

Die evolutive Bedeutung introgressiver Hybridisation zwischen zwei Arten der Gattung *Setina* SCHRANK, 1802

(Insecta: Lepidoptera, Lithosiinae)

von

Alois TRAWÖGER *)

The evolutionary significance of introgressive hybridisation between two species of the genus *Setina* SCHRANK, 1802

(Insecta: Lepidoptera, Lithosiinae)

Synopsis: It is attempted to show that there are cases of reciprocal gene flow between sympatric populations of two different species (*Setina irrorella* LINNAEUS and *S. aurita* ESPER) and that this plays a significant role in the evolution of the populations concerned. A speculative phylogeny is presented for *S. aurita*. The possible evolutionary pathways of its populations (in many cases geographically and genetically isolated), are discussed. The results are based on field studies and on collections made over the space of 25 years in the Italian, Swiss and Austrian Alps.

Inhalt:

1. Einleitung	177
2. Material und Methodik	178
3. Die Arten (Morphologie, Ökologie und Ethologie)	179
4. Fälle von Hybridisation und Introgression	183
5. Die Phylogenie der Spezies <i>Setina aurita</i> ESPER, 1787	188
6. Schlußbemerkungen	191
7. Literatur	193

1. Einleitung:

Die Systematik der Gattung *Setina* ist aufgrund enger verwandtschaftlicher Beziehungen der Arten zueinander sowie wegen der relativ zahlreichen Unterarten und morphologisch stark unterschiedlichen Populationen, in die ihre Arten aufgespalten sind, sehr problematisch und führte deshalb noch zu keinem befriedigenden Ergebnis. Die Divergenz zwischen den geographisch oft gut isolierten Populationen beruht vermutlich zum Teil auf klinaler Variation und im geringeren Maße sicherlich auch auf genetischer Zufallsfluktuation. In zahlreichen Populationen der beiden, in morphologischer, ethologischer und ökologischer Hinsicht gut definierten Arten, *Setina irrorella* LINNAEUS, 1758 und *Setina aurita* ESPER, 1787, treten dort, wo sich ihre Areale bzw. Biotope berühren oder überschneiden, Individuen auf, die Merkmale der jeweils anderen Art aufweisen. Würden immer nur Einzelindividuen auftreten, müßte man annehmen, daß es sich lediglich um primäre

*) Anschrift des Verfassers: A. Trawöger, Lindenstraße 9, A-6020 Innsbruck, Österreich.

Hybriden handelt. Da jedoch diese vertauschten Artmerkmale in etwas abgeschwächter Form oft in sehr hohen Prozentsätzen auftreten (bis zu fast 100 %), ist anzunehmen, daß die aus zufälligen hybriden Paarungen hervorgehenden Individuen zumindest beschränkt und fallweise fertil sein müßten.

Mit solchen Merkmalen behaftete Exemplare wurden beschrieben und mit Namen belegt wie z. B. forma *abundata* DANIEL (1953) von *S. aurita* ssp. *ramosa* FABRICIUS, 1793. Eine in vielen Populationen von *S. irrorella* (mehrheitlich auftretenden Form (*andereggi* HERRICH-SCHÄFFER, 1847) wurde wiederum als Subspezies und in FORSTER & WOHLFAHRT (1960) sogar als eine "gute Art" geführt. Warum die hybride Natur dieser Individuen bzw. Populationen nicht erkannt wurde, liegt wahrscheinlich daran, daß beide Arten bis vor wenigen Jahren aus unerfindlichen Gründen in zwei verschiedene Gattungen gestellt waren und deshalb eine erfolgreiche Hybridisation für nicht möglich gehalten wurde.

Die Frage wiederum, ob es im Tierreich Fälle von "Introgression" gibt war lange umstritten¹⁾. Während sie nach STEBBINS (1980) oder CZIHAK, LANGER und ZIEGLER (1981) unbestritten ist und ihr sogar eine nicht unbedeutende evolutive Rolle zugestanden wird, schränkt sie MAYR (1967, S. 113) mit folgender Begründung ein: "Selbst wenn fruchtbare Bastarde erzeugt werden, führt die genetische Unausgeglichenheit der Bastarde zu stark herabgesetzter ökologischer und ethologischer Angepaßtheit, und es besteht geringe oder überhaupt keine Introgression". Andererseits mißt MAYR (1979, S. 111) einem Genfluß zwischen intraspezifischen, benachbarten Populationen eine eminente Bedeutung bei. WILLMANN (1985, S. 47) wiederum erkennt unterschiedliche Populationen nur dann als Arten an, wenn zwischen ihnen vollkommene reproduktive Isolation besteht; allerdings ohne daß die Sterilitätsschranke voll wirksam sein müßte. Ethologische Schranken können aber, ebenfalls nach WILLMANN (1985, S. 43), unter besonderen Umständen, z. B. in der Gefangenschaft, zusammenbrechen und deshalb müßte die Entwicklung fertiler Arthybriden möglich sein. Daß derartige Grenzfälle auch in freier Natur vorkommen können, und was noch wesentlicher sein sollte, daß sich ein daraus ergebender Genfluß auf die genetische Struktur bei kleineren, von der eigenen Art isolierten, jedoch sekundär mit der Stammart sympatrisch lebenden Populationen auswirkt, soll nun anhand umfangreichen Materials und zahlreicher Freilandbeobachtungen zu beweisen versucht werden.

Introgression auf molekularer Ebene von mt DNA ist nach NEI erst kürzlich in einigen Fällen nachgewiesen worden (NEI, 1987). Er erwähnt je ein Beispiel bei Mäusen (*Mus musculus* und *M. domesticus*), Fröschen (*Rana lessonae* und *R. ridibunda*) und *Drosophila* (*D. pseudoobscura* und *D. persimilis*). Für eine kurze Diskussion der molekularen Problematik und der angeführten Fälle siehe (NEI, 1987: 285f).

2. Material und Methodik:

Die Freilanduntersuchungen über die drei in dieser Arbeit behandelten Arten der Gattung *Setina* erstrecken sich über einen Zeitraum von 25 Jahren (1964 - 1989) in zahlreichen Biotopen, innerhalb von 55 Arealen folgender Regionen: In Österreich: Unter- und Oberinntal, Karwendelgebirge, Mieminger Kette, Zillertaler-, Stubai-Ötztaler- und Lechtaler Alpen. In der Schweiz: Unter- und Oberengadin, Rheingebiet, Puschlav, Bergell, Misox, Tessin und Wallis. In Italien: Vinschgau, Ortlergruppe, Veltlin, Val di Corteno, Val Camonica und Bergamasker Alpen.

Das gesammelte und untersuchte Material besteht aus 540 Exemplaren von *Setina irrorella* LINNAEUS, aus 3550 Ex. von *Setina aurita* ESPER und aus 420 Ex. von *Setina roscida* DENIS & SCHIFFERMÜLLER.

Das weitere, für diese Arbeit vorliegende Material besteht aus ca. 400 Diapositiven von Landschaftsaufnahmen der untersuchten Biotope und Nahaufnahmen aller Entwicklungsstadien sowie aus zahlreichen Farb- und Schwarzweißaufnahmen präparierter Falter.

1) ANDERSON und HUBRICHT (1938) prägen diesen Begriff für Fälle von Genfluß zwischen Arten.

Eine genaue prozentuelle Zusammensetzung der Formen und der Anteil hybridverdächtiger Individuen in den verschiedenen Populationen kann nicht erstellt werden, und zwar aus folgenden Gründen: Gesammelt wird meist im unwegsamen Gelände, vor allem bei *S. aurita*, wodurch man auf das Locken mit ♀♀ angewiesen ist, was häufig einen Massenflug zur Folge hat. Da nicht alle anfliegenden ♂♂ gefangen werden können, wird das Augenmerk mehr auf aus der Norm fallende Individuen gerichtet. Außerdem fliegen viele, besonders frische ♂♂, nur kurz an und kommen später bzw. mehrmals wieder, sodaß Doppelzählungen unvermeidlich wären. Deshalb ist man mehr oder weniger, je nach Anflugstärke, auf Schätzungen angewiesen.

Der Grund dafür, daß in dieser Arbeit nur männliche Hybriden bzw. hybridverdächtige Individuen abgebildet und besprochen werden, liegt einerseits daran, daß ♀♀ in unvergleichlich geringerer Zahl erbeutet werden. Andererseits sind die Artmerkmale bei den ♀♀ viel weniger deutlich ausgeprägt, sodaß Hybriden bzw. hybridverdächtige Individuen wesentlich schwerer erkennbar sind. Diese relative Uniformität der ♀♀ zeigt aber das nahe verwandtschaftliche Verhältnis dieser Arten.

Auf die Ergebnisse von Laborzuchten wurde wenig Gewicht gelegt, denn alle drei untersuchten Arten reagieren relativ stark auf veränderte Umwelteinflüsse. Bei manchen Populationen macht sich diese Modifikabilität relativ stark bemerkbar. Besonders bei jenen, die in ihrem natürlichen Lebensraum extremen Umweltbedingungen ausgesetzt sind (Populationen hoher und höchster Lagen von 2000 bis über 3000 m), die im Labor nur schwer nachvollziehbar sind. Vor allem betrifft es das schwarze Pigment, das durch Einwirkung tiefer Temperaturen und Feuchtigkeit, besonders während des Puppenstadiums, vermehrt wird.

Die Aufzucht aus dem Ei ist bei den Arten dieser Gattung im Labor nur schwer durchführbar. Wesentlich bessere Erfolge können mit der von mir praktizierten Methode erzielt werden, die Jungraupen ab der 2. oder 3. Häutung (bis dahin ist die Zucht weniger problematisch) an geeigneten *Setina* freien Stellen auszusetzen, um sie dann im fast erwachsenen Zustand wieder einzusammeln. Auf diese Weise gelang es aus einer hybriden Paarung zwischen einem *S. irrorella* ♂ und einem *aurita* ♀, beide aus dem Vennatal (Zillertaler Alpen, Tirol) ein ♂ zu erzielen. Von nur noch 5 wiedergefundenen Raupen konnten 3 Puppen erzielt werden (2 Raupen waren parasitiert), wovon dann eine ein ♂ ergab (Tafel 7, Fig. 6). Eine Nachzucht bzw. die Prüfung auf Fertilität war wegen Fehlens eines ♀ nicht möglich. Dieses Ergebnis bestärkt jedoch meinen, bereits seit 1964 bestehenden Verdacht¹⁾, daß Hybridisationen zwischen diesen beiden Arten auch in freier Natur vorkommen, was bisher anscheinend von niemandem angenommen, teils gar für unmöglich gehalten wurde.

Weitere, auf diese Weise durchgeführte Kreuzungsexperimente²⁾ zwischen Populationen von *S. aurita* (intraspezifisch), die sicher seit ca. 10.000 Generationen voneinander genetisch völlig isoliert leben, brachten interessante Erkenntnisse. Es hat sich gezeigt, daß Hybriden zwischen einigen Populationen bereits in der F1 Generation nicht mehr reproduktionsfähig sind. Zwischen anderen wiederum tritt bis zur 3. oder 4. Generation eine gesteigerte Vitalität auf (Hybridluxurieren), die dann rasch in eine Depression verfällt.

Auf Genitaluntersuchungen wurde vorläufig verzichtet, weil sie bereits von einigen Autoren durchgeführt wurden (TURATI, 1914; DE FREYNA & WITT, 1986), jedoch ohne zu einem brauchbaren Ergebnis zu kommen, im Gegenteil, die Unsicherheiten wurden, was den Artstatus betrifft, eher verstärkt.

Auch verschiedene andere Organe, z.B. Fühler oder ein für diese Gattung typisches Schallerzeugungsorgan (Tymbalorgan), sind morphologisch bzw. in ihrer Struktur nicht arttypisch. Als brauchbare Kriterien zur Erkennung von Hybriden bzw. hybridverdächtiger Individuen und für den Nachweis von Genfluß haben sich herausgestellt: Körper und Flügel Farbe bzw. Zeichnung, Flügel Form und Größe besonders in Relation zum Körper.

3. Die Arten (Morphologie, Ökologie und Ethologie):

Von den insgesamt 13 Arten die bisher von der Gattung *Setina* SCHRANK, 1802 beschrieben wurden, können etwa sieben, bislang zweifelsfrei jedoch nach Meinung des Autors nur drei, anerkannt werden, denn nur die drei nachfolgend genannten Arten kommen sympatrisch vor, an manchen Stellen sogar alle drei gemeinsam. Es handelt sich um:

Setina irrorella LINNAEUS, 1758 (Tafel 1, Fig. 1 ♂ und Fig. 5 ♀)³⁾

Setina aurita ESPER, 1787 (Fig. 2 und 3 ♂♂, Fig. 6 und 7 ♀♀)

Setina roscida DENIS & SCHIFFERMÜLLER, 1775 (Fig. 4 ♂ und Fig. 8 ♀).

- 1) Dieser Verdacht entstand beim Fang des auf Tafel 2, Fig. 2 abgebildeten Exemplares.
- 2) Diese Experimente werden fortgesetzt bzw. wiederholt.
- 3) Alle Abb. der Imagines auf Tafel 1 bis 7 links Oberseite, rechts Flügelunterseite.

Die übrigen zehn beschriebenen oder für Arten gehaltenen Populationen werden auf Seite 192 aufgelistet und zum Teil mit kurzen Bemerkungen versehen.

Der Genfluß, der in dieser Arbeit nachgewiesen werden soll, tritt allem Anschein nach nur zwischen *S. irrorella* und *S. aurita* auf und bleibt derart in Grenzen, daß die Identität der beiden Arten erhalten bleibt. Es sind natürlich nicht die Arten selbst, sondern nur Populationen davon betroffen, hauptsächlich jene von *aurita*. Trotzdem sollen alle drei Arten bzw. deren wichtigste morphologische, ökologische und ethologische Merkmale vorgestellt werden, wenn auch *S. roscida*, was die Introgression betrifft, keine Rolle spielen dürfte.

a) Verbreitung:

S. irrorella L. ist als die Stammart aller Setinen zu betrachten. Sie weist mit Abstand die weiteste Verbreitung auf (fast ganz Europa und weite Teile Asiens) und ist bezüglich der ökologischen Ansprüche am wenigsten spezialisiert. Sie kann mit Ausnahme dichter Wälder fast jedes naturbelassene Land bewohnen. Ihre vermutliche Tochterart *S. aurita* ist dagegen auf die westliche Hälfte des Alpenbogens beschränkt (Abb. 1) und ausschließlich an felsiges Gelände gebunden. *S. roscida*, eine weitere vermutliche Tochterart von *S. irrorella*, kommt nur in Steppen und Grasheiden vor. Durch ihre Hauptverbreitung in Osteuropa und Asien stellt sie ein typisch östliches Faunenelement dar, dem es gelang einen Teil des Alpenraumes zu besiedeln (über den Vinschgau bis ins Engadin).

