

Aus dem Institut für Zoologie I der Universität Würzburg

Über das Zusammenwirken von Erbfaktoren und Umwelteinflüssen auf die Variabilität der *f. ornata* Wheeler des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (L.)

(Lepidoptera, Papilionidae)

Von Th. A. Wohlfahrt

Abstract

Variability in the *f. ornata* Wheeler of the swallowtail *Iphiclides podalirius* (L.) by interactions of genetic constitution and environment (*Lepidoptera*, *Papilionidae*).

The rates of the different *ornata*-types (Wheeler 1903) observed in populations of the swallowtail *Iphiclides podalirius* (Linnaeus 1758) suggest the presence of a completely dominant allele responsible for the various manifestations. Penetrance and expressivity of the allele in question have been found to depend upon the duration of the pupal development. The expressivity of the *ornata* phenotypes is stronger, relative to the length of time required till hatching. By extremely low temperatures during pupation, though, the manifestation is suppressed. Independently of the parental phenotypes, the rates of the *ornata*-types confirm the genetic as well as the physiologic expectations, whether the butterflies are of the spring or of the summer generation. The *ornata* phenotype most strongly appears in the southern Balkan with the expressivity continually decreasing towards the western and obviously also towards the eastern parts of the territory.

Inhalt: 1 Einleitung und Problemstellung. — 2 Material und Methoden. — 3 *f. ornata*: 3.1 Abhängigkeit von der Puppendauer, 3.2 genetisch bedingt durch 2 Allele, 3.3 ein vom übrigen Orange unabhängiges Muster, 3.4 Einfluß meteorologischer Faktoren auf die Ausprägung, 3.5 gen. aest., 3.6 klinale Ausprägung, 3.7 sp. *feisthameli*. — 4 Diskussion der Ergebnisse. — 5 Zusammenfassung. — 6 Literatur.

1 Über die Hinterflügel des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (Linnaeus 1758) verläuft eine dunkle Längsbinde (Binde IX, Eimer 1889). Sie ist unterseits stets deutlich geteilt, wobei dem äußeren schwarzen Anteil nach innen eine mehr oder weniger deutliche orangefarbene Binde anliegt, die mitunter oberseits durchschimmert. Anschließend folgt vor der inneren schwarzen Binde ein Trennfeld in der hellen Grundfarbe des Flügels. Auf der Oberseite wird die Binde IX durch ihre innere

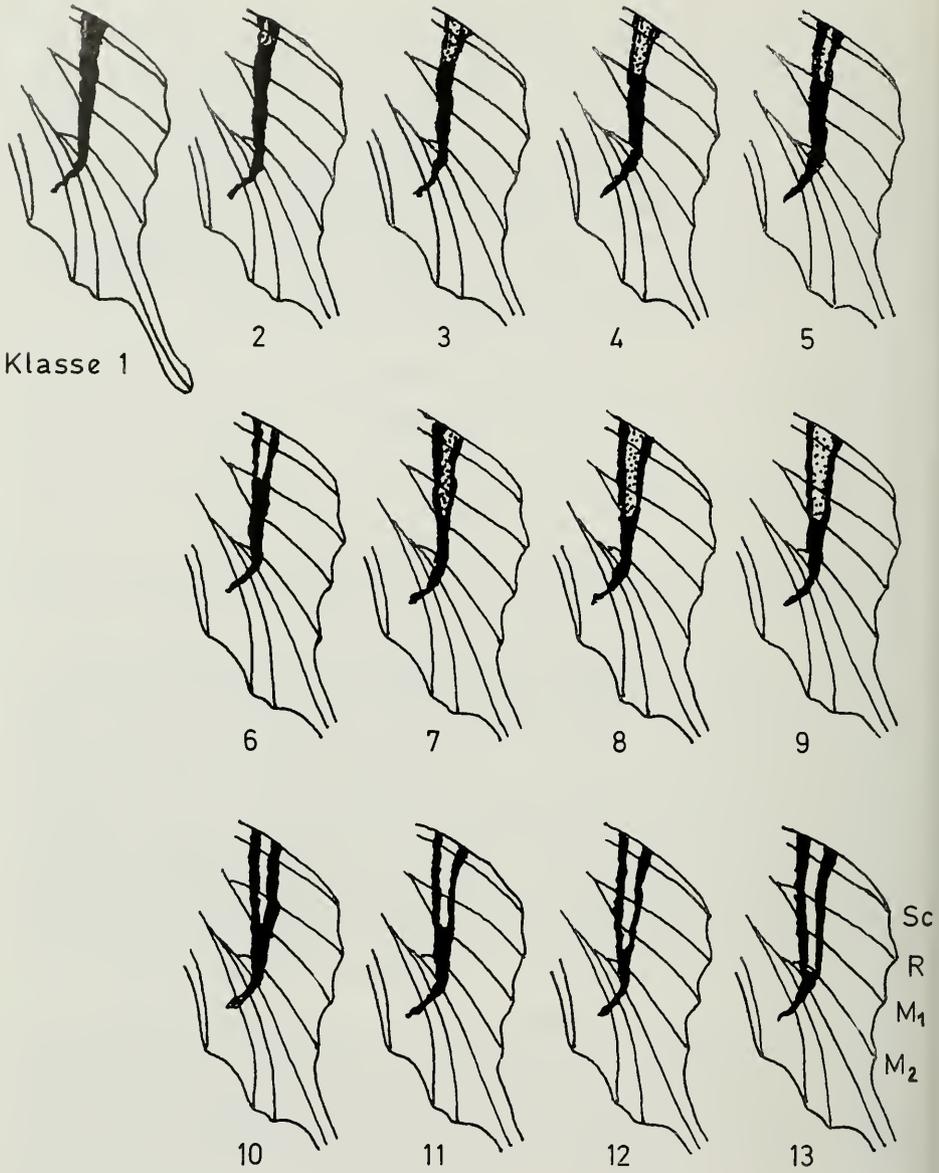


Abb. 1: *Iphiclides podalirius* f. *ornata*, Klassenteilung.
Sc Subcosta, R Radius, M Media.

Komponente vertreten. Bei stärkerer Schwärzung tritt sie vor allem nach dem Vorderrand hin als Verschmelzung beider Binden in Erscheinung, wobei die Zeichnungsmuster der Ober- und der Unterseite hinsichtlich der äußeren Binde nicht deckungsgleich verlaufen. Auf der Unterseite erweist sich das Muster als plesiomorph. Die Farbverteilung ist sehr gleichförmig, auch bei hellsten Sommerfaltern finden sich meist einige orange Schuppen.

