

fleck; 8 dorsal ganz blau. App. sup. (Abb. e, f) dorsal blau, dorsal gesehen breit, an der Basis ein langer einfacher Ventralstachel. App. inf. schwarz. Penis (Abb. d) mit 2 Paaren distaler Fäden.

Abd. 32; Htfl. 19,7 mm.

Der nach Lieftinck (Nova Guinea 15, 1932, sep. p. 53 f. und fig. 33) bei *N. salomonis* Selys und der nahe verwandten *N. nigrofasciata* Lieft. in Seitenansicht unsichtbare Ventralstachel der App. sup. ist bei *N. africana* nach der Abb. f sichtbar; wahrscheinlich habe ich ihn aber nach Aufweichen durch Dorsalbewegung der App. sup. sichtbar machen wollen. Der Penis ist bei beiden sehr ähnlich. Der auffälligste Unterschied betrifft die Zeichnung des 2. Abdominalsegments, das bei beiden papuanischen Arten ganz und wohl regelmäßig schwarz zu sein scheint. Leider wurde versäumt, die Zeichnung des Metasternums zu vergleichen.

Über die v. Silbernagelschen *Colias*-Kreuzungen nebst Bemerkungen über die Phylogenie der Gattung *Colias*.

Von B. Alberti, Merseburg, z. Zt. im Felde.

Vor geraumer Zeit veröffentlichte L. Plate (1) die Ergebnisse einer genetischen und phylogenetischen Untersuchung an 63 F₁-Hybriden der 3 *Colias*-Arten *edusa* F., *hyale* L. und *myrmidone* Esp. Diese Hybriden entstammten Versuchen, welche E. v. Silbernagel in Mediasch, Siebenbürgen, vorgenommen hatte und wobei ihm die fruchtbare Kreuzung zwischen folgenden Elternformen offenbar gelungen war:

1. *Colias edusa* F. ♂ × *Colias hyale* f. *flava* Husz. ♀.
2. *Colias hyale* L. ♂ × *Colias edusa* f. *helicina* Obthr. ♀.
3. *Colias hyale* L. ♂ × *Colias myrmidone* Esp. ♀.

Das überraschende Ergebnis dieser Kreuzungen war:

1. daß keine intermediären Bastarde entstanden, sondern jede Kreuzung 2 Gruppen von Formen ergab, deren eine dem Vater, die andere der Mutter jeweils ganz nahe stand. Nur in Einzelfällen waren untergeordnete Merkmale zu erkennen, die vom Verfasser als Einflüsse des anderen Elternteils gedeutet wurden.

2. daß die Hybriden häufig Intersex-Merkmale erkennen ließen, wobei offen bleiben soll, ob die Merkmale, welche Plate in diesem Sinne deutet, tatsächlich dem Wesen des Intersex entsprechen.

3. daß das Geschlechtsverhältnis der erzeugten Hybriden entgegen der allgemeinen Erfahrung weitgehend zugunsten der ♀ verschoben war.

Die von v. Silbernagel erzielten Ergebnisse sowie die Befunde Plates waren nach ihrem Autor zitiert, im einzelnen folgende:

Kreuzung I: *C. edusa* ♂ × *hyale* f. *flava* ♀.

edusa-ähnlich: 6 ♂.
3 ♀.

Die Tiere sind weniger tief orangefarben als *edusa*, mit einem Stich ins-Gelbliche, der Außenrandteil ihrer Flügel nicht schwarz, sondern braun.

hyale-ähnlich: 7 ♂.
4 ♀.

Die ♀ schwanken in der Färbung zwischen dem Gelb der Form *flava* und einem fast reinen Weiß.

Befund Plates:

Die *edusa*-ähnlichen Tiere erweisen sich als Hybriden auf Grund des braunen Außenrandes der Flügel und der weniger kräftigen Orange-färbung (Erbteil der Mutter).

Die *hyale*-ähnlichen Hybriden sind wahrscheinlich keine solchen, weil, wie v. Silbernagel auf Rückfrage zugeben mußte, Vorbefruchtung durch ein *hyale*-♂ eingetreten war.

Kreuzung II: *C. hyale* ♂ × *edusa f. helicina* ♀.

hyale-ähnlich: 4 ♂.
10 ♀.

Die 4 ♂ sind weiß mit ganz schwach gelbem Anflug, entsprechen also in der Färbung dem *hyale*-♀. Die 10 ♀ sind wie normale *hyale*-♀.

edusa-ähnlich: 3 ♂.
6 ♀.

Von den 3 ♂ hat eines normale Zeichnung, die beiden anderen aber besitzen gelbe Flecken in der Randbinde der Vorderflügel und sehen daher wie ♀ aus.

Die 6 ♀ entsprechen der Mutter (*helicina*), sind aber größtenteils noch weißer, etwa der Form *helice* Hbn. ähnlich.

Befund Plates: Die weiße Färbung der 4 *hyale*-ähnlichen ♂ wird als Intersex gedeutet und beweist für die *hyale*-Gruppe, daß es Arthybriden sind. Die weibliche Zeichnung der 2 *edusa*-ähnlichen ♂ erscheint ebenfalls als Intersex und beweist für die edusoiden Stücke die Hybriden-Eigenschaft.

Kreuzung III: *C. hyale* ♂ × *myrmidone* ♀.

hyale-ähnlich: 1 ♂.
9 ♀.

Das ♂ hat normale *hyale*-Zeichnung, ist aber von der gelblichweißen Grundfarbe der ♀, hat ferner deutliche schwarze Flecken unter dem Vorderrand der Hinterflügel als Beginn einer submarginalen Fleckenreihe, wie sie besonders beim *myrmidone*-♀ ausgeprägt ist.

Von den 9 ♀ sind 6 rein weiß, 3 leicht gelblich, sonst wie *hyale*-♀.

myrmidone-ähnlich: 10 ♀.

2 der ♀ entsprechen etwa der Form *alba* Stgr. von *myrmidone*, die anderen 8 bilden alle Übergänge des Kolorits von Weißgelb (f. *intermedia* und f. *piaszeki*) bis zum orangen Kolorit von *edusa*. Kein Stück aber ist so satt gefärbt, wie normale *myrmidone*.

