

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

Stammesgeschichte und tiergeographische Beziehungen der Zygaenini (Insecta, Lepidoptera, Zygaenidae)

Von Clas M. Naumann¹⁾

1.	Einleitung	2
1.1	Problemstellung	4
2.	Der stammesgeschichtliche Hintergrund	5
2.1	Die <i>Zygaeninae</i>	5
2.2	Die Monophylie der <i>Zygaenini</i>	7
3.	Die stammesgeschichtliche Gliederung der <i>Zygaenini</i> auf der Basis ihrer Genera und Subgenera	12
3.1	<i>Orna</i> : <i>Epiorna</i> und die Reduktion des Rostrums	12
3.2	<i>Neurosymploca</i> + <i>Praezygaena</i> + <i>Reissita</i> + <i>Zygaena</i>	14
3.3	(<i>Neurosymploca</i> + <i>Zutulba</i>) — (<i>Praezygaena</i> + <i>Epizygaenella</i> + <i>Reissita</i> + <i>Zygaena</i>)	14
3.4	(<i>Praezygaena</i> + <i>Epizygaenella</i>) — (<i>Reissita</i> + <i>Zygaena</i>)	14
4.	Die geographischen Beziehungen der afrikanischen <i>Zygaenini</i>	18
4.1	Die Anzahl der aus Afrika herausführenden Stammlinien	18
4.2	Mögliche Besiedlungsrichtungen	18
4.3	Diskussion	19
5.	Die Grundbauplanmerkmale von <i>Zygaena</i>	20
6.	Zusammenfassung	23
7.	Literaturverzeichnis	24

Summary

The phylogeny of the *Zygaenini* has been reconstructed by following the principles of phylogenetic systematics. The group has been found to be of monophyletic origin, although its sister-group cannot be detected with certainty. The Ethiopian *Zygaenini* form a paraphyletic group since younger descendents live in the oriental and palaearctic region. The subgenus *Epizygaenella* Tremewan & Povolny, 1968 is believed to be the sister-group of *Praezygaena* Alberti, 1954, while *Zygaena* Fabricius, 1775 (possibly together with *Reissita* Tremewan, 1959) obviously is the sister-group of both *Epizygaenella* and *Praezygaena*. The sister-group-relationship of the two last-mentioned subgenera is based only on the synapomorphic character of the valve spine in the male genitalia. It is stressed that further studies of the biology of the African species of *Praezygaena* would bring much light into the phylogenetic relationships of this group of genera.

¹⁾ 7. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Zygaena* F. und ihrer Vorstufen (6. Beitrag: Spicksiana [Veröff. Zool. Staatssamml. München, N. F.], 1: im Druck)

Two groups of the *Zygaenini* left Africa independently to settle in the oriental or the palaearctic region: the last common ancestors of *Epizygaenella* and of *Zygaena*. This must have occurred before the Miocene age, since a fossilised *Zygaenini* from the Suevoian Alb (Germany) shows characters of the common ancestor of (*Praezygaena* + *Epizygaenella* + *Zygaena*): '*Zygaena miocaenica* Reiss, 1935. — A list of plesiomorphic and autapomorphic characters of the last common ancestor of all *Zygaena* species is given and the monophyly of the genus is discussed. This might serve as a basis for the reconstruction of the phylogeny of the genus *Zygaena* itself.

1. Einleitung

Die Existenz einer oder mehrerer Brückenverbindungen zwischen den Faunen der Orientalis und der Aethiopsis ist wiederholt diskutiert worden (de Lattin 1967, Illies 1971, Müller 1974). Sie wird durch Übereinstimmungen in vielen Tiergruppen (z. B. Elefanten, Löwen, Halbaffen) wahrscheinlich gemacht. Die Verbreitungsbilder dieser Tiergruppen wären ohne die Annahme solcher Verbreitungswege schwer erklärbar, obwohl bereits Hennig (1960) gezeigt hat, daß derartige Arealdisjunktionen auch dann entstehen können, wenn die Stammgruppe eines Taxons außerhalb eines der beiden rezenten Areale gelebt hat und erst die Tochtergruppen sekundär in diese eingewandert sind.

Bei der Lepidopteren-Familie *Zygaenidae* stellte Alberti (1954, 1955, 1958/59) unter anderem auffallende Übereinstimmungen afrikanischer Formen aus der Gattung *Praezygaena* Alberti, 1954 (Tribus *Zygaenini*) mit deren orientalischer Untergattung *Epizygaenella* Tremewan & Povolny, 1968¹⁾ und der palaearktischen Gattung *Zygaena* Fabricius, 1775 fest.

Alberti's Gliederung der *Zygaenidae* beruht auf einer im Hennig'schen Sinne typologischen Klassifikation. Die aus seinen Ergebnissen gezogenen biogeographischen Schlußfolgerungen formulierte der Autor wie folgt (1958: 271):

„Für ein mögliches, wichtiges, sekundäres Evolutionszentrum der *Zygaenidae* hielt ich damals (1954) den Brückenraum zwischen Indien und der Aethiopsis, also die heute meist wüsten Gebiete im weiten Umkreis des Roten Meeres. Das für die *Zygaenini* gewonnene genauere Merkmalsbild steht dieser Hypothese in keinem Punkt entgegen, sondern fordert sie vielfach geradezu. Wir dürfen annehmen, daß über diesen Brückenraum und aus ihm die Einwanderung primitiver *Zygaenini* (Genus *Orna*) in die Aethiopsis erfolgt ist, wo sie heute noch in Resten nordwärts bis Abessinien siedeln. Auch die heutige starke Disjunktion Indien—Südafrika für die schon relativ moderne Stufe der Gattung [*Praezygaena*] macht einen Zusammenhang zwischen den Urformen von [*Praezygaena*] über diesen Brückenraum hinweg und in ihm zu einer geradezu notwendigen Annahme. Und wenn wir den *Zygaena*-Typus selbst als letzte Stufe der Entwicklung werten, so liegt es nahe, seine wurzelnächsten Formen ebenfalls in der Nähe jenes Brückenraumes zu suchen . . .“

¹⁾ Auf die verwickelten nomenklatorischen Verhältnisse dieser Tiergruppe kann im Rahmen dieser Arbeit nicht eingegangen werden. Sie wurden bereits von Tremewan & Povolny (1968) geklärt. Ich folge in der vorliegenden Arbeit dieser Nomenklatur. Einige Zitate aus Alberti's Arbeiten wurden dementsprechend verändert. Solche Änderungen sind daran erkennbar, daß die betreffenden Namen in [] gesetzt wurden.

Wenig später (p. 273) heißt es:

„Daß heutiger Verbreitungsschwerpunkt und Entstehungsraum eines Typus nicht gleichbedeutend sein brauchen, zeigen bei *Zygaenini* viele Beispiele. Schon die Disjunktion der Gattung [*Praezygaena*] ist ein solches. Hier können wir nur vermuten, daß die Untergattung [*Epizygaenella*] in Nordindien und die Untergattung *Praezygaena* in Südafrika entstanden ist. Für die Gattung *Zygaena* können wir als Entstehungsraum die Gebiete zwischen Kleinasien, Indien und Nordostafrika annehmen, als Hauptentfaltungsgelände aber sehen wir das engere Mittelmeergebiet . . .“

Hennig (1960), Brundin (1966, 1972), Illies (1965) und Paulian (1961) haben jedoch gezeigt, daß biogeographische Schlußfolgerungen, die auf typologischen Klassifizierungen beruhen, einer kritischen Prüfung vom Standpunkt der Phylogenetischen Systematik nicht standhalten und daß auf derartigem Vorgehen beruhende Vorstellungen, die oft als Basis für weitere Spekulationen gedient haben, revisionsbedürftig sind. So konnte Hennig (1960) bei zahlreichen „Beweisen“ für eine transantarktische Brückenverbindung zwischen Südamerika und Australien/Neuseeland nach sorgfältiger Überprüfung der phylogenetischen Beziehungen zwischen den jeweiligen Taxa und durch den Nachweis, daß es sich in vielen Fällen um durch Plesiomorphien definierte Taxa handelte nicht eine einzige Dipteren-Gruppe finden, für die sich der behauptete Verbreitungsweg nachweisen ließ. Dies gelang erst Brundin (1966) am Beispiel einiger Chironomiden (siehe auch Illies 1965).

Angesichts der Bedeutung derartiger Fragen für die historische Zoogeographie, hier besonders für die Frage des Faunenaustausches zwischen der Orientalis und der Aethiops, scheint es gerechtfertigt die Frage der stammesgeschichtlichen Beziehungen bei den *Zygaenini* vom Standpunkt der Phylogenetischen Systematik erneut zu diskutieren. Hierbei sollen die in den Arbeiten Alberti's (1954, 1955 und 1958/59) publizierten morphologischen Befunde, einige aus neueren Arbeiten verfügbare Informationen und Originalbefunde (Tremewan 1959, Numan 1977 b) als Grundlage der Beurteilung dienen. Diese erfolgt in erster Linie anhand der Typusarten der beschriebenen nominellen Untergattungen (vgl. hierzu Tremewan 1973) und einiger ihnen nahestehender Arten, da angenommen werden darf, daß es sich hierbei jeweils um monophyletische Gruppen handelt. Der weiteren Phylogenese dieser Taxa nachzugehen, soll nicht Gegenstand dieser Arbeit sein, da auch das Auffinden weiterer abgeleiteter Taxa in der Aethiops die sich aus dieser Betrachtung ergebenden Vorstellungen nicht verändern würde: wir haben ja jeweils zu prüfen, ob ein Taxon A einem anderen Taxon B oder einem dritten Taxon C näher verwandt ist, d. h. ob sich jeweils synapomorphe Merkmale finden, die für die eine oder die andere Annahme sprechen. Weitere, zunächst nicht berücksichtigte Taxa würden jedoch die Antwort auf diese Frage nicht grundsätzlich verändern, solange sich nicht herausstellt, daß das erhaltene Resultat auf Symplesiomorphien oder Konvergenzen beruht. — Eine zuverlässige Erweiterung unserer jetzigen Kenntnisse wird zudem erst dann zu erwarten sein, wenn umfangreiches neues Material der Gruppe aus dem aethiopischen Raum vorliegt. Bei dem guten Erforschungsstand der palaearktischen und der orientalischen *Zygaenini* ist eine wesentliche Veränderung in diesen Bereichen zudem kaum zu erwarten.

