deutschen Waldes, IV. Aufl. Jena: G. Fischer.
- BEURET, H. 1960 Versuch einer taxonomischen Deutung der schweizerischen agestis-Formen. - Mitt. Ent. Gesellsch. Basel, (N.F.) 10, 1-4.
- CARNELUTTI, J. 1957 Alpine petrophile Lepidopteren des Karstgebietes. - Verh. dtsh. Zool. Gesellsch. in Graz, S. 506-511.
- FABRICIUS 1793 Entomologia systematica III.
- FRYDENBERG, O. and 1966 The Genetic Differences between Southern
HOEGH-GULDBERG, O. English Aricia agestis SCHIFF. and Scottish A. artaxerxes F. (Aricia Studies No. 8). - Hereditas 56, S. 145-158.
- HIGGINS, L.G. and 1971 Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas.
RILEY, N.D. Uebersetzt und bearbeitet von Dr. Walter Forster. - Hamburg u. Berlin: Paul Parey.
- HOEGH-GULDBERG, 1966 North European Groups of Aricia allous G. -HB.,
O. Their Variability and Relationship to A. agestis SCHIFF. Aricia studies 6. - Natura Jutlandica No. 13, Aarhus. S. 7-184.
- item 1968 Evolutionary Trends in the Genus Aricia (Lep.).
Aricia Studies No. 9. -
Natura Jutlandica No. 14, Aarhus. S. 11-77.
- item and 1969 Central and North European Ariciae (Lep.),
JARVIS, F. V. L. Relationship, Heredity, Evolution (Aricia Studies No. 10). -
Natura Jutlandica No. 15, Aarhus. S. 11-97.
- HOEGH-GULDBERG 1971 Experiments on Growth of Aricia larvae (Lep.,
Rhopalocera) (Aricia study No. 12). -
Ent. scand. 2, S. 121-124.
- item 1973 Aricia artaxerxes F. ssp. horkei HOEGH-
GULDBERG (Lep., Rhopalocera: Description of the preliminary stages and a crossing with A. a. ssp. rambringi (Aricia study 13). -
Ent. scand. 4, S. 225-232.

- HOEGH -GULDBERG 1974 Natural Pattern Variation and The Effect of Cold Treatment in The Genus *Aricia* R. L. (Lepidoptera, Lycaenidae). (*Aricia* Study No. 14). - Proc. Brit. Ent. Nat. Hist. Soc., Vol. 7, part 2, S. 37-44.
- item 1974 Polymorphism in *Ariciae* (Lep. Rhopalocera) in the field and laboratory. (*Aricia* Studies No. 15). - *Natura Jutlandica* No. 17, Aarhus. S. 99-120.
- HUEBNER und GEYER 1827-
1841 Europäische Schmetterlinge. Augsburg.
- JACHONTOV 1909 Revue Russe d'Entomologie IX.
- JARVIS, F. V. L. 1958 Experimental Variation in *Aricia agestis* (SCHIFF.). - Proc. South London Ent. Nat. Hist. Soc., S. 94-103.
- item 1966 The Genus *Aricia* (Lep. Rhopalocera) in Britain. - Proc. South London Ent. Nat. Hist. Soc., S. 37-60.
- item 1968 The Status of *Polyommatus salmacis* STEPHENS (Lep., Lycaenidae). "Entomologist" for January 1968, S. 21-22.
- item 1969 A Biological Study of *Aricia artaxerxes* ssp. *salmacis* (STEPHENS). - Proc. Brit. Ent. Soc. Vol 2, part 4, S. 107-117.
- item 1974 The biological relationship between two subspecies of *Aricia artaxerxes* (F) and temperature experiments on an F₂ generation and on *A. artaxerxes* ssp. *salmacis*. - *Natura Jutlandica*, Vol. 17, S. 121-129.
- KAABER, S. og
HOEGH-GULDBERG 1961 *Aricia allous* Hb. ssp. *vandalica* nova. *Aricia* studier 3, Flora og Fauna 67, Aarhus, S. 122-128.
- KAMES, P. 1969a Neues zur Artberechtigung der f. *allous* von *Aricia agestis* SCHIFF. (*Lycaena astrarche* BERGST.) in Thüringen und im Harz. - Entomologische Berichte, Herausgeber: Deutscher Kulturbund, Zentrale Kommission Natur u. Heimat, Berlin, S. 74-92.
- item 1969 b *Aricia artaxerxes* ssp. nova *hercynica*. - *Natura Jutlandica* No. 15, Suppl., S. 107-119.
- KOENIG, F. 1962 Beitrag zur *Aricia agestis*-Frage. - Mitteilungsblatt für Insektenkunde, 6. Jg., Berlin, S. 139-142.