Befund Plates: Das ♂ zeigt durch die weibliche Färbung und durch die submarginalen Flecken der Hinterflügel offenbare Intersex-Merkmale. Die Weißfärbung der ♀ erscheint als Erbteil des *hyale*-Vaters. Die Abschwächung der Orange-Färbung bei den übrigen ♀ wird ebenfalls als väterlicher Einfluß gewertet.

Die genetische Erklärung der Hybridisationen wird von Plate auf folgender Grundlage gegeben: ¹⁾

1. Die Orange-Färbung dominiert über der Gelbfärbung, diese wieder über Weiß, entsprechend der Regel, daß stärkere Pigmentierung über die schwächere dominiert.

¹⁾ Hinsichtlich der Einzelheiten muß auf die Originalarbeit verwiesen werden.

2. Die vielen weißen Formen sind atavistische Rückschläge auf phylogenetische Stammformen der *Colias*-Gruppe, entsprechend dem weißgefärbten Pieriden-Grundtyp.

3. Die Rückschläge in weiße ♂ deutet Plate mit Schwächung der XX-Chromosomen der ♂ durch die Kreuzung, so daß der männliche Stoffwechsel stark feminisiert wird. Im übrigen begünstigt XX starke Pigmentierung bei *Colias*, zum Nachteil heller Grundfärbung.

Für die genetische Erklärung werden als Gene benötigt:

W = weiße Flügelgrundfarbe, w = gelbe Flügelgrundfarbe, h = fehlender oder schwacher schwarzer Randsaum, H = starker Randsaum, D und D' = Intensitätsfaktoren, d und d' = fehlende Intensitätsfaktoren.

Mit Hilfe dieser Gesichtspunkte stellt Plate hypothetische genetische Formeln auf. Ihre Richtigkeit ließe sich erst durch eine F₂-Generation beweisen.

Bereits a. a. O. (2) habe ich zu dieser Publikation gewisse Bedenken geäußert, weil ihre Grundlagen zu wenig gesichert erscheinen. Die Bedenken stützten sich zunächst darauf, daß über die Technik und züchterische Durchführung der Bastardierungen im einzelnen fast gar nichts gesagt wird. Dies wiegt umso schwerer, als bei Kreuzung I der Tatbestand der Vorbefruchtung durch einen arteigenen Partner sich nachweislich bei der Versuchsanordnung v. Silbernagels nicht hat vermeiden lassen, was natürlich gewisse Bedenken auch für die anderen Kreuzungen auslöst.

Weiter aber äußerte ich auch Bedenken gegen die Argumente Plates selbst und den Wortlaut seiner Ausführungen, die mehrfach eine restlose Klarheit vermissen lassen. Dies bezieht sich besonders auf die behaupteten Intersex-Merkmale der Bastarde aus Kreuzung II. Auch hier wiegen die Bedenken von vornherein um so schwerer, als der Autor von den Intersexen den Beweis der stattgehabten Kreuzung überhaupt erst ableitet. Fallen also diese Intersexe fort, so ist nach Plates eigenen Worten der Nachweis, daß es sich um Hybriden handelt, hinfällig. Die Intersex-These aber in der Plateschen Ausführung stützt sich wieder auf die richtige Geschlechtsbestimmung der fraglichen Tiere und hier liefert der Autor selbst den Anlaß zu stärksten Zweifeln einmal durch den Satz: „Da aber die äußeren Geschlechtsorgane an den toten Tieren nicht mehr untersucht werden können...“ und weiter durch die Worte: „Da aber v. Silbernagel die frisch ausgeschlüpften Tiere als ♂ erkannte...“, woraus hervorgeht, daß Plate die Geschlechtbestimmung v. Silbernagels als richtig unterstellte, ohne sie nachzuprüfen.

Die anderen Zweifel, die beim Studium der Arbeit auftauchten, liegen mehr auf theoretischem Gebiete und beziehen sich auf die systematisch-phylogenetischen Ausführungen und Ansichten, insbesondere auf die Annahme einer phylogenetischen Reihe *hyale-edusa-myrmidone*, und auf die allerdings weit verbreiterte Anschauung, dass der Urtyp der *Colias*-Arten in Anlehnung an den Pieriden-Grundtyp eine weiße Färbung gehabt haben dürfte.

Wir wenden uns zunächst der Frage der Intersexe zu. Ich verdanke es dem Entgegenkommen des Direktors am Phyletischen Museum in Jena, Herrn Prof. Uhlmann, daß mir eine Nachuntersuchung der dort aufbewahrten Hybriden des Herrn v. Silbernagel möglich geworden ist. Diese Untersuchung hat den von vornherein gehegten Verdacht bestätigt, daß Plate seine Intersex-These bei Kreuzung II auf einer falschen Geschlechtsbestimmung der Tiere aufgebaut hat. Es ergab

sich, daß die beiden *edusa*-ähnlichen ♂ mit weiblichen gelben Saumflecken tatsächlich ♀ sind, ihr Habitus also für dieses Geschlecht völlig normal ist. Es zeigte sich ferner, daß auch die 4 weißlichen *hyale*-ähnlichen ♂ der Kreuzung II nicht ♂ sondern ♀ sind und danach auch hier jeder Grund zur Annahme von Intersexen fortfällt. Da der Autor selbst eine artgleiche Vorbefruchtung bei Kreuzung II nur wegen der Intersex-Merkmale außer Erwägung läßt, so tauscht diese Möglichkeit nunmehr wieder auf, auch wenn der Züchter sie nicht, wie durch einen sonderbaren Zufall bei Kreuzung I, selbst beobachtet hat. Gleichzeitig verschiebt sich das Geschlechtsverhältnis bei Kreuzung II von 7 ♂ und 16 ♀ auf 1 ♂ und 22 ♀. Das alte Verhältnis, welches Plate nur als Zufall erklären konnte, ist damit so sehr verschoben, daß genau wie bei Kreuzung III von einem Zufall keine Rede mehr sein kann.

