

neuen Band 1950 mehrere, teilweise recht umfangreiche Veröffentlichungen über diese Gebiete vorgesehen. Daß dabei auch die entomologische Forschung der anderen Bundesländer nicht zu kurz kommt, zeigen die zahlreichen Arbeiten aus den letzteren, wobei derzeit Kärnten, Oberösterreich und Tirol besonders rühlig sind. Erfreulicherweise wird unsere Zeitschrift so wie in früheren Friedensjahren wieder in steigendem Maße auch von Autoren aus Ländern außerhalb Oesterreichs als Publikationsorgan benützt, ein Zeichen dafür, daß die allgemeine Richtung der Inhaltsgestaltung den Bedürfnissen der Benutzer entspricht. Es soll daher auch im eben beginnenden neuen Jahrgang an der gewohnten Linie in weltoffener und lebendiger Weise festgehalten werden.

Wenn eingangs an unsere Mitglieder ein materieller Appell gerichtet wurde, so geschah dies in der Ueberzeugung, daß ein solcher in ideeller Hinsicht fehl am Platze wäre, denn die vergangenen schweren Kriegs- und die zunächst nicht minder schweren Nachkriegsjahre haben wohl deutlich bewiesen, daß sich unsere Mitglieder auch durch die schwierigsten äußeren Umstände nicht abhalten ließen, der Sammeltätigkeit nachzugehen und die entomologische Forschung intensiv und mit aller Liebe und Hingabe zu betreiben. Daß diese auch im Jahre 1950 freudebringend und erfolgreich sei, das ist der Wunsch des Vorstandes und der Schriftleitung. Die Zeitschrift aber wird sich nach wie vor mit vollen Kräften bemühen, hiezu beizutragen und die Zusammenarbeit aller Mitglieder zu fördern. R.

Wien, im Jänner 1950.

Das Studium geographischer Rassen und seine Bedeutung für die Lösung tiergeographischer und stammesgeschichtlicher Probleme.

Von H. Franz, Admont.

Das Studium der Systematik und geographischen Verbreitung der Organismen lehrt uns, besonders wenn palaeontologische Befunde mitherücksichtigt werden, daß die Organismenarten, wie alles in der Natur, nichts Feststehendes sind, sondern daß sie sich in ständiger Weiterentwicklung befinden. Diese aus einem überwältigenden stammesgeschichtlichen Tatsachenmaterial abgeleitete Erkenntnis stand lange Zeit hindurch in scheinbar unlösbarer Widerspruch zur Lehre von der Konstanz der Erbanlagen, die aus den exakten Experimenten der Genetiker gefolgert worden war. Erst Forschungen der letzten Jahrzehnte haben nach und nach Tatsachen beigebracht, die geeignet erscheinen, die Widersprüche zwischen den Ergebnissen der Evolutionsforschung und der Vererbungswissenschaft zu lösen. Wir

müssen uns mit diesen Problemen in aller Kürze auseinandersetzen, denn nur so können wir die geographische und ökologische Rassenbildung bei Tierarten aus ihren tieferen Zusammenhängen verstehen und studieren.

Was vererbbar ist und vererbt wird, sind bekanntlich nicht Eigenschaften, die wir am Einzelorganismus wahrnehmen, sondern bloß Erbanlagen, also Reaktionsnormen, nach denen das einzelne Individuum in bestimmter Weise reagiert. Träger dieser Erbanlagen sind im wesentlichen, wie man heute auf Grund eines umfangreichen Beweismateriales weiß, die an die Chromosomen des Zellkerns gebundenen Gene. Die kontinuierliche Weitergabe der chromatischen Substanz von Zelle zu Zelle, die Verschmelzung zweier Zellkerne mit vorher auf die Hälfte reduzierter Chromosomenzahl während des Befruchtungsvorganges und die Kontinuität der Vererbung sind ursächlich miteinander verbundene Erscheinungen. Ihre konstante Beobachtung hat wesentlich dazu beigetragen, die Genetiker von der Konstanz der Erbanlagen und damit von der Starrheit der Arten zu überzeugen.

In den letzten Jahrzehnten hat man jedoch verschiedene Vorgänge kennengelernt, die den Prozeß der kontinuierlichen Weitergabe der Erbmasse von Generation zu Generation durchbrechen. Diese neuen Erkenntnisse haben wertvolle Beiträge zur Frage der Artumwandlung geliefert, ohne daß die diesbezüglichen Forschungen bereits zu einem endgültigen Abschluß gekommen sind.¹⁾ Wir wissen heute, daß im Genbestande der Chromosomen beim Experiment und in der Natur Veränderungen auftreten können, sogenannte Genmutationen, durch die sich auch die äußere Erscheinung des betreffenden Individuums gegenüber der der Eltern sprunghaft ändert. Die Häufigkeit des Auftretens solcher Mutationen, die sogenannte Mutationsrate, ist normal sehr gering, kann aber unter bestimmten Verhältnissen ziemlich stark ansteigen. Eine Erhöhung der Mutationsrate tritt vor allem unter der Einwirkung von Strahlung, besonders radioaktiver Strahlung, unter bestimmten chemischen Einflüssen oder im Zusammenhange mit extremen Temperaturen ein. Die Genmutationen sind Vorgänge, die sich nach moderner Vorstellung in molekularen Größenordnungen abspielen. Sie beinhalten offenbar Veränderungen in der chemischen Struktur der Gene, denen nach Untersuchung im Elektronenmikroskop die Größe eines Eiweißmoleküls zukommt. In jüngster Zeit ist es gelungen, in der lebenden Zelle mit Hilfe von Korpuskularstrahlen (mit deren Hilfe auch die Atomzertrümmerung vor sich geht), bestimmte Chromomeren zu verändern und im Laufe der weiteren Entwicklung des sonst unverletzten Organismus tatsächlich Gestaltsveränderungen

