download www.zobodat.at

Stettiner
Entomologische Zeitung.
Herausgegeben vom
Entomologischen Verein zu Stettin.
Schriftleitung: Dr. Ernst Urbahn.

1944. 105. Jahrgang.

Über Zwillingsarten oder Doppelarten (Dualspecies) bei Lepidopteren

Von G. Warnecke, Hamburg-Altona, Hohenzollernring 32

In den letzten Jahren finden sich in der entomologischen Literatur, insbesondere soweit sie sich auf Schmetterlinge bezieht, zahlreich Ausführungen über „Doppelarten", auch „Zwillingsarten, Dualspecies" genannt.

Was sind Doppel- oder Zwillingsarten? In den entomologischen Handbüchern sucht man vergebens nach einer Definition! Der Ausdruck dual oder twinspecies ist zuerst geprägt von H. Pryer in seinem Werk Rhopalocera Nihonica Yokohama (1886), S. 2. [Ich verdanke diesen Hinweis Herrn Prof. Dr. Martin Hering, Berlin, dem ich auch an dieser Stelle danke.] Ich gebe die Ausführungen Pryers im Original wieder:

„The fauna is decidedly palaearctic, but we have a good many wanderers from the Orientalregion. We have in Japan an admixture of tropical, temperate, and arctic species meeting together in the same area, many of which still continue to find their way here by different routes, this being doubtless the cause of another peculiarity in the Japanese fauna, to which I have called attention under the heading of „dual" or twin species. That communication is continuous, is evident from the fact that we find some species presenting no points of difference, while in others it is most marked; the former are able to breed true to their ancestral type, owing to frequent immigration, and those which differentiate most strongly have been isolated longest. Butterflies exhibit forms in process of transmutation in greater numbers than perhaps any other class of organizations, for, from their structure and wandering habits, they are able to spread over large areas, and, during the space of a single year, many species pass through several generations. They are thus constantly subjected, in the never-ceasing battle of life, to ever-varying conditions of existence."

Pryer versteht demnach unter seinen „dual species" Artenpaare, welche — nach der damaligen Auffassung des Darwinismus — durch den unter ständig wechselnden Bedingungen stehenden Lebenskampf aus einem altertümlichen Typus entstanden sind, und er nimmt als auslösenden Faktor — im Sinne der Migrationstheorie — die Wanderung auf verschiedenen Wegen und die dadurch bedingte Isolation an.

Es handelt sich bei den Dualspezies also um nahe verwandte, in demselben Gebiet lebende Arten, welche auf eine gemeinsame Urform zurückgehen. Es sind nicht etwa geographisch getrennte Arten, sog. vikariierende Arten, welche sich in bestimmten Gebieten vertreten.

In diesem Sinne hat auch Hering in verschiedenen Arbeiten den Pryer'schen Begriff wiedergegeben. So sagt er in den Mitt. der Deutsch. Ent. Ges., X, 1941, S. 7: „Nach Pryer bezeichnet man als Dualspezies ein

download www.zobodat.at

Artenpaar, dessen Glieder aufs engste miteinander verwandt und zweifelsfrei von gemeinsamen Vorfahren abstammend anzusehen sind, jedoch nicht geographisch vikariant sind, sondern an der gleichen Örtlichkeit leben."

In der Deutsch. Ent. Z. 1935, S. 207 hatte Hering diesen engen Zusammenhang schon dahin erläutert: „In vielen Fällen sind die Unterschiede so geringfügig, daß man die beiden Arten auch als Unterarten einer Spezies ansehen kann."

Leider wird in der übrigen entomologischen Literatur diese eng umschriebene Begriffsbestimmung Pryer's nicht beachtet, sondern der Ausdruck Doppelart (Dualspecies) wird ausgedehnt auf ähnliche Arten schlechthin, oder er wird mit einer anderen Begriffsbestimmung verbunden. In die Wissenschaft eingeführte Begriffe können aber nur mit dem von ihrem Autor umschriebenen und erkennbaren Inhalt gebraucht werden, sonst tritt Verwirrung ein.

So gebraucht Heydemann (Zeitschr. Wiener Ent. V., 27. 1942. S. 64) den Begriff „Zwillingsart" in einem ganz anderen Sinne. Er führt in einem an sich sehr beachtlichen Aufsatz über: „*Aporophila lutulenta* Bkh. und *tripuncta* Frr., zwei neue Zwillingsarten" aus, „daß wir hier wieder zwei jener interessanten Zwillingsarten vor uns haben, wie sie als Ergebnis der gewaltigen Klimaschwankungen und Florenveränderungen während der Eiszeiten nun schon in größerer Zahl festgestellt werden konnten." Heydemann führt dann als Beispiele 21 Macrolepidopteren-Paare an, „bei denen — — — stets die vermuteten phylogenetisch älteren, tertiären Formen an erster Stelle, ihre jüngeren Deszendenten an zweiter Stelle genannt sind, soweit uns diese Dinge bisher einigermaßen sicher bekannt sind."

Während also Pryer unter seinen dual or twin species zwei jüngere, aus einem älteren Typus entstandene Arten versteht, bestehen bei Heydemann die „Zwillingsarten" aus einer älteren tertiären Art und einer zweiten aus dieser älteren Art im Diluvium entstandenen jüngeren Art.

In einer neuen, in dieser Zeitschrift, 1943, S. 116-142, erschienenen Arbeit über die Bedeutung der sogenannten Dualspecies (Zwillingsarten) für unsere Kenntnis der Art- und Rassenbildung bei Lepidopteren verwendet Heydemann den Begriff Dualspecies mit demselben Inhalt und gibt eine ausführliche Begründung für seine oben wiedergegebene Auffassung der Entstehung solcher Artenpaare im Diluvium. Er lehnt in dieser Arbeit auch die von Pryer hervorgehobene Wanderung als wesentlichsten Faktor für die Artbildung ab und stellt demgegenüber die „geschlechtliche Isolierung" und die „ökologische Differenzierung" nach W. Petersen in den Vordergrund. „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." Heydemann gibt dann eine etwas abgeänderte Liste von 36 Macros und 4 Micros, wobei er die „vermutlich ältere Stammart" voranstellt.

