

## Stammesgeschichtlich interessante Extremvarianten bei Manioliden (Lep. Satyridae)

von

A. F. TAUBER (Wien)

Die Variabilität innerhalb einer Population hat stets verschiedene Ursachen. Ein Teil der von der Norm abweichenden Exemplare besteht aus Reaktionsformen, also Individuen, die durch nichterbliche Eigenschaften ausgezeichnet sind, die als Folge von Kälte, Wärme, Feuchtigkeit, Trockenheit u.s.w. in den jeweils „sensiblen Phasen“ der Entwicklungsstadien erworben wurden. Lediglich Richtung und Grenzen dieser „Reaktionsvariabilität“ sind genetisch festgelegt.

Neben dieser Reaktionsvariabilität existiert aber auch eine genetische, also erbliche Variabilität, die bei verschiedenen Arten sehr unterschiedlich groß sein kann und ihre Ursache in der unübersehbaren Zahl von Genkombinationen hat, die durch Rekombination mutierter Gene und Chromosomen innerhalb des Genpools der Population zustandekommt. Diese erbliche Variabilität kann ständig und einseitig wirkende Komponenten besitzen, sodaß sich von Generation zu Generation eine meist unmerklich kleine aber gerichtete Verlagerung der Genotyphäufigkeiten und damit allmählich eine entsprechende Änderung des Phänotyps ergibt. Über längere Zeiträume summiert, resultiert daraus ein historischer Wandel des Phänotyps der heute als Evolution<sup>1)</sup> bezeichnet wird. So hat sich z.B. in den Jahren von 1939-1952 bei einer Population von *Panaxia dominula* L. die Häufigkeit von Tieren mit verminderter Fleckenzahl von 3.5 % auf rund 10 % vergrößert (zit. nach SAVAGE 1963). Geologische Zeiträume summieren solchen historischen Rassenwandel zu einer weitgehenden genotypischen und phänotypischen Veränderung, sodaß die Differenzen gegenüber der Ausgangspopulation die Größenordnung von Art- und Gattungsunterschieden annehmen können.

Wesentlich für unsere Betrachtungen ist hierbei, daß sich der Evolutionsprozeß als schrittweise Verschiebung des Häufigkeitsmaximums vollzieht, wobei aber eine mehr oder minder große Anzahl von Individuen hinter der Lage des Maximums zurückbleibt oder ihm voraneilt. Diese Individuen stellen also gewissermaßen Varianten in der Einbahnstraße der Entwicklungsrichtung dar. Im Diagramm Abb.1 ist dies schematisch und anschaulich zum Ausdruck gebracht.

1889 hat EIMER das „Gesetz der männlichen Präponderanz“ formuliert, das auf ein Phänomen Bezug nimmt, welches er allerdings bereits 6 Jahre später (1895) als bloße Regel erkannte. Er meinte damit das von ihm bereits richtig erkannte Voraneilen der ♂♂ (oder ein relatives Zurückbleiben der ♀♀) auf dem durch die Evolution gegebenen Entwicklungsweg der Art. Der in diesem Zusammenhang unglücklich gewählte Terminus „Präponderanz“ hat sich nie durchgesetzt. Es ist auch wohl nicht nötig, hierfür einen eigenen Fachausdruck zu prägen, zumal es sich hier ja um kein Gesetz handelt; es dürfte vielmehr ausreichen den Phänotyp der ♂♂ als progressiv gegenüber jenem der ♀♀, bzw. den Phänotyp der ♀♀ als konservativ gegenüber jenen der ♂♂ zu bezeichnen, um dieses Phänomen hinreichend zu charakterisieren.

Nun gibt es aber, wie wir bereits sagten, stets einzelne Individuen die phänotypisch hinter dem erreichten Entwicklungsstand der Art zurückbleiben oder diesem voraneilen. Für die ersteren

<sup>1)</sup> Im Prinzip ist dieser Vorgang schon von EIMER (1888/1889) erkannt worden. Das was wir heute unter „Evolution“ oder „historischem Rassenwandel“ begreifen, bezeichnete er als „Orthogenesis“, „organisches Wachsen“ unter welchem er die gerichtet verlaufende Umbildung nach einem „phylogenetischen Entwicklungsprogramm“, die „Fortsetzung eines physiologischen Prozesses zu welchem die Grundlage schon in der Stammform gelegt war“ verstand.