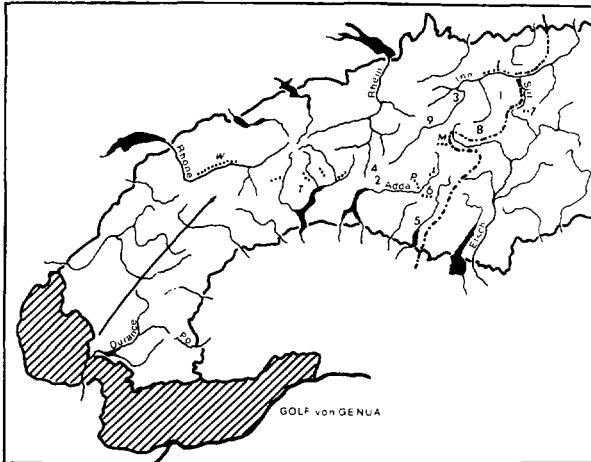


Abb. 1: //// vermutliches bzw. potentielles Evolutionsgebiet von *S. aurita* ESPER. —> Ausbreitungsrichtung. - - - - - Verbreitungsgrenze. — 1 bis 9 behandelte Fälle: 1 Egesengrat, Stubai A.; 2 Val Masino, Veltlin; 3 Ladis, Oberinntal, Tirol; 4 Bergell, Graubünden; 5 Val Camonica, Bergamasker A.; 6 Valle di Corteno; 7 Vennatal, Zillertaler A., Tirol; 8 Rotmoostal, Ötztaler A., Tirol; 9 Ardez, Engadin. — ::::: Populationen die zu mehr als 95 % in der gepunkteten Form auftreten. — I Inntal, Tirol; M Münstertal, Vinschgau; P Puschlav und Veltlin; T Tessiner Täler; W Rhonetal, Wallis. — Aus den französischen Südalpen sind auch einige Vorkommen gepunkteter Populationen bekannt, jedoch wegen des nur spärlich vorhandenen Materials nicht ihre prozentuelle Zusammensetzung.

b) Ethologische Merkmale:

Der Paarungsflug von *S. irrorella* findet in den Nacht- oder frühen Morgenstunden statt, der von *S. aurita* und *S. roscida* dagegen nur bei Tage, normalerweise während der Vormittagsstunden. Der Lockstoff (Pheromone) der ♀♀ ist weitgehend indifferent, denn man kann mit allen ♀♀ alle ♂♂, gleichgültig welcher Art dieser Gattung, anlocken und meist auch fruchtbare Paarungen erzielen. Zwischen *S. aurita* und *S. roscida* wirkt das Pheromon allerdings nur auf kürzere Distanz (ca. 10 - 15 m). Wahrscheinlich treten deshalb Hybriden zwischen diesen beiden Arten nur selten auf, obwohl sie zur selben Tageszeit ihren Paarungsflug absolvieren. Zwischen *S. irrorella* und *S. aurita* ist dagegen keine Abschwächung der Wirkung festzustellen und dadurch ist es auch zu erklären, daß es trotz der unterschiedlichen Paarungszeit, relativ häufig zu Hybridisationen kommt. Bleibt z. B. ein *irrorella* ♀ während der Nachtstunden unbefruchtet, wird es in einer Kontaktzone mit größter Wahrscheinlichkeit am nächsten Tag von

einem *aurita* ♂ begattet. Umgekehrt; schlüpft ein *aurita* ♀ erst nach Ende des Paarungsfluges und befindet sich kein arteigenes ♂ in unmittelbarer Nähe, wird es sicher während der Nacht von einem *irrorella* ♂ befruchtet, wie durch Freilandversuche mehrmals nachgewiesen werden konnte.

Auch die Form der Eiablagen beider Arten, *S. irrorella* und *S. aurita*, liefern Hinweise für die Wahrscheinlichkeit von Hybridisationen bzw. für Introgression. *S. irrorella* als eine mehr in Grasheiden vorkommende Art bringt ihre Eier an Grashalmen an, weshalb sie auch an flächigen Stellen perlschnurartig ablegt (Tafel 8, Fig. 5). *S. aurita* als eine ausschließlich an Fels adaptierte Art legt dagegen unregelmäßig spiegelartig ab (Fig. 6). An Stellen wo *irrorella* und *aurita* sympatrisch leben bzw. wo sich ihre Biotope berühren oder überschneiden, legt *aurita* manchmal ebenfalls perlschnurartig oder häufiger gemischt ab (Fig. 7).

c) Morphologische Merkmale:

Die Grundfarbe von *S. irrorella* ist ein blasses Orange, das zwischen den Populationen unterschiedlich intensiv ist. Diese Grundfarbe ist bei *S. aurita* kräftiger, innerhalb einer Population wenig, zwischen Populationen bzw. Unterarten jedoch relativ stark variierend. *S. roscida* nimmt diesbezüglich eher eine Mittelstellung ein.

Die Farbe der Flügelzeichnung, die aus Punkten und Flecken oder Streifen besteht, ist dunkelgrau bis schwarz bei *irrorella* und *roscida*, bis tiefschwarz bei *aurita*. Auch das Schwarz kann wie die Grundfarbe innerhalb und zwischen Populationen und Unterarten variieren.

Die ursprünglichste Zeichnungsanlage in der Gattung *Setina* dürfte *irrorella* besitzen (Tafel 1, Fig. 1 ♂ und Fig. 5 ♀) und im wesentlichen gilt dies auch für *roscida* (Tafel 1, Fig. 4 ♂ und Fig. 8 ♂). Bei *aurita* tritt diese jedoch nur in Minderheits- und Mischpopulationen auf (Tafel 1, Fig. 3 ♂ und Fig. 7 ♀). Sie besteht aus einer Reihe von Randflecken auf Vorder- und Hinterflügel. Ihre Zahl und Größe kann individuell, aber auch von Population zu Population bzw. zwischen Unterarten, sehr verschieden sein. Sie sind auf der Ober- wie Unterseite ausgebildet und zwischen den Adern angeordnet. Weiters befinden sich nur auf der Oberseite der Vorderflügel zwei Punktreihen quer zum Flügel, auf den Adern bzw. an deren Gabelungen. Die innere Reihe besteht aus drei, die äußere aus vier Punkten, wovon der zweite Punkt von der Vdfl. Vorderkante aus gesehen, geteilt sein kann. Zu dieser Zeichnungsanlage gibt es bei *S. aurita* eine alternierende Form. Sie besteht aus unterschiedlich breiten Streifen (innerhalb und zwischen Populationen bzw. Unterarten variierend) entlang der Adern (Tafel 1, Fig. 2 ♂ und Fig. 6 ♀). Diese Streifen können auch verkürzt oder, in einigen Populationen vorherrschend, nur zwischen den beiden Punktreihen ausgebildet sein (Tafel 4, Fig. 1).

Vier Unterarten, die zur gestreiften Form von *S. aurita* gehören, wurden bisher beschrieben und zwar ssp. *ramosa* FABRICIUS, 1793, ssp. *imbuta* HÜBNER, 1803, ssp. *arterica* TURATI, 1914 und ssp. *tecticola* THOMANN, 1951. Die beiden letzteren spielen eher eine untergeordnete Rolle, da sie, besonders ssp. *tecticola*, nur ein relativ kleines Areal besetzen. Ganz anders sieht es bei ssp. *ramosa* und ssp. *imbuta* aus, denn diese beiden Unterarten, zwischen denen es sich vermutlich nur um Substratassen handelt (*ramosa* kommt nur auf kristalliner Unterlage vor, *imbuta* nur auf Kalk), bewohnen einen unverhältnismäßig großen Teil des Gesamtverbreitungsgebietes der Art. Die gepunkteten Populationen dagegen kommen von einer bis dato bekannten Ausnahme abgesehen (Vennatal, 1600 - 2400 m, Zillertaler A., Tirol) nur in den tieferen Lagen einiger Haupttäler vor. Ihre Areale sind vorwiegend klein und häufig nicht in ihrer gesamten Ausdehnung von *aurita* bewohnt bzw. nicht bewohnbar, so daß die Zahl der jährlich zur Entwicklung gelangenden Individuen einen Bruchteil jener der Gestreiften ausmachen.

Zum Irrtum, daß es sich bei *aurita* um eine gepunktete Art handelt, kam es deshalb, weil es sich bei der ersten, von ESPER, 1787 beschriebenen Population aus dem Rhonetal (Wallis) um eine gepunktete Form handelte. Seither gilt diese Population als die Nominatunterart von *aurita*, was jedoch mit dem phylogenetischen Stellenwert einer Subspezies nichts zu tun hat. Die Karte (Abb. 2) zeigt einen Ausschnitt aus dem Verbreitungsgebiet der Art in dem die gepunkteten Populationen besonders gut vertreten sind, etwas besser möglicherweise nur noch in den Tessiner Tälern. Bei den mit Zahlen versehenen Arealen im Inntal handelt es sich um gepunktete Populationen. Alle übrigen als Felsgebiete gezeichneten Areale (Stubai- und Ötztaler Alpen, Karwendelgebirge, Wetterstein, Miesinger Kette und Lechtaler Alpen), beherbergen dagegen praktisch nicht zählbare gestreifte Populationen. In den Tallagen des Oberinntales, ab Imst bis ins Engadin, kommen nur mehr Mischpopulationen mit vorherrschend gestreiften oder zumindest mit Ansätzen von Streifen behafteten Individuen vor, so wie dies auch im schweizerischen Rheintal der Fall ist. In einigen Südalpentälern, z.B. im Bergell (Graubünden, Schweiz) und in der Val Camonica (Bergamasker Alpen, Italien), wird die Art sogar bis in die tiefsten Lagen herab (350 m) nur von gestreiften Populationen vertreten.

Die Streifung ist das genetisch dominierende Merkmal bei *aurita*. Das ist daraus ersichtlich, daß experimentelle Hybriden zwischen gestreiften und gepunkteten Populationen, bisher immer gestreifte Individuen ergaben, gleichgültig ob das ♂ oder das ♀ gestreift war. Außerdem gibt es kaum gepunktete Populationen in denen keine ge-



Abb. 2: 1 Areal Kranebitten-Zirl; 2 Areal Petttau, Oberinntal; 3 Areal Telfs--Mötz, Oberinntal; 4 Areal Silz-Karres, Oberinntal; K Karwendelgebirge; W Wettersteingebirge; M Mieminger Kette; L Lechtaler Alpen; S Stubai Alpen; Ö Ötztaler Alpen.

streiften Individuen auftreten. Alle diese Aspekte rechtfertigen es, *aurita* als eine wohl eher gestreifte als gepunktete Art zu betrachten.

Diese Streifenzeichnung kann zwar auch bei *irrorella* auftreten, von Einzelindividuen bis zu fast ganzen Populationen, allerdings nur an Stellen, wo sie mit der gestreiften *aurita* in Kontakt kommt, und das ist im Verhältnis zur Gesamtverbreitung von *irrorella* (fast ganz Europa und Asien) verschwindend gering.

S. irrorella wiederum, hat als typisches Artmerkmal, bis auf einen unterschiedlich breiten Saum ausgenommen, mehr oder weniger stark verdunkelte Vorderflügel-Unterseiten (Tafel 1, Fig. 1 ♂ und Fig. 5 ♀). *S. aurita* hat dagegen reine Vdfl.-Unterseiten außer es scheint bei dünn beschuppten Exemplaren die schwarze Zeichnung der Oberseite durch. Die verdunkelte Vdfl.-Unterseite tritt auch bei *aurita* auf, wie die Streifung von *aurita* bei *irrorella*, und zwar ebenfalls nur dort, wo beide Arten sympatrisch leben.

Ein weiteres typisches Merkmal von *irrorella* ist ein unterschiedlich großer, gelber Fleck am Rückenschild. Auch dieses Merkmal kann bei *aurita* auftreten und zwar meist gekoppelt mit der verdunkelten Vdfl.-Unterseite, was den hybriden Charakter dieser Individuen verrät. Weitere deutliche Unterschiede zwischen den beiden Arten sind folgende: *S. irrorella* besitzt großflächige, zarte und dünn beschuppte Flügel. Bei *aurita* sind sie mehr gestreckt, stark und dicht beschuppt. Der Körper ist bei *irrorella* klein und zart, bei *aurita* groß und kräftig. Ein weiterer wesentlicher Unterschied zwischen den beiden Arten besteht im Verlauf der Vdfl.-Vorderkante. Bei *irrorella* ist sie im Mittelteil gerade oder leicht konvex (Tafel 1, Fig. 1), bei *aurita* selten gerade (Tafel 1, Fig. 2), sondern meist leicht konkav (Tafel 2, Fig. 5). Hybridenverdächtige Exemplare, gleichgültig welcher der beiden Arten sie zuzuordnen sind, weisen immer, meist sogar verstärkt, eine konkav verlaufende Vdfl.-Vorderkante auf (Tafel 7, Fig. 1-4 *irrorella*, Tafel 2, Fig. 2-4 und 6-7 *aurita*), manchmal so stark, daß es zu einem Verzug des gesamten Flügels kommt (Tafel 2, Fig. 8).

d) Biologische Besonderheiten:

Zum besseren Verständnis des Verhältnisses beider Arten *irrorella* und *aurita* zueinander, bedarf es noch der Erklärung einiger biologischer Besonderheiten. Vor allem betrifft es die Populationen von *aurita* in den Tallagen. Durch die absolute Bindung an Fels und die geringe Mobilität der ♀♀ können bereits weniger als 100 Meter dichter Wald nicht nur für eine weitere Ausbreitung eine unüberwindliche Barriere bilden, sondern auch einen effektiven Genfluß zwischen Nachbarpopulationen unterbinden. Des weiteren unterliegt die Populationsdichte sehr starken Schwankungen. Da die Raupen ihre Nahrung (Flechten und Moose) im völlig trockenen Zustand kaum aufnehmen können, diese Pflanzen aber im Fels besonders rasch auftrocknen, sind sie auf einen annähernd regelmäßig auftretenden Niederschlag oder auf Taubildung angewiesen. Deshalb können nach längeren Trockenperioden Populationen kleiner, mikroklimatisch einförmiger Biotope (Fehlen von Wasserläufen, Feuchtstellen durch Hang-

druckwässer usw.) einen sehr starken Einbruch der Populationsdichte erfahren, ja sogar aussterben¹⁾, Befindet sich eine Population in einem solchen Engpaß, die im angrenzenden grasigen Biotop lebende *irrorella* nicht oder nicht so sehr, kann es z. B. aufgrund des Mangels arteigener ♂♂ häufiger zu Hybridisationen kommen. Dabei müßte sich bereits ein relativ geringer Gen-Eintrag sehr effizient auswirken, und das wiederum könnte beim Neuaufbau der Population zu einem genetischen Umbau führen (genetische Revolution).