Die Definitionen Pryer's und Heydemann's sind also entgegengesetzt. Pryer: Zwei Arten, welche aus einem altertümlichen Typus auf verschiedenen Wanderwegen entstanden sind. Heydemann: Zwei Arten, von denen eine jüngere aus einer älteren durch sexual-physiologische Isolierung im Diluvium entstanden ist.

In diesem Gegensatz liegt leider eine Quelle erheblicher Verwirrungen hinsichtlich des Begriffes der „Dualspecies". Die Sachlage wäre anders, wenn man in den Definitionen der beiden Autoren nur den Versuch sehen könnte, das Vorhandensein nah verwandter Arten als solcher zu erklären und die Zusammenhänge zwischen ihnen klarzustellen. Es würde sich dann

download www.zobodat.at

nur um verschiedene Erklärungsversuche für denselben Begriff handeln. Aber so liegt die Sache nicht. Verwandte, auch nah verwandte Lepidopterenarten (mit sehr starker äußerer und anatomischer Ähnlichkeit) gibt es in der paläarktischen Fauna und auch in den nichtpaläarktischen Faunen unendlich viele. In den Tropen sind sie eine ganz normale Erscheinung. Fritz Hoffmann hat in der Z. Wien. Ent. V. 1942 unter Bezugnahme auf den ersten Aufsatz Heydemanns bereits darauf aufmerksam gemacht und dabei darauf hingewiesen, daß hier die Eiszeiten keine Rolle gespielt haben könnten. Für die Paläarkten braucht man nur den Katalog von Staudinger und Rebel (1901) durchzublättern. Auf jeder Seite finden sich Beispiele, angefangen von den „Doppelarten" *Papilio machaon* L. — *hospiton* Gn. über *Pieris rapae* L. — *Manni* Mayer, *Pieris daplidice* L. — *chloridice* Hb., *Vanessa polychloros* L. — *xanthomelas* Esp., etc. etc., bis zu den Hepialiden. Es wäre Raumverschwendung, weitere Namen zu nennen. In manchen Gattungen, wie *Parnassius, Colias, Melitaea, Argynnis, Erebia, Chrysophanus, Lycaena*, bei den Hesperiden. *Lasiocampa*, ganz zu schweigen von den einzelnen Noctuiden- und Geometriden-Gattungen, häufen sich diese Arten.

Eine gewisse Anzahl dieser nah verwandten Arten ist erst in neuerer Zeit durch anatomische Untersuchung entdeckt worden. Heydemann hat hier in vielen Fällen sehr erfolgreiche Aufklärung geschaffen und zur Erweiterung unserer Kenntnisse beigetragen. Neuerdings mehren sich solche Entdeckungen. Ich selbst konnte u. a. z. B. von der *Luceria virens* L. *immaculata* Stgr. eine zweite Art *Staudingeri* abtrennen, und Albers und ich haben die *Dyscia conspersaria* F. sogar in vier einwandfrei zu unterscheidende Arten auflösen können. Irgendein Unterschied zwischen altbekannten und diesen neu entdeckten „Doppelarten" besteht selbstverständlich nicht; denn es ist ja nur menschliche Unzulänglichkeit, welche die richtige Beurteilung bisher verhindert hat und bei manchen anderen gewiß auch jetzt noch verhindert. Als Ergebnis ist jedenfalls festzustellen: Verwandte und auch nahe verwandte Lepidopterenarten sind eine ganz allgemeine normale und keineswegs auffallende Erscheinung.

Pryer und Heydemann nehmen lediglich aus der Fülle dieser nahe verwandten Arten eine kleine Anzahl von Arten heraus, deren Herkunft und engere Verwandtschaft sie auf bestimmte gleichartige Vorgänge und Einflüsse zurückführen wollen. Die Kategorien der beiden Autoren umfassen aber ganz verschiedene Arten, und die von ihnen angenommenen Verwandtschaftsverhältnisse sind verschieden und beruhen auf verschiedenen Voraussetzungen. Ihre „Dualspecies" sind also nicht dasselbe! Die Verwendung des von Pryer eingeführten und eindeutig umschriebenen Begriffes in einem anderen Sinne ist aber nicht zulässig, ganz abgesehen davon, daß dadurch nur eine unglückliche Verwirrung der Begriffe entsteht.

Grundsätzlich müßte also für die Doppelarten im Sinne Heydemanns eine neue Bezeichnung gewählt werden. Ist es aber überhaupt erforderlich, diese Begriffe der Dualspecies Pryers und der Zwillingsarten Heydemanns als wissenschaftlich fixierte Begriffe in die entomologische Literatur aufzunehmen? Nein, es ist nicht erforderlich. Die Verwendung besonderer Begriffe ist überflüssig und darüber hinaus irreführend.

Beide Kategorien geben keine Einteilung nach objektiven Gesichtspunkten; beiden Einteilungen liegen vielmehr rein spekulative Erwägungen zugrunde, die zwar — das betone ich ausdrücklich — theoretisch durchaus vertretbar sind, die aber nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse im Einzelfalle niemals zu beweisen sind. Es ist hier alles noch Neuland, und so interessant und lesenswert auch die Ausführungen von

download www.zobodat.at

Heydemann sind, so wenig geklärt sind doch die ganzen Zusammenhänge. In Fällen wie diesem liegt aber zu leicht die Gefahr vor, daß unkritische Artikelschreiber solche Theorien zu einer Mode machen und alles damit zu erklären versuchen.