¹⁾ Eine gute Zusammenstellung der diesbezüglichen Forschungen bis zum Jahre 1937 gibt Dobzhansky, Th.: Die genetischen Grundlagen der Artbildung. Jena 1939, VIII. u. 252 S. (Deutsche Uebersetzung des im Jahre 1937 in Amerika erschienenen Buches „Genetics and the Origin of Species“.)

zu erzielen. Die Genmutationen erfolgen, abgesehen vielleicht von gewissen, in allerjüngster Zeit auf chemischem Wege erzielten Veränderungen, nicht gerichtet, das heißt, es konnte bisher nicht nachgewiesen werden, daß bestimmte mutationsfördernde Impulse Mutationen in einer bestimmten Richtung auslösen.

Neben den Genmutationen kennen wir auch noch rein mechanische Veränderungen im Genbestand. Dieselben können entweder Veränderungen in der Struktur der einzelnen Chromosomen sein, oder aber eine Veränderung in der Zahl der Chromosomen, also in der ganzen Chromosomengarnitur beinhalten. Zur ersten Gruppe gehören Verlust oder Verdoppelung einzelner Gene und Veränderungen in der normalen Reihenfolge der Gene. Die zweite Gruppe betrifft einerseits Veränderungen in der Zahl der innerhalb des Zellkernes vorhandenen Chromosomengarnituren (Polyploidierung, haploide Formen) und auch Veränderungen der Chromosomenzahl innerhalb eines Chromosomensatzes (Heteroploidie).

Veränderungen, die dieser zweiten Gruppe angehören, sind in den letzten Jahren in großer Verbreitung im Pflanzenreich festgestellt worden. Sie können dort experimentell zum Beispiel durch Störung des Zellteilungsvorganges, durch Giftwirkung (im Experiment wird vielfach Colchicin verwendet) erzielt werden. Bei Tieren tritt Polyploidie wesentlich seltener auf, ist jedoch in den letzten Jahrzehnten bei Arthropoden in weiter Verbreitung, so bei Daphnien, Isopoden, Coleopteren und Lepidopteren nachgewiesen worden. Sie tritt hier stets in Verbindung mit Parthenogenese auf, was dadurch bedingt ist, daß die Vererbung des Geschlechtes, die nach den Mendelschen Gesetzen vor sich geht, an unpaare Geschlechtschromosomen gebunden ist und dieser Erbmechanismus bei Kreuzung polyploider Formen zur Bildung von Intersexen führen muß, die nicht fortpflanzungs- und zum Teil auch nicht einmal lebensfähig sind.

E. Suomalainen²⁾ hat sie an Rüsselkäfern, besonders der Gattung *Otiorrhynchus*, wo sie stets in Verbindung mit Parthenogenese auftritt, zytologisch eingehend studiert. Wohl am genauesten ist sie bisher bei Schmetterlingen aus der Familie Psychidae untersucht. J. Seiler³⁾ hat gezeigt, daß bei *Solenobia*

²⁾ Suomalainen, E.: Polyploidy in parthenogenetic Curculionidae. *Hereditas* 26, 1940, 51—64.

Ders.: Beiträge zur Zytologie der parthenogenetischen Insekten. I. Coleoptera. *Annales Acad. Scient. Fennicae Ser. A.*, 54, 1940, 1—144.

Ders.: Zu den Chromosomenverhältnissen und dem Artbildungsproblem bei parthenogenetischen Tieren. *Ebenda* 1945.

Ders.: Parthenogenese und Polyploidie bei Rüsselkäfern (Curculionidae). *Hereditas* 33, 1947, 425—456.

³⁾ Seiler, J.: Resultate aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. *Arch. J. Klaus-Stiftung für Vererbungsforschung, Sozialanthropol. u. Rassenhyg.* 17, 1942, 513—528.

Ders.: Die Zytologie eines parthenogenetischen Rüsselkäfers, *Otiorrhynchus sulcatus* F. *Chromosoma* 3, 1947, 88—109.

triquetrella F. R. drei verschiedene Formen, eine diploid-zweigeschlechtliche, eine diploid-parthenogenetische und eine tetraploid-parthenogenetische vorkommen. Er konnte es sehr wahrscheinlich machen, daß sich die tetraploide Form unter dem Einfluß der Parthenogenese aus der diploid-parthenogenetischen entwickelt, und daß diese nur ein Zwischenstadium darstellt, wodurch sich die Seltenheit ihres Auftretens erklärt. Seiler konnte außerdem experimentell nachweisen, daß einzelne Weibchen der diploid-zweigeschlechtlichen Form die Fähigkeit zu parthenogenetischer Fortpflanzung besitzen und daß diese Fähigkeit auch ihren Nachkommen zukommt. Seiler⁴⁾ hat weiter gezeigt, daß von *Solenobia triquetrella* im eiszeitlich intensiv vergletscherten Gebiete der Schweiz nur tetraploid-parthenogenetische Populationen vorkommen, während die bisexualen Populationen auf die eiszeitlich dauernd gletscherfreien Nunatak-Gebiete der Voralpen und des Jura beschränkt sind. Diploid-parthenogenetische Formen finden sich teils in Gesellschaft der bisexualen, teils in reinen Populationen im Alpenvorland und Juragebiet. Damit ist der Zusammenhang zwischen dem Uebergange zur parthenogenetischen Vermehrung und der eiszeitlichen Vergletscherung der Alpen erwiesen. Das Bestehen eines solchen Zusammenhanges ist umso sicherer, als auch von *Otiorrhynchus*-Arten bekannt ist, daß die parthenogenetischen Formen eiszeitlich intensiv vergletscherte Gebiete der Alpen und Nordeuropas, die zweigeschlechtlichen Formen aber eiszeitlich unvergletschertes Gelände bewohnen (vgl. H. Franz und E. Jahn.⁵⁾ Diese Feststellungen sind nun außerordentlich interessant, denn sie geben einerseits Einblick in die cytologischen Vorgänge, die sich bei der Entstehung polyploider Formen abspielen und lassen anderseits auch erkennen, daß äußere Faktoren die Entstehung derartiger Formen begünstigen. Es ist ja leicht einzusehen, daß unter dem Einfluß eines sehr ungünstigen Klimas solche ♀, die sich parthenogenetisch fortpflanzen können, gegenüber denjenigen, die der Befruchtung bedürfen, bevorzugt sind, daß somit unter dem Einfluß ungünstiger Klimaverhältnisse eine andauernde Auslese zugunsten der parthenogenetischen Formen stattfindet.

