

Geographische Variabilität und spätglaziale Einwanderungswege von *Erebia pluto* (de Prunner, 1798) in der Ortlergruppe und den Ötztaler Alpen (Nymphalidae)

FRANS CUPEDO

Processieweg 2, NL-6243 BB Geulle, Niederlande; e-mail: fcupedo@hetnet.nl

Abstract. Populations of *Erebia pluto* (de Prunner, 1798) in the Ortler Alps (ssp. *velocissima* Fruhstorfer, 1918) and in the Ötztal Alps (ssp. *alecto* f. *turbo* Fruhstorfer, 1918) exhibit extreme variation, both within and between populations, and several individuals are indistinguishable from those of the surrounding subspecies. To reveal the cause of this phenomenon, a quantitative analysis of wing characters at the population level is combined with a reconstruction of *Erebia pluto*'s post-glacial recolonization pathways. The analysis of the four main differentiating wing characters reveals that the populations of the Ötztal Alps and Ortler Alps are surrounded by well defined and hardly varying subspecies: ssp. *alecto* Hübner, 1803, ssp. *berninae* Warren, 1839, and ssp. *nicholli* Oberthür, 1896/ ssp. *burmanni* Wolfsberger, 1969 (both the latter two taxa belong to zoogeographical unit *nicholli* s. l.). The wing pattern of the populations within the Ortler Alps is a mixture of *berninae* and *nicholli* elements, in geographically determined proportions. In the most westerly populations pure *berninae* forms are found, whereas in the easterly populations *nicholli* forms occur. From west to east a gradual increase of *nicholli* characters and a decrease of *berninae* characters is observed. In the Ötztal Alps, *alecto* characters prevail, though mixed with *nicholli* and *berninae* elements. Based on palaeoclimatological data, the most probable location of the glacial refuges of the subspecies *alecto*, *berninae* and *nicholli* s. l. has been determined, and the routes of their late glacial invasion into the Alps have been reconstructed. The Ortler Alps turn out to have been colonised both from the west (*berninae*) and from the east (*nicholli* s. l.), the ssp. *velocissima* thus being merely a group of mixed populations of post glacial origin. The Ötztal Alps were invaded both from the north (*alecto*) and from the south-east (*nicholli* s. l.). A gene flow across the Reschenpass brought the *berninae* elements into the Ötztal Alps. Thus it is established that the actual geographic distribution of each single wing pattern element within the Ötztal and Ortler Alps is entirely accounted for by the course of the late glacial recolonization of the Alps. The name *antracites* Fruhstorfer, 1918 **syn. n.** is applied to a population which occurs within the area of *E. p. alecto*. Therefore, *E. p. antracites* Fruhstorfer, 1918 **syn. n.** is a junior subjective synonym of *E. p. alecto* Hübner, 1803.

Resumé. Les populations d'*Erebia pluto* habitant les Alpes de l'Ortler (ssp. *velocissima* Fruhstorfer, 1918) et les Alpes de l'Ötztal (ssp. *alecto* f. *turbo* Fruhstorfer, 1918) montrent une forte variation, aussi bien entre les individus de la même population qu'entre ceux de populations différentes. Il y a même des individus qui sont identiques à d'autres de sous-espèces environnantes. Pour révéler la cause de cette extrême variation, les résultats d'une analyse quantitative des caractères des ailes ont été combinés avec une reconstruction des voies de recolonisation tardiglaciaire d'*Erebia pluto*. De l'analyse des quatre caractères alaires principaux résultent les conclusions suivantes : Les populations des Alpes de l'Ötztal et des Alpes de l'Ortler sont environnées de sous-espèces bien définies et peu variables: ssp. *alecto* Hübner, 1803, ssp. *berninae* Warren, 1839, et ssp. *nicholli* Oberthür, 1896/ ssp. *burmanni* Wolfsberger, 1969 (ces deux derniers taxons faisant partie d'une seule entité zoogéographique, *nicholli* s. l.). Le dessin des ailes dans les Alpes de l'Ortler est composé d'éléments de *berninae* et de *nicholli* s. l., dans des proportions variables. Dans les populations occidentales on trouve des formes *berninae* typiques, et dans les populations orientales figurent des *nicholli* typiques. De l'ouest à l'est on constate une augmentation graduelle de la proportion des caractères de *nicholli*, et une diminution de ceux de *berninae*. Dans les Alpes de l'Ötztal les caractères d'*alecto* prévalent. Toutefois ils sont mélangés avec ceux de *nicholli* et de *berninae*. Sur la base de données paléoclimatologiques, les sites présumés des refuges glaciaires de *berninae*, *nicholli* s. l. et *alecto* ont été déterminés, et leurs voies de recolonisation ont été reconstruites. De là se révèle que les Alpes de l'Ortler ont été peuplées tant à partir de l'est (*nicholli* s. l.) que de l'ouest (*berninae*). La ssp. *velocissima* se révèle donc un groupe de populations mixtes d'origine post-glaciaire. Les Alpes de l'Ötztal ont été peuplées à partir du nord (par *alecto*) et du sud-est (par *nicholli* s. l.). Un flux de gènes à travers le Col de Resia y a porté des traits de *berninae*. Ainsi il a été établi que la distribution géographique des éléments individuels du dessin des ailes dans les Alpes de l'Ötztal et celles de l'Ortler s'explique complètement à partir du cours de la recolonisation tardiglaciaire. Puisque le nom *E. p. antracites* Fruhstorfer, 1918 **syn. n.** s'applique à une population qui se rencontre dans les limites de l'aire de *E. p. alecto* Hübner, 1803, il est considéré comme un synonyme récent de ce dernier.

Zusammenfassung. Populationen von *Erebia pluto* (de Prunner, 1798) in der Ortlergruppe (ssp. *velocissima* Fruhstorfer, 1918) und den Ötztaler Alpen (ssp. *alecto* f. *turbo* Fruhstorfer 1918) zeigen eine aussergewöhnlich große Variabilität innerhalb und zwischen Populationen, und manche Exemplare sind von den umgebenden Unterarten nicht zu unterscheiden. Zur Erklärung dieses Phänomens wird eine quantitative Merkmalsanalyse der Populationen durchgeführt und mit einer Rekonstruktion der spätglazialen Einwanderungswege kombiniert. Die Analyse der vier wichtigsten Flügelmerkmale zeigt, dass Populationen der Ötztaler Alpen und der Ortlergruppe von gut definierten und wenig variablen Unterarten umgeben sind: ssp. *alecto* Hübner, 1803, ssp. *berninae* Warren, 1839, und ssp. *nicholli* Oberthür, 1896/ ssp. *burmanni* Wolfsberger, 1969, von denen die beiden letztgenannten Taxa eine zoogeographische Einheit, *nicholli* s. l., bilden. Die Flügelzeichnung in der Ortlergruppe ist zusammengesetzt aus *berninae*- und *nicholli*-Elementen, wobei von West nach Ost der Anteil von *nicholli*-Merkmalen allmählich zunimmt, der Anteil von *berninae*-Merkmalen dagegen abnimmt sowie im Westen reine *berninae*-Formen und im Osten reine *nicholli*-Formen vorkommen. Populationen der Ötztaler Alpen zeigen überwiegend Zeichnungselemente der ssp. *alecto*, mit Übergängen zu ssp. *nicholli* und *berninae*. Aufgrund paläoklimatologischer Daten sind die mutmaßlichen Glazialrefugien der Unterarten *berninae*, *alecto* und *nicholli* s. l. sowie ihre spätglazialen Besiedlungsgeschichten rekonstruiert worden. Demzufolge ist die Ortlergruppe sowohl vom Südwesten (*berninae*) als auch vom Südosten her (*nicholli* s. l.) besiedelt worden und die ssp. *velocissima* ist als eine Gruppe von postglazial entstandenen Mischpopulationen zu betrachten. Die Ötztaler Alpen sind vom Norden aus (*alecto*) und vom Südosten her (*nicholli* s. l.) besiedelt worden. Ein Genfluss über den Reschenpass brachte *berninae*-Elemente in die Ötztaler Alpen. Die Verteilung der einzelnen Elemente der Flügelzeichnung in der Ortlergruppe und Ötztaler Alpen lässt sich also gut aus der spätglazialen Besiedlungsgeschichte erklären. Der Name *antracites* Fruhstorfer, 1918 **syn. n.** bezieht sich auf eine Population, die innerhalb des Areals der ssp. *alecto* vorkommt. *Erebia pluto antracites* Fruhstorfer, 1918 **syn. n.** ist somit ein jüngeres subjektives Synonym von *Erebia pluto alecto* Hübner, 1803.