Pryers Annahme einer Wanderung auf verschiedenen Wegen und die dadurch bedingte Aufspaltung einer Art in zwei verschiedene Arten, die sich später in irgendeinem Gebiet wieder treffen, ist auch nach unseren heutigen Auffassungen durchaus zu vertreten. Aber sie ist für Schmetterlinge im Einzelfall kaum nachzuweisen und wird daher andere Erklärungsmöglichkeiten nicht ausschließen können. Heydemann will allerdings den Einfluß der geographischen Isolation, die meist durch Wanderungen bedingt ist, auf die Bildung von Arten einschränken; er ist der Ansicht, „daß der seit Moritz 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' bei weitem nicht jene Bedeutung zukommen kann, die man ihnen auch bis heute noch vielfach gibt." Diese Auffassung berücksichtigt wohl nicht die neueste Literatur. Ich verweise demgegenüber auf das Sammelwerk „Die Evolution der Organismen" (Jena 1943, herausgegeben von Gerhard Heberer), auch auf den darin enthaltenen Aufsatz von Bernhard Rensch über die biologischen Beweismittel der Abstammungslehre, in welchem ausgeführt wird, daß die geographischen Rassen, welche überall eine normale und häufige Erscheinung darstellen, die Vorstufen für eine stete Neubildung von Arten sind. Ich verweise insbesondere auf die von Rensch (l. c., S. 66) aufgezählten Grenzfälle zwischen geographischer Rasse und Art. Eine besondere Beachtung verdienen für unser vorliegendes Thema jene jungen Arten, „die (nach Rensch) sich morphologisch und physiologisch nur relativ wenig voneinander unterscheiden (oft weniger als extreme geographische Rassen), die aber einander noch geographisch ersetzen oder deren Verbreitungsgebiete sich sekundär nur erst zum geringen Teil überschoben haben, ohne daß hier Bastardzonen entstehen. Unter den europäischen Arten, deren präglaziales Areal durch die Vereisung in ein west- bzw. südwesteuropäisches und ein südosteuropäisches Refugium zerteilt war, liegen solche Fälle in größerer Zahl vor. Am bekanntesten sind Nachtigall (*Luscinia megarhinchos*) mit vorwiegend west- und südeuropäischer Verbreitung und Sprosser (*L. luscinia*) mit hauptsächlich osteuropäischer Verbreitung, die im Raume zwischen Weichsel und Oder unvermischt nebeneinander leben." Ich verweise auf die weiteren dort gegebenen Beispiele. Ganz allgemein sind junge Arten gewöhnlich zum Teil oder ganz geographische Stellvertreter, womit ihre Bildung über die Vorstufe der geographischen Rasse verdeutlicht wird (Rensch, l. c. S. 69).

Auch Reinig, auf den Heydemann sich bezieht, geht in seinen Arbeiten von der durch geographische Isolierung bedingten Differenzierung in Rassen und Arten aus. Man vergleiche z. B. seine Ausführungen über die eiszeitlichen Refugien als Sammelbecken der Organismen (Holarktis, S. 52): „Diese Häufung einander sehr nahestehender Arten in den eiszeitlichen Refugien läßt sich am besten erklären, wenn man annimmt, daß interglazial abgespaltene Rassen mit dem Herannahen einer neuen Eiszeit wieder in das glaziale Refugium zurückgedrängt worden sind. In der Zwischenzeit konnten sie sich jedoch z. T. so stark differenzieren, daß ihre ehemaligen Artgenossen ihnen fremd geworden waren und Kreuzungen mit ihnen unterblieben. Die Vielheit der Eiszeiten und die damit verbundenen Schwankungen in der Größe des Artareals begünstigten die Entstehung einer solchen Mannigfaltigkeit." Ferner sagt Reinig (Holarktis, S. 88) bei der Besprechung der „Artenpaare" von Vögeln und Hummeln in Sibirien:

download www.zobodat.at

„Alle diese Artenpaare dürften durch die lange glaziale Trennung in verschiedenen Refugien entstanden sein, ganz ähnlich, wie wir es in Mitteleuropa für die östlichen und westlichen Rassen der gleichen Art oder für nahe miteinander verwandte Arten annehmen."

Nach diesen Feststellungen kann wohl nicht mehr bezweifelt werden, daß die geographische Isolation für die Bildung von Arten in ihrer Bedeutung noch heute als überragend anerkannt wird.

Ich fasse noch einmal zusammen: Die Erklärung Pryers für seine Dualspecies als Ergebnis geographischer Isolation ist auch nach unseren heutigen Auffassungen durchaus vertretbar, sie ist aber im Einzelfall nicht zu beweisen.

Was sodann die „Zwillingsarten" im Sinne Heydemanns anbetrifft, so sind auch hier theoretisch seine Auffassungen vertretbar. Aber die Bedenken, die sich gegen die praktische Verwendbarkeit seines Begriffes der Zwillingsarten erheben, sind hier noch weit größer.

In erster Linie muß noch einmal darauf hingewiesen werden, daß wir eine sehr große Zahl von nahe verwandten Arten haben, daß die Erscheinung als solche also nichts Besonderes ist, und daß diese Arten, wie man aus ihrer Häufigkeit allein schon folgern kann, daher auf die verschiedenste Art und Weise entstanden sein können. Wenn man ganz allgemein diese verwandten oder nahe verwandten Arten als „Zwillings"- oder „Doppelarten" bezeichnen würde, ohne damit weitere Spekulationen über die Art ihrer Entstehung und den Grad ihrer Verwandtschaft zu verbinden, so würde das unbedenklich sein. Die Gefahr einer Verwirrung wird aber dadurch geschaffen, daß der Ausdruck auf einen Teil dieser Arten beschränkt wird. Denn Heydemann will mit seinen Zwillingsarten, um es noch einmal klarzustellen, nur die Arten kennzeichnen, welche sich durch die Diluvialzeit in zwei gespalten haben, und zwar in der Weise, daß aus der einen älteren Art die jüngere mit größerer ökologischer Valenz entstanden ist.

Ich betone weiter nochmals, daß sein Erklärungsversuch nach dem gegenwärtigen Stande unserer Auffassungen möglich ist. Aber ich muß auch wiederholen, daß alles noch Neuland ist und daß alle Voraussetzungen noch viel zu wenig geklärt sind, als daß es möglich erscheint, jetzt schon bei so vielen Arten eine Entscheidung dahin zu treffen, daß die eine Art präglazial ist und die andere im Diluvium von ihr abgespalten ist. Wenn ich im Nachfolgenden Bedenken äußere, so beabsichtige ich damit lediglich, dieses von Heydemann angeschnittene interessante Problem auch von anderen Seiten zu beleuchten, um dadurch zu einer weiteren Klärung zu kommen.