Betrachten wir nach diesen Feststellungen nun nochmals die Mutationen im allgemeinen. Wir wissen, daß unter den richtungslos auftretenden Mutationen auch solche vorkommen, die nicht lebensfähig sind. Diese werden im Kampf ums Dasein sofort oder nach kurzer Zeit ausgemerzt, während lebensfähige

⁴⁾ Seiler, J.: Die Verbreitungsgebiete der verschiedenen Rassen von „*Solenobia triquetrella* (Psychidae)“ in der Schweiz. Rev. Suisse de Zoologie 53, 1946, 529—533.

⁵⁾ Franz, H.: Revision der Artengruppe *Nilepolemis* Reitt. (Gatt. *Otiorrhynchus*). Ein Beitrag zur Kenntnis der Rüsselkäferfauna des Ostalpengebietes. Archiv f. Naturgesch. N. F. 17, 1938, 569—616.

Jahn, E.: Ueber Parthenogenese bei forstschädlichen *Otiorrhynchus*-arten in den während der Eiszeit vergletscherten Gebieten der Ostalpen. Ztschr. angew. Entomologie 28, 1941, 366—372.

Mutanten, sofern sie mit der Normalform fruchtbare Nachkommen erzeugen, mit dieser Bastarde hervorbringen werden. Es müssen auf diese Weise Mischpopulationen entstehen, wie wir solche in der Natur tatsächlich allenthalben, und zwar in den verschiedensten Genkombinationen vorfinden. Der Pflanzen- und Tierzüchter ist bestrebt, aus diesen Mischpopulationen reine Linien im Sinne von Johannsen herauszuzüchten, das heißt, solche Bestände, die mindestens hinsichtlich der züchterisch belangvollen Erbanlagen einheitlich sind und daher diese Anlage rein weitervererben. Würde man die in der Natur allenthalben vorhandenen Mischpopulationen auf reine Linien züchten und würde man diese räumlich isolieren, so daß eine neuerliche Verkreuzung nicht eintreten vermöchte, so könnte man bereits aus einer einzigen Mischpopulation oft eine recht beträchtliche Zahl anlagemäßig und auch phaenotypisch, das heißt, in ihrem Aussehen, verschiedener Formen herausselektieren.⁶⁾ Die äußere Voraussetzung für eine derartige Selektion ist allerdings die räumliche, allenfalls auch ökologisch-physiologische Isolierung dieser verschiedenen Formen, da sie ja miteinander fruchtbare Kreuzungen bilden und sich beim Zusammentreffen sofort wieder vermischen würden.

Mit dieser Feststellung kommen wir zur Erkenntnis eines neuen, nicht im Erbmechanismus begründeten, sondern umweltbedingten Faktors der Formbildung, zum Faktor der räumlichen Isolierung. Dem Biogeographen und Systematiker ist die räumliche Isolierung als rassenbildender Faktor aus zahlreichen Beispielen längst bekannt. Er weiß, daß Isolierung durch räumliche Abschließung wenig ausbreitungsfähiger Landtiere auf Inseln, von Süßwasserbewohnern in abgeschlossenen Binnenseen oder Flußsystemen, von Waldbewohnern in Waldenklaven inmitten ausgedehnter Steppen, von Gebirgstieren auf isolierten Berggipfeln und auf andere Weisen in der Natur oftmals verwirklicht ist. Er kann immer wieder beobachten, daß die Zerstückelung des Wohnareals einer Art oder Verwandtschaftsgruppe in mehrere räumlich getrennte Gebiete das Auftreten geographischer Rassen, ja bisweilen sogar vikarianter Arten im Gefolge hat. Biogeographie und Systematik sehen daher seit langer Zeit in der räumlichen Isolierung eine wesentliche Vorbedingung für die Artumwandlung, einen Faktor, der umso wirksamer wird, je länger die Absonderung dauert.