Diskussion zum Hauptmerkmal von *S. irrorella*, verdunkelte Vdfl.- Unterseite, auftretend bei *S. aurita*:

DANIEL (1953) beschrieb diese Form von *aurita* nach 7 gestreiften ♂♂ aus den Stubaier Alpen als forma *abundata* (analoge Exemplare, ebenfalls aus den Stubaier Alpen stammend, sind auf Tafel 2, Fig. 3, 4, 7 und 8 abgebildet). Er erkannte zwar, daß bei den beiden Arten *irrorella* und *aurita* vertauschte Artmerkmale auftreten können, kam aber nicht auf den Gedanken, daß es sich um das Ergebnis von Hybridisationen bzw. um Genfluß handeln könnte. Schon deshalb nicht, weil er zu jenen Entomologen gehörte, die dafür plädierten, *irrorella* und *aurita* in zwei verschiedene Gattungen zu stellen (DANIEL, 1952: 27 zit. nach DANIEL (1953)) und zwar *irrorella* zu *Philea* ZETTERSTEDT, 1839 und *aurita* zu *Endrosa* HÜBNER, 1819.

4. Fälle von Hybridisation und Introgression:

Beschreibung der Biotope mit Arten:

a) Stubaier Alpen:

Im Gebiet der Stubaier Alpen (Tirol, Österreich), am Südhang des Egesengrates in ca. 2600 m Seehöhe, geht das Biotop von *S. irrorella* (Grasheide) allmählich in ein *S. aurita* ssp. *ramosa* Biotop über (Schotter und Felspartien). Die daraus resultierende intensive Kontaktzone zwischen den beiden Arten dürfte der Grund dafür sein, daß ca. 20 % der Individuen aus der *aurita ramosa* Population, Artmerkmale von *irrorella* aufweisen. Die Fig. 1 auf Tafel 2 stellt ein artreines ♂ von *irrorella* und Fig. 5 eines von *aurita ramosa* aus diesem Gebiet vor. Bei den Fig. 2 und 6 handelt es sich mit höchster Wahrscheinlichkeit um primäre Hybriden. Die Punktierung, der gelbe Fleck am Rückenschild und vor allem die verdunkelte Vdfl.- Unterseite ist von *irrorella*, der kräftige Körper bzw. dessen Relation zur Flügelfläche und die Flügelform, besonders der Verlauf der Vdfl.- Vorderkante ist eindeutig von *aurita*. Diese beiden Exemplare flogen unter den *aurita ramosa* ♂♂ am Vormittag, was den Schluß zuläßt, daß sie im Falle einer erfolgreichen Rückkreuzung eher in die *aurita ramosa* als in die *irrorella* Population integriert werden. Die daraus hervorgehenden Individuen dürften dann wie die in den Fig. 3, 4, 7 und 8 dargestellten Exemplare aussehen. Sie nähern sich zwar der durch vermehrte schwarze Pigmentierung an der Flügeloberseite auf diese Höhenlage adaptierte *ramosa*, weisen aber noch die verdunkelte Vdfl.- Unterseite von *irrorella* auf. Auch der konkave Verlauf der Vdfl.- Vorderkante tritt verstärkt auf, was bei hybridverdächtigen Individuen anderer Populationen ebenfalls meist der Fall ist. Die Fig. 8 zeigt ein besonders markantes Exemplar, bei dem es sogar zum Verzug der Flügel kommt. Von einer nachhaltigen Beeinflussung der genetischen Struktur dieser *aurita* Population kann in diesem Falle jedoch nicht die Rede sein, denn dazu ist sie bzw. ihr Areal im Verhältnis zur Kontaktzone zu groß.

b) Südalpentäler:

Anders verhält es sich in einigen Tälern der Südalpen, so z. B. in den beiden Seitentälern des Veltlins (Italien), Val Malenco und Val Masino. Dort liegen die Kontaktzonen viel tiefer, ca. 1000 m ü. d. M. Da in dieser Höhenlage ganz andere klimatische Verhältnisse herrschen als in den Zentralalpen um 2500 m, wirkt sich der Genfluß von *irrorella* zu *aurita* auch wesentlich stärker aus. Obwohl die gestreifte *aurita* Population in diesem Gebiet im Vergleich zu jener von *irrorella* sehr groß ist (vertikale Ausdehnung des *aurita* Areales von ca. 1000 - ca. 2400 m, jenes von *irrorella* im Talgrund nur 100 - 200 m breit) so scheint es, daß dort Gene, die die Punktierung bewirken, in den Genpool der *aurita* Population introgressiert werden.

Den Beweis dafür dürften die ca. 20 % der in der Kontaktzone auftretenden gepunkteten Individuen liefern. Tafel 3, Fig. 1 zeigt ein *irrorella* ♂ aus diesem Gebiet, Fig. 5 ein gestreiftes *aurita* ♂, wie zu ca. 80 % vertreten. Die Fig. 2 bis 4 sowie 6 und 7 zeigen Individuen mit abgeschwächten *irrorella* Merkmalen, vermutlich von wenige Generationen zurückliegender Hybridisation stammend. Die in Fig. 3 und 7 dargestellten Exemplare zeigen besonders deutlich den abnormalen Verlauf der Vdfl.- Vorderkante. Fig. 8 zeigt ein Exemplar, das von jenen der fast ausschließlich gepunkteten Populationen der Südalpentäler nicht mehr zu unterscheiden ist. Diese Form ist zu ca. 15 % vertreten. Woher der Polymorphismus dieser *aurita* Population kommt, zeigen die ca. 5 % hybridverdächtigen Individuen. Daß der Prozentsatz gepunkteter Individuen so niedrig bleibt, liegt wahrscheinlich daran, daß das

1) Das Aussterben von Populationen wird in einer weiteren Arbeit behandelt.

Gesamtareal von *aurita*, dessen Hauptteil sich in den hohen Lagen (1600 - 2400 m) befindet, unvergleichlich größer ist als die wenigen Kontaktzonen mit *irrorella*.

Bei den meisten *aurita* Arealen bzw. Biotopen der Südalpentäler z.B. des Puschlavs oder des Tessins, Mixox, Wallis usw. liegen die Verhältnisse jedoch anders. Hier sind die Talpopulationen von jenen hoher Lagen mehr oder weniger durch einen Laubwaldgürtel isoliert. Wahrscheinlich konnte sich deshalb in diesen Populationen die Punktierung zu 80 % bis fast 100 % durchsetzen. Völlig erloschen ist die Streifung anscheinend noch in keiner Population. Diese noch immer, zumindest vereinzelt auftretenden gestreiften Individuen lassen weniger auf einen Genaustausch mit den Höhenpopulationen, als eher auf Reste von Streifen verursachenden Genen im Genpool schließen (Atavismen), denn sie treten auch in zumindest scheinbar völlig isolierten Populationen auf.

c) Haupttäler der Alpenordseite:

In den nördlich des Alpenbogens liegenden Tälern, so vor allem im Inntal (Tirol), von Landeck bis ins Engadin (Schweiz), besteht zwischen vielen Tal- und Bergpopulationen ein unterschiedlich reger Genaustausch. Im Raume Landeck reichen die *aurita* Biotope vom Tal (800 m) bis in die höchsten Lagen der Lechtaler Alpen (2800 m). Damit ist auch zu erklären, warum in diesen Populationen alle Varianten, von der reinen Punktierung bis zur vollen Streifung anzutreffen sind.

Es kommen aber auch relativ kleine und gut isolierte Populationen vor, die überwiegend in der von THOMANN (1951) beschriebenen Form *transiens* auftreten, bei der nur die beiden Punktreihen durch geschwärtzte Adern verbunden sind (Tafel 4, Fig. 1). Hinweise dafür, daß es auch in diesen Populationen immer wieder zu Hybridisationen mit *irrorella* kommt, zeigt z.B. das Biotop unterhalb von Ladis (Oberinntal, Tirol). Es handelt sich um eine ca. 100 m hohe und ca. 300 m lange Felspartie die im unteren Teil in einen steppenartigen Hang übergeht (*irrorella* Biotop). Die hier lebende *aurita* Population tritt zu ca. 90 % in der erwähnten Zwischenform *transiens* auf, zu ca. 5 % in der gestreiften Form und die restlichen 5 % sind rein gepunktet. Auffallenderweise haben alle bzw. nur die Gepunkteten die verdunkelte Vdfl.-Unterseite und den gelben Fleck am Rückenschild. Letzteres Merkmal allerdings nur angedeutet (Tafel 4, Fig. 2) und bei nur einem Exemplar völlig fehlend (Fig. 3), dafür weist es die eingedrückte Vdfl.-Vorderkante besonders stark auf. Daß diese Population noch nicht völlig zur Punktierung umgewandelt wurde, liegt wahrscheinlich daran, daß sie jahreszeitlich ungewöhnlich früh fliegt (ab Ende April). Einerseits kommt es deshalb seltener zu Hybridisationen mit der später zur Entwicklung gelangenden *irrorella*, und andererseits üben die relativ tiefen Nachttemperaturen, die im April regelmäßig auftreten, auf die Puppen bzw. in der Folge auf die Morphologie der Imagines sicher eine nicht unbedeutende Wirkung aus (Modifikationsfaktor).

Wahrscheinlich trägt auch der Umstand, daß zu dieser Jahreszeit die Temperaturen zur Flugzeit der ♂♂ noch niedrig sind, dazu bei, daß die reine Punktierung nicht so selektionsbegünstigt ist, daß sie sich wie bei anderen erst im Juli und August fliegenden Populationen durchzusetzen vermag. Die Fig. 4 bis 8 auf Tafel 4 zeigen eine kleine Auswahl der in diesen Gebieten (oberstes Inntal) relativ häufig auftretenden hybridverdächtigen Individuen und dies obwohl *irrorella* seit der Besiedelung durch den Menschen sehr viel Lebensraum verlor. In den Alpen gingen dieser Art, vor allem die Alluvionskegel der Bergbäche auf denen die Siedlungen entstanden sowie die Grasheiden und Auen bzw. deren Randzonen verloren. Die von *aurita* bewohnten Felsgebiete blieben dagegen, zumindest bisher, fast unberührt.

Daß bei *S. aurita* eine Rückentwicklung von der Streifung zur Punktierung ohne den Einfluß von *S. irrorella* nicht möglich ist oder zumindest nur sehr verlangsamt stattfinden kann, sollten die beiden nächsten Fälle beweisen.

a) Bergell:

Im unteren Bergell (Graubünden, Schweiz) kommt eine *aurita* Population vor, die vorwiegend auf den mit Steinplatten gedeckten Häusern der Ortschaften Bondo, Promontogno, Castasegna und Soglio lebt. Nur oberhalb von Soglio kommt die Art auch in einer größeren Felspartie vor. THOMANN (1951, S. 427) beschrieb diese Population als ssp. *tecticola* oder "die Dachbewohnerin". Da *irrorella* in diesem Gebiet sehr selten zu sein scheint (THOMANN gibt nur zwei Funde an, Soglio 1300 m 19.7.1950 und 18.7.1951), ist es zu erklären, daß diese Population nur in der gestreiften Form auftritt (Tafel 5, Fig. 5), obwohl sie in einer Höhenlage lebt (650 - 1100 m), in der sonst fast nur gepunktete Populationen vorkommen. Von mehr als 100 Exemplaren weist auch kein einziges eine Spur von verdunkelter Vdfl.-Unterseite oder den Fleck am Rückenschild auf. Auch die Randflecken, besonders die der Hinterflügel, sind stark ausgeprägt, was ebenfalls auf das Fehlen des Einflusses von *irrorella* hindeutet. In diesem Fall könnte das Argument vorgebracht werden, diese Population sei, sieht man vom natürlichen Biotop oberhalb von Soglio ab, erst mit der Errichtung der menschlichen Siedlungen entstanden. Die Gründer könnten im Eistadium mit dem Baumaterial (Steinplatten) aus höheren Lagen eingeschleppt worden sein und dieser Zeitraum wäre zu kurz, als daß eine Population von der Streifung zur Punktierung umgeformt werden könnte. Dagegen spricht allerdings, daß die Steinbrüche, aus denen zumindest die

Steinplatten der Dächer gebrochen werden, sich im Talgrund befinden. Der nächste Fall kann in dieser Beziehung sicher als zweifelsfrei angesehen werden.

b) Val Camonica (Talpopulation):

TURATI (1914) beschrieb die in der Val Camonica (Bergamasker Alpen, Italien) lebende Population als "Nuova specie *arterica*". Er ging von der Überlegung aus, daß es sich bei einer Population, die in einer Seehöhe von nur 350 bis 700 m lebt und trotzdem ausnahmslos in der gestreiften Form vorkommt, um eine eigene Art handeln muß (Tafel 5, Fig. 1 und 2). Er berücksichtigte allerdings nicht die Abwesenheit von *irrorella* in diesem Gebiet bzw. zumindest in dieser Höhenlage, jedenfalls scheint sie in seiner Fauna nicht auf. Auch PFISTER (1982), der an diesem Ort (Cogno = Locus typicus) Lichtfang betrieb, erwähnt die Art nicht, obwohl *irrorella* gerne ans Licht geht. Ich selbst konnte sie ebenfalls noch nicht feststellen. Es ist auch nicht verwunderlich, daß *irrorella* hier nicht vorkommt, da ihr der geeignete Lebensraum fehlt. Die Felspartien sind von *aurita* besetzt und deren Umgebung besteht aus dichtem natürlichen Buschwald. Diese offensichtliche Absenz von *irrorella* ist wahrscheinlich auch der Grund dafür, daß in dieser Population, wie in jener des Bergells, kein einziges Exemplar mit irgend einem Artmerkmal von *irrorella* zu finden ist. Auch die Randflecken sind bei allen Individuen gut ausgebildet. Die Fig. 2 auf Tafel 5 zeigt ein extrem schwach gezeichnetes Exemplar, ausgewählt aus einer Serie von ca. 180 Stück.

