

Die geographische Variabilität und der taxonomische Status der *Erebia manto bubastis*-Gruppe, nebst Beschreibung einer neuen Unterart (Nymphalidae : Satyrinae)

Frans CUPEDO

Processieweg 2, NL-6243 BB Geulle, Niederlande

Summary

Distribution. Within the *Erebia manto*-complex there exists a group of morphologically well-defined populations : the *bubastis*-group. Its range is split into three subareas : in the Valais (ssp. *bubastis* Meisner, 1818), in the Italian Maritime Alps (ssp. *valmaritima* Floriani, 1965) and in the Alps of Savoie (ssp. *willieni* ssp. n.). *Variation.* Within the *bubastis*-group three differentiation-levels can be recognised, which are correlated to successive periods of isolation : 1st level differentiation, resulting from postglacial isolation on different massifs, gave rise to differences between populations within the same subarea. 2nd level differentiation, resulting from isolation in different refugia during Würm-glaciation, led to the differences between the overall-populations of the three subareas (i.c. between the three subspecies). 3rd level differentiation, resulting from still earlier isolation (at the latest during Riss-glaciation), led to the differences between the *bubastis*-group as a whole and the remaining subspecies of *E. manto*. *Taxonomy.* As the differentiation levels result from the glaciation rhythm, they are to be found in all European montane and alpine butterflies. Within the genus *Erebia*, all taxa exhibiting 3rd level differences have been shown to be biological species. This strongly suggests that the *bubastis*-group represents a species different from *E. manto*. The striking differences in their genitalia do support this hypothesis. However, definite proof of their reproductive isolation is still lacking.

Zusammenfassung

Verbreitung. Innerhalb des *Erebia manto*-Komplexes gibt es eine Gruppe gut charakterisierter Populationen : die *bubastis*-Gruppe. Ihr Areal gliedert sich in drei Teilareale : im Wallis (ssp. *bubastis* Meisner, 1818), in den Italienischen Seealpen (ssp. *valmaritima* Floriani, 1965) und in den Französischen Alpen (ssp. *willieni* ssp. n.). *Variation.* Innerhalb der *bubastis*-Gruppe lassen sich drei Differenzierungsniveaus erkennen, die mit unterschiedlichen Isolations-

phasen zu korrelieren sind : Differenzierung 1. Ordnung ist eine Folge post-glazialer Isolierung auf einzelnen Gebirgsstöcken, und führte zu Unterschieden zwischen den Populationen innerhalb eines Teilareals. Differenzierung 2. Ordnung kam zustande während der Würmglazialen Isolierung in verschiedenen Refugien, und führte zu Unterschieden zwischen den Gesamtpopulationen der drei Teilareale (also zwischen den drei Unterarten). Differenzierung 3. Ordnung entstand während einer noch früheren Isolationsphase (also spätestens während der Riss-Vereisung), und verursachte die Unterschiede zwischen der *bubastis*-Gruppe und den übrigen Unterarten von *Erebia manto*. *Taxonomie*. Da die Differenzierungsniveaus vom Rhythmus der Eiszeiten hervorgerufen wurden, findet man sie bei allen montanen und alpinen Schmetterlingsarten wieder. Im Genus *Erebia* sind alle Taxa, die eine Differenzierung 3. Ordnung aufweisen, aus biologischen Gründen als selbständige Arten anerkannt worden. Das macht es wahrscheinlich, daß auch die *bubastis*-Gruppe eine von *E. manto* verschiedene Art darstellt. Der markante und konstante Unterschied der Valvenmerkmale unterstützt diese Annahme. Es fehlt jedoch bislang der Beweis ihrer reproduktiven Isolierung.

Résumé

Distribution. Dans le complexe d'*Erebia manto* il existe un groupe de populations nettement caractérisées morphologiquement : le groupe *bubastis*. Son aire de répartition discontinue est constituée de trois régions séparées : dans le Valais (ssp. *bubastis* Meisner, 1818), dans les Alpes Maritimes italiennes (ssp. *valmaritima* Floriani, 1965) et dans les Alpes de Savoie (ssp. *willieni* ssp. n.). *Variation*. Dans le groupe *bubastis* on reconnaît trois échelons hiérarchiques de différenciation, dûs à des périodes successives d'isolement : différenciation du 1^{er} ordre, établie lors de l'isolement postglaciaire sur différents massifs montagneux. Elle a causé les différences entre les populations de la même région. Différenciation du 2^{ième} ordre, établie par l'isolement dans différents refuges glaciaires pendant la glaciation de Würm. Elle est à l'origine des différences entre les populations des trois régions considérées (donc entre les trois sous-espèces). Différenciation du 3^{ième} ordre, résultant d'un isolement plus ancien (au plus tard pendant le Riss), quand le groupe *bubastis* fut pour la première fois séparé d'*E. manto*. Elle donna lieu aux différences entre le groupe *bubastis* et les autres sous-espèces d'*E. manto*. *Taxonomie*. Puisque les échelons de différenciation résultent du rythme des glaciations, on les retrouve chez toutes les espèces montagnardes et alpines de papillons. Dans le genre *Erebia*, les taxa montrant des différences du 3^{ième} ordre sont tous classés comme espèces en vertu d'arguments biologiques. Cela suggère que le groupe *bubastis* et les autres sous-espèces d'*E. manto* représentent deux espèces distinctes, hypothèse qui est confortée par les remarquables différences entre leurs armures génitales. Néanmoins, il manque la preuve définitive de leur isolement reproductif.

Einleitung

1965 beschrieb Floriani eine sehr markante Rasse von *Erebia manto* ([Denis & Schiffermüller], 1775) aus den italienischen Seealpen, die er ssp. *valmaritima* nannte (Floriani, 1965). 1981 fand ich in den französischen Alpen eine mir vorerst unbekannte *E. manto*-Form, deren große Ähnlichkeit mit Florianis *valmaritima* sich aber bald herausstellte (Cupedo, 1991). 1983 zeigte Sonderegger, daß die von Meisner (1818) aus dem Wallis beschriebene *Erebia bubastis* nicht, wie allgemein angenommen wurde, eine individuelle Aberration darstellt, sondern eine distinkte Subspezies, die sich durch einige Flügelmerkmale von allen beschriebenen Subspezies der *E. manto* unterscheidet, und von diesen geographisch getrennt ist.

