

Genetischer Wandel in Insektenpopulationen,
untersucht am Beispiel melanistischer Formen
von *Biston betularia* (L.), *B. strataria* HUFN.
(Lepidoptera) und *Adalia bipunctata* L. (Co-
leoptera) in der DDR

D I S S E R T A T I O N

zur Erlangung des akademischen Grades

doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)

vorgelegt der

Biowissenschaftlichen Fakultät des Wissenschaftlichen

Rates der Humboldt-Universität zu Berlin

von

Dipl.-Biol. Ralf S c h u m m e r

geb. am 5. Februar 1944 in Brandenburg

Dekan: Prof. Dr. med. vet. Rosemarie Rohde

Gutachter: 1. Prof. Dr. sc. nat. K. Senglaub

2. Doz. Dr. rer. nat. habil. H.-J. Mannemann

3. Dr. phil. E. Urbahn

Tag der Verteidigung:

Gliederung

1.	Einleitung	S.	1
2.	Zum Begriff des Melanismus	S.	5
2.1.	Die Formen des Melanismus	S.	5
2.2.	Der Industriemelanismus	S.	6
3.	Historischer Abriss der Arbeiten über den Industriemelanismus	S.	6
4.	Reaktionen von Flechten auf Umwelt- verhältnisse	S.	25
4.1.	Physiologische Grundlagen	S.	25
5.	Zur Umweltsituation in der DDR	S.	31
6.	<i>Biston betularia</i> (L.)	S.	38
6.1.	Zur Systematik und Verbreitung	S.	38
6.2.	Zur Biologie und Ökologie	S.	40
6.3.	Zum Erstauftreten melanistischer Birkenspanner im Untersuchungsgebiet	S.	47
6.3.1.	Zum Vorkommen von <i>B. betularia</i> f. <i>carbonaria</i>	S.	47
6.3.2.	Zum Vorkommen von <i>B. betularia</i> f. <i>insularia</i>	S.	50
6.4.	Zum aktuellen Vorkommen melanisti- scher Birkenspanner im kontinentalen Europa	S.	52
6.4.1.	Vorkommen außerhalb der DDR	S.	52
6.4.2.	Vorkommen in der DDR	S.	55
7.	<i>Biston strataria</i> HUFN.	S.	64
8.	<i>Adalia bipunctata</i> L.	S.	67

9.	Diskussion	S. 80
10.	Zusammenfassung	S. 98
11.	Literatur	S. 100

1. Einleitung

Seit etwa 125 Jahren wird dem Auftreten melanistischer Schmetterlingsformen besondere Aufmerksamkeit geschenkt. In der ersten Zeit standen der Fang bzw. die Zucht des abnorm gefärbten Falters und die Einordnung in die Sammlung im Vordergrund. Die Sammlung erhielt durch zahlreiche abnorm gefärbte Tiere, die als Varietäten (var.) oder Aberrationen (ab.) bezeichnet wurden, einen größeren "Wert".

Bereits um 1900 war bekannt, daß bei einigen Schmetterlingsarten durch Umweltveränderungen - z. B. durch erhöhte relative Luftfeuchtigkeit während des Puppenstadiums - die Zucht von Aberrationen möglich ist. In verstärktem Maße wurde auch bei anderen Falterarten, für die noch keine Farbabweichungen bekannt waren, versucht, durch Temperatur- und Feuchtigkeitsveränderungen während der Entwicklungsstadien solche Aberrationen zu erhalten.

Vereinzelt setzte aber auch eine wissenschaftliche Erforschung der Ursachen für die Entstehung solcher Aberrationen ein. Wohl herrschte noch die Ansicht vor, daß die Tiere (und Pflanzen) einmalig in einer Form erschaffen worden sind und nunmehr unveränderbar in dieser Form weiterexistieren, aber es wurde bereits auch versucht, für den von DARWIN 1859 formulierten Prozeß der natürlichen Auslese Beispiele zu finden, an denen die Wirkung der Selektionsfaktoren ersichtlich werden sollte. Als Untersuchungsobjekte dienten vor allem Vertreter polymorpher Arten, die sich in auffallenden phänotypischen Merkmalen unterscheiden, da bei diesen eine Häufigkeitsverschiebung eines bestimmten Merkmals innerhalb einer Population relativ leicht erkannt werden kann. Somit wurden in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts nicht nur für Lepidopteren-Arten, bei denen Melanisten auftraten, sondern auch für andere polymorphe Tierarten Untersuchungen für die unterschiedlichen

Anteile der Morphen veröffentlicht.

Ab 1955 hat KETTLEWELL in zahlreichen Arbeiten über seine Untersuchungen zum Melanismus bei Lepidopteren berichtet und dabei speziell für den Birkenspanner *Biston betularia* (L.), aber auch für andere Arten, den Begriff des Industriemelanismus, der um 1900 eingeführt und u. a. von HEYDEMANN und HASEBROEK verwendet wurde, benutzt.

Die von KETTLEWELL formulierte selektive Bedeutung optisch orientierter Predatoren für die Häufigkeiten typisch bzw. melanistisch gefärbter Tiere innerhalb einer Population wird allgemein als Modell für einen Einblick in einen ablaufenden evolutiven Prozeß angesehen. Aber bald zeigte sich, daß nicht in allen Gebieten die prozentualen Häufigkeiten der Formen allein über den Selektionsfaktor "Optische Auslese durch Vögel" erklärbar sind. Andererseits waren alle bisherigen Untersuchungen nur in Großbritannien durchgeführt worden und aus dem größeren Teil des Verbreitungsgebietes von *Biston betularia* liegen keine ausreichenden Untersuchungen vor. KETTLEWELL (1965 a) konnte für seine zusammenfassende Arbeit über die Verhältnisse in Großbritannien Meldungen von 80 britischen Entomologen, die für einen Zeitraum von 12 Jahren Daten von über 37 000 Birkenspannern gesammelt hatten, auswerten. Auch nur annähernd vergleichbare Zahlen aus anderen geographischen Räumen liegen bisher nicht vor.

Über das Auftreten von *Biston betularia* f. *carbonaria*, als der extrem melanistischen Form des Birkenspanners, im kontinentalen Europa ist auf Anregung von E. URBAHN durch ULE (1925 a, b) eine zusammenfassende Darstellung erfolgt. Arbeiten, in denen die prozentualen Häufigkeiten der Formen im kontinentalen Europa über einen größeren Zeitraum untersucht wurden, sind bisher nicht erschienen. Mehrfach wurden Vergleiche zwischen zwei Fundorten durchgeführt, die aber für eine allgemeine Einschätzung der Situation nicht ausreichen. Auch in regionalen faunistischen Arbeiten liegen

Daten vor, die nur zum Teil eine komplexe Beurteilung ermöglichen, da oft nur die Prozentzahl und nicht auch die absolute Zahl der Falter angegeben wird oder die Anzahl der gefangenen Tiere ist sehr gering.

Im folgenden wird versucht, durch eine Zusammenstellung der Erstnachweise und der prozentualen Häufigkeiten der Formen von *Biston betularia* eine Übersicht für das Gebiet der DDR zu geben. Bei der Zusammenstellung der Erstnachweise für das Auftreten von *B. betularia* f. *carbonaria* wurden neben den Veröffentlichungen auch die in der DDR vorhandenen Lepidopteren-Sammlungen weitgehend berücksichtigt. Im allgemeinen kann davon ausgegangen werden, daß die Meldungen über Funde von f. *carbonaria* in den verschiedenen Gebieten wirklich Erstnachweise darstellen, da fast alle Gebiete, aus denen überhaupt Angaben vorliegen, lepidopterologisch gut durchforscht waren. Anhand der vorhandenen Sammlungen kann allerdings keine Aussage über die Häufigkeiten der Formen gemacht werden, da keine gleichmäßige Aufsammlung aller Formen erfolgte, sondern die jeweils seltene Form bevorzugt gesammelt wurde.

Als Vergleich zu *Biston betularia* wird das Auftreten der melanistischen Formen von *Biston strataria* HUFN. und *Adalia bipunctata* L. (Coleoptera, Coccinellidae) diskutiert. Weiterhin wird auf die verschiedenen bisherigen Erklärungsversuche für die Ursachen der Häufigkeiten der Formen in den Populationen und Häufigkeitsverschiebungen in einzelnen Populationen eingegangen. Die unterschiedliche Besiedlung und Industrialisierung des Untersuchungsgebietes (DDR einschließlich Westberlin) erscheint besonders geeignet, den Einfluß der Umwelt auf das historische und aktuelle Vorkommen einiger Melanisten zu prüfen.

Die Anregung zu dieser Arbeit verdanke ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. sc. nat. K. SENGLAUB. Die eigenen Untersuchungen und Literaturarbeiten konnten im wesentlichen während eines Forschungsstudiums am Museum

für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin in den Jahren 1971 - 1974 durchgeführt werden. Herrn Doz. Dr. rer. nat. habil. H.-J. HANNEMANN danke ich ebenfalls für seine ständige Unterstützung und Förderung dieser Arbeit. Einen besonderen Anteil an dieser Arbeit haben etwa 40 Freizeit-Entomologen der DDR, die ihre Erfahrungen und Fangergebnisse uneigennützig zur Verfügung stellten. Allen im Text und in den Tabellen genannten Entomologen gilt mein besonderer Dank für ihre Hilfe. Durch Diskussionen, Ratschläge und Literatur haben neben zahlreichen Mitarbeitern des Museums für Naturkunde Berlin die Herren Dr. E. R. CREED (Cardiff, England), Dr. R. DOLL (Neustrelitz), StR W. HEINICKE (Gera), Dr. H. B. D. KETTLEWELL (Oxford, England), Dr. D. R. LEES (Cardiff, England), Prof. Dr. T. SARGENT (Amherst, USA), Prof. Dr. N. V. TIMOFEEF-RESSOVSKY (Obninsk, UdSSR) sowie Dr. E. und Frau H. URBACH (Zehdenick) zu einem Abschluß der Arbeit beigetragen.

2. Zum Begriff des Melanismus

2.1. Die Formen des Melanismus

Als Melanismus wird das Auftreten von dunklen bis zu extrem schwarzen Exemplaren bei im allgemeinen hellgefärbten Tierarten bezeichnet. Das Vorkommen solcher dunklen Vertreter ist für zahlreiche Tierarten beschrieben worden. REINIG (1937) hat in seiner ausführlichen Studie drei Formen des Melanismus unterschieden:

- Melanismus s. str.: Die allgemeine Verdunklung der Grundfarbe erfolgt über verschiedene Graustufen bis zu absolutem Schwarz.
- Nigrismus: Vorhandene Zeichnungselemente werden vergrößert.
- Abundismus: Neubildung von schwarzen Zeichnungselementen.

Diese hier unterschiedenen drei Formen der Verdunklung treten in zahlreichen Fällen gemeinsam auf, z. B. werden bei der Coccinellide *Adalia bipunctata* zuerst die schwarzen Punkte auf den roten Elytren vergrößert, dann erfolgt die Neubildung weiterer Punkte und schließlich ein Zusammenfließen der Zeichnungselemente.

Vielfach werden (nach der Art des Vorkommens der Melanisten) folgende Kategorien unterschieden: Insel-, Gebirgs-, Küsten-, Moor- und Industriemelanismus. KETTLEWELL (1961) benutzt folgende Einteilung: Industrie-, Relikt- oder geographischer sowie semiletaler Melanismus. Semiletaler Melanismus soll vor allem bei Arten ausgebildet sein, die eine Warnfärbung besitzen (z. B. Arctiidae, Zygaenidae) und nicht durch ihre Schutzfärbung einen Selektionsvorteil haben. Semiletaler Melanismus wird rezessiv vererbt und die Individuen sollen eine geringere Lebensfähigkeit besitzen.

2.2. Der Industriemelanismus

Als industriemelanismische Formen werden die Vertreter derjenigen Tierarten bezeichnet, von denen melanistische Exemplare seit der Entstehung von Industriegebieten in diesen bzw. in ihrer unmittelbaren Umgebung gefunden werden. Nach KETTLEWELL (1961) zeichnen sich alle diese Formen durch eine enorme Zunahme in den Populationen sowie durch eine auffällende Ausbreitungstendenz und eine erhöhte Vitalität aus. Bei der Mehrzahl der Arten fehlen intermediäre Formen. Bis auf wenige Ausnahmen erfolgt eine dominante Vererbung des Industriemelanismus. Industriemelanismus kommt nur bei solchen Arten vor, die durch ihre Schutztracht einen Lebensvorteil haben können. Bei Lepidopteren müssen es also nachtaktive polymorphe Arten sein, die am Tage an Baumstämmen u. ä. ruhen und die einzelnen Morphen auf Grund ihrer verschiedenen Helligkeitsübereinstimmung mit dem Untergrund von den sich optisch orientierenden Feinden unterschiedlich wahrgenommen werden.

3. Historischer Abriss der Arbeiten über den Industriemelanismus

Mehrfach wurde der Versuch unternommen, die Entstehung von melanistischen Tieren dadurch zu erklären, daß die von den Entwicklungsstadien aufgenommenen "Verunreinigungen" den Pigmentierungsverlauf des Falters beeinflussen und in der folgenden Zeit dieser Melanismus vererbbar wird. Im wesentlichen wurden zwei Einwirkungsmöglichkeiten der Verunreinigungen angenommen:

- Die Aufnahme von industriellen Abprodukten erfolgt mit der Nahrung der Raupe,
- Die Einwirkung der Verunreinigungen findet während des Puppenstadiums statt.

Beide Erklärungsversuche wurden im gleichen Zeitraum

(etwa 1910 - 1935) vertreten. Bei der Beurteilung dieser Entwicklung muß beachtet werden, daß der Lamarckismus in dieser Zeit keineswegs allgemein abgelehnt wurde. Die Ergebnisse der experimentellen genetischen Forschung, die Anfang des 20. Jahrhunderts zur Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln führten, trugen zuerst nicht zu einer weiteren Anerkennung der Lehren von DARWIN bei. Vielmehr vertraten die Anhänger des "Mendelismus" und des "Darwinismus" bis etwa 1930 gegnerische Positionen (SENGLAUB im Druck).

Die Versuche zur Erklärung des Melanismus blieben vielfach nicht unwidersprochen und somit hat sich zu diesem Fragenkomplex eine größere Anzahl von Arbeit ergeben. Im folgenden werden die wesentlichen Erklärungsversuche in historischer Reihenfolge aufgeführt.

Bei Zuchten von *Biston betularia* hat PREST (1877) nach mehreren Generationen auch f. carbonaria-Tiere erhalten. Allerdings liegen keine Angaben über die Elterntiere vor. PREST war der Ansicht, daß das Auftreten der Melanisten durch das verabreichte halbverwelkte bzw. gar vertrocknete Futter bedingt war.

Nach FISCHER (1895) ist die Ausfärbung der Falter durch die Einwirkung extrem hoher Temperaturen während des Puppenstadiums unterbrochen und führt zur Ausbildung dunkel gefärbter Falter.

STANDFUG (1896) nahm eine sprunghafte Änderung in der Erbsubstanz als Grundlage der auffälligsten Melanisten an. Den melanistischen Exemplaren schrieb er ein "Übermaß an Kraft und Lebensenergie" zu und war der Ansicht, daß sie bei bestimmten Umweltverhältnissen einen besseren Schutz haben. Bereits TUTT (1890) hatte eine bessere Schutzfärbung der Melanisten in bestimmten Gebieten für möglich gehalten.

Die von de la HARPE (1848) geäußerte Ansicht, daß geschwärzte Schmetterlinge mehr Wärmestrahlung als helle

Falter aufnehmen, ist von SCHROEDER (1903) experimentell bestätigt worden. Bei seinen Versuchen benutzte SCHROEDER u. a. Bienen *betularia f. carbonaria* Tiere. Die bessere Ausnutzung der Wärmestrahlung erfolgt nach SCHROEDER nicht nur durch die schwarzen Falter sondern hat bereits auch bei dunkel gefärbten Entwicklungsstadien eine Bedeutung.

In zahlreichen Versuchen unter Sauerstoffentzug bei Puppen der Tagfaltergattung *Vanessa* kam v. LINDEN (1904) zu der Ansicht, daß jede Hemmung der Atmungsstätigkeit der Puppen zu einer Vermehrung schwarz pigmentierter Schuppen beim Falter führt. Diese Untersuchungen sind mit denen von FISCHER (1895) vergleichbar, der die Ausbildung vermehrter dunkler Schuppen ebenfalls als Ergebnis einer Hemmung des normalen Pigmentierungsverlaufes - hervorgerufen durch hohe Temperaturen - ansah.

CORNELSON (1909) ging davon aus, daß in den Nahrungspflanzen industrielle Abprodukte angereichert werden und nach der Aufnahme durch die Raupe den Pigmentierungsverlauf des Falters bestimmen. Als "Beweis" für seine Ansicht nannte er *Zygaena trifolii* ESP.. Raupen dieser Art, die mit Futterpflanzen vom Rande eines Zechenabwasser führenden Baches gezüchtet wurden, ergaben melanistische f. *obscura* TUTT.

Da bei den besonders zu Melanismus neigenden Lepidopteren-Arten die Puppenruhe im Boden erfolgt, sind nach GRABE (1926) flüssige und nicht gasförmige Stoffe als Ursache für den Melanismus anzusehen.

Durch HARRISON und Mitarbeiter wurde in mehreren Arbeiten geäußert, daß die mit Metallsalzen angereicherte Nahrung (sowohl als Inhaltsstoffe wie auch als Belag) einen Melanismus hervorrufen (HARRISON u. GARRETT 1926, HARRISON 1927). Die Experimente wurden mit Raupen des Spanners *Selenia bilunaria* ESP. durchgeführt. Als Nahrung dienten Weißdornzweige in Lösungen von Mangansulfat und Bleinitrat. Dabei wurde das Auftreten einiger melanistischer Falter bemerkt. Es wurde ein rezessiv auftretender Melanis-

mus (gegenüber dominant bei den meisten Freilandfunden der sogenannten industriemelanistischen Formen) festgestellt.

HEYDEMANN (1927) wies darauf hin, daß für die Zunahme der Melanisten wahrscheinlich auch das Vorkommen in einem eng begrenzten, zusammenhängenden Fluggebiet (aber isoliert von anderen solchen Gebieten) und eine allgemein größere Widerstandskraft der verschwärzten Formen von Bedeutung sind. Gleichzeitig äußerte HEYDEMANN Zweifel an der Genauigkeit der Versuche von HARRISON und GARRETT, da die Herkunft bzw. die Erbanlagen der Versuchstiere nicht genau geprüft waren.

HEYDEMANN betrachtete die von HASEBROEK, GRABE, HARRISON und GARRETT gemachten Äußerungen als Möglichkeit, einige der vereinzelt vorkommenden individuellen Modifikationen zu erklären, die Ursache der Entstehung dunkler Tiere, deren Melanismus vererbbar ist, waren nach seiner Ansicht dadurch noch nicht geklärt. Auch hielt er es nicht für möglich, daß *B. betularia f. carbonaria* von England auf das kontinentale Europa verschleppt wurde und sich dann über Mitteleuropa ausbreitete. Er ging von einer Entstehung der melanistischen Formen an verschiedenen Orten (polytop) aus. HEYDEMANN glaubte weniger an den Selektionswert einer äußerlichen Schutzfärbung als an die "höhere Widerstandskraft", die mit dem Merkmal "dunkel" gekoppelt sein könnte.

In einer listenmäßigen Zusammenstellung der melanistischen Formen führt HEYDEMANN 275 Formen an, die in Gebirgs- und Küstengegenden vorkommen; 78 weitere werden allgemein als Industriemelanisten bezeichnet. Von diesen 78 Formen kommen nach HEYDEMANN 58 auch in Gebirgs- und Küstengegenden vor, so daß nicht Rauch bzw. Abgase und deren Auswirkungen als Ursache dieser Melanisten angesehen werden können. Nach diesen Darlegungen bleiben also nur 20 Formen, die bis zu dem Zeitpunkt der Zusammenstellung von HEYDEMANN ausschließlich in industriellen Gebieten gefunden wurden.

Die weitaus überwiegende Anzahl der aufgeführten Formen wurde um 1900 beschrieben. Diese Feststellung ist wichtig, da keineswegs die "Gebirgs- und Küstenmelanisten" alle zeitlich deutlich vor den "Industriemelanisten" beschrieben wurden, wie dies HASEBROEK (1927) betonte. Die späte Entdeckung zahlreicher melanistischer Formen in nicht industriellen Gebieten ist u. a. durch andere Sammlungsmethoden und Exkursionsgebiete bedingt.

HEYDEMANNs Verdienst besteht vor allem in der Tatsache, daß er eindringlich vor einem allzu schnellen Gebrauch des Begriffs "Industriemelanismus" bei jeder auftretenden verdunkelten Schmetterlingsform warnte. Auch außerhalb der industrialisierten Gebiete sind regelmäßig Funde (auch Erstfunde) von melanistischen Tieren zu verzeichnen gewesen.

Ausgehend von den Beobachtungen der Zunahme der Schorf-
fleckenkrankheit, von *Monilia* und des Apfelblattsaugers (*Psylla mali*) in NW-Deutschland, Schleswig-Holstein, Niederelbegebiet und der Ostseeküste seit 1900 schloß HEYDEMANN auf eine Zunahme der Feuchtigkeit, der Tage mit Niederschlägen und einer geringeren Sonnenscheindauer von Mai bis Oktober. Im Zusammenhang mit den erhöhten Niederschlägen wies HEYDEMANN auf eine niedrigere Durchschnittstemperatur von Boden und Luft hin (besonders deutlich in niederschlagreichen Sommermonaten). Wenn durch schwarze Tiere die Wärmestrahlung besser ausgenutzt wird als durch helle Tiere, hätten in niederschlagreichen, kühleren Jahren die Melanisten einen entsprechenden Vorteil.

Über seine im Hamburger Raum etwa 30 Jahre lang durchgeführte Beobachtungen und Untersuchungen zum Melanismus bei Lepidopteren hat HASEBROEK (1934) zusammenfassend berichtet. Er ging davon aus, daß der Faltermelanismus durch das Einatmen bestimmter atmosphärischer Großstadt- bzw. Industrieabgase (bzw. in freier Landschaft Fäulnisstoffe) während des Puppenstadiums bedingt ist. Durch diese Ein-

wirkungen sollte ein Einfluß auf den Pigmentierungsverlauf erfolgen und die Verdunklung vererbbar sein. HASEBROEK benutzte vielfach den Begriff "neuzeitlicher Industrie- und Großstadtmelanismus" und definierte ihn wie folgt: Wenn in der "Neuzeit" an einem bestimmten Ort eine melanistische Form auftritt, die dort bisher nicht nachgewiesen wurde und auch einer bereits existierenden melanistischen Form von einem anderen Ort gleichen kann, muß die neu entstandene melanistische Form auf veränderte Umwelteinflüsse an ihrem neuen Entstehungsort zurückgeführt werden. Mit dieser Argumentation trat er vor allem HEYDEMANN entgegen, der den Industrie- oder Großstadtmelanismus bei höchstens 20 Falterformen anerkannte, da bei den anderen 58 Falterformen bereits vorher aus Gebirgs- oder Klüftenregionen Melanisten bekannt waren.

Nach HASEBROEK waren in Deutschland die vorherrschenden westlichen Winde mit den Abprodukten der Industrie für eine Ausdehnung der Melanisten aus den westlichen Industriegebieten in Richtung Osten verantwortlich. In Text und Karte wies er auf die Bedeutung von Harz, Thüringer Wald und Erzgebirge als Leitlinien für die atmosphärischen Luftströmungen und damit der Verunreinigungen hin und betrachtete die zahlreichen und frühzeitigen Nachweise von Melanisten in den thüringisch-sächsischen Gebieten als Folge dieser Verdriftungen von Abprodukten (s. Abb. 1). HASEBROEK hielt auch eine Summierung der Abprodukte aus heranwehenden Winden und lokalen Verschmutzungen für möglich. Einen Beweis seiner Ansicht der Leitlinienwirkung von Gebirgen sah er in den von ULE (1925 a) dargestellten Erstnachweisen von *B. betularia* f. *carbonaria* nördlich des Erzgebirges (s. Abb. 2).

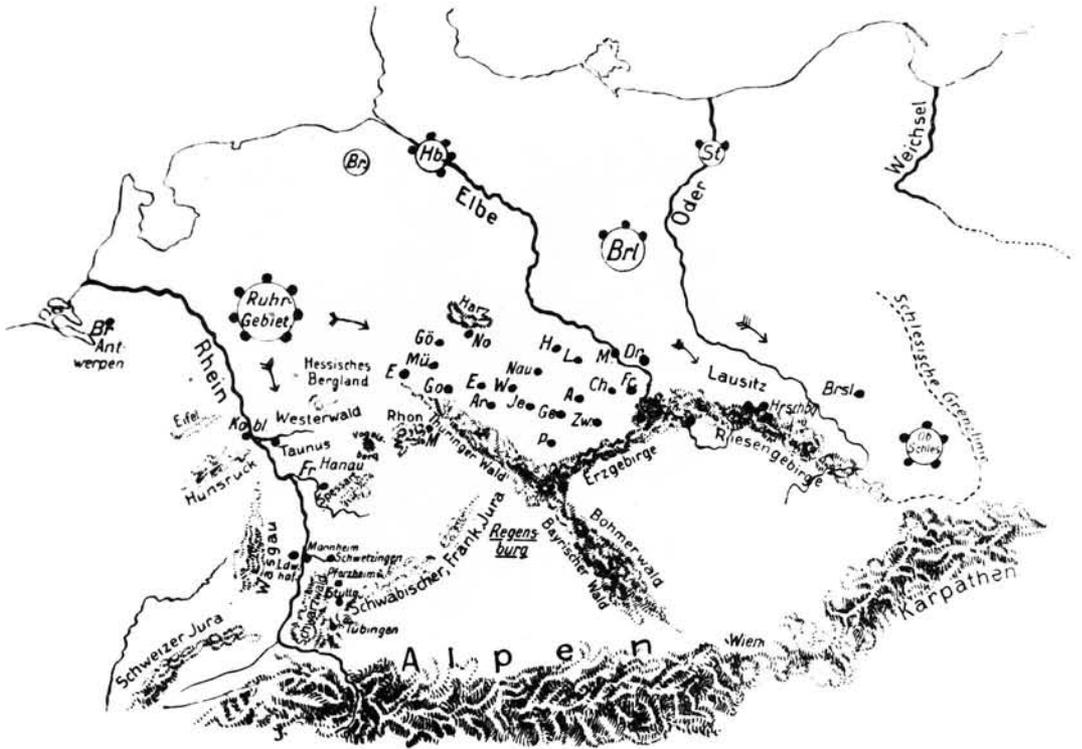


Abb. 1 Orte mit gehäuften Auftreten melanistischer Schmetterlinge.

Vorherrschende Windrichtung
(aus HASEBROCK 1934)

In einer ausführlichen Diskussion zum Vorkommen von *B. betularia f. carbonaria* anhand der Karte von ULE sprach HASEBROEK von zwei "Zugstraßen", die vom Ruhrgebiet ausgehen. Auf die Stauwirkung der Gebirge an der nördlichen Zugstraße (Harz, Thüringer Wald, Erzgebirge) wurde bereits eingegangen. HASEBROEK nahm eine solche Leitlinienwirkung auch für die südöstliche Richtung vom Ruhrgebiet aus an (z.B. Westhang des Odenwaldes). Auf eine Diskussion der Vorkommen in diesem Gebiet wird hier verzichtet, da diese im Rahmen einer Staatsexamensarbeit behandelt werden (JUNCK in litt.).

BERGMANN (1930) hat insgesamt 163 Arten sogenannter Großschmetterlinge aufgeführt, von denen melanistische Formen aus Thüringen bekannt waren. In Auswertung seiner Zusammenstellung kommt er zu dem Schluß, daß von weitaus mehr Macrolepidopteren-Arten in der Natur melanistische Vertreter gefangen, als durch experimentelle Manipulationen (Temperatur, relative Luftfeuchtigkeit) bei der Zucht erhalten wurden. Dies ist vor allem auch deshalb bemerkenswert, da seinerzeit die Zucht von Faltern in weitaus stärkerem Maße betrieben wurde, als es heute der Fall ist. Nach BERGMANN wurden deutlich mehr Melanisten an feuchten als an trockenen Fangplätzen erbeutet und er schlußfolgert dann: "Damit scheint sichergestellt, daß die Feuchtigkeit für das Auftreten melanistischer Formen von ausschlaggebender Bedeutung ist".

In einer umfangreichen Arbeit hat REINIG (1937) entsprechend dem geographischen bzw. ökologischen Vorkommen melanistischer Vertreter einer Tierart von Insel-, Hochgebirgs-, Meer- und Großstadt bzw. Industriemelanismus gesprochen. Bei der Diskussion dieser Komplexe kam er zu dem Schluß, daß es keinen spezifischen Insel- oder Großstadtmelanismus gibt. Wohl kann es an der einen oder anderen Stelle zu einer Häufung kommen, aber keine der Formen unterscheidet

sich von anderen Formen. In einigen Gebieten ist ein zeitliches Zusammentreffen zwischen der verstärkten Entwicklung der Industrie und Städte und dem Auftreten bzw. der Zunahme der Melanisten erkennbar und u. U. kann in einzelnen Fällen eine bessere Anpassung an einen entsprechenden Untergrund vorhanden sein, aber als generelle Erklärungsmöglichkeit wurde von REINIG ein spezifischer Industriemelanismus abgelehnt. Auf Grund der erfolgten genetischen Forschungen ging REINIG davon aus, daß über die beiden biologischen Prozesse Mutation und Selektion das Auftreten des Melanismus erklärbar ist und die Mutation unabhängig von äußeren Einflüssen auftritt.

Von REINIG wurde der Begriff des "Arealgrenzenmelanismus" geprägt. Alle Gebiete, in denen Melanisten vorkommen, sollen an Rande der kontinuierlich besiedelten Biotope liegen, d. h. Melanister kommen (wenigstens gehäuft) dort vor, wo die Art nicht mehr ihre optimalen Entwicklungsmöglichkeiten findet. Bei der Herausbildung der Häufung der Formen sind dann die Isolation dieser Population und die Populationsgröße von entscheidender Bedeutung.

Aus den Ausführungen von REINIG geht nicht eindeutig hervor, welchen weiteren Selektionsfaktoren er für die Erhaltung und Häufung der melanistischen Formen eine Bedeutung zusprach. Er hat die Möglichkeit eines Vorteils auf Grund einer Anpassung an den Untergrund nicht vollständig abgelehnt. Es hat aber vielmehr den Anschein, insbesondere bei der ständigen Betonung der gleichartigen Wirkungen in den verschiedenen Biotopen, daß er von einem "allgemeinen Lebensvorteil" der melanistischen Vertreter ausging.

In den Arbeiten von PREST (1877), FISCHER (1895), CORNELSON (1909), GRANE (1926), HARRISON u. GARRETT (1926), HARRISON (1927) und HASEBROEK (Zusammenfassung 1934) wurde stets von einem Einfluß äußerer Bedingungen auf den Organismus ausgegangen und die Vererbungsmöglichkeit dieser erworbenen Eigenschaft vorausgesetzt. Vor allem in der Arbeit von REINIG (1937) wurde die Vererbung erworbener Ei-

genschaften abgelehnt, wie allgemein zu dieser Zeit der Lamarckismus nicht mehr generell anerkannt wurde. Neben diesen allgemeinen, sich aus den Ergebnissen der genetisch orientierten Forscher ergebenden Erkenntnissen, erfolgte die Ablehnung insbesondere der Arbeiten von HARRISON und GARRETT auch aus anderen Gründen.

So blieben z. B. alle Versuche anderer Autoren, ebenfalls bei Zuchten auf in Metallsalzlösungen stehenden Nahrungspflanzen Melanisten zu erzeugen, ergebnislos und führten zur Ablehnung der Ansichten von HARRISON und GARRETT (HUGHES 1932, THOMSEN u. LENCHE 1933, URBACH 1936). Auch die zuletzt durchgeführten Zuchten von *Selenia bilunaria* ESP. mit Material aus Thüringen, deren Ergebnisse HARRISON (1935) mitteilte, bewirkten keine andere Einschätzung seiner Arbeiten. Dabei trat immer wieder deutlich hervor, daß das von HARRISON benutzte Ausgangsmaterial offenbar nicht frei von Melanismusanteilen war und die Verteilung der in den Zuchten auftretenden dunkleren Tiere auf einen rezessiven Erbgang schließen ließ (FISHER 1933). Im Gegensatz dazu tritt bei den heute als "Industriemelanisten" bezeichneten Lepidopteren (bis auf geringe Ausnahmen) ein dominanter Erbgang auf (KETTLEWELL 1961). Außerdem machte FORD (1937) darauf aufmerksam, daß die in Zuchten von HARRISON auftretenden Melanisten offensichtlich eine geringere Lebensfähigkeit besaßen.

