

Übertragung von *Pieris napi*-Genen auf *Pieris bryoniae* durch wiederholte Rückkreuzung (Lep. Pieridae)

Von S. R. BOWDEN

Es ist jetzt mehr als 50 Jahre her, daß Entomologen zuerst versucht haben, die Verwandtschaft zwischen *Pieris napi* L. und *Pieris bryoniae* Ochs. durch Kreuzungen zu untersuchen. Im Jahre 1909 beschrieb Hugh MAIN Versuche mit britischen *napi* und Schweizer *bryoniae*, die die erfolgreichsten waren, die man bis zum Erscheinen der Monographie von MÜLLER und KAUTZ (1939) kannte. MAINs Kreuzungsergebnisse mit ♀ *napi* x ♂ *bryoniae* waren regelwidrig und führten zu irreführenden Schlüssen (BOWDEN 1956); aber im ganzen gesehen schienen seine Experimente doch wenigstens zu zeigen, daß F₁-Paarungen in hohem Maße fruchtbar und die F₂-Generation wenigstens teilweise fruchtbar sein konnten.

Über den Wert von Kreuzungsversuchen haben sich im Hinblick auf die Frage der Artentrennung mancherlei nicht überzeugende Argumente ergeben. Die Bereitschaft zur Paarung in Gefangenschaft, gelegentliche Paarungen in freier Natur und die Erzeugung von fruchtbaren Hybriden genügen nicht, um zu beweisen, daß Insekten zur gleichen Art gehören. Das gilt jetzt allgemein und hat Autoren wie WARREN (1958) zu der Ansicht geführt, daß Kreuzungsversuche lediglich einen unbedeutenden Beitrag zur Unterscheidung von spezifischen oder subspezifischen Verwandtschaften ergäben. Es ist richtig, daß solche Experimente keine schnelle eindeutige Antwort bringen; jede Kreuzung muß in beiden Richtungen vorgenommen und viele Male wiederholt werden. Außerdem müssen F₂-Generationen erzielt werden, falls das möglich ist. Dann sind die Ergebnisse allerdings sehr bedeutsam, wenn man dazu übergeht, die gesamte Frage der Artentrennung und die Weise, in der sie aufrechterhalten bleibt, zu betrachten; unter diesem Gesichtspunkt sind derartige Kreuzungen einfach unerlässlich.

Die Beobachtungen von LEDERER (zitiert von PETERSEN 1953), MEYER (1956) und anderen haben erwiesen, daß *napi* und *bryoniae* sich tatsächlich in freier Natur zuweilen gegenseitig paaren. PETERSEN (besonder 1955) hat in einigen Arbeiten die Vermutung ausgesprochen, daß Populationen wie die der *ssp. flavescens* Wagner durch jüngere Hybridisation entstanden sind oder sich dadurch erhalten und daß es einen ständigen Austausch von Genen zwischen *bryoniae*- und *napi*-Stämmen in großem Maße gäbe. Die *bryoniae*-Form *subtalba* Schima mit der weißen Unterseite ist in diesem Zusammenhang erwähnt worden (PETERSEN 1953).

Es ist in keiner Weise schwierig, gesundes Material einer Subspezies von *P. napi* mit einer von *P. bryoniae* zu kreuzen; aber in gewissen Fällen schlüpfen die F₁-Weibchen vor oder lange nach den Männchen (BOWDEN & EASTON 1955). Das ist in freier Natur nachteilig; aber *bryoniae* hat eine derartig lange Flugzeit, daß viele der weniger zahlreichen Hybriden zu einer Rückkreuzung Gelegenheit haben, was in jedem Falle wahrscheinlicher ist als eine Paarung *inter se*. Auf dieser Grundlage betrachtet, ist die niedrige oder sprunghafte Fruchtbarkeit der direkten F₂-Paarung von geringer Bedeutung, wenn die Hybriden verhältnismäßig selten sind; der Austausch von Genen kann mittels wiederholter Rückkreuzungen geschehen.