In den Jahren 1987-1991 war ich in der Lage, von den drei genannten Formen, *bubastis*, *valmaritima* und der französischen Form, Material zu sammeln. Dabei stellte sich heraus, daß sie sich in ihren Flügelmerkmalen und Genitalmerkmalen sehr ähnlich sind. Es gibt also, soweit jetzt bekannt ist, drei voneinander weit entfernte Vorkommen eines Taxons, dessen Beziehungen zu *E. manto* bislang ungeklärt sind. Jedes der drei Teilareale umfaßt mehrere, voneinander isolierte Populationen (siehe Abb. 1).

Ziel dieser Arbeit ist es, die morphologischen Merkmale dieser Gruppe mit denen der übrigen ssp. von *E. manto* zu vergleichen, und die Variabilität innerhalb dieser neuen Gruppe zu analysieren.

Material

Von ssp. *bubastis* sind vier Populationen bekannt : bei Leukerbad, bei Goppenstein, im Gredetschtal und im Baltschiedertal (alle im Wallis). Das studierte Material (20 ♂ und 15 ♀) stammt von letzterer Lokalität.

Von ssp. *valmaritima* sind zwei Populationen bekannt : bei Terme di Valdieri und bei San Giacomo di Entracque, beide Prov. Cuneo (Bal-dizzone, 1971). Nur von ersterer Lokalität konnte Material studiert werden (43 ♂, 41 ♀).

Das französische Teilareal umfaßt, soweit jetzt bekannt ist, zwei voneinander getrennte Gebirgsstöcke : 1. Das Gebiet zwischen Isère, Arc und Doron de Bozel (Savoie), und 2. das Massiv de Belledonne (Savoie und Isère). Aus ersterem standen 67 ♂ und 50 ♀, aus letzterem 64 ♂ und 46 ♀ zur Verfügung.



Abb. 1. Verbreitung der *bubastis*-Gruppe in den Alpen: 1 — ssp. *bubastis* Meisner, 1818; 2 — ssp. *valmaritima* Floriani, 1965; 3 — ssp. *willieni* ssp. n.

Vergleich der *bubastis*-Gruppe mit den übrigen Subspezies von *E. manto*

FLÜGELMERKMALE. Die Flügelmerkmale der Weibchen dieser Gruppe sind von Meisner (l.c.) ausführlich beschrieben, und von Sonderegger (l.c.) ergänzt worden. Die männlichen Flügelmerkmale sind von Sonderegger erstmals beschrieben worden.

Die wichtigsten Merkmale werden kurz zusammengefaßt, und mit denen der übrigen *E. manto*-Subspezies verglichen werden (zwischen Klammern).

1. Die Postdiskalflecke der VflOs der ♂♂ bilden meistens eine vollständige Binde, die bis zum Innenrand reicht und 2 bis 4 ungekehrte Ozellen enthält. (Eine kontinuierliche Vorderflügelbinde ist auch die Regel bei den ssp. *manto*, *praeclara* und *vogesiaca*; ist bei *trajanus* und *osmanica* nicht selten, kommt bei *mantoides* nur gelegentlich und bei *constans* und *gnathene* nie vor.)

2. Die Fransen der Vorderflügel der ♀♀ sind schwarz und weiß gescheckt. (Dieses Merkmal findet man auch, aber weniger ausgeprägt, bei den ssp. *vogesiaca*, *trajanus* und *osmanica*.)
3. Der Hinterrand der Hinterflügel der ♀♀ ist eingebuchtet. (Auch die ssp. *osmanica* zeigt dieses Merkmal; *vogesiaca* und *trajanus* nur ganz schwach.)
4. In den von Sonderegger untersuchten Populationen haben 14 bis 77% der ♀♀ weiße statt gelben Flecken auf der HflUs. (Diese Form findet man auch bei den ssp. *mantoides* (zwar selten), *vogesiaca* und *osmanica*. Von den übrigen ssp. sind mir solche Stücke nicht bekannt.)
5. Die Grundfarbe der HflUs der ♀♀ ist ganz hellgrau oder hell olivbraun. Dies wird durch eine dichte Bestäubung mit Schuppen in der Farbe der Fleckenbinde (also weiß oder gelb) verursacht. (Dieses Merkmal findet man in ähnlicher Weise bei den ssp. *vogesiaca*, *trajanus* und *osmanica*.)

In Tabelle 1 sind die Unterschiede zusammengetragen.

Tabelle 1
Flügelmerkmale.

Merkmal	1	2	3	4	5
<i>bubastis</i>	x	x	x	x	x
<i>manto</i>	x				
<i>mantoides</i> *					x
<i>praeclara</i>	x **				
<i>vogesiaca</i>	x	x		x	x
<i>trajanus</i>	x	x		x	
<i>osmanica</i>	x	x	x	x	x
<i>constans</i>					
<i>gnathene</i>					

* Einschließlich f. *pyrrhula* Frey, 1880.

** Am auffallendsten bei Exemplaren der großen und kleinen Fatra. Tiere aus der Tatra und aus dem Rodnaer Gebirge haben eine durchschnittlich schmalere, nicht immer vollständige Binde.

Merkmale :

- 1 — ♂ mit kontinuierlicher Vfl-Binde
- 2 — ♀ Vfl-Fransen gescheckt
- 3 — ♀ Hfl-Hinterrand eingebuchtet
- 4 — ♀ Hfl-Us hellgrau oder hell olivbraun
- 5 — ♀ Hfl-Us mit weißen Makeln

GENITALMERKMALE.