Die von HASEBROEK vertretene Hypothese, daß während des Puppenstadiums aufgenommene Gase einen direkten Einfluß auf die Pigmentierung des Falters haben, ist in keinem Fall eindeutig belegt worden. Sowohl KETTLEWELL (1961) als auch FORD (1964) sind der Ansicht, daß HASEBROEK nicht überzeugend zeigen konnte, daß die entstandenen dunkleren Individuen wirklich schon als Melanisten bezeichnet werden könnten.

COCKAYNE (1926) hatte darauf hingewiesen, daß die vielfach als Untersuchungsobjekte benutzten Tagfalter nicht geeignet waren, um die Bedingungen für die Entstehung des Melanismus zu untersuchen, da bei den *Rhopalocera* nur ausnahmsweise

Melanisten auftreten. Andererseits war grundsätzlich bekannt, daß durch Manipulationen mit Puppen ein gewisser Einfluß auf die Pigmentierung der Falter ausgeübt werden kann.

Es wurde bereits mehrfach darauf verwiesen, daß schon vor 1900 auf die u. U. bessere Schutzfärbung der Melanisten in bestimmten Gebieten hingewiesen wurde (TUTT 1890, STANDFUS 1896). Allerdings wurden diese Ansichten keineswegs allgemein akzeptiert.

WARNECKE (1939) berichtete über helle und dunkle Falter der Gattung *Gnophos*. Falter dieser Gattung sitzen am Tage regelmäßig auf dem Schiefer bzw. Kalkboden am Mittelrhein. Dabei stellte WARNECKE fest, daß die verschwärzten Falter auf dem dunklen Schiefer viel weniger erkennbar waren als die hellen Tiere. In unmittelbarer Nachbarschaft kamen auf dem hellen Kalkboden in erster Linie helle Falter vor.

Umfangreiche Arbeiten zum Vorkommen und zur Erhaltung des Melanismus bei Lepidopteren, besonders über die Ursachen der unterschiedlichen Häufigkeiten der drei Formen von *Biston betularia* in England wurden von KETTLEWELL ab 1955 veröffentlicht. Im folgenden werden die wesentlichen Ergebnisse seiner Forschungen dargestellt.

Ausgehend von den Mitteilungen, daß unterschiedlich gefärbte Falter einer Art einen Untergrund als Tagesrastplatz suchen, der ihrer eigenen Färbung am meisten entspricht, führte KETTLEWELL (1955) eine Reihe von Untersuchungen zum Sitzverhalten typischer und melanistischer Birkenspanner durch. In einem Käfig mit weißen und schwarzen Flächen wurden insgesamt 198 Birkenspanner (99 typische und 99 f. *carbonaria*), und zwar in jeder Nacht drei von jeder Form, eingesetzt und am Morgen der Sitzplatz registriert. Wenn Tiere nicht eindeutig saßen, also auf der Grenze von Schwarz/Weiß sich aufhielten, wurde ihr Aufenthaltsort nicht

mitgezählt. Nach KETTLEWELL wurden dadurch von den 198 Faltern 80 Tiere (und zwar von jeder Form 40) ausgeschlossen. Die Verteilung der restlichen 118 Falter auf dem unterschiedlich gefärbten Untergrund ist aus Tab. 1 zu entnehmen.

Tab. 1

Sitzplatz typischer bzw. f. carbonaria Tiere auf
weißen oder schwarzem Untergrund. (KETTLEWELL 1955)

Untergrund	Falter		
	typisch	f. carbonaria	Total
schwarz	20	38	58
weiß	39	21	60
Total	59	59	118

Nach diesen Angaben hatten 77 Falter einen Sitzplatz für den Tag gewählt, der ihrer Färbung entsprach. Im Gegensatz dazu befanden sich 41 Falter auf dem Untergrund, der nicht mit ihrer Färbung übereinstimmte. KETTLEWELL schloß aus diesen Versuchen, daß die Falter in ihrem Aufenthaltsgebiet sich einen Sitzplatz aussuchen, der ihrer Färbung am meisten entspricht. Dazu wird in der Natur aber nicht durch lange "Suchflüge" der optimalste Platz ausgesucht, sondern er wird ausgewählt aus der sich in unmittelbarer Umgebung des Falters sich anbietenden Vielfalt (oder Einförmigkeit) der Umwelt. Durch eine unterschiedliche Verschmutzungshöhe der Umwelt und der daraus resultierenden Verschiedenartigkeit der Untergrundfärbung kann für eine der Formen einer polymorphen Falterart ein optischer Selektionsvorteil entstehen und über diesen Weg die hohe Rate der Melanisten in den Industriegebieten erklärt werden. Die Wahrnehmung der Untergrundfärbung erfolgt nach KETTLEWELL durch den optischen Vergleich der Färbung der die Augen umgebenden Schuppen und der Tönung des Untergrundes. Auf Grund experimenteller Schwierigkeiten gelangen Versuche mit "vertauschten" Schuppen nicht.

In einer späteren Arbeit hat KETTLEWELL (1956) das Suchen bzw. Auswählen des geeigneten Sitzplatzes durch den Falter genauer beschrieben. Auch in dem von KETTLEWELL u. TINBERGEN hergestellten Film "Progress in Evolution" sind diese Phasen gut zu sehen. Vor dem endgültigen Sitzen läuft der Falter auf dem Untergrund bis zu etwa 30 cm, dreht sich dabei mehrfach und schlägt regelmäßig mit den Flügeln auf den Untergrund. KETTLEWELL nimmt an, daß in dieser Phase der Falter über die visuelle Reizwahrnehmung die Färbung von Untergrund und Schuppen vergleicht.

In einer Reihe von Freilassungs- und Markierungsversuchen hat KETTLEWELL durch die wiedergefangenen Tiere Angaben über die Überlebenschancen der unterschiedlichen Formen in verschiedenen Gebieten erhalten. Auch von diesen Versuchen sind zahlreiche Details in dem erwähnten Film zu sehen. In Genauere Angaben sind in KETTLEWELL (1958) enthalten. In der Umgebung von Birmingham wurden 584 Falter freigelassen. Davon den f. carbonaria-Tieren ein relativ größerer Anteil (nach Tab. 2) wiedergefangen wurde, müssen diese dunklen Tiere in der verschmutzten Landschaft eine größere Überlebenschance gehabt haben als die typisch gefärbten Birkenspanner. In einem unverschmutzten Wald bei Dorset wurden von 969 freigelassenen Birkenspannern dreimal mehr typische Falter wiedergefangen; hier hatten somit die hellgefärbten Tiere eine größere Überlebenschance. (Einzelheiten über die Versuchsmethodik können hier nicht diskutiert werden, da sie weder aus KETTLEWELL (1958) noch aus anderen Arbeiten hervorgehen.)

Eine besondere Bedeutung haben die von KETTLEWELL im Zusammenhang mit den Versuchen in Birmingham und Dorset mitgeteilten direkten Beobachtungen der selektiven Wirkung von Vögeln auf Birkenspanner.

In Dorset waren von typischen und f. carbonaria-Tieren gleiche Anzahlen freigelassen worden. Durch direkte Beobachtungen bzw. Filmaufzeichnungen konnten KETTLEWELL und

TINEBERGEN fünf Vogelarten als Predatoren feststellen: Grauschnäpper (*Muscicapa striata* /PALLAS/), Kleiber (*Sitta europaea* L.), Goldammer (*Emberiza citrinella* L.), Rotkehlchen (*Erithacus rubecula* /L./) und Singdrossel (*Turdus philomelos* BREHM). Die genauen Angaben über die Beobachtungen sind aus Tab. 2 zu entnehmen.

Tab. 2

Direktbeobachtungen der Predation in Dorset, 1955
(KETTLEWELL 1958)

Vogelart	Falterform	
	typisch	f. carbonaria
Grauschnäpper	9	81
Kleiber	11	40
Goldammer	0	20
Rotkehlchen	2	12
Singdrossel	4	11
Total	26	+ 164 = 190

Im Gegensatz zu den Beobachtungen in Dorset, wo an den flechtenbedeckten Baumstämmen und -ästen die hellen Falter nicht so stark auffielen und dadurch vor den Fressfeinden gegenüber den melanistischen Exemplaren besser geschützt waren, wurde bei der Beobachtung eines Gartenrotschwanzes (*Phoenicurus phoenicurus* /L./) an zwei Tagen in Birmingham eine stärkere Selektionswirkung gegen die typischen (also mehr auffallenden) Falter registriert. Auch bei diesem Versuch waren typische und f. carbonaria Falter in gleichen Anteilen als Beute angeboten worden. Während der Beobachtungen wurden 43 typische und 15 f. carbonaria-Tiere (insgesamt 58) gefressen.

Die Beobachtungen der Selektion durch Vögel beim Birkenspanner führten dazu, daß nach KETTLEWELL der direkte

Selektionsdruck der Vögel auf die Falter, die dem Untergrund nicht so gut angepaßt sind, nicht mehr ignoriert werden konnte. KETTLEWELL wies aber außerdem darauf hin, daß auch unterschiedliche Formen der Pigmentierung oder ebenso physiologische und ethologische Unterschiede vorhanden sein können.

Bei einer Reihe von Zuchten des Birkenspanners aus industriellen Gebieten zeigte sich, daß die Raupen, die schneller fraßen und sich früher verpuppten, einen höheren Anteil typisch gefärbter Tiere ergaben und im Gegensatz dazu bei den langsamen fressenden und sich spät verpuppenden Tieren ein höherer Prozentsatz von f. carbonaria-Tieren auftrat (KETTLEWELL 1958). Die Daten einer Zucht hat KETTLEWELL veröffentlicht (Tab. 3).

Tab. 3

Zusammenhang zwischen Verpuppungstermin und Falterform in einer Zucht

(KETTLEWELL 1958)

Verpuppungstermin	Falterform	
	typ.	carb.
sehr früh (bis 1. Aug.)	9	1
früh (bis 8. Aug.)	26	15
spät (Oktober)	0	5
Laborkontrolle (Aug.-Okt.)	19	17

Für diese Unterschiede können folgende Faktoren von Bedeutung sein:

- Die schneller fressenden Larven der typischen Form werden durch das Entwicklungstempo nicht mit den stärkeren Verschmutzungsbelägen auf den Blättern gegen Ende der Vegetationsperiode konfrontiert.

- f. carbonaria-Raupen können einen höheren Anteil an abgelagerten toxischen Substanzen ertragen.

Bei der Anerkennung der zweiten Hypothese könnte nach KETTLEWELL für eine Art durch ihre neu entstandenen melanistischen Vertreter, die eine längere Larvalentwicklung im Jahresverlauf haben, eine neue ökologische Nische erschlossen werden.

Über die Versuche zur Attraktivität nicht befruchteter Birkenspanner-Weibchen hat KETTLEWELL (1958) berichtet. Typische und f. carbonaria-Weibchen wurden in unmittelbarer Nähe (1,0 - 1,5 m voneinander entfernt) in den gleichen Nächten in Käfigen zum Fang von Birkenspanner-Männchen eingesetzt. In dem Untersuchungsgebiet kamen nur typische Tiere vor. Anhand der Anflugzahlen scheinen die carbonaria-Weibchen in warmen Nächten und die typischen Weibchen in kälteren Nächten eine größere Anziehungskraft auf die (typischen) Männchen auszuüben. Die genauen Daten sind in Tab. 4 enthalten.

Tab. 4

Attraktivität von typischen und f. carbonaria-Weibchen auf typische Männchen bei *B. betularia*

(KETTLEWELL 1958)

Anflüge typischer Männchen zum
typischen Weibchen f. carbonaria-
Weibchen

warm (über 20°C)		
3 Nächte	3 (8%)	22 (92%)
kalt (unter 15°C)		
4 Nächte	30 (67%)	15 (33%)
15 - 20°C		
7 Nächte	21	38

Die Arbeit von KETTLEWELL (1965 a) über seine 12 jährigen Beobachtungen über die Frequenzen der Formen des Birken-spanners in Großbritannien kann angesehen werden als Versuch, die zahlreichen Einzeldaten mit dem tatsächlichen Vorkommen der Formen zu vergleichen und die bisherigen Interpretationen zu prüfen. Für die Arbeit lagen KETTLEWELL Meldungen von über 37 000 Birkenspannern vor, so daß er eine Materialbasis hatte, die bisher in keiner anderen Arbeit zu der Melanismus-Problematik erreicht wurde oder wird. Die in Abb. 3 (aus KETTLEWELL 1965 a) enthaltenen Angaben beziehen sich auf 20 000 Birkenspanner, die für die Jahre 1952 - 1956 gemeldet wurden.

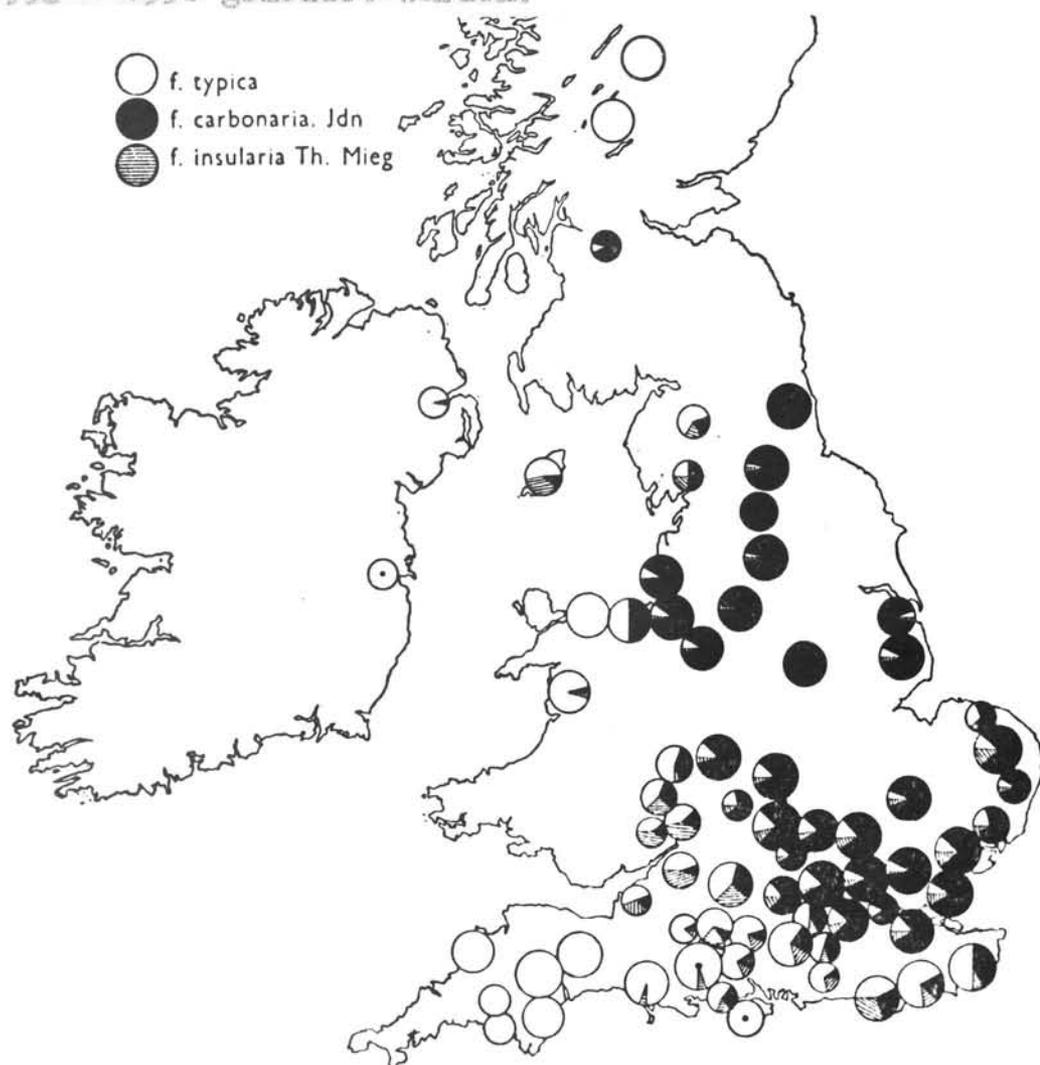


Abb. 3 Häufigkeiten der drei Formen von *Biston betularia* in Großbritannien in den Jahren 1952 - 1956 an 83 Lokaltäten (aus KETTLEWELL 1965 a)

Im wesentlichen kommt KETTLEWELL zu folgenden Schlußfolgerungen über die Verbreitung und Häufigkeiten der drei Formen des Birkenspanners in Großbritannien:

- Zwischen den Häufigkeiten der Formen und den Industriegebieten besteht eine Korrelation.
- Die vorherrschenden Winde von Zentral-England nach Südosten transportieren die Luftverschmutzungen über weite Strecken nach Ost-England und bedingen dadurch die hohen *f. carbonaria*-Anteile in diesem Gebiet.
- Zentrale Teile von Wales und West-England, ausgenommen Cheshire, Lancashire, Cumberland und Westmorland (Kendal) sind im wesentlichen frei von Melanisten.
- In Nord-Schottland kommen melanistische Birkenspanner nur im Gebiet von Glasgow, und dort mit einer Häufigkeit von 90%, vor.
- In Irland ist *f. carbonaria* zuerst 1894 im Gebiet von Belfast und später von Dublin gemeldet worden, kommt aber weiterhin selten vor. Im gesamten restlichen Irland ist *f. carbonaria* bisher nicht nachgewiesen.
- Eine klimale Veränderung der *f. carbonaria*-Anteile ist mehrfach erkennbar. Dabei ist die Abnahme der Melanisten ausgehend von den Industriezentren von Ost nach West sehr drastisch, während sie in östlicher Richtung abgestuft gefunden wird.
- Die höchsten Anteile der *f. insularia* wurden u. a. in Gloucester und auf Isle of Man gefunden. Dabei liegen die höchsten Anteile bei 40%, nur einmal wurden 53% nachgewiesen.

4. Reaktionen von Flechten auf Umwelteinflüsse

Da für das Vorkommen der melanistisch bzw. typisch gefärbten Lepidopteren - speziell der nachtaktiven Noctuiden und Geometriden - immer wieder auf den Zusammenhang zwischen Untergrundfärbung und Färbung des Falters hingewiesen wird, soll in folgenden auf die Reaktionen der Flechten auf Umwelteinflüsse näher eingegangen werden. Dies halte ich für gerechtfertigt, da die von der Industrie bzw. von den menschlichen Siedlungsgebieten ausgehenden Einflüsse nach der heutigen Einschätzung nicht direkt auf den Falter wirken, sondern über die Beeinflussung der Baumstammfärbung nur eine indirekte Bedeutung für den Falter haben könnten. Nach der allgemein akzeptierten Erklärung des Industriemelanismus (im Sinne von KETTLEWELL) müßte es im gewissen Rahmen möglich sein, von der Beschaffenheit der Baumrinde (Oberflächenstruktur, Färbung der Rinde, Flechtenbewuchs) auf die Häufigkeiten der Formen einer am Tage an diesen Stämmen ruhenden polymorphen Falterart zu schließen. So wäre zu erwarten, daß in einem von Flechten neu besiedelten Gebiet der Anteil melanistischer Falter zugunsten typisch gefärbter Tiere zurückgeht. Bisher liegen keine ausführlichen Veröffentlichungen über die Wachstumsgeschwindigkeiten von epiphytischen Flechten vor (BESCHEL 1958), so daß über den notwendigen Zeitraum bis zum Auftreten anderer Prozentanteile der verschiedenen Phänotypen einer Art in einem umweltverbesserten Gebiet keine Aussagen gemacht werden können.

4.1. Physiologische Grundlagen

Die erste Mitteilung über eine Beziehung von Flechtenvegetation und Umweltfaktoren stammt von NYLANDER (1866). Bei dem Versuch einer flechtenfloristischen Aufnahme des Jardin du Luxembourg in Paris fand er keine Flechten vor.

Auch aus anderen Städten wurde das Fehlen von Flechten im Stadtzentrum beschrieben, ohne allerdings eine Erklärung dafür zu geben (z. B. BRITZELMAYER 1875 für Augsburg) oder

es ist summarisch der "Einfluß der Stadt" als Ursache genannt (z. B. ERICHSEN 1905 für Hamburg, TRÜMPENER 1926 für Kiel).

Nach DOMRÖS (1967) setzte seit den zwanziger Jahren unseres Jahrhunderts eine verstärkte Erforschung der Flechtenvegetation in den Städten ein, wobei vor allem auch versucht wurde, eine Begründung für die Schädigung des Wachstums der Flechten zu finden. Dabei traten drei Gesichtspunkte hervor:

- In den älteren Arbeiten (z. B. LINDAU 1923, ERICHSEN 1928) wurde die Luftverunreinigung als Hemmung für das Flechtenwachstum verantwortlich gemacht.
- In den fünfziger Jahren wurde die geringe relative Luftfeuchtigkeit (und damit die größere Trockenheit) des Stadtklimas als Ursache angesehen (z. B. RYDZAK 1953, STEINER 1957, KLEMENT 1958).
- In den z. T. sehr umfangreichen Studien der letzten Jahre gehen die Autoren davon aus, daß sowohl von der Luftverunreinigung als auch von der Trockenheit des Stadtklimas die Flechtenbesiedlung eines Gebietes beeinflusst wird (z. B. BESCHEL 1958, NATHO 1964 a, GILBERT 1965, DOMRÖS 1966, 1967, FOLLMANN 1973).

Bei einigen Arbeiten zur Verbreitung von Flechten in Stadtgebieten wurden auch physiologische Untersuchungen durchgeführt. Dabei wurden wenigstens für bestimmte Flechtenarten stadtklimatische Einflüsse für das Auftreten bzw. Fehlen dieser Arten verantwortlich gemacht (z. B. HURKA u. WINKLER 1973). Für den in der vorliegenden Arbeit diskutierten Problembereich ist es nicht von besonderer Bedeutung, ob die stadtklimatischen Bedingungen und/oder die Abprodukte der Industrie als wesentliche Ursachen der Flechtenverteilung anzusehen sind.

Die Schädigung der Flechten durch toxische Substanzen scheint zuerst bei dem Algenanteil einzusetzen (RAO u. LeBLANC 1966, LeBLANC 1969). Bei Laboruntersuchungen mit

Arten der Gattungen *Xanthoria*, *Parmelia* und *Physcia*, die 24 Stunden bei verschiedener relativer Luftfeuchtigkeit einer SO_2 -Konzentration von 13 mg/m^3 ausgesetzt wurden, beobachteten die Autoren in erster Linie ein Ausbleichen des Chlorophylls, permanente Plasmolyse und das Auftreten von braunen Flecken auf den Chloroplasten. Auch von MICHAEL wurde eine zunehmende Entfärbung der chlorophyllführenden Algenzellen bis zur Ablösung des Plasmabelages registriert (nach DÄSSLER u. RANFT 1969). Auf Grund der Verschiebung des Absorptionsspektrums bei geschädigten Zellen kamen RAO u. LeBLANC (1966) zu der Ansicht, daß im Thallus der Flechten bei SO_2 -Einwirkung ein Abbau von Chlorophyll-a zu Phaeophytin-a stattfindet. Nach SCHÖNBECK (1968) reagiert *Parmelia physodes*, eine auch bei uns regelmäßig vorkommende Flechtenart, auf bestimmte SO_2 -Konzentrationen mit Absterben: Bei einer Konzentration von $0,23 \text{ mg/m}^3$ waren nach 29 Tagen alle Flechten abgestorben, während bei einer Konzentration von $0,08 \text{ mg/m}^3$ am 68. Tag noch 40% aller Flechten lebten. Im Stadtgebiet von Stockholm traten Flechten nur auf, wenn die SO_2 -Konzentration unterhalb von $1,5 \text{ p.p.hpm. lag}$ (SKYE 1964). PEARSON u. SKYE (1965) schreiben allgemein, daß die "atmosphärische Verschmutzung" das Chlorophyll zerstört.

Von EHRENDORFER u. a. (1971) wurde auf die unterschiedliche Reaktion bestimmter epiphytischer Flechtenarten bei gleicher SO_2 -Konzentration in Städten mit ozeanischem bzw. kontinentalem Klima aufmerksam gemacht. Sie wiesen darauf hin, daß u. U. durch erhöhte Niederschläge bzw. höhere relative Luftfeuchtigkeit die Schädigung von SO_2 kompensiert werden kann.

Bei Untersuchungen über den Einfluß von "Rauch" auf *Cladonia foliacea*, *Cl. rangiformis* und *Diploschistes bryophilus* wurde von SCHUBERT u. FRITSCH (1965) festgestellt, daß von den Flechtenpilzen in geschädigten Thallusbruchstücken eine noch deutlich erkennbare Atmung durchgeführt wurde. Der Flechtenpilz dürfte demnach über einen hohen

Gehalt an endogenen Reservestoffen verfügen, die seine Funktionstüchtigkeit auch bei größerer Schädigung erhalten.

DÄSSLER u. RANFT (1969), BÖRTTJE u. RANFT (1972) und RANFT u. DÄSSLER (1972) berichten über zahlreiche Versuche, in denen die äußerlich sichtbare Schädigung durch SO_2 -Begasung registriert wurde. Aus diesen Untersuchungen ergab sich eine "Schadrangfolge" der Flechten (s. Tab. 5).

Tab. 5

Schadrangfolge von Flechten auf Grund der äußerlich sichtbaren Schädigung nach SO_2 -Begasung

(RANFT u. DÄSSLER 1972, verändert)

sehr empfindlich

Cetraria chlorophylla TAIN.
Parmelia furfuracea ACH.

empfindlich

Alectoria jubata ACH.
Cladonia bellidiflora SCHAER.
Parmelia physodes ACH.

weniger empfindlich

Cetraria islandica ACH.
C. pinastri GRAY
Cladonia alpicornis FLORKE
Cl. arbuscula RAGENH.
Cl. digitata SCHAER.
Cl. gracilis WILLD.
Cl. rangiferina WEBER
Cl. squamosa HOFFM.
Cl. uncialis WEBER

ziemlich rauchhart

Cladonia papillaria HOFFM.
Cornicularia mucicata ACH.
Parmelia saxatilis ACH.

(Fortsetzung Tab. 5)

Umbilicaria cylindrica DELISE

U. hirsuta ACH.

verhältnismäßig sehr rauchhart

Lecanora varia ACH.

Lecidea scularis HOFFM.

Rhizocarpon geographicum DC.

Die Beeinträchtigung der Photosyntheseaktivität durch phytotoxische Stoffe läßt sich anhand der Bruttoassimilation recht gut beurteilen und wurde von BÖRTITZ u. RANFT (1972) untersucht. Da Schädigungen der Stoffwechselaktivität bereits auftreten können, bevor es zu äußeren, sichtbaren Veränderungen kommt, sind einige Flechtenarten nach ihrer assimilatorischen Empfindlichkeit anders eingestuft als es nach Tab. 5 zu erwarten ist (z. B. *Cladonia digitata*). Die assimilatorische Empfindlichkeit ist aus Tab. 6 zu ersehen.

Tab. 6

Assimilatorische Empfindlichkeit (Bruttoassimilation)
einiger Flechten gegenüber SO_2

(BÖRTITZ u. RANFT 1972)

sehr empfindlich

Cladonia rangiferina

Cl. arbuscula

empfindlich

Cladonia squamosa

Parmelia furfuracea

Cladonia alpicornis

Cl. gracilis

Parmelia physodes

Cetraria islandica

Cladonia uncialis

Cl. digitata

weniger empfindlich

Umbilicaria hirsuta

Die in einigen Arbeiten angegebenen Reihenfolgen des Auftretens der Flechtenarten vom Stadtbüßeren zum Stadtkern weisen Parallelitäten auf. So gehört nach JONES (1952) und KREHENDORFER u. a. (1971) auch in englischen bzw. österreichischen Städten *Parmelia physodes* zu den empfindlich reagierenden Arten, während *Lecanora varia* eine typische "Stadtflechte" ist. (s. auch MÄGDEFRAU 1960, GUTTE 1975).

Für die Frage der Besiedlung eines Gebietes mit Flechten ist das Wachstum von entscheidender Bedeutung. Das Wachstum wird wesentlich durch die Assimilationsfähigkeiten bestimmt und diese wiederum hängen, wie oben gezeigt wurde, u. a. von der SO_2 -Konzentration ab. Epiphytische Flechten reagieren auf SO_2 besonders intensiv, da die Baumrinde als Substrat bereits sauer ist (BARKMAN 1966, HÄRTEL u. GRILL 1972), unter dem Einfluß von Industrieabgasen zusätzlich Schwefelsäure anreichert und somit eine noch geringere Pufferwirkung besitzt. Im Gegensatz dazu ist die Pufferwirkung von Steinen gegenüber Säuren sehr hoch. Daraus resultiert, daß zwischen der Verteilung von epiphytischen und epilithischen Flechten in Industriegebieten bzw. Städten keine Parallelität besteht (SEIMNER 1957). An Staubaufhängen auf Baumrinden und an Wundflüssen unter Verletzungsstellen der Baumrinde ist die Pufferwirkung erhöht (GILBERT 1970). Nach dem gleichen Autor sind auch die Pufferkapazitäten der Baumarten sehr unterschiedlich, z. B. haben Silberweide (*Salix alba*) und Esche (*Fraxinus excelsior*) eine relativ hohe Pufferwirkung. Auch nach DOMRÖS (1967) hängt der Flechtenbesatz von der Trägerpflanze ab. Dabei wirken im einzelnen die Oberflächenstruktur der Borke (rausig oder glatt), die Eigenart vieler Borken zum Abblättern und der unterschiedliche Absorptionskoeffizient des Substrats für Feuchtigkeit. Nach NANO (1964 a) scheidet dagegen ein Einfluß durch das Trägersubstrat auf die Flechten weitgehend aus und auch Wassergehalt und Wasserhaltefähigkeit werden nicht als beeinflussende Faktoren betrachtet.

Aus den unterschiedlichen Pufferkapazitäten der Baumarten und auch der Altersstruktur der Gehölze ergeben sich wichtige Parameter für das Auftreten der Flechten. Ob andererseits die Niederschlagshöhe der wichtigste makroklimatische Faktor ist, wie es ADAMS u. RISSER (1971) angeben, oder die Niederschlagsmenge eine untergeordnete Rolle spielt (BARKMANN 1966), ist für die Problematik im Zusammenhang mit dem Industriemelanismus von geringer Bedeutung, da die Niederschlagsmenge durch die Besonderheiten der Industriezentren nicht in solchem Maße beeinflusst wird, wie die Temperatur, Sonnenscheindauer oder Abluftkonzentration.

Für die Diskussion des Zusammenhangs von Flechtenform bzw. -farbe und der Schutzfärbung des Falters ist es interessant, daß die Mehrzahl aller Flechtenarten den höchsten Gaswechsel in der relativ kühleren Herbst- bzw. Frühjahrszeit hat und dann z. T. sehr intensiv gefärbt ist. In Sommer dagegen tritt bei zahlreichen Arten ein "Trockenschlaf" auf, bei dem fast stets Grautöne als Färbung vorherrschen (BARKMAN 1966).

5. Zur Umweltsituation in der DDR

Für das hier behandelte Untersuchungsgebiet sind nur wenige Angaben über die Umweltbelastung veröffentlicht. Somit ist ein ähnlich konkreter Vergleich der Anteile der Melanisten und der Höhe der Umweltbelastung wie er für andere Länder möglich ist, nicht durchführbar. Für die hier vorgelegte Arbeit konnten einige allgemeine, meist größere Gebiete betreffende Daten herangezogen werden. Weiterhin war eine Auswertung der wenigen Arbeiten über epiphytische Flechten und Moose möglich.

Die Umweltbelastung der DDR ist geographisch sehr unterschiedlich. Zum großen Teil ist dies auf die historische Entwicklung der Industrie zurückzuführen, durch die ein hochindustrialisiertes Zentrum in Mitteldeutschland (Halle-Leipzig) und ein fast nicht industrialisierter Norden ent-

stand. Von DOLL u. ZIEBOLD (1976) ist für die Bezirke der DDR mit Hilfe einer Rechengröße (Immissionskenngröße) eine Einordnung in eine fünfteilige SO_2 -Belastungsskala veröffentlicht worden. Nach diesen Angaben sind die Bezirke Leipzig, Halle, Berlin, Cottbus und Karl-Marx-Stadt am höchsten belastet, während die Bezirke Gera, Magdeburg, Dresden, Potsdam und Erfurt eine mittlere und die Bezirke Frankfurt/Oder, Schwerin, Neubrandenburg, Rostock und Suhl eine geringe SO_2 -Belastung aufweisen (Tab. 7).