In erster Linie können Einwendungen dagegen erhoben werden, daß solche evolutionistischen Änderungen, wie Heydemann sie annimmt, durch die Eiszeiten bedingt sind. Gerade was die Wirkung der Eiszeiten auf die Entwicklung der Lebewesen anbetrifft, erscheint es mir dringend erforderlich, auf einen sehr wichtigen Gesichtspunkt hinzuweisen, der neuerdings oft übersehen oder vernachlässigt zu werden pflegt. Auch wenn wir anerkennen, daß die Diluvialzeit artbildend gewirkt hat — in der Hauptsache aber vielleicht mehr rassebildend —, so darf andererseits doch nicht vergessen werden, daß die Diluvialzeit in erster Linie eine zerstörende Kraft größten Ausmaßes gewesen ist. Die Tertiärfauna Europas ist durch die Eiszeiten in der stärksten Weise dezimiert worden. Daran kann gar kein Zweifel bestehen. Man braucht sich nur in die Erinnerung zurückzurufen, welche reichhaltige Flora und Fauna in Europa nördlich der Alpen nicht nur im Vordiluvium, sondern auch noch in den warmen Zwischeneiszeiten vorhanden gewesen sind. Es

download www.zobodat.at

liegen ja schon genügend viele Untersuchungen vor, so daß wir über den Floren- und Faunencharakter der Tertiär- und Quartärabschnitte schon recht viel wissen.

Die Dezimierung wird in Europa vor allem durch die Querriegel der hohen Gebirge (Alpen, Pyrenäen usw.) bedingt sein, da diese ein Ausweichen der abwandernden Flora und Fauna nach Süden teils erschwerten, teils unmöglich machten. Es genügt, auf Nordamerika hinzuweisen, wo die nordsüdlich streichenden Gebirgsketten den Strom der nach Süden ausweichenden Flora und Fauna passieren ließen. Das Ergebnis war in der Alten und Neuen Welt ganz verschieden! Im Mitteltertiär (Miozän) hatte Europa ähnliche subtropische Wälder, wie sie sich heute noch im südlichen Ostasien und in den südlichsten der Vereinigten Staaten Nordamerikas finden, Wälder mit Mammutbäumen (Sequoia), Sumpfzypressen (Taxodium), Magnolien, Tulpen-, Kampfer- und Styraxbäumen (Liriodendron, Cinnamomum, Liquidambar). Alle diese Pflanzen sind heute aus Europa verschwunden, während sie im südlichsten Nordamerika bzw. in Ostasien noch jetzt leben und — künstlich eingebürgert — auch in unseren botanischen Gärten und Parks gut gedeihen. Überzeugender kann die katastrophale Wirkung der Eiszeiten für Europa nicht vor Augen geführt werden. Von der überreichen Fülle tertiärer Pflanzen und Tiere ist hier nur wenig übrig geblieben. Die Wiedereinwanderung der dezimierten überlebenden Flüchtlinge aus der Tertiärzeit und dazu die Neueinwanderung anderer Elemente aus dem Osten hat die frühere Fülle nicht wiederbringen können. Wir haben in Europa, vor allem im vergletschert gewesenen Gebiet, auch heute noch eine verarmte Flora und Fauna. Das mag an einem Vergleich der Tagfalterfaunen von Europa und Nordamerika erläutert werden. Ich beschränke mich auf die Vereinigten Staaten, um den Größenunterschied herabzumindern. In diesem Teil Nordamerikas kommen nach Holland etwa 700 Tagfalterarten vor. In Europa sind es etwa 450. Und nun einige Zahlen für einzelne Gattungen:

Gattung	Nordamerika (Vereinigte Staaten)	Europa
Melitaea	28	17
Brenthis und Argynnis	62	c. 25
Phyciodes (Verwandte der Melitaea)	13	—
Grapta	9	2
Oeneis	20-22	5
Thecla	c. 47	8
Chrysophanus	13	10
Papilio	c. 27	4

Ich habe für diese Zusammenstellung Gattungen gewählt, welche in den gemäßigten und nördlichen Klimazonen beider Erdteile beheimatet sind, lasse tropische Gattungen als nicht vergleichsfähig beiseite.

Aus diesen Feststellungen über den zerstörenden Einfluß des Diluviums in Europa ergibt sich ohne weiteres folgende Erwägung: Wenn wir in Europa zwei nahe verwandte Arten vor uns haben, so ist mit dieser Tatsache noch keineswegs sicher oder auch nur wahrscheinlich, daß die eine aus der anderen im Diluvium entstanden ist, sondern es liegt im Gegenteil die Annahme näher, daß diese beiden Arten präglaziale, mindestens aber schon im Diluvium vorhanden gewesene Arten sind und daß sie als einzige von einer größeren Zahl verwandter Arten übriggeblieben sind bzw. eingewandert sind.

download www.zobodat.at

Ich wende mich nun zur Besprechung einzelner von Heydemann aufgeführter Artenpaare. Man muß grundsätzlich von dem zerstörenden Einfluß der Eiszeit auf die Lebewelt und damit von der Dezimierung zahlreicher artenreicher Gattungen und Untergattungen ausgehen. Der Nachweis, daß zwei nahe verwandte Arten erst im Diluvium in der Weise gebildet sind, daß die eine aus der anderen entstanden ist, ist daher äußerst schwierig zu führen oder — sagen wir mit Rücksicht auf den heutigen Stand unserer Kenntnisse vorsichtiger — wahrscheinlich zu machen.

Heydemann stützt seine Beweisführung über das Entstehen einer Art aus einer anderen im Wege physiologischer Differenzierung durch die Eiszeit auf drei Gründe. Ich wiederhole nochmals, daß seine Auffassung theoretisch durchaus vertretbar ist, seine Begründung ist aber nicht bedenkenfrei. Er will den von ihm angenommenen Zusammenhang der „Doppelarten" daraus folgern, daß diese Artenpaare folgende drei Merkmale zeigen:

1. Sie haben einen sehr ähnlichen Bau der Genitalien.
2. Sie haben eine sehr ähnliche morphologische Formenbildung, oft mit zahlreichen Parallelformen.
3. „Die phylogenetisch ältere tertiäre Art hat den Kern ihres Verbreitungsgebietes in einem Refugium, während die abgeleitete jüngere Art oft mit so weit verstärkter ökologischer Tendenz ausgestattet ist, daß sie bei besserer Anpassungsfähigkeit an ungünstigere Klimaverhältnisse in der Nacheiszeit in weit nördlich oder nordwestlich gelegene Gebiete, auch Gebirge, vorzudringen vermochte."