A) Warren (1936) gibt eine ausführliche Beschreibung der Valven von *Erebia manto* (siehe Abb. 2 bis 6): „In *manto* the dorsal ridge and shoulder excrescence carry an armament of extremely coarse spines, which give place to much finer ones on the head. All these spines are as irregular in shape, size and position as the spines in *euryale*, it being scarcely possible to find two exactly similar specimens. But the system of an irregular mass of coarse spines (in many cases better described as teeth than spines) on the shoulder and body, followed by a fine terminal armature, is invariable“. Ergänzung: die Valvenspitze ist am Ende kolbenförmig verdickt.

Diese Beschreibung trifft für die ssp. *manto*, *mantoides*, *praeclara*, *constans*, *gnathene* und *osmanica* zu. Für die Zahl der Zähne pro Valve siehe Tabelle 2.

B) Die Valven der Falter der *bubastis*-Gruppe unterscheiden sich davon in charakteristischer Weise (siehe Abb. 7 bis 9):

1. Die Valve ist kürzer und gedrungener.
2. Die Valvenspitze ist schlank, am Ende nicht verdickt.
3. Die Valvenspitze trägt drei bis fünf, in Ausnahmefällen bis 7, sehr kräftige Dornen; dazu oft 1 bis 3 ganz kleine Zähne.
4. Auf der Dorsalseite finden sich 3 bis 7 sehr kräftige Dornen; dazu oft 1 bis 5 ganz kleine Zähne.

C) Die ssp. *vogesiaca* und *trajanus* nehmen mehr oder weniger eine Zwischenstellung ein (siehe Abb. 10 und 11). Die Valvenform ist wie bei der *bubastis*-Gruppe. Die Zahl der Zähne ist aber ein wenig höher, und die Zähne sind weniger kräftig (siehe Tabelle 2).

ZUSAMMENFASSUNG. Es lassen sich innerhalb des *E. manto*-Komplexes drei morphologische Gruppen unterscheiden:

- a. Die *manto*-Gruppe. Nach der Valvenform eine einheitliche Gruppe. Die Entwicklung der Flügelzeichnung variiert stark je nach der Subspecies.
- b. Die *bubastis*-Gruppe. Unterscheidet sich von der *manto*-Gruppe durch ihre charakteristische Valvenform und Flügelmerkmale.
- c. Die *vogesiaca*-Gruppe. Nach den Valvenmerkmalen ist diese Gruppe mehr oder weniger intermediär zwischen den beiden vorhergehenden Gruppen. Die Flügelmerkmale neigen eher zur *bubastis*-Gruppe.

Die Stellung der ssp. *osmanica* bleibt unklar. Ihre Flügelmerkmale neigen zur *bubastis*-Gruppe, ihre Valvenmerkmale jedoch zur *manto*-Gruppe (siehe Abb. 12).

Im Rahmen dieser Arbeit wird nur der *bubastis*-Gruppe weitere Beachtung geschenkt.

Tabelle 2

Die Zahl der Zähne pro Valve. Auch die kleinsten Zähne wurden mitgezählt.

<i>Subspezies</i>	Lokalität	N	M	SD
<i>manto</i>	Präbichl (A)	19	30.1	8.7
<i>praeclara</i>	H. Tatra (SK)	12	32.8	4.6
<i>praeclara</i>	M. Rodnei (R)	16	32.5	5.4
<i>mantoides</i>	Grindelwald (CH)	11	30.0	7.4
<i>mantoides</i>	Col de Roselend (F)	32	32.8	6.3
<i>constans</i>	Gourette (F)	12	33.8	4.1
<i>gnathene</i>	Puy Mary (F)	11	34.2	6.6
<i>osmanica</i>	Trebević (Bosnien)	8	26.6	6.6
<i>bubastis</i>	Baltschiedertal (CH)	18	9.6	1.9
<i>valmaritima</i>	Terme di Valdieri (I)	15	9.9	1.3
<i>willieni</i>	Belledonne (F)	11	10.4	1.5
<i>willieni</i>	Col de la Madeleine (F)	14	9.9	2.2
<i>willieni</i>	Pralognan (F)	19	10.8	2.3
<i>vogesiaca</i>	Hohneck (F)	21	13.2	3.7
<i>trajanus</i>	Retezet Mts (R)	9	14.9	4.2

N — Größe der Stichprobe

M — Mittelwert

SD — Standardabweichung

Tabelle 3

Prozentsatz der Weibchen mit unterschiedlich gefärbter Binde auf der HflUs.

Bindenfarbe Hfl. Us. der ♀♀ :		Gelb	Weiß	Braun	Farblos	N
Schweiz	Leukerbad *	86	14			7
	Goppenstein *	30	70			10
	Baltschiedertal	9	91			34
	Gredetschtal *	23	77			13
Italien	Valdieri	100				41
Frankreich	Pralognan	62	21	13	4	47
	Belledonne	78	4	18		46

* Daten nach Sonderegger (1983).

N — Stichprobegröße.

Variation innerhalb der *bubastis*-Gruppe

MORPHOLOGISCHE GLIEDERUNG. Im Genitalapparat konnten keine Unterschiede zwischen Tieren der drei Teilareale festgestellt werden. In der Flügelzeichnung gibt es jedoch eine deutliche geographische Variabilität.

Polymorphie der Hinterflügelunterseite der Weibchen. Die ♀♀ der Schweizer Populationen sind dimorph. Der Anteil weißer und gelber Individuen schwankt je nach der Population.

Weibchen der italienischen Population sind in dieser Hinsicht uniform. Alle 41 untersuchten ♀♀ besaßen gelbe Flecke. (Es wurde jedoch nur eine der zwei bisher bekannten Populationen untersucht.)

In den französischen Populationen finden sich dagegen vier Typen : mit gelben, weißen, dunkelbraunen und farblosen (sich kaum von der Grundfarbe abhebenden) Flecken. Der Anteil der vier Typen variiert auch hier je nach der Population stark. In Tabelle 3 sind die Daten eingetragen.