Daß die Zeitdauer für die Rassendifferenzierung maßgebend ist, bedeutet einen zweiten Faktor äußerer Beeinflussung, hat

⁶⁾ Dobzhansky (a. a. O. S. 11 f) führt von der großen Zahl der bei der Taufliede (*Drosophila*) experimentell erzeugten Mutationen die auffälligsten an. Dubinin und Mitarbeiter (zitiert nach Dobzhansky S 28 f) fanden in 12 Wildpopulationen von *Drosophila melanogaster* aus dem Kaukasus und aus Zentralrußland große Mengen von Tieren, deren Erbmasse mutierte Gene aufwies. Nur eine der 12 Populationen schien frei von Mutanten zu sein, bei den anderen 11 schwankte die Häufigkeit von Allelen, die sich äußerlich manifestierten, zwischen 3,9 und 33,1%.

seine Ursache aber auch im Erbmechanismus selbst. Das Auftreten von Mutationen bewirkt, wie wir sahen, eine erbanlagemäßige Aufgliederung der Populationen. Da der Genbestand jeder Art außerordentlich viele Mutationsmöglichkeiten bietet, werden in räumlich voneinander isolierten Populationen mit größter Wahrscheinlichkeit verschiedene Mutanten auftreten, so daß sich um so stärker voneinander verschiedene Genkombinationen bilden werden, je länger die räumliche Isolierung andauert. Da extreme Temperaturen und andere extreme Umweltfaktoren die Mutationsrate erhöhen, wird die Auseinanderentwicklung isolierter Populationen durch erdgeschichtliche Epochen, in denen extreme Umweltfaktoren wirksam sind, jedenfalls beschleunigt.

Durch die mathematische Behandlung der genetischen Probleme sind in den letzten Jahrzehnten gleichfalls bemerkenswerte Beiträge zur Frage der Rassendifferenzierung geliefert worden. Es ist nicht möglich, hierauf in diesem Rahmen näher einzugehen. Nur zwei für die Frage der Rassenentstehung besonders bemerkenswerte Gesichtspunkte seien im folgenden hervorgehoben. Der eine bezieht sich auf die Größe der Populationen, die sich mehr oder weniger isoliert von den übrigen Artgenossen fortpflanzen. Mit Hilfe mathematischer Berechnungen ist gezeigt worden (vgl. Dobzhansky a. a. O. S. 93 ff.), daß in kleinen Populationen schon in kurzer Zeit eine starke Verarmung der Genmannigfaltigkeit eintritt. Das ist deshalb der Fall, weil im Kampf ums Dasein die Populationsgrößen in der Natur im allgemeinen konstant sind und daher stets nur ein kleiner Teil der Nachkommen einer Elterngeneration selbst wieder zur Fortpflanzung gelangt. Dazu kommt noch, daß bei der Fortpflanzung stets nur ein kleiner Teil der möglichen Genkombinationen tatsächlich verwirklicht wird. In großen Populationen werden die Variabilitätsverluste trotzdem nicht bedeutend sein, in kleinen müssen sie dagegen stark ins Gewicht fallen und wird außerdem das Zufallsmoment bei der Auslese eine große Rolle spielen.

Einen sehr bemerkenswerten Versuch eine allgemein gültige Vorstellung von den Vorgängen bei der Artbildung zu gewinnen hat Wright (1931, zit. nach Dobzhansky) unternommen. Er geht vom Beispiel eines Organismus aus, der nur 1000 Gene besitzt, von denen jedes 10 Allele bilden kann. Schon in diesem Fall beträgt die Zahl der möglichen Genkombinationen 10^{1000} , ist also praktisch unerschöpflich. Von den möglichen Genkombinationen werden wahrscheinlich die meisten im Kampf ums Dasein keinen Erhaltungswert haben, andere aber werden eine Erhöhung des Anpassungswertes der Art mit sich bringen. Stufen wir das gesamte Feld der möglichen Genkombinationen hinsichtlich ihres Anpassungswertes ab, dann werden zahlreiche Anpassungsgipfel entstehen, zwischen denen Täler geringen Anpassungswertes liegen. Jede der lebenden Arten oder Rassen nimmt nach dieser Vorstellung einen Gipfel im Felde der Genkombinationen ein,

wobei zahlreiche Kombinationen wahrscheinlich unausgenutzt bleiben. Treten nun in den Umweltverhältnissen Verschiebungen ein, so bringt das eine Verschiebung der Gipfel, also der günstigen Genkombinationen im Genfelde mit sich. Dementsprechend müssen die vorhandenen Arten oder Rassen ihren Genbestand umbauen. Sind sie dazu nicht mehr in der Lage, so führt das im Kampf ums Dasein zu ihrem Aussterben. Ein solcher Umbau wird umso leichter gelingen, je größer die Genmannigfaltigkeit innerhalb der durch Umweltsveränderungen betroffenen Art oder Rasse ist. Sie wird umso schwieriger sein, je geringer die vorhandene Genmannigfaltigkeit ist, sodaß kleine isolierte Populationen der Gefahr der Vernichtung bei Umweltsveränderungen besonders stark ausgesetzt sind.

Der Wechsel der Umweltsverhältnisse im Laufe der erdgeschichtlichen Entwicklung begünstigt aber auch noch in anderer Weise die Rassendifferenzierung. Bekanntlich ist ganz Europa im Laufe der Quartärzeit von wiederholten gewaltigen Klimaschwankungen betroffen worden. Diese Klimaveränderungen haben bedeutende Verschiebungen der Verbreitungsareale nahezu aller Organismen und bei vielen von ihnen die Zerstückelung des Wohnareals in mehrere voneinander weithin isolierte Refugialgebiete zur Folge gehabt. Damit trat räumliche Isolierung von Teilpopulationen bei einer sehr großen Zahl von Arten ein. Diese Isolierung hat in verschiedenen Fällen verschieden lang gedauert; sie besteht zum Teile bis heute fort, wurde aber bei vielen Arten in postglazialer Zeit durch Wiederausbreitung der Reliktpopulationen in das ehemals verlorengegangene nördliche Verbreitungsareal wieder aufgehoben.

