

# FID Biodiversitätsforschung

## Decheniana

Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins der Rheinlande und  
Westfalens

Zur Evolution der westpaläarktischen Lepidopterenfauna, Teil I und II - mit  
5 Abbildungen : aus dem Forschungs-Institut für Rebenzüchtung  
Geilweilerhof, Abt. f. Genetik

**Lattin, Gustaf de**

**1952**

---

Digitalisiert durch die *Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main* im  
Rahmen des DFG-geförderten Projekts *FID Biodiversitätsforschung (BIOfid)*

---

### **Weitere Informationen**

Nähere Informationen zu diesem Werk finden Sie im:

*Suchportal der Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main.*

Bitte benutzen Sie beim Zitieren des vorliegenden Digitalisats den folgenden persistenten  
Identifikator:

[urn:nbn:de:hebis:30:4-168515](https://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:hebis:30:4-168515)

(Aus dem Forschungs-Institut für Rebenzüchtung Geilweilerhof, Abt. f. Genetik)

## Zur Evolution der westpaläarktischen Lepidopterenfauna <sup>1)</sup>

(Teil I und II <sup>2)</sup>)

von Gustaf de Lattin

Mit 5 Abbildungen

Zoogeographische Gesichtspunkte sind in der entomologischen Literatur nicht eben neu. Vor allem in den letzten Jahrzehnten hat diese Betrachtungsweise mehr und mehr an Boden gewonnen und hat heute bereits — weit über faunistisch-registrierende Arbeiten hinausgehend — ein reiches Tatsachenmaterial zusammengetragen, das sich teils mit der Verbreitung bestimmter Arten oder Artengruppen, teils mit der tiergeographischen Analyse bestimmter mehr oder weniger großer Gebiete befaßt. Es wäre kaum zu verstehen gewesen, wenn bei der Fülle des gebotenen Materials nicht schon in früherer Zeit der Wunsch nach einer Synthese rege geworden und der Versuch gewagt worden wäre, die Gesamtheit der gegebenen Tatsachen für ein größeres Gebiet nach einheitlichen Gesichtspunkten zusammenzufassen. In der Tat liegen auch bereits wertvolle Arbeiten dieser Art vor, als deren bekannteste diejenige von *C a r a d j a* erwähnt werden muß. Einige Jahre später hat dann *R e i n i g* in einer mustergültigen, umfassenden Studie unter Heranziehung allgemeiner biogeographischer Gegebenheiten das gesamte holarktische Gebiet nach historisch-biogeographischen Gesichtspunkten bearbeitet und ist dabei zu so wohl fundierten und überzeugenden Ergebnissen gekommen, daß es sich wohl lohnen dürfte, unter Zugrundelegung dieser Erkenntnisse die Lepidopterenverbreitung unseres Gebietes einer erneuten Betrachtung zu unterziehen.

Es soll daher im Folgenden versucht werden, auf den *R e i n i g*'schen Befunden fußend, zu einem tieferen Verständnis der rezenten Verbreitung der westpaläarktischen Lepidopteren vorzudringen. Die Beschränkung auf das Gebiet der Westpaläarktis erfolgt dabei bewußt, da unsere chorologischen

<sup>1)</sup> Nach einem auf der gemeinsamen Tagung des Naturhistorischen Vereins der Rheinlande und Westfalens und der „*Pollichia*“ am 17. Mai 1951 in Bad Dürkheim gehaltenen Vortrag.

<sup>2)</sup> Teil III, der das spezielle Tatsachenmaterial behandelt, ist für den folgenden Band dieser Zeitschrift vorgesehen.

Kenntnisse hier bereits gut fundiert sind und so mit einem Mindestmaß an Fehlerquellen gerechnet werden kann, was bei Betrachtung des gesamten holarktischen Faunengebietes keineswegs in gleichem Maße der Fall sein würde. Es wird sich allerdings trotzdem nicht immer vermeiden lassen, bei dem sehr engen genealogischen Zusammenhang der holarktischen Faunen gelegentlich über diese Begrenzung hinaus auf ostpaläarktische Gebiete zurückzugreifen.

Die Tatsache, daß in den folgenden Ausführungen die historisch-geographische Betrachtungsweise stark in den Vordergrund gerückt ist und als maßgeblich für das Verständnis der gegebenen Tatsachen betrachtet wird, soll — das sei ausdrücklich betont — durchaus keine Minderbewertung der ökologischen Anschauung sein. Der Wert der ökologischen Tiergeographie wird im Gegenteil voll gewürdigt; es zeigt sich aber bei Untersuchung der rezenten Verbreitungsverhältnisse der Organismen immer wieder, daß ökologische Faktoren allein zum wirklichen Verständnis der Gesamtverbreitung nicht ausreichen. Es muß daher (selbstverständlich bei voller Würdigung der ökologischen Tatsachen, wie sie in der Einteilung der großen Lebensräume: Wald, Steppe und Tundra ja auch zum Ausdruck kommt) immer wieder auf historisch-geographische Prinzipien zurückgegriffen werden, um die rezenten Verbreitungstatsachen unserem Verständnis näher zu bringen. Die starke Betonung, die wir den letztgenannten Gründen zuteil werden lassen, ist aber auch besonders deshalb zu vertreten, weil daneben auch evolutionistische Gründe für deren überragende Bedeutung sprechen. Es kann also wohl gesagt werden, daß die Gesamtverbreitung einer Art oder Rassengruppe i. a. von historisch-geographischen Gesichtspunkten bestimmt wird, während die Verteilung der Populationen und Kleinrassen innerhalb dieses Raumes nur sehr zum Teil von solchen Faktoren abhängt; hier wird vielmehr die ökologische Valenz der betreffenden Form die weit größere Rolle spielen. Damit ist nun keineswegs ein Gegensatz zwischen historischer und ökologischer Biogeographie geschaffen; diese Beschränkung bahnt im Gegenteil durch Begrenzung der Geltungsbereiche beider Betrachtungsweisen eine Synthese an, die dem bisherigen dauernden Neben- oder Gegeneinanderstehen beider ein Ende bereitet.

Stellt man die Frage nach dem Zustandekommen der rezenten Fauna eines bestimmten Gebietes, so muß, über tiergeographische Probleme hinaus, notwendigerweise auch die unlösbar damit verbundene Frage der Artentstehung angeschnitten werden. Gerade die Forschungen der letzten zwei Jahrzehnte haben auf diesem Gebiete einen außerordentlichen großen Fortschritt gebracht und einen viel tieferen Einblick in das Werden der Organismen gestattet, als man zuvor je zu hoffen gewagt hatte. Sie haben eine vollständig neue Disziplin, die Evolutionistik, entstehen lassen, die es sich zur Aufgabe gemacht hat, das Evolutionsproblem auf genetischer Grundlage experimentell anzupacken; eine Arbeitsweise, die trotz ihrer überaus kurzen Existenz bereits schöne Erfolge zu verzeichnen hatte (vgl. *Dobzhansky*, *Timoffèeff-Ressovsky*, u. a.). Es kann leider nicht verhehlt werden, daß diese neueren Erkenntnisse in weitesten Kreisen der entomologischen Wissenschaft — wie in den meisten anderen systematisch und morphologisch arbeitenden Disziplinen — entweder ungenügend berücksichtigt oder sogar aus durchaus nicht stichhaltigen Gründen abgelehnt werden. Man begegnet daher

bedauerlicherweise auch in modernen entomologischen Arbeiten vielfach noch immer evolutorischen Ansichten, die — gelinde gesagt — zumindestens als veraltet bezeichnet werden müssen.

Es soll daher im Folgenden versucht werden, auf der Grundlage der modernen Genetik und Evolutionistik eine Darstellung des Artbildungsvorganges zu geben, die den Tatsachen gerecht wird, und die unbegründete Spekulationen, wie etwa die „Vererbung erworbener Eigenschaften“, außer acht läßt.

## I.

### Die historisch-zoogeographischen Voraussetzungen.

Ehe jedoch auf Einzelheiten der Lepidopteren-Verbreitung eingegangen wird, müssen zuvor noch einmal in kurzen Zügen die Vorgänge geschildert werden, die dem heutigen Verbreitungsbild zugrunde liegen und deren Kenntnis daher für ein tieferes Verständnis des Fragenkomplexes unerlässlich ist. Es handelt sich dabei um drei wohlgesonderte Zeitabschnitte, die am besten für sich betrachtet werden: die präglazialen Faunenverhältnisse, die eiszeitlichen Faunenveränderungen und die postglazialen Arealausweitungen.

#### 1. Die präglaziale Fauna.

Unter dieser Bezeichnung soll die Fauna derjenigen erdgeschichtlichen Epoche verstanden werden, die der Eiszeit unmittelbar vorausging, also die des späten Tertiärs. Sie hat die Grundsubstanz abgegeben, an der die eiszeitlichen Evolutionsfaktoren angreifen konnten; sie muß daher auch die Basis für alle weiteren Betrachtungen abgeben. Sicherlich wäre es an Hand des gegebenen Materials auch möglich, hier und da weiter in die geologische Vergangenheit hinabzusteigen und so bestimmte Arten oder Artengruppen bis in eine noch frühere Vergangenheit zu verfolgen. Es soll aber hier bewußt darauf verzichtet werden, tiefer als bis zum jüngsten Tertiär in die geologische Vergangenheit hinabzusteigen. Die Gründe hierfür sind, daß einmal Besonderheiten in der Verbreitung der Organismen einer relativ frühen erdgeschichtlichen Periode sicherlich im Großen und Ganzen — jedenfalls was unser Gebiet anbetrifft — nur noch eine sehr untergeordnete Bedeutung für deren rezente Verteilung haben werden, da die fundamentalen Umwälzungen durch die Eiszeit die früheren Verbreitungstatsachen gründlich verwischten; v. a. wird aber auch die Unsicherheit unserer Aussagen — besonders wenn, wie hier, auf Fossilien praktisch völlig verzichtet werden muß — mit dem steigenden geologischen Alter rapide zunehmen, so daß allgemein gültigere Aussagen dann kaum noch gemacht werden können. Da nun aber andererseits die angenommene Grenzziehung zum Verständnis der rezenten Verbreitungstatsachen vollauf ausreicht, kann es für unsere Ausführungen nur von Vorteil sein, wenn wir auf gelegentlich zwar mögliche, aber immerhin stark hypothetische Aussagen von vornherein verzichten.

Die spätertertiäre paläarktische Fauna war — grob gesprochen — einheitlich in ihrem Artenbestand und einheitlich in der Verbreitung desselben. Sie lebte darüber hinaus unter Bedingungen, die wesentlich von denen verschiedenen waren, die heute im größten Teil des holarktischen Gebietes Gültigkeit

haben; im großen und ganzen wird sie als subtropisch angesehen, was allerdings in dieser generellen Form wohl nicht zutrifft. Die überwiegende Mehrheit ihrer Elemente dürfte allerdings mehr oder weniger an subtropische Bedingungen angepaßt gewesen sein; es darf aber nicht übersehen werden, daß es auch zu jener Zeit bereits boreale Gebiete mit einer entsprechend adaptierten Fauna gegeben hat, die wohl nur weiter nördlich lebte, als wir dies heute von den Vertretern dieser Gruppen gewöhnt sind. Es soll auch nicht verschwiegen werden, daß diese soeben betonte Einheitlichkeit natürlich nur als eine relative betrachtet werden kann. Auch seinerzeit werden, vor allem in weit voneinander getrennten Gebieten, Faunenunterschiede bestanden haben, aber sie waren sicherlich unvergleichlich viel geringer als die heutigen. Ebenso ist eine nordsüdliche Faunenschichtung auch für präglaziale Verhältnisse keineswegs von der Hand zu weisen. Außerdem dürften auf bestimmte Biotope spezialisierte Formen, wie etwa ausgesprochen montane Arten, auch im Tertiär zu einer uneinheitlichen und disjunkten Verbreitung verurteilt gewesen sein und werden so zu Faunendifferenzen beigetragen haben. Auch Rassenbildung dürfte der tertiären Fauna ebensowenig fremd gewesen sein wie der heutigen, nur wird sie weniger ausgeprägt gewesen sein, da die mehr homogene Verbreitung der meisten Arten ihr sicherlich abträglich war. Die Einheitlichkeit der paläarktischen Lebewelt des späten Tertiär darf also nicht zu starr aufgefaßt werden; es soll damit zum Ausdruck gebracht werden, daß zu jener Zeit die meisten Arten wohl über den größten Teil des zur Verfügung stehenden Raumes verbreitet waren und sich nicht — wie vielfach heute — oft ohne jeden ersichtlichen ökologischen Grund auf einen relativ engen Raum beschränkten oder gar ein zerrissenes Verbreitungsareal erkennen ließen. Dagegen hat Nordamerika, das präglazial lange Zeit völlig isoliert war, eine von der paläarktischen recht abweichende Fauna besessen. Eine — allerdings wohl recht starke — Einwanderung paläarktischer „arktoterter“ Elemente datiert aus dem Jungtertiär; weiterer Nachschub erfolgte unter dem Druck der westöstlich vordringenden Vereisungen mehrfach während des Diluvium. Zusammen mit der besonders starken Dezimierung der ursprünglichen Tertiär-Fauna durch die erste Eiszeit hat dieser Vorgang das Faunenbild der Nearktis grundlegend gewandelt und dem der Paläarktis soweit angeglichen, daß wir heute mit vollem Recht beide zu einer einheitlichen Region, der Holarktis, vereinigen können. Eine ähnliche Selbständigkeit, wenn auch in weit schwächerem Maße, muß wohl auch für Europa gelten, das ja erst im späten Tertiär Landverbindung mit Asien erhielt, bis dahin aber von diesem durch einen östlich des Urals zum Eismeer vorstoßenden Arm des Tethysmeers isoliert war. Die Frage, ob es präglaziale europäische Autochthone gibt, kann also nicht rundweg verneint werden, wie *Caradja* dies tut, wenn auch gern zugegeben werden soll, daß es zumindest bei den Lepidopteren oft seine Schwierigkeit hat, eine solche Herkunft im Einzelfalle exakt zu beweisen.

Außer einer solchen Trennung von ökologisch wenigstens in großen Zügen gleichwertigen Formen, die zu präglazialer Zeit wohl recht unbedeutend war, darf auch als sicher angenommen werden, daß innerhalb der tertiären Fauna — genau wie zur Jetztzeit — bereits eine Trennung der Bewohner der großen Lebensräume der Holarktis gegeben war. Auch damals hat es also ein von

Waldbewohnern (im weitesten Sinne) besiedeltes Arboreal und ein den Wüsten- und Steppenbewohnern vorbehaltenes Eremial gegeben. Dies geht mit Sicherheit daraus hervor, daß es während der Eiszeit scharf gesonderte Refugien für beide Formen gegeben hat, deren grundverschiedene ökologische Valenz und deren z. T. hochspezialisierte Adaptionen sich wohl schwerlich gerade mit dem Einsetzen dieser Epoche differenziert haben; ein Vorgang, der bei der Kürze der gegebenen Zeit auch gar nicht denkbar wäre. Bezüglich des dritten selbständigen Lebensraumes, der Tundra, liegen die Dinge allerdings nicht so klar. Das Alter der Tundra und mithin auch ihrer Fauna und Flora, ist noch recht umstritten. Das Vorhandensein einer immerhin recht großen Zahl von Tundra-Arten und sogar -Gattungen legt aber dennoch die Annahme nahe, die Entstehung dieses dritten Großlebensraumes nicht später als etwa in das Tertiär zu verlegen, so daß also zum mindesten mit dem Einsetzen der Eiszeiten die drei großen, auch heute noch zu unterscheidenden Lebensräume mit ihren charakteristischen Faunen bereits vorhanden waren.

Es fragt sich nun, welche Beweise für eine derartige Homogenität der präglazialen Fauna geltend gemacht werden können. Vor allem wäre in diesem Zusammenhang der ganz auffallende habituelle Zusammenhang der holarktischen Fauna zu nennen. Der Arten- und Gattungsbestand dieses Gebietes ist in sich auffallend geschlossen und besteht zu einem sehr großen Teil aus Gruppen, die den übrigen großen tiergeographischen Regionen fremd sind. In einigen südlichen Grenzgebieten hat allerdings eine Überfremdung der ursprünglichen holarktischen Fauna mit Typen tropischer Herkunft stattgefunden, die hier zu einer mehr oder weniger ausgesprochenen Mischfauna führten; es sei nur auf Ostasien verwiesen, in das zahlreiche Vertreter des indoaustralischen Faunengebietes postglazial einwanderten, oder auf Nordamerika, das, vor allem in seinen südlichen Teilen, von einer artenreichen neotropischen Invasion überflutet wurde. Diese sekundären Neuerwerbungen der holarktischen Fauna können aber die eigentliche habituelle Gleichförmigkeit nicht verwischen. Noch wesentlicher als diese Uniformität aber ist die Tatsache, daß die Vertreter solcher Gruppen, die man als typisch holarktische Formen betrachten muß, im allgemeinen über den gesamten Raum, zumindest der Paläarktis, entweder mehr oder weniger gleichförmig verbreitet sind oder doch mit einer gewissen Regelmäßigkeit in Ostasien ebenso wie im Westen des Gebietes auftreten. Ein solches Vorkommen ist, wenn man auf die Annahme eines stammesgeschichtlichen Zusammenhangs der betreffenden Formen nicht verzichten will, kaum anders als aus einer ehemals gleichförmigen Verbreitung der unmittelbaren Vorfahren dieser Organismen zu verstehen.

Keineswegs geklärt ist dagegen die asiatische Herkunft unserer Lepidopterenfauna *in ihrer Gesamtheit*, wie dies von C a r a d j a und anderen angenommen wird: C a r a d j a führt für diese Anschauung vier verschiedene Gründe an: 1. Gleicher Habitus der paläarktischen Fauna. 2. Gleichartigkeit der präglazialen Fauna. 3. Progressive Höherentwicklung der Formen nach Westen. 4. Das Auftreten vieler „Relikte“ der präglazialen eurasischen Fauna in Europa.

Punkt 1, 2 und 4 beweisen nun aber keineswegs eine asiatische Herkunft unserer Fauna, sondern lediglich die Tatsache, daß die präglaziale Fauna über das gesamte Faunengebiet ziemlich einheitlich verbreitet gewesen sein muß; ihre ursprüngliche Herkunft kann dabei jedoch von irgendeinem beliebigen Punkt des Gebietes oder auch von mehreren ausgegangen sein. Punkt 3, der eine progressive Entwicklung der Organismen und speziell der Lepidopteren in ost-westlicher Richtung voraussetzt, ist aber in dieser allgemeinen Fassung sicherlich unhaltbar. Denn weder sind die ursprünglichen Familien der Lepidopteren (oder auch anderer Organismen) ganz oder nahezu auf Ostasien beschränkt, noch kann (vor allem nach Ausschaltung der tropisch-indoaustralischen Formengruppen) gesagt werden, daß stets die primitiveren Typen in Ostasien, die „abgeleiteteren“ im Westen lebten. *Caradja* führt leider für diese Ansicht außer den pleistocänen Cameliden, bei denen dies ja zutreffen mag, keine weiteren Beispiele an; es wäre allerdings mit einer bloßen Aufzählung solcher mutmaßlichen Belege auch wenig genützt, wenn nicht auch gleichzeitig angegeben würde, w e s h a l b man die eine Form für „primitiv“, die andere für „abgeleitet“ hält. Es hat nämlich innerhalb relativ nahverwandter Gruppen durchaus sein Mißliches, eine solche Unterteilung in „primitive“ und weniger „primitive“ Typen vorzunehmen, wie späterhin noch ausgeführt werden soll. Wenn also irgend ein Umstand für die vorwiegend asiatische Herkunft unserer holarktischen Fauna spricht, so ist es m. E. nur der, daß sehr viele holarktische Formengruppen dieses Gebietes rein zahlenmäßig ihren Schwerpunkt im ostasiatischen Raum haben; wenn man auch für diese Tatsache zum Teil andere erklärende Momente ins Feld führen kann (wie etwa die Größe und klimatisch besonders günstige Lage des ostasiatischen Refugiums), so reichen sie doch allein für eine Erklärung dieser Tatsachen nicht aus; nimmt man noch die auffällige Häufung der sog. „arktotertiären Elemente“ (die im wesentlichen mit der Definierung, die *Caradja* von seinen präglazialen Relikten gibt, nicht aber mit dessen angeführten Beispielen übereinstimmt!) gerade in Ostasien hinzu, so kann man allerdings auf Grund dieser Tatsache wohl annehmen, daß Asien das Herkunftsland eines großen Teils der präglazialen europäischen Fauna war. Es müssen aber eine ganze Anzahl von Gruppen mit ausgesprochen westlichem Artenschwerpunkt (wie z. B. die *Axiidae*, *Anthrocera*, *Adscita*, *Agapetes*, *Hipparchia* u. a.) mit größter Wahrscheinlichkeit aus dem europäischen Raum hergeleitet werden. Ja, es scheint eigentlich absurd, etwas Gegenteiliges annehmen zu wollen, da man sonst notwendigerweise voraussetzen müßte, daß entweder das im Alt- und Mitteltertiär ja von Asien getrennt gewesene Europa keine eigene Lepidopteren-Fauna besessen habe, oder daß diese späterhin vollständig vernichtet wurde.

Ein direkter Faunenaustausch zwischen Nordamerika und Europa hat dagegen, wie dies auch *Caradja* und *Reinig* betonen, ganz sicher nicht stattgefunden, da eine Landverbindung in dieser Richtung nach den Ergebnissen der Geologie während des ganzen Tertiärs und des Mesozoikums niemals bestanden hat. Die — übrigens recht spärlichen — Übereinstimmungen zwischen Nordamerika und Europa sind vielmehr, wenn man von den nicht seltenen Verschleppungen durch den Menschen absieht, als extreme west-öst-

liche Disjunktionen zu deuten, bei welchen aus irgendwelchen nicht näher kontrollierbaren Gründen kein Vertreter in Ostasien erhalten blieb.

Ich möchte daher annehmen, daß auch die präglaziale paläarktische Lepidopteren-Fauna verschiedenartiger Herkunft war, wenn auch der Angara-Kontinent bei deren präglazialer Genesis die beherrschende Rolle gespielt haben mag. Diese Annahme steht mit der Tatsache einer späteren Einheitlichkeit der präglazialen Fauna in keinem ersichtlichen Widerspruch, da eine solche Gleichförmigkeit ebensogut von mehreren wie von einem Zentrum aus ihren Ursprung genommen haben kann.