Tab. 7

Einstufung einiger Gebiete der DDR in eine fünfteilige Immissionskenngrößen-Skala nach der SO_2 -Belastung
(DOLL u. ZIEBOLD 1976)

Bezirk/Ort	Belastungsstufe (in % der Gebietsfläche)		
	1 und 2	3	4 und 5
Cottbus	64	36	0
Dresden	54	46	0
Erfurt	44	56	0
Frankfurt/O	100	0	0
Halle/Neustadt	0	0	100
Delitzsch (Leipzig)	0	25	75
Rostock	50	50	0
Schwerin	100	0	0
Neustrelitz	100	0	0

Bei diesen Angaben ist zu berücksichtigen, daß in den Bezirken eine sehr unterschiedliche Belastung vorhanden ist, die nur z. T. in der Tabelle zum Ausdruck kommt. Die Kreise Wittstock, Pritzwalk und Neuruppin im Norden des Bezirkes Potsdam werden sicherlich wesentlich geringer mit SO_2 belastet als z. B. die Kreise Brandenburg und Rathenow des gleichen Bezirkes.

Eine gute Einschätzung der Umweltsituation ist auch über die Höhe der Staubsedimentation möglich. HAMMJE u. KNAUER (1971) (zit. nach LOBS 1973) haben ausgehend von den Jahresmittelwerten 1970 der Staubsedimentation folgende Angaben für einige Städte der DDR ermittelt (Tab. 8).

Tab. 8

Staubsedimentation in einigen Städten der DDR

(HAMMJE u. KNAUER 1971)

Ort	Staubsedimentation in g/m^2 in 30 Tagen
Rostock	4
Schwerin	4
Berlin	13
Magdeburg	20
Fernburg/Wienburg	130
Zschornowitz b. Bitterfeld	200
Bitterfeld	125
Halle	25
Leipzig	20
Karl-Marx-Stadt	24
Zwickau	27

Nach ENDERLEIN u. STEIN (1964) wird für das Braunkohlenkraftwerk Zschornowitz bei Bitterfeld eine tägliche Flugstaubemission von 350 t angenommen. Für eine ältere Großkesselanlage im mitteldeutschen Industriegebiet, die mit Schwefelkoks- und Braunkohlsaufbereitung betrieben wurde, gibt ZIEGER (1953/54) bei der Annahme eines 50% Rückhalteeffektes eine tägliche Flugascheemission von 400 - 500 t an. Um die Dimension der heutigen Belastung im Gebiet Halle-Leipzig zu erfassen, sei als Vergleichsbasis angegeben, daß um die Jahrhundertwende in diesem Gebiet ein durchschnittlicher Staubsiederschlag von 200 dz/ha und Jahr angenommen wurde (FUSS 1953).

Außer durch die etwa 0,5 Mill. Hausbrandfeuerstätten in Berlin - Hauptstadt der DDR - werden bei einem durchschnittlichen Kohleverbrauch von 350 kg/Jahr u. Person und der Voraussetzung einer 95% Oxydation des Brennstoffs jährlich etwa 25 000 t Ruß emittiert (SABAD u. a. 1973).

In Zusammenhang mit der Emission fester Bestandteile erhöht sich die Zahl der Nebeltage/Jahr. Allgemein bekannt ist diese Situation aus englischen Industrie- und Großstädten. Aber auch im Gebiet der DDR ist die Zunahme der mittleren Zahl jährlicher Nebeltage deutlich. (Tab. 9).

Tab. 9

Mittlere Zahl jährlicher Nebeltage in Halle

(HAMMJE u. KNAUER 1971)

Zeitraum	Nebeltage/Jahr
1891 - 1900	13,5
1921 - 1930	34,1
1941 - 1950	37,9
1951 - 1960	57,3
1961 - 1968	64

Die Zahl der Sonnenscheinstunden liegt im Industriegebiet von Halle durchschnittlich um 20% niedriger als am Ostseestrand (SABAD u. a. 1973).

In der DDR besteht ein Immissionsmeßnetz. Bereits 1970 waren 2 000 z. T. mobile Meßstellen eingerichtet. Ab 1975 sollten regelmäßig Immissionsübersichten über das Gebiet der DDR, in denen u. a. Angaben über SO_2 , Sedimentationsstaub und Schwefelstaub aufgeführt werden, allgemein zur Verfügung stehen (KOLLEKTIV 1972). Da diese Angaben nicht veröffentlicht sind, muß für die vorliegende Arbeit für das Gebiet der DDR auf die Umweltbelastungskarte von HINTSCHEL (1963) zurückgegriffen werden.

Da epiphytische Flechten sich als gute Bioindikatoren für die Einschätzung der Umweltbelastung ergeben haben und andererseits im Rahmen der "Schutzfärbungs-Hypothese" für den Industriemelanismus bei nachtaktiven Schmetterlingen bedeutsam sein sollen, werden im folgenden die für die DDR bekannten Arbeiten kurz besprochen.

In der DDR sind bisher nur wenige Untersuchungen zur Flechtenvegetation der Städte veröffentlicht worden. NATHO (1964 a) berichtete über die Situation in Berlin - Hauptstadt der DDR - und in einer weiteren Arbeit (1964 b) über die Flechten des Ostseebades Kühlungsborn. Weitere Angaben sind für Osterburg, Bezirk Magdeburg (MIELKE 1970), Magdeburg (MIELKE 1971), Leipzig und Umgebung (GUTTE 1975), NSG Serrahn, Kreis Neustrelitz (DOLL 1975), Kalkhorst bei Neustrelitz sowie Parchim (beide DOLL im Druck) verfügbar. Während in Osterburg, Magdeburg, Leipzig und Umgebung nur Krustenflechtenarten (besonders bzw. ausschließlich *Lecanora varia*) vorkommen, ist für Berlin eine deutliche Flechtenzonierung mit teilweisem Vorkommen von sogenannten Laubflechten zu verzeichnen. Damit ist die Arbeit über die Flechtenbesiedlung Berlins für eine Betrachtung im Zusammenhang mit dem Industriemelanismus besonders interessant. Auf Grund des unterschiedlichen Vorkommens der Laubflechten, durch die die Färbung der Baumteile stark beeinflusst wird, ist mit verschiedenen Anteilen der drei Formen des Birkenspanners zu rechnen.

Aus Abb. 4 sind die Laubflechtenfundorte in Berlin zu erkennen. Strauchflechten kommen in Berlin nicht vor. Von NATHO (1964 a) wurde folgende Gliederung für die Zonierung benutzt:

- Zone 1 (äußere Kampfzone): durchschnittlich weit über 10% der Stammfläche von Flechten bedeckt, Bewuchswert 1,0, Entwicklungszustand sehr gut, Krustenflechten weisen einen Massenbewuchs auf, vereinzelt traten auch Laubflechten auf.

- Zone 2 (innere Kampfbzone): durchschnittlich 10% der Stammfläche bedeckt, Bewuchswert 0,6 - 1,0, wohl sind die Krustenflechten gut entwickelt und bedecken beträchtliche Teile der Baumstämme, aber sie neigen nicht zum Massebewuchs.
- Zone 3 (Flechtenwüste): weniger als 10% der Stammfläche bedeckt, viele Bäume flechtenfrei, Bewuchswert 0,0 - 0,5, Krustenflechten befinden sich meist im schlechten Entwicklungszustand.



Abb. 4 Laubflechtenfundorte in Berlin

(NATHO 1954 a)

Die in Zone 1 vorkommenden Laubflechten, besonders zahlreich tritt *Parmelia physodes* auf, deuten den Übergang in die Normalzone an. Neben vereinzeltem Auftreten von Laubflechten im nördlichen Teil des Stadtbezirkes Pankow (besonders konzentriert im Forst Buch) ist das weiträumige Vorkommen im Stadtbezirk Köpenick auffallend. Wenigstens in diesem Teil Berlins bzw. den angrenzenden Gebieten des Bezirkes Frankfurt/O ist mit einem höheren Anteil typisch gefärbter Birkenspanner zu rechnen als in den zentralen Teilen der Stadt. Dabei ist nicht nur das Vorhandensein von Laubflechten ausschlaggebend sondern auch die gute Ausbildung der Krustenflechten auf fast allen Stämmen und Ästen und das Fehlen von Ruß- und Schmutzablagerungen.

Für die von DOLL untersuchten Gebiete in Mecklenburg kann folgendes festgestellt werden:

- Sowohl im NSG Serrahn als auch in der Kalkhorst bei Neustrelitz ist eine artenreiche epiphytische Flechtenvegetation vorhanden, die die guten lufthygienischen Verhältnisse in diesem Gebiet anzeigt. Als häufige Arten an den Stämmen und Ästen der Laub- und Nadelhölzer sind u. a. *Phlyctis argena* und *Parmelia physodes* zu erwähnen (DOLL 1975, im Druck 2).
- In den mecklenburgischen Kleinstädten Parchim und Neustrelitz sind "relative" Flechtenwüsten vorhanden, d. h. auch hier kommen noch 1 - 3 Krustenflechtenarten in geringer Deckung vor. Diese relativen Flechtenwüsten erstrecken sich jeweils nur über ein kleines Gebiet und oft geht die Kampfzone bereits an der Stadtgrenze in die Normalzone über. Es tritt also jeweils nur eine sehr lokale Beeinflussung der epiphytischen Flechtenvegetation auf (DOLL im Druck 1).
- Nach den bisherigen fragmentarischen Untersuchungen sind in den größeren mecklenburgischen Städten Schwerin und Rostock Gebiete vorhanden, in denen keine Flechten vorkommen, also absolute Flechtenwüsten existieren (DOLL im Druck 1).

Die gute lufthygienische Situation von Rügen ist u. a. ersichtlich aus der Angabe von PANKOW (1969), daß auf Bäumen am Hertha-See (Stubnitz) noch in 2 m Höhe gut ausgebildete epiphytische Moosgesellschaften, u. a. mit den Arten *Madotneca platyphylla* und *Homalothecium sericeum* wachsen.

6. *Biston betularia* (L.)

6.1. Zur Systematik und Verbreitung

Innerhalb der Familie Geometridae wird die Gattung *Biston* in die Unterfamilie Selidoseminae (syn. Boarmiinae) eingeordnet (BLESZYNSKY 1960). In unserem Gebiet ist die Gattung *Biston* durch die Arten *betularia* und *stictaria* vertreten.

Da *Biston* ein mythologischer Name ist, wird das Geschlecht des Gattungsnamens durch den Autor bestimmt, der zuerst diesen Gattungsnamen benutzt. LEACH (1815) hat zur Gattung *Biston* die Arten *prodomaria*, *betularia* und *hirtaria* gezählt (FLETCHER in litt.). Damit ist die im allgemeinen im deutschsprachigen Schrifttum angewandte Form "*betularius*" nicht korrekt.

In einer Revision der nordamerikanischen Vertreter der *Bistonini* kommt RINDGE (1975) zu dem Ergebnis, daß die bisher als eigene Art angesehenen *B. cognataria* als die in Nord-Amerika verbreitete Unterart von *Biston betularia* zu gelten hat. In seine Untersuchungen zog RINDGE neben der allgemeinen Färbung und Beschuppung die Struktur der Antennen der Männchen, den Bau der Genitalien in beiden Geschlechtern und die Anzahl der Sporne an den hinteren Tibien mit ein. Mehrfach hat KETTLEWELL (z. B. 1965 b) darüber berichtet, daß in seinen Zuchten mit britischen und kanadischen Tieren von *B. betularia* und (seinerzeit) *B. cognataria* auch noch in der vierten Generation fertile Falter schlüpften und im Geschlechtsverhältnis keine Ver-

schiebungen auftraten.

Damit erstreckt sich das Verbreitungsgebiet der bisher als euroasiatischen Art betrachteten *B. betularia* auch auf Nord-Amerika.

Von der in Europa vorkommenden *B. betularia* wurden zwei melanistische Formen beschrieben:

- *f. carbonaria* JORDAN (= ab. *doubledayaria* MILL.)
schwarz beschuppt, außer einem weißen Makel an jeder Vorderflügelwurzel und einem weißen Fleck an der Stirn
- *f. insularia* TH. - MIEG.

Diese Form ist als Zwischenform anzusehen und zeichnet sich gegenüber den typischen Exemplaren durch eine verkehrte schwarze Zeichnung aus, aber es sind stets auf den Flügeln und am Körper noch weiße Schuppen (im Gegensatz zur *f. carbonaria*) vorhanden.

Aus Nord-Amerika wurde die melanistische *f. swettaria* beschrieben, die nach OWEN (1962)^{eb} wie Exemplare der *f. carbonaria* aussehen.

Die beiden melanistischen Formen *f. insularia* und *f. carbonaria* werden durch eine Allelreihe kontrolliert, wobei *f. carbonaria* über *f. insularia* und beide über *f. typica* dominant sind (CLARKE u. SHEPPARD 1964). Im Gegensatz zu KETTLEWELL (1955) muß davon ausgegangen werden, daß mindestens ein *insularia*-Gen auf dem gleichen Locus wie das *carbonaria*-Gen liegt. LEES (1968) bestätigte die Annahme, daß die *f. insularia* von mehreren Genen kontrolliert wird, die teilweise allelomorph mit denen von *f. carbonaria* sind. Bei der Untersuchung eines dunklen "Typs" von *f. insularia* kam LEES zu dem Ergebnis, daß die Entstehung dieses "Typs" durch ein 3. Allel am *carbonaria*-Locus kontrolliert wird.

Nach ZIELASKOWSKI (1951) sollen zwischen *B. strataria* und *B. betularia* "Hybriden" (wie er schreibt) vorkommen. Diese Angabe wurde von anderen Autoren nicht bestätigt und

ist sicherlich falsch.

6.2. Zur Biologie und Ökologie

Die Weibchen von *B. betularia* legen bis zu 800 Eiern ab (STEINERT 1892). Die Raupen schlüpfen nach 9 - 14 Tagen (STEINERT 1892, TEMPEL 1925).

Während des relativ langen Raupen- (3 - 4 Monate) und Puppenstadiums (ca. 8 Monate) ist eine hohe Mortalitätsrate zu erwarten. Parasiten wurden für den Birkenspanner bisher noch nicht mitgeteilt. Das Vorkommen der Birken-spanner-Raupen an den unterschiedlichsten Pflanzen in verschiedenen Habitaten ist die Voraussetzung, daß viele Vogelarten als Feinde angesehen werden können. Aus den zahlreichen Nahrungsuntersuchungen bei nestjungen Singvögeln sind bisher keine entsprechenden Angaben zu verwerfen, da bei den Nahrungstieren keine oder nur in den seltensten Fällen eine Artbestimmung erfolgte. Auf Grund der Größe der erwachsenen Raupen (bis zu 4 cm) und des späten jahreszeitlichen Auftretens (bis Oktober) kann davon ausgegangen werden, daß mindestens ältere Birkenspanner-Raupen keine größere Bedeutung als Nestlingsnahrung bei Singvögeln besitzen.

Birkenspanner-Raupen gehören zu den Arten mit einem sehr breiten Nahrungsspektrum. Die Raupen leben auf krautigen Pflanzen, Sträuchern, Laub- und teilweise auf Nadelbäumen (*Larix spec.*). Die wohl umfassendste Liste der Nahrungspflanzen ist von SEPPÄNEN (1970) zusammengestellt worden, der von finnischen Fundorten über 50 Nahrungspflanzen nennt. Von den auch bei uns häufigen Futterpflanzen seien einige aufgeführt: Beifuß-Arten (*Artemisia spec.*), Birken (*Betula spec.*), Weiden (*Salix spec.*), Linden (*Tilia spec.*), Haselnuß (*Coryllus avellana*) und Eberesche (*Sorbus aucuparia*).

Für einige Lepidopteren-Arten konnte nachgewiesen werden,

daß unterschiedliche Nahrung während des Raupenstadiums sowohl die Raupenentwicklung als auch die Fertilität der Falter beeinflussen kann. Nach DROOZ (1970) entwickeln sich mit Hickory-Blättern gefütterte Raupen von *Eumeces subsignarius* schneller und hatten größere Kopfkapseln als die mit Eichenlaub gefütterten Raupen. Die Falter der mit Hickory-Blättern gefütterten Raupen zeigten auch eine größere Fruchtbarkeit. Raupen des Goldafters, *Euproctis chrysoorrhoea* L., wurden mit Eichen- bzw. Weißdornblättern von verschiedenen Stellen eines Baumes gefüttert. Futter der Südseite der Bäume hatte einen besonders positiven Einfluß auf die Entwicklung. Weibchen, die aus mit Futter von der Südseite aufgezogenen Raupen schlüpften, legten fünfmal mehr Eier ab als solche, die mit Futter der Nordseite des gleichen Baumes aufgezogen worden sind (LINDE 1968). Stets erwiesen sich Weißdornblätter günstiger für die Entwicklung als Eichenlaub (LINDE u. VOUTE 1967, LINDE 1968).

Im allgemeinen wird die Breite der Kopfkapseln der Raupen als Index für das Raupenstadium benutzt. 125 Raupen von *Biston betularia*, die mit Birkenblättern gefüttert wurden, hatten im letzten Raupenstadium eine durchschnittliche Kopfkapselbreite von 2,25 mm (2,16 - 2,39 mm). Im vorletzten Raupenstadium betrug bei 116 vermessenen Tieren die Kopfkapselbreite durchschnittlich 1,44 mm (1,24 - 1,61 mm).

Die Größe der Kotballen der Raupen nimmt bei den Raupenhäutungen ebenfalls zu und entspricht der Größenzunahme der Kopfkapsel. Somit kann statt der Kopfkapselbreite als einfacher erfassbarer Wert die Größe des Kotballens als Wachstums- und Raupenstadien-Index benutzt werden (SARDESEI 1969). Dieser Wert ist leichter meßbar und eignet sich aus diesem Grunde besonders für den Vergleich des Raupenwachstums verschiedener Zuchtstämme bei unterschiedlichen Umweltbedingungen.

Die Raupenfärbung kann den Untergrund angepaßt sein und wird vielfach bei der Häutung verändert (DIEROFF 1909,

HARRISON 1932). Ein Zusammenhang zwischen der Färbung der Raupe und des Falters, wie ihn HARRISON (1932) vermutete, existiert nicht.

Nach den bisherigen Beobachtungen entstehen aus Raupen, die sich jahreszeitlich spät bzw. sehr spät (bis Oktober) verpuppen, u. U. vor allem melanistische Falter (KETTLEWELL 1958). Da die Pänge typisch gefärbter Falter relativ gleichmäßig gestreut erfolgen, kann davon ausgegangen werden, daß auch die Puppenruhe in einem breitem Spektrum variiert. Diese Schlussfolgerung ist berechtigt, da trotz der unterschiedlichen Verpuppungszeitpunkte (hell - früh, dunkel - spät) keine entsprechende Häufung der Falternachweise vorliegen. Die Dauer der Raupenstadien ist offensichtlich genetisch fixiert, da trotz veränderter Umweltbedingungen bei der Zucht mit nordkanadischen *B. bet. cogastaria* nur eine sehr kurze Raupenzeit zu beobachten war. Dies dürfte eine Anpassung an den kurzen kanadischen Sommer sein.

Insbesondere aus den kontinuierlichen, fast täglichen Lichtfängen von HÄGGER in Glienicke bei Berlin, von denen die Daten von *B. betularia* und *B. strataria* in der vorliegenden Arbeit erstmals verarbeitet werden, aber auch den Meldungen anderer Entomologen, konnten zahlreiche Daten über den Ablauf der Flugzeit von *B. betularia* in unserem Gebiet gewonnen werden. Die Mehrzahl der Erstnachweise liegt zwischen dem 20. Mai und 10. Juni (s. Tab. 10) und die Flugzeit ist in der Regel in der 2. Augustdekade beendet. Die bisherigen Extremwerte sind der 4. Mai 1961 und der 1. September 1962. Für das Gebiet der Pfalz (BRD) ermittelten HEUSER u. a. (1964) eine Flugzeit vom 4. Mai - 21. August, wobei die Hauptflugzeit von Juni bis Mitte Juli reicht, und MARKOFF u. WEIGT (1969) geben für das Gebiet um Dortmund (BRD) eine Flugzeit vom 15. Mai - 9. August (ein Spätfund noch am 27. August) an. Im langjährigen Durchschnitt erstreckt sich die Flugzeit in Berlin und Umgebung über 76 Tage/Jahr (Tab. 10).

Tab. 10

Flugzeiten von *Biston betularia* in einigen Orten
der DDR

Jahr	Ort	Beobachter	Zeitraum	Tage
1955	Glienicke	HAEGER	7.6. - 12.8.	67
1956	Glienicke	HAEGER	3.6. - 10.8.	69
1957	Glienicke	HAEGER	23.5. - 30.7.	69
1959	Glienicke	HAEGER	20.5. - 12.8.	85
1960	Glienicke	HAEGER	20.5. - 12.8.	85
1961	Glienicke	HAEGER	4.5. - 12.8.	101
1962	Glienicke	HAEGER	10.6. - 1.9.	84
1963	Glienicke	HAEGER	23.5. - 5.8.	75
1964	Glienicke	HAEGER	24.5. - 19.8.	57
1965	Glienicke	HAEGER	27.5. - 12.8.	78
1966	Glienicke	HAEGER	18.5. - 30.7.	75
1967	Glienicke	HAEGER	23.5. - 12.8.	92
	Eberswalde	DUCKERT	28.5. - 29.7.	63
1968	Glienicke	HAEGER	29.5. - 8.8.	72
1969	Glienicke	HAEGER	13.6. - 6.8.	55
	Eberswalde	DUCKERT	7.6. - 27.7.	51
1970	Glienicke	HAEGER	8.6. - 14.8.	68
1971	Glienicke	HAEGER	8.6. - 13.8.	67
	Eberswalde	DUCKERT	27.5. - 31.7.	66
1972	Glienicke	HAEGER	4.6. - 11.8.	69
	Zeuthen	HAHN	7.6. - 7.8.	62
	Blankenfelde	HAHN	7.6. - 9.8.	64
1974	Glienicke	HAEGER	21.5. - 12.8.	84
	Zeuthen	HAHN	29.5. - 31.7.	64
	Dannenreich	GELBRECHT	15.5. - 28.7.	74
1975	Glienicke	HAEGER	8.6. - 9.8.	63
	Dannenreich	GELBRECHT	7.6. - 8.8.	63

Bei einem Vergleich der jährlichen Flugkurven (Anzahl der gefangenen Falter/Nacht) wird deutlich, daß der Juli als Hauptflugzeit anzusehen ist (Abb. 5). In England setzt die Hauptflugzeit schon etwas früher, spätestens in der 3. Juni-dekade, ein (LEES u. CREED 1975).

Leider sind die Angaben über die Flugzeiten von Bisten *betularia* in den älteren Arbeiten recht allgemein gehalten, aber es hat den Anschein, daß die Flugzeit des Birkenspanners sich änderte. Im Gegensatz zu den heutigen Feststellungen wurde um 1900 als Anfang der Flugzeit stets der Monat Mai angegeben, während die Autoren das Ende der Flugperiode z. T. bereits mit dem Juni aber nie später als Juli konstatierten (vergl. Tab. 11). In Thüringen fliegt *B. betularia* in einzelnen Stücken von Anfang Mai bis Ende Juli. Am häufigsten tritt die Art von Mitte Juni bis Mitte Juli auf (BERGMANN 1955).

Tab. 11

Flugzeiten und Häufigkeitsangaben von *B. betularia* um 1900

PFÜTZNER (1891)	V - VI	häufig
STEINERT (1894)	V - VI	
SCHÜTZER (1898)	V - VI	überall gemein
BARCEL u. HERZ (1902)	V - VII	häufig
HUBIUS (1905)	V - VI	meist sehr häufig
SPORMANN (1908)	V - VII	meist häufig
JOH. BITNER (1913)	V - VII	nicht selten
MANEBUFFEL (1925)	V - VII	häufig
STEFHAN (1925)	E V - VII	häufig
BAEDERMANN (1931)	V - VI (A VII)	

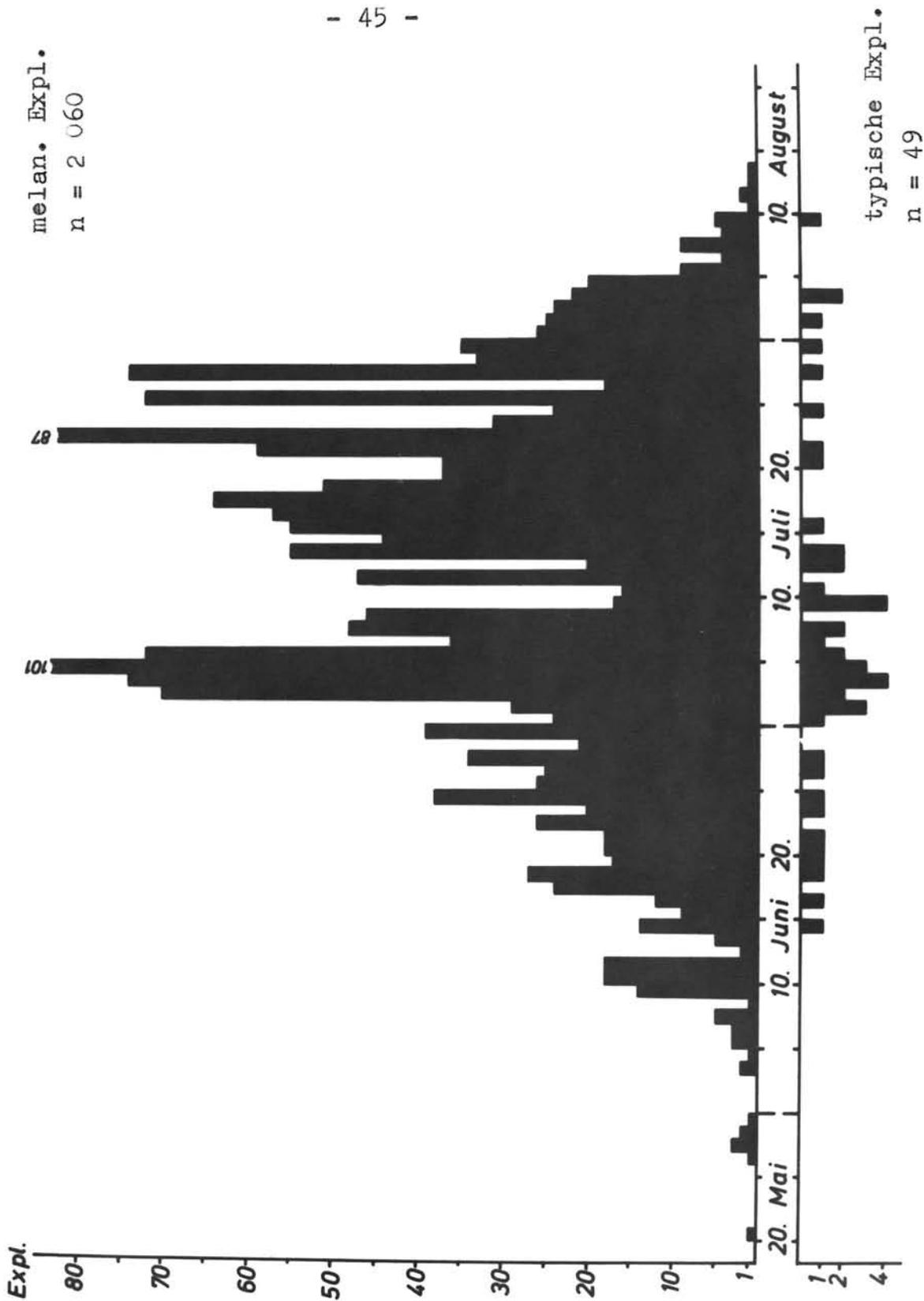


Abb. 5. Nachweise typischer und melanistischer (*f. insularia* und *f. carbonaria*) *Biston betularia* in Glienicke/Nordbahn 1968 - 1975 (außer 1973) nach den Angaben von HAEGER. (Gleiche Daten überlagern sich.)

Während einige Autoren (z. B. WOLFSBERGER /1971/ für Oberitalien) für den Birkenspanner 2 Generationen/Jahr angeben, fliegt in unserem Gebiet der Birkenspanner nur in einer Generation/Jahr.

Angaben zum Aktivitätsrhythmus von *B. betularia* sind in KURTZE (1974) enthalten. Das nächtliche Flugmaximum wird beim Birkenspanner nach etwas mehr als drei Stunden nach Sonnenuntergang erreicht. Während für viele nachtaktive Insekten die Temperatur einer der wichtigsten flugbestimmenden abiotischen Faktoren ist, verschiebt sich bei den meisten Hochsommer-Faltern das Flugmaximum durch eine Temperaturveränderung kaum. Ein typisches Beispiel für diese Falter ist *B. betularia* (Tab. 12).

Tab. 12

Flugmaximum von *B. betularia* bei unterschiedlichen Temperaturen (KURTZE 1974)

Fl u g m a x i m u m

durchschnittlich	bei 5 - 10°C	bei mehr als 10°C
3:00	3:06	3:00

(Angaben in Stunden nach Sonnenuntergang)

Bei Nieselregen wird allgemein ein verstärkter Anflug von Lepidopteren beobachtet. Zunehmende Tropfengröße wirkt sich besonders auf die Anflugquote aus, dabei reagieren die kleineren, empfindlichen Arten deutlicher als die größeren, robusteren Formen. Diese halten nach KURTZE ihre Flugzeiten und -maxima im allgemeinen ein.

Nach eigenen Beobachtungen im Juni 1972 setzte der Flug recht regelmäßig zwischen 21.45 und 21.55 Uhr ein. Die späteste Flugbeobachtung erfolgte um 1.15 Uhr, so daß von einer durchschnittlichen Flugdauer von 3,5 Stunden ausgegangen werden kann. Bei dem Vergleich der Angaben von KURTZE und den eigenen Beobachtungen zum Flugverlauf in einer Nacht

wird deutlich, daß *B. betularia* ihr Flugmaximum etwa in der Mitte der nächtlichen Aktivitätsphase erreicht. Ob zwischen den typischen und *f. carbonaria*-Männchen ein Unterschied besteht, der sich z. B. auf die Paarungschance auswirken könnte, ist nicht bekannt.

6.3. Zum Erstauftreten melanistischer Birkenspanner im Untersuchungsgebiet

6.3.1. Zum Vorkommen von *Biston betularia f. carbonaria*

Die erste und bisher einzige zusammenfassende Darstellung der Erstnachweise von melanistischen Exemplaren des Birkenspanners in dem hier behandelten Untersuchungsgebiet wurde von ULE (1925 a) und ergänzend von ULE (1925 b) veröffentlicht. ULE ging davon aus, daß eine Einwanderung melanistischer Tiere von England zum kontinentalen Europa nicht erfolgt ist. In den westlichen Teilen seines Untersuchungsgebietes (Ruhrgebiet) trat die *f. carbonaria* früher auf als in den östlichen Gegenden. Ausgehend von dem sprunghaften Auftreten in verschiedenen Gebieten nahm er mehrere Entstehungszentren an (polytope Entstehung). Zwischen dem ersten Auftreten wie auch der Häufigkeit der melanistischen Formen sah er einen Zusammenhang mit der Industrie. Da aus den industriell nicht beeinflussten Gebieten Nachweise melanistischer Tiere weitgehend fehlten, kam er zu dem Schluß: "Alles dies drängt dazu, die Einwirkungen von Industrie und Großstadt als die Faktoren zu betrachten, die das 'Überhandnehmen schwarz pigmentierter Schuppen' beim Birkenspanner ersielen". Dabei lehnte ULE die von ZUTT schon vor 1900 vertretene These der besseren Schutzfärbung ab und hielt die von HASEBROEK (1914) vertretene These, industrielle Einflüsse wirken direkt als Entstehungsursache für Melanisten, für richtig. Die zahlreichen Meldungen melanistischer Birkenspanner aus weiten Gebieten führte ULE auf eine Zunahme in den Ent-

stehungsgebieten und einer Ausbreitung von dort zurück. Gleichzeitig betonte er ausdrücklich, daß er in den Vorstellungen von HASEBROEK keine generell für alle Lepidopteren zutreffende Erklärung für das Auftreten von Melanisten sah.

Grundlage der in Tab. 13 enthaltenen Angaben über das Erstauftreten von *f. carbonaria* im Untersuchungsgebiet sind die von ULE (1925 a, b) veröffentlichten Angaben. Die Veränderungen und Zusätze, die sich aus der eigenen Literatur- und Sammlungsdurchsicht ergaben, sind gesondert gekennzeichnet.