Auch in einigen anderen minder wichtigen Punkten führte der Einblick in die Belegstücke der Kreuzungen zu einer anderen Auffassung, als sie Plate entwickelte.

Bei den *edusa*-ähnlichen Tieren der Kreuzung I beruht die bräunliche Färbung der schwarzen Außenrandes der Flügel und die weniger intensive Orangefärbung auf nichts anderem, als einer teilweisen Entschuppung durch Abflattern, was beim Abtöten entstanden sein mag. Die Braunfärbung könnte ihre Ursache wohl auch in einer Vergilbung oder Verfärbung haben, die bekanntlich dann leicht eintritt, wenn ein Tier allzulange der Einwirkung des abtötenden Mediums (Zyankali, Äther) ausgesetzt bleibt.

Von den 7 *hyale*-ähnlichen ♂ der Kreuzung I war 1 Stück ohne Hinterleib und auch sonst schlecht erhalten, so daß die Geschlechtsbestimmung nach dem übrigen Habitus fraglich bleibt, ein weiteres Stück hatte bei sonst männlichem Habitus einen angeklebten ♀-Hinterleib. Es ist natürlich nicht festzustellen, ob diese Reparatur bereits auf v. Silbernagel zurückgeht. Von den 4 ♀ der gleichen Kreuzung erwies sich ein etwas abgeflattertes und daher blasses Stück als ♂.

Bei Kreuzung III ergab sich, daß das einzige ♂ nicht, wie Plate angibt, die gelblichweiße Grundfarbe der ♀ und damit ein Intersex-Merkmal besitzt, sondern das Tier in der Färbung noch durchaus als männlich angesehen werden kann. Lediglich die submarginalen Flecken auf den Hinterflügeln, die Plate als *myrmidone*-Merkmal wertet, sind etwas auffallend, kommen aber im Rahmen der Variationsbreite einwandfreier *hyale*-♂ auch vor.

Schließlich bestätigte mir Prof. Uhlmann einen wichtigen Beurteilungsfaktor, der aus der Plateschen Arbeit nicht klar hervorgeht, daß nämlich die Kreuzungen mit Freiland-♀ vorgenommen wurden.

Im Zusammenhang mit der Geschlechtsbestimmung bot sich willkommene Gelegenheit, auch die Valvenform, soweit dies am trockenen Insekt möglich ist, zu ermitteln. Wie ich an anderer Stelle (2) schon zeigen konnte, sind grade bei den 3 Arten *edusa*, *hyale* und *myrmidone* die Valven sehr charakteristisch verschieden geformt, und dieser Unterschied läßt sich bereits beim Abpinseln des Abdomen-Endes vorzüglich erkennen. *Hyale* besitzt einen langen Dorn am Unterrand der Valve, *myrmidone* hat hier nur einen spitzen Höcker und *edusa* hat die Valven nur etwas geschwungen glattrandig.

Die Untersuchung ergab, daß keiner der Hybriden deutlich intermediäre Formprägungen der Valve besitzt. Allerdings ist bei 2 Stücken der 6 *edusa*-ähnlichen ♂ aus Kreuzung I das äußere Bild der Valve

gegen die *edusa*-Norm verändert, aber nicht eigentlich im Sinne einer intermediären Bildung, möglicherweise also nur aberrativ. Eine spätere nähere Untersuchung durch Herstellung eines Präparates, wozu mir augenblicklich keine Gelegenheit gegeben ist, wäre sehr erwünscht. Die 7 *hyale*-ähnlichen ♂ der Kreuzung I hatten völlig typisches *hyale*-Genital. Von Kreuzung II zeigte das einzige ♂ normale *edusa*-Valven entsprechend dem äußeren Habitus des Stückes, und das einzige ♂ der Kreuzung III war im Genital wieder ganz *hyale*-gleich, wie es der äußere Habitus erforderte. Ein solcher Befund war von vornherein zu erwarten, denn wenn sich die vermeintlichen Hybriden nicht im äußeren Habitus intermediär verhalten, war kaum zu erhoffen, daß sie intermediäre Merkmale am Kopulationsapparat zeigen würden.

Nach Abschluß der dargelegten Untersuchungen und dem völligen Zusammenbruch der Intersex-These möchte ich nunmehr als eigene Ansicht zum Ausdruck bringen, daß mir die Hybrideneigenschaft der v. Silbernagelschen Tiere durch nicht ein einziges Merkmal glaubhaft erscheint. Zusammengefaßt sprechen dagegen folgende Umstände:

1. Mangel an intermediären Merkmalen, so daß alle Tiere ohne Kenntnis der Umstände ihrer Entstehung ohne Schwierigkeit einer der beiden Elternarten zugeordnet werden wurden.

2. Das der Erfahrung zuwiderlaufende zahlenmäßige Verhältnis der Geschlechter mit 8 ♂ : 44 ♀ zugunsten der ♀.

3. Der uneinheitliche Habitus der Hybriden auch innerhalb der beiden Gruppen jeder Kreuzung.

4. Die große Leichtigkeit, mit der offenbar die Mischkopulationen erzielt wurden und die große Fruchtbarkeit der angeblichen Mischehen.

5. Der Verdacht von Vorbefruchtungen, der sich bei Kreuzung I als erwiesen herausgestellt hat, und die Verwendung von Freiland-♀ für die Versuche.

6. Der Mangel an jeglicher Beurteilungsmöglichkeit des Zuchtverhaltens wegen fehlender Unterlagen.

7. Die irrtümlichen Geschlechtsbestimmungen, welche erkennen lassen, daß der Züchter als Entomologe nicht sonderlich erfahren sein dürfte.

