

(Aus dem Morphologisch-biologischen Institut der Universität Zagreb.)

Studien über den Speziesbegriff.

II. Artberechtigung von *Everes argiades* Pall., *E. alcetas* Hffg. und *E. decolorata* Stgr.

Von Prof. Dr. Zdravko Lorković, Zagreb.

(Fortsetzung aus Jahrg. 28. 1938. p. 246.)

V. Variationsstatistische Ergebnisse.

Die eingehende Schilderung der Verhältnisse zwischen *E. argiades*, *E. alcetas* und *E. decolorata* im vorhergehenden Kapitel hat den Zweck, möglichst überzeugend zu beweisen, daß diese drei Formen physiologisch und morphologisch isolierte Fortpflanzungseinheiten, das heißt Arten darstellen. Bei *E. alcetas* und *E. decolorata* wurde sogar durch den experimentellen Nachweis des Nichtgelingens der Paarung der direkte Beweis für ihre Artverschiedenheit geliefert. Es erübrigt sich daher eigentlich, weitere Beweise für die spezifische Verschiedenheit der drei Arten beizubringen. Wenn wir dennoch die variationsstatistischen Verhältnisse dieser Arten hier schildern, so soll damit nicht die Zahl der Beweise erhöht werden, sondern es soll gezeigt werden, wie sich die Fortpflanzungsisolation der Arten in ihrem variationsstatistischen Bilde widerspiegelt. In den systematischen Arbeiten wird nämlich der direkte Beweis für physiologische geschlechtliche Getrenntheit der Arten nur in den allerwenigsten Fällen geliefert; die Beweise stützen sich entweder auf die morphologischen Grundlagen der Isolation (Bau des Kopulationsapparates), oder es wird aus variationsstatistischen Verhältnissen des toten Materials auf die Fortpflanzungsisolation selbst geschlossen. Konstanz der Merkmale, Seltenheit oder Häufigkeit der Übergänge, die gewöhnlich für oder gegen die Artberechtigung der in Frage stehenden Formen angeführt werden, sind nichts anderes als oberflächlich ausgedrückte variationsstatische Begriffe und Verhältnisse. Daß die Ausdrücke „häufig“ oder „selten“, „größer“ oder „kleiner“ kei-

nen Anspruch auf wissenschaftliche Objektivität machen können, bedarf wohl keiner näheren Erklärung. Deswegen soll im Folgenden auf Grund der durch objektive Messung gewonnenen Angaben untersucht werden, inwieweit aus den variationsstatistischen Verhältnissen einer Population Schlüsse auf die in ihr bestehende oder fehlende Fortpflanzungsisolierung gezogen werden können.

An und für sich sagt uns die Statistik noch nichts über die Fragen der Systematik, da gleiche oder ähnliche statistische Angaben verschiedene Ursachen haben können, die unabhängig von der Statistik erforscht werden müssen. So gibt uns z. B. eine zweigipfelige Variationskurve der Faltergröße einer Population noch keine Antwort auf die Frage, ob es sich dabei um erbliche Verschiedenheit oder um von Außenfaktoren beeinflusste Variabilität der Flügelgröße handelt (Temperatur, Feuchtigkeit, Nahrung etc.). Erst Angaben darüber, ob die Falter zur selben oder zu verschiedener Zeit gesammelt worden sind, ob an einer oder zwei verschiedenen Stellen oder Biotopen, können darüber Klarheit bringen, während die variationsstatistische Bearbeitung des toten Materials nicht mehr als die Diskontinuität in der Variabilität in Erscheinung treten läßt. Infolgedessen muß für die richtige Anwendung der Variationstatistik in der Systematik schon eine gewisse Kenntnis der in Betracht kommenden Formen vorausgesetzt werden. Der Variationsstatistik bleibt somit an Hand genauer Messungen und Zählungen des gewonnenen Tatsachenmaterials nur die objektive Überprüfung bereits gemachter, mehr oder weniger subjektiver Beobachtungen und Vermutungen übrig. „Die variationsstatistische Arbeit ist eine verfeinerte Darstellung des reinen Tatsachenmaterials und bietet die Möglichkeit einer zahlenmäßigen Sicherung der Ergebnisse“ (Just, 1935). Selbstverständlich kann die variationsstatistische Bearbeitung eines biologischen Materials auch gewisse Eigenschaften zum Vorschein bringen, die uns sonst beim bloßen Betrachten verborgen bleiben.

Ein Mangel der Anwendung der exakten Variationsstatistik für systematische Zwecke liegt darin, daß sich viele, wenn nicht sogar die meisten Merkmale nicht genau messen lassen, sodaß häufig gerade die Eigenschaften, welche als die wichtigsten diagnostischen Merkmale gelten, einer genauen Messung gar nicht oder nur schwer zugänglich sind. Dies gilt in erster Reihe für

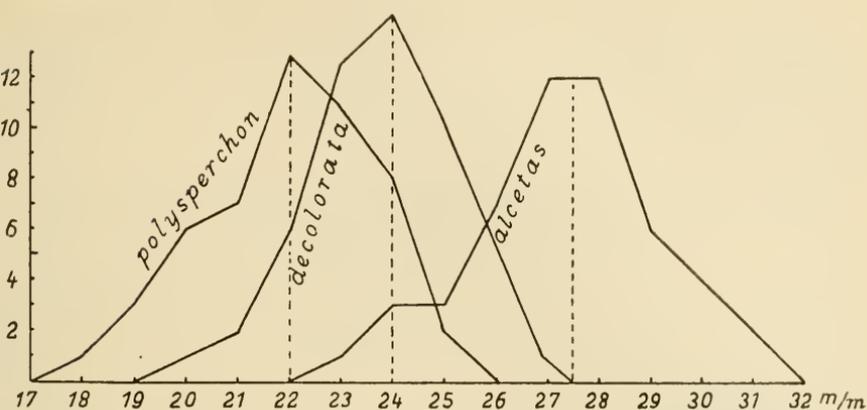


Abb. 9. Variationspolygone der Flügelspannweite der Frühjahrgenerationen von *E. argiades*, *E. decolorata* und *E. alcetas*. Die Falteranzahl von *E. decolorata* ist auf die Hälfte umberechnet.

Farbunterschiede, manche Formverschiedenheiten und Zeichnungsvariationen. Hierin liegt auch hauptsächlich die Rechtfertigung dafür, daß bereits bei Besprechung der morphologischen Unterschiede der Falter keine variationsstatistischen Angaben der in dieser Richtung untersuchten Merkmale beigefügt worden sind, sondern die Variabilität mit „häufig“ oder „selten“ angegeben wurde. Es könnte nämlich sonst gewissen Merkmalen, die bei der systematischen Bestimmung nur eine untergeordnete Rolle spielen, ein zu großer Wert beigemessen werden, wodurch die Erkennung der Merkmale nach ihrem diagnostischen Wert nur verwischt würde.

Im Folgenden seien zuerst die statistischen Befunde einiger leichter meßbarer Merkmale vorausgeschickt, worauf dann ihre Deutung im Rahmen der wichtigsten allgemeinen Folgerungen, welche das Spezieswesen auf dem variationsstatistischen Gepräge der Speziespopulation hinterläßt, besprochen wird. Die hier gegebenen statistischen Angaben beziehen sich nur auf die Falter aus dem nordwestlichen Kroatien, da wir uns in diesem Teile der Arbeit nur auf dieses Gebiet beschränken und ein Vergleich mit den Faltern anderer Gebiete die Klarheit der Ergebnisse vielleicht beeinträchtigen würde.¹

¹) Im Jahre 1941 hatte ich Gelegenheit, eine größere Serie von *E. decolorata* aus der Umgebung von Zagreb zu sammeln, die ein wertvolles Material für variationsstatistische Untersuchungen darstellt. Für die vorliegende Arbeit gelang es mir aber nur, drei Merkmale nach diesem Material variationsstatistisch zu bearbeiten, während die übrigen Merkmale nach dem alten Material bearbeitet blieben.

In den Tabellen sind die häufigsten Varianten durch fette Zahlen hervorgehoben. Diese stellen aber nicht den genauen Mittelwert der Variation dar, da dieser erst aus der Formel

$$M = A \frac{\sum pa}{n} \text{ berechnet wird.}$$

Tab. I. Variabilität der Flügelspannweite¹⁾ bei den ♂♂ Faltern der Frühjahrs-Generation.

| Spezies | Klassenvarianten der Flügelspannweite in mm | | | | | | | | | | | Anzahl der Falter | Mittel- wert | | | |
|----------------------|--|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-------------------------|-----------------|----|-----|-------|
| | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | | | 29 | 30 | 31 |
| <i>E. argiades</i> . | 1 | 3 | 6 | 7 | 13 | 11 | 8 | 2 | — | — | — | — | — | — | 50 | 22,00 |
| <i>E. decolorata</i> | — | — | 2 | 4 | 12 | 25 | 29 | 21 | 12 | 1 | — | — | — | — | 106 | 23,71 |
| <i>E. alcetas</i> . | — | — | — | — | — | 1 | 3 | 3 | 7 | 12 | 12 | 6 | 4 | 2 | 50 | 27,36 |

Es ist bemerkenswert, daß die kleinsten *alcetas* nicht einmal die häufigste Größe der *argiades* (*polysperchon*) erreichen, was jedenfalls schon eine beträchtliche Diskontinuität in der Variationsreihe beider Arten darstellt.