Key words. Postpleistocene invasion, Alps, *Erebia pluto*, refugia, zoogeography.

Einleitung

Spät- und postglaziale Arealveränderungen paläarktischer Faunenelemente sind mittlerweile gut dokumentiert. Die traditionellen, auf vergleichend-chorologischen Methoden basierenden Modelle (de Lattin 1967; Varga 1975a, 1975b; Schintlmeister 1989; Dubatolov & Kosterin 2000) werden in zunehmendem Maße durch molekularbiologische Analysen an einzelnen Arten bestätigt und verfeinert (Hewitt 1996, 1999, 2000; Taberlet et al. 1998; Seddon et al. 2001). Diese Studien beziehen sich jedoch ausnahmslos auf arboreale Arten. Eine Rekonstruktion der postglazialen Geschichte der orealen Arten wird durch zwei Faktoren erschwert: Erstens gab es nebst dem ausgedehnten mitteleuropäischen Periglazialraum eine Vielfalt an Kleinstrefugien, namentlich an der Peripherie der europäischen Hochgebirgssysteme, und zweitens fand bei orealen Arten fast ausnahmslos eine Verlagerung statt einer Ausbreitung der Areale statt, wodurch die Glazialrefugien nicht im heutigen Areal liegen. Einigermaßen detaillierte Studien der Besiedlungsgeschichte der Alpen beziehen sich daher hauptsächlich auf weniger ausbreitungsfähige Insektenarten, bei denen die Angehörigkeit zu einem bestimmten Glazialrefugium aus ihrer heutigen Verbreitung ziemlich gut hergeleitet werden kann (Holdhaus 1954; de Lattin 1967; Besuchet 1968; Nadig 1968). Bei Schmetterlingen beschränkt sich die vorhandene Literatur fast ganz auf Beispiele postglazialer Einwanderung thermophiler Arten während des Atlantikums, von denen in klimatologisch bevorzugten Alpenregionen Reliktpopulationen erhalten geblieben sind (Arnscheid 1981; Daniel & Wolfsberger 1955, 1957).

In dieser Arbeit werden die spätglazialen Einwanderungswege einiger Unterarten von *Erebia pluto* (de Prunner, 1798) rekonstruiert. Diese Schmetterlingsart kommt rezent nur in den Alpen und im zentralen Apennin vor. Aus dem Alpenraum sind



Abb. 1a. Abgrenzung des Untersuchungsraumes (Alpen-einteilung nach Grassler 1984).

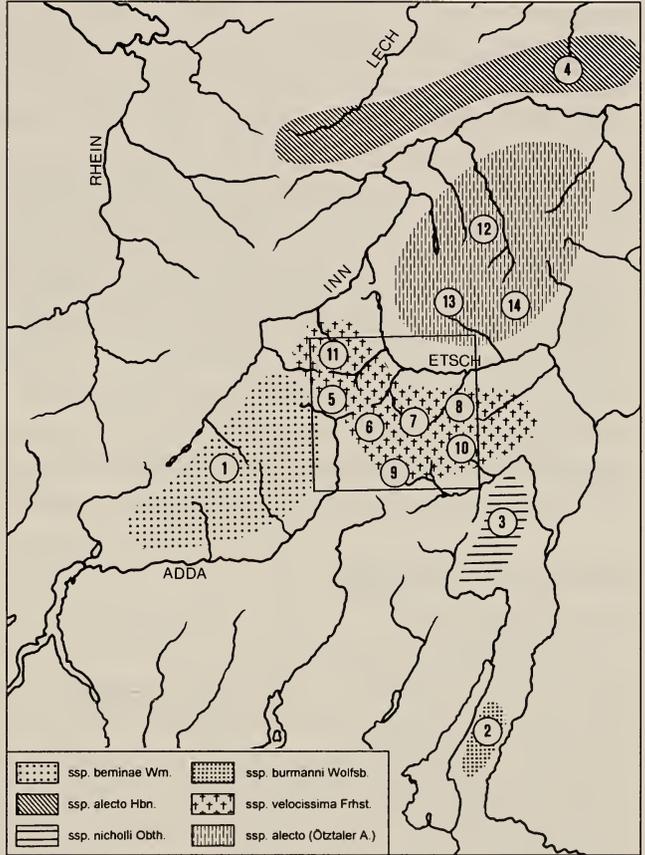


Abb. 1b. Sammelstellen der Stichproben.

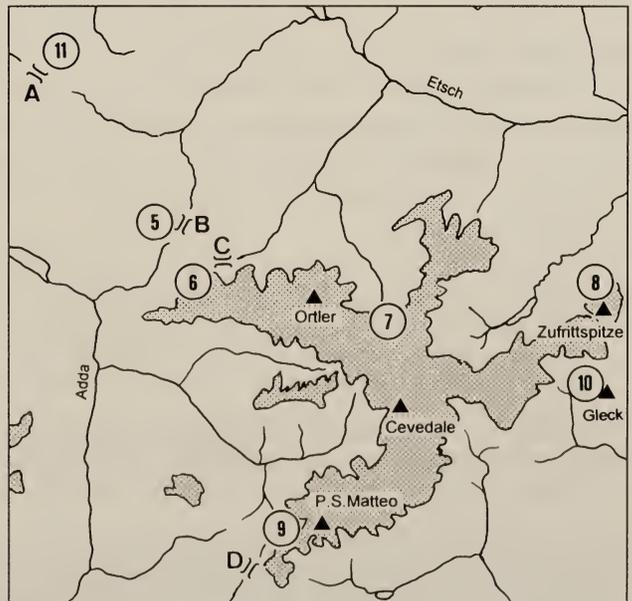


Abb. 1c. Räumliche Verteilung der Stichproben in Ortler- und Sesvonnagruppe. Punktiert: Gebirge über 3000 m. A: Ofenpass. B: Umbrailpass. C: Stilfserjoch. D: Gaviapass.