In seinem zweiten Aufsatz (in dieser Zeitschrift, 1943) betont Heydemann, die ökologische Valenz in Verbindung mit der heutigen Verbreitung erscheine am besten geeignet, die Bestimmung des entwicklungsgeschichtlichen Alters und ihrer gegenseitigen Abstammung für jede der Zwillingsarten zu ermöglichen.

Hiergegen muß folgendes eingewendet werden. Aus einem sehr ähnlichen Bau der Genitalien und einer sehr ähnlichen morphologischen Formenbildung kann sicherlich auf eine nahe Verwandtschaft der betreffenden Arten geschlossen werden. Bedenken müssen aber geltend gemacht werden gegen die Anschauung, daß die Vergrößerung von Teilen der Genitalarmatur, zusätzliche Dornen und kräftigere Chitinisierung auf „verbesserte" Genitalapparate schließen lassen und damit als Kennzeichen einer jüngeren Art aufzufassen sind. Unsere jetzigen Kenntnisse über die Entwicklung der Genitalarmatur der Lepidopteren berechtigen noch nicht zu solchen weitgehenden Schlußfolgerungen. In Wirklichkeit wissen wir doch über alle diese Zusammenhänge noch nichts Sicheres. Der Versuch, aus der Sexualanatomie grundsätzliche Schlüsse für alle Lepidopteren zu ziehen, ist deswegen nicht zulässig, weil der taxonomische Wert der Genitalarmatur bei den einzelnen Schmetterlingsfamilien ganz verschieden groß ist. Entscheidend scheint mir eine Tatsache, welche die Möglichkeit ausschließt, aus dem geringeren oder größeren Grad anatomischer Unterschiede der Sexualarmatur sichere Schlüsse zu ziehen: Es gibt zahlreiche gute Arten, welche in ihren Genitalapparaten weit geringere Unterschiede gegeneinander zeigen, als bei anderen Arten geographische Rassen ein und derselben Art. Unter den Tagfaltern (z. B. *Pieris, Satyrus, Pararge, Coenonympha*), aber auch unter den Heteroceren (z. B. *Euxoa, Cucullia,* etc. etc.) finden sich Gruppen, welche in den Genitalapparaten ihrer einzelnen Arten nur ganz geringe Unterschiede aufweisen, so geringe, daß sie an einzelnen Individuen manchmal nicht erkennbar sind. Welche tiefgreifenden Unterschiede finden sich andererseits bei geographischen Rassen ein und derselben Art! (Warnecke, Über die taxonomische Bedeutung der Genital-

download www.zobodat.at

armatur der Lepidopteren, VII. Int. Entom. Kongreß, Berlin 1938, Band I [1939], S. 461-481.) Die Differenzierungs- und Entwicklungsvorgänge der Genitalarmaturen unterliegen demnach nicht einheitlichen Gesetzen.

Ist es übrigens so sicher, daß eine „Vergrößerung" und „Verstärkung" des Genitalapparates durch zusätzliche Dornen usw. als Fortschritt, d. h. als jüngeres Merkmal anzusehen ist. In sehr vielen anderen Fällen der Entwicklung von Organen gilt doch die Vereinfachung als die jüngere Entwicklung.

Als drittes und wichtigstes Kriterium für die Beurteilung des Alters zweier nahe verwandter Arten und vor allem für die Beurteilung ihres Verwandtschaftsverhältnisses ist nun noch die ökologische Valenz zu erörtern. Nach Heydemann ist die jüngere abgeleitete Art daran zu erkennen, daß sie oft mit einer höheren ökologischen Valenz ausgestattet ist, die eine bessere Anpassung und größere Vitalität gegenüber ungünstigeren Klimaverhältnissen der nördlichen Grenzgebiete gewährleistete (Stett. Ent. Z. 1943, S. 139, Abs. 2). Hierzu zunächst eine allgemeine Frage. Heydemann spricht stets nur von einer älteren tertiären und einer zweiten, davon abgeleiteten jüngeren Art. Ist es denn nicht — die Formenbildung durch die Eiszeit nach Heydemann unterstellt — ebensogut möglich, daß beide Arten eines Artenpaares abgeändert sind, daß also beide von einer jetzt nicht mehr vorhandenen tertiären Art abstammen?

Eine zweite Frage: Ist es sicher, daß die Art mit größerer ökologischer Valenz immer die jüngere ist? Wenn sich die jüngere Art auf Grund von Mutationen (s. Heydemann), also ganz kleinen Abänderungen schrittweise entwickelt hat, wäre doch wohl eher anzunehmen, daß ihre ökologische Valenz zunächst noch eingeschränkt und damit auch ihr Verbreitungsgebiet kleiner ist.

Prüfen wir nun die von Heydemann aufgeführten Artenpaare auf ihre ökologische Valenz und insbesondere auf die Unterschiede ihrer ökologischen Valenz.

Hesse (1924) hat den Begriff der ökologischen Valenz in die Wissenschaft eingeführt. Wir verstehen mit ihm darunter die Weite des Spielraums (Amplitude) der Lebensbedingungen, innerhalb deren eine Tierart heute lebt. Über die Bedeutung dieser ökologischen Valenz hat sich Heydemann kürzlich auch in der Ent. Z. (Frankfurt a. M.) 57, 1943, S. 1-8 geäußert.