Das letztere ist bei allen schon vor der letzten Eiszeit in Nord- und Mitteleuropa heimischen und jetzt wieder darin zurückgekehrten Waldbewohnern und relativ wärmebedürftigen Steppenbewohnern der Fall. Diese waren während der Zeiten maximaler eiszeitlicher Vergletscherung in Europa durchwegs weit nach Süden verdrängt und in den meisten Fällen in ihrer europäischen Verbreitung auf die drei mediterranen Halbinseln des Kontinentes beschränkt. Die drei Südhalsinseln Europas bildeten drei durch Meere weitgehend getrennte Zufluchtsstätten, in denen während der Dauer der Klimaverschlechterung die rassendifferenzierende Wirkung räumlicher Isolierung voll wirksam werden konnte. Bei der postglazialen Rückwanderung trafen sich Vertreter der einzelnen Reliktpopulationen im mitteleuropäischen Raume, wo in allen Fällen, in denen fruchtbare Bastardierung noch möglich war, neuerliche Vermischung eintreten mußte. In der Tat kennen wir heute bereits zahlreiche Beispiele, bei denen dies offensichtlich der Fall war. Es ist jedoch auch denkbar, daß die Isolierung zu einer so weitgehenden Differenzierung geführt hat, daß keine fruchtbare Kreuzung mehr eintrat, sodaß beide Populationen nunmehr unvermischt im mitteleuropäischen Raume nebeneinander leben. Auch dieser Fall scheint, wie ich an einem Beispiele zeigen

werde, in unserer Fauna verwirklicht zu sein. Einen exakten Beweis für die Herleitung zweier sich nicht mehr fruchtbar kreuzender Formen aus einer gemeinsamen Stammform können wir derzeit allerdings noch nicht liefern.

Ich möchte nun sogleich in die Besprechung einiger besonders anschaulicher Beispiele eingehen. Ein solches liefert eine Gruppe von Blattkäfern, die ich selbst monographisch bearbeitet habe⁷⁾, die Verwandtschaftsgruppe der *Chrysomela gypsophylae* Küst. Von dieser Gruppe ist je eine Form auf den drei südlichen Halbinseln Europas heimisch: *Chrysomela gypsophylae* Küst. auf der Balkanhalbinsel und in Südrußland, *Chrysomela rossia* Illig. auf der Apenninhalbinsel und *Chrysomela küsteri* Hellies. auf der Iberischen Halbinsel. An der Süd- und Ostküste des Mittelmeergebietes, auf den Tyrrhenischen und Kanarischen Inseln lebt eine sehr alte Rasse der *Chrysomela gypsophylae*, ssp. *lucidicollis* Küst., die vermutlich als Stammform aller drei genannten Formen anzusehen ist. In postglazialer Zeit ist *Chrysomela gypsophylae* von Südosten kommend, in das Gebiet nördlich der Alpen eingewandert, drang von dort westwärts bis Frankreich und südwärts bis zum Mittelmeer und bis zu den Pyrenäen vor. Auch *Chrysomela rossia* ist postglazial nordwärts gewandert. Sie gelangte dabei bis in die südlichen Alpentäler und östlich der Alpen bis in den Donaauraum, westlich derselben bis ins südfranzösische Küstengebiet. Im Osten und Westen begegnete sie bei ihrem Vordringen der *Chrysomela gypsophylae*, mit der sie sich trotz der starken gestaltlichen Verschiedenheit beider Formen fruchtbar kreuzte. Gerade die gestaltliche Verschiedenheit läßt Bastarde sofort als solche erkennen, so daß hier ein so instruktives Beispiel vorliegt, wie wir deren nur wenige kennen. Auch *Chrysomela küsteri* hat sich von der Iberischen Halbinsel aus postglazial nach Mitteleuropa ausgebreitet und ist auf ihrer Wanderung bis Polen gelangt. Sie hat jedoch keine Bastarde mit *Chrysomela gypsophylae* gebildet und lebt heute in Frankreich, Deutschland und Polen unvermischt neben dieser. Ihre sehr nahe Verwandtschaft mit *Chrysomela gypsophylae*, besonders mit deren südlicher Rasse *lucidicollis* Küst. macht es sehr wahrscheinlich, daß auch sie sich von derselben Stammform ableitet, wie *Chrysomela gypsophylae* und *rossia*; ein exakter Beweis kann jedoch vorerst nicht erbracht werden. In systematischer Hinsicht sind *Chrysomela gypsophylae* Küst. und *Chr. rossia* Illig., da durch Uebergänge miteinander verbunden, als Rassen derselben Art anzusprechen, während *Chrysomela küsteri* eine eigene Spezies darstellt.

Ein zweites Beispiel mit weitgehender äußerer Differenzierung der Reliktpopulationen stellt *Zygaena ephialtes* L. dar.

⁷⁾ Franz. H.: Revision der Verwandtschaftsgruppe der *Chrysomela gypsophylae* Küst. (Coleopt. Chrysomel.). Entomol. Blätter 34, 1938, 190—210 u. 249—273.

Diese Art hat im südosteuropäischen Refugialgebiet schwarz-weiß gezeichnete Rassen ausgebildet, während die südwestlichen Formen schwarz-rot gefärbt sind. „In Böhmen und an einigen anderen Punkten sind offenbar beide Formenkreise postglazial aufeinandergestoßen und haben sich hier stark bastardierte, so daß wir dort ein außerordentlich buntes Bild dominanter Merkmalskombinationen haben.“ Den letzten Satz zitiere ich wörtlich nach B. Alberti,⁸⁾ der sich mit der Rassenbildung bei Zygaenen gleich mehreren anderen Lepidopterologen in dankenswerter Weise beschäftigt hat.