Die Familie der *Zygaenidae* ist weltweit verbreitet, wobei den einzelnen Unterfamilien in der bisherigen Gliederung teilweise sehr charakteristische Verbreitungs-

bilder und Disjunktionen zukommen. Ob die derzeit auf der Basis der *Alberti'schen* Arbeit (1954) anerkannten Unterfamilien monophyletisch im Sinne *Henig's* (1950, 1954, 1969) sind, kann im Rahmen dieser Arbeit nicht untersucht werden. Es wäre jedoch sicherlich nicht überraschend, wenn sich zeigen sollte, daß mehrere dieser Taxa in Wirklichkeit paraphyletische Gruppen sind, d. h. daß in ihnen jüngere Nachkommen einer gemeinsamen Stammart nicht enthalten sind, oder, anders ausgedrückt, daß in ihnen die Schwestergruppe eines Teiltaxons fehlt, weil sie aufgrund besonders auffallender Autapomorphien als Taxon abgetrennt wurden.

1.1 Problemstellung

Im folgenden soll nun lediglich die Stammesgeschichte der *Zygaeninae* und besonders die ihrer Tribus *Zygaenini* im Sinne der *Alberti'schen* Definition interessieren. Letztere enthält eine in der Aethiopis verbreitete Gruppe von Untergattungen (*Orna*, *Epiorna*, *Neurosymploca*, *Zutulba* und *Praezygaena*), eine in der Orientalis (am Südrand des Himalaya-Bogens) auftretende Untergattung *Epizygaenella* und die artenreiche, nur in der Palaearktis vertretene Gattung *Zygaena*. Diese tritt auch im Grenzbereich zu *Epizygaenella* stets streng vikariant mit dieser Form auf. Die Verbreitungsgebiete der genannten Gruppen sind in der Abb. 1 wiedergegeben.

Die im Verlaufe der Diskussion zu klärenden Fragen lassen sich wie folgt formulieren:

1. Sind die *Zygaeninae* und besonders die *Zygaenini* eine monophyletische Gruppe? Welches ist die Schwestergruppe der *Zygaenini*?
2. Sollten sich die *Zygaenini* nach Prüfung in der bisherigen Umgrenzung als monophyletisch erweisen, so ist zu klären, ob die in ihnen enthaltenen Teilgruppen der Aethiopis, Orientalis und Palaearktis jeweils monophyletischer oder paraphyletischer Natur sind und wie ihre genealogischen Beziehungen zueinander sind. Voraussetzung hierfür ist die Ermittlung des plesiomorphen, von dem gemeinsamen Vorfahren übernommenen Merkmalsbestandes der *Zygaenini*.
3. Aus der Kenntnis der einzelnen Schwestergruppenverhältnisse ist zu prüfen, welche biogeographischen Beziehungen zwischen den orientalischen und den palaearktischen Formen einerseits und den aethiopischen Gruppen andererseits bestehen, d. h. wieviele Stammlinien aus der Aethiopis heraus (resp. hinein-)führen. Diese Beurteilung ist nur dann möglich, wenn bekannt ist, welches die Schwestergruppen der jeweils jüngsten Teiltaxa sind und wo wiederum deren Schwestergruppen leben.
4. Aus der Verteilung apomorpher und plesiomorpher Merkmale der *Zygaenini* und ihrer stammesgeschichtlichen Teilgruppen kann zugleich abgelesen werden, welche autapomorphen und welche plesiomorphen Merkmale der Stammart von *Zygaena* zukamen, wie also die ursprüngliche Merkmalsausstattung von *Zygaena* aussieht — sofern sich diese Gattung als monophyletisch erwiesen hat. Auch diese Frage ist bisher noch nicht mit ausreichender Sicherheit geprüft worden. Somit würden sich wichtige Voraussetzungen für eine (anderen Orts vorzunehmende) Rekonstruktion der Stammesgeschichte von *Zygaena* und der Entwicklung ihrer Teilareale ergeben. Mehrere in diese Richtung zielende Studien an *Zygaena* (*Reiss* 1958, *Haf* 1952) haben diesen Aspekt übersehen und daher

zu Ansichten geführt, die einer kritischen Bewertung nicht standhalten. Dies gilt zu einem gewissen Teil auch für die *Zygaenini*-Arbeit Alberti's (1958/59), der zwar sehr viele Mühe für das Auffinden von sogenannten „Leitmerkmalen“ der von ihm bearbeiteten Taxa verwendet, ohne hierbei jedoch die Frage zu stellen, wieweit diese „Leitmerkmale“ Plesiomorphien, also aus dem Bauplan älterer Vorfahrengruppen übernommene Merkmale und damit für die Rekonstruktion der Stammesgeschichte der jeweiligen Gruppe nicht beweiskräftig sind. — Diese Beurteilung soll im übrigen keineswegs die herausragenden Verdienste Alberti's um die Kenntnisse dieser Lepidopteren-Gruppe und ihrer Gliederung schmälern. In der Vielzahl „systematischer“ Publikationen über diese tiergeographisch und stammesgeschichtlich hochinteressante Tiergruppe wurde erst durch Alberti's morphologisch fundierte Arbeit eine Klärung erreicht und zahlreiche Konvergenzen aufgedeckt. Das von ihm erarbeitete systematische Gerüst (1954) wird auf lange Sicht die Basis der *Zygaeniden*-Gliederung bleiben, denn nur in Ausnahmefällen wird es möglich sein, seine Befunde unter dem Blickwinkel der Phylogenetischen Systematik erneut zu interpretieren.

2. Der stammesgeschichtliche Hintergrund

2.1 Die *Zygaeninae*

Alberti (1954) hatte erkannt, daß die bis dahin allgemein gültige Gliederung der *Zygaenidae* vielfach auf Konvergenz-Merkmalen beruhte und der Familie (und damit auch der Unterfamilie *Zygaeninae*) eine neue Umgrenzung und Gliederung gegeben. Dieser Umgrenzung lag eine ganze Reihe diagnostisch hilfreicher „Leitmerkmale“ zugrunde (siehe oben). Unter anderem nannte er für die Unterfamilie *Zygaeninae* die folgenden „Leitmerkmale“:

1. habitueller *Zygaena*-Typus
2. Nebenaugen vorhanden
3. Chaetosema vorhanden
4. Analis immer vorhanden
5. r_3 und r_4 im Vorderflügel stets gestielt (bei *Pryeria* teilweise Rückbildung einer Radialader)
6. Ductus bursae (♀-Genitalapparat) relativ kurz
7. Ductus seminalis mit Bulla (außer bei *Pryeria*)
8. Uncus (♂-Genitalapparat) immer als zweiteiliger Höcker oder Fortsatz, mit Sinneshaaren besetzt
9. Aedoeagus weitlumig, meist mit Dornenfeldern am Anellus-Rand
10. Medianstamm erhalten oder rückgebildet, oft ganz verloschen
11. Fühler schlank, gegen die Spitze verdickt
12. Hinterschienen meist mit paarigen Mittelsporen
13. Rostrum meist, aber nicht immer gut entwickelt.

Untersucht man diese Merkmale näher, so zeigt sich, daß etliche von ihnen (z. B. Medianstamm erloschen, Hinterschienen-Bespornung, Nebenaugen, Chaetosema) keine stammesgeschichtliche Beweiskraft besitzen, da ihr Besitz ein plesiomorphes Lepidopteren-Merkmal ist, ihr Verlust jedoch mehrfach konvergent erfolgt sein kann, ohne daß dies am Ergebnis des jeweiligen Evolutionsschrittes — nämlich der Ausprägung „fehlt“ — erkennbar wäre. — Andere Merkmale besitzen zwar dia-



Abb. 1: Verbreitung der Zygaenini: die aethiopischen Formen (1) bilden eine paraphyletische Gruppe, die der Orientalis (2) und der Palaearktis (3) je eine monophyletische Gruppe.

gnostischen Wert zur Abgrenzung gegen andere Zygaeniden-Taxa, beruhen jedoch entweder ganz zweifellos auf Sympleisiomorphie (z. B. „Analis immer vorhanden“) oder auf möglichen Konvergenzbildungen (z. B. „ r_3 und r_4 stets zusammengestellt“). So dürfte es im letztgenannten Beispiel unmöglich sein zu zeigen, daß dieses Merkmal in seiner Struktur so speziell ist, daß eine konvergente Entstehung mit Sicherheit ausgeschlossen werden kann. Im Gegenteil ist im Verlaufe der Evolution vieler Lepidopteren-Gruppen die Stielung verschiedener Radialadern immer wieder unabhängig voneinander erfolgt. Man wird also gerade den umgekehrten Weg gehen müssen und die monophyletische Entstehung der Stielung von r_3 und r_4 im speziellen Fall jeweils aus der Übereinstimmung mehrerer anderer synapomorpher Merkmale schließen müssen. — Einige andere Merkmale, die zur Charakterisierung der Unterfamilie herangezogen werden (z. B. „ductus seminalis mit bulla [außer bei einer Primitivgruppe]“) gelten sogar nur für eine Teilgruppe der *Zygaeninae*, müssen daher in jedem Fall hier von der Betrachtung ausgeschlossen werden, sofern nicht gezeigt werden kann, daß das Fehlen des Merkmals bei der Restgruppe durch sekundäre Reduktion erfolgt ist, also zum ursprünglichen Bauplan der Besitz einer Bulla gehörte. Hierfür liegen jedoch keine Hinweise vor.

Eliminiert man alle derartigen Fälle, so bleibt — unter Berücksichtigung der allgemeinen Familien-Merkmale — lediglich eine auffällige Spezialisierung der Unterfamilie *Zygaeninae* erhalten: die Zweiteilung des Uncus. Untersucht man dieses Merkmal nun bei den beiden von A l b e r t i errichteten Teilgruppen, den *Pryeriini* und den *Zygaenini*, näher, so läßt sich nicht mit Sicherheit zeigen, daß die Zweiteilung des Uncus bei *Pryeria* eine Synapomorphie mit der übrigen *Zygaeninae* darstellt. Eine konvergente Entstehung aus gleichgerichteten Anlagen ist zumindest nicht auszuschließen. Dies bedeutet jedoch, daß keines der von A l b e r t i angeführten Merkmale der Unterfamilie eindeutig für eine Monophylie der *Zygaeninae* in ihrer bisherigen Umgrenzung spricht. In jedem Fall bedarf die vermittelnde Stellung der Gattung *Pryeria* zwischen den *Pseudinae* und den *Zygaeninae* einer erneuten Überprüfung. Die Tabelle bei A l b e r t i (1954: 182) zeigt zwar einige Übereinstimmungen mit den *Zygaenini* (nicht wie angegeben, *Zygaeninae*), jedoch läßt sich bei keinem der zitierten Merkmale zeigen, daß es sich um eine Apomorphie handelt.