mehrere Unterarten beschrieben worden, die morphologisch und geographisch leicht voneinander zu trennen sind. Die Merkmale der einzelnen Unterarten sind innerhalb ihres jeweiligen Areals konstant, obwohl die einzelnen Populationen seit dem frühen Postglazial voneinander isoliert sind. Es handelt sich also um glaziale Differenzierungen (Cupedo 1997). Ihre Areale grenzen an den Alpenrand, was die Rekonstruktion der Einwanderwege erleichtert. Dies alles trifft jedoch nicht für die *Erebia pluto*-Populationen der Ortlergruppe (ssp. *velocissima* Fruhstorfer, 1918) und der Ötztaler Alpen zu. Ihre Areale haben eine zentrale Lage, und sind von den Fluggebieten anderer Unterarten umgeben. Auch sind sie morphologisch nicht eindeutig definiert, da ihre Populationen in unterschiedlichem Maße Merkmale von benachbarten Unterarten in sich vereinigen (Schawerda 1911; Fruhstorfer 1918). Dadurch sind sie taxonomisch schwer einzuordnen. Eine quantitative Analyse der Flügelmerkmale dieser Populationen, im Zusammenhang mit einer auf paläoklimatologischen Daten gegründete Rekonstruktion der spätglazialen Einwanderwege, soll die Ursache dieser ungewöhnlichen Variation ersichtlich machen.

Material und Methoden

Untersuchungsgebiet

Die westliche Begrenzung des Untersuchungsgebietes erstreckt sich zwischen Comosee und Bodensee, und wird vom Bergell, vom Inntal (bis Landeck), vom Stanzertal, Klostertal und Rheintal gebildet. Im Osten bilden Etsch-Eisacktal, Wipptal und unteres Inntal die Grenze (Abb. 1a). Das Gebiet umfasst die Areale der nachfolgenden Unterarten: ssp. *berninae* Warren, 1939 (Bernina-Alpen und Livigno-Alpen)¹, ssp. *alecto* Hübner, 1803 (Nordkette, Ötztaler und Stubai-Alpen), ssp. *velocissima* (Ortlergruppe und Sesvennagruppe), ssp. *nicholli* Oberthür, 1896 (Brentagruppe) und ssp. *burmanni* Wolfsberger, 1969 (Monte Baldo) (Vgl. Abb. 1b). Benennung und Begrenzung der einzelnen Gebirgsstöcke sind der Alpenvereinseinteilung (AVE) des Deutschen Alpenvereins entnommen (Grassler 1984). In dem sich westlich anschließenden Teil der Alpen fliegt die ssp. *anteborus* Fruhstorfer, 1918 und östlich des Etschtales die ssp. *dolomitana* Schawerda, 1911. In der südlich der Ortlergruppe gelegenen Adamello-Presanellagruppe, sowie in den südlich der Bernina-Alpen liegenden Bergamasker Alpen (Alpi Orobiche) konnte *E. pluto* bisher nicht nachgewiesen werden.

An folgenden Stellen wurden Stichproben gesammelt (Abb. 1b):

1. Bernina: Am Südhang des Munt Pers, 6 km nordöstlich des Piz Bernina, 2700–3200 m.
2. Mte. Baldo: Auf den Schutthalden der Cima del Longino, 2100 m.
3. Brentagruppe: Auf der Westseite des Passo del Grostè, 2250 m.
4. Seefeld: Auf der Westflanke der Reitherspitze, östlich von Seefeld, im Karwendelgebirge, 2100–2200 m.
5. Umbrail: Auf den östlichen Schutthalden des Piz Umbrail, 2400 m.
6. Stelvio: Am Monte Scorluzzo, südwestlich des Stilsferjochs, 2700–3200 m.
7. Suldén: Auf den Moränen des Suldengletschers, unter der Ortlerostwand, 2600–2700 m.

¹ Die ssp. *berninae* wurde von der ssp. *anteborus* abgetrennt (Warren 1939), ist aber der ssp. *oreas* (Warren, 1933) sehr ähnlich. Die Frage der Namensberechtigung der ssp. *berninae* wird im Rahmen dieser Arbeit nicht berücksichtigt.

8. Martelltal: Auf den Moränen des Soyferners an der Nordwand der Zufrittspitze (Gioveretto), 2450–2700 m (Östlichste bekannte Vorkommen von *E. pluto* im Ortlermassiv).
9. Gavia: Auf den Moränen des Dosegüfners unterhalb des Pizzo San Matteo, nördlich des Gaviapasses, im Südwesten der Ortlergruppe, 2600 m.
10. Rabbital: Auf den westlichen Schutthalden des Nordgrats des Glecks (Collécchio), im oberen Rabbital, 2550–2850 m.
11. Ofenpass: Am Nordhang eines namenlosen Gipfels, 2 km nördlich des Ofenpasses (Sesvenna-gruppe), 2500 m.
12. Sölden; Am Pitztaler Joch, auf der Ostseite des Kammes, der das Pitztal vom Öztal trennt, 2650–2800 m.
13. Kurzras: Auf der italienischen Seite des Hochjochs, oberhalb Kurzras im oberen Schnalstal, 2400–3100m.
14. Texelgruppe: Auf den Grundmoränen des Grafferners, an der Nordwand der Grafspitze (Cima della Grava), 2800 m.

Methoden

Im Wesentlichen unterscheidet sich die Flügelzeichnung der einzelnen Unterarten von *E. pluto* in vier Zeichnungselementen voneinander:

1. Zahl der Augenflecke auf den Vorderflügeln (AV 0, 2, 3 oder 4).
2. Zahl der Augenflecke auf den Hinterflügeln (AH 0 bis 3).
3. Ausprägung der Submarginalbinde der Oberseite der Vorderflügel (BO).
4. Braunfärbung auf der Unterseite der Vorderflügel (BU).

Die Merkmale 3 und 4 wurden wie folgt quantifiziert:

BO: 0: Keine Braunfärbung sichtbar.

- 1: Braunfärbung um die Apikalaugen (Zellen 4 und 5), eventuell auch in Zelle 3.
- 2: Binde bis Zelle 2, jedoch entweder in Flecken aufgelöst oder stark verschmälert.
- 3: Komplette und deutliche Binde bis Zelle 2, eventuell von dunklen Adern durchzogen.

BU: 0: Keine Braunfärbung sichtbar.

- 1: Braunfärbung beschränkt sich auf das Postdiskalfeld.
- 2: Braunfärbung auch im proximalen Flügelabschnitt.
- 3: Unterseite gleichmäßig braun, ohne dunkle Querlinie.

Von jedem Falter wurden diese vier Merkmale erfasst und für jede Population die Mittelwerte berechnet und Frequenzdiagramme erstellt. Weil von den meisten Fundorten weniger als zehn Weibchen zur Verfügung standen, bezieht sich diese Studie ausschließlich auf die Männchen.

Ergebnisse

Die Ergebnisse sind in Tab. 1 zusammengefasst und in Abb. 4a–d graphisch dargestellt.

A. Die peripheren Massive (Abb. 2).

Bernina Alpen. Die ssp. *berninae* ist gekennzeichnet durch die größte Ausdehnung der Braunfärbung auf der Vorderflügelober- und unterseite sowie durch das Fehlen von Augenflecken.