8. Der unerklärte Umstand, daß v. Silbernagel zu seinen Versuchen grade seltene Formen der beiden Arten *hyale* (*f. flava*) und *edusa* (*f. helicina*) herangezogen hat. Da grade die Form *flava* nur bei sorgsamer Untersuchung des Hinterleibsendes in ihrem Geschlecht zu ermitteln ist und es sich um Freiland-♀ handelt, so bleibt unklar, warum der Züchter erst den Fang eines so seltenen Tieres abwartete, statt ein normales ♀ zu nehmen, und wie er dann dieses lebende *flava*-Tier als ♀ erkannte, wenn er schon das Geschlecht der toten Tiere nicht sicher zu bestimmen vermochte.

Ebenso schwer, wie die Argumente gegen eine stattgehabte Kreuzung wiegen, ist es andererseits zu erklären, wie v. Silbernagel zu Zuchtergebnissen gelangte, die ihn veranlaßten, sie als Hybriden hinzustellen. Man sträubt sich unwillkürlich, hier an irgendwelche grobe Selbsttäuschung des Züchters zu glauben oder gar an Voreingenommenheit, die ein ersehntes Ziel, sei es praktisch oder theoretisch vorwegnahm, um erst hinterher einen Weg zu konstruieren, auf dem es angeblich erreicht worden ist.

Am schwersten ist es zu erklären, wie von einunddemselben Muttertier Nachkommen vom Habitus zweier Arten erzeugt worden sein können. Man wäre hier zu der Annahme gezwungen, daß in allen 3

Kreuzungsfällen Vorbefruchtung durch den der Mutter gleichen Artpartner vorgelegen hat, müßte aber außerdem annehmen, daß bei Kreuzung I *edusa* vollständig über *hyale* dominiert, bei Kreuzung II aber umgekehrt *hyale* vollständig dominant über *edusa* ist und auch bei Kreuzung III sich *myrmidone* rezessiv gegenüber der farbschwächeren *hyale* verhält. Hier tun sich m. E. Widersprüche auf, die in ihrer ganzen Schärfe auch die Plateschen Erklärungen nicht zu beseitigen vermögen.

Auch im Schrifttum finde ich keine Analogiefälle für derartige Hybridisationsergebnisse. Am nächsten kämen ihnen vielleicht noch Beobachtungen bei der Kreuzung von Zygaenaarten, die uns Przegendza (3) sehr instruktiv dargestellt hat. Ein von Burgeff (zit. nach Przegendza) beobachteter Fall bei Kreuzung von *Zyg. filipendulae* L. ♂ × *Zyg. loniceræ* Schev. ♀ ergab sowohl reine *loniceræ* (aus Vorbefruchtung), als auch intermediäre Bastarde (aus Mischkopulation) von einunddemselben Muttertier, während kontrollierte Kopulationen zwischen *Z. filipendulae* einerseits und Formen von *Z. ephialtes* L. als anderem Partner in allen Fällen völlig dominante *ephiates*-Merkmale ergaben, was mir auch O. Holik (briefl. Mittel.) an Hand eigener Erfahrungen bestätigte. Der Fall der wahlweisen Dominanz, wie wir ihn bei *Colias* nach v. Silbernagels Versuchen sehen, könnte wohl mit geringer Wahrscheinlichkeit nur aus dem reziproken Geschlechtsverhältnis der gleichen Artpartner bei Kreuzung I und II gedeutet werden. Aber selbst dann bliebe noch eigenartig, daß die Orange-Färbung völlig rezessiv gegenüber Gelb sein kann.

Die Schwierigkeiten einer Wiederholung der Versuche v. Silbernagels dürften vor allem darin bestehen, die gleichen Modifikationen, f. *flava* und f. *helicina*, als Partner zu erhalten. Dennoch wird nur die nochmalige Vornahme des gleichen Kreuzungsexperiments die Frage endgültig klären können. Bis dahin aber wird man gut tun, von jeglicher weiteren Auswertung der Ergebnisse v. Silbernagels ganz abzusehen.

Zur Phylogenie der Gattung *Colias*.

Die Ausführungen Plates geben Anlaß, hier noch auf eine andere Frage einzugehen, die der phylogenetischen Entwicklung der *Colias*-Arten.

Plate und mit ihm bereits Standfuß (4) vertraten die Ansicht, daß die Gattung *Colias* als Sproß am Stamme der Pieriden eine ursprünglich weiße Grundfarbe gehabt haben dürfte, entsprechend der Färbung der mutmaßlichen Pieriden-Urtypen, und daß dann sprunghaft eine Fortentwicklung über Gelb, Orange bis zum feurigen Rot eingetreten sei, welches wir heute bei manchen Arten bewundern können. Die Tatsache, daß die ♀ einiger Arten heller in der Färbung sind als die ♂, wird von beiden Forschern als Stütze ihrer These gewertet, da die ♀ erfahrungsgemäß konservativer im Habitus zu sein pflegen. Eine weitere Stütze erblicken sie in den häufigen weißen ♀-Formen vieler Arten, deren ♀ sonst, wie die ♂, normal rot oder gelb gefärbt sind. Solche weißen Formen werden zwanglos als Atavismen ausgelegt.

Es ist nicht zu leugnen, daß diese Theorie auf den ersten Blick den Eindruck grosser Wahrscheinlichkeit macht. Prüfen wir aber die Frage näher, so ergeben sich erhebliche Bedenken. Sie liegen auf ökologisch-geographischem, auf morphologischem und auf vergleichend-phylogenetischem Gebiete.

Die *Colias*-Arten sind vorwiegend Gebirgsbewohner. Ihr erstes Entfaltungszentrum und noch heutiges Mannigfaltigkeitszentrum dürfte im Bereich der hohen zentralasiatischen Gebirge, besonders des Pamir und Karakorum oder auch etwas weiter östlich zu suchen sein. Entlang den günstig streichenden ostasiatischen Gebirgszügen werden Vertreter der Gattung dann wohl schon frühzeitig nach Amerika hinübergelangen sein, wo sie offenbar in den U.S.A. ein deutliches Sekundärzentrum bilden und von hier entlang den nord-südwärts streichenden Gebirgszügen der Anden und Cordilleren unter Überwindung der Tropenzone bis zur Südspitze Südamerikas vordringen konnten. In ähnlicher Weise mag sich die Gattung westwärts nach Vorderasien ausgebreitet haben, wo wir ebenfalls heute ein sekundäres Entfaltungszentrum erkennen können. Ihren Charakter als Gebirgsbewohner haben die Arten sich hier gut erhalten.