## 2. Die Eiszeit.

Die soeben besprochene, relativ einheitliche jungtertiäre Fauna stellt nun aber lediglich die Grundsubstanz für die darauffolgenden Entwicklungen dar. Das entscheidende Ereignis für die Evolution und die Verbreitung der rezenten Lebewelt der Holarktis war das Einsetzen der Eiszeiten. Diese brachen nicht etwa als ein plötzliches, elementares Naturereignis über die holotherme präglaziale Fauna herein. Eine schon seit dem Ende des Miozän allmählich sich anbahnende Klimaverschlechterung erreichte vielmehr während dieser Epoche ihre Höhepunkte, überzog weite Gebiete des holarktischen Raumes mit einer undurchdringlichen, alles Leben ertötenden Eisschicht und verschlechterte infolge dieses katastrophalen Wandels der klimatischen Bedingungen auch die Lebensbedingungen in dem größten Teil des verbleibenden Gebietes derart, daß dieses als Lebensraum für den Großteil der ursprünglichen Fauna und Flora nicht mehr in Frage kam. Auch die Gebiete des nördlichen Mittel- und Ostasien, von denen bis in die jüngste Zeit angenommen wurde, daß sie eisfrei geblieben seien, verfielen dem gleichen Schicksal; wenn auch an bestimmten Stellen, so zum Beispiel in Ostsibirien, die Bildung von Inlandeis durch ausgedehnte Firnfelder ersetzt wurde, so dürfte doch der biogeographische Effekt derselben ganz der gleiche gewesen sein. Hinzu kommt, daß, infolge der Stauung der großen, nach Norden abfließenden sibirischen Ströme durch das polare Gletschereis, weite Gebiete Westsibiriens von ausgedehnten Binnenseen bedeckt wurden, die sicherlich zeitweise auch mit dem östlichen Teil des sarmatischen Binnenmeers Verbindung hatten. Die tatsächliche Existenz dieses glazialen Binnensees wird auch durch eine Anzahl limnologischer Befunde erhärtet; so v. a. auch durch die Existenz mariner Elemente im Stromgebiet des Jenissei weit oberhalb der Grenzlinie der mutmaßlichen borealen Meerestransgression, sowie durch das Auftreten nordisch-mariner Relikte im Kaspisee.

Die Folge dieser allmählich fortschreitenden ausgedehnten Vereisungen war ein entsprechendes Zurückweichen der gesamten Lebewelt der betroffenen Gebiete. Ein solches Ausweichen wird allerdings nur einem gewissen Prozentsatz der Tier- und Pflanzenwelt möglich gewesen sein, während der Rest den verschlechterten Bedingungen zum Opfer fiel. Die Eiszeiten waren also in biogeographischer Hinsicht durch eine sehr weitgehende Dezimierung und Dislozierung der ursprünglichen Fauna und Flora der betroffenen Gebiete charakterisiert.

Diese kontinuierliche Einschränkung des Verbreitungsgebiets der wärme liebenden präglazialen Arten führte schließlich zu einer völligen Zerreißung

desselben in einzelne, besonders günstig gelegene Gebiete, die dem Großteil der Arten auch während der Maximalvereisungen ausreichende Lebensbedingungen boten und so deren endgültige Vernichtung verhinderten. Diese Zufluchtsgebiete sind als Eiszeitrefugien bekannt geworden. Es ist das Verdienst R e i n i g s, erstmalig die genaue Lage dieser Refugien untersucht und exakt festgelegt zu haben, so daß wir heute mit ihnen als mit wohlbegründeten Tatsachen rechnen können. Das Beweismaterial für diese Theorie ist zu umfangreich, um hier referiert zu werden, und es muß daher auf die Originalarbeit verwiesen werden. Jedoch vermittelt die beigegefügte Skizze (Abb. 1) eine Vorstellung von Lage und Zahl dieser Refugialgebiete. Es wird im dritten Abschnitt dieser Arbeit noch eingehend zu den einzelnen Refugien Stellung genommen werden.

Aus Abb. 1 geht hervor, daß es sich bei den Refugien des Arboreals um eine Anzahl scharf getrennter, größerer und kleinerer Gebiete handelt, die sich über den gesamten Süden des holarktischen Raums verteilten. Die Faunen und Floren dieser Gebiete waren zumindestens während der eigentlichen Vereisungsperioden streng voneinander geschieden; teilweise mag diese Scheidung auch während der Zwischeneiszeiten aufrechterhalten geblieben sein. Die Isolation der arborealen Refugien wurde noch dadurch intensiviert, daß sich zwischen sie Teile der mehr zusammenhängenden Eremialrefugien schoben und so auch eine interglaziale Arealausweitung vieler Formen zumindestens erschwerten, da diese eremischen Gebiete während der Interglazialia zwar zurückgedrängt wurden, trotzdem aber als trennende Faktoren bestehen blieben.

Auch heute sind diese Refugien der Waldfauna (s. lat.) noch zoogeographisch deutlich gekennzeichnet. Abgesehen von einer besonders starken Häufung von Arten sind sie auch geologisch durch das Fehlen von diluvialen Löß charakterisiert. Da es sich bei dieser Ablagerung um eine äolische Bildung arider Gebiete handelt, sind die Refugien hierdurch als humide Gebiete gekennzeichnet, denn an lößbildendem Material hat es während der Eiszeiten in ihrer Umgebung wahrlich nicht gefehlt. Dabei dürften besonders die all diesen Gebieten nördlich vorgelagerten hohen Gebirgskämme die Wärme- und Feuchtigkeitsverhältnisse derselben günstig beeinflußt haben.

Zwischen diesen großen Refugien hat es nun sicherlich noch eine ganze Reihe von kleinen und kleinsten Refugialräumen gegeben; die auf den ganzen Raum zwischen den großen Gebieten verteilt waren; auch Mitteleuropa dürfte an einigen besonders günstigen Stellen solche Kleinstrefugien besessen haben, die wohl auch für die eine oder andere Art (v. a. bei schwer beweglichen Bodentieren) von bleibender Bedeutung gewesen sein können. Da diese Gebiete indessen wohl einem starken Wechsel unterworfen waren und sich auch sicherlich kaum immer an der gleichen Stelle ausbildeten, dürften sie für die Wiederbesiedlung im Postglazial wohl nur eine sehr untergeordnete Bedeutung gehabt haben. Aber selbst wenn sich in ihnen — etwa in Mitteleuropa — rassenmäßig differenzierte Populationen über die Eiszeiten hinweg gerettet haben sollten, so dürften diese schon auf Grund ihrer kleinen Individuenzahlen kaum eine Bedeutung für das Aussehen der heute dort lebenden Tiere besessen haben; sie werden vielmehr in relativ kurzer Zeit durch die aus den Großrefugien vordringenden Formen nivelliert und

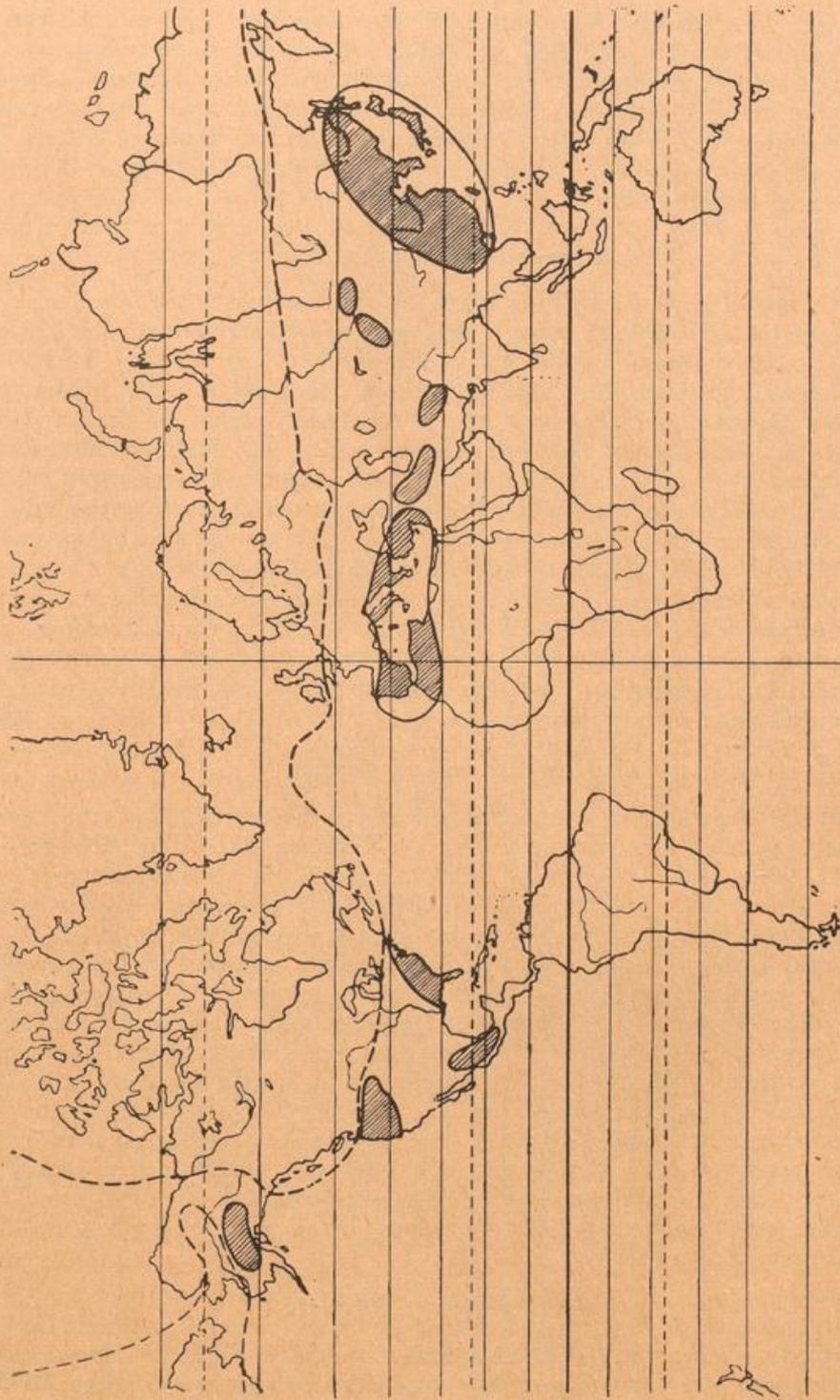


Abb. 1. Die glazialen Waldrefugien der Holarktis (nach Reinig, aus de Latini 1939).

aufgesogen worden sein. Wie wir später sehen werden, gibt es auch kaum Lepidopteren-Arten, für die eine Ableitung aus solchen Kleinstrefugien notwendig erschiene; dagegen können die Dinge bei manchen anderen Gruppen (v. a. eben bei den schwerer beweglichen Bodentieren wie z. B. manchen Käfern, Asseln und Tausendfüßen) gelegentlich anders liegen.

Die wesentlichsten dieser Refugialräume des Arboreals während der Eiszeiten waren folgende:

### 1. Das mediterrane Großrefugium.

Für die postglaziale Besiedlung Mitteleuropas ist dieses Gebiet eines der bedeutsamsten. Es umfaßt nahezu das gesamte Küstengebiet des Mittelmeers, v. a. die drei südeuropäischen Halbinseln, außerdem West- und Südkleinasien und das syrische Küstengebiet und das nordwestliche Afrika von Tunis bis Mauretanien. Dagegen scheint es unklar, inwieweit das nordöstliche Afrika Waldformen zugänglich gewesen ist; z. Zt. ist ein solches Vorkommen nur noch in den Bergen der Cyrenaika und der Umgebung des Nildeltas nachweisbar, während im übrigen Nordosten dieses Kontinents die Steppe sich bis an das Meer heranschob, so daß der kontinuierliche arboreale Ring an dieser Stelle durchbrochen wurde. Das Vorkommen von arborealen Elementen in der Cyrenaika läßt aber einen zumindest zeitweiligen Zusammenhang arborealen Gebiets mit den benachbarten nordmediterranen als gesichert erscheinen. Auf die innerhalb dieses Gebiets deutlich nachweisbare geographische Gliederung der Refugialfauna (de Lattin 1949) wird an anderer Stelle zurückzukommen sein.

### 2. Das kaspische Refugium.

Dieses Gebiet war glazial im wesentlichen auf die transkaukasische Ebene und den warmen Küstenstreifen zwischen Kaspisee und Elbursgebirge beschränkt; vermutlich hat auch die Südküste der Krim als insulär davon getrenntes Gebiet dazu gehört. Dieses Gebiet hatte allerdings an der postglazialen Besiedlung der Paläarktis einen nur relativ geringen Anteil, da seine recht starke Isolation auch während des Alluviums zum großen Teil gewahrt blieb. Da ihm heute im Norden (jenseits des Kaukasus), Osten und Süden ausgedehnte Steppen- und Wüstengebiete vorgelagert sind, so hat sich sein Einfluß besonders in südlicher und südwestlicher Richtung geltend gemacht und ist heute vor allem in den armenischen und kurdischen Gebirgen bis nach Anatolien, dem Taurus und Syrien nachweisbar. Nach Norden geht die Ausbreitung seiner Formen zwar oft über das Kaukasusgebiet hinaus, aber nur die euryökeren Formen haben sich über die südrussischen Steppengebiete und den Südrural vorschieben können; nichtsdestoweniger sind Elemente dieses Refugiums doch hin und wieder bis in den Nordbalkan und bis nach Mitteleuropa gelangt.

### 3. Das iranische Refugium.

Südlich des kaspischen Refugium bestand (de Lattin 1951) ein weiteres Waldrefugium, das vom kaspischen durch die kurdisch-armenischen Hochgebirge und die Elburskette getrennt war. Hier, in wesentlich südlicherer und

geschützterer Lage, hat sich eine erstaunlich reichhaltige, wärmeliebende Fauna erhalten können, deren rezente Verbreitung allerdings auch heute ziemlich beschränkt ist: nach Norden ist sie nur recht unbedeutend in kaspisches Gebiet eingesickert, nach dem Osten und Süden steht deren Ausbreitung noch nicht fest, doch dürften die in dieser Richtung anschließenden Steppen- und Wüstengebiete der Ausbreitung iranischer Elemente zumindest große Schwierigkeiten entgegengesetzt haben. Die Hauptausbreitung mußte daher in westlicher und südwestlicher Richtung erfolgen, so daß diese Formen denn auch, ähnlich wie viele kaspische Elemente, vor allem Syrien, Palästina und Kleinasien besiedelten.

#### 4. *Das afghanische Refugium.*

Es ist dies das westlichste von mindesten drei kleineren innerasiatischen Waldrefugien. In einem wohl relativ alten, aber stark isolierten Waldgebiet in Nuristan gelegen, hat es für die rezente Besiedelungsgeschichte der übrigen Westpaläarktis keinerlei wesentliche Bedeutung erlangen können, da es auch heute noch ringsum von eremischem Gebiet umgeben ist.

#### 5. *Das Tienshan-Refugium und*

#### 6. *Das mongolische Refugium.*

Beide am Südhang der südsibirischen Gebirgsketten gelegen, ersteres im Gebiet des Tienshan, letzteres südlich des Changai-Gebirges, haben beide wohl in erster Linie Bedeutung für die Besiedlung der ost- und mittelasiatischen Gebiete gehabt. Da jedoch offenbar zeitweise eine Verbindung mit der Taiga bestanden hat, sind eine Anzahl solcher mittelasiatischer Elemente auch an der postglazialen Besiedlung des mittel- und nordeuropäischen Raums beteiligt.

#### 7. *Das ostasiatische Großrefugium.*

Dieses wohl reichste Refugialgebiet des holarktischen Raums, das ganz Ostasien von Amur und Ussuri bis Südchina umfaßt, hat für die rezente Wiederbesiedlung Europas mit Waldformen eine außerordentlich große Bedeutung gehabt. Zahlreiche Bewohner dieses Gebietes sind zusammen mit der Taiga, der sibirischen Nadelwaldregion, weit nach Westen vorgestoßen und haben nicht selten bereits die atlantische Küste erreicht. Diese Einwanderung erfolgte dabei im wesentlichen wohl nur aus dem Nordteil des Refugiums, während das stark isolierte, mehr subtropische Südgebiet keinen direkten Anteil daran hatte. Die Taiga-Formation, die von der nordpazifischen Küste bis nach dem Baltikum und nach Skandinavien hineinreicht und die mit dem ostasiatischen Mischwaldgebiet in organischem Zusammenhang steht, von dem europäischen Mischwaldgebiet jedoch streng getrennt werden muß, ist, wie Re i n i g überzeugend nachweisen konnte, eine sehr junge Formation. In guter Übereinstimmung hiermit befindet sich das sehr unterschiedlich weite Vordringen vieler ihrer Elemente in westlicher Richtung, das ganz offensichtlich an keine ökologische Grenze gebunden ist, und das Vorhandensein von auffallend viel rezent vorstoßenden Vertretern dieses Ge-

biets beweist. Es haben aber nicht nur ausgesprochene Taiga-Formen (also Bewohner des Nadelwaldes und seiner Begleitformationen) sondern auch eine nicht geringe Zahl wärmeliebender Mischwaldformen den gleichen Weg gefunden, was dafür spricht, daß nach dem Abklingen der Eiszeiten (vermutlich während der sog. „postglazialen Wärmezeit“) ein weit engerer Kontakt zwischen dem ostasiatischen und dem europäischen Mischwaldgebiet bestanden haben muß, als dies heute der Fall ist.

Neben diesen Waldrefugien hat es aber während der Diluvialzeit auch solche des Eremials, also der Steppen- und Wüstenbewohner gegeben (Abb. 2). Diese waren allerdings nicht so zahlreich und scharf umrissen wie diejenigen des Arboreals, da ja die Steppengebiete auch während der Eiszeiten einen besseren Zusammenhang bewahrten. Es bleibt ferner zu berücksichtigen, daß der Zeitpunkt der größten Beschränkung des eremialen Lebensraumes, und damit auch der Zeitpunkt der maximalen refugialen Zusammendrängung der Steppenfauna, nicht in die eigentlichen Vereisungsperioden, sondern in die Zwischeneiszeiten mit ihrem weit humideren Klima fällt. Die meisten eremischen Disjunktionen müssen daher als interglazial entstanden aufgefaßt werden.

Die beiden wesentlichsten und sicher auch ältesten Steppenrefugien der Holarktis sind das zentralasiatische und das westamerikanische (sonorische). Die Disjunktion beider ist sicherlich schon recht alt und mit großer Wahrscheinlichkeit in das Tertiär zu verlegen. Da das sonorische Gebiet für unsere Betrachtungen ausscheidet, können wir uns auf das asiatische beschränken. Dieses erstreckt sich durch fast das ganze südliche Mittelasien von Turan bis nach Westchina. Von hier aus erfolgte vermutlich schon relativ früh im Tertiär die Besiedlung der eremischen Gebiete der Holarktis mit Steppenformen; diese Annahme ist deshalb besonders naheliegend, weil es sich offenbar um ein sehr altes Steppengebiet handelt, das allem Anschein nach schon mesozoischer Herkunft ist. Auch während des Diluviums hat dieses Gebiet seine überragende Bedeutung als Erhaltungszentrum der eremischen Fauna der Paläarktis behalten, so daß auch heute noch eine große Zahl von Steppenbewohnern sich von diesem Refugium herleitet. Allerdings hat es während des Glazials eine scharfe Zäsur in diesem Gebiet gegeben, durch die sein südöstlicher Teil, die Hochsteppen Tibets, von dem restlichen Gebiet abgetrennt wurden, so daß sich hier zeitweise ein selbständiges Refugium befunden hat, in dem sich Sonderformen entwickeln konnten. Jedoch hat dieser östliche Bezirk für die Wiederbesiedlung westpaläarktischen Gebiets keine nennenswerte Bedeutung gehabt.