Für unsere spezielle Fragestellung bedeutet dies, daß wir nicht mit Sicherheit davon ausgehen können, daß die beiden Teilgruppen der *Zygaeninae* in ihrer bisherigen Umgrenzung, die *Pryeriini* und die *Zygaenini*, Schwestergruppen darstellen resp. daß sich die Schwestergruppe der *Zygaenini* (und damit wesentliche Hinweise auf mögliche Einwanderungswege) aus der bisherigen Diagnose und den in der Literatur angegebenen „Leitmerkmalen“ erkennen lassen.

2.2 Die Monophylie der *Zygaenini*

So entmutigend die Interpretation der bisherigen Kenntnisse der Unterfamilie *Zygaeninae* aus stammesgeschichtlicher Sicht auch zunächst aussieht, so ändert sich das Bild sofort, wenn man nach Synapomorphien sucht, die die Monophylie der artenreichen Gruppe der *Zygaenini* begründen können.

A l b e r t i gibt in seinen beiden Arbeiten (1954 und 1958/59) die folgenden Merkmale an:

1. zygaenoider Habitus¹⁾
2. r_3/r_4 des Vorderflügels stets gemeinsam gestielt
3. Ductus bursae mit Bulla seminalis
4. Uncus zweigeteilt
5. Aedoeagus mit Dornenfeldern am dorsalen Anellus-Rand, der Lamina dorsalis
6. Antennen mit charakteristisch verdickter Endkolbe.

Besonders die Ausbildung der Bulla seminalis (Abb. 2)²⁾ im weiblichen Genitalapparat, der morphologisch ganz übereinstimmende Bau des zweispitzigen Uncus und eine Zone dorniger Inkrustierungen (Lamina dorsalis) auf dem Rohr des Aedoeagus im männlichen Genitalapparat sprechen deutlich für eine Monophylie

¹⁾ A l b e r t i (1954: 219) hatte bereits aufgrund der abgeleiteten Merkmale der *Pseudinae* gezeigt, daß ähnliche Zeichnungsmuster bei *Arniocera* konvergent entstanden sind.

²⁾ In dieser Arbeit werden nur solche Merkmalsausprägungen abgebildet, die nicht bereits an anderer Stelle (z. B. in den A l b e r t i'schen Arbeiten oder bei N a u m a n n [1977 b]) wiedergegeben wurden.

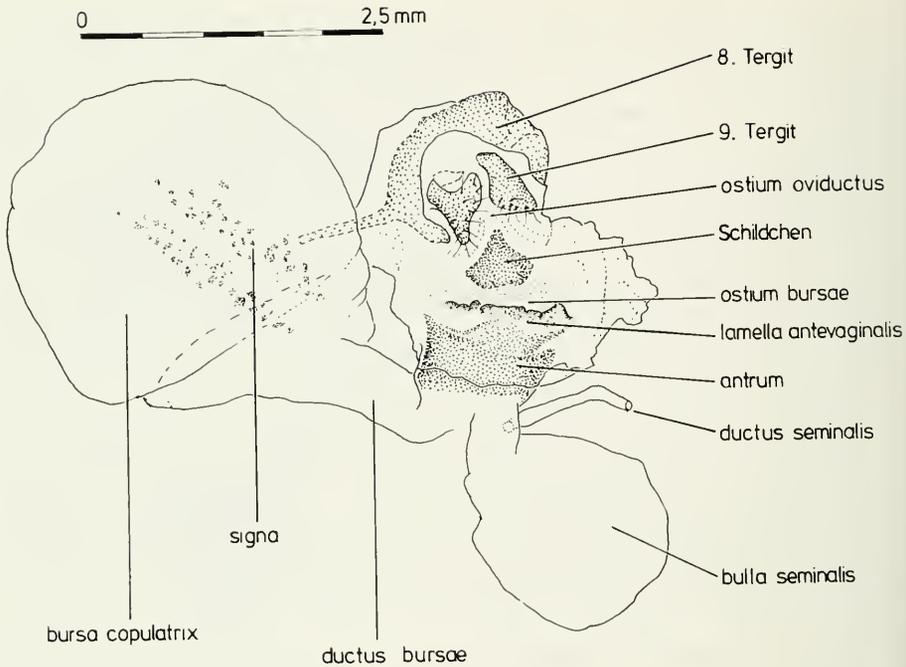


Abb. 2: Weiblicher Genitalapparat einer *Zygaenini*-Art (*Zygaena ephialtes*) (Linnaeus, 1767); die Ausbildung der Bulla seminalis ist eine synapomorphe Bildung der *Zygaenini*.

der *Zygaenini*. Alle diese Merkmale sind in ihrer Ausbildung so speziell, daß eine konvergente Entstehung mit großer Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden kann. Gleiches darf auch für das zygaenoide Habitus-Bild und für die Antennen-Bildung angenommen werden, während auf die Wertung der Stielung der Adern r_3/r_4 bereits im vorhergehenden Abschnitt eingegangen wurde. Das dort Gesagte gilt natürlich auch entsprechend für die Beziehungen innerhalb der *Zygaenini*, für die die Stielung in jedem Fall bereits eine Plesiomorphie darstellt.

Zusammenfassend ist festzuhalten, daß wenigstens fünf spezialisierte Bildungen dafür sprechen, daß die *Zygaenini* eine monophyletische Gruppe darstellen, daß also alle Angehörigen dieses Taxons, dessen Verbreitungsgebiet Abb. 1 wiedergibt, auf eine einzige Stammart zurückzuführen sind. Es ist in diesem Zusammenhang noch interessant darauf hinzuweisen, daß offensichtlich alle ursprünglichen Formen dieser Tribus (*Orna*, *Epiorna*, *Neurosymploca*, *Praezygaena* und basale *Zygaena*-Arten) in weitgehend steppenartigen, ariden Biotopen auftreten und Feuchtgebiete meiden. Sie sind meist im Bereich savannen- bis steppenartiger Landschaften verbreitet. Die wenigen Feuchtlandschafts- und Hochgebirgsformen im palaearktischen Raum stellen demgegenüber stark abgeleitete jüngere Entwicklungsformen dar, deren rezente Lebensräume noch während der letzten Glazialperioden vereist

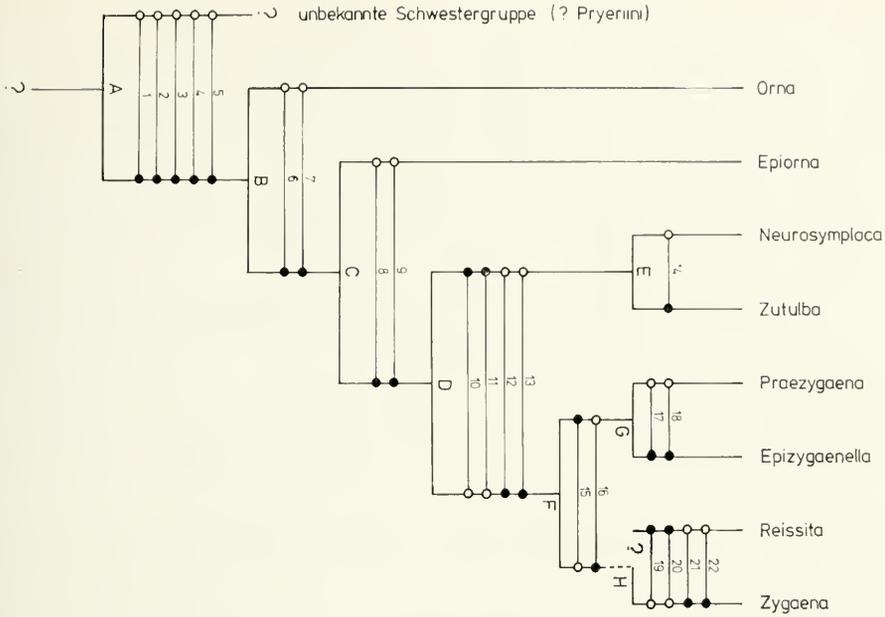


Abb. 3: Das phylogenetische System der *Zygaenini*. Die Zahlen geben die in der beigegebenen Tabelle angegebenen Merkmale mit ihrer plesiomorphen (weiß) und apomorphen (schwarz) Ausprägung wieder.

zu Abb. 3:

- 1 Habitus zygaenoid — nicht-zygaenoid
- 2 Ductus bursae mit — ohne Bulla seminalis
- 3 Uncus geteilt + zweigipflig — einfach
- 4 Aedoeagus mit — ohne Lamina dorsalis
- 5 Antenne gekolbt + hakenförmig — ungekolbt + gerade
- 6 Schuppen breit gefächert — haarförmig
- 7 Lamina ventralis entwickelt — fehlt
- 8 ausgeprägter *Zygaena*-Habitus — Habitus einfach zygaenoid
- 9 Valvenbehaarung gleichmäßig verteilt — nur Dornen
- 10 Axillarader 2 vorhanden — einfache Analaderschlingen
- 11 Laminae häutig — normal sklerotisiert
- 12 zweiter Basalfleck des Vorderflügels entwickelt — fehlt
- 13 Cornuti der Vesica fein gefächert — 1–2 große Dornen
- 14 r_3 – r_5 im Vorderflügel gestielt — nur r_3 + r_4 gestielt
- 15 Valvendorn vorhanden — fehlt
- 16 Axialfurche der Lamina dorsalis vorhanden — fehlt
- 17 r_2 – r_4 im Vorderflügel gestielt — nur r_3 + r_4 gestielt
- 18 Reduzierte Hauptdornenzahl der Lamina dorsalis — zahlreiche Hauptdornen
- 19 1 Paar Hauptdorne der Lamina dorsalis — 2 Paar Hauptdorne (sekundär mehr)
- 20 Valve dreieckig — Valve normal — schalenförmig
- 21 Diapausestadium L 4 entwickelt — fehlt
- 22 Schuppen des Fleck 4 spezialisiert — einfach

Merkmal	plesiomorphe — apomorphe + Merkmalsstufe	Orna	Epiorna	Neuro- symploca	Zatulba	Prae- zygaena	Epi- zygaenella	Reissita	Zygaena
Vfl. r ₃ /r ₄	ungestiebt gestiebt	+	+	+	+	+	+	+	+
Lamina dorsalis	fehlt vorhanden	+	+	+	+	+	+	+	+
Rostrum	vorhanden reduziert	+	+	—	—	—	—	? ?	—
Mittelsporne der Hintertibia	vorhanden reduziert	+	+	—	+	+	+	+	+ —
Antenne	gekämmt gekolbt	—	+	+	+	+	+	+	+
Schuppen	haarförmig gefächert	—	+	+	+	+	+	+	+
Lamina ventralis	fehlt vorhanden	—	+	reduz. + häufig	reduz. + häufig	+	+	+	+
distale Valdenborsten	dornig weich, lang	—	—	+	+	+	+	+	+
Hyalines Wurzelfeld im Hfl.	fehlt vorhanden	—	—	+	+	+	+	+	+

Medianstamm im Vorderflügel	—	—	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
Vfl.-Zeichnung	—	—	+	+	+	+	+	+	+
2. Axillarader im Vfl.	—	—	+	+	—	—	—	—	—
zweiter basaler Vorderfl. fleck	—	—	—	—	—	—	—	—	—
randständiger Valvondorn	—	—	—	—	—	—	—	—	—
r ₂ -r ₄ im Vfl.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Anzahl der Hauptdornen der Lamina dorsalis	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Diapausestadium L ₄	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Schuppen im Bereich d. Fl. 4	?	?	?	?	?	?	?	?	?

waren und erst nach dem Zurückweichen des Eises besiedelt werden konnten (de Lattin, 1967, Müller 1974).