Ein Unterschied des Zeichnungsmusters, dessen Variabilität annähernd festgestellt werden konnte, ist die Neigung des 6. Vfl.-Ozellenfleckes und die Lage des 2. Hfl.-Ozellenfleckes. Die Variabilität dieser Merkmale wurde dadurch ermittelt, daß durch die 6. Ozelle des Vfl., bzw. durch die 1. und 2. Ozelle des Hfl. eine Linie bis zu dem in 8 Abschnitte geteilten Vorder- bzw. Innenrand des Fl. gezogen wurde, wie dies aus den Abb. 10 und 11 zu entnehmen ist.

Tab. II. Variabilität der Neigung der 6. Vfl.-Ozelle.

| Spezies | Klassenvarianten nach der Abb. 10 | | | | | | | | Anzahl der Falter |
|----------------------|--------------------------------------|----|----|----|----|----|----|---|-------------------------|
| | A ₁ | A | B | C | D | E | F | G | |
| <i>E. argiades</i> . | — | — | 4 | 28 | 40 | 29 | 14 | 2 | 117 |
| <i>E. alcetas</i> . | — | 2 | 14 | 33 | 10 | 2 | — | — | 61 |
| <i>E. decolorata</i> | 2 | 13 | 16 | 20 | 10 | 4 | — | — | 65 |

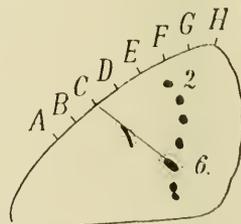


Abb. 10.

Abb. 10. Klassenvarianten der Neigung der 6. Ozelle der Unterseite der Vfl.

¹⁾ Da alle meine Falter gleich gespannt sind, ziehe ich das Messen der Flügelspannweite dem eines einzelnen Flügels vor, denn dieses Verfahren ist bei so kleinen Tieren genauer und weniger umständlich als das Messen eines Flügels.

Aus der Variabilität dieses Merkmals ginge hervor, daß es keineswegs einen so beträchtlichen Unterschied zwischen *argiades* und *alcetas-decolorata* darstellt, wie ihm dies seinerzeit von dem russischen Lepidopterologen Jachontov (1905) zugegeschrieben wurde. Aber diese Ozelle ist bei *alcetas-decolorata* außer ihrer Neigung noch wurzelwärts verschoben, wodurch sie dann wirklich mehr aus der Reihe der übrigen Ozellen herausfällt, als es allein nach ihrer Neigung der Fall wäre.

Tab. III. Variabilität der Lage der 2. Hfl.-Ozelle.

| Spezies | Klassenvarianten nach der Abb. 11. | | | | | | | | Anzahl der Falter |
|----------------------|------------------------------------|----|----|----|----|----|----|---|-------------------|
| | a | b | c | d | e | f | g | h | |
| <i>E. argiades</i> . | 5 | 29 | 43 | 23 | 12 | 5 | — | — | 117 |
| <i>E. alcetas</i> . | — | — | 5 | 10 | 24 | 11 | 10 | 1 | 61 |
| <i>E. decolorata</i> | — | — | 2 | 13 | 19 | 22 | 8 | — | 64 |

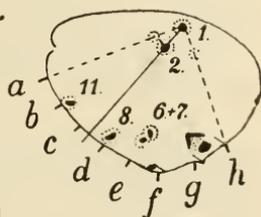


Abb. 11.

Abb. 11. Klassenvarianten der Lage der 2. Ozelle auf der Unterseite der Hfl.

Die Verbindungslinie der 1. und 2. Ozelle des Hfl. trifft bei *argiades* am häufigsten die Mitte des Innenrandes, ungefähr zwischen der 8. und 11. Ozelle; bei *alcetas* geschieht dies schon ziemlich nahe dem Analwinkel und bei *decolorata* sogar am Außenrande. Die Messung dieses wie auch des vorigen Merkmals kann natürlich nicht ganz genau ausgeführt werden, da außer den unvermeidlichen Messungsungenauigkeiten auch die etwas veränderte Lage der 8. und 11. Ozelle, nach denen die Varianten *b* und *d* bestimmt wurden, zu Fehlern führt. Dennoch ist der große Unterschied zwischen *argiades* und *alcetas-decolorata* unbestritten.

Das diagnostisch wichtigste Merkmal — die gelbroten Anal-flecke der Hfl.-Unterseite — wäre schwer genau meßbar, weswegen ich nur annähernde Angaben über seine Variabilität in 4 groben Klassenvarianten bringe.

Tab. IV. Variabilität des Umfanges des gelbroten Analleckes.

| Spezies | Groß | Klein | Spuren | Fehlt | Anzahl der Falter |
|----------------------------------|------|-------|--------|-------|-------------------|
| <i>E. argiades</i> (Sommerform) | 70 | 2 | — | — | 72 |
| gen. vern. <i>polysperchon</i> . | — | 24 | 8 | 1 | 33 |
| <i>E. alcetas</i> | — | 3 | 31 | 41 | 73 |
| <i>E. decolorata</i> | — | — | 12 | 51 | 63 |

Von den vier Varianten bedeutet:

Groß = Das Analrot in beiden Zellen C_1C_2 und M_3C_1 in eine Binde zusammenfließend und auch die Zelle M_2M_3 erreichend. Je nach der Größe der Falter von 0,5–1 mm breit. Wie in Fig. 1, Taf. VII, Jahrg. 28 (1938).

Klein = In beiden Fällen getrennt, kaum noch 0,5 mm breit, etwa wie bei dem Falter der Fig. 2, l. c..

Spuren = Auf den ersten Blick nicht bemerkbar, ungefähr 0,25 mm breit, etwa wie bei dem Falter Fig. 3, l. c.

Fehlt = Keine oder mit freiem Auge nicht mehr sichtbare wenige gelbrote Schuppen.

Das Analrot ist das einzige Merkmal, das bei den Sommergenerationen von *argiades* und *decolorata* kein Transgredieren der Variabilität zeigt und damit auch keine Übergänge zwischen beiden Arten bildet. Dieses Verhalten würde auch bei einer genauen Messung aufrecht erhalten bleiben, da die kleinsten Flecke bei *argiades* nie so klein sind wie die stärksten von *decolorata*. Fast ganz dasselbe wie für *decolorata* gilt auch für *alcetas*.

Zieht man jedoch auch die Frühjahrsgenerationen in Betracht, dann verliert auch dieses Merkmal seinen rein spezifischen Charakter, da bei der Frühjahrsgeneration von *argiades* (gen. vern. *polysperchon*) das Analrot so stark reduziert ist, daß eine bedeutende Transgression zwischen *argiades* und *alcetas-decolorata* stattfindet.

Das einzige wirklich spezifische Merkmal, das in keiner Generation Transgression der Variabilität zwischen *argiades* und *alcetas-decolorata* zeigt, ist nicht die absolute Größe des Analrot, sondern die relative Größe seiner beiden Flecke: diese Flecke sind bei *argiades* in den beiden Zellen M_3C_1 und C_1C_2 von fast ganz gleicher Größe, gleichgültig, ob sie stark (*argiades*) oder noch so gering ausgebildet sind (*polysperchon*). Bei *alcetas* und *decolorata* ist dagegen der hintere Fleck (C_1C_2) stets und ausnahmslos viel größer als der vordere.

Im engsten Zusammenhang mit der Ausbildung des Analrot stehen auch die schwarzen Bogenbinden, die das Analrot gegen das Innere begrenzen, sodaß für sie dasselbe gilt wie für das Analrot: bei *argiades* sind diese Bogenbinden in beiden Zellen fast gleich lang und breit (dick), bei *alcetas-decolorata* ist die hintere (C_1C_2) so viel größer als die andere, daß

sie auffallend aus der ganzen Bogenreihe herausragt. Ein Vergleich der photographischen Aufnahmen der Falter auf Tafel VII l. c. erläutert dies besser als Worte. Der Unterschied ist so bedeutend, daß man einfach sagen kann: *alcetas* und *decolorata* haben nur einen Analfleck, *argiades* dagegen zwei Flecke.

Ein weiterer, ziemlich konstanter Unterschied zwischen *argiades* einerseits, *alcetas* und *decolorata* andererseits ist der schwarze Zellschlußfleck (Mittelfleck) auf der Vfl.-Oberseite der ♂♂. Die Variabilität dieses Merkmals könnte nur durch Abzählen der schwarzen Schuppen genau gemessen werden; das aber ist äußerst schwierig, weswegen ich nur sein Vorhandensein bezw. Fehlen angebe:

Tab. V. Variabilität des Zellschlußfleckes der Vfl.-Oberseite.

| Species | Vorhanden | | Fehlt | | Anzahl der Falter |
|----------------------------|-----------|---------|--------|---------|-------------------|
| | Anzahl | Prozent | Anzahl | Prozent | |
| <i>E. argiades</i> . . . | 106 | 93 0/10 | 8 | 7 0/10 | 114 |
| <i>E. alcetas</i> . . . | 8 | 8 0/10 | 90 | 92 0/10 | 98 |
| <i>E. decolorata</i> . . . | 150 | 86 0/10 | 26 | 14 0/10 | 175 |

Der Zellschlußfleck ist somit eines der Merkmale, in denen *decolorata* nicht mit der ihr nächststehenden *alcetas*, sondern mit *argiades* gleich ist.