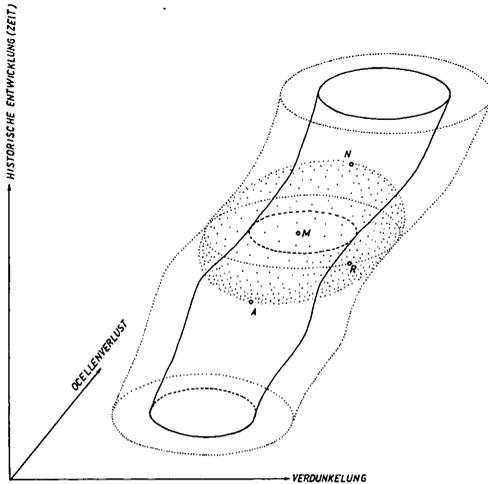


Abb.1

Blockdiagramm zur Veranschaulichung der genetischen (voll ausgezogen) und Reaktionsvariabilität (punktiert). Die zeitliche, historische Entwicklung der Gattung kommt in der vertikalen Komponente zum Ausdruck. In diesem Blockdiagramm kann jedes Exemplar einer Population durch einen Punkt dargestellt werden. Die Population wird dann durch einen Punkthaufen repräsentiert, in dessen Mitte (M) sich die gegenwärtige „ideale Normalform“ befindet. Am Rande des Punkthaufens liegen in horizontaler Richtung extreme Reaktionsvarianten (z.B. R) in vertikaler Richtung nepotistische (N) und atavistische (A) Extremvarianten. Bei der Gattung *Maniola* geht die historische Entwicklung in Richtung von Ocellenverlust, Vereinfachung und Verdunklung. Die ♂ gehen den ♀ in der Richtung der historischen Entwicklung etwas voran, sodaß die „ideale Normalform“ der ♂ etwas oberhalb von M in Richtung auf N liegt, während die „ideale Normform“ der ♀ etwas unterhalb von M in Richtung auf A anzusetzen wäre.

wird seit langer Zeit der Ausdruck „atavistisch“ verwendet. Es ist nun nahe liegend, solche, dem genetischen Entwicklungsstand der Hauptmasse der Population scheinbar voraneilende Formen, die ja im Gegensatz zu den atavistischen Rückschlagsformen stehen, als nepotistische<sup>2)</sup> Formen zu bezeichnen.

Bei sehr vielen Schmetterlingen und so auch bei den meisten Satyriden ist der Konservatismus der ♀♀ bzw. die Progressivität der ♂♂ mehr oder minder stark ausgeprägt und die „Normalform“ der ♂♂ eilt auch bei den Manioliden phänotypisch in der Entwicklungsrichtung der Gattung der „Normalform“ der ♀♀ ein Stück voraus, worauf zu einem wesentlichen Teil der Sexualdimorphismus in dieser Gattung beruht: Der Trend, der von primitiven körperparallel gestreiften Zeichnungsmustern über verschiedene Zwischenstadien zur Einfarbigkeit führt, hat bei den ♂♂ der Gattung *Maniola* größere Fortschritte gemacht als bei den ♀♀; aus diesem Grunde wären atavistische Extremvarianten mit größerer Wahrscheinlichkeit bei ♀♀, nepotistische aber eher bei ♂♂ zu erwarten. Wir werden später sehen, daß die Verhältnisse jedoch komplizierter liegen. In jedem Falle sind derartige Extremvarianten insofern interessant, als sie über den ursprünglichen Zeichnungstyp der historischen Artenreihe Aufschluß geben und die Richtung andeuten, in der sich die Art weiterentwickeln wird.

Wie alle wirklich extremen Varianten sind auch atavistische oder nepotistische Extremvarianten von außerordentlicher Seltenheit. Unter den tausenden Exemplaren von Manioliden die ich in den Privatsammlungen und an den Museen von Wien, München, Frankfurt a.M., Florenz und Warschau durchgesehen habe, fanden sich nur 2 atavistische Extremvarianten, und zwar je ein ♂ und ein ♀ von *Maniola jurtina* f.erymanthea (ESPER 1784) (Abb.2). Ferner fand sich unter dem Material von *Maniola telmessia* ZELLER aus Rhodos eine Extremvariante im British Museum, London. R.I.VANE-WRIGHT hatte die Liebenswürdigkeit mir Photos dieses Exemplares zuzusenden, die in Abb.8 wiedergegeben sind. Das einzige bis heute beschriebene Exemplar dieser Art war vor etwa 190 Jahren unweit von Preßburg (Bratislava, CSSR.) von Rummel gefangen und 1784 veröffentlicht und abgebildet worden (Abb.3). ESPER beschrieb das Exemplar, ein ♂, als neue Art „... mit unserem so gemeinen *P. Jurtina*, nach der nächsten Ähnlichkeit verwandt. Die Grundfarbe stimmt damit am genauesten überein, sowie der Umriß der Flügel. Hier zeigen sich aber auf der Außenseite noch zwei augenförmige Flecken, von

<sup>2)</sup> von lat. nepos = Enkel

denen die an der Flügelspitze einen Sehstrahl führen. Auf der Unterseite ist zwischen beyden noch ein kleinerer wahrzunehmen . . .“ (ESPER 1784 p.180). Die unzureichende und, wie schon LEMPKE 1935 (p.149) richtig bemerkte, mit der Abbildung nicht völlig übereinstimmende Beschreibung wird durch die Fig.4 auf Taf.XV cont.XL unterstützt, die das Tier von der Ober- und Unterseite zeigt und eine eindeutige Identifizierung mit den nun vorliegenden Funden ermöglicht.

Das eine nunmehr aufgefundene Exemplar, ein ♂, befindet sich in der lepidoperologischen Sammlung des Naturhistorischen Museum in Wien, deren Leiter, Dr.F.Kasy, ich für die gebotenen Möglichkeit das einschlägige Sammlungsmaterial zu bearbeiten, sehr zu Dank verpflichtet bin. Das Stück trägt den Fundortzettel „Carinthia, Pörtlach COLL.SCHLAG“ (Abb.2 links).