Das für unser Gebiet neben dem zentralasiatischen bedeutsamste Eremialrefugium lag im nördlichen Afrika, es erstreckte sich südlich der arborealen Küstenzone zwischen dieser und dem tropisch-afrikanischen Raume; in seinem nördlichen Teil, v. a. im Gebiet der großen Syrte, hat es allerdings zeitweise an verschiedenen Stellen die Küste erreicht und so das arboreale Gebiet durchsetzt. Dieses Gebiet dürfte den größten Teil der durch die Eiszeit aus der Mediterraneis verdrängten eremischen Fauna beherbergt haben und muß über lange Zeiträume von dem mittelasiatischen Zentrum getrennt gewesen sein, wie eine große Anzahl von eigenen Arten beweist. Postglazial ist allerdings mit der zunehmenden Versteppung des südlichen Mittelmeer-

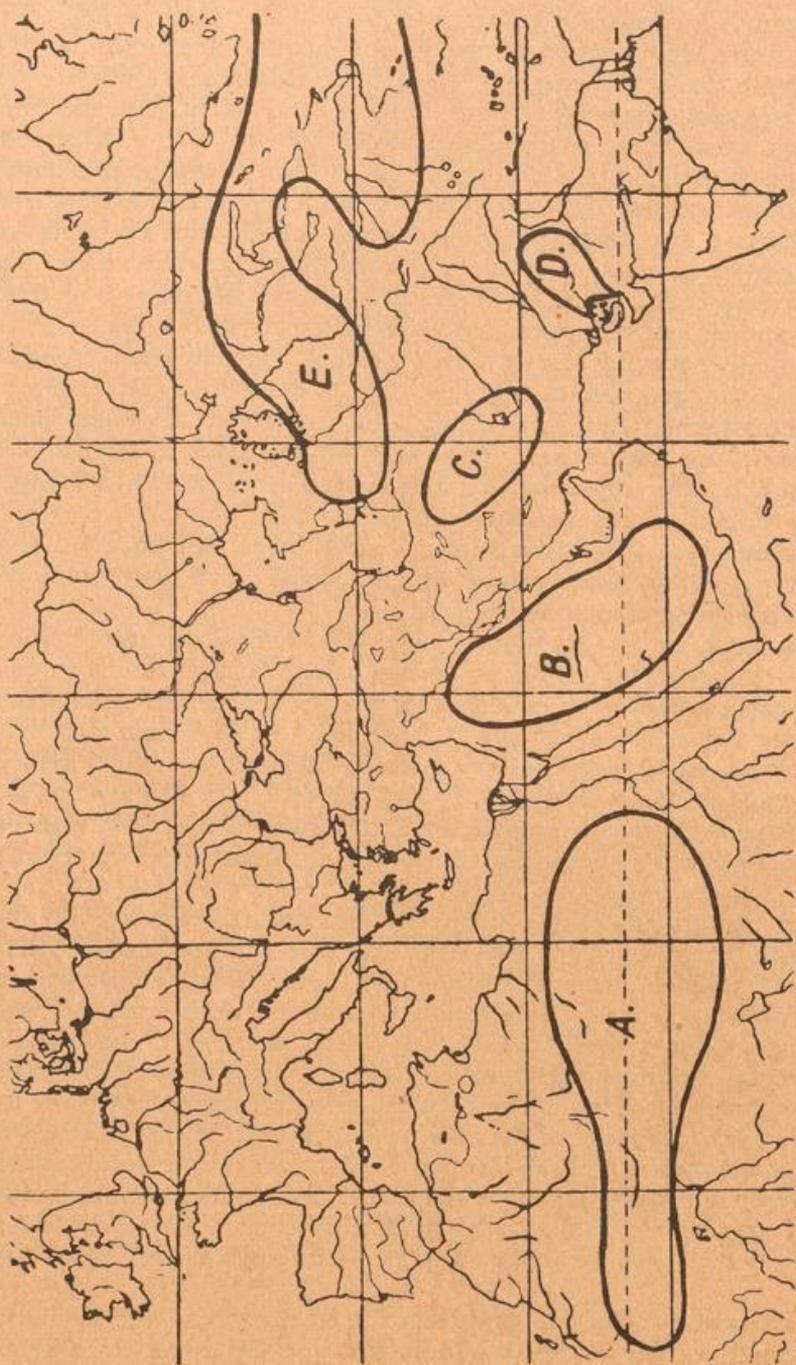


Abb. 2. Die Eremialrefugien der westlichen Paläarktis.  
 A: afroeremisches R.; B: syroeremisches Refugium; C: iranoeremisches R.;  
 D: sindhoeremisches R.; E: turanoeremisches R. (nach de Lattin 1951).

gebietes, die gerade im Südosten wohl relativ früh einsetzte, eine erneute Verbindung auf breiter Front hergestellt und so einem Faunenaustausch der Weg geebnet worden. Daneben müssen im Westen der Paläarktis — wie die Verbreitung der Steppenfauna lehrt — noch einige weitere, nicht so ausgedehnte und wohl auch artenärmere Refugien bestanden haben. Wie sich aus der Verbreitung einer nicht unbeträchtlichen Anzahl von Steppentieren ergibt, müssen die Steppengebiete Arabiens und des südlichen Transjordaniens zumindestens während der maximalen Zusammendrängung des Eremials von den benachbarten nordafrikanischen — wohl infolge des zeitweisen arboralen Charakters der Küstengebiete Palästinas und des Niltals — abgetrennt gewesen sein und ein selbständiges Steppenrefugium gebildet haben, das zwar niemals die Bedeutung des östlich und westlich benachbarten eremialen Großrefugiums erlangen konnte, aber doch (trotz der gerade hier besonders schlechten faunistischen Durchforschung) mit Sicherheit als postglaziales Ausbreitungszentrum einer ganzen Reihe von Sonderformen betrachtet werden muß. Ähnlich liegen die Dinge bezüglich der zentraliranischen Steppengebiete, die während der regenreicheren Epochen des Diluvials von den benachbarten Steppen- und Wüstengebieten Zentralasiens und Arabiens abgeschnitten waren und während dieser Zeit eine eigene, auch heute noch sehr charakteristische Eremialfauna hervorbrachten.

Ob daneben auch auf der iberischen und der kleinasiatischen Halbinsel glaziale Kleinrefugien des Eremials bestanden haben, erscheint noch fraglich. Für die mögliche Existenz eines solchen Gebiets auf der iberischen Halbinsel sprechen einige Tatsachen, während in Anatolien — so unwahrscheinlich diese Behauptung auf den ersten Blick auch erscheint — sicherlich kein gesondertes Eremialrefugium bestand, da das ausgedehnte rezente Steppengebiet des zentralen Kleinasiens zweifellos sehr jungen Datums ist, eine Tatsache, auf die im Teil III dieser Ausführungen noch zurückzukommen sein wird.

Diese Konzentration auf relativ kleine Refugialräume, von der die holarktische Fauna betroffen wurde, bewirkte nun eine außerordentlich scharfe Isolierung ursprünglich zusammenhängender oder doch nah verwandter Individuengruppen, wie eine solche wohl weder in vor- noch in nach-diluvialer Zeit jemals wieder verwirklicht wurde. Wenn auch in Einzelfällen die Trennung von nah beieinander gelegenen Refugien nicht immer hundertprozentig für alle Arten gegolten haben mag (so etwa für das mediterrane und kaspische oder das kaspische und iranische Refugium, deren Gebiete wohl für manche eurytoperen Refugialformen mehr oder weniger zusammenhängend gewesen sind), so handelt es sich dabei doch immer nur um Sonderfälle, die auf gar keinen Fall verallgemeinert werden dürfen, und die die grundsätzliche Tatsache einer allgemeinen Isolierung in keiner Weise widerlegen.

Diese Isolierung war indessen keineswegs die einzige, wenn auch sicherlich die bedeutsamste evolutorische Besonderheit der Eiszeiten. Infolge des Zurückweichens von Individuengruppen eines großen Areals und deren späterer Konzentrierung auf relativ kleinem Raum, kamen hier außerdem Formen zusammen, die ursprünglich weit voneinander getrennten Gebieten angehörten, und die demgemäß auch rassisch, d. h. also erbmäßig, bereits

mehr oder weniger stark voneinander differenziert waren. Es erfolgte daher in den Refugien eine sehr ausgiebige Rassenmischung und als Folge davon eine Anhäufung einer großen Zahl von verschiedenen Allelen auf kleinstem Raum; ein großer Teil dieser eiszeitlichen Refugialpopulationen muß daher im Vergleich mit einer beliebigen Population der Ausgangsart auffallend variabel gewesen sein. Das Erhaltenbleiben dieses reichhaltigen, z. T. an recht verschiedene optimale Bedingungen angepaßten Materials von Allelen und Allelkombinationen wurde durch die außerordentlich starke horizontale und vertikale Gliederung der meisten dieser Refugien begünstigt, da auf diese Weise den unterschiedlichen Biotypen auf engstem Raum eine relativ große ökologische Mannigfaltigkeit geboten war. Nach diesen Überlegungen sollten die Glazialrefugien also auch heute noch Zentren einer genetischen und damit auch morphologischen und physiologischen Variabilität der Organismen darstellen. Sehr interessant und für die soeben angestellten Überlegungen geradezu beweisend ist nun die Tatsache, daß solche „Genzentren“ bereits auf ganz anderer Grundlage erarbeitet wurden (V a v i l o v), und daß sich deren Lage — soweit sie holarktisch ist — überraschend genau mit denjenigen der glazialen Refugien deckt (Abb. 5). Freilich sind nicht alle Refugien auch durch entsprechende „Genzentren“ vertreten. Diese Divergenz ist jedoch nur scheinbar und erklärt sich leicht aus der Tatsache, daß die „Genzentren“ ja nur für einige wenige Arten (nämlich für eine Anzahl von Kulturpflanzen) aufgestellt wurden; bei Ausweitung der Untersuchungen auf eine genügend große Zahl von Wildarten (übrigens eine dankenswerte Aufgabe für in solchen Gebieten tätige Lokalfaunisten) dürfte dieser kleine Schönheitsfehler bald behoben sein.

Die dritte evolutorisch bedeutsame Wirkung der Eiszeit schließlich war die außerordentlich starke Beschränkung der Populationsgröße gegenüber den prä- und postglazial gegebenen Verhältnissen; ein Faktor, der gleichfalls für eine divergente Entwicklung getrennter Formengruppen, und somit also auch für die Evolution schlechthin, von größter Bedeutung gewesen sein muß, in tiergeographischen Erörterungen aber meist gänzlich übersehen wird. Es wird auf die Bedeutung dieser Tatsache später noch zurückzukommen sein.

Die Verteilung der präglazialen Organismen auf die einzelnen Refugialgebiete erfolgte — abgesehen von deren Scheidung in arboreale und eremische Arten — wohl mehr oder weniger zufällig, d. h. a priori hatte eine über den gesamten holarktischen Raum verbreitete Art die Aussicht, auch in allen Refugien in gleicher Weise Unterkunft zu finden. Tatsächlich gestalteten sich die Dinge aber meist wesentlich anders. Zunächst lief ja diesem Zurückweichen der Lebewelt eine sicherlich sehr starke Dezimierung ihres Individuen- und Artenbestandes parallel, so daß zahlreiche Arten bereits während dieses Prozesses endgültig von der Bildfläche verschwanden. Andere wurden zwar nicht völlig vernichtet, es gelang ihnen aber nur in einem einzigen Refugium Fuß zu fassen, während sie die übrigen entweder gar nicht mehr erreichten oder doch noch sekundär in ihnen zugrunde gingen. Viele andere vermochten schließlich — sei es dank einer rein zufallsmäßigen günstigeren Konstellation der äußeren Bedingungen, sei es infolge besseren Angepaßseins an die neu auftretenden Außenfaktoren — sogar in zwei oder noch

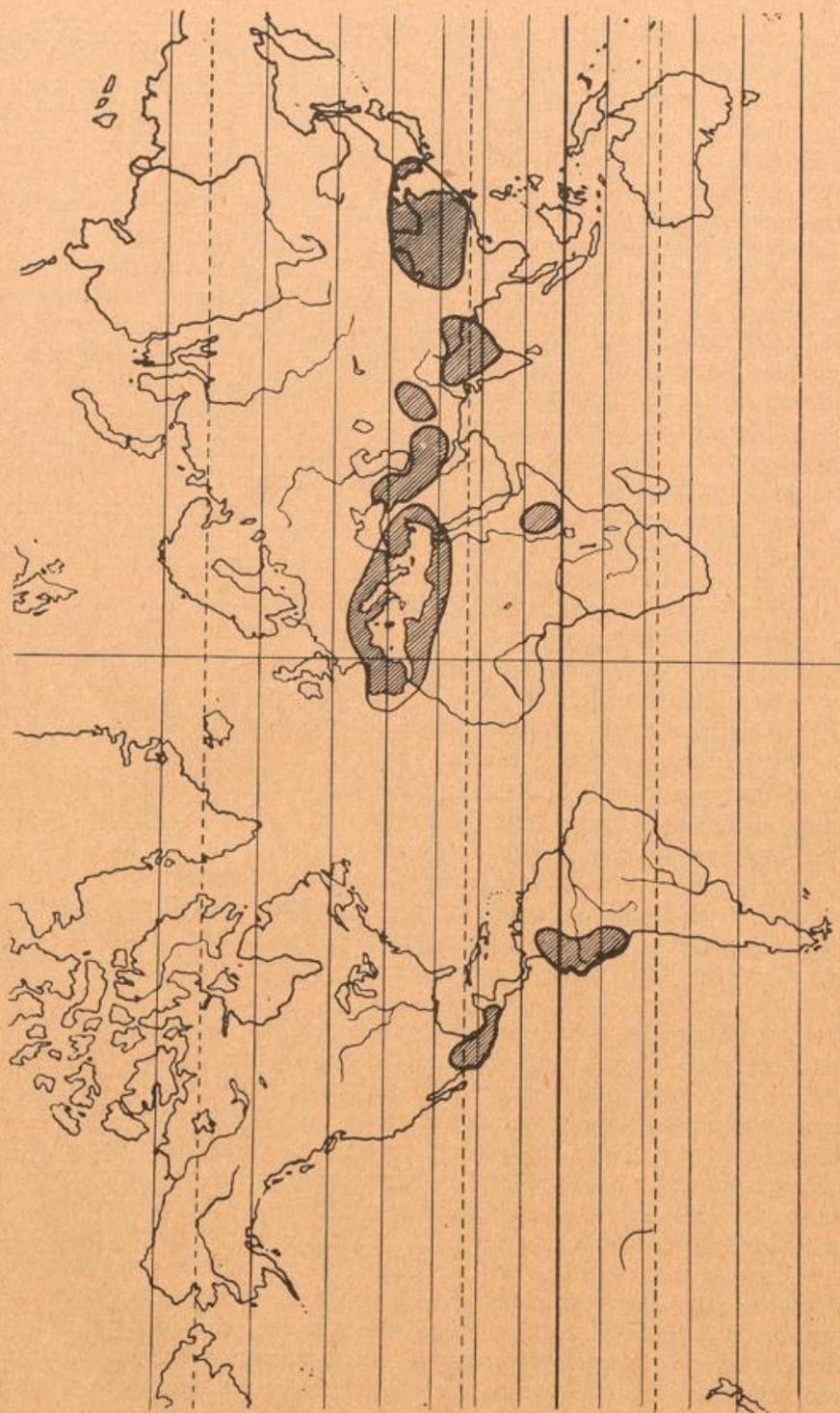


Abb. 3. Die Genzentren der Erde (nach Vavilov) (aus de Lattin 1939).

mehr getrennten Refugialgebieten ein Unterkommen zu finden. Während nun für das Erreichen der Refugialräume zufallsmäßige Faktoren sicherlich eine große Rolle gespielt haben dürften (allerdings waren auch hier euryökere Formen im Vorteil, und stenökere Typen werden besonders stark gezehntet worden sein), war für das Erhaltenbleiben in einem Refugium sicherlich die ökologische Variationsbreite des dorthin gelangenden Populationsgemisches von nicht zu unterschätzender Bedeutung. Vor allem trifft dies für die kleineren Refugien zu, in denen ein weit geringerer ökologischer Spielraum zur Verfügung stand, oder für solche, die dank ihrer exponierten Lage (z. B. das Alaska-Refugium) nur relativ kälteresistente Formen beherbergen konnten. Aber auch abgesehen von solch groben Differenzen herrschten natürlich in den einzelnen Refugien mehr oder weniger unterschiedliche ökologische Bedingungen, die auch nach dem Abschluß der Wanderungen zu einer weiteren selektiven Sichtung des dorthin gelangten Artenbestandes geführt haben müssen. Nichtsdestoweniger läßt sich zwischen Artenzahl und Größe und Gliederung des Refugialraumes doch eine deutliche Parallelität in der Weise erkennen, daß größere und reicher gegliederte Gebiete auch eine wesentlich größere Artenzahl beherbergen als in dieser Beziehung weniger günstig gestellte. Ein gutes Beispiel hierfür ist das so außerordentlich artenreiche ostasiatische Refugium, das allerdings auch durch die klimatisch bevorzugte Lage seiner Südgebiete besonders günstig gestellt war und daher auch heute noch einen derartigen Reichtum an holothermen „arktoterziären“ Elementen beherbergt, wie man ihn anderswo in der Holarktis schwerlich finden dürfte.

In den Glazialrefugien erfolgte nun eine sich über einen langen Zeitraum hinweg erstreckende Sonderentwicklung der einzelnen, in den Refugien isolierten Individuengruppen, die wohl in all den Fällen, in denen eine Art auf mehrere Refugien verteilt wurde, auch zu einer mehr oder weniger divergenten Entwicklung führte. Eine erste Unterschiedlichkeit dieser so getrennten Populationen war ja schon allein dadurch gegeben, daß der gesamte Allelbestand der Art auf sie zumindest quantitativ, vermutlich aber auch qualitativ, ungleichmäßig verteilt wurde. Ebenso werden selektive Wirkungen bereits während der Wanderung zu den Refugien am Werke gewesen sein, v. a. wenn ökologisch relativ verschiedenartige Gebiete durchschritten werden mußten, wodurch die Unterschiede dann vielfach noch verstärkt wurden. In den endgültigen Refugialpopulationen mußten sich dann die beiden Hauptfaktoren einer jeden Evolution, Selektion und Elimination, voll auswirken und zwangsläufig zu mehr oder weniger deutlich differenten Formen führen.

Auf alle Fälle ist sicher, daß die während der Glazialepoche in den Refugien abgelaufenen Evolutionsvorgänge — ein Naturereignis, das wohl in der jüngeren Geschichte unserer Biosphäre einzig dasteht — den Schlüssel zum Verständnis der Entstehung und Verbreitung der heutigen Arten und Großrassen (Subspecies) abgibt. Dabei ist, soweit wir überhaupt in der Lage sind, an Hand von Disjunktionen in der Organismenverbreitung ein Urteil in dieser Frage zu fällen, die taxonomische Trennung der einzelnen disjunkten Formen voneinander sehr unterschiedlich weit gediehen. Bei der gleichen Gruppe können im einen Fall Art-, im anderen Rassenunterschiede erreicht

worden sein. Allerdings ist eine artliche Trennung solcher verschiedenen Refugialformen wohl die häufigere Erscheinung. Wenn nun auch zugegeben werden muß, daß einer solchen Unterteilung in Arten und Rassen im Einzelfalle zweifellos ein subjektives Moment anhaftet, so kann doch eine vielfach sehr unterschiedliche divergente Entwicklung solcher Formen nicht bestritten werden. Wodurch solche Unterschiedlichkeiten im einzelnen bedingt werden, ist oftmals schwer zu sagen, zumal Vergleiche ja auch nur an einem einigermaßen homogenen Material mit Aussicht auf Erfolg durchgeführt werden können; doch soll im Folgenden wenigstens auf eine Erklärungsmöglichkeit hingewiesen werden.

Als wesentlich komplizierender Faktor dieses ganzen diluvialen Entwicklungsablaufes kommt nämlich hinzu, daß die Eiszeit keine einheitliche Erscheinung, sondern durch ein mehrmaliges Vor- und Zurückfluten der polaren Eismassen gekennzeichnet war. Die zwischen den einzelnen (3—4) Vereisungsmaxima gelegenen Interglazialperioden waren zeitweise sogar durch ein wesentlich günstigeres Klima ausgezeichnet, als es beispielsweise jetzt in Mitteleuropa herrscht. Es kann danach also unbedenklich gefolgert werden, daß, ebenso wie in postglazialer Zeit, während dieser keineswegs kurzen Interglazialzeiten starke Expansionen der in den Refugien eingeschlossenen Tier- und Pflanzenwelt erfolgten, eine Erscheinung, die allerdings beim Heranrücken der nächsten Vereisung wieder zunichte gemacht wurde. Die Verhältnisse blieben also während der Eiszeit in den Refugialräumen keineswegs konstant, sondern waren durch ein mehrfaches Vorprellen und Zurückfluten eines großen Teils der Refugialfauna gekennzeichnet. Dieser Vorgang führte einmal zu einer verstärkten Durchmischung und Umbildung des ursprünglichen Allelbestandes der betroffenen Populationen und trug damit wesentlich zu einer weiteren divergenten Entwicklung bei. Darüber hinaus aber — und das erscheint vom biogeographischen Standpunkt von größter Bedeutung — werden zahlreiche Refugialformen auf dem Höhepunkt dieser Interglazialia soweit vorgestoßen sein, daß Teilpopulationen von ihnen bei einem abermaligen Zurückweichen in anderer Richtung abgedrängt wurden, so daß sie andere Refugialräume erreichten, in denen sie primär nicht heimisch waren. Auf diese Weise kamen Disjunktionen zustande, die heute zwar rein chorologisch von den ursprünglichen zumeist nicht mehr unterscheidbar sind, die aber, zeitlich gesehen, mit den primären, d. h. zu Beginn der Eiszeiten entstandenen Disjunktionen, keineswegs gleichwertig sind, da hier ja, je nachdem in welchem Interglazial eine solche Disjunktion erfolgte, ganz verschiedene Zeiträume der Isolation und damit der isolierten Sonderentwicklung gegeben waren. Man könnte also theoretisch — bei Annahme von drei Interglazialia — von eiszeitlichen Disjunktionen 1. bis 4. Ordnung sprechen. Allerdings scheidet eine solche Differenzierung in der Praxis vielfach an dem Mangel geeigneter Kriterien; sie ist aber nichtsdestoweniger vorhanden und muß bei Diskussion evolutionistischer Fragen in Betracht gezogen werden. Daß sie an dem oft so verschieden weiten systematischen Abstand verschiedener Refugialformen einen bedeutenden Anteil hat, steht außer Frage. Der einzige Anlaß dafür ist sie aber sicherlich nicht, denn es können auch sehr wohl Formenpaare mit annähernd gleicher Isolationsdauer taxonomisch sehr verschieden weit voneinander getrennt worden sein. Soweit

solche differenten Refugialformen einwandfrei als Arten unterscheidbar sind, liegen die rezenten Verbreitungsverhältnisse relativ klar. Wir haben es in solchen Fällen genau wie bei den primär nur in einem Refugium erhalten gebliebenen Arten mit *monorefigialen* Species zu tun. Schwieriger gestalten sich die Dinge dagegen bei Arten, für deren rezente Ausbreitung mehrere Refugien in Frage kommen, in denen die disjungenzierten Populationsgruppen also nur Rassencharakter erreichten. In solchem Falle empfiehlt es sich von *polyrefugialen* (di-, trirefugialen usw.) Arten zu sprechen.

Besondere Verhältnisse lagen während der Eiszeiten nur für die Tundrenfauna vor, für die es keine eigentlichen Refugien gab, sondern die — zwar gleichfalls vom Eis aus ihren ursprünglichen Wohngebieten im hohen Norden vertrieben — einen zusammenhängenden Streifen zwischen dem südlichen Eisrand und den Refugialgebieten besiedelte. Daneben mögen allerdings zahlreiche Kleinrefugien an eisfreien Stellen im Gletschergebiet bestanden haben. Wenn man von diesen kleinen Gebieten absieht, die sicherlich für die Evolution keine allzugroße Bedeutung hatten, so kann man nur von einer eiszeitlichen Disjunktion der Tundrenfauna des paläarktischen Gebiets sprechen. Diese kam durch das bereits erwähnte westsibirische Süßwasserbecken zustande, das das Tundrenareal am südlichen Eisrand in diesem Gebiet bedeckte. Eine solche Disjunktion ist auch in der Lepidopterenfauna der Tundra gut nachweisbar (vgl. K u s n e z o w), und sie ist schwerlich anders verständlich, als eben durch die Existenz jenes westsibirischen Binnensees. Ebenso hat eine ausgesprochene Trennung der Tundrenfauna der Paläarktis und Nearktis stattgefunden, was sich gleichfalls im heutigen Artenbestand gut ausprägt. Kontinuierliche Übergänge zwischen Tundra und den Waldrefugien dürften zur Eiszeit wohl kaum bestanden haben, da sich die Arborealrefugien fast alle an nördlich vorgelagerte, sicherlich stark vergletscherte Gebirgszüge anschlossen, so daß die direkte Berührung beider Faunen zumindestens sehr erschwert war. Dagegen haben zu den Steppenrefugien offenbar weit engere Beziehungen bestanden, da deren Nordgrenze mehr oder weniger offen war, so daß ein kontinuierliches Übergangsgebiet und möglicherweise auch ein gewisser Faunenaustausch als wahrscheinlich angenommen werden darf. Ein solcher war zwischen beiden um so eher möglich, als ja auch die Tundren in gewissem Sinne Gebiete ariden Charakters sind. Diese Anschauung wird durch die tatsächlichen Faunenbeziehungen, die zwischen Tundra und Steppe wesentlich enger sind als zwischen Arboreal und Tundra, aufs beste belegt.