Einer der wichtigsten Unterschiede zwischen den zwei sich am meisten ähnelnden Arten, *E. alcetas* und *E. decolorata*, liegt in dem Ton der Grundfärbung der ♂♂. Bei *E. alcetas* ist die blaue Grundfärbung nur ganz wenig variabel, sodaß sie von der typischen Färbung der *decolorata* leicht zu unterscheiden ist. Anders aber bei *decolorata*. Die Färbung dieser Art ist sehr variabel, weil sie von zwei Bestandteilen abhängt: erstens von dem Ton der blauen Schuppen und zweitens von der Menge der unter den blauen Schuppen zerstreuten schwarzen Schuppen. Wie aus der Tabelle VI zu ersehen ist, findet man unter den *decolorata*-Männchen 10 0/10 atypisch gefärbte Falter,

Tab. VI. Variabilität der Grundfärbung der Oberseite bei *E. decolorata*.

| Falterzahl | Blaß grau-grünlich-blau, typisch <i>decolorata</i> | | Lebhafte blau | | Violett-blau, ähnlich <i>alcetas</i> | | Lebhaft violett-blau, gleich <i>alcetas</i> | | Zahl der Falter |
|------------|--|-----------|---------------|----------|--------------------------------------|----------|---|----------|-----------------|
| | Anzahl | Prozent | Anzahl | Prozent | Anzahl | Prozent | Anzahl | Prozent | |
| | 157 | 89,7 0/10 | 4 | 2,3 0/10 | 11 | 6,3 0/10 | 3 | 1,7 0/10 | 175 |

darunter $8\frac{0}{10}$ mit einer Färbung, die ähnlich oder gleich *alcetas* ist, sodaß solche *decolorata* von *alcetas* durch die Färbung nicht zu unterscheiden sind. In solchem Falle helfen die anderen Merkmale, die diese Falter als *decolorata* erkennen lassen: die kleinere Gestalt (Variante der *alcetas*), bei den meisten der vorhandene Zellschlußfleck und bei mehreren ein breiterer schwarzer Rand als bei *alcetas* üblich. Das aber, was diese abweichend gefärbten Stücke sicher als *decolorata* enthüllt, ist der Genitalapparat, der bei allen den für *decolorata* typischen kurzen Uncushaken zeigt.

Der zweite Bestandteil der *decolorata*-Färbung sind die erwähnten zerstreuten Schuppen auf der ganzen Oberseite der Flügel. Die Menge dieser Schuppen ist bei *decolorata* großen Schwankungen unterworfen, während sie bei *alcetas* dagegen sehr konstant und zahlenmäßig klein ist. Es gibt *decolorata*-Falter, die fast keine schwarzen Schuppen tragen und deswegen rein glänzend grünlich-blau sind. Andererseits gibt es wiederum, wenn auch in Kroatien sehr selten, Falter, bei denen die blauen Schuppen fast ganz von den schwarzen verdrängt sind, sodaß sie fast ganz dunkelgrau erscheinen. Zwischen beiden Extremen gibt es alle Übergänge. Ich habe die schwarzen Schuppen bei je 15 tadellosen frischen Faltern beider Arten gezählt, und zwar in der Mitte der Hfl.-Adernzelle M_1M_2 , auf einer Fläche, die das mikroskopische Gesichtsfeld des Objektivs 5 und Okulars 2 ergibt. Die untersuchte Individuenzahl ist zu gering, um eine Variationsreihe aufzustellen, und ich gebe deswegen nur die extremen Zahlen und die berechneten arithmetischen Mittelwerte.

Tab. VII. Variabilität der Anzahl der schwarzen Schuppen in der Mitte der Hfl.-Adernzelle M_1M_2 .

| | Minimalzahl | Mittelzahl | Maximalzahl |
|----------------------------|-------------|------------|-------------|
| <i>E. alcetas</i> | 0 | 3,5 | 9 |
| <i>E. decolorata</i> . . . | 3 | 15,0 | 31 |

Die angegebene Maximalzahl der schwarzen Schuppen stellt keineswegs die wirkliche Maximalzahl dar, mir lag aber von den ganz schwarzen Faltern nur ein defektes Stück vor, das zu genauer Zählung nicht verwendbar ist.

Auch die anderen männlichen Flügelmerkmale sind bei *decolorata* weit größeren Schwankungen unterworfen als bei *alcetas*. Die Tabelle VIII zeigt die Variation der Breite der schwarzen Randbinde, gemessen zwischen den Adern M_2M_3 des Vfl.

Tab. VIII. Variabilität der Breite der schwarzen Randbinde der Vfl.-Oberseite.

| Spezies | Klassenvarianten der Randbintenbreite in mm | | | | | | Mittlere Breite | Anzahl der Falter |
|----------------------|--|------|------|-----|------|------|--------------------|-------------------------|
| | 0,25 | 0,50 | 0,75 | 1,0 | 1,25 | 1,50 | | |
| <i>E. alcetas</i> | 9 | 29 | 13 | 2 | — | — | 0,55 | 53 |
| <i>E. decolorata</i> | — | 7 | 32 | 11 | 3 | 1 | 0,81 | 54 |

Die Breite wurde nicht direkt gemessen, da dies nur unter dem Mikroskop möglich wäre, was sehr umständlich und zeitraubend ist; es wurde vielmehr als Meßeinheit die Länge des schwarzen Teiles der Randschuppen (Fransen) verwendet, da diese bei der Mehrzahl der *alcetas*-Falter der Breite der Randbinde gleichkommt und ungefähr 0,5 mm breit ist. In der Tabelle tritt der Unterschied zwischen *alcetas* und *decolorata* nicht so deutlich hervor, wie er tatsächlich ist, da in der Variante 0,75 mm, die alle Breiten zwischen 0,62 und 0,87 enthält, die meisten *alcetas* eine Randbreite von unter 0,75 mm, die meisten *decolorata* eine solche von über 0,75 mm haben. Außerdem liegen an der Innenseite der Randbinde der *decolorata* noch die zerstreuten schwarzen Schuppen dichter als auf den übrigen Teilen des Flügels, wodurch die Binde noch verbreitert erscheint, während bei *alcetas* diese Schuppen in so geringer Zahl vorkommen, daß sie gar nicht in Erscheinung treten.

Interessante, weil unerwartete Resultate bietet uns die Statistik des Schwindens der Ozellenflecke auf der Unterseite der Flügel. Untersucht wurden in dieser Hinsicht 103 *argiades*-Falter, 73 *alcetas* und 63 *decolorata*. Zur Ermöglichung besseren Vergleiches wurden die gefundenen Zahlen auf die gleiche Individuenzahl umgerechnet, und zwar auf 50 Falter der I. Generation und 50 der II., III. und event. IV. Gener. Als verschwunden sind nur solche Ozellen betrachtet worden, von denen keine Spur mehr — weder des schwarzen Kernes, noch des hellen Hofes — geblieben ist.

Aus Vergleichsgründen beginnt die Bezeichnung der Ozellen des Vfl. mit der Nummer 2, obwohl diese Ozelle die erste am

Rande ist, vergleichend morphologisch aber der zweiten Ozelle des Hfl. entspricht, was auch mit der Häufigkeit der Reduktion vollkommen übereinstimmt (vergl. hierzu die Abb. 2, 9 u. 10).

Tab. IX. Häufigkeit der Reduktion der Ozellenflecke bei *E. argiades*,
E. alcetas und *E. decolorata*,
umgerechnet auf 50 Falter der Frühjahrs- und 50 Falter aller
Sommergenerationen.

| | | <i>E. argiades</i> | | | | | | | | | | | | | | | |
|----------------|---------------------------|----------------------|----|----|----|----|--------------|---------------------------|----|----|-----|----|---|---|---|----|---|
| | | Vorderflügel: | | | | | Hinterflügel | | | | | | | | | | |
| Generat. | Reduziert ist die Ozelle: | 2. | 3. | 4. | 5. | 6. | 7. | Reduziert ist die Ozelle: | | | | | | | | | |
| | | 1. | 2. | 3. | 4. | 5. | 6. | 7. | 8. | 9. | 10. | | | | | | |
| I., | | 2 | — | — | — | — | — | — | 4 | — | — | 6 | — | 3 | — | — | — |
| II., III., IV. | | 1 | 1 | — | — | — | — | — | 4 | — | — | 9 | — | 2 | — | — | — |
| Individuen- | zahl | 3 | 1 | — | — | — | — | — | 8 | — | — | 15 | — | 5 | — | — | — |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | <i>E. alcetas</i> | | | | | | | | | | | | | | | |
| Generat. | Reduziert ist die Ozelle: | 2. | 3. | 4. | 5. | 6. | 7. | Reduziert ist die Ozelle: | | | | | | | | | |
| | | 1. | 2. | 3. | 4. | 5. | 6. | 7. | 8. | 9. | 10. | | | | | | |
| I., | | 26 | 6 | 6 | 5 | 3 | 6 | 10 | 11 | 5 | 4 | 6 | 4 | 6 | 5 | 7 | 4 |
| II., III. | | 52 | 2 | — | 2 | — | 2 | — | 31 | — | — | 4 | — | — | — | 4 | — |
| Individuen- | zahl | 78 | 8 | 6 | 7 | 3 | 8 | 10 | 42 | 5 | 4 | 10 | 4 | 6 | 5 | 11 | 4 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | <i>E. decolorata</i> | | | | | | | | | | | | | | | |
| Generat. | Reduziert ist die Ozelle: | 2. | 3. | 4. | 5. | 6. | 7. | Reduziert ist die Ozelle: | | | | | | | | | |
| | | 1. | 2. | 3. | 4. | 5. | 6. | 7. | 8. | 9. | 10. | | | | | | |
| I., | | 12 | — | — | — | — | — | — | 3 | 1 | — | 8 | — | 1 | 3 | 5 | 3 |
| II., III. | | 10 | — | — | — | — | — | — | 6 | — | — | 21 | 2 | — | — | — | — |
| Individuen- | zahl | 22 | — | — | — | — | — | — | 9 | 1 | — | 29 | 2 | 1 | 3 | 5 | 3 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | |

Aus dieser Übersicht geht erstens hervor, daß die Ozellenreduktion weit häufiger bei *alcetas* und *decolorata* als bei *argiades* zutrifft; bei der letzteren Art halten sich besonders die Ozellen des Vfl. sehr beständig, während auf den Hfl. nur der 2., 5. und 7. Fleck von Reduktion betroffen werden. Weiterhin ist zu bemerken, daß *argiades* bezüglich der Ozellenreduktion so gut wie keinen Unterschied zwischen der Frühjahrs- und den Sommergenerationen zeigt, während die beiden anderen Arten, besonders aber *alcetas*, in dieser Hinsicht einen geradezu auffallenden Saisondimorphismus zeigen, da die Ozellenreduktion weit häufiger in der Frühjahrs- als in den beiden Sommergenerationen stattfindet. Bei *alcetas* kann sogar in der ersten Generation jeder Fleck zum Verschwinden gelangen, was weder bei *argiades* noch bei *deco-*

lorata der Fall ist. Dieser hohe Grad der Ozellenreduktion ist bei *alcetas* auf seltene Falter zurückzuführen, bei denen sämtliche Ozellen verloren gehen und deren Form deswegen von Hirschke als ab. *depuncta* beschrieben worden ist. Die ab. *depuncta* ist somit hauptsächlich eine Form der Frühjahrs-generation von *alcetas* und deswegen gegenüber der mehr normalen, augenreicheren Sommerform als eine durch Kälte hervorgerufene somatische Modifikation zu betrachten. Man darf aber nicht vergessen, daß, obwohl es sich um eine somatische Modifikation handelt, die Reaktionsnorm auf die Temperatur doch erblich ist und demgemäß gegenüber *argiades* und *decolorata* als ein systematisches Merkmal fungiert.

Als dritte auffallende Erscheinung dieser statistischen Angaben ist der gänzlich unerwartete große Unterschied zwischen *alcetas* und *decolorata* zu verzeichnen, da sich ja die beiden Arten sonst doch so äußerst ähnlich sind. Man sieht zuerst, daß bei *decolorata* entgegen den Befunden bei *alcetas*, keine Unterschiede zwischen der Frühjahrs-generation und den Sommergenerationen bezüglich des Vfl. bestehen, während am Hfl. die Reduktion etwas häufiger in der ersten als in der 2. und 3. Generation ist. Der zweite beträchtliche Unterschied liegt darin, daß bei *alcetas* die 2. Ozelle, bei *decolorata* dagegen die 5. am häufigsten zum Verschwinden gelangt, was wiederum ein größeres Übereinstimmen der *decolorata* mit *argiades* als mit der ihr näher stehenden *alcetas* darstellt. Dieses Nichtübereinstimmen in der Variabilität der Ozellenunbeständigkeit weist auch darauf hin, daß jede Art bereits gesondert ihren Entwicklungsweg eingeschlagen hat.

Die Genitalorgane: Am schwersten sind der Variationsstatistik die Kopulationsorgane zugänglich, da sie vom Körper des Insekts abgetrennt sein müssen, um für die Untersuchung geeignet zu sein. Die dadurch bestehende Gefahr des Verlierens der Verbindung des Genitalpräparates mit seinem Träger wirkt mehr gegen die Genitalienuntersuchung als die Verstümmelung des Falters. Im Laufe der Zeit habe ich Kopulationsorgane von 14 *alcetas*, 19 *decolorata* und 23 *argiades* untersucht, fast ohne bei ihnen eine Variabilität zu finden, abgesehen von der Größe, die natürlich von der Körpergröße abhängt. Die drei Arten besitzen somit in den Genitalorganen die einzigen Merkmale, die kein Incinandergreifen der Variation zeigen, sondern morphologisch drei vollständig getrennte Va-

riationsreihen zeigen. Dies gilt sowohl für das männliche, wie auch für das weibliche Geschlecht. In zweifelhaften Fällen ist das einzige, vollkommen sichere Unterscheidungsmerkmal nur der Genitalapparat.

Um dem oben erwähnten Nachteil bei der üblichen Untersuchung der Genitalien auszuweichen, habe ich mir ein Verfahren zu eigen gemacht, das bei Lycaeniden wie auch allen jenen Gruppen, bei denen der Genitalapparat eingestülpt im Abdomen liegt, mit Leichtigkeit anwendbar ist, soweit frisch gefangene, nicht vertrocknete Falter zur Verfügung stehen. Das Verfahren ist folgendes:

Nachdem der frisch gefangene Falter aufgespießt ist, wird der Genitalapparat mittels einer feinen Pinzette aus dem Abdomen herausgestülpt. Das Abdomen wird vor dem in ihm liegenden Genitalapparat mit der Pinzette gefaßt und leicht gedrückt, wonach die Pinzette gegen das Hinterende des Abdomens gedrückt wird, bis der von ihr geschobene Kopulationsapparat aus dem Abdomen vollständig austritt. Ein Tropfen Äther auf das Genital genügt zur Vermeidung eines zu schnellen Zurückziehens.

Mittels einer Haarschlinge kann der Genitalapparat auf die Dauer herausgestülpt bleiben und so auch vertrocknen. Mit einer starken Lupe, oder noch besser unter dem Binokularmikroskop, kann dann der Genitalapparat untersucht werden. Die beiden wichtigsten Bestandteile des männlichen Kopulationsapparates der *Everes*-Arten, der Uncus und sein Haken, können auf diese Weise genau untersucht werden, wodurch die Artbestimmung in zweifelhaften Fällen auf einfachstem und raschestem Wege ausgeführt wird. Auf diese Weise habe ich im letzten Jahre fast meine ganze Ausbeute der *Everes*-Arten, mehr als 200 Falter, auf ihre Genitalien geprüft. Die obige Feststellung von der Konstanz der Genitalmerkmale hat sich dabei auf das beste bestätigt. Nur bei einem einzigen *alcetas* wurde ein merkbar kürzerer Uncushaken als bei dieser Art üblich ist gefunden, aber noch immer bei weitem nicht so kurz wie bei *decolorata*.

Noch wichtiger als bei den Männchen ist für die sichere Artbestimmung von *alcetas* und *decolorata* die Untersuchung des Kopulationsorganes bei dem weiblichen Geschlecht, da bei den Weibchen, außer der Größe, kein anderer morphologischer Unterschied besteht. Nur nach der Form und Länge der Ko-

pulationstaschen können *alcetas*- und *decolorata*-Weibchen sicher auseinander gehalten werden. Die Untersuchung der Genitalien ohne Präparieren läßt sich auch bei den Weibchen einfach anwenden, indem die Kopulationstasche, die stets etwas herausragt, mit einer feinen Pinzette vorsichtig herausgezogen wird. Die Unterschiede zwischen den drei Arten, besonders aber zwischen *alcetas* und *decolorata* sind so groß, daß sie unter einer guten Lupe leicht erkennbar sind. Auch unter den weiblichen Genitalorganen der Falter aus Kroatien sind keine zweifelhaften Fälle gefunden worden.

In den jungen Entwicklungsstadien der Schmetterlinge ließ sich variationsstatistisch die Zahl der Borsten in den Büscheln des Puppen-Thorax leicht bearbeiten, wie dies Tabelle X für die Borstenzahl im Büschel des Mesothorax wiedergibt.