Tab. 13

Erstnachweise von *Biston betularia f. carbonaria* im Untersuchungsgebiet

Von ULE (1925 a, b) nicht bzw. erst später aufgeführte Erstbeobachtungen sind durch + gekennzeichnet
Erstbeobachtungen, die möglicherweise vor der angeführten Jahreszahl liegen, sind durch - gekennzeichnet

1884	Gotha	LINSTOW (1915)
1887	+ Mühlhausen/Thür.	HOBERT (1930/31)
	+ Hirschberg b. Georgenthal/Thür.	KNAPP (1887)
1891	bei Dresden	STEINERT (1892)
- 1894	+ bei Bautzen	STEINERT (1894)
1894	Leipzig	REICHERT (1900)
- 1898	+ auf dem Valtenberge	SCHÜTZE (1898)
	+ bei Seiffenmersdorf	SCHÜTZE (1898)
1900	Stubbenkammer/Rügen	RIESEN (1901)
	Ballenstedt/Harz	PAULS (1900)
	+ Löbau/Sachsen	RIEDEL (1905)
1903	Berlin	LINSTOW (1915)
	Stralsund	SPORMANN (1909)
- 1905	+ Diersa bei Meißen	RIEDEL (1905)
	+ Chemnitz (Karl-Marx-Stadt)	RIEDEL (1905)

Fortsetzung Tabelle 13

1905	Lietzow/Rügen	SPORMANN (1909)
	+ Berlin-Buch	coll. Zool. Mus. Bln.
1907	+ Strausberg b. Berlin	HEINRICH (1916)
	Bernburg/Saale	HERZ (1916)
	Weißenfels/Saale	UHLIG (1910)
	Zwickau	DOSS (1908)
	+ Nordhausen	BERGMANN (1930)
	+ Usedom	MANTEUFFEL (1908)
1909	Brandenburg	KRIEG (1911)
1910	Naumburg/Saale	ELKNER (1910)
	Goitzsche b. Halle	ANONYMUS (1912)
1911	Schwerin	SCHRÖDER (1933)
	Stollberg/Harz	ULE (1925 b)
	+ Erfurt	BEER (1912)
- 1912	Magdeburg	BORNEMANN (1912)
1912	+ Wittenburg/Mecklenburg	coll. Müritz-Museum
- 1913	Vogtland	SCHWEITZER (1913)
1916	+ Grevesmühlen/Mecklenburg	coll. Müritz-Museum
	+ Warin/Mecklenburg	coll. Müritz-Museum
1917	Cöthen/Sachsen-Anhalt	GILLMER (1917)
1918	Zeithain/Sachsen	DETZNER (1921)
1919	+ Henningsdorf b. Berlin	coll. Zool. Mus. Bln.
ca. 1920	+ Ückeründe	leg. MÜLLER (nach RADDE mdl.)

Bei einem Vergleich der Jahreszahlen zeigen sich bei einigen Gebieten geringe Veränderungen gegenüber den Angaben von ULE, z. B. kommen zu dem Nachweis aus Gotha von 1884 zwei weitere Beobachtungen aus Thüringen aus dem Jahre 1887 hinzu. Neu sind auch die Funde von 1905 von Bautzen und Umgebung, Löbau, Diera und Karl-Marx-Stadt. Während aus Berlin übereinstimmend 1903 der Erstnachweis erbracht wurde, sind nunmehr auch Daten für die Randgebiete Berlin-Buch (1905) und Strausberg (1907) vorhanden. Für Mecklenburg lagen außer den Funden von Rügen (1900), Stralsund

(1903) und Schwerin (1911) bisher keine Beobachtungen vor. Bei der Durchsicht der Lepidopteren-Sammlung im Müritz-Museum waren konnten weitere wichtige Funddaten ermittelt werden (Wittenburg - 1912, Grevesmühlen - 1916, Warin - 1916). Damit ist belegt, daß auch in Mecklenburg *f. carbonaria* an zahlreichen Stellen vorhanden war. Bei einigen Daten ist leider keine genaue Jahresangabe möglich, da die Mitteilungen über das Vorkommen von *f. carbonaria* ohne genauere Angaben in größeren Arbeiten enthalten sind.

Weite Gebiete Mecklenburgs und auch das Gebiet südlich von Berlin (Fläming bis Oder und Neise) waren (und sind z. T. noch immer) lepidopterologisch kaum erforscht, so daß das Fehlen entsprechender Daten nicht verwundert.

Bei einer allgemeinen Beurteilung des Auftretens von *B. betularia f. carbonaria* kann davon ausgegangen werden, daß von 1884 bis 1915 aus dem gesamten hier behandelten Gebiet Beobachtungen der extrem melanistischen Form vorlagen (s. Abb. 6). Wenn auch in einigen Fällen bevorzugt diese Nachweise in Industrie- bzw. Großstadtgebieten gelangen (z. B. Dresden - 1891, Leipzig - 1894), lagen doch ebenso Erstnachweise aus wohl kaum (Thüringen - 1884 - 1887, Umgebung von Bautzen - 1894) bzw. gar nicht industriell bzw. städtisch beeinflussten Gebieten (Rügen, Harz - 1900) vor. Auch wurden andererseits in industriellen bzw. städtischen Ballungsgebieten, die lepidopterologisch gut erforscht waren (z. B. Berlin), erst relativ spät Melanisten festgestellt (Berlin ab 1903).

6.3.2. Zum Vorkommen von *Biston betularia f. insularia*

KETTLEWELL (1965 a) stellt für Großbritannien zum Vorkommen für *f. insularia* fest, daß die Kenntnisse über das Auftreten und die Häufigkeiten dieser Form als unzureichend zu bezeichnen sind. Diese Einschätzung trifft für unser Gebiet ebenso zu. In dem hier untersuchten Gebiet trat

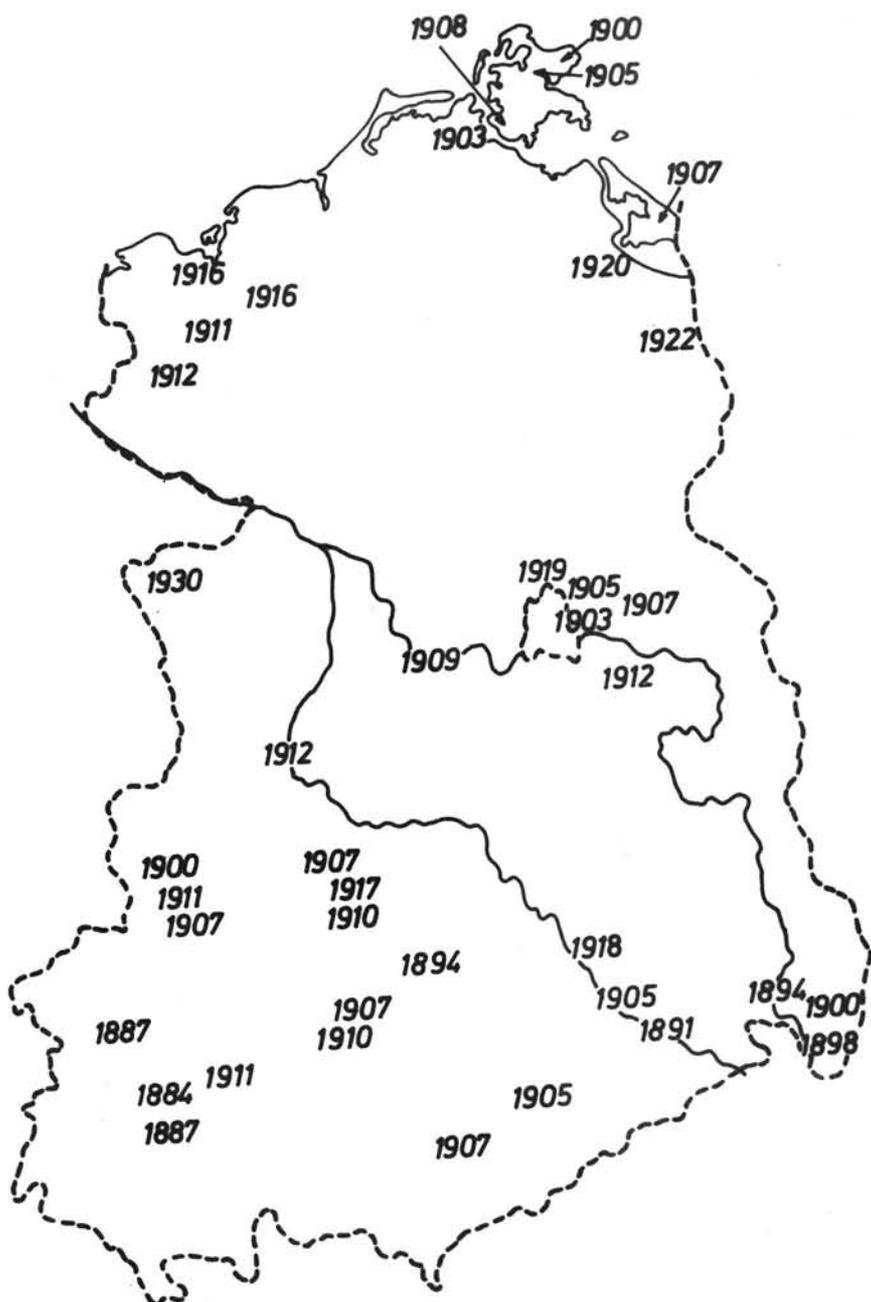


Abb. 6. Erstauftreten von *Biston betularia f. carbonaria* im Untersuchungsgebiet (nach ULE 1925 a, b und ergänzt), Einzelheiten in Tab. 13 und im Text.

f. insularia - ähnlich wie in England - etwa zur gleichen Zeit oder etwas später als die f. carbonaria auf. Angaben über ein Auftreten vor f. carbonaria, wie sie KRTELEWELL (1965 a) für Süd-England anführt, sind aus dem Gebiet der DDR nicht bekannt geworden. Insgesamt sind die Angaben sehr spärlich, was zum Teil sicherlich auch auf die Schwierigkeiten bei der Abgrenzung gegenüber typischen Exemplaren zurückzuführen ist. Die Angaben sind in Tab. 14 enthalten.

Tab. 14

Erstnachweise von Biston betularia f. insularia im Untersuchungsgebiet

1893	Dresden	coll. Zool. Mus. Bln.
1907	Berlin, aus einer Raupe gezüchtet	HEINRICH (1916)
1914	Stralsund	coll. DEI Eberswalde
1921	Zehdenick/Mark, gezüchtet aus Raupe	ULE (1925 a)
	Arnstadt/Thüringen	BERGMANN (1930)
1924	Fegau/Sachsen	coll. Nat. Mus. Leipzig
	Suhl	BERGMANN (1930)

6.4. Zum aktuellen Vorkommen melanistischer Birken-
spanner im kontinentalen Europa

6.4.1. Vorkommen außerhalb der DDR

Bisher liegen keine Veröffentlichungen über die Häufigkeiten der Formen von B. betularia im kontinentalen Europa vor. Als ausführlichste Studie muß die von JUNK (1975) über die BRD und Westberlin erwähnt werden. Aus dieser unveröffentlichten Arbeit hat MÜLLER (1976) die ersten Ergebnisse mitgeteilt. JUNK standen insgesamt Angaben von 5 317 Birkenspannern zur Auswertung zur Verfügung. In der Veröffentlichung von MÜLLER fehlen Angaben über die Erfassungsmethodik dieser Daten. Wohl sind die Angaben relativ

gleichmäßig über die BRD verteilt, aber in weit über 80% lassen sie keine quantitativen Schlussfolgerungen über die Häufigkeiten der Formen zu (nach MÜLLER). Es sind auch keine Angaben über den der Erfassung zugrundeliegenden Zeitraum in der genannten Arbeit enthalten. Nach MÜLLER ist an der Verteilung der Daten eine Häufung der *f. carbonaria*-Funde in den Verdichtungsräumen der BRD erkennbar, während weite Gebiete der Bayrischen Alpen frei von *f. carbonaria*-Nachweisen sind.

Für Westberlin teilte CLEVE (in litt.) für den Zeitraum 1949 - 1971 Angaben von 313 *B. betularia* mit. Danach gehörten 83% zur *f. carbonaria*, 5,5% zur *f. insularia* und 11,5% zur typischen Form. Für den genannten Zeitraum ergaben sich keine wesentlichen Veränderungen der Häufigkeiten der Formen.

Für Holland hat LEMPKE (1952) für ein Fanggebiet ein Überwiegen der *f. insularia* mitgeteilt. In den Untersuchungen in Heemskerk traten 3/5 *f. insularia*, 1/5 *f. typica* und 1/5 *f. carbonaria* auf. In ganz Holland nimmt die *f. carbonaria* eine dominierende Stellung ein (LEMPKE 1970). Bei der Verbreitung der extrem melanistischen Form hat nach LEMPKE die Industrialisierung eine sehr geringe Rolle gespielt.

Aus der ČSSR ist ein Vergleich zwischen *B. betularia*-Daten aus Prag-Ruzyně und Dobruška (im Böhmischem Wald) mitgeteilt worden (NOVAK u. SPITZER 1972). Danach kamen 1968/69 in Prag 14 bzw. 10% *f. typica*, 4 bzw. 2% *f. insularia* und 82 bzw. 88% *f. carbonaria* vor. In den Fängen im Böhmischem Wald gehörten im gleichen Zeitraum zur *f. typica* 93 bzw. 91%, zur *f. insularia* 1 bzw. 6% und zur *f. carbonaria* 6 bzw. 3%.

Für das Gebiet Slovenský raj teilt REIPRICH (1960) den Nachweis eines melanistischen Exemplars vom 15. VI. 1947 mit. Er zählt dieses Exemplar zur *f. carbonaria*. Aus dem beigegebenen Foto ist aber eindeutig zu erkennen, daß dieses

Tier ein dunkles f. insularia-Exemplar ist. Ob dieser eine Nachweis die wirkliche Häufigkeit widerspiegelt, ist fraglich, da in dem genannten Gebiet bisher ultraviolette Licht kaum zum Nachtfang benutzt wurde (S. 415).

LEMEKE (in litt.) sah 1968 in Stola (Hohe Tatra CSSR) in etwa 1 000 m Höhe nur dunkle Exemplare des Birkenspanners fliegen. Er konnte ein Pärchen fangen. Das Männchen hat völlig schwarze Vorder- aber hellere (besonders der vordere Teil) Hinterflügel.

In West-Bieszczady und in der Hügellandschaft von Przemysł (VR Polen) kommen von B. betularia 50% melanistische Tiere vor, wobei f. carbonaria am häufigsten ist (BIELEWICZ 1973).

Nach DROZDA (1970) ist das Vorkommen melanistischer Schmetterlingsformen in Schlesien (VR Polen) von der Entwicklung der Industrie abhängig. Der erste Falter der f. carbonaria wurde 1892 gefangen. Im gering industrialisierten Niederschlesien wurden bei 167 Macrolepidopteren-Arten melanistische Vertreter festgestellt. Im Gegensatz dazu kommen im stark industrialisierten Oberschlesien bei 265 Macrolepidopteren-Arten melanistische Vertreter vor. Angaben über die Anteile von typischen und melanistischen Exemplaren der Arten sind in der Arbeit nicht enthalten.

Der erste sichere Nachweis von f. carbonaria in der UdSSR ist kürzlich durch den Fang eines Männchens etwa 20 km östlich von Riga erfolgt (SULCS in litt.). Ob die Angabe von PETERSEN (1924) zutrifft, daß "Übergangsstücke zur f. carbonaria" am Baikalsee häufig sind, konnte nicht ermittelt werden.

Nicht bekannt geworden ist, ob bei den umfangreichen landesweiten Lichtfallenfängen in der VR Ungarn von B. betularia auch die unterschiedlichen Formen registriert worden sind. JABLONSKAY (1972) berichtete über das Vorkommen melanistischer Birkenspanner im nordungarischen Mátra-Gebirge, allerdings ohne Angabe über die Häufigkeiten der

Formen zu machen.

In den italienischen Südalpen wurde die *f. insularia* in wenigen Exemplaren gefangen; Nachweise der *f. carbonaria* fehlen bisher (WOLFSBERGER 1965, 1971).

Durch diese Aufstellung soll kein genaues Bild über das Vorkommen melanistischer Birkenspanner im kontinentalen Europa vermittelt werden. Über das Vorkommen in diesen Ländern kann nur nach gründlichem Studium der Literatur und der Sammlungen sowie durch den Kontakt zu den Entomologen eine richtige Einschätzung erfolgen. Auf Grund der Schwierigkeiten, die sich dabei ergeben, wurde für die vorliegende Arbeit diese Fragestellung nicht in den Mittelpunkt gestellt.

6.4.2. Vorkommen in der DDR

Eine der wichtigen Aufgaben bei der Untersuchung des Melanismusproblems bei einigen Lepidopteren und bei *Adalia bipunctata* bestand in der Sammlung von ausreichenden Serien, die eine Einschätzung der Häufigkeiten der Formen ermöglichen. Eine annähernde Lösung dieser Aufgabe konnte nur durch die Mitwirkung zahlreicher Freizeit-Entomologen erreicht werden. So wurde bereits am Beginn der Arbeiten über persönliche Kontakte (120 Entomologen der DDR wurden angeschrieben), über einen Aufruf zur Mitarbeit in einer der entsprechenden Fachzeitschriften (SCHUMMER 1972) und durch Vorträge auf die Problemstellung aufmerksam gemacht und die Möglichkeiten zur Mitarbeit aufgezeigt. Als Ergebnis dieser Bemühungen kann festgestellt werden, daß von 40 Entomologen der DDR. Meldungen über die interessierenden Insektenarten mitgeteilt wurden. Wohl sind diese Daten nicht gleichmäßig über das Gebiet der DDR verteilt (Abb. 7), aber insbesondere aus Berlin und der weiteren Umgebung (mit einem deutlichen Gradienten in der Umweltbelastung) liegen für *B. betularia* zahlreiche Angaben vor (Abb. 8).

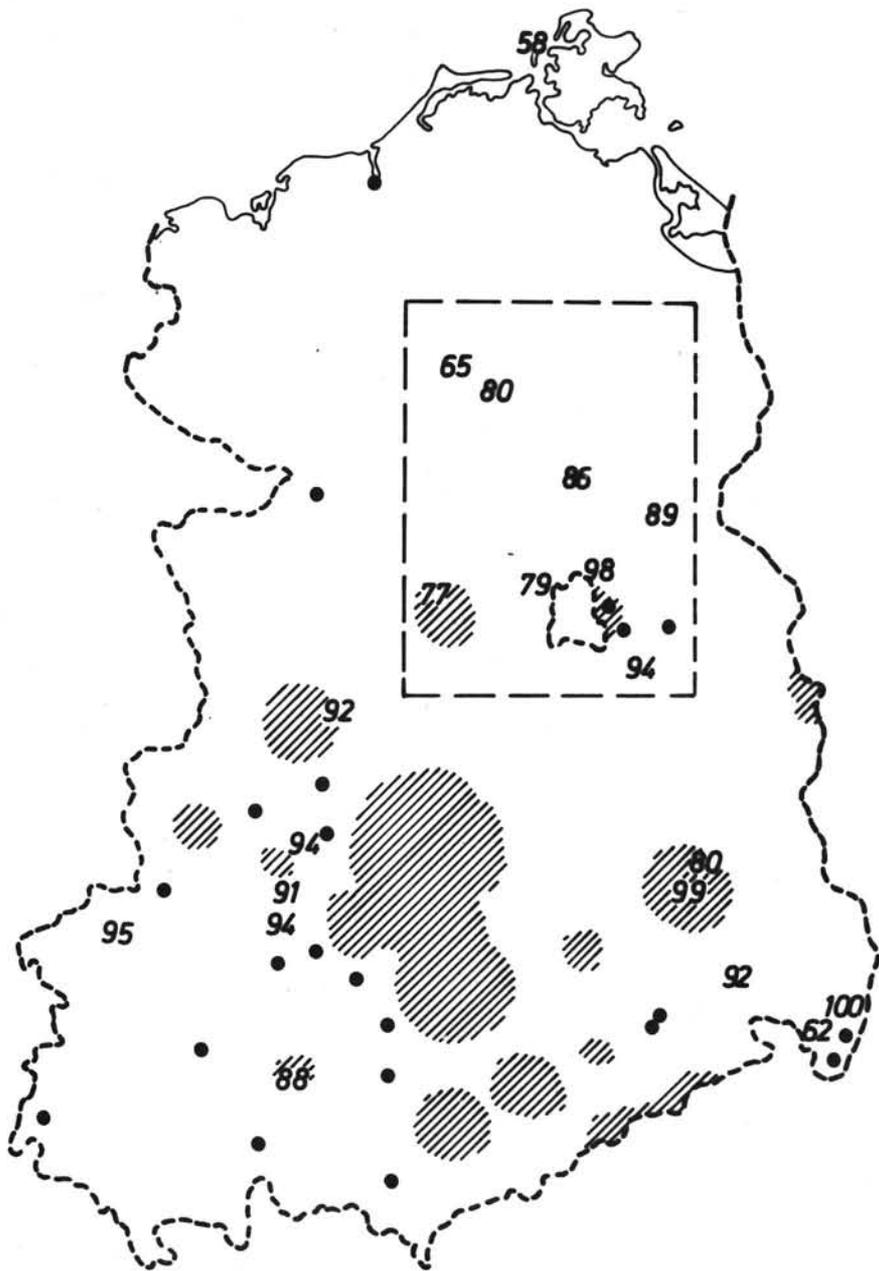


Abb. 7. Prozentuale Häufigkeiten der melanistischen Formen (f. insularia und f. carbonaria) von *Biston betularia* im Vergleich mit der Umweltbelastung in der DDR.

(Umweltbelastung nach HENTSCHEL /1963/, verändert).

//// großräumig verschmutzte Gebiete

● lokal verschmutzte Gebiete

Nebenkarte s. Abb. 8

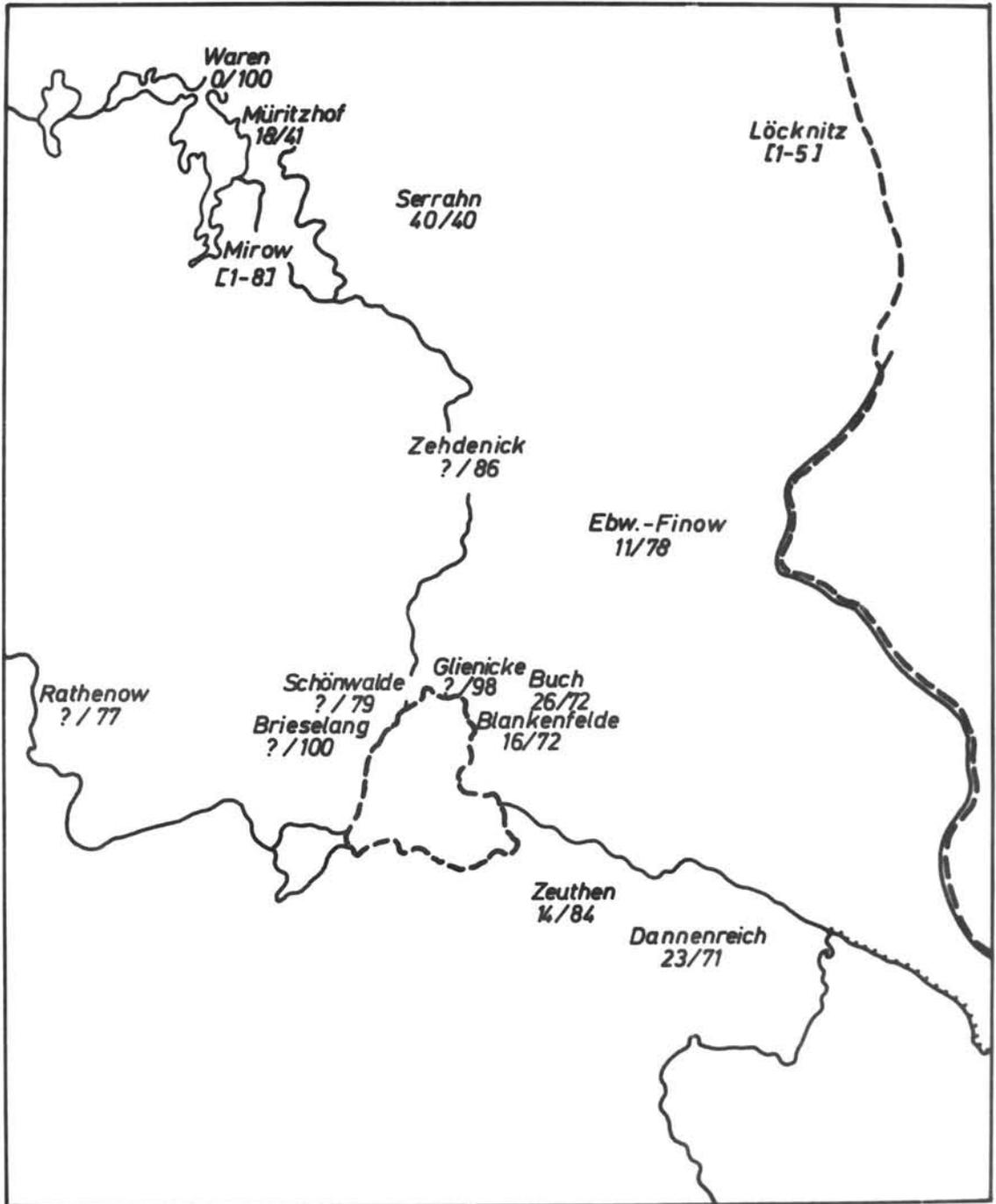


Abb. 8. Häufigkeiten der melanistischen Formen (f. insularia und f. carbonaria) von *B. betularia* in Berlin und der weiteren Umgebung.

- 10/10 erste Zahl: f. insularia-Anteil (%)
zweite Zahl: f. carbonaria-Anteil (%)
- ?/10 f. insularia-Anteil nicht bekannt, Zahl gibt
f. insularia- und f. carbonaria-Anteil an (%)
- 1-1 absolute Anzahl der gefangenen Falter: erste
Zahl: typische Exemplare, zweite Zahl: mel-
anistische Exemplare (f. insularia u. f. car-
bonaria)

Alle mitgeteilten bzw. veröffentlichten Daten sind in Tab. 15 enthalten. Für den Zeitraum von 1960 - 1975 konnten die Angaben von 4 673 *B. betularia*-Exemplaren ausgewertet werden. Diese Angaben informieren nicht nur über die konkreten Situationen in den verschiedenen Gebieten, sondern weisen gleichzeitig auch auf die Gebiete hin, aus denen unzureichende Angaben vorliegen. Somit soll durch diese erste Zusammenstellung über die Häufigkeiten der Formen von *B. betularia*, *B. strataria* und *Adalia bipunctata* neben der Information über den aktuellen Stand gleichzeitig für eine weitere Erfassung der entsprechenden Angaben aufgefordert werden.

Die weitaus überwiegende Anzahl der *B. betularia* und *B. strataria* Exemplare wurde mit Lichtfallen erbeutet. Da von KETTLEWELL und anderen Beobachtern auch andere Fangtechniken benutzt wurden, folgen einige methodische Ausführungen zur Materialsammlung.

Als Lichtquelle dienten HQD- bzw. HQL-Lampen, die einen relativ hohen UV-Strahlungsanteil haben. Die von KOCH (1950) geäußerte Ansicht, daß Schmetterlinge heliophile Insekten sind und deshalb die Lichtquellen anfliegen, ist mehrfach widerlegt worden. Vielmehr kann man davon ausgehen, daß durch die Lichtquelle der fliegende Falter seine Raum- und Richtungsorientierung verliert (KURTZE 1974). Für einige Lepidopteren-Arten sind UV-Sehfarbstoffe nachgewiesen worden (z. B. für *Deilephila elpenor* L. durch HAMDORF u. a. /1972/). Dies ist vermutlich der Grund, daß bei Einsatz von UV-strahlungsintensiven Lichtquellen höhere Fangzahlen erreicht werden. Mit Hilfe der Lichtfangmethode werden die flugfreudigen, paarungswilligen Männchen gefangen, dabei werden sie bei ihrem Suchflug zu einem paarungswilligen Weibchen irretiert. Von den Geometriden-Arten werden Weibchen selten erbeutet, da sie während der Abgabe der Sexuallockstoffe fluginaktiv sind (EDWARDS 1962).

Tab. 15

Funddaten von *Biston betularia* aus dem Untersuchungsgebiet

Fangort	Fangzeit	Fänger	Anzahl der Exemplare typ. insul. carb. Gesam	typ. insul. carb.	Gesamt	typ. insul. carb.	prozentualer Anteil
Bez. Rostock							
Kloster-	1961-65	URBAHN	12	3	-	15	
Hiddensee		SCHUMMER	15	34	-	49	42 69 58
Buddenhagen bei Saffnitz	1961-62	URBAHN	2	?	13	15	? ? 87
Ückeritz/ Usedom	1965, 67	URBAHN	1	-	7	8	
Bez. Schwerin							
Ventschow Kr. Schwerin	1969	DEUTSCHMANN	2	0	3	5	
Bez. Neubran- denburg							
Müritzhof	1970-75	URBAHN	71	33	71	175	41 18 41
Feineck-See bei Waren	1974, 75	IFFERT	-	-	27	27	35 - 16 100 49
Serrahn bei Nüstrelitz	1970-74	MATZ, DRECHSEL, SCHUMMER	7	13	15	35	20 37 43
Mirow	1972, 73	SCHUMMER	1	-	8	9	
Löcknitz Kr. Pasewalk	1973	BUSCHLING	1	4	1	6	
Neubranden- burg	1970-73	BUSCHLING	4	3	1	8	

Tab. 15 (Fortsetzung)

Fangort	Fangzeit	Fänger	Anzahl der Exemplare typ. insul. carb.	Gesamt typ. insul. carb.	prozentualer Anteil insul. carb.	Anteil meien.
<u>Bez. Potsdam</u>						
Zehdenick	1962-69	URBAHN	11	53	?	?
	1970-75	URBAHN	1	17	4	18
Glienicke/ Nordbahn	1968, 69	HAEGER	6	317	?	?
	1970-72,	HAEGER	43	1743	?	?
	1974-75	HAEGER	-	36	?	?
Brieselang	1974, 75	HAEGER	3	142	24	14
Zeuthen	1972-75	HAHN	3	18	?	?
Schönwalde	1973	GERICKE	40	132	?	?
Rathenow	1972-73	GERICKE	43	170	?	?
Kreuzbruch	1959	HAEGER(1963)	16	60	185	261
			20	13	158	193
			16	21	98	135
			0	?	6	6
<u>Bez. Frankfurt</u>						
Dannereich	1974-75	GELBRECHT	16	60	185	261
Eberswalde-	1967-69	DUCKERT	20	13	158	193
Finow	1970-73	DUCKERT	16	21	98	135
Lebus	1974, 75	HAEGER	0	?	6	6
<u>Berlin</u>						
Ein-Blanken-	1972-75	HAHN	6	8	35	49
felde			1	17	47	65
Bln-Buch	1972-74	SCHUMMER	1	17	47	65

Tab. 15 (Fortsetzung)

Fangort	Fangzeit	Fänger	Anzahl der Exemplare typ. insul. carb.	Gesamt	typ. insul. carb.	prozentualer Anteil	insul. carb.
<u>Bez. Magdeburg</u>							
Möser	1936-40	HERING	4	20	24	17	?
	1943-50	HERING	6	67	73	8	?
	1951-60	HERING	28	322	350	8	?
<u>Bez. Cottbus</u>							
Kr. Spremberg	1970-74	FRITSCH	31	114	153	20	5
Nardt, Kr. Hoy- erwerda	1972	SCHUMMER	1	131	132	1	-
Luckau	1974	HAEGER	-	18	18	-	?
<u>Bez. Halle</u>							
Eisleben	1963-70	BABIAK	3	22	33	9	24
Röblingen	1953-55	BABIAK	1	5	9	31	19
	1961-64	BABIAK	4	3	7		50
Merseburg	1969, 74	SPICHALE	2	5	7		
Querfurt	1965-71	WOLTER	16	270	290	6	1
<u>Bez. Erfurt</u>							
Eisenach	1965-69	APFEL	4	11	21	19	29
Apolda	1970-73	JÖCK	1	4	8		
Eiличе- rode	1966-69	JUNG	2	17	20	10	5
	1972	JUNG	1	40	41	3	-

Tab. 15 (Fortsetzung)

Fangort	Fangzeit	Fänger	Anzahl der Exemplare typ. insul. carb. Gesamt	insul. carb.	prozentueller Anteil typ. insul. carb.	insul. carb.	melan.
<u>Bez. Gera</u>							
Jena	1962-64	URBAHN	-	11	11		
Loberschütz	1964, 66, 69	URBAHN	4	17	22	18	5
bei Jena	1972-75	URBAHN	1	9	10	16	77
							84
<u>Bez. Dresden</u>							
Meschwitz	1972	ZILLER	5	15	20	7	21
Schönewald	1973	KRETSCHMER	-	-	82	-	-
Berzdorf							100
Niederoderwitz	1950-60	GÜNTHER	2	7	9	11	39
	1961-69	GÜNTHER	20	8	25	38	21
						31	15
						47	48

Durch das Verharren der Weibchen an einem Ort wird die Paarungschance vergrößert. Erst am Ende der nächtlichen Aktivitätsphase treten Weibchen vereinzelt am Licht auf. An dem umfangreichen ungarischen Untersuchungsmaterial konnte festgestellt werden, daß die zum Licht fliegenden Weibchen fast stets befruchtet waren (KOVACS 1962).