Zwei weitere Fälle von Introgression konnten in mittel- und unmittelbarer Nähe dieser Population beobachtet werden:

a) Val Camonica (Höhenpopulation):

Zwischen die Biotope der Tal- und Bergpopulationen der Val Camonica schiebt sich ein breiter Gürtel von Wald- und Kulturgrund, der weder *S. irrorella* noch *S. aurita* Lebensmöglichkeiten bietet. In der mit Grasheide durchsetzten Felsregion oberhalb etwa 1300 m Seehöhe sind dann beide Arten vertreten, wenn auch *irrorella* seltener ist als *aurita*. Trotzdem befand sich unter 56 *aurita* ♂♂ bereits eines mit verdunkelter Vdfl.-Unterseite (Tafel 5 Fig. 4). Die Fig. 3 zeigt ein normales *aurita* ♂ und Fig. 8 ein *irrorella* ♂ aus diesem Gebiet. Auffallend ist auch, daß bei allen Individuen von *aurita* die Streifen und Randflecken im Vergleich zu jenen der Talpopulationen sehr schwach ausgebildet sind, was eigentlich konträr zur Tendenz ist, da normalerweise Melanismus sich mit zunehmender Höhe bzw. mit abnehmender Lufttemperatur eher verstärkt.

b) Valle di Corteno:

In der Valle di Corteno, einem Seitental der Val Camonica, kommt *aurita* in einer Höhenlage zwischen ca. 1000 und 1500 m vor und zwar nur in der gepunkteten Form im Gegensatz zu jener südlich und in nur 350 bis 700 m lebenden gestreiften Population des Haupttales (Val Camonica). Die *aurita* Biotope in der Valle di Corteno bestehen allerdings aus vielen kleinen Felspartien, die von Grasheiden umgeben sind, in denen *irrorella* sicher vorkommt, denn unter den 60 an einem Tag gefangenen *aurita* ♂♂, befand sich bereits eines mit auffallend zarten Punkten und reduzierten Randflecken auf Vorder- wie Hinterflügel (vgl. Tafel 5 Fig. 6 und 7). Es kann kein Zufall sein, daß gerade dieses Exemplar, zumindest angedeutet, die verdunkelte Vdfl.-Unterseite aufweist. Diese Population wurde wahrscheinlich schon sehr früh von der Streifung zur Punktierung umgewandelt, und diese aus dem Durchschnitt fallenden Individuen zeugen von gelegentlich noch immer stattfindenden Hybridisationen.

Ein Fall von Populationsgründung unter Einfluß von Introgression:

Die nun zu behandelnde *aurita* Population stellt einen Sonderfall dar, denn sie befindet sich knapp außerhalb der Verbreitungsgrenze der Art und wurde vermutlich deshalb bereits bei ihrer Gründung von Introgression betroffen. Es handelt sich um die Population des Vennatales im Brennergebiet (Zillertaler Alpen, Tirol). Sie wurde von BURMANN (1955) als eigene Art beschrieben (*Endrosa teriolensis*), jedoch von ihm selbst und von TARMANN (1985) für eine Subspecies von *S. aurita* erklärt. Ihre Vorstellung, es handle sich um eine Restpopulation einer während der letzten Zwischenzeit im Ostalpenraum (östlich des Wipptales) weit verbreiteten *aurita* Unterart, ist eher unwahrscheinlich, denn dazu liegt dieses Vorkommen, wie bereits erwähnt, viel zu nahe an der Verbreitungsgrenze von *S. aurita* ssp. *ramosa* in den Stubaier Alpen (siehe Kartenskizze Abb. 1, Pfeil bei Zahl 7). Vielmehr ist anzunehmen, daß diese Population aus einigen Gründerindividuen entstand, denen es wahrscheinlich noch vor der Waldausbreitung gelang, die Barriere des Brennersattels zu überwinden. Da eine auf diese Weise entstehende Population anfangs zwangsläufig sehr klein ist, reagiert sie auch besonders empfindlich auf einen Gen- Eintrag aus einem fremden Genpool. Auch derzeit dürfte es noch immer relativ häufig zu Hybridisationen kommen, denn die Biotope dieser *aurita* Population sind im Vergleich zu denen von *irrorella* sehr klein und von diesen völlig umschlossen, einer Enklave ähnlich. Außerdem ist die Populationsdichte von *irrorella* im Vennatal besonders hoch. All diese Umstände wären eine Erklärung dafür, daß diese *aurita* Population vorwiegend aus rein gepunkteten Individuen besteht, obwohl sie in einer Höhenlage lebt (1600 - 2400 m), in der bisher nur gestreifte Populationen gefunden wurden. Die wenigen Exemplare (ca. 3 %), die noch Reste einer Streifung aufweisen (Tafel 6,

Fig. 7), deuten darauf hin, daß diese Population von der gestreiften *S. aurita* ssp. *ramosa* westlich des Brennersattels abstammt (Tafel 6, Fig. 8). Auch die fast immer auftretende Verdunkelung des Flügelwurzelfeldes wäre ein Hinweis auf ihre Abstammung. Die hybride Natur dieser Population zeigt sich dagegen an der meist starken Einbuchung der Vdfl.-Vorderkante, die BURMANN (1955) sogar dazu veranlaßte, es als ein besonderes Merkmal bei der Artbeschreibung anzuführen. Das wohl auffälligste Merkmal ist jedoch die verdunkelte Vdfl.-Unterseite (das typische Artmerkmal von *irrorella*), das bei fast genau 25 % der Individuen auftritt (Tafel 6 Fig. 3), bei weiteren ca. 25 % fehlt diese Verdunkelung völlig, so wie dies bei *aurita* typisch ist (Tafel 6 Fig. 1) und die restlichen ca. 50 % bestehen aus Zwischenformen unterschiedlichen Grades (Tafel 6 Fig. 2). Dieses Verhältnis von 1:2:1 (46:88:43 Exemplare) entspricht dem "Mendel'schen Spaltungsschema" bei intermediärem Erbgang, was eine weitere Theorie über die Entstehung dieser Population in Frage kommen läßt. Es könnte auch sein, daß nur *aurita* ♂♂, möglicherweise durch starken Westwind unterstützt, also eher passiv, ins Vennatal gelangen konnten und dann dort *irrorella* ♀♀ befruchtet hätten. Wären die daraus entstehenden Hybriden wie *aurita* tagaktiv, was nach den bisherigen Beobachtungen auch der Fall zu sein scheint, so bestünde von Beginn an zu *irrorella* eine ethologische und zur Stammpopulation eine geographische Schranke. Damit wäre ein Fortbestand bzw. die Entwicklung einer Population in Form eines sogenannten "Hybridschwarmes" durchaus denkbar. Die Hauptmerkmale von *irrorella* und *aurita* (verd. u. nicht verd. Vdfl.-Unters.) konnten sich nach dem Hardy-Weinberg Gesetz in dieser Verteilung wahrscheinlich deshalb erhalten, weil sie vermutlich selektionsneutral sind. Die gelegentlich noch immer stattfindenden Hybridisationen mit *irrorella* konnten bzw. können die bereits angewachsene Population auch nicht mehr merkbar beeinflussen.

Jedenfalls läßt die starke Heterogenität dieser *aurita* Population auf eine der vorgebrachten Theorien schließen, da bei peripheren, von der Hauptpopulation der Art isolierten Populationen eher das Gegenteil der Fall ist, besonders dann, wenn sie durch Gründerindividuen entstanden sind, wie möglicherweise im vorliegenden Fall, da diese nur einen Teil des Genpools der Art einbringen können.

Die weiteren Abbildungen auf Tafel 6 zeigen in Fig. 5 ein *irrorella* ♂ aus diesem Gebiet, in Fig. 6 den unter Material und Methodik bereits erwähnten, gezüchteten Arthybriden zwischen einem *irrorella* ♂ und einem *aurita* ♀, beide aus dem Vennatal. Beachtenswert bei diesem Exemplar ist die zarte *irrorella* ähnliche Struktur der Beschuppung, die schwache Punktierung und die deutlich konkave Vdfl.-Vorderkante. Die Verdunkelung der Vdfl.-Unterseite ist jedoch im Vergleich zu den 25 % der stark verdunkelten Individuen dieser Population relativ schwach entwickelt. Fig. 8 zeigt ein *aurita* ssp. *ramosa* ♂ aus der vermutlichen Stammpopulation westlich des Brennersattels (Tribulaunkamm, Stubai A.).

Genfluß von *S. aurita* zu *S. irrorella* und Fälle von Hybridisationen zwischen *S. irrorella* und *S. roscida* sowie *S. roscida* und *S. aurita*:

Genfluß zwischen *S. irrorella* und *S. aurita* scheint nicht nur in eine Richtung zu gehen, denn es kann kein Zufall sein, daß das Auftreten gestreifter Individuen in *irrorella* Populationen identisch mit der Verbreitung von *aurita* bzw. mit gestreiften *aurita* Populationen ist. Am deutlichsten zeigt sich dies an der östlichen Verbreitungsgrenze von *aurita* südlich des Inntales. Während in den Ötztaler- und Stubai Alpen (Tirol) die gestreifte *irrorella* in höheren Lagen – von Einzelindividuen bis zu fast ganzen Populationen – überall dort vorkommt, wo beide Arten mehr oder weniger sympatrisch leben, fehlt sie östlich des Wipptales völlig. Weder in den Zillertaler Alpen noch in der Tauernregion findet man selbst in den höchsten Lagen eine echt gestreifte *irrorella*. Das gilt auch für die Dolomiten (Italien) und alle übrigen östlichen Gebirge, inklusive der asiatischen, sowie für die Pyrenäen, wo *aurita* ebenfalls nicht festgestellt wurde. Nur in den hohen Lagen der Tauernregion kommen lokal kleinwüchsige Populationen vor, die *irrorella* nahestehen und schwache Ansätze zur Streifenbildung zeigen. Sie sind nicht wie *irrorella* nacht-, sondern wie die dort ebenfalls vorkommende *S. roscida* ssp. *melanomos*, tagaktiv. Es besteht daher der Verdacht, daß es sich bei diesen Populationen um Hybridschwärme handelt, die durch Kreuzungen zwischen *irrorella* und *roscida* entstanden sind. NICKERL (1845) beschrieb sie als Art (*Lithosia freyeri*) und reichte sie zwischen diesen beiden Arten ein. Verschiedentlich wurden diese Populationen auch für eine Unterart von *irrorella* gehalten.

In den Ötztaler Alpen (Tirol) kommen an vielen Stellen so z.B. im Rotmoostal (Obergurgl) alle drei Arten vor, wobei sich *irrorella* und *roscida melanomos* sogar das Biotop teilen (Grasheide), allerdings ohne sich dabei gegenseitig, zumindest nicht merklich zu beeinflussen, obwohl BURMANN dort im Juli 1973 ein *irrorella* ♂ mit einem *roscida* ♀ in Copula fand.

Anders steht es mit dem Verhältnis von *irrorella* zu der im angrenzenden Biotop (Gletschervorfeld) lebenden *aurita* ssp. *ramosa*, denn von dieser dürfte diese *irrorella* Population die schwarz geaderten Vorderflügel erworben haben. Von 100 Individuen sind nur maximal drei gepunktet, alle übrigen sind unterschiedlich stark gestreift (Tafel 7, Fig. 1-4). Diese Population fällt auch dadurch auf, daß die Hinterflügel meist größere Flecken und um einen Fleck mehr aufweisen, was für *irrorella* Populationen außerhalb des Einflussesbereiches von *aurita* ssp. *ramosa* sehr

untypisch ist. Besonders auffallend ist auch die deutliche Einbuchtung der Vdfl.-Vorderkante, die bei reinen *irrorella* Populationen kaum vorkommt. Eine weitere Eigenart dieser Population ist, daß sie in sehr unterschiedlicher Dichte auftritt. In manchen Jahren sind die Raupen und auch die Falter in großer Zahl zu beobachten, um dann, innerhalb von ein bis zwei Jahren, fast völlig zu verschwinden. Ein Neuaufbau der Population erfolgt dann meist erst nach mehreren Jahren. Während der Phase geringer Populationsdichte, dürfte sich der Gen-Eintrag aus der *aurita* ssp. *ramosa* Population besonders stark auswirken.

Es sind jedoch nicht alle *irrorella* Populationen in diesen Gebieten von *aurita ramosa* so stark beeinflusst wie die des Rotmoostales, denn der prozentuelle Anteil gestreifter Individuen nimmt mit der Entfernung von den gestreiften *aurita* Populationen kontinuierlich ab. Das ist am deutlichsten auf langgezogenen Bergrücken zu beobachten (Abb. 3). Die Zone A (Gletschervorfelder, Moränen und Gipfelgrate) wird von *ramosa*, jedoch kaum von *irrorella* bewohnt und wenn, so tritt sie fast nur in der gestreiften Form auf. In der Zone B (Grasheide und Zwergstrauchstufe) ist zwar fast nur mehr *irrorella* vertreten (bezogen auf *aurita* ssp. *ramosa*, nicht auf *roscida* ssp. *melanomos*), der Anteil gestreifter Individuen kann aber noch immer sehr hoch sein. In der Zone C (ebenfalls Grasheide und Zwergsträucher in auslaufenden Bergrücken) sind nur noch verflogene *aurita* ssp. *ramosa* ♂♂ zu beobachten. Hier nimmt der Anteil gestreifter Individuen in den *irrorella* Populationen mit der Entfernung zu den Zonen A und B rasch ab, um bei km 4 bis 5 fast auf 0 abzusinken und das bei annähernd gleichbleibender Höhenlage. Diese prozentuelle Abnahme gestreifter Individuen mit zunehmender Entfernung von den *aurita* ssp. *ramosa* Biotopen bzw. Populationen müßte als ein Indikator für Introgression in den Kontaktzonen beider Arten gewertet werden.

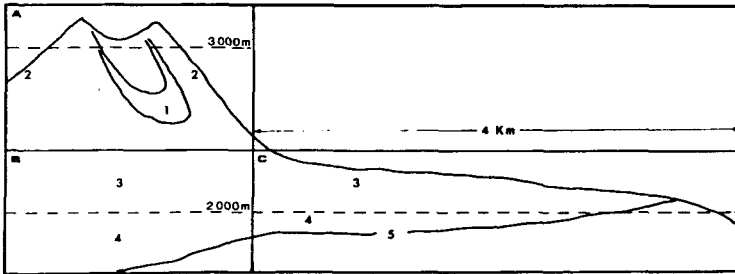


Abb. 3: Zone A: 1 Gletschervorfelder und Moränen; 2 Gipfelgrate. Zone B und C: 3 Grasheide; 4 Zwergstrauchstufe; 5 Waldgrenze.

Zwischen den Populationen von *S. aurita* ssp. *ramosa* und *S. rosida* ssp. *melanomos* ist zwar kein Genfluß festzustellen, es treten aber, wenn auch nur vereinzelt, Individuen auf, die offensichtlich zwischen diesen beiden Arten stehen. Auf Tafel 7 Fig. 5 ist ein *aurita* ssp. *ramosa* ♂ abgebildet und Fig. 8 zeigt ein *roscida* ssp. *melanomos* ♂. Die Fig. 6 und 7 zeigen zwei vermutliche Hybriden. Dafür spricht ihre mittlere Größe, die schwarze Aderung und der stärkere Körper von *ramosa*, von *melanomos* stammt dagegen die stark verdunkelte Vdfl.-Unterseite, die verdunkelte Ober- und Unterseite der Hftfl. und deren große und ausgeflossene Flecken.