W h e l e r beschrieb 1903 eine Form des Segelfalters mit auch oberseits orange geteilter Binde IX als f. *ornata*. Hier stehen die orangefarbenen Schuppen mitten in der schwarzen Zeichnung und korrespondieren nur wenig mit dem Orange der Unterseite. In Andeutungen wird *ornata* in der gen. vern. häufig gefunden, ausgeprägte *ornata*-Falter sind jedoch recht selten. Ihre zeitlich und räumlich eigenartige Variabilität gab die Anregung zu den folgenden Untersuchungen.

2 Als Material dienten unausgesuchte Originalausbeuten aus Unterfranken und aus Griechenland (vorwiegend Thessaloniki, Lamia, Athen, Kalamata) (Abb. 6), sowie gezogene Segelfalter, deren Puppen aus der Oberpfalz und aus Niederösterreich stammten, außerdem standen Falter weiterer Populationen zur Verfügung, die an den entsprechenden Stellen genannt sind. Für die Untersuchungen wurden ♂♂ bevorzugt, weil sie gegenüber den ♀♀ apomorph sind, also luxurierende Merkmale deutlicher zeigen. Zugleich war damit eine unerwünschte Komplikation durch geschlechtskontrollierte Merkmale ausgeschlossen. Zur Analyse der Variabilität wurde das Merkmal in Klassen eingeteilt. Klasse 1 betrifft Binde IX ohne orange Schuppen, in den Klassen 2—12 nimmt ihre Zahl zu, bis in Klasse 13 die Binde bis zur Ader Media 2 breit orange geteilt ist (Abb. 1). Weil sich die übrigen Orange-Anteile schwer klassifizieren lassen, wurden ihre Flächenausdehnungen in % der Hinterflügelgröße ausgedrückt. Hierzu wurden die gespannten Falter mit der Rückseite nach oben auf ein großes Spannbrett gelegt, die betreffende Flügelgröße mit einer kräftigen glasklaren Zeichenfolie (Schöllershammer Varidraft) bedeckt und auf dieser mit Zeichenfeder und Tusche die Flügelkontur sowie die Umrisse der orangen Flecke festgehalten, wobei darauf zu achten war, daß der Innenrand der Tuschekontur dem Außenrand der Orangefläche entsprach. Die Flügelgröße wurde planimetriert, das Orange der Flecke nach Auflegen der Folie auf Millimeterpapier durch Auszählen bestimmt, die Binden unterseits durch Breite mal Länge im Flächeninhalt ermittelt. Ein wesentliches Merkmal der gen. aest. beruht auf dem Eindruck einer dünneren Beschuppung, der durch die bei gleichem Reihenabstand kleineren Schuppen mit geringerer seitlicher Überdeckung hervorgerufen wird (W o h l f a h r t 1979). Die derart entstehende schwache Transparenz macht es in Verbindung mit der geringeren Pigmentierung oft schwierig, die *ornata*-Ausprägung im Vergleich mit der gen. vern. richtig einzuschätzen. Am besten gelingt es, wenn man den Falter auf dunklem Grund hellem Seitenlicht zugewendet etwas schräg steckt, weil so die Farben der Unterseite nicht störend durchschimmern.

Wenn eine Streuungsverschiedenheit nicht nachweisbar war, wurde zur Sicherung eines Unterschieds der t-Test angewendet (P ä t a u 1943), sonst gelangte der Wilcoxon 2 Stichproben-Test (P f a n z a g l 1968) einseitig in Anwendung (W-Test). Klassen wurden vermittels χ^2 -Test auf Gleichheit von Wahrscheinlichkeiten für die 2×3-Felder-Kontingenz-Tafel verglichen (P f a n z a g l 1968). Als Sicherheitswahrscheinlichkeit wurde 0,05 angenommen.

3.1 Bei der Zuordnung der Individuen zu den Klassen zeigten die mitteleuropä-

ischen Falter der gen. vern. die f. *ornata* in verschiedensten Ausprägungen, die Falter der gen. aest. fielen überwiegend in die Klasse 1, so daß ein deutlicher Generationsunterschied besteht (W o h l f a h r t 1979). Nach R e i n h a r d t (1969) wird die Rotfärbung beim Landkärtchen *Araschnia levana* (L.) durch Wärme und damit durch schnellere Entwicklung gehemmt: gen. aest. *prorsa* zeigt nach relativ kurzer Puppenzeit Falter mit vorwiegend braunschwarzer Grundfarbe, während die Falter der gen. vern. *levana* nach längerer Puppenzeit (Diapause) rotbraun gefärbt sind. Eine Abhängigkeit der *ornata*-Ausbildung von der Puppendauer konnte auch beim Segelfalter nachgewiesen werden. Im Zusammenhang mit anderen Versuchen waren Winterpuppen aus der Oberpfalz ab 19. 9. 1971 in $6 \pm 1^\circ \text{C}$ gebracht worden. Am 29. 9. wurden $n = 33$ Puppen bis auf 28°C erwärmt und zum Schlüpfen angeregt, am 13. 11. $n = 19$ Puppen, am 7. 1. 1972 $n = 18$ Puppen, am 12. 2. $n = 21$ Puppen und ab Ende März $n = 23$ Puppen. Die Anzahl der *ornata* nahm in logarithmischer Abhängigkeit von der Dauer des Aufenthaltes in 6°C zu (Abb. 2). Nun ist die Puppendauer mit der Temperatur logarithmisch und negativ korreliert: je höher die Temperatur, desto kürzer die Puppenzeit (W o h l f a h r t 1979). Folglich kann die Zeit von der Verpuppung bis zum Einsetzen in 6°C vernachlässigt werden, weil bis dahin noch keine *ornata*-Typen zu erwarten gewesen wären; 11 verfrüht nach im Mittel von etwa 16 Tagen Puppenruhe ohne Diapause geschlüpfte Segelfalter-♂♂ der gen. vern. aus Unterfranken wiesen keine Spur von *ornata* auf (W o h l f a h r t 1979). Die Zeit der Erwärmung kann ebenso vernachlässigt werden, weil sich nunmehr am Orange nichts mehr ändern wird, zumal die Temperatur jeweils verhältnismäßig schnell erhöht wurde. Daraus ergibt sich, daß für das Auftreten von *ornata* der Aufenthalt der Puppen in niederen Temperaturen entscheidend ist, die eine Verzögerung der Entwicklung bewirken. Die Anreicherung der Orange-Vorstufen fand also in $6 \pm 1^\circ \text{C}$ statt, der Entwicklungsnullpunkt muß folglich tiefer liegen, als die zum Brechen der Diapause nötige Temperatur von $\approx 5^\circ \text{C}$. Hierdurch wird das Fehlen der f. *ornata* in der gen. aest. verständlich. Allerdings müßten dann südeuropäische Segelfalter der gen. vern. weniger *ornata* als mitteleuropäische aufweisen, weil aus naiver Sicht ihre Entwicklung infolge höherer Temperaturen schneller verläuft. Segelfalter aus Griechenland zeigen jedoch erheblich mehr und stärker ausgeprägte *ornata*-Formen. Zur Erklärung dieses Widerspruchs kann der langjährige Verlauf der Jahrestemperaturen herangezogen werden, wobei zu bedenken ist, daß die Diapause des xerothermen Segelfalters be-