### 3. Die postglazialen Arealausweitungen.

Mit dem endgültigen Abklingen der Eiszeiten erfolgte eine erneute Ausbreitung der in den Refugien konzentrierten Lebewelt, der nunmehr dank der sich allmählich anbahnenden Klimaverbesserung ermöglicht wurde, ihre präglazialen Wohngebiete wenigstens teilweise wieder zu besiedeln. Der größte Teil dieser postglazialen Invasionsgebiete — nämlich der gesamte nördliche, durch das Zurückweichen der Gletscher wieder bewohnbar werdende Raum — stellte dabei für die vordringenden Refugialformen einen nahezu vollständigen Leerraum dar, da die zuvor hier ansässige Tundrenfauna gleichfalls den veränderten Klimaverhältnissen weichen mußte und

sich in diesem Gebiet höchstens in beschränktem Reliktorkommen auf höheren Gebirgen und in Hochmooren, also in ausgesprochen pessimalen Gebieten, halten konnte. Diese Besiedlung weiter Leerräume erfolgte, jedenfalls durch viele Arten, offenbar mit erstaunlicher Geschwindigkeit, so daß in vielen Fällen, trotz der relativ kurzen seither verflossenen Zeitspanne, (das Alter der postglazialen Invasionsfauna ist in Mitteleuropa i. a. mit 20000 Jahren, in Skandinavien dagegen mit 6—8000 Jahren sicher nicht zu niedrig veranschlagt\*) dieser Prozeß in der Jetztzeit bereits zu einem gewissen Abschluß gekommen zu sein scheint. Allerdings kann ein solcher Abschluß des postglazialen Vordringens, wie wir ihn bei gut untersuchten Arten aus der relativen Konstanz ihrer nördlichen Arealgrenzen während eines längeren Zeitraumes mit einiger Sicherheit schließen dürfen, durchaus vorübergehender Natur sein. Jederzeit kann die betreffende Art entweder infolge Änderung der äußeren Bedingungen (etwa Eintritt geeigneter Lebensbedingungen im angrenzenden, bisher nicht besiedelten Gebiet) oder aus inneren Ursachen (Auftreten eines an die andersgearteten Bedingungen des bisher nicht besiedelten Gebiets besser angepaßten Biotyps) wieder in ein erneutes Wanderungsstadium eintreten und u. U. weitere ausgedehnte Gebiete besiedeln. Man muß sich daher auch wohl das Vordringen der Organismen in den postglazialen Leerraum so vorstellen, daß zunächst ein starkes, aber keineswegs völlig synchrones Vorprellen zahlreicher Arten erfolgte, das dann früher oder später an irgendeiner — meist wohl ökologischen — Verbreitungsschranke halt machte; soweit es sich dabei nicht um ein absolutes Hemmnis (wie etwa eine Meeresküste o. dgl.) handelte, erfolgten dann in gewissen unregelmäßigen Zeitabständen immer wieder zeitlich und räumlich mehr oder weniger ausgedehnte Vorstöße, je nachdem wie sich der Biotypenbestand der Art und die äußeren Bedingungen änderten, bis schließlich der augenblickliche Zustand erreicht wurde, der natürlich ebensowenig als konstant betrachtet werden kann. Die Besiedlung des rezenten Artareals kann also grundsätzlich auf zwei verschiedenen Wegen zustande gekommen sein: entweder durch eine einmalige Invasion des gesamten rezenten Gebiets, die danach, wenigstens bis heute, endgültig zum Stillstand gekommen ist, oder durch etappenweises Vorstoßen bis zum Erreichen der heutigen Arealgrenzen. Sicherlich werden beide Typen nebeneinander verwirklicht und meist auch durch zahllose Übergänge miteinander verbunden sein. Trotzdem muß man im Einzelfall das Überwiegen einer der beiden Möglichkeiten ins Auge fassen, da durch solche besiedlungsgeschichtlichen Divergenzen eine verschieden starke rezente Rassenbildung verursacht werden kann. Die Wanderungsgeschwindigkeit sowohl wie der Zeitpunkt des Beginns der Wanderung kann dabei für die einzelnen Arten außerordentlich verschieden sein.

Daneben kann nun in einzelnen Fällen bereits ein rückläufiger Prozeß beobachtet werden. Bei einzelnen Arten nämlich ist eine erneute Einschränkung des postglazial eroberten Gebiets unverkennbar, was in einer ausgesprochen disjunkten Verbreitung der nördlichen Populationen dieser thermophilen Arten zum Ausdruck kommt. Solche Restpopulationen sind als Xerotherm-Relikte bekannt. Sie verdanken ihre heutige reliktdäre Verbreitung in nörd-

\*) Nach neuen Untersuchungen ist sogar noch mit wesentlich kürzeren Zeiträumen zu rechnen.

lichen Gebieten einer postglazialen Wärmezeit (Ancylus-Periode), deren trocken-warmes Klima es einer Reihe ausgesprochen wärmeliebender Tiere gestattete, in relativ weit nördlich gelegene Gebiete vorzudringen. Dieser Vorgang wurde indes bald durch eine erneute, wenn auch schwache Klimaverschlechterung zunichte gemacht, wobei das Gesamtareal dieser Arten wieder südlicher verlegt wurde. Einzelne Populationen konnten sich aber an besonders günstigen Stellen mit trocken-warmem Klima erhalten. Als xerotherme Stationen dieser Art sind in Mitteleuropa etwa das Mittel- und Oberrhein-Tal, das Main-Tal, das Saale-Tal, der Kyffhäuser u. a. zu nennen.

Eine eingehende Analyse dieser Xerotherm-Relikte verdanken wir v. a. W a r n e c k e und P e t r y, so daß die Xerotherm-Relikt-Theorie gut fundiert erscheint. Trotzdem dürfte es nicht überflüssig sein, noch einmal nachdrücklich darauf hinzuweisen, daß die weit verbreitete Anschauung, alle oder doch der größte Teil dieser Xerotherm-Relikte seien Steppenbewohner „pontischer“ Herkunft, durchaus irrig ist; vielmehr sind nahezu alle diese Arten mit Sicherheit holomediterraner Natur, entstammen also einem Arborealrefugium und sind daher der Waldfauna im weitesten Sinne zuzurechnen. Als Beispiele seien hier nur genannt: die mitteleuropäischen Populationen von *Aglaope infausta*, *Heterogynis penella*, *Orthosia senex*, *Palluperina dumerili*, *Ogygia forcipula*, *Sterrhia trilineata*, *Cosymbia lennigiaria* und viele andere. Von all diesen ist nur *St. trilineata* nicht holomediterraner, sondern kaspischer Herkunft, jedoch gleichfalls nicht eremischer Natur. Solche rückläufigen Bewegungen sind im übrigen keineswegs auf die Angehörigen des holomediterranen Refugiums beschränkt, sondern können auch anderweitig beobachtet werden; es empfiehlt sich indessen, diese Dinge erst im speziellen Teil zu erörtern.

Das Vordringen von Arten ist dabei ein Prozeß, der sich i. a. über relativ lange Zeiträume hin kontinuierlich abspielt, und der sich daher der direkten Beobachtung leicht entzieht. Vorgänge, wie die Massenwanderung mancher Schmetterlinge (Pieriden, *Vanessa cardui*, *Plusia gamma* u. a.), Libellen oder der Lemminge haben dagegen erfahrungsgemäß für die Eroberung von Neu-land höchstens eine ganz untergeordnete Bedeutung. Die Schwierigkeit exakter Beobachtung des Vordringens von Arten liegt also vor allem darin begründet, zuverlässige Daten, die sich über einen längeren Zeitraum erstrecken, zu erhalten. Derartige Beobachtungen werden aber nur für solche Arten zu verwerten sein, die sich einer besonders intensiven Bearbeitung erfreuen, und auch da nur für Gebiete, in denen, wie in Europa, eine relativ große Anzahl von Beobachtern tätig ist. Das wenige Tatsachenmaterial, das zu dieser Frage bereits vorliegt, ist denn auch fast völlig auf Säugetiere, Vögel und Insekten beschränkt, und stammt ganz vorwiegend aus Europa. Ein besonders günstiges Material für derartige Beobachtungen ergeben jedoch auch in einem fremden Lebensraum eingeschleppte Organismen, wie etwa Schwammspinner und Maiszünsler (Abb. 5a) in Nordamerika oder Koloradokäfer, Reblaus und *Hyphantria cunea* in Europa. Allerdings läßt sich hier einwenden, daß es sich dabei nicht um unter natürlichen Bedingungen ablaufende Prozesse handelt. Trotzdem behalten diese Beispiele, sozusagen als unfreiwillige Modellversuche größten Stils, ihre Bedeutung; schon allein deshalb, weil sie mit verblüffender Deutlichkeit zeigen, wie schnell sich eine Art in



Abb. 4.

Die rezente Ausbreitung des Feldhasen *Lepus europaeus* L. (punktierte Linien) und des Girlitz *Serinus canaria serinus* L. (gestrichelte Linien) im Verlauf der letzten 150 Jahre (nach Mayr und Folitarek aus Timoféeff-Ressovsky 1938).

einem noch nicht besiedelten, ihr aber zusagenden Lebensraum ausbreiten kann. Daneben besitzen wir erfreulicherweise auch bereits eine Reihe völlig einwandfreier Beobachtungen über Arealerweiterungen unter normalen, naturgegebenen Bedingungen. Die nebenstehende Karte (Abb. 4) zeigt das weite und besonders gut beobachtete Vordringen zweier Wirbeltiere, des europäischen Hasen und des Girlitz, während der letzten 100 Jahre in hauptsächlich nördlicher und nordöstlicher Richtung. Ähnliche Fälle, zumeist allerdings mit westlicher Stoßrichtung, sind uns bei den Lepidopteren durch die schönen Untersuchungen von Warnecke, Petersen u. a. bekannt geworden; ich nenne hier nur *Agapetes galathea*, *Polyommatus amandus* (Abb. 5c) *Carterocephalus silvius* (Abb. 5d), *Lygris pyropata*, *Eupithecia sinuosaria* (Abb. 5b) u. a. Die postglazialen Arealausweitungen sind also ein auch in heutiger Zeit noch beobachtetes und keineswegs abgeschlossenes Phänomen.

Über die Art des Wanderns der Organismen herrschen dabei vielfach noch unklare Vorstellungen. Insbesondere stößt man immer wieder auf die Annahme bestimmter Wanderstraßen, auf welchen einzelne Arten oder gar ganze Faunen vorgestoßen sein sollen (vgl. z. B. Verity). Eine solche Hypothese hat indessen — trotz der Beliebtheit, der sie sich vielfach erfreut — äußerst wenig Wahrscheinlichkeit für sich und kann eigentlich wohl nur aus einer unbewußten Übertragung menschlicher Verhältnisse auf die Natur verstanden werden. Normalerweise besteht nämlich keinerlei Veranlassung, anzunehmen, daß freilebende Organismen sich an bestimmte mehr oder weniger

eng umgrenzte Wanderwege halten, wenn ihnen die Möglichkeit zum Vordringen auch an anderen Stellen gegeben wird. Ein näheres Studium solcher Fälle, in denen der Ausbreitungsprozeß sich der direkten Beobachtung zugänglich erweist, ergibt denn auch, daß die Expansion der Organismen, solange sich ihr von keiner Seite ein ernstliches Hindernis in den Weg stellt, in Form konzentrisch sich erweiternder Zonen vor sich geht (Abb. 5a), wie dies vor allem bei eingeschleppten Schädlingen sehr instruktiv zu beobachten ist. Bei der unter natürlichen Verhältnissen vor sich gehenden postglazialen Arealausweitung lagen die Dinge allerdings insofern anders, als die die Refugien begrenzenden Verbreitungsschranken hier keineswegs allseitig aufgehoben wurden, sondern erneute Ausbreitungsmöglichkeiten i. a. nur in Richtung auf den eisfrei werdenden Leerraum gegeben waren. Hierdurch wurde zwar eine durch die Lage des besiedlungsfähigen Neulands bedingte allgemeine Wanderungsrichtung für die Bewohner eines bestimmten Refugiums festgelegt, die also z. B. für mediterrane Organismen hauptsächlich in nördlicher, für ostasiatische v. a. in westlicher Richtung wirksam wurde. Trotzdem wäre es natürlich durchaus verfehlt, hier von Wanderwegen zu sprechen, da im Rahmen dieser durch grundlegende ökologische Gegebenheiten vorgeschriebene Allgemeinrichtung die Expansion auf breitester Front erfolgte. Von „Wanderstraßen“ kann man mit einer gewissen Berechtigung nur dann sprechen, wenn etwa wärmeliebende Formen sich durch ein schmales Tal zwischen höheren, für sie nicht mehr bewohnbaren Gebirgen hindurchschieben. Solche Wege sind indessen immer nur auf kürzere Strecken von Bedeutung, da nach Überwindung des einengenden Hindernisses wiederum der ursprüngliche allseitig gerichtete Verbreitungsmodus in seine Rechte tritt. Als der der Arealausweitung der Organismen zugrunde liegende Elementarvorgang muß daher die aktive oder passive Einzelwanderung derselben angesehen werden, die vom Ausbreitungszentrum nach jeder Richtung hin erfolgt, die der betreffenden Art nicht durch ökologische Schranken verwehrt ist. Die Annahme von Wanderwegen scheint dagegen den gegebenen Verhältnissen nicht gerecht zu werden und könnte nur in seltenen Fällen unter ganz besonderen ökologischen und geographischen Bedingungen gelegentlich einmal realisiert sein.

Auffälliger als die graduellen Differenzen in Wanderungsgeschwindigkeit und Größe des wiederbesiedelten, rezenten Wohnraums ist aber ein anderer Unterschied, der mit ziemlicher Regelmäßigkeit unter den Bewohnern desselben Refugiums beobachtet werden kann, obwohl es sich dabei eigentlich nur um einen extremen Sonderfall der unterschiedlichen Arealausweitung handelt. In allen Refugialfaunen läßt sich nämlich feststellen, daß sich durchaus nicht der gesamte Artenbestand derselben an der Wiederbesiedlung der neuen Gebiete beteiligt hat, sondern daß ein oft sehr großer Prozentsatz von ihnen auch heute die ehemaligen Grenzen des Refugialgebietes noch nicht oder doch nur ganz unwesentlich überschritten hat. Nach diesem Kriterium lassen sich also stationäre und expansionistische Arten unterscheiden; man muß sich bei dieser Unterscheidung aber klar darüber sein, daß zwischen beiden nur graduelle Unterschiede bestehen und daß alle Übergänge von einem zum andern Extrem realisiert sind. Obwohl es sich bei den stationären Arten also eigentlich nur um das Extrem einer kon-

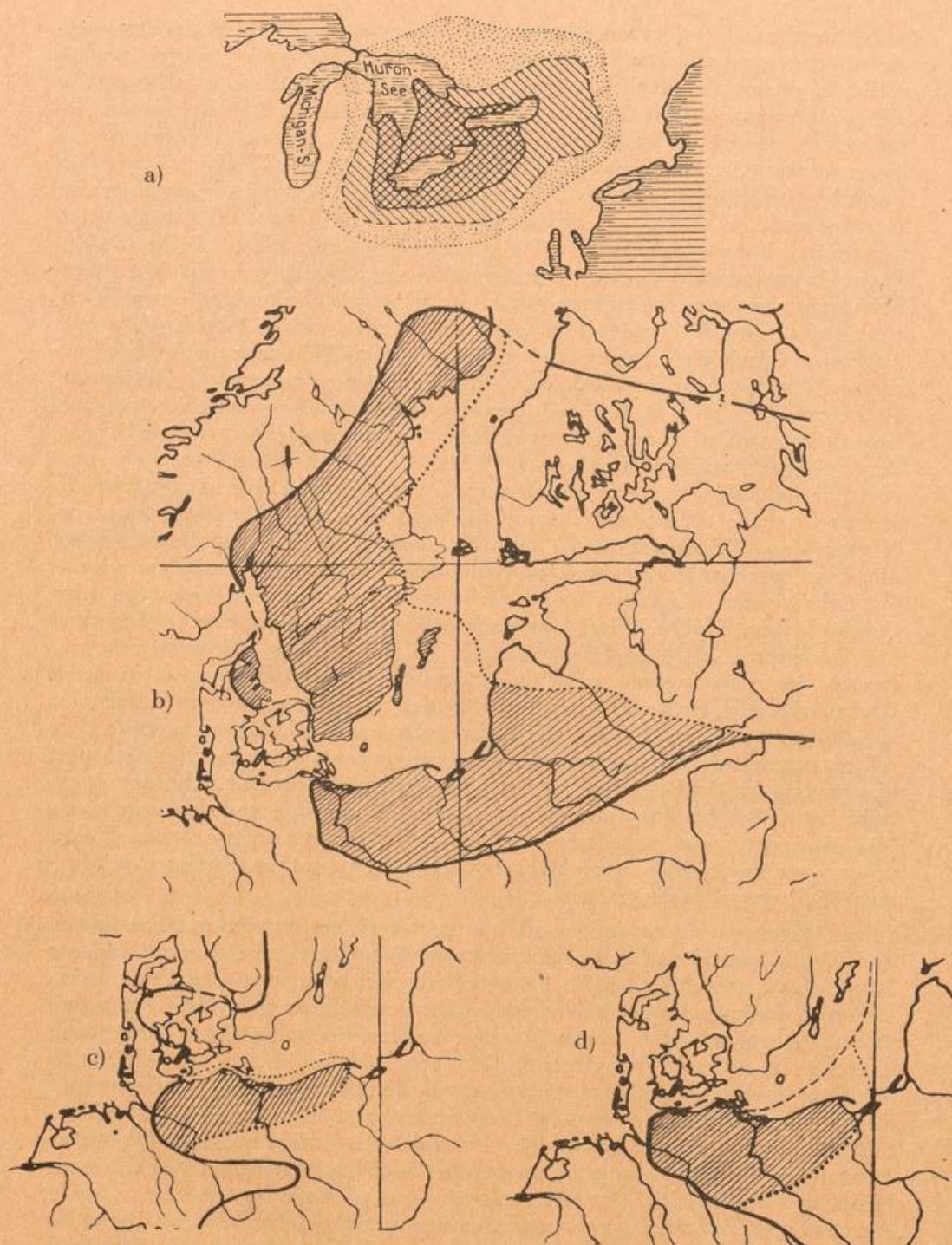


Abb. 5. a) Ausbreitung des nach Nordamerika eingeschleppten Maiszünslers *Anania nubialis* Hb. (nach Felt und Geptner, aus Timoféeff-Bessovsky 1938).  
 (gekreuzte Linien: vor 1926; einfach liniiert: 1926; punktiert: 1927).

tinuierlichen Übergangsreihe handelt, muß trotzdem etwas näher auf diese Formen eingegangen werden, da diesem Merkmal von verschiedenen Autoren ein bedeutender phylogenetischer Wert beigemessen wird.

Diese Anschauungen beruhen auf der wohlbekannten Tatsache, daß unter den stationären Arten sich oft gehäuft solche finden, die auf Grund bestimmter Merkmale als phylogenetisch recht alt angesehen werden. Diese Beobachtung ist im beschränkten Maße zweifellos richtig. Nun birgt aber eine solche Einteilung der Lebewesen in „primitive“ und „abgeleitete“ Formen eine große Gefahr in sich. Noch niemand hat bisher zeigen können, wie man exakt und generell eine solche Einteilung durchführt. Allerdings, wenn man einen Vergleich zwischen Ahnen und Nachkommen, also zwischen einer genealogisch zusammengehörigen Folge fossiler und rezenter Lebewesen durchführt, wird man i. A. nicht darüber im Zweifel sein können, welche Form als die primitive und welche als die abgeleitete zu betrachten ist. Völlig anders liegen die Dinge dagegen, wenn wir rezente Formen miteinander vergleichen. Hier kann man zwar noch zwischen primitiven und abgeleiteten Merkmalen, schwerlich jedoch zwischen ebensolchen Arten unterscheiden. Selbst wenn wir den günstigsten Fall, das Vorhandensein von Descendenten der gleichen Ursprungsform, voraussetzen (was im Einzelfall oft sehr schwer zu entscheiden sein wird), so kann ein solcher Vergleich immer nur darauf hinaus laufen, die mehr oder weniger große Verschiedenheit bei den Formen von der ursprünglichen Ahnform gegeneinander abzuwägen, da ja letzten Endes beide sich im Verlaufe der zur Verfügung stehenden langen Zeiträume weiterentwickelt haben müssen und daher keine mit der Ursprungsform gleichgesetzt werden darf. Da nun diese Ausgangsform niemals tatsächlich vorliegt und wir bei ihrer Charakterisierung immer nur auf Vermutungen angewiesen sind, zudem die progressive Weiterentwicklung bestimmter Merkmale und Merkmalskomplexe bei den beiden verglichenen Arten keineswegs in gleicher Richtung verlaufen sein muß, so können solche Vergleiche naturgemäßerweise — v. a. wenn man dabei die Gesamtarten und nicht etwa nur ein bestimmtes Merkmal im Auge hat — immer nur von sehr zweifelhaftem Wert sein. Solange allerdings eine solche Bezeichnung nur für die ordnenden Zwecke der Systematik Verwendung findet, ist gegen sie wohl kaum etwas einzuwenden, ja sie wird u. U. unentbehrlich sein. Bedenklich wird sie dagegen, sobald man sie auf phylogenetische Fragestellungen aus-

b) Ausbreitung der eurosibirischen *Eupithecia sinuosaria* Ev. in Europa. (nach Warnecke 1919 u. a.).

c) Ausbreitung des eurosibirischen *Polyommatus amandus* Schn. in Mitteleuropa (nach Warnecke 1938 u. a.).

d) Ausbreitung des eurosibirischen *Carterocephalus silvius* Knoch. in Mitteleuropa (nach Warnecke 1919 u. a.).