Der Verfasser hat hauptsächlich Versuche mit der seltenen, leuchtend-gelben

napi-Variation *sulphurea* Schöyen (nach HEAD, *citrona* Frohawk, *hibernica* Schmidt) durchgeführt. Der Status dieser Form, die in der vergangenen Zeit von KAUTZ (1953) und anderen als künstlich verworfen wurde, ist schon früher erörtert worden (BOWDEN 1954). MÜLLER hielt sie für eine Rückschlagsform. Sie ist allerdings bei den Subspezies *bryoniae* und *adalwinda* Fruhst., die vielleicht als die archaischeren Formen anzusehen sind, unbekannt. Im Gegensatz zu *subtalba*, die sich dominant verhält (LORKOVIČ 1958) und deshalb immer sichtbar ist, ist HEADs Form gegen *napi* einfach rezessiv und muß infolgedessen, wie zu erwarten, bei den F₁-Hybriden verschwinden. Eine weitere rezessive Form, ein "Albino" (*pallida* Frohawk, vielleicht = *obsoleta* Röber), wurde ebenfalls, wenn auch weniger häufig, verwendet.

Der erste veröffentlichte Bericht über eine erfolgreiche Kreuzung zwischen *napi* f. *sulphurea* und *bryoniae* stammt von RYSZKA (1951), der ein Weibchen von *P. bryoniae* ssp. *flavescens* Wagner verwendete. Aber die sich ergebende Zucht war zu klein, um daraus viele Schlüsse ziehen zu können. STIPAN (1952, 1954) erwähnte seinen eigenen, begrenzten Erfolg mit der reziproken Paarung; die drei erhaltenen Weibchen schienen eher *napi* zu gleichen.

Um dieselbe Zeit kreuzte HESSELBARTH, der mit dem Verfasser durch unseren Freund Mr. H. G. SHORT Zuchtmaterial austauschte, die einbrütige ssp. *bryoniae* mit deutschen ssp. *napi* und mit HEADs Form. Sein Bericht (HESSELBARTH 1952) zeigte, daß Paarungen in beiden Richtungen erfolgreich waren, obgleich die beiden Zuchten in Bezug auf die Merkmale bei den Weibchen irgendwie unterschiedlich ausfielen. Wie RYSZKA und STIPAN gelang es ihm nicht, eine F₂-Generation zu erzielen, aber er konnte ein Männchen (*bryoniae* ♂ x "hibernica" ♀) mit einem für "hibernica" heterozygoten *napi*-Weibchen rückkreuzen und erhielt 11 Falter, die den *bryoniae*-, *napi*- und *sulphurea*-Typus einschlossen, die letzteren unglücklicherweise sämtlich Männchen.

Den zurückliegenden Verlauf unserer eigenen Hybridenzuchten der Jahre 1951 bis 1953 haben wir bereits beschrieben (BOWDEN 1956). An ihnen war Mr. N. T. EASTON aus Reading beteiligt. Im Jahre 1952 erhielten wir eine Reihe von F₂-Bruten, von denen die bemerkenswertesten 1952-t und EASTONs Zucht 1952-S waren. Von diesen beiden erbrachte 1952-t 38 Falter, bei denen die Form *sulphurea* in beiden Geschlechtern in dem angemessenen Prozentsatz vertreten war; die Zucht 1952-S, die von heterozygoten "Albinos" stammte, ergab eine prächtige Serie von fast 100 Tieren, bei denen die reinerbigen "Albino"-Weibchen sehr auffallend waren.

Viele Versuche, eine F₃-Hybridenzucht von t und S zu erhalten, wurden unternommen. Es wurden auch Paarungen beobachtet, aber keines der Eier ergab Raupen. Angesichts dieser Lage richteten sich die hauptsächlichsten Anstrengungen, nachdem die leuchtend-gelben und "Albino"-Formen wieder erhalten waren, darauf, die F₂-Generation mit *bryoniae* rückzukreuzen; 7 Zuchten, die HEADs Gelb oder die "Albino"-Anlagen enthielten, wurden 1953 erzielt. Diese Bruten wurden dann in Inzucht weitergeführt oder gegeneinander gekreuzt und ergaben 10 Zuchten, von denen 5 die gelbe Farbe, wie erwartet, wieder erscheinen ließen (die "Albino"-Zuchten waren klein und unfruchtbar). Vier Versuche, sie erneut mit *bryoniae* rückzukreuzen, schlugen unter ziemlich ungünstigen Umständen fehl, und die in weiterer Inzucht erhaltenen Eier waren fast alle unbefruchtet.