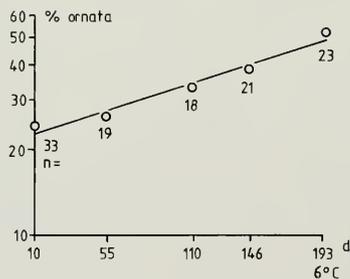


Abb. 2: *Iphiclides podalirius* ♂♂. Abhängigkeit der *ornata*-Ausprägung von der Dauer des Aufenthaltes der Puppen in 6°C .

reits durch kurze Einwirkung von 5° C gebrochen wird. Bei weiterem Absinken der Temperatur tritt schließlich völliger Entwicklungsstillstand ein (Entwicklungsnullpunkt). Die Temperaturkurve des mediterranen Klimas liegt etwa 8° C über derjenigen Mitteleuropas. Infolge der täglichen Temperaturschwankungen sind sehr wahrscheinlich im Herbst schon kurzzeitig 5° C zu erwarten, daraufhin werden sich die Puppen durch das Ausbleiben anhaltend tieferer Temperaturen langsam entwickeln, bis Anfang April reich *ornata*-gezeichnete Falter erscheinen. In Mitteleuropa erfolgt nach dem Brechen der Diapause eine oft sehr erhebliche weitere Abkühlung, welche die Entwicklung mehr oder weniger stark hemmt. Bei der Erwärmung im Frühjahr entwickeln sich die Puppen dann verhältnismäßig schneller, so daß sie Anfang bis Mitte Mai Falter mit entsprechend weniger *ornata* ergeben.

Wenn die Orange-Ausprägung generell von der ungehemmten Entwicklungsdauer der Puppe abhängt, so müßte diese Beziehung auch unterseits und im Bereich der Augenzeichnung zutreffen. Tatsächlich zeigen griechische gegenüber mitteleuropäischen Segelfaltern (gen. vern. ♂♂, n = 6+6) relativ mehr Orange. Der gesicherte Unterschied (t-Test) betrifft vor allem die Unterseite. Das gleiche Ergebnis bringt ein Vergleich der gen. vern. und aest. ein- und desselben Standorts: die Flügel griechischer wie mitteleuropäischer Segelfalter haben unterseits im Frühjahr etwa um den Faktor 1,3 größere Orangeflächen, und auch diese Unterschiede sind gesichert (W-Test). Bei den laufend verzögerten Zuchten war der Unterschied nicht befriedigend zu sichern (t-Test, n = 6+6), immerhin lag er in der vermuteten Richtung. Zuletzt wäre an die Möglichkeit kräftigerer Orange-Intensität nach längerer Entwicklungsdauer zu denken. Hierzu angestellte Vergleiche verliefen negativ, die

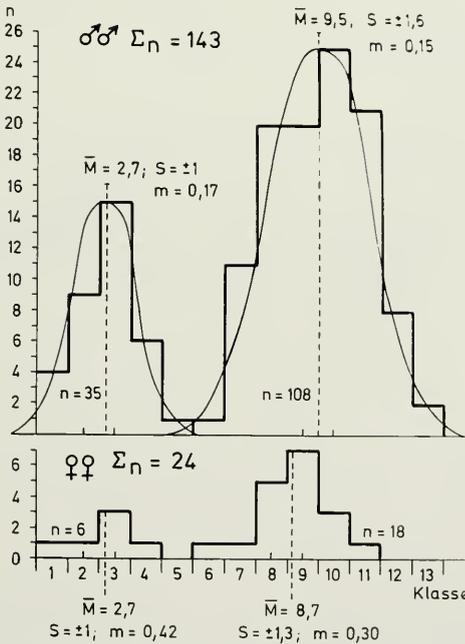


Abb. 3: *Iphiclides podalirius*. Ausprägung der f. *ornata* bei griechischen Faltern (gen. vern.).

Orangetönung war überall ungefähr gleichartig. Geflogene Freilandfalter besonders der gen. aest. sind zum Vergleich nicht geeignet, weil das Orange leicht ausbleicht. Physikalische oder chemische Analysen wurden nicht ausgeführt.

3.2 Die Variationsbreite der *ornata*-Ausprägung in der gen. vern. zeigt in Mitteleuropa meist eine unregelmäßige Abfallslinie. Ein anderes Bild ergeben griechische Populationen: Klasse 1 ist schwach bis gar nicht vertreten, und die Kurve weist 2 deutliche Gipfel auf. Die Anzahl der Falter im Bereich des ersten niedrigeren verhält sich zu derjenigen des zweiten höheren Gipfels im Rahmen der statistischen Fehlergrenze (Weber 1978) wie 1 zu 3 (Abb. 3). Nun ist das Verhältnis 1:3 genetisch charakteristisch für Individuen aus Kreuzungen zwischen heterozygot dominanten Merkmalsträgern. Bei Annahme einer sehr großen Population mit Panmixie wird dieses Zahlenverhältnis immer auftreten, und eben das scheint bei *podalirius* der Fall zu sein, wenn man von der Möglichkeit der Maskierung durch die Temperatur während der Puppenzeit absieht. Dem für die ausgeprägte Form verantwortlichen *ornata*-Allel steht also ein recessives Allel gegenüber, das homozygot die schwächere Ausprägung bewirkt. Ihr Mittelwert liegt in Klasse 3 ($\bar{M} = 2,7$; $S \approx \pm 1$; $m \approx 0,17$), derjenige der stärkeren Ausprägung zwischen Klasse 9 und 10 ($\bar{M} = 9,5$; $S \approx \pm 1,6$; $m \approx 1,15$) ($n = 143 \text{ ♂♂}$; Spaltungsverhältnis 35:108 $\approx 1:3,09$). Die Expressivität ist bei einer Überschneidung im Bereich nur zweier Klassen (5 und 6) sehr gut. Wegen der gleichsinnigen, jedoch nicht allzu umfangreichen Stichproben wurden die Falter von Thessaloniki (1958, 62, 64, 68; $n = 46$), Lamia (1962, 64; $n = 34$), Athen (1962, 64; $n = 25$), Kalamata (1964; $n = 27$) und Einzelfunde von Florina, Meteora, Levaldia, Delphi und Korfu zusammengefaßt. Zur Beurteilung der ♀♀ mußten Einzelstücke verschiedener Jahrgänge aus ganz Griechenland zusammengefaßt werden. Sie verhielten sich ebenso, wie die ♂♂ ($n = 24 \text{ ♀♀}$; Spaltungsverhältnis 6:18 = 1:3) (Abb. 3).