In einigen Fällen wurden durch Zufall an Bäumen, Zäunen u. ä. Stellen tagsüber ruhende Falter gefunden. Systematisch durchgeführtes Absuchen von Baumstämmen in den Gebieten Mierow, Kr. Neustrelitz, Brandenburg und Nardt, Krs. Hoyerswerda blieb erfolglos.

Erfolgreich wurden von KETTLEWELL und anderen Forschern nicht befruchtete Weibchen im Käfig zum Fang benutzt. Die auf Grund der Sexuallockstoffe der Weibchen den Käfig anfliegenden Männchen wurden dann abgesammelt. Diese Methode kann durch den Einsatz von Reusenkäfigen und dem Schutz der Weibchen vor einer Begattung (und damit Ende der Abgabe der Sexuallockstoffe) noch effektiver gestaltet werden, da mit diesen "Selbstfangeinrichtungen" in einer Nacht größere Gebiete befangen werden können. Andererseits wirkt der Sexuallockstoff auf eine größere Distanz als die Lichtstrahlung. Weiterhin kann die Methode mit den Weibchen in allen Gebieten eingesetzt werden, da die Arbeit unabhängig von elektrischen Anschlüssen möglich ist. Bei den eigenen Untersuchungen war die Anwendung dieser Methode nicht möglich, da wegen der fehlenden Zuchten keine unbefruchteten Weibchen zur Verfügung standen.

Bei beiden Fangmethoden werden fast bzw. ausschließlich nur Männchen erbeutet. Aus den Zuchten ist bekannt, daß der Melanismus beim Birkenspanner nicht geschlechtsspezifisch auftritt. Ebenso sind bei der Anwendung beider Methoden im gleichen Gebiet keine Unterschiede in den Häufigkeiten der Formen aufgetreten. Das bedeutet, daß die Serien auch bei verschiedener Fangmethodik vergleichbar sind.

7. *Biston strataria* HUFN.

Etwa 100 Jahre nach dem Auftreten schwarzer *B. betularia* Falter wurde über solche von *B. strataria* berichtet. Am 4. April 1941 konnte in Budapest/Ungarn 1 Männchen erbeutet werden (SZENT-IVANY 1941). Im April 1949 fing KOCH in Wachwitz bei Dresden 2 schwarze Exemplare und beschrieb sie als mut. *melanaria* (KOCH 1949). Die bisher im Gebiet der DDR und Westberlin erfolgten Nachweise der f. *melanaria* sind in Tab. 16 aufgeführt.

Tab. 16

Erstnachweise von *Biston strataria* f. *melanaria* im Untersuchungsgebiet

1949	Wachwitz bei Dresden	KOCH (1949)
1953	Beersdorf, Krs. Zeitz	SCHADEWALD
etwa 1955	Vogtland	KOCH (nach GLEVE 1968)
1958	Gera-Langenberg	SCHNAPPAUF
	Ziegelrodaer Forst b. Querfurt	WOLTER (1961)
1960	Bad Blankenburg/Thür.	STEUER (1965)
1962	Klößen, Krs. Jessen	WERNER
1963	Eisleben	O. MÜLLER
	Stadtforst Halle	KAMES, O. MÜLLER
1966	Magdeburg-Crakov	DOBERITZ
1967	Borna bei Leipzig	JUNGMANN
1968	Bad Frankenhausen/Kyffh. Pfauneninsel/Westberlin	KAMES CLEVE (1968)
1972	Rathenow	GERIGKE
1973	Klitten, Krs. Borna	RICHTER
1974	Zeuthen bei Berlin	HAHN
1975	Spremberg	QUAST (nach HABGER)

Die in Abb. 9 eingetragenen Erstnachweise deuten darauf hin, daß nach der Meldung von 1949 Beobachtungen zuerst in den Gebieten westlich der Elbe gelangen und dann Beobachtungen

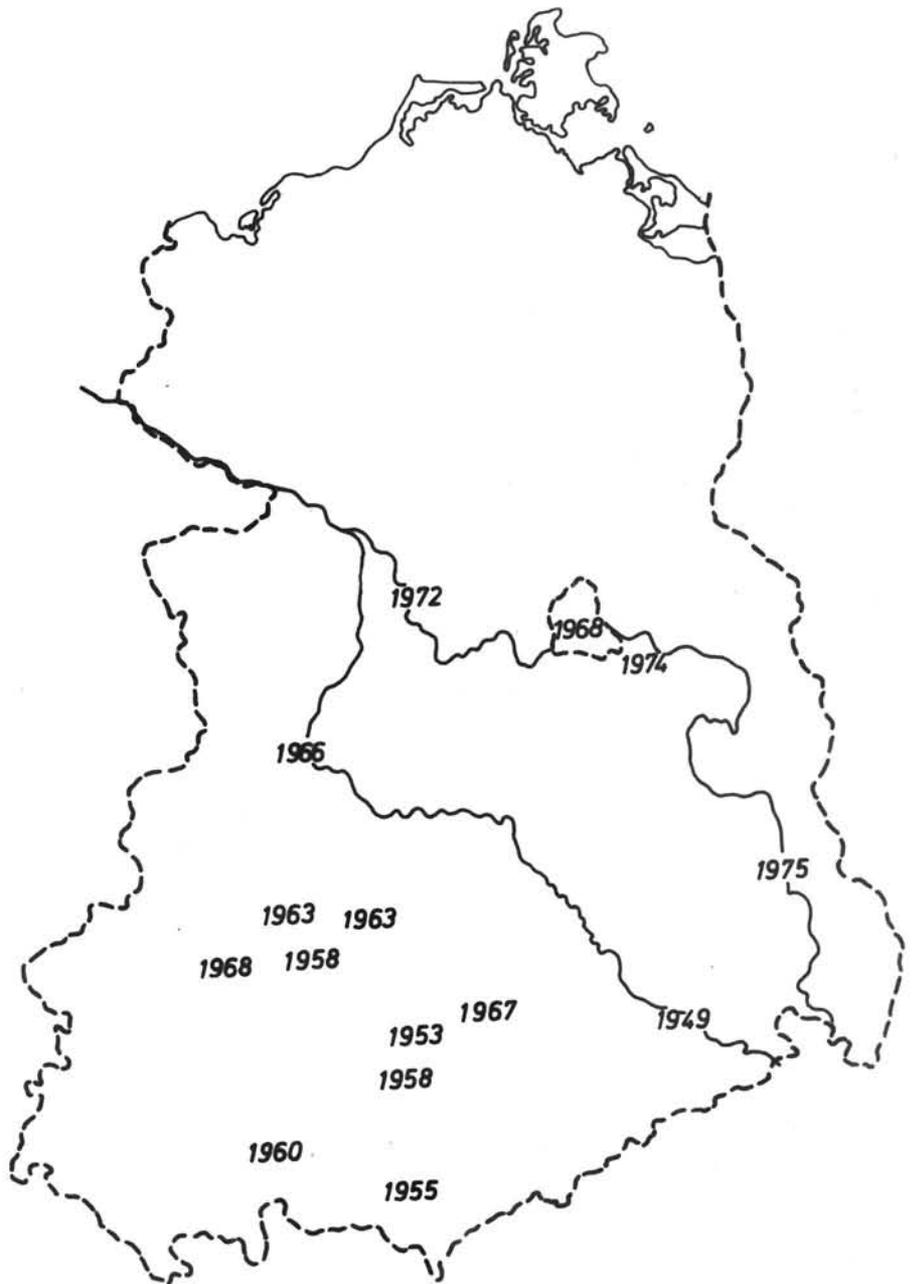


Abb. 9. Erstaufreten von *Biston strataria f. melanaria* im Untersuchungsgebiet (s. Tab. 16).

von Magdeburg, Berlin, Rathenow, Zeuthen und Spremberg bekannt wurden. Allerdings muß dabei beachtet werden, daß nach einer Zusammenstellung von URBAHN (in litt.) aus dem NW des Bezirkes Potsdam und aus dem Bezirk Schwerin keine Nachweise von *B. strataria* aus den letzten 20 Jahren vorliegen. Aus dem Bezirk Rostock sind nur 2 Fundorte und aus dem Bezirk Neubrandenburg 4 Fundorte bekannt. Diese Kenntnislücken sind auf die für die genannten Gebiete fehlenden Beobachter zurückzuführen, so daß die wirkliche Grenze des Vorkommens der *f. melanaria* nach Norden nur schwer anzugeben ist.

Über die Häufigkeit der melanistischen Form in verschiedenen Gebieten liegen nur wenige Beobachtungen vor. WOLTER (1961) berichtete aus seinem Fanggebiet Ziegelredaer Forst bei Querfurt, daß nach dem Erstfund 1958 und einem weiteren Exemplar 1960 im Jahre 1961 14 *f. melanaria* unter 120 normalgefärbten *B. strataria* auftraten. STEUER (1965) fing in Bad-Blankenburg/Thür. 1960 erstmals 2 melanistische Exemplare und dann je einen Falter 1964 und 1969, wobei die Art in diesem Gebiet als häufig bezeichnet werden kann und in jeder Fangsaison 15 - 30 Falter notiert wurden (STEUER in litt.). Nach KAMES (in litt.) waren 1963 - 1966 in Stadtforst Halle etwa 8% melanistische Tiere vorhanden. CLEME (in URBAHN 1971) fing auf der Pfaueninsel/Westberlin unter 34 Exemplaren einen *f. melanaria* Falter. In Rathenow traten 1972 bei 37 typischen 2 melanistische Tiere auf; 1973 (24 gefangene Expl.) und 1974 (11 gefangene Expl.) fehlte *f. melanaria* (GERICKE in litt.). In Zeuthen wurde 1974 1 schwarzes Exemplar unter 10 normalgefärbten *B. strataria* nachgewiesen, während im nahegelegenen Dammereich 1974 und 1975 bei 71 Faltern wohl einige verdunkelte Männchen auftraten, diese aber keineswegs zur *f. melanaria* gerechnet werden können (GELBRECHT in litt.).

Nach diesen Angaben stellen Falter der *f. melanaria* bisher höchstens 10% in den Populationen, wobei die Häufigkeit in

den einzelnen Jahren noch sehr verschieden sein kann.

8. *Adalia bipunctata* L.

Diese häufige Coccinelliden-Art überwintert im adulten Stadium. Die Interquartiere werden in den ersten warmen Apriltagen (bei Temperaturen von 7 - 10°C) verlassen und kurz darauf auch die ersten Eier gefunden (PRUSZYNSKI u. LIPA 1970).

Für Mitteleuropa wurden sehr unterschiedliche Angaben über die Generationenzahl/Jahr veröffentlicht. MEISSNER, KLAUSNITZER und HONEK geben 1 Generation/Jahr an, PRUSZYNSKI u. LIPA für Polen 2 Generationen/Jahr und TIMOFEEF-RESSOVSKY 3 und in einigen Jahren sogar 4 Generationen/Jahr.

Bei einigen Coccinelliden-Arten variieren die Zeichnungselemente der Elytren sehr stark. Von *Adalia bipunctata* sind aus dem europäisch-asiatischen Anteil des Areals etwa 150 Aberrationen bekannt (PÜRSCH 1967), während in Nordamerika bisher keine melanistischen *A. bipunctata* nachgewiesen wurden (DILLON u. DILLON 1972). In allen bisherigen mitteleuropäischen Untersuchungen stellten dabei drei Formen (typisch, quadrimaculata, sexpustulata) (Abb. 10) die weitaus größten Anteile; dies registrierte u. a. REICHERT (1904) für die Umgebung von Leipzig und CREED (1966) für England. Die Ausbildung der Zeichnungselemente dieser drei Formen basiert auf drei allelomorphen Genen, wobei die melanistischen Formen dominant über die typische Form sind (FORD 1964).

Auch die Färbung des 4. Larvenstadiums ist sehr variabel. KLAUSNITZER u. FÖRSTER (1973) unterschieden bei ihrem Sammlungsmaterial aus Dresden, Tharandt und Moritzburg 16 Farbformen. Ein wesentlicher Zusammenhang zwischen der Färbung der Larve und dem Geschlecht bzw. der Färbung der Imagines scheint nicht zu bestehen. Auch bei anderen im



typische Form f. sexpustulata f. quadrimaculata

Abb. 10

Die in Mitteleuropa häufigsten Formen von *Adalia bipunctata*
(aus CREED 1971 a)

Larven- und Imaginalstadium polymorph gefärbten Insektenarten besteht kein Zusammenhang zwischen den einzelnen Farbformen der unterschiedlichen Entwicklungsstadien (DIEROFF 1909).

Der Anteil melanistischer Formen im Verhältnis zu typisch gezeichneten Tieren ist innerhalb einer Population (auch jährlichen ?) Schwankungen unterworfen und variiert zwischen den einzelnen Populationen z. T. stark. Seit 1900 wurden in verschiedenen Gebieten Europas Untersuchungen über die Variabilität von *A. bipunctata* durchgeführt. Die folgende Aufstellung gibt einen Überblick über diese Arbeiten:

- MEISSNER (1907 - 1912)

seine eigenen Untersuchungen führte er an zwei Stellen in Potsdam (Bassinplatz, Telegraphenberg) durch. Zusätzlich konnte er Funde anderer Sammler aus Halle, der

Niederlausitz und der Umgebung von Frankfurt/O mitteilen.

- TIMOFEEF-RESSOVSKY (1940)

Diese Untersuchungen wurden während des gesamten Jahreszyklus (also unter Einschluß des Winterquartiers) in einem Institutskomplex in Berlin-Buch durchgeführt.

- LUSIS (1928 - 1973)

Von LUSIS wurde eine umfangreiche Materialsammlung von Leningrad und der Umgebung von Riga in Beziehung zu klimatischen und geographischen Faktoren gesetzt.

- CREED (1966 - 1975)

In zahlreichen Arbeiten hat CREED den Melanismus bei *A. bipunctata* als Industriemelanismus bezeichnet. Seine bisherigen Arbeiten betreffen England bzw. Vergleiche mit den anderen Untersuchungen. Arbeiten über *A. bipunctata* in Italien sind in Vorbereitung.

- HONEK (1975)

An 29 Orten in Böhmen (CSSR) wurden von 1971 - 1974 Aufsammlungen vorgenommen und mit Umweltfaktoren verglichen.

Während MEISSNER (1912) ausdrücklich darauf verweist, daß bei allen Erfassungen in Potsdam die typisch gefärbten Tiere in der Mitte der Flugzeit mit durchschnittlich 51,8% am geringsten auftraten, sollen sie zu Beginn (63,5%) und am Ende der Flugzeit (63,6%) gleich häufig gewesen sein. Diese Beobachtung steht im Gegensatz zu den Mitteilungen anderer Autoren (z. B. TIMOFEEF-RESSOVSKY), wonach im Laufe des Jahres der Anteil melanistischer Tiere zunimmt und beim Einflug in das Winterquartier seinen Höhepunkt erreicht. Während des Winters sind die dunklen Tiere anfälliger und aus diesem Grunde verlassen im Frühjahr mehr typische Tiere das Überwinterungsquartier: In den Jahren 1930 - 1938 hat TIMOFEEF-RESSOVSKY im Frühjahr unter 2 848 *A. bipunctata* 1 784 melanistische Exemplare (= 37,4%), im Herbst bei 5 488 Tieren aber 3 220 melanistische Exemplare gefangen

(58,7%). Sowohl von HONEK als auch bei den eigenen Untersuchungen wurde kein saisonaler Unterschied im Anteil der Formen festgestellt.

Je niedriger die durchschnittlichen Temperaturen sind, desto stärker sollen sie als Selektionsdruck auf die melanistischen Käfer wirken. Im Sommer dagegen wirken sich höhere Temperaturen ungünstiger auf die roten Tiere aus (TIMOFEEF-RESSOVSKY). Dies steht im Einklang mit den Beobachtungen von MARRINER (1926). Nach CREED (1975) wirken sich in Birmingham die jeweiligen Temperaturen (als Selektionsdruck) nicht so stark auf die Morphenverteilungen aus wie dies in Berlin der Fall ist. Dabei ist zu bedenken, daß Birmingham ein stark maritimes Klima aufweist, die Temperaturen also geringeren Schwankungen unterliegen als in Berlin.

Neben den klimatischen Faktoren (in ihrer direkten Wirkung) wurde vor allem die größere Aktivität der melanistischen *A. bipunctata* für ihre Zunahme im Sommerhalbjahr in den Populationen verantwortlich gemacht. Bei genaueren Untersuchungen von *A. bipunctata*-Paaren war beobachtet worden, daß die Zahl verpaarter melanistischer Tiere höher war, als es aus ihrem Anteil in den Populationen zu erwarten war. Für Potsdam liegen nach den Beobachtungen von MEISSNER (1912) folgende Angaben vor (Tab. 17).

Tab. 17

Theoretische und wirkliche Anzahl verpaarter typischer (t) und melanistischer (m) *A. bipunctata* in Potsdam.

	t x t	(MEISSNER 1912)		Gesamt
		t x m	m x m	
errechnet	63,5	92,8	37,7	
beobachtet	60	90	44	194

Dies Ergebnis deutet darauf hin, daß die Aktivität der melanistischen Tiere höher als die der typisch gefärbten

Tiere ist. Positiv wirkt sich dabei aus, daß die melanistischen Käfer im Tagesverlauf ihre Optimaltemperatur schneller erreichen und somit vor den typischen Käfern aktiv werden und den Geschlechtspartner aufsuchen können. Die bereits seit langem geäußerte Ansicht über eine generell höhere Aktivität dunkler Individuen gegenüber typisch gefärbten bei gleicher Temperatur ist kürzlich für *A. bipunctata* experimentell bestätigt worden (BENHAM u. a. 1974). Bei Benutzung einer 40 W-Lampe als Wärmequelle und einem Abstand von 10 cm zur Wärmequelle wurden dunkle *A. bipunctata* um $0,5 - 0,9^{\circ}\text{C}$ wärmer als rote Tiere (nach JABLOKOW 1975).

Ob Melanisten länger in Kopula verbleiben und die typischen Tiere auch dadurch eine geringere Kopulationschance haben (falls die Weibchen mehrfach befruchtet werden), ist nicht sicher bekannt (CREED 1975).

Von den früheren Autoren (z. B. MEISSNER) wurde für das Vorkommen von Melanisten bei *A. bipunctata* keine generelle Erklärung gegeben. CREED formulierte als erster Autor einen Zusammenhang zwischen den unterschiedlichen Häufigkeiten der Melanisten und den verschiedenen Höhen der Umweltbelastungen. Von ihm wird die Erhaltung des Polymorphismus bei *A. bipunctata* - ähnlich wie für den Birkenspanner durch KETTLEWELL - auf Selektionsvorteile der melanistischen Tiere in industriell beeinflussten Gebieten zurückgeführt. Bei der Erklärung des Selektionsvorteils der melanistischen *A. bipunctata* geht CREED allerdings - sicherlich zu Recht - davon aus, daß die dunklen Tiere keinen optisch besseren Schutz als die typisch gefärbten Tiere besitzen. Bei der Einschätzung der Stärke eines Selektionsvorteils der melanistischen *A. bipunctata* ist zu beachten, daß die Coccinelliden von den möglichen Predatoren wegen des unangenehmen Geschmacks gemieden werden (FRAZER u. ROTHSCHILD 1960). Bei dem Vergleich der unterschiedlichen Häufigkeiten melanistischer *A. bipunctata* in England mit der Umweltbelastung

zeigte sich eine weitaus deutlichere positive Korrelation als dies von KETTLEWELL (1965) für den Birkenspanner im gleichen Gebiet nachgewiesen werden konnte (CREED 1966, 1971 a, 1975) (Abb. 11). Als wesentlicher beeinflussender Faktor für *A. bipunctata* wird von CREED die lokale Smog-Belastung angesehen, während nach KETTLEWELL für *B. betularia* in England der SO_2 -Gehalt der Luft von entscheidender Bedeutung sein soll. CREED sieht in dem Vorhandensein eines Klines im prozentualen Anteil der Melanisten in weiträumigen Gebieten (von nicht bis stark umweltbelastet) und in der Abnahme der Melanisten nach der Anwendung von Maßnahmen zur Verringerung der Smog-Belastung in Birmingham (CREED 1971 b) die Berechtigung, bei *A. bipunctata* von einem "Industriemelanismus" zu sprechen.

LUSIS (1961) hat bei seinen Untersuchungen einen nur geringen Zusammenhang zur Umweltbelastung gefunden. Nach seinen Beobachtungen begünstigt auch das feuchte Meeresklima die Melanisten. SCALI u. CREED (in Vorbereitung) fanden bei der Bearbeitung italienischen Materials ebenfalls einen Zusammenhang zwischen Klima und Melanistenhäufigkeit, allerdings ist nach diesen Autoren die Temperatur der wesentlichere Faktor. Bereits TIMOFEEF-RESSOVSKY hatte die Temperatur als wichtigen Selektionsfaktor für *A. bipunctata* herausgestellt.

BENHAM u. a. (1974) haben bei einem Vergleich von Melanistenhäufigkeit und jährlicher Sonnenscheindauer gefunden, daß Smog keinen deutlichen direkten Einfluß auf die Melanistenhäufigkeit hat, sondern entscheidend die Sonnenscheindauer ist. Dabei ist zu beachten, daß die Smog-Konzentration über großen Städten bzw. Industriegebieten die Sonnenscheindauer herabsetzt. Auch LUSIS (1961) wies auf eine bessere Ausnutzung der verminderten Sonnenstrahlung in verschmutzten Gebieten durch schwarze *A. bipunctata* hin. CREED (1971 a) hat die Frage des direkten bzw. indirekten Einflusses von Smog ausführlich diskutiert. Bei den

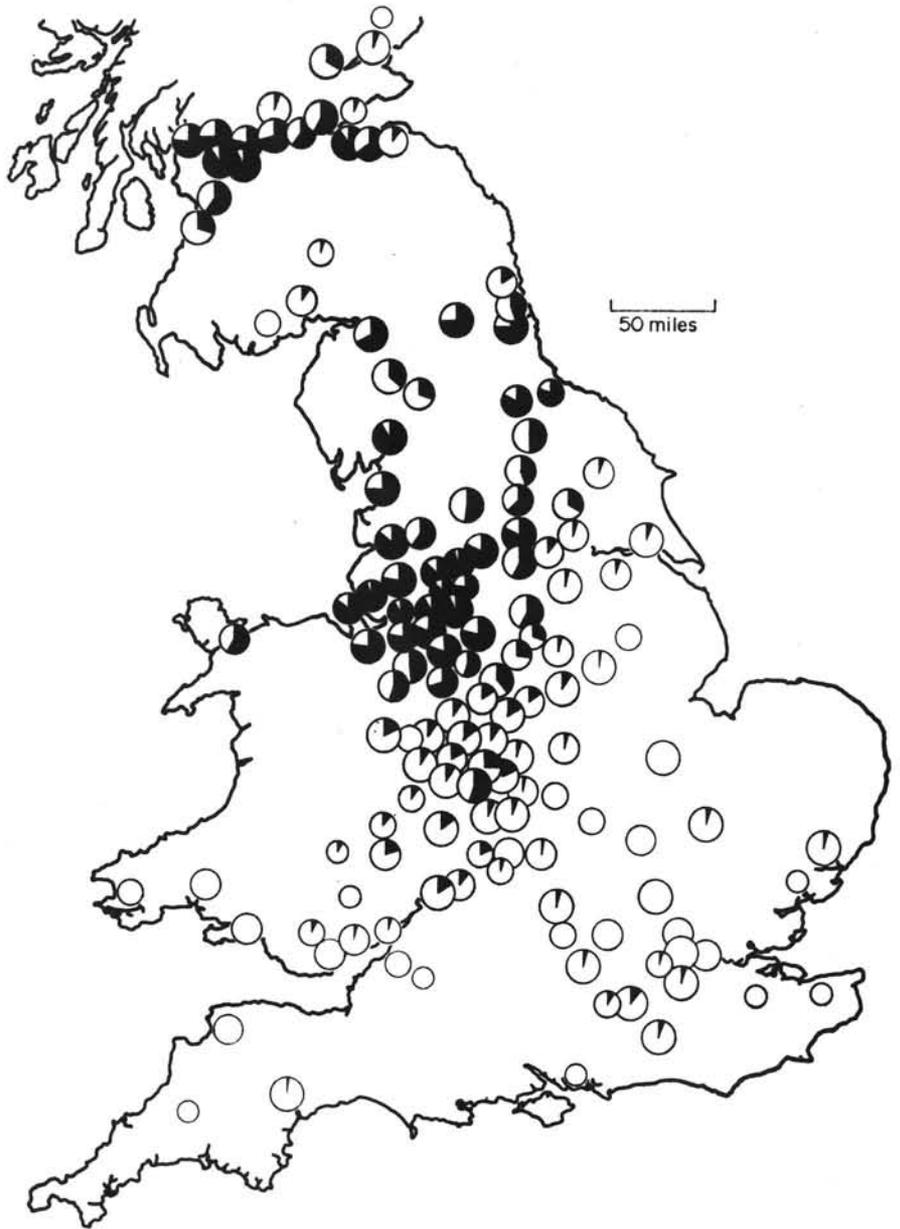


Abb. 11. Häufigkeiten der typischen (heller Kreis-
sektor) und melanistischen (dunkler Kreis-
sektor) Formen von *Adalia bipunctata* in
Großbritannien) (aus CREED 1971 a)

von ihm durchgeführten Analysen wurden 15 unterschiedliche Faktoren (z. B. geographische Lage, Regenmenge, Temperatur, Umweltbelastung) mit den Melanistenzahlen verglichen, wobei die lokale Smog-Belastung als signifikantester Faktor auftrat (CREED, DUCKETT, LEES 1973).

Umgekehrt ist bisher auch, worauf die unterschiedliche Zusammensetzung des Anteils "melanistische *A. bipunctata*" zurückzuführen ist. Aus der Tab. 17 ist zu entnehmen, daß in fast allen Fällen *f. quadrimaculata* doppelt häufiger ist als *f. sexpustulata*. Aber in einigen Fällen tritt *f. sexpustulata* als die häufigere Form auf. Ob die von CREED (1971 a) angeregte chemische Analyse des Smog auf den jeweiligen Anteil von SO_2 bzw. SO_3 eine Erklärung dieser Unterschiede liefert, bleibt abzuwarten. Bei einem positiven Ausgang würde *A. bipunctata* zu einem außerordentlich wichtigen und genauen Bioindikator werden.

In Tab. 18 sind alle aus dem Untersuchungsgebiet erhaltenen Angaben über *Adalia bipunctata* eingetragen.

Nach diesen Daten betrug der Anteil der typischen Tiere in Potsdam in den Jahren 1906 - 1910 im Durchschnitt 56%, während er in den anderen von MEISSNER untersuchten Gebieten (Niewerle, Lebus, Halle, Sommerfeld) um 65% lag. Nur vor TIMOFEEF-RESSOVSKY wurden unterschiedliche Morphenverteilungen im Frühjahr und Herbst mitgeteilt und die hellen Tiere stellten 62,6% bzw. 41,3% im Durchschnitt aller Untersuchungen. Ohne Berücksichtigung der Saisonunterschiede waren unter den insgesamt ausgewerteten Tieren von Berlin-Buch in den Jahren 1930 - 1938 die hellen mit 48,6% vertreten.

In allen Fängen im Untersuchungsgebiet betrug der Anteil der typischen Tiere ab 1958 mindestens 80% (s. Abb. 12). Dies trifft auch für Gebiete zu, in denen in früheren Aufsammlungen typische Tiere einen weitaus geringeren Anteil stellten (Potsdam und Umgebung, Berlin). Unter 105 im Juli

Fundort	Zeit	Autor/Fänger	Anzahl der Exemplare		Prozentualer Anteil				
			typ. 4-mac.	6-pust. Gesamt	typ. 4-mac.	6-pust.			
Potsdam:									
Telegra- phenberg	1906	MEISSNER (1907)	331	235	61	646	51,2	36,4	9,4
	1907	MEISSNER (1908)	1022	665	223	2022	50,5	32,9	11,0
	1908	MEISSNER (1909)				128	44,5	34,4	17,2
	1909	MEISSNER (1910)				423	50,5	37,3	8,0
	1910	MEISSNER (1912)				161	51,0	28,0	14,3
Bassin- platz	1906	MEISSNER (1907)	398	229	79	706	56,4	32,3	11,2
	1907	MEISSNER (1908)	576	324	66	966	59,6	33,5	6,8
	1908	MEISSNER (1909)	250	122	42	414	60,4	29,5	10,1
	1906/08		1224	675	187	2086	58,7	32,4	8,9
Geltow b. Potsdam	VII 1973	CREED (1975)				102	84,8		15,2
Niewerle (Mlausitz)	1908	MEISSNER (1909)				283	69,2	23,7	9,2
	1909	MEISSNER (1910)	808	332	148	1336	61,6	24,9	11,1
Lebus b. Frankfurt	1908	MEISSNER (1909)				194	62,8	21,2	9,8
Sommerfeld b. Frankfurt	1909	MEISSNER (1910)				765	65,4	21,2	11,3
Halle	1909	MEISSNER (1910)				100	70,0	18,0	8,0

Tab. 18 (Fortsetzung)

Fundort	Zeit	Autor/Fänger	Anzahl der Exemplare		Gesamt	Prozentualer Anteil	
			typ. 4-mac.	6-pust.		typ.	4-mac. 6-pust.
Bln-Buch	1930	F	428	176	604	70,9	29,1
	1931	H	461	783	1244	35,5	64,5
		F	443	334	777	57,0	43,0
	1933	H	494	622	1116	44,7	55,3
		F	351	213	564	62,2	37,8
	1934	H	334	675	1011	33,0	67,0
		F	283	149	432	65,5	34,5
	1938	H	529	708	1237	42,8	57,2
		F	279	192	471	59,2	40,8
	alle F	H	448	432	880	50,9	49,1
		F	1784	1064	2848	62,6	37,4
	alle H	"	2266	3220	5488	41,3	58,7
		"	4050	4284	8334	48,6	51,4
Summe		514	49	574	89,2	8,5	
VI 1972	SCHUMMER	30	5	40	75,0	12,5	
IV 1972	SCHUMMER	317	37	365	86,9	10,1	
IX 1976	SCHUMMER	861	91	981	87,7	9,3	
72/76			27				
II 1973	SCHUMMER	14	3	17			
IX 1976	SCHUMMER	27	6	33	81,5	18,5	
Miggelsee							
Baumschu- lenweg							
Chorin b. Eberswalde	I 1977	SCHULZE	335	68	403	79,8	20,2

Tab. 18 (Fortsetzung)

Fundort	Zeit	Autor/Finger	Anzahl der Exemplare		Prozentualer Anteil				
			typ. 4-mac.	6-pust. Gesamt	typ. 4-mac.	6-pust.			
Rotstein	IX 1956	KLAUSNITZER	172	14	18	201	86,9	7,7	6,1
Lausche	VII 1955	KLAUSNITZER	135	13	21	169	79,9	7,7	12,4
Jena	IX 1958	KLAUSNITZER	516	70	30	616	83,7	11,4	4,9
Quoos	VII 1960	KLAUSNITZER	60	6	4	70	85,7	8,6	5,7
	VIII 57	KLAUSNITZER	104	13	7	124	83,9	10,5	5,6
	Summe		164	19	11	194	84,5	9,8	5,7
Dresden	V 1971	KLAUSNITZER	704	91	43	838	84,0	10,9	5,1
	V/VI 67	KLAUSNITZER	215	13	25	253	85,0	5,1	9,9
	VI 1962	KLAUSNITZER	63	23	8	94	67,0	24,5	8,5
	VII 1962	KLAUSNITZER	133	20	7	160	83,1	12,5	4,4
	VII 63	KLAUSNITZER	145	17	15	177	81,9	9,6	8,5
	VII 62/63	KLAUSNITZER	278	37	22	337	82,5	11,0	6,5
	VIII 63	KLAUSNITZER	106	15	9	130	81,5	11,5	7,0
	IX 1962	KLAUSNITZER	185	21	9	215	86,0	9,8	4,2
	IX 1964	KLAUSNITZER	630	84	28	742	84,9	11,3	3,8
	IX 1965	KLAUSNITZER	73	10	5	88	82,9	11,4	5,7
	IX 62/65	KLAUSNITZER	868	115	42	1045	84,0	11,0	5,0
	X 1963	KLAUSNITZER	149	18	11	178	83,7	10,1	6,2
	Summe		2403	312	160	2875	83,5	10,8	5,7