Bemerkung. Bei allen Tieren mit brauner oder farbloser Binde fehlt die dichte gelbe Bestäubung der HflUs ; außerdem haben sie keine (oder nur Spuren von) Basalflecken. Diese Merkmalkombination findet man in ähnlicher Weise bei Weibchen der ssp. *vogesiaca* und ssp. *osmanica*.

Zeichnung der Flügeloberseite der Weibchen. Bei den ♀♀ der französischen Populationen ist die Fleckenbinde aller Flügel (oberseits) auffallend reduziert (Abb. 13). Die Farbe der Fleckenbinde ist braun, bei schweizerischen und italienischen Weibchen ist sie braungelb.

TAXONOMISCHE GLIEDERUNG. Einzeltiere der ssp. *valmaritima* sind in ihrem Habitus nicht von schweizerischen *bubastis* zu unterscheiden. Nur das Fehlen weißgebänderter Weibchen deutet auf eine genetische Differenz hin. Weil noch nicht von beiden bekannten Populationen ausreichendes Material studiert worden ist, wäre es verfrüht, die Namensberechtigung von *valmaritima* jetzt zur Diskussion zu stellen. Die französischen Populationen unterscheiden sich jedoch in markanter Weise von den schweizerischen und italienischen Populationen. Sie werden hier deshalb als eine neue Subspezies betrachtet.

***Erebia manto willieni* ssp. n.**

Abb. 13

HOLOTYPE ♂, „Le Rivier d’Allemont (F-38), Les Chaumes 1600 m, 13.VIII.87, F. Cupedo leg.“ (in coll. F. Cupedo). PARATYPEN. 20 ♂ und 21 ♀, gleiches Etikett (in coll. F. Cupedo) ; 20 ♂ und 10 ♀, gleiches Etikett, in coll. Instituut voor Systematiek en Populatiebiologie, Zoologisch Museum, Amsterdam.

BESCHREIBUNG. Männlicher Genitalapparat wie bei den ssp. *bubastis* und *valmaritima*. Etwa 85% der Weibchen sind durch die starke Ausdehnung der dunklen Grundfarbe und die dunklere Bindenfarbe auf den ersten Blick von *bubastis* oder *valmaritima* zu unterscheiden (vergleiche Abb. 14). Ein Teil der Weibchen (13-18%) hat dunkelbraunen Bindenflecken auf der HflUs.

VERBREITUNG. Die ssp. *willieni* wurde bis jetzt im Belledonnemassiv (Le Rivier d’Allemont, les Sept Laux, Grand Maison, Col du Glandon)

und im Vanoisemassiv (Le Grand Arc, Col de la Madeleine, St.-Jean de Belleville, Pralognan) gefunden.

DERIVATIO NOMINIS. Die Namensgebung erfolgt zu Ehren des französischen Lepidopterologen Pierre Willien, dank dessen jahrelangen Bemühungen wir jetzt über eine vollständige Kartographie der französischen Ereben, die als Grundlage für zoogeographische Studien unentbehrlich ist, verfügen (Willien, 1990).

Bemerkung. Es fällt auf, daß ihr Areal mit dem der neulich beschriebenen *E. sudetica belledonnae* fast zusammenfällt (Cupedo, 1995).

Diskussion

BEWERTUNG DER UNTERSCHIEDUNGSMERKMALE. In der *bubastis*-Gruppe läßt sich eine deutliche Hierarchie der Unterscheidungsmerkmale erkennen :

1. Auf dem niedrigsten Niveau gibt es die Unterschiede zwischen heute voneinander isoliert lebenden Populationen innerhalb des gleichen Teilareals, weiterhin als Unterschiede 1. Ordnung gekennzeichnet.
2. Auf dem mittleren Niveau die Unterschiede zwischen den Gesamtpopulationen der drei Teilareale. (Unterschiede 2. Ordnung)
3. Und auf dem höchsten Niveau die Unterschiede zwischen der gesamten *bubastis*-Gruppe und den anderen Subspezies von *E. manto* (Unterschiede 3. Ordnung).

Diese Differenzierungsniveaus sind auf unterschiedliche Isolationsphasen zurückzuführen.

DATIERUNG DER DIFFERENZIERUNGSNIVEAUS. *Unterschiede 1. Ordnung.* Es betrifft hier lediglich die unterschiedlichen Frequenzen der Bindenfarben auf der HflUs der ♀♀. Weil die Populationen jedes Teilareals einem einzigen Glazialrefugium entstammen, müssen diese Unterschiede erst nacheiszeitlich entstanden sein : sie sind eine Folge der Isolation auf einzelnen Gebirgsstöcken oder (im Wallis) in einzelnen Tälern. Genetische Drift ist dabei als Hauptursache anzusehen. Zeitliche Minimalisierung der Populationsgröße kann diesen Effekt erheblich fördern (der „Flaschenhalseffekt“).