Es würde nun zu weit führen — und ist auch für unsere Beweisführung nicht erforderlich —, sämtliche von Heydemann genannten 40 Artenpaare im einzelnen auf diese ihre ökologische Valenz zu prüfen. Ich bin der Meinung, daß es schon deshalb zu keinen brauchbaren Ergebnissen führen würde, weil wir in Wirklichkeit über die ökologische Valenz aller dieser 80 Arten noch gar nicht genau unterrichtet sind. Von vielen kennen wir nur in groben Umrissen ihre Verbreitung. Das genügt aber nicht zur Beurteilung. Jedenfalls würde es falsch sein, aus einem räumlich größeren Verbreitungsareal einer Art ohne weiteres auf eine größere ökologische Valenz zu schließen. Es kommt vielmehr auf die Mannigfaltigkeit der besiedelten Biotope an. Ein sehr großes Verbreitungsareal kann sehr gleichförmige, wenig voneinander unterschiedene Biotope aufweisen (z. B. die Steppe), während ein viel kleineres Verbreitungsgebiet einer anderen Art eine Vielheit von verschiedenen Biotopen (z. B. im Gebirge) besitzen kann. Diese Gesichtspunkte werden von Heydemann nicht berücksichtigt; er steht, wie sich bei der Besprechung der einzelnen Arten ergibt, auf dem Standpunkt, daß einem größeren Verbreitungsareal ohne weiteres eine größere ökologische Valenz entspricht. Der Schluß würde dann allerdings richtig sein, wenn das Verbreitungsgebiet einer Art in

download www.zobodat.at

seiner Ausdehnung allein von der ökologischen Valenz der Art abhängig wäre. Es bedarf keiner weiteren Begründung, daß das nicht der Fall ist. Die tatsächliche Verbreitung einer Art ist von vielen Faktoren, insbesondere auch von historischen, abhängig. Verbreitungsareal und ökologische Valenz decken sich keineswegs; das beweisen die vielen gelungenen Einbürgerungen verschleppter europäischer Insekten in Amerika und umgekehrt.

Vor der Besprechung der Artenpaare, bei denen wir einigermaßen über ihre Biotopverhältnisse und damit auch über ihre ökologische Valenz unterrichtet sind, muß ich aber eine entscheidende Feststellung treffen. Heydemann spricht bei den einzelnen Partnern seiner Zwillingsarten, wie schon erwähnt, von „größerer" und geringerer ökologischer Valenz. Dies bedarf einer Klarstellung. Denn hier liegt offensichtlich eine grundsätzliche Verwechslung vor, durch welche die Schlußfolgerungen Heydemanns unbrauchbar werden.

Eine „größere" Valenz besteht begrifflich nur dann, wenn die Valenz zweier Arten zunächst einmal dieselbe oder doch wenigstens ungefähr dieselbe ist und wenn dann darüber hinaus die eine Art noch weitere, von den Biotopen der anderen Art abweichende Biotope besiedeln kann und besiedelt. Erst dann ist die ökologische Valenz der letzteren Art „größer". Um gleich ein Beispiel zu nehmen: *Parnassius apollo* (Nr. 1 der Liste von Heydemann) würde eine „größere" ökologische Valenz als *P. delius* haben, wenn er ebenso wie dieser letztere die Hochalpen besiedeln würde und nun darüber hinaus Mittelgebirge und Tiefland. Er fehlt aber gerade im Hochgebirge; im allgemeinen enden seine höchstgelegenen Flugplätze dort, wo die niedrigstgelegenen von *P. delius* beginnen (zu vgl. Warnecke: Ist *Parnassius apollo* L. ein Eiszeitrelikt? IX. Int. Kongreß für Zoologie, Budapest 1928). Dem *Parnassius apollo* fehlt also gerade die ökologische Valenz des *P. delius,* Hochgebirge zu besiedeln. während der letztere wieder keine Mittelgebirge und Ebenen bewohnen kann. Die ökologische Valenz der beiden Arten ist also nicht quantitativ, sondern qualitativ verschieden. *Parnassius apollo* hat keine größere Valenz als *P. delius,* er hat eine völlig andere!

Wenn wir hiervon ausgehen, müssen auch Bedenken dagegen geltend gemacht werden, grundsätzlich die nördlichen Erdgebiete als „ungünstiger" zu bezeichnen. Es handelt sich hier doch um relative Begriffe. Für die im Süden lebenden Arten sind allerdings die nördlichen Gebiete ungünstig, aber für die im Norden lebenden Arten ist es gerade umgekehrt. Diese Beurteilung der nördlichen Bezirke als „ungünstig" ist wohl allzusehr vom menschlichen Standpunkt aus gefällt. Ist sie im übrigen selbst in diesem Falle immer richtig? Sind z. B., um bei *Parnassius apollo-delius* zu bleiben, die in den warmen Kalkgebieten Finnlands und Schwedens, die im Gebiet des Golfstroms liegenden Flugplätze des *P. apollo* in Norwegen, also im nördlichen Europa, wirklich „ungünstiger" als die klimatisch den extremsten Bedingungen ausgesetzten Hochgebirgsflugplätze von *delius*? Ich glaube nicht, daß wir mit solchen Beurteilungen vom menschlichen Standpunkt aus weiter kommen. Daß ich im übrigen ebenfalls *P. delius* für die ältere Art halte, sei der Vollständigkeit halber noch hinzugefügt. Aber hier dreht es sich ja um die Begründung für diese Auffassung.

Wenn es sich nun bei den Unterschieden in der ökologischen Valenz zweier Arten um qualitative Unterschiede handelt, nicht um die „größere" oder „geringere" Valenz der einen Art, so können die Unterschiede in der ökologischen Valenz nicht als wesentlichstes Kriterium (wie Heydemann es will) zur Bestimmung des entwicklungsgeschichtlichen Alters und der gegenseitigen Abstammung verwendet werden. Selbstverständlich soll da-

download www.zobodat.at

mit nicht ausgeschlossen werden, daß im Einzelfall diese Valenz in Verbindung mit anderen Tatsachen eine bestimmte Schlußfolgerung ermöglicht.