3.3 Bezeichnend für die f. *ornata* sind die in das Schwarz der Binde IX der Hinterflügel-Oberseite eingestreuten Orange-Schuppen. Das entsprechende Gen könnte auch die übrigen orange gefärbten Musterelemente beeinflussen, also die Binde IX auf der Unterseite, wie auch das Orange der Augenflecke ober- und unterseits. Die Menge des Orange könnte sich in der Verteilung die Waage halten, so daß ein Weniger auf der Oberseite durch ein Mehr auf der Unterseite ausgeglichen wäre. Messungen ergaben, daß die Summe aller Orangeflächen eines Flügels mit den *ornata*-Klassen nur schwach korreliert ist ($r = 0,33$; $n = 25 \text{ ♂♂}$, Kalamata). Wenig besser steht es um das Orange der Augenflecke auf Ober- und Unterseite ($r = 0,52$; $n = 17 \text{ ♂♂}$, Kalamata), während die Orange-Anteile der Binden ober- und unterseits keine Korrelation aufweisen ($r = 0,01$; $n = 17 \text{ ♂♂}$, Kalamata). Folglich darf mit hoher Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß es sich bei *ornata* um ein vom Orange der übrigen Musterelemente unabhängiges Merkmal handelt. Die in Betracht gezogene Annahme einer Übereinstimmung der Summe aller Orange-Anteile oberseits mit der Summe aller Orange-Anteile unterseits wird dadurch widerlegt, daß eine hierfür zu fordernde negative Korrelation in keinem Fall zu finden war. Die Bindung ist locker, jedoch positiv ($r = 0,38$; $n = 25 \text{ ♂♂}$, Kalamata).

3.4 Nunmehr wird die *ornata*-Ausprägung der mitteleuropäischen Segelfalter verständlich. Ihre in der Postdiapause schnellere Entwicklung hat eine Reduktion der Ausprägungsgrade zur Folge, wobei sich die Häufigkeiten in den *ornata*-Klas-

sen in Richtung auf Klasse 1 verschieben. Zuerst verschwinden dabei die Merkmale der recessiven Ausprägung, die betreffenden Falter erscheinen in Klasse 1. Die Auswirkung der Dominanz wird ebenfalls geringer, dabei häufen sich die Falter der Klasse 1 entsprechend weiter. Die Häufigkeiten der noch vorhandenen *ornata*-Klassen bilden schließlich die unregelmäßige Abfallslinie. Abb. 4 zeigt die *ornata*-Ausprägung bei einer mitteleuropäischen Population (Unterfranken) in ihrer Abhängigkeit vom Temperaturverlauf. Im Jahre 1955 folgte auf einen überdurchschnittlich warmen Dezember eine unterdurchschnittlich kühle Zeit. Der Januar, kälter als normal, zeigte keine strenge, dafür aber anhaltende Kälte, auch der Februar war kälter als normal, jedoch mit lang anhaltender guter Schneedecke. Die *podalirius*-Entwicklung muß seit dem Brechen der Diapause Ende November einigermaßen stetig verlaufen sein, denn Ende April wurden Falter mit 100% *ornata* in der von Griechenland bekannten Aufteilung erbeutet (Abb. 4a); die Ausprägung 1:3 ist hier also ebenfalls deutlich realisiert. Im Jahre 1954 war der Januar auch

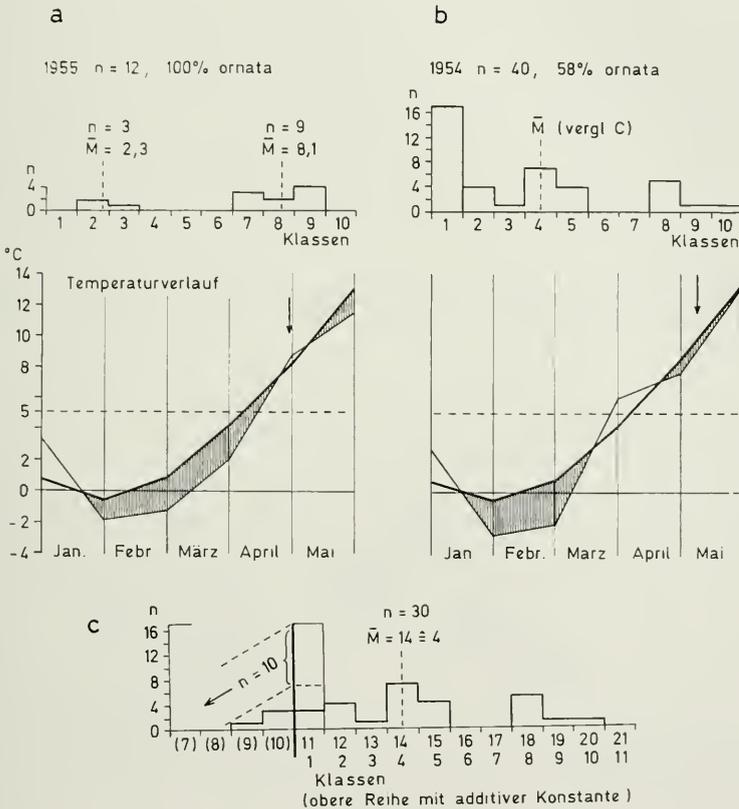


Abb. 4: *Iphiclides podalirius* f. *ornata* ♂♂. Verteilung der Klassen in der gen. vern. einer unterfränkischen Population. a 1955, b 1954, c 1954, Analyse der Verteilung. Der Pfeil in a und b bezeichnet den Beginn der Flugzeit. Schraffiert: Temperaturen unter dem langjährigen Durchschnitt.