Tab. 18 (Fortsetzung)

Fundort	Zeit	Autor/Fänger	Anzahl der Exemplare		Prozentualer Anteil				
			typ. 4-mac.	6-pust. Gesamt	typ.	4-mac. 6-pust.			
Bautzen	VII 1958	KLAUSNITZER	352	30	12	394	89,3	7,6	3,1
Guttau b. Bautzen	V 1962	KLAUSNITZER	41	5	3	49	83,7	10,2	6,1
	VI 1962	KLAUSNITZER	131	16	8	155	84,5	10,3	5,2
	VI 1964	KLAUSNITZER	49	4	6	59	83,1	6,8	10,1
	VI 1969	KLAUSNITZER	313	47	11	371	84,4	12,7	2,9
	VI 62/69	KLAUSNITZER	534	72	18	634	84,2	11,4	4,4
	VII 1964	KLAUSNITZER	81	9	6	96	84,4	9,4	6,2
	VIII 62	KLAUSNITZER	131	16	8	155	84,5	10,3	5,2
	IX 1957	KLAUSNITZER	511	56	27	594	86,1	9,4	4,5
	IX 1963	KLAUSNITZER	40	5	3	48	83,3	10,4	6,3
	IX 1964	KLAUSNITZER	110	16	4	130	84,6	12,3	3,1
	IX 57/64	KLAUSNITZER	661	77	34	772	85,6	10,0	4,4
	Summe		1448	179	69	1796	86,8	9,4	3,8
Neschwitz	III 60	KLAUSNITZER	159	14	18	201	79,1	7,0	8,9
b. Bautzen	III 61	KLAUSNITZER	252	41	17	310	81,3	13,2	5,5
	III 60/61	KLAUSNITZER	411	55	35	501	82,0	11,0	7,0
	IV 1960	KLAUSNITZER	65	7	15	87	74,7	8,1	17,2
	IV 1961	KLAUSNITZER	29	3	2	34	85,3	8,8	5,9
	IV 60/61	KLAUSNITZER	94	10	17	121	77,7	8,3	14,0
	Summe		505	65	52	622	79,9	10,3	8,2

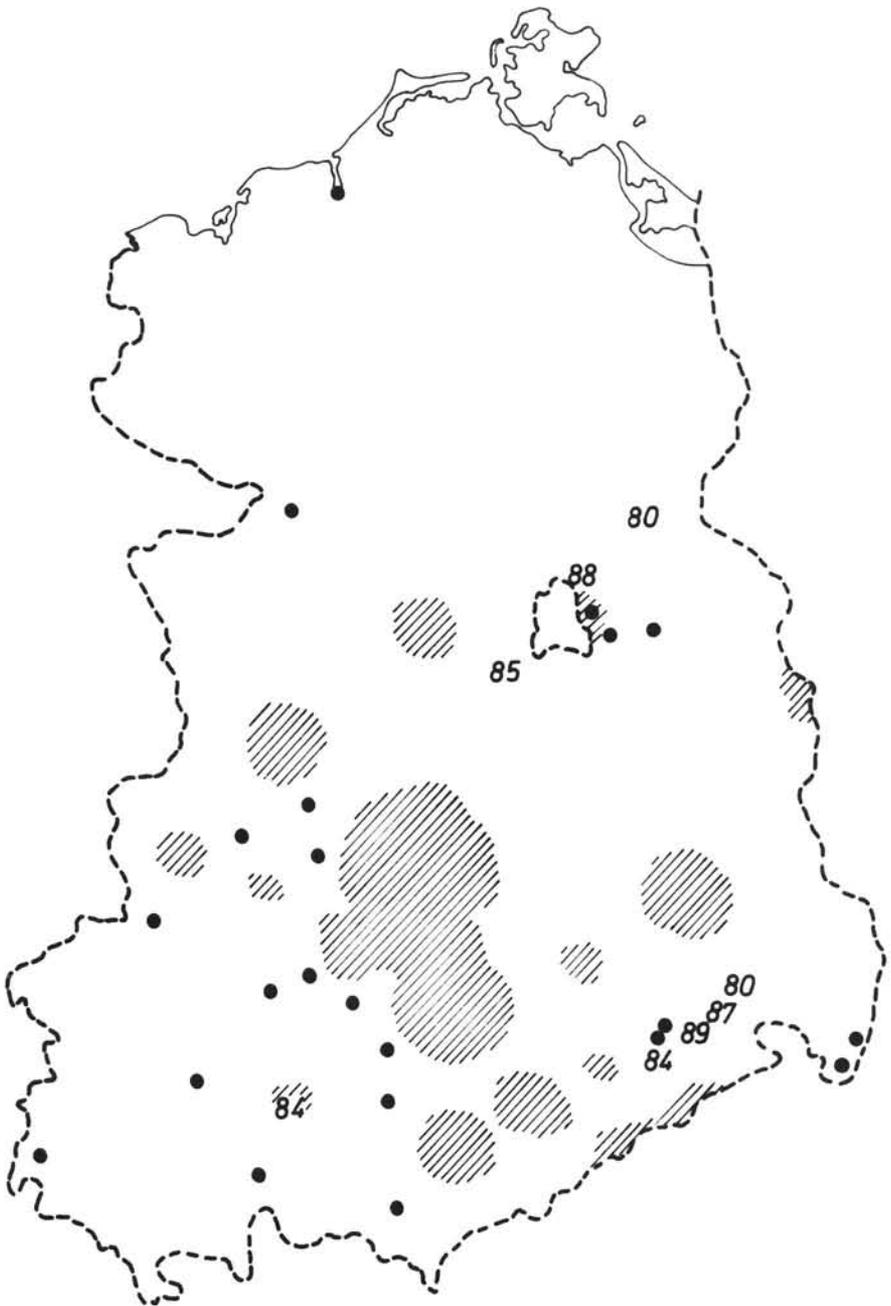


Abb. 12. Prozentuale Häufigkeiten der typischen Form von *Adalia bipunctata* im Vergleich mit der Umweltbelastung in der DDR von 1958 - 1977. (Umweltbelastung nach HENTSCHEL /1963/, verändert).

- /// großräumig verschmutzte Gebiete
- lokal verschmutzte Gebiete

1973 in Geltow, Kreis Potsdam gesammelten *A. bipunctata* waren 15,2% melanistische Tiere enthalten (CREED 1975). CREED vergleicht diesen Melanistenanteil mit dem von MEISSNER bzw. TIMOPEEF-RESSOVSKY festgestellten und folgert, daß er so niedrig liegt, da Geltow im ländlichen Gebiet westlich von Potsdam liegt (geringe Umweltbelastung), während Potsdam und Berlin als größere Städte mit Industriekomplexen auch entsprechend höhere Melanistenwerte aufweisen müssen. Im Vergleich mit den Angaben von KLAUS-NITZIER und den eigenen Aufsammlungen ist diese Schlußfolgerung nicht berechtigt, da der von CREED mitgeteilte Anteil melanistischer *A. bipunctata* den anderen Angaben aus der DDR voll entspricht.

8. Diskussion

Es wurde bereits erwähnt, daß fast gleichzeitig mit der Formulierung der "Schutzfärbungs-Hypothese" für melanistische Birkenspanner auch die Ablehnung durch zahlreiche Beobachter erfolgte. So wurden immer wieder Beobachtungen von *P. carbonaria*-Tieren aus industriefreier Landschaft gemeldet (s. B. DAHNE 1913 b) und es wurde auch ausdrücklich darauf verwiesen, daß die Baumstämme, Mauern und Zäune, an denen die Falter am Tage ruhen, nicht durch Ruß oder andere Verschmutzungen geschwärzt sind (GILLMER 1917). Wurden bereits über die Entstehung der Melanisten sehr unterschiedliche Mechanismen angenommen, so war man sich über die Faktoren, die die Erhaltung bzw. Veränderung der Häufigkeiten der melanistischen Tiere in den Populationen bewirkten, auch nicht im klaren.

Wie kann die Situation nunmehr heute, nachdem über einen Zeitraum von 125 Jahren Angaben zum Vorkommen von Melanisten des Birkenspanners vorliegen und seit etwa 75 Jahren Versuche zur Erklärung dieses Phänomens erfolgen, beurteilt werden? Diese Fragestellung ist entgegen der Ansicht von

STUBBE (1974) noch immer berechtigt, denn trotz der Untersuchungen von KETTLEWELL und anderen Forschern wird die Schutzfärbungs-Hypothese allein von einigen Autoren nicht als ausreichende Erklärungsmöglichkeit für den Polymorphismus und seine Erhaltung bei einigen nachtaktiven Schmetterlingsarten angesehen (z. B. SPERLICH 1973). Vor allem war (und ist) immer wieder problematisch und mit der Schutzfärbungs-Hypothese allein nicht erklärbar das zum Teil häufige Vorkommen von melanistischen Tieren in ländlichen bzw. nicht umweltbelasteten Gebieten. So wies z. B. REUSCH (1960) ausdrücklich darauf hin, daß in der Umgebung von Münster (BRD) im ländlichen Gebiet mit normalem Flechtenbewuchs ausschließlich die melanistische Form des Birkenspanners vorkommt. KETTLEWELL (1955) hatte angenommen, daß für die Auswahl des Tagesruheplatzes der Falter einen visuellen Vergleich zwischen der Färbung seiner Haarbüschel, der Augenumgebung und der Untergrundfärbung durchführt. In zahlreichen Versuchen mit nachtaktiven Faltern hat SARGENT die Auswahl des Ruheplatzes durch den Falter untersucht. Bei Versuchen mit *Catocala altronia* wurde von der hellen Form *lucinda* heller Untergrund und von der dunklen Form *nigrescens* dunkler Untergrund signifikant bevorzugt (SARGENT 1966). Weiterhin wurden folgende Arten in die Untersuchungen einbezogen: *Catocala altronia*, *C. antinympha*, *Campaea perlata*, *Phigalia titea*, *Chytonix palliatricula*, *Catocala relictata*, *Cosymbia pendulinaria* (SARGENT 1966, 1968, 1969 a, 1973). Dabei wurden in zahlreichen Fällen auch die Haarbüschel bzw. Schuppen und die Vorderflügel entfernt bzw. umgefärbt, so daß durch den Falter kein visueller Vergleich der Eigenfärbung mit der des Untergrundes erfolgen konnte. Insgesamt konnte festgestellt werden, daß die Wahl des Ruheplatzes nicht durch den von KETTLEWELL angenommenen "reflectance-matching mechanism" sondern über die visuelle Reinwahrnehmung auf Grund der genetischen Fixierung erfolgt. Diese Ansicht wurde auch durch Feldversuche mit *Cosymbia pendu-*

linaria und *Catocala relictæ* bestätigt (SARGENT u. KEIPER 1969).

Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, daß die genetisch bedingte Bevorzugung des "passenden" Untergrundes offenbar aber nur bei solchen Arten erfolgt, die seit langem melanistische Formen besitzen. Bei sporadisch oder erst kurzzeitig auftretendem Melanismus (wie er z. B. für *Phigalia titea* angenommen wird) erfolgt durch die unterschiedlichen Formen (hell und dunkel) keine Bevorzugung des entsprechenden Untergrundes. Es erscheint möglich, daß bei den Arten mit hohen Melanisten-Anteilen und schon sehr lange existierenden melanistischen Formen bereits eine genetische Koadaptation zwischen Färbung und Ruheplatzwahl stattgefunden hat, während dies bei den erst in neuerer Zeit melanistische Formen ausbildenden Arten noch nicht der Fall ist (SARGENT 1969 b).

Wenn der prozentuale Anteil melanistischer Tiere mit zunehmender Industrialisierung (bzw. Umweltbelastung) ansteigt, kann andererseits bei der Verbesserung der Umweltsituation ein erneutes Häufigerwerden typisch gefärbter Falter erwartet werden. Zu diesem Problembereich liegen einige Beobachtungen - wiederum vor allem aus England - vor.

1952 wurde in England ein "Rauchkontrollgesetz" eingeführt, infolge dessen es zu einer merkbaren Verringerung der Umweltbelastung in einigen Gebieten kam. Bereits ab 1959 wurde in einem Gebiet bei Liverpool eine deutliche Abnahme der *f. carbonaria* zu Gunsten typisch gefärbter Birkenspanner festgestellt (CLARKE u. SHEPPARD 1966). Allerdings hatten homozygote *carbonaria*-Tiere in diesem Gebiet gegenüber der hellen Form auch eine um 15% geringere Vitalität. Für das Industriegebiet von Liverpool waren 60% Nachteile für die typische Form errechnet worden, dagegen wurden in der raucharmen Zone nur 20% als Nachteil für die typischen Tiere festgestellt.

Für Manchester haben COOK u. a. (1970) und ASKEW u. a. (1971) eine ähnliche Zunahme typischer *B. betularia* gemeldet. In einer Sammlung, die 1952 - 1964 etwa 4 Meilen vom Stadtzentrum entfernt zusammengetragen wurde, sind 749 f. *carbonaria* und 11 f. *insularia*, aber keine typischen Tiere enthalten. Von 1966 - 1969 wurden dagegen 364 f. *carbonaria*, 2 f. *insularia* und 8 typische Tiere gefangen. Hinweise auf ein in letzterer Zeit wieder häufigeres Auftreten der Nominatform von *B. betularia* außerhalb Englands sind mir nur noch aus der BRD bekannt. Für das Gebiet Dortmund-Hagen-Iserlohn hatten HARKORT u. WEIGT (1969) die Vermutung ausgesprochen, daß ab 1965 die Nominatform wieder leicht zuzunehmen scheint. Diese Ansicht konnte HARKORT (1971) durch die Bekanntgabe weiterer Daten erhärten. Im gleichen Gebiet waren trotz intensiver Beobachtungen von 1930 - 1962 keine typischen Tiere gefangen worden. (Der Nachweis eines typischen Birkenspanners vom 8. April 1968 aber dürfte eine Verwechslung mit *b. strataria* sein.)

Aus den DDR-Nachweisen für *B. betularia* ist - trotz zum Teil sehr kontinuierlicher Fänge - kein Anstieg der Häufigkeit der Nominatform erkennbar.

Wenn die Zunahme typischer Birkenspanner - wenigstens in einem Teil der Populationen - wirklich erfolgt, so muß dies relativ langsam geschehen, da nach der allgemein akzeptierten Erklärung für den Melanismus bei *B. betularia* sich erst nach dem Auftreten von Flechten in bisher verschmutzten Gebieten in Zusammensetzung der Falterpopulation als Ergebnis des veränderten Selektionsdruckes ändern könnte.

Der hohe Anteil von f. *carbonaria*-Tieren in Ost-England, als einem Gebiet ländlichen Charakters und ohne Industriezentren, war immer wieder Gegenstand zahlreicher Diskussionen über den Zusammenhang Industrie und Melanismus. KETTLEWELL hat mehrfach die Ansicht geäußert, daß die in England

verherrschenden Winde von den Industriegebieten die Abprodukte in die ostenglischen Regionen befördern und dort durch diese eine Umweltbelastung hervorgerufen wird, die den melanistischen Faltern entsprechende Vorteile bietet. Zur Unterstützung dieser Interpretation wies er auch auf den allmählichen Rückgang der Melanisten-Anteile östlich der Industriezentren und auf den steilen Unterschied in den westlich der Industriezentren gelegenen Gebieten hin.

Da nach CREED u. a. (1973) für die diskutierten ländlichen ost- und südenglischen Gebiete durch das Meßnetz des Warren Spring Laboratory, das jährlich Meßdaten über die Umweltbelastung in England herausgibt, nur wenige Angaben zur Verfügung stehen, haben die genannten Autoren eine "biologische Meßmethode" zur Bestimmung der Belastung mit Abprodukten erarbeitet und veröffentlicht. Bei der von ihnen durchgeführten multiplen Regressionsanalyse wurde die Anzahl der vorkommenden Moos-, Flechten- und Algenarten, ihre Wüchsigkeit, Bedeckungsgrad, Reflektion des Baumstammes und als unabhängige Variable die geographischen Koordinaten, Meereshöhe, mittlere jährliche Niederschlagsmenge sowie Januar- und Julitemperatur als Parameter benutzt. Die einzelnen Parameter (einschließlich Smog- und SO_2 -Belastung) wurden in Beziehung zu den Melanisten-Frequenzen gesetzt. Dabei ergab sich, daß die Reflexion des Baumstammes nicht zu den drei bedeutenden Einflußgrößen für den Anteil von *f. carbonaria* gehörte. Vielmehr ist nach diesen Untersuchungen bei *B. betularia* der SO_2 -Gehalt der Atmosphäre von entscheidender Bedeutung, ohne daß über diesen Faktor bereits eine Beeinflussung der Reflexion des Baumstammes erfolgt (LHES u. a. 1973). Dieser Unterschied zu den Selektionsexperimenten von KETTLEWELL ist vielleicht dadurch zu erklären, daß die als Meßstellen benutzten Baumteile nicht die natürlichen Sitzplätze des Birkenspanners darstellen. Dazu aber liegen keine ausführlichen Studien vor und auch von KETTLEWELL wurden die Falter in erster Linie, wie in

den Film "Progress in Evolution" deutlich zu sehen ist, zur Prüfung der selektiven Wirkung der Vögel an den Baumstämmen ausgesetzt.

Bereits BISHOP (1972) hatte bei seinen Untersuchungen festgestellt, daß neben der Vogelpredation andere Selektionsfaktoren auf die Häufigkeit von *B. betularia* f. *carbonaria* wirken müssen. Nach LEES u. a. (1973) ist nicht auszuschließen, daß die Puppen von typischen bzw. melanistischen Birkenspannern unterschiedlich auf die mittlere Januar-temperatur reagieren. Die positive Korrelation zwischen der Höhe der Melanistenfrequenz und der durchschnittlichen Januar-temperatur wird aber nicht mehr deutlich, wenn als weitere unabhängige Variable die östlichen Längengrade hinzugenommen werden.

Durch CLARKE u. SHEPPARD (1966) und BISHOP (1972) wurde die selektive Bedeutung der Vögel in verschmutzten Gebieten mit einem Anteil von wenigstens 90% *f. carbonaria* in der Population bestätigt. Für Gebiete, in denen die *f. carbonaria* mit etwa 50% vertreten war, registrierte BISHOP für die melanistischen Falter gegenüber den typischen Tieren eine höhere Preßrate durch Vögel, als aus ihrer Häufigkeit zu erwarten war. Dieser visuelle Nachteil wird durch bisher nicht erkannte oder zu gering beachtete andere Selektionsvorteile aufgehoben. Ein solcher Selektionsvorteil könnte z. B. physiologischer Natur sein.

In der Nähe des Industriezentrums Birmingham wurde in dem Wald, in dem KETTLEWELL (1955, 1966) seine Untersuchungen durchgeführt hatte, durch LEES u. CREED (1975) eine Versuchsreihe zur selektiven Predation durchgeführt. Der Wald ist ausgezeichnet durch eine geringe Umweltbelastung und die Borke der Bäume ist grundsätzlich hell. Wegen der Bedeutung der Untersuchungen von LEES u. CREED erfolgt eine ausführliche Besprechung dieser Arbeit.

Im Wald von Rubery (nahe Birmingham) wurden in sechs Tagen

insgesamt 246 Birkenspanner ausgesetzt. Wenn die Borke der Eichen trocken ist, erscheint sie viel heller als wenn sie naß ist. Diese unterschiedliche Untergrundfärbung wirkte sich sehr deutlich auf die Überlebenschance der verschiedenen Formen aus. In Tab. 19 sind die von den Autoren gewonnenen Daten getrennt nach trockenen und nassen Tagen aufgeführt.

Tab. 19

Relatives Überleben von typischen, *f. insularia* und *f. carbonaria*-Tieren in einem Wald in Rubery bei Birmingham

a) an trockenen Tagen

b) an Tagen mit Niederschlag (LEES u. CREED 1975)

a)	typ.	ins.	carb.
ausgesetzte Anzahl	66	37	70
Überleben in Tagen	52	26	52
rel. Überlebenschance	0,16	1,24	1,00

Es wird deutlich, daß die typischen Tiere nur während der Tage mit nasser Borke einen Selektionsnachteil besitzen, dann allerdings einen sehr hohen. Bei der Betrachtung aller Tage liegt der Selektionsnachteil (ausgedrückt in der relativen Überlebenschance) für typische Tiere bei 0,81 (*f. carbonaria* = 1,00). Bei den Untersuchungen in Ost-England (Starston und Hulver Street) ergab sich in etwa das umgekehrte Bild.

Tab. 20

Relatives Überleben in Starston und Hulver-Street (Ost-England) von typischen, *f. insularia* und *f. carbonaria*-Tieren

(LEES u. CREED 1975, verändert)

	typ.	ins.	carb.
ausgesetzte Anzahl	115	59	115
Überleben in Tagen	92	39	62
rel. Überlebenschance	1,00	0,85	0,64

Bei der Prüfung des Einflusses visuell orientierter Predatoren zeigte sich, daß *f. carbonaria* in Ost-England die geringste Überlebenschance hat und *f. insularia* eine Zwischenstellung einnimmt. Dieses Ergebnis war von der Untergrundfärbung zu erwarten, stellen doch die Blüme, an denen die Falter ausgesetzt werden sind, mit die hellsten dar, die untersucht wurden. Andererseits ist aber bei diesen hohen visuellen Nachteil der *f. carbonaria* nicht die hohe Melanistenrate in Ost-England erklärbar, wenn als Selektionsfaktor nur die Predation der Vögel wirksam sein soll.

Zu den möglichen Argumenten gegen ihre Untersuchungsmethodik nehmen LEES u. CREED wie folgt Stellung:

- ~~Die~~ ~~Genießbarkeit~~ und Position der toten, tiefgefrorenen in den Versuchen benutzten Falter entspricht nicht den natürlichen Faktoren: Die Genießbarkeit der toten Falter wird durch die hohen Fraßraten, trotz erreichbarer anderer Nahrung, bestätigt. Vor dem Einfrieren wurden die Falter in eine natürliche Ruhelage gebracht und in dieser an dem Baum befestigt. Allerdings muß eingeräumt werden, daß fast keine Angaben über die Verteilung der Falter in den Baum- bzw. Strauchschichten (eventuell auch Krautschichten) vorliegen. Auch von den anderen Autoren wurden für ihre Predationsexperimente die gleichen Baumteile (0,50 - 2,00 m Höhe) benutzt, so daß mindestens alle diese Untersuchungen bzw. Ergebnisse miteinander vergleichbar sind.
- Der hohe Anteil der gefressenen Falter: Die große Dichte, in der die Falter ausgesetzt wurden, ist sicherlich für die hohen Fraßraten verantwortlich. Es gibt keinen Grund zu der Annahme, daß durch diese Höhe der Fraßrate die Intensität bzw. die Richtung der Selektion verändert wird.

Als Predatoren wurden folgende Vogelarten festgestellt:

Zaunkönig (in Rubery nur gering vertreten), Hockenbraunelle, Kohlmeise und Rotkehlchen. Die unterschiedlichen Vogelarten eines Waldes können in für sie charakteristischen Teilen des Habitats fressen, dies könnte an einem anderen Ort der Experimente zum Nachweis anderer Predatoren führen. Dadurch ist ein Einfluß auf die Quantität der Predation möglich, aber ein Einfluß auf das qualitative Bild ist sehr unwahrscheinlich.

Eine Zusammenfassung der Ergebnisse aller bisher durchgeführten Predationsexperimente, ungeachtet der Untersuchungsmethodik und der Art des Untersuchungsgebietes, ergibt folgendes Bild:

- KETTLEWELL (1955, 1966), CLARKE u. SHEPPARD (1966) und BISHOP (1972) haben für Gebiete mit einem sehr hohen Anteil von *f. carbonaria* einen deutlichen visuellen Vorteil für diese Form gefunden.
- KETTLEWELL (1956) und BISHOP (1972) haben für Gebiete mit einem geringen Anteil von *f. carbonaria* (etwa 50%) einen deutlichen visuellen Anteil für typische Birkenspanner zeigen können.
- BISHOP (1972) und LEES u. GREED (1975) kommen für Gebiete mit einem Anteil der Melanisten um 80% zu der Ansicht, daß die typischen Tiere die Form sind, die den höchsten Selektionsvorteil gegenüber optisch sich orientierenden Predatoren haben. Dieser visuelle Vorteil aber wird durch andere Selektionsnachteile aufgehoben.

Das Ergebnis einer eigenen Fangaktion in Nardt, Kreis Hoyerswerda ist im Zusammenhang mit den in England durchgeführten Predationsexperimenten von besonderem Interesse. Der Fangort liegt in einem der am stärksten umweltbelasteten Gebiete der DDR und aus der Höhe der Umweltbelastung war darauf zu schließen, daß die *f. carbonaria* hier die weitaus dominierende Form ist. Dieser Vermutung entsprach das Fangergebnis: Von 132 gefangenen Faltern gehörte nur

1 Exemplar zur f. *typica*, f. *insularia* war nicht vertreten. Dieses Fanggebiet zeichnet sich aber dadurch aus, daß in weitem Umkreis fast ausschließlich Birkenwäldungen vorhanden sind. Diese Baumart wurde in den Jahren 1930 - 1940 zur Rekultivierung der alten Haldenflächen in den Tagebaugebieten benutzt. Allein in der Revierförsterei Laubusch, in deren Gebiet der Fangplatz liegt, sind 2 000 ha mit Birken bepflanzt. Diese ca. 40jährigen Birkenbestände wachsen auf Grund der schlechten Bodenverhältnisse nicht gut und sind aus diesem Grunde fast bis zur Stammbasis weiß gefärbt, weisen also keine großen Bereiche von dunkler, zerklüfteter Borke auf. Bei der Ausdehnung der Birkenpflanzungen muß angenommen werden, daß die typischen Falter auf diesem Untergrund einen weitaus besseren visuellen Schutz vor Feinden haben als dies für die melanistischen Falter zutrifft. Selbst die wenigen, über die gesamte Stammfläche verteilten, kleinen dunklen (bis schwarzen) Teile des Birkenstammes können nicht für einen so deutlichen Vorteil der melanistischen Tiere verantwortlich sein.

In Übereinstimmung mit den Ergebnissen von LILES u. CREED in ihren ostenglischen Untersuchungen kann davon ausgegangen werden, daß der optische Selektionsvorteil, den die hellen Tiere auf dem hellen Untergrund in beiden Untersuchungsgebieten haben, durch andere Selektionsfaktoren für die typischen Tiere in diesen Gebieten nicht nur aufgehoben wird, sondern daß diese anderen, nicht optischen Selektionsvorteile für die melanistischen Falter einen hohen Anteil dieser Form existieren lassen. Bereits um die Jahrhundertwende hatten einige Autoren (z.B. STANDFUS) allgemein auf die größere Widerstandsfähigkeit der Melanisten gegenüber den typisch gefärbten Tieren hingewiesen. Bei Untersuchungen der Geometride *Cleora (Boarua) repandata* L. zeigte sich, daß die Raupen Hungerperioden sehr unterschiedlich überstanden. Raupen, aus denen nach dem Puppenstadium melanistische Falter schlüpften, waren in Hunger-

perioden resistenter (FORD 1940). Dies könnte von besonderer Bedeutung in stark verschmutzten Gebieten sein, da durch die Umweltbelastung es über Nekrosebildungen der Blätter bis zu vorzeitigem Blattfall kommen kann, also eine Verknappung des Nahrungsangebotes möglich ist. Die Wirkung der mit der Nahrung aufgenommenen Verschmutzung wird bei monophagen (bzw. oligophagen) Arten stärker sein als bei polyphagen Arten, da diese die Nahrungspflanze wechseln können und dadurch in der Lage sind, eine größere Anzahl von Umweltgegebenheiten auszunutzen. Vereinzelt liegen Mitteilungen über unterschiedliche Überlebenschancen von verschieden gefärbten Raupen vor. Nach REMANE u. a. (1972) hatten dunkle Raupen von *Ptychopoda seriata* im feuchten, kühlen Milieu gegenüber hellen Raupen eine größere Überlebenschance. Im warmen, trockenen Milieu waren dagegen die hellen Raupen überlegen.

Nach KETTLEWELL (1958) ergaben jahreszeitlich sich spät verpuppende Raupen in der Mehrzahl melanistische Falter. Da im September und Oktober bei zahlreichen Nahrungspflanzen keine neuen Blätter mehr entstehen bzw. die älteren Blätter von den Raupen nur zögernd gefressen werden, kann der höhere Anteil der melanistischen Falter an den sich spät verpuppenden Raupen u. U. auch aus den größeren Überlebenschancen dieser Raupen bei Futterknappheit erklärt werden.

Während für *B. betularia* keine Angaben vorliegen, ob typische und melanistische Tiere in einer Nacht verschiedene Aktivitätsphasen haben, ist dies bei der nordamerikanischen Geometride *Phigalia titea* (GRAMER) durch SARGENT (1971) untersucht worden. Nach diesen Angaben beginnen die melanistischen Männchen vor den typischen Männchen zu den - bei dieser Art - ungeflügelten Weibchen zu fliegen. Diese, wenn auch nur geringe Aktivitätsverschiebung kann zu einer unterschiedlichen Paarungschance der polymorphen Männchen führen.

Auch für die Zunahme der melanistischen *A. bipunctata* in einer Population sind mehrfach unterschiedliche Aktivitätsphasen der typischen und melanistischen Tiere verantwortlich gemacht worden (z.B. CREED). Allgemein wird für melanistische Insekten angenommen, daß diese bei Temperaturveränderungen im Tagesverlauf ihre optimale Temperatur erreichen. Bei nachtaktiven Faltern könnte dies erfolgen, wenn am Abend die Wärmebestrahlung bei den melanistischen Exemplaren intensiver erfolgt als bei den hellen Tieren. Für Felle von Säugetieren ist experimentell bestätigt worden, daß bei gleicher Felldicke und zunehmendem Pigmentierungsgrad die Wärmebestrahlung ansteigt (JUNG 1964). Die von KURTZE (1974) durchgeführten Untersuchungen über die Flugaktivität von *B. betularia* bei unterschiedlichen Wachttemperaturen können zur Beurteilung der Aktivitätsphasen der Formen nicht herangezogen werden, da in der entsprechenden Arbeit keine Angaben über die beobachteten Formen von *B. betularia* enthalten sind. Die Aufzeichnungen der eigenen Lichtfänge sind für eine Aussage über diesen Fragenkomplex nicht ausreichend. Eine solche Untersuchung müßte in einem Gebiet mit relativ gleichem Anteil beider Formen oder in Labor erfolgen, da nur solche Daten (gleiche Umweltbedingungen zur Zeit des Experiments) vergleichbar und aussagefähig sind.

Das offensichtlich schnellere Erreichen der Optimaltemperatur bei melanistischen Birkenspannern und das damit frühere Einsetzen der Aktivitätsphase (Fliegen) ist auf Grund der Anflugbeobachtungen von typischen Männchen auf typische bzw. melanistische Weibchen wahrscheinlich (s. Tab. 4). Das schnellere Erreichen der Optimaltemperatur führt zu einem früheren Beginn der Abgabe der Sexualpheromone durch die melanistischen Weibchen und erhöht somit ihre Paarungschance. Dagegen wird in kalten Nächten die für die Aktivität der melanistischen Weibchen notwendige Temperatur so schnell unterschritten, daß die meisten Anflüge der Männchen zu den

typischen Weibchen erfolgen. Es könnte möglich sein, daß in Zusammenhang mit anderen Faktoren bereits die in den menschlichen Ballungsgebieten geringfügig höhere Temperatur einen Einfluß auf die Häufigkeit der Melanisten ausüben kann. Um diesen möglichen Einfluß genau zu prüfen, ist eine experimentelle Untersuchung über die Temperaturbereiche, in denen die Abgabe des Sexuallockstoffes (Beginn und Ende) erfolgt, erforderlich.

Nach den bisherigen Kenntnissen ist ein Unterschied des von melanistischen und typischen Weibchen abgegebenen Sexuallockstoffes nicht zu erwarten. Die Veränderung des Sexualpheromons würde eine parallele Veränderung der Geruchs-Rezeptoren der Männchen erfordern, um keinen Selektionsnachteil für die Weibchen mit dem veränderten Pheromon entstehen zu lassen. Im allgemeinen wird das Sender/Empfänger-System der Schmetterlingsarten, bei denen die Weibchen Pheromone abgeben, als sehr stabil betrachtet (KARLSON u. SCHNEIDER 1973). In diesem Zusammenhang ist es von Interesse, daß die Artentrennung innerhalb eines Biotops nicht in erster Linie durch Pheromone erfolgt, sondern vor allem unterschiedliche Aktivitätsrhythmen (und andere ökologische Anpassungen) von Bedeutung sind (SHOREY u. GASTON 1965).