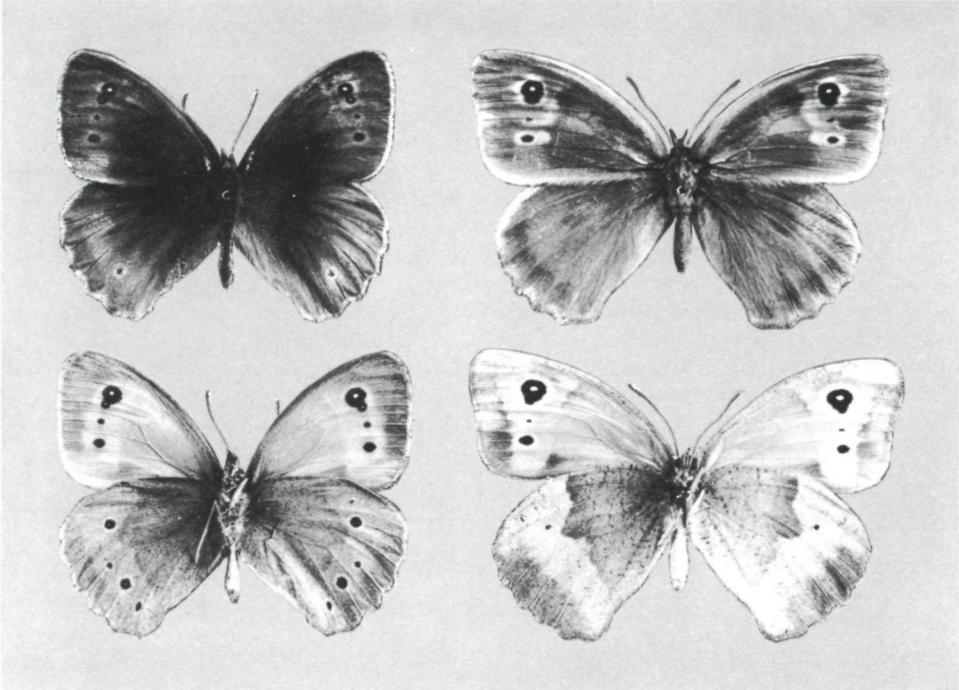


Abb.2: *Maniola jurtina* f.erymanthea (ESPER 1784); oben Oberseite, unten Unterseite. Links: ♂ Österreich, Kärnten, Pörtlach, Coll.Schlag (Naturhistor. Museum Wien); rechts: ♀ Deutschland, Sachsen, Brandis 11.VII.97 leg. Trömel. Coll. Hörhammer (Zool. Sammlung des Bayerischen Staates, München) nat.Gr.

Die andere mir vorliegende atavistische Extremvariante (Abb.2 rechts) stammt aus der zoologischen Sammlung des Bayerischen Staats in München, deren Manioliden ich dank des freundlichen Entgegenkommens von Direktor Dr.W.Forster bearbeiten konnte. Das seltene Tier – das einzige bisher bekannte ♀ von *Maniola jurtina* f.erymanthea – trägt die Etikette „♀ Brandis 11.VII.97 Trömel“ und gelangte über die Coll. Hörhammer an die Münchener Staatssammlung. Brandis liegt 15 km östlich von Leipzig.

Beide Exemplare zeigen umfangreiche Rudimente eines Ocellarsystems das nun genauer untersucht werden soll.

Bei den Satyriden, wie überhaupt bei den Rhopaloceren, liegen etwa in der Mitte des meist helleren Außenfeldes der Vorder- und Hinterflügel die Musterorte für das Ocellarsystem. Letzteres ist in den Gattungen *Lopinga* und *Erebia*, aber auch bei einigen *Coenonympha*-Arten, wie

Tabelle I

Vorderflügelocellen bei *Maniola*, *Pyronia Hyponephele* u. *Erbia*. (Die Bezeichnung der Ocellen erfolgt hier nach ihrer Lagebeziehung zu den Adern, die der Adern nach COMSTOCK vergl. Abb.4)

Musterort der Ocelle zwischen den Adern	Ocellenbezeichnung	Größenreihung der Ocellen (Größe mit höheren Zahlen abnehmend)
r <sub>5</sub> /m <sub>1</sub>	Supramedianocelle	5
m <sub>1</sub> /m <sub>2</sub>	I. Medianocelle	1
m <sub>2</sub> /m <sub>3</sub>	II. Medianocelle	2
m <sub>3</sub> /cu <sub>1</sub>	Supracubitalocelle	4
cu <sub>1</sub> /cu <sub>2</sub>	Cubitalocelle	3
cu <sub>2</sub> /an	I. Supraanalocelle	6 (bei <i>Maniola</i> bisher nicht beobachtet)
cu <sub>2</sub> /an	II. Supraanalocelle	7

*C.oedippus* F. oder *C.tullia* MÜLLER am vollständigsten erhalten geblieben. Hierbei gibt es alle Übergänge von großen weißgekernten, aus mehreren Ringen bestehenden Ocellen bis zu kaum merklichen dunklen Pünktchen, die bei entsprechend starker Reduktion (die bis zum völligen Verschwinden gehen kann) die Stelle der Ocellen vertreten. Fertigt man eine Statistik der Ocellengröße unter Berücksichtigung ihrer Musterorte (die stets zwischen den Adern liegen) an, so erhält man für die Vorderflügel die in Tabelle I gezeigte Übersicht, welche für die Gattungen *Maniola*, *Pyronia*, *Hyponephele*, *Erbia* und annähernd auch für die Gattungen *Coenonympha* und *Dira* gilt. Erleiden die Ocellendurchmesser infolge Zeichnungsreduktion eine zunehmende Verkleinerung, so wäre zu erwarten, daß zuerst die kleinen Ocellen erlöschen, während die größeren erst in fortgeschrittenen Stadien der Zeichnungsreduktion in der Grundfarbe untertauchen. Aus dieser Überlegung ergibt sich ein wesentlicher Anhaltspunkt für die theoretische Reihung der einzelnen Ocellen hinsichtlich ihrer Widerstandsfähigkeit gegenüber einer Zeich-