beachtlich kälter als normal, ebenso der schneearme und ungewöhnlich trockene Februar. Ab Mitte März bis in die 3. Aprildekade wurde es übernormal warm, Anfang Mai erschien *podalirius* mit nur 58 % *ornata* (Abb. 4b). Offensichtlich war die Entwicklung der stets bodennah angespannenen Puppen mangels Schnee durch die erhebliche Kälte unterbrochen und dann im April stark angeregt worden. Nunmehr zeigt die *ornata*-Kurve die bezeichnende Abfallslinie. Eine Interpretation der Verteilung muß von dem Verhältnis 1:3 ausgehen. Die homozygot-rezessiven Formen fallen sämtlich in Klasse 1 und entziehen sich damit der statistischen Analyse. Zieht man entsprechend von den gegebenen insgesamt $n = 40$ von Klasse 1 ($n = 17$) $1/4$ der Gesamtzahl, also 10 Fälle ab, so bleiben 7 Falter übrig, die in den Bereich der dominanten Ausprägung fallen. Werden die Klassen zur Berechnung des Mittelwertes der dominanten Ausprägung ($3/4 n = 30$) um die additive Konstante 10 erhöht und die 7 Falter auf Grund der wahrscheinlichen angenähert normalen Verteilung der Varianten (Abb. 3) in 1+3+3 auf- und den entsprechenden Klassen zugeteilt, so ergibt sich eine flache Variationskurve mit \bar{M} bei Klasse 14 ($S = \pm 3,0$; $m = 0,55$), die nach Abziehen der additiven Konstante zu Klasse 4 wird (Abb. 4c). Die dominante *ornata*-Ausprägung ist also gegenüber den Segelfaltern von 1955 um 4 Einheiten in Richtung auf Klasse 1 verschoben, abgesehen von dem undeutlicheren Erscheinungsbild infolge der breiten Streuung, sie soll als *k r y p t i s c h r e a l i s i e r t* bezeichnet werden. Andere Jahrgänge nehmen eine Zwischenstellung ein, doch lassen sie sich mit gebotener Vorsicht zwanglos in die geschilderten Zusammenhänge einordnen. Bergmanns Angabe (1952), daß *ornata* „an warmen Muschelkalkhängen im Hügelland zuweilen vorherrschend, so bei Arnstadt; hier wahrscheinlich erblich“ sei, ist als Folge der örtlichen Klimabedingungen verständlich.

3.5 Auftreten und Aussehen der Sommer-Segelfalter wird durch die Einwirkung von Langtagen auf die Raupen verursacht und durch eine hormonale Umstellung hervorgerufen (Wohlfahrt 1979), beruht also auf einem exogenen Einfluß, der auf das Erbgut der Falter keine Auswirkung haben kann. Die Entwicklung der gen. aest. verläuft so schnell, daß die f. *ornata* nicht in größerer Menge zu erwarten ist. Bei unterfränkischen Sommerzuchten mit Einwirkung von 31–34° C auf die Puppen und einer Puppendauer von im Mittel 200^h (Wohlfahrt 1979) waren entsprechend unter 39 ♂♂ keine *ornata* zu finden. Weil die gen. aest. in Mitteleuropa im Freien nur unregelmäßig auftritt, mußten mehrere Jahrgänge zusammengefaßt werden. Dabei fanden sich unter $n = 44$ unterfränkischen Segelfalter-♂♂ derselben Population aus 9 Jahrgängen $n = 4$ *ornata*, von denen allein im kühlen Sommer 1948 (Wohlfahrt 1979) unter 6 Faltern $n = 2$ gefunden wurden. Der prozentuale Anteil der *ornata*-Fälle sagt nichts über deren Ausprägung aus, deshalb ist es für quantitative Vergleiche zweckmäßiger, diese zu werten: Klasse 1 (ohne Orange) erhält den Wert 0, Klasse 2 den Wert 1, Klasse 3 den Wert 2, und so fort. Die Summe der Individuenzahl aller Klassen jeweils multipliziert mit dem entsprechenden Klassenwert und dividiert durch die Anzahl aller Falter der Stichprobe gibt ein zuverlässiges Bild der *ornata*-Ausprägung (mittlerer *ornata*-Wert). Die unterfränkischen Sommer-Segelfalter ergaben bei 9 % *ornata* einen mittleren *ornata*-Wert von 0,14, die griechischen Populationen (Thessaloniki, Lamia, Athen, Loutraki, Mykene, Skopelos; zusammen $n = 139$) erbrachten jedoch 53 % und als mittleren Wert 1,68, also die fast sechsfache %-Zahl und den zwölffachen *ornata*-Wert. Nimmt man zum Ausgleich der bei der gen. aest. schwierigeren Beurteilung

der Klassenzugehörigkeit jeweils 2 Klassen zusammen, so ergibt sich in der Verteilung der *ornata*-Fälle eine Abfallslinie ähnlich derjenigen für unterfränkische vern.-Falter nach einem kalten Winter (Abb. 4b). Die griechischen Sommerfalter haben also eindeutig die Fähigkeit, mehr *ornata* zu bilden, wobei gegenüber der gen. vern. infolge der schnelleren Entwicklung die Expressivität der beiden Allele durch Verschiebung der Mittelwerte nach Klasse 1 und darunter entsprechend Abb. 4c verloren geht.

3.6 Der große Unterschied in der *ornata*-Ausprägung zwischen griechischen und unterfränkischen Segelfaltern der gen. aest. zwingt zu einem genaueren Vergleich der Frühjahrsfalter, wobei zunächst nur die deutliche Realisation der *ornata*-Allele in Frage steht. In geeigneten Jahren kann in Mitteleuropa in sicher allen Populationen das Verhältnis 1:3 auftreten, wie Stichproben aus Oberpfalz, Oberfranken, Unterfranken, Rheinpfalz, Elsaß, Wallis und Istrien zeigen ($n = 53$; Spaltungsverhältnis $13:40 \approx 1:3$). Die Mittelwerte $\bar{M} = 2,6$ und $8,4$ liegen unter denen der griechischen Falter ($2,7$ und $9,5$; $n = 143$, Abb. 3). Besser kommt der Unterschied in der Wertung zum Ausdruck: Mitteleuropa $5,9$ (100% *ornata*) und Griechenland $6,8$ ($97,2\%$ *ornata*); also besteht auch in der gen. vern. bei deutlicher Realisation ein Unterschied zu Gunsten der griechischen Falter. Nun sind die genannten Stichproben Sonderfälle, denn die kryptische Realisation ist in Mitteleuropa ungleich häufiger. Bei insgesamt $n = 309$ mitteleuropäischen Segelfaltern aus zusammen 16 Fundorten ergab sich bei $82,5\%$ *ornata* eine mittlere Wertung von $4,06$. Beide Werte liegen nunmehr ganz erheblich unter denen aus Griechenland.