Bereits FREY (1880, S. 76) berichtet von einem solchen Exemplar: "Eine interessante männliche Var. (Von WOLFENSBERGER im Oberengadin gefangen und mir freundlichst überlassen) bildet eine Art Übergang zu *S. aurita* Var. *ramosa*". THOMANN (1951, S. 421) erwähnt ebenfalls ähnliche Exemplare aus dem Oberengadin, wo sie wie er schreibt: "in wenigen Stücken" von G.F. TURATI und H. DE TOULGEOT gefangen wurden. THOMANN beschrieb diese Exemplare von *roscida melanomos* als "forma *pseudoramosa*" und das von ihm abgebildete Stück aus TURATI'S Sammlung sieht auch so wie die beiden von mir abgebildeten Exemplare aus.

Dieses offensichtlich seltene Auftreten von Hybriden zwischen *aurita* und *roscida* ist dadurch zu erklären, daß sie sich in sehr weit voneinander getrennten Gebieten entwickelten; *aurita* im westlichen Teil des Alpenbogens, *roscida* im Osten weit außerhalb des Alpenraumes. Zu ihrer gemeinsamen, allgemein verbreiteten und fast allgegenwärtigen Stammart *irrorella* brach die Verbindung wahrscheinlich nie so lange und so vollständig ab, bzw. ein sekundärer Kontakt kam leichter und rascher zustande, besonders zwischen *irrorella* und der nacheiszeitlich in praktisch nicht zählbare Populationen aufgesplitterten *aurita*.

Auch ökologisch entwickelten sich die beiden, im Vergleich zu *irrorella* hoch spezialisierten Arten stark auseinander (*aurita* ist nur an Felsgebiete und *roscida* nur an Steppen oder steppenartige Biotop adaptiert). Die ökologisch wesentlich anspruchslosere Stammart findet dagegen in den Lebensräumen beider Tochterarten Existenzmöglichkeiten.

5. Die Phylogenie der Spezies *Setina aurita* ESPER, 1787:

a) Anpassung an Umwelt:

Die Abspaltung von *aurita* von der Stammart (*irrorella*) dürfte während einer Glazialzeit, möglicherweise bereits während der ersten, erfolgt sein oder zumindest begonnen haben. Im westlichsten Teil des Alpenbogens (Gebiet der Seeralpen, Abb. 1) blieben auch während der stärksten Vereisung größere Gebirgsteile eisfrei. Hier konnte sich vermutlich eine *irrorella* Population so lange halten, bis ihr die Adaption an die sich relativ rasch und stark verändernden klimatischen bzw. ökologischen Verhältnisse gelang. Die Nächte wurden durch die Nähe der Eismassen so kalt, daß sich die Falter auf Tagesaktivität (Paarungsflug) umstellen mußten. Die Lufttemperatur blieb auch bei Tage so tief wie es derzeit in Höhen über 2000 m der Fall ist, sodaß sie auf eine gute Absorption der Strahlungsenergie angewiesen waren. Dadurch kamen jene ♂♂ zu einem selektiven Vorteil, die die Anlage zu verstärkter dunkler Pigmentierung hatten, denn sie konnten früher mit dem Paarungsflug beginnen. Es änderte sich allerdings nicht nur die Färbung, sondern auch die Proportion Flügel zu Körper. Durch die stärkeren Winde, besonders wegen der im Berggebiet auftretenden Hangwinde, waren jene ♂♂ bevorteilt, die schmalere und stärkere Flügel sowie einen kräftigeren Körper besaßen. Die Figurenreihe 1 bis 4 auf Tafel 8 soll diese auffälligen morphologischen Veränderungen, die sich in unendlich kleinen evolutionen Schritten im Laufe vieler tausend Generationen vollzogen, anhand weniger Beispiele veranschaulichen. Fig. 1 zeigt ein *irrorella* ♂, das seinen Ahnen ziemlich nahe kommen dürfte und Fig. 4 stellt ein *aurita ramosa* ♂ dar, das dem Endstadium des evolutionen Prozesses entsprechen dürfte, denn es stammt aus einer Zone (Gletschervorfeld), die den eiszeitlichen Verhältnissen im Evolutionsgebiet von *aurita* zumindest annähernd gleichkommt.

Auch für die Raupe wurde eine Anpassung an die veränderten Lebensbedingungen notwendig und so hat sie sich auf das wärmespeichernde felsige Gelände spezialisiert. Heute noch findet die Häutung, Überwinterung und Verpuppung selbst in den warmen Tallagen nur in Felsspalten und Nischen statt. In den Gletschervorfeldern und Moränen spielt sich alles unter nicht satt aufliegenden Steinen und Steinplatten unterschiedlichster Größe ab. Durch die kurzen Sommer wurde ein mehrmaliges Überwintern der Raupe notwendig, was auch derzeit in Höhen über 2000 m der Fall ist.

Mit dem Rückgang des Eises breitete sich dann diese neu entstandene Art entlang der südseitigen Hänge, vor allem an denen der Haupttäler, in Richtung Osten aus (Kartenskizze Abb. 1). Die Voraussetzungen waren ideal, denn die Gletscher hinterließen zwar nur nackten Fels und Schutt, doch bald siedelten sich als erste Pioniere Moose und Flechten an, die die Nahrungsgrundlage aller *Seinen* darstellen. In der Folge konnte sich *aurita*, trotz ihrer nur sehr beschränkt flugfähigen ♀♀, praktisch ungehindert ausbreiten; allerdings nur solange keine höhere Vegetation, vor allem kein Wald aufkam.

Nimmt man nun an, die Evolution von *aurita* hätte während der ersten alpinen Großvergletscherung (Günz, jünger als 600.000 Jahre) begonnen, so muß man auch annehmen, daß sich dieser Ausbreitungsprozeß mit jeder neuerlichen Eiszeit bzw. Zwischeneiszeit wiederholte. Während der Eisvorstöße wurden die im Alpeninneren angesiedelten Populationen wahrscheinlich ausgelöscht und nur die im vermutlichen Evolutionsgebiet konnten überdauern. Wie weit die Art während der Wärmepetoden jeweils nach Osten vordringen konnte, ist vielleicht an der derzeitigen Verbreitungsgrenze abzuschätzen (Abb. 1). Warum *aurita* im nördlichen Teil des Alpenbogens weiter nach Osten vorstoßen konnte, wäre so zu erklären, daß die höhere Vegetation von Süden her früher in den Alpenraum eindringen konnte und dadurch die Ausbreitung von *aurita* vorzeitig beendet wurde. Mit dem allgemeinen Waldaufkommen wurde nicht nur jede weitere Ausbreitung verhindert, sondern es entstanden durch den Waldgürtel ausgedehnte Auslöschungszonen und dadurch auch unzählige Isolate. Seit dieser Zeit (ca. 13.000 Jahre) sind die Populationen der einzelnen, voneinander durch Haupttäler getrennten Gebirgsstöcke, genetisch völlig isoliert, wie auch jene, die sich innerhalb des Waldgürtels in größeren Felspartien halten konnten. Für diese, in den Tallagen lebenden Populationen, änderten sich die Lebensbedingungen wieder in Richtung voreiszeitlicher Verhältnisse. Dadurch waren jene ♂♂ selektionsbegünstigt, die eine Veranlagung zu geringerer dunkler Pigmentierung hatten. Durch die zusätzlich zur Strahlung hohen Lufttemperaturen, erwärmen sich dunkle Individuen stärker, trocken früher aus und haben daher eine kürzere Lebenserwartung (experimentell leicht nachweisbar). Da diese Klimaentwicklung letztmalig erst vor relativ kurzer Zeit begann (vor ca. 10.000 Jahren), könnte es sein, daß dieser Zeitraum für eine Rückentwicklung zur Punktierung ohne den Einfluß der Stammart nicht ausgereicht hätte. Es ist auch durchaus denkbar, daß selbst innerhalb eines längeren Zeitraumes eine völlige Rückentwicklung nicht möglich wäre, was der "Irreversibilitätsregel" entspräche, wonach ein im Laufe der Evolution verlorengegangenes Merkmal nicht mehr in der ursprünglichen Form zurückgewonnen werden kann.

b) Genfluß und Isolierung:

Die beiden Fälle Bergell (S. 184) und Val Camonica (S. 184) sollten den Beweis dafür liefern, daß ohne den Einfluß von *S. irrorella* in den Populationen von *S. aurita* eine Rückentwicklung von der Streifung zur Punktierung

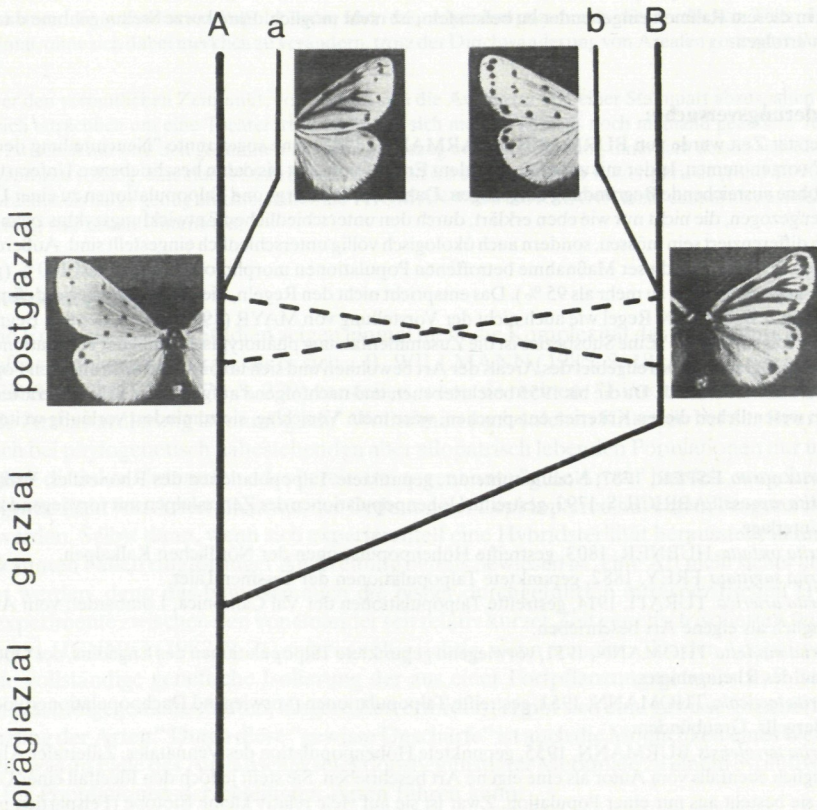


Abb. 4: Phylogenie der *Setina-irrorella-aurita*-Gruppe: A Linie der Stammart *S. irrorella* LINNAEUS; B Linie der Tochterart *S. aurita* ESPER; a durch Genfluß evoluierte gestreifte *irrorella* Populationen; b durch Genfluß evoluierte gepunktete *aurita* Populationen.

nicht möglich war, denn die *aurita* Populationen dieser beiden Täler sind noch immer ausnahmslos gestreift. Bei jenen *aurita* Populationen, die jedoch zumindest an der Peripherie ihrer Biotope mit *irrorella* in Kontakt kommen bzw. kamen, hat sich je nach Intensität des Kontaktes die Punktierung mehr oder weniger durchsetzen können. Der Grund dafür, warum ein wechselseitiger Genaustausch zwischen *irrorella* und den kleinen, oft weiträumig zerstreuten *aurita* Populationen sich nur im Genpool der letzteren Art stärker auswirkt, könnte sein, daß sich der Genfluß in die *aurita* Population akkumuliert, während der von *aurita* in die *irrorella* Population gehende, sich in der Weite des *irrorella* Areales verliert. Ein weiterer Grund dafür könnte sein, daß, wie auf Seite 179 bereits erwähnt, die F1 Hybriden tagaktiv sind und daher mehrheitlich in die *aurita* Population integriert werden.

In Abb. 4 wird hypothetisch die Phylogenie der Spezies *aurita* sowie die ihrer punktierten bzw. gestreiften *irrorella* Populationen infolge wechselseitigen Genaustausches dargestellt.

Die Aufspaltung von *aurita* in einzelne Isolate (es gibt keine definierte Stammpopulation) hat etwas zur Folge, das möglicherweise bisher noch nicht berücksichtigt wurde. Es handelt sich um das Verhältnis der Tal- zu den Bergpopulationen, denn sie sind nicht nur in Raum und Zeit (Zeit im Sinne von Jahreszeit), sondern über Jahrtausende getrennt. Dieser Feststellung liegt folgender Gedankengang zugrunde: Die Talpopulationen haben einen einjährigen Entwicklungszyklus, die Bergpopulationen je nach Höhenlage einen zwei- bis dreijährigen und es ist nicht ausgeschlossen, daß es sogar vierjährige Populationen gibt. Das bedeutet, daß z. B. eine zweijährige Population gegenüber einer einjährigen nach 10.000 Jahren (seit ca. dieser Zeit sind sie genetisch getrennt) einen Rückstand von 5000 und eine dreijährige Population einen solchen von ca. 6600 Generationen aufweist. Dazu kommt, daß sie völlig unterschiedliche Klimazonen bewohnen, was die genetische Divergenz zusätzlich verstärken müßte. Diese Aspekte machen es so schwierig, die Populationen von *aurita* in Bezug auf Unterartstatus zu taxieren. Dieses

Problem in diesem Rahmen eingehender zu behandeln, ist nicht möglich. Eine kurze Stellungnahme dazu sollte trotzdem erfolgen.

c) Gliederungsversuche:

In letzter Zeit wurde von BURMANN & TARMANN (1985) eine sogenannte "Neueinteilung der *aurita* Gruppe" vorgenommen, leider mit unbefriedigendem Erfolg. Von acht bis dahin beschriebenen Unterarten wurden vier ohne ausreichende Begründung eingezogen. Dabei wurden Berg- und Talpopulationen zu einer Unterart zusammengezogen, die nicht nur wie eben erklärt, durch den unterschiedlichen Entwicklungszyklus zwangsläufig genetisch differenziert sein müssen, sondern auch ökologisch völlig unterschiedlich eingestellt sind. Außerdem unterscheiden sich viele von dieser Maßnahme betroffenen Populationen morphologisch bis zu fast 100 % (gestreift zu 100 %, gepunktet meist zu mehr als 95 %). Das entspricht nicht den Regeln, die für die Subspeziesdefinition erstellt wurden, z.B. der 75 % Regel wie auch nicht der Vorstellung von MAYR (1975, S. 45), der den Begriff Subspezies wie folgt definiert: "Eine Subspezies ist die Zusammenfassung phänotypisch ähnlicher Populationen einer Art, die ein geographisches Teilgebiet des Areal der Art bewohnen und sich taxonomisch von anderen Populationen der Art unterscheiden". Da die bis 1955 beschriebenen und nachfolgend aufgelisteten acht Unterarten von *S. aurita* im wesentlichen diesen Kriterien entsprechen, wäre mein Vorschlag, sie zumindest vorläufig weiterzuführen.