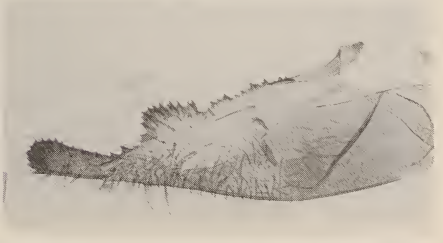
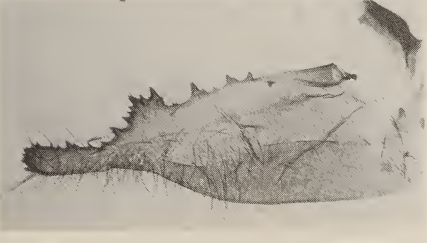
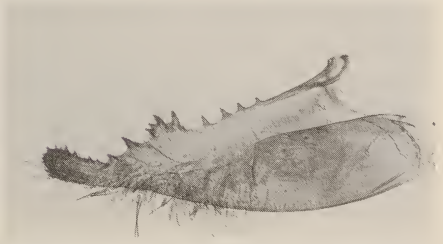
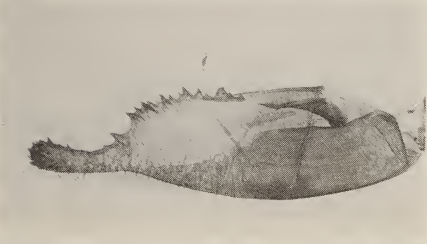
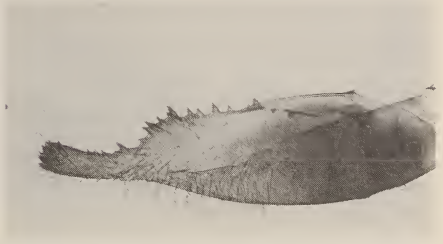
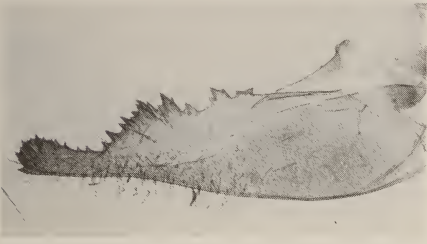
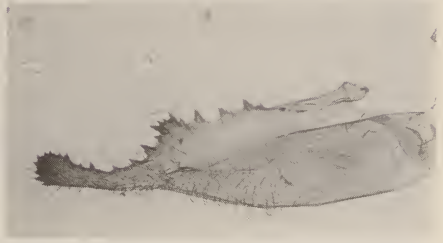
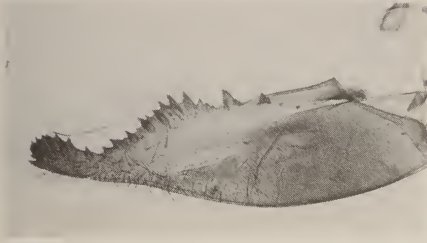
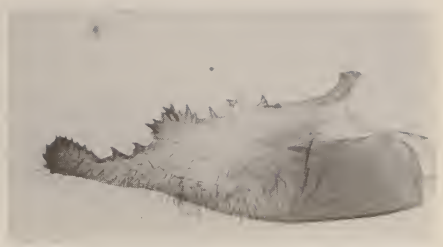
Unterschiede 2. Ordnung. Es betrifft hier die starke Ausdehnung der dunklen Grundfarbe der ssp. *willieni*. Das Merkmal ist in allen Populationen, obwohl sie jetzt völlig getrennt leben, in gleichem Ausmaß vorhanden. Unterschiede dieser Kategorie müssen, zwangsläufig, in einer Periode, in der die Populationen des Teilareals noch *eine* zusammen-



Abb. 2-12. Valven der Unterarten von *Erebia manto* (von jeder Unterart sind fünf Valven abgebildet):

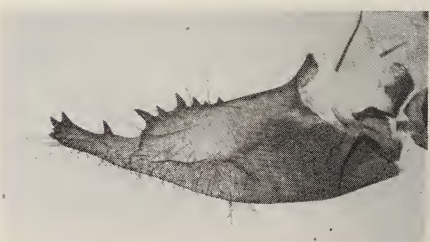
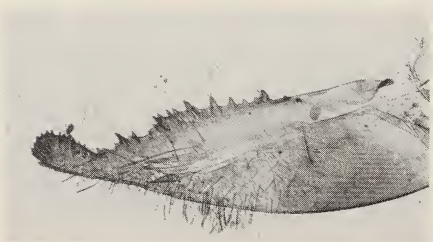
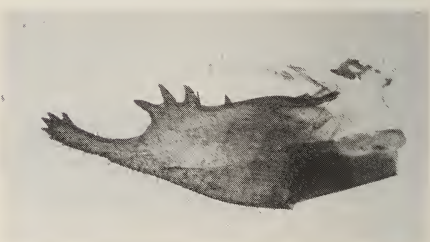
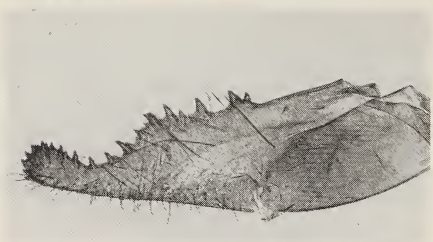
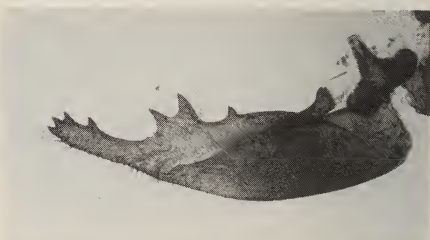
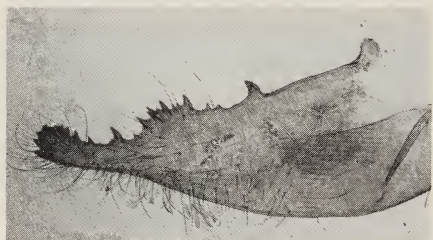
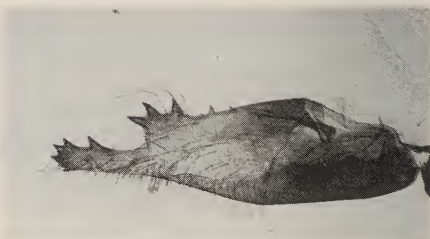
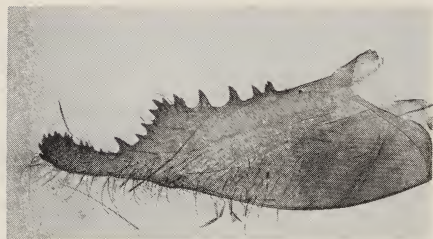
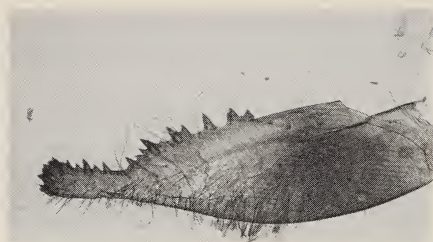
2 — *E. manto manto* ([Denis & Schiffermüller], 1775), Präbichl (A);