(b—d: ausgezogene Linie: westl. Arealgrenze; punktierte Linie: ehemalige westl. Arealgrenze (*sinuosaria*: um 1900; *amandus*: um 1870; *silvius* um 1858); gestrichelt: neubesiedeltes Areal).

dehnt, weil dann das lediglich ordnende Prinzip verlassen und die „primitive Art“ nur allzu leicht mit der phylogentischen Ahnform verwechselt wird, was einem verhängnisvollen Irrtum gleichkäme. Der Enderfolg eines solchen Vorgehens sind dann die vielen, genealogisch überhaupt nicht haltbaren Stammbäume, in denen eine rezente Form von einer ebensolchen phylogenetisch abgeleitet wird, ein Verfahren, das ebenso unkorrekt ist, wie wenn man etwa den Menschen von einem der heute lebenden Affen ableiten wollte.

Bei aller Anerkennung der Tatsache, daß zahlreiche durch primitive Merkmale gekennzeichnete Organismen in den ehemaligen Refugialgebieten gehäuft auftreten, erscheint es daher keineswegs angängig, diese Erscheinung über Gebühr zu verallgemeinern und nun etwa einfach alle stationären Refugialformen als phylogenetisch alt abzustempeln oder gar eine durch nichts zu begründende Parallelität zwischen phylogenetischem Alter und rezenter Arealgröße anzunehmen. Es besteht nämlich — ganz abgesehen von den zuvor genannten Bedenken — weder die geringste Veranlassung paläontologischer oder vergleichend-morphologischer Art die Gesamtheit oder auch nur die große Mehrzahl der heute noch auf ein Refugialgebiet beschränkten Arten als auffallend primitiv zu bezeichnen, noch kann das Vorhandensein ebensolcher „primitiver“ Formen auch unter den expansionistischen Arten in Abrede gestellt werden. So existieren beispielsweise in der mitteleuropäischen Invasionsfauna zahlreiche ausgesprochen expansionistische Arten aus den „primitivsten“, d. h. den in mehreren systematisch wichtigen Merkmalen der ursprünglichen Ahnen der Lepidopteren nahestehenden Lepidopterenfamilien der Micropterygiden, Eriocraniiden und Hepialiden, die ganz bestimmt, wären sie stationär geblieben, als Kronzeugen für eine Übereinstimmung zwischen stammesgeschichtlichem Alter und Beschränktheit auf den ehemaligen Refugialraum angeführt würden. Noch abwegiger ist sicherlich die Annahme einer direkten Beziehung zwischen Arealgröße und phylogenetischem Alter, da für sie überhaupt keine Tatsachenbelege vorgebracht werden können. Endgültig ad absurdum geführt wird diese Anschauung, jedenfalls als allgemein gültige Regel, dadurch, daß man innerhalb einer Art verschiedene Rassen unterscheiden kann, die nur durch glaziale Arealzerreißung verstanden werden können, die also notwendigerweise auch genealogisch absolut gleich alt sein müssen, die sich aber trotzdem in dieser Hinsicht extrem verschieden verhalten können. Ich verweise hier nur auf die verschiedenen Subspecies von *Vanessa urticae*, *Everes argiades*, *Craniophora ligustri* u. a. auf die später noch näher eingegangen wird.

Man wird also den Tatsachen am besten gerecht, wenn man sagt, daß sich unter den stationären Arten zwar bedeutend mehr Typen mit phylogenetisch alten Merkmalen finden, als man dies bei rein zufälliger Verteilung der Arten auf beide Gruppen erwarten sollte, daß sich jedoch hieraus durchaus keine allgemeine Regel ableiten läßt, und daß sich das phylogenetische Alter einer Form keinesfalls nach dem Ausmaß ihres rezenten Verbreitungsgebiets bestimmen läßt. Die auffallende Häufung „primitiver“ Typen in den Refugialgebieten läßt sich wohl ganz zwanglos dadurch erklären, daß es sich bei diesen stationären Tieren lediglich um stenotherm wärmeliebende Formen mit relativ enger ökologischer Valenz handelt. Unter diesen darf aber mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit ein größerer Prozentsatz „primitiverer“

Formen erwartet werden, da solche altertümlichen Merkmale vielfach gegenüber den abgeleiteteren geringeren Anpassungswert haben und daher unter den optimalen Bedingungen des Refugialgebietes am ehesten Aussicht auf Erhaltenbleiben haben.

Wenn also nicht das phylogenetische Alter den Schlüssel zum Verständnis dieses Verbreitungsunterschiedes bietet, so wird man sich mit Recht fragen, welche Faktoren denn sonst für eine derartige unterschiedliche Verbreitung geltend gemacht werden können. Es muß offen zugegeben werden, daß dieses Problem im ganzen noch recht ungeklärt ist, doch glaube ich in Folgendem eine Erklärung geben zu können, die zumindest einen Teil dieser Fälle zu erklären imstande ist.

Zunächst handelt es sich bei den stationären und expansionistischen Arten ja ganz offensichtlich um verschiedene Grade von Euryökie, also um Unterschiede in der ökologischen Valenz. Diese Unterschiede müssen nun keineswegs immer quantitativ sein. Eine stationäre Form wird also nicht unbedingt eine kleinere, sie kann auch nur eine anders geartete, etwa mehr zu wärmeren Klimaten tendierende ökologische Valenz haben. In solchen Fällen wird sie in vielen Refugien notwendigerweise stationär erscheinen müssen, da von dieser aus eine Expansionsmöglichkeit in südlicher Richtung für Formen des Arboreals nicht gegeben ist, wie dies etwa beim mediterranen Refugium in recht auffallender Weise zum Ausdruck kommt. Wo diese Möglichkeit jedoch nicht zutrifft, wird man allerdings notwendigerweise eine mehr oder weniger ausgeprägte Stenotopie dieser Arten annehmen müssen. Neben einer bloßen Verschiebung der ökologischen Valenz läßt sich als der weitaus häufigere Fall also auch eine Einengung derselben feststellen. Lediglich mit der Feststellung der veränderten bzw. verringerten ökologischen Valenz der stationären Formen ist indessen noch nichts erklärt. Es fragt sich vielmehr, wie diese unterschiedliche Valenz denn in einem ursprünglich einheitlichen Evolutionsmaterial zustande gekommen ist.

Was nun die Verringerung der ökologischen Variationsbreite anbetrifft, so ist ein Weg zum Verständnis dieser Tatsache sicherlich folgender: Die größere oder geringere Euryökie der Gesamtart kann bei zwei verschiedenen Arten, die sich äußerlich in dieser Hinsicht absolut gleich verhalten, grundverschieden bedingt sein, d. h. die Gesamtart setzt sich aus einer großen Anzahl erheblich verschiedener Biotypen (Ökotypen) zusammen, die — obwohl jede für sich nur eine geringe modifikative ökologische Schwankungsbreite hat — insgesamt genommen doch das Bild einer sehr eurytopen Art abgeben. Im anderen Falle (2) sind keine genetisch bedingten Ökotypen vorhanden, aber die rein phänotypische Reaktionsnorm dieser Form ist außerordentlich variabel, so daß sie sich weitgehend mit der erblich bedingten der Art 1 deckt. Unter den „normalen“ Bedingungen werden sich nun beide Formen verbreitungsmäßig ziemlich gleich verhalten. Das Verhältnis wird aber sofort anders, wenn — wie etwa bei Eintritt der Eiszeiten — wesentlich geänderte Bedingungen auftreten, die beide Formen zwingen, sich unter zeitweiliger Anpassung an oft recht verschiedenartige extreme Bedingungen auf beschränkte Refugialgebiete zurückzuziehen. Die Art 2 mit ausgesprochen phänotypisch bedingter Variationsbreite der ökologischen Valenz wird in einem solchen Falle sicherlich wesentlich im Vorteil sein, da bei ihr nahezu alle In-

dividuen dank ihrer großen modifikativen Schwankungsbreite befähigt sein werden, sich auch unter extremen Bedingungen zu halten, und auch einen eventuellen mehrmaligen Wechsel derselben ohne ernsthafte Schwierigkeiten überstehen werden. Wenn wir bei einer solchen Form also eine Allelverminderung konstatieren, so dürfte sie im großen und ganzen auf Eliminationsvorgänge (s. 2. Abschnitt!) zurückzuführen sein. Anders bei der ökotypenreicheren Form mit der jeweils sehr geringen phänotypischen Variationsbreite. Hier kann eine Anpassung an die veränderten, oft sehr einseitigen Bedingungen so erfolgen, daß eine Auslese bestimmter Biotypen erfolgt, die den gegebenen Außenbedingungen angepaßt sind, während der gesamte restliche Biotypenbestand als den neuen Verhältnissen nicht angepaßt in relativ kurzer Zeit verschwinden wird. Auf diese Weise ist aus einer ursprünglich euryöken Form mit einem Schlage eine stenöke geworden, die nur dann Aussicht hat, ihre alte ökologische Valenz wieder zu erreichen, wenn ihr eine genügend lange Zeit ungestörter Entwicklung zum erneuten Anreichern derartiger Mutationen zur Verfügung steht. Wird eine solche Art dagegen innerhalb kurzer Zeit zu einem nochmaligen extremen Biotopwechsel gezwungen, so wird sie mit großer Wahrscheinlichkeit der Vernichtung anheimfallen, da ihr jetzt keine geeigneten Biotypen zu einer erneuten Anpassung mehr zur Verfügung stehen. Bleibt sie indessen von einer solchen erneuten Änderung verschont, so kann sie nach Erreichen eines geeigneten Refugialraumes erhalten bleiben, ist aber hier im Gegensatz zu der zuvor besprochenen Art 2, die als Refugialform ebenso euryök geblieben ist wie zuvor, zunächst auf alle Fälle eine ausgesprochen stenotope Form.

Dieses Beispiel ist m. E. durchaus in der Lage, einen guten Teil der vielfach zu beobachtenden ökologischen Verschiedenheit verschiedener nahverwandter Refugialformen zu erklären und darüber hinaus auch zugleich eine Vorstellung von dem Aussterben mancher Arten zu vermitteln. Es darf allerdings nicht verschwiegen werden, daß das obige Beispiel der Einfachheit halber hypothetische Extremformen behandelt, wie solche in der Natur wohl kaum vorkommen werden. Tatsächlich werden wohl stets beide Formen der ökologischen Variabilität — phänotypische sowohl wie genotypische — nebeneinander vorkommen, was indessen nicht hindert, daß die obengenannten Divergenzen bei Überwiegen der einen oder der andern Variationsweise in prinzipiell der gleichen Weise, wenn auch in etwas abgeschwächtem Maßstabe, zum Ausdruck kommen. Da nun auch die Gebiete, die die disjunkten Teile einer präglazialen Art auf dem Wege zu ihren Refugien durchschreiten mußten, vielfach recht unterschiedliche Bedingungen geboten haben dürften, ganz abgesehen von den verschiedenen Bedingungen der Refugien selbst, so wird auch das oft so unterschiedliche Verhalten vieler nahverwandter Arten und selbst Rassen, die sich von einer gemeinsamen präglazialen Ahnform herleiten, ganz zwanglos auf dieser Grundlage einer qualitativ und quantitativ unterschiedlichen Biotypenselektion verstehen lassen, und dies um so mehr, als eine vorwiegend genotypisch bedingte ökologische Mannigfaltigkeit wohl der Normalfall sein dürfte.

In den bisherigen Erörterungen wurde der postglaziale Invasionsraum stets stillschweigend mit dem durch das Abschmelzen der Gletscher freiwerdenden Leerraum gleichgesetzt. Eine solche Gleichsetzung ist aber keineswegs

in allen Fällen berechtigt. Zwar besteht bei Formen des gleichen ökologischen Großraumes keine große Wahrscheinlichkeit eines Eindringens in nicht schon glazial besiedelte Refugialräume gleicher ökologischer Wertigkeit: eine solche wird, wenn überhaupt, immer nur in recht geringer Ausdehnung beobachtet und ist kaum jemals schon so weit vorgeschritten, daß die Zuordnung einer Form zu einem bestimmten Refugialraum dadurch fraglich werden könnte. Eine rezente Durchmischung der Faunen benachbarter, gleichwertiger Refugialräume ist aber keineswegs undenkbar; die Tatsache jedoch, daß wir sie bisher nirgends beobachten können, spricht sehr dafür, daß solch ein Faunenausgleich nur in sehr viel größeren Zeiträumen erfolgen kann, als dafür bisher zur Verfügung standen. Der Grund für diese so unterschiedliche Wanderungsgeschwindigkeit der Organismen in besiedeltem Gebiet und in Leerräumen besteht wohl darin, daß zwischen Arten mit gleichen oder ähnlichen ökologischen Ansprüchen eine recht intensive Konkurrenz besteht (wie sie im Pflanzenreich besonders deutlich wird), die in so dicht besiedelten Gebieten wie es die Refugien sind, das Vordringen gebietsfremder Elemente zumindestens außerordentlich stark erschwert.

Eine weit stärkere Überfremdung ehemaliger Refugialgebiete läßt sich indessen immer dann beobachten, wenn der ökologische Charakter eines Gebiets in postglazialer Zeit stärkeren Wandlungen unterworfen war, wenn also — wie sich das in der südöstlichen Mediterraneis und auch in weiten Teilen Ostasiens beobachten läßt — beispielsweise ein ursprüngliches Waldland mehr und mehr Steppencharakter annimmt. In diesem Fall erfolgt eine schnelle und durch ökologische Konkurrenz nur wenig gehemmte Invasion typischer Steppenarten. Das mediterrane Gebiet muß daher, wenigstens in seinen südöstlichen Teilen, zwar als glaziales Refugium des Arboreals, daneben aber als postglaziales Invasionsgebiet des Eremials gewertet werden. Die Komplikation, die sich auf diese Weise bei der Charakterisierung eines bestimmten Gebiets ergibt, läßt sich leicht dadurch lösen, daß man der jeweiligen Charakterisierung eines Gebiets eine Zeitbestimmung hinzufügt.

Da dieser Prozeß eines kontinuierlichen Vordringens von Steppenformen in das Mittelmeerbecken offenbar noch ganz am Anfang steht, und die mediterranen Gebiete zudem sehr verschieden stark versteppt sind, zeigen manche südlichen Gebiete dieses ehemaligen Waldrefugiums eine mehr oder weniger ausgesprochene Mischfauna arborealer und eremischer Elemente, wie dies v. a. in Syrien, Palästina und Ägypten zum Ausdruck kommt; jedoch läuft dieser Vorgang ganz offensichtlich auf eine allmähliche Verdrängung der Waldelemente hinaus, die beispielsweise schon jetzt in der Cyrenaika in einem allseitig von der Steppe umgebenen Gebiet einen ausgesprochen relikttären Charakter haben. Ebenso muß ein postglazialer Vorstoß arborealer Formen nach Norden nicht unter allen Umständen eine wirkliche Arealvergrößerung mit sich bringen, da gleichzeitig im Süden sehr wohl ehemaliges Refugialgebiet verloren gehen kann, so daß man in solchen Fällen fast besser von einer Arealverlagerung spricht. In einzelnen Fällen kann eine solche Arealverlagerung dazu führen, daß schließlich das rezente Areal ganz in den postglazialen Invasionsraum verlegt wird, eine solche Entwicklung zeigt beispielsweise der größte Teil der Tundrenfauna, die heute ganz oder doch nahe-

zu ausschließlich Gebiete bewohnt, die während der Vereisungsperioden jeglichem tierischen und pflanzlichen Leben verschlossen waren.

Nach diesen allgemeinen Erörterungen über die Probleme der postglazialen Arealausweitungen der Organismen verbliebe noch die speziellere Frage der Beteiligung der einzelnen Refugialfaunen an diesem Vorgang zu beantworten, eine Frage, die jedoch ihre Beantwortung erst im speziellen (3.) Teil finden soll.

## II. Die evolutionistischen Voraussetzungen.

Wenn von der Entstehung der Lepidopterenfauna eines bestimmten Gebietes die Rede ist, so ist notwendige Voraussetzung für eine solche Erörterung, daß auch die Faktoren besprochen werden, die einer solchen Entstehung zugrunde liegen. Nun darf man aber mit größter Sicherheit annehmen, daß sich die Genesis der Arten und Formen, die eine solche Fauna ausmachen, nach den gleichen Gesetzen vollzogen hat, die nach den neueren Erkenntnissen der genetischen und evolutionistischen Forschung ganz allgemein für die Umwandlung der Organismen Gültigkeit haben. Versucht man sich an Hand der einschlägigen faunistischen Literatur einen Überblick zu verschaffen, so kann man sich aber leider des Eindrucks nicht erwehren, daß diese Probleme nur allzu oft absichtlich beiseite geschoben werden. Es soll daher im Folgenden versucht werden, eine kurze und keineswegs Vollständigkeit erstrebende Skizze des Evolutionsvorgangs zu geben, wie sie sich aus den Forschungen der letzten Jahrzehnte ergibt.

Wie bei jedem biologischen Vorgang kann man nun auch bei der Evolution eine grundlegende Unterscheidung treffen in die Substanz, die die Grundlage für eine jede Entwicklung abgibt, und in die Kraft oder die Kräfte, die einen solchen Vorgang bewirken. Im Falle der Evolution ist die einzig bekannte Grundsubstanz durch die Gesamtheit der erblichen Variabilitätserscheinungen der Organismen gegeben. Kräfte, die an diesem heterogenen Material in bestimmter Weise angreifen und die so eine mehr oder weniger gerichtete und vielfach auch divergente Weiterentwicklung ermöglichen, sind hauptsächlich deren drei am Werke: 1. die Selektion, 2. die Elimination und 3. die Isolation. Ob neben diesen drei hauptsächlichsten Evolutionsfaktoren auch noch andere Kräfte wirksam sind, kann zur Zeit noch nicht mit Sicherheit entschieden werden; sicher ist aber, daß — wenn solche tatsächlich existieren sollten — ihnen wohl keine allgemeine Bedeutung zukommt, und daß die drei bekannten Faktoren zum grundsätzlichen Verständnis des Evolutionsvorgangs vollständig ausreichen.

### 1. Die Variabilität.

Variabilität ist innerhalb der Organismenwelt eine allgemein verbreitete Erscheinung. Diese Allgemeingültigkeit verliert auch dadurch nichts von ihrer Bedeutung, daß die Variabilität selbst — sowohl im Hinblick auf eine Art, wie auf ein Merkmal — in sich wiederum variabel ist, und einmal in sehr engen, ein anderes Mal in sehr weiten Grenzen schwanken kann. Ein völliges Fehlen von Variabilität scheint dagegen im Organismenreich noch nicht beobachtet worden zu sein und ist auch nach unseren bisherigen Erfahrungen

kaum zu erwarten. Diese mit einer so erstaunlichen Einheitlichkeit über die gesamte Lebewelt verbreitete Erscheinung bot nun schon frühzeitig eine Möglichkeit zum Verständnis von Entwicklungsvorgängen, und sie war auch eine der Hauptgrundlagen, auf die sich schon Darwin bei der Aufstellung seiner bekannten Lehre stützen konnte.

Lange Zeit war die Wissenschaft genötigt, die Variabilitäterscheinungen als etwas Gegebenes hinzunehmen, ohne dem tieferen Grund derselben näherkommen zu können. Dieser Zustand änderte sich erst in dem Augenblick, als um die Jahrhundertwende mit der Wiederentdeckung der Mendel'schen Regeln der Grundstein zu einer exakten Vererbungswissenschaft gelegt wurde, durch die zum ersten Mal ein tieferer Einblick in das Wesen der erblichen Mannigfaltigkeit ermöglicht wurde. Seit dieser Zeit hat die genetische Forschung in schnellem Fortschreiten eine Fülle von Tatsachen erarbeitet, die grundlegend für das Verständnis der Variabilitäterscheinungen und damit auch für das Evolutionsgeschehen selbst sind.

Zunächst zeigt es sich, daß die Variabilität keineswegs eine einheitliche Erscheinung ist, sondern daß unter allen Umständen zwei verschiedene Gruppen von Varianten scharf auseinandergehalten werden müssen. Bei jeder beobachteten Merkmalsänderung muß klar unterschieden werden, ob es sich um eine erbliche (genotypisch bedingte) oder eine nichterbliche (modifikative, phänotypische) Erscheinung handelt. Alle Angaben über angebliche Übergänge zwischen diesen beiden Variationsformen haben sich als nicht stichhaltig erwiesen, so daß eine absolut klare Unterscheidungsmöglichkeit gegeben ist. Eine Entscheidung über die Alternative „erblich“ oder „nichterblich“ kann jedoch in jedem Falle nur durch das Experiment gefällt werden. Aus der Art des Merkmals oder der Intensität seines Auftretens dürfen dagegen keinesfalls Schlüsse gezogen werden, ebensowenig wie das Auftreten kontinuierlicher sog. „Übergangsformen“ etwa als ein Beweis für die modifikative Bedingtheit eines Merkmals gewertet werden darf. So sind z. B. die oft sehr scharf und deutlich ausgeprägten Saisondimorphismen mancher Schmetterlinge — ich erinnere nur an *Araschnia levana* und deren Sommerform *prosa* sowie an die Regen- und Trockenzeitformen von *Eurema*, *Precis*, *Hestina* u. a. — völlig eindeutige Modifikationen. Andererseits stellen, um nur ein Beispiel zu nennen, die bekannten melanistischen Formen der Nonne, bei welcher sich mühelos eine Übergangsreihe von der hellen Nominatform bis zu den schwärzesten Melanismen konstruieren läßt, wie Goldschmidt (1921) zeigen konnte, einwandfrei das Ergebnis von 2—3 mendelnden Genen dar. Es ist daher ein müßiges Beginnen, ohne vorherige experimentelle Prüfung Betrachtungen über das Zustandekommen bestimmter Varianten anzustellen. Zwar lassen sich mit einer gewissen Aussicht auf Wahrscheinlichkeit Analogieschlüsse treffen. Man kann also z. B. beim Auffinden einer gelben Variante einer *Anthrocera*-Art mit ziemlicher Gewißheit voraussagen, daß es sich hier — analog zu den in dieser Gattung bereits analysierten Fällen — um ein erblich bedingtes Merkmal handeln wird. Mehr als einen mehr oder weniger großen Wahrscheinlichkeitswert haben solche Aussagen indessen nicht, denn es ist durchaus nicht ausgeschlossen, daß — um bei dem Beispiel zu bleiben — bei *Anthrocera* außer den bekannten, durch einen rezessiven Erbfaktor bedingten gelben Formen noch ebensolche modi-

fiktiv bedingte auftreten können. Bei genetisch gut untersuchten Objekten sind solche Fälle bereits verschiedentlich bekannt geworden. Derartige keineswegs seltene „Nachahmungen“ eines erblich bedingten Typus durch die Einwirkung von Außenbedingungen sind unter der Bezeichnung Phänokopien bekannt. Irgend ein direkter Zusammenhang zwischen den betreffenden Mutationen und Modifikationen darf allerdings aus einer solchen Tatsache nicht gefolgert werden; es handelt sich hier offenbar um reine Konvergenzerscheinungen.