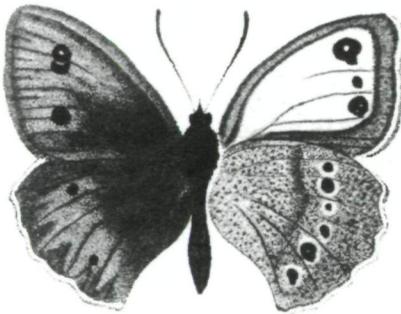


Abb.3: *Papilio Erymanthea* ESPER 1784 ♂. Links Oberseite, rechts Unterseite des Typus. Čechoslovakei, Bratislava leg. Rummel. Reproduktion in Originalgröße nach ESPER: Die Schmetterlinge in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen I. Teil, II. Bd. Taf. XC cont. XL. fig. 4, Erlangen 1784.

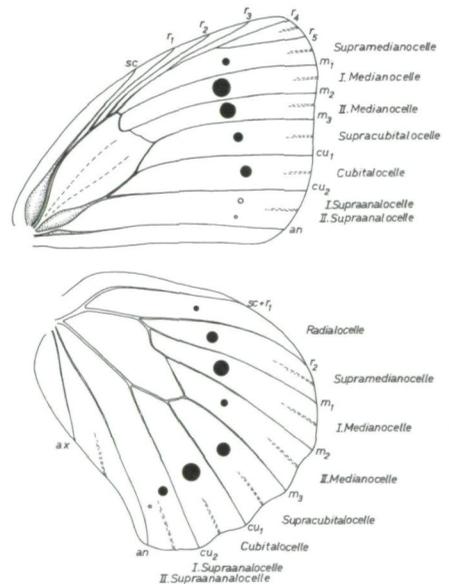


Abb.4: Geäde und Musterorte der Ocellen bei *Maniola*; sc = Subcosta; r = Radius; m = Media; cu = Cubitus; an = Analis; ax = Axillaris. Schwarze Scheiben = Musterorte aller bei *Maniola* bisher beobachteten Ocellen; weiße Scheiben = Musterorte der bei *Maniola* möglichen, jedoch bisher nicht beobachteten Ocellen. Die Größe der Scheiben bringt die wahrscheinliche relative Ocellengröße zum Ausdruck.

nungsreduktion, die mit der Größenreihung der Ocellen in Tab.I parallel gehen sollte; eine Theorie, die im Großen und Ganzen auch realisiert ist, von welcher es aber auch Ausnahmen gibt, wie wir noch sehen werden.

Bei *jurtina* – ♂♂ ist im Vorderflügel normalerweise nur die I. Medianocelle vorhanden, sie ist daher kreisrund oder queroval und der weiße Kern liegt, sofern vorhanden, genau zentral. Bei *jurtina* – ♀♀ hingegen ist normalerweise auch noch die II. Medianocelle mehr oder minder rudimentär vorhanden und mit der I. Medianocelle verschmolzen, wodurch die I. Medianocelle in caudaler Richtung verlängert und der weiße Kern infolgedessen exzentrisch zu liegen scheint, sofern nicht überhaupt ein zweiter weißer Ocellenkern auftritt. Das Auftreten der II. Medianocelle bei den ♀♀ steht in unmittelbarem Zusammenhang mit dem eingangs erwähnten Konservatismus der ♀♀. Dies geht am eindrucksvollsten aus dem Studium der Medianocellen bei bilateral gynandromorphen Stücken hervor (Abb.5).

Bei atavistischen Varianten tritt häufig zunächst die II. Medianocelle immer stärker in Erscheinung und repräsentiert sich schließlich als selbstständiges, von der I. Medianocelle manchmal völlig getrenntes Zeichnungselement.

Alle drei hier behandelten atavistischen Extremvarianten zeigen darüber hinaus sowohl die Supracubitalocelle als auch die Cubitalocelle und zwar etwa in jenem Größenverhältnis, das nach Tabelle I theoretisch zu erwarten war, wobei die Supracubitalocelle bei dem Exemplar von Preßburg allerdings nur auf der Vorderflügel-Unterseite sichtbar (Abb.3), bei den Exemplaren aus Pörschach und Brandis jedoch beiderseitig entwickelt ist (Abb.2).