Monte Baldo. Die ssp. *burmanni* ist charakterisiert durch das fast vollständige Fehlen von Braunfärbung und durch die maximale Entwicklung der Augenzeichnung auf allen Flügeln. Auffallend ist die Uniformität der Population.

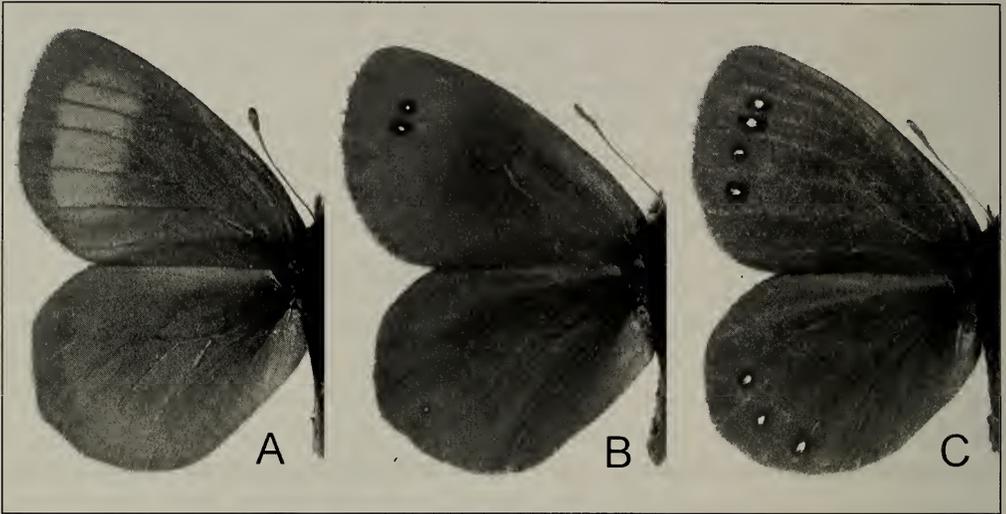


Abb. 2. A: *E. p. berninae* Warren, 1939. B: *E. p. alecto* Hübner, 1803; C: *E. p. burmanni* Wolfsberger, 1969.

Brentagruppe. Die ssp. *nicholli* ist der ssp. *burmanni* sehr ähnlich. Nur die Variation der Augenzahl der Vorderflügel ist größer. *Nicholli* und *burmanni* bilden eine zoogeographische Einheit, folgend als *nicholli* s. l. bezeichnet.

Nördliche Kalkalpen. Die ssp. *alecto* der nördlichen Kalkalpen nimmt eine Zwischenstellung zwischen *berninae* und *nicholli* s. l. ein. Die Vorderflügel haben normalerweise zwei Augen. Die Braunfärbung beschränkt sich auf die Vorderflügelunterseite.

Im Rahmen dieser Arbeit sind die Merkmale, die nur auf eine der drei Unterarten (*berninae*, *nicholli* s. l. und *alecto*) beschränkt sind, von besonderem Interesse. Exklusive *berninae*-Merkmale sind das Fehlen von Augenflecken und die gut entwickelte Postdiskalbinde der Vorderflügeloberseite (AV=0; AH=0; BO=3–4). Exklusive Merkmale von *nicholli* s. l. sind der Besitz von mehr als zwei Augen auf der Vorderflügeloberseite und das Fehlen von Braunfärbung auf der Unterseite der Vorderflügel (AV=3–4; BU=0). Exklusive *alecto*-Merkmale gibt es nicht. Eine für *alecto* typische Merkmalskombination dagegen schon.

B. Die zentralen Massive.

Ortler- und Sesvennagruppe (Fundorte 5–11). In den studierten Merkmalen weisen die Populationen dieses Gebiets untereinander so große Unterschiede auf, dass sie nicht als Stichproben aus einer Population zu betrachten sind (Kruskal Wallis: $p < 0.001$ für jedes der vier Merkmale). Von West nach Ost vollzieht sich eine Verschiebung vom *berninae*-Habitus zum *nicholli*-Habitus. Es liegt eine klinale Variation vor, die sich außerhalb der Ortlergruppe fortsetzt: Entlang den nördlichen Hängen der Ortlergruppe erkennt man ein Gefälle vom M. Baldo über Brenta, Martelltal, Sulden, Stelvio und Umbrail nach Bernina (Reihe A). Ebenso entlang der Südflanke des Massivs: vom Monte Baldo über Brenta, Rabbital, Gavia, Stelvio und Umbrail nach Bernina (Reihe B). Ordnet man die

Tab. 1. Numerische Werte der Zeichnungselemente von *Erebia pluto*. Stichprobengröße (N) und Mittelwerte pro Population: AV = Augenzahl der Vorderflügel; AH = Augenzahl der Hinterflügel; BO = Binde der Vorderflügeloberseite; BU = Binde der Vorderflügelunterseite.

Nr.	Fundort	N	AV	AH	BO	BU
1	Bernina	54	0.0	0.0	2.8	2.1
2	M. Baldo	22	4.0	3.0	0.1	0.2
3	Brenta	62	3.3	3.0	0.1	0.1
4	Seefeld	29	1.9	2.0	0.0	1.2
5	Umbrail	35	1.0	0.0	2.2	1.8
6	Stelvio	20	1.0	1.0	2.2	1.8
7	Sulden	33	2.0	2.3	1.3	1.7
8	Martelltal	35	3.4	2.9	0.7	0.7
9	Gavia	47	3.5	3.0	1.3	1.3
10	Rabbi	34	3.5	2.9	0.9	0.7
11	Ofenpass	49	1.9	1.7	1.1	1.4
12	Sölden	24	2.3	2.3	0.1	0.5
13	Kurzras	22	1.9	2.5	0.5	0.5
14	Texel	20	1.9	2.9	0.4	0.5
	Total	503				

Tab. 2. Korrelationskoeffizienten der zwei Reihen von Populationen in den Ortlergruppe (AV = Augenzahl der Vorderflügel; AH = Augenzahl der Hinterflügel; BO = Binde der Vorderflügeloberseite; BU = Binde der Vorderflügelunterseite).

		AV	AH	BO	BU
Reihe 1 (N=278)	Spearman's rho	843	842	-870	-850
	p (2-seitig)	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Reihe 2 (N=291)	Spearman's rho	775	816	-890	-864
	p (2-seitig)	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

Tab. 3. Zahl und Prozentsatz von Tieren mit exklusiven *berninae*- oder *nicholli*-Merkmalen, und mit einer Kombination von beiden in den Populationen der Ötztaler Alpen.

	<i>berninae</i>	<i>nicholli</i>	<i>berninae</i> + <i>nicholli</i>
Sölden		10 (42%)	
Kurzras	8 (36%)	10 (46%)	4 (18%)
Texel	3 (15%)	9 (45%)	3 (15%)

Populationen in einer dieser Reihenfolgen, dann gibt es eine signifikante Korrelation zwischen Rangnummer und Merkmalswert, für jedes der vier Merkmale (Siehe Tab. 2). Die Variationsbreite umfasst reine *berninae*-Formen und reine *nicholli*-Formen nebst allen erdenklichen Zwischenformen. 43 Individuen (17%) besitzen eine Kombination von exklusiven *berninae*-Merkmalen und exklusiven *nicholli*-Merkmalen.

