

N. GROSSER, M. GROSSER, Halle, und L. BUTTSTEDT, Roßla

## Melanismus bei Lepidopteren — adaptive Strategie?

**Summary** Melanism is a complex phenomenon, through which expressive forms, blackened specimens of different animal species, were realized different adaptive strategies in a variable environment. These melanism is genetically fixed or of modificative character. The advance of melanistic specimens based on visual selective predation, fitness advance (physiological advances), heterozygote advance and other reasons. The time of first occurrence of melanistic individuals in a species is important for geographic distribution and fixation in different populations. Changes in conditioning and promoting factors can lead to changes in degree of melanisation of those populations.

**Резюме** Меланизм, это комплексное явление с которым видные формы, черные особе различных видов животных, связаны реализацией адаптивных стратегиях под влиянием окружающей среды. Меланизм генетический фиксирован или только модификативное явление. Селективная польза основывается на визуальной селективной предации, повышенной кондиции (т. е. физиологической пользе), выгоде гетероциготов и других причинах. Старость возникновения меланизма важна для географического распространения и фиксаций в различных популяциях. Смены факторов окружающей среды основываются изменением в размере меланизма исследованных популяциях.

Genetischer Polymorphismus ist durch das Auftreten unterschiedlicher Morphen innerhalb einer Art charakterisiert und stellt eine der wichtigsten Adaptationsstrategien lebender Organismen dar. Er sichert unter wechselnden Umweltbedingungen ein hohe Überlebensrate der Art. So besitzen differierende Morphen hinsichtlich anatomischer, physiologischer, verhaltensbiologischer, morphologischer und anderer Eigenschaften verschieden hohe Adaptationsfähigkeit an bestimmte Umweltfaktoren. Daraus ergeben sich entsprechende Verteilungsmuster dieser Morphen innerhalb des Artareals, innerhalb bestimmter Populationen und bezüglich der Besiedlung vorhandener ökologischer Nischen. Ihr Anteil innerhalb einer Population wird durch physiologische Fitneß, Reproduktionsvermögen, Ausbreitungspotential, Crypsis, Selektionsvorteil u. a. bestimmt.

Eine seit Mitte des vorigen Jahrhunderts auffällige Erscheinung ist die starke Zunahme melanistischer Morphen polymorpher Lepidopterenarten parallel mit dem Prozeß der sich stürmisch entwickelnden Industrialisierung in großen Teilen der Welt und den in der Folge die Umwelt belastenden industriellen Abprodukten. Diese Erscheinung wird etwa seit der Jahrhundertwende als Industriemelanismus bezeichnet (HASEBROEK 1914). Das Anwachsen der Artenzahl von Lepidopteren, die Me-

lanismen aufweisen (bis 1970 sind im Gebiet der DDR und der BRD mehr als 100 Arten registriert worden — CLEVE 1970), läßt einen direkten Zusammenhang zwischen industrieller Entwicklung und Zunahme melanistischer Lepidopteren vermuten. Gegen diese Annahme wurden mehrfach Vorbehalte geäußert (CLEVE 1970, GROSSER 1979, HASEBROEK 1914, URBACH 1972, WEST 1977). URBACH (1972) führt an, daß in vielen Gegenden mit geringer Umweltbelastung ebenfalls Melanismen auftreten (s. ebenso WEST 1977). Dabei ist zu berücksichtigen, daß Luftverschmutzungen, die als Hauptursache des Industriemelanismus angegeben werden (SO<sub>2</sub>, Staubgehalt u. a.), nicht nur in der Nähe von Industriegebieten und Großstädten in hohen Konzentrationen auftreten, sondern auch noch weiträumiger registriert werden.

Auf andere Ursachen weist nach CLEVE (1970) und HASEBROEK (1914) die seit langem bekannte Häufung von Melanismen in Gebirgsgegenden (etwa 130 Arten von Lepidopteren in Mitteleuropa) und im Küstenbereich (um 100 Lepidopterenarten) hin. Als Beispiele mögen die melanistischen Formen von *Parasemia plantaginis* L. dienen, die lokal in verschiedenen Gebirgsgegenden auftreten, dominant vererbt werden, aber mit Vitalitätsverlust verbunden sind, der die Ausbreitung auf andere Gebiete verhindert. Ähnliche Erscheinungen

treten bei *Lasiocampa quercus* L. auf, hier liegt einer der wenigen rezessiv vererbten Melanismen vor. Zu den extremen „Küsten“- oder marinen Formen des Melanismus gehört die f. *zatima* der Art *Spilarctia lubricipeda* L., die nur auf der Nordseeinsel Helgoland vorkommt. Bekannt ist die Häufung melanistischer Formen in Moorgebieten, wobei abiotische Faktoren, insbesondere Feuchteverhältnisse, eine Rolle spielen. Im Vordergrund dürften hier neben genetisch fixierten Melanismen besonders modifikativ beeinflusste Formen (höhere Luftfeuchte fördert die Melanineinlagerung in die Flügelanlagen während des Puppenstadiums) stehen. Beobachtungen aus dem Hamburger Gebiet liegen an den Arten *Apatele leporina* L., *Apatele euphorbiae* SCHIFF., *Apamea crenata* HUFN. und *Mythimna straminea* TR. vor (HASEBROEK 1914).

Darüber hinaus sollen an den Arealgrenzen einer Art verstärkt melanistische Falter auftreten (HASEBROEK 1914). Andere Ursachen für die Entstehung verdunkelter Formen einer Art werden in erhöhter Wärmezustrahlung, Stoffwechselstörungen oder Entwicklungshemmung gesehen. Die experimentelle Stützung dieser Befunde erscheint jedoch in vielen Fällen nicht ausreichend. Eine in Zuchten vielfach belegte Erscheinung ist die Form des Inzuchtmelanismus (z. B. bei *Lymantria dispar* L. und *Arctia caja* L.). Hinzu kommt in diesen Laborpopulationen ein allgemeiner Fitneßverlust.