- KRZYWICKI, M. 1959 Klucze do oznaczania owadów polski. Czesé XXVII, Warszawa.
- item 1967 Fauna Papilionoidea i Hesperoidea (Lepidoptera Puszczy Bialowieskiej (polnisch, mit deutscher Zusammenfassung). - Annales Zoologici, Tom XXV, Nr. 1, Warszawa.
- de LATTIN, G. 1964 Die Verbreitung der sibirischen Faunenelemente der Lepidopteren in der Westpaläarktis. - Natur und Museum 94, S. 505-514.
- item 1967 Grundriss der Zoogeographie, Stuttgart.
- LORKOVIĆ, Z. 1958 Die Merkmale der unvollständigen Speziationsstufe und die Frage der Einführung der Semispezies in die Systematik. - Uppsala Universitets Årsskrift 6, S. 159-168.
- item 1962 The genetics and reproductive isolating mechanisms of the *Pieris napi-bryoniae* group. - J. Lepidopterist's Society 16, No. 1, S. 5-127.
- LORKOVIC, Z. und SIJARIC, R. 1969 Stupanj morfološke i ekološke diferencijacije između *Aricia agestis* (SCHIFF.) i *A. allous* (Hbn.) u okolici Sarajeva. - Der Grad der morphologischen und ökologischen Differenzierung zwischen *Aricia agestis* (SCHIFF.) und *A. allous* (Hübner) in der Umgebung von Sarajevo. - Posebni otisak glasnika Zemaljskog Mzeja, N.S. sv. VI.- Prirodne nauke, Sarajevo, S. 129-168. (serbo-kroatisch mit deutscher Zusammenfassung).
- MALICKY, H. 1969 Uebersicht über Präimaginalstadien, Bionomie und Oekologie der mitteleuropäischen Lycaenidae (Lepidoptera). - Mitt. Ent. Gesellsch. Basel, N.F. /19. Jg. Nr. 2/3, S. 25-91.
- item 1970 Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Lebensraum, Wirtspflanze, Ueberwinterungsstadium, Einwanderungsalter und Herkunft mitteleuropäischer Lycaenidae (Lepidoptera). - Entomol. Abhandl. Staatl. Museum Tierk. Dresden, Bd 36, Nr. 9, S. 341-356.
- MOUCHA, J. und NOVAK, I. 1960 Ergebnisse der Erforschung der Lepidopteren-Fauna der Slowakei (1946-1960). - Acta Faunistica Entomologica Musei Nationalis Pragae 6, S. 45-90.
- MUELLER, H. J. 1965 Probleme der Insektendiapause. - Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. Jena, S. 192-222.
- OBRAZTSOV 1935 Folia Zoologica et Hydrobiologica VII, Riga.

- SCHMIDT-KOEHL, W. 1969 Die Lycaeniden des Saarlandes, eine systematische Uebersicht (Lepidoptera; Lycaenidae). - Mitt. Ent. Gesellsch. Basel, N. F. / 19. Jg. Nr. 4, S. 93-105.
- item 1970 Addendum zu: Die Lycaeniden des Saarlandes ... - Mitt. Ent. Gesellsch. Basel, N. F. / 20. Jg. Nr. 2, S. 35-37.
- SCHIFFERMUELLER 1776 Wiener Verzeichnis.
- SAUREMA 1934 zit. aus BERTSCH, K. 1952
- SEITZ, A. 1909 Die Grossschmetterlinge der Erde. Die Palaearktischen Tagfalter. Bd. I, Textband, S. 309.
- SIJARIĆ, R. 1971 Značaj ekoloških proučavanja za sistematiku Lepidoptera. - Godišnjaka Biološkog instituta Univerziteta u Sarajevu, Vol. XXIV, S. 179-183.
- URBAHN, E. 1961 Neue Untersuchungen zur Klärung der Aricia-Frage nach BEURET (Lep. Rhop.). - Mitteilungsblatt Insektenk. Jg. 5, S. 101-107; Leipzig, Jena, Berlin.
- UVAROV, B. 1928 Origin of the palaearctic Orthoptera fauna. - Zit. nach VARGA, Z., 1968.
- VARGA, Z. 1960 Untersuchungen über die im Karpathenbecken und in der Balkanhalbinsel heimischen Formen der Aricia allous Hb. - Folia Entomol. Hung. XIII, No. 26, S. 439-458.
- item 1968 Bemerkungen und Ergänzungen zur taxonomischen Beurteilung und Oekologie der im Karpathenbecken vorkommenden Populationen von Aricia artaxerxes FABR. (= A. allous G. -Hb., A. montensis VRTY., Lep. Lycaenidae). - Acta Biologica Debrecina VI, S. 171-185.

Anschrift des Verfassers:

Dr. med. Peter Kames
Rottleber Strasse 19

DDR-4732 Bad Frankenhausen

Herausgeber: ENTOMOLOGISCHE GESELLSCHAFT BASEL
Domizil: Färberstrasse 1, CH-4047 B a s e l ,
Postfach 70, Basel 21

Redaktion: E. de Bros, Lic. jur., Rebgasse 28,
CH-4102 Binningen,
Dr. h. c. R. Wyniger, Lavaterstrasse 54,
CH-4127 Birsfelden,
Dr. R. Heinertz, Güterstr. 233, CH-4053 Basel,
Repro und Druck: H. Bischof, Offsetdruckerei, CH-4125 Riehen.