- 1) *S. aurita aurita* ESPER, 1787, Nominatunterart, gepunktete Talpopulationen des Rhonetales, Wallis.
- 2) *S. aurita ramosa* FABRICIUS, 1793, gestreifte Höhenpopulationen der Zentralalpen mit vorwiegend kristalliner Unterlage.
- 3) *S. aurita imbuta* HÜBNER, 1803, gestreifte Höhenpopulationen der Nördlichen Kalkalpen.
- 4) *S. aurita sagittata* FREY, 1882, gepunktete Talpopulationen der Tessiner Täler.
- 5) *S. aurita arterica* TURATI, 1914, gestreifte Talpopulationen der Val Camonica, Lombardei; vom Autor ursprünglich als eigene Art beschrieben.
- 6) *S. aurita modesta* THOMANN, 1951, vorwiegend gepunktete Talpopulationen des Engadins, des Oberinntales und des Rheingebietes.
- 7) *S. aurita tecticola* THOMANN, 1951, gestreifte Talpopulationen (vorwiegend Dachpopulationen) des unteren Bergells, Graubünden.
- 8) *S. aurita teriolensis* BURMANN, 1955, gepunktete Höhenpopulation des Vennatales, Zillertaler Alpen; ursprünglich ebenfalls vom Autor als eine eigene Art beschrieben. Sie stellt jedoch den Idealfall einer Unterart, denn sie besteht aus nur einer Population. Zwar ist sie auf viele relativ kleine Biotope (Felspartien in einem Hang) verteilt, trotzdem kann ein fast ungehinderter Genaustausch stattfinden.

Daß die gepunkteten Unterarten durch Introgression entstanden sind, was in dieser Arbeit zu beweisen versucht wurde, sollte ihre Berechtigung nicht in Frage stellen.

Diskussion zur Phylogenie von *Setina aurita*

Jene Autoren, die sich auch entwicklungsgeschichtlich mit der Art *S. aurita* befaßten, THOMANN (1951) und BURMANN (1958), gehen von der Annahme aus, daß die rezenten Unterarten bereits vor der letzten Eiszeit bestanden hätten. Dabei soll die gestreifte sp. *ramosa*, diese auf den aus dem Eis herausragenden Gipfeln und Graten überdauert haben; die gepunkteten Populationen bzw. Unterarten jedoch am Alpensüdrand, von wo sie dann ins Alpeninnere und an den Alpennordrand gelangt sein sollen. Gegen diese Thesen gibt es folgende Argumente und Fragen:

- 1) Die scharfe Verbreitungsgrenze quer durch den Alpenbogen: Warum sollte der Art an keiner Stelle östlich dieser Grenze eine Überdauerung möglich gewesen sein, wenn sie z.B. nach Meinung Burmann's vor der letzten Vereisung über den gesamten Alpenbogen verbreitet war?
- 2) Die Art wäre auf unzählige kleine und kleinste Isolate aufgespalten gewesen und das über viele Jahrtausende. Inzuchtdepression in den kleinsten Populationen und genetische Divergenz zwischen größeren Populationen, die zu Unverträglichkeit führt, wäre die wahrscheinliche Folge.
- 3) In den höheren Lagen kommt *aurita* heute noch nur an klimatisch günstigen Stellen vor, wie es sie während der Eishochstände in diesen Lagen wahrscheinlich nirgends gab.
- 4) Wo die gepunkteten Populationen (am Alpensüdrand) die letzte Eiszeit überdauert hätten, gibt es heute noch trotz des ungleich besseren Klimas und selbst in den tiefsten Lagen (Val Camonica) zu 100 % gestreifte Populationen.
- 5) Warum konnten östlich der Verbreitungsgrenze selbst am Alpensüdrand keine *aurita* Populationen überdauern?

- 6) Wie kamen die gepunkteten Populationen über den Alpenhauptkamm in die nördlichen Täler, Inn- und Rheintal, ohne sich dabei merklich zu verändern, trotz der Durchwanderung von Arealen gestreifter Populationen?

Über den vermutlichen Zeitpunkt, von dem an sich die Art *aurita* von einer Stammart abzuspalten begann, falls es sich tatsächlich um eine Tochterart handelt, hat sich meines Wissens noch niemand geäußert. Jedenfalls herrscht zwischen mir und den genannten Autoren, in Bezug auf den Zeitraum, innerhalb dessen sich dieser Artspaltungsprozeß vollzog, eine starke Diskrepanz. Während ich die Dauer einer Eiszeitperiode (rund 50.000 Jahre) dafür durchaus als lange genug erachte, halten sie THOMANN und BURMANN nicht einmal als ausreichend zur Entwicklung von neuen Unterarten.

6. Schlußbemerkungen:

Die Ergebnisse dieser Studien zeigen einmal mehr die Komplexität der Artdefinition. Es zeigt sich, daß es problematischer ist, als es sich z.B. WILLMANN (1985, S. 18, Abb. 7) oder KLAUSNITZER & RICHTER (1979, S. 239) vorstellen, wenn sie meinen: "Eine fertile Nachkommen ergebende Artbastardierung ist unmöglich." Wollte man nach solchen Kriterien bei der Beurteilung, ob es sich bei phylogenetisch nahestehenden aber allopatrisch lebenden Populationen nur um morphologisch distinkte Unterarten oder bereits um sogenannte "gute Arten" handelt, vorgehen, müßte eine große Zahl von Arten allein aus der Ordnung der Lepidopteren mit einem Fragezeichen versehen werden. Selbst dann, wenn sich experimentell eine Hybridsterilität herausstellt kann, wie in den bekannten Fällen ringförmiger Ausbreitung bereits bewiesen ist, eine Art nicht sicher als solche erkannt werden, denn das beweisen auch die bisher durchgeführten intraspezifischen Hybridisationsexperimente zwischen den voneinander seit relativ kurzer Zeit genetisch isolierten *aurita* Populationen. HENNIG (1982, S. 71) sieht es völlig richtig, wenn er meint: "Da der Artspaltungsprozess, die vollständige genetische Isolierung der aus einer Fortpflanzungsgemeinschaft hervorgehenden Nachfolgegemeinschaften, längere Zeit erfordert, ergibt sich eine gewisse Unschärfe in der Begrenzung der Arten." Durch diese "gewisse Unschärfe" ist auch die Möglichkeit eines Genflusses gegeben, was im Falle des Austausches selektionsbegünstigter Merkmale zu einem evolutiven Fortschritt für Populationen der beteiligten Arten führen kann.

Die wichtigste Erkenntnis dieser Arbeit könnte sein, daß es ohne einen wechselseitigen Genfluß zwischen *S. irrorella* und *S. aurita*, keinen derart stark ausgeprägten Polymorphismus in vielen Populationen beider Arten geben würde. Was noch bedeutsamer sein könnte, wäre, daß es ohne diesen Genfluß weder gepunktete *aurita*- noch mehrheitlich gestreifte *irrorella* Populationen geben sollte.

Zusammenfassung: Diese Arbeit versucht den Nachweis zu erbringen, daß Arthybriden fertil sein können und daher ein Genfluß (Introgression) zwischen Populationen von zwei verschiedenen, wenn auch phylogenetisch sich sehr nahestehenden Arten stattfinden kann.

Den Aufschluß darüber gaben mehrere Populationen der beiden Arten *Setina irrorella* LINNAEUS, 1758 und *Setina aurita* ESPER, 1787.

Die Untersuchungen erstreckten sich über einen Zeitraum von 25 Jahren (1964-1989) und wurden an 32 Arealen der italienischen, schweizerischen und österreichischen Alpen durchgeführt. Das gesammelte bzw. untersuchte Material besteht aus ca. 500 Exemplaren von *Setina irrorella* L., ca. 3500 Ex. von *S. aurita* Esper und ca. 400 Ex. von *S. roscida* DENIS & SCHIFFERMÜLLER, 1775.

Die phylogenetischen Studien ergaben, daß sich *S. aurita* wahrscheinlich während einer Eiszeitperiode von der vermutlichen Stammart *S. irrorella* absplattete, daß jedoch weder die genetischen noch die ethologischen und ökologischen Isolationsmechanismen sich soweit ausbilden konnten, daß in den Kontaktzonen eine Hybridisation mit der Entwicklung fertiler Hybriden nicht mehr möglich wäre. Deshalb treten an diesen Stellen in den Populationen beider Arten vertauschte Merkmale auf und zwar nicht nur bei Einzelindividuen, sondern es können ganze Populationen davon betroffen sein. Da es sich bei den introgredierte Merkmalen offensichtlich zum Teil auch um Selektionsbegünstigungen handelt, kann eine gewisse evolutive Wirkung nicht ausgeschlossen werden.

Andererseits zeigen die Ergebnisse intraspezifischer Hybridisationsexperimente mit *S. aurita*, daß sich bei voneinander isolierten Populationen unterschiedliche Grade genetischer Unverträglichkeit entwickeln konnte

und diese von der Entfernung der Populationen zueinander bzw. damit auch von der zeitlichen Trennung abhängig zu sein scheinen. Beide Fälle (interspezifische fertile Hybriden und intraspezifische genetische Unverträglichkeit) zeigen, daß die Artdefinition sich nicht in jedem Fall auf das Kriterium der Reproduktivität stützen kann.

Weiters wurde ein Aspekt vorgebracht, der bisher nicht oder zu wenig berücksichtigt wurde. Es handelt sich um Unterschiede in der Generationsfolge zwischen voneinander isolierten Populationen (sehr unterschiedliche Höhenlagen), wodurch diejenigen mit einem zwei- bis dreijährigen Entwicklungszyklus nach relativ kurzer Zeit zwangsläufig einen bedeutenden Generationsrückstand gegenüber einjährigen Populationen erleiden. Dieser Umstand erschwert die Beurteilung der phylogenetischen Beziehung dieser Populationen zueinander. Eine ausführliche Behandlung des Subspeziesproblems der Art *aurita* muß einer weiteren Arbeit vorbehalten bleiben.

A n h a n g: Zusätzlich zu den drei in dieser Arbeit behandelten Arten können unter Vorbehalt als solche anerkannt werden:

Setina alpestris ZELLER, 1865

Setina flavicans HÜBNER-GEYER, 1834 - 1836

Setina freyeri NICKERL, 1845

Setina pseudokuhlweini VORBRODT, 1914.

Für Arten gehalten wurden:

Setina kuhlweini HÜBNER, 1823 - 1824 gilt jetzt als eine Subsp. von *S. roscida*.

Setina arctica TURATI, 1914 gilt nun als eine Subsp. von *S. aurita*.

Setina teriolensis BURMANN, 1955 wurde vom Autor selbst und von TARMANN, 1985 zu einer Subsp. von *S. aurita* erklärt.

Setina aurita ssp. *ramosa* FABRICIUS, 1793 wurde von BURMANN (1959) zu einer guten Art erhoben und 1985 von ihm selbst und von TARMANN in den Subspeziesrang zurückversetzt.

Setina irrorella ssp. *andereggi* HERRICH-SCHÄFFER, 1847 wird nur im FORSTER & WOHLFAHRT (1960) als eine eigene Art geführt. Warum es sich nicht einmal um eine Unterart handeln kann, sollte aus dieser Arbeit hervorgehen.

Setina cantabrica DE FREINA & WITT, 1985. Diese Art wurde nur nach ♂♂ von einem einzigen Fundort im Cantabrischen Gebirge beschrieben. Die geltend gemachten morphologischen Merkmale, auch die des Genitals, sind nicht relevant genug bzw. sie könnten genausogut nur unterartsspezifisch sein. "Lebensraum und Biologie" werden als unbekannt angegeben.

Dies alles zeigt einmal mehr, wie schwierig es bei manchen Gattungen ist, die biologische wie taxonomische Artdefinition sicher zur Anwendung zu bringen.

D a n k: Für Beratung, Durchsicht und Korrektur des Manuskriptes bedanke ich mich bei Univ.-Prof. Dr. Sigmar Bortenschlager, Institut für Botanik der Univ. Innsbruck, Univ.-Doz. Dr. Gernot Patzelt, Institut für Hochgebirgsforschung der Univ. Innsbruck, meinem Sohn Ernst und seiner Gattin Angelika. Das Institut für Hochgebirgsforschung der Univ. Innsbruck hat die Arbeiten finanziell unterstützt.

7. Literatur:

ANDERSON, E. und L. HUBRICHT (1938): Hybridization in TRADESCANTIA. III. The evidence for introgressive hybridization. — Amer. J. Botany, **25**: 369 - 402.

BURMANN, K. (1955): *Endrosa teriolensis* nov. spec. Eine neue *Lithosiinae* aus Nordtirol. — Z. wien. ent. Ges., **40**: 33 - 41.

— (1958): Zur Verbreitungsgeschichte von *Endrosa aurita* ESPER und *ramosa* FABRICIUS in Nordtirol. — Schlern-Schriften "De Natura Tirolensis", Kufsteiner Buch' 182 - 195.

BURMANN, K. & G. TARMANN (1985): Kurze systematische Übersicht über die *aurita* Gruppe der Gattung *Setina* SCHRANK, 1802 mit Beschreibung einer neuen Unterart, *Setina aurita* ssp. *pfisteri* subsp. n. — Nota lepid., **8**(3): 242 - 266.

CZIHAK, G., H. LANGER, H. ZIEGLER (1981): Biologie. — Ein Lehrbuch, Berlin, Heidelberg, New York (Springer): 944 pp.

DANIEL, F. (1953): Zwei neue *Endrosinae*-Formen. — Nachrbl. bayer. Entomologen, **2**(11): 82 - 83.

FORSTER, W. & Th. WOHLFAHRT (1960): Die Schmetterlinge Mitteleuropas. III. Spinner und Schwärmer. — Franksche Verlagsbuchhandlung Stuttgart: p 46 - 52..