Die Beobachtung von URBAHN (1972), daß keine Veränderung der Melanismushäufigkeit bei den Tagfaltergattungen *Melitaea* (s. l.), *Argynnis* (s. l.), *Lycæna* (s. l.) und *Pieris* (s. l.) stattgefunden hat, läßt die Schlußfolgerung zu, daß Melanismus hier keine kryptische Funktion aufweist, wie das für Vertreter der Heteroceren vielfach nachgewiesen ist (BISHOP & COOK 1975, CLARK & SHEPPARD 1966, KETTLEWELL 1965, KETTLEWELL & CONN 1977, LEES 1975, MIKKOLA 1979, SARGENT 1966, 1968, 1969, STEWARD 1976). Vielmehr spielt die Färbung der Oberseite der Flügel keine entscheidende Rolle für Predation während der Ruhephase der Arten, da Rhopaloceren die Flügel über dem Körper zusammenklappen und die Unterseite der Hinterflügel sichtbar ist. Letztere besitzt entweder grundsätzlich somatolytische Zeichnungselemente oder aber auffällige Augenzeichnungen u. a. bunte Markierungen, die einen abschreckenden Effekt auf Feinde haben, noch dazu, wenn diese Markierungen plötzlich ruckartig bewegt werden.

Für die meisten melanistischen Lepidopterenarten ist eine dominante Vererbung des Merkmals Melanismus nachgewiesen, die über ein einzelnes Allelenpaar eines Gens, aber auch über multiple Allelie sowie über Polygenie realisiert werden kann.

Der Birkenspanner *Biston betularia* L., dessen melanistische Form *carbonaria* seit 1848 registriert wird, zeigt eine abgestufte Melanisierung (Übergangsformenkomplex *insularia*), die über drei Allele am *carbonaria*-Locus ausgeprägt wird. Der Grad der Heterozygotie bestimmt die Stufe der Ausfärbung. Die Form *carbonaria* ist dominant über die Komplexform *insularia*, diese über die Form *typica* (hell) (LEES 1968, LEES & CREED 1977, STEWARD 1977).

Bei der Geometridenart *Phigalia pilosaria* HBN. (*pedaria* F.) wird die dominante melanistische Form *monacharia* (seit 1865 beobachtet) durch ein einfaches Allelenpaar festgelegt (LEES 1974). Gleiches trifft zu für die seit 1838 aus Frankreich bekannte melanistische Form *dormoyella* von *Diurnea fagella* und den bereits über 200 Jahre alten Melanismus bei *Allophyes oxyacanthae* L. (f. *capucina*) (STEWARD 1976, 1977). Multiple Allelie bei der Vererbung von Melanismus wie bei *Biston betularia* ist ferner sehr wahrscheinlich bei *Oligia strigilis* L. (MIKKOLA 1980), polygene Vererbung bei *Lymantria monacha* L., bei der zudem eine Kopplung des einen Faktorenpaares an das männliche Geschlecht nachgewiesen wurde (JAHN & HOLZSCHUH 1970) (melanistische Formen seit 1785 bekannt).

Für weitere Arten (*Polia nebulosa* HUFN., *Biston betularia cognataria*, *Oligia latruncula* SCHIFF., *Lycia hirtaria* CL., *Odontopera bidentata* CL., *Dasychira pudibunda* L., *Colocasia coryli* L., *Alcis repandata* L., *Biston strataria* HUFN., *Phigalia titea*, *Calliclystis rectangulata* L., *Apamea monoglypha* HUFN. und *Tethea or* SCHIFF.) ist die genetische Fixierung des Melanismus experimentell nachgewiesen bzw. durch zahlreiche Einzelergebnisse belegt (BISHOP & COOK 1975, CLEVE 1970, KETTLEWELL 1965, MIKKOLA 1975, SARGENT 1969, WEST 1977). Damit ist jedoch keine Aussage getroffen über die Häufung melanistischer Formen und deren Ursachen.

Einer der wesentlichsten Evolutionsfaktoren ist die Mutation, die Ursache in bestimmten Merkmalen abweichender Morphen einer Art sein kann. Viele dieser durch Veränderung genetischen Materials entstandenen Formen

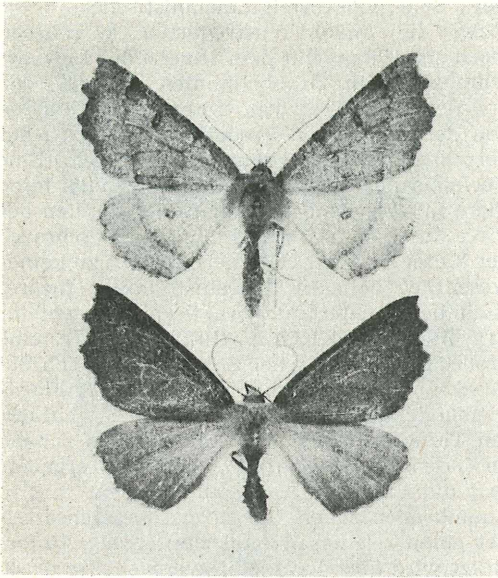


Abb. 1: *Odontopera bidentata* CL.  
 oberes Tier: ♂ Nordhausen, 22. 5. 1971,  
 leg. N. GROSSER, 4,3 cm  
 unteres Tier: ♂ Netzkater/Harz, 3. 6. 1979,  
 leg. N. GROSSER, 4,1 cm

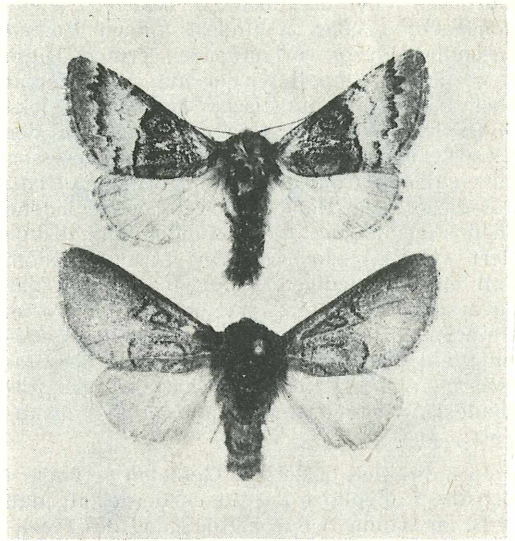


Abb. 3: *Colocasia coryli* L.  
 oberes Tier: ♂ Netzkater/Harz, 5. 6. 1979,  
 leg. N. GROSSER, 3,3 cm  
 unteres Tier: ♂ Netzkater/Harz, 9. 6. 1980,  
 leg. N. GROSSER, 3,4 cm

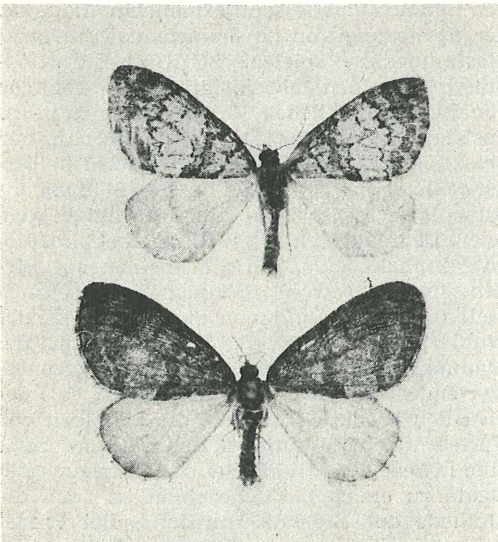


Abb. 2: *Hydrionena impluviata* SCHIFF.  
 oberes Tier: ♂ Ostufer Müritz, Faule Ort, 10. 6. 1978,  
 leg. N. GROSSER, 2,6 cm  
 unteres Tier: ♂ Netzkater/Harz, 3. 6. 1979,  
 leg. N. GROSSER, 2,8 cm



Abb. 4: *Dasychira pudibunda* L.  
 oberes Tier: ♂ Leutratal/Jena, 16. 6. 1973,  
 leg. N. GROSSER, 4,3 cm  
 unteres Tier: ♂ Netzkater/Harz, 5. 6. 1976,  
 leg. N. GROSSER, 4,4 cm

(darunter auch Melanismen) besitzen Selektionsnachteil oder zumindest keinen Vorteil gegenüber bisher vorhandenen Formen. Diese sterben sehr schnell wieder aus. Zunehmend aber müssen melanistische Morphen Selektionsvorteil in der Auseinandersetzung mit der Umwelt in den letzten 150 Jahren besessen haben, da eine Häufung dieser Formen auftritt. Für diesen Selektionsvorteil sind verschiedene begünstigende Faktoren gefunden und diskutiert worden, jedoch existiert nicht in jedem Fall eine befriedigende Begründung für das bevorzugte Auftreten einer bestimmten Form. Unter den Bedingungen der Umweltveränderung und der zunehmenden Belastung der Biosphäre in den letzten 150 Jahren werden folgende Faktoren (oftmals im Komplex) diskutiert:

1. In industriell belasteten Gebieten verändern sich die Ruheplätze der Arten dergestalt, daß (z. B. an Bäumen) durch Rückgang des Flechtenbewuchses und Staubauflagerung eine Veränderung der Farbe und Struktur erfolgt, so daß die auftretende *Crypsis* melanistischer Formen unter den veränderten Bedingungen einen Vorteil gegenüber Predation durch Vögel ergibt (selektive visuelle Predation);
2. physiologische Vorteile gegenüber der typischen Form;
3. höhere Fertilität melanistischer Weibchen (z. B. *Lymantria monacha*);
4. unter bestimmten Bedingungen treten Vorteile der Heterozygoten auf (*Diurnea fagella*, *Biston betularia*);
5. klimatische Differenzen zwischen urbanem Bereich und Umland (*Allophyes oxyacanthae*);
6. Predation durch Fledermäuse und Insekten (nicht visuell);
7. Rolle der Zuwanderung als eine Ursache für die Ausprägung des Polymorphismus bestimmter Populationen einer Art.

Das meist diskutierte Phänomen ist dabei der Zusammenhang zwischen industriellen Emissionen und einem Selektionsvorteil durch geringere visuelle Predation gut an die veränderten Ruheplatzverhältnisse angepaßter melanistischer Formen (sogenannter Industriemelanismus). Für die Form *carbonaria* der Art *Biston betularia* wurde der Selektionsvorteil durch CLARKE & SHEPPARD (1960) auf 15 Prozent in Abhängigkeit vom Untergrund geschätzt. Zum Nachweis der Theorie des Selektionsvorteils dunkler *Biston betularia* wurden an Stämmen unterschiedlicher Färbung und Beschaffenheit im Freiland tote Falter der Art exponiert und die Predation ausgewertet.

Der Selektionsvorteil melanistischer Tiere (bzw. die Melanismusfrequenz) korrelieren meist signifikant mit dem Niveau der Luftverschmutzung in Großbritannien, Mitteleuropa und den USA. Trotzdem traten Abweichungen von den erwarteten Predationsraten bzw. der berechneten Melanismusfrequenz auf. Eine Verfeinerung der Methode (Aussetzen der toten Tiere in natürlicher Ruhehaltung, Abtöten der Tiere durch Gefrierschock, um den Geschmack der Falter nicht zu verändern) führte zu keiner wesentlich höheren Übereinstimmung theoretisch berechneter und praktisch beobachteter Ergebnisse. MIKKOLA (1979) befragte eine große Anzahl finnischer Entomologen nach Beobachtungen von ruhenden *Biston betularia*, niemand hatte jemals (außer frischgeschlüpften Tieren) die Art an Baumstämmen ruhend gefunden. Weitere Untersuchungen ergaben, daß die Falter auf kleinen Zweigen in den Baumkronen ruhen, die Körperlängsachse bildet einen rechten Winkel zum Zweig. Unterstützt wird dies durch Käfigversuche, in deren Verlauf die Falter im Käfig immer oben saßen. Dadurch ergeben sich neue Aspekte für die Fragen der Predation, da es sich bei beiden Ruheplatzvarianten um unterschiedliche Strata handelt, deren Predatorenspektrum sicher verschieden ist. Nimmt man an, daß lokale Unterschiede im Ruheplatzwahlverhalten von *Biston betularia* auftreten, so mag auch der Stamm von Bäumen und dessen Färbung eine Rolle bei der Festlegung von zu erwartenden Melanismusfrequenzen spielen. SCHUMMER (1976) fand in einzelnen Jahren starke Abweichungen von durchschnittlichen Melanismusraten in Industriegebieten der DDR und stellte u. a. den Selektionsvorteil der Form *carbonaria* in Birkengebieten in Frage, da ja die Stämme als Ruheplätze fast bis auf die Erde hinab weiß seien. Dem läßt sich mit WHITTLE et al. (1976) entgegenhalten, daß im allgemeinen auf Birkenstämmen sowohl melanistische als auch helle Falter der Art immer die Möglichkeit der Wahl zwischen hellen und dunklen Stellen des Stammes besitzen. Bei der Erörterung zu erwartender Melanismusfrequenzen im Fall der visuellen Predation ist auch die Fähigkeit von Vertebraten zu diskutieren, durch Lernprozesse eine höhere Effektivität bei der Erlangung der Beute zu erzielen. Zu beachten ist auch die Methode der Ergebnisermittlung. Bei Predationsversuchen mit ausgesetzten Faltern ergeben sich andere Fehlerquellen als bei der Ermittlung von Melanismusfrequenzen durch Lichtfang, wo Fledermauspredation hinzukommt und das Anflugergebnis beträchtlich



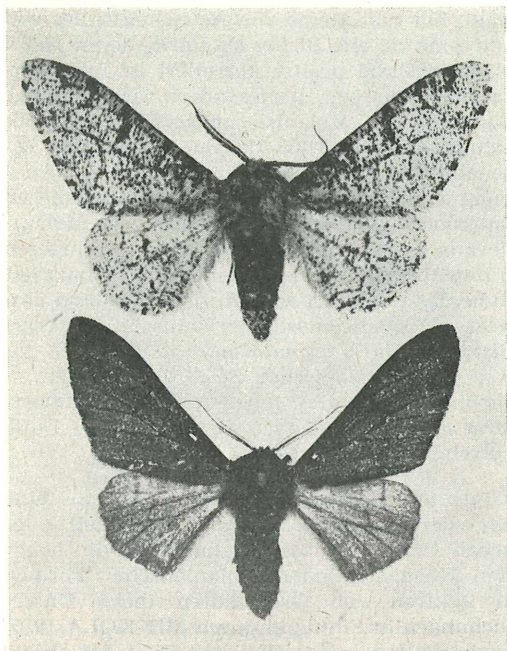


Abb. 5: *Biston betularia* L.  
oberes Tier: ♂ Ostufer Müritz, Faule Ort, 10. 7. 1976,  
leg. N. GROSSER, 4,8 cm  
unteres Tier: ♂ Umg. Lieskau, Muschelkalk, 19. 5. 1983,  
leg. N. GROSSER, 4,0 cm

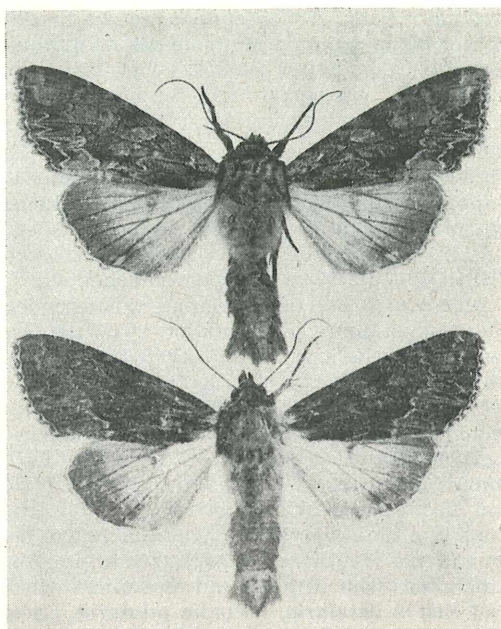


Abb. 6: *Apamea monoglypha* HUFN.  
oberes Tier: ♂ Nordhausen, 28. 7. 1971,  
leg. N. GROSSER, 4,9 cm  
unteres Tier: ♂ Nordhausen, 11. 8. 1969,  
leg. N. GROSSER, 4,8 cm

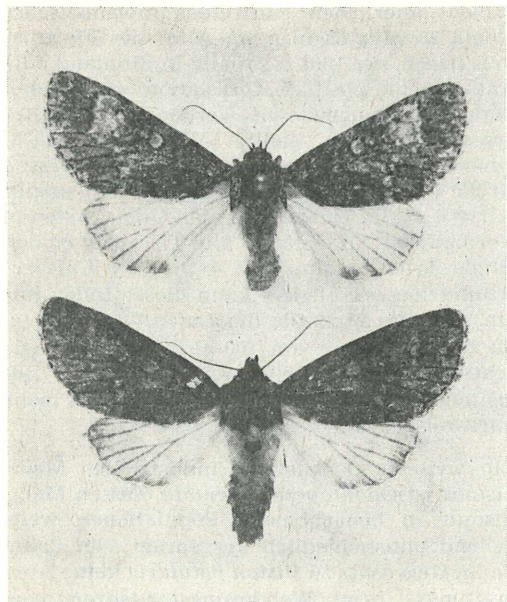


Abb. 7: *Apatele megacephala* SCHIFF.  
oberes Tier: ♂ Halle-Neustadt, 10. 7. 1976,  
unteres Tier: ♂ Kyffhäuser/Numburg, 8. 6. 1980,  
leg. N. GROSSER, 4,1 cm

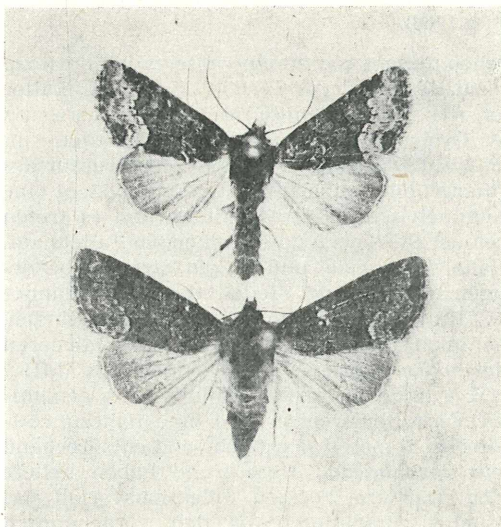


Abb. 8: *Oligia strigilis* L.  
oberes Tier: ♂ Nordhausen, 30. 6. 1971,  
leg. N. GROSSER, 2,3 cm  
unteres Tier: ♀ Kyffhäuser/Numburg, 5. 6. 1983,  
leg. N. GROSSER, 2,6 cm

verändern kann. Außerdem geht in das Ergebnis der letztgenannten Methode das Aktivitätsverhalten der Falter ein, das bei Wahlversuchen im obengenannten Sinn überhaupt keine Rolle spielt.

Keine oder nur eine untergeordnete Rolle ist der visuellen Predation bei solchen Arten wie *Odontopera bidentata* beizumessen, die keine exponierten Ruheplätze aufweisen, sondern sich in Spalten oder unter Laub verstecken (BISHOP et al. 1978). In Laborversuchen wurde ermittelt, daß bei bereits lange existierenden Melanismen eine Co-Adaptation zwischen Genen der Farbe und Genen der Untergrundwahl vor sich gegangen ist, so daß Unterschiede der aktiven Ruheplatzwahl zwischen den einzelnen Formen polymorpher Arten existieren (z. B. bei *Diurnea fagella*) (STEWART 1977). Junge Melanismen wie der von *Biston strataria* und *Tethea duplaris* L. weisen eine solche Kopplung im allgemeinen nicht auf. Arten, bei denen eine deutliche Ruheplatzwahl in Abhängigkeit vom Untergrund postuliert wird, sind *Biston betularia*, *Phigalia pilosaria*, *Lycia hirtaria*, *Odontopera bidentata* und *Brachionycha sphinx* HUFN. Die genetische Fixierung der Untergrundwahl bei polymorphen Arten ist u. a. dadurch belegt, daß bei im allgemeinen monomorphen Arten, unter denen zufällig melanistische Formen entstanden sind, diese die gleiche Untergrundwahl haben wie helle Formen (z. B. *Cosymbia pendulinaria*) (SARGENT 1966, 1968).

Neben diesem kommt ein weiteres Wahlprinzip hinzu, das die Crypsis erhöht: So suchen Falter der Art *Phigalia pilosaria* Ruhepositionen an der Grenze zwischen Licht und Schatten auf, die zusätzlich von der Oberflächenstruktur des Untergrundes abhängen. Dadurch entsteht eine asymmetrische Lichtverteilung, und es treten weniger Störungen des so ruhenden Falters auf. *Oligia latruncula* und *Oligia strigilis* bevorzugen vorstehende Stellen des Untergrundes als Ruheplatz (Flechtenbeläge auf Rinden, Stämmen, Steinen, Gras usw.) und realisieren dieses Verhalten über eine Menotaxis (MIKKOLA 1979). Durch Kombination der genannten Verhaltensweisen wird eine nahezu vollständige Somatolyse erreicht und entsprechend dem vorhandenen Untergrund haben hellere oder dunklere Formen Selektionsvorteil bei visueller Predation. Aus den vorgenannten Fakten könnte eine gute bioindikatorische Eignung melanistischer Lepidopterenformen polymorpher Arten angenommen werden, die zur Diagnostizierung industrieller Emissionen bei-

trägt. Für eine Reihe von Arten trifft dies voll und ganz zu, wie *Biston betularia*, deren Melanisierungsgrad positiv korreliert ist mit Luftverunreinigungen, insbesondere  $SO_2$  (ständige Zunahme des Melanisierungsgrades in Großbritannien seit 1848). Mit der Einführung sogenannter „rauchfreier Zonen“ und der Senkung der Belastung durch  $SO_2$  und anderen Emissionen ging in gleicher Weise der Melanisierungsgrad zurück, da infolge der geringeren Umweltbelastung wieder eine Entwicklung der Ruheplätze der Art zum Ausgangszustand einsetzte. Für die nordamerikanische Unterart *Biston betularia cognataria* wird zusätzlich das Wirken physiologischen Selektionsvorteils angenommen, da die melanistische Form *swettaria* auch in Gegenden ohne sichtbare Luftverschmutzung auftritt.

*Oligia latruncula* erscheint ebenfalls als eine Art, deren Melanismus als industriell oder urban bezeichnet werden kann, da die höchsten Konzentrationen melanistischer Formen in Zentren von Großstädten (nach Untersuchungen in Finnland durch MIKKOLA 1975) festgestellt wurden. Gleiches trifft für *Oligia strigilis* zu, obwohl hier melanistische Formen noch in geographisch isolierten Gebieten auftreten, während bei *Oligia latruncula* eine kontinuierliche Verbreitung vorliegt. Ursachen des diskontinuierlichen Auftretens melanistischer *Oligia strigilis* können im Alter des Melanismus liegen, der 1961 erstmalig in Finnland auftrat. Da eine positive Korrelation zum totalen Staubfall nachgewiesen werden konnte (Regressionsanalyse), stellte MIKKOLA (1975) einen sogenannten *Oligia*-Index auf, dessen Größe den Grad der Luftverschmutzung angibt ( $OI = 0 =$  alle Tiere der beiden *Oligia*-Arten in Normalform;  $OI = 100 =$  alle Tiere der beiden *Oligia*-Arten melanistisch = höchste Luftverschmutzung). Trotzdem kann dieser Index nur ein relatives Maß für die Luftbelastung sein, da bei Erreichen von 100 Prozent melanistischen Tieren ein weiteres Ansteigen der Belastung mit Hilfe der *Oligia*-Arten nicht mehr nachweisbar ist.

Ein weiteres Beispiel für industriellen Melanismus ist *Odontopera bidentata*, dessen Melanismus in benachbarten Populationen weitgehend unterschiedlich ausgeprägt sein kann, da im Gegensatz zu *Biston betularia* keine Ausbreitungs- bzw. Wanderungstendenzen vorliegen. Auch für die melanistische Form *dormoyella* von *Diurnea fagella* ist ein Selektionsvorteil in urbanen Gebieten nachgewiesen (po-



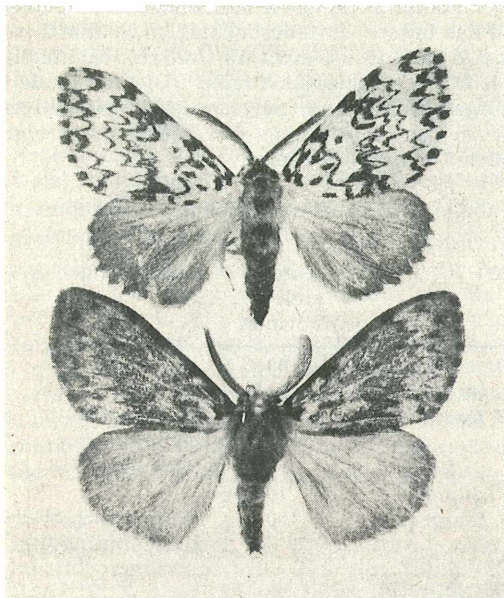


Abb. 9: *Lymantria monacha* L.  
 oberes Tier: ♂ Ostufer Müritz, Faule Ort, 25. 8. 1977,  
 leg. N. GROSSER, 3,5 cm  
 unteres Tier: ♂ Ostufer Müritz, Faule Ort, 7. 8. 1978,  
 leg. N. GROSSER, 3,8 cm

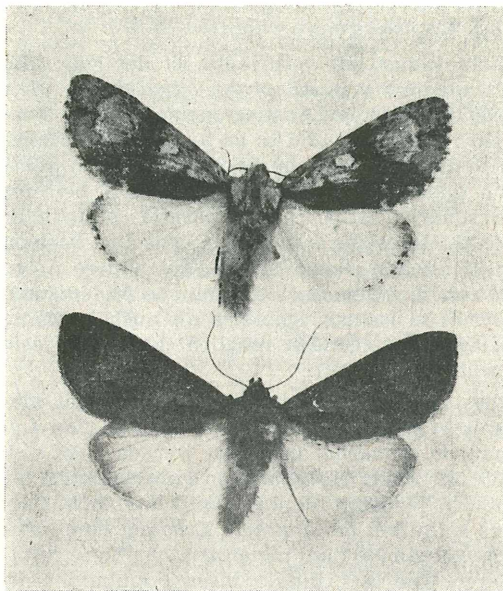


Abb. 10: *Apatele alni* L.  
 oberes Tier: ♂ Ostufer Müritz, Faule Ort, 23. 5. 1979,  
 leg. N. GROSSER, 3,8 cm  
 unteres Tier: ♂ Netzkater/Harz, 3. 6. 1979,  
 leg. N. GROSSER, 3,9 cm

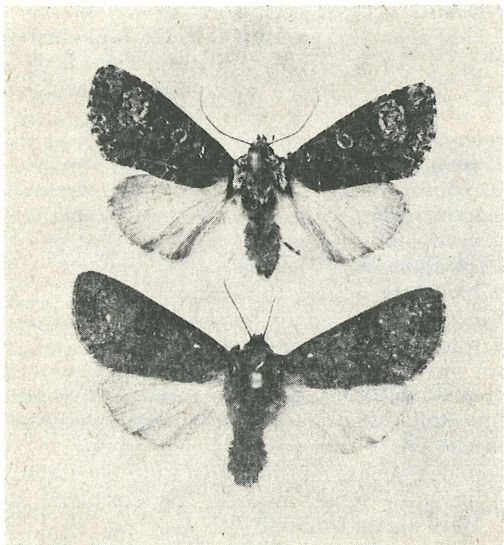


Abb. 11: *Craniophora ligustri* SCHIFF.  
 oberes Tier: ♂ Nordhausen, 30. 5. 1971,  
 leg. N. GROSSER, 3,4 cm  
 unteres Tier: ♂ Netzkater/Harz, 3. 6. 1979,  
 leg. N. GROSSER, 3,7 cm

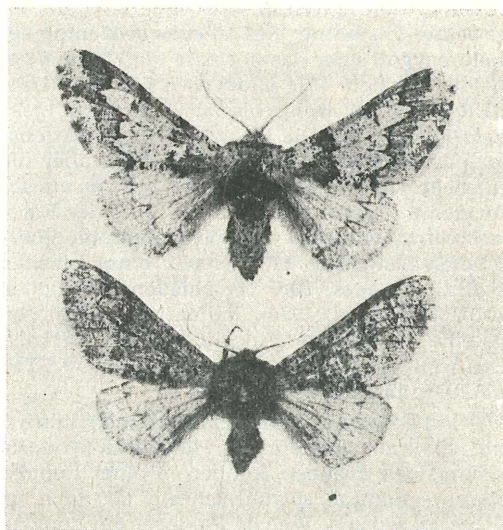


Abb. 12: *Biston strataria* HUFN.  
 oberes Tier: ♂ Halle, 18. 3. 1977,  
 leg. N. GROSSER, 4,8 cm  
 unteres Tier: ♂ Jösigk/Dübener Heide, 18. 4. 1978,  
 leg. N. GROSSER, 4,6 cm

sitive Korrelation Melanismus-Crypsis, Rauchgase, SO<sub>2</sub>) (STEWART 1977).

Nicht industriell verursacht ist der sehr alte Melanismus von *Allophyes oxyacanthae*. Seit 1900 wurde kein Anstieg melanistischer Formen festgestellt, und es ist auffallend, daß gerade die melanistische Form *capucina* in Städten und Industriegebieten fehlt. Bei *Ectropis consonaria* HBN. und *Boarmia punctinalis* SCOP. traten die ersten melanistischen Formen in ländlichen Gegenden auf. Für andere Arten ist ein Nachweis der Häufung von Melanismen sowohl in Industriegebieten als auch in wenig belasteten Gegenden möglich (z. B. *Colocasia coryli* in der DDR).

Physiologisch bedingter Selektionsvorteil melanistischer Formen soll am Beispiel von *Lycantria monacha* diskutiert werden. JAHN & HOLZSCHUH (1970) wiesen experimentell die höhere Fertilität dunkler Weibchen nach. Daraus sollte bei dominantem Erbgang eine ständig wachsende Zahl melanistischer Tiere resultieren. Die Art, die in ihrer Populationsentwicklung dem Gradationstyp zugeordnet werden muß, zeigt aber keine solche Entwicklung. Eine der Ursachen ist in einer höheren Virusempfindlichkeit melanistischer Formen in der Zeit der Massenvermehrungen zu sehen.

Die Theorie des Heterozygotenvorteils läßt sich für lokale Populationen am Beispiel von *Biston betularia* diskutieren. Von einigen Orten in England, der DDR und aus anderen Ländern ist eine Zunahme des *insularia*-Komplexes (heterozygot) über das normale Maß hinaus gemeldet worden. Für Hiddensee gibt SCHUMMER (1976) zeitweise bis zu 69 Prozent *insularia*-Formen an. Die Ursachen des Selektionsvorteils erscheinen bisher nicht klar, aber die Tatsache, daß in NW-Europa nur *insularia*-Formen auftreten und hier die Rolle der Form *carbonaria* von W- und Zentraleuropa übernehmen, zeigt die Möglichkeit eines eigenen Evolutionsweges für verschiedene Regionen (DOUWES et al. 1976). Klimatische Selektion als eine Ursache der Ausbildung von Melanismen wird bei *Allophyes oxyacanthae* von STEWARD (1977) angenommen.

Alle aufgeführten Faktoren, die einen Einfluß auf spontan entstandene, genetisch fixierte Melanismen ausüben, können in einer Lepidopterenpopulation sowohl einzeln als auch im Komplex wirken. Welche Faktoren im konkreten Fall ausschlaggebend sind, kann im Einzelfall nur vermutet werden.

Beobachtungen in den unterschiedlichsten Gebieten der DDR weisen Zentren der Häufung

melanistischer Formen aus. Ein solches Gebiet ist das untere Brandesbachtal im Südharz, wo die Autoren seit etwa 10 Jahren regelmäßig Lichtfang durchgeführt haben. Die in Tabelle 1 aufgezählten Arten neigen hier in auffälliger Weise zur Ausbildung von Melanismen (vgl. auch 3. Umschlagseite).

Tabelle 1: Melanismen zeigende Lepidopterenarten im Brandesbachtal (Harz)

Art	Anteil mel. Formen	Bemerkungen
<i>D. pudibunda</i>	ca. 80 %	
<i>L. monacha</i>	80 %	
<i>P. fluctuosa</i>	50 %	im Extremfall zeichnungslos schwarz
<i>P. duplaris</i>	10 %	
<i>S. lunigera</i>	100 %	melanistische Formen <i>lobulina</i> und <i>cerberus</i>
<i>C. coryli</i>	20 %	
<i>A. rumicis</i>	50 %	
<i>A. alni</i>	30 %	in allen Übergängen zur Stammform
<i>A. leporina</i>	gering	dunkle Falter entsprechen f. <i>bradyporina</i>
<i>E. occulta</i>	gering	
<i>C. rubrivena</i>	gering	weiße Makeln fast grau, Tiere fast ohne Weißzeichnung
<i>P. monoglypha</i>	10 %	
<i>P. ophiogramma</i>	gering	
<i>O. strigilis</i>	30 %	
<i>O. latruncula</i>	70 %	
<i>O. versicolor</i>	gering	
<i>S. tetralunaria</i>	gering	
<i>O. bidentata</i>	10 %	
<i>B. betularia</i>	60 %	
<i>A. repandata</i>	40 %	

In diesem Gebiet scheinen folgende Faktoren eine Rolle bei der Ausbildung des Melanismus zu spielen:

- hohe Feuchte im Biotop (Brandesbachtal mit nassen Wiesen, höhere Niederschläge im Harz als im Umland)
- niedrige Temperaturen (Höhenlage, Mikroklima)
- globale grenzüberschreitende Luftverunreinigung (s. Karte: Gestaltung der sozialistischen Landeskultur in der DDR 1984)



– lokale Luftverunreinigungen durch die Harzquerbahn, die entsprechend der Hauptwindrichtung (West) in das Tal gelangen.

Eine kausale Analyse wurde bisher nicht vorgenommen. Das Beispiel der Häufung melanistischer Formen bei Lepidopteren im naturnahen Gebiet des Brandesbachtals (Südharz) weist jedoch deutlich auf die Komplexität dieses morphologischen Phänomens hin.

Wie nötig konkrete ökologische, ökophysiologische und genetische Experimente zur Aufklärung der Ursachen und Prägung des Melanismus sind, konnte an Literaturbeispielen gezeigt werden. Da äußerlich gleiche Phänomene bei verschiedenen Arten unterschiedliche Ursachen und Realisierungsvarianten aufweisen und die Zahl Melanismus zeigender Arten zunimmt, ist die weitere Aufklärung dieser komplexen biologischen Erscheinung notwendig.

#### Literatur

- BISHOP, J. A., & L. M. COOK (1975): Moths, melanism and clean air. – *Sci. Am.* 232, 90–99.
- BISHOP, J. A., L. M. COOK & J. MUGGLETON (1978): The response of two species of moths to industrialisation in northwest England. – *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 281, 489 bis 542.
- CLARK, C. A., & P. M. SHEPPARD (1964): Genetic control of the melanic form *insularia* of the moth *Biston betularia* (L.). – *Nature* (Lond.) 202, 215–216.
- CLARK, C. A., & P. M. SHEPPARD (1966): A local survey of the distribution of industrial melanic forms in the moth *Biston betularia* and estimates of the selective values of these in an industrial environment. – *Proc. R. Soc. Lond. (B)* 165, 424–439.
- CLEVE, K. (1970): Die Erforschung der Ursachen für das Auftreten melanistischer Schmetterlingsformen im Laufe der letzten hundert Jahre. – *Z. ang. Ent.* 65, 371–387.
- DOUWES, P., K. MIKKOLA, B. PETERSEN & A. VESTERGREN (1976): Melanism in *Biston betularius* from north-west Europe (Lepidoptera: Geometridae). – *Ent. Scand.* 7, 261–266.
- GROSSER, N. (1979): Lepidopteren als Bioindikatoren im Immissionsgebiet Dübener Heide. – *Hercynia* N. F., Leipzig 16, 453–456.
- Haack – aktuelle Karte (1984): Gestaltung der sozialistischen Landeskultur in der DDR.
- HASEBROEK, K. (1914): Über die Entstehung des neuzeitlichen Melanismus der Schmetterlinge und die Bedeutung der Hamburger Formen für dessen Ergründung. – *Zool. Jahrb. Syst.* 37, 567–600.
- JAHN, E., & C. HOLZSCHUH (1970): Beobachtungen zum Melanismus der Nonne, *Lymantria monacha* L., anlässlich der Gradation dieser Art im Waldviertel von Niederösterreich 1964–1967. – *Z. ang. Ent.* 65, 396–403.
- KETTLEWELL, H. B. D. (1955): Recognition of appropriate backgrounds by the pale and black phases of Lepidoptera. – *Nature*, Lond. 175, 943–944.
- KETTLEWELL, H. B. D. (1965): Insect survival and selection for pattern. – *Science* 148, 1290 bis 1296.
- KETTLEWELL, H. B. D., & D. L. T. CONN (1977): Further background choice experiments on cryptic Lepidoptera. – *J. Zool. Lond.* 181, 371–376.
- LEES, D. R. (1968): Genetic control of the melanic form *insularia* of the peppered moth *Biston betularia* (L.). – *Nature* 220, 1249–1250.
- LEES, D. R. (1974): Genetic control of the melanic forms of the moth *Phigalia pilosaria* (*pedaria*). – *Heredity* 33, 145–150.
- LEES, D. R. (1975): Resting site selection in the geometrid moth *Phigalia pilosaria* (Lepidoptera: Geometridae). – *J. Zool. Lond.* 176, 341 bis 352.
- LEES, D. R., & E. R. CREED (1977): The genetics of the *insularia* forms of the peppered moth, *Biston betularia*. – *Heredity* 39, 67–73.
- MIKKOLA, K. (1975): Frequencies of melanic forms of *Oligia* moths (Lepidoptera, Noctuidae) as a measure of atmospheric pollution in Finland. – *Ann. Zool. Fenn.* 12, 197–204.
- MIKKOLA, K. (1979): Resting site selection by *Oligia* and *Biston* moths (Lepidoptera: Noctuidae and Geometridae). – *Ann. Ent. Fenn.* 45, 81–87.
- MIKKOLA, K. (1980): Origin and genetics of industrial melanism of *Oligia strigilis* (L.) in Finland (Lepidoptera: Noctuidae). – *Ent. Scand.* 11, 1–8.
- SARGENT, T. D. (1966): Background selections of geometrid and noctuid moths. – *Science* 154, 1674–1675.
- SARGENT, T. D. (1968): Cryptic moths: effects on background selections of painting the circumocular scales. – *Science* 159, 100–101.
- SARGENT, T. D. (1969): Background selections of the pale and melanic forms of the cryptic moth *Phigalia titea* (CRAMER). – *Nature* 222, 585–586.
- SCHUMMER, R. (1976): Zum Melanismusproblem bei *Biston betularia* und *B. strataria* im Gebiet der DDR. – *Dtsch. Ent. Z. N. F.* 23, 281 bis 294.
- STEWART, R. C. (1976): Experiments on resting site selection by the typical and melanic forms of the moth *Allophyes oxyacanthae* (Caradrinidae). – *J. Zool. Lond.* 178, 107–115.
- STEWART, R. C. (1977): Industrial melanism in the moths *Diurnea fagella* (Oecophoridae) and *Allophyes oxyacanthae* (Caradrinidae). – *J. Zool. Lond.* 183, 47–62.
- STEWART, R. C. (1977): Multivariate analysis of variation within the *insularia* complex of the moth *Biston betularia*. – *Heredity* 39, 97 bis 109.
- URBAHN, E. (1972): Zunahme von Melanismus-Beobachtungen bei Makrolepidopteren Euro-

pas in neuerer Zeit. — Mitt. Münch. Ent. Ges. 61, 1—15.

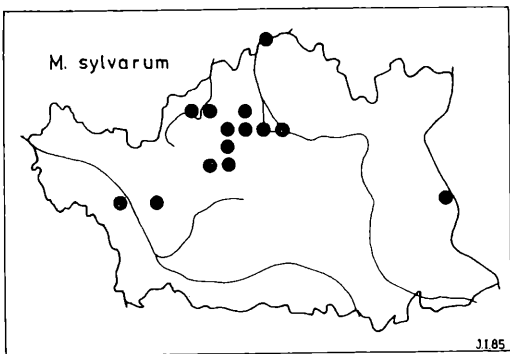
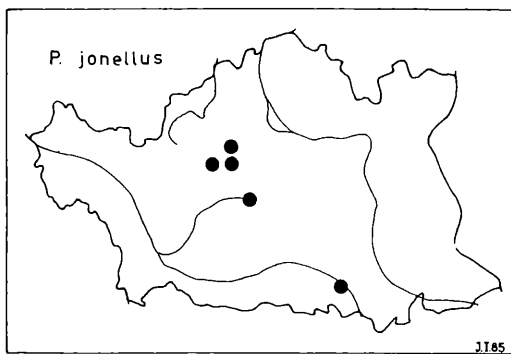
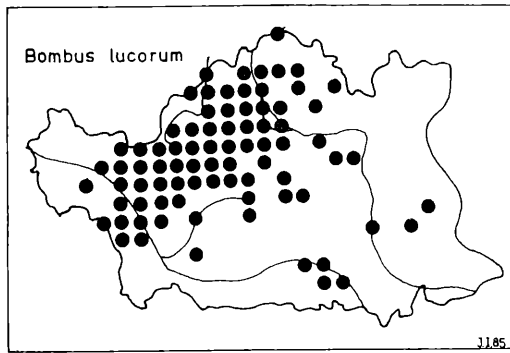
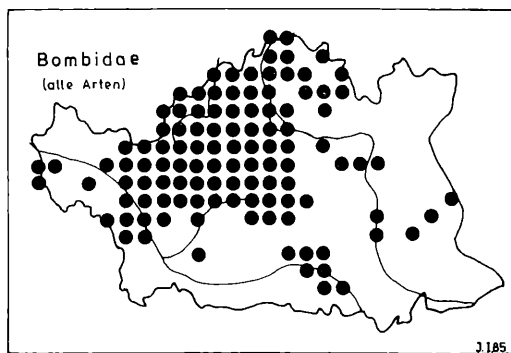
WEST, D. A. (1977): Melanism in *Biston* (Lepidoptera: Geometridae) in the rural central Appalachians. — Heredity 39, 75—81.

WHITTLE, P. D. J., C. A. CLARKE, P. M. SHEPARD & J. A. BISHOP (1976): Further studies on the industrial melanic moth *Biston betularia* (L.) in the northwest of the British Isles. — Proc. R. Soc. Lond. (B) 194, 467—480.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Norbert Grosser und Dr. Marion Grosser  
Pädagogische Hochschule „N. K. Krupskaja“  
Halle, Sektion Biologie/Chemie  
DDR - 4020 Halle  
Kröllwitzer Straße 44  
Lothar Buttstedt  
DDR - 4710 Roßla  
Ziegeleistraße 26

## Karten zu nebenstehendem Artikel von H. DONATH



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologische Nachrichten und Berichte](#)

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: [30](#)

Autor(en)/Author(s): Grosser Norbert, Grosser Marion, Buttstedt Lothar

Artikel/Article: [Melanismus bei Lepidopteren - adaptive Strategie? 49-58](#)