Tab. X. Variabilität der Borstenzahl im Büschel des Mesothorax der Puppen.

| Spezies | Anzahl der Borsten im Büschel | | | | | | | | | | | | | | Anzahl d. Borstenbüschel | |
|----------------------|-------------------------------|---|----|----|----|---|---|---|----|----|----|----|----|----|--------------------------|----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | | 15 |
| <i>E. argiades</i> . | 1 | 2 | 12 | 32 | 24 | 3 | 2 | ✓ | — | — | — | — | — | — | — | 76 |
| <i>E. decolorata</i> | — | — | — | 1 | 6 | 4 | 2 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | 14 |
| <i>E. alcetas</i> . | — | — | — | — | 2 | 1 | 3 | 9 | 10 | 10 | 12 | 5 | 2 | 1 | 1 | 56 |

Da die Puppen nicht im Freien gesammelt worden sind, sondern von Zuchten weniger Muttertiere stammen, können diese Variationsreihen nicht als Ausdruck der in der Gegend herrschenden vollständigen Variation dieses Merkmals gelten. Darauf weist einerseits die geringe Variationsbreite von *decolorata* hin, die nur nach Puppen einer Zucht ermittelt wurde; bei 3 Zuchten von *alcetas* lag dagegen die extreme Minusvariante bei 8, aber bei einem Stamm war die ganze Variationsreihe stark nach Minusvarianten verschoben, woraus sich dann auch die ansehnliche Variationsbreite der Borstenzahl bei dieser Art ergibt. Bei *argiades* scheint die Variationsbreite verhältnismäßig gering zu sein, da sich die Puppen mehrerer Stämme einheitlich verhalten. Jedenfalls fällt aber ins Auge, daß bei *argiades* am häufigsten nur 4 Borsten, bei *alcetas* dagegen 11 Borsten ein Büschel bilden, während *decolorata* in diesem Merkmal weit mehr mit *argiades* als mit der ihr sonst viel näher stehenden *alcetas* übereinstimmt.

VI. Anwendung der Variationsstatistik in der Systematik.

Wenn wir bei der variationsstatistischen Analyse der drei *Everes*-Arten die Kopulationsorgane vorläufig außer Acht lassen und uns nur auf die Betrachtung der Flügelmerkmale beschränken, so läßt sich die allgemeine variationsstatistische Charakteristik der unsere Arten unterscheidenden Merkmale dahin zusammenfassen, daß es keine Flügelmerkmale gibt, deren Variationsbreiten nicht mehr oder weniger von einer Art zur anderen übergreifen. Merkmale, deren Variationsbreiten vollkommen getrennt wären, gibt es in der Flügelzeichnung überhaupt nicht. Darnach verbindet bei jedem Merkmal eine ununterbrochene Reihe von Varianten je zwei Arten miteinander, sodaß dem Versuch, in einer solchen Variationsreihe eine Stelle zu finden, die als Grenzlinie zwischen je zwei Arten gelten könnte, jeder reale Boden entzogen ist. Danach wären die drei Arten objektiv nicht auseinander zu halten, ja es gäbe überhaupt nicht mehr als eine einzige Art mit sehr breiter Variabilität. Das aber widerspricht dem wirklichen Sachverhalt, da wir fast stets die drei Arten sicher voneinander zu unterscheiden vermögen. Es muß somit noch einen anderen Faktor geben, der diesen Widerspruch überbrückt. Ein solcher Faktor ist tatsächlich vorhanden, und zwar liegt er in der charakteristischen regelmäßigen Verteilung der Häufigkeitszahlen der einzelnen Varianten jedes Merkmals. Wenn nämlich auch die Varianten eines Merkmals eine kontinuierliche Reihe von einer Art zur andern bilden, so trifft das doch nicht ebenso in Bezug auf die Häufigkeit der Varianten zu, da diese in einer solchen Reihe von zwei Arten zwei Häufigkeitsmaxima zeigen, von denen das eine Maximum die häufigsten, ungefähr mittleren Varianten der einen Art, das andere Maximum die häufigsten Varianten der zweiten Art darstellt. Die geringere Häufigkeit des Varianten zwischen zwei Häufigkeitsmaxima stellt nun jene reale Diskontinuität in der Variationsreihe jedes Merkmals dar, die die Unterlage zur sicheren Unterscheidung auch solcher Arten schafft, die keine morphologische Diskontinuität in den Merkmalen zeigen. Danach gibt es also bei unseren Arten unter den Flügel-, sowie Raupen- und Puppenmerkmalen nur eine variationsstatistische (zahlmäßige), aber keine rein morphologische Diskontinuität.

Graphisch wird die variationsstatistische Diskontinuität eines

Merkmals durch die zweigipfelige bzw. mehrgipfelige Variationskurve (bzw. Variationspolygon) veranschaulicht, die natürlich aus zwei einfachen eingipfeligen Variationskurven zusammengesetzt ist, von welchen jede zu einer der Arten gehört. (Abb. 12.) Die seltensten extremen Varianten werden gewöhnlich als Minus- (—) und Plusvarianten (+), die häufigsten als die Mittel-Varianten bezeichnet.

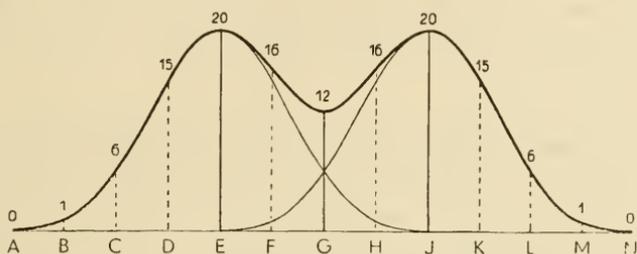


Abb. 12. Zwei ideale ineinandergreifende Variationskurven eines Merkmals (dünn) und ihre zweigipfelige Additionskurve (dick), mit Klassenvarianten A–N.

Von den hier variationsstatistisch bearbeiteten Merkmalen zeigt deutliche Zweigipfeligkeit das Analrot von *argiades* und *alcetas* bzw. *decolorata* und die Flügelspannweite von *argiades* (gen. vern. *polysperchon*) und *alcetas* (Abb. 13). Sogar *argiades* und *decolorata* zeigen in dem genannten Merkmal ebenso eine,

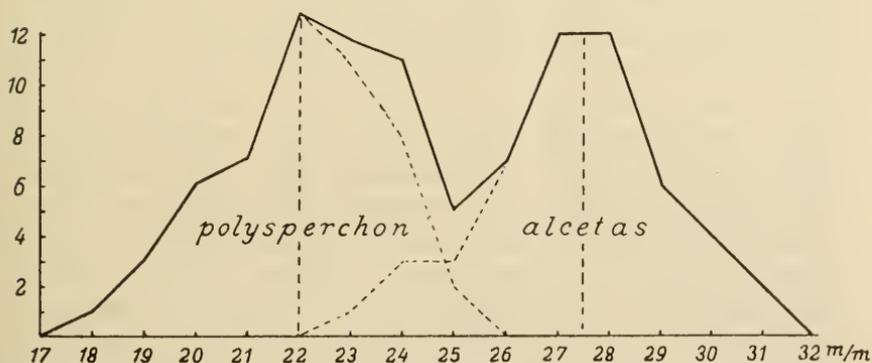


Abb. 13. Variationspolygone der Flügelspannweite von *E. argiades* und *E. alcetas* (gestrichelt) und ihr Additionspolygon (dick ausgezogen).

wenn auch ganz geringe, Zweigipfeligkeit, die an der Grenze zur Tiefgipfeligkeit steht. Zweigipfelige Variationskurven zeigen weiterhin *argiades* + *alcetas* sowie *argiades* + *decolorata* in der Variationsreihe der Lage der 2. Ozelle der Hfl.-Unterseite,

dann die Variabilität des Mittelfleckes (Zellschlußfleckes) der Vfl.-Oberseite von *argiades* und *alcetas* + *decolorata*.

Die variationsstatistische Diskontinuität gilt nicht für alle Unterschiedsmerkmale, da es auch solche gibt, deren Variationskurven sich zwar nicht decken, aber nur so wenig gegeneinander verschoben sind, daß ihre Additionskurve keine Zweigipfeligkeit mehr ergibt, sondern eine einfache eingipfelige Kurve ist, die einen mehr oder weniger stumpfen (tiefen) Gipfel hat. Im letzten Falle kann nicht mehr von einem Unterschiedsmerkmal die Rede sein.

Die obigen Erörterungen stellen nichts Neues dar und dürften allen systematisch arbeitenden Entomologen wohl bekannt sein. Aber auch die theoretischen Systematiker kamen meines Wissens über die hier mitgeteilten Feststellungen nicht weit hinaus. Der Botaniker Du Rietz (1923, 1932) bezeichnet die Diskontinuität in der Reihe der Biotypen als hauptsächliches Kriterium der Art. Die Diskontinuität an sich genügt aber noch immer nicht für eine so genaue und scharfe Artunterscheidung, wie sie auch in unserem Falle vorliegt. In dem Transgressionsbereich der Variationskurven zweier Arten befinden sich nämlich immer Varianten, die beiden Arten gemeinsam sind und deren Zugehörigkeit zur einen oder anderen Art nicht erkennbar ist. Wir bezeichnen solche Varianten aus dem Transgressionsbereich als Übergangsvarianten, da auch Individuen, welche solche Varianten auszeichnen, gewöhnlich als Übergänge bezeichnet werden. In Abb. 13 sind solche Übergangsvarianten 23, 24 und 25 mm bzw. F, G und H in der Abb. 12. Ein Falter von 24 mm Spannweite kann ebenso *argiades* wie auch *alcetas* sein, und seine Artbestimmung allein nach dem Merkmal Größe ist in diesem Falle unmöglich. Nur Individuen, deren Größe außerhalb des Transgressionsbereichs liegt, können eindeutig in eine der beiden Arten eingereiht werden. Demzufolge bezeichne ich die außerhalb der Transgression liegenden Varianten als spezifische Varianten, da sie ja nur einer Spezies eigen sind und nicht auch bei der anderen Art auftreten.