3. Die stammesgeschichtliche Gliederung der Zygaenini auf der Basis ihrer Genera und Subgenera (Abb. 3)

Die zur Begründung der einzelnen Taxa der *Zygaenini* von Alberti (1958/59) herangezogenen Merkmale sollen nun nachfolgend auf ihre stammesgeschichtliche Aussagefähigkeit hin untersucht und überprüft werden. In Tabelle 1 wurden diejenigen Merkmale aufgeführt, die nicht aus den bereits oben angegebenen Gründen (als Sympletiomorphien oder Konvergenzbildungen) aus der Betrachtung ausgeschlossen werden müssen. Auch mehrere von Alberti angeführte Merkmale des weiblichen Genitalapparates wurden hier nicht eingeschlossen, da sie — bei der derzeitigen Kenntnis der *Zygaenidae* — zwar diagnostisch hilfreich sein können, jedoch eine klare Beurteilung der Merkmalsentwicklung noch nicht möglich erscheint. So ist z. B. nicht ohne weiteres zu entscheiden, ob die Abzweigung des Ductus seminalis am Ductus bursae oder die an der Bursa copulatrix als apomorphe Merkmalsbildung zu bewerten ist. Dies muß zumindest solange gelten, als weder die Schwestergruppe der *Zygaenini* noch die der Unterfamilie *Zygaeninae* mit Sicherheit erkennbar sind.

Zusätzlich wurde die von Tremewan (1959) aufgestellte Gattung *Reissita* in die Betrachtung aufgenommen. Ihre Beschränkung auf Südarabien ließ Hinweise auf die Beziehungen afrikanischer und orientalischer *Zygaenini* erhoffen. Ihre Typus-Art, *R. simonyi*, wurde bereits 1899 von Rebel beschrieben, war jedoch von Alberti (1958/59), wohl versehentlich, nicht in seine Untersuchung einbezogen worden. Das Verhältnis dieser Gattung zu den übrigen *Zygaenini* ist bisher noch nicht weiter diskutiert worden.

Es wird nun zu prüfen sein, wie gut die Monophylie einzelner Teilgruppen bzw. der Gesamtgruppe begründet erscheint und wie weit die aus dieser Merkmalsbewertung sich ergebende kladistische Darstellung (Abb. 3) von der Alberti'schen Vorstellung über die Gliederung der *Zygaenini* abweicht.

3.1 Orna / Epiorna und die Reduktion des Rostrum

Bei beiden Taxa ist der Saugrüssel (unterschiedlich stark) reduziert und funktionsunfähig geworden. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß in der Phylogenetischen Systematik übereinstimmende Reduktionen nur in wenigen Ausnahmefällen mit ausreichender Sicherheit als Synapomorphien gewertet werden können. Sicherlich muß davon ausgegangen werden, daß das Fehlen des Rostrum ein abgeleitetes Merkmal und nicht etwa einen Primitivzustand darstellt. Die gegenteilige Annahme (Alberti 1958/59: 261) würde ja bedeuten, daß der im Grundbauplan der *Zygaenidae* vorhandene Saugrüssel zunächst reduziert und dann im weiteren Verlauf der Stammesgeschichte in baugleicher Weise wieder neu gebildet worden ist. Hingegen muß angenommen werden, daß die Reduktion einen spezialisierten Zustand darstellt und möglicherweise als Anpassung an verschlechterte Nahrungsmöglichkeiten eine Voraussetzung für die Erhaltung der in vielen Merkmalen ursprünglich gebliebenen *Orna*- und *Epiorna*-Arten war. Sie könnte mit dem Verschwinden

geeigneter Futterpflanzen der Imagines in ihrem speziellen Lebensraum zusammenhängen.

Die zwischen *Orna* und *Epiorna* bestehenden wesentlichen Unterschiede sind:

Merkmal	<i>Orna</i>	<i>Epiorna</i>
Schuppentyp	haarförmig	gefächert, breit
Lamina ventralis	fehlt	entwickelt
Antennen	kolbig und gekämmt	kolbig ungekämmt
Fleckenbildung der Vorderfl.	ohne oder unscharf	unscharf

Epiorna erweist sich bei dieser Gegenüberstellung stets als die spezialisiertere Gruppe, so daß zu fragen ist, ob es überhaupt apomorphe Merkmale gibt, die für eine Monophylie der beiden Taxa und somit für die Berechtigung ihrer generischen Zusammenfassung sprechen. Während die Monophylie der übrigen *Zygaenini*-Taxa durch eine Anzahl von Merkmalen belegt ist, deuten die genannten Merkmale stärker darauf hin, daß die Beziehungen zwischen *Orna* und *Epiorna* plesiomorpher Natur sind:

Die abgeleitete Struktur der *Epiorna*-Schuppen (vgl. auch Alberti 1961) kann weniger als Autapomorphie von *Epiorna* denn als Weiterentwicklung eines mit den übrigen *Zygaenini* (ohne *Orna*) synapomorphen Merkmals gedeutet werden. Für eine Monophylie von *Epiorna* mit den restlichen *Zygaenini* spricht ferner der Besitz einer Lamina ventralis am Aedoeagus des männlichen Genitalapparates; diese Struktur zeigt keine wesentlichen Verschiedenheiten von den Laminæ ventrales basisnaher Vertreter des Genus *Zygaena* und der afrikanischen *Praezygaena*-Arten. Folgt man dieser Ansicht, so muß das Fehlen der Lamina ventralis bei *Neurosyplocca* und *Zutulba* (in Verbindung mit der schwachen Ausbildung der Lamina dorsalis) als Verlustmerkmal verstanden werden. Dies scheint um so wahrscheinlicher, als die beiden Gruppen durch mehrere synapomorphe Merkmale mit den restlichen *Zygaenini* verbunden sind, jedoch auch mehrere autapomorphe Züge (z. B. den Besitz einer neu gebildeten zweiten Axillarader im Vorderflügel) zeigen, zu denen sich nun auch die Reduktion der beiden Laminæ des Aedoeagus gesellt. — Ob der Verlust der Antennenkämme bei *Epiorna* ebenfalls synapomorph mit den restlichen *Zygaenini* erfolgt ist, läßt sich natürlich — wie bei fast allen Verlustmerkmalen — nicht entscheiden. — Der Besitz bzw. das Fehlen der Mittelsporne an den Hintertibien ist mit Sicherheit polyphyletisch entstanden (vgl. Alberti 1954, 1955, 1958/59; Holik 1956), so daß dieses Merkmal aus der Betrachtung für unsere Zwecke ausgeschlossen werden muß.

Werden *Orna* und *Epiorna*, wie hier vorgeschlagen, als nicht-monophyletisch betrachtet, so ergibt sich daraus die taxonomische Konsequenz, daß beide Taxa nicht länger als Subgenera der bisherigen Gattung *Orna* (sensu Alberti 1958/59) behandelt werden können, da dieses Taxon als paraphyletisch erkannt wurde und da-

her aufzulösen ist. Die bei *Orna* verbleibenden Arten bilden, da ihre Monophylie wegen der überwiegenden Plesiomorphien nicht bewiesen werden kann, nach der Definition von Lorenzen (1976) ein paraphyletisches Taxon. — *Orna* und (*Epiorna* + alle Rest-*Zygaenini*) sind — genealogisch gesehen — Schwestergruppen, also gleichen phylogenetischen Alters. Aus rein praktischen Erwägungen scheint es nun weder sinnvoll noch wünschenswert in Fällen wie dem vorliegenden eine der stammesgeschichtlichen Abstufung entsprechende Anzahl supraspezifischer Kategorien zu schaffen, so daß es als die praktikabelste Lösung erscheint, *Orna* ebenso wie *Epiorna* und den übrigen monophyletischen Teilgruppen der *Zygaenini* (*Neurosymploca*, *Praezygaena* und *Zygaena*) den taxonomischen Status einer Gattung zu belassen. Aufschluß über die tatsächlichen genealogischen Verhältnisse wird letztlich ja nur die stammbaumartige Darstellung und nicht ein Kategorien-System mit einer begrenzten Anzahl verfügbarer Abstufungen geben können. — Dieses Beispiel zeigt wiederum, daß die strenge Forderung der Kladisten (z. B. Hennig 1969) allen Taxa gleichen phylogenetischen Alters auch gleich hohen taxonomischen Status einzuräumen nicht haltbar ist (vgl. auch Mayr 1975).

3.2 (*Neurosymploca* + *Praezygaena* + *Reissita* + *Zygaena*)

Die Monophylie dieser Gruppe ist gut belegt: der ausgeprägte *Zygaena*-artige Habitus neben der übereinstimmend ausgebildeten, langen und lokal begrenzten Behaarung des distalen Teiles der Valven-Innenfläche lassen keine andere Deutung zu, als daß es sich hier um synapomorph entstandene Merkmale handelt.

3.3 (*Neurosymploca* + *Zutulba*) — (*Praezygaena* + *Epizygaenella* + *Reissita* + *Zygaena*)

Das spontane Auftreten einer 2. Axillarader im Vorderflügel mit ihrem speziellen Verlauf deutet ebenso wie der übereinstimmende Bau der Lamina dorsalis und ventralis auf eine gemeinsame Abstammung der beiden Teilgruppen. Sicherlich handelt es sich hier um autapomorphe Merkmale von (*Neurosymploca* + *Zutulba*), während die gemeinsame Stielung der Vorderflügeladern r_3 - r_5 die weitergehende Spezialisierung von *Zutulba* belegt. Ob *Neurosymploca* in der bisherigen Umgrenzung tatsächlich monophyletisch ist, scheint nicht ganz sicher; zumindest wäre denkbar, daß einige Arten näher mit *Zutulba* als mit *N. concinna* (Dalman, 1823), der Typus-Art dieser Gattung, verwandt sind.

Für eine mögliche Monophylie der verbleibenden Taxa *Praezygaena*, *Epizygaenella*, *Reissita* und *Zygaena* sprechen wiederum zwei Merkmale:

1. das gemeinsame Auftreten eines zweiten Basalflecken im Vorderflügel
2. der übereinstimmende Bau der Cornuti der Vesica im männlichen Genitalapparat.