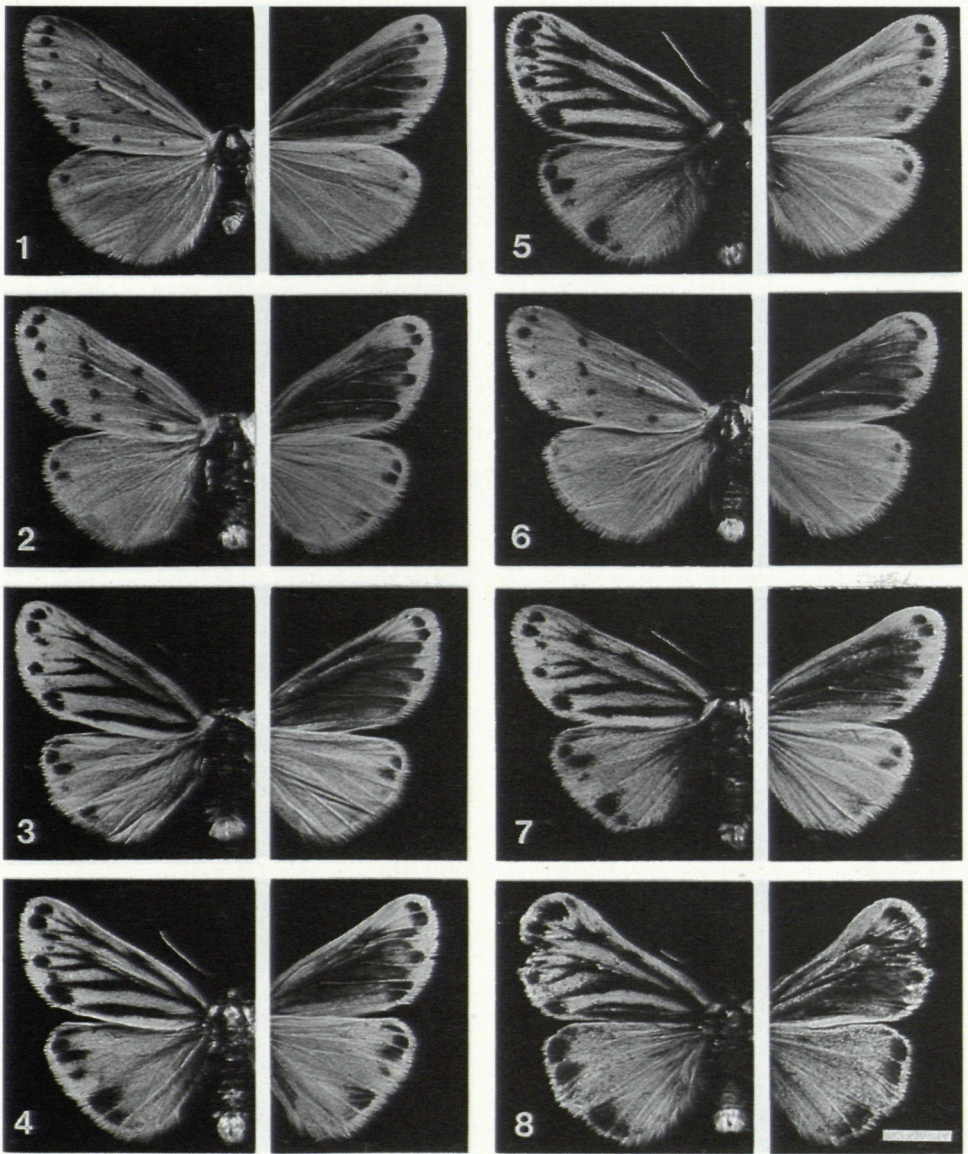
HENNIG, W. (1982): Phylogenetische Systematik. — Berlin, Hamburg (Parey): 246 pp.

- KLAUSNITZER, B. & K. RICHTER (1979): Bemerkungen zum Artkonzept und zur Phylogenie der Arten. – Z. zool. Syst. Evolut.-Forsch., **17**: 236 - 241.
- MAYR, E. (1963): Artbegriff und Evolution. – Hamburg, Berlin (Parey): 617 pp. (Deutsche Ausgabe von Mayr 1967).
- (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. – 370 pp.
- (1979): Evolution und die Vielfalt des Lebens. – Berlin, Heidelberg, New York (Springer): 275 pp.
- NEI, M. (1987): Molecular evolutionary genetics. – New York (Columbia University Press): 448 pp.
- STEBBINS, G.L. (1980): Evolutionsprozesse, Band 2 Grundbegriffe der modernen Biologie, Kapitel 6, Die Bedeutung der Hybridisierung für die Evolution. – Stuttgart, New York (Fischer): 229 pp.
- THOMANN, H. (1951): Die Gattung *Endrosa* in Graubünden (Lep. Arctiidae). – Mitt. schweiz. entomolog. Ges., **24**(4): 413 - 437.
- TURATI, E. (1914): Contribuzioni alla Fauna d'Italia e descrizione di specie e forme nuove di Lepidopteri. – Atti Soc. Ital. Sci. nat. Pavia, **53**: 565 - 573.
- WILLMANN, R. (1985): Die Art in Raum und Zeit. – Berlin, Hamburg (Parey): 207 pp.

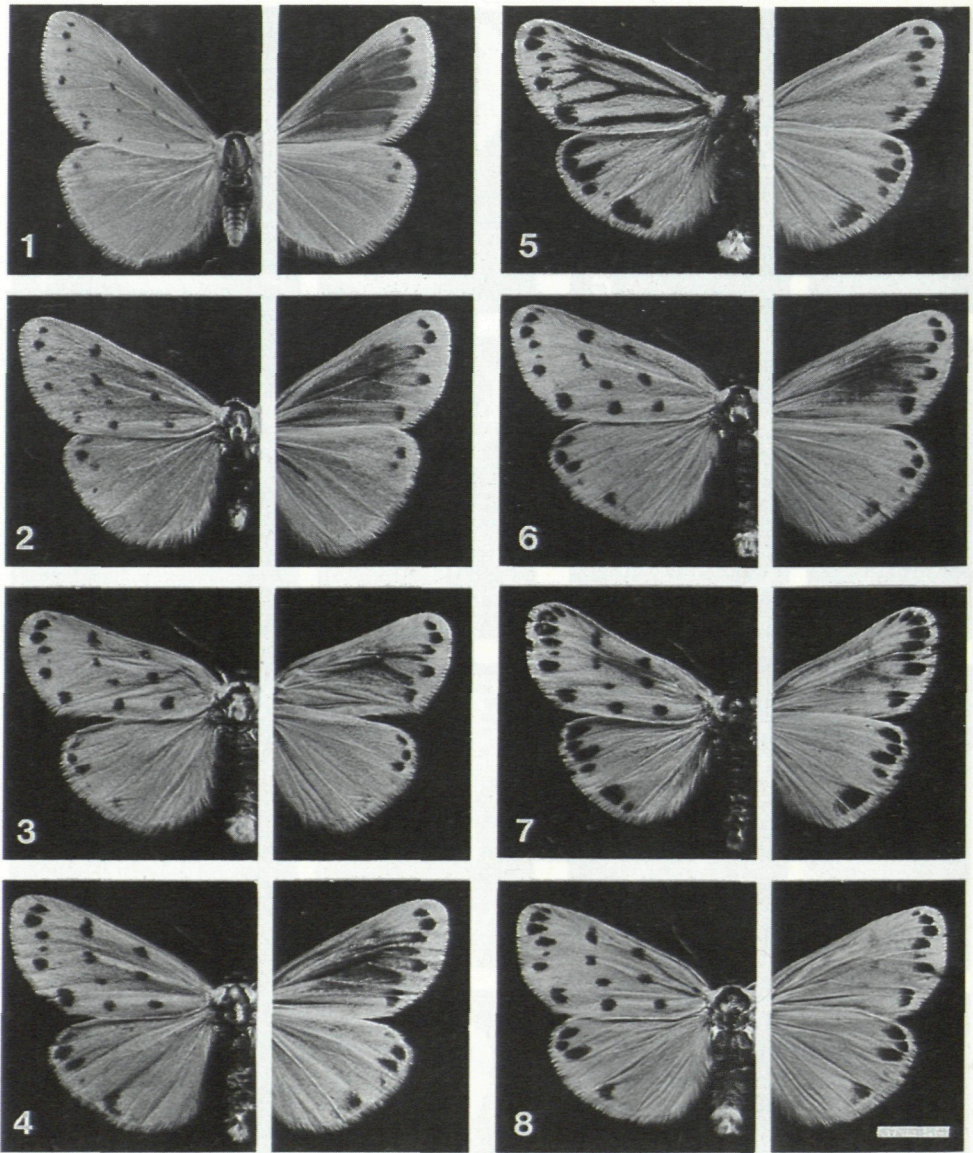


Tafel 1: Fig. 1 u. 5: ♂ u. ♀ von *S. irrorella* LINNAEUS, 1758; Fig. 2 u. 6: ♂ u. ♀ von *S. aurita* ESPER, 1787, gestr. Form; Fig. 3 u. 7: ♂ u. ♀ v. *S. aurita* ESPER, 1787, punkt. Form; Fig. 4 u. 8: ♂ u. ♀ v. *S. roscida* DENIS & SCHIFFERMÜLLER, 1775. Maßstab: 5 mm.

(Alle Fig. von Tafel 1 bis 7, links Oberseite, rechts Flügelunterseite.)



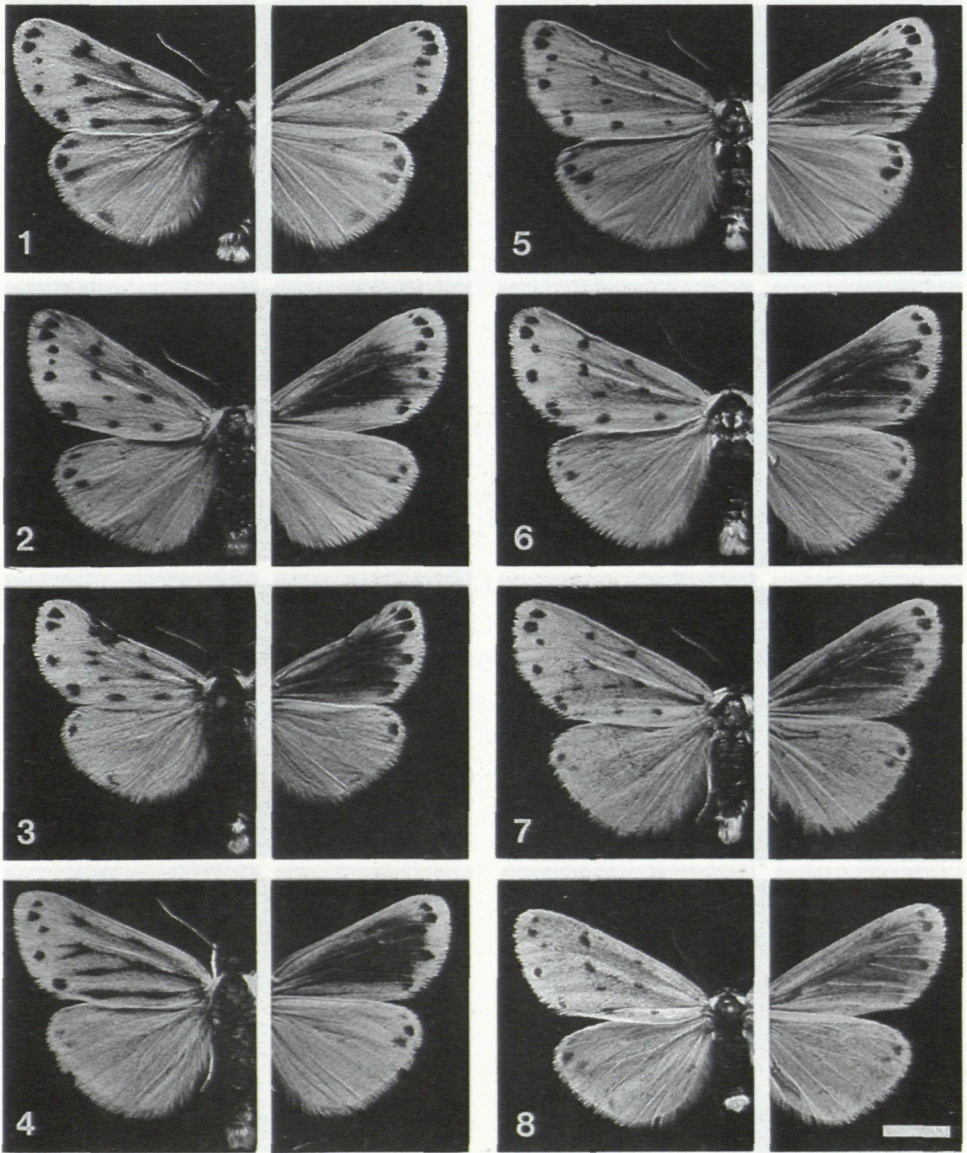
Tafel 2: Fig. 1: *S. irrorella* L.; Fig. 5: *S. aurita* ssp. *ramosa* FABRICIUS, 1793; Fig. 2 u. 6: vermutliche Arthybriden zwischen *irrorella* und *aurita* aus der F1 Generation; Fig. 3, 4, 7 u. 8: vermutliche Rückkreuzungen mit *aurita* ssp. *ramosa*. — Alle Exemplare: Egesengrat 2600 m, Stubaiier Alpen, Tirol.
Maßstab: 5 mm.