Unter den von Heydemann aufgeführten 40 Artenpaaren kann ich aber solche Fälle nicht finden. Eine Durchprüfung dieser Arten ergibt folgendes: Soweit nicht bei einzelnen Artenpaaren die ökologische Valenz offensichtlich im wesentlichen dieselbe ist und damit auch gleich groß (wie z. B. bei *Anaitis plagiata* L. und *efformata* Gn., welche in Europa in den meisten Gebieten auf denselben Flugplätzen zusammen fliegen), liegt bei den anderen von Heydemann besprochenen Arten, soweit wir überhaupt ihre ökologische Valenz einigermaßen zutreffend beurteilen können, die Sache so, daß die beiden Partner der Zwillingsarten eine verschiedene Valenz besitzen. Dies ist z. B. der Fall hinsichtlich der *Erebia ligea* L. und *euryale* Esp. (Nr. 3). Die Fluggebiete trennen sich wie die von *Parnassius apollo* und *delius*. *Ligea* hört im allgemeinen dort zu fliegen auf, wo *euryale* anfängt vorzukommen. Ganz typisch ist das z. B. im Riesen- und Isergebirge, wo beide Arten nur in einem Grenzstreifen zusammenfliegen. Auch *Cidaria hastata* L. und *subhastata* Nolck. (Nr. 35) können hierher gerechnet werden.

Bei einigen Artenpaaren besiedelt wieder die „jüngere" Art ein so unverhältnismäßig kleines Gebiet, daß schon daraus auf ihre andere (diesmal auch „geringere"!) ökologische Valenz geschlossen werden kann. Das gilt für folgende Artenpaare, wobei ich unterstellen will, daß es sich überhaupt um gute Arten handelt:

Zygaena angelicae O. — *elegans* Burg. (Nr. 9).
Diarsia rubi View. — *florida* Schmidt (Nr. 13).
Sideridis pallens L. — *favicolor* Barr. (Nr. 14).

Einige Bedenken zu anderen Artenpaaren. *Melitaea pseudathalia* Rev. — *athalia* Rott. (Nr. 5). Nach den Ausführungen von Higgins (Some observations upon Melitaea athalia, Entomologist, London, 65. 1932, S. 217 ff.), auf welche Heydemann nicht eingeht, kann kein Zweifel bestehen, daß *pseudathalia* und *athalia* geographische Rassen einer Art sind. Sie sind ein ganz eindeutiges Beispiel dafür, daß geographische Rassen einer Art sich in den Genitalien weitgehend unterscheiden können. *Athalia* ist die mittel- und osteuropäische Subspecies, *pseudathalia* die südliche und westliche. Beide Rassen berühren sich im mittleren Frankreich und im Gebiet der Nordalpen. (Heydemann meint irrtümlich, daß letztere nur südlich der Alpen fliege.) An diesen Berührungspunkten finden sich alle anatomischen Übergangsformen. Einen besseren Beweis dafür, daß eine Art vorliegt, gibt es nicht (zu vgl. Warnecke, VII. Int. Kongreß f. Entomologie, Berlin 1938, Bd. I [1939], S. 473, Karte der Verbreitung von *Melitaea athalia* — *pseudathalia* und Tafel der Variabilität der Genitalarmatur).

Fast ebenso liegt der Fall bei Nr. 15, *Aporophila lutulenta* Bkh. — *tripuncta* Frr. Ich verweise auf die Aufsätze von Schawerda und mir in der Z. Wien. Ent. Ges. 1943, in denen ausgeführt ist, daß es sich hier um geographisch getrennte Formen einer Art handelt. In diesem Fall gibt übrigens Heydemann selbst schon eine geographische Scheidung dieser beiden von ihm als Arten angesehenen Formen zu.

Endlich noch eine Stellungnahme zu *Euxoa aquilina* Hb. und tritici L. (Nr. 12). Zunächst ist zu bemerken, daß die Genitalarmatur beider Arten wie auch bei anderen *Euxoa*-Arten sich nur in Kleinigkeiten unterscheidet, die im Einzelfall die Beurteilung sogar unmöglich machen. Ich werde demnächst in einer besonderen Arbeit darüber berichten.

Beide Arten sind aber in ihrer ökologischen Valenz durchaus verschieden! Wenn man beide Arten im Freiland gefangen hat, läßt sich nicht

download www.zobodat.at

darüber streiten. *Aquilina* lebt im wesentlichen auf Kalkboden, *tritici* auf Sandboden, nicht nur in Mitteleuropa, sondern z. B. auch in Frankreich. Man kann also die ökologische Valenz beider Arten nicht so miteinander vergleichen, daß die eine die größere, die andere die geringere Valenz hat. Übrigens geht die kalkliebende *aquilina* in den Grenzgebieten ihres Vorkommens in Norddeutschland (für Ostpreußen liegt allerdings noch keine Bestätigung vor) auf Sand über, wie manche anderen kalkliebenden Arten, z. B. Lycaenen. Kann man ihre ökologische Valenz dann — um einmal bei diesem Ausdruck zu bleiben — als geringer bezeichnen?

Alle weiteren Artenpaare sind m. E. in ihrer ökologischen Valenz noch so wenig erfaßt, daß es nicht möglich erscheint, sie zu beurteilen.

Wie unsicher und schwankend die Beurteilung des entwicklungsgeschichtlichen Alters dieser Artenpaare auf der von Heydemann angenommenen Grundlage ist und wie sehr die Entscheidung offensichtlich von rein gefühlsmäßiger Einstellung beeinflußt wird, ergibt sich aus der wechselnden Stellungnahme Heydemanns zu mehreren dieser Artenpaare. In seinem zweiten Aufsatz (in dieser Zeitschrift S. 117/8) bezeichnet er bei folgenden Artenpaaren die zweite Art als die jüngere:

Nr. 8. *Hesperia armoricanus* Obth. — *alveus* Hb.
Nr. 17. *Orrhodia ligula* Esp. — *vaccinii* L.
Nr. 21. *Procris versicolor* Bkh. — *strigilis* L.
Nr. 25. *Lythria purpurata* L. — *purpuraria* L.
Nr. 31. *Oporinia autumnata* Bkh. — *dilutata* Schiff.
Nr. 34. *Thera obeliscata* Hb. — *variata* Hb.

In der Z. Wien. Ent. Ver. 1942, S. 64/5, hatte er die Reihenfolge noch umgekehrt und hält die in vorstehender Liste an zweiter Stelle aufgeführte Art für die ältere.