Mit der Feststellung, daß — jedenfalls soweit nicht zuchttechnische Gründe dem entgegenstehen — grundsätzlich immer eine Scheidung von genotypischer und modifikativer Variabilität vorgenommen werden kann, ist natürlich eine gute Einteilungsgrundlage für die so überaus mannigfaltigen Erscheinungen der Variabilität gegeben. Auch in der entomologischen Literatur der letzten Zeit ist mehrfach versucht worden, eine solche Unterscheidung durchzuführen. Da indessen experimentelle Ergebnisse nur in den seltensten Fällen vorliegen, muß ein solcher Einteilungsversuch fürs erste i. a. durchaus hypothetisch bleiben. Ganz allgemein läßt sich zu dieser Frage jedoch sagen, daß die Bedeutung der durch Umwelteinflüsse ausgelösten Varianten immer wieder sehr viel zu hoch veranschlagt wird. In Analogie zu allen bisher genetisch gut untersuchten Insekten (v. a. *Drosophila*-Arten, *Epehestia kühniella*, *Sterrhia seriata*, *Galleria mellonella* u. a.) kann und muß vielmehr geschlossen werden, daß der größte Teil dessen, was die Systematik i. a. als „Aberrationen“ zu bezeichnen pflegt, auf erblichen Unterschieden beruht. Es muß daher auf jeden Fall als abwegig bezeichnet werden, wenn — wie dies gelegentlich geschieht — der größte Teil der Aberrationen kurzweg mit der Bezeichnung Modifikation belegt werden, da hierdurch das völlig falsche Bild einer mehr oder weniger generellen Umweltbedingtheit der Aberrationen hervorgerufen wird.

Für das Evolutionsgeschehen sind allein die genotypisch bedingten Varianten von Bedeutung, da sie, und nur sie, auf die Nachkommenschaft übertragen werden können. Modifikationen werden demgegenüber immer nur eine Bedeutung für das Individuum selbst haben.

Die gesamte erbliche Variabilität der Organismen aber ist das Ergebnis von Mutationsvorgängen. Unter dem Begriff der Mutation sind dabei plötzliche und richtungslose Änderungen des Erbguts zu verstehen, die sich i. a. auch rein äußerlich in Form bestimmter Merkmalsänderungen manifestieren, und die in ihrem genetischen Verhalten zumeist den Mendelregeln unterworfen sind. Sie können sowohl spontan als auch nach Anwendung bestimmter Agentien im Experiment auftreten. Eingehende Untersuchungen haben gezeigt, daß es verschiedene Formen der Mutation gibt: zunächst echte Genmutationen, bei welchen nur ein einzelnes Gen, offenbar in seiner chemischen oder physikalischen Struktur, verändert wird; dieser Art der Abänderung kommt zweifellos die weiteste und grundlegendste Bedeutung zu. Daneben treten Chromosomenmutationen auf, bei welchen Umkombinationen im normalen Chromosomenbestand stattfinden. Im äußeren Effekt sind diese meist nicht von Faktormutationen zu unterscheiden, doch läßt sich die Umkonstruktion des Chromosomenbestandes in geeigneten Fällen im mikroskopischen Bild nachweisen. Unter dem Mikro-

skop stets erkennbar sind die Genommutationen, da bei ihnen ganze Chromosomen oder Chromosomensätze vermehrt (oder auch vermindert) sind. Diese Mutationsform ist i. a. mit bestimmten charakteristischen Habitusänderungen verbunden; im Tierreich spielt sie nur eine untergeordnete Rolle; in der Evolution der Pflanzenwelt hat sie demgegenüber eine weit größere Bedeutung erlangt. Nach unseren bisherigen Kenntnissen nahezu völlig auf das Pflanzenreich beschränkt sind die spärlichen z. Zt. nachgewiesenen Fälle von Plasma- und Plastidenmutationen, obwohl erstere sicherlich auch im Tierreich vorkommen dürften. Das Charakteristikum der letztgenannten Mutanten ist, daß sie, da es sich bei ihnen ja nicht um Änderungen an chromosomalen Strukturen handelt, anderen Gesetzen als den Mendelschen Regeln gehorchen. In welcher Weise das Auftreten dieser plasmatischen Erbänderungen erfolgt, ist z. Zt. noch völlig unbekannt, da regelrechte Mutationsvorgänge dieser Art bisher noch nicht beobachtet wurden.

Genmutationen (im weitesten Sinne) lassen sich im Experiment ohne Schwierigkeiten erzeugen. Das bekannteste Mittel zu deren Auslösung sind kurzwellige, v. a. Röntgen-Strahlen. Daneben kann aber noch eine ganze Reihe weiterer Außenfaktoren zur Entstehung von Mutationen beitragen; extreme Temperaturen, Einwirkung von Chemikalien und Hunger sind unter diesen wohl z. Zt. die bekanntesten. Ebenso kann durch die Einwirkung bestimmter Gene die Mutationshäufigkeit unter Umständen deutlich heraufgesetzt werden, wie dies u. a. für das Florida-high-mutation-rate-Gen bei *Drosophila* bekannt wurde. Für das Zustandekommen der unter normalen Bedingungen auftretenden „spontanen“ Mutationen sind, wie wir heute wissen, überschwellige intramolekulare Temperaturschwankungen verantwortlich zu machen. Darüber hinaus können auch noch andere Gesetzmäßigkeiten des Mutationsvorgangs weitgehend geklärt werden. So zeigt sich, daß die Häufigkeit des Auftretens von Mutationen, die Mutationsrate, schon unter normalen Bedingungen für jedes Gen einen ganz bestimmten Wert hat. Wird die Mutationsrate auf experimentellem Wege gesteigert, so ergibt sich ein zu Reizdauer und -quantität durchaus proportionales Verhalten; demgegenüber ist ein erkennbarer Einfluß der Reizqualität nicht feststellbar. Die absoluten Werte der spontanen Mutationsraten liegen nun allerdings zumeist recht tief; sie schwanken zwischen 0,001 und 0,00001% für einzelne Gene und 1 bis 10% für die Gesamtmutationsrate eines Organismus. Unter normalen Bedingungen scheinen exogene Faktoren die Mutationsraten nicht zu beeinflussen, da die normale Schwankungsbreite der Umweltbedingungen dafür nicht ausreicht. Die Mutationsrate der Organismen ist also unter „Normalbedingungen“ weitgehend umweltstabil.

Wesentlich für evolutorische Erwägungen ist ferner die absolute Richtungslosigkeit der Mutationen, d. h. die Tatsache, daß sich keine erkennbare Beziehung zwischen der Auslösung derselben und deren spezifische Wirkungsweise erkennen läßt. Die zuvor erwähnten, durch bestimmte exogene Agentien ausgelösten Mutanten sprechen — das sei ausdrücklich betont — in keiner Weise gegen diese Feststellung, denn bei solchen Experimenten läßt sich die Mutationsrate immer nur quantitativ, niemals aber qualitativ verschieben. Das Auftreten gerichteter Mutationen wurde zwar gelegentlich gemeldet, doch bedürfen diese Angaben dringend einer Bestätigung, die

trotz wiederholter Versuche in dieser Richtung bisher noch in keinem Fall erreicht werden konnte; in diesem Zusammenhang sind v. a. auch die Experimente *Harrisons* an *Selenia* zu nennen. Sollte sich eine derartige Erscheinung aber tatsächlich exakt nachweisen lassen — wofür allerdings im Augenblick nicht allzuviel spricht — so dürfte ihr dennoch bei ihrer offensichtlichen Seltenheit keine umfassendere evolutive Bedeutung zukommen.

Nun sind allerdings gegen die Vorstellung, daß die gesamte erbliche Variabilität der Lebewesen lediglich das Ergebnis von Mutationsvorgängen sei, von den verschiedensten Seiten Einwände erhoben worden, von denen hier wenigstens die wichtigsten kurz erörtert werden müssen. So ist zunächst v. a. bestritten worden, daß Mutanten in wilden Populationen so zahlreich vertreten seien, daß sie eine evolutorische Bedeutung erlangen können; weiterhin wurde behauptet, daß durch Mutationen lediglich pathologische oder doch nur unwesentliche Änderungen zustande kämen, und daß dieselben deswegen für die Phylogenese bedeutungslos seien; schließlich wurde seitens der Neolamarckisten immer wieder die Behauptung aufgestellt, die Mutationen seien nicht die einzige Möglichkeit einer Erbänderung, sondern daneben könnten auch Modifikationen bei genügend langer Einwirkung des auslösenden Agens, also über zahlreiche Generationen hinweg, durch „somatische Induktion“ erblich werden. Zu diesen drei Einwänden sei im Folgenden kurz Stellung genommen.

Was zunächst die Häufigkeit von Mutationen in wilden Populationen anbetrifft, so ist diese in den letzten Jahren Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen. Besonders durch die Arbeiten von *Timoféeff-Ressovsky*, *Tschetwerikoff* u. a., sowie einiger anderer amerikanischer und russischer Autoren konnte nachgewiesen werden, daß die erbliche Mannigfaltigkeit wilder Stämme eine oft erstaunlich große ist. Das äußere, oft sehr einheitliche Bild, welches die freilebenden Populationen vielfach bieten, ist keineswegs auch ein Maßstab für deren erbliche Einheitlichkeit. Es zeigt sich immer wieder, daß auch in solchen äußerlich sehr homogenen Populationen fast stets ein relativ hoher Prozentsatz von rezessiven Faktoren im heterozygoten Zustande „mitgeschleppt“ wird, von denen aber immer nur ein geringfügiger Bruchteil in einer Generation manifest wird. Im großen und ganzen handelt es sich dabei um die gleichen Mutationen, wie sie auch aus den Mutationsexperimenten bekannt wurden. Es hat sich weiterhin gezeigt, daß verschiedene Populationen vielfach sehr auffallende Unterschiede in der quantitativen und qualitativen Zusammensetzung ihres Allelbestandes erkennen lassen, und daß auch in der gleichen Population jahresweise sehr große Schwankungen in der Allelhäufigkeit auftreten können. Diese Untersuchungen sind hauptsächlich an den für diese Zwecke besonders geeigneten *Drosophila*-Arten durchgeführt worden; stichprobenartige Nachprüfung dieser Ergebnisse an anderen Organismen hat aber gezeigt, daß hier die Verhältnisse nicht wesentlich anders — manchmal sogar noch bedeutend günstiger — liegen. Es darf danach als erwiesen betrachtet werden, daß Mutationen unter Freilandbedingungen ebenso häufig auftreten wie in unbehandelten Laboratoriumsstämmen, und ebenso, daß ein qualitativer Unterschied zwischen beiden Gruppen nicht besteht.

Ähnlich liegen die Dinge, wenn man sich daran macht, die Mutationen auf ihre qualitative Auswirkung zu prüfen. Grundsätzlich kann gesagt werden,

daß durch eine Mutation die Ausprägung eines jeden Merkmals verändert werden kann; mutative Änderungen können demnach sowohl morphologischen wie physiologischen Charakter zeigen. Auf das betroffene Merkmal bezogen, kann ihre Ausprägung „stark“ oder „schwach“ sein, was dazu geführt hat, Groß- und Kleinmutationen zu unterscheiden. Eine solche Unterscheidung erscheint indessen keineswegs exakt, da sie einfach auf der menschlichen Unzulänglichkeit beruht, bestimmte morphologisch schwer zu beurteilende Änderungen einwandfrei zu erfassen. Grundsätzlich sind also alle diese Mutationen gleichwertig; im phänotypischen Bild allerdings lassen sich die verschiedensten Stufen der Wirksamkeit einer mutativen Änderung erkennen, von kaum merklichen Abänderungen unbedeutender Art bis zu tiefgreifenden Umbildungen des Gesamtorganismus.

Die vielfach gehörte Behauptung, Mutanten seien pathologische Gebilde und daher für die Evolution unbrauchbar, ist in dieser Form schon deshalb unhaltbar, weil es überhaupt keinen festen Maßstab dafür gibt, was eigentlich als pathologisch zu bezeichnen wäre und was nicht. Wenn beispielsweise im Experiment eine flügellose *Drosophila* auftritt, so werden viele nicht zögern, dieses Merkmal als pathologisch abzutun, obwohl in gar keiner Weise einzusehen ist, warum Flügellosigkeit bei *Drosophila* „pathologisch“, bei den Weibchen von *Orgyia* und *Erannis* aber „normal“ sein soll. Legt man für eine solche Unterscheidung den Normaltyp der jetzigen Arten zugrunde, so wäre konsequenterweise jede weitere Evolution „pathologisch“. Nimmt man aber das funktionelle bzw. das selektive Prinzip, so stößt man sogleich auf die Schwierigkeit, daß sich der funktionelle oder selektive Wert einer erblichen Änderung ganz unterschiedlich verhalten kann, je nachdem unter welchen Außenbedingungen und in Kombination mit welchem Gesamtgenotyp man eine solche Prüfung vornimmt. So wäre also z. B. die ungeflügelte *Drosophila* unter den jetzigen Normalbedingungen sicherlich eine negativ zu bewertende Form; brächte man sie dagegen in ein Höhlen-Biotop, so dürfte sie sicherlich der Normalform zumindestens gleichwertig sein. Unter diesen Umständen scheint es wenig sinnvoll, den Begriff des Pathologischen in diesem Zusammenhang überhaupt zu verwenden. Es verbleibt lediglich die durchaus unbestrittene Tatsache, daß sich sehr viele Mutationen als weniger lebensfähig erweisen als ihre Ausgangsformen. Auch diese Erscheinung spricht indessen nur bei oberflächlicher Beurteilung der Dinge gegen eine stammesgeschichtliche Bedeutung der Mutationen in ihrer Gesamtheit. Zunächst gibt es neben solchen vitalitätssenkenden Mutationen eine ganze Reihe anderer, die gleiche, ja sogar höhere Vitalitätswerte als die Ausgangsform bedingen, deren evolutive Bedeutung also wohl außer Frage stehen dürfte; allerdings sind sie bei weitem in der Minderzahl. Bei dem verbleibenden Rest muß aber berücksichtigt werden, daß die merkmalsmäßige Ausprägung eines Gens, die ja auch in Vitalität und Fertilität zum Ausdruck kommt, kein autonomer Vorgang ist, sondern in weitestem Maße von dem restlichen Genbestand und von den Umweltbedingungen abhängig ist. Die „normalen“ Allele eines Organismus werden also — rein selektiv bedingt — i. a. diejenigen sein, die sich unter den gegebenen genomatischen und Milieubedingungen als die günstigsten erwiesen haben. Sobald diese „normalen“ Bedingungen sich dagegen irgendwie ändern, kann sich auch der Anpassungswert einzelner Allele be-

deutend verändern. Es ist dies keineswegs eine Annahme ad hoc, sondern das gesicherte Ergebnis zahlreicher Experimente. Es konnte bereits mehrfach gezeigt werden, daß bestimmte Mutanten, die normalerweise eine gegenüber der Standardform gesenkte Vitalität erkennen lassen, wesentlich andere Verhältnisse zeigen, wenn sie unter veränderte Umweltsbedingungen gebracht werden. Ebenso konnte in einigen Fällen durch Kombination zweier Mutationen, die jede für sich deutlich gesenkte Vitalität bedingen, wesentlich verbesserte Vitalitätswerte erzielt werden. Ein schönes Beispiel hierfür liefert die Pyralide *Ephestia kühniella*: Kühn fand hier zwei rezessive Mutationen der Augenfarbe (a: rotäugig und t: transparentäugig); das Gen a senkt im homozygoten Zustand die Lebensfähigkeit beträchtlich (um etwa 7%), seine vitalitätsschädigende Wirkung wird jedoch, wenn man es mit dem Faktor t kombiniert, wieder vollständig aufgehoben.

Unter Berücksichtigung dieser Tatsachen erscheint es auf keinen Fall gerechtfertigt, die Mutationen in Bausch und Bogen als „pathologisch“ abzutun. Bei einem gewissen Prozentsatz derselben mag dies sicherlich zutreffen, der verbleibende große Rest reicht aber vollständig aus, um die Bedeutung der Mutationen für den Evolutionsvorgang zu sichern.

Ebenso unzutreffend ist die Behauptung, Mutationsvorgänge blieben auf unbedeutende Charaktere beschränkt, könnten also höchstens zur Bildung von untergeordneten systematischen Kategorien führen. Auch hier ist natürlich der Begriff „unbedeutend“ durchaus subjektiv und daher streng genommen unbrauchbar, zumal auch gar nicht ersichtlich ist, ob er taxonomisch oder funktionell zu verstehen ist. Aber ganz abgesehen hiervon, müssen Merkmalsänderungen, die zunächst taxonomisch oder funktionell bedeutungslos erscheinen, dies durchaus nicht auch in phylogenetischer Hinsicht sein. Auch darf nicht vergessen werden, daß äußerlich zunächst sehr unscheinbare Änderungen unter Umständen Indikatoren für sehr viel tiefer greifende physiologische Vorgänge sein können. Aber selbst wenn man von all diesen Dingen ganz absieht, muß trotzdem festgestellt werden, daß bereits eine ansehnliche Zahl von Mutationen bekannt geworden ist, die auch in ihrem äußerlichen Effekt ohne jeden Zweifel eine wesentliche, d. h. eine taxonomische oder funktionell bedeutsame Merkmalsänderung bedingen. Wenn z. B. durch Mutationsvorgänge bei *Drosophila* das Flügelgäader, die Flügelgestalt, die Borstenzahl und -stellung stark verändert wird, so läßt sich wohl kaum bestreiten, daß wir es hier mit einer Änderung taxonomisch höchst bedeutsamer Merkmale zu tun haben; ebensowenig kann man bezweifeln, daß Flügelreduktion, Augenverlust oder veränderte Pigmentbildung funktionelle Bedeutung haben. Und wenn schließlich bei *Drosophila* Mutanten gefunden wurden, deren Halteren zu einem zweiten Flügelpaar oder deren Antennen und Palpen zu Beinen umgeformt sind, so erscheint es geradezu absurd, angesichts dieser tiefgreifenden Änderungen noch weiter von der Bedeutungslosigkeit der Mutationen zu sprechen. Freilich läßt sich hier einwerfen, eine *Drosophila* ohne Augen und Flügel, mit 8 Beinen oder 4 Flügeln, sei eben immer noch eine, wenn auch sehr abnorme *Drosophila*; es sei also auch damit noch nichts stammesgeschichtlich Neues geschaffen. Dieser Einwand ist jedoch wenig sinnvoll, denn wer die stammesgeschichtliche Bedeutung des Mutationsvorgangs erst dann anerkennen will, wenn erwiesen wird, daß

durch eine einzige Mutation aus einer Art eine andere (etwa aus *Drosophila melanogaster* Dr. *funnebris*) entsteht, der beweist damit lediglich eine eklatante Unkenntnis in genetischen Dingen. Der außerordentliche komplexe Unterschied nämlich, der die Differenzierung zweier Arten bedingt, wird niemals durch einen einzigen Erbfaktor bedingt, kann also auch nicht durch eine einzige Mutation verändert werden; es ist vielmehr stets das Ergebnis einer nur allmählich möglichen Anreicherung zahlreicher, heterogener, mutanter Allele, durch die dann das stets in vieler Beziehung abweichende Bild zweier Arten realisiert wird.

Einer der besten Beweise für die tatsächliche phylogenetische Wirksamkeit der Mutationen wird schließlich durch die Tatsache erbracht, daß sich vielfach in der freien Natur, meist auf relativ beschränktem Raum, Sippenbildung auf Grund eines bestimmten mutierten Allels beobachten läßt. In solch einem Fall ist also ein mutativ verändertes Merkmal zum Charakteristikum der Gesamtheit oder der überwiegenden Mehrheit der Individuen einer Population geworden. Jedem aufmerksamen Naturbeobachter dürften im Laufe der Zeit solche Fälle bekannt geworden sein, nur wird solchen Beobachtungen leider meist zu wenig Bedeutung beigemessen, so daß in der Literatur nicht allzu viele Beispiele zu finden sind. Trotzdem zitiert bereits Timoféeff-Ressovsky eine Anzahl solcher Fälle bei Wirbeltieren und Coleopteren; Dobzhansky nannte einen weiteren recht charakteristischen Fall bei der nordamerikanischen *Anthocaris cethura*: die *f. deserta* dieser Art (eine Form, der die gelbe Färbung der Flügelspitze beim Weibchen fehlt) wird i. a. nur als seltene Aberration unter der Art gefunden. In einem einzigen Tal am Fuß der südkalifornischen Bergketten jedoch erreicht sie eine Häufigkeit von etwa 50%, so daß sie hier zu einem bestimmenden Charakteristikum der Population geworden ist. Ein besonders schönes Beispiel liefert auch die Gattung *Anthrocera*: Formen, bei denen die roten Zeichnungselemente durch gelbe ersetzt sind, treten bei den Arten dieser Gattung i. a. nur als seltene Ausnahmerecheinungen auf; die gelbe Färbung wird, zumindest bei einigen Arten, durch ein rezessives Gen bedingt (Bovey, Burgeff, Przegendza). Bei *A. angelicae* nun, bei der diese Mutante i. a. ebenso selten ist wie bei den anderen Arten, wurde nach Koch an einer engumrissenen Stelle des Verbreitungsgebiets, nämlich im Ternovaner Wald in Kärnten, die gelbe Form als die vorherrschende festgestellt; rote Exemplare treten nur recht selten (zu etwa 8%) auf. Hier hat also, und zwar lediglich auf Grund eines innerhalb einer Population weitgehend homozygot gewordenen mutanten Allels, eine Kleinrassenbildung stattgefunden, wie sie wohl eindrucksvoller nicht erwartet werden kann. Auch die weiter verbreiteten gelben Rassen anderer Arten (*A. transalpina*, *ephialtes*, *tamara*) dürften auf diese Weise entstanden sein. Es lassen sich in dieser Gattung also sehr instruktiv alle Konzentrationsstufen eines Allels von der seltenen Aberrativform über die Kleinrassen- bis zur Subspeciesbildung verfolgen. Es wäre im Interesse der Erweiterung unserer Kenntnisse über das Artbildungsgeschehen sehr zu begrüßen, wenn solche sicherlich auch sonst nicht allzu seltenen Fälle häufiger publiziert würden, wobei auch dem Nachweis der Erbllichkeit des betreffenden Merkmals nach Möglichkeit Beachtung zu schenken wäre. Die bedauerliche Neigung vieler Entomologen, die Variabilität in völlig unge-

rechtfertigter Weise ganz oder doch überwiegend durch Umwelteinwirkungen erklären zu wollen, hat leider zur Vernachlässigung oder zu durchaus abwegigen Erklärungen dieser wichtigen Erscheinung geführt.