Aber *Colias* ist nicht nur ein Gebirgstier, sondern zugleich auch als kräftiger Flieger ein Bewohner offener, steppenartiger Biotope. Als solcher wird sich die Gattung mit zunehmender Entfaltung aus den Hochsteppen ihrer Urheimat durch einzelne Vertreter auch den Steppenbereichen niedriger Lagen angepaßt haben, wo sie dann im palaearktischen Raum ein weites Expansionsgebiet fand und bis zur Tundrenzzone, einen der Steppe ja nahe verwandten Biotop, vordrang.

Die heutigen *Colias*-Arten Europas setzen sich weit überwiegend aus solchen zusammen, die sich der Ebene und niederen Höhenlagen angepaßt haben. Sie haben sich zum Teil dann noch weiter ökologisch spezialisiert, wie *C. palaeno* L. auf Hochmoorbiotope, *C. werdandi* Zett. und *sulitelma* Aur. auf hochnordische Zonen. Aber es ist bemerkenswert, dass trotz dieser Kraft zur Anpassung an sehr unterschiedliche Klimazonen und Spezialbiotope nur 2 *Colias*-Arten, *hyale* und *edusa*, noch bis in die westlichste Palaearktis vorgedrungen sind und auch die eiszeitlichen Refugialgebiete des mittleren und westlichen Mediterraneums bewohnen. Wahrscheinlich haben der Wald und das atlantische, feuchte Klima hieran die Schuld. An Hand der aufgezählten Faktoren können wir die Ansicht vertreten, daß die meisten unserer heutigen europäischen *Colias*-Arten kein sehr hohes Alter besitzen dürften.

Dem steht die Auffassung von Standfuß und Plate insoweit entgegen, als diese Forscher grade für den Habitus der vorwiegend europäischen Arten *hyale* und *palaeno* besonders hohe Ursprünglichkeitswerte annehmen.

Betrachten wir zunächst *C. hyale*. Plate stellt sie an den Beginn seiner phyletischen Reihe *hyale-edusa-myrmidone*. Er sieht in ihr einen ursprünglichen Typ deshalb, weil die ♀ fast durchweg weißlich gefärbt sind und auch die ♂ es nur bis zu einem hellen Zitronengelb gebracht haben. Dazu kommt bei den ♂ das altertümliche Merkmal der gelben Randbindenflecken der Vfl., welches sich sonst im allgemeinen nur bei den konservativen ♀ findet.

Aber diesen augenscheinlich altertümlichen Merkmalen stehen andere gegenüber, welche durchaus modern anmuten:

1. Die Verbreitung von *C. hyale* ist weder relikitär noch entspricht sie der Gattungsnorm, wie wir bereits zum Teil sahen. Ich habe ganz kürzlich nachweisen können (2), daß die bisherige Ansicht falsch ist, wonach *hyale* über die ganze Palaearktis der gemäßigten und noch der subtropischen Zone verbreitet sei, denn alle bisher als *hyale*-Vertreter angesehenen Formen und Rassen aus Indien, ganz China, Japan und offenbar weiter Teile der zentralasiatischen Gebirgsregionen gehören nicht zu

hyale sondern zu *C. erate* Esp. Damit aber erhält *C. hyale* eine ausgesprochen nördliche und westlich-periphere Verbreitung im Verbreitungsbild ihrer Gattung. *Hyale* findet sich in der ganzen Westpalaearktis und in Sibirien und bewohnt hier vorwiegend niedere Regionen. Im zentralasiatischen Mannigfaltigkeitszentrum ist sie nach nunmehriger Erkenntnis nur in einigen mehr nördlichen Randgebirgen (Alai, Tianschan, Altai, Sajan) vertreten. Wie hoch sie hier hinaufgeht, ist noch ungewiß.

2. Ich habe schon oben darauf hingewiesen, daß der ♂-Kopulationsapparat von *C. hyale* ein hochspezifisches und der übrigen Gattung, soweit ich ihre Arten bisher untersuchen konnte, fremdes Merkmal in Form eines kräftigen Dorns am Unterrand der Valve aufweist. Der hohe Spezifitätsgrad dieses Merkmals macht es ganz unwahrscheinlich, daß es ein sehr altes ist, da es sich dann bei anderen Arten des Genus oder den Pieriden überhaupt in ähnlicher Form wiederholen müßte.

Betrachten wir nunmehr die Verhältnisse bei *C. palaeno*. Standfuß und Plate setzen sie in logischer Folge ihrer These an den Anfang ihrer phylogenetischen Reihe aller *Colias*-Arten, weil sie nicht nur beim ♀ eine ausgesprochen weißliche Färbung zeigt, sondern bei nordischen Populationen der Art auch die ♂ grünlichweiß gefärbt sind.

Aber diesem angeblich alten Merkmal stehen bei *palaeno* noch augenfälliger als bei *hyale* andere Merkmale gegenüber, die ganz und gar nicht altertümlich sind:

1. Die hohe ökologische Spezialisierung auf Hochmoorbiotope und auf *Vaccinium uliginosum* als Futterpflanze der Raupe, während die meisten anderen Arten des Genus wohl an Papilionaceen leben.

2. Im Zusammenhang mit der Ökologie die nordisch-periphere Verbreitung von *palaeno*.

3. Der ♂-Kopulationsapparat, der zwar weniger spezialisiert ist als bei *hyale*, aber doch in der Valvenform abseits der Gattungsnorm steht. Die Valve hat ähnlich wie bei *erate*, *myrmidone* und den Arten des vorderasiatischen Sekundärzentrums von *Colias* eine kräftige Höckerbildung am unteren Rand, während die zentralasiatische und die amerikanische Gruppe, soweit ich sie flüchtig untersuchen konnte, nur mehr oder weniger geschwungen glattrandige Valven haben.