Zeitschr. der Arbeitsgemeinschaft österr. Entomologen, 14. Jhg. Nr. 1, 1962

Wie von HESSELBARTH (1952) und anderen dargelegt, ist *Pieris napi* gegen Inzucht sehr empfindlich, und es erhebt sich häufig die Frage, ob die bei gezüchteten Hybriden auftretende Unfruchtbarkeit eher einer Inzuchtschwäche oder dem gestörten Gleichgewicht von Hybriden zuzuschreiben ist. Aus diesem Grunde haben wir stets danach getrachtet, unsere Zuchtstämme zu vermehren. Aber es gibt eine Grenze für die Zahl von Zuchten, die man in der Freizeit betreuen kann, und bei unseren neuerlichen Experimenten (1957-1959) haben wir versucht, ein besseres Ergebnis durch eine kleinere Gesamtzahl von Bruten zu bekommen. Das Diagramm (Fig. 1) zeigt die Verwandtschaftsbeziehungen der 12 Hybridenzuchten, die bisher erreicht wurden; 3 aus Zuchten des Jahres 1959 sind bereits zu *7/8 bryoniae*.

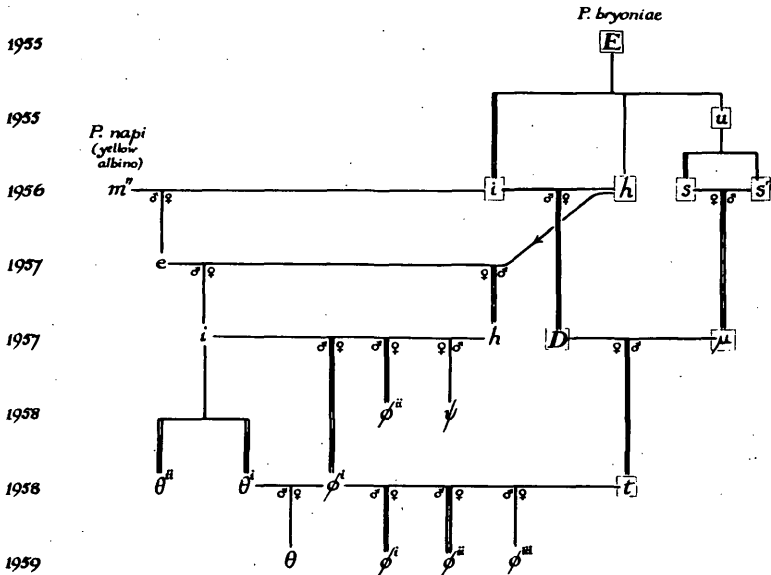


Fig. 1 : Verwandtschaften von Hybridenzuchten 1957 - 1959

Waagrechte (und schräge) Linien verbinden die gepaarten Zuchten. Senkrechte Linien führen zu den erhaltenen Bruten; doppelte Linien besagen, daß mehr als ein Weibchen verwendet wurde. Geschlechtszeichen zeigen an, von wo die männlichen und weiblichen Elternteile genommen wurden. Die linken Zahlen bilden einen Teil der Zuchtbezeichnungen und geben das Jahr an, in der die Eiablage erfolgte. Reine *P. bryoniae* - Zuchten sind eingerahmt; □. Die Zucht 1955 - u stammte von einer kleinen "Sommer"-Generation von E.

Das bei diesen Experimenten angewandte Prinzip war, die Notwendigkeit F_2 -Hybriden zu erzielen, wegen ihrer im allgemeinen geringen Fruchtbarkeit dadurch zu umgehen, daß die F_1 -Generation (1957 - e) rückgekreuzt wurde, um 2 reziproke Bruten, 1957 - h und 1957 - i, zu erhalten. Höchstens die Hälfte der Tiere dieser Bruten würde noch HEADs Form in sich enthalten, aber dadurch, daß wir 4 oder mehr Paarungen unter ihnen zustande brachten, war eine gute Chance gegeben, wenigstens eine Paarung von Heterozygoten zu bekommen. Diese Aussicht wurde noch dadurch vergrößert, daß wir eine größere Anzahl von Weibchen verwendeten; die Zahl der benutzten Käfige wurde auf 5 begrenzt, indem wir ähnliche Tiere zusammenfaßten. Am Ende ergaben 2 große (gemischte) Bruten (1958 - ϕ^i und θ^i) HEADs gelbe Form und 2 (1958 - θ^i und ψ) erbrachten "Albinos". Die Bruten 1958 - ϕ^{ii} und θ^{ii} zeigten keine dieser Formen.