Besonders das letztgenannte Merkmal spricht in seiner übereinstimmenden Ausprägung und der gleichmäßigen Verteilung der Cornuti für die Abstammung von einer gemeinsamen Stammart und kann kaum konvergent entstanden sein.

3.4 *Praezygaena* + *Epizygaenella* — (*Reissita* + *Zygaena*)

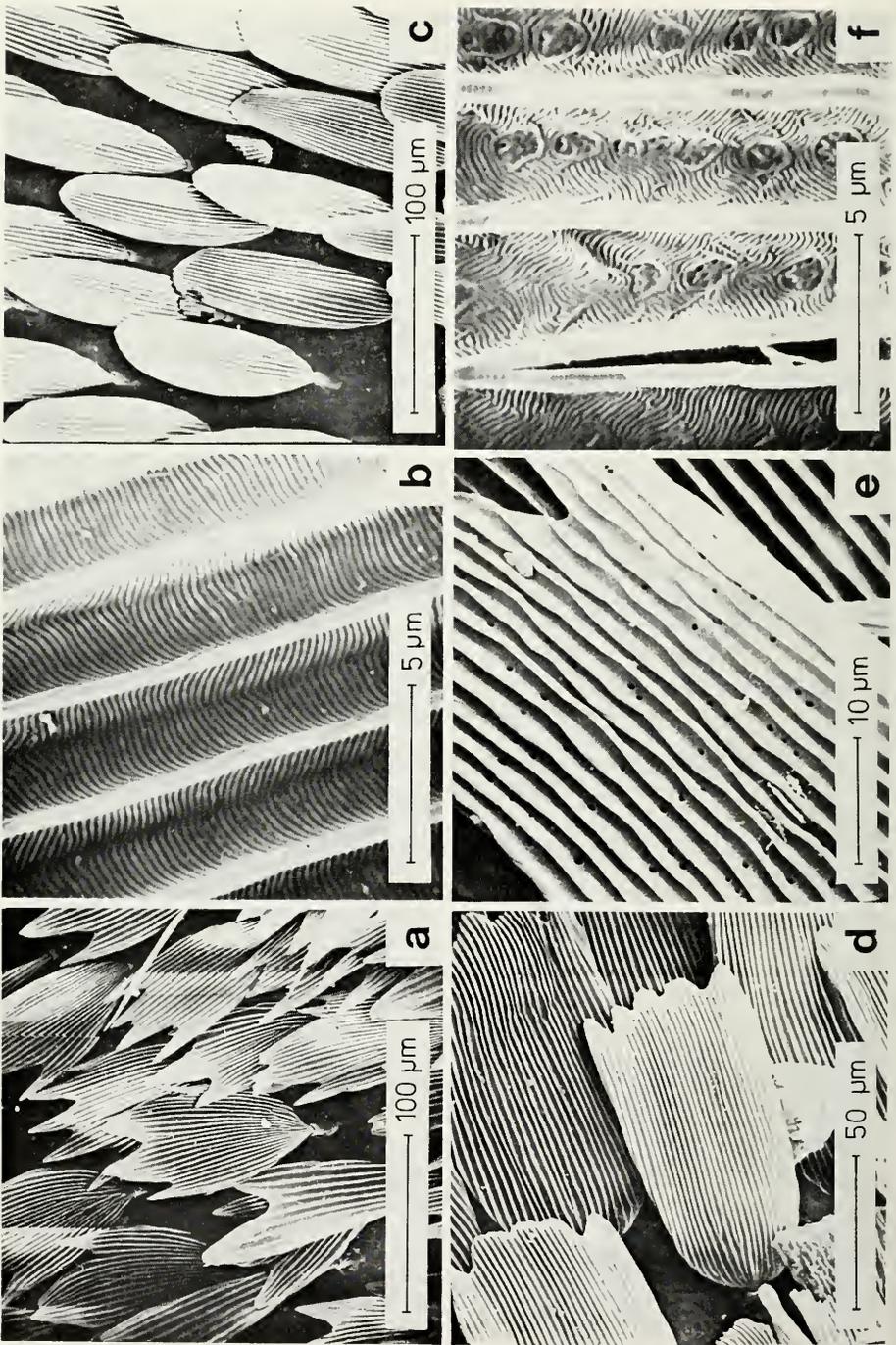
Das gemeinsame Auftreten eines Valvendornes bei *Praezygaena* und *Epizygaenella* (verbunden mit auffallender habitueller Übereinstimmung der *myodes*-Grup-

pe mit *caschmirensis*) ist ein synapomorphes, ausschließlich dieser Gruppe gemeinsames Merkmal. Lage und Ausbildung dieser Struktur sprechen für eine monophyletische Merkmalsentstehung. — In einigen Punkten des männlichen Genitalapparates (z. B. Lamina dorsalis und ventralis) und in der Ausbildung des Vorderflügel-Geäders ist *P. caschmirensis* stärker spezialisiert, besitzt also autapomorphe Merkmale. Dennoch müssen die beiden Teilgruppen mit ihrer disjunkten Verbreitung (*Praezygaena* in Ost- und Südafrika, *Epizygaenella* in der nördlichen Orientalis) entsprechend ihrer Monophylie als Schwestergruppen behandelt und in dem gleichen Taxon vereinigt werden. Nähere Angaben zu verschiedenen Merkmalskomplexen von *P. caschmirensis* finden sich in einer getrennt erscheinenden Arbeit, in der auch die Beziehungen zu *Praezygaena* und *Zygaena* ausführlich diskutiert werden (N a u m a n n 1977 b).

Für die beiden verbleibenden Gruppen, *Reissita* und *Zygaena*, stellt sich nun die Frage, ob *Reissita* als Schwestergruppe von (*Praezygaena* + *Epizygaenella*) oder von *Zygaena* zu betrachten ist. — Die Gattung wurde 1959 von T r e m e w a n für „*Zygaena*“ *simonyi* Rebel, 1899 aufgestellt. Der Autor führt eine Reihe „charakteristischer“ Merkmale an:

1. Axillaris 1 und 2 anastomisierend, parallel zur Analis (Vorderflügel)
2. m_2 und m_3 aus gemeinsamem Ursprung (Vfl.)
3. r_3 und r_4 gestielt (Vfl.)
4. im Hinterflügel fehlende m_2
5. Hintertibien ohne Mittelsporne
6. Valven dreieckig (männlicher Genitalapparat)
7. Uncus zweispitzig (männlicher Genitalapparat)
8. Lamina dorsalis mit kompakten Feldern kurzer Dorne, jedoch mit freiem Mittelfeld (Axialfurche)
9. Lamina dorsalis mit einem Paar großer Basaldorne (Hauptdorne)
10. Vesica mit einem großen, flach dreieckigen Cornutus, 4—6 kleineren und einer Reihe langer dornenförmiger Cornuti
11. Ante- und Postvaginalplatten stark sklerotisiert (weiblicher Genitalapparat)
12. Ductus bursae im ersten Abschnitt stark sklerotisiert (weiblicher Genitalapparat)
13. Bursae copulatrix mit Signum aus ca. 50 Dornen (weiblicher Genitalapparat)

Hiervon sind die Merkmale 1, 3, 7, 11 und 12, wie bereits gezeigt wurde, Grundbauplanmerkmale der *Zygaenini*. Merkmal 5 ist innerhalb der *Zygaenini* mehrfach polyphyletisch entstanden, die Übereinstimmung mit *Praezygaena* (*Epizygaenella*) *caschmirensis* in diesem Punkt kann daher nicht als Apomorphie gewertet werden und muß somit aus der Betrachtung ausscheiden. Merkmal 13, kugelförmige Bursa mit einem aus symmetrisch angeordneten Dornenfeldern bestehenden Signum, treffen wir in ganz analoger Weise bereits bei *Praezygaena* und bei den Subgenera *Agrumenia* und *Zygaena* von *Zygaena* an (vgl. Tafel 47—59 bei A l b e r t i 1958/59). Es gehört daher mit Sicherheit bereits zu den Grundbauplanmerkmalen des Stammgruppenvertreters von (*Praezygaena* + *Epizygaenella* + *Zygaena*). — Das Fehlen der m_2 im Hinterflügel (Merkmal 4) wird zwar von T r e m e w a n als wesentliches Unterscheidungsmerkmal von *Reissita* gegenüber *Zygaena* und *Epi-*



zygaenella angesehen, fehlt jedoch bereits der von ihm in der gleichen Arbeit beschriebenen *Reissita sylviae*. Es kann sich daher wohl nur um ein junges Verlustmerkmal handeln, das nicht einmal vom Standpunkt der klassifizierenden Taxonomie aus hilfreich ist. Möglicherweise handelt es sich auch lediglich um eine Anomalie des untersuchten Stückes.

Lediglich im Bau des männlichen Genitalapparates finden sich einige Hinweise auf mögliche Abstammungsgemeinschaft mit anderen *Zygaenini*. Leider ist neueres Belegmaterial nicht zugänglich, so daß wir unsere Beurteilung dieser Merkmale nur auf der Basis der T r e m e w a n 'schen Arbeit und der dort veröffentlichten Abbildungen vornehmen müssen. Es bleiben nämlich, trotz der offensichtlichen Fehlbeurteilung anderer Merkmale von *Reissita* drei Merkmale des männlichen Genitalapparates, die uns Hinweise auf eine mögliche gemeinsame Abstammung mit *Zygaena* geben (Merkmale 8—10). Die Reduktion der Anzahl der Hauptdornen der Lamina dorsalis auf ein einziges Paar ist sicherlich eine hochwertige Apomorphie. Bereits bei *Epizygaenella* findet sich ja eine Reduktion auf 4—6 Hauptdorne, wobei jedoch eine erhebliche interspezifische Variabilität erhalten bleibt (N a u m a n n 1977 b). Hingegen finden wir bei zahlreichen (als basisnah angesehenen) Vertretern von *Zygaena* eine durchgehende und interspezifisch kaum variable Festlegung auf entweder 2 oder 4 Hauptdorne. Auch die von T r e m e w a n beschriebene Form der Lamina ventralis (mit einer bei *Praezygaena* und anderen *Zygaenini* fehlenden Axialfurche) stimmt mit der abgeleiteten Merkmalsausprägung bei *Zygaena* und nicht mit *Epizygaenella* bzw. den afrikanischen *Praezygaena*-Arten überein. Dies gilt (unter Vorbehalt) auch für den Bau der Cornuti der Vesica. Leider ist die T r e m e w a n 'sche Abbildung so unzureichend, daß eine exakte Beurteilung nicht möglich ist. Es sei auch darauf hingewiesen, daß es ein mit *Epizygaenella* übereinstimmendes Merkmal gibt: den jeweils identischen Ursprung von m_2 und m_3 im Vorderflügel — ein Merkmal, das ebensogut konvergent wie monophyletisch entstanden sein kann. Hier gilt natürlich das weiter oben über die Stielung der Adern r_3 und r_4 Gesagte entsprechend.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß es für ein Schwestergruppenverhältnis mit *Praezygaena* keine und für ein solches mit *Zygaena* nur indirekte Hinweise gibt. Es scheint daher besser, zum gegenwärtigen Zeitpunkt den mangelhaften Stand unserer Kenntnisse klarzulegen als auf der Basis unbeweisbarer Vermutungen und Spekulationen weitreichende Schlußfolgerungen zu ziehen. Bewußt ist diesem unzureichenden Kenntnisstand, der angesichts des schlecht zugänglichen Materials noch längere Zeit anhalten dürfte, in der stammbaummäßigen Darstellung (Abb. 3) Rechnung getragen worden. — Mit Sicherheit läßt sich jedoch sagen, daß *Reissita simonyi* einen in mehreren Punkten (δ -Genital, Valvenform, Habitus, Geäder) abgeleiteten Typus darstellt, dessen Studium uns nur wenige Anhaltspunkte über den Grundbauplan von *Zygaena* resp. ihrer Stammart vermitteln kann.