Die beiden angeführten Beispiele sind infolge der auffälligen äußeren Verschiedenheit der bastardierenden Rassen besonders in die Augen springend. In den meisten Fällen ist die äußere Differenzierung nicht so weit gediehen, es haben aber die Copulationsorgane, die offenbar bei vielen Arten einem Gestaltwandel besonders leicht zugänglich sind, eine deutliche Differenzierung in den einzelnen Reliktpopulationen erfahren. Diese Differenzierung geht zumeist nicht so weit, daß sie eine fruchtbare Kreuzung ausschließt, so daß auch hier wieder Bastarde und alle Stufen von Rückkreuzungen nebeneinander zu finden sind. Ein äußerst interessantes Beispiel dieser Art liefert der Blattkäfer *Cryptocephalus hypochoeridis* L. Die Systematik dieser Art hat schon den alten Autoren Schwierigkeiten gemacht. Suffrian⁹⁾ hat von der Linné'schen Art den *Cryptocephalus rugulipennis* Suffr. artlich abgetrennt. Spätere Autoren haben ihn zu *Cryptocephalus hypochoeridis* synonym gestellt. Die eingehende Untersuchung eines großen Materiales aus dem gesamten Verbreitungsgebiet des *Cryptocephalus hypochoeridis* hat ergeben, daß diese Art sowohl nach der äußeren Skulptur als auch nach der Ausbildung des männlichen Copulationsapparates in eine Reihe von Rassen zerfällt, deren eine ssp. *rugulipennis* Suffr. ist. Die Untersuchung des ganzen Formenkomplexes, mit der ich seit längerer Zeit beschäftigt bin, ist noch nicht abgeschlossen. Schon jetzt zeigt sich aber, daß wir ähnlich wie bei *Chrysomela gypsophilae* auf den drei südlichen Halbinseln Europas alte Rassen vorfinden, die nach Norden allmählich in merkwürdige Mischpopulationen übergehen. Auf ihrer Nordwärtswanderung ist die Art bis Skandinavien und Finnland vorgedrungen, ohne den hohen Norden zu erreichen. Infolgedessen stehen die skandinavischen und finnischen Populationen nicht miteinander in Verbindung und sind auch im Bau des männlichen Copulationsapparates voneinander deutlich verschieden. Offenbar hat die schwedische Form das skandinavische

⁸⁾ Alberti, B.: Entwicklungs- und verbreitungsgeschichtliche Betrachtungen mit besonderer Berücksichtigung der mitteldeutschen Zygaeniden (Lepidoptera), Ztschr. f. Naturwissenschaften, Organ nat. Ver. Sachsen u. Thüringen zu Halle a. S. 92, 1938, 35—65.

⁹⁾ Suffrian, E.: Revision der europäischen Arten der Gattung *Cryptocephalus*, Linnaea Entomol. 2, 1847, 1—194 u. 3, 1848, 1—152.

Ders.: Berichtigtes Verzeichnis der europäischen *Cryptocephalen*, Ibidem 8, 1853, 88—153.

Festland von Süden her erreicht, während die finnische von Osten her eingewandert ist. Diese Annahme wird dadurch gestützt, daß die finnischen Populationen einzelnen Tieren aus dem Altai, die ich untersuchen konnte, sehr nahe zu stehen scheinen, während schwedische Tiere mit solchen aus Deutschland weitgehend übereinstimmen.

Das Beispiel des *Cryptocephalus hypochoeridis* läßt zweierlei klar erkennen. Zunächst zeigt es, daß durch umfassende Untersuchung eines großen Materiales weitverbreiteter Arten rassen-geschichtlich äußerst interessante Sachverhalte aufgedeckt werden können. Es zeigt dann aber weiter, daß für die Deutung der mitteleuropäischen, meist stark vermischten Populationen nicht nur die unvermischten Reliktrassen aus dem Mediterrangebiet, sondern auch die jungen, aber dennoch vielfach unvermischten Formen aus Nordeuropa wertvolle Aufschlüsse zu geben vermögen.

Dafür, daß die Untersuchung nordeuropäischer Rassen wertvolle Beiträge zur Erforschung der Entwicklung ganzer Artenkomplexe liefern kann, haben in den letzten Jahren besonders zwei nordische Forscher Beweise geliefert: Bryan P. Beirne und C. H. Lindroth. Die Arbeiten dieser beiden Forscher sind auch in methodischer Hinsicht so vorbildlich, daß es sich lohnt, auf sie näher einzugehen.

Beirne¹⁰⁾ hat kürzlich ein anschauliches Bild von der Entstehungsgeschichte der britischen Großschmetterlingsfauna gegeben. Er stützt sich bei der historisch-tiergeographischen Analyse der rezenten Fauna auf eine Reihe grundsätzlicher Ueberlegungen. Die quartärgeologische Forschung hat erwiesen, daß die britischen Inseln im Quartär während eines Zeitraumes von mehreren hunderttausend Jahren mit dem europäischen Kontinent in landfester Verbindung standen. Während dieser Zeit sind in deutlich unterscheidbaren Wanderschüben über Land Lepidopteren und andere Landtiere auf die heutigen Inselgebiete eingewandert. Der Zeitpunkt der Einwanderung der einzelnen Arten kann durch drei Gruppen von Gesetzmäßigkeiten in vielen Fällen mit hoher Wahrscheinlichkeit erschlossen werden. Die erste Gruppe betrifft das ökologische Verhalten der Arten. Es spricht alles dafür, daß die große Mehrzahl der Organismen ein sehr großes ökologisches Beharrungsvermögen aufweist, das heißt, ihre Lebensweise und ihre Umweltansprüche während langer Zeiträume äußerst zäh beibehält. Hierauf haben auch schon andere Biogeographen, so W. F. Reinig¹¹⁾ und G. Warnecke¹²⁾ hingewiesen. Beirne zieht aus dem ökologischen Beharrungsvermögen der Arten den Schluß,

¹⁰⁾ Beirne, B. P.: The Origin and History of the British Macro-Lepidoptera. Transact. Roy. Entomol. Soc. of London, 98, 1947, 273—372. 45 Karten.