Die 3/4-bryoniae-Puppen überwinterten sämtlich. Etwa 70 Exemplare wurden bei der Jahresausstellung der South London Entomological and Natural History Society am 31. 10. 1959 gezeigt. Ferner wurden im Jahre 1959 gelbe Männchen von 1958 - ϕ^i zur Paarung mit reinen bryoniae-Weibchen ausgesucht. Es ergaben sich große Zuchten, und trotz Krankheiten, die andere Zuchten zu dieser Zeit ebenfalls befielen, blieben 229 Puppen übrig, die für 1960 kalt gelagert wurden. Ein gelbes Männchen von 1958 - θ^i wurde ferner mit einem leuchtend-gelben Weibchen von 1958 - ϕ^i gepaart, woraus die gänzlich gelbe Zucht 1959 - θ entsprang; aber wir beabsichtigen nicht, damit Zuchten einzuleiten.

Es ist möglich, daß bereits ein Stadium erreicht ist, von dem aus die Reihe von Rückkreuzungen mit bryoniae mit steigender Fruchtbarkeit fortgesetzt werden kann, wobei die napi-Anlagen schrittweise reduziert werden. Zum Schluß werden nur wenige napi-Gene, mit sulphurea eng verknüpft, übrig bleiben. Freilich ist jetzt ein derartiges Resultat noch nicht annähernd erreicht, und man muß damit rechnen, daß auch andere Spuren des Hybriden-Ursprungs als die gelben Flügel sich durch einige Generationen erhalten. Wenn gleichzeitig leuchtend-gelbe und "Albino"-Formen für die Rückkreuzungen ausgewählt werden, kann die reine bryoniae vermutlich nicht so stark angenähert werden, da die verantwortlichen Gene zu verschiedenen Chromosomen gehören und 2 napi-Kopplungsgruppen (napi linkage-groups) anstatt einer erhalten bleiben werden.

Die Versuche sollten beweisen, daß Gene ohne weiteres von napi auf bryoniae übergehen können, falls die anfänglichen Hybridengenerationen keinem zu großen natürlichen Hindernis begegnen.

In freier Natur ist die gelbe Form HEADs in dem erkennbaren homozygoten Status so selten, daß man nur von wenigen Stücken ihr Vorhandensein mit Sicherheit kennt. Wenn sie unabhängig davon bei bryoniae nicht existiert, ist die Möglichkeit, in diese Art in der Natur einzudringen, kaum gegeben. Für die häufigeren napi-Gene scheint keine unbedingte Schranke zu bestehen, selbst nicht in dem Verhalten der Falter (PETERSEN und TENOW 1954), und ein gewisser Austausch muß zwischen den Arten erfolgen, wo immer sie sich treffen. Da nach allen Berichten bryoniae weniger wandert als napi, wird eine stärkere Tendenz für ein Eindringen von napi in bryoniae bestehen als umgekehrt. Ein solches Eindringen kann jedoch die gelegentlich bei österreichischen napi auftretende abflava Kane wie auch das Vorhandensein von hoch-

alpinen *bryoniae*-Weibchen mit weißer Grundfarbe oder anderen *napi*-ähnlichen Merkmalen erklären. Ursprung und gegenwärtige Geschlossenheit der Populationen, die als *ssp. flavescens* Wagner und *ssp. neobryoniae* Shelj. bekannt sind, bilden eine gesonderte und viel umfangreichere Frage, die hier nicht angemessen erörtert werden kann; allerdings scheint es so, daß *napi* sich leichter mit *ssp. bryoniae* als mit *ssp. flavescens* kreuzt.