Abb. 4: Feinstrukturen auf den Schuppen des Fleck 4 bei *Praezygaena* (*Epizygaenella*) *caschmirensis* und bei *Zygaena*: a, b. *P. caschmirensis* — Fleck 4, c. *P. caschmirensis* — Rotschuppen des Hinterflügels, d, e: *Zygaena* (*Agrumenia*) *sogdiana* ssp. *storaiaae* N a u m a n n, 1974: Schuppen des Fleck 4; f: *Zygaena* (*Agrumenia*) *afghana* M o o r e, 1858: Schuppe des Fleck 4, Feinstruktur.

4. Die geographischen Beziehungen der afrikanischen Zygaenini

Kehren wir nun nach der Diskussion der stammesgeschichtlichen Entwicklung bei den *Zygaenini* zu den beiden anfangs gestellten Fragen zurück, die wir durch diese Rekonstruktion einer Klärung näher bringen wollten, nämlich,

1. ob die Einwanderung der *Zygaenini* in die Palaearktis von der Aethiopia aus über die Orientalis oder von der Orientalis in die Palaearktis hinein erfolgt sei und
2. welches die Grundbauplanmerkmale des Genus *Zygaena* bzw. seiner Stammgruppe sind.

4.1 Die Anzahl der aus Afrika herausführenden Stammlinien

Um zu sehen, wieviele Stammlinien überhaupt aus der Aethiopia heraus (oder in sie hinein-)führen, gilt es (Hennig 1960) festzustellen, wieviele monophyletische, in Afrika endemische Artengruppen (Gattungen, Untergattungen) existieren, deren Schwestergruppen nicht in Afrika leben. Vergleichen wir mit Abb. 3, so ergibt sich, daß diese Definition lediglich für *Praezygaena* zutrifft, deren Schwestergruppe *Epizygaenella* in der Orientalis lebt (Abb. 1). Für alle übrigen aethiopischen Gruppen (*Orna*, *Epiorna*, *Neurosyploca*) gilt nicht, daß ihre Schwestergruppe außerhalb der Aethiopia lebt, denn ein Teil der jeweiligen Schwestergruppe lebt ja stets auch auf dem afrikanischen Kontinent.

Im erweiterten Sinn trifft die Aussage jedoch auch für die Gattung *Praezygaena* (= *Praezygaena* + *Epizygaenella*) zu, deren Schwestergruppe *Zygaena* (+ *Reisita* ?) ja ebenfalls außerhalb der Aethiopia, nämlich in der Palaearktis (+ Südarabien) lebt. Da wir annehmen dürfen, daß wir die Stammesgeschichte der *Zygaenini* zuvor soweit zutreffend rekonstruiert haben, daß keine der bekannten anderen Taxa (*Orna*, *Epiorna*, *Neurosyploca* oder *Zutulba*) eine außerhalb der Aethiopia lebende Schwestergruppe besitzt, ergibt sich somit, daß insgesamt zwei Stammlinien der *Zygaenini* aus der Aethiopia herausführen. Es sei darauf aufmerksam gemacht, daß diese Aussage im wesentlichen auf der Bewertung des Valvendornes von *Epizygaenella* als einer homologen, mit der bei *Praezygaena* synapomorphen Bildung beruht. Sollte sich diese Auffassung doch noch als unzutreffend erweisen, d. h. *Epizygaenella* als näher verwandt mit *Zygaena* als mit *Praezygaena* erkannt werden, so bliebe lediglich eine einzige aus Afrika herausführende Stammlinie erhalten. — Ein ausführlicher Vergleich von *Praezygaena*- und *Zygaena*-Merkmalen mit *Epizygaenella* (N a u m a n n 1977 b) hat allerdings keine Hinweise für eine derartige Annahme erbringen können, obwohl zahlreiche neuere Daten über *Epizygaenella* und *Zygaena* zur Verfügung stehen.

4.2 Mögliche Besiedlungsrichtungen

Wie ist nun unter diesen Voraussetzungen die Tatsache zu bewerten, daß die *Zygaenini* mit den meisten Plesiomorphien, also die ursprünglichsten Gruppen, sich im Süden des afrikanischen Kontinents erhalten haben? Zwei (bereits oben angedeutete) Möglichkeiten erscheinen denkbar:

1. Die Stammart aller *Zygaenini* lebte in der Aethiopia; alle rezenten Formen sind Nachkommen dieser Stammart und die Evolution der Gruppe erfolgte bis zur Auswanderung von zwei Stammlinien auf afrikanischem Boden. Die Auswande-

rung über den arabischen Brückenraum erfolgte zweimal unabhängig voneinander: einmal durch Formen aus der Stammgruppe von *Zygaena* (+ *Reissita* ?, letztere vielleicht als abgeleitetes Relikt solcher Vorstufen), zum anderen durch die Stammgruppe von *Epizygaenella*.

Es wäre allerdings auch denkbar, daß bereits ein Stammgruppenvertreter von (*Praezygaena* + *Epizygaenella* + *Reissita* + *Zygaena*) aus Afrika ausgewandert ist und daß erst die Stammart der afrikanischen *Praezygaena*-Arten (nach der Trennung von *Epizygaenella*) in die Aethiopia rückwanderte. Gegen diese Auffassung spricht die Tatsache, daß ursprünglichere Formen sich im allgemeinen in ihren Lebensräumen erhalten und zu geringerer Vagilität neigen.

2. Die alternative Denkmöglichkeit wäre die, daß die Stammart der *Zygaenini* außerhalb der Aethiopia, also im orientalisches-palaearktischen Raum, gelebt hat, daß aber im Verlaufe der Evolution der Gruppe, d. h. nach den einzelnen Aufspaltungsprozessen A, B, C usw. (Abb. 3) jeweils diejenige Formengruppe, deren Merkmale vorwiegend plesiomorph blieben, in die Aethiopia abgedrängt wurden. Diese Hypothese würde also eine mehrfache ost-west-gerichtete Wanderungsbewegung von Teilgruppen der *Zygaenini* voraussetzen und damit verlangen, daß der südarabische Brückenraum über längere Zeiträume hinweg passierbar blieb, will man nicht eine außerordentlich rasche Stufenfolge $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D$ resp. $\rightarrow E$ annehmen, wofür keine erkennbaren Gründe vorliegen.

Diese Vorstellung müßte ebenfalls begründen, weshalb gerade die jeweils vorwiegend plesiomorphe Merkmale zeigende Gruppe ihren ursprünglichen Lebensraum verlassen hat, während die abgeleitete Gruppe (von der man wohl größte Anpassungsfähigkeit erwarten darf) im orientalisches-palaearktischen Raum verblieb, um nach weiteren Teilungsvorgängen wiederum einen Zweig in die Aethiopia zu entsenden.

4.3 Diskussion

Da wir die Schwestergruppe der *Zygaenini* und auch die der *Zygaeninae* nicht mit Sicherheit kennen, können wir die beiden Hypothesen nur nach ihrem Wahrscheinlichkeitswert, nicht jedoch aufgrund der Kenntnis der Lebensräume der Schwestergruppen beurteilen. Der Vergleich zeigt, daß die Hypothese 1 wesentlich weniger Hilfskonstruktionen erfordert als die Hypothese 2. Sollte sich *Alberti's* Vorstellung, daß *Pryeria* die Schwestergruppe der *Zygaenini* darstellt, als richtig erweisen, so würde dies nicht gegen diese Hypothese sprechen: im Gegenteil wurde ja bereits eine Einwanderung eines Stammgruppenvertreters der *Zygaenini* gefordert. Das rezente Verbreitungsgebiet von *Pryeria* ist auf den ostasiatischen Raum (Japan, China) beschränkt.

Besonderes Interesse verdient eine aus den oberen (miocänen) Schichten des Randecker Maars (Schwäbische Alb) beschriebene fossile Zygaenine: „*Zygaena*“ *miocaenica* Reiss, 1935. Habituelle Merkmale des erstaunlich gut erhaltenen Fossils zeigen, daß wir es hier mit einer sechs-fleckigen Zygaenine aus der Umgebung von *Praezygaena* (Übereinstimmung in der weißen Antennenspitze) und *Zygaena* zu tun haben. Das Fossil zeigt nach *Reiss* (1935) keine apomorphen Merkmale der Taxa *Zygaena* oder *Praezygaena* (*Epizygaenella*). Dafür ist es uns jedoch mit Hilfe des eindeutig erkennbaren (und hier bereits etwas abgeleiteten) Sechs-Fleckmusters der Vorderflügel (d. h. der Anwesenheit eines doppelten Basalfleckens) möglich, den

Zeitpunkt der Abtrennung der Stammgruppe von (*Praezygaena* + *Epizygaenella* + *Reissita* + *Zygaena*) — und damit auch den Zeitpunkt der Einwanderung höherer *Zygaenini* in die Palaearktis — zu erkennen. Dieser Vorgang muß, wie dieses apomorphe Merkmal zeigt, im Miocän abgeschlossen gewesen sein. Dementsprechend muß auch die südarabische Brückenverbindung zwischen der Aethiopsis und der Orientalis in jedem Fall bis zu diesem Zeitpunkt aufrecht erhalten geblieben sein.

