

Introgression bei *Apodemus flavicollis* und *A. sylvaticus*

Biometrische Untersuchungen an *Apodemus*-Populationen des Monte Gargano (Süditalien)¹⁾

Von G. WITTE, Bonn

Zwei Sammelreisen in den Raum der südlichen Adria in den Jahren 1961 und 1962 dienten tiergeographischen Studien zur Klärung der Frage transadriatischer Faunenelemente. Auf diesen Reisen wurden u. a. *Apodemus*-Serien gesammelt, deren biometrische Analyse an dieser Stelle demonstriert und deren Ergebnisse diskutiert werden sollen.

Material

107 Bälge mit Schädeln — davon 21 Coll. Mus. A. Koenig, 121 Gewölleschädel (M. Gargano/Apulien); 60 Bälge mit Schädeln (Kroatien, Montenegro, Bosnien).

Systematik

Süditalien und Sizilien gelten als Verbreitungsgebiet einer großwüchsigen Waldmausform, *Apodemus sylvaticus dichrurus* Rafinesque-Schmaltz, 1814 (T. typ.: Sizilien). Hagen (1958) sammelte in den Buchenwäldern des Monte Gargano eine *Apodemus*-Serie, die sie zur balkanischen Subspezies *braueri* des *A. flavicollis* stellte und die v. Lehmann (1961) als *Apodemus flavicollis geminae* beschrieb. Bauer und J. Niethammer hatten bereits früher darauf hingewiesen, daß die Hagensche „*flavicollis-braueri*“-Serie nicht einheitlich sei, sondern neben gelbhalsmausähnlichen Tieren einige waldmausähnliche Exemplare enthalte. Letztere stellte v. Lehmann (1959) zu *A. s. dichrurus*. Da es sich bei der Mehrzahl der Tiere Hagens um sehr kleine „Gelbhalsmäuse“ mit gleitenden Übergängen zu Waldmäusen handelt, treten große Schwierigkeiten bei der Bestimmung der Artzugehörigkeit auf.

¹⁾ Vierte vorläufige Mitteilung. Teil einer Dissertation an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Bonn (Prof. Dr. G. Niethammer). Vgl. 1. Bonn. Zool. Beitr. 1962, p. 115—127, 2. ebenda, p. 311—320, 3. ebenda, 1964, p. 1—35. Aus der Ornithologischen Abteilung des Zoologischen Forschungsinstitutes und Museums Alexander Koenig und aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn. — Die Auslandsstudien wurden durch Stipendienmittel des Deutschen Akademischen Austauschdienstes unterstützt.

Für die Unterstützung im Rahmen des Museums Koenig schulde ich dessen Direktor und den Herren der Säugetier-Abteilung Dank. Herrn Dr. E. Amtmann danke ich aufrichtig für die freundliche Erlaubnis, seine Untersuchungen bereits während der Drucklegung der Arbeit studieren zu dürfen, sowie für Hinweise auf Methodik und Schrifttum.

Für die westjugoslawischen Gebiete nennen Dulić und Tortić (1960) die Nominatform der Gelbhalsmaus, für die südöstlichen Gebiete, doch auch für Bosnien, Herzegowina und Montenegro, *A. f. brauneri* Martino, 1926. J. Niethammer (1962) stellt Gelbhalsmäuse von Korfu zur letztgenannten Unterart. Dulić und Tortić führen außer der Nominatform folgende Unterarten von *sylvaticus* für Jugoslawien auf: *dichrurus* Rafinesque-Schmaltz, *callipides* Cabrera, *stancovići* Martino, *flaviventris* Petrov, *hessei* Martino und *dichruroides* Martino. — J. Niethammer (a.a.O.) stellt Waldmäuse von Korfu zu *Apodemus sylvaticus creticus* Miller, 1910; dieser Unterart gehören nach Niethammers Auffassung auch griechische Festlandtiere zu, die nach den bisher bekanntgewordenen Maßen in der Größe *Apodemus s. sylvaticus*, in der Farbe *Apodemus s. dichrurus* entsprechen.

Dieser kurze Überblick zeigt deutlich, wie sehr *Apodemus flavicollis* und *sylvaticus* im Adria-Randgebiet und im Balkanraum variieren.

Hagen (1954) hatte in Sizilien zwei verschiedene Färbungstypen bei *Apodemus* beobachtet (vgl. auch Kahmann 1957); v. Lehmann (1964) hält sie für gestaltlich unterscheidbare Ökotypen, wie bereits Hagen berichtet hatte. Da auch im Gargano neben eintönig grauen recht „bunte“ Waldmäuse vorkommen, sammelte ich in verschiedenen Höhenlagen und Vegetationsformationen des Gargano-Vorgebirges *Apodemus*-Serien, um eindeutiger Aussagen machen zu können.

Das *Apodemus*-Problem in Südeuropa

In den letzten Jahren berichteten amerikanische und russische Autoren (Sibley 1954, McCarley 1954, Hubbs und Strawn 1957, Larina 1958, 1959, 1961; vgl. auch Karbe 1964) über morphologische und ökologische Analysen verschiedener Populationen nahe verwandter Arten von Fischen, Lurchen, Vögeln und Säugern. Die genannten Autoren vermochten in verschiedenen Fällen eine in großem Umfange stattgefundene interspezifische Hybridisation nahe verwandter Arten nachzuweisen. Amtmann (1964) entwickelte die ursprünglich amerikanische Untersuchungsmethode weiter und legt eine moderne statistische Untersuchung über die Zusammensetzung westdeutscher und südeuropäischer (letztere skizzenhaft) *Apodemus*-Populationen vor. Amtmann gelingt mit seiner biometrischen Methode der Nachweis, daß es in den meisten von ihm untersuchten *sylvaticus*- und *flavicollis*-Populationen — beide Formen werden übrigens als ursprünglich „gute“ Arten angesehen — nach Fortfallen einzelner oder aller Isolationsschranken gehäuft zu Bastardierungen gekommen ist. In einer Reihe von Individuen sind gewisse Merkmale beider Ausgangsformen vereinigt. Zwischen beiden Arten hat nach seinen Befunden eine Introgression²⁾ stattgefunden.

Daß in freier Natur Hybriden zwischen beiden *Apodemus*-Arten vorkommen, hat bereits Heptner (1940) wahrscheinlich gemacht und Bauer (1960) und v. Lehmann (1962) vermutet. Amtmann zeigt nun, daß offenbar nicht nur in gewissen Populationen einzelne Bastarde, sondern lokal ganze Bastardpopulationen verschiedenen genetischen Vermischungsgrades durch

²⁾ Terminus der amerikanischen Schule, s. Amtmann 1964.

Introgression auftreten. Das verrät auch die außerordentliche Vielfalt der Übergänge zwischen gut kenntlichen Gelbhalsmäusen³⁾ (*flavicollis*) bis zu gut kenntlichen Waldmäusen (*sylvaticus*) innerhalb einer und derselben *Apodemus*-Population. Arten, die unter normalen Verhältnissen keine sexuelle Affinität zeigen und deren Differenzierung so weit fortgeschritten ist, daß ein stabiler Isolationsmechanismus bei sympatrischer Verbreitung entwickelt ist, können offenbar unter besonderen äußeren Umständen in gewissen Gebieten — vielleicht nur bei einem Teil der Individuen — wiederum miteinander in sexuelle Wechselbeziehungen treten: so vermögen durch Verschmelzung unterschiedlichen genetischen Vermischungsgrades „waldmausähnliche“ Gelbhalsmaus-Populationen ebenso zu entstehen wie „gelbhalsmausähnliche“ Waldmaus-Populationen.

Die vorliegende Untersuchung soll an umfangreichem Material eines begrenzten südeuropäischen Vorkommens zeigen, ob die von Amtmann für Südeuropa (vor allem für Spanien) angedeutete Verschmelzung beider Arten wirklich stattgefunden hat. Es besteht nach den Untersuchungsergebnissen begründeter Anlaß zu der Vermutung, daß in Süditalien weder kleinwüchsige „Gelbhalsmäuse“ (*A. f. geminae*) noch großwüchsige „Waldmäuse“ (*A. s. dichrurus*) reinblütig vorkommen. Die Fakten sprechen vielmehr für eine *Apodemus*-Populationen-Skala, die von $\pm$ reinblütigen *A. sylvaticus* (in trockenen Ebenen, in Dünengelände, in hochgelegenen Karstgebieten mit Steppenvegetation) bis zu sehr stark durch langandauernde *sylvaticus*-Einkreuzung und Rückkreuzungen beeinflussten gelbhalsmausähnlichen Hybridpopulationen (reliktärer Buchenwälder der feucht-gemäßigten Bergwaldstufe) reicht.