Das Verhältnis zwischen der ockergelben Farbe der *bryoniae* und HEADs leuchtend-zitronengelber Farbe kann an den weiblichen Stücken, die im Verlauf dieser Experimente erhalten wurden, studiert werden. Die Ockerfarbe der *ssp. adalwinda* und der *napi*-Variation *flava* Kane (ganz häufig vorhanden bei einigen irischen und schottischen Stämmen) sind vermutlich der von *bryoniae* sehr ähnlich, in chemischer und genetischer Hinsicht. Anthony THOMPSON (1954) hat über HEADs Form und *flava* Kane geschrieben:

"Wenn diese 2 Formen gekreuzt werden, mittels in genetischer Hinsicht passender Elterntieren, werden beide Varietäten zusammen erscheinen, wobei die kupferne Farbe der geschlechtsgebundenen Form in größerem oder kleinerem Maße die leuchtend-gelbe Farbe von HEADs Form überlagern wird; somit würde es möglich erscheinen, daß diese zwei Formen nicht allelomorph sind. Wenn in sehr seltenen Fällen die geschlechtsgebundene Form in einer starken Dosierung vorhanden ist, wird es notwendig sein, die Unterseite des Falters zu prüfen, um festzustellen, ob sie ebenfalls HEADs Form ist oder nicht. In einem solchen Fall wird der basale Teil der Vorderflügelunterseite natürlich von der gewöhnlichen zitronengelben Farbe sein, obwohl der kupferfarbene Ton auf der Oberseite diese Farbe praktisch ausgetilgt hat. Bei unbedeutenderen Formen können die Oberseiten manche schöne Mischungen der beiden Schattierungen zeigen".

Unsere Zuchten \varnothing^i und θ^i von 1958 bieten den besten Beweis für die ähnliche Situation, die bei *bryoniae*-Hybriden vorhanden ist. Die homozygote *sulphurea* wird mit Sicherheit durch den gelben Farbton angezeigt, der die Unterseite des Vorderflügels bedeckt. Weibliche Tiere, die dieses Merkmal nicht haben, variieren in der Oberseiten-Grundfarbe (wie die bei Bruten ohne *sulphurea*) von Weiß bis zu intensivem Ocker. In offensichtlicher Entsprechung zu solchen Stücken mit weißer Grundfarbe gibt es *sulphurea*-Weibchen mit zitronengelben Oberseiten; das bedeutet, daß diese wahrscheinlich weiße Tiere gewesen wären, wenn die *sulphurea*-Gene nicht vorhanden gewesen wären. Im anderen Extremfalle sind safrangelbe Stücke kaum von der normalen *flava*-Farbe der *bryoniae* zu unterscheiden, bis man sie umdreht. Zwischen diesen Extremen gibt es Formen, die man nach THOMPSONs Beschreibung nicht erwarten würde: solche nämlich, bei denen ein ganz schwacher *flava*-Ton anscheinend in starkem Maße die leuchtend-gelbe Farbe der Oberseite verdrängt und einen blassen unbestimmten Farbton hervorgerufen hat. Das äußere Erscheinungsbild ist nicht das einer Überlagerung von *flava* über *sulphurea*. Wie von THOMPSONs Resultaten ist es auch von diesen Ergebnissen her klar, daß die Gene für die zwei gelben Farben nicht allelomorph sein können.

Des Verfassers Hybriden *sulphurea* x *P. napi adalwinda* (1953-1955) haben mit dieser Frage nichts zu tun, da die *flava*-Färbung fast gänzlich schon in den F_1 -Zuchten verschwand.

Bei unseren früher erwähnten *napi-bryoniae*-Experimenten der Jahre 1951-1955 zeigten weder die ursprünglichen F₂-Zuchten noch die F₂-Generation ihrer Rückkreuzung mit *bryoniae* den vollen Spielraum der gelben Weibchen, da der safrangelbe Farbton nicht vertreten war. Das intensive Zitronengelb und die farblich reduzierten Formen erschienen mehrmals, aber die Deutung der letzteren war damals zweifelhaft, besonders weil die besten der 2 oder 3 Exemplare gegen Ende November schlüpften, als man erwarten mußte, daß kühles Wetter (EASTON 1953, BOWDEN 1954) die Intensität der HEADSchen gelben Farbe vermindern würde.

Ich habe Herrn L. LEIDENBACH aus Luzern dafür zu danken, daß er freundlicherweise *bryoniae*-Material aus dem Engelberger Tal (1955-E) besorgte, wie ich auch Mr. EASTON für die Aufzucht der Brut 1957-D von meinem *bryoniae*-Stock dankbar bin.