3 — *E. manto mantoides* (Esper, [1804]), Col de Roselend, Savoie (F);



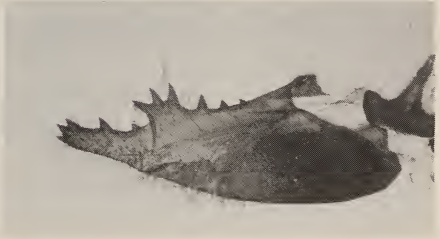
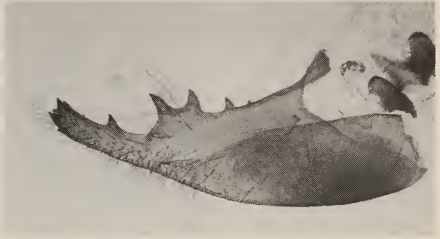
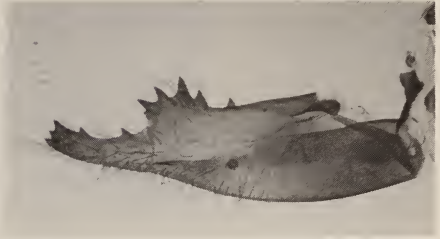
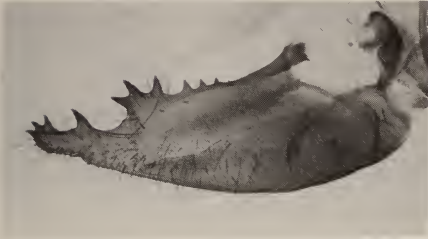
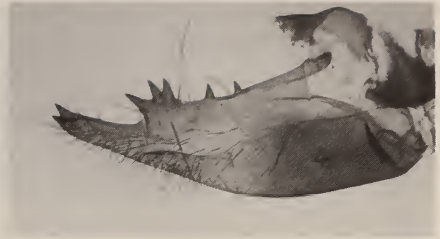
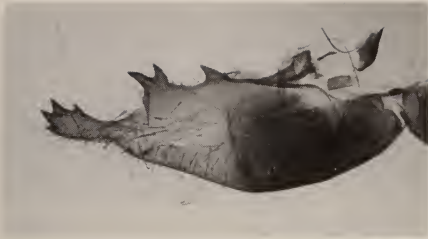
4 — *E. manto constans* Eiffinger, 1908, Col de Tortes, Pyrenäen (F) ;

5 — *E. manto gnathene* Fruhstorfer, 1920, Puy Mary, Cantal (F) ;



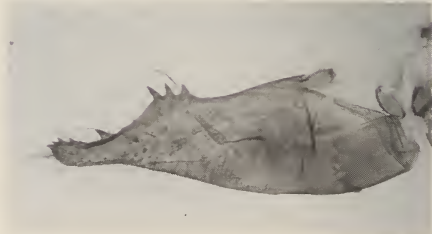
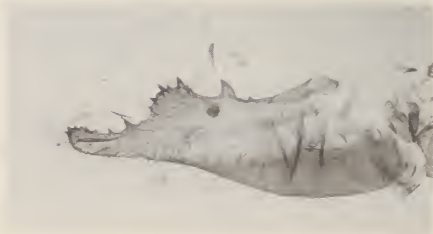
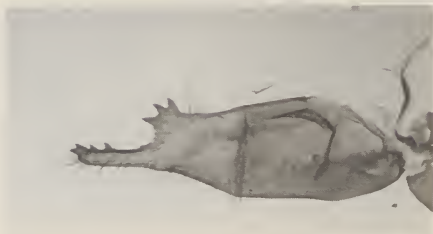
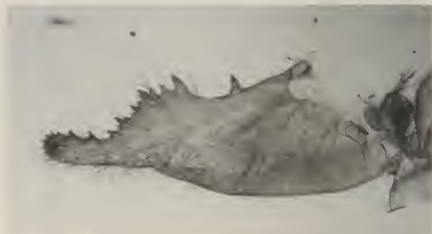
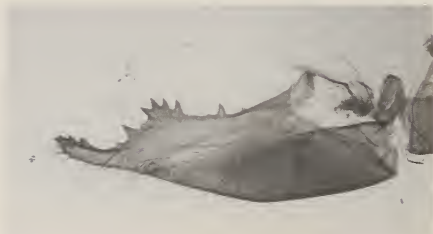
6 — *E. manto praeclara* Niesiolowski, 1929, Niedere Tatra (SK);

7 — *E. manto bubastis* (Meisner, 1818), Baltschiedertal, Wallis (CH);



8 — *E. manto valmaritima* Floriani, 1965, Terme di Valdieri, Cuneo (I);

9 — *E. manto willieni* ssp. nov., Le Rivier d'Allemont, Isère (F);



10 — *E. manto vogesiaca* Christ, 1882, Gazon de Faing, Vogesen (F) ;

11 — *E. manto trajanus* Hormuzaki, 1895, Retezat Mts. (R) ;



12 — *E. manto osmanica* Schawerda, 1909.
Trebević (Bosnien).

hängende Population bildeten, entstanden sein. Das war der Fall vor der Wiederbesiedlung der Alpen, also während der letzten Eiszeit. Anscheinend hat die *bubastis*-Gruppe die Eiszeit am Alpenrand in drei voneinander getrennten Refugialräumen überdauert. Es betrifft hier räumlich beschränkte Gebiete am Alpenrand, die von de Lattin (1967 : 327) als „Kleinrefugien“ bezeichnet wurden. (Ssp. *bubastis* und ssp. *valmaritima* könnte man, ihrer Ähnlichkeit wegen, als einem einzigen Refugium entstammend betrachten. Aus geographischer Sicht ist das jedoch nicht wahrscheinlich.)