Wir haben gesehen, daß — vorausgesetzt die im ersten Teil der Arbeit durchgeführte Rekonstruktion der Phylogenese ist zutreffend und beruht nicht an entscheidenden Stellen auf Konvergenzen oder Symplesiomorphien — ein doppelter Faunenaustausch zwischen der Aethiopsis und der Orientalis resp. Palaearktis anzunehmen ist. Dieses Ergebnis bestätigt die Ansicht ALBERTI'S, daß über den südarabischen Brückenraum „die Einwanderung primitiver *Zygaenini* (Genus *Orna*) in die Aethiopsis erfolgt ist“ und daß auch für „die schon relativ moderne Stufe der Gattung [*Praezygaena*] . . . (ein) Zusammenhang zwischen den Urformen von [*Praezygaena*] über diesen Brückenraum hinweg und in ihm gefordert werden muß“ (1958/59: 272). Einschränkend ist hierzu zu sagen, daß natürlich nicht primitive *Zygaenini* des Genus *Orna* selbst eingewandert sein können, sondern lediglich Stammgruppenvertreter der *Zygaenini*, deren Aussehen weitgehend dem der rezenten Formen von *Orna* entsprochen haben dürfte. *Orna* hat, wie wir sahen, offensichtlich nur wenige autapomorphe Züge entwickelt.

Wenn wir (mit ALBERTI) im Besitz des Valvendornes bei *Praezygaena* und *Epizygaenella* ein synapomorphes Merkmal erblicken und eine konvergente Entstehung bei afrikanischen und orientalischen Formen ausschließen, ergibt sich die Forderung nach einer zweimaligen Einwanderung spezialisierter *Zygaenini* (d. h. von *Epizygaenella*-Vorfahren und *Zygaena*-(+ *Reissita*?)-Vorfahren in den orientalisches-paläarktischen Grenzraum. — Für die Mutmaßung, „daß die Untergattung *Epizygaenella* in Nordindien und die Untergattung *Praezygaena* in Südafrika entstanden ist“, gilt jedoch die Einschränkung, daß lediglich die Stammart von *Epizygaenella*, also der letzte gemeinsame Vorfahre der rezenten Formen, in Indien gelebt haben kann, während sich die Stammgruppe von *Epizygaenella* nach unserer Vorstellung in der Aethiopsis entwickelt haben muß. — Gleiches gilt dann auch für den Stammgruppenvertreter von *Zygaena* (+ *Reissita*?).

Es bleibt noch zu fragen, wieso die Ergebnisse ALBERTI'S so weitgehend mit dem vom Standpunkt der Phylogenetischen Systematik erhaltenen Vorstellungen übereinstimmen, soweit es die Phylogenese der *Zygaenini* betrifft. Dies ist dadurch zu erklären, daß die meisten von ALBERTI herangezogenen „Leitmerkmale“ Synapomorphien darstellen, die in der Phylogenetischen Systematik ja ebenfalls „Leitmerkmale“ darstellen. Dort hingegen, wo ALBERTI'S Klassifizierung auf Symplesiomorphien beruht (*Pryeria*, *Orna/Epiorna*), weichen die Vorstellungen ab.

5. Die Grundbauplanmerkmale von *Zygaena*

Als eine für das weitere Verständnis von *Zygaena* und die spätere Rekonstruktion ihrer Entwicklungsgeschichte wesentliche Aufgabe ist nun noch zu klären, welche Merkmale zur Grundausrüstung der Stammgruppe dieser Gattung gehört haben müssen. Nach ihrer Entstehung lassen sich hier zwei Merkmalsgruppen unterscheiden:

- a) die autapomorphen Merkmale von *Zygaena*
und
- b) die synapomorphen Merkmale, die *Zygaena* mit den Stammgruppen einiger oder mehrerer anderer *Zygaenini* gemeinsam hat.

Obwohl in der Literatur zahlreiche Diskussionen über die taxonomisch-typologische Abgrenzung von *Zygaena* gegen *Epizygaena* (sensu auctorum) und andere *Zygaenini* zu finden sind (vgl. hierzu Alberti 1954, 1955, 1956, 1958/59; Holik 1956; Reiss 1958), fehlen leider alle Hinweise auf synapomorphe Merkmale dieses Taxons, die ja einzig und allein die Monophylie begründen könnten.

Das von Jordan (1907) bei der Aufstellung von *Epizygaena* angegebene Fehlen der Mittelsporne der Hintertibien erwies sich bei der Nachprüfung durch andere Autoren (Burgeff 1914, Alberti 1955, 1956, Holik 1956) als ungeeignet, da sich zeigte, daß es auch *Zygaena*-Arten gibt, denen dieses Merkmal fehlt (siehe oben). Alberti hatte noch 1954 aufgrund dieses Leitmerkmals vorgeschlagen die frühere Umgrenzung von *Zygaena* aufzugeben und alle nicht-mittelsporentragenden Formen mit *Epizygaenella* zu vereinigen. Nachdem sich jedoch durch die Entdeckung der Valvenstrukturen bei *Epizygaenella* und *Praezygaena* ein apomorphes Merkmal gefunden hatte und zugleich gezeigt werden konnte, daß das Fehlen der Tibialsporne konvergent bei verschiedenen *Zygaenini* entstanden sei, wurde dieser Gedanke wieder aufgegeben.

1958/59 definierte Alberti *Zygaena* dann wie folgt:

„Valven gestreckt, schalenförmig, distal abgerundet, ohne Fortsätze, aber mit dichtem Besatz von langen Borstenhaaren im distalen Teil der Innenfläche, alle Merkmale nur in Verbindung mit Fehlen einer voll ausgebildeten ax_2 am Vorderflügel gültig. Verbreitung rein palaearktisch.“

Sieht man zunächst einmal von dem Merkmal „Verbreitung“ ab, so zeigt sich (siehe nachfolgende Aufstellung), daß alle angegebenen Merkmale bereits zum Grundplan der Stammgruppe von (*Neurosymploca* + *Zutulba* + *Praezygaena* + *Epizygaenella* + *Reissita* + *Zygaena*) gehören, also plesiomorphe Merkmale sind, die lediglich in ihrer Gesamtkombination (wegen der apomorphen Bildungen einiger Teilgruppen) auf *Zygaena* zutreffen, ohne damit irgendeine Beweiskraft für deren Monophylie zu besitzen.

Auf der Suche nach abgeleiteten *Zygaena*-Merkmalen stoßen wir nun auf das oben bereits zitierte Merkmal „Verbreitung“, das Alberti in seiner Arbeit (1958) wie folgt bewertete: „Alle zygaenoiden Tiere der Palaearktis gehören zu *Zygaena*.“ Gegen diese Definition ist natürlich einzuwenden, daß sie auch eine mehrmalige (polyphyletische) Besiedlung der Palaearktis durch zygaenoide Vorfahren zuläßt und somit als Monophylie-Kriterium nicht ausreicht. Auch hier haben wir also ein typologisches Vorgehen festzustellen.

Beim Vergleich der Biologie palaearktischer *Zygaena*-Arten mit der von *Praezygaena* (*Epizygaenella*) *caschmirensis* (Kollar, 1848) hatte sich gezeigt, (Naman, 1977 b), daß nur *Zygaena* ein eingeschaltetes spezielles Diapause-Stadium (L4) besitzt, das durch Reduktion der Kopfkapselgröße, Entfärbung und den Verzicht auf Nahrungsaufnahme und Verdauungsprozesse (Burgeff 1971, Übel 1974) gekennzeichnet ist. Dieses spezielle Merkmal kann man sich wohl nur monophyletisch entstanden vorstellen. Im Zusammenhang mit der Verbreitung von *Zy-*

gaena im paläarktischen Raum darf es vielleicht sogar als Anpassung an das kontinental-gemäßigte Klima des paläarktischen Raumes bzw. derjenigen Randgebiete, in denen die Stammgruppenvertreter von *Zygaenae* lebten, verstanden werden.

Als zweites autapomorphes Merkmal von *Zygaena* kann der Feinbau der Flügel-schuppen im Bereich des Fleck 4 gewertet werden, die auch bei mutmaßlich ursprünglichen Gattungsvertretern (*sogdiana*, *cocandica*) durch die Ausbildung von Freiräumen zwischen den Rippen gekennzeichnet sind (Abb. 4). Auch in diesem Merkmal stimmen die untersuchten Vertreter überein, wenn auch abgeleitete Formen (z. B. *Zygaena afghana*) eine weitergehende Komplizierung dieses Musters zeigen.

Wenn wir somit nun rückschließend auch das Merkmal „Verbreitung“ des Genus *Zygaena* als monophyletisch entstanden erkennen, darf zugleich die Erwartung ausgesprochen werden, daß die Rekonstruktion der Stammesgeschichte von *Zygaena* vom Standpunkt der Phylogenetischen Systematik zugleich wichtige Hinweise auf die Evolution von Arealen und die Interpretation plesiomorpher und apomorpher Merkmale an Arealen zulassen wird.

Nachstehend folgt ein Verzeichnis von Merkmalen, die bereits die Stammgruppenvertreter früher Vorfahren von *Zygaena*, die also mit anderen Teilgruppen der *Zygaenini* gemeinsam sind, besessen haben und die — auf *Zygaena* bezogen — als plesiomorphe Merkmale zu betrachten sind:

1. morphologische Merkmale

- Nebenaugen vorhanden
- Chaetosoma vorhanden
- Antenne kolbig, ungekämmt
- Epiphysis vorhanden
- r_3/r_4 im Vorderflügel gestielt
- Medianstamm reduziert
- Analıs vorhanden
- Schuppen des Fleck 4 verbreitert, mehrspitzig, mit spezialisierten Ringstrukturen zwischen den Rippen
- Valven mit distalem Borstenbesatz (♂)
- Uncus zweispitzig, mit Sinneshaaren
- Lamina dorsalis mit Axialfurche und wenigen Hauptdornen (2—4) und einem Feld von Nebendornen
- Lamina ventralis mit Axialfurche
- Ductus seminalis mit bulla (♀)
- spezielle Legeröhre fehlt
- Ductus seminalis zweigt in der Nähe des Bursasackes ab

2. habituelle Merkmale

- Vorderflügel-flecken weiß bis gelb, sekundär mit auftretender Rotkernung
- Sechsfleck-Typus mit nierenförmigem Fleck 6 und zwei deutlichen Wurzelflecken des Vorderflügels
- Hinterflügel rot (?)
- hyalines Wurzelfeld im Hinterflügel
- Analzahn stark einspringend, teils mit der vorderen Zahnbildung des Hinterflü-

gels zusammenstoßend
Abdominalringe vorhanden
Analbusch vorhanden

3. präimaginale Merkmale

Raupe mit subdorsaler Fleckenreihe der Segmente 2—12
gelbe Pigmentfleckreihe oberhalb der Stigmata vorhanden
epidermale Wehrdrüsen vorhanden
Kokon mit Einlagerungen von Oxalat-Kristallen (Naumann 1977 a, b)