Ich möchte hier Herrn G. HESSELBARTH für die Vorbereitung der deutschen Fassung dieser Arbeit meinen besten Dank aussprechen.

Zusammenfassung

Nach einigen Bemerkungen über die Geschichte und Bedeutung von Kreuzungsexperimenten mit diesen Arten sowie über die Wahrscheinlichkeit einer in der Natur begrenzten Hybridisation beschreibt der Verfasser Versuche aus den Jahren 1951-1955 und 1957-1959 (die letzteren eingehender). Hierbei wurden die rezessive gelbe Farbe der HEADSchen Form und "Albino" in den verwendeten *napi*-Stock eingeführt. Durch Rückkreuzungen wurde ein Stadium von 7/8 *bryoniae* erreicht, und die Schranke einer reduzierten Fruchtbarkeit kann überwunden sein. Die phänotypische Wirkung der Gene auf die an das weibliche Geschlecht gebundene Ockerfarbe wird an Hand des Auftretens der homozygoten gelben Form HEADs erörtert.

Literatur:

- BOWDEN, S. R., 1954: *Pieris napi* L. f. *hibernica* Schmidt, eine künstliche Aberration? (= Mitt. ent. Ges. Basel, 4, 9-15 u. 17 - 22)
- - 1956: Hybrids within the European *Pieris napi* L. species-group (= Proc. S. Lond. ent. nat. Hist. Soc. 1954-55, 135 - 159)
- BOWDEN, S. R. & EASTON, N. T., 1955: Diapause and death: further observations on imaginal development in *Pieris* hybrids (= Entomologist 88, 174 - 178 u. 204 - 210)
- EASTON N. T., 1953: Private Mitteilung
- HARRISON, A. & MAIN, H., 1909: Experiments in crossing British *Pieris napi* with Swiss *Pieris napi* var. *bryoniae* (= Trans. ent. Soc. Lond., 1908: Proc. 87 - 88)

Zeitschr. der Arbeitsgemeinschaft österr. Entomologen, 14. Jhg. Nr. 1, 1962

- HESELBARTH, G., 1952: Bemerkungen zu Pieridenzuchten 1950-1951 (= Trans. 9th int. Congr. Ent., I, 172 - 176)
- KAUTZ, H., 1953: Private Mitteilung
(Vgl. auch MÜLLER & KAUTZ)
- LORKOVIČ, Z., 1958: Unveröffentlichte Arbeit
- MAIN, H., Vgl. HARRISON & MAIN
- MEYER, J. H., 1956: Private Mitteilung
- MÜLLER, L. & KAUTZ, H., 1939: *Pieris bryoniae* O. und *Pieris napi* L., Wien
- PETERSEN, B., 1953: Einige Bemerkungen zum *Pieris napi*-*bryoniae*-Problem (= Ent. Nachr. Bl. Wien, 5, 31-35 u. 45-50)
- - 1955: Geographische Variation von *Pieris (napi) bryoniae* durch Bastardierung mit *Pieris napi* (= Zool. Bidr. Uppsala, 30, 355-397)
- PETERSEN, B. & TENOW, O., 1954: Studien am Rapsweißling und Bergweißling: Isolation und Paarungsbiologie (= Zool. Bidr. Uppsala, 30, 169-198)
- RYSZKA, H., 1951: Die Zucht von *Pieris napi* ssp. *britannica* mod. *hibernica* Schmidt (= Ent. Nachr. Bl. Wien, 3, 170-173)
- STIPAN, F., 1952: *Pieris bryoniae* O. und *Pieris napi* L. (= Ent. Nachr. Bl. Wien, 4, 33-38)
- - 1954: *Pieris bryoniae* O. und *Pieris napi* L. (= Ent. Nachr. Bl. Wien (hektogr.) I, 36-43)
- THOMPSON, J. Anthony, 1954: Interim notes on *Pieris napi* L. (= Proc. S. Lond. ent. nat. Hist. Soc., 1952-53, 120-125)
- WARREN, B. C. S., 1958: On the recognition of the species (= Proc. 10th int. Congr. Ent. I., 111-123)

Anschrift des Verfassers: 53, Crouch Hall Lane, Redbourn, Herts., England.