¹¹⁾ Reinig, W. F.: Die Holarktis. Ein Beitrag zur diluvialen und alluvialen Geschichte der zirkumpolaren Faunen- und Florenggebiete. Jena 1937, 124 S.

Reinig formuliert das ökol. Beharrungsvermögen der Arten in Bezug

daß die heute in Großbritannien lebenden Landtiere während solcher Zeiträume nach den britischen Inseln eingewandert sind, während welcher der Gesamtcharakter des Klimas und der Vegetation der Ausbreitung der Arten entsprechend ihrem ökologischen Verhalten in der Gegenwart besonders günstig war.

Eine zweite Gruppe von Gesetzmäßigkeiten, nach denen das Alter der Isolierung einer geographischen Rasse erschlossen werden kann, haben wir bereits gestreift. Sie betrifft die zunehmende Differenzierung voneinander getrennter Populationen mit zunehmender Zeitdauer der Isolierung, Beirne zieht daraus den Schluß, daß von mehreren Rassen einer Art diejenigen am längsten isoliert und daher am ältesten sind, deren Differenzierung am weitesten fortgeschritten ist. Auch hierin deckt er sich mit der Auffassung zahlreicher anderer Biogeographen, die im gleichen Sinne von alten und jungen Rassen sprechen.

Für die Analyse der Einwanderungsgeschichte benützt Beirne schließlich noch eine dritte Gruppe von Beziehungen, nämlich die des Verwandtschaftsverhältnisses der einzelnen Rassen einer Art zueinander. Stehen sich Rassen einer Art, die an der Peripherie des Verbreitungsgebietes der Spezies leben, näher als den im Zwischengebiet lebenden Rassen, so besagt dies, daß sie länger an ihren heutigen Wohnarealen dauernd heimisch sein müssen als die rezente Bewohner des Zwischengebietes.

Beirne beurteilt die Wanderungsgeschichte einer Art niemals nach einer der drei aufgezählten Gesetzmäßigkeiten allein, sondern betont, daß stets alle drei Gruppen von Beziehungen berücksichtigt werden müssen. Indem Beirne dies tut, gelingt es ihm, in der Großschmetterlingsfauna der britischen Inseln mit hoher Wahrscheinlichkeit interglaziale, hochglaziale und postglaziale Einwanderer zu unterscheiden. Die ältesten Einwanderungsschübe, die in das Riß-Würminterglazial zu verlegen sind, haben auf den britischen Inseln extrem isolierte Rassen hinterlassen, während die jüngsten Einwanderer den verloren gegangenen Zusammenhang mit der Festlandverbreitung ihrer Artgenossen noch unmittelbar zu erkennen geben. Es ist nicht möglich, im Rahmen dieses Vortrages auf Beirnes Arbeit näher einzugehen. Wer immer sich aber mit historisch-tiergeographischen Untersuchungen an der europäischen Schmetterlingsfauna in Zukunft befassen will, wird die Arbeit von Beirne in den Kreis seiner Betrachtungen mit einbeziehen müssen.

Nicht minder interessant wie die Arbeit Beirnes sind die rassen- und wanderungsgeschichtlichen Arbeiten C. H. Lindroths

auf den großen ökologischen Gegensatz zwischen Wald- und Freilandbiotopen wie folgt: „Waldtiere werden auch in früheren Perioden Waldformationen bewohnt haben, Steppentiere aber trockene Grasfluren. Bewohner eremischer Gebiete dürften auch in der Vorzeit Wüstentiere als Ahen gehabt haben.“

¹²⁾ Warnecke, G.: Ueber die Konstanz der ökologischen Valenz einer Tierart als Voraussetzung für zoogeographische Untersuchungen. Entom. Rundschau 53, 1936, 203—206, 217—219 u. 230—232.