Zwischenstadien zwischen *f. jurтина* und *f. erymanthea* zeigen z.T., wie theoretisch (auf Grund der Größenreihung der Ocellen) zu erwarten wäre, neben der I. und II. Medianocelle nur mehr Reste der Cubitalocelle. Eigenartigerweise besitzen aber weit zahlreichere Exemplare Rudimente der kleineren Supracubitalocelle, ohne daß noch Reste der Cubitalocelle feststellbar wären (Abb.6). Ja, sehr vereinzelt tritt sogar die Supramedianocelle rudimentär auf, freilich nicht, ohne daß auch zumindest Reste der Supracubitalocelle sichtbar würden (Abb.6, 8). Das weist darauf hin, daß die „Reduk-

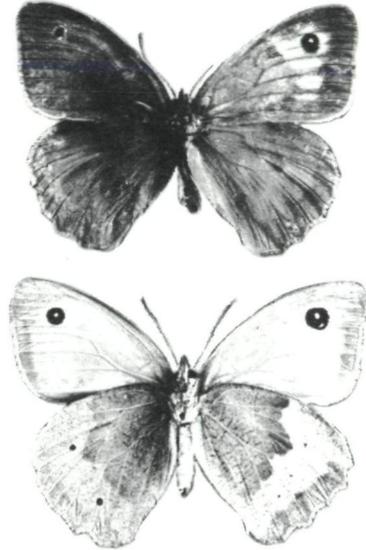


Abb.5: Zwei bilateral gynandromorphe Exempl. von *Maniola jurтина* (LINNÉ 1758). Oben: Oberseite; unten: Unterseite. Bei beiden Exemplaren im Bilde links ♂, rechts ♀. Oberes Exemplar: Österreich, Ost-Steiermark, Vorau, Ende VII.1918 eingetauscht von Schöde jun. (Naturhistor.Museum Wien). Unteres Exemplar: Österreich, Kärnten, Reifnitz 22.7.1964 leg. A.F.Tauber, coll.W.Tauber, nat.Gr.

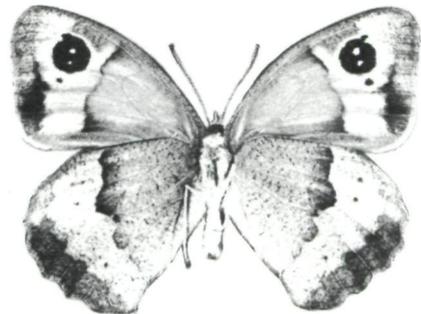


Abb.6: *Maniola hispulla* (ESPER 1805) ♀, Unterseite mit Supramedianocelle, I. und II. Medianocelle und Supracubitalocelle im Vorderflügel. Algerien, Hammam Righa, VI.1954 leg.Stättermayer. Coll. W.Tauber, nat.Gr.

Tabelle II  
 Hinterflügelocellen bei *Maniola*  
 (Bezeichnung der Adern und Ocellen vergl. Abb.4)

Musterort der Ocelle zwischen den Adern	Ocellenbezeichnung	Größenreihung der Ocellen (Größe mit höheren Zahlen abnehmend)
sc + r <sub>1</sub> /r <sub>2</sub>	Radialocelle	7
r <sub>2</sub> /m <sub>1</sub>	Supramedianocelle	4
m <sub>1</sub> /m <sub>2</sub>	I. Medianocelle	2
m <sub>2</sub> /m <sub>3</sub>	II. Medianocelle	6
m <sub>3</sub> /cu <sub>1</sub>	Supracubitalocelle	3
cu <sub>1</sub> /cu <sub>2</sub>	Cubitalocelle	1
cu <sub>2</sub> /an	I. Supraanalocelle	5
cu <sub>2</sub> /an	II. Supraanalocelle	8 (bei <i>Maniola</i> möglich, aber bisher nicht beobachtet)

tionsresistenz“ der einzelnen Ocellen zwar im großen und ganzen der Ocellengröße parallel läuft, daß aber doch auch Abweichung von dieser Regel bestehen. So besitzt allem Anschein nach die Supracubitalocelle eine höhere Reduktionsresistenz als die Cubitalocelle obwohl letztere erheblich größer ist, wenn sie in Erscheinung tritt. Die Supraanalocellen sind im Vorderflügel der Manioliden bisher noch nie beobachtet worden; bei noch extremen Varianten als *f. erymanthea* wäre ihr Auftreten aber durchaus möglich.

Weit weniger stabilisiert und völlig anders sind die Verhältnisse bei den **Hinterflügelocellen**.

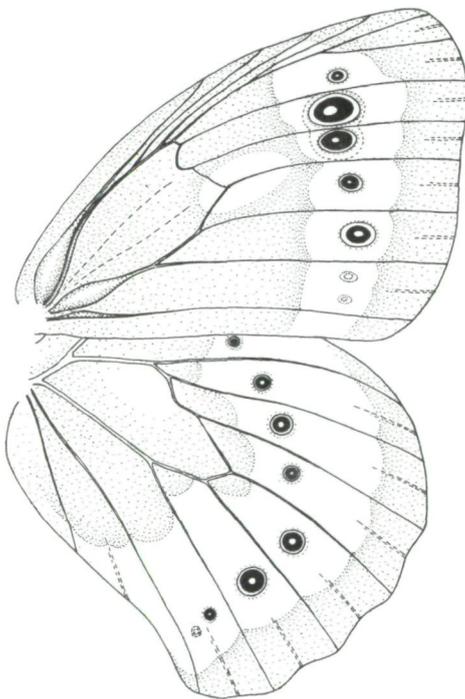


Abb.7: Versuch einer Rekonstruktion des Ocellarsystems einer Urform der Gattung *Maniola*.