Für das Auftreten von Melanisten in scheinbar unverschmutzten Gebieten sind nach EHRLICH u. a. (1974) zwei Erklärungsmöglichkeiten vorhanden:

- Das menschliche Auge nimmt die Verschmutzung nicht wahr. Obwohl die Landschaft einen unverschmutzten Eindruck macht, sind hohe Belastungen mit Abprodukten vorhanden.
- Die in verschiedenen Gebieten unterschiedlichen Aktivitäten des Menschen haben in ländlichen Regionen u. U. zur Dezimierung der natürlichen Predatoren geführt. Dadurch wird ein veränderter Selektionsdruck auf die polymorphe Falterart wirksam.

Die erste Erklärungsmöglichkeit deutet an, daß EHRlich u. a. die direkte oder indirekte Wirkung der Umweltbelastung auf die Zusammensetzung der polymorphen Falterart nicht ausschließen, auch wenn der Untergrund nicht durch diese Umweltbelastung verändert wurde. Es wird also eine Einschränkung der Schutzfärbungs-Hypothese für möglich erachtet. Der zweite Erklärungsversuch scheint mir bereits im Ansatz falsch zu sein. Wenn eine Veränderung bzw. gar eine Dezimierung der Predatoren (also der Vögel) durch menschliche Aktivitäten stattgefunden hat, so ist dies keineswegs in drastischem Maße für ländliche Gebiete sondern vielmehr für menschliche Ballungszentren zutreffend.

Für einige polymorphe Schmetterlingsarten (z. B. *Callimorpha dominula*) wurde für die einzelnen Formen eine unterschiedliche toxische Wirkung auf den Predator im Experiment nachgewiesen (MARSH u. ROTHSCCHILD 1974). Dieser Umstand kann bei der Diskussion der Selektionswirkung der Vögel auf die Zusammensetzung einer *B. betularia*-Population vernachlässigt werden, da bisher bei allen sogenannten schutzgefärbten Schmetterlingsarten keine Toxizität gegenüber dem Predator festgestellt werden konnte.

Die unterschiedliche Beschuppung der Falter hat keinen Tarnwert gegenüber Fledermäusen. Selbst bei vollständiger Entfernung der Schuppen des Falters wird die Widerhallintensität des von der Fledermaus abgegebenen Signals nur unbedeutend verändert (ROEDER 1963). Für die Wahrnehmung der Beute durch die Fledermaus ist im wesentlichen die Entfernung und die Stellung des Beuteobjektes in der Flugbahn der Fledermaus von Bedeutung.

Durch einen Teil der bisher zum Komplex "Industriemelanismus" veröffentlichten Arbeiten und die eigenen Untersuchungen wird die Aussage von SPERlich (1975, S. 115) "..., die Dinge scheinen weit komplizierter zu liegen, als es die einfache Schutzfärbungs-Hypothese annimmt" bestätigt. Für die

Zunahme der melanistischen Birkenspanner könnten genetisch bedingte Veränderungen (z. B. unterschiedliche Larvalentwicklung, schnelleres Erreichen der Optimaltemperatur durch die melanistischen Tiere und dadurch unterschiedliche Aktivitätsphasen), die pleiotrop mit dem Merkmal "dunkel" verbunden sind, verantwortlich sein. Durch die Mitselektion von Dominanzfaktoren kann ein durch Mutation neu auftretendes Allel, das für den Träger einen Selektionsvorteil hat, nach einiger Zeit in die Dominanz erhoben werden (FISHERS Theorie der Evolution der Dominanz, nach BELITZ /1974/). Die Träger des neuen, einen Selektionsvorteil bietenden Allels werden die größere Weitergabewahrscheinlichkeit haben, in denen sich das Allel am stärksten manifestieren konnte. Da die Selektion nicht direkt auf das Allel sondern immer auf das Individuum wirkt, werden auch Allele anderer Loci, die die Wirkung des mutierten Allels steigern können, mit selektioniert. Daraus folgt, daß der Vorteil der Heterozygoten durch die Mitselektion der Dominanzfaktoren steigt. Auch für *B. betularia* f. *carbonaria* konnte gezeigt werden, daß sich seit dem Erstauftreten dieser Form eine "genetische und physiologische Entwicklung durch die Selektion am Genkomplex" vollzogen hat (FORD 1971).

Das verstärkte Auftreten von melanistischen Formen in nicht verschmutzten Gebieten ist unter Umständen auf der Grundlage der mit dem Merkmal "dunkel" verbundenen allgemein besseren Eignung des Individuums in der gegebenen Umwelt erklärbar. Bei einigen Arten, bei denen melanistische Formen auftreten, hat sich bei eingehenden Untersuchungen gezeigt, daß die Häufigkeiten der Formen entgegen ersten Einschätzungen nicht mit der lokalen Umweltverschmutzung im Zusammenhang stehen. Dies trifft z. B. für die melanistische Form von *Apamea monoglypha* im Gebiet von Manchester zu (ASKEW u. a. 1971).

Die "industriemelanismatischen Arten" wurden bisher als Beispiele für den transienten Polymorphismus betrachtet. Darunter wird ein "Durchgangspolymorphismus" (SPERLICH 1975) verstanden; in den Populationen wird ein Allel eines Gens durch ein anderes vorteilhafteres Allel auf Grund der Selektionswirkung vollständig ersetzt. Bei zahlreichen umfangreichen Fangserien von *B. betularia* hat sich gezeigt, daß keine vollständige Substituierung des Allels "typisch" durch das Allel "dunkel" stattfand. In allen bisher untersuchten Populationen konnten bei ausreichendem Sammlungsumfang typische *B. betularia* nachgewiesen werden. Im Gebiet von Manchester stellen typische *B. betularia* seit 1895 etwa 2% aller Birkenspanner. FORD (1971) ist aus diesem Grunde der Ansicht, daß sich der Polymorphismus bei *B. betularia* stabilisiert hat und bezeichnet ihn als balancierten Polymorphismus. Als Steuerungsgröße für die Erhaltung des balancierten Zustands wirkt die Selektion.

Unabhängig davon, ob die polymorphe Struktur einer Population durch die Überlegenheit der Heterozygoten, auf einen Einwanderungs- oder Mutationsdruck oder auf den sogenannten LUDWIG-Effekt (selektive ausgeglicheneheit der Phänotypen) zurückzuführen ist, kann davon ausgegangen werden, daß die Ausnutzung der Umweltbedingungen durch polymorphe Formen einer Art möglicherweise größer ist als durch eine monomorphe Art (BOESIGER 1967, MAYR 1971). Eine erhöhte Adaptationsfähigkeit der polymorphen Population (und Art) an unterschiedliche Lebensbedingungen vergrößert deren Überlebenschance auch in kritischen Lebensphasen. Falls die meisten heterogenen Arten auch das höchste Adaptationspotential besitzen, kann davon ausgegangen werden, daß sich die natürliche Selektion stets zugunsten der Heterogenie (Polygenotypismus) auswirkt (BOESIGER 1967).

Wenn Polymorphismus von allgemeinem Vorteil ist, erscheint die Frage berechtigt, warum erst in neuerer Zeit der Polymorphismus verstärkt auftritt.

Bei einer Reihe von Tier- (und sicherlich auch Pflanzen-) arten ist bekannt, daß Polymorphismus "schon immer" vorhanden ist bzw. kann kein Zeitraum für das Auftreten dieses Polymorphismus angegeben werden. Als Beispiel für solche Arten kann die Trottellumme (*Uria aalge*) genannt werden. Die zwei Morphen dieser Art kommen in den europäischen Brutkolonien in unterschiedlichen Häufigkeiten vor, dabei nimmt in Skandinavien der Anteil der Ringellumme von West (13%) nach Osten kontinuierlich zu und erreicht an der Küste von Murmansk mit 30 - 40% seinen höchsten Wert (ERUN 1970). Im Gegensatz dazu nimmt an der britischen Küste der Anteil der Ringellumme von Ost nach West zu und erreicht seinen höchsten Wert mit 54%. Auch für die Schwarzotzerraubmöwe (*Stercorarius parasiticus*) sind helle und dunkle Formen schon "immer" bekannt. Im Norden Englands stellt die dunkle Form 70 - 80% aller Tiere in den Brutkolonien und ihr Anteil nimmt nach Norden ab (HERRY u. DAVIS 1970). Auch andere verschieden gefärbte Tierarten (z. B. *Adalia bipunctata*) haben nicht erst in letzter Zeit polymorphe Formen ausgebildet. Andererseits hat sich bei den zahlreichen genaueren Untersuchungen in den letzten Jahrzehnten gezeigt, daß genetischer Polymorphismus verbreiteter ist als bisher angenommen wurde. Es kann sicherlich mit Recht davon ausgegangen werden, daß auch in Zukunft bei entsprechend genauen Untersuchungen weitere Fälle von nicht phänotypischen Polymorphismus bekannt werden und als Beispiele für die stufenweise Erkennbarkeit biologischer Phänomene dienen können.

Bei der Beurteilung des Auftretens von Polymorphismus bei Lepidopteren kann mit URBANN (1971) davon ausgegangen werden, daß in den letzten Jahrzehnten keineswegs in allen Familien eine gleichstarke Tendenz zur vermehrten Entstehung von Melanisten zu verzeichnen ist. Zahlreiche Lepidopterenarten waren und sind in der Lage, die sich stets vollziehenden Umweltveränderungen monomorph zu überleben. Sind die sich vollziehenden Umweltveränderungen zu drastisch oder ist

die Adaptionsfähigkeit der monomorphen Art nicht ausreichend, wird die Art in dem entsprechenden Gebiet und im extremen Falle im gesamten Areal verschwinden.

Im Gegensatz dazu können bei anderen Arten Mutationen auftreten, die bisher einen Selektionsnachteil oder mindestens keinen Selektionsvorteil für den Träger hatten. Unter den sich vollziehenden Veränderungen der Umwelt (die wie das System Art selbst ein dynamisches System ist) kann diese Mutation nunmehr in dem genetischen Material manifestiert werden und in der Folgezeit der Träger dieses durch Mutation entstandenen und bei der Fortpflanzung weitergegebenen Merkmale einen Selektionsvorteil gegenüber den anderen Individuen, die dieses neue Merkmal nicht besitzen, erhalten. Es erscheint möglich, daß mindestens für einige Lepidopteren-Arten durch die Industrialisierung und/oder durch die Herausbildung menschlicher Ballungszentren Umweltfaktoren entstanden, die den Träger der Mutation "dunkel" überleben ließen (während er früher beseitigt wurde) oder seine Fortpflanzungschance sogar begünstigten. In der Folgezeit erhalten die Träger des neuen Allels durch die Mitselektion der Dominanzfaktoren eine solche Überlegenheit gegenüber den Individuen, die das neue Merkmal nicht besitzen, daß sie auch in den Gebieten, in denen die Umweltfaktoren nicht denen entsprechen, die das Weiterbestehen der Mutation ursprünglich ermöglichten, sich ausbreiten können und unter Umständen die ursprüngliche Form verdrängen. Neue Untersuchungsmethoden führen zur Feststellung bisher nicht bekannter Polymorphismen (z. B. chromosomaler, physiologischer Polymorphismus) und die veränderten Sammlungsmethoden (Sammlung von Serien, Lichtfang) haben die Materialbasis zur Einschätzung des Systems Art wesentlich verändert. Polymorphismus ist m. E. kein Phänomen der letzten Jahrzehnte. Bei den zunehmenden populationsgenetischen Untersuchungen wurde er in verstärktem Maße festgestellt, war aber bereits vorher vorhanden. Bei einigen Arten ist eine Herausbildung des Poly-

morphismus in den letzten Jahrzehnten deutlich. Dieser Prozeß hat aber auch in anderen Zeiträumen stattgefunden und ist auf Grund unterschiedlicher Faktoren heute nicht mehr erkennbar oder noch nicht erkannt.

10. Zusammenfassung

Da das Auftreten melanistischer Formen des Birkenspanners, *Biston betularia*, bisher im wesentlichen in England erfaßt wurde, andererseits diesem als "Industriemelanismus" bezeichneten Phänomen als ein Einblick in einen ablaufenden evolutiven Prozeß eine besondere Rolle in der Diskussion um Evolutionsvorgänge zukommt, wurden in der vorliegenden Arbeit sowohl die historischen Vorkommen (Erstauf-treten) wie auch die aktuellen Häufigkeiten der f. *typica*, f. *insularia* und f. *carbonaria* von *B. betularia* für das Gebiet der DDR untersucht. Aus dem Erstauftreten der f. *carbonaria* im UG kann nicht auf eine direkte Korrelation mit der Umweltbelastung zu dieser Zeit (1885 - 1920) geschlossen werden. Auch die aktuellen Häufigkeiten der Formen sind nicht nur mit der von KETTLEWELL formulierten Schutzfärbungs-Hypothese erklärbar.

Als Vergleich konnte das Erstauftreten von *B. strataria* f. *melanaria*, die seit 1949 im UG nachgewiesen wird, untersucht werden. Auch bei dieser Art scheint eine Beeinflussung des Erstauftretens und der Häufigkeit der melanistischen Form durch die lokale Umweltbelastung nicht zu erfolgen.

In englischen Untersuchungen (CREED) wurde *Adalia bipunctata* als "Industriemelanismus" bezeichnet. Die seit 1905 aus dem UG vorliegenden Daten weisen nicht auf einen Zusammenhang von Umweltbelastung und Häufigkeiten der Melanisten hin. Auch die von TIMOPEEF-RESSOVSKY festgestellten unterschiedlichen Häufigkeiten der typischen und melanistischen

A. bipunctata im Frühjahr und Herbst konnten nicht bestätigt werden.

Da als Selektionsfaktor der optisch orientierte Predator allein nicht ausreicht, um die gefundenen Häufigkeiten der Formen bei den untersuchten Insektenarten zu erklären, wird angenommen, daß mit dem Merkmal "dunkel" andere Eigenschaften genetisch gekoppelt sind, die für den Träger einen Selektionsvorteil bedeuten könnten (z. B. physiologische und ethologische Faktoren). Zur Erhaltung des mutierten Allels für das Merkmal "dunkel" waren u. U. Faktoren, die mit der Industrialisierung und/oder der Herausbildung menschlicher Ballungszentren zusammenhingen, notwendig. Durch die allmähliche Veränderung der durch Mutation entstandenen Formen (genetische und physiologische Entwicklung im Sinne von FORD) haben die Träger des Merkmals "dunkel" in der Folgezeit auch bei Nichtvorhandensein bzw. Wegfall der ursprünglichen (und damals notwendigen) Umweltbedingungen einen Selektionsvorteil gegenüber den Individuen, die nicht das Merkmal "dunkel" besitzen und stellen dadurch in den Populationen einen hohen Anteil.

11. Literatur

1. ADAMS, D. B. u. RISSER, P. G. (1971): Some factors influencing the frequency of bark lichens in north central Oklahoma. - Amer. J. Bot. 58: 752 - 757.
2. ANONYMUS (1912): Aus den Sitzungen der Entomologischen Gesellschaft zu Halle a. S. (E. V.). Sitzung vom 18. Dezember 1911. - Int. Ent. Ztschr. (Guben) 6: 61 - 62.
3. ASKEW, R. R., COOK, L. M. u. BISHOP, J. A. (1971): Atmospheric pollution and melanic moths in Manchester and its environs. - J. appl. Ecol. 8: 247 - 256.
4. BANDERMANN, F. (1931): Die Spanner in der Dörlauer Heide und der näheren Umgebung von Halle. - Ent. Jahrb. Krancher 40: 110 - 118.
5. BARKMAN, J. J. (1966): Menschlicher Einfluß auf die Epiphyten-Vegetation West-Europas. - in: Anthropogene Vegetation. Verlag Dr. W. Junk, Den Haag, S. 8 - 18.
6. BARTEL, M. u. HERZ, A. (1902): Handbuch der Großschmetterlinge des Berliner Gebietes. - Berlin, 92 S.
7. BEER, K. (1912): Die Geometriden des Erfurter Gebietes nach Vorkommen und Lebensweise. - Mitt. a. d. Entom. Ges. zu Halle, H. 3/4: 6 - 28.
8. BELITZ, H.-J. (1974): Die Selektionstheorie. - in: HELBRER, G. (1974): Die Evolution der Organismen. Gustav Fischer Verlag Stuttgart, S. 364 - 394.
9. BENHAM, B. R., LONSDALE, D. u. MUGGLETON, J. (1974): Is polymorphism in two-spot ladybird an example of non-industrial melanism. - Nature (Lond.) 249: 179 - 180.
10. BERGMANN, A. (1930): Beitrag zur Kenntnis und Entstehung melanistischer und albinistischer Entwicklungsformen Thüringer Groß-Schmetterlinge. - Int. Ent. Ztschr. (Guben) 24: 1 - 15, 73 - 98, 211 - 216, 225 - 241.
11. - (1955): Die Großschmetterlinge Mitteldeutschlands. Bd. V/2. - Urania-Verlag Jena, S. 561 - 1267.

12. BESCHEL, R. (1958): Flechtenvereine der Städte, Stadtflechten und ihr Wachstum. - Ber. d. naturwiss.-med. Ver. Innsbruck 52: 1 - 158.
13. BIELEWICZ, M. (1973): Motyle większe (Macrolepidoptera) Bieszczadów Zachodnich i Pogórza Przemyskiego. - Rocznik Muzeum Górnoślaskiego w Bytomiu, Przyroda, Nr. 7, 168 S.
14. BISHOP, J. A. (1972): An experimental study of the cline of industrial melanism in *Biston betularia* (L.) (Lepidoptera) between urban Liverpool and rural North Wales. - J. Anim. Ecol. 41: 209 - 243.
(stand im Original nicht zur Verfügung).
15. LeBLANC, P. (1969): Epiphytes and air pollution. - in: Air Pollution. Proc. First European Congr. on the Influence of Air Pollution on Plants and Animals. S. 211 - 221.
16. BOER, M. H. den (1971): A colour-polymorphism in caterpillars of *Bupalus piniarius* (L.) (Lepidoptera: Geometridae). - Netherlands J. Zool. 21: 61 - 116.
17. BORNEMANN, G. (1912): Verzeichnis der Großschmetterlinge aus der Umgebung von Magdeburg und des Harzgebietes. - Sonderabdruck aus Bd. II d. Abh. u. Ber. f. Natur- u. Heimatkunde in Magdeburg, 147 S.
18. BÖRTITZ, S. u. RANFT, H. (1972): Zur SO₂- und HF-Empfindlichkeit von Flechten und Moosen. - Biol. Zbl. 91: 613 - 623.
19. BRITZELMAYER, M. (1875): Die Lichenen der Flora von Augsburg. - Ber. Naturwiss. Ver. Augsburg 23.
20. CLARKE, C. A. u. SHEPPARD, P. M. (1966): A local survey of the distribution of industrial melanic forms in the moth *Biston betularia* and estimates of the selective values of these in an industrial environment. - Proc. R. Soc. B 165: 424 - 439.
21. CLEVE, K. (1970): Die Erforschung der Ursachen für das Auftreten melanistischer Schmetterlingsformen im

Laufe der letzten hundert Jahre. - Ztschr. angew. Ent. 65: 371 - 387.

22. COCKAYNE, E. A. (1926): Experimental melanic changes. - Ent. Rec. 38: 44 - 45.
23. COOK, L. M., ASKEW, R. R. u. BISHOP, J. A. (1970): Increasing frequency of the typical form of the peppered moth in Manchester. - Nature (Lond.) 227: 1155.
24. CORNELSEN, H. (1909): Ursache des Melanismus an Schmetterlingen des Industriegebietes. - Ztschr. f. wiss. Insektenbiol. 5: 356 - 357.
25. CREED, E. R. (1966): Geographic variation in the two-spot ladybird in England and Wales. - Heredity 21: 57 - 72.
26. - (1971 a): Melanism in the Two-spot Ladybird, *Adalia bipunctata*, in Great Britain. - in: CREED, E. R. (ed.): Ecological Genetics and Evolution. Blackwell Scientific Publ., Oxford u. Edinburgh, S. 134 - 151.
27. - (1971 b): Industrial melanism in the two-spot ladybird and smoke abatement. - Evolution (USA) 25: 290 - 293.
28. - (1974): Two-spot ladybirds as indicators of intense local air pollution. - Nature (Lond.) 249: 390 - 392.
29. - (1975): Melanism in the two spot ladybirds: the nature and intensity of selection. - Proc. R. Soc. Lond. B 190: 135 - 148.
30. -, LEES, D. R. u. DUCKETT, J. G. (1973): Biological method of estimating smoke and sulphur dioxide pollution. - Nature (Lond.) 244: 278 - 280.
31. DAHNE, C. (1913): Aus den Sitzungen der Entomol. Gesellschaft zu Halle a. S. Sitzung vom 21. Oktober 1912. - Mitt. a. d. Entom. Ges. zu Halle, H. 5/7: 34 - 36.
32. DÄSSLER, H.-G. u. RANFT, H. (1969): Das Verhalten von Flechten und Moosen unter dem Einfluß einer SO₂-Belastung. - Flora B 158: 454 - 461.

33. DETZNER, P. (1921): Lepidopterologische Ergebnisse vom Truppenübungsplatze Zeithain i. Sa. - Entomol. Jahrb. Krencher 30: 109 - 115.
34. DIEROFF, R. (1909): Kann Melanismus und Nigrismus bei Lepidopteren durch Rauch und Russ erzeugt werden? - Ztschr. f. wiss. Insekt.-biol. 5: 398-401.
35. DILLON, E. S. u. DILLON, L. S. (1972): A Manual of Common Beetles of eastern North America. Vol. II, Dover Publications, Inc., New York, S. 435-894.
36. DOLL, R. (1975): Die Flechten des Naturschutzgebietes Serrahn. - in: Das Naturschutzgebiet Serrahn. Neubrandenburg u. Serrahn, S. 48-54.
37. - (im Druck 1): Die Verbreitung der epixylen Flechten in der Kreisstadt Parchim (Mecklenburg). - Ztschr. f. Hygiene.
38. - (im Druck 2): Die Vegetation der "Kalkhorst" bei Neustrelitz.
39. - u. ZIEBOLD, A. (1976): Flechten als lufthygienische Bioindikatoren. - Biol. Rdsch. 14: 78 - 94.
40. DOMRÖS, M. (1966): Luftverunreinigung und Stadtklima im Rheinisch-Westfälischen Industriegebiet und ihre Auswirkung auf den Flechtenbewuchs der Bäume. - Arbeiten zur Rheinischen Landeskunde, Bonn, H. 23, 132 S.
41. - (1967): Flechten als Indikator von Luftverunreinigung und Stadtklima. - Städtehygiene 2/1967, Sonderdruck ohne Seitenzahl.
42. DOSS, G. (1908): Nochmals Amphidasis betularia ab. doubledayaria. - Berl. Ent. Ztschr. 53: 127.
43. DROOZ, A. T. (1970): The elm spanworm (Lepidoptera: Geometridae): how several natural diets affect its biology. - Ann. ent. Soc. Amer. 63: 391-- 397.
44. DROZDA, A. (1970): (Der Melanismus der schlesischen Schmetterlinge.) - Roczn. Muz. Gornoslaskie, Nr. 5, 75 S.

45. EDWARDS, D. K. (1962): Laboratory determinations of the daily flight-times of separate sexes of some moths in naturally changing light. - *Canad. J. Zool.* 40: 511 - 530.
46. EHRENDORFER, F., MAURER, W., KARL, R. u. E. (1971): Rindenflechten und Luftverunreinigung im Stadtgebiet von Graz. - *Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark*, 100: 151 - 189.
47. EHRlich, P. R., HOLM, R. W. u. PARNELL, D. R. (1974): *The Process of Evolution*. - McGraw-Hill Book Comp., 378 S.
48. ELKNER, R. (1910): Zum Vorkommen von *Amphidesis betularia* L. ab. *doubledayaria* MILL. - *Int. Ent. Ztschr. (Guben)* 4: 197.
49. ENDERLEIN, H. u. STEIN, G. (1964): Der Säurezustand der Humusaufgabe in den rauchgeschädigten Kiefernbeständen des Staatlichen Forstwirtschaftsbetriebes Dübener Heide. - *Arch. Forstwesen* 13: 1181 - 1191.
50. ERICHSEN, C. F. E. (1905): Beiträge zur Flechtenflora der Umgebung von Hamburg und Holstein. - *Verh. Naturw. Ver. Hamburg* 13: 44 - 104.
51. - (1928): Die Flechten des Moränengebietes von Ostschleswig mit Berücksichtigung der angrenzenden Gebiete. - *Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg* 70: 128 - 172.
52. FISCHER, E. (1895): *Transmutation der Schmetterlinge infolge Temperaturänderungen*. Berlin.
53. FISHER, R. A. (1933): On the evidence against the chemical induction of melanism in Lepidoptera. - *Proc. R. Soc. B* 112: 407 - 416.
54. POLMANN, G. (1973): Über den Rückgang der Flechtenflora im Stadtgebiet von Kassel (Nordhessen, Bundesrepublik Deutschland). - *Philippia* 1: 241 - 257.
55. FORD, E. B. (1937): Problems of heredity in the Lepidoptera. - *Biol. Rev.* 12: 461 - 503.

56. FORD, E. B. (1940): Ann. Eugenics 10: 227 - 252. (stand im Original nicht zur Verfügung).
57. - (1964): Ecological Genetics. - Methuen, London.
58. FRAZER, H. F. D. u. ROTHSCHILD, M. (1960): Defence mechanisms in warningly-coloured moths and other insects. - Proc. 11th Int. Congr. Ent. 3: 249 - 256.
59. FÜRSCH, H. (1967): 62. Familie: Coccinellidae (Marienkäfer). - in: FREUDE, HARDE, K. H. u. LOHSE, G. A.: Die Käfer Mitteleuropas, Bd. 7, Clavicornia. GOECKE & EVERS, Krefeld, S. 227 - 278.
60. FUSS, E. (1953): Auswirkungen des Braunkohlenbergbaus. - Dt. Landwirtschaft 4: 123 - 128.
61. GILBERT, O. L. (1965): Lichens as indicators of air pollution in the Tyne Valley. - in: Ecology and the industrial society. Ed.: GOODMAN, G. T., EDWARDS, R. W. u. LAMBERT, J. H., Oxford, S. 35 - 47.
62. - (1970): Further studies on the effect of sulphur dioxide on lichens and bryophytes. - New Phytol. 69: 605 - 627.
63. GILLMER, M. (1917): Amphidasys betularius L. ab. carbonaria JORD. auch bei Cöthen (Anh.). - Ent. Z. (Frankfurt/M) 31: 51 - 52.
64. GUTTE, P. (1975): Die Bedeutung epixyler Flechten als Indikatoren der Luftverunreinigung in Leipzig und Umgebung. - Vortrag: Symposium "Kryptogamen als Bioindikatoren", Leipzig, 20. 3. 1975.
65. HANDORF, K., HÖGLUND, G. u. LANGER, H. (1972): Mikrophotometrische Untersuchungen an der Retinula des Nachtschmetterlings Deilephila elpanor. - Verh. Dt. Zool. Ges. 65: 276 - 281.
66. HANNJE u. KNAUER (1971): s. LOHS, K. (1973).
67. HARKORT, W. (1971): Nachtrag aus den Jahren 1969 und 1970 zu den Beobachtungen zur Schmetterlingsfauna im Raum Dortmund-Hagen-Iserlohn. - Dortmunder Beitr. u. Landeskd. 5: 61 - 74.

68. HARKORT, W. u. WEIGT, H.-J. (1969): Beobachtungen zur Schmetterlingsfauna im Raum Dortmund-Hagen-Iserlohn. Teil 3: Die Spanner, sowie Nachträge zu den Teilen 1 und 2. - ebenda 3: 19 - 67.
69. de La HARPE, A. (1848): Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft bei ihrer Versammlung zu Solothurn den 24. - 26. Heumonat. 33. Versammlung, S. 56 - 58. - (zit. nach CLEVE 1970).
70. HARRISON, J. W. H. (1927): The induction of melanism in the lepidoptera and its evolutionary significance. - Nature (Lond.) 119: 127 - 129.
71. - (1932): The recent development of melanism in the larvae of certain species of Lepidoptera, with an account of its inheritance in *Selenia bilunaria*. - Proc. Roy. Soc. B 111: 188 - 200.
72. - (1935): The experimental induction of melanism and other effects, in the geometrid moth *Selenia bilunaria*. - Proc. R. Soc. B 117: 78 - 92.
73. - u. GARRETT, F. C. (1926): The induction of melanism in the Lepidoptera and its subsequent inheritance. - Proc. R. Soc. B 99: 241 - 263.
74. HÄRTEL, O. u. GRILL, D. (1972): Die Leitfähigkeit von Fichtenborken-Extrakten als empfindlicher Indikator für Luftverunreinigungen. - Europ. J. Forest. Path. 2: 205 - 215.
75. HASEBROEK, K. (1914): Über die Entstehung des neuzeitlichen Melanismus der Schmetterlinge und die Bedeutung der Hamburger Formen für dessen Ergründung. - Zool. Jb., Abt. Syst. 37: 567 - 600.
76. - (1927): Tatsachen und Kritik in Fragen des Industrie- und Großstadtmelanismus. - Int. Ent. Ztschr. (Guben) 21: 25 - 30.

77. HASEBROEK, K. (1934): Industrie und Großstadt als Ursache des neuzeitlichen vererblichen Melanismus der Schmetterlinge in England und Deutschland. - Zool. Jb., Abtlig. Allg. Zool., Physiol. 53: 411 - 460.
78. HEINRICH, R. (1916): Beitrag zur Feststellung der Veränderungen der Berliner Großschmetterlingsfauna in neuester Zeit. - Dtsch. Ent. Ztschr. 499 - 546.
79. HEMTSCHEL, G. (1963): Bioklimatische Fragen unter Berücksichtigung von Luftverunreinigungen. - Angw. Meteorologie 4: 239 - 246. (Karte entnommen aus: BAUER, L. u. WEINITSCHKE, H./1973/: Landschaftspflege als Teilaufgabe der sozialistischen Landeskultur. Jena, 3. Aufl., 382 S.).
80. HERZ, G. (1910): Zum Vorkommen von *Amphidasis betularia* L. ab. *doubledayaria* MILL. - Int. Ent. Ztschr. (Guben) 4: 206.
81. HEUSER, R., JÜST, H. u. ROESLER, R. (1964): Die Lepidopteren-Fauna der Pfalz. IV. Die Spinner. - Mitt. Pollichia III. Reihe, 11: 5 - 140.
82. HONEK, A. (1975): Colour polymorphism in *Adalia bipunctata* in Bohemia (Coleoptera: Coccinellidae). - Ent. Germ. 1: 293 - 299.
83. HEYDEMANN, F. (1927): Der Gebirgs- und Küsten-Melanismus und -Nigrismus. Zugleich ein Beitrag zur Frage des Industrie-Melanismus. - Int. Ent. Ztschr. (Guben) 21: 247 - 252, 271 - 276, 283 - 288, 291 - 296, 303 - 305, 315 - 318, 327 - 337.
84. HOBERT, G. (1930/1931): Die Schmetterlingsfauna (Macrolepidoptera) von Mühlhausen in Thür. und Umgebung. - Ent. Z. (Frankfurt/M) 44: 50 - 55, 93 - 97, 109 - 113, 126 - 129, 141 - 145, 169 - 173, 186 - 189, 218 - 221, 243 - 244, 308 - 309.
85. HUGHES, A. W. M. (1932): Induced melanism in Lepidoptera. - Proc. R. Soc. B 110: 378 - 402.

86. HURKA, H. u. WINKLER, S. (1973): Statistische Analyse der rindenbewohnenden Flechtenvegetation einer Ailee Tübingens. - Flora (Jena) 162: 61 - 80.
87. JABLOKOW, A. W. (1975): (Das Rätsel des Dunklerwerdens der Marienkäfer.) - Priroda 10: 119.
88. JABLONKAY, J. (1972): A Mátre-hegység lepkefaunája. - Pol. Hist.-nat. Mus. Matr. (Gyöngyös) 1: 9 - 41.
89. JONES, W. (1952): Some observations on the Lichen flora of tree holes, with special reference to the effect of smoke. - Rev. Bryol. Lichén. 21: 96 - 115.
90. JUNG, K. D. (1964): Untersuchungen über Wärmeabstrahlungsmechanismen an Säugetierintegumenten und ihre biologische Bedeutung. - Zool. Jb., Syst. 91: 517 - 554.
91. JUNK, H. (1975): Verbreitung und Variabilität von *Biston betularia* L. - Staatsexamensarbeit, Saarbrücken (zit. nach: MÜLLER, P. /1976/).
92. KARLSON, P. u. SCHNEIDER, D. (1973): Sexualhormone der Schmetterlinge als Modelle chemischer Kommunikation. - Naturwissenschaften 60: 113 - 121.
93. KETTLERWELL, H. B. D. (1955): Recognition of Appropriate Backgrounds by Pale and Black Phases of Lepidoptera. - Nature (Lond.) 175: 943 - 944.
94. - (1956 a): An answer to one thought "on reading Dr. FORD's book 'Moths'". - Ent. Rec. 68: 18 - 21.
95. - (1956 b): *Xanthorhoe montanata* and *X. spadicearia* assembling to females of *Biston betularia*. - Entomologist 89: 130.
96. - (1958): Industrial melanism in the lepidoptera and its contribution to our knowledge of evolution. - Proc. 10th Int. Congr. Ent. 2: 831 - 841.
97. - (1961): The phenomenon of industrial melanism in the Lepidoptera. - Ann. Rev. Entomol. (Palo Alto) 6: 245 - 262.