Trotzdem die Falter der Übergangsgröße spezifisch unbestimmt zu sein scheinen, erkennen wir sie doch entweder als große *argiades* oder kleine *alcetas* nach den anderen Merkmalen. Entweder fehlt ihnen das Analrot, die 6. Vfl.-Ozelle liegt schräg, die Ozellen des Vfl. sind rund usw., dann han-

E. alcetas — Lage der 2. Hfl.-Ozelle

| | | c | d | e | f | g | h | Falter-Anzahl |
|----------------------------|---|---|---|--|---|---|---|---------------|
| Neigung der 6. Vfl.-Ozelle | A |  1 | — |  1 | — | — | — | 2 |
| | B |  1 |  2 |  4 |  4 |  2 |  1 | 14 |
| | C |  2 |  7 |  13 |  6 |  5 | — | 33 |
| | D |  1 |  1 |  5 |  1 |  2 | — | 10 |
| | E | — | — |  1 | — |  1 | — | 2 |
| Falter-Anzahl | | 5 | 10 | 24 | 11 | 10 | 1 | 61 |

E. argiades — Lage der 2. Hfl.-Ozelle

| | | a | b | c | d | e | f | Falter-Anzahl |
|----------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---------------|
| Neigung der 6. Vfl.-Ozelle | C | — | — |  2 |  1 |  1 | — | 4 |
| | D |  1 |  7 |  11 |  6 |  3 | — | 28 |
| | E |  2 |  11 |  14 |  8 |  3 |  2 | 40 |
| | F |  1 |  8 |  6 |  5 |  1 |  2 | 29 |
| | G |  1 |  3 |  6 |  2 |  1 |  1 | 14 |
| H | — | — |  1 |  1 | — | — | 2 | |
| Falter-Anzahl | | 5 | 29 | 43 | 23 | 12 | 5 | 117 |

Abb. 14. Häufigkeit der Kombination der Varianten zweier Merkmale: der Lage der 2. Hfl.-Ozelle und der Neigung der 6. Vfl.-Ozelle bei *E. argiades* und *E. alcetas*. Die übrigen Zeichnungselemente sind fortgelassen. Die Häufigkeit jedes einzelnen Merkmals ist auf der rechten bzw. unteren Seite des Viereckes aufgetragen und stimmt mit der in den Tabellen II und III angegebenen Häufigkeit überein. Die leeren Stellen bedeuten die nicht zur Realisation gelangten Kombinationen extremer bzw. spezifischer Varianten-kombinationen.

delt es sich um einen *alcetas*. Wäre das Analrot in beiden Zellen vorhanden, die Ozellen des Vfl. mehr oval, der schwarze Rand der Vfl.-Oberseite breiter, dann hätten wir einen *argiades* vor uns. Der Schlüssel der fast stets sicheren Unterscheidung auch ähnlichster Arten liegt somit in zwei Momenten: 1. in der variationsstatistischen Diskontinuität ihrer Merkmale und 2. in deren größeren Zahl. Nicht allein die variationsstatistische Diskontinuität in jedem einzelnen Merkmal, sondern erst die Diskontinuität in dem ganzen Merkmalskomplex bildet die morphologische Grundlage der Artunterscheidung und des Artbegriffs selbst, da durch den Merkmalskomplex nicht nur die variationsstatistische, sondern auch die richtige morphologische Diskontinuität in der Individuenreihe der Arten entsteht. Wenn sich die Arten nicht durch eine Anzahl von Merkmalen (komplexe Merkmale, Rensch 1928) auszeichnen würden, wäre auch ihre Unterscheidung in Fällen, wo keine morphologisch-diskontinuierlichen Merkmale vorliegen, möglich. Da sich aber die Unterschiede bei Arten stets auf mehrere Merkmale erstrecken, kommt es fast immer vor, daß einige Merkmale in der für die eine Art spezifischen Variante vortreten sind, die dann auch die Artzugehörigkeit des Tieres außer Zweifel lassen und ihm das Artgepräge geben.

In Anbetracht der bei Arten vorkommenden größeren Zahl von Unterschiedsmerkmalen ist es verständlich, daß es zwischen den Varianten einzelner Merkmale zu den verschiedensten Kombinationen kommt, wenn auch die Kombination wohl nicht immer vollkommen frei sein dürfte, da einerseits viele Gene polyphän sind und andererseits zwischen bestimmten Varianten einiger Merkmale Korrelationen bestehen.¹⁾ Aus dieser Kombinationsmöglichkeit ergibt sich nun bei den Individuen einer Art eine riesige Zahl von einander wenig verschiedener Individuen, sodaß es ein Wunder ist, wenn der Systematiker manchmal nur ins Zweifeln und nicht ins Verzweifeln gerät.

Wir können an dieser Stelle bei diesem Gegenstand nicht länger verweilen, da er eine eigene Studie verlangen würde. Hier

¹⁾ Korrelationen werden meistens bei ausschließlich phänotypischen Variationen vorkommen, wie dies bei Schmetterlingen am deutlichsten die Saisonformen veranschaulichen, während genotypische Variationen meistens ganz unabhängig voneinander auftreten. Nur wenn die Gene in einem Chromosom liegen, was bei den Schmetterlingen in Anbetracht der großen Chromosomenzahl nur selten vorkommen dürfte, ist die Kombination begrenzt.

sei nur in Kürze auf die in der Systematik vorteilhafte Unterscheidung der vier wichtigsten Kombinationsmöglichkeiten hingewiesen, deren Wahrscheinlichkeit des Auftretens (im konkreten Falle ihre Seltenheit bzw. Häufigkeit) von allergrößter Wichtigkeit für das Verständnis der systematischen Fragen ist. Für sich nahestehende Arten, ohne morphologische Diskontinuität, bei denen es auch am meisten bei der Bestimmung Zweifel gibt, kämen folgende Kombinationsformen in Anwendung: 1. die rein spezifischen Kombinationen, 2. die teilweise spezifischen Kombinationen oder teilweisen Übergänge, 3. die vollständigen Übergänge und 4. die Mischformen.

Die rein spezifischen Kombinationen (Formen) wären solche Individuen, bei denen alle Unterscheidungsmerkmale zweier Arten durch die für eine Art spezifischen (außerhalb der Transgression liegenden) Varianten vertreten sind. Gewöhnlich sind das entweder die Plus- oder die Minusvarianten der Merkmale einer Art. Es ist erstaunlich, wie selten eigentlich Individuen mit solchen Variantenkombinationen bei sich nahe stehenden Arten vorkommen. Die Abb. 14 gibt davon die klarste Vorstellung. Schon die Kombinationen der extremen Varianten von zwei Merkmalen sind so selten, daß sie unter 117 *argiades*-Faltern gar nicht auftreten. Bei 61 *alcetas* tritt zufällig nur eine auf (Ac), die aber nur für das eine Merkmal (A) spezifisch für *alcetas* ist, während das andere Merkmal nicht spezifisch ist, da die Variante c auch die Mittelvariante der *argiades* ist.

Die häufigsten Kombinationsformen der naheverwandten Arten sind die teilweise spezifischen Formen, bei denen einige Merkmale durch spezifische Varianten einer Art, andere durch die unbestimmten Varianten des Transgressionsbereiches in Erscheinung treten. In meiner Abhandlung über die verwandtschaftlichen Verhältnisse in der Gattung *Leptidea* (1930/31) nannte ich diesen Kombinationstypus Partialübergang, was jedoch nur vom Standpunkt der Betrachtung abhängt. Es empfiehlt sich jedoch „Partialübergang“ solche Formen zu nennen, bei denen die Mehrzahl der Merkmale in den Übergangsvarianten vorhanden ist. Jeder Systematiker kann sich überzeugen, daß dieser Kombinationstypus der häufigste bei den naheverwandten Arten ist, wenn er seine Serien statistisch bearbeitet. Solche Kombinationsformen werden sehr häufig Grund der Meinungsverschiedenheit unter den Systematikern, denn wenn ein

sonst gutes Unterscheidungsmerkmal auf einem Individuum gerade in der Übergangsvariante vorkommt, so wird häufig ein solches Tier für einen Übergang oder Bastard zwischen zwei Arten betrachtet. Solcher Schluß aber ist vollkommen irrig, da es sich um nichts anderes als um eine mehr oder weniger seltene — oder +-Variante der normalen fluktuierenden Variabilität eines Merkmals handelt, während die übrigen Merkmale, vielleicht die sonst weniger auffallenden, die Artzugehörigkeit eines solchen Tieres außer Zweifel lassen. Solch ein Fall hat gerade bei *alcetas* lange die Lepidopterologen den Artcharakter nicht erkennen lassen, da der auffälligste Unterschied zwischen *alcetas* und *argiades*, der gelbrote Analfleck der Hfl.-Unterseite in der Frühjahrgeneration von *argiades*, so reduziert sein kann, daß er dem Analfleck von *alcetas* gleichkommt (gen. vern. *polysperchon*). Damit aber, daß das Analrot in der Übergangsvariante vorhanden ist, haben die übrigen Merkmale nicht den *alcetas*-Charakter angenommen; sie lassen vielmehr den *argiades* bei genügender Kenntnis seiner Merkmale sofort erkennen.