Die Abfallslinie der $n = 309$ Mitteleuropäer (Abb. 5) läßt sich unter Verwendung der bekannten Mittelwerte der beiden Allele wie in Abb. 4c analysieren. Dadurch kommen zu den genannten 53 beobachteten noch etwa 120 ebenfalls deutlich realisierte Aufteilungen, die sich infolge Überlagerung dem unmittelbaren Eindruck

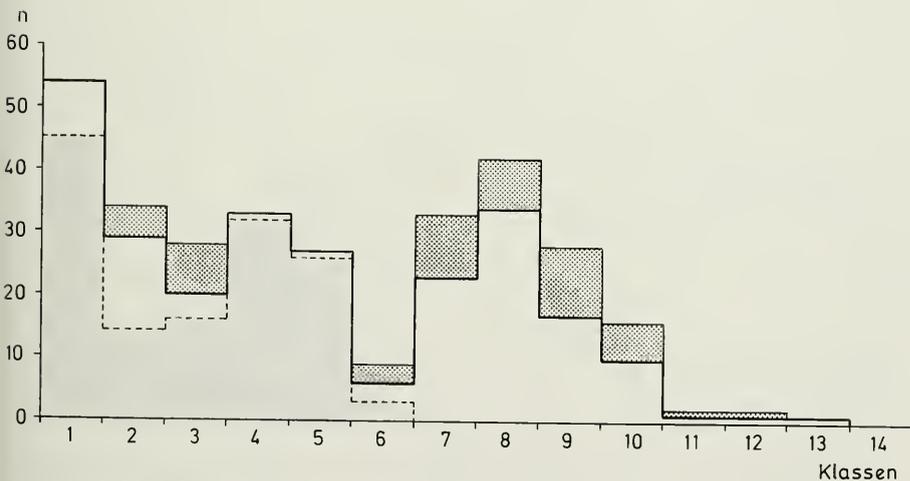


Abb. 5: *Iphiclidus podalirius* f. *ornata*. 1:3-Verteilungen von $n = 309$ ♂♂ der gen. vern. aus Mitteleuropa. Kräftig punktiert: unmittelbar festgestellte deutlich realisierte Verteilungen; $n = 53$. Weiß: nach Berechnung zusätzlich festgestellte deutlich realisierte Verteilungen; $n = 120$. Grau: kryptisch realisierte Verteilungen; $n = 136$.

entziehen. Bei dem Rest von $n = 136$ Individuen ist die Aufteilung kryptisch realisiert, \bar{M} der dominanten Ausprägung liegt ebenso wie in Abb. 4c bei Klasse 4. Im gesamten Kollektiv müssen also $n = 173 = 56\%$ deutlich realisierte 1:3-Verteilungen vorliegen, gegenüber 100% bei den griechischen Populationen, ein Abfall, der durch Temperatureinflüsse und die Länge der Puppenruhe allein kaum erklärt werden kann und der vielmehr auf eine veränderte genetische Konstitution hinweist. Die Bestätigung erbrachte ein Kontrollversuch zur Sicherung der *ornata*-Zunahme nach längerem Aufenthalt in niedriger Temperatur. Diesmal stammten die Puppen aus Niederösterreich (Raum südlich Wien). Nach 69 Tagen in $6 \pm 1^\circ\text{C}$ schlüpfen von $n = 8 \text{ ♂ } n = 6 \text{ ornata}$ (75%) mit dem Wert 2,13 gegen 23% *ornata* mit dem Wert 0,58 einer entsprechenden Gruppe aus der Oberpfalz. Beide Kollektive sind in der *ornata*-Ausprägung gesichert verschieden (t-Test). Nach 180 Tagen Abkühlung ergaben sich von $n = 19 \text{ ♂ } n = 18 \text{ ornata}$ (95%) mit dem Wert 4,84, das entsprechende Kollektiv aus der Oberpfalz ($n = 23 \text{ ♂ } n = 18 \text{ ornata}$) weist dagegen nur 52% und den Wert 1,04 auf, und auch diese beiden Gruppen sind gesichert verschieden (W-Test). Da die Entwicklungsbedingungen in allen Fällen angenähert gleich waren, können die Unterschiede zwischen den gezogenen Faltern der beiden Standorte nur genetisch bedingt sein.

Die Befunde legten es nahe, *podalirius* aus allen erreichbaren Gebieten anzusehen. Dabei wurden Übergänge gefunden. Zwischen Mitteleuropa und Griechenland schiebt sich ein breiter Raum, der als Nordbalkan bezeichnet sei. Da sich gezeigt hat, daß die Falter aus Makedonien, Albanien und dem südjugoslawischen Küstengebiet den griechischen Segelfaltern sehr nahekommen, soll dieser Gesamtraum als Südbalkan zusammengefaßt werden. Die Grenze zwischen Nordbalkan und Mittel-

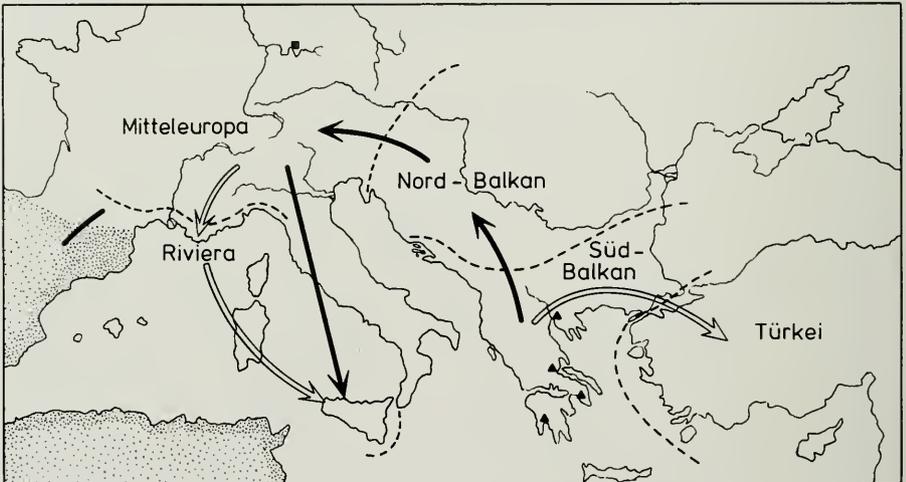


Abb. 6: Gebiete in der *ornata*-Wertung zusammengefaßter *Iphiclides podalirius*-Populationen (gen. vern.). Dunkle Pfeile: *ornata*-Unterschied gesichert. Helle Pfeile: *ornata*-Unterschied nicht gesichert. Schwarzes Viereck: Raum Unterfranken. Schwarze Dreiecke: Wichtigste Fundorte griechischer Segelfalter; von Norden nach Süden: Thessaloniki, Lamia, Athen, Kalamata. Punktiert: Gebiet der *ssp. feisthameli*.