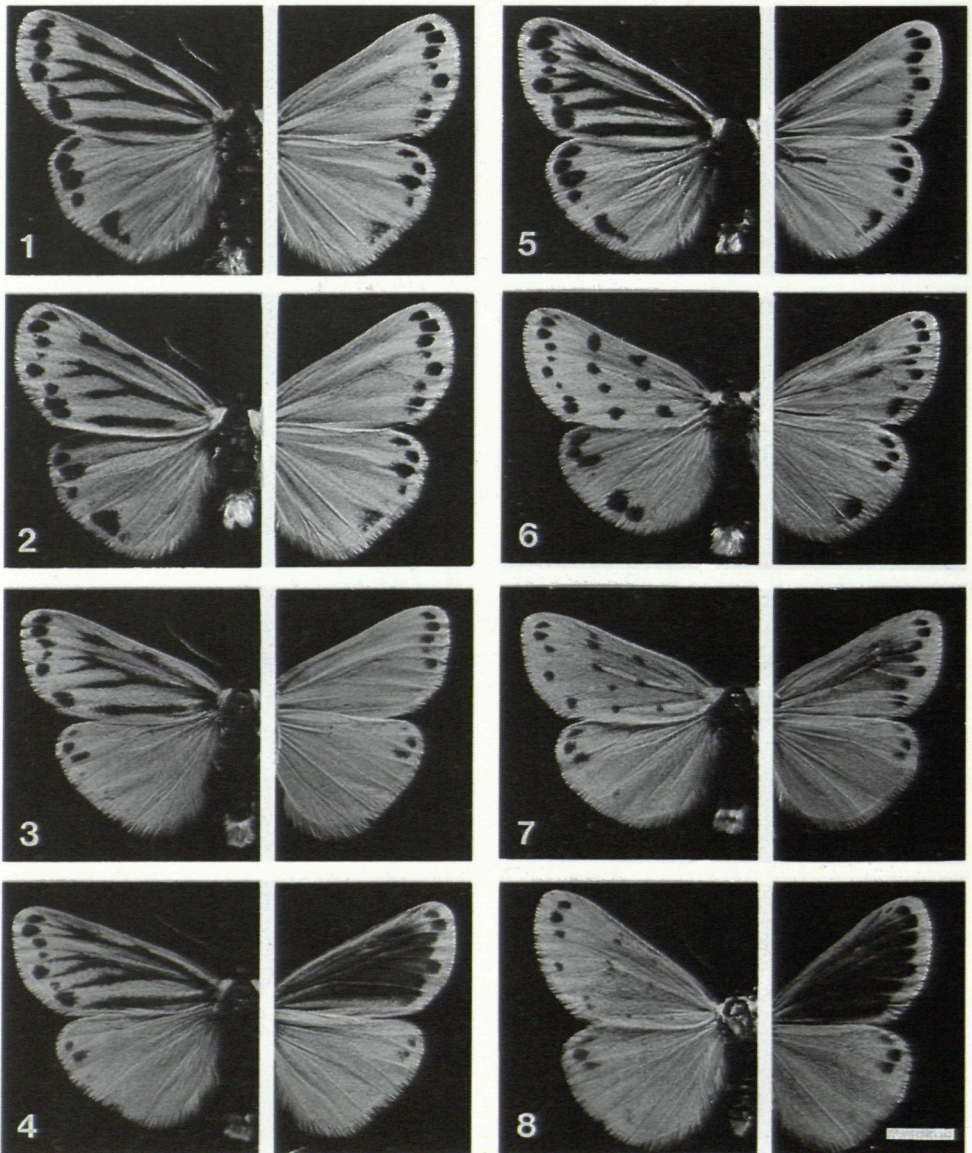
Tafel 3: Fig. 1: *S. irrorella* L.; Fig. 5: *S. aurita* E., aus der gestreiften Population; Fig. 2: vermutlicher primärer Hybrid; Fig. 3, 4, 6 u. 7: vermutliche Rückkreuzungen mit *aurita*; Fig. 8: bereits völlig in die gestreifte *aurita* Population integrierte Form, morpholog. ident. mit gepunkteter Population.

Alle Ex.: Cataeggio, Val Masino (Veltlin) Italien, Ende Juli 1986.

Maßstab: 5 mm.

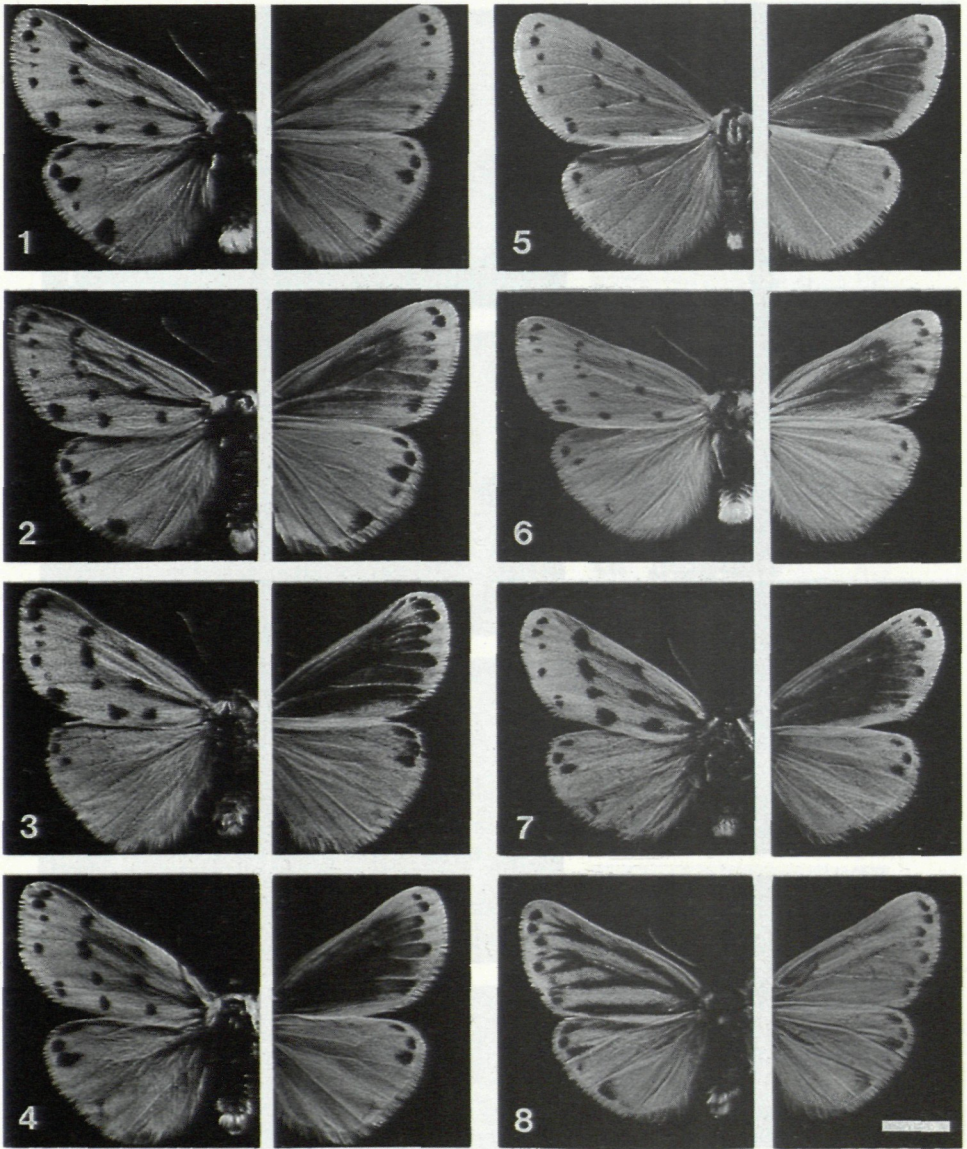


Tafel 4: Fig. 1: *S. aurita* forma *transiens* THOMANN, 1951; Fig. 2 u. 3: vermutliche Hybriden zwischen *irrorella* und *aurita* aus der Population von Fig. 1, Ladis, Oberinntal, Tirol; Fig. 4 bis 8: hybridverdächtige Individuen aus verschiedenen Biotopen im obersten Inntal, wo *irrorella* und *aurita* sympatrisch leben.
Maßstab: 5 mm.

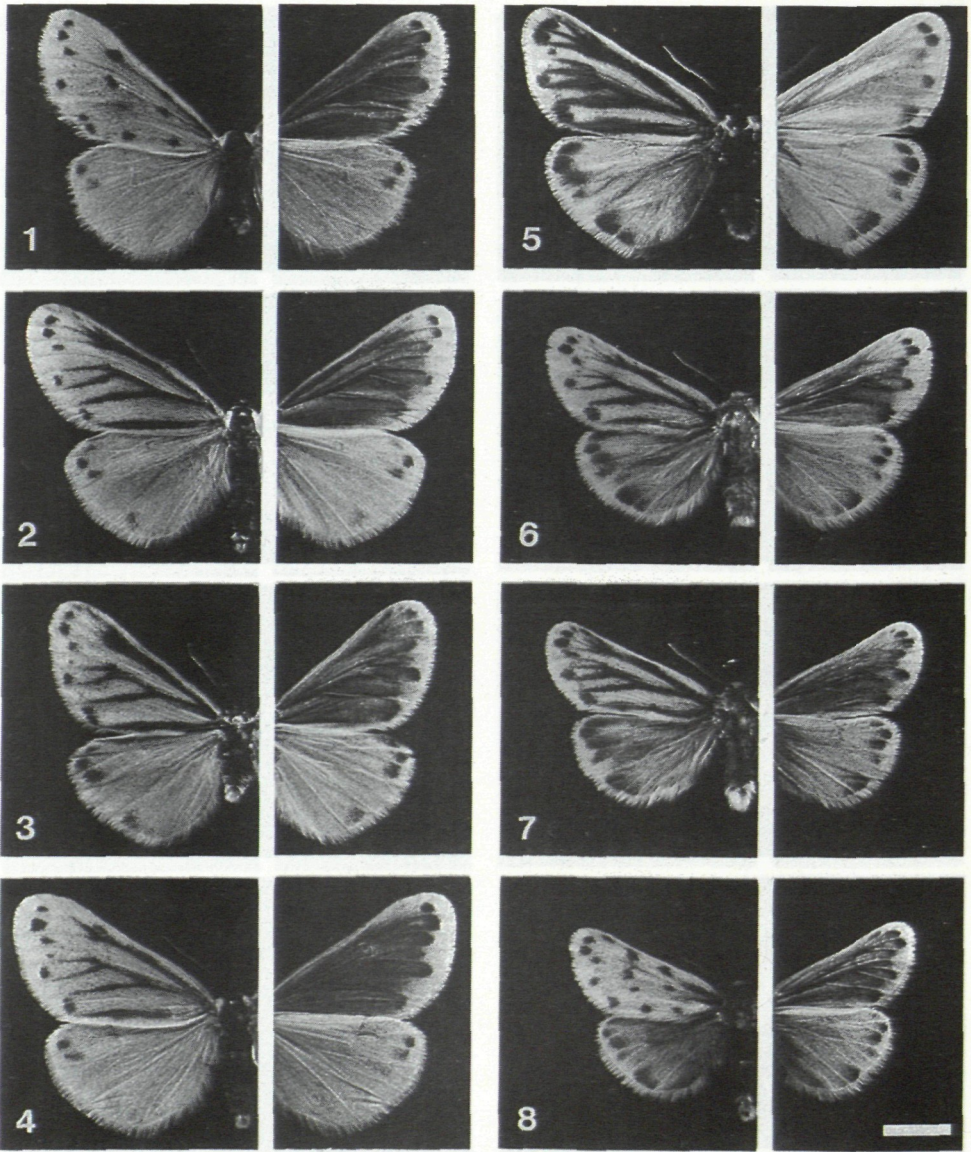


Tafel 5: Fig. 1 u. 2: *S. aurita* ssp. *arctica* TURATI (Val Camonica 700 m); Fig. 5: *S. aurita* ssp. *tecticola* THOMANN (Bergell, Graub.); Fig. 3: *S. aurita* gestreifte Form (Val Camonica 1600 m); Fig. 4: wie Fig. 3 jedoch mit verd. Vdfl.-Unterseite; Fig. 8: *S. irrorella* (Biotop wie Fig. 3 u. 4); Fig. 6: *S. aurita* gepunktete Population (Valle di Corteno 1100 m); Fig. 7: hybridverdächtiges Exemplar aus dem Biotop von Fig. 6.

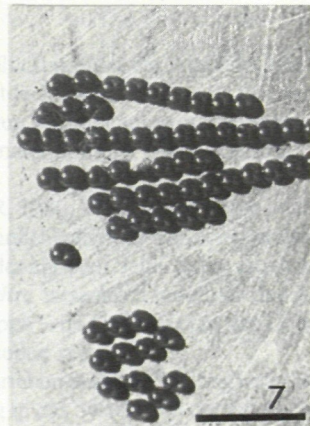
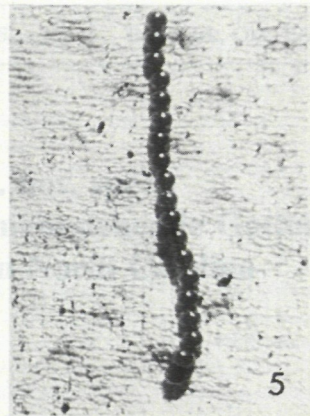
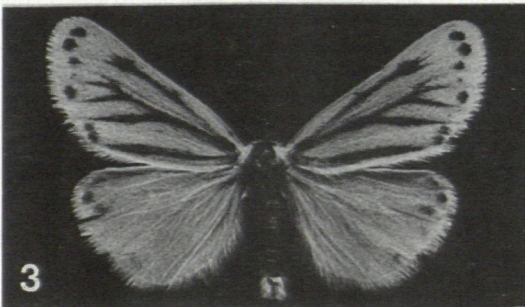
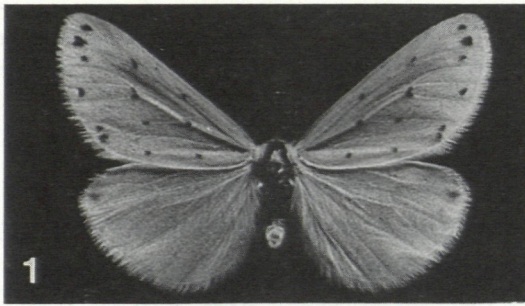
Maßstab: 5 mm.



Tafel 6: Fig. 1 bis 4: *S. aurita* ssp. *teriolensis* BURMANN mit unterschiedlicher Vdfl.-Unterseite (Vennatal, Tirol); Fig. 5: *S. irrorella* (Vennatal); Fig. 6: primärer Hybrid, *irrorella* ♂ x *aurita* ♀ (beide Vennatal); Fig. 7: wie Fig. 1-4 jedoch mit angedeuteter Streifung; Fig. 8: *S. aurita* ssp. *ramosa* aus der vermutlichen Stammpopulation von ssp. *teriolensis*.
Maßstab: 5 mm.



Tafel 7: Fig. 1 bis 4: *S. irrorella* aus der von Introgression betroffenen Population des Rotmoostales (Öztaler A.); Fig. 5: *S. aurita* ssp. *ramosa* aus dem Rotmoostal; Fig. 6 u. 7: vermutliche Arthybriden zwischen *S. aurita* ssp. *ramosa* u. *S. roscida* ssp. *melanomos* (Rotmoostal); Fig. 8: *S. roscida* ssp. *melanomos* NICKERL. Maßstab: 5 mm.



Tafel 8: Fig. 1 bis 4: Entwicklungsreihe von *S. irrorella* zu *S. aurita*; Fig. 5: Eiablage von *S. irrorella*; Fig. 6: Eiablage von *S. aurita*; Fig. 7: Eiablage von *S. aurita* aus einer Kontaktzone zu *S. irrorella*.
Maßstab: Fig. 1 bis 4: 5 mm; Fig. 5 bis 7: 1,5 mm.