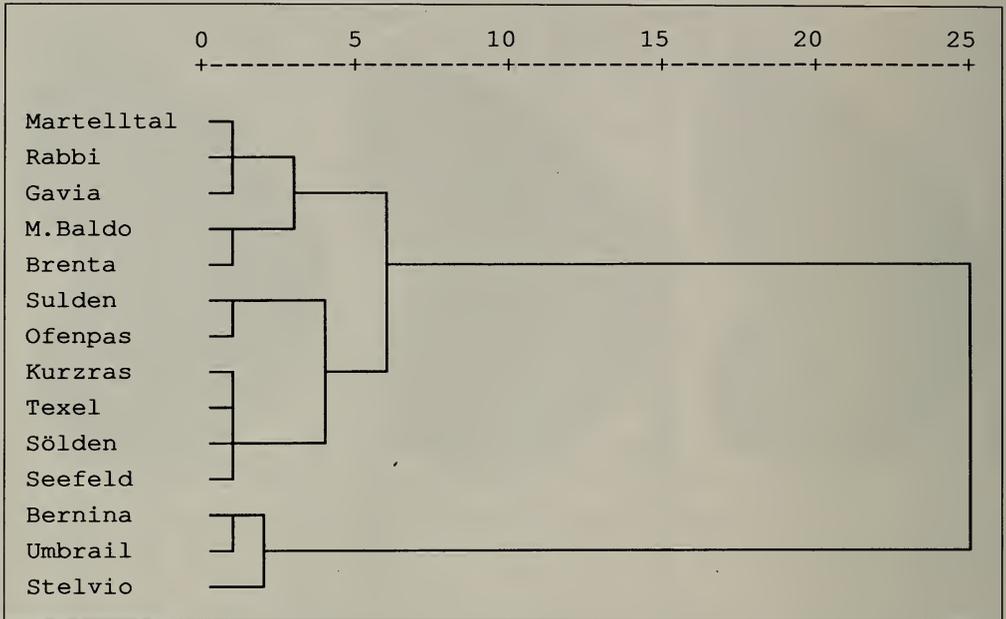


Abb. 3. Clusterdiagramm der studierten Populationen.

Öztaler Alpen (Fundorte 11–13). Die Populationen der Öztaler Alpen sind untereinander weniger variabel als die der Ortlergruppe. (Kruskal Wallis: AV $p=0.425$; AH $p=0.022$; BO $p=0.107$; BU $p=0.967$). Sie unterscheiden sich von nominotypischen *alecto* der nördlichen Kalkalpen dadurch, dass es Tiere gibt, die exklusive *nicholli*-Merkmale, oder exklusive *berninae*-Merkmale, oder beide besitzen, wobei *berninae*-Merkmale nur in den südlichen Populationen vorkommen (Siehe Tab. 3). Im Gegensatz zur Ortlergruppe liegt hier also eine Vermischung der Merkmale von drei Unterarten vor.

Ein Clusterdiagramm (Ward-Verfahren, nach Standardisierung der Messwerte) veranschaulicht die Ergebnisse (Abb. 3). Die östlichen Ortler-Populationen (Martelltal, Rabbi, Gavia) weisen die größte Ähnlichkeit mit *nicholli* s. l. auf, die westlichen (Umbrail und Stelvio) mit *berninae*. Die am stärksten gemischten Populationen (Sulden und Ofenpass) mit dem intermediären *alecto*-Cluster.

Diskussion

Die Ergebnisse suggerieren, dass es sich in den Ortlergruppe um Mischpopulationen von *berninae* und *nicholli* handelt, die anscheinend dadurch entstanden sind, dass *berninae* vom Westen her und *nicholli* vom Südosten her die Ortlergruppe besiedelt und sich untereinander gemischt haben, und dass die Öztaler Alpen nicht nur vom Norden her von *alecto* besiedelt worden sind, sondern dass es zusätzliche Genflüsse vom Südosten (*nicholli* s. l.) und vom Südwesten her (*berninae*) gegeben hat.

Diese hypothetische mehrfache Einwanderung aus verschiedenen Richtungen lässt

sich nur bestätigen, indem sie mit einer auf historisch-klimatologische Daten gegründeten Rekonstruktion der Einwanderwege von *Erebia pluto* in Einklang gebracht werden kann. In der Literatur gibt es dafür ausreichend Anhaltspunkte: die klassische Arbeit Pencks und Brückners (1909) lässt Einsichten in die Lage der potentiellen eiszeitlichen Refugien am Alpenrand gewinnen, und spätere paläoklimatologische Arbeiten (Kerschner 1986, 1996, 2002; Ivy-Ochs et al. 1996) vermitteln ein gutes Bild des periodischen Rückzuges des Eises.

Wiederbesiedlung durch E. pluto

Erebia pluto ist wohl die erste Erebienart, die beim Abklingen der Eiszeit die Alpen wieder zu besiedeln vermochte. Die sich zurückziehenden Gletscher ließen in den eisfrei gewordenen Gebieten bis hoch über die Talsohle große Mengen Moränenmaterial zurück, wo *E. pluto* geeignete Lebensbedingungen fand. Weil sich am Ende der Gletscherzunge bald die normale Vegetationsentwicklung vollzog (Firbas 1939), fand die Einwanderung hauptsächlich über den Seitenmoränen statt, und war das Fluggebiet von *E. pluto* im Tal im günstigsten Fall auf eine schmale Zone hinter dem Gletscherrand beschränkt. Bei fortschreitender Klimaverbesserung verlagerten sich die Vegetationsgürtel, und mit ihnen die *pluto*-Biotope aufwärts, und wurden die Populationen auf beiden Seiten der Gletscher endgültig voneinander isoliert. Die Besiedlung benachbarter Massive war von da an nur noch während periodisch auftretender Klimaverschlechterungen mit dementsprechendem Absinken der Vegetationsgürtel möglich. Es werden eine Reihe solcher Kältephasen unterschieden (Kerschner 2002; siehe Abb. 5), von denen für diese Arbeit vor allem das Bühl- und das Gschnitz-Stadium von Interesse sind (Kerschner, in litt.).

Die Refugien von E. pluto

Ein Refugium für Organismen, deren Lebensraum sich unterhalb der nivalen Stufe befindet, soll während des Hochglazials oberhalb der Gletscheroberfläche, jedoch unterhalb der sommerlichen Schneegrenze gelegen haben. Der vertikale Abstand zwischen Gletscheroberfläche und Schneegrenze war mitbestimmend für die Diversität an Lebensmöglichkeiten. Am südlichen Alpenrand fand sich eine Reihe von unvergletscherten Massiven, die beide Bedingungen erfüllten und die seit langem als wichtige Refugien ("Massifs de Réfuge") anerkannt werden (Holdhaus 1954, Nadig 1968). Zwischen Etschtal und Lago Maggiore waren das (siehe Abb. 6):

1. Der Monte Baldo. Die Stammform der ssp. *nicholl* s. l. hat hier zweifellos ihr Refugium gehabt. Die ssp. *burmanni* ist eine wichtige Zeugenpopulation.

2. Große Teile der Brescianer Alpen (zwischen Gardasee und Iseosee). Das vollständige Fehlen von *E. pluto* in der Adamello/Presanella-Gruppe weist darauf hin, dass hier keine *E. pluto*-Populationen die Eiszeit überdauert haben.