europa kann im Donauraum ähnlich der von Reichl (1958) hinsichtlich der Verbreitung roter und gelber *Zygaena ephialtes* L.-Populationen angegebenen 9° C-Jahresisotherme angenommen werden. Sie biegt dann allerdings wohl nach Süden um und verläuft durch Istrien (Abb. 6). Unterschiedlich von den Mitteleuropäern sind auch die Segelfalter der Riviera, doch war hier keine statistische Sicherung möglich, während die wenigen erreichbaren Falter aus Sizilien (Taormina: 3 ♂♂ 1934, 4 ♂♂ 1967, 2 ♂♂ 1975, und 1 ♂ le Madonie 1934; zusammen n = 10) von den Mitteleuropäern und erst recht von den Griechen gesichert verschieden sind (χ^2 -Test). Über Mittelitalien kann mangels Material noch nichts ausgesagt werden, die Segelfalter aus Sizilien scheinen jedenfalls eher Beziehungen zur Riviera als zu Griechenland zu haben.

Der Vergleich aller Wertungen läßt den Schluß zu, daß die *ornata*-Ausprägung von Osten nach Westen klinale (Mayr 1967) abnimmt (Abb. 7).

3.7 Im ibero-afrikanischen Raum fliegt die von *podalirius* abweichende ssp. *feisthameli* Duponchel 1832. Sie ist auch hinsichtlich der f. *ornata* insofern verschieden, als sie in Fortsetzung des Trends zur reduzierten Manifestation von Osten nach Westen keine dominante Ausprägung mehr erkennen läßt (gen. vern.; n = 79 ♂♂).

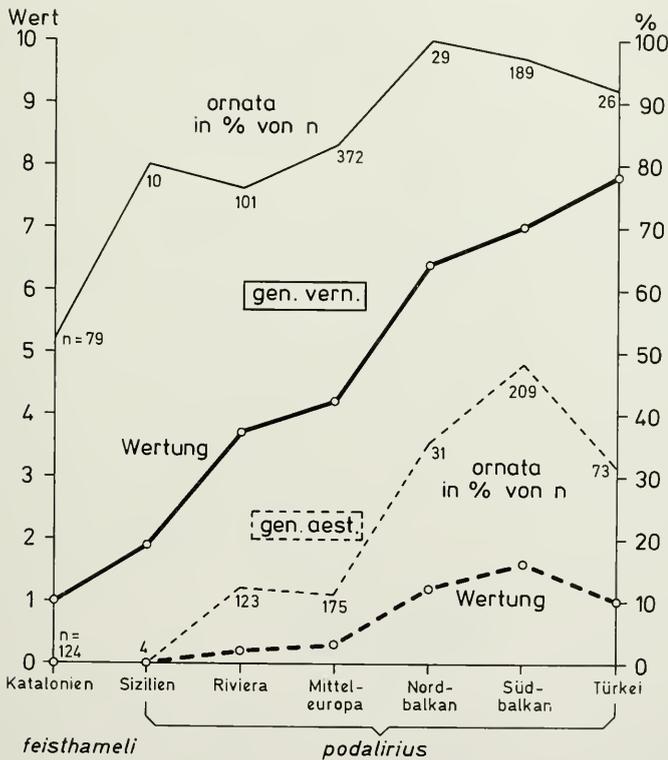


Abb. 7: *Ipbicliodes p. podalirius* und *feisthameli* ♂♂, gen. vern. und aest.; f. *ornata* in % von n und mittlere Wertung.

Analyse nach 3.4 (Abb. 4c) ergibt, daß die Allele trotzdem beide vorhanden sind, jedoch in ihren Ausprägungen so weit nach Klasse 1 verschoben, daß die für Dominanz bezeichnenden Klassen 6 und darüber nicht mehr erreicht werden. Bei nur 52 % *ornata* ist die Wertung 0,97 von allen untersuchten Gruppen am niedrigsten. Die Anzahl $n = 79$ dividiert durch 4 ergibt ≈ 20 ; diesen 20 recessiven Fällen stehen 59 dominante Ausprägungen mit \bar{M} in Klasse 2 gegenüber ($S \approx \pm 1,5$; $m = 0,20$). Damit ist bei *feisthameli* das Allelpaar am undeutlichsten realisiert, die Aufteilung 1:3 tritt auch kryptisch kaum in Erscheinung (Abb. 8). Im übrigen folgt die *ornata*-Ausprägung denselben Einflüssen, wie bei *podalirius*. Die Populationen von Vernet les bains ($n = 50 \delta \delta$) und aus dem Raum von Blanes ($n = 29 \delta \delta$) sind nicht signifikant verschieden, trotzdem besteht höchst wahrscheinlich ein realer Unterschied in den *ornata*-0/-Zahlen sowie in der Wertung (Vernet 60 % und 1,2; Blanes 38 % und 0,7), der wohl auf eine etwas langsamere Entwicklung in dem höher gelegenen Vernet gegenüber dem küstennahen Blanes zurückzuführen ist. Bei den entsprechenden aest.-Faltern (1963, $n = 124 \delta \delta$) war überhaupt keine *ornata* zu finden. Hier wurde sicher die gesamte an sich schon schwache Ausprägung durch schnelle Entwicklung unterdrückt (Abb. 7).

4 In Betracht der kinalen Variabilität des *ornata*-Merkmals darf zunächst festgestellt werden, daß es trotz der bearbeiteten $n = 1243$ *podalirius*- $\delta \delta$ nicht möglich war, eindeutige Isophäne (Petersen 1947) zu finden, weil das Material noch viel zu gering ist. Die unterschiedliche Größe der Stichproben fällt wenig ins Gewicht, selbst zusammengenommene Einzelstücke über einen größeren Zeitraum und aus einem großen Gebiet bringen für die Übersicht brauchbare Ergebnisse. Der adaptive Charakter des Segelfalters (Wohlfahrt 1978) scheint die f. *ornata* wenig zu betreffen, denn ihre Ausbildung gehorcht überall den gleichen Regeln, selbst bei sehr dunkeln *inalpina*-Populationen. Die äußerst seltene f. *confluens* Verity 1911 (*ornatissima* Warnecke 1924), bei der sich das Orange bis in die Augenzeichnung verlängert, kann außer Betracht bleiben. Sie ist ein extremer *ornata*-Typ jenseits des äußersten Bereiches der dreifachen positiven Streuung.