Diejenigen Variantenkombinationen, die wirkliche Übergänge darstellen, sind nur die Totalübergänge, das heißt Individuen, bei denen alle, oder wenigstens alle wichtigsten Merkmale durch Übergangsvarianten dargestellt sind. Das sind diejenigen Individuen, die weder der einen noch der anderen von zwei sich nahestehenden Arten zugerechnet werden können. In den meisten Fällen bilden aber die Totalübergänge keine so große Schwierigkeit in der Systematik, wie es oft angenommen wird, da sie gewöhnlich nur äußerst selten auftreten. Da nämlich die Übergangsvarianten der Unterschiedsmerkmale schon an sich seltener als die Mittelvarianten sind, wird das Zusammenreffen mehrerer solcher Varianten auf einem Individuum nach dem Gesetz der zusammengesetzten Wahrscheinlichkeit noch unvergleichbar seltener sein, so selten, daß sie praktisch gar nicht in Betracht kommt. Da die echten Verbindungsglieder zwischen zwei Arten — die totalen Übergänge — so äußerst selten sind, kann nicht nur von variationsstatistischer, sondern praktisch auch morphologischer Diskontinuität zwischen den Arten gesprochen werden, wie dies oben vorausgesetzt wurde. Die Seltenheit eines Totalüberganges hängt von der Zahl der Merkmale ab und dem Grad ihrer variationsstatistischen Diskontinuität. So ist es auch erklärlich, warum ich bei *E. al-*

cetas und *E. argiades* trotz der bei ihnen ausschließlich vorkommenden ineinandergreifenden Variabilität der Flügelmerkmale unter mehr als 200 Faltern nur 2 Falter fand, deren Zugehörigkeit zu *alcetas* etwas zweifelhaft war, da sich die meisten bedeutenderen Merkmale, darunter auch das Analrot, in den Übergangsvarianten befanden. Die Genitaluntersuchung sowie die Chromosomenzahl ($n = 26$) erwies sie aber als unbestrittene *alcetas*. Sie sind also keine Bastarde, sondern nur zufällige seltene Kombinationen der schon an sich selteneren $+$ - und $-$ -Varianten der normalen Variabilität der Art.

Mit den Totalübergängen sind systematisch ungefähr gleichbedeutend, sonst aber von ihnen doch streng auseinanderzuhalten die Mischformen. Sie stellen solche Individuen dar, bei denen die außerhalb der Transgression liegenden spezifischen Varianten von zwei Arten (oder auch Rassen) auf einem Individuum gemeinsam vorkommen. Nur bei solchen Individuen wird man mit großer Sicherheit auf Kreuzung zweier Arten schließen können, da es sonst unbegreiflich wäre, wie die Varianten mehrerer Merkmale, die sonst in der Variationsreihe streng getrennt bleiben, sich auf ein und demselben Individuum zeigen können. Wirkliche Mischformen habe ich bei unseren drei *Everes*-Arten nicht angetroffen, was merkwürdig ist, da ihrer nahen Verwandtschaft nach Kreuzungen hie und da doch nicht ausgeschlossen wären. Nur bei *decolorata* kommen manchmal Falter vor, die den Anschein einer Mischform erwecken, in der Tat aber doch nichts anderes als teilweise spezifische Variantenkombinationen oder Totalübergänge darstellen. Das sind die im vorigen Kapitel besprochenen seltenen *alcetas*-ähnlich oder gleich gefärbten Falter, die nach keinem oder fast keinem Flügelmerkmal entschieden als *alcetas* oder *decolorata* festzustellen sind. Diese 8⁰/₀ Falter sind fast durchwegs von mittlerer *decolorata*-Gestalt, die aber auch Minusvariante der *alcetas* sein kann; mehrere tragen, einige aber nicht, den schwarzen Zellschlußfleck, also wieder unbestimmt. Aber die meisten Falter haben die für *decolorata* spezifische breitere schwarze Flügelrandbinde und größere Zahl zerstreuter schwarzer Schuppen als es bei *alcetas* üblich ist. Wäre bei ihnen die blaue Grundfärbung nicht ausgesprochen *alcetas*-ähnlich, würde man sie ohne weiters für *decolorata* halten. Die Untersuchung der Genitalien bei fast all diesen Faltern führte zum Ergebnis, daß ihre abweichende blaue Farbe nichts anderes als eine extreme

Variante der Grundfärbung der *decolorata* ist, da der Genitalapparat durchwegs den typischen kurzen Uncushaken und kleinen Uncus der *decolorata* zeigt.

Man könnte aber in diesem Falle noch den Einwand machen, daß es noch unbekannt ist, wie sich die Genitalmerkmale bei einer etwaigen Kreuzung verhalten würden. Werden sie dominant oder intermediär vererbt? So könnte z. B. vorausgesetzt werden, obwohl bei Artkreuzungen vollständige Dominanz selten ist, daß bei der *alcetas* × *decolorata*-Kreuzung der Genitalapparat dominant von *decolorata*, die blaue Grundfarbe dagegen dominant von *alcetas* sein könnte, womit die erwähnten Falter vielleicht doch Bastarde sein könnten. Auch dieser Zweifel konnte, wenn auch nicht ganz positiv, so doch mit großer Wahrscheinlichkeit als Möglichkeit ausgeschaltet werden. Es wurde nämlich bei vier Faltern die Spermatogenese untersucht, wobei es sich gezeigt hat, daß beide Reifeteilungen vollkommen normal verlaufen, indem in allen geeigneten Äquatorialplatten die für *decolorata* charakteristische Normalzahl von 25 Chromosomen gezählt werden konnte. Wenn dagegen Bastardierung vorgelegen hätte, müßten sich jedenfalls gewisse Störungen bemerkbar machen, wie dies fast durchwegs bei Speziesbastarden vorzukommen pflegt.

Zusammenfassend können die Ergebnisse der Variationsstatistik folgenderweise zum Ausdruck gebracht werden: Trotz der fehlenden morphologischen Diskontinuität in der Variationsreihe jedes einzelnen Flügelmerkmals ergibt die variationsstatistische Diskontinuität der einzelnen Merkmale in ihrer Gesamtheit doch jene komplexe morphologische Diskontinuität in der Individuenreihe von je zwei Arten, die in den weitaus meisten Fällen die Speziesangehörigkeit der Individuen unzweideutig erkennen läßt. Nur in ganz wenigen Fällen (bei *alcetas* in 2⁰/₁₀, bei *decolorata* in 8⁰/₁₀) kommen Totalübergänge oder scheinbare Mischformen vor, die aber durch die Untersuchung des Genitalapparates spezifisch sicher bestimmt werden können, da bei diesem Organ kein Ineingangreifen der Variabilität und somit auch keine Übergänge festgestellt worden sind. Da die Form des Genitalapparates bei etwaiger Artkreuzung unbekannt geblieben ist (das heißt, welche Eigenschaft dominant bzw. recessiv oder intermediär wäre), hat die Untersuchung des Chromosomenbestandes der

Reifeteilungen der Spermatogenese in den wenigen zweifelhaften Fällen die spezifische Bestimmung restlos bestätigt.

Schlußfolgerung. Die hervorgehobene komplex-morphologische Diskontinuität als eine variationsstatistische Arteigenschaft ist nichts anderes als die Folge und der variationsstatistische Ausdruck der geschlechtlichen Isolation zwischen den Arten und gilt in der Systematik unter gewissen Voraussetzungen als vollwertiger Ersatz für den meist nicht direkt erbrachten Beweis der Geschlechtsisolation selbst. Notwendige Bedingung für die Gültigkeit der komplex-morphologischen Diskontinuität als Artbeweis ist, daß sie sich auf Populationen ein und desselben Gebietes (Biotopes) und Jahreszeit bezieht, da sie ohne diese Voraussetzung auch für isolierte Rassen bezw. Modifikationen gelten kann. Bei unseren drei *Everes* ist diese Bedingung erfüllt, da sie zum Teil auf gleichem Gebiet, vielerorts an gleichen Standorten und in der gleichen Jahreszeit vorkommen. Demnach sind *Everes argiades*, *alcetas* und *decolorata* drei Arten.

Daß diese Folgerung richtig ist, beweist der direkte experimentelle Nachweis der geschlechtlichen Isolation zwischen *E. alcetas* und *E. decolorata* (Jahrg. 1938, p. 234), während der weniger notwendige Beweis für die Unmöglichkeit der Paarung zwischen *alcetas* und *argiades*, bezw. *argiades* und *decolorata* durch eine besondere bisher noch nicht angewandte Methode ermittelt wurde, die an anderer Stelle beschrieben wird.

Auf die geschlechtliche Getrenntheit müssen letzten Endes auch die zum Komplex-Unterschied gewordenen physiologischen und ökologischen Merkmale zurückgeführt werden (Auswahl der Eiablagepflanzen, die Generationenzahl, Biotope u. a.). Nur für den Chromosomenbestand kann noch nicht entschieden werden, ob er als Folge oder Ursache des Artwerdens zu deuten ist.