Oberseits tritt bei den Manioliden mit einer Ausnahme (einer auf Rhodos und einigen anderen ägäischen Inseln verbreiteten *telmessia*-Rasse - vergl. TAUBER 1969 b) normalerweise keine Ocelle in Erscheinung. Unterseits sind meist Ocellen in verschiedener Zahl, differenzierter Größe und mit unterschiedlichen Musterorten vorhanden; starke individuelle Schwankungen, Saisonpolymorphismen und historische Schwankungen (CREED, DOWDESWELL, FORD & McWHIRTER 1969, DOWDESWELL 1961) sowie geographische Variation (DOWDESWELL & McWHIRTER 1966) erfordern eine statistische Behandlung, welche jedoch eine Berücksichtigung der Musterorte und natürlich erst recht der taxonomischen Einheiten einschließen müßte, was bei den genannten Autoren nicht immer der Fall ist. Bei einem Individuum sind bis zu 8 Ocellen auf der Hinterflügel-Unterseite möglich, im allgemeinen höchstens 5 verwirklicht, wobei das Häufigkeitsmaximum bei den weitaus meisten Populationen für ♀♀ bei 0 Ocellen, für ♂♂ bei 2 Ocellen liegt. Dies weist auf ein Verhalten der Hinterflügelocellen hin, das in völligem Gegensatz zu denen der Vorderflügel steht. Die statistische Verteilung der Ocellengrößen auf die Musterorte ergibt die aus Tabelle II ersichtliche Größenreihung. Die

Differenzen zwischen den Ocellengrößen sind jedoch viel geringer als bei den Vorderflügeln. So ist insbesondere die Cubitalocelle durchschnittlich nur sehr wenig größer als die I. Medianocelle, die Supramedianocelle durchschnittlich nur wenig größer als die Supracubitalocelle oder die Supraanocelle. Dadurch ist bei verschiedenen Exemplaren bald diese bald jene Ocelle größer und die Größenreihung weicht dann mehr oder minder stark von der statistisch ermittelten ab. Zwar ergibt sich statistisch eine charakteristische Größenreihung der Ocellen (7 - 4 - 2 - 6 - 3 - 1 - 5 - (8)) (vergl. Tabelle II), charakteristisch deshalb, weil sie von der Größenreihung bei anderen Gattungen verschieden ist: So besitzen etwa die Erebien die statistische Größenreihung  $X^1$ ) - 5 - 4 - 1 - 3 - 2 - 6 - 7 obwohl sie hinsichtlich der Vorderflügelocellen mit der Gattung *Maniola* konform gehen. Aber im Einzelfall sind bei den Manioliden die Abweichungen vom statistischen Mittelwert so weitgehend, daß aus dem Vorhandensein und der Größe einzelner Hinterflügelocellen hinsichtlich der hier behandelten Frage nicht leicht Schlüsse gezogen werden können.

Immerhin ist bemerkenswert, daß die Hinterflügelocellen bei den ♂ eher erhalten bleiben als bei den ♀ (vergl. auch Abb.5 unten). Dies steht in völligem Gegensatz zu den Verhältnissen am Vorderflügel. Atavismen in Form mehr oder minder vollständiger Ocellenreihen sind daher am Hinterflügel vor allem bei ♂ zu erwarten. Damit steht in Einklang, daß das ESPER'sche *erymanthea*-♂ 6 Hfl.-Ocellen, und das *erymanthea*-♂ von Pörtschach 5 Hfl.-Ocellen aufweist, während das *erymanthea*-♀ von Brandis nur eine Ocelle zeigt. Derartig hohe Ocellenzahlen wie beim Hfl. der *erymanthea*-♂ sind selten. Nur etwa 0.7% der ♂ europäischer *juritina* - Populationen weisen 5 Hfl.-Ocellen auf. 6 Hfl.-Ocellen sind bisher überhaupt nur bei dem Preßburger *erymanthea*-♂ und bei der zu *M. hispulla* gehörenden ssp. *insularis* THOMSON 1969 (p.54) beschrieben.

An der Oberseite der Hfl. der *erymanthea* ♂ von Preßburg und Pörtschach gewahren wir je 2 Ocellenrudimente in Form dunkler Punkte wobei allerdings der obere Punkt beim Pörtschacher Exemplar nur ganz schattenhaft zu erkennen ist. Der untere Punkt entspricht jeweils erwartungsgemäß (vergl. Tab. III) der Cubitalocelle, der obere der I. Medianocelle. Exemplare mit 2 Ocellenresten an der Oberseite der Hfl. sind mir, außer bei den genannten *erymanthea*-♂ noch nie untergekommen.