4. Die ♂ von *palaeno* haben das keineswegs altertümliche Merkmal des ungefleckten schwarzen Aussenrandes der Vdfl. und auch die ♀ haben nur Andeutungen von hellen Flecken, sind also in diesem Merkmal weit fortschrittlicher, als selbst die ♀ der meisten orangefarbenen oder roten *Colias*-Arten.

Wir sehen somit bei *C. palaeno* in besonderem Maße ein scheinbar extrem ursprüngliches Merkmal, die Färbung, gepaart mit gleichfalls extrem modernen Kennzeichen ökologisch-geographischer, aber auch morphologischer Natur.

Wie läßt sich dieser Zwiespalt erklären? Mir scheint, die einfachste Lösung wäre es, wenn wir auch für die weiße Färbung den Nachweis führen könnten, daß sie nicht dem Urtyp der *Colias*-Arten zukommen dürfte. Dieser Nachweis soll im Folgenden versucht werden.

Es liegt zunächst nahe, die Standfußsche Regel vom phyletischen Wert des Merkmals „Farbe“ auf ihre Allgemeingültigkeit beim Genus *Colias* zu prüfen. Eine solche Prüfung läßt 2 bemerkenswerte Ausnahmen erkennen. Bei der seltenen zentralasiatischen *C. marcopolo* Gr. Grshrn. sind die ♂ normal bleich schwefelgelb, die ♀ aber werden als schmutzig

dottergelb beschrieben. Wir haben hier also eine Farbvertiefung in Umkehr der Standfußschen Regel grade beim ♀. Der 2. Fall betrifft die ebenfalls seltene *C. ladakensis* Fldr. vom Karakorum-Gebirge. Hier sind die ♂ schön zitronengelb gefärbt, die ♀ aber zeigen im Diskus der Vöfl. eine deutliche Farbvertiefung zu Orange. Weder von *marcopolo* noch von *ladakensis* scheinen weiße ♀ bekannt zu sein.

Diese Beispiele bedeuten wohl einen ersten Einbruch in die Standfußschen Anschauungen. Ein anderer, vielleicht noch schwerer wiegender, kommt vom Gegenpol der Betrachtungen, den Pieriden allgemein. Es ist eine durchaus nicht selbstverständliche Annahme daß der Urtyp der Pieriden eine weiße Färbung gehabt hat. Dem stehen vielmehr gewichtige Argumente entgegen.

1. Das auffällige Hervortreten weißgefärbter Pieriden im paläarktischen Raum beruht weit weniger auf hoher Artenzahl mit weißer Grundfarbe als vielmehr auf dem Individuenreichtum und der ubiquitischen Verbreitung einer kleinen Zahl von Arten, die zum Teil Kulturbegleiter und -Folger geworden sind. Schalten wir einmal als Ubiquisten unserer Fauna die Arten *Pieris brassicae* L., *rapae* L., *napi* L., *Leucochloë daplidice* L. und dazu noch die in östlichen Bereichen oft so massenhaft auftretende *Aporia crataegi* L. aus, so bleiben nur wenige weiße Pieriden im Faunenbild weiter Gebiete übrig, welche keineswegs mehr die Überzahl arten- und individuenmäßig gegenüber den gefärbten Formen Gruppen (*Colias*, *Gonepteryx*, *Terias*, *Anthocharis*, *Teracolus* usw.) besitzen. Und in den Tropen ist das Verhältnis der weißen zu den farbigen Pieriden wohl noch mehr zugunsten der letzteren verschoben. Überdies erscheint es wohl sehr fraglich, ob wir das weiße Pigment allgemein als relativ altes ansprechen dürfen. Ich möchte weit eher in grauen und schwarzen Farbtönen ein ursprüngliches Merkmal sehen, im weißen Pigment aber ein jüngeres, zu dem dann die braunen, roten und gelben Färbungen phylogenetisch Übergänge darstellen. Natürlich wäre es unsinnig, hiernach auch in Einzelfällen progressive Entwicklungsreihen aufstellen zu wollen, wenn dies anderen gewichtigen Merkmalen widerspricht.

2. In Übereinstimmung mit der unter 1. entwickelten Auffassung nehmen bereits einige Autoren bei Pieriden die weiße Färbung als abgeleitet, eine gelbe oder schwarze aber als ursprünglich an. So betrachten Müller und Kautz bei ihren eingehenden Untersuchungen an *Pieris napi* L. und *bryoniae* O. (5) die gelb und schwarz pigmentierten *bryoniae*-Formen als die ursprünglichen, die weißen *napi*-Formen aber als die abgeleiteten. Auch die orangefarbene Verfärbung der Flügelscheiden vor dem Schlüpfen der ♀-*bryoniae*-Puppen bringen sie offenbar sehr zutreffend in Zusammenhang mit einer gelben *Pieris*-Urform.

3. In Übereinstimmung mit 2. sehen wir bei *Pieris* oft das modifikatorische Auftreten gelber Formen grade beim ♀. Wir können aber diese gelben ♀-Formen mit dem gleichen Recht als Atavismen deuten, wie bei *Colias* die weißen.

Nach alledem erscheint es mir zweckmäßig, im gegenwärtigen Stadium unserer Kenntnisse überhaupt von einer phylogenetischen Auswertung des Merkmals „Farbe“ als Leitmerkmal abzusehen. Die weiblichen, gelben und roten Farbstoffe der *Colias*-Arten gehören offenbar zur gleichen chemischen Stoffgruppe, den Pterinen, und stellen wohl lediglich verschiedene Oxydations- oder Polymerisationsstufen dar. Wir können vielleicht dann ihre jeweilige Ausprägungsstufe auf eine qualitative oder

quantitative Hormon-Einwirkung zurückführen, diese aber wieder aus dem Wirken polymerer oder komplementärer Erbanlagen herleiten, deren Ausfall oder Gegenwart die jeweilige Farbstufe bestimmt, ohne daß hieraus besondere entwicklungsgeschichtliche Rückschlüsse gezogen werden dürfen.