Was schließlich die lamarckistische, oder richtiger neolamarckistische, Anschauung betrifft, die annimmt, daß Erbänderungen außer durch Mutation auch noch in der Weise entstehen könnten, daß ursprünglich umweltbedingte, zweckmäßige Modifikationen — wie etwa die Kräftigung eines Muskels auf Grund intensiver Betätigung — durch genügend lange Einwirkung des auslösenden Reizes über viele Generationen hinweg allmählich erblich werden könnten, so kann hierzu nur gesagt werden, daß ein solcher Vorgang zwar denkmöglich ist, daß er aber — obwohl es an geeigneten Experimenten wahrlich nicht gefehlt hat — noch in keinem einzigen Falle bewiesen oder auch nur wahrscheinlich gemacht werden konnte. Im Gegenteil, das gesamte umfangreiche, im Verlaufe eines halben Jahrhunderts zusammengetragene Material der Vererbungswissenschaft spricht ganz entschieden gegen eine solche Annahme. Unter diesen Umständen erscheint es in keiner Weise gerechtfertigt, die lamarckistische Lehre von der Umwandlung der Arten unter dem direkten formenden Einfluß der Umwelt noch länger zum Gegenstand einer wissenschaftlichen Diskussion zu machen. Hieran können auch noch so geistreiche Hypothesen nichts ändern, sondern nur völlig neuartige Versuchsergebnisse, deren Auffindung aber wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat. Wer also heute noch lamarckistische Gedankengänge, etwa unter der völlig willkürlichen Voraussetzung, daß für die „somatische Induktion“ experimentell nicht prüfbare, geologische Zeiträume nötig seien, vertritt, der mag dies tun. Er muß sich aber klar darüber sein, daß er damit grundlos einen unerwiesenen und methodologisch nicht faßbaren Faktor in die Diskussion einführt und damit den Boden der exakten Naturforschung verläßt.

Nach alledem darf wohl mit Recht gefolgert werden, daß die über das gesamte Organismenreich verbreitete Erscheinung der erblichen Variabilität ganz oder doch in ihrer weitaus überwiegenden Mehrheit das Ergebnis von Mutationsvorgängen ist. Die Mutabilität der Organismen ist also die hauptsächlichste, höchstwahrscheinlich sogar die ausschließliche Quelle des gesamten Evolutionsmaterials.

Trotz dieser überragenden Bedeutung der Mutabilität als materialliefernder Faktor fehlt ihr nahezu jeder *richtende* Einfluß auf das Evolutionsgeschehen. Man hat zwar von einem *Mutationsdruck* gesprochen und damit die Wirkung einer Summierung der sich ständig mit einer bestimmten Häufigkeit wiederholenden Mutationen und Rückmutationen eines Allels zum Ausdruck gebracht. Dieser Mutationsdruck ließe sich also am besten durch die Mutationsrate zum Ausdruck bringen, wenn man davon die jeweilige Rückmutationsrate abzieht. Evolutorische Bedeutung könnte dem Mutationsdruck jedoch nur dann zugesprochen werden, wenn er imstande wäre, die übrigen richtenden Faktoren zu übertreffen oder doch in ihrer Wirksamkeit merklich zu beeinflussen. Nach alledem, was wir heute über die spontanen Mutationsraten wissen — sie liegen sehr tief, etwa bei 0,0001 bis 0,00001% — ist eine solche Beeinflussung außerordentlich unwahrscheinlich, in kleinen bis mittelgroßen Fortpflanzungsgemeinschaften, wie sie ja in der Natur zu-

meist vorliegen, sogar so gut wie ausgeschlossen. Die Mutabilität hat also, trotz ihrer eminenten Bedeutung für die Statik des Entwicklungsgeschehens, keinerlei wesentliche Bedeutung für dessen Dynamik. Diese ist vielmehr von anderen Kräften abhängig, die im Folgenden besprochen werden sollen:

### 1. Selektion.

Die Bedeutung der Auslese oder Selektion ist seit D a r w i n's grundlegendem Werk der Gegenstand zahlloser Veröffentlichungen gewesen; über ihre tatsächliche Wirksamkeit dürften wohl kaum noch Zweifel aufkommen, wenn auch über das Ausmaß ihrer Bedeutung noch erhebliche Meinungsverschiedenheiten bestehen. Eine eingehende Besprechung dürfte sich daher erübrigen (eine erschöpfende Besprechung des ganzen Fragenkomplexes gibt Z i m m e r m a n n), doch sollen einige wichtige Teilfragen hier kurz erörtert werden.

Der Auslesewert eines Merkmals, bzw. derjenige eines bestimmten Allels, läßt sich am einfachsten durch den Selektionskoeffizienten zum Ausdruck bringen. Es ist dies die relative Wahrscheinlichkeit, mit der die Träger eines bestimmten mutierten Allels zur Befruchtung kommen, gemessen an der Befruchtungswahrscheinlichkeit der Träger des normalen, d. h. nicht mutierten, Standardallels unter den gleichen Umweltbedingungen.

Unter Berücksichtigung des Selektionskoeffizienten und unter Heranziehung mathematischer, also völlig eindeutiger Methoden, konnte gezeigt werden, daß schon relativ unbedeutende Selektionsvorteile geeignet sind, den sie bedingenden Allelen zur schnellen Vermehrung zu verhelfen. Eine hundertprozentige Anreicherung des mutierten Allels, und damit eine völlige Ausschaltung des ursprünglichen, benötigt — lediglich auf Grund von Selektionswirkungen — allerdings außerordentlich lange Zeiträume. Voraussetzung für das ungestörte Fortschreiten der Selektionswirkung ist außerdem ein Gleichbleiben der zugrunde liegenden Außenbedingungen (zu denen, vom Gen aus gesehen, auch der Restgenotypus zu zählen ist) und das Vorhandensein von nicht zu kleinen Populationen. Die experimentelle Prüfung des Selektionswertes bestimmter Allele, die allerdings nur in günstig gelagerten Fällen (z. B. *Drosophila*, *Ephestia*) durchgeführt werden kann, hat gezeigt, daß in sehr vielen, ja vielleicht sogar in den meisten Fällen, mit recht hohen Selektionskoeffizienten zu rechnen ist, wodurch die hohe Bedeutung der Auslesewirkung sinnfällig zum Ausdruck gebracht wird. Daß daneben auch ganz geringe Auslesewerte beobachtet werden konnten, entspricht der Erwartung und steht in keinem Widerspruch zu dieser Anschauung; im Evolutionsgeschehen werden solche kleinen Selektionsvorteile aber wohl keine sehr bedeutsame Rolle spielen, da ihre — theoretisch durchaus mögliche — Wirksamkeit i. a. wohl durch andere Evolutionsfaktoren weitgehend überlagert wird.

Von besonderem Interesse sind in diesem Zusammenhang Untersuchungen über die relative Vitalität und Fertilität bestimmter Allele und Allelkombinationen, die bereits schöne Ergebnisse gezeitigt haben, und von denen auch schon eine recht beträchtliche Anzahl vorliegt. Die in vielen Fällen einwandfrei festgestellte veränderte relative Vitalität oder Fertilität — eine Erscheinung, die ganz offensichtlich in keinem ursächlichen Zusammenhang mit dem

phänotypischen Effekt solcher Mutationen steht — stellt einen offenbar sehr häufigen, aber bis in die neueste Zeit fast völlig übersehenen Angriffspunkt für Selektionswirkungen dar. Hierdurch kommt man auch gleichzeitig zu einem besseren Verständnis lokaler Rassenbildungen, die vielfach ganz offensichtlich auf die Häufung eines oder einiger weniger bestimmter Gene zurückzuführen sind. Wenn, wie im Falle mancher Farbgene, ein Selektionswert des betreffenden Merkmals nicht ohne weiteres erkannt werden kann, so ist es sicherlich verfehlt, einen solchen nun deshalb sogleich in Abrede zu stellen oder zu dessen Begründung weitschweifige Spekulationen anzustellen; in solchen Fällen dürfte vielmehr eine vergleichende Untersuchung über den relativen Vitalitäts- bzw. Fertilitätsgrad der betreffenden Mutation unter verschiedenen Umweltbedingungen zu überraschenden Ergebnissen führen. Auf jeden Fall stellt diese Erscheinung aber ein sehr instruktives Beispiel dafür dar, in wie komplizierter und plastischer Weise Selektionswirkungen verlaufen können, und wie sehr man fehlgehen kann, wenn man in althergebrachter Weise bestrebt ist, den Selektionswert eines Gens nur nach seinen morphologischen, nicht aber nach seinen physiologischen Auswirkungen zu beurteilen.

Wie schon erwähnt, spielen Außenfaktoren im weitesten Sinne vielfach eine ausschlaggebende Rolle bei der definitiven Ausprägung eines Merkmals und damit auch bei der Festlegung des Selektionswertes. Das bedeutet also, daß Mutanten, die unter bestimmten Umweltbedingungen einen positiven Selektionswert besaßen, nach Abänderung bestimmter Außenfaktoren ein grundsätzlich anderes Verhalten zeigen können, und umgekehrt. In einem solchen Fall ist also das Vitalitätsoptimum einer solchen Mutante gegenüber demjenigen der Ausgangsform verschoben. Das Auftreten einer solchen Erscheinung muß aber notwendigerweise dazu führen, daß — wenn beide Umweltkonstellationen im Artareal realisiert sind — in den unterschiedlichen Gebieten das jeweils vitalere Allel durch Selektion stärker angereichert wird, ein Vorgang, der zwangsläufig zur Rassenbildung führt. Bei oberflächlicher Betrachtung der Dinge kann diese Erscheinung leicht den Eindruck einer direkten Umweltbedingtheit des betreffenden Merkmals hervorrufen, während doch in Wahrheit selektionsbedingte Allelanreicherung zugrunde liegt. So wurde und wird auch heute noch viel darüber diskutiert, welche Faktoren z. B. Melanismus „auslösen“, und es werden in diesem Zusammenhang immer wieder Kälte und Feuchtigkeit genannt. Die offensichtliche Häufung vieler melanotischer Formen in kühl-feuchten Gebieten (Gebirge, Moore, NW-Europa) ist denn auch eine nicht hinwegzuleugnende Tatsache; sie ist aber alles andere als ein Beweis dafür, daß Melanismus nun durch diese Faktoren direkt induziert würde. Im Gegenteil, die Grundlage für den erblichen Melanismus beruht auf einem reinen Mutationsvorgang, wie ein Erbvorsuch mit Leichtigkeit beweist; offensichtlich bewirkt aber das Allel, das sich rein äußerlich in der Anhäufung von schwarzem Pigment bemerkbar macht, außerdem noch eine physiologische Nebenwirkung, wodurch der relative Selektionswert dieser Mutation (jedenfalls bei vielen Organismen) unter kühl-feuchten Umweltbedingungen denjenigen des normalen Allels, dem er sonst unterlegen ist, übertrifft. Diese Annahme gewinnt noch sehr an Wahrscheinlichkeit, wenn man in Betracht zieht, daß es Kühn und

von Engelhardt vor kurzem zu zeigen gelang, daß das Vitalitätsoptimum einer melanotischen Mutante des Spanners *Sterrha seriata* deutlich in Richtung auf „kühl“ und „feucht“ verschoben ist. Es darf danach auch angenommen werden, daß — offenbar auf Grund ganz entsprechender Vorgänge — die Dinge bei zahlreichen Melanismen, die Häufigkeitszentren in kühl-feuchten Gebieten erkennen lassen, prinzipiell ebenso liegen, so daß sich das so heiß umstrittene Melanismusproblem auf diese Weise ganz zwanglos und ohne alle kühnen Hypothesen lösen läßt. Sicherlich wird dabei auch die starke Arealaufsplitterung in Gebieten mit gehäufte Industrie, auf die Reinig hinweist, dabei noch das ihre tun, um die Anreicherung solcher Mutanten zu beschleunigen. Ganz ähnlich liegen die Dinge offenbar bei einigen anderen Farbmутanten, die in gleicher Weise in bestimmten Gegenden oder Biotopen gehäuft erscheinen.

Von Bedeutung für unser Problem ist weiterhin, daß die Selektion nicht immer zur absoluten Vorherrschaft des einen und zur völligen Ausschaltung des anderen Allels führen muß. Es kann vielmehr gelegentlich der Fall eintreten, daß beide Allele in einem bestimmten Häufigkeitsverhältnis in der Population stabilisiert werden. Dieses zunächst befremdlich wirkende Verhalten erklärt sich aus der Tatsache, daß ein Allel erhebliche Unterschiede in seinem Vitalitätswert aufweisen kann, je nachdem, ob es im homo- oder im heterozygoten Zustand auftritt; werden diese Unterschiede so kraß, daß sich ein entgegengesetztes Verhalten im Vergleich mit der Standardform ergibt, so muß dies notwendigerweise zur Stabilisierung eines intermediären Häufigkeitsverhältnisses beider führen, wobei das tatsächliche prozentuale Verhältnis von den jeweiligen realen Vitalitätswerten beider abhängig sein wird. Ein solcher Fall wurde von L'Héritier und Teissier bei einer melanotischen Mutante von *Drosophila melanogaster* analysiert.

Eine prinzipiell ähnliche Erscheinung beobachtete Timoféeff-Ressovsky bei einer Mutante der Coccinellide *Adalia bipunctata*, die sich durch schwarze Grundfarbe mit roter Zeichnung vor der roten, schwarzgefleckten Normalform auszeichnet. Es zeigte sich, daß die im Frühjahr aus der Überwinterung hervorgehenden Käfer überwiegend der roten Form angehören; im Verlauf der nun folgenden Sommergeneration findet eine starke Anreicherung von schwarzen Formen statt, die im Herbst ihren Höhepunkt erreicht, bis eine erneute Überwinterung das Verhältnis wieder zugunsten der roten Formen korrigiert. Offensichtlich hat also hier der Faktor für schwarze Grundfarbe unter den sommerlichen, derjenige für rote Grundfarbe unter den Überwinterungsbedingungen erhöhten Auslesewert. Das Ergebnis dieses unterschiedlichen Verhaltens der beiden Allele ist gleichfalls eine Stabilisierung der Allelhäufigkeit bei einem mittleren Wert, der allerdings hier einem jahreszeitlichen stark schwankenden Rhythmus unterworfen ist, und dessen wirklicher Wert nur durch Berechnung der Durchschnittswerte eines Jahres zu ermitteln ist. Es liegt nahe, die Häufung bestimmter Lepidopteren-Aberrationen in der oder den Sommergenerationen (etwa der *helice*-Mutante von *Colias croceus*) die gleiche Erklärung zugrunde zu legen, und es wäre erwünscht, solche Fälle genetisch und variationsstatistisch zu überprüfen.

Es kann also abschließend festgestellt werden, daß die natürliche erbliche Variabilität der Organismen den Selektionswirkungen in ihrer Gesamtheit weitesten Spielraum gewährt, und daß diese Auslesewirkungen sich dabei oft auf ganz anderer Basis und sicherlich viel umfassender abspielen, als man dies nach einer oberflächlichen, rein morphologischen und sicherlich vielfach anthropomorph gefärbten Bewertung der Merkmale vielfach anzunehmen geneigt ist. Die hohe Bedeutung der Selektion für den Entwicklungsvorgang steht danach außer Frage, auch wenn sich im Einzelfall über die Intensität ihrer Wirksamkeit i. a. nur relativ wenig sagen läßt.

## 2. Elimination.

Wie schon eingangs erwähnt, ist jedoch die Selektion nicht der einzige Faktor, der richtend in das Evolutionsgeschehen eingreift. Als zweite Komponente muß die Elimination in Rechnung gestellt werden, eine evolutive Kraft, die erst weit später als die Selektion erkannt wurde und erkannt werden konnte, da zu ihrem Verständnis die Kenntnis vom Wesen der Vererbung notwendige Voraussetzung ist. Ihre Bedeutung ist indessen nicht geringer als die der Selektion. Beide Vorgänge — Selektion und Elimination — sind sich insofern gleich, als sie beide der Mutabilität entgegenwirken und somit zu einer Verminderung der durch den Mutationsvorgang laufend gesteigerten totalen potentiellen Variabilität einer Art führen. Die Art und Weise indessen, in welcher diese Variabilitätseinschränkung vor sich geht, ist bei beiden grundsätzlich verschieden. Während nämlich im Falle der Selektion die Anreicherung oder Reduzierung eines bestimmten Allels von seinem Auslesewert, d. h. seinem Selektionskoeffizienten, bedingt wird, also letztlich das Ergebnis eines mehr oder weniger komplizierten Zusammenspiels von Erbfaktoren mit der umgebenden Umwelt darstellt, ist bei der Elimination nur das blinde Spiel des Zufalls am Werke. Die Selektion verdankt ihre Wirkung also — zumindest teilweise — endogenen, die Elimination die ihre dagegen lediglich exogenen Faktoren. Unter dem Begriff der Elimination soll also jeglicher nichtselektive, rein zufallsmäßig bedingte Allelverlust verstanden werden.

Im einzelnen können die Eliminationsvorgänge recht verschiedenartig ablaufen. Zunächst können sie — im Sinne R e i n i g's — so zustande kommen, daß bei Abwanderung oder Isolierung bestimmter Populationen oder Individuengruppen, die natürlich bei weitem nicht den ganzen Allelbestand der Gesamtart in sich bergen können, der Allelbestand dieser vom Gesamtareal abgesplitterten Gruppen lediglich auf Grund ihrer geringeren Individuenzahl wesentlich reduziert wird. Eine Abtrennung bestimmter zahlenmäßig begrenzter Individuengruppen vom Gesamtareal hat, wenigstens primär, mit Anpassung nichts zu tun, und die hierdurch verursachte Alleldiminution ist daher eindeutig als Eliminationswirkung aufzufassen.

Prinzipiell die gleiche Erscheinung kann auch auf andere Weise zustande kommen. So gut wie alle Organismen erzeugen ja weit höhere Nachkommenschaftszahlen, als dies zur Erhaltung der Populationsgröße, d. h. der durchschnittlichen Anzahl der in einer Generation zur Fortpflanzung kommenden Individuen, vonnöten ist. Da die Populationsgröße sich aber im allgemeinen

im Verlauf der Generationsfolgen nicht wesentlich zu erhöhen pflegt, sondern nur in mehr oder weniger weiten Grenzen um einen bestimmten Durchschnittswert schwankt, so geht daraus hervor, daß in jeder Generation der gesamte Individuenüberschuß vor Erreichung der Fortpflanzungsfähigkeit wieder ausgeschaltet wird. Dies bedeutet also, daß schon bei solchen Organismen, die wie die Lepidopteren durchschnittlich nur mehrere 100 Nachkommen erzeugen, also noch keineswegs abnorm hohe Nachkommenszahlen aufweisen, über 99% aller Individuen von der Erzeugung der nächsten Generation ausgeschlossen werden. Die Reduzierung dieser stark überhöhten Nachkommenschaftszahlen geht nun aber keineswegs nur auf selektiver Grundlage vor sich, sondern rein zufallsmäßige Gegebenheiten spielen auch hier eine große Rolle. Es findet also hier neben der Selektion auch eine außerordentliche starke Elimination von Allelen statt, ein Vorgang, der besonders dann noch an Intensität wesentlich zunehmen wird, wenn anormal ungünstige Lebensbedingungen zur besonders starken Dezimierung einer Art führen.

Die Wirkung der Elimination besteht also — ganz allgemein gesagt — in einer rein zufallsmäßig bedingten Verschiebung der Allelhäufigkeit. Dieser Vorgang bleibt solange reversibel, als beide Allele in der Population erhalten bleiben. Verschwindet eines von ihnen endgültig, so ist — von Mutationsvorgängen abgesehen — ein irreversibler Zustand erreicht. Die Wirksamkeit der Elimination ist nun besonders hoch in zahlenmäßig kleinen Populationen, in denen bereits der Ausfall von relativ wenigen Trägern eines Allels zu starken Verschiebungen in der prozentualen Allelhäufigkeit führen kann. Hierin besteht ein wesentlicher Gegensatz zur Selektion, die ja ihre stärkste Wirksamkeit gerade in großen Populationen entfaltet.

Von besonderer Bedeutung ist die Elimination ferner für alle diejenigen Allele, die nur in sehr schwacher Konzentration in einer Population vorhanden sind. Die Wahrscheinlichkeit des Erhaltenbleibens solcher seltenen Allele ist bei starker Eliminationswirkung außerordentlich gering. Weitaus die größte Anzahl aller neuauftretenden Mutationen wird also, meist wohl bevor sie sich überhaupt manifestieren können, eliminativ wieder ausgeschaltet. Selektionswirkungen spielen daher in diesem Stadium noch eine sehr untergeordnete Rolle. Erst wenn der verbleibende Rest eine nennenswerte Konzentration erreicht hat, und die betreffenden Allele somit auch bei einem gewissen Prozentsatz der Individuen manifest werden, können Selektionswirkungen die Elimination überwiegen. Die Elimination entscheidet also v. a. im Anfangsstadium des Evolutionsvorgangs über das weitere Schicksal eines Allels; erst ein stark zufallsmäßig dezimiertes Mutantenmaterial wird, nachdem es das „Eliminationssieb“ passiert hat, der Selektion zur weiteren Verarbeitung zur Verfügung gestellt. Grundsätzlich die gleiche Wirkung übt die Elimination dann auch im Endstadium eines Evolutionsvorganges aus. Wie wir sahen, kann im Verlauf von Selektionswirkungen ein rezessives Allel mit negativem Selektionswert zwar wohl auf eine außerordentlich geringe Häufigkeit zurückgedrängt werden; seine endgültige Ausschaltung — und damit das absolute Reinerbigwerden einer Population für ein bestimmtes, selektiv günstiges Merkmal — erfolgt aber nur nach einer unwahrscheinlich langen Generationsfolge. Hier setzt jedoch wiederum die Eliminationswirkung ein, die nun in einer relativ kurzen Generationsfolge solche seltenen und selektiv an

einem erneuten Häufigerwerden verhinderten Allele endgültig aus der Population ausschaltet. Es ergibt sich hier also ein frappantes Ineinandergreifen von Selektions- und Isolationswirkungen mit dem Ziel der hundertprozentigen Anreicherung von Allelen mit positivem Selektionswert.