Beruhete der Übergangscharakter (Größe, Färbung) südeuropäischer „Gelbhalsmäuse“ allein auf ökologischen Faktoren, lägen also lediglich kleinwüchsige, genetisch einheitliche Unterarten vor, so wäre eine gleichsinnige Variation aller Merkmale zu erwarten. Da jedoch innerhalb solcher „Übergangspopulationen“ eine bei reinen Arten nicht beobachtete ungebundene Kombination aller zu beurteilenden und meßbaren Merkmale nachweisbar ist, muß es sich um sehr heterogene Populationen handeln, die sowohl *flavicollis*- als auch *sylvaticus*-Gene oder Gengruppen im gleichen Tier vereinigen: ein und dasselbe Exemplar kann eindeutige *sylvaticus*-Merkmale (z. B. Färbung, Hinterfuß-Länge) mit eindeutigen *flavicollis*-Merkmalen (z. B. Länge der oberen Molarenreihe) bei sich vereinigen, wobei wiederum die verschiedensten Kombinationsmöglichkeiten mehr oder weniger regellos auftreten.

In Mitteleuropa kommen beide Arten teilweise gut isoliert sympatrisch vor und sind dann in der Mehrzahl der Fälle gut unterscheidbar. Nach Süden „verfließen“ die Artcharakteristika.

³⁾ Diagnostiziert nach der klassischen Differenzierungsmethode: Färbung, Hinterfuß, relative Schwanzlänge, Schädellänge.

In konsequenter Verfolgung der Gedankengänge von Sibley, McCarley und Amtmann ergibt sich: Das ursprünglich ausgesprochene Waldtier *flavicollis*, das sich im mitteleuropäisch-westasiatischen Raume zu Ende des Eiszeitalters aus dem älteren, bereits im frühen Eiszeitalter fossil nachweisbaren Waldsteppentier *sylvaticus* entwickelt haben dürfte (vgl. Larina 1958) und das ökologische und sexuelle Isolationsmechanismen gegenüber der Ausgangsart entwickelt hat, so daß zwei nahe verwandte, „gute“ Arten entstanden, trat in einzelnen Arealteilen — vor allem in hohem Maße in süd- und südosteuropäischen — sekundär wieder mit *sylvaticus* in genetischen Kontakt. Anlaß muß das besonders in diesem Raum wirksame Durchbrechen einzelner Isolationsbarrieren gewesen sein.

Die klima- und vegetationsgeschichtliche Entwicklung der Mediterraneis und ihrer Randgebiete seit Ausgang der Würmeiszeit läßt die klimatische und anthropogene Umgestaltung der Landschaft, die Durchbrechung der „biotopischen Isolierung“ (Amtmann 1964) als Hauptgrund der Genverschmelzung beider Arten erkennen: in die zur Buchenzeit (in Mittelitalien im Würm bis ca. 7000 v. Chr.) noch reinen *flavicollis*-Bestände konnte infolge wachsender Berührungsflächen mit der kleineren Art und zunehmenden Partnerrückgangs aus der eigenen, stenöken Art (infolge ungünstiger Biotopverhältnisse und Aufspaltung des biotopischen Optimums in *sylvaticus*-gemäße Vorzugsbiotope) in steigendem Maße „Introgression“ stattfinden. Die örtlich verschieden gelagerten Verhältnisse mußten eine gleitende Populationen-Skala zur Folge haben, die auf der wechselnden Stärke der erfolgten introgressiven Hybridisation (mehr oder weniger starke Verschmelzung der Genepools zweier Arten) beruht.

Das Ergebnis derartiger Evolutionsvorgänge drückt Larina (1958) so aus: „... zwischenartliche Hybridisation (kann) bei der Verbreitung einer Art begrenzend wirken, denn in einigen Fällen wurde beobachtet, daß die eine Art gewissermaßen in der anderen untergeht. Diese Erscheinung ist sehr deutlich an der Südgrenze des Areals der Gelbhalsmaus zu beobachten, wo diese allmählich in den hybriden Populationen verschwindet.“

Herkunft des Materials

Verglichen werden *Apodemus*-Serien aus der Ebene von Foggia (Tavoliere di Puglia) und aus den Strandfeldern und Dünen des Monte Gargano („Ackerwaldmäuse“, „Küstenwaldmäuse“) mit solchen der mediterranen Kulturstufe und des *Quercus-ilex*-Gebüschs („Macchienwaldmäuse“) sowie der Bergwaldstufe („Buchenwaldmäuse“). Kleine Serien liegen aus Vegetationszwischenstufen vor. Zwei Exemplare vom Monte-Calvo-Gipfel (Karrenfeld mit *Festuca ovina* und *Stipa pennata*).

Jugoslawische Serien liegen vor aus der Küstenzone und aus einem mit der Küste in direkter Verbindung stehenden Polje (Split, Sinj, Slano, Mlini), aus degradiertem Bergwald im Karst des Lovćen/Montenegro (*Fraxinus ornus*, *Fagus sylvatica*), aus dem Stadtrandgebiet von Sarajevo (Grasgärten, Bachlauf), aus der Bergwaldstufe des Trebević/Sarajevo (*Fagus*, *Acer*, *Picea*) sowie aus der Bergwaldstufe der Plivitzer Seen (*Fagus*).