über die skandinavische Käferfauna. Lindroth hat schon vor 10 Jahren¹³⁾ gezeigt, daß auch die skandinavische Fauna unzweifelhafte Relikte aus der Zeit vor der letzten Großvereisung (Würm) enthält. Diese Relikte finden sich vor allem auf den Lofoten und dem gegenüberliegenden norwegischen Festland, sowie im Küstengebiet Südwestnorwegens. Neben Arten, die in Skandinavien nur in diesen Refugialgebieten leben, oder sich sichtlich aus diesen postglazial wieder über einen Teil des Landes ausgebreitet haben, gibt es Arten, die in den Refugialgebieten brachyptere Rassen aufweisen. Diese Arten sind im übrigen Skandinavien ganz überwiegend durch macroptere Formen vertreten, so daß das Auftreten der kurzflügeligen Rassen in den Reliktgebieten sehr auffällig ist. In einer späteren Arbeit¹⁴⁾ hat Lindroth durch Zuchtversuche an *Pterostichus anthracinus* Illig. nachgewiesen, daß die Flügelänge sich bei dieser Art nach den Mendel'schen Vererbungsregeln in der Weise vererbt, daß die Kurzflügeligkeit ein dominantes, die Langflügeligkeit ein rezessives Merkmal darstellt. Lindroth hat ferner wahrscheinlich gemacht, daß die brachypteren Formen sich aus den ursprünglichen Mischpopulationen während der Klimaverschlechterung der Würmeiszeit durch natürliche Zuchtwahl entwickelt haben. In den eng begrenzten Refugialräumen, die während der Würmeiszeit an der skandinavischen Westküste bestanden haben, muß die Gefahr der Verschleppung flugfähiger Tiere durch den Wind in unwirtliches Gelände besonders groß gewesen sein; flugfähige Individuen einer Art waren demnach der Vernichtung damals viel stärker ausgesetzt als heute. Es ergibt sich somit der folgende Sachverhalt: Die Ausbildung brachypterer Formen ist wie die parthenogenetischer in der Erbmasse verankert und erfolgt nach cytologischen Gesetzen, die Herausbildung ausschließlich brachypterer Rassen ist dagegen ebenso wie die ausschließlich parthenogenetischer eine Folge umweltbedingter natürlicher Zuchtwahl.

Ich komme nunmehr zum Schlusse meiner Ausführungen. Meine Darlegungen hatten den Zweck, zu zeigen, daß wir heute zwar die Gesetze der Formbildung bei den Organismen noch nicht restlos überblicken, aber doch schon in großen Zügen erkennen können, in welcher Form sich mindestens die ersten Schritte der Formbildung, die Rassen- und Artenentwicklung vollziehen. Im gegenwärtigen Stadium der Forschung kommt dem Studium der Rassenbildung sowohl in stammesgeschichtlicher wie in biogeographischer Hinsicht größte Bedeutung zu. Wir können auf diesem Gebiete nur dadurch rasche Fortschritte erzielen, daß wir große Materialserien von den einzelnen Arten nach streng ökologisch-tiergeographischen Gesichtspunkten aufsammeln und jedes Tier

¹³⁾ Lindroth, C. H.: Die skandinavische Käferfauna als Ergebnis der letzten Vereisung. Verh. VII. internationaler Kongreß für Entomologie, Berlin 1938, I, 240—267.

¹⁴⁾ Ders.: Inheritance of Wing Dimorphism in *Pterostichus anthracinus* Ill. Hereditas 32, 1946, 37—40.

exakt mit ausreichenden Herkunftsangaben versehen. Die Beschaffung solcher umfangreicher Materialserien ist eine Aufgabe, die nur von der heimatkundlichen biogeographischen Forschung geleistet werden kann. Eine zweite wesentliche Aufgabe ist die der zusammenfassenden Bearbeitung kleinerer und größerer Verwandtschaftsgruppen. Die systematische Bearbeitung darf heute nicht mehr bei den Arten stehen bleiben, sondern muß sich eingehendst mit den Fragen der Rassenbildung befassen. Sie darf auch nicht bloß ausgeprägte Rassen berücksichtigen, sondern muß daneben auch junger und jüngster Rassenbildung Beachtung schenken und versuchen, in die Entstehungsgeschichte der systematisch besonders schwierigen Mischpopulationen Licht zu bringen (man vergleiche dazu Dobzhansky a. a. O. S. 102). Kleinschmidt¹⁵⁾ hat vor Jahren auf Grund von ornithologischen Studien vorgeschlagen, ineinander übergehende und verwandtschaftlich lückenlos verbundene Organismenformen zu Formenkreisen zusammenzufassen. B. Rensch¹⁶⁾ hat Kleinschmidts Vorschlag aufgegriffen, aber den der systematischen Terminologie besser entsprechenden Ausdruck Rassenkreis in Vorschlag gebracht. Beide Forscher haben mit Nachdruck auf die Bedeutung der Rassenkreisforschung hingewiesen. In den letzten Jahren ist ihren Anregungen bereits von vielen Systematikern in erfreulicher Weise Folge geleistet worden. Die Zahl guter systematischer Analysen kleinerer und größerer Verwandtschaftsgruppen unter Berücksichtigung des gesamten Rassenkreises jeder einzelnen Art hat gute Fortschritte gemacht. Sie steht aber doch immer noch in den ersten Anfängen und muß in Zukunft noch viel intensiver gefördert werden, wenn wir auf stammesgeschichtlichem wie historisch-tiergeographischem Gebiete rasch vorwärts kommen wollen.

Anschrift des Verfassers: Admont, Steiermark, Bundesanstalt für alpine Landwirtschaft.

Eine Lokalrasse der *Oreopsyche muscella* F.

Von Hans Foltin, Vöcklabruck.

(Mit 1 Tafel.)

Im Jahre 1947 am 1. Juni sammelte ich mit dem bekannten Psychiden-Spezialisten Friedrich Loebel aus Braunau a. Inn auf dem Quellmoorgebiet von Ranshofen bei Braunau a. Inn. Bei dieser Gelegenheit fing ich dort auf einer feuchten Wiese Männ-

¹⁵⁾ Kleinschmidt, O.: Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens. Halle 1926, 188 S.

¹⁶⁾ Rensch, B.: Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin 1929, 206 S.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1950

Band/Volume: [35](#)

Autor(en)/Author(s): Franz Herbert

Artikel/Article: [Das Studium geographischer Rassen und seine Bedeutung für die Lösung tiergeographischer und stammesgeschichtlicher Probleme. 3-15](#)