Von einer anderen Grundlage aus erscheint mir aber ein Einblick in die Phylogenie der Gattung *Colias* mit mehr Erfolg möglich. Plate hat diesen Weg bereits angedeutet mit der Feststellung, daß neben der Farbe auch die Zeichnung ein Mittel der phylogenetischen Analyse und Synthese bei *Colias* sein kann. In dieser Hinsicht wird man ihm beistimmen müssen, wenn er den gefleckten schwarzen Außenrand bei *Colias*-Arten als altertümliches Merkmal, den fleckenlosen Außenrand aber als jüngeres Merkmal anspricht.

Doch hierzu kommt noch etwas anderes. Es ist auffallend und Plate deutet es ebenfalls bereits an, daß alle *Colias*-Arten bei starker Differenzierung in Färbung und Zeichnung der Oberseite eine viel gleichmäßigere und weniger verschiedene Unterseite mit meist sehr viel geringerer Intensität der Farbe besitzen. Plate sieht die Ursache dieses Unterschiedes in einer möglichen somatischen Induktion auf Grund der stärkeren Lichtwirkung, die auf die Flügeloberseite der Tiere entfällt, m. E. eine schwierige und recht gewagte These, auf die wir aber nicht näher einzugehen brauchen. Ich möchte demgegenüber in der abweichenden und weniger differenzierten Unterseitenzeichnung bei *Colias* eine ausgesprochene Schutzfärbung erblicken. Die Tiere sitzen im Ruhezustande mit zusammengeschlagenen Flügeln vielfach an der Blattunterseite von Kräutern dicht über dem Erdboden. Ich beobachtete z. B. *C. erate* und *hyale* in der Steppe Südrußlands besonders an solchen Krautgewächsen ruhen, deren Blätter schon im Stadium leichter Vergilbung oder auch braunfleckig geworden waren. Dem paßte sich der Farbton der Hinterflügel mit dem braunen Diskalfleck ganz vorzüglich an.

Der ocellenförmige braune, oft verdoppelte Fleck ist bei der Unterseitenzeichnung von *Colias* das stärkste spezifische Merkmal. Aber dieser Fleck ist verschieden stark ausgeprägt. Es ist nun von Wichtigkeit, daß er gerade bei denjenigen Arten im Durchschnitt am schwächsten entwickelt ist, die eine besonders gleichmäßig und stark gefleckte schwarze Außenrandpartie der Flügeloberseite auch beim ♂ und dazu gelbe oder grünliche Grundfärbung besitzen und zumeist zentralasiatischer Herkunft sind. Ganz besonders schwach finden wir den Diskalfleck entwickelt bei der schon erwähnten *C. ladakensis*. Aber bei dieser Art haben wir noch ein anderes Merkmal von offenbar hohem phylogenetischen Wert: Die Unterseite der Hinterflügel ist hier nicht wie bei fast allen anderen *Colias*-Arten außer dem Diskalfleck und einigen kleinen schwarzen Submarginalflecken zeichnungslos, sondern sie besitzt ein Zeichnungsmuster, welches lebhaft an das der Unterseite von *Synchlœ callidice* Esp. erinnert und damit auch an das vieler anderer Formen vom *Pieris*-Typ, z. B. *P. bryoniae* oder an *Metaporis*-Arten. Hiermit paart sich bei *ladakensis* weiterhin eine hohe Ähnlichkeit der oberseitigen Randbindenzeichnung mit den genannten *Pieris*-Arten und besonders wieder mit *Synchl. callidice*-♀. Die gleichen Merkmale, doch viel weniger deutlich, zeigt auch *C. sifanica* Gr. Grshn. Möglicherweise noch stärker als bei *ladakensis* ausgeprägt sind sie andererseits bei *C. nebulosa* Gr. Grshn., wie man aus der Abbildung im „Seitz“ schließen könnte. Das sehr seltene Tier lag mir leider zur Untersuchung bisher nicht vor.

Es erhebt sich sofort die Frage, ob in allen diesen Fällen nur eine Konvergenz anzunehmen ist, oder ob wir die Merkmalsähnlichkeiten als altertümliche Zeichen verwandtschaftlicher Zusammenhänge zwischen *Colias* und *Pieris* bezw. *Synchlōē* usw. deuten dürfen. Die Frage ist mit Sicherheit natürlich nicht zu beantworten, aber die Häufung mehrerer, von der *Colias*-Form zum Teil so abweichender Merkmale spricht kaum für eine bloße Konvergenz. Dahinzu kommt, daß die Verbreitung aller 3 genannten *Colias*-Arten sich auf die hohen Gebirgsregionen des mutmaßlichen Hauptentfaltungszentrums der Gattung zu beschränken scheint und die verbreitungsmäßig große Seltenheit aller 3 Arten in ihnen mehr oder weniger Reliktformen vermuten läßt.

Einen gewissen Reliktcharakter scheint aber auch von der Gegenseite her *Synchl. callidice* zu besitzen, denn die Art ist einmal morphologisch ziemlich isoliert und ihre Verbreitung erstreckt sich stark disjunkt nur auf die hohen Gebirge von den Pyrenäen über Alpen, Taurus, die iranischen Hochgebirge bis zum Himalaja, wo die Art besonders häufig sein soll. Bemerkenswert ist ferner, daß *S. callidice* auch in der stürmischen Flugweise sich von den meisten *Pieris*-Verwandten unterscheidet, aber hierin sich ganz der Gattung *Colias* nähert.

Erwähnt mag schließlich noch werden, daß auch Müller und Kautz auf p. 3 und 4 ihrer *napi-bryoniae*-Untersuchung auf Beziehungen dieser Arten zur Gattung *Colias* hinweisen.