So sind wir am Ende unserer Schilderungen der gegenseitigen Verhältnisse der drei *Everes*-Arten im nordwestlichen Kroatien angelangt mit dem Ergebnis, daß *E. alcetas* Hfgg., *E. decolorata* Stgr. und *E. argiades* Pall. drei Arten sind. Diese Feststellung bietet uns eine Grundlage zur richtigen Beurteilung der Verhältnisse dieser Schmetterlinge in den übrigen Teilen ihrer Verbreitungsgebiete, von denen uns eingehendere Kenntnisse noch fehlen und die der Gegenstand des zweiten Teiles der

Abhandlung sein sollen. Damit im Zusammenhang sei als das auffälligste Ergebnis der bisherigen Untersuchungen nur der Umstand erwähnt, daß auch die zwei sich so nahe stehenden Arten wie *alcetas* und *decolorata* doch so weitgehend geschlechtlich getrennt sind, daß es zwischen ihnen zu keiner Bastardierung kommt. Dies ist jedoch nicht überall der Fall, da in Mittel-, West- und Südwesteuropa andere Verhältnisse herrschen, die unseren bisherigen Ansichten von dieser Gruppe ganz neue Gesichtspunkte geben. Soweit sich nämlich augenblicklich übersehen läßt, bestehen die gleichen Verhältnisse, wie sie zwischen *alcetas* und *decolorata* im nordwestlichen Kroatien gefunden worden sind, nur noch auf der Balkanhalbinsel und in Süd- und Ostungarn, während nordwestlich von da die *decolorata* allmählich in eine *alcetas*-ähnliche Form übergeht (*coretas* Ochs.), die sich aber in der Schweiz und Frankreich allmählich so verändert, daß sie südlich und südöstlich der Alpen zu der ausgesprochenen, von *decolorata* spezifisch getrennten *alcetas* wird und mit dieser weiter östlich auch zusammenkommt. Wir hätten somit bei *alcetas-decolorata* einen Fall gegenwärtiger Artbildung vor uns, deren genaue Untersuchung — besonders was den Chromosomenbestand und die Bastardierung betrifft — gerade auf den Gebieten, in denen Zwischenformen vorkommen (Nordwestungarn, Ostmark, Südostfrankreich) sehr wünschenswert wäre, da die Fragen der Artbildung in der letzten Zeit wieder im Vordergrund der biologischen Probleme stehen.

Dem Falle *alcetas-decolorata* gegenüber ist die Arttrennung von *E. argiades* überall schon erfolgt, sodaß nirgends mehr Zwischenformen zu finden sind.

Anhang. Die beträchtliche Bereicherung meines jetzt über 300 Stück umfassenden *decolorata*-Materials aus der Umgebung von Zagreb erwies die Berechtigung des von A. Grund aufgestellten (1907), von ihm aber später (1916) wieder eingezogenen Namens *vernalis* für die Frühjahrgeneration von *E. decolorata*. In meiner Serie fallen die Unterschiede beider Generationen deutlich auf; sie sind den Generations-Unterschieden von *E. argiades* analog, aber beträchtlich geringer. Die Frühjahrgeneration *vernalis* ist etwas kleiner, die Grundfärbung etwas lichter und mehr graugetönt. Die schwarze Randbinde ist schmaler, während ihre in der Sommergeneration besonders häufige Erweiterung durch zerstreute schwarze Schuppen in der Frühjahrgeneration fast immer fehlt.

Schriften-Verzeichnis.

1. Hübner J. (1799) „Sammlung europäischer Schmetterlinge“. Augsburg.
2. Hoffmannsegg J. C. (1804) „Alphabetisches Verzeichnis zu J. Hübners Abbildungen der Papilionen mit den beigefügten vorzüglichsten Synonymen“ In: K. Illiger's Magazin für Insektenkunde.
3. Ochsenheimer F. (1808): „Die europäischen Schmetterlinge.“ I. Leipzig.
4. Staudinger O. (1886) „Zentralasiatische Lepidopteren“. Stett. Ent. Zeitschr. 47, p. 203.
5. Jachontow A. (1910) „*Lycaena coretas* Ochs. als eigene Art“ Übersetzung aus Rev. russe d'entoml. 4., 1904.
6. Hormuzaki C. v. (1904) „Nachträge zur Lepidopteren-Fauna der Bukovina“. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 54, p. 432.
7. Frohawk (1904) Entomologist, 37, p. 245.
8. Oberthür Ch. (1906) „Les *Lycaena amyntas* et *coretas*“. Feuille des jeunes Natur. Ser. 4, 36, p. 429.
9. Grund A. (1907) „*Lycaena argiades* Pall. und ihre Abarten in der Umgebung von Agram (Zagreb, Kroatien)“. Ent. Z. 21.
10. Grund A. (1908) „Die *Lycaeniden* der Umgebung von Agram (Zagreb, Kroatien). Int. Entom. Z. Guben, 2
11. Grund A. (1916) „Beiträge zur kroatischen Lepidopteren-Fauna“. Glasnik hrv. prirod. dr. 28 Zagreb.
12. Tutt J. W. (1908) *Everes alcetas (coretas)* als eigene von *E. argiades* verschiedene Art“. Ent. Rec. 20. Übersetzung von J. Mc. Dunnough Int. Entom. Z. Guben, 3, p. 233.
13. Chapman T. A. (1908), Are *Everes argiades* and *coretas* distinct species?“ Trans. ent. soc. London, p. 371.
14. Rebel H (1908) „Aberrationen und Genitalapparat von *Lycaena*“. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 53, p. 32.
15. Rebel H. (1910) „Fr. Berges Schmetterlingsbuch“, Stuttgart.
16. Seitz A. (1909) „Die Großschmetterlinge der Erde“, Palaearktische Tagfalter. Stuttgart.
17. Seitz A. (1930) „Supplement zu ‚Großschmetterlinge der Erde‘“. Bd. I.
18. Hoffmann F. u. Kios R. (1913) „Die Schmetterlinge Steiermarks“. Mitteil. Naturwiss. Ver. Steiermarks. 50., p. 292.
19. Rothschild Ch. (1915) „On the specific distinction of *Lycaena decolorata* and *coretas*“. Entomologist, 48, p. 77.
20. Rehfous M. (1918) „*Everes argiades* Pall., *polysperchon* Brgstr., *myrmidon* Engrammelle et *alcetas* Hb.“. Bull. soc. lep. Geneve, 4.
21. Lorković Z. (1928) „Analyse des Speziesbegriffes und der Variabilität der Spezies auf Grund von Untersuchungen einiger Lepidopteren“. Glasnik Hrv. prirod. dr. 28, p 1. Kroatisch.
22. Lorković Z. (1933) „Beiträge zur Ernährungsbiologie der Insekten“. Recueil de trav. offert. à J. Georgévitch, Belgrad. p. 166. Kroatisch.
23. Gradojević (1930,31) „Les papillons de Serbie“. Acta soc. ent. Jugosl. 5, 6. Serbisch.

24. Drenowski Al. K. (1930) „Die Lepidopteren-Fauna auf den Hochgebirgen Bulgariens“. Sammelwerk d. bulg. Akad. d. Wiss. 25. Bulgarisch.
25. Verity, R. (1934) „Butterflies of Upper Rhone Valley“. Ent. Rec. 46, p. (34).
26. Johansen W. (1926) „Elemente der exakten Erblichkeitslehre“. G. Fischer, Jena.
27. Du Rietz G. E. (1930) „The fundamental Units of biological Taxonomy“. Svensk. bot. Tidskr. 24.
28. Dobzhansky Th. (1938) „Die genetischen Grundlagen der Artbildung“. G. Fischer, Jena.

Neue Dipteren aus Bayern, Tirol und Vorarlberg.

Von Z. Szilády, Budapest.

Mit kollegialer Freude danke ich Herrn Dr. Heinz Fischer von Augsburg, dem emsigen Forscher, für die angenehme Gelegenheit, nach der Bearbeitung einer wertvollen Ausbeute folgende neue deutsche Arten beschreiben zu können.

Melanostoma alpinum n. sp. (Fam. Syrphidae).

Eine bis jetzt übersehene Gebirgsform mit charakteristisch konstanter Hinterleibszeichnung und schwarzen Fühlern. Körpergestalt wie bei *M. mellinum*.

Kopf glänzend blauschwarz mit schwarzen Haaren, unbeireift oder kaum wahrnehmbar bereift. Fühler schwarz, nur an der Wurzel des 3. Gliedes mit einem roten Punkte, Mittelleib glänzend schwarz mit einem grünlichen Ton. Flügel bei reifen Exemplaren schwärzlich. Beine wie bei *mellinum*, aber die schwarzen Teile überwiegen.

Hinterleib matt schwarz, nur die Endsegmente sind glänzend. Das 2. Tergit ist nur um ein wenig länger, als breit, seine beiden Flecken ganz klein, kreisrund, oder fehlend. Die Halbbinden des 3. und 4. Tergits sind trapezförmig, beim ♂ und ♀ gleich gestaltet, immer breiter, als lang, beim ♂ vorne auf den Seiten übergreifend, ein wenig mehr als die Hälfte der Tergitlänge einnehmend.

Typen: Bayern: Kinsau am Lech und Burgwalden bei Augsburg; Tirol: Pettneu; Vorarlberg: Lechquelle; Nordkarpathen: Arvaváralja, Bártfa, Lomnic. Typen: Sammlung Dr. Heinz Fischer und Ungar. Nat.-Museum.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1942

Band/Volume: [032](#)

Autor(en)/Author(s): Lorkovic Zdravko

Artikel/Article: [Studien über den Speziesbegriff. 599-624](#)