Selektion und Isolation wurden im Vorhergehenden im wesentlichen gesondert betrachtet. In der freien Natur dürfte eine scharfe Trennung beider indessen wohl kaum vorkommen. Beide sind hier stets neben, gegen und miteinander wirksam; nur kann die Bedeutung beider Faktoren in jedem einzelnen Fall, ja selbst in den verschiedenen Stadien ein und desselben Falles, stark gegeneinander verschoben sein; im Extremfall kann dies möglicherweise auch dazu führen, daß man berechtigt ist, praktisch von einer einseitigen Wirksamkeit eines der beiden Faktoren zu sprechen. Die Elimination dürfte dabei jedoch der umfassendere von beiden sein, der wohl in keinem Falle völlig unwirksam werden kann; jedoch sind auch selektive Wirkungen in der Natur sicherlich in weit höherem Maße am Werke als gemeinhin angenommen wird. Das gegenseitige Verhältnis beider aber ist abhängig vom Selektionswert der in Frage kommenden Allele, von der Populationsgröße und von der Konzentration, mit der das betreffende Allel in einer Population auftritt.

### 3. Isolation.

Die beiden soeben besprochenen Faktoren genügen an und für sich vollauf zum Verständnis des Evolutionsvorganges, solange dieser nicht zu einer Vermehrung der bestehenden systematischen Einheiten führt. Lediglich unter der Einwirkung von Elimination und Selektion kann sich also eine Individuengruppe, etwa eine kontinuierlich verbreitete Art, im Verlauf genügend langer Zeiträume durch Umkonstruktion ihres Allelbestandes allmählich zu einer neuen umwandeln; für den Formenreichtum der betreffenden systematischen Gruppe ist damit aber noch nichts gewonnen, denn die ursprüngliche Art ist ja nun völlig in eine andere aufgegangen und damit erloschen. Ein solcher Vorgang umfaßt nun aber, obwohl er sicherlich im phylogenetischen Geschehen nicht eben selten ist, keineswegs das gesamte Wesen dessen, was wir im allgemeinen unter dem Begriff der Phylogenie zusammenzufassen gewohnt sind, ganz abgesehen davon, daß die Annahme nur dieses einen Evolutionsvorganges zu ganz absurden evolutionistischen Vorstellungen führen würde. Einer der wesentlichsten Grundgedanken jeglicher phylogenetischen Theorie besteht ja seit jeher in der Annahme der monophyletischen Herkunft einer jeden natürlichen Verwandtschaftsgruppe. Eine solche Monophylie setzt aber notwendigerweise die kontinuierliche Aufspaltung einer ursprünglich einheitlichen Individuengruppe voraus. Zum Verständnis eines solchen divergent verlaufenden Entwicklungsvorganges aber reichen Selektion und Elimination nicht aus, da diese zwar die Allelhäufigkeit verschieben, niemals aber, für sich allein genommen, zur Bildung genetisch scharf geschiedener Gruppen führen können, ein Vorgang, den die innerhalb eines geschlossenen Verbreitungsareals bestehende potentielle Amphimixis von vornherein unterbinden muß. Zum Verständnis einer divergenten Evolution muß daher ein weiterer Faktor in Betracht gezogen werden, der imstande ist, der nivelierenden Wirkung der Amphimixis entgegenzuwirken und so eine fort-

laufende Sonderentwicklung zweier Teilgruppen einer ursprünglich einheitlichen Population zu gewährleisten; es ist leicht einzusehen, daß ein solcher Faktor nur in der Isolation beider Gruppen voneinander gegeben ist.

Solange also innerhalb einer geschlossenen Population grundsätzlich freie Paarungsmöglichkeiten zwischen allen Individuen besteht, ist jeder divergente Evolutionsvorgang von vornherein ausgeschlossen. Eine solche Individuen-Gruppe kann zwar eine große genetische Zusammensetzung aufweisen; sie kann auch ihre erbliche Struktur insgesamt im Verlaufe eines kontinuierlichen Evolutionsvorgangs verändern und so zu einer neuen Art oder Rasse werden, niemals aber kann sie zwei oder mehr gesonderte Formen aus sich hervorgehen lassen. Erst die Aufhebung der Amphimixis durch Isolationsvorgänge ändert das Bild von Grund auf; sie schafft durch die Aufspaltung einer ursprünglich einheitlichen Fortpflanzungsgemeinschaft nicht nur die notwendige Voraussetzung für eine divergente Entwicklung, sondern sie führt — genügend lange Dauer der Isolation vorausgesetzt — fast unausweichlich zu einer merkmalsmäßigen und damit auch taxonomischen Divergenz der beiden isolierten Gruppen.

Im einzelnen können nun solche Isolationsmechanismen sehr verschiedener Natur sein; untersucht man sie aber näher, so zeigt es sich, daß man zwei ihrem Wesen nach sehr verschiedene Gruppen unterscheiden kann, denen zudem auch eine unterschiedliche evolutorische Bedeutung zukommt; diese lassen sich ihrerseits wieder in eine Reihe von Untergruppen gliedern. Die nachstehende kurzgefaßte Übersicht veranschaulicht diese Verhältnisse besser als es viele Worte vermögen:

- |   |  |
|---|--|
| A) Mechanische (exogene) Isolation.     | Isolation auf Grund von auf den Organismus einwirkenden Außenfaktoren.   |
| I. Geographische Isolation.             | Die Isolation wird durch räumliche Trennung der Individuengruppen bewirkt.   |
| II. Zeitliche Isolation.                | Trennung von Populationen mit mehrjähriger Entwicklungsdauer infolge Auftretens der Geschlechtsformen in verschiedenen Jahren.   |
| B) Physiologische (endogene) Isolation. | Isolation wird ganz oder zum überwiegenden Teil durch endogene, d. h. in den betreffenden Individuen selbst liegenden Faktoren bewirkt.  |
| I. Genetische Isolation (s. str.)       | Durch Mutationsvorgänge irgendwelcher Art ist die Vitalität oder Fertilität des Bastards beider Formen derart herabgesetzt, daß eine Kreuzbefruchtung beider praktisch bedeutungslos bleibt. |
| 1. Isolation durch Bastardsterilität.   | Die Bastardnachkommenschaft ist lebensfähig, aber steril.  |
| 2. Isolation durch Bastardletalität.    | Die Bastarde gehen auf irgendeinem Entwicklungsstadium vor dem Erreichen der Geschlechtsreife zugrunde.  |

## II. Sexuelle Isolation.

1. Sexualmechanische Isolation. Bastardierung wird unter normalen Verhältnissen durch sexualphysiologische oder sexualpsychologische Unterschiede der beiden Gruppen verhindert. Wechselseitige Befruchtung wird durch abweichend gebaute Geschlechtsorgane, die eine erfolgreiche Begattung nicht zulassen, verhindert.
2. Sexualphysiologische Isolation. Die Spermien gelangen nicht zu den Eiern oder können keine Befruchtung vollziehen.
3. Sexualpsychologische Isolation. Kreuzbefruchtung findet nicht statt, weil die sexuelle Affinität zwischen den Geschlechtern beider Formen fehlt. Im Einzelnen kann dies durch verschiedene Geschlechtsduftstoffe, verschiedene optische Erkennungszeichen u. a. bewirkt werden.

## III. Ökologische Isolation.

1. Standortsisolation. Kreuzbefruchtung wird durch ökologische Besonderheiten beider Formen verhindert. Infolge unterschiedlicher Biotopansprüche bewohnen beide Formen unterschiedliche Gebiete des gemeinsamen Verbreitungsareals und lassen so eine sekundäre räumliche Trennung erkennen.
2. Jahreszeitliche Isolation. Wechselseitige Befruchtung wird durch das jahreszeitlich verschiedene Auftreten der Geschlechtsformen verhindert.

Die Gruppierung der Isolationsmechanismen in exogene und endogene Faktoren erscheint von großer Wichtigkeit für die klare Erkenntnis von deren Bedeutung für das Evolutionsgeschehen. Grundsätzlich wurde diese Trennung schon von Dobzhansky (geographische und physiologische Isolation) und von Timoféeff-Ressovsky (geographisch-mechanische und physiologische Isolation) vorgenommen, doch erscheint mir begriffsmäßig eine Trennung exogen-endogen charakteristischer das Wesentliche herauszuheben, nämlich die Umweltbedingtheit der einen und die letztlich genetische Bedingtheit der anderen Gruppe.

In ähnlicher Weise nun wie die beiden Evolutionsmechanismen Selektion und Isolation sich in ihrer Wirksamkeit vielfach ergänzen, um zu einem einheitlichen Ergebnis zu führen, finden wir entsprechende Beziehungen zwischen den exogenen und endogenen Isolationsfaktoren.

Der erste Schritt zu einer divergenten Entwicklung dürfte wohl im Tierreich so gut wie immer durch einen exogenen Isolationsvorgang angebahnt werden. Nur er ist hier imstande, getrennte Fortpflanzungsgemeinschaften zu schaffen, in welchen nun im Verlauf der weiteren Generationsfolgen Selektion und Elimination notwendigerweise zu einer divergenten Entwicklung führen müssen. Endogene Faktoren können dagegen so gut wie niemals zur Bildung isolierter Fortpflanzungsgemeinschaften (und auf solche kommt es

hier allein an) führen; der Grund dafür liegt in der letztlich stets genetischen Bedingtheit dieser endogenen Faktoren. Ganz gleich also, ob das betreffende isolierende Merkmal seine Entstehung einer einzelnen Mutation oder einer mehr oder weniger komplizierten Genkombination verdankt, immer wird es innerhalb der Population in einer zahlenmäßig so außerordentlich geringen Konzentration auftreten, daß die Wahrscheinlichkeit einer sexuellen Vereinigung zweier solcher Individuen so außerordentlich gering ist, daß praktisch kaum jemals mit deren Verwirklichung zu rechnen ist. Aber selbst dann, wenn eine solche gelegentlich einmal eintreten sollte, so müßte einem solchen Merkmal, das ja gleichzeitig eine außerordentlich herabgesetzte Befruchtungswahrscheinlichkeit hervorruft und das zudem in so geringer Konzentration vorhanden ist, ein derart negativer Selektionswert im Rahmen der Gesamtpopulation zugesprochen werden, daß es mit Sicherheit durch Selektions- und Eliminationswirkungen ausgemerzt werden wird. Es kann also mit Sicherheit angenommen werden, daß der endogen bedingten Isolation für die *Einleitung* eines divergenten Entwicklungsvorgangs keine nennenswerte Bedeutung zukommt. Da exogene Isolation i. a. nur durch rein räumliche Trennung von Populationsteilen, d. h. also durch geographische Disjunktion, realisiert werden kann, so muß der Bildung isolierter geographischer Rassen (Subspecies) eine außerordentlich hohe Bedeutung für das Evolutionsgeschehen zugesprochen werden. Eine jede isolierte Population muß danach als eine Art in statu nascendi aufgefaßt werden; ob sie sich dann späterhin auch wirklich zu einer solchen entwickelt, hängt — soweit sie überhaupt erhalten bleibt — dann eigentlich nur von der Dauer ihrer Isolation ab, wobei deren realer Wert allerdings im Einzelfalle nach den jeweils gegebenen genischen und Umweltbedingungen in recht weiten Grenzen schwanken kann.

Diese Feststellung der hohen Bedeutung der geographischen Isolation für das Evolutionsgeschehen bedeutet indes keineswegs, daß nun etwa die physiologischen Isolationsfaktoren bedeutungslos oder auch nur weniger wichtig für den Artbildungsvorgang in seiner Gesamtheit seien. Sie sind für das Zustandekommen einer divergenten Artentwicklung (wenn wir eine Art als eine potentielle Fortpflanzungsgemeinschaft definieren wollen, deren Angehörige unter natürlichen Bedingungen mit Vertretern aller anderen Arten keine unbegrenzte Fertilität mehr zeigen) vielmehr ebenso unerlässlich, nur ist der Zeitpunkt ihres Wirkens ein verschiedener. Während nämlich die exogene Isolation für die *Einleitung* eines divergenten Entwicklungsvorgangs unumgänglich ist, ist es die endogene Isolation für dessen *Vollendung*, d. h. für die endgültige Ausbildung zweier getrennter Arten. Wenn nämlich nach Aufhören der räumlichen Isolation eine erneute Berührung der beiden disjunkten Gruppen stattfindet, so ergeben sich zwischen beiden zwei verschiedene Reaktionsmöglichkeiten: die Individuen beider Gruppen können sich sexuell zueinander ebenso verhalten wie zu Tieren der eigenen Gruppe, oder aber sie können im Verlauf der getrennten Entwicklung irgendeinen der obengenannten endogenen Isolationsmechanismen entwickelt haben, der nun eine unbegrenzte fertile Vermischung beider Formen verhindert. Nur im letzteren Fall ist die divergente Entwicklung wirklich in ein irreversibles Stadium eingetreten, die Trennung beider Gruppen also endgültig; im anderen Fall dagegen wird als notwendige Folge der erhalten gebliebenen Amphimixis-

möglichkeit bei Fortfall der räumlichen Trennung infolge Kreuzung beider Formen eine allmähliche Nivellierung der bestehenden Unterschiede unausbleiblich sein. Wenn genügend lange Zeiträume zur Verfügung stehen, wird dies notwendigerweise wieder zu einer völligen genetischen Einheitlichkeit der so entstandenen Mischpopulation führen. Nur dann also, wenn es durch das Auftreten endogener Isolation zu einer irreversiblen Fixierung der zuvor angebahnten divergenten Entwicklung kommt, wird man von Artbildung sprechen können; im andern Falle handelt es sich dagegen lediglich um Rassen einer Art. Es kann also festgestellt werden, daß darüber, ob es überhaupt zu einer divergenten Entwicklung kommt, exogene, dagegen darüber, ob diese Entwicklung auch wirklich zur Artbildung führt, endogene Faktoren entscheiden.

Rassenbildung wird, wie schon erwähnt, dadurch eingeleitet, daß sich innerhalb einer Individuengruppe bestimmte Merkmale im Gegensatz zu den übrigen Gruppen anreichern; sobald dieser Vorgang genügend weit fortgeschritten ist, so daß er der betreffenden Gruppe seinen charakteristischen Stempel aufdrückt, ist die Rassenbildung vollzogen; da es sich dabei um einen durchaus kontinuierlich fortschreitenden Vorgang handelt, lassen sich natürlich allgemein gültige exakte Angaben über den genauen Zeitpunkt des Abschlusses einer Rassenbildung unmöglich machen, jedoch erscheint es sicherlich übertrieben, absolute, hundertprozentige Homozygotie der Rassenmerkmale zu fordern; eine Konzentration der charakteristischen Merkmale von etwa 80—90% dürfte zur eindeutigen Umreißung einer Rasse vollauf genügen. Das vereinzelte Auftreten von Individuen, die das Aussehen einer anderen Rasse zeigen, spricht also nicht gegen den Rassencharakter einer bestimmten geographischen Einheit. Solche abweichenden Exemplare sind vielmehr unter den meisten Rassen zu erwarten. In Anbetracht des großen evolutorischen Wertes der *Subspecies* erscheint es zweckmäßig, jede merkmalsmassige hinreichend differenzierte Rasse auch taxonomisch durch Verleihung eines Namens zu fixieren. Diese Bezeichnung ist unter allen Umständen von Bezeichnungen für Individualformen zu trennen; die Verwendung des gleichen Namens für Individualformen und Rassen führt lediglich zu einer heillosen Verwirrung der tatsächlichen Verhältnisse, weil auf diese Weise prinzipiell verschiedene Kategorien zu einem absolut heterogenen Ganzen verschmolzen werden.

Werden im Verlauf einer divergenten Rassenbildung Merkmale entwickelt, die zur endogen bedingten Isolierung beider Gruppen führen, so ist damit das Stadium der Art erreicht. Mit dieser Feststellung ist für die taxonomische Praxis nun zwar noch keine Patentlösung für die Unterscheidung von Arten und Rassen geschaffen, aber in sehr vielen Fällen wird so doch schon allein auf Grund von Verbreitungstatsachen eine reinliche Scheidung beider möglich sein. Immer dann nämlich, wenn merkmalsmäßig voneinander getrennte Individuengruppen (also nicht Individualformen) nebeneinander im gleichen Areal auftreten, wird man notwendigerweise von getrennten Arten sprechen müssen, da in einem solchen Falle die Bildung einer einheitlichen Mischpopulation auf die Dauer nur durch das Vorhandensein endogener Isolationsfaktoren erfolgreich verhindert werden kann. Besteht dagegen eine ausgesprochene Vikarianz in der Weise, daß die in Frage kommenden Formen sich

gebietsmäßig zwar ausschließen, insgesamt gesehen aber doch ein zusammenhängendes Areal bewohnen, so darf mit ebensolcher Sicherheit gefolgert werden, daß es sich hier um Rassen einer einzigen Art handelt, zumal wenn sich in den Grenzbezirken auch noch Übergangspopulationen feststellen lassen. Soweit sind die Dinge also eindeutig und klar. Schwierig gestaltet sich die Frage erst dann, wenn man es mit disjunkt verbreiteten Formen zu tun hat, deren Verbreitungsbezirke in keinem unmittelbaren räumlichen Zusammenhang stehen. Hier kann i. a. nur ein eingehender Vergleich der Merkmalsdivergenzen, möglichst unter Berücksichtigung der Verhältnisse bei nahverwandten, exakt prüfbar Arten zum Ziele führen, wobei man sich aber immer darüber im Klaren sein muß, daß ein solcher Entscheid stets mit subjektiven Mängeln behaftet bleibt und deshalb nur eine Notlösung darstellen kann; die Frage, ob Art, ob Rasse, ist also bei solchen disjunkt verbreiteten Formen nur mit einer gewissen, oft allerdings sehr hohen, Wahrscheinlichkeit entscheidbar. Auch das Kreuzungsexperiment kann hier nicht in allen Fällen weiterhelfen, da es zwar bei negativem Ergebnis die Artrechte beider Formen sicherstellt, im umgekehrten Fall aber keineswegs das Gegenteil beweist. Der Nachweis ungestörter Fertilität beider Formen kann nämlich nicht unbedingt als ein bündiger Beweis für die Artzusammengehörigkeit angesehen werden, da beispielsweise sexualpsychologische Isolationsmechanismen, die für eine Arttrennung unter natürlichen Bedingungen sicherlich vollkommen ausreichen, unter den stark veränderten Laboratoriumsbedingungen u. U. überwunden werden können, wie dies ja aus zahlreichen bereits vorliegenden Artkreuzungen einwandfrei hervorgeht. Diese Schwierigkeiten sind indessen rein technischer Art und bieten keine Handhabe dafür, von der Unmöglichkeit einer begrifflichen Trennung von Art und Rasse zu sprechen. Eine solche ist m. E. ohne weiteres möglich, auch dann, wenn sich in der praktischen Durchführung gelegentlich Schwierigkeiten ergeben.

#### *Zusammenfassung der evolutionistischen Ergebnisse.*

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß — soweit man die Dinge z. Zt. übersieht. — vier mehr oder weniger autonom verlaufende Grundfaktoren am Evolutionsgeschehen beteiligt sind: Einmal die erbliche Variabilität der Organismen, die ihre Entstehung Mutationsvorgängen und deren Rekombination verdankt, und die das Ausgangsmaterial für den Entwicklungsvorgang bereitstellt; sodann Selektion und Elimination als die formenden Kräfte, die an dieser Grundsubstanz angreifen und dem einzelnen Evolutionsvorgang eine bestimmte Richtung verleihen; beide wirken gegen, neben und miteinander und verhalten sich antagonistisch zur Mutabilität, d. h. ihre Wirksamkeit läuft auf eine ständige Herabsetzung der durch die Mutabilität laufend erhöhten totalen potentiellen Variabilität hinaus; beide unterscheiden sich voneinander grundsätzlich dadurch, daß die Elimination durchaus unabhängig, die Selektion dagegen in Abhängigkeit von der jeweiligen Genwirkung am Werke ist. Für jeden divergenten Entwicklungsprozeß sind außerdem noch Isolationsmechanismen unerläßlich. Das Zustandekommen jeder Divergenz wird primär durch exogene, d. h. so gut wie stets geographische, Isolation angebahnt; durch Hinzutreten endogener, d. h. im Erbgut des Or-

ganismus verankerten Isolationsmechanismen kann dann sekundär ein Irreversibelwerden der primär nur räumlich bedingten Entwicklungsdivergenz erreicht werden; damit ist die Stufe der Artbildung erreicht.

Diese vier Evolutionsfaktoren sind die einzigen, die bisher als tatsächlich wirksam erkannt werden konnten. Es läßt sich im Augenblick noch nicht mit Sicherheit übersehen, ob tatsächlich keine weiteren am Werke sind. Eines kann man aber wohl mit Sicherheit sagen, nämlich, daß sie für die Interpretation des Evolutionsvorgangs im ganzen genommen vollständig ausreichen, und daß die Existenz weiterer Faktoren für dessen Verständnis weder denknotwendig ist, noch eine große Wahrscheinlichkeit für sich hat<sup>o)</sup>.

Anschrift des Verfassers: Dozent Dr. Gustaf de Lattin, Siebeldingen/Pfalz, Forschungsinstitut für Rebenzüchtung, Abt. für Genetik.

<sup>o)</sup> Das Literaturverzeichnis für alle drei Teile wird dem Teil III angefügt.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Decheniana](#)

Jahr/Year: 1952

Band/Volume: [105-106](#)

Autor(en)/Author(s): Lattin Gustav de

Artikel/Article: [Zur Evolution der westpaläarktischen Lepidopterenfauna, Teil I und II - mit 5 Abbildungen : aus dem Forschungs-Institut für Rebenzüchtung Geilweilerhof, Abt. f. Genetik 115-164](#)