3. Die Südhänge der Bergamasker Alpen (zwischen Iseosee und Comosee). Auch hier fehlen Zeugenpopulationen.

4. Zwischen Comosee und Lago Maggiore lag eine Reihe isolierter Kleinstrefugien. Angeblich hat *E. pluto* auch hier kein Refugium gehabt. In den nördlich sich anschließenden Massiven lebt die ssp. *anteborus*, die einem nordalpinen Refugium entstammt (Cupedo, in Vorb.).



Abb. 4. A: Augenzahl der Vorderflügel. B: Augenzahl der Hinterflügel. C: Entwicklung der Submarginalbinde der Vorderflügeloberseite (0 bis 3: siehe Text). D: Braunfärbung auf der Vorderflügelunterseite (0 bis 3: siehe Text).

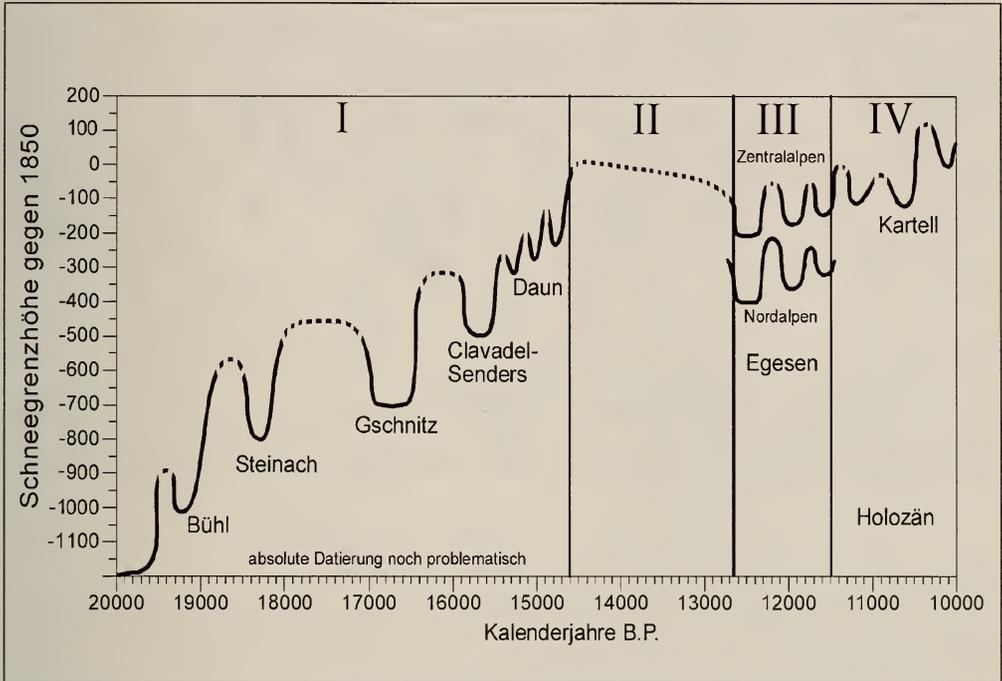


Abb. 5. Klimaschwankungen während des Spätglazials. I: Grönland Stadial 2a (Älteste Dryas); II: Grönland Interstadial 1 (Bølling-Allerød); III: Grönland Stadial 1 (Jüngere Dryas); IV: Holozän. (nach H. Kerschner, in litt.)

5. Das Monte Disgrazia-Massiv, im westlichen Teil der Bernina-Alpen, wird von Holdhaus (1954) als "Zwischengebiet" bezeichnet: ihre Lage ist klimatisch nicht so günstig wie die der obigen Massifs de Réfuge, aber einige Carabidenarten haben an eisfrei gebliebenen Stellen die Eiszeit überdauert. Auch im Genus *Erebria* gibt es zwei endemische Unterarten der Bernina-Alpen (*E. pluto berninae* und *E. flavofasciata thiemei*). Nach den heutigen Einsichten (H. Kerschner, pers. Mitt.) soll an den südseitigen Hängen im Veltlin und in seinen Seitentälern die Schneegrenze bei etwa 1800 m oder sogar darüber gelegen haben. Die Gletscheroberfläche hat während des Hochwürms die 1600 m nicht überschritten, und größere Hangpartien, mit steilen Schutthalden, sind während des ganzen Würmglazials eisfrei geblieben. Soweit sich das jetzt beurteilen lässt, muss die ssp. *berninae* hier ihr Refugium gehabt haben.

In den nördlichen Alpenketten lag die Schneegrenze um 600 m niedriger als im Süden (Penck & Brückner 1909, S. 1143). Die Vergletscherung war dem gemäß stärker, und die Gletscher reichten viel weiter (bis 65 km) ins Alpenvorland hinein. Die Gipfel, die östlich des Rheingletschers das Eis überragten, lagen gänzlich über der Schneegrenze und boten daher *E. pluto* keinen geeigneten Lebensraum. Als potenzieller Refugialraum in diesem Gebiet kämen nur die Allgäuer Vorberge, die während der ganzen Würmeiszeit unvergletschert geblieben sind und mit dem Alpenvorland in Verbindung standen, in Betracht (l. c. S. 412). Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, dass *E. pluto alecto* darüber hinaus auf den ausgedehnten fluvioglazialen Schotterfeldern im Periglazialraum auftrat.



Abb. 6. Südlicher Alpenrand zwischen Lago Maggiore und Etschtal während der Würmeiszeit. (nach Penck & Brückner 1909, umgezeichnet).

Rekonstruktion der Spätglazialen Einwanderwege (Abb. 7)

1. Etschtal: ssp. nicholli s. l. Vor Anfang des Bühlstadiums waren große Teile des unteren Etschtales eisfrei. *E. pluto* hat also schon ganz früh, entlang den Höhen zwischen Sarcatal und Etschtal, die Brentagruppe besiedeln können. Im unteren Etschtal haben sich (im Gegensatz zum Inntal) die Gletscher der Seitentäler schon früh vom Hauptgletscher gelöst (Penck & Brückner 1909, S. 948). Da namentlich der Nocegletscher sich auffallend schnell zurückgezogen hat (l. c. S. 857), kann anschließend die Besiedlung des Ortlermassivs durch ein Überqueren des unteren Nocetales stattgefunden haben. Jetzt konnte *E. pluto* ungehindert südlich und nördlich um das Ortlermassiv ziehen, nachdem der Ofenpass eisfrei geworden war, bis in die Sesvennagruppe hinein. Aus dem Auftreten von *nicholli*-Merkmalen in den Öztaler Alpen müsste man schließen, dass *E. pluto*, wahrscheinlich während einer der nachfolgenden Kältephasen, das Etschtal unterhalb der Gletscherzunge hat überqueren können. Auf dem Tonalepass trafen sich Seitenäste des Noce- und Ogliegletschers (Gletscherhöhe 2400 m), auf dem Carlo Magnopass solche des Noce- und Sarcagletschers. Ein Eindringen in den Adamello und in die Presanella, entweder vom Brentamassiv aus oder vom Ortlergebiet aus, wurde dadurch verhindert.