Diese atavistischen Exemplare lassen somit erkennen, daß die Gattung *Maniola* von Urformen abstammt, die ihrem Aussehen nach etwa den heutigen Erebien mit ihrem ausgeprägten Ocellarsystem nahestanden. Man kann eine derartige Urform, soweit es das Ocellarsystem betrifft, auf Grund dieser Studien weitgehend rekonstruieren (Abb.7). Am bemerkenswertesten ist hiebei ohne Zweifel die Feststellung, daß hinsichtlich des Ocellarsystems bei den Manioliden im Vorderflügelbereich das ♀, im Hinterflügelbereich aber das ♂ in stärkerem Maße zu Atavismen neigt, die an sich generell vorhandene Progressivität der ♂, die sich in einer starken Tendenz zu oberseitiger Verdunklung und Einfarbigkeit äußert, somit kein alle Körperteile gleichmäßig erfassendes Phänomen darstellt. Offenbar sind im ♂-geschlechtsbestimmenden X - Chromosom auch Faktoren fixiert, die die Ausbildung atavistischer Ocellarsysteme im Vorderflügel hemmen, im Hinter-

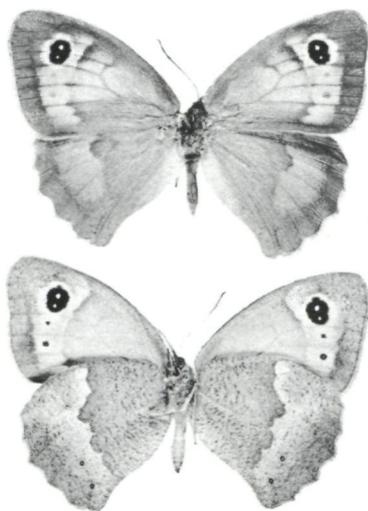


Abb.8

*Maniola telmessia* (Zeller 1847), noch nicht benannte, insulare ssp., f. *proavia* n.f. ♀ British Museum Type Nr. Rh 3700 (coll. ZELLER). Oben: Oberseite, unten: Unterseite. Linker Vorderflügel unterseitig (im Bild rechts) mit Rudimenten der kompletten Ocellenreihe. Nat.Gr.

1) Ocelle nicht vorhanden

flügel jedoch fördern<sup>1)</sup>. Umgekehrt sind Ne-  
potismen des Ocellarsystems dementsprechend  
bei ♂♂ vor allem im Vorderflügelbereich, bei  
♀♀ vorwiegend im Hinterflügelbereich zu er-  
warten und dies wird durch die Häufigkeits-  
verteilung entsprechender Varianten auch be-  
stätigt. So wurde die auf der Vorderflügel-  
oberseite vollständig ocellenlose *f.annomata*  
*VERITY* zwar sehr vereinzelt bei ♂♂, nicht  
jedoch bei ♀♀ gefunden.

Zahlreiche der von *M.jurtina* beschriebenen  
und früheren Geflogenheiten entsprechend  
auch benannten formae, die bei LEMPKE  
1935 rein compilatorisch zusammengestellt  
sind, erweisen sich als Zwischenformen im Va-  
riabilitätsbereich zwischen atavistischen und  
nepotistischen Extremvarianten, die hier über-  
sichtlich zusammengefaßt seien (Tab.III).

Es ist nun interessant, daß es Populationen und  
Rassen gibt, bei welchen atavistische Elemente  
so gehäuft auftreten, daß sie differentialdia-  
gnostisch wichtige, taxonomisch verwertbare  
Merkmale bilden. So besitze ich eine kleine  
Serie von *M.jurtina* aus Frankfurt am Main  
(7.VII.1935) die durchweg der *f.bioculata*  
*REBEL* 1910 angehört. Auf Rhodos und eini-  
gen anderen ägäischen Inseln zeigen rund 80%  
der *M.telmessia* ♂♂ eine deutliche Cubital-  
ocelle auf der Oberseite der Hinterflügel, meist  
5 Ocellen auf deren Unterseite (Durchschnitt  
4,6 Ocellen) und über 70 % dieser Exemplare  
haben überdies die Merkmale der *f.bioculata*  
*REBEL*. Dies war auch der Grund für die  
subspezielle Abtrennung dieser insularen Rasse  
(TAUBER 1969 a, b). Es ist nun durchaus  
verständlich, daß innerhalb einer an sich  
schon durch atavistische Züge ausgezeichneten  
Rasse Formen von *erymanthea*-Typ oder so-  
gar noch darüber hinausgehende Extremvarian-  
ten häufiger sind als bei anderen Rassen. Es  
ist daher sicherlich kein Zufall, daß das einzige  
mir bisher bekannte Manioliden-Exemplar, das  
im Vorderflügel alle theoretisch zu erwarten-

1) Dies gilt jedoch nicht auch für andere atavi-  
stische Merkmale: So ist etwa die ohne Zweifel  
viel ältere Bindenzzeichnung (Zentralfeld-Außen-  
feld-Randfeld) auch im Hinterflügel bei den ♀♀,  
deren konservativen Charakter entsprechend, stets  
wesentlich deutlicher erhalten (Abb.5).

TABELLE III: Übersicht über die auf die Ausbildung des Vorderflügel-Ocellarsystems gegründeten Formen von *Mantia jurтина* L.