Das *ornata*-Gen beeinflusst sicher auch andere Merkmale, doch sind diese weiteren Wirkungen noch unbekannt, ebenso seine Beziehungen zum übrigen Genom. Andere Zeichnungsmuster zeigen keine entsprechende kinalne Ausprägung. Die *ornata*-Übergänge verlaufen langsam und stetig in doppelter Hinsicht. So wird der Mittelwert der dominanten Ausprägungen von Ost nach West selbst bei deutlicher Realisation in Richtung auf Klasse 1 verschoben, andererseits nimmt die Tendenz zur kryptischen Realisation und zur Verschleierung des Erscheinungsbildes zu (Abb. 8). Beides spricht für eine kontinuierliche Veränderung der genetischen Grundlage, wobei den Reaktionen auf modifikatorische Einflüsse ein nicht zu unterschätzender Spielraum zufällt. Die Disposition zur Antwort auf meteorologische Faktoren während der präimaginalen Stadien bleibt davon unberührt, ebenso die allgemeinen Einwirkungen des Klimas, obwohl sie das übrige gesamte Aussehen der Imagines wesentlich prägen können. Die ssp. *feisthameli* fügt sich trotz ihrer sonst so abweichenden Färbung gut in die Kurve der gen. vern.-*ornata*-Ausprägung ein, nur ein Unterschied erscheint bemerkenswert: während die Streubreite der dominanten Ausprägung bei kryptischer Realisation auffallend zunimmt (Griechenland, $n = 108 \delta \delta$, $S \approx \pm 1,6$; Unterfranken, $n = 30 \delta \delta$, $S = \pm 3$), finden wir bei *feisthameli* ($n = 59 \delta \delta$; $S = \pm 1,5$) wieder eine deutlichere Konzentration um den

Mittelwert. Die Manifestation des dominanten Allels scheint hier trotz der kryptischen Ausprägung sehr viel gefestigter, als beim allmählichen Abklingen in den westlichen *podalirius*-Bereichen, was auf die Eigenständigkeit dieser Subspezies hinweist.

Frühjahrs- und Sommergeneration verhalten sich in ihren Reaktionen hinsichtlich der *ornata*-Ausprägung grundsätzlich gleich, doch zeigt besonders die gen. aest. nach Südosten eine bedeutsame Steigerung des Effekts, die im Südbalkan ihren Höhepunkt erreicht. Aus der West- und Mitteltürkei lagen nur wenige Falter vor, doch ist

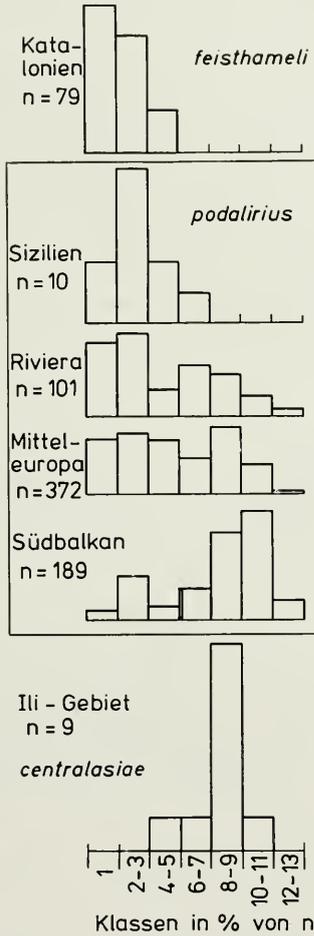


Abb. 8: *Ipbiclydes p. podalirius*, *feisthameli* und *centralasiae* ♂♂, gen. vern.; vereinfachte Übersicht über die Ausprägung der f. *ornata* durch Zusammenlegen von je 2 Klassen: ostwestlicher Übergang von der zweigipfeligen Kurve der deutlichen zur Abfallslinie der kryptischen Realisation und Verschiebung der dominanten Maxima in Richtung auf die niederen Klassen.

hier eine Abnahme der %o-Ausprägung unverkennbar, wenn auch die Wertung in der gen. vern. weiter ansteigt, was wegen der geringen Materialmenge nicht relevant sein dürfte (Abb. 7). Die reichste *ornata*-Ausbildung findet sich jedenfalls im Südbalkan. Dort könnte, entsprechend den Beobachtungen von Re in ig (1969) an *Bombus* und *Psithyrus*, das nacheiszeitliche Ausbreitungszentrum des Segelfalters für Europa vermutet werden. Bei einer kleinen Serie *podalirius centralasiae* Rosen 1932 (n = 9 ♂♂) aus dem Tian shan (Ili-Gebiet, untere Waldzone der Berge nördlich Dscharkent) scheint sich nur das dominante Allel auszuwirken (Abb. 8). Es wäre denkbar, daß die recessive Ausprägung nach Osten zu allmählich an Expressivität verloren hat, doch kann darüber nichts ausgesagt werden, solange aus dem weiten Zwischengebiet keine Befunde vorliegen.

Der Verfasser ist sich darüber klar, daß das bearbeitete Material zu einer völligen Klärung der anstehenden Fragen nicht ausreicht, so daß manche Folgerung hypothetischen Charakter tragen muß. Insbesondere sind die Grenzen der Großgebiete willkürlich gezogen, bei der Bearbeitung von größerem Material werden sich weitere Übergänge finden lassen. Die gleichmäßig schwache Schiefe der Polygone in Abb. 3 ist sicher auf die intuitive Festlegung der *ornata*-Klassen zurückzuführen.

Mein Dank gilt zuerst meiner Ehefrau Paula Maria Wohlfahrt für ihre vielen erfolgreichen Sammelreisen im Mittelmeerraum. Für die liebenswürdige Unterstützung durch Faltermaterial danke ich den Herren A. B o t t, Poppenhausen, Prof. Dr. P. B o v e y, Kilchberg, Prof. Dr. W. v. B u d d e n b r o c k †, Mainz, U. E i t s c h b e r g e r, Markt-leuthen, Ch. F i s c h e r †, Mulhouse, Dr. W. G r ü n w a l d t, München, D. L i p i n s k i, Würzburg, Prof. Dr. D. M a g n u s, Darmstadt, Dr. J. M o u c h a †, Prag, R. R a p p a z, Sion, Dr. W. F. R e i n i g †, Nürtingen, Dr. H. R o e r, Bonn, Dr. H. S c h r ö d e r, Frankfurt/M., J. W o l f s b e r g e r, Miesbach, sowie ganz besonders der Bayerischen Zoologischen Staatssammlung in München, die mir ihren umfangreichen *podalirius*-Bestand zur Bearbeitung zur Verfügung stellte. Für die meteorologischen Unterlagen bin ich der Wetterwarte