2. Addatal: ssp. berninae. *E. pluto* ist hier dem Adda-Gletscher bei dessen Rückzug auf der Nordflanke gefolgt. Sie fand drei Hindernisse auf ihrem Weg: Berninapass, Ofenpass und Reschenpass sind während des Hochglazials von aufgestauten Seitenästen des Innigletschers bedeckt gewesen, die Eisoberfläche über den Passhöhen ist auf 2500 m festgestellt worden. Nach Freiwerden des Berninapasses wurden die Livigno-Alpen besiedelt, nach Freiwerden des Ofenpasses die Sesvennagruppe, und nach Freiwerden des Reschenpasses konnte schließlich ein Genfluss in die südlichen Öztaler Alpen stattfinden. Nach Nordwesten hat *E. pluto* sich nicht ausbreiten können, da der Innigletscher, dessen Eis auch über den Malojapass ins Bergell hineinfließt, noch lange eine unüberwindbare Verbreitungsschranke darstellte.

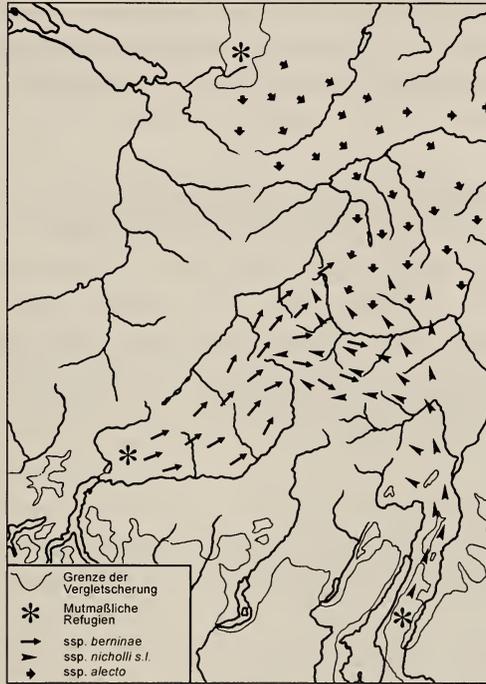


Abb. 7. Rekonstruktion der Einwanderungswege von *Erebia pluto*.

Vermischung in der Ortlergruppe. Die Livignoalpen und die Ortlergruppe gehen im Bereich der Sesvennagruppe, die von beiden Massiven die natürliche Fortsetzung bildet, ineinander über. Dort sind also, bei ständiger Klimaverbesserung, ihre *E. pluto*-Populationen irgendwann miteinander in Kontakt geraten. Zuerst muss das im oberen Addatal, oberhalb Bormio, geschehen sein. Das führte zu Vermischung an den südlichen Hängen des Ortlermassivs. Durch Überschreiten des Ofenpasses und, später, des Umbrail- und Stelviopasses, kam es zu inniger Vermischung in der Sesvennagruppe und entlang der Ortlernordflanke (siehe Abb. 7).

3. Inntal: ssp. *alecto*. Die Nordalpen waren, infolge der extremeren klimatischen Bedingungen, viel stärker vergletschert als die Südalpen. In gleicher Meereshöhe wurden die Lebensbedingungen erst später für *E. pluto* geeignet. Es ist anzunehmen, dass *E. pluto* während der ersten Erwärmungsphase zumindest die nördliche Alpenkette besiedelte. Im Inntal hat sich während dieser Periode das Eis bis Imst zurückgezogen, also möglicherweise sind auch die Ötztaler Alpen damals schon besiedelt worden. Spätestens geschah das in der nachfolgenden Wärmeperiode, als das Inntal bis weit oberhalb Landecks eisfrei wurde. Weil das Überqueren des Tales nur möglich war in einem beschränkten Bereich am Ende der Gletscherzunge, muss dies geschehen sein, bevor der Gletscher bis Landeck abgeschmolzen war. Zu dieser Zeit waren das Stanzertal und das Klostertal noch ganz mit Eis gefüllt und der Arlbergpass mit Eis überdeckt (Penck & Brückner 1909, S. 350). Es war für *E. pluto* also unmöglich, in die Verwall-, Silvretta- und Samnaungruppe einzudringen.

Nach der Einwanderung in die Ötztaler Alpen waren schließlich alle Massive in dem hier besprochenen Teil der Alpen von *Erebia pluto* besiedelt, und zwar in einer genetischen Zusammensetzung, die mit der heutigen übereinstimmt.

Zusammenfassung

Die spätglazialen Einwanderwege der Unterarten *nicholli* s. l., *berninae* und *alecto* von *Erebia pluto*, soweit diese sich mit unserem heutigen Wissen rekonstruieren lassen und die geographische Variation, wie wir sie heute wahrnehmen, stehen dermaßen miteinander im Einklang, dass die Annahme einer kausalen Beziehung gerechtfertigt erscheint: die lokalen Variationen innerhalb der Ötztaler und Ortlergruppe lassen sich aus der Besiedlungsgeschichte erklären. Auch das Fehlen von *nicholli* s. l. in Adamello und Presanella, von *alecto* südlich des Arlbergpasses und von *berninae* in den Albula-Alpen sind logische Folgen der Besiedlungsgeschichte. Damit hat sich erwiesen, dass es in bestimmten Fällen auch möglich ist, die spätglazialen Einwanderwege alpiner Schmetterlingsarten anhand historisch-klimatologischer Daten wenigstens in groben Zügen zu rekonstruieren. Man gewinnt damit mehr als nur zusätzliche Information bei der Interpretation der geographischen Variation einzelner Arten: dies bietet vielmehr einen Rahmen, innerhalb dessen die geographische Variation mehrerer Arten miteinander in Einklang zu bringen ist.

Der Unterschied zwischen den ssp. *nicholli* s. str. und *burmanni* lässt sich aus der Besiedlungsgeschichte nicht erklären. Die wahrscheinlichste Ursache der extremen Uniformität der Monte Baldo-Population ist postglaziale genetische Drift. Das sowohl horizontal als auch vertikal äußerst beschränkte Fluggebiet macht die Population sehr empfindlich für Flaschenhalseffekte in wärmeren Perioden (z. B. während des Atlantikums).

Taxonomie und Nomenklatur

Mit der Feststellung, dass es Individuen gibt, die Merkmale von zwei oder sogar drei peripheren Unterarten in sich vereinigen, ist der Beweis erbracht, dass die vikariierenden Unterarten *berninae*, *nicholli* und *alecto*, wie sehr sie sich auch morphologisch voneinander unterscheiden, nicht reproduktiv voneinander isoliert sind. Der Name *velocissima* bezieht sich auf die *E. pluto*-Populationen der Ortler- und Sesvennagruppe, der Typenfundort ist das Ortlergebiet (Schawerda 1911). Man kann sich mit Recht fragen, ob Mischpopulationen überhaupt als zoologische Taxa aufzufassen sind. Aus phylogenetischer Sicht jedenfalls nicht, weil von einer monophyletischen Gruppe grundsätzlich keine Rede sein kann. Der Status von *velocissima* als biologisches Taxon steht demnach zur Diskussion. Es ist vorzuziehen, für anerkannte Mischpopulationen keine neuen Namen einzuführen.

Die Mischpopulationen der Ötztaler Alpen werden daher, weil die *alecto*-Merkmale vorherrschen, am besten als mit *nicholli* und *berninae* vermischte *alecto* bezeichnet.