NEPOTISTISCHE FORMEN		ATAVISTISCHE FORMEN	
keine Ocellen vorhanden	I.Medianocelle nur als dunkler Punkt	I und II.Medianocelle miteinander verschmolzen jedoch mit zwei getrennten wei- ßen Kernen.	Supramedianocelle, I und II.Median- ocelle, Supracubitalocelle, Cubitalocelle vorhanden.
<i>f.♂</i> <i>annomata</i> <i>VERITY</i> 1904	<i>f.♂</i> <i>lugioni</i> <i>ROSTAGNO</i> 1906	<i>f.♂</i> <i>nigro-rubida</i> <i>LAMBILLION</i> 1903	<i>f.♂</i> <i>erymanthea</i> ( <i>ESPER</i> 1784)
<i>f.♀</i> <i>oblitescens</i> <i>SCHULTZ</i> 1908	<i>f.♀</i> <i>pauper</i> <i>VERITY</i> 1916	<i>f.♀</i> <i>caeca</i> <i>REBEL</i> 1910	<i>f.♀</i> <i>erymanthea</i> ( <i>ESPER</i> 1784)
	<i>f.♀</i> <i>jurтина</i> LINNE 1758 „Normalform“	<i>f.♀</i> <i>jurтина</i> LINNE 1758 „Normalform“	<i>f.♀</i> <i>addenda</i> <i>MOUSLEY</i> 1903
	<i>f.♀</i> <i>jurтина</i> nicht benannt	<i>f.♀</i> <i>bioculata</i> <i>REBEL</i> 1910	<i>f.♀</i> <i>erymanthea</i> <i>STRAND</i> 1919
	<i>f.♀</i> <i>bioculata</i> <i>REBEL</i> 1910	<i>f.♀</i> <i>erymanthoides</i> <i>LEMPKE</i> 1935	
	<i>f.♀</i> <i>addenda</i> <i>MOUSLEY</i> 1903		
	<i>f.♀</i> <i>proavia</i> n.f. (bisher nur bei <i>M.telmessia</i> bek.)		

den Ocellen (mit Ausnahme der bei Manioliden bisher noch nie beobachteten Supraanocellen) zeigt, ein ♂ dieser insularen *telmessia*-Rasse ist (Abb.8). Diese extremste aller bekannten atavistischen Varianten benenne ich f. *proavia* n.f.

Auch bei anderen insularen Rassen innerhalb der Gattung *Maniola* treten bevorzugt Exemplare mit atavistischen Zügen auf. So kommen bei der englischen ssp. *insularis* THOMSON 1969 ♂♂ mit bis zu 6 Ocellen auf der Hfl.-Us. vor (THOMSON 1969, p.54). Bei der auf den Scilly-Inseln fliegenden ssp. *cassideridum* GRAVES 1930 ist nach THOMSON 1969 (p.56) die f. *addenda* MOUSLEY 1903 häufig und bei der irischen ssp. *iernes* GRAVES 1930 kommt nach demselben Autor (p.55) selbst die f. *erymanthea* (ESPER 1784) nicht selten vor.

Diese Verhältnisse zeigen, daß sich die Evolution der Gattung *Maniola* auf den Kontinenten vollzieht und insulare Populationen als Folge der Abspaltung in früherer Zeit in besonders hohem Maß atavistische Züge bewahrt haben.

#### LITERATUR

- CREED, E.R., DOWDESWELL, W.H., FORD, E.B., & Mc WHIRTER K. 1959:  
Evolutionary studies on *Maniola jurtina*: the English mainland, 1956-57. *Heredity* 13 p. 363 - 391, London 1959
- DOWDESWELL, W.H. 1961: Experimental studies on natural selection in the butterfly *Maniola jurtina*. *Heredity* 16, p. 39 - 52, London 1961
- DOWDESWELL W.H. & Mc WHIRTER, K. 1966: Stability of Spot-Distribution in *Maniola jurtina* throughout its range. *Heredity* 21, p. 187 - 210, London
- EIMER, G.H.Th. 1889: Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. Gustav-Fischer-Verlag, Jena 1889
- EIMER, G.H.Th. 1895: Über die Artbildung und Verwandtschaft bei den schwalbenschwanzartigen Schmetterlingen. *Verh. Dt. Zool. Ges.*, Straßburg i.E. 1895
- ESPER, E.J.CH. 1784: Die Schmetterlinge in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. I. Teil, II. Bd. p. 180, Taf. XC cont. XL., Erlangen 1784
- LEMPKE, B.- J. 1935: *Maniola (Epinephele) (!) jurtina* LINNÉ et ses formes. *Lambillionea*, Jg.35. p. 71, 101, 147, 172., Bruxelles 1935
- SAVAGE, J.M. 1963: Evolution. Verlag Holt, Rinehart & Winston Inc. New York 1963 (deutschsprachige Ausgabe: Bayr. Landwirtschaftsverlag GmbH., München 1966)
- TAUBER, A.F. 1969 a: Die Gattung *Maniola* in Vorderasien (Lep. Satyridae) Vortrag anl. der Entomologentagung Wien 1969 (22.II.1969)
- TAUBER, A.F. 1969 b: Der Rassenkreis *Maniola telmessia* (ZELLER 1847) (Lep. Satyridae) und seine Verbreitung (zur Veröffentlichung vorgesehen in der „Zeitschr. der Arbeitsgemeinschaft Österr. Entomologen“ 1969).
- THOMSON, G. 1969: *Maniola (Epinephile) jurtina* (L.) (Lep. Satyridae) and its Forms. *The Entomologist's Record and Journal of Variation* 81, p.14 ff., 51 ff., 83 ff., 116 f. Bromley 1969.

Anschrift des Verfassers: Dr. Alfons F. TAUBER, 1140 Wien, Linzerstraße 342.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen](#)

Jahr/Year: 1969

Band/Volume: [21](#)

Autor(en)/Author(s): Tauber Alfons Friedrich

Artikel/Article: [Stammesgeschichtlich interessante Extremvarianten bei Manioliden \(Lep., Satyridae\). 29-37](#)