98. KITTLEWELL, H. B. D. (1965 a): A 12-year Survey of the Frequencies of *Biston betularia* (L.) (Lep.) and its Melanic Forms in Great Britain. - Ent. Rec. 77: 195 - 218.
99. - (1965 b): Insect survival and selection for pattern. - Science 148: 1290 - 1296.
100. - u. TINBERGEN, N. (o. Jahr): Evolution and Progress. Film: (gesehen auf der Potsdamer Tagung: Biologische Filme als Lehr- und Lernmittel).
101. KLAUSNITZER, B. u. H. (1972): Marienkäfer (Coccinellidae). - N. BREHM-Bücherei, H. 451, A. ZIEMSEN-Verlag, Wittenberg Lutherstadt, 88 S.
102. KLAUSNITZER, B. u. FÖRSTER, G. (1973): Zur Kenntnis der Variabilität der Larven von *Adalia bipunctata* (L.) (Col. Cocc.). - Zool. Anz. 191: 258 - 262.
103. KLEMENT, O. (1958): Die Flechtenvegetation der Stadt Hannover. - Beitr. Naturk. Niedersachsens 11: 56 - 60.
104. KNAPP, F. (1887): Verzeichnis der Schmetterlinge Thüringens. - Stett. Ent. Zeit. 48: 363 - 406.
105. KOCH, E. (1950): Lichtfang mit der Höhensonne II. - Z. Wiener Entom. Ges. 35: 117 - 147.
106. KOLLEKTIV (1972): Erfassung und Auswirkungen von Umweltverunreinigungen. - VEB Deutscher Verlag für Grundstoffindustrie, Leipzig, 184 S.
107. KOVÁCS, L. (1962): Zehn Jahre Lichfallenaufnahmen in Ungarn. - Ann. hist.-nat. Mus. Hungar. 54: 365 - 375.
108. KRIEG, C. (1911): Zum Vorkommen von *Amphidasis betularia* ab. *doubledayaria* MILL. - Int. Ent. Ztschr. (Guben) 4: 229.
109. KURZKE, W. (1974): Synökologische und experimentelle Untersuchungen zur Nachtaktivität von Insekten. - Zool. Jb., Syst. 101: 297 - 344.

110. LEBES, D. R. (1968): Genetic control of the melanic form insularis of the peppered moth *Biston betularia* (L.). - *Nature* (Lond.) 220: 1249 - 1250.
111. - u. CREED, E. R. (1975): Industrial melanism in *Biston betularia*: The role of selective predation. - *J. Anim. Ecol.* 44: 67 - 83.
112. - u. DUCKETT, J. G. (1973): Atmospheric Pollution and Industrial Melanism. - *Heredity* 30: 227 - 232.
113. LEMPKE, B. J. (1952): Catalogus der Nederlandse Macrolepidoptera. XI. Geometridae (Slot). - *Tijdschr. Ent.* 95: 197 - 319.
114. - (1970): Catalogus der Nederlandse Macrolepidoptera (Zestiende Supplement). - *Tijdschr. Ent.* 113: 125 - 252.
115. LINDAU, G. (1923): Die Flechten. - Berlin, 2. Aufl.
116. LINDE, R. J. v. d. (1968): Der Einfluß der Nahrung auf die Populationsdichte des Goldafters (*Euproctis chrysorrhoea* L.). Ein Vergleich zwischen den verschiedenen Teilen der Baumkrone. - *Z. angew. Ent.* 62: 195 - 201.
117. - u. VOUTE, A. D. (1967): Das Auftreten des Goldafters (*Euproctis chrysorrhoea* L.) in den Niederlanden und der mögliche Einfluß der Nahrung auf die Schwankungen in der Populationsdichte. - *ebenda* 60: 85 - 96.
118. LINDEN, M. v. (1904): Die Ergebnisse der experimentellen Lepidopterologie. - *Biol. Zbl.* 24: 615 - 634.
119. LINSTOW, v. (1915): Die Entstehung der *Amphidasys betularia* ab. *doubledayaria*. - *Deutsch. Ent. Ztschr. Iris* 29: 1 - 4.
120. LOHS, K. (1973): Toxikologie und Umweltschutz. - *wissenschaft und fortschritt* 23: 111 - 115.
121. LUSIS, Y. Y. (1961): On the biological meaning of colour polymorphism of ladybeetle *Adalia bipunctata* (L.). - *Latvijas Entomol.* 4: 3 - 29.

122. LUSIS, Y. V. (1973): Taxonomical relationship and geographical distribution of forms in the ladybird genus *Adalia* Mulsant. - in: Probl. gen. i. evol. I. - Zap. Iatvijskogo gosud. Univ. im. Petra Stutchki 184: 5 - 127 (nur im Referat).
123. MÄGLEBRAU, K. (1960): Flechtenvegetation und Stadtklima. - Naturwiss. Rdsch. 13: 210 - 214.
124. MARIEUFFEL, M. (1908): Zur Verbreitung von *Ampidasis betularia* ab. *doubledayaria* MILL. - Berl. Ent. Ztschr. 53: 127.
125. - (1925): Die Großschmetterlinge der Inseln Usedom-Wollin mit besonderer Berücksichtigung der näheren Umgebung Swinemündes. II. Nachtfalter. - Abh. Ber. Pom. Naturf. Ges. Stettin 5: 36 - 71.
126. MARRNER, T. F. (1926): A hybrid coccinellid. - Ent. Rec. 38: 81 - 83.
127. MARSIL, W. u. ROTHSCCHILD, M. (1974): Aposematic and cryptic Lepidoptera tested on the mouse. - J. Zool. (Lond.) 174: 89 - 122.
128. MAYR, E. (1971): Populations, Species, and Evolution. An Abridgment of Animal Species and Evolution. - The Belknap Press of Harvard Univ. Press Cambridge, Massachusetts, 453 S.
129. MEISSNER, O. (1907): Die relative Häufigkeit der Varietäten von *Adalia bipunctata* L. in Potsdam (1906), nebst biologischen Bemerkungen über die und einige andere Coccinelliden. - Ztschr. f. wiss. Insekt.-biol. 3: 12 - 20, 39 - 45.
130. - (1908): Die relative Häufigkeit der Varietäten von *Adalia bipunctata* L. in Potsdam (1907) nebst biologischen Bemerkungen über diese und einige andere Coccinelliden. - ebenda 3: 309 - 313, 334 - 344, 365 - 374.

131. MEISSNER, O. (1909): Die relative Häufigkeit der Varietäten von *Adalia bipunctata* L. in Potsdam (1908) und an einigen anderen Orten, nebst biologischen Bemerkungen. - ebenda 5: 231 - 242.
132. - (1910): Die relative Häufigkeit der Varietäten von *Adalia bipunctata* L. (1908 - 09). - ebenda 6: 98 - 101.
133. - (1912): Zur Statistik und Biologie von *Adalia bipunctata* L. - Ent. Z. (Frankfurt/M) 26: 82 - 83, 87 - 88, 90, 94 - 95.
134. MIELKE, U. (1970): Das Wachstum rindenbewohnender Flechten in der Kleinstadt Osterburg/Altmark (DDR). - Hercynia N. F. 7: 111 - 114.
135. - (1971): Epixyle Flechten in der Stadt Magdeburg. - ebenda 8: 172 - 177.
136. MÖRKUS, E. (1905): s. RIEDEL, E. (1905).
137. MÜLLER, P. (1976): Voraussetzung für die Integration faunistischer Daten in die Landesplanung der Bundesrepublik Deutschland. - Schr.-Reihe Vegetationskde. 10: 27 - 47.
138. NATHO, G. (1964 a): Die Verbreitung der epixylen Flechten und Algen im Demokratischen Berlin. - Wiss. Z. HUMBOLDT-Univ. Berlin, Math.-Nat. R. 13: 53 - 75.
139. - (1964 b): Zur Verbreitung rindenbewohnender Flechten in Kleinstädten - Ostseebad Kühlungsborn. - ebenda 12: 639 - 643.
140. NOVAK, I. u. SPITZER, K. (1972): Výsledky faunisticko-ekologického studia Lepidopter (Noctuidae a Geometridae) raseliniste Mrttvý luh u Volar a okolí. - Stov. Jihoces. mus. Ceske Budejovice, Prir. Vedy, 12, Suppl. 1: 1 - 63.
141. NYLANDER, W. (1866): Les Lichens du Jardin du Luxembourg. - Bull. Soc. Bot. de France 13
142. RANKOW, H. (1969): Über epiphytische und epixyle Moosvereine in Mecklenburg. - Natur u. Naturschutz in Mecklenburg 7: 15 - 26.

143. PAULS (1900): Amphidasis v. Doubledayaria im Harz. - Soc. entom. (Zürich) 15: 113 - 115.
144. PEARSON, L. u. SKYE, E. (1965): Air pollution affects pattern of photosynthesis in *Parmelia sulcata*, a corticolous lichen. - Science 148: 1600 - 1602.
145. PEDERSEN, W. (1924): Lepidopteren-Fauna von Estland (Esti), Teil I. - Tallinn-Reval.
146. PFÜTZNER, J. (1891): Verzeichnisse der Schmetterlinge der Provinz Brandenburg. - Berlin.
147. PREST, W. (1877): On melanism and variation in lepidoptera. - Entomologist 10: 252 - 259.
148. RANPT, H. u. DÄSSLER, H.-G. (1972): Zur Rauchempfindlichkeit von Flechten und Moosen und ihrer Verwendung als Testpflanzen. - Arch. Naturschutz u. Landschaftsforschung 12: 189 - 202.
149. RAO, D. N. u. LeBLANC, F. (1966): Effects of sulfur dioxide on the lichen algae, with special reference to chlorophyll. - The Bryologist 69: 69 - 75.
150. (REICHERT, A.) (1900): Die Großschmetterlinge des Leipziger Gebietes. - Herausg.: Entom. Ver. Fauna zu Leipzig, 3. Aufl.
151. REICHERT, A. (1904): Die Varietäten von *Adalia bipunctata* L. - Ent. Jahrb. KRANCHER 13: 179 - 181.
152. REINIG, W. F. (1937): Melanismus, Albinismus und Rufinismus. Ein Beitrag zum Problem der Entstehung und Bedeutung tierischer Färbungen. - Leipzig, 122 S.
153. REIPRICH, A. (1960): Motýle Slovenska oblast slovenského raja. - Bratislava, 555 S.
154. REINEKE, A., STORCH, V. u. WELSCH, U. (1972): Kurzes Lehrbuch der Zoologie. - Fischer-Verlag Stuttgart, 460 S.
155. RENSCH, B. (1960): (Diskussionsbeitrag). - Zool. Anz., Suppl. 23: 63.
156. RIEDEL, E. (1905): Geometridae. (in: Die Großschmetterlingsfauna des Königreiches Sachsen.) - Dtsch. ent. Z. Iris 18: 144 - 203.

157. RIESEN, A. (1901): Beitrag zur Macrolepidopteren-Fauna der Insel Usedom. - Stett. Ent. Z. 62: 160 - 168.
158. RINDGE, F. H. (1975): A Revision of the New World *Bistonini* (Lepidoptera Geometridae). - Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 156: 69 - 156.
159. ROEDER, K. D. (1963): Echoes of ultrasonic pulses from flying moths. - Biol. Bull. 124: 200 - 210.
160. RYDZAK, J. (1953): Rozmieszenie i ekologia porostów miasta Lublina. - Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska, Sect. C. 8: 233 - 356.
161. SABAD, E. M., CHIESINA, A. J. u. WETTIG, K. (1973): Lufthygiene = Krebsprophylaxe. - wissenschaft u. fortschritt 23: 386 - 389.
162. SARDESAL, J. B. (1969): Relationship of size of fecal pellets to larval molts in Lepidoptera. - Ann. ent. Soc. Amer. 62: 662.
163. SARGENT, T. D. (1966): Background Selections of Geometrid and Noctuid Moths. - Science 154: 1674 - 1675.
164. - (1968): Cryptic Moths: Effects on Background Selections of Painting the Circumocular Scales. - Science 159: 100 - 101.
165. - (1969 a): Behavioral Adaptations on Cryptic Moths. II. Experimental Studies on Bark-like Species. - Journ. New York Entomol. Soc. 77: 75 - 79.
166. - (1969 b): Background Selections of the Pale and Melanic Forms of the Cryptic Moth, *Phigalia titea* (CRAMER). - Nature (Lond.) 222: 585 - 586.
167. - (1971): Melanism in *Phigalia titea* (CRAMER) (Lepidoptera: Geometridae). - Journ. New York Entomol. Soc. 79: 122 - 129.
168. - (1973): Behavioral adaptations of cryptic moths. VI. Further experimental studies on bark-like species. - J. Lepid. Soc. 27: 8 - 12.

169. SARGENT, T. D. u. KEIFER, R. R. (1969): Behavioral Adaptations of Cryptic Moths. I. Preliminary Studies on Bark-like Species. - J. Lepid. Soc. 23: 1 - 9.
170. SCHMIDT, A. (1910): Zum Vorkommen von *Amphidasis betularia* L. ab. *doubledayaria* MILL. - Int. Ent. Ztschr. (Guben) 4: 206.
171. SCHÖNBECK, H. (1968): Einfluß von Luftverunreinigungen (SO_2) auf transplantierte Flechten. - Naturwissenschaften 55: 451 - 452.
172. SCHROEDER, C. (1903): Kritik der von E. FISCHER aus seinen "Lepidopterologischen Experimentalforschungen" gezogenen Schlüsse auf Grund einer neuen Erklärung derselben. - Allg. Z. f. Ent. 8: 437 - 447.
173. SCHRÖDER, H. (1933): Ein weiterer Beitrag zur Schmetterlingsfauna Mecklenburgs. - Arch. Fr. Naturgesch. Mecklenburg NF 8: 13 - 24.
174. SCHUBERT, R. u. PRITSCHKE, W. (1965): Beitrag zur Einwirkung von Luftverunreinigungen auf xerische Flechten. - Arch. Naturschutz u. Landesforschung 5: 107 - 110.
175. SCHÜTZE, K. T. (1898): Die Großschmetterlinge der sächsischen Oberlausitz. IV. Teil (Geometridae). - Dtsch. ent. Z. Iris 11: 266 - 290.
176. SCHUMMER, R. (1972): Bitte um Mitarbeit (Lep., Geom.). - Entomol. Ber., III. US.
177. SCHWEITZER, K. (1913): Die Groß-Schmetterlings-Fauna des gesamten Vogtlandes. - ebenda 27: 47 - 103.
178. SENGLAUB, K. (im Druck) Die Entwicklung zur "Synthetischen Theorie der Evolution". Verzweigungen und Verflechtungen. - in: JAHN, I., LÖTHER, R. u. SENGLAUB, K. (Hrsg.): Die Geschichte der Biologie. VEB Fischer-Verlag Jena.
179. SERPÄNEN, E. J. (1970): Saurperhostoukkien ravintokasvit. - Helsinki, 179 S.

180. SHOREY, H. H. u. GASTON, L. K. (1965): Ann. ent. Soc. Amer. 58: 597 - 600. (zit. nach: KARLSON, P. u. SCHWEIDER, D. /1973/).
181. SKYE, E. (1964): Epifytfloran och luftföroreningarna. - Svensk Naturvetenskap S. 327 - 332.
182. SPERLICH, D. (1973): Populationsgenetik. Grundlagen und experimentelle Ergebnisse. - Grundlagen der modernen Genetik, Bd. 8, VEB Fischer-Verlag Jena, 197 S.
183. SPORMANN, K. (1909): Die in Neuvorpommern bisher beobachteten Großschmetterlinge (mit besonderer Berücksichtigung der näheren Umgebung von Stralsund). II: Die Geometriden und ein Nachtrag. - Jahresber. d. Gymnasiums zu Stralsund, S. 1 - 35.
184. STANDFUS, M. (1896): Handbuch der paläarktischen Groß-Schmetterlinge. - G. Fischer Jena, 2. Aufl.
185. STEINER, M. (1957): Rindenepiphyten als Indikatoren des Stadtklimas. - in: Medizin und Städtebau. Ein Handbuch für gesundheitlichen Städtebau. URBAHN u. SCHWARZENBERG-Verlag München-Berlin-Wien, S. 119 - 124.
186. STEINERT, H. (1892): Über das Auftreten von Amphidasys Betularius L. ab. Doubledayarius B. in Sachsen. - Dtsch. ent. Z. Iris 5: 424 - 427.
187. - (1894): Die Macrolepidopteren der Dresdner Umgebung. - ebenda 7: 314 - 332.
188. STEPHAN, J. (1925): Die spannerartigen Nachtschmetterlinge und die Kleinschmetterlinge der Grafenschaft Glatz. - Deutsch. Ent. Ztschr. Iris 39: 65 - 133.
189. STUBBE, H. (1974): Evolution unter dem Einfluß des Menschen. - Biol. Rdsch. 12: 1 - 12.
190. SZENT-IVANY, J. v. (1941): Bemerkungen über eine paläarktische Geometriden und Mikrolepidopteren nebst Beschreibung neuer Formen. - Deutsch. Ent. Ztschr. Iris 55: 109 - 124.
191. TEMPEL, M. (1925): Eigene Zuchtergebnisse auf lepidopterologischen Gebiete. - Bericht Naturw. Ges. Chemnitz 21: 45 - 47.

192. TIMOFEEF-RESSOVSKY, N. W. (1940): Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata* L. - Biol. Zbl. 60: 130 - 137.
193. -, VORONCOV, N. N. u. JABLOKOV, A. V. (1975): Kurzer Grundriß der Evolutionstheorie. - VEB Gustav Fischer Verlag Jena, 360 S.
194. THOMSEN, M. u. LENCHE, H. (1933): Experimente zur Erzielung eines erblichen Melanismus bei dem Spanner *Selenia bilunaria* ESP. - Biol. Zbl. 53: 541 - 560.
195. TRÜMPENER, E. (1926): Über die Bedeutung der Wasserstoffionenkonzentration für die Verbreitung von Flechten. - Beih. Bot. Zentrbl. 42: 321 - 354. (zit. nach: BESCHEL /1958/).
196. PUTT, J. W. (1890): Melanism and Melanochroism in British Lepidoptera. - Ent. Rec. 1: 5 - 7.
197. UHLIG, E. (1910): Zum Vorkommen von *Amphidasis betularia* L. ab. *doubledayaria* MILL. - Int. Ent. Ztschr. (Guben) 4: 206.
198. ULE, C. H. (1925 a): Über Auftreten und Verbreitung von *Amphidasis betularia* L. f. *carbonaria* JORD. auf dem Kontinent. - ebenda 18: 257 - 263.
199. - (1925 b): Neue Mitteilungen "Über Auftreten u. Verbreitung von *Amphidasis betularia* L. f. *carbonaria* JORD. auf dem Kontinent". - ebenda 19: 74 - 76.
200. URBAHN, E. (1936): Inzucht- und Metallsalzversuche mit *Phibalapteryx polygrammata* BKH. - Ent. Z. (Frankfurt/M) 50: 305 - 306.
201. - (1971): Zunahme von Melanismus-Beobachtungen bei Makrolepidopteren Europas in neuerer Zeit. - Mitt. Münch. Ent. Ges. 61: 1 - 15.
202. WALLACE, B. (1968): Topics in Population Genetics. - W. W. Norton & Company, Inc., New York, 481 S.
203. WARNECKE, G. (1939): Groß-Schmetterlinge aus dem Rheingau 1937. - Ent. Z. (Frankfurt/M) 52: 333 - 339.

204. WOLFSBERGER, J. (1971): Die Macrolepidopteren-Fauna des Monte Baldo in Oberitalien. - Museo Civici di Storia Naturale di Verona Memorie Fuori, Ser. 4, 335 S.
205. - (1965): Die Macrolepidopteren-Fauna des Gardaseegebietes. (6. Beitrag zur Kenntnis der Lepidopterenfauna der Südalpen). - Publ. Nr. 107 del Centro di Entom. Alpina e Forestale del Consiglio Nazionale delle Ricerche. Verona 13: 1 - 385.
206. ZIEGER, E. (1953/54): Rauchsäden im Walde. - Wiss. Ztschr. T. H. Dresden 3: 271 - 280.
206. ZIELASKOWSKI, H. (1951): Die Großschmetterlinge des Ruhrgebietes. - Mitt. Ruhrlandmus. Stadt Essen Nr. 176, 128 S.

Nachtrag

207. BOESIGER, E. (1967): La significations évolutive du polygénotypisme des populations naturelles. - Ann. biol. (Paris) Sér. 4, 6: 445 - 464.
208. CLEVE, K. (1968): Über das Auftreten von *Biston strataria* HUFN. mut. *melanaria* KOCH. - Mitt. Dtsch. Ent. Ges. 27: 44 - 45.
209. KOCH, M. (1949): *Biston strataria* HUFN. mut. *melanaria*. - Ent. Z. (Frankfurt/M) 59: 137 - 139.
210. WOLTER, G. (1961): Ein neuer Fundort von *Biston strataria* f. *melanaria* KOCH (Lep.). - Mitt.blatt f. Insektenkde 5: 137 - 138.

Nachtrag Literatur

211. BERRY, R. J. u. DAVIS, P. E. (1970): Polymorphism and behaviour in the Arctic Skua (*Stercorarius parasiticus* (L.)). - Proc. Roy. Soc. London B 175: 255 - 267.
212. BRUN, E. (1970): Dimorph-Ratio Cline of Bridled Guillemots (*Uria aalge*) in Norway. - *Astarte* 3: 45 - 50.
213. DAEHNE, C. (1913 b):

- Mitt. Ent. Ges. zu Halle a. S., H. 5/7: 14 - 16.
214. OWEN, D. F. (1962 a): The evolution of melanism in six species of North American geometrid moths. - Ann. Ent. Soc. Amer. 55: 695 - 703.
215. - (1962 b): Parallel evolution in European and North American populations of a geometrid moth. - Nature 195: 830.

T h e s e n
zur
D i s s e r t a t i o n

**Genetischer Wandel in Insektenpopulationen,
untersucht am Beispiel melanistischer Formen
von *Biston betularia* (L.), *B. strataria* HUFN.
(Lepidoptera) und *Adalia bipunctata* L. (Co-
leoptera) in der DDR**

vorgelegt

von

Dipl.-Biol. Ralf S c h u n n e r

1. Das Auftreten von verdunkelten bis zu vollständig schwarzen Exemplaren bei einigen Schmetterlingsarten wird von zahlreichen Autoren als "Industriemelanismus" bezeichnet, da in verschiedenen Fällen diese melanistischen Formen zuerst in Industriegebieten bzw. in menschlicher Siedlungszentren auftraten und dort auch ihre größten Häufigkeiten erreichten.
2. Während die in den ersten Jahrzehnten unseres Jahrhunderts von verschiedenen Autoren entwickelten Erklärungsversuche für das Auftreten und das Weiterbestehen der melanistischen Schmetterlingsformen keine allgemeine Anerkennung fanden, wurde die von KETTLEWELL ab 1955 formulierete "Schutzfärbungs-Hypothese" weitgehend als zureichende Erklärungsmöglichkeit für den Industriemelanismus betrachtet und anerkannt.
3. KETTLEWELL erklärt mit der Schutzfärbungs-Hypothese die Häufigkeiten der verschiedenen Formen der Schmetterlinge auf Grund der unterschiedlichen Übereinstimmung von hellen und dunklen Faltern mit der Farbe der Baumteile, die als Sitzplatz für die Falter dienen. Die Rinden von Bäumen in unverschmutzten Gebieten sind durch die zahlreich vorhandenen epiphytischen Flechten hell gefärbt und bieten dem hellen ("typischen") Falter gegenüber einem optisch orientierten Fresser einen größeren Schutz als dies für einen dunklen ("melanistischen") Falter zutrifft. Andererseits sind die melanistischen Falter an den flechtenfreien und durch Umweltverschmutzungen dunklen Baumteilen in umweltbelasteten Industriegebieten gegenüber dem optisch orientierten Feind in einem visuellen Vorteil.
4. Diese von KETTLEWELL auf Grund seiner Arbeiten an dem Birkenspanner, *Biston betularia* L. (Geometridae), die sich vor allem auf das Gebiet von Großbritannien bezog, aufgestellte These konnte bei einer umfangreicheren Erfassung des Erstauftretens der extrem melanisti-

schen Form *carbonaria* und der Feststellung der aktuellen Häufigkeiten der Formen von *Biston betularia* in dem Gebiet der DDR nicht als alleinige Ursache für die Erklärung der gewonnenen Ergebnisse anerkannt werden.

5. Für das hier behandelte Untersuchungsgebiet kann davon ausgegangen werden, daß das Erstauftreten von *f. carbonaria* in dem Zeitraum 1864 - 1915 aus allen lepidopterologisch untersuchten Regionen bekannt war. Wenn auch in einigen Fällen bevorzugt diese Nachweise in Industrie- bzw. Großstadtgebieten gelangen (z. B. Dresden - 1891, Leipzig - 1894), lagen doch ebenso Erstnachweise aus wohl kaum (Thüringen - 1884/1887, Umgebung von Bautzen - 1894) bzw. gar nicht industriell bzw. städtisch beeinflussten Gebieten (Rügen, Harz - 1900) vor.
6. Bei einem Vergleich der aktuellen Häufigkeiten der Formen von *B. betularia* mit der Umweltbelastung erscheint in einigen Fällen ein Zusammenhang möglich. Auffallend sind einige Untersuchungsergebnisse, die eine Erklärung durch die Schutzfärbungs-Hypothese als nicht ausreichend erscheinen lassen:
 - Der Anteil von 99 % *f. carbonaria* in den ausgedehnten Birkenbeständen in Nardt, Kreis Hoyerswerda.
 - Der Anteil von nur 77 % melanistischen (*f. insularia* und *f. carbonaria*) Birkenspannern im umweltbelasteten Gebiet von Rathenow/Brandenburg.
 - Der relativ hohe Anteil (80 %) melanistischer Birkenspanner im gering (oder gar nicht ?) belasteten Kreuzbruch zwischen Oranienburg und Zehdenick.
 - Der relativ hohe Anteil von *f. carbonaria* (40 bzw. 41 %) in den nicht umweltbelasteten Gebieten Serrahn und Mirschhof in Mecklenburg.
 - Das alleinige Nachweis von *f. carbonaria* (n = 29) am Peinack-See bei Waren.
 - Der Anteil von *f. insularia* mit 58 % in Kloster/Hiddensee.

7. In der vorliegenden Arbeit werden Erstauftreten und Häufigkeiten der melanistischen Exemplare von *Biston betularia* und *B. strataria* erstmalig verglichen. Aus den Erstbeobachtungen von *B. strataria* f. *melanaria* kann nicht abgeleitet werden, daß die frühesten Beobachtungen in den besonders umweltbelasteten Gebieten erfolgten.
8. Da *B. strataria* f. *melanaria* bisher in der DDR vielfach nur vereinzelt auftrat, ist eine Einschätzung über den Zusammenhang mit der Umweltbelastung nur sehr unzureichend möglich. Für das stark umweltbelastete Gebiet um Halle mit etwa 8 % f. *melanaria* und für das geringer belastete Gebiet Ziegelrodaer Forst bei Querfurt mit 10 % f. *melanaria* scheinen die Umweltbelastung nicht der entscheidende Faktor für die Häufigkeit der Formen zu sein.
9. Nach Untersuchungen in Großbritannien kam CREED zu der Ansicht, daß *Adalia bipunctata* (Coleoptera) (Coccinellidae) als Industriemelanist zu bezeichnen ist, da die Häufigkeiten der melanistischen f. *quadrinaculata* und f. *sexpustulata* von der Höhe der Umweltbelastung abhängen. Für die Häufigkeiten ist im Gegensatz zu *B. betularia* kein visueller sondern ein physiologischer Selektionsvorteil anzunehmen. Die für das Gebiet der DDR ermittelten Angaben weisen nicht auf eine Korrelation zwischen Häufigkeiten der melanistischen Formen und Umweltbelastung hin. Für das gesamte Untersuchungsgebiet kann für den Zeitraum 1958 - 1976 für die melanistischen Formen (f. *quadrinaculata* und f. *sexpustulata*) eine durchschnittliche Häufigkeit von 15 % angenommen werden.
10. Die von TIMOFEEV-BESSOVSKIY (1940) ermittelten unterschiedliche Häufigkeiten der typischen (relativ zahlreicher im Frühjahr) und melanistischen (relativ zahlreicher im Herbst) *A. bipunctata* in Berlin-Buch konnten nicht bestätigt werden. Bei allen vergleichbaren Untersuchungen

in der DDR unterlagen die Häufigkeiten der Formen keinem saisonalen Wechsel. Damit werden die Befunde von HONEK (1975) bestätigt.

11. Nach den primären, adaptativen Veränderungen des genetischen Materials, die zur Herausbildung und zum Weiterbestehen der melanistischen Formen führten, wirken sekundäre Faktoren, die zum Teil die natürliche Selektion verstärken und aber auch Über-Genwechselwirkungen und Genkopplungen an der Ausbildung und Aufrechterhaltung des Polymorphismus beteiligt sind. Seit dem Erstauftreten der melanistischen Formen hat eine "genetische und physiologische Entwicklung durch die Selektion am Genkomplex" stattgefunden (FORD). Dies führte nach LEES u. CREED (1975) zu einem nicht visuellen Selektionsvorteil der Heterozygoten, der geographisch variieren kann und für die Erhaltung des Polymorphismus bei *B. betularia* verantwortlich ist.
12. Als genetische Entwicklung in der Zeit nach der Entstehung des neuen Allels "dunkel" kann das Erreichen der Dominanz, wie es HAPPELWELL für *B. betularia* nachweisen konnte, gelten.
13. Die sekundären Faktoren, die pleiotrop mit dem Merkmal "dunkel" verbunden und an der weiteren Ausbildung und Aufrechterhaltung des Polymorphismus bei den untersuchten Insektenarten verantwortlich sind, könnten physiologische und/oder ethologische Parameter sein. Als Beispiele für die Komplexe, auf die die angeführten sekundären Faktoren möglicherweise einen Einfluß ausüben, können die Larvalentwicklung (z. B. zeitliche Ausdehnung, Überleben von bestimmten ungünstigen klimatischen Perioden, Futterangebot) und die Aktivitätsphasen (z. B. Flugbeginn, Flugende, Abgabe des Sexualpheromons, Optimaltemperatur) angesehen werden.
14. Bereits jetzt deutet sich an, daß das Phänomen "Industriemelanismus" nicht nur durch einen isolierten Faktor zu

erklären ist, sondern als das Ergebnis eines mosaikartigen Zusammenwirkens zahlreicher Faktoren betrachtet werden muß. Die Erforschung dieser Faktoren kann in sehr unterschiedlicher Weise erfolgen.

15. Für die weitere Untersuchung des Komplexes "Industriemelanismus" erscheint es notwendig, in einem Gebiet mit einem deutlichen Gradienten der Umweltbelastung kontinuierlich weitere Erfassungen der Häufigkeiten der Formen durchzuführen. Als solch ein Gebiet erweist sich Berlin und die sich nördlich anschließenden Regionen als vorteilhaft, zumal von hier zum Teil seit längerem ausreichende Materialsammlungen vorliegen.
16. Neben der Erfassung der Häufigkeiten der Formen sind durch Markierungsversuche Angaben über Individuenzahl/Flächengröße, Aktionsradius und der tatsächlichen Lebenserwartung im Freien zu ermitteln.
17. In experimentellen Arbeiten sind die eventuell vorhandenen Unterschiede (z. B. verschiedene Aktivitätsphasen, Sitzplatzauswahl, Optimaltemperaturen) an genetisch bestimmtem Material zu erarbeiten.

Eidesstattliche Erklärung

Die vorliegende Dissertation habe ich selbständig
unter Verwendung der angegebenen Hilfsmittel
angefertigt und keiner anderen Universität oder
Hochschule zur Promotion vorgelegt.

Berlin, den 28. März 1977