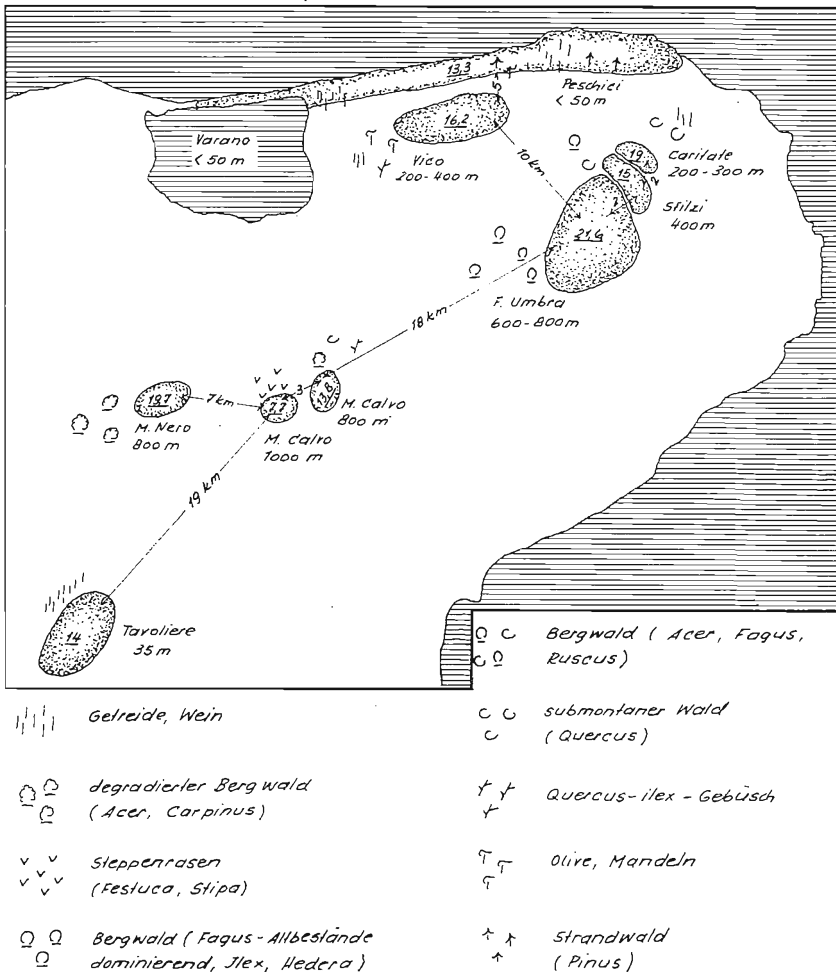


Abb. 1. Herkunftsgebiete der *Apodemus*-Serien aus dem Monte Gargano. — Die Karte ist in Verbindung mit Abb. 2 (Vegetations- und Faunenprofil) zu benutzen. — Außer der horizontalen Verteilung der Sammelplätze von *Apodemus* ergeben sich Vegetationsformation und jeweilige Höhenlage aus der Karte. Die Entfernungsangaben zwischen den einzelnen Herkunftsgebieten bedeuten km Luftlinie. Die unterstrichenen Zahlen in den punktierten Sammelfeldern bezeichnen den durchschnittlichen Charakterindex der betreffenden Serie (s. Text S. 165 f.). — Von den jeweiligen Gesamtserien wurden zur Aufstellung der Charakterindizes herangezogen: Foresta Umbra (Buchenwald) $n = 11$, Foresta Umbra (Sfilzi) $n = 2$, Foresta Umbra (Caritate) $n = 2$, Vico/Ischitella $n = 5$, Monte Calvo (800 m) $n = 5$, Monte Calvo (> 1000 m) $n = 2$, Peschici/Varano $n = 3$, Tavoliere $n = 1$. Alle 31 Individuen sind voll ausgewachsen und können auf alle 6 beurteilten Merkmale hin metrisch untersucht werden. Schädel und Bälge sind intakt.

Färbung der Tiere (Gargano-Serien)

Küstenwaldmäuse (Dünen, Ebenen) und Ackerwaldmäuse: einfarbig grau, recht hell; dunkler Dorsalstreifen kaum sichtbar.

Macchienwaldmäuse: grau, doch deutlicher dunkler Dorsalstreifen.

Caritate und Sfilzi (submontane Vegetationsstufe): überwiegend „bunte“ Mäuse mit ocker- bis zimtfarbenen Flanken; dunkler Dorsalstreifen.

Foresta Umbra (Buchenaltholz): „bunte“ Mäuse, alle Übergänge: Tiere mit grauen bis ockerfarbenen Flanken; dunkler Dorsalstreifen.

Monte Calvo, Hochplateau, 800 m: wie Foresta Umbra, doch im ganzen mehr Grau, weniger Ocker- und Zimttöne.

Monte Calvo, Gipfel, > 1000 m: einfarbig grau (wie Küstentiere).

Monte Nero: wie Foresta Umbra (teilweise stark hervortretende Ocker- und Zimttöne).

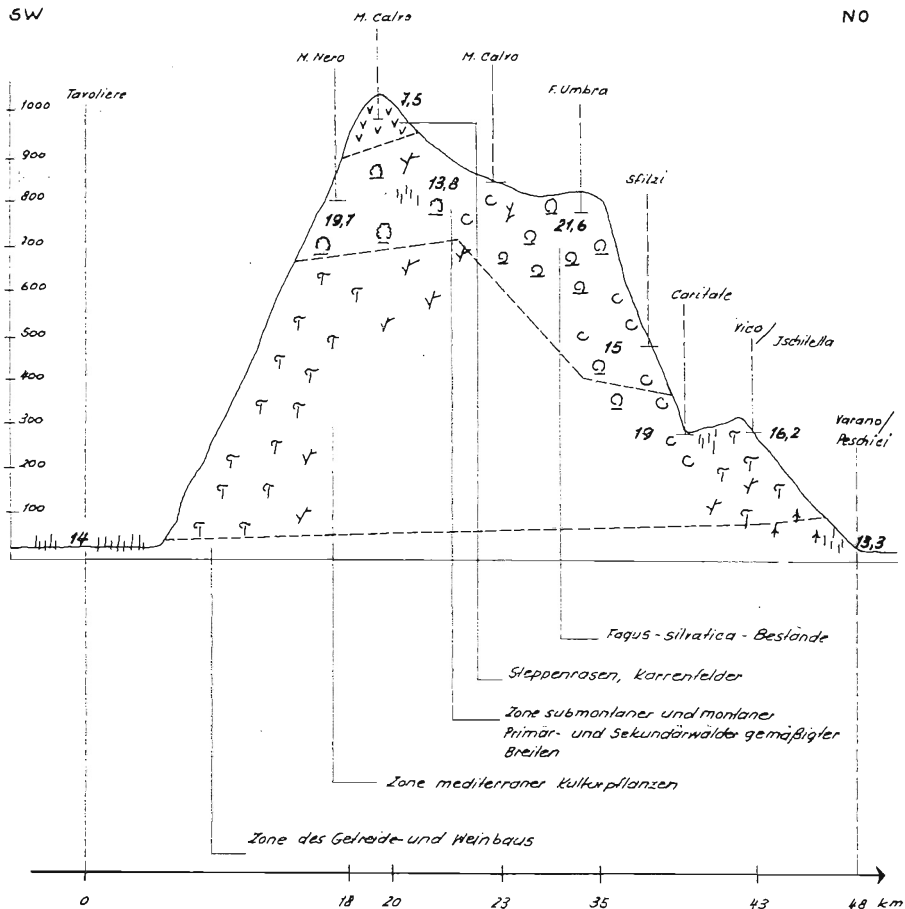


Abb. 2. Herkunftsgebiete der *Apodemus*-Serien aus dem Monte Gargano, Vegetations- und Faunenprofil. — Aus der Karte sind Morphologie der Landschaft, Vegetationsformation, Höhenlage und Entfernung der einzelnen Populationen (gesammelten Serien) voneinander (in km Luftlinie) zu ersehen. Die Zahlen an den Sammelorten bezeichnen den durchschnittlichen Charakterindex der jeweiligen Serie (s. Text S. 165 f.).

T a v o l i e r e: einfarbig grau; gegenüber Küstenpopulation Dorsalstreifen etwas deutlicher hervortretend.

Die Unterseite der Tiere ist bei allen Populationen einheitlich schmutzigweiß. Der Kehlfleck ist sehr variabel: teils fehlend, teils schmal oder breit bis zu fast geschlossenem Halsband ausgebildet. Gleitende Übergänge. — Stücke ohne Halsband oder mit fast unsichtbarem Halsband fand ich nur bei folgenden Serien: Küste, Vico, M. Calvo 800 m, M. Calvo > 1000 m, nicht hingegen in den Bergwäldern.

Meßmethode (s. Abb. 3)

Ich folge der Methode Amtmanns (weiteres s. dort). Er fand mit Hilfe multivariater statistischer Methoden, daß sich von 17 geprüften Körper- und Schädelmaßen folgende 6 als besonders geeignet für artdiagnostische Untersuchungen bei der *Apodemus*-Formen erweisen, da sie bei gut unterscheidbaren mittel- und westeuropäischen Populationen beider Arten den sichersten und größten Trennwert aufweisen:

Hinterfuß-Länge (HF); Kopf-Rumpflänge (K + R); Länge der Molarenreihe des Oberkiefers (Z 15 = OZR); größte Schädellänge, d.h. Nasale bis Hinterrand des Occipitale (S 1); Entfernung Incisivenvorderrand bis Hinterrand des Basioccipitale, gemessen im Hinterhauptsloch, Foramen magnum, (L 3); kürzester Abstand der Bullae-Öffnungen voneinander (B 13).

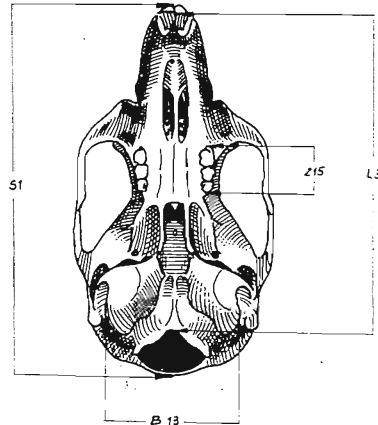


Abb. 3. Demonstration der Meßstrecken für die gegebenen Schädelmaße bei *Apodemus flavicollis* und *sylvaticus* (nach Amtmann 1964, vereinfacht).

Die Körpermaße wurden am möglichst frishtoten Tier mit dem Greifzirkel genommen: HF ohne Krallen; K + R: Greifzirkel an Nasenspitze und Schwanzansatz angelegt, während das Tier auf dem Rücken liegt, Kopf und Beckenregion sanft mit Daumen und Zeigefinger gegen die Unterlage gedrückt, Schwanz festgehalten und nun kaudaler Greifzirkelschenkel bis zum Widerstand gegen Beckengürtel gedrückt.

Berücksichtigt werden nur voll erwachsene Tiere, d.h. Exemplare mit Abnutzungsspuren an allen 3 Molaren (Feltens Größenklassen V, IV, ferner Übergangsstücke III/IV).

Auswertung absoluter Meßwerte

Die ♂ und ♀ werden, gesondert, entsprechend den absoluten Abmessungen eines jeden einzelnen Merkmals x_i in 7 Größenklassen (Indexklassen k_i) eingeteilt. Für jeden metrisch ermittelten Wert wird die zugehörige Indexklasse einer Tabelle (Klassengrenzen der Nominalskalen, nach Amtmann, s. Tabelle 1, S. 166) entnommen. Ein Exemplar mit kleinem S-1-Wert (geringer Schädellänge) wird in eine

Tab. 1. Die Klassengrenzen der Nominalskalen für 4 Schädel- und 2 Körpermaße von 102 ♂ und 79 ♀ der Wald- und Gelbhalsmaus aus Ersdorf (Voreifel) und dem Großen Cent (Kreis Bonn) zur Bestimmung der k_i der Charakterindexfunktion (nach Amtmann 1964).

k_i	♂					
	S 1	L 3	B 13	Z 15	HF	K + R
0	24,3	20,2	8,8	4,0	20,8	86,7
1	25,0	20,8	9,0	4,1	21,6	89,6
2	25,7	21,4	9,2	4,2	22,5	92,5
3	26,4	22,0	9,4	4,3	23,3	95,4
4	27,1	22,6	9,6	4,4	24,1	98,3
5	27,9	23,2	9,7	4,5	24,9	101,2
6	28,6	23,8	9,9	4,6	25,7	104,1
7	> 28,6	> 23,8	> 9,9	> 4,6	> 25,7	> 104,1
k_i	♀					
	S 1	L 3	B 13	Z 15	HF	K + R
0	23,9	19,5	8,5	4,0	20,4	83,7
1	24,6	20,2	8,8	4,1	21,1	86,4
2	25,3	20,7	9,0	4,2	21,9	89,1
3	26,0	21,4	9,2	4,3	22,7	91,8
4	26,6	22,0	9,4	4,4	23,4	94,6
5	27,3	22,8	9,7	4,5	24,1	97,3
6	28,0	23,4	9,9	4,6	25,0	100,0
7	> 28,0	> 23,4	> 9,9	> 4,6	> 25,0	> 100,0

niedere Klasse eingestuft, d. h. erhält einen niederen Klassenindex k für das Merkmal S 1. Dasselbe Tier erhält, falls es eine große HF besitzt, für dieses Merkmal einen entsprechend höheren k -Wert.

Für jeden der 6 gewonnenen Meßwerte wird also unabhängig der Klassenindex bestimmt. Die Summe aller 6 Klassenindizes eines jeden Tieres ergibt den Charakterindex. Dieser Index ist mit Amtmanns gewonnenem Index nicht identisch. Amtmann hat die Maße, ihrer Bedeutung gemäß, überdies mit einem an seinem Material geschätzten Gewicht versehen und so methodisch eine Verfeinerung gegeben. Diese hier angewandte Methode ist aber für unsere Untersuchung hinreichend (s. Engländer und Amtmann 1963, Amtmann 1964).

Graphische Darstellung

Es werden 2 Darstellungsarten verwendet:

1. Das Streudiagramm.

Die Hinterfußlänge (HF) wird gegen die Länge der oberen Molarenreihe (Z 15 = OZR) in einem Koordinatenkreuz aufgetragen. Jedes Exemplar wird somit im Koordinatensystem durch einen Punkt dargestellt. Von diesem Punkt bzw. Quadrat ausgehend werden Geraden (Strahlen) abgetragen, welche die Indexklassen der Merkmale S 1, L 3, B 13 und K + R (oben beginnend, im Uhrzeigersinn fortlaufend aufgetragen) darstellen. Indexklasse „1“: Strahl 1 Einheit lang; Indexklasse „4“: Strahl 4 Einheiten lang etc.

2. Das Verteilungsdiagramm.

Entsprechend dem durch Addieren der 6 Klassenindizes k_i eines Tieres gewonnenen Charakterindex (Σk_i) wird auf einer horizontalen Skala (Zahlenstrahl von 0 bis 42) der Wert dieses Charakterindex abgetragen. Die vertikale Skala ergibt die beobachteten Häufigkeiten für jeden einzelnen Charakterindex; n bedeutet die Anzahl der berücksichtigten Individuen. — ♂ und ♀ können in demselben Verteilungsdiagramm dargestellt werden, da die Größe des Geschlechtsdimorphismus durch Amtmann an seinem Material abgeschätzt und eine ent-

sprechende Standardisierung eingeführt wurde. Wegen weiterer methodischer Einzelheiten muß auf die ausführliche Darstellung durch Amtmann verwiesen werden.

Auswertung des Streudiagramms

♂, M. Gargano (Abb. 4):

Auffälligstes Ergebnis ist das Ineinanderfließen der Werte für Tiere aus dem „Waldmaus“-Bereich und dem „Gelbhalsmaus“-Bereich. Es treten keine gesonderten Punkteschwärme für die verschiedenen *Apodemus*-Formen auf.

Da die Herkunftsbiotope der Tiere (Feld — Macchia — Bergwald) aus den Streudiagrammen ersichtlich sind, ergibt sich weiter: die größten

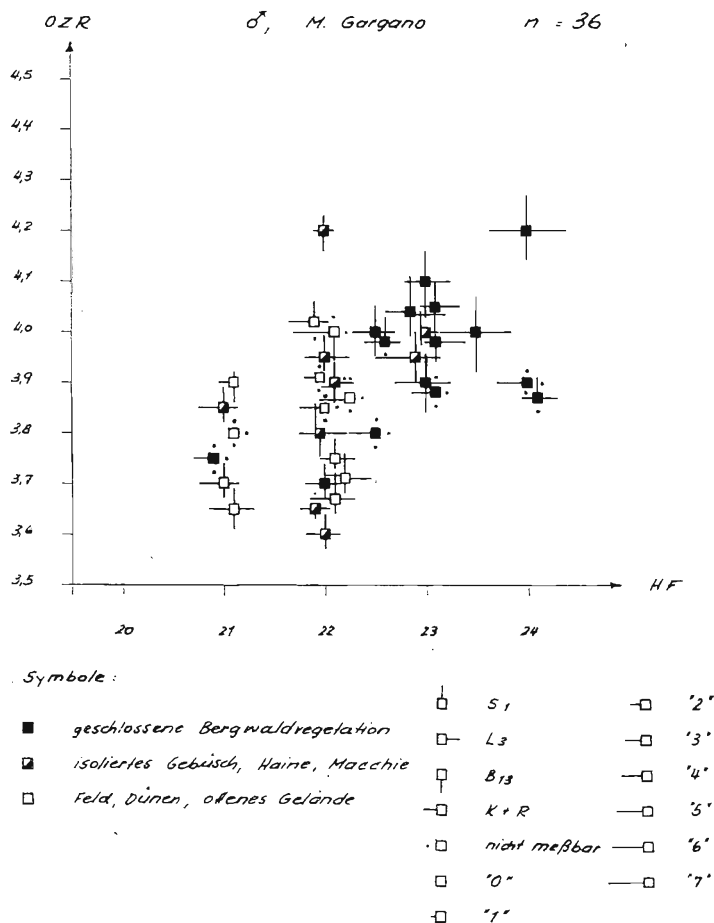


Abb. 4. Streudiagramm, ♂, *Apodemus*-Populationen des Monte Gargano. Berücksichtigt sind lediglich adulte Tiere (Altersstufen V, IV und Übergangsexemplare III/IV nach Felten 1953). Vgl. Text S. 166.

Tiere (Koordinaten 4,2/24 bzw. 4,0/23,5) stammen aus dem geschlossenen Rotbuchenhochwald; die kleinsten Tiere (Koordinaten 3,65 bis 3,9/21 bis 22) stammen aus allen 3 Biotopen, wobei ein Überwiegen von Tieren aus Dünen, Feldern, Steineichen-Gebüsch, Olivenhainen etc. festzustellen ist. Zwischen beiden Gruppen erstreckt sich ein Feld hoher Häufigkeiten mit Exemplaren aus allen 3 Biotopen, wobei ein Überwiegen von „Buchenwaldmäusen“ und „Macchienwaldmäusen“ zu beobachten ist.

Vergleicht man alle 6 berücksichtigten Merkmale kritisch, so fällt, außer der dichten Besetzung des Mittelfeldes des Streuungsdiagrammes, die außerordentlich starke, unharmonisch variierende Schwankung der einzelnen Klassenindizes bei einem und demselben Individuum auf. Die einzelnen Merkmale der berücksichtigten Merkmalsgruppe werden also offenbar mehr oder weniger unabhängig voneinander kombiniert. Auffällt die „Macchienwaldmaus“ mit den Koordinaten 4,2/22; derart lange Zahnreihen sind völlig untypisch für Ödlandtiere des Gargano: um so erstaunlicher, als dieser hohe OZR-Wert mit einem derart geringen HF-Wert kombiniert ist. Die 4 übrigen Klassenindizes liegen ebenfalls niedrig bis sehr niedrig. Die Färbung des Tieres deutet auf *sylvaticus*. Es liegt offenbar ein Exemplar mit überwiegendem *sylvaticus*-Genbestand bei deutlich nachweisbarer Einkreuzung einzelner *flavicollis*-Gene oder Gengruppen vor. Entsprechend unharmonisch kombinierte Klassenindizes weisen viele andere Exemplare auf: *flavicollis*-Merkmale und *sylvaticus*-Merkmale sind bunt auf Einzelindividuen vereinigt.

♀, Monte Gargano (Abb. 5):

Wie bei ♂, doch sind — infolge des, auch in Mitteleuropa beobachteten, geringeren Trennwertes der Hinterfußlänge bei *flavicollis*- und *sylvaticus*-♀ — die Pole größter Häufigkeiten noch enger zusammengedrückt als bei ♂. Es erscheint ein einziger Punkteschwarm. Das Mosaik der unharmonisch vereinigten Klassenindizes weist auf eine völlig inhomogene Population hin, die keine ausgeprägten Merkmalsschwerpunkte besitzt.

Auswertung der Verteilungsdiagramme, ♂ und ♀, Monte Gargano

(Abb. 6)

Während Tiere niedriger Charakterindizes („*sylvaticus*“-Formen) die trockenen, offenen Flächen (Dünen, Getreidefelder, Karrenfelder) bewohnen, kommen in den Bergwäldern größere neben kleineren Tieren vor. Der höchste erreichte Charakterindex von 30 liegt niedrig: erreicht doch die Bewertungsskala 42 (die jeweils erreichten Klassenindizes „0“ bis „7“ der 6 geprüften Merkmale werden addiert zum Charakterindex), so daß

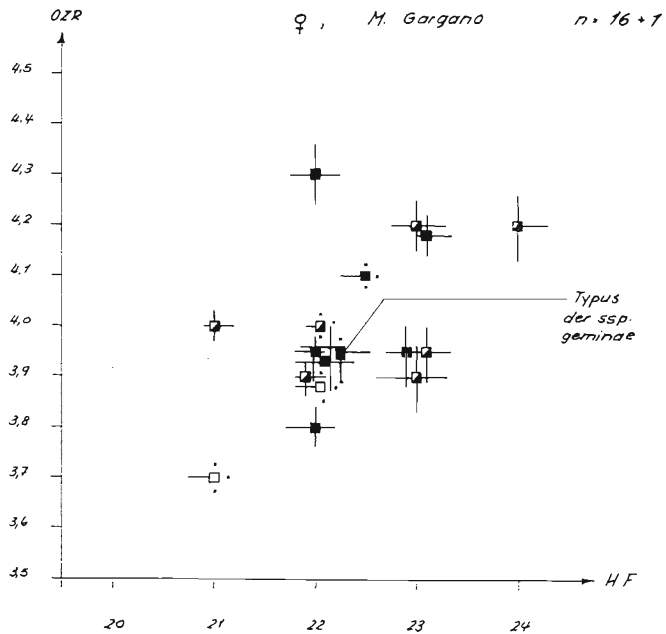


Abb. 5. Streuungsdiagramm, ♀, *Apodemus*-Populationen des Monte Gargano (s. Text zu Abb. 4).



Abb. 6. Verteilungsdiagramme, ♂ und ♀, *Apodemus*-Populationen des Monte Gargano. Vgl. Text S. 166 f.

selbst die Populationen einer kleinwüchsigen *flavicollis*-Unterart einen Charakterindex von etwa 32 erreichen müßten. Eine ebenso breite Streuung

der Charakterindizes wird in der mediterranen Kulturstufe (Oliven; *Quercus-ilex*-Gebüsch etc.) erreicht: hier werden sehr kleine Formen ($\pm$ echte *sylvaticus*) neben größeren (für Gargano-Verhältnisse bereits *flavicollis*-ähnlichen Tieren) beobachtet.

Auswertung der Gewölleschädel von Vieste (Abb. 7)

Zum Jagdrevier der Schleiereule, von der die gesammelten Gewölle stammen, gehören Gärten, Odland, Strandzone und Kiefernhaie. 78 % der in den Gewölle enthaltenen Wirbeltierschädel entfallen auf Nager (*Apodemus*, *Rattus*, *Pitymys*). Bei 75 Gewölleschädeln wurde die Länge der oberen Molarenreihe gemessen. Es wurden in diesem Fall lediglich Schädel deutlich junger und halbwüchsiger Tiere von der Auswertung ausgeschlossen. Jedoch sei hervorgehoben, daß die niedrigsten Werte (3,55 mm OZR) ausnahmslos von Exemplaren der Alterklassen V und IV (nach Felten) stammen.

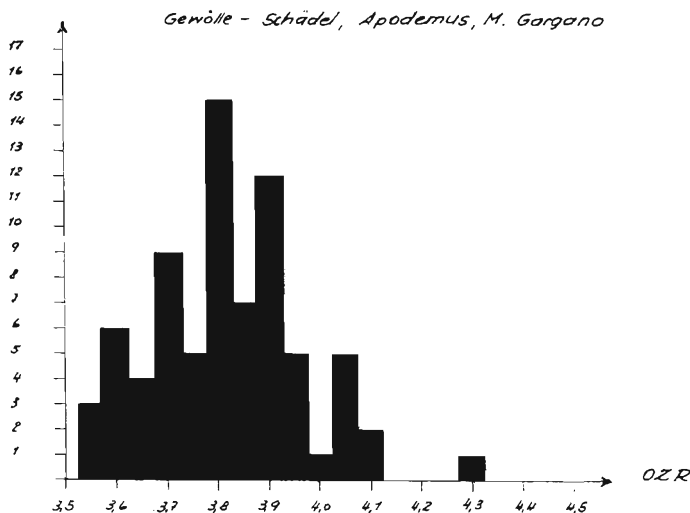


Abb. 7. Variation der Länge der oberen Molarenreihe (OZR) bei der *Apodemus*-Population des Küstenstreifens zwischen Vieste und Peschici/Monte Gargano nach dem Material aus *Tyto-alba*-Gewölle. Gemessen wurden 75 Gewölle-Schädel.

Auffällig ist das Tier mit dem OZR-Wert 4,3. Tiere mit *flavicollis*-Genen scheinen demnach auch in den *sylvaticus*-Biotopen keineswegs völlig zu fehlen.

Diskussion

Hagens (1954) Beobachtung zweier Erscheinungsformen bei *Apodemus* in Sizilien kann man auch in Süditalien (Gargano-Vorgebirge/Apulien) machen: es gibt eintönig graue Tiere vorwiegend im trockenen, offenen

Gelände und „bunte“ in geschlossenen Bergwäldern. Es handelt sich jedoch nicht um ökologische Formen, wie Hagen (1954) und v. Lehmann (1964) annehmen. Das beweisen 2 Körper- und 4 Schädelmaße sowie die Färbung von *Apodemus*-Serien, die in klimatischen und pflanzensoziologischen Zwischenstufen gesammelt wurden: hier finden sich gehäuft Tiere, die ein unharmonisches Mosaik von Merkmalen der „Strandwaldmäuse“ und der „Buchenwaldmäuse“ in sich vereinigen. Das ist kennzeichnend für Hybridpopulationen, wie sie durch fortschreitende interspezifische Bastardierung nahe verwandter Arten („introgressive Hybridization“) auftreten. Gäbe es im Monte Gargano gut kenntliche, echte Gelbhalsmäuse (*flavicollis*) einer kleinwüchsigen Unterart, wie v. Lehmann (1961) annimmt, müßte ein größerer Anteil der „Buchenwaldmäuse“ harmonisch verteilte, relativ hohe Klassenindizes aufweisen. Das ist jedoch nur bei 2 der untersuchten ♂ einigermaßen der Fall. Bei dem starken Überwiegen mutmaßlicher Hybriden (Tiere mit unharmonisch verteilten Klassenindizes) ist es jedoch unwahrscheinlich, daß im Gargano überhaupt noch echte, d. h. reinblütige *flavicollis* vorkommen. Übrigens zeigt das Typusexemplar (♀) der „Gelbhalsmaus“-Unterart *gemmae* v. Lehmann Hybridcharakter in dem hier diskutierten Sinne.

Verhältnismäßig harmonisch sind in der Mehrzahl der Fälle die Klassenindizes der „Strand-“ und „Ackerwaldmäuse“. Doch die schachbrettartige Verteilung der einzelnen Biotope bei relativ geringen Entfernungen voneinander (s. Abb. 1 und 2) und nur wenig ausgeprägter Isolierung läßt vermuten, daß auch in diesen Populationen bereits schwache Introgression stattgefunden hat. Bemerkenswert ist der niedrige Charakterindex dieser einfarbig grauen Tiere („*dichrurus*“). In der Literatur wurden bisher solche „Ackerwaldmäuse“ und die „Macchienwaldmäuse“ als großwüchsige *sylvaticus*-Unterart zusammengefaßt. Durch die starke Introgression innerhalb der entwaldeten Gebiete (Herkunftsgebiete der „Macchienwaldmäuse“), d. h. durch den höheren Anteil an *flavicollis*-Genen in solchen Populationen (vgl. die breite Variation der Charakterindizes in Abb. 6, Verteilungsdiagramm „Gebüsch“) sowie durch die inhomogene Kombination der Klassenindizes (Abb. 4 und 5, Streuungsdiagramme) liegt scheinbar eine großwüchsige Waldmaus („*dichrurus*“) vor.

Bei genauem Zusehen ergeben sich jedoch für die offensichtlich reinblütigsten — genauer gesagt: mit dem höchsten *sylvaticus*-Genbestand ausgerüsteten — aller Populationen (Dünen und Felder) recht niedrige Werte bei relativ harmonischer Verteilung der Indexklassen. Die süditalienischen ± reinblütigen Waldmäuse repräsentieren mithin keineswegs eine besonders große Unterart. Die Anzeichen sprechen dafür, daß *dichrurus* in Wirklichkeit ein durch Bastardierung entstandenes, genetisch inhomogenes Vielerlei von Populationsanteilen darstellt, das, je nach der klima- und vegetationsgeschichtlichen Entwicklung des engeren

Vorkommensgebietes, mit Gelbhalsmaus-Genen — bei überwiegenden Waldmaus-Genen — ausgestattet ist.

Auswertung der jugoslawischen Serien (Abb. 8 bis 11)

Die Ergebnisse entsprechen grundsätzlich den in Süditalien erzielten: niedrigeren Charakterindizes in den Karstformationen, Strandkieferhainen und Poljen (Split, Sinj, Mlini) stehen hohe in den Bergwäldern Bosniens und Kroatiens gegenüber. Sie sind bei Exemplaren aus macchienähnlichen Vegetationsformationen, offenen, hainartigen Flaumeichenbeständen, Olivenhainen (Slano, Ombla-Tal) variabler als bei Tieren des Gargano-Massivs (Charakterindex 7 bis 30 gegenüber 8 bis 26 im Gargano).

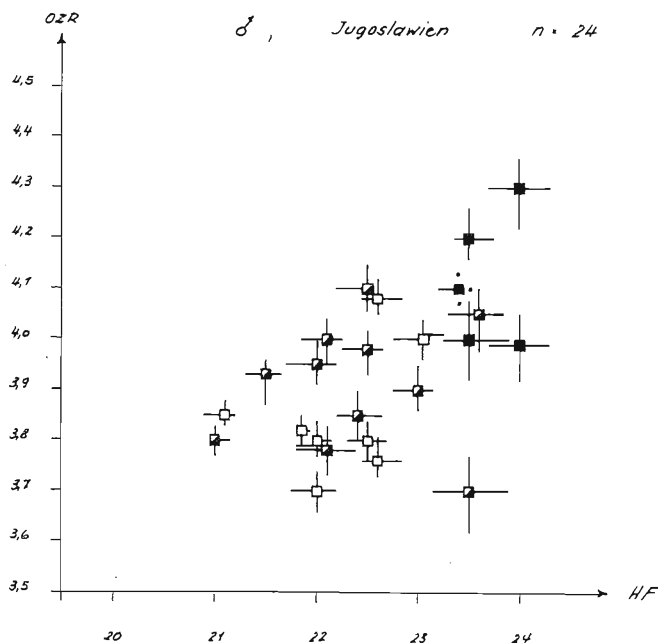


Abb. 8. Streuungsdiagramm, ♂, *Apodemus*-Populationen des westlichen Jugoslawien (s. Text zu Abb. 4).

Die höchsten Indizes dieser Herkunftsgruppe stammen von feuchteren Gebieten einer relativ geschlossenen mediterranen bis submediterranen Vegetation, küstennahen Hainen und degradierten, waldähnlichen Vegetationstypen (häufig *Quercus pubescens*) um Slano (Charakterindex 30). Ausschließlich mittelgroße bis größere Tiere (Charakterindex 20 bis 32) konnte ich in den Buchenwäldern um die Plitvitzer Seen und in den Bergwäldern oberhalb Sarajevo (Trebević) nachweisen. Die degradierten, niedrigen Buchengebüsche sowie die lichte *Fraxinus-ornus*- und *Ostrya-carpinifolia*-Vegetation des Lovćen/Montenegro hinwiederum weisen eine sehr

inhomogene (*sylvaticus* angenäherte) Hybridpopulation auf, die v. Lehmann (1959) zu *A. s. dichruroides* stellte.

Die Tiere vom Trebević (ca. 1500 m) und von den Plitvitzer Seen sind durch einen bei den ♀ verhältnismäßig gut sichtbaren Hiatus von allen

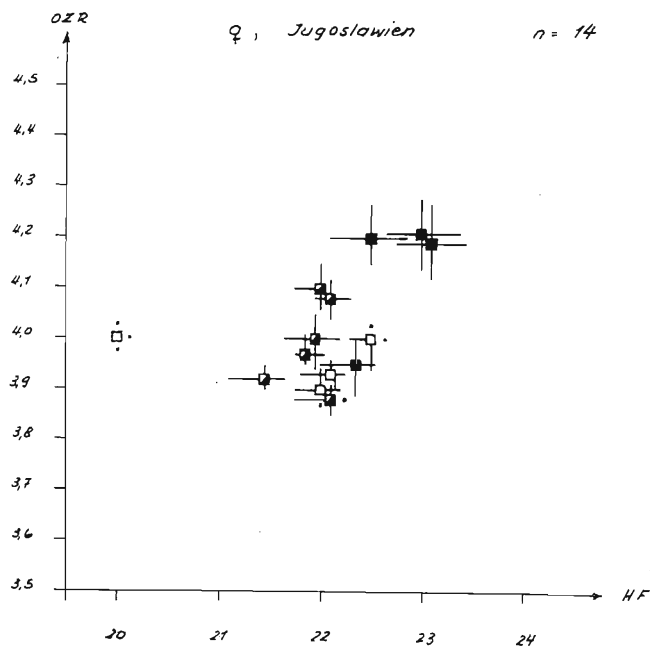


Abb. 9. Streuungsdiagramm, ♀, *Apodemus*-Populationen des westlichen Jugoslawien (s. Text zu Abb. 4).

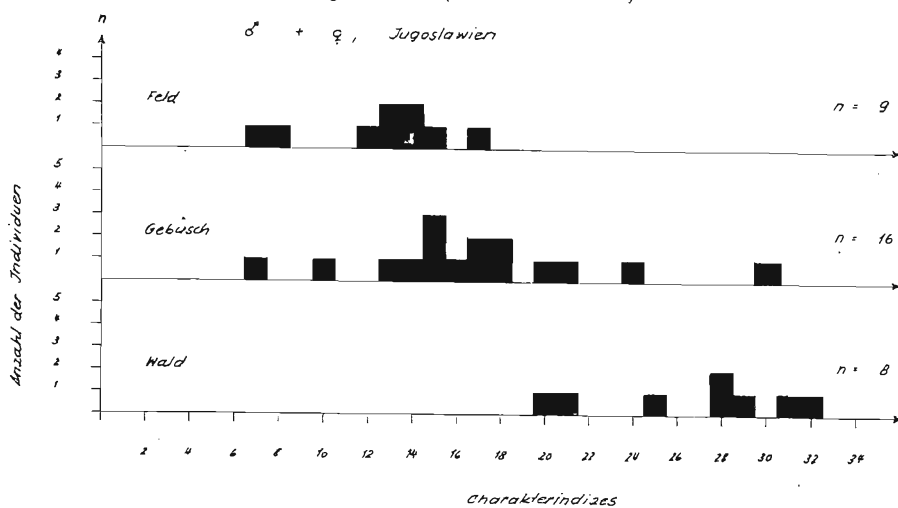


Abb. 10. Verteilungsdiagramme, ♂ und ♀, *Apodemus*-Populationen des westlichen Jugoslawien. Vgl. Text S. 172.

übrigen Tieren getrennt (s. Abb. 9, Streuungsdiagramm): diese Population hat offenbar von allen von mir untersuchten jugoslawischen den geringsten Anteil an *sylvaticus*-Genen — nach den einheitlichen höheren Charakterindizes zu urteilen.

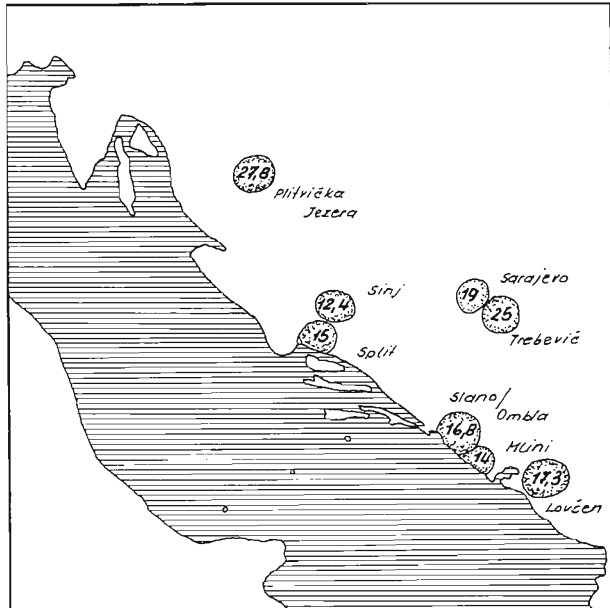


Abb. 11. Herkunftsgebiete der *Apodemus*-Serien aus dem westlichen Jugoslawien. Die Zahlen in den punktierten Sammelfeldern bezeichnen den durchschnittlichen Charakterindex der jeweiligen Serie. — Von den Gesamtserien der entsprechenden Sammelorte wurden zur Aufstellung der Charakterindizes herangezogen: Plitvička Jezera $n = 5$, Trebević $n = 3$, Sarajevo (Stadtgebiet) $n = 2$, Split $n = 2$, Sinj $n = 8$, Slano/Ombla $n = 8$, Mlini $n = 1$, Lovćen $n = 4$. Alle 33 Individuen sind voll erwachsen und können auf alle 6 beurteilten Merkmale hin metrisch untersucht werden. Schädel und Bälge sind intakt.

Daß dennoch auch in Jugoslawien Introgression stattgefunden hat, beweist die „Macchienwaldmaus“ mit den Koordinaten 3,7/23,5 in Abb. 8 (♂): ein Tier, das trotz geringer OZR bei Waldmausfärbung nach den übrigen Klassenindizes eindeutige *flavicollis*-Merkmale aufweist. Damit ist die Annahme Amtmanns (1964), daß die Introgression von Norden bzw. Mitteleuropa nach Südeuropa zunehme, bestätigt.

Die Gründe hierfür dürften einerseits in der Phylogenese und Ausbreitungsgeschichte der *Apodemus*-formen während des Spät- und Postglazials, andererseits in dem zunächst dem postglazialen Klimawechsel unterworfenen, später in zunehmendem Maße anthropogenen Strukturwandel der mediterranen Landschaft zu suchen sein (s. S. 162). Ich möchte damit der zuerst von Engländer und Amtmann (1963) ausgesprochenen Hypothese beipflichten. Die Bedeutung menschlicher Eingriffe in das Land-

schaftsbild für das Zustandekommen introgressiver Hybridisation wurde von Mayr (1963) im großen Zusammenhang dargestellt.

Zur Taxonomie der untersuchten *Apodemus*-Populationen

(s. S. 159 f.)

Im Gargano-Gebiet (Strand, Dünen, Tavoliere di Puglia) leben, nur unvollständig isoliert, *Apodemus*-Formen, bei denen Introgression in geringem Maße nachweisbar ist ($\pm$ *sylvaticus*). Sie sind verhältnismäßig klein. — In den geschlossenen Bergwäldern wurden vereinzelt mäßig große Exemplare nachgewiesen; es handelt sich um Tiere mit überwiegend *flavicollis*-Merkmalen ($\pm$ *flavicollis*). — Der ganz überwiegende Teil aller Serien — von trockensten bis zu feuchtesten Lebensräumen — stellt eine außerordentlich variable Gruppe dar, bei der die Klassenindizes unharmonisch verteilt sind. Hier handelt es sich offenbar um sekundäres Ineinanderfließen von Genen der beiden Arten *flavicollis* und *sylvaticus*.

Das seltene Auftreten von Tieren mit höherem Charakterindex bei harmonischer Verteilung der Klassenindizes sowie der heute begrenzte *flavicollis*-Biotop im Gargano lassen vermuten, daß es hier keine reinblütigen Gelbhalsmäuse mehr gibt: *A. flavicollis* ist im Genbestand des *A. sylvaticus* aufgegangen. Die tiefgreifende Introgression infolge Durchbrechens der ökologischen Isolierung im Gargano läßt entsprechend reinblütige Waldmäuse (*A. sylvaticus*) kaum noch erwarten.

In den untersuchten jugoslawischen Vorkommen konnten sich teilweise noch verhältnismäßig reinblütige, gegenüber Mitteleuropäern jedoch kleinwüchsige „*flavicollis*“-Populationen erhalten (Trebević/Sarajevo). Ob es sich dabei um *A. f. brauneri* handelt, müßte eine mit gleicher Methode durchgeführte Untersuchung der Typuserie ergeben. Bei allen übrigen Serien ist Introgression in verschiedenem Ausmaß nachweisbar. Hervorzuheben sind in degradierten Waldtypen waldmausfarbene Tiere mit kurzen Zahnreihen bei sonst niedrigen bis mittleren, unharmonisch verteilten Klassenindizes (Exemplare mit den Koordinaten 4,1/22,5 in Abb. 8, Streuungsdiagramm). Die Befunde sprechen für weitgehend sehr stark vermischte Populationen. Reinblütige *sylvaticus*-Exemplare scheinen in den geprüften Serien nicht vorzuliegen.

Ursachen der Introgression: Eine Hypothese

Nach Schaub (1938) und Gromow (1957) [zit. bei Larina (1958)] ist die Gattung *Apodemus* zu Beginn des Pleistozäns aus der Gattung *Parapodemus* hervorgegangen. Während bereits im unteren Pleistozän *sylvaticus*-Formen nachweisbar sind, entwickelt sich *flavicollis* erst im oberen Pleistozän. Als Entstehungszentrum dieser in den europäischen Ebenen stenöken, laubwaldbewohnenden Form ist der Raum Osteuropa—Westasien anzusehen. Der ältere, euryöke, vorwiegend freie, offene Biotope und Waldränder bevorzugende *sylvaticus* (nach Bauer, 1960, ein Wald-

steppentier) wurde während der einzelnen Glaziale weitgehend aus Mitteleuropa in die süd- und südosteuropäischen Glazialrefugien abgedrängt. Aus in begünstigten, isolierten Refugien innerhalb Osteuropas bis Westasiens (etwa Südural) zurückbleibenden, klimaadaptierten Populationen dürfte sich die Waldform, *A. flavicollis*, entwickelt haben.

Während der Isolationszeit von der Ausgangsform (ich nehme an, erst während des Würmglazials, d. h. vor längstens 80 000 bis 20 000 Jahren) entwickelte *flavicollis* einen wirksamen Isolationsmechanismus, so daß nach Abklingen dieses letzten Glazials *sylvaticus* bei Verlassen der südlichen Glazialrefugien sich mit der neu entstandenen Tochterart nicht mehr kreuzte, zumal beide Formen gut entwickelte Biotoppräferenzen besaßen und ökologisch isoliert waren.

Mit der in geschichtlicher Zeit fortschreitenden Entwaldung West-, Mittel- und Osteuropas wurde gezwungenermaßen zunächst die ökologische Isolierung der Gelbhalsmaus durchbrochen. Da die Gelbhalsmaus einerseits in der Lage ist, die Waldmaus zu verdrängen (Larina und Golikowa 1959), andererseits aber mit dem Durchbrechen einzelner oder aller Isolationsbarrieren in steigendem Maße wiederum sexuelle Affinität zwischen beiden Arten einzutreten scheint (Larina, 1961, erzielte im Laborversuch Hybride), kommt es zur Bastardierung.

Während der Würmeiszeit, als im Gebiet von Rom *Fagus* weit verbreitet war, fand *flavicollis* im Mittelmeerraum — wohin er u. U. bei weiterer Abkühlung abgedrängt wurde, vielleicht aber auch freiwillig einwanderte, als sich hier zusagende Lebensräume bildeten — optimale Biotope. Erst nach Abklingen der Buchenzeit in Italien infolge zunehmender Erwärmung während des Postglazials (vor ca. 20 000 bis 10 000 Jahren) wurden die Vorzugsbiotope von *flavicollis* allmählich auf höhere Lagen beschränkt. Verstärkt wurde der Waldrückgang im Mittelmeergebiet in historischer Zeit durch Abholzen der Wälder, durch Ziegenfraß und durch das infolge zu geringer Niederschläge bedingte Ausbleiben einer spontanen Wiederbewaldung. Die Auflösung des Waldkleides splitterte den waldbewohnenden *A. flavicollis* in viele einzelne Populationen auf, die nunmehr innerhalb der Vorzugsbiotope der freilandbewohnenden *sylvaticus* zu liegen kamen. Infolgedessen treten auch hier zwischen den beiden entwicklungsgeschichtlich jungen und nahe verwandten Arten Bastarde auf, deren Nachkommen sich durch weitere Bastardierungen und Rückkreuzungen immer mehr — doch entsprechend den lokalen Verhältnissen in verschiedenem Grade — im Phänotyp und Genotyp von den Ausgangspopulationen entfernen.

Zusammenfassung

Gestützt auf eine neue statistische Methode (vgl. Amtmann 1964) wurden *Apodemus*-Populationen des Monte Gargano/Süditalien und des westlichen Jugoslawien analysiert. Es ergibt sich, daß offenbar — vor allem

in Süditalien — in großem Umfange Introgression zwischen den Arten *Apodemus flavicollis* und *sylvaticus* stattgefunden hat. Die „Subspezies“ *Apodemus flavicollis geminae* und *Apodemus sylvaticus dichrurus* sind mit großer Wahrscheinlichkeit hybriden Ursprungs. Im Gargano-Gebiet kommen wahrscheinlich keine reinblütigen *Apodemus flavicollis* vor: *A. flavicollis* ist im Genbestand des *A. sylvaticus* aufgegangen. Die Ursachen für die erfolgte Introgression sind klima- und vegetationsgeschichtlicher Art und beruhen vor allem auf dem anthropogenen Strukturwandel der mediterranen Landschaft.

Schrifttum

- A m t m a n n, E. (1964): Biometrische Untersuchungen zur introgressiven Hybridisation der Waldmaus (*Apodemus sylvaticus* Linné, 1758) und der Gelbhalsmaus (*Apodemus tauricus* Pallas, 1811). — Z. Zool. Syst. Evolutionsforschung 2, H. 4. — Akadem. Verlagsgesellschaft. — Frankfurt/M. (Diss., im Druck).
- A n d e r s o n, E. (1951): Concordant versus Discordant Variation in Relation to Introgression. — Evolution 5, p. 133—141.
- A n d e r s o n, E., und G. L. S t e b b i n s (1954): Hybridization as an Evolutionary Stimulus. — Evolution 8, p. 378—388.
- E n g l ä n d e r, H., und E. A m t m a n n (1963): Introgressive Hybridisation von *Apodemus sylvaticus* und *Apodemus tauricus* in Westeuropa. — Naturwiss. 50, p. 312—313.
- H e p t n e r, W. G. (1940): Die Waldmäuse im gebirgigen Teil der Krim. — Arb. des Naturschutzgebietes auf der Krim, H. 2.
- K a h m a n n, H. (1957): Gibt es zwei gestaltlich unterscheidbare Ökotypen der Waldmaus auf der Insel Sizilien? — Zool. Anz. 159, p. 153—159.
- K a r b e, L. (1964): Die Chromosomenverhältnisse bei den Coregonen des Bodensees und einiger weiterer voralpiner Seen, ein Beitrag zum Problem der Speziation in der Gattung *Coregonus*. — Z. Zool. Syst. Evolutionsforschung 2, H. 1—3, p. 18—40.
- L a r i n a, N. I. (1958): Zusammenhänge zwischen geographischen Veränderungen und zwischenartlicher Kreuzung und ihre Bedeutung für die Evolution. — Wiss. Berichte Hochschulen, Biol. 4, p. 37—49.
- L a r i n a, N. I., und W. L. G o l i k o w a (1959): Morphologie und ökologische Charakteristik von Hybridpopulationen von *Apodemus* im Kaukasus und Transkaukasien. — Utschenije sapiski 64, p. 145—158 (russ.).
- (1961): Einige Daten zu zwischenartlichen Beziehungen. (Kreuzung von Wald- und Gelbhalsmäusen unter Laboratoriumsbedingungen.) — Wiss. Ber. Hochschulen, Biol. Wiss., Zool., 4, p. 37—42 (russ.).
- L e h m a n n, E. v. (1962): Die Langschwanzmäuse der Gattung *Apodemus* im Hohen Venn. — Decheniana 114, p. 177—185.
- (1964): Eine Kleinsäugerausbeute vom Aspromonte (Kalabrien). — Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin (N. F.) 4, H. 1, p. 31—47.
- M a y r, E. (1963): Animal Species and Evolution. — The Belknap Press of Harvard Univ. Press. — Cambridge, Mass.
- M c C a r l e y, W. H. (1954): Natural Hybridization in the *Peromyscus leucopus* Group of Mice. — Evolution 8, p. 314—323.
- S i b l e y, C. G. (1954): Hybridization in the Red-Eyed Towhees of Mexico. — Evolution 8, p. 252—290.
- Z i m m e r m a n n, K. (1936): Zur Kenntnis der europäischen Waldmäuse (*Sylvaemus sylvaticus* L. und *S. flavicollis* Melch.). — Arch. Naturgesch. N. F., S. 5, p. 116—133.
- (1957): Sind Gelbhalsmaus und Waldmaus miteinander kreuzbar? — Z. Säugetierkunde 22, p. 214—217.