Unterschiede 3. Ordnung. Die dritte Kategorie umfaßt die Unterschiede der ganzen *bubastis*-Gruppe gegenüber den anderen Gruppen. Sie sind entstanden, als die *bubastis*-Gruppe erstmals, (also als *eine* Gruppe), von den übrigen alpinen *E. manto* getrennt wurde und langfristig der



Abb. 13. *E. manto willieni* ssp. n., Le Rivier d'Allemont (F). Links ♂♂, rechts ♀♀. Links oben ♂ Holotypus.

Isolation ausgesetzt war. Das müßte also spätestens während des Riss-Glazials gewesen sein, möglicherweise aber früher, weil nicht jede Kältephase unbedingt morphologisch nachweisbar sein muß (siehe weiter im Text).

DIFFERENZIERUNGSWELLEN. Die heute wahrnehmbaren Differenzierungsgrade bilden also kein stufenloses Kontinuum. Im Falle von *bubastis* ist es außerdem möglich, einen bestimmten morphologischen Differenzierungsgrad mit einer minimalen Isolationsdauer zu korrelieren. Im Grunde genommen waren aber *alle* montanen, subalpinen und alpinen Schmetterlingsarten den gleichen Isolationsphasen ausgesetzt, und sie haben die gleichen Differenzierungswellen durchlaufen, wenn diese auch nicht immer gleich gut erkennbar sind. Interessant ist jetzt, daß sich bei den europäischen Erebien eine Korrelation zwischen Differenzierungsniveau und taxonomischem Status feststellen läßt.



Abb. 14. Links : *E. manto bubastis* Meisner, Baltschiedertal (CH), 3 ♀♀ ; Rechts : *E. manto valmaritima* Floriani, Terme di Valdieri (I), 3 ♀♀.

Taxonomische Interpretation der Differenzierungsniveaus

Differenzierung 1. Ordnung. Postglaziale Differenzierung hat, wenigstens bei univoltinen Arten, meistens nur zu geringfügigen morphologischen Unterschieden geführt. Unterschiede der Genitalanlage sind mir aus dieser Kategorie nicht bekannt. In der französischen Tradition werden solche Taxa mit sehr beschränkter geographischer Verbreitung oft als „race“ bezeichnet (Siehe z.B. de Lesse, 1947 : 97-98), in der britischen Literatur oft als „form“. (Siehe z.B. Warren, 1936 : 2-3). Weil beide keine anerkannten taxonomischen Kategorien darstellen, sind viele früher oder später als Unterart bewertet worden.

Differenzierung 2. Ordnung. Eine Isolation während des Würmglazials führt, wie gesagt, zu Unterschieden 2. Ordnung. Wenn postglaziale Vermischung ausbleibt, führt das logischerweise zu großräumiger geographischer Variation. Es ist diese Variation, die allgemein als Grundlage einer subspezifischen Gliederung anerkannt wird. (Abgesehen von der Frage, wie groß die Unterschiede sein sollen, um eine Aufteilung in Unterarten zu rechtfertigen.) Alle Unterarten europäischer Erebien gehören zu dieser oder der vorigen Kategorie. Man könnte also sagen, es gibt Subspezies 1. Ordnung und Subspezies 2. Ordnung. Oder vielmehr : Unterarten postglazialen und glazialen Ursprungs. Nomenklatorisch ist der Unterschied nicht erfaßbar. Sie zu unterscheiden, ist jedoch eine Voraussetzung für ein gutes Verständnis der inneren Struktur einer Gruppe. Eine subspezifische Gliederung, die diesen Unterschied nicht berücksichtigt, kann bei weitverbreiteten Arten, deren Areale oft sehr zersplittert sind, zu unübersichtlichen Situationen führen. Die subspezifische Gliederung von *Parnassius apollo* (Capdeville, 1978-1980) ist davon ein einleuchtendes Beispiel ⁽¹⁾.

Das Problem bei der Datierung ist, daß Unterschiede 2. Ordnung auch den kumulativen Effekt zweier (oder sogar mehr) Kältephasen darstellen können. Eine während einer Kältephase differenzierte Gruppe wird nämlich in der nächsten Wärmephase den angrenzenden Teil der Alpen besiedeln ; beim Auftreten einer neuen Kältephase ist es durchaus möglich, daß sich diese Gruppe ins gleiche Refugium zurückzieht (unter gleichzeitiger Ausgleichung eventueller interglazial entstandener Unterschiede 1. Ordnung). So entsteht eine kontinuierliche Isolation, über zwei Glaziale hinweg, und dementsprechend nur eine Differenzierungs-

⁽¹⁾ Nikusch (1992) hat eine neue, auf Raupenmerkmale gegründete, subspezifische Gliederung von *Parnassius apollo* vorgeschlagen. Soweit es sich aus seinen bisherigen Veröffentlichungen beurteilen läßt, hat er ein brauchbares Unterscheidungsmerkmal 2. Ordnung entdeckt.

phase. Das erklärt wahrscheinlich, daß es unter Taxa die gegenüber ihren Verwandten nur Unterschiede 2. Ordnung aufweisen (also einem einzigen Refugium entstammen) auch solche gibt, die schon völlig artlich (2) differenziert sind (*E. sthenno*, *E. tyndarus*, *E. calcarius*).

Von *Differenzierung* 3. Ordnung ist die Rede, wenn jedes von zwei Taxa sich in Subtaxa gliedern läßt, die nachweisbar auf verschiedene Glazialrefugien zurückzuführen sind (und die wieder postglazial zersplittert sein können). Von Differenzierungen 3. Ordnung, wie z.B. die Abtrennung der *bubastis*-Gruppe, kann man nur sagen, sie stammen spätestens aus dem Riss. Möglicherweise sind sie aber erheblich älter: Merkmalanalyse vermag darüber nichts auszusagen. Was ihre taxonomische Interpretierung angeht: die europäische Erebientaxa, die eine Differenzierung 3. Ordnung aufweisen, verhalten sich untereinander ausnahmslos als Arten.