In dieser Feststellung soll kein Vorwurf enthalten sein. Auffassungen können sich ändern. Aber es ist ein Beweis mehr dafür, wie ungeklärt alle diese Dinge noch sind, wenn der Autor dieser Theorie innerhalb eines Jahres bei 6 von 40 Artenpaaren seine Ansicht ohne Beibringung neuer Gesichtspunkte so umkehrt.

Ich fasse den Inhalt der vorstehenden Ausführungen kurz zusammen:

1. Der Begriff der Doppel- oder Zwillingsarten bei den Lepidopteren ist von Pryer 1886 aufgestellt (dual or twin species). Es sind zwei nahe verwandte, auf eine gemeinsame Urform zurückgehende, durch getrennte Wanderung entstandene Arten, welche sich später in demselben Gebiet wieder getroffen haben.

2. In einem ganz anderen Sinne gebraucht Heydemann (diese Zeitschr., 1943, S. 116 ff.) den Begriff der Dualspecies (Zwillingsarten). Er versteht darunter eine ältere tertiäre Art und eine aus dieser älteren Art im Diluvium entstandene jüngere Art (mit größerer ökologischer Valenz).

3. Die Einführung eines besonderen Begriffes der Doppelarten (im Sinne Pryers oder Heydemanns) in die entomologische Literatur ist überflüssig. Beide Kategorien umfassen ganz kleine auf theoretischen Spekulationen beruhende Gruppen aus der unendlich großen Zahl der verwandten und nahverwandten Arten, welche eine ganz allgemeine Erscheinung sind.

4. Die Auffassung Heydemanns von der Entstehung zweier Arten durch Abspaltung einer jüngeren Art von einer älteren während des Diluviums ist theoretisch möglich. Aber sie ist in keinem der von ihm angeführten 40 Fälle auch nur wahrscheinlich gemacht.

Es wird oft übersehen, daß die Glazialzeit in Europa in erster Linie

download www.zobodat.at

eine Zeit stärkster Zerstörungen für die tertiäre Flora und Fauna gewesen ist.

5. Heydemann legt für die Feststellung des entwicklungsgeschichtlichen Alters der beiden Partner seiner Zwillingsarten besonderen Wert auf die „größere" Valenz der jüngeren Art. Eine „größere" Valenz kann begrifflich nur dann vorliegen, wenn beide Zwillingsarten zunächst einmal dieselben oder wenigstens ungefähr dieselben Biotope bewohnen und wenn dann darüber hinaus die eine Art außerdem noch weitere andersartige Biotope besiedelt.

Soweit nun unsere gegenwärtige Kenntnis der ökologischen Valenz der von Heydemann aufgeführten Artenpaare überhaupt einen Vergleich erlaubt, ergibt sich aber, daß die ökologische Valenz der beiden Partner nicht „größer" oder geringer ist, sondern daß sie qualitativ verschieden ist. Damit entfallen die auf eine „größere" Valenz des einen Partners gestützten Folgerungen.

Zur Kenntnis der Gattung Aplecta Guen. und zweier „Dualspezies" in derselben. (Lep. Noct.)

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

(Mit 7 Tafeln und 1 Tabelle)

Die in den alten Sammelgenera *Mamestra* O. (nec Hbn. 1822) und *Polia* O. (1816) im Sinne Staudinger-Rebels früher vereinigten Arten sind von den Bearbeitern des Seitz (1910) in mehrere Gattungen verteilt worden. Von ihnen sind die artenreichsten *Antitype* Hbn., *Scotogramma* Smith, *Aplecta* Gn. usw. Eine Aufteilung war sicherlich am Platze, ob sie jetzt aber immer richtig erfolgt ist, erscheint sehr fraglich, ebenso hinsichtlich des gänzlichen Verschwindens des alten Genus *Mamestra* Hbn. Auch diese sich nur auf die 1910 eingeführte Gattung *Aplecta* Gn. (1850) erstreckende Untersuchung bringt den Beweis, daß die wohl nach Hampson vorgenommene Unterbringung der Arten in die verschiedenen Gattungen und deren Diagnose teils noch auf sehr unsicheren Füßen ruht. Die oft nur auf ganz äußerlichen Merkmalen aufgebauten Gattungsdiagnosen haben in vielen Fällen, weil unzureichend, zu falscher Eingruppierung und Zerreißung der natürlichen Zusammenhänge geführt. Sie erscheinen im höchsten Maße ergänzungsbedürftig. Ganz allgemein haben sich hierzu neben den biologisch-ökologischen Verhältnissen der anatomische Bau der Geschlechtsapparate bei ♂♂ und ♀♀ als besonders geeignet erwiesen. Von Boursin, Corti, Draudt, Pierce, Wehrli, mir und anderen Autoren ist diese Methode schon mehrfach mit vollem Erfolg angewendet worden.

Zur Charakteristik der Gattung *Aplecta* Guen. wird von Warren im Seitz lediglich angeführt: „Unterscheidet sich von *Polia* durch bedeutende Größe der sie zusammensetzenden Arten und deren schmälere, längere Flügel; Fühler des ♂ einfach oder schwach bewimpert. Die Raupen schlüpfen im Herbst, überwintern halb erwachsen und wachsen im Frühjahr aus. Verpuppung in einem Erdkokon. Typus *Apl. nebulosa* Hfngl."

Da die zuletzt angegebenen biologischen Merkmale auf mehrere verwandte Gattungen zutreffen und die Größe etwas sehr Relatives darstellt, so ist es kein Wunder, daß eine ganze Reihe, nach ihrem anatomischen Bau noch sicher hierher gehörender Arten, anderweitig eingegliedert wurde, in Gattungen, die mit ähnlich unzureichenden Diagnosen sich ebensowenig absolut scharf umreißen lassen.

Pierce hat 1909 in seinem Werk „The Genitalia of the Noctuidae" wohl

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Entomologische Zeitung Stettin

Jahr/Year: 1944

Band/Volume: 105

Autor(en)/Author(s): Warnecke Georg Heinrich Gerhard

Artikel/Article: Über Zwillingsarten oder Doppelarten (Dualspecies) bei Lepidopteren 1-12