Zusammenfassend möchte ich nunmehr die Vermutung aussprechen, daß der Grundtyp von *Colias* eine mehr oder weniger gelbe Färbung gehabt hat und sich nach 2 Richtungen fortentwickelte bzw. entfaltete, einmal in Richtung einer Farbintensivierung, zum anderen in weniger auffallenden Farbänderungen im gelben oder grünlichen Bereich, die aber auch besondere Abwandlungen, wie z. B. die eigenartige Braunfärbung bei *C. christophi* Gr. Grshn., oder auch Farbverblässungen, wie bei *C. palaeno*, einschlossen. Der gelbe Urtyp von *Colias* dürfte dann sicherlich in beiden Geschlechtern einen *callidice*-ähnlich gefleckten schwarzen Außenrand besessen haben, wie er heute noch bei *C. ladakensis* und einigen anderen Arten gleicher Farbstufe gut erhalten ist.

Hinsichtlich der Ausprägung der Außenrandzeichnung ist von besonderem entwicklungsgeschichtlichen Interesse *Colias erate* Esp. Bei ihr haben wir, wie ich neulich zeigen konnte (2) 2 große Rassenkreise, deren einer, der östliche und phylogenetisch wahrscheinlich ältere (ssp. *poliographus* Motsch.) in beiden Geschlechtern einen gefleckten schwarzen Außenrand besitzt, während der westliche (ssp. *erate* Esp.) ihn nur noch beim ♀ erhalten hat, während das ♂ im allgemeinen das junge Merkmal des ungefleckten Randes aufweist und nur aberrativ (atavistisch ?) noch Flecken besitzt (f. *sareptensis* Stgr.). Aber nicht nur in der Fleckenbildung nimmt *erate* eine vermittelnde Stellung zwischen den einzelnen *Colias*-Gruppen ein, sondern auch in der Färbung, denn neben der normal zitronengelben Farbe bei ♂ und ♀ finden wir in beiden Geschlechtern, beim ♂ allerdings viel häufiger, Tiere mit orangegelber Färbung (f. *chrysozona* B., *chryseis* Röh.) und dazu beim ♀ auch weiße Exemplare (f. *pallida* Stgr.). Alle Kombinationen grundsätzlicher Art, die bei *Colias* auftreten, haben wir also bei *erate* vereinigt. Dem Genital nach gehört die Art offenbar zum vorderasiatischen Sekundärzentrum der Gattung, zu dem nach vorläufiger Untersuchung auch *myrmidone* Esp., *caucasica* Stgr., *aurorina* H. S., *chlorocoma* Ch., *sagartia* Led. und möglicherweise *palaeno* L. gehören. *Hyale* nimmt, wie oben ausgeführt, eine isolierte,

aber vielleicht von *erate* abgeleitete Stellung ein, während *edusa*, *chrysotheme* und mit ihnen alle anderen roten *Colias* außer den schon genannten, sich dem Genital nach von zentralasiatischen Ausgangsformen ableiten dürften. Hierüber werden aber noch eingehende Untersuchungen nötig sein. Es ist auch wohl durchaus möglich, daß wir bei einzelnen Merkmalen mit parallel-mutativen Entwicklungsreihen zu rechnen haben. Auf jeden Fall dürfte die einfache Platesche Reihe *hyale-edusa-myrmidone*, aufgebaut auf der Grundlage der Standfußschen Anschauungen, jeder entwicklungsgeschichtlichen Wahrscheinlichkeit entbehren.

Den Herren Prof. Uhlmann, Jena, Prof. Hering, Berlin und Herrn U. Völker, Jena, danke ich auch an dieser Stelle aufrichtig für Unterstützung und Hinweise zu vorstehenden Untersuchungen.

Schrifttum:

1. L. Plate, Genetische und phylogenetische Analyse der *Colias*-Kreuzungen des Herrn Emil v. Silbernagel, Jenaische Ztschr. f. Naturw. 70, (n. F. 63), 1935, p. 197.
2. B. Alberti, Zur Frage der Hybridisation zwischen *Colias erate* Esp., *hyale* L. und *edusa* F. und über die Umgrenzung der 3 Arten, Mitt. Münchener Ent. Ges. 33, 1943, p.
3. Przegendza, Über *Zygaenen*-bastardierung, Ent. Ztschr. Frankfurt. 40, 1927, p. 293.
4. Standfuß, Handbuch d. pal. Großschmetterl. 1896.
5. L. Müller und H. Kautz, *Pieris bryoniae* O. und *Pieris napi* L., Wien, 1938.

Minenstudien 17

(Mit 1 Textabbildung)

Von Erich Martin Hering (Berlin).

Melanagromyza knautiae spec. nov.

Die neue Art steht zwischen *M. longilingua* Hend. und *rostrata* Hend., besitzt wie *M. longilingua* Hend. nur 2 dc, sechsreihige acr und die langen, schlanken Rüssellabellen, die doppelt so lang wie der Rüsselstamm sind; die Taster sind aber nicht kurz, wie bei der verglichenen Art, sondern etwas mehr als halb so lang wie der Rüsselstamm, auch steht der ta nicht vor, sondern etwas jenseits der Mitte der Cd, in welchen beiden Merkmalen die neue Art mit *M. rostrata* Hend. übereinstimmt. Weitere Unterschiede gegen die erstgenannte Art sind: Die Stirn ist nach vorn hin nicht verschmälert, sondern gleichbreit bleibend, 2+2 or; das 3. Fühlerglied ist etwa so lang wie breit, nicht verlängert. Die Art ist etwas größer als die verglichene, die Flügelänge beträgt 2,25 mm, bei *M. longilingua* Hend. $1\frac{1}{3}$ bis 2 mm.

♀-Typus von Verson bei Caën, Nordfrankreich.

Dr. Herbert Buhr fand die Minen dieser Art in der Stengelrinde von *Knautia arvensis* (L.) Coult.; die Verwandlung der Larve zum Pupaarium erfolgte außerhalb der Mine. Bewohnte Minen wurden gefunden am 21. August 1942; sie lieferten die Fliege nach der Überwinterung am 6. April 1943.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der Deutschen Entomologischen Gesellschaft, E.V.](#)

Jahr/Year: 1943

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Alberti Burchard M.

Artikel/Article: [Über die v. Silbermagerschen Colias-Kreuzungen nebst Bemerkungen über die Phylogenie der Gattung Colias. 45-56](#)