Zweifellos wird sich bei Vorliegen reicheren und neueren Untersuchungsmaterials diese Liste plesiomorpher *Zygaena*-Merkmale noch erweitern lassen. Natürlich ließen sich in diese Liste auch sämtliche allgemeinen Insekten-, Lepidopteren- usw. Merkmale einbauen, ohne daß dabei jedoch die für die Rekonstruktion der Stammesgeschichte von *Zygaena* selbst erforderliche Information bereichert würde. — Die Liste reicht bereits jetzt aus, um eine recht genaue Vorstellung vom Habitus und den morphologischen Strukturen eines Stammgruppenvertreters von *Zygaena* zu gewinnen. Ein Vergleich mit rezenten Gattungsvertretern zeigt, daß er in etwa durch *Zygaena (Agrumenia) cocandica* Erschoff, 1874 oder durch die bereits von Alberti als ursprünglich angesprochene *Zygaena (Agrumenia) escaleraei* Poujade, 1900 mit alternativ roter Grundfarbe der Vorderflügel bei ihrer ssp. *saadii* Reiss, 1938, verkörpert wird. Neben den genannten morphologischen Merkmalen stimmen diese beiden Arten auch habituell gut mit den geforderten Kriterien überein, wenn auch jede für sich autapomorphe Merkmalszüge trägt. Von besonderem Interesse ist, daß das Auftreten rotgekernter, weiß-gelber Zeichnungselemente ebenfalls bei afrikanischen *Zutulba*-Arten (und bei *Neurosymploca*?) zu beobachten ist. Solche rot/gelb-Alternativen dürften, wie das Beispiel von *Zygaena cocandica* besonders gut zeigt, auf anderen genetischen Voraussetzungen beruhen als die Gelb-Mutanten bei stärker abgeleiteten Arten des Subgenus *Zygaena* (z. B. *transaplina*, *angelicae*, *ephialtes*, *filipendulae* etc.). Bei den letztgenannten Formen werden von diesem Umfärbungsprozeß (der möglicherweise auf eine Blockmutante zurückzuführen ist) sämtliche Zeichnungsanlagen, also auch die des Hinterflügels und der Abdominalringe, erfaßt.

6. Zusammenfassung

Es wurde versucht die Stammesgeschichte der *Zygaenini* (*Insecta*, *Lepidoptera*: *Zygaenidae*) im Rahmen einer Merkmalsanalyse (nach Hennig) zu rekonstruieren. Besonderes Augenmerk wurde der Frage stammesgeschichtlicher Beziehungen zwischen den aethiopischen, orientalischen und palaarktischen Formen dieser Gruppe zugewandt.

Die Ergebnisse lassen sich wie folgt zusammenfassen:

1. Die *Zygaenini* sind eine monophyletische Gruppe. Ob, wie Alberti (1954) annimmt, die *Pryeriini* ihre Schwestergruppe darstellen oder nicht, kann solange nicht durch Synapomorphien belegt werden, wie nicht bekannt ist, welche der bisher zur Klassifizierung der *Zygaenidae* verwandten Merkmale Plesiomorphien und welche Apomorphien darstellen.

2. Die aethiopischen *Zygaenini* stellen eine paraphyletische Gruppe dar: zwei Gruppen jüngerer Nachkommen, die Untergattung *Epizygaenella* und die Gattung *Zygaena*, leben außerhalb der Aethiopis.
3. *Epizygaenella* ist die Schwestergruppe der Untergattung *Praezygaena*. Beide gemeinsam stellen höchstwahrscheinlich die Schwestergruppe von *Zygaena* (+ *Reissita* ?) dar.
4. Auf der Basis dieser Stammesgeschichte ist anzunehmen, daß die *Zygaenini* zweimal unabhängig voneinander aus der Aethiopis ausgewandert sind, da zwei Stammlinien dieser Gruppe aus diesem geographischen Raum herausführen. Die umgekehrte Annahme, daß die einzelnen Teilgruppen der *Zygaenini* sukzessive in die Aethiopis einwanderten, ist wenig wahrscheinlich. — Die in Südarabien beheimatete Gattung *Reissita* stellt als vermutliche Schwestergruppe von *Zygaena* ein Relikt der zweiten Auswanderung dar.
5. Das Schwestergruppenverhältnis zwischen *Zygaena* und (*Praezygaena* + *Epizygaenella*) beruht auf einem einzigen synapomorphen Merkmal, da Daten zur Biologie der aethiopischen *Praezygaena*-Arten noch nicht bekannt sind. Synapomorphe Übereinstimmungen mit *Zygaena* konnten hingegen nicht festgestellt werden.
6. Die Auswanderung von Stammgruppenvertretern von *Zygaena* resp. *Epizygaenella* aus dem aethiopischen Raum muß bereits im Mioocaen abgeschlossen gewesen sein. Dies wird durch das Auftreten von „*Zygaena*“ *miocaenica* im Randecker Maar der Schwäbischen Alb bewiesen.
7. Eine Liste plesiomorpher und autapomorpher Merkmale der Gattung *Zygaena* wurde zusammengestellt. Sie soll die Grundlage für die Rekonstruktion der Stammesgeschichte dieser Gattung und der Evolution ihres Areales bilden.

7. Literaturverzeichnis:

- Alberti, B. (1954): Über die stammesgeschichtliche Gliederung der Zygaenidae nebst Revision einiger Gruppen (Insecta, Lepidoptera). — Mitt. zool. Mus. Berlin 30: 115—480.
- — (1955): Zur Stammesgeschichte und Systematik der Zygaenini (Lep., Zygaenidae). — Dt. ent. Z. (N. F.) 2: 301—321.
- — (1956): Zur Umgrenzung und Gliederung von *Zygaena* F. (Lep. Zygaenidae). — Ent. Z. 66: 200—206.
- — (1958/59): Über den stammesgeschichtlichen Aufbau der Gattung *Zygaena* F. und ihrer Vorstufen (Insecta, Lepidoptera). — Mitt. zool. Mus. Berlin 34: 245—396 und 35: 203—242.
- — (1961): Eine neue Zygaenide aus Angola (Lep., Zygaenidae). — Opuscula Zool. Nr. 54 (München), 3 pp.
- Brun din, L. (1966): Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges, with a monograph of the subfamilies Podonominae, Aphroteniinae and the austral Heptagyiidae. — K. Sv. Vetenskapsak. Hand. IV, 11 (1): 471 pp. (1972): Phylogenetics and biogeography. — Syst. Zool. 21: 69—79.
- Bur ge ff, H. (1914): Kommentar zum paläarktischen Teil der Gattung *Zygaena* des von Chr. Aurivillius und H. Wagner herausgegebenen Catalogus Lepidopterorum. — Mitt. Münchn. ent. Ges. 5: 35—70.
- — (1971): Die Lebensgeschichte der *Zygaena ignifera* Korb. — Nachr. Ak. Wiss. Göttingen, II. Math.-phys. Kl. Jg. 1971, Nr. 14: 285—291.

- H a a f, E. (1952): Über die Genitalmorphologie der Zygaenen (Lep.). — Veröff. zool. Staatssamml. München 2: 125—160, pl. 4—16.
- H e n n i g, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. — Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- — (1953): Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. — Beitr. Ent. 3 (Sonderheft): 1—85.
- — (1960): Die Dipteren-Fauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches Problem. — Beitr. Ent. 10: 221—329.
- — (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. — Kramer, Frankfurt.
- H o l i k, O.: Die Bedornung der Hinterschienen im Genus *Zygaena* Fabr. und ihr systematischer Wert. — Ent. Z. 66: 80—84.
- I l l i e s, J. (1965): Die Wegenersche Kontinentalverschiebungstheorie im Lichte der modernen Biogeographie. — Naturwissenschaften 52: 505—511.
- — (1971): Einführung in die Tiergeographie. — Fischer, Stuttgart.
- J o r d a n, K. (1907), in: S e i t z, A.: Die Groß-Schmetterlinge der Erde, Bd. 2. — Kernen, Stuttgart.
- d e L a t t i n, G. (1967): Grundriß der Zoogeographie. — Fischer, Stuttgart.
- L o r e n z e n, S. (1976): Zur Theorie der phylogenetischen Systematik. — Verh. Dt. zool. Ges. 1976: 229.
- M a y r, E. (1975), Übers. v. O. K r a u s: Grundlagen der zoologischen Systematik. — Parey, Hamburg und Berlin.
- M ü l l e r, P. (1974): Aspects of Zoogeography. — The Hague, Junk.
- N a u m a n n, C.-M. (1971): Untersuchungen zur Systematik und Phylogese der holarktischen Sesiiden (Insecta, Lepidoptera). — Bonner zool. Monogr. 1: 190 pp.
- — (1977 a): Rasterelektronenoptische Untersuchung zur Feinstruktur von Lepidopteren-Gespinnsten. — Mitt. München. Ent. Ges. 67: 27—37.
- — (1977 b): Biologie, Verbreitung und Morphologie von *Praezygaena* (*Epizygaenella*) *caschmirensis* (K o l l a r, 1848) (Lepidoptera, Zygaenidae). — im Druck.
- P a u l i a n, R. (1961): Le zoogeographie de Madagascar et des îles voisines. — Faune de Madagascar XIII. Inst. Rech. Sci. Tananarive-Tsimbazaza.
- R e i s s, H. (1936): Ein Zygaenenfund aus der Tertiärzeit. — Ent. Rdsch. 53: 554—556.
- — (1958): Versuch der Darstellung von Entwicklungsreihen bei der Gattung *Zygaena* F. (Lep.). — Z. wien. ent. Ges. 43: 140—147, 155—163, 181—183.
- T r e m e w a n, W. G. (1959): A new genus for *Zygaena simonyi* Rebel, Lepidoptera, Zygaenidae. — Entomologist 92: 213—217.
- — (1973): A catalogue of the genus-group names of the Zygaenidae (Lepidoptera). — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Entomology 28 (3): 113—151.
- T r e m e w a n, W. G. & P o v o l n y D. (1968): Beiträge zur Kenntnis der Fauna Afghanistans: Zygaenidae, Lepidoptera. — Acta Mus. Morav. 53 (Supplementum): 161—172.
- U e b e l, W. (1974): Zygaenzuchten. — Mitt. ent. Ver. Stuttgart 9: 43—61.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. C l a s M. N a u m a n n, Universität Bielefeld, Fakultät für Biologie,
Postfach 8640, D-4800 Bielefeld 1, Bundesrepublik Deutschland

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [067](#)

Autor(en)/Author(s): Naumann Clas M.

Artikel/Article: [Stammesgeschichte und tiergeographische Beziehungen der Zygaenini \(Lep. Zygaenidae\). 1-25](#)