DER TAXONOMISCHE RANG DER *BUBASTIS*-GRUPPE. Nur bei der *bubastis*-Gruppe liegt bislang kein biologischer Beweis ihres spezifischen Status vor. Es gibt aber weitere morphologische Kriterien, die diese Vermutung unterstützen. Morphologische Differenzierung und artliche Differenzierung sind zwar zwei voneinander unabhängige Folgen der Isolation, und morphologische Unterschiede erlauben im Prinzip keine Rückschlüsse auf das Ausmaß der artlichen Differenzierung. Weil aber die morphologische Differenzierung fortschreitet, wenn sich die reproduktive Isolation schon vollzogen hat, gibt es (in jeder Tiergruppe) morphologische Unterschiede die, *erfahrungsgemäß*, eine artliche Selbstständigkeit wahrscheinlich machen. Beim Genus *Erebia* trifft das für die Genitalmerkmale zu. Die Arbeit Warrens (1936) illustriert das einleuchtend. Warren unterscheidet Arten lediglich nach ihren Genitalmerkmalen: ein rein typologisches Verfahren, das der modernen biologischen Artauffassung fernsteht. Trotzdem haben sich alle von ihm anerkannten Arten seitdem als berechtigt erwiesen, mit Ausnahme von *E. sudetica*, deren reproduktiver Isolationsgrad gegenüber *E. melampus* noch nicht festgestellt worden ist (Cupedo, 1995).

Was nun der *bubastis*-Gruppe angeht: so große Unterschiede wie sie zwischen der *bubastis*-Gruppe und der *manto*-Gruppe bestehen, wurden bei Erebien bisher nur zwischen aus biologischen Gründen gesicherten Arten festgestellt. Sie sind sogar größer als die Unterschiede zwischen manche nahverwandte Arten (*stirius-styx*, *aethiopella-mnestra*, die *ty-*

(2) Unter Arten wird in dieser Arbeit verstanden: Taxa die *aus biologischen Gründen* als Arten anerkannt worden sind. Also auf Grund eines sympatrischen Vorkommens, auf Grund experimentell nachgewiesener reproduktiver Isolation, oder auf Grund karyologischer Inkompatibilität.

darus-Gruppe, *neoridas-zapateri*, *pandrose-sthenno*). Alles deutet also darauf hin daß die Populationen der *bubastis*-Gruppe eine selbständige, von *Erebia manto* verschiedene Art darstellen. Der endgültige Beweis steht jedoch noch aus.

Dankwort

Vielen Dank verschuldige ich einigen Kollegen die mir mit Material oder mit Informationen behilflich waren : Dr. Vilfrido Cameron-Curry, Torino (Italien), Dr. Sergio Cecchin, Torino (Italien), Dr. Giancarlo Floriani, Torino (Italien), Dr. Wilhelm Siepe, Neuss (Deutschland), Dr. Peter Sonderegger, Brügg (Schweiz). Besonders danke ich Dr. Peter Roos, Sprockhövel (Deutschland), für seinen kritischen Bemerkungen zum Manuskript, und Marcel Prick, Heerlen (Niederlande), der den deutschen Text korrigierte.

Literatur

- BALDIZZONE, G., 1971. La femmina dell'*Erebia manto* Schiff. ssp. *valmaritima* Floriani. *Boll. Soc. ent. ital.* 101 : 42-43.
- CAPDEVILLE, P., 1978-1980. Les races géographiques de *Parnassius apollo*. Éditions Sciences Nat., Compiègne.
- CUPEDO, F., 1991. *Erebia manto* ssp. *bubastis* (Meisner, 1818), sous-espèce nouvelle pour la France. *Alexanor* 17 (3) : 165-166.
- CUPEDO, F., 1995. Die morphologische Gliederung des *Erebia melampus*-Komplexes, nebst Beschreibung zweier neuer Unterarten : *Erebia melampus semisudetica* ssp.nov. und *Erebia sudetica belledonnae* ssp.nov. *Nota lepid.* 18 (2) : 95-125.
- FLORIANI, G., 1965. *Erebia manto* Schiff. ssp. *valmaritima* n. delle Alpi Maritime. *Boll. Soc. ent. ital.* 95 : 149-152.
- LATTIN, G. DE, 1967. Grundriss der Zoogeographie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- LESSE, H. DE, 1947. Contribution à l'étude du genre *Erebia*. *Revue fr. Lépidopt.* 11 : 97-118.
- MEISNER, F., 1817-1819. Verzeichnis der bisher bekannt gewordenen Schweizerischen Schmetterlinge. *Naturwiss. Anz. allg. Schweiz. Ges. gesammelt. Naturwiss.* 1 und 2. Bern.
- NIKUSCH, I. W., 1992. Beginn einer Revision der Unterarten von *Parnassius apollo* (L.), mit Hilfe der Zeichnung der Raupen. *Nota lepid.* Suppl. 3 : 108-112.
- SONDEREGGER, P., 1983. *Erebia manto bubastis* (Meisner, 1818) (Lep. Satyr.). *Mitt. ent. Ges. Basel* 33 (2) : 71-77.
- WARREN, B. C. S., 1936. Monograph of the genus *Erebia*. British Museum (Natural History), London. 407 p., 104 pls.
- WILLIEN, P., 1990. Contribution lépidoptérologique française à la Cartographie des Invertébrés Européens (C.I.E.), XVI. Le genre *Erebia* (Lépidoptères Nymphalidae Satyrinae). *Alexanor* 16 (5) : 259-290.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Nota lepidopterologica](#)

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [20](#)

Autor(en)/Author(s): Cupedo Frans

Artikel/Article: [Die geographische Variabilität und der taxonomische Status der *Erebia manto bubastis*-Gmppe, nebst Beschreibung einer neuen Unterart \(Nymphalidae : Satyrinae\) 3-22](#)