Der Name *antracites* Fruhstorfer, 1918 bezieht sich auf eine Population (Schnalstal), von der jetzt feststeht, dass sie innerhalb des Areal der ssp. *alecto* (von der sie abgetrennt wurde) keine taxonomische Einheit darstellt. *Erebia pluto antracites* Fruhstorfer, 1918 ist somit ein jüngerer subjektives Synonym von *Erebia pluto alecto* Hübner, 1803.

Erebia pluto f. *turbo* Fruhstorfer, 1918 ist ein infrasubspezifischer Name, und als solcher nie verfügbar gewesen (ICZN Art. 10. 2 und 45. 6. 4).

Danksagung

Vielen Dank schulde ich Herrn Dr. Hans Kerschner (Innsbruck), der mir ausführlich über die modernen Einsichten in die spätglazialen Klimageschichte informierte; zwei anonymen Referenten, deren Bemerkungen wesentlich zur Verbesserung des Manuskripts beigetragen haben; und meinem Kollegen Marcel Prick (Heerlen, Niederlande), der mit großer Sorgfalt den deutschen Text korrigiert hat.

Literatur

- Arnscheid, W. 1981. Die Makrolepidopteren-Fauna des Sonnetal-Nonnsberggebietes (Val di Sole und Val di Non in Oberitalien). – Studi Trentini di Scienze Naturali **57**: 95–245.
- Besuchet, C. 1968. Répartition des insectes en Suisse. Influence des glaciations. – Bulletin de la Société entomologique Suisse **61**: 337–340.
- Cupedo, F. 1997. Die geographische Variabilität und der taxonomische Status der *Erebia manto bubastis*-Gruppe, nebst Beschreibung einer neuen Unterart (Nymphalidae: Satyrinae). – Nota lepidopterologica **20** (1/2): 3–22.
- Daniel, F. & J. Wolfsberger 1955. Die Föhrenheidegebiete des Alpenraumes als Refugien wärmeliebender Insekten. I. Der Kaurerberghang im Oberinntal. – Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gesellschaft **40**: 13–135.
- Daniel, F. & J. Wolfsberger 1957. Die Föhrenheidegebiete des Alpenraumes als Refugien wärmeliebender Insekten. II. Der Sonnenberghang bei Naturns im Vintschgau (Südtirol). – Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft **47**: 21–121.
- Dubatolov, V. V. & O. E. Kosterin 2000. Nemoral species of Lepidoptera (Insecta) in Siberia: a novel view on their history and the timing of their range disjunctions. – Entomologica Fennica **11**: 141–166.
- Firbas, F. 1939. Vegetationsentwicklung und Klimawandel in der Mitteleuropäischen Spät- und Nacheiszeit. – Die Naturwissenschaften **27** (6): 81–108.
- Fruhstorfer, H. 1918. *Erebia alecto* rediviva. – Archiv für Naturgeschichte (A) **82** (7): 21–169.
- Grassler, F. , 1984. Alpenvereinsinteilung der Ostalpen (AVE). – Alpenvereinsjahrbuch 1984, pp. 215–224. – Rother Verlag, München.
- Hewitt, G. M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. – Biological Journal of the Linnean Society **58**: 247–276.
- Hewitt, G. M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. – Biological Journal of the Linnean Society **68**: 87–112.
- Hewitt, G. M. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. – Nature **405**: 907–913.
- Holdhaus, K. 1954. Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. – Abhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft Wien **18**: 1–493, 52 Karten.
- International Commission on Zoological Nomenclature 1999. International Code of Zoological Nomenclature (4th ed.), – The International Trust for Zoological Nomenclature, c/o The Natural History Museum, London. XIX + 125pp.
- Ivy-Ochs, S., C. Schlüchter, P. Kubik, H. -A. Synal & H. Kerschner, 1996. The exposure age of an Egesen moraine at Julier Pas, Switzerland, measured with cosmogenic radionuclides ¹⁰Be, ²⁶Al, and ³⁶Cl. – Eclogae geologicae Helvetiae **89** (3): 1049–1063.
- Kerschner, H. 1986. Zum Sanderstadium im Spätglazial der nördlichen Stubai Alpen, Tirol. – Zeitschrift für Geomorphologie N. F. Suppl. **61**: 65–76.

- Kerschner, H. 1996. Late Würm glacier history in the Tyrolean Alps. Pp. 5–8. – In: Panizza, M., M. Soldati, D. Barani & M. Bertacchini (eds.), The Erasmus 94–95 Programme in Geomorphology. Intensive Course in Tyrol (Austria) and Student Mobility. Dipartimento di Scienza della Terra, Università degli Studi di Modena.
- Kerschner, H. 2002. Mountain glaciers as sources of paleoclimatic information – an alpine perspective. – *Bulletin of the World Meteorological Organization* **51** (1): 29–35.
- Lattin, G. de 1967. *Grundriss der Zoogeographie*. – Fischer Verlag, Stuttgart. 499pp.
- Nadig, A. 1968. Über die Bedeutung der Massifs de Refuge am südlichen Alpenrand (dargelegt am Beispiel einiger Orthopterenarten). – *Mitteilungen der Schweizerischen entomologischen Gesellschaft* **61**: 341–358.
- Penck, A. & E. Brückner 1909. *Die Alpen im Eiszeitalter*. 3 Teile. – Chr. Herm. Tauchnitz, Leipzig. 1199 pp.
- Schawerda, K. 1911. *Erebia glacialis* Esp. und ihre Formen in den Hochalpen Österreichs. – *Verhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft Wien* **61**: (29)–(40)
- Schintlmeister, A. 1989. Zoogeographie der paläarktischen Notodontidae (Lepidoptera). – *Neue entomologische Nachrichten* **25**: 1–74
- Seddon, J. M., F. Santucci, N. J. Reeve & G. M. Hewitt 2001. DNA footprints of European hedgehogs, *Erinaceus europaeus* and *E. concolor*: Pleistocene refugia, postglacial expansion and colonization routes. – *Molecular Ecology* **10**: 2187–2198.
- Taberlet, P., L. Fumagalli, A.-G. Wust-Saucy & J.-F. Cosson 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. – *Molecular Ecology* **7** (4): 453–464.
- Varga, Z. 1975a. Zoogeographische Gliederung der Paläarktischen Orealfauna. – *Verhandlungen des Sechsten Internationalen Symposiums über Entomofaunistik in Mitteleuropa*: 263–385.
- Varga, Z. 1975b. Geographische Isolation und Subspeziation bei den Hochgebirgs-Lepidopteren der Balkanhalbinsel. – *Acta entomologica Jugoslavica* **11** (1–2): 5–41.
- Warren, B. C. S. 1936. *Monograph of the genus Erebia*. – Trustees of the British Museum (Natural History), London. 407 pp., 104 pls.
- Warren, B. C. S. 1939. An unrecognised race of *Erebia pluto*, hitherto confused with the ssp. *anteborus* Frhst. (Lep. Satyridae). – *The Entomologist* **72**: 94–99
- Wolfsberger, L. 1969. *Erebia pluto burmanni* ssp. n. vom Monte Baldo (Lep. Rhop.). – *Memorie del Museo Civico di Storia Naturale di Verona* **17**: 237–239.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Nota lepidopterologica](#)

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: [26](#)

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

Artikel/Article: [137-152](#)