

Fleckchen steht daneben, dem Vorderrande etwas näher als dem Hinterrande. Die dunkle Diskalfärbung der Flügeldecken reicht nach außen bis zum siebenten Punktstreifen oder übergreift diesen einigermaßen, sie läßt frei einen dreieckigen Raum um das Schildchen, einen Seitensaum und geht hinten unscharf in die helle Spitzenfärbung über, letztere bald mehr, bald weniger ausgedehnt. Bei unreifen Stücken bleibt auch öfter die schmale Nahtkante hell. Kopf und Halsschild deutlich punktiert, ersterer dichter. Flügeldecken mit je 7 zarten Punktstreifen, ein achter Punktstreifen hinten kurz angedeutet.

Länge: 6 mm.

Patria: Peru (Pebas).

7 Cotypen in den Museen Stettin und Dresden und in meiner Sammlung.

Die Art hat den Halsschild ähnlich gezeichnet wie *L. humeralis* Kht., hat aber den Kopf ungefleckt und die Flügeldecken mit dunkler Diskalfärbung. *L. calidus* Lac. und *normalis* Lac. haben auf dem Halsschild eine dunkle Längsbinde, daneben aber je zwei dunkle Flecken.

## Die Bedeutung der sogenannten Dualspecies (Zwillingsarten) für unsere Kenntnis der Art- und Rassenbildung bei Lepidopteren.

Von Dr. F. Heydemann, Kiel, Kronshagener Weg 130.

In den letzten Jahrzehnten hat die entomologische Forschung durch genauere Beobachtung der Ökologie und Untersuchung des anatomischen Baues besonders der Genitalapparate immer mehr Fälle bekannt gemacht, in denen ein Gemisch recht ähnlicher Falterformen sich als Angehörige von 2 oder gar 3 nahe verwandten Arten erwies, die bislang nur als eine Art angesehen wurden. Nach M. Hering (1) hat P r y e r 1886 den etwas unglücklichen Ausdruck „Dualspecies“ für solche sich sehr ähnlich sehenden Artenpaare geprägt. Die Zahl derselben ist gewiß heute noch lange nicht vollständig, zumal viele Insektengruppen noch ganz unzureichend in obigen Beziehungen bekannt sind. Unter den Lepidopteren hat man sowohl unter den „Micro“- wie bei den „Macrolepidopteren“ solche „Zwillingsarten“ gefunden, wobei gerade die Untersuchung der Genitalapparate bei ♂♂ und ♀♀ sich taxonomisch hervorragend bewährt hat. Die so festgestellten Artenpaare zeigten im Gegensatz zu früheren Anschauungen ihre nahe Verwandtschaft besonders durch einen sehr ähnlichen Bau der Genitalarmatur an, die oft so gleichartig gebildet ist, daß erst ein genaues vergleichendes Studium der Variationsbreite aller einzelnen Merkmale von Tieren der ganzen Artengruppe und Gattung darüber Gewißheit geben kann, welchen einzelnen oder welcher Summe von Merkmalen ein wirklich artdifferenzierender Wert zukommt.

Eine ganze Anzahl solcher „Zwillingsarten“ konnte ich selbst im Rahmen einer Reihe von Arbeiten untersuchen und ihre arttrennenden, anatomischen Unterschiedsmerkmale darlegen. Der sich aus der vorgenommenen Art differenzierung dann ergebende neue Überblick über die Ökologie, Verbreitung und Formenbildung der einzelnen „neuen“ Arten läßt aber trotz einer noch vorhandenen Unvollständigkeit schon jetzt so interessante Rückschlüsse hinsichtlich ihrer Entstehung und Entwicklungsgeschichte zu, daß sich eine Übersicht über das bisher hierzu Bekanntes schon einmal lohnt.

Es wird sich aus den späteren Ausführungen ergeben, daß der seit Moriz Wagner 1889 immer wieder einseitig und übermäßig in den Vordergrund gestellten Anschauung der „geographischen Isolierung“ als

dem wesentlichsten Faktor einer Artneubildung und damit verbunden der „geographischen Subspecies“ (= Rasse der Genetiker) bei weitem nicht jene Bedeutung zukommen kann, die man ihnen auch bis heute noch vielfach gibt. W. Petersen hat als erster einmal die „physiologische Isolierung“ durch mutative Umbildung des Geschlechtsduftes und zum andern die „ökologische Differenzierung“ durch Wechsel des Biotops oder der Futterpflanze besonders bei monophagen Arten als mindestens ebenso bedeutende, wenn nicht sogar überwiegende Artbildungsfaktoren herausgestellt. Er führt dafür zahlreiche Beispiele an. M. Hering hat diese an solchen aus mehreren Familien erweitert (2).

Sowie aber die „geschlechtliche Isolierung“ einer Individuengruppe von der Ursprungsart vollzogen ist, muß man für diese eine neue Art annehmen. Diese kann sich naturgemäß zunächst nur geringfügig von jener unterscheiden. Erst nach und nach werden sich sprunghaft durch Mutationen weitere Merkmale in längeren Zeiträumen herausbilden. Wir können also wohl annehmen, daß im allgemeinen bei geringeren Unterschiedsmerkmalen ein kürzerer, bei größeren ein längerer Zeitraum seit der Abspaltung der descendenten jüngeren Art vergangen sein wird. Unterbleibt die geschlechtliche Isolierung aber, wobei meist auch der Bau der Geschlechtsapparate in allen wesentlichen Merkmalen unverändert bleibt, dann haben wir es nur mit einer Subspecies (Unterart), dem übrigens älteren, prioritätsberechtigten Begriff, zu tun. Die Nomenclaturregeln kennen nur diesen, nicht aber die Rasse.

(Nach M. Hering [in lit.] sollte die aus der Vererbungslehre übernommene Begriffsbezeichnung „Rasse“ als inkorrekt und unberechtigt aus der Systematik ausscheiden — (die hierfür auch kein lateinisches Wort besitzt) — und exakterweise nur für Haustier- und Zuchttrassen, z. B. des Seidenspinners, Anwendung finden. Ihre Heranziehung zur Bezeichnung von Formen ganz verschiedenen Wertes, also auch für die Subspecies und sogar für Populationen, hat in der entomologischen Systematik schon viel Verwirrung angerichtet.)

Wir sahen, daß die Bildung von Arten und Subspecies (Unterarten) auf sehr verschiedenen Wegen vor sich gehen kann und sicher gegangen ist. Die neue, abgespaltene, also jüngere Art zeigt vor allem auch äußerlich noch eine sehr weitgehende Ähnlichkeit mit der ursprünglichen Stammart. Das Verbreitungsgebiet beider pflegt sich meist teilweise zu überschneiden, oft sogar ganz, so daß also von einer gegenseitigen „geographischen Isolierung“ nicht gesprochen werden kann. Daher wurde auch die Erkennung solcher „Dualspecies“ bisher so erschwert. Solche nur äußerlich ähnlichen, im Genitalapparat aber sehr weitgehend verschiedenen, selbst zu anderen Gattungen gehörenden Artenpaare nennt M. Hering „Pseudo-Dualspecies“ (3).

Es sei nun nachstehend eine Reihe solcher, meist in den letzten 2 Jahrzehnten bekannt gewordener Zwillingsarten aufgezählt, die aus Zweckmäßigkeitsgründen zumeist dem europäisch-westasiatischen Verbreitungsraum entnommen wurden, weil hier über ihre ökologischen Verhältnisse, ihre Verbreitung und Formenbildung schon genauere Beobachtungen vorliegen. Eine Vollständigkeit dieser Zusammenstellung ist also nicht beabsichtigt, daher sind auch nur 4 Fälle bei sog. Microlepidopteren aufgeführt, unter denen die Zahl der noch nicht untersuchten Arten sicher erheblich größer sein wird.

So seien hier nur genannt (die vermutliche ältere Stammart voran):

1. *Parnassius phoebus* F. — *apollo* L.
2. *Leptidia morsei* Fent. — *sinapis* L.

3. *Erebia ligea* L. — *euryale* Esp.
4. *Satyrus hermione* L. — *alcyone* Sch.
5. *Melitaea pseudathalia* Rev. — *athalia* Rott.
6. *Argynnis isis* Hbn. — *pales* (Schiff.) Hbn.
7. *Lycaena argyrognomon* Bergstr. — *idas* L.
8. *Hesperia armoricanus* Obth. — *alveus* Hbn.
9. *Zygaena (Polymorpha) angelicae* O. — *elegans* Bgff.
10. *Zygaena (Mesembrymus) purpurata* Brunn. — *pimpinellae* Guhn.
11. *Euxoa (Agrotis) temera* Hbn. — *obelisca* (Schiff.) Hbn.
12. *Euxoa (Agrotis) aquilina* Hbn. — *tritici* L.
13. *Diarsia (Agrotis) rubi* View. — *florida* Schmidt.
14. *Sideridis (Leucania) pallens* L. — *favicolor* Barr.
15. *Aporophylla lutulenta* Bkh. — *tripuncta* Frr.
16. *Crino vicina* Alph. — *adusta* Esp.
17. *Rhodia (Conistra) ligula* Esp. — *vaccinii* L.
18. *Crymodes (Hadena) zeta* Tr. — *maillardi* Hb.-G.
19. *Hoplodrina (Caradrina) alsines* Brahm. — *taraxaci* Hbn.
20. *Apamea (Hydroecia) fucosa* Frr. — *lucens* Frr.
21. *Procus (Miana) versicolor* Bkh. — *strigilis* L.
22. *Valeria oleagina* F. — *jaspidea* Vill.
23. *Chloridea maritima* Grasl. — *dipsacea* L.
24. *Cosymbia ruficiliaria* HS. — *quercimontaria* Bastelbg.
25. *Lythria purpurata* L. — *purpuraria* L.
26. *Anaitis plagiata* L. — *efformata* Stdgr.
27. *Ortholitha mucronata* Scop. — *plumbaria* F.
28. *Ortholitha octodurensis* Favre — *bipunctaria* Schiff.
29. *Dysstroma (Cidaria) truncata* Hufn. — *latefasciata* Stdgr.
30. *Dysstroma (Cidaria) dentifera* Warr. — *citrata* L.
31. *Oporinia autumnata* Bkh. — *diutata* Schiff. (Bkh.) — *christyi* Prt.
32. *Xanthorhoë (Cidaria) incursata* Hbn. — *annotinata* Zett.
33. *Xanthorhoë (Cidaria) spadicearia* Bkh. — *ferrugata* Cl.
34. *Thera (Cidaria) obeliscata* Hbn. — *variata* Hbn. (Schiff.).
35. *Eulype (Cidaria) hastata* L. — *subhastata* Nolck.
36. *Monaspilis (Abraxas) opis* Btlr. — *marginata* L.
37. *Crambus permianus* Pet. — *pinellus* L.
38. *Crambus uralensis* Pet. — *myellus* Hbn.
39. *Argyroploce pomedaxana* Pierce u. Metc. — *profundana* F.
40. *Hyponomeuta malinellus* Z. — *padellus* L.

Dies mögen der Beispiele genug sein. Im folgenden werden nun eine Reihe dieser Artenpaare, deren Geschlechtsapparate, Verbreitung, Ökologie und Formenbildung besonders untersucht und genauer bekannt sind, kurz besprochen, um dann im Schlußkapitel das Facit aus unseren bisherigen Kenntnissen zu ziehen.

Zu 1. *Parnassius phoebus* F. (*delius* Esp.) wird von M. Hering (3) in seiner großen morphologischen Untersuchung auf Grund des Befundes des ♂-Genitals nur als Subspecies von *apollo* L. angesehen und behandelt. Die etwas zu großzügige Deutung der Unterschiedsmerkmale als nur interspezifisch hat im Genus die Zusammenfassung aller „Arten“ unter nur 6 zur Folge. Ich halte diese Ausweitung des Begriffes subspecies in solchem Umfang für zum Teil unhaltbar und im übrigen *phoebus* F. — *apollo* L. für ein gutes Beispiel zweier echter Dualspecies. Nach meinen Erfahrungen bei der Genitaluntersuchung der Arten anderer schwieriger Gruppen müssen die kürzeren Unkushaken, der kleinere Subuncus, das kürzere Penisrohr bei *phoebus* F. gegenüber den im ganzen größeren Verhältnissen bei *apollo* L.

doch hier als artspezifische Differenzmerkmale gewertet werden, da, wie wir später sehen werden, die entwicklungsgeschichtlich jüngere Art meist eine Vergrößerung oder zusätzliche Dornen und Chitinhänge an Teilen des Genitalapparates aufzuweisen hat. Als die ältere Art in diesem Sinne betrachte ich *phoebus* L. auch wegen ihrer diskontinuierlichen Verbreitung von den Alpen durch Zentralasien bis in das westliche Nordamerika, während *apollo* L. wohl auch die Gebirge Nordeuropas besiedelte, dazu noch ebene Sandstrecken in Rußland, aber ostwärts nur die nördliche Mongolei erreichte, was bei seiner zweifellos breiteren ökologischen Valenz, d. h. größerem Anpassungsvermögen, m. E. nur durch ein jüngerer Alter gegenüber *phoebus* F. gedeutet werden kann. Dessen früher größeres Verbreitungsgebiet hat anscheinend durch die Eiszeiten und den Abbruch der Verbindung zwischen Asien und Nordamerika die heutigen Unterbrechungen erfahren.

Die Differenzierung dieser Zwillingarten ist zugleich auch ökologisch erfolgt, da *apollo* L. auf *Sedum* (Crassulaceen) übergegangen ist, während *phoebus* F. mit seinen Subspecies konstant auf *Saxifraga* lebt. Daß beides nahe verwandte Pflanzenfamilien sind, kann, wie viele Beispiele beweisen, den spezifisch zu deutenden Wert dieses Futterpflanzenwechsels nicht herabmindern. Was schließlich die gelegentlich gefangenen Bastarde betrifft, so können diese m. E. nicht anders gewertet werden wie etwa der *hybr. polonus* Z. zwischen *Lyc. bellargus* Rott. und *Lyc. corydon* Poda, die deswegen auch ihre Arteigenschaft nicht verloren haben. Die von M. Hering loc. cit. S. 293 angeführte Meinung Eisners, daß die sbsp. *styriacus* Frhst. nur das Produkt fortwährender Vermischung von *Parn. apollo* L. mit *phoebus* F. sei, dürfte wohl kaum die Zustimmung anderer Entomologen finden. Wären beide Tiere wirklich nur Unterarten einer Species, müßte sich das Artbild beider in den letzten Jahrtausenden in allen gemeinsamen Fluggebieten längst so verwischt haben, daß eine klare Trennung der Zwillingarten nicht mehr möglich wäre. Das von Riemel (Int. Ent. Z. Guben, XXII. 1928, S. 201/2) geschilderte Verhalten der Falter bei Kreuzungsversuchen, die Schwierigkeit der Kopulation, die geringe Zahl befruchteter Eier und der erhaltenen Falter zeigen durchaus das Bild physiologisch gut differenzierter Arten. Von Subspecies einer Art kann danach gar keine Rede sein.

Zu 2. Lorković (4) hat 1930 die verwandtschaftlichen Beziehungen in der *Leptidia morsei* — *major* — *sinapis*-Gruppe untersucht und damit eine beispielhafte Übersicht und Bearbeitung der hier vorliegenden Artenpaare gegeben. Aus der archaischen *gigantea* Leech, die nur im zentral- und westchinesischen Entstehungszentrum vorkommt, haben sich anscheinend je 2 Artenpaare entwickelt: *amurensis* Mén. — *morsei* Fent. und *sinapis* L. — *duponcheli* Stdgr., die zugleich 2 Gruppen oder Kreise darstellen. Ihre phylogenetische Entstehung wird von Lorković durch die Ableitung der *sinapis* L. von *morsei* Fent. als der westlichsten Vertreterin der ostasiatischen Artengruppe dargetan, die zweifellos älter ist als die westasiatisch-europäische *sinapis* — *duponcheli*-Gruppe.

Nach ihm mißt die größere *morsei major* Grd. 33,5–50,0 mm, *sinapis* L. aber nur 29,5–42,0 mm an Spannweite. Der ♂-Genitalapparat der ersteren zeigt im allgemeinen blässere Chitinfarbe gegenüber den besonders dunkelbraun gefärbten Teilen des 9. Segments bei *sinapis* ♂. Der Uncus der *major*-♂ überragt infolge seiner Länge die gezähnten, ventralen Harpen stets weit, während er bei *sinapis*-♂ diese nicht erreicht. Hier zeigen die zwei äußeren Dornzähne am Aedoeagus einen 2–3 mal geringeren Abstand voneinander als bei *morsei*-♂♂. Es liegt also bei der kleineren *sinapis* L. zwar eine stärkere Chitinisierung, aber eine gewisse Rückbildung im Genital-

apparat hinsichtlich der Größe vor. Lorković weist die zweifellose sexual-physiologische Differenzierung beider Arten nach, da der Kopulationsapparat an sich eine mechanische Kopulationsmöglichkeit nicht ausschließt. *morsei* Fent. ist von Japan bis SO-Europa, hier durch die Balkanwälder bis in das als xerotherm bekannte Gebiet von Oberweiden bei Wien im Westen und wohl noch in Italien verbreitet. *sinapis* L. reicht vom Transbaikal und Altai, Thienschan über Iran und Syrien, aber durch fast ganz Europa bis an die Ostsee, S-Finnland, und im Nordwesten bis an die Grenze des besonders humiden Kerns des atlantischen Klimagebiets, etwa auf der Linie S-Schweden, Ost-Jütland, Lübeck, Ratzeburg, Maastricht — Scheveningen in Holland und S-England. In den Alpen geht die Art bis auf 1800 m hoch hinauf, wobei nur die 1. Frühjahrsgeneration zur Ausbildung kommt. *sinapis* ist also von beiden diejenige Art, die mit einer weit breiteren ökologischen Valenz ausgestattet, die „klimatisch mannigfaltigsten Gebiete bewohnt“. Sie zeigt zugleich die stärkste Rassenbildung, wogegen *morsei* mit nur drei ausgedehnte Gebiete besiedelnden Rassen ein viel gleichmäßigeres Rassenbild darbietet. Sie ist wärmeliebender, ihre ökologische Anpassungsfähigkeit geringer und damit auf der Stufe stehen geblieben, die das Klima der Art im Tertiär geboten hat.

Zu 3. *Erebia ligea* L. und *euryale* Esp. wurden schon 1898 von Chapman durch Genitaluntersuchung verschiedener Rassen getrennt. Auch die Androconien wie der ganze Duftschuppenfleck beim ♂ sind verschieden. Nach meinen Präparaten hat die im Gesamthabitus kleinere *euryale* ein etwas längeres Penisrohr, gleichmäßiger und schmaler zur Spitze auslaufende Valven und breitere, kräftigere Subscaphiumhaken gegenüber *ligea* L. Diese durchschnittlich größere Art weist auch ein größeres Verbreitungsareal nach Norden und Osten auf. Es reicht von den Seealpen Südfrankreichs bis Japan und Sachalin, auch im Baltikum, Finnland und Skandinavien ist sie verbreitet. *euryale* Esp. fliegt im Westen noch in den Pyrenäen, in Nordeuropa anscheinend nur in Norwegen, ostwärts über den Balkan bis zum Zentral-Altai. Ich möchte sie hiernach als die jüngere Art gegenüber *ligea* L. ansehen, deren alte Herkunft aus dem ostasiatisch-japanischen Waldrefugium unverkennbar ist.

Zu 4. *Satyrus hermione* L. und *alcyone* Schiff. sind ein Artenpaar, daß sich wahrscheinlich von *syriaca* Stdr. herleitet. Untersuchungsergebnisse der ♂-Genitalapparate hat Fruhstorfer veröffentlicht (5). Jene sind sehr ähnlich und nahestehend. *alcyone* hat basal breitere Valven, längeren Uncus und längere Scaphium-Arme. Die bei *syriaca* vorhandenen, z. T. großen und z. T. kleinen Stäbchenschuppen haben sich auf die Descendenten anscheinend gespalten übertragen, denn *hermione* L. (*fagi* Scop.) weist nur drei große, *alcyone* Schiff. nur viele kurze Stäbchenschuppen am 8. Tergit auf. Bei den Unterarten beider Dualspecies sind alle von Fruhstorfer angeführten Merkmale ziemlich konstant und eine Trennung beider Formen gut möglich. *alcyone* Schiff. mit in Südeuropa fast gleichem Verbreitungsareal geht aber, wohl besser angepaßt, weiter nordwärts herauf bis Norddeutschland, Pommern und Lüneburg, Hamburg-Harburg, sowie in einem isolierten Reliktorkommen aus der Litorinazeit in einem im Regenschatten liegenden Gebiet SO-Norwegens als sbsp. *norwegica* Strd. Dagegen reicht *hermione* L. hinsichtlich seiner Verbreitung von S-Rußland nur bis in den Rheingau, hat also ein größeres Wärmebedürfnis behalten. Obwohl habituell kleiner, hat *alcyone* doch einen etwas größeren ♂-Genitalapparat. Auch die Futterpflanzen (Gräser) scheinen verschieden.

Zu 5. Bei *Mel. pseudathalia* Rev. und *athalia* Rott. muß ich mich der Ansicht Reverdin's anschließen, daß hier zwei gute Arten und nicht etwa

Rassen vorliegen, wie neuerdings wieder angenommen wird. Die konstante Verschiedenheit im Genitalapparat der ♂♂ ist für nah verwandte Tagfalarterarten doch zu groß und deutlich. *athalia*-♂♂ zeigen ein längeres, verjüngtes Tegumen mit zwei langen, nahe beisammen stehenden Uncusspitzen, den hakenförmigen Valvenfortsatz meist kürzer mit stärker entwickelter dorsaler Spitze und eine etwas stärker bedornete Lamina des Aedoeagus. Bei *pseudathalia* Rev. sitzen dem breiten Tegumen zwei fast 3 mal soweit auseinanderstehende, sehr kurze Uncusspitzen auf und ist beim längeren Valvenfortsatz die ventrale Spitze zum längeren Haken entwickelt. Die Lamina ist schwächer bedornet. Die Art fliegt nur südlich der Alpen.

Zu 6. *Argynnis isis* Hbn. (♀ *napaea* Hbn.) — *pales* Hbn. (Schiff.) hat als erster Rougemont auf Grund der verschiedenen Biologie, Raupen wie Puppen als zwei Arten unterschieden (s. Vorbrodt 6). Beider Verbreitungsgebiet überlagert sich besonders augenfällig in den Alpenländern, doch fliegt *isis* Hbn. auf mehr trockeneren, sterilen Felshängen und bildet hier den westlichsten Ausläufer ihres mit den fast zeichnungslosen bsp. *generator* Stdg. und *korla* Stdg. bis Zentralasien reichenden Areals. *pales* Schiff. dagegen hat in Europa nach der Eiszeit über den Harz auch Skandinavien bis N-Norwegen und Lappland besiedeln können, wobei es n. E. noch völlig offen bleibt, ob *arsilache* Esp. nur als Subspecies von *pales* oder als 3. Art aufzufassen ist. Nach meinen Untersuchungen der Genitalapparate auch asiatischer und nordischer Rassen ergibt sich bei der nicht unerheblichen Variationsbreite bei allen Formen noch kein absolut klares Bild für eine sichere Artdifferenzierung.

Zu 7. *Lycaena argyrognomon* Bergstr. (= *ismenias* Mg.) und *idas* L. (= *uegon* auct.) sind im letzten Jahrzehnt mehrfach bearbeitet worden, so von Beuret, Heydemann, Forster. In Europa haben sich die artspezifischen Merkmale dieser Dualspecies am deutlichsten in jeder Hinsicht entwickelt. Die wärmebedürftigere, an ihre kalkliebende Futterpflanze *Coronilla varia* gebundene *argyrognomon* Bergstr. hat ihre 2 Generationen bis zu den äußersten, isolierten Punkten ihres heutigen Reliktorkommens in Mittel- und Nordeuropa beibehalten, ihre ökologische Valenz blieb unverändert, daher ist sie hier in der der warmen Litorinazeit folgenden Klimaverschlechterung meist ausgestorben und vegetiert nur noch an einzelnen, örtlich wärmeren, vorgeschobenen Punkten. *idas* L. an kühlere, feuchtere Klimate erblich besser angepaßt, auch ökologisch durch Übergang auf Steinklee (*Melilotus*) und Ginsterarten differenziert, hat schon von Mitteldeutschland ab nur noch eine Generation im Juli und konnte so fast ganz Europa bis nach Lappland besiedeln. Sie ist zweifellos die phylogenetisch jüngere Art. Der ♂-Genitalapparat ist hier etwas kleiner, besonders die 2 Scaphiumhaken, doch weist das dorsale Valvenende stärkere Zähnechen auf als bei *argyrognomon* Bgstr.

Zu 8. *Hesperia armoricamus* Obth. ist nach Genitaluntersuchungen Reverdin's von *alveus* Hbn. abgetrennt. Letztere Art ist größer und kühleren Klimagebieten dadurch besser angepaßt, daß sie in Höhenlagen und in Schweden wie in Norddeutschland nur eine Generation bildet, südwärts zwei. So ist sie bis S-Schweden und Pommern, also an die Ostseeküste, und im Nordwesten an den Rand des atlantischen Klimagebiets südl. Hamburgs gelangt, fehlt also in Holland. Dagegen erreicht die wärmebedürftigere *armoricamus* Obth. mit kleinerem Genitalapparat des ♂, in ihrem geschlosseneren Areal mit stets 2 Generationen, im allgemeinen nur Mitteldeutschland, wurde aber in einzelnen vorgeschobenen Punkten (Relikte?) neuerdings bei Nauen (Kurmark) und in Ost-Dänemark noch im

Kontinentalklimagebiet gefunden, also ähnlich *serratulae* Ramb. (N. Wolff, Ent. Medd. XX, 5. 1939). Sie ist mediterran. Dieses schwierige Genus enthält noch mehrere Zwillingartenpaare.

Zu 10. *Zygaena pimpinellae* Guhn wurde erst 1940 von M. Hering und Reiss (6) auch anatomisch von *purpuralis* Brünn. geschieden. Allerdings war der eigentliche Entdecker dieser ökologisch differenzierten Art Zeller, der die an *Pimpinella* lebende schmutzig-weiße Raupe seiner *minos* (= *pimpinellae* Guhn) artlich von *heringi* Zell. (= *purpuralis* Brünn. sbsp. *heringi* Zell.) mit gelber, an Thymus fressender Raupe, unterschied. Dieser Name gebührt m. E. der norddeutschen subsp. derselben im Vorrang vor *reissiana* Bgff. — *purpuralis* Brünn. hat kürzere Fühlerglieder mit feinerer Behaarung, breitere Uncuslappen, weniger aber starke Bedornung der Lamina am Aedoeagus. Soweit nach Reiss die Verbreitung dieser Zwillingarten bisher bekannt, gehören die untersuchten asiatischen, italienischen, sowie im Norden die dänischen, irländischen und schottischen Unterarten zumeist zu *purpuralis* Brünn., so daß vielleicht *pimpinellae* Guhn als die phylogenetisch jüngere Art angesprochen werden muß. Vielleicht ist als Ursprungsart beider die große *erythrus* Hbn. anzusehen. Aber die Untersuchungen sind hier noch nicht abgeschlossen.

Zu 11. *Euxoa temera* Hbn. ist 1925 durch Untersuchungen Boursin's (7) von *obelisca* Hbn. artlich abge sondert worden. Erstere ist die größere, südliche Species dieses bis dahin zum Teil zusammengeworfenen Artenpaares, mit bis zu  $\frac{2}{3}$  kurz gekämmten Fühlern. Sie zeigt damit den Typus einer Art aus wärmeren Trockengebieten (wahrscheinlich Steppenrelikt), während *obelisca* Hbn. auf hohen Grundpyramiden mit Wimperbüscheln versehene, in Nordwesteuropa höhere Gliederzahl aufweisende ♂ Fühler besitzt. Sie ist auch an kühlere und luftfeuchtere Klimagebiete angepaßt und erreicht so selbst den nordwestatlantischen Klimabezirk Holland, Schleswig-Holstein, Dänemark bis S-Schweden in einer braunschwärzlichen sbsp. *stephensii* Heydm. Dagegen ist *temera* Hbn. eurasisch.

Zu 12. *Euxoa aquilina* Hbn. und *tritici* L. gelten jetzt nach den Untersuchungen Corti's, Boursin's, Koshantekow's, Seifer's und des Verfassers (8 a) als gute Arten, jedoch sicher sehr nahe verwandt. Ich gab 1938, S. 24. Abbildungen des ♂-Genitals und der Fühlerbildung beider. *aquilina* Hbn. ist durchschnittlich größer, auch ihr ♂-Apparat (um  $\frac{1}{6}$ ). Der Uncus fast doppelt so lang. Die breite Corona stärker bedornt, die Vesica mit 1-3, bei der kleineren *tritici* L. mit nur einem Cornutus. Die ♂-Fühler von *aquilina* sind auf doppelt so hohen Grundpyramiden stärker bewimpert (fast doppelt gekämmt), bei *tritici* ♂ mit kurzen Grundpyramiden fast sägezählig. Die wärmeliebende *aquilina* mit geringerer ökologischer Valenz bleibt in Mitteleuropa im Kontinentalklimagebiet südlich der Ostsee, fehlt also in Nord- und Nordwest-Europa und erreicht vom Mittelmeer durch die asiatischen Steppen ostwärts den Ussuri. *tritici* hat auch Skandinavien und das Baltikum besiedelt. Die ostasiatischen Vorkommen sind jetzt ungewiß geworden.

Zu 13. *rubi* View. — *florida* Schmidt sind viele Jahrzehnte ein oft umstrittenes Artenpaar gewesen. Verfasser hat (8) 1933 nachgewiesen, daß beide weitgehend ökologisch und sexual differenziert sind, auch wenn sie sich im ♂♀-Genitalapparat nur dadurch unterscheiden, daß derjenige von *florida* Schmidt in allen Teilen ähnlich, aber um  $\frac{1}{6}$  größer ist als bei *rubi* View.

Diese nur im südlichen Deutschland gelegentlich die Größe der sonst stets robusteren *florida* Schmidt erreichende Art hat überall zwei Gene-

rationen, *florida* nur eine, die zeitlich fast genau zwischen jenen der am gleichen Ort fliegenden *rubi* View. liegt. Letztere bevorzugt mehr trockenere Böden und Biotope, findet sich auch auf den Sandinseln der Nordsee, *florida* Schmidt jedoch ist bisher nur aus dem Biotop der Niederungsmoore und rethbestandener Flußufer wie Verlandungsgebiete bekannt. Ihre Verbreitung geht bisher nur von den Etschmooren Nord-Italiens, Nord-Frankreich im Süden bis Norddeutschland zum Rand der Ostseeküste und Dänemark. In England, Holland, ganz Ost-Europa und Asien, dem weiten Verbreitungsgebiet der *rubi* View., fehlt *florida* Schm. völlig. Letztere ist also rein europäisch und dürfte erst während oder am Ende der Eiszeitperioden sich von *rubi* View. differenziert haben.

Zu 14. Von *Sideridis (Leucania) pallens* L. haben Barrett und später Pierce die von Mathew zuerst gezüchtete *favicolor* Barr. als artlich verschieden abgetrennt. Der ♂-Genitalapparat der letzteren ist nach Pierce größer in allen Teilen, nach Untersuchungen des Verfassers (9) um gut  $\frac{1}{6}$ . Auch die Raupen unterscheiden sich. *favicolor* Barr. ist auch als Falter größer, mit ganz anderer Formenbildung und anderem scheueren Verhalten am Köder. Sie scheint eine ganz junge Art zu sein, die sich in den Küstendünen eines extremen Kernes des nordatlantischen Klimagebiets wohl unter dessen Einwirkungen gebildet hat und bisher nur von Südost-England und den Nordfriesischen Inseln bekannt ist. *pallens* L. hat dagegen eurasische Verbreitung und wird noch aus Nordamerika gemeldet, ist also sogar holarktisch.

Zu 15. Die von Draudt in dieser Gruppe geahnte Trennung konnte ich erst 1942 für *lutulenta* Bkh. und *tripuncta* Frr. begründen (10). Es ist dies das zweite hier aufgezählte Artenpaar mit vermutlicher Vikarianz. Ihre Verbreitungsgebiete könnten sich in Italien und Süddeutschland berühren. Ich fand, wie seinerzeit auch Draudt, geringe, aber konstante Unterschiede im ♂-Genitalapparat ohne jede Übergänge. *lutulenta*-♂♂ haben, wie auch ihre Formen *sedi* Gn., *lüneburgensis* Frr., *aterrima* Warn., *filigramma* Heydm., längere Dornenbüschel in der Vesica des Aedeagus, der auch etwas stärker erscheint, und eine anders gestellte Harpe auf  $\frac{3}{5}$  der Valvenlänge, während diese bei *tripuncta* auf  $\frac{3}{4}$  und senkrecht zum ventralen Rand angesetzt ist, den sie noch etwas überragt. Besonders bemerkenswert ist, daß hier die ♂-Fühler nur 11-12 gesägte Endglieder aufweisen, während bei *lutulenta* die doppelseitigen Kammzähne noch weiter reduziert sind und eine kahle Fühlerspitze von 14-16 gesägten Gliedern frei lassen. Diese Art ist denn auch in vielen Heidegebieten NW-Europas verbreitet und bis Dänemark, Pommern, Brandenburg, Ostpreußen, Baltikum und Süd-Schweden vorgedrungen. Die in anderer Richtung in gelb- bis rotbrauner Vorderflügel-Grundfarbe variierende *tripuncta* konnte bisher nur aus Südost-Europa, Italien und durch das Donautal bis zum Lech in Süd-Bayern nachgewiesen werden, ist also aus ihrem Glazial-Refugium nur wenig nordwestwärts gewandert und zeigt so alle Merkmale einer geringeren ökologischen Valenz.

Zu 16. Die ebenfalls von mir untersuchte Gattung *Crino* liefert auch ein Artenpaar, dessen spezifische Trennung an Hand des ♂♀-Genitalapparats demnächst in einer zweiten Arbeit über diese Gruppe veröffentlicht werden wird. Danach handelt es sich bei *Cr. vicina* Alph. und *adusta* Esp. auch um sich sehr nahestehende Zwillingarten. *vicina* Alph. ist die im ♀ etwas größere, breitflügeligere, sehr konstant gefärbte Art, deren Verbreitung vom Ilgebiet über Issik-Kul bis Tibet und SW-China reicht. Im Genitalapparat zeigt *adusta* Esp. wohl etwas zurückgebildete Clavuskissen und schmalere Corona der ♂-Valven, aber eine kontinuierliche

Reihe starker Dornen im Spitzenband der Vesica gegenüber *vicina* Alph., bei der dieses nur aus etwa 3 Dornen besteht. Diese hat die langen Arme der Fultura inferior nur an der Spitze bedornt, während jene bei *adusta*-♂♂ bis zur Hälfte lang bedornt sind. Die *vicina* Alph.-♀♀ haben eine einfach konvex ausgebogene Ventralplatte und das kleinste Bursa-Signum, während *adusta*-♀♀ ein wenig größeres Signum und eine Ventralplatte aufweisen, deren Rand gerade und in der Mitte mit einem breiteren oder schmäleren, schildförmig gerundeten Vorsprung versehen ist. Abgesehen von den ♂-Valven zeigen also die ♂♀-Genitalapparate von *adusta* Esp. stärkere Bedornung und verstärkte Ausbildung einzelner Teile, gegenüber *vicina* Alph. und *adusta* Falter eine außergewöhnlich starke Variabilität der Flügelfärbung von hell gelbgrau bis schwarzbraun. Die Art hat ein fast ganz Eurasien umfassendes Verbreitungsareal von Tibet bis Schottland und Skandinavien. Ihre Besiedlung von Tiefland wie auch fast aller Gebirge beweist zudem eine sehr breite ökologische Valenz.

Zu 17. Die beiden sehr ähnlichen, spätherbstlichen Waldbewohner *O. ligula* Esp. und *vaccinii* L. wurden hinsichtlich der Genitalapparate von Urbahn (27) und neuerdings noch von Vári (Naturhist. Maandblad, Limburg, XXX, 1941, Hft. 4) untersucht. Nach ihnen ist das Penisrohr von *ligula* länger, mit einem Reihenbüschel von zahlreicheren, dünneren aber längeren Cornuti der Vesica, aber zwei kürzeren Einzeldornen ohne blasige Basis des oberen. Bei *vaccinii* sind alle Dornen und der Aedoeagus selbst kürzer, aber stärker chitinisiert. Das gilt auch für die Fultura inferior (Juxta) mit ihren seitlichen, unteren Fortsätzen (die *ligula* fehlen) und die ♀-Bursa. Beim *vaccinii*-♀ ist diese im ganzen kleiner, aber mit zwei deutlichen Signa versehen; bei *ligula*-♀ größer, aber nur mit einem kleinen, oft sehr schwach sichtbaren Signum.

Die im allgemeinen Habitus etwas größere *vaccinii* L. scheint eine etwas größere ökologische Valenz zu besitzen und weiter sowie häufiger verbreitet zu sein. *ligula* Esp. fehlt in Nordeuropa stellenweise ganz, geht aber auch bis Sibirien, während *vaccinii* L. noch nach Leech in Japan vorkommen soll. Die Entscheidung, ob sie deshalb auch als die entwicklungsgeschichtlich jüngere Art anzusprechen wäre, ist nicht ganz einfach zu fällen, jedoch nach den obigen Merkmalen sehr wahrscheinlich.

Zu 18. Die *Crymodes zeta* — *maillardi*-Gruppe wird demnächst eine besondere Abhandlung erfahren. *maillardi* Hb. G. ist nach meinen Untersuchungen die im ♂-Genital größere Art. Ihr Verbreitungsgebiet umfaßt nur einen Bruchteil desjenigen von *zeta* Tr., nämlich die Alpenländer, die Pyrenäen, die Sudeten, Norwegen, Lappland und Finnland, ist also rein europäisch. *zeta* Tr. halte ich dagegen für eine alte arctotertiäre Art mit einer Verbreitung von Labrador, Grönland, Island bis Zentralasien in mehreren Subspecies.

Zu 20. Die Untersuchungen über die Gattung *Apamea* konnte ich in zwei größeren Arbeiten niederlegen (11). *fuscata* Frr. und *lucens* Frr. sind danach ein Artenpaar, dessen Differenzierung wohl hauptsächlich biologisch-ökologisch erfolgt ist. *lucens* Frr. ist offensichtlich ein typischer Bewohner von Hochmooren mit Bewuchs von *Molinia coerulea* und *Eriophorum species*, an denen die noch immer nicht beschriebene Raupe leben dürfte. Ihre Verbreitung ist europäisch-ostasiatisch, also mit einem in zwei weit getrennte Gebiete zerrissenen Verbreitungsareal. Der Genitalapparat zeigt Vergrößerung der Harpen, Clavi, zahlreichere Vesica-Cornuti beim ♂ und längere Spitzen des Ovipositors beim ♀ gegenüber dem sehr ähnlichen von *fuscata* Frr. Letztere hat eine viel allgemeinere, eurasische Verbreitung, weil an mehrere Biotope, besonders auf sandigen, aber auch moorigen

Böden, und verschiedene Grasarten als Futterpflanzen angepaßt. Man darf also wohl annehmen, daß die Entstehung der jüngeren *lucens* Frr. in die letzten Glacialperioden zu setzen ist.

Zu 21. Auch *Procus* (Miana) *strigilis* L. und *versicolor* Bkh. sind als Dualspecies anzusehen, worüber zwei Arbeiten vorliegen (12). Es sind beides rein europäische Arten, Bewohner der Biotope lichter Wälder, Wald-ränder, Moore und Grasflächen in Gebieten mit ausreichendem Niederschlag über 450 mm jährlich. *versicolor* Bkh. besitzt ein kleineres Verbreitungsareal und fehlt bislang in Skandinavien, in ganz Ost- und Südost-Europa sowie südlich der Alpen. Beide bilden zahlreiche Parallelförmigkeiten in Zeichnung und Färbung. Im Genitalapparat des ♂ zeigt *versicolor* Bkh. eine Verlängerung der Clavi, ein wenig auch der übrigen Spitzen an den Valven, am Aedoeagus nur einen sehr kräftigen Spitzendorn unter Rückbildung des seitlichen; das ♀ hat ein breiteres, flächiges Signum der Bursa gegenüber *strigilis* L. Letztere bewohnt auch England, die nordischen Länder und europäisch Rußland bis etwa zum Ural, fehlt aber ebenfalls im ganzen Mittelmeergebiet sowie in Asien. Die Gruppe umfaßt noch ein weiteres Paar von Dualspezies.

Zu 22. Wenn auch betr. der beiden Arten *oleagina* F. und *jaspidea* Vill. kaum Zweifel über ihre Artrechte bestanden haben, weil hier die Fühler weitgehend differenziert erscheinen, so sind beide doch als Dualspezies im hier besprochenen Sinne zu betrachten. Der Bau ihrer Genitalapparate wurde vom Verfasser zusammen mit dem interessanten Artbastard *olejaspidea* Völker untersucht (13). Danach besitzt *oleagina* ♂ 5-6, *jaspidea* ♂ 3-5 kräftige Vesica-Dornen. Letztere hat ein um  $\frac{1}{3}$  stärkeres und längeres Penisrohr, aber in beiden Geschlechtern nur gekerbte Fühler, während diese bei *oleagina* ♂ und ♀ doppelt gekämmt sind. Trotz dieses so abweichenden Fühlerbaues, der sonst oft als Merkmal anderer Gattungszugehörigkeit gewertet wird, zeigen beide Genitalapparate die sehr nahe Verwandtschaft beider Arten deutlich an.

Über ihre Verbreitung gab Warnecke (14) eine umfassende Darstellung. *oleagina* F. ist die Art mit dem größten Verbreitungsareal, von Syrien (als bsp. *syriaca* Osth.) durch alle Länder nördlich des Mittelmeers, doch kaum bis Mitteldeutschland, aber nördlich wahrscheinlich in einem seltenen, isolierten Reliktvorkommen, noch bei Valm-Ostpommern gefunden (Haeger). *jaspidea* Vill. dagegen besitzt nur eine sehr beschränkte, westeuropäische Verbreitung, von Spanien, Schweiz, Frankreich, durch Süddeutschland bis Naumburg a. d. S. Beide sind wohl als xerotherm zu bezeichnen. Der intermediäre Bastard mit doppelt sägezahnigen ♂-Fühlern zeigt außerdem bei den Vesica-Dornen eine Summierung der Dornengarnitur von *jaspidea* ♂ +  $\frac{1}{2}$  derjenigen des Vaters *oleagina* ( $4 + \frac{6}{2} = 7$ ).

Zu 23. Die erst 1937 von Durand (15) unter Abbildung der ♂-Genitalien bewiesene artliche Trennung von *Chloridea maritima* Grasl. und *dipsaceu* L. führte zur Entdeckung der ersteren in Dänemark (durch Hoffmeyer) und Schleswig-Holstein, England, Holland in der bsp. *septentrionalis* Hoffm. und der weiten Verbreitung dieser ausgesprochenen Steppenart in entsprechenden Biotopen bis SW-China durch ganz Asien und SO-Europa hindurch. Die Art ist im süd- wie nordwestatlantischen Klimabezirk als Strandsteppenrelikt aufzufassen. *dipsaceu* L. dagegen hat nur eine westliche Verbreitung und ist wohl als ursprünglich mediterran anzusehen. Von den Kanarischen Inseln und Nordafrika ist sie östlich bis zum Schwarzen Meer, Kleinasien und Syrien, und nordwärts durch fast ganz Europa bis Schottland, Südnorwegen und Schweden, sowie Finnland verbreitet. Sie hat den kleineren ♂-Genitalapparat ohne die Chitinplatte

der Vesica, wie sie *maritima* aufweist, zeigt also eine Rückbildung dieser gegenüber. — *Draudt* sagt in der „Entom. Rundschau“ 1938, S. 309 abschließend: „*maritima* ist es gelungen, ihre primitive, somatische Struktur (gem. den Gedankengängen *Caradja*) zu bewahren trotz starker, äußerer Veränderungen. *dipsacea* wurde aber infolge der durch äußere Faktoren aufgezwingenen Änderung der Lebensweise auch biologisch und somatisch geschlechtseutfremdet und entstand daher als eine der in letzter Zeit immer zahlreicher aufgedeckten „Doppelarten“ als neue Art. — *maritima* ist die ursprünglichere Art, ein „Angara-Relikt“ (*Caradja*), und *dipsacea* eine später, aber auch wohl schon in sehr frühen Zeitepochen entstandene Doppelart“.

Zu 24. *Cosymbia ruficiliaria* H. S. und *quercimontaria* Bastbg. wurden erstmalig durch *Bastelberger* 1898 (16) artlich differenziert. Über die Verbreitung beider Zwillingarten gaben die jüngsten Arbeiten *Menhofers* (17) und des Verfassers (18) weiteren Aufschluß. Während die wahrscheinlich phylogenetisch ältere *ruficiliaria* H. S. über den Kern des kleinasiatisch-südosteuropäischen Entstehungsgebiets der Eichenbewohner des Genus *Cosymbia* kaum hinausgekommen ist (einige Außenrandspunkte des Verbreitungsareals reichen bis Mitteldeutschland), konnte *quercimontaria* Bastbg. wegen ihrer etwas größeren Anpassungsfähigkeit mit der Eiche vom Balkan und Nord-Italien aus im Postglacial noch den Rand des ausgesprochenen atlantischen Klimagebiets auf einigen „atlantischen Heiden“ in SO-Holland, Mittel-Holstein, Ost-Dänemark, sowie einzelne heute als Relikt vorkommen anzusehenden Punkten Norddeutschlands erreichen. Dagegen fehlt die Art anscheinend in vielen Küstenländern des Mittelmeers und in Kleinasien. Ihr Kerngebiet liegt heute im Arboreal der Mittelgebirge Zentraleuropas.

Zu 25. Über *Lythria purpurata* L. und *purpuraria* L. sind in den letzten Jahren eine ganze Reihe von Arbeiten erschienen (siehe *Seitz*, Suppl. IV). Abbildungen der Genitalapparate beider veröffentlichte zuerst *Urbahn* (19). Dasselbe und eine Zusammenstellung der bisher bekannten Fundorte gab der Verfasser fast gleichzeitig (20). *purpuraria* L. hat zwar kürzere Palpen, aber kräftigere Kammzähne und 4-5 kahle Glieder der ♂-Fühlerspitzen gegenüber nur 2-3 bei *purpurata* L. Im ganzen ist der ♂-Genitalapparat bei *purpuraria* L. größer in allen Teilen, vor allem auch der Aedeagus mit seinen zwei großen Vesica-Dornen, während *purpurata* L. in ihrem viel schlankeren Penisrohr nur einen schwächeren Dorn der Vesica aufweist. Ihr ♀ hat eine große, nach hinten gerundete Ventralplatte und sehr schlanken Ductus bursae, während *purpuraria* ♀♀ eine schlankere, in zwei Spitzen endigende Ventralplatte und sehr weiten Ductus bursae zeigen. Ich halte letztere Art doch für die entwicklungsgeschichtlich jüngere. Beide trockene Sandböden und Wärme liebende Arten sind anscheinend durch ökologische Differenzierung entstanden, da *purpuraria* L. auf *Polygonum aviculare*, *purpurata* L. auf *Rumex acetosella* lebt. Erstere ist in Nord-europa an den Grenzen ihres Verbreitungsgebiets auf besonders warme, auf durchlässigstem Kies liegende Ruderalstellen und Äcker in Gebieten unter 600 mm Niederschlag jährlich beschränkt. *purpurata* L. dagegen ist bei einer etwas breiteren ökologischen Valenz auch in das nordwestatlantische Klimagebiet (mit Ausnahme Englands) vorgedrungen, kommt auch auf trockenen Hochmooren vor, sowie in Skandinavien, wird aber im luft-trockeneren Süden und Südosten seltener als die dort häufige *purpuraria* L. Im übrigen deckt sich das Verbreitungsareal beider zu  $\frac{9}{10}$  fast ganz.

Zu 26. Zu *Anaitis plagiata* L. und *efformata* Gn. hat nach Bekanntmachung der schon recht weitgehend differenzierten Genitalapparate durch

Jordan (1923) bald darauf Warnecke (21) einen Überblick über die bis dahin bekannte Verbreitung dieser Dualspezies gegeben. *plagiata* L. ist die größere Art mit größerem ♂-Genitalapparat und Gesamthabitus. Beide Arten fliegen in Mitteleuropa in *Hypericum*-Beständen vielfach gemeinsam, doch hat *efformata* Gn., auch an etwas feuchtere und kühlere Umgebung angepaßt, noch das nordwestatlantische Klimagebiet einschließlich England, Dänemark, Schweden besiedeln können und geht bis Estland, im Süden von Nordafrika bis Kleinasien. *plagiata* L. dagegen macht an der Grenze des atlantischen Klimagebiets halt und hat in Nordeuropa wohl nur noch Reliktvorkommen in ausgesprochen kontinentalen Klimagebieten mit größerer Lufttrockenheit und geringeren Niederschlägen unter 600 mm, besonders in solchen pontischen Charakters.

Zu 27. Über *Ortholitha mucronata* Scop. und *plumbaria* F. siehe die letzte diesbezügliche Arbeit des Verfassers (22). Danach ist *plumbaria* F. wahrscheinlich die phylogenetisch jüngere und auch gegen kontinentale Klimafaktoren abgehärtetere Art. Die Verbreitungsgebiete dieser erst seit 1939/40 getrennten Zwillingarten überdecken sich fast vollkommen! Die doppelt gekämmten ♂-Fühler von *mucronata* Scop. zeigen eine nackte Spitze von nur 9 Endgliedern, während *plumbaria* F. ♂♂ 11 Endglieder aufweisen. Beim ♂-Genitalapparat der letzteren ist der Uncushaken um  $\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{3}$  länger, stärker gekrümmt, der Aedeagus kürzer und schlanker, der Cornutus in der Vesica schmaler und stärker mit feineren Schuppendornen besetzt. Die ♀-Bursa ist stärker chitinisiert, mit größeren Dornen und größerem Haken versehen. In ökologisch-biologischer Beziehung ist eine Verschiebung der Flugzeit um 2-4 Wochen gegenüber der anderen Art ein wesentliches Differenzierungsmerkmal.

Zu 28. *Ortholitha octodurensis* Favre ist eine weitere Dualspezies dieser Gattung, die R. Püngeler von der bekannteren *bipunctaria* Schiff. als artlich verschieden erkannte. *octodurensis* Favre ist sicher nur von Spanien durch S-Frankreich bis in den Wallis verbreitet; ob die im ♂-Genital etwas abweichende sbsp. *aëlptes* Prout von Daghestan (Kaukasus) wirklich zu ihr gehört, scheint noch nicht endgültig entschieden. Bei *bipunctaria* ♂♂ ist der untere, ventrale Valvenhaken, aus dem Sacculus entstanden, erheblich länger als der dorsale, ebenso sind der Canalicus, der Uncus und die beiden Anellus-Lappen größer und kräftiger entwickelt gegenüber *octodurensis* Favre. Bei dieser besteht der Vesica-Cornutus aus einem sägeblattähnlichen Band von 9 kleinen Zähnen, während *bipunctaria* Schiff. hier 5 in langen Abständen stehende, gröbere Zähne aufzuweisen hat. Letztere hat also im Ganzen den stärker entwickelten ♂-Genitalapparat und ein weit größeres Verbreitungsareal, das von Kleinasien und Süd-Europa bis England, Mitteleuropa und in einzelnen Randpunkten bis an die Ostseeküste in Westpommern (Rügen) und Ostpreußen sowie europäisch Rußland reicht. Kalkboden liebend, hat *bipunctaria* Schiff. also eine erheblich breitere, ökologische Valenz und bessere Anpassungsfähigkeit an kältere Klimate erworben als *octodurensis* Favre. Vielleicht entpuppt sich *aëlptes* Prout einst als Ursprungsform beider Zwillingarten und das als Eiszeit-Refugium bekannte Gebiet des Transkaukasus und Kleasiens einschließlich des Iran überhaupt als ein Entstehungszentrum des Genus *Ortholitha*, wenigstens aller westlichen Arten.

Zu 29. *Dysstroma truncata* Hufn. und *latefasciata* Stdgr. sind das erste der beiden hier zitierten Artenpaare des artenreichen und schwierigen Genus *Dysstroma* Hbn., welches nach der Monographie des Verfassers (23) noch mehrere Dualspezies enthalten dürfte. Vielleicht ausgehend von *superba* Heydm. und *proavia* Heydm. haben die beiden Zwillingarten in

geradezu erstaunlicher Weise in ihren Genen alle Anlagen für eine ganze Anzahl Parallelförmigkeiten einschließlich der f. *mut. rufescens* mit gelbbräunlichem Mittelfeld mit übernommen (s. den 2. Nachtrag). Der Genitalapparat der *latefasciata* ist größer und stärker entwickelt, besonders der Aedoeagus des ♂. Auch die Bursa des ♀ ist stärker chitinisiert mit längerem Signum als bei *truncata* Hufn. Deren Verbreitungsgebiet reicht von den chinesischen Westbergen bei Peking bis England, vom Nordrand des Mittelmeers einschließlich Corsica bis Mittelschweden, Süd-Finnland, Ural und Sajangebirge, wobei der *truncata*-Raupe ihre große Anpassungsfähigkeit an zahlreichere Pflanzenarten der Rosaceen und Ericaceen zugute gekommen sein dürfte. Demgegenüber wurde die *latefasciata*-Raupe bisher nur im Biotop bewaldeter Hochmoore monophag an *Vaccinium myrtillus* L. gefunden. Ihre Verbreitung beschränkt sich auf die subboreale Zone der Palaearktis von S-Schweden, Lettland über Finnland, Nordrußland, Sajangebirge, Kentei bis zum Amurgebiet und Nikolajewsk. Ihr Areal bildet also ein langes, verhältnismäßig schmales Band quer durch Eurasien, die gemäßigten Klimazonen anscheinend meidend. Ich halte sie für phylogenetisch jünger als *truncata* Hfn., die auch 2 Generationen fast im ganzen Verbreitungsareal beibehalten hat, wogegen *latefasciata* nur eine besitzt.

Zu 30. *Dysstroma dentifera* Warr. ist zusammen mit *citrata* L. ein anderes Artenpaar aus der engeren *citrata*-Gruppe, das sich vielleicht aus der rein indoaustralischen *subapicaria* Moore herleitet. *dentifera* hat den stärker entwickelten Genitalapparat, mit besonders langen Vesica-Dornen des größeren Aedoeagus. Im Habitus gegenüber den europäischen Formen von *citrata* L. sehr stattlich, erreicht diese doch in ihrer japanischen subsp. *conformalis* Prt. die gleiche Größe wie *dentifera* Warr. und deren ostpaläarktische subsp. *alexandrowskana* Mats. Diese ist hinsichtlich ihrer Verbreitung das einzige hier aufgeführte Beispiel einer rein nordöstlichen „Ausstrahlung“ aus dem gewaltigen Entstehungszentrum und Eiszeit-Refugium Südwest-Chinas und Tibets, wobei die wärmeliebende Nominatform in NW-Indien und Sikkim südlich der paläarktischen Südgrenze verbleibt, die Subspezies durch China bis Sachalin nach Norden vorgedrungen ist. Demgegenüber hat *citrata* L. wohl schon bei Beginn der Eiszeiten sich kühleren Klimaten anpassen und viele Waldbezirke der gemäßigten und subborealen Zone Eurasiens und Nordamerikas besiedeln können. Sie ist wahrscheinlich als arktotertiäre Art (= Angaradeszendente nach Caradja) aufzufassen. Ihre Abspaltung wäre demnach noch im Tertiär anzunehmen.

Zu 31. Die *Oporinia autumnata* Bkh. — *dilutata* Schiff. et Bkh.-Gruppe ist in diesem Zusammenhang vielleicht eine der interessantesten. Ihre Verhältnisse und ihr anatomischer Bau sind von vielen Seiten studiert worden (s. Seitz-Suppl. IV, S. 96/97). *autumnata* Bkh. mit dem größten Verbreitungsareal durch fast ganz Eurasien hat die kürzesten Oktavals am 8. Sternit, keine Haken an den Valven und 43-46 lange, weniger behaarte Fühlerglieder beim ♂. Bei besserer Anpassungsfähigkeit an kalte, feuchtere und trockenere Klimaverhältnisse hat sie auch die subboreale und Teile der borealen Zone in der Birken-Vaccinium-Vergesellschaftung besiedelt. *dilutata* hat beim ♂ 39-42 kürzere, aber breitere, stark bewimperte Fühlerglieder, sehr lange Valvenhaken und ebensolche Octavals am 8. Sternit. Ihr Aedoeagus ist fast doppelt so lang, die Signa der ♀-Bursa doppelt so groß gegenüber *autumnata*. Die Verbreitung ist rein europäisch (westlich), sie geht im Norden und Osten über die Verbreitungsgrenze der Rotbuche kaum hinaus. Ihre Hauptnährpflanze ist die Eiche, während die nächstverwandte Drillingsart *christyi* Prout an Rotbuche, seltener Weißbuche, in Nord-England aber auch an Birken, Ulmen und Weiden lebt. Harrison hat

ihre Chromosomenverhältnisse untersucht. Nach ihm besitzt *dilutata* 30 und *christyi* Prt. 31, *autumnata* Bkh. 37-42 Chromosomen. Letztere wäre damit die verbreitetste, ökologisch bestausgerüstete, vitalste Art der Gruppe. Ihre weiteren Descendenten, die rein englische *filigrammaria* H. Sch. und die nordamerikanische *omissa* Harrison, seien hier nur erwähnt.

Zu 32. Die *incursata* Hb.-Gruppe im Genus *Xanthorhoë* konnte Verfasser ebenfalls untersuchen (24). Diese den *Ortholithinae* nahestehende, bisher als Untergruppe im Sammelgenus *Cidaria* aufgefaßte Gattung enthält mehrere Paare von Zwillingarten. In Europa sind hiervon *incursata* Hbn. und *annotinata* Zett. bekannt. Erstere hat in allem den kräftigeren, mit stärkeren Dornen und Haken versehenen ♂-Genitalapparat und beim ♀ einen stark bedornen, halskragenförmigen Ring um das Ostium bursae, der beim *annotinata*-♀ fehlt. Letztere Art ist erheblich kleiner als *incursata* Hbn. Es gehören hierher noch zwei weitere Arten: *sajanaria* Prt. vom Sajan-Gebirge, Kamtschatka, Sibirien und vielleicht Nord-Lappland, sowie die große *majorata* Heydm. vom Transbaikal, die im ♂-Genitalapparat am wenigsten bedornet und so primitiver gebaut erscheint. — Hierdurch wird die ursprünglich für *incursata* Hbn. angegebene Verbreitung unsicher. Diese bewohnt in Europa nur die Alpen und die höheren, deutschen Mittelgebirge, nach Djakonov noch Sibirien; welche obiger Arten aber in Labrador, Baffinsland und auf dem Felsengebirge Nordamerikas lebt, ist bis jetzt noch ungeklärt. *annotinata* Zett. ist bisher von Lettland, Estland, Nord-Rußland, Finnland, Skandinavien und Sibirien bekannt. Alle in Sibirien vorkommenden Formen müssen später noch auf ihre engere Artzugehörigkeit geprüft werden. Ich halte jene drei für Descendenten der *majorata* Heydm. und *incursata* Hbn. für das jüngste, während der Eiszeit im Europäischen Alpengebiet von *annotinata* Zett. abgespaltene Glied jener anscheinend arctotertiären Artengruppe.

Zu 33. Über *Xanthorhoë spadicearia* Bkh. und *ferrugata* Cl. ist sehr viel geschrieben worden, so von Prout (25), Draudt und Warnecke (26). Letzterer bildet die schon von Pierce beschriebenen ♂-Genitalanhänge ab, die hinsichtlich der äußerlich leicht sichtbaren Valvenhaken am stärksten bei *spadicearia* Bkh. entwickelt sind. Bei dieser ist auch der Aedoeagus länger, mit mehr Dornen am Ende, ebenso der ♀-Apparat in allem etwas größer. Es findet sich weitgehend Parallelförmigen-Bildung, doch ist *spadicearia* im Mittelfeld der Vorderflügel heller gefärbt mit deutlichen Linien, auch bei der schwärzlich bandierten Form. Ihr Verbreitungsareal ist kleiner, aber ganz von dem der *ferrugata* überlagert, und reicht von England, durch ganz Europa einschließlich Skandinavien und Finnland bis zum Sajan-Gebirge. In den Alpen geht *spadicearia* höher hinauf, bis 1800 m, während *ferrugata* nur bis 1600 m Höhe beobachtet wurde. *spadicearia* lebt nicht nur an Galium und verwandten Pflanzen, sondern auch an Heidelbeeren (*Vaccinium*). *ferrugata* ist bis Kamtschatka und durch ganz Nordamerika als sbsp. *inclinatoria* Warr. verbreitet. Ich halte sie für eine arctotertiäre Art, *spadicearia* als ihre jüngere Descendente. Vielleicht ist die große, ostasiatische *stupidata* Alph. als die angarische Stammart beider anzusehen.

Zu 34. In *Thera obeliscata* Hbn. und *variata* Hbn. haben wir zwei zweifelloso ökologisch-physiologisch differenzierte Arten; nach der heutigen Anschauung, vor uns, bei denen der Futterpflanzenwechsel, von Kiefer zur Fichte, seine Rolle gespielt haben dürfte. Die Unterschiede in den Genitalapparaten bei ♂♂ und ♀♀ hat Pierce in „The Genitalia of the Geometridae“ 1914 herausgearbeitet. Wenn die abweichenden Merkmale auch nur gering sind, so sind sie doch hinreichend konstant, um mit den anderen

des larvalen Stadiums und der sonstigen Lebensgewohnheiten zusammen beide sich sehr nahe stehenden Zwillingarten stets trennen zu lassen. *obeliscata* ♂ hat am Penisrohr 8-10, *variata* ♂ aber mehr als 15-20 Dornen als wichtigste Kennzeichen. Bei den ♀♀ ist die *variata*-Bursa schlanker als bei *obeliscata* ♀. Die Verbreitung beider erscheint mir noch nicht ganz klar, da asiatische Exemplare wohl noch kaum anatomisch untersucht sind. Aber im allgemeinen ist es wohl zutreffend, daß *variata* von England bis Japan, also eurasisch, *obeliscata* anscheinend aber nur in Europa verbreitet ist. Ihre Raupe lebt bekanntlich nur auf Kiefern und noch auf Juniperus, nimmt aber in der Gefangenschaft auch Picea an, die sonst die Hauptfutterpflanze der *variata* bildet. Letztere scheint mir mit der Fichte an kühlere und feuchtere Klimata etwas besser angepaßt zu sein, auch dadurch, daß sie im Norden und in alpinen Lagen nur eine Generation bildet, während *obeliscata* auch hier wenigstens eine zweite Teilgeneration von etwa 50 % der Nachkommenschaft beibehält, nach meinen Zuchten beurteilt.

Die Phylogenie dieser Gruppe ist mir noch nicht klar geworden, da ich eine Untersuchung der asiatischen Thera-Formen nicht durchführen konnte. Wahrscheinlich liegt dort das eigentliche Entstehungszentrum, während im westlichen Mittelmeergebiet anscheinend später sich ein weiteres, glaziales entwickelt hat. Hier könnten sich sowohl *obeliscata* Hbn. wie auch vorher die kleinere *variolata* Stdgr. abgespalten haben. Letztere, nur aus den nordafrikanischen Rifgebirgen, also einem sehr beschränkten Verbreitungsgebiet, bekannt, ist sicher eine der tertiären Stammformen dieser Gruppe und bestimmt *bona species*, mit kleinerem ♂-Genital und erheblich kürzerem Penisrohr, das nur 6-8 gleichmäßige Dornen am oberen Rand aufweist. Also die primitivere Form. Man könnte *obeliscata* als ihre erste Descendente auffassen, zumal sie auch an Kiefern lebt, während *variata* mit ihrer noch stärkeren Anpassungsfähigkeit, auch an niederschlagsreiche Höhenlagen bis 2000 m (Vorbrodt), und 15-20 Dornen am Aedeagus des ♂, als das jüngste Glied dieser Kette anzusehen wäre. Ihre Differenzierung ist anscheinend im Glazial durch den Übergang auf die Fichte (*Picea excelsa*) mit var. *cembrae* Kitt als Vorstufe und physiologisch-ökologisch erfolgt. Die Richtigkeit dieser vorläufigen Auffassung wäre aber noch durch eine weitere, eingehende Untersuchung der ganzen Gattung Thera zu erhärten, insbesondere auch hinsichtlich der europäisch-alpinen Formen *stragulata* Hbn. und *albonigrata* Höf. Mit den Vorarbeiten habe ich schon begonnen.

Zu 35. *Eulype hastata* L. und *subhastata* Nolck. mögen hier noch als Beispiel zweier Dualspezies angeführt sein, die erst seit Djakonov (1926) auch morphologisch als zwei sichere Arten angesehen werden. Sehr gute Abbildungen der ♂-Genitalapparate gibt Urbahn (27), obwohl *subhastata* in Pommern, wie überhaupt in Norddeutschland und Dänemark nicht nachgewiesen ist. Die äußerlich kleinere Art hat den stärker chitinisierten Apparat, längeren Saccushaken und eine größere Zahl von Vesiac-Dornen im ♂-Penisrohr als *hastata* L., deren Bündel nur 2-3 lange Dornen enthält.

Trotzdem beide Arten über die ganze Holarktis einschließlich Nordamerika verbreitet zu sein scheinen, und zwar mit der Birken-Vaccinium-Association, haben sie doch eine unterschiedliche ökologische Valenz. da *subhastata* Nolck. mit ihren Rassen sich als boreal-alpine Art herausgestellt hat, die in Europa wenigstens in allen mittleren und wärmeren Lagen sowie in der Ebene fehlt. Im allgemeinen können beide voneinander auch als ökologisch differenziert gelten, da in vielen Gegenden *hastata* L. nur an Birke und Weide, *subhastata* Nolck. hauptsächlich an Vaccinium uliginosum und myrtillus, aber auch an Salix, Betula, Spiraea aruncus und

die schottische Rasse *nigrescens* Cock. an *Myrica gale* lebt. Aber schon in mittel- und besonders Norddeutschland wird auch *hastata* L. vornehmlich in *Vaccinium*-Beständen gefunden und nimmt hier, oft als Hochmoorbewohner, ganz die Gewohnheiten der *subhastata* an. *hastata* L. hat also entschieden die breitere ökologische Valenz und findet auch im extrem atlantischen Klima, z. B. auf Island, noch ihre Lebensbedingungen, während sie im polaren Lappland fehlt. M. E. ist dieses Artenpaar nach obigem geradezu als Musterbeispiel für die sexual-physiologische Entfremdung auf mutativer Grundlage als wahrscheinlich bedeutungsvollem, kausalen Differenzierungsfaktor anzusehen, da offensichtlich andere Ursachen hier ausscheiden. So gelang es Schneider (Cannstatt) nicht, beide zwecks Bastardierung zu paaren. Die weit ausgedehnten Verbreitungsareale beider Arten überdecken sich nur teilweise in den Übergangsgebieten von der submontanen zur montanen, sowie in und am Rande der subborealen Klimazone im Norden. Es sind also auch keine reinen vikariierenden Arten. Die kleinere, boreal-alpine *subhastata* betrachte ich als phylogenetisch jüngere. Beide sind wohl noch arktotertiär, da sonst ihre Verbreitung auch in Amerika nur schwer erklärbar wäre.

Zu 36. 1936 habe ich die artspezifische Trennung der Doppelarten *Lomaspilis opis* Btlr. und *marginata* L. dargelegt (28). Der ♂-Genitalapparat der letzteren ist ein wenig kleiner und zierlicher, der Unkus breiter, die Valvenarme dünner, das Vinculum schmaler zugespitzt. Der Aedoeagus hat mehr (12-15) und stärkere Vesica-Cornuti als bei *opis* ♂, wo hier nur 8-10 meist schwächere Cornuti vorhanden sind. Die zierlichere, kürzere Bursa des *marginata* ♀ trägt ein fast rundes Signum, mit zahlreicheren und variierenden sternförmig angeordneten Dornen, während *opis* ♀♀ ein flach nierenförmiges, in der Mitte eingeschnürtes Signum zeigen, das schwächer und sehr unregelmäßig bedornt ist. *marginata* L. zeigt also in beiden Geschlechtern kräftigere und zahlreichere Bedornung. Die gerade noch NO-Europa von Osten her erreichende sbsp. *nigrita* Hdm. ist kleiner und schwärzer als die größere ostasiatische Stammform *opis* Btlr. Sie fliegt in Finnland 10 Tage später als *marginata* L. und länger als diese (vom 20. 6.-15. 7.) an Randgebüsch nasser Wiesen. Letztere hat auch ganz Europa einschließlich des borealen Lapplands besiedelt, wo *opis nigrita* fehlt; auch deutsche Stücke oder Fundorte sind bis jetzt unbekannt. Ich halte nach allem *marginata* L. für die entwicklungsgeschichtlich jüngere der beiden, physiologisch und durch eine geringe Verschiebung ihrer Flugzeiten auch biologisch differenzierten Arten.

Zu 37/38 hat sich P e t e r s e n in seiner „Lepidopteren-Fauna von Estland“, 1924, Teil II, S. 386/87, ausführlich geäußert. Er führt diese Artenpaare als Beispiele für die von ihm aufgestellte These der „Entstehung der Arten durch physiologische Isolierung“ an. Außer bei *Crambus* erwähnt er die Auffindung ähnlicher Verhältnisse in den Gattungen *Cnephasia*, *Nemophora* und *Swammerdamia*.

Zu 39. M. Hering stellte mir freundlicherweise seine neueste Arbeit über die beiden, 1922 von Pierce und Metcalfe getrennten *Argyroproce pomedaxana* und *profundana* F. schon im Korrekturabzug zur Verfügung (29). Bei letzterer sind die Wimpern der ♂-Fühler weniger als halb so lang wie die Fühlerschaftdicke, während sie bei *pomedaxana* mehr als halb so lang wie der Fühlerschaft sind. Diese Art hat eine kürzere, basal breitere ♂-Valve, deren basales Haarbüschel kürzer und dichter ist als bei *profundana*. Beide Arten stehen in der Gattung *Argyroproce* nach jenem anatomischen Befund ganz isoliert. Die *profundana*-Raupe ist von *Quercus* und *Prunus padus* bekannt, die von *pomedaxana* auf *Prunus padus* und

Apfel gefunden. Ihre Verbreitung ist noch wenig bekannt, in Europa aus S-England, Potsdam, Dresden, Mähren, S-Bayern. Dagegen kennt man *profundana* von Skandinavien, dem Baltikum, Zentraleuropa, Spanien, Sardinien, Italien und Armenien. Fraglich ist Japan, auch mit Rücksicht auf die noch junge Abtrennung beider. Hering sagt dann zum Schluß: „Ganz offenbar handelt es sich hier wiederum um eine Dualspezies im Sinne von Pryer, die auf dem Wege über biologische Unterarten entstanden sein mögen. Die beiden Arten stehen sich einerseits so außerordentlich nahe, sind andererseits innerhalb der ganzen Gattung so isoliert, daß sich die Vermutung nicht von der Hand weisen läßt, daß es sich hier ursprünglich nur um eine Art gehandelt hat, aus der auf dem Wege über die ökologische Differenzierung sich zwei biologische Unterarten herausgebildet haben, von denen die eine auf Quercus, die andere auf Rosaceen fraß. Später haben sich aus diesen Unterarten gefestigte Arten gebildet, wie es jetzt die Sexual-Armaturen erweisen. Nachträglich bestand noch immer die Möglichkeit des Übergangs auf die andere Pflanze, wie das Vorkommen von *profundana* F. auf *Prunus padus* erweist, das von zwei Züchtern unabhängig voneinander nachgewiesen wurde.“

Es ist m. E. aber auch denkbar, daß diese ökologische Valenzbreite der *profundana* F. schon vor der Abtrennung der *pomedaxana* eigen war und daß die *Deszendente* dann erst durch sexual-physiologische Isolierung diesen Übergang auf Rosaceen als Futterpflanze zugleich als artbestimmendes Merkmal erblich fixierte.

Zu 40. Die sichere Trennung des lange umstrittenen Artenpaares *Hyponomeuta padellus* L. und *malinellus* Z. ist 1941 Graf von Toll durch den Nachweis konstanter anatomischer Unterschiede im ♂- und ♀-Genitalapparat gelungen (30). Das *padellus*-♂ hat ein löffelförmig erweitertes Vinculum, breitere, ventral viel bauchigere Valven und einen geraderen, auch längeren Aedoeagus gegenüber *malinellus*. Bei dieser Art sind jene Organe schmaler und kürzer. Die Bursa des ♀ entsprechend mit schmalerem Ostium und viel weniger chitinisiert, wie die Bursa von *padellus* ♀. Ich möchte daraus schließen, daß *padellus* die entwicklungsgeschichtlich jüngere Art darstellt und daß *malinellus* mit dem Wildapfel aus dem asiatischen Waldrefugium im Spättertiär nach Europa gelangt ist, wo dann im Glacial durch den Übergang auf *Crataegus*, *Prunus spinosa* und *padus* die *Descendente padellus* durch ökologische und physiologische Isolierung entstand. — Soweit die Verbreitungsareale beider bisher bekannt, kommt *padellus* L. von Mittel-Skandinavien durch ganz Europa, Griechenland, Armenien bis etwa zum Tienschan vor, während *malinellus* Z. nur Mittel- und Süd-Europa mit Ausschluß Englands erreicht, in Ostasien aber auch vom Amur und aus Japan, also aus den ältesten Refugien arktotertiärer Arten bekannt ist.

### Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen.

Im folgenden soll nun der Versuch gemacht werden, durch Zusammenziehung gleichartiger Ergebnisse und paralleler Erscheinungen auch zahlenmäßig die bisherigen Erkenntnisse und Theorien über die Bildung der Arten, ihr entwicklungsgeschichtliches Alter und etwaige Kriterien für dieses zu untermauern. Dabei möchte ich den Ansichten Caradjas (31) und Reimigs (32) hinsichtlich der diluvialen und alluvialen Geschichte unserer holarktischen Fauna und Flora weitgehend folgen. Dies gilt insbesondere für die in diesen Arbeiten erfolgte Festlegung der glazialen Refugialräume, in die sich die von der Vereisung bedrohten Reste der arktotertiären Tier- und Pflanzenwelt zurückgezogen und dann von hier aus ihre verschiedenen Vorstöße zur Wiedereroberung der stufenweise sich neu begründenden

Holarktis machten. Als feststehend muß nach dem bislang zusammengetragenen, großen Material gelten, daß das größte und artenreichste, ostasiatisch-pazifische Refugium in Tibet, SW-China und Japan die meisten und ältesten, weil primitivst gebauten, sog. archaischen Arten und Formen aufweist, von denen sich zu einem großen Teil die westasiatische und europäische Fauna und Flora herleiten läßt. Jedoch darf nicht übersehen werden, daß auch die übrigen Refugien, so das mediterrane, das transkaukasisch-persische und die drei kleineren innerasiatischen (Afghanistan, Thianschan, Nord-Mongolei) eine wenn auch geringere Anzahl sehr alter, tertiärer Formen aufweisen, die eine durchaus selbständige Entwicklung erkennen lassen.

Für die hier besprochenen 40 Artenpaare kommen als Ausgangspunkte ihrer Weiterentwicklung und postglazialen Ausbreitung hauptsächlich das mediterrane und das armenisch-persische Refugium in Frage, nur für wenige arktotertiäre Formen auch die ostasiatischen. 12 Artenpaare gehören ökologisch als ursprüngliche Steppenbewohner dem Eremial, alle übrigen dem Arboreal (nach Reinig) an. Sie sind entweder Waldbewohner oder sog. „Waldgrenztiere“.

Es sollen nun nacheinander die zur Differenzierung der Artenpaare untersuchten Merkmale zusammengefaßt einer vergleichenden Betrachtung dahingehend unterzogen werden, welche gemeinsamen und parallelen oder divergierenden Kriterien sich hieraus für die vermutliche Ursache der Evolution, die Richtung der Entwicklung und Kennzeichnung der älteren Stamm- bzw. der jüngeren deszendenteren Form bisher ergeben.

a) Die „ökologische Valenz“ in Verbindung mit der heutigen Verbreitung scheinen am besten geeignet, die Bestimmung des entwicklungsgeschichtlichen Alters und ihrer gegenseitigen Abstammung für jede der „Zwillingsarten“ zu ermöglichen.

Da die präglaziale Fauna Europas eine an ein gleichmäßiges, mildes bis subtropisches Klima angepaßte eurasische Fauna war, so erhellt hieraus, daß die Art mit weiterer eurasischer und nearktischer Verbreitung in erster Linie als die ältere Form anzunehmen ist. Wenn im Beispiel 1. *Parn. phoebus* F. mit einigen Subspezies auch noch in Nord-Amerika fliegt, so ist diese Art zweifellos als älter wie *apollo* L. anzusehen, der Eurasien nur von Nord-Europa bis zur Grenze der Mongolei bewohnt, den Pazifik also nicht erreicht. Auch das weit zerrissene Verbreitungsgebiet des *phoebus* F. kennzeichnet ihn gegenüber *apollo* L. als sehr alte, praeglaziale Art des arktotertiären Verbreitungstypus, wie ihn die 8 Artenpaare 1, 14, 18, 30, 31, 32, 33 und 35 darstellen, wenigstens bei der älteren Art.

Bei 15 anderen Paaren ist die entwicklungsgeschichtlich ältere Art durch eine eurasische Verbreitung, anscheinend von dem großen ostasiatisch-chinesisch-tibetanischen Refugium (Angara-Kontinent) ausgehend, ausgezeichnet, während die vermutlich jüngere als vorwiegend europäisch, höchstens noch als klein- bis westasiatisch zu bezeichnen ist. Ihre Spaltung dürfte sich also aus dem westlichen Wanderstrom und somit zeitlich später vollzogen haben. Hierzu rechne ich die Paare Nr. 2, 6, 7, 11, 13, 19, 20, 23, 26, 29, 36, 37, 38, 39 und 40. Bei Nr. 20 *Ap. fucosa* Frr. und *lucens* Frr. fallen die Verbreitungsgebiete nach ihrer Ausdehnung von England bis zum Amur fast zusammen, nur bewohnt *lucens* Frr. viel zersreuter liegende, andere Biotope, jüngere Hochmoore.

Hinsichtlich der Dualspezies Nr. 5, 12, 15, 16, 28, 34 liegen die Dinge noch wieder etwas verschieden. Hier hat eine der beiden Arten, die ich deshalb als die älteren ansehe, nämlich *pseudathalia* Rev., *temera* Hbn., *tripuncta* Frr., *vicina* Alph., *octodurensis* Favre, *obeliscata* Hbn., den Raum

ihres eiszeitlichen Refugiums und dessen umliegende Gebiete nur wenig überschritten, während die Zwillingspartner *athalia* Rott., *obelisca* Hufn., *lutulenta* Bkh., *adusta* Esp., *bipunctaria* Schiff. und *variata* Hbn. besonders auch in Europa ein weit größeres Gebiet besiedeln konnten. Hier wären erstere also deshalb als die phylogenetisch älteren anzusprechen, weil sie die geringere ökologische Valenz aufweisen.

Diese ist schließlich das entscheidende Merkmal in den noch verbleibenden Fällen, in denen die heutigen Areale beider Zwillingarten fast gleich sind. Hierher wären die Artenpaare Nr. 3, 4, 8, 10, 17, 21, 22, 24, 25 und 27 zu zählen. Bei ihnen glaubte ich diejenigen Arten, die dem kühler und feuchter gewordenen, postglazialen Klima besser angepaßt sind und sich als die vitaleren erweisen, als die jüngeren ansehen zu sollen.

Aber es ist zuzugeben, daß nach dieser Methode nicht in allen Fällen eine klare Entscheidung gefunden werden kann, nämlich dann, wenn die Areale beider Zwillingarten sich fast genau decken, die Bestimmung der größeren ökologischen Valenz also recht schwierig oder unmöglich wird. Hier möchte ich anführen die Paare: 8. *armoricanus-alveus*, 10. *purpuralis-pimpinellae*, 17. *ligula-vaccinii*. 22. *oleagina-jaspidea*. 25. *purpuraria-purpurata* und 27. *mucronata-plumbaria*. Es soll weiter unten versucht werden, die Entscheidung auch in diesen Fällen an Hand der bisher bekannten anatomischen Unterscheidungsmerkmale zu finden.

Bei 2 Artenpaaren 9. *Zyg. angelicae-elegans* und 14. *Sid. pallens-favicolor* haben die an letzter Stelle genannten Arten nur ein sehr kleines Verbreitungsareal, das zudem mit keinem der bekannten Glazialrefugien etwas zu tun hat. Ihre Lebensräume liegen vielmehr im postglazialen Invasionsgebiet des westlichen Mitteleuropa, so daß wohl mit Recht angenommen werden darf, daß die Entstehung jener noch verhältnismäßig recht jungen Datums ist. Vielleicht sind sie noch zu den Species in statu nascendi zu rechnen, wobei die Entscheidung darüber, ob die artliche Trennung schon als vollzogen angesehen werden muß, doch oft bis zu einem gewissen Grade Ansichtssache bleiben wird. Das Stadium der Rasse wird aber in dem Augenblick als überschritten und die Artbildung als vollendet angenommen werden müssen, wenn entweder die sexualphysiologische und somatische Entfremdung durch Kreuzungszuchten oder, bzw. und, gleichzeitig anatomische Um- und Neubildungen z. B. im Genitalapparat als konstant nachgewiesen werden, die sich sonst bei anderen Rassen der Stammart nicht finden.

An dieser Stelle wären noch zwei sonst hier nicht angeführte „junge Arten“ unter den Macrolepidopteren zu erwähnen: *Op. filigrammaria* H. Sch. und *Dysstr. concinnata* Steph., deren Artcharakter z. T. noch umstritten ist. Sie stehen zum mindesten an der Grenze zwischen Art und ökologischer Rasse. Bemerkenswert ist jedoch für die kausalen Zusammenhänge bei der Artbildung, daß auch ihr kleines Verbreitungsgebiet im Nordwesten Großbritannien (wie somit bei allen vier jungen Formen) an der Nordwestgrenze des Vorkommens der Stamm- oder Zwillingart überhaupt liegt, und bei 3 Arten ganz im nordwestatlantischen Klimagebiet mit seinen ungünstig wirkenden Klimafaktoren!

b) Konstante Abweichungen im Bau der Genitalapparate und ihrer Anhänge sind bei allen 40 Paaren gefunden worden, zum mindesten bei den ♂♂, aber auch bei den ♀♀. Reihenuntersuchungen sowohl aller bekannten Rassen wie auch der verwandten Arten bieten sehr wohl die Möglichkeit zur Beurteilung, ob die Abweichungen nur Rassenmerkmale im Rahmen der Variationsbreite dieser Apparate innerhalb der Art darstellen, oder ob sie außerhalb derselben stehen und daher als

artdifferenzierende Merkmale zu werten sind. Es können hier die Ergebnisse der angezogenen Autoren und von 19 eigenen Arbeiten zusammengefaßt werden.

Zunächst seien die 27 von 32 Artenpaaren untersucht, bei denen das phylogenetische Alter an Hand des Verbreitungsareals schon unter a) mit ziemlicher Sicherheit festgelegt werden konnte. Keine Untersuchungen der Genitalapparate haben vorgelegen von den Nr. 9, 11, 37 und 38, so daß hier insgesamt nur 36 Paare verglichen werden können.

In 11 Fällen ist der ♂-Apparat im ganzen bei der jüngeren Art größer als bei der entwicklungsgeschichtlich älteren. Es hängt dies mit der Faltergröße der Arten selbst zusammen, da die Individuen selbst oft durchschnittlich größer sind. Aber in 6 Fällen (bei Nr. 2, 3, 7, 24, 26, 35) ist die ältere Art die größere, und hier dann auch der ♂-Apparat meist stattlicher. Die Faltergröße ist also kein einheitliches und sicheres Kriterium für das geschichtliche Alter der Art, obwohl in den meisten Fällen bei Heranziehung alter Formen des chinesisch-tibetisch-japanischen Refugiums diese habituell größer und kräftiger erscheinen als ihre zweifellos jüngeren, westlichen Verwandten. Ich halte diese Tatsache im allgemeinen für die Regel. Bei 18 von 36 untersuchten Artenpaaren weist die jüngere Art ein stärkeres Penisrohr auf als die ältere, d. h. bei 50%; auch bei Nr. 24 und 35, wo der ♂-Falter selbst etwas kleiner ist. Hiervon zeigen 12 jüngere Arten stärkere Vesicadornen oder eine größere Anzahl derselben. In 11 Fällen finden sich bei ihnen noch weitere Vergrößerungen, Umbildungen kleiner Dornen in einen größeren, oder zusätzliche Dornen, Zapfen bzw. Verlängerungen anderer Anhänge des ♂-Apparats; doch gibt es selten auch einzelne Rückbildungen. Auch die Bursa der ♀♀ ist in 12 Fällen entsprechend des ♂-Aedoeagus größer, robuster und mit stärkerem Signum oder mit mehr Signa versehen, als sie die ältere Art aufweist. Bei 6 Artenpaaren sind die ♂♀-Apparate der jüngeren Art im ganzen stärker chitinisiert, wobei bei zwei derselben eine dunklere, bräunlichere Farbe des Chitins beobachtet wurde. Im ganzen zeigen also mehr als 30% der hier untersuchten jüngeren Arten größere, stärker bedornete und chitinisierte Genitalapparate in meist beiden Geschlechtern, sofern nicht die wahrscheinlich ältere Art schon habituell größer ist. Das Gegenteil wurde nur einmal bei Nr. 23 *dipsacea* gefunden, d. h. in den anderen  $\frac{2}{3}$  Fällen erschienen die Größenverhältnisse bei beiden Dualspecies und gleicher Faltergröße ungefähr gleich. Dies würde bedeuten, daß man bei größeren oder stärker bedorneten und chitinisierten Genitalapparaten bei einer von zwei gleichgroßen Zwillingarten diese mit ziemlicher Sicherheit als die phylogenetisch jüngere ansehen darf. Damit wären bei lfd. Nr. 8 *Hesp. alveus*, bei Nr. 17 *vaccinii*, bei Nr. 22 *jaspidea*, bei 25 *purpuraria*, bei 27 *plumbaria* F. als die jüngeren Arten anzunehmen.

c) Die Veränderung des ♂-Fühlerbaues bei einer von 2 Zwillingspaaren scheint hier besonders bemerkenswert. Sie wurde von mir bei 8 Dualspecies herausgestellt.

Hiervon gehören 6 dem Eremial, d. h. der Steppenformation an, nämlich die Paare Nr. 10, 11, 12, 15, 25, 27. Von ihnen zeigen: *Zyg. pimpinellae* Guhn längere Fühlerglieder mit etwas längerer Behaarung; ob auch mehr oder weniger Fühlerglieder als *purpuralis*, ist noch nicht festgestellt. Da auch sonst die Untersuchungen der Rassen beider auf ihre Artzugehörigkeit noch nicht beendet sind, ist m. E. bei diesem Zwillingspaar eine klare Entscheidung über ein höheres Alter der einen gegenüber der anderen noch nicht zu fällen. — Bei 11 und 12 weisen die größeren, älteren Arten zugleich stärker bewimperte bis gekämmte ♂-Fühler gegenüber der jüngeren

Art auf. Bei diesen, *obelisca* Hbn. und *tritici* L. konnte ich 1933 nachweisen (8), daß sogar innerhalb dieser Arten die Individuen im luftfeuchteren, atlantischen Klimagebiet Nordwest-Europas weniger schlankere und lockerer bewimperte Fühlerglieder aufweisen, während die des lufttrockenen Kontinentalklimagebietes stärkere, zahlreichere und dichter bewimperte Glieder besitzen. Das Paar Nr. 15 zeigt bei der vermutlich älteren, südöstlichen *tripuncta* Fr. nur 11-12 kahle Endglieder, bei der jüngeren *lutulenta* Bkh. aber 14-16 kahle Endglieder der Fühlerspitzen, also eine weitere Rückbildung der bewimperten Kammzähne. Bei dem Beispiel Nr. 25 hat *purpuraria* L. 4-5, *purpurata* L. 2-3 kahle Endglieder, bei Nr. 27 *mucronata* Scop. 9, aber *plumbaria* F. 11 derselben.

Aus dem Arboreal wären hier noch zwei weitere Dualspezies anzuführen. Von dem unter Nr. 22 genannten Artenpaar, das aber noch zu den „Waldgenetieren“ gehört, hat *oleagina* F. bei ♂ und ♀ doppelt gekämmte, *jaspidea* Vill. nur einfach gekerbte Fühler, und schließlich hat Hering bei den Arten unter Nr. 39 für *pomedaxana* eine Bewimperung der ♂-Fühler aufgezeigt, die mehr als halb so lang wie die Fühlerschaftdicke ist, während *profundana* ♂♂ nur eine solche von weniger als der halben Schaftdicke aufweisen, wobei ein basales Haarbüschel an den Valven zugleich weniger dicht ist als bei der erstgenannten.

Zusammengefaßt kann für alle 8 Beispiele gesagt werden, daß die mehr südliche und südöstliche, lufttrockenere Klimagebiete bewohnenden Arten stärker gekämmte und bewimperte, oft mit mehr Gliedern versehene ♂-Fühler aufweisen als die jüngeren, weiter in luftfeuchtere, kühlere Gebiete vorgedrungenen Arten. Daß diese Tatsache umgekehrt auch bei einer phylogenetisch älteren, arktotertiären Art vorkommen kann, wenn sie schon früh solche Gebiete bewohnte und hier sogar die Eiszeiten überstand, beweist im Beispiel Nr. 31 *Op. autumnata* Bkh. mit 43-46 langen, schlanken, weniger bewimperten Fühlergliedern, gegenüber *dibutata* mit nur 39-42 kürzeren, aber breiteren und stärker bewimperten Gliedern. Die letztere, hier sicher jüngere Art ist nur im europäischen Arboreal verbreitet, dagegen *autumnata* im Norden und Ostasien wie Nordamerika bis in die Birkenwälder der Taiga-Gebiete. Als Erklärung hierfür führte ich 1933 (loc. cit. S. 248) an, daß die feuchtere, den Geschlechtsduft leichter tragende und wahrnehmbar machende Luft die Rückbildung der hier entbehrlicheren Bewimperung der ♂-Fühler bewirkt haben wird, während die Tiere der lufttrockeneren Kontinentalgebiete besonders im ursprünglichen warmen Eremial jene stärkere Bewimperung beibehielten. Arten, die diesem Biotop entstammen, aber aus ihm heraus in nördlichere, luftfeuchtere Gebiete vorstießen und infolgedessen Rückbildungen der ♂-Fühlerbewimperung vornahmen, oft zusammen mit einer Reduktion der Gliederzahl selbst, sind also als entwicklungsgeschichtlich jünger zu betrachten. Bei den Arten des Arboreals läßt die Tatsache einer entsprechenden Fühlerbildung in solchen Klimagebieten einen Schluß auf ihr phylogenetisches Alter indessen nicht immer zu.

d) Ökologische Differenzierungs-Merkmale, die zur Entstehung der Artspaltung beigetragen haben könnten, lassen sich in den hier untersuchten 40 Beispielen in 2 Richtungen feststellen.

Einmal in der Form des Futterpflanzenwechsels. Er ist durchaus nicht immer mit einer Änderung des Biotops verbunden, kann es aber sein. Wir finden ihn bei 20 Artenpaaren von 32 dahingehend untersuchten = 62,5% (von Nr. 5, 8, 16, 21, 30, 32, 37, 38 konnte ich über die Futterpflanzen beider Dualspezies nichts feststellen). Die Neubildung solcher Ökotypen kann natürlich den Anstoß zu der Artdifferenzierung gebildet haben, braucht es aber nicht, wie zahlreiche Gegenbeispiele beweisen.

Bei den übrigen 12 Artenpaaren liegt kein Futterpflanzenwechsel vor, sie leben heute noch vielfach auf der gleichen Nährpflanze, z. B. Nr. 22. *oleagina-jaspidea*, 24. *ruficiliaria-quercimontaria*, 26. *plagiata-efformata*, 27. *mucronata-plumbaria*, 36. *opis-marginata*. Hier muß also ein anderer Anlaß zu der Artdifferenzierung gesucht werden.

Ich vermute ihn z. T. in einer Verschiebung der Flugzeiten mit oder ohne Änderung der Zahl der Generationen. Als Beispiele seien genannt: 24. *ruficiliaria-quercimontaria*, 27. *mucronata-plumbaria*, 36. *opis-marginata*, ferner 13. *rubi-florida*. Aber auch diese geringe Differenzierung ist bei einigen dieser Artenpaare nicht einmal aufgetreten, z. B. bei 26. *An. plagiata-efformata*, die beide oft am gleichen Flugplatz und an der gleichen Nährpflanze nebeneinander gleichzeitig vorkommen.

Ein deutlicher Wechsel des Biotops und damit eine Änderung der ökologischen Valenz ist in den Beispielen Nr. 6, 7, 13, 20, 29 festgestellt worden, welche die deshalb wahrscheinlich jüngere Zwillingart in die verhältnismäßig recht junge Formation der Hoch- und Niedermoorzone geführt hat. Sie stellen aber nur  $\frac{1}{4}$  der Zahl der insgesamt in 20 Fällen neu aufgetretenen Ökotypen dar, die mit 62,5 % von 32 Artenpaaren also den größten Anteil an der ökologischen Artdifferenzierung, wie wir sie hier als sicher annehmen müssen, beanspruchen, mit der „ökologischen Rasse“ als Zwischenstufe. Ich möchte für jene, wie sie schon Petersen, Hering und viele andere Autoren als artbildenden Faktor hervorgehoben haben, den Begriff „ökologische Isolierung“ einführen, die nach obigem in der weitaus größten Mehrzahl der hier zusammengestellten 40 Artenpaare als der kausale Differenzierungsfaktor bei der Arteubildung ihrer Zwillingspartner anzusehen ist. Diese Erkenntnis steht im Gegensatz zu der früher in den Vordergrund gestellten „geographischen Isolierung“ mit dem Zwischenglied der in ihrem biologischen Wert bisher stets überschätzten „geographischen Rasse“. Denn eine wirkliche Vikarianz der beiden Dualspezies konnte nur in den Beispielen 5 und 15 nachgewiesen werden. Als Merkmal für die entwicklungsgeschichtlich jüngeren Art kann wohl angenommen werden: a) Eine Verspätung der Erscheinungszeit dieser gegenüber der anderen \*Zwillingart, als Anpassung an den späteren Frühlingsbeginn in nördlicheren, kühleren Gebieten. b) Der Übergang zur Bildung nur einer Generation gegenüber der Beibehaltung von 2 Generationen seitens der Stammart, die damit die Anpassung an ein günstigeres Klima ihres ursprünglichen Areals oder Glazialrefugiums anzeigt. Daß auch solche Differenzierungen längst nicht immer auftreten brauchen, sehen wir in den Beispielen Nr. 25 und 26. Hier haben beide Dualspezies ihre 2 Generationen beibehalten, während bei den Paaren 27, 28, 35 beide Arten heute auch nur eine Generation ausbilden. Ebenso in noch vielen weiteren Fällen.

Eine endgültige Arteubildung ist aber erst dann als vollendet anzusehen, wenn auch die „sexual-physiologische Isolierung“ nach W. Petersen vollzogen ist. Diese stellt hinsichtlich der Änderung und beiderseitigen Wahrnehmung des Geschlechtsduftes einen Komplex wahrscheinlich als gleichzeitig anzunehmender Mutationen bei ♂♂ und ♀♀ einer Population dar, die auf 1 ♀ zurückgehen dürfte. Jedenfalls werden auch somatische Veränderungen im Chromosomensatz damit verbunden sein. Ob zur Auslösung und Fixierung dieser Entwicklung aber immer eine ökologische und damit auch zeitweise lokale Isolierung vorausgehen muß, ist vielleicht anzunehmen, aber heute nicht mehr bei allen Zwillingspaaren zu erkennen, z. B. nicht bei Nr. 26 *An. plagiata* und *efformata*. Jedoch machen dies die Verhältnisse bei den im Abschnitt a) angeführten 4 aller-

jüngsten Spezies, die beispielsweise bei den europäischen Macrolepidopteren bekannt sind, wahrscheinlich.

Da bei gut  $\frac{2}{3}$  der hierauf untersuchten Artenpaare ein Futterpflanzenwechsel festgestellt wurde — (wahrscheinlich erhöht sich aber dieser Anteil bei Heranziehung weiterer Dualspezies besonders aus den viel mehr zur Monophagie neigenden Microlepidoptera) —, so erhellt hieraus die außerordentliche Bedeutung der „ökologischen Rassen“ und der „ökologischen Valenz“ für die Artneubildung. Es hat den Anschein, als ob die ersten, für die Artneubildung entscheidenden Mutationen aus dem die ökologische Valenz und den Geschlechtsduft bestimmenden Gen-Bestand hervorgehen.

Jedoch zeigen die Zusammenstellungen für die verschiedenen Differenzierungsmerkmale deutlich, daß, wie nicht anders zu erwarten war, eindeutig in allen Fällen gleichgerichtete Mutationen nicht vorliegen, obwohl sie sich in einem gewissen Prozentsatz gleichsinnig wiederholen können. Indessen dürfte eine gleichgerichtete Selektion des Zweckmäßigen wirksam gewesen sein, wobei die ökologischen und klimatischen Anpassungen im Vordergrund standen. So erklären sich gewiß viele Konvergenzerscheinungen. Als solche durch Selektion unterstützten Zweckmäßigkeitbildungen kann man wohl „Verbesserungen“ im Genitalapparat durch vergrößerte oder vermehrte Dornen, Strahlapparate, Signa und überhaupt verstärkte Chitinisierung im kälteren Klima ansehen, desgleichen die Vereinfachung der Fühlerbewimperung bei ♂♂ und ♀♀. Auch der größere, robustere Genanthabitus einiger junger Arten kann als Anpassung an kühleres Klima gedeutet werden, da solche Tiere auch noch in kühleren, taufeuchten Nächten zu fliegen vermögen, wo kleineren und schwächeren dies schon versagt ist.

Die Selektion wird besonders bei dem sehr hohen Prozentsatz junger Arten mit erhöhter ökologischer Valenz und Vitalität mitgewirkt haben, die somit geradezu ein Merkmal ihrer entwicklungsgeschichtlichen Jugend geworden sind und sie oft zu Invasionsvorstößen und zur Besiedlung von Gebieten befähigt haben, die der älteren Stammart verschlossen blieben. Da es sich dabei im Postglazial vornehmlich um klimatische Anpassungen handelte, ist damit zugleich auch die Erklärung für die Entstehung von erblichen „Klimarassen“ mit einem durch Klimazonen begrenzten Verbreitungsareal gegeben, das im Rahmen ihrer ökologischen Valenz liegt (33). Das gleiche gilt für die in steigendem Maße beobachtete klimatische Begrenzung geschlossener und, weniger deutlich, auch mancher disjunkter Artareale, soweit nicht besonders spezialisierte Biotope vorliegen.

Damit glaube ich dargetan zu haben, daß der Erforschung der sog. „Dualspezies“ nicht nur eine hohe biologische Bedeutung zukommt, sondern daß diese zweifellos auch eines der reizvollsten Gebiete der Entomologie darstellt. Der Wissenschaft wie dem beobachtenden und züchtenden Sammler steht hier noch ein weites, höchst interessantes Betätigungsfeld offen.

### Zusammenfassung.

In vorstehender Arbeit wird der erste Versuch unternommen, an Hand von 40 Artenpaaren die bisherigen Forschungsergebnisse über die Ökologie, Biologie und Morphologie der sog. „Dualspezies“ zusammenzustellen und auszuwerten. Die Auswahl beschränkte sich auf paläarktische Lepidopteren, doch konnten aus der an sich viel höheren Zahl der Fälle bei den „Microlepidopteren“ mit ihrer weit ausgeprägteren Monophagie nur wenige hier herangezogen werden.

Zielsetzung war, durch zahlenmäßige Vergleiche gleichartiger Ergebnisse und Parallelerscheinungen Kriterien für die entwicklungsgeschicht-

liche Ableitung und das Alter der einzelnen „Zwillingsarten“ und danach gemeinsame, weitere Merkmale für den kausalen Ursprung ihrer Evolution sowie ihrer Weiterentwicklung in ökologischer und morphologischer Beziehung zu finden. Die vergleichende Untersuchung erfolgte in 3 Richtungen.

A. Für die Bestimmung des phylogenetischen Alters der beiden „Dualspezies“ zueinander, d. h. also der vermutlichen Stammmutter und ihrer Descendenten, erwiesen sich das heutige Verbreitungsareal in Verbindung mit der „ökologischen Valenz“ (n. Hesse) als hervorragende Grundlagen. Bei 23 Artenpaaren gelang so die Bestimmung der älteren Art ziemlich einwandfrei. Bei 10 weiteren mit fast gleichem oder sich beinahe deckendem Verbreitungsgebiet konnte die höhere „ökologische Valenz“ mit besserer Anpassung und größerer Vitalität gegenüber ungünstigeren Klimaverhältnissen der nördlichen Grenzgebiete als Merkmal für die jüngere, abgeleitete Art herangezogen werden. Die Größe des Verbreitungsareals an sich ist also kein sicheres Merkmal für das Alter einer Art.

Die Grundlage für diese Beweisführung bildete die von Hesse festgestellte „Konstanz der ökologischen Valenz“ jeder Art; danach ist jene als ein Komplex von im Genbestand festliegender Erbeigenschaften zu betrachten, die wie alle Gene lediglich der Mutation unterworfen sind. Jedoch ist hier bei den Insekten, im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Pflanzen, die dort häufige Polyploidie noch in keinem Fall beobachtet.

B. Durch Heranziehung der bisher bekannt gewordenen anatomischen Unterscheidungsmerkmale der Zwillingsarten im Bau der Genitalapparate von ♂♂ und ♀♀ aus Arbeiten verschiedener Autoren, darunter 19 eigenen, konnten immerhin einige gleichgerichtete, verwendbare Entwicklungsrichtungen bei den jüngeren Arten festgestellt werden. Dabei ist überwiegend die Größe der Genitalapparate von der Größe der Art abhängig, die aber nicht in allen Fällen ein sicheres Merkmal der älteren Art bildet, was sonst bei alten tertiären Formen oft der Fall ist. Hier ist bei 11 Artenpaaren die zweifellos jüngere Art als im Gesamthabitus größer und robuster ermittelt worden. Aber auch bei gleicher Größe beider Partner weist in 50 % der Fälle jene ein größeres, stärkeres Penisrohr, dazu z. T. stärkere Vesica-Dornen, weitere Vergrößerungen von Anhängen oder zusätzliche Dornen, Zapfen im ♂-Genital, beim ♀ stärkere Signa und kräftigere Chitinisierung im Vergleich zur älteren Art auf. Bei den meisten der unter sich verglichenen Artenpaare sind also derartig „verbesserte“, verstärkte Genitalapparate als Kennzeichen einer jüngeren Art aufzufassen. Der bisher allgemein als „primitiver“ und weniger chitinisert angenommene Bau alter tertiärer Formen wird auch hier in entsprechenden Fällen bestätigt.

Abgesehen von der absoluten Größe der Genitalapparate bei ♂♂ und ♀♀ sind die gefundenen Merkmale in Verbindung mit den unter A genannten Faktoren für eine vorsichtige Diagnostik des Alters einer Art gegenüber der Zwillingsart durchaus brauchbar.

Eine Reduktion der ♂-Fühlerbildung bei dem jüngeren Partner von 6 Artenpaaren des Eremials und 1 Paar der Waldgrenzzone (hier bei ♂ und ♀) wird als Anpassung an höhere, den Geschlechtsduft besser tragende Luftfeuchtigkeit in dem neu besiedelten Areal ausgelegt, das aus dem Kontinentalklima heraus schon in humidere Klimagebiete mit Steppenhainen hineingreift. Es wird diese Fühlerrückbildung also auch als jüngere Zweckmäßigkeitbildung angesehen und konnte vom Verfasser sogar bei 3 Arten als intraspezifische Variation nachgewiesen werden.

C. Die Untersuchung der ökologischen Differenzierungsmerkmale ergab zu 62,5 % von 32 Artenpaaren, deren Ökologie ausreichend bekannt

ist, einen Futterpflanzenwechsel. Bei 12 Artenpaaren ist dagegen solcher nicht eingetreten. Bei 4 von ihnen wurde aber eine Verschiebung der Flugzeiten durch Späterlegung derselben bei den wahrscheinlich jüngeren Arten festgestellt und bei weiteren eine völlige oder teilweise Reduktion der Generationszahl als ebensolche Zweckmäßigkeitsanpassung gegenüber der älteren Art beobachtet.

Ein Wechsel des Biotops und damit eine deutlichere Änderung der ökologischen Valenz wurde bei 5 Dualspezies gefunden.

Alle 3 Entwicklungswege in ökologischer Beziehung führen, häufig verbunden mit erhöhter Vitalität, zunächst zur Bildung ökologischer Rassen, die in 62,5 % der Fälle als erster Schritt zur Differenzierung angesehen werden muß.

Es wird daraus die „ökologische Isolierung“ gefolgert, während eine früher immer als notwendig angenommene „geographische Isolierung“ hier als kausal höchstens bei zwei als einzigen vikarianten Artenpaaren zu erkennen ist.

Damit wird in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle als Entwicklungsrichtung zur Artneubildung der Weg über die „ökologische Rasse“ anzunehmen sein, während der biologische Wert der sog. „geographischen Rasse“ meist überschätzt worden ist.

Erst mit der vollzogenen „sexual-physiologischen Isolierung“ ist die Artbildung als vollendet anzusehen. Diese wird als gleichzeitig anzunehmende Mutation des die beiderseitige Wahrnehmung und Änderung des Geschlechtsduftes bei ♂♂ und ♀♀ regelnden Gen-Komplexes betrachtet.

Ob derselben immer eine „ökologische Isolierung“ als Vorbedingung vorausgehen muß, erscheint nach allerdings wenigen Fällen ohne erkennbare Änderung der ökologisch-biologischen Verhältnisse zweifelhaft, zumal vom Verfasser andernorts bei der Geometride *Ellopija fasciaria* L. nachgewiesen wurde, daß selbst die mutative Bildung einer dominanten, ökologischen Rasse mit einer, wenn auch geringen, Änderung der ökologischen Valenz noch nicht zur artlichen Differenzierung beider Formen geführt hat, sondern noch zur Amplitude der intraspezifischen Variation gehören kann (34).

Demnach scheint zusammenfassend auch durch diese Untersuchungen erwiesen, daß trotz einer ganzen Reihe festgestellter, gleichartig entwickelter Merkmale und Konvergenzerscheinungen die Evolution zur Artneubildung durch ungerichtete Mutationen bestimmt wird, die aber vielfach in der Form von Zweckmäßigkeitsbildungen (Adaptionen) einer gleichgerichteten Selektion und Elimination unterliegen, bei denen überwiegend ökologisch-klimatische Faktoren wirksam sind.

### Literaturnachweis.

1. M. Hering: „Dualspecies und Unterart-Entstehung“.
2. — „Eine Dualspecies bei den Chalcosinen (Lep. Zygaen.).“ Mitt. d. deutsch. Ent. Ges., Jhg. 10, 1941.  
— „Ein weiterer Beitrag zur Dualspecies-Frage“, Zool. Anzeiger, 1942.
3. — „Morpholog. Untersuchungen in der Gattung *Parnassius* (Lepid.) als Beitrag zu einer Kritik am Begriff der Unterart.“ Mitt. a. d. Zool. Museum Berlin, Bd. 18, 3; 1932.
4. Z. Lorković: „Verwandtschaftl. Beziehungen in der *morsei-major-sinapis*-Gruppe des Genus *Leptidia*.“ Zeitschr. Österr. Ent. Ver. 15./16. Jhg. 1930/31.

5. H. Fruhstorfer: „Neues über das Jullien'sche Organ“; Frankfurter Ent. Zeitschr. Jhg. XXII, 1908, und „Neues über *Eumenis fagi* und *alcyone*“, dass. Jhg. XXIV, 1910.
6. H. Reiss: „Die Lösung der *Zyg. purpuralis* und *heringi*-Frage.“ Stett. Ent. Zeitschr. Jhg. 101, Heft III, 1940.
7. Ch. Boursin: „Sur une espèce actuellement confendue avec *Euxoa obelisca* Schiff.“, Encyclop. Ent. Lepid. III, 4, 1925.
- 8a. F. Heydemann: „Über einige nordwesteuropäische Lepidopteren-Formen“, Ent. Z. Frankfurt. 52. Jhg. 1938.
8. — „Einige für Schleswig-Holstein beachtenswerte oder neue Lepidopteren.“ Int. Ent. Zeitschr. Guben, XXVII. Jhg., 1933.
9. — „Die halobionten und halophilen Lepidoptera“, in „Die Tierwelt der Nord- und Ostsee“, 1938, Heft XI, e 5.
10. — „*Aporophyla lutulenta* Bkh. und *tripuncta* Fr., zwei neue Zwillingarten“, Zeitschr. d. Wiener Ent. V., XXVII. Jhg., 1942, S. 57/67.
11. — „Die *Hydroecia oculea* L. (*nictitans* L.)-Gruppe“, Int. Ent. Zeitschr. Frankfurt, 44./45. Jhg. 1931/32.  
Desgl. 3. Nachtrag: Ent. Z. Frankfurt, 55. Jhg., 1941. S. 205 ff.
12. — „Zur Morphologie und Formenbildung der Gattung *Miana* Steph. (Lep. Noct.).“ I. Teil. Ent. Z. Frankfurt, 46. Jhg., 1932.  
„Die *Procus (Miana) strigilis* L.-Gruppe,“ II. Teil. Stett. Ent. Z. 1942, 1.
13. — „Zur Morphologie des *Valeia hybr. olejaspedina* Völker und seiner Elternarten,“ Int. Ent. Z. Guben, 23. Jhg., 1930, S. 500-5.
14. G. Warnecke: „Über die Verbreitung von *Val. oleagina* F. und *jaspidea* Vill. in Europa.“ Stett. Ent. Ztg. 92. Jhg., 1931, S. 259; mit Verbreitungskarte.
15. G. Durand: „Lambillionea“, 1937, S. 133 ff. „*Chloridea (Heliothis) maritima* Grasl.“
16. Bastelberger: „*Zonosoma quercimontaria* m., eine neue *Zonosoma*-Art aus dem Rheingau.“ Stett. Ent. Ztg. 58. Jhg., 1898, S. 120, und „Über die ♂-Genitalanhänge unserer europäischen *Zonosoma (Ephyra)*-Formen.“ Ent. Z. „Iris“, 1900.
17. Menhofer: „*Cosymbia quercimontaria* Bastbg. ein Falter ozeanischer Heiden und seine Verbreitung. Lepid.“ Zeitschr. d. Wiener Ent. V. XXVI, 1941, Heft 5.
18. F. Heydemann: „Zu *Cosymbia quercimontaria* Bastbg.“, ebendort, Heft 10, 1941 und 1942, S. 277-280.
19. E. Urbahn: „Beiträge zur Bestimmung schwer unterscheidbarer Schmetterlingsarten.“ Teil II. Int. Ent. Z. 29. Jhg., 1935/36, S. 325 ff.
20. F. Heydemann: „Beitrag zur Kenntnis von *Lythria purpuraria* L. und *purpurata* L. (Lep. Geom.).“ Int. Ent. Z. Frankfurt, 50. Jhg., 1935, S. 159 ff.
21. G. Warnecke: „Zur Verbreitung der beiden *Anaitis*-Arten *plagiata* L. und *efformata* Gn. insbesondere in Mitteleuropa.“ Gubener Ent. Z. XIX. Jhg., 1925/26, Sp. 225 ff.
22. F. Heydemann: „Neuer Beitrag zur Kenntnis von *Ortholitha mucronata* Scop. und *plumbaria* F. (Lepid. Geom.).“ Stett. Ent. Ztg. 102. Jhg. 1941, I.
23. — „Monographie der paläarktischen Arten des Subgenus *Dysstroma* Hbn. (*truncata-citrata*-Gruppe) der Gattung *Cidaria* (Lepid. Geom.). Mitt. Münch. Ent. Ges. 19. Jhg., 1929.

Hierzu: 1. Nachtrag: Int. Ent. Z. Guben, 26. Jhg., 1932.

2. Nachtrag: Dtsch. Ent. Z. „Iris“, 52. Jhg., 1938.

24. — Beitrag zur Kenntnis einiger nordischer und sibirischer Geometriden.“ Dtsch. Ent. Z. „Iris“, Dresden, 50. Jhg., 1936, S. 28 ff.
25. L. B. Prout: „Synonymische Bemerkungen über *Cid. ferrugata*, *spadicaria* und *unidentaria*.“ Stett. Ent. Z. 1894, p. 160.
26. G. Warnöcke: „*Cidaria* (*Xanthorhoe*) *ferrugata* Cl. und *spadicaria* Schiff. (Lep. Germ.).“ Int. Ent. Z. Guben, XXV. Jhg., 1931, S. 77/83.
27. E. und H. Urbahn: „Die Schmetterlinge Pommerns.“ Stett. Ent. Ztg. 100. Jhg. 1939.
28. F. Heydemann: „*Lomaspilis opis* Btlr. subsp. *nigrita* n. form. nov., eine für Europa neue Geometride.“ Int. Ent. Z. Frankfurt, 49. Jhg., 1936.
29. M. Hering: „*Argyroploce pomedaxana* P. u. M., neu für Deutschland (Lepid. Tort.), ein Beitrag zur Dualspecies-Frage.“ Ent. Anz. 1936.
30. S. von Toll: „Die Genitalien der europäischen *Hyponomeuta*.“ Ztschr. d. Wiener Ent. Ver., 26. Jhg., 1941, S. 170/76.
31. A. von Caradja: „Herkunft und Evolution der paläarkt. Lepidopteren-Fauna.“ Int. Ent. Z. Guben, 28. Jhg., 1934. S. 217 ff.
32. W. F. Reinig: „Die Holarktis“, 1937, und „Elimination und Selektion“, 1938. Verlag Gustav Fischer, Jena.
33. F. Heydemann: „Die Bedeutung der ökologischen Valenz.“ Ent. Zeitschr. Frankfurt, 1943.
34. — „Die entwicklungsgeschichtliche Bedeutung der grünen und braunroten Formen bei *Ellopija fasciaria* L.“ (Lep. Geom.). Iris 1942, Heft 2.

## Beiträge zur Kenntnis der Fauna der Sphegiden, Psammochariden, Vespiden und Chrysididen (Hym.) Pommerns.

Von R. A. Paul, Stettin, Freiligrathsteig 7.

(2. Fortsetzung.)

### III. Vespidae.

#### Unterfamilie Vespinae.

##### 1. Gattung *Vespa* L.

1. *V. crabro* L. In Pommern häufig; es scheint jedoch die var. *germana* Christ bei weitem zu überwiegen.

##### 2. Gattung *Dolichovespula* Rohwer.

2. *D. media* (Retzius). Stettin: Eckerberger Wald 1 ♂ 8. 8., 1 A. \*) 11. 8. 32. — Nemitzer Talgrund 2 A. 5. 8. 40. — Polchow 1 A. 29. 8. 38. — — Gollnow 1 A. 8. 8., 13. 8., 3 A. 30. 9. 96, 2 A. 8. 8., 24. 8., 1 A. 13. 9. 97. — — Bad Polzin: Wusterbarth 1 A. 19. 8. 38. — Rummelsburg 1 A. 9. 8. 38. — — Bütow 1 A. 6. 8. 38.

var. *flavicincta* Schck. Stettin: Bachmühlen 1 A. 29. 8. 42 auf *Scrophularia umbrosa*. — Buchheide 1 A. 4. 7. 37. — — Ziegenort am Haff 1 A. 26. 7. 42 an einer Lehmwand. — Bütow 1 A. 5. 8., 6. 8. 38.

var. *conjungens* n. var. A. Die ersten drei Tergitbinden ganz schmal; Schildchenflecke groß, rot; die gelben Längsbinden des Pronotums un-

\*) A. = Arbeiter.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologische Zeitung Stettin](#)

Jahr/Year: 1943

Band/Volume: [104](#)

Autor(en)/Author(s): Heydemann Fritz

Artikel/Article: [Die Bedeutung der sogenannten Dualspecies \(Zwillingsarten\) für unsere Kenntnis der Art- und Rassenbildung bei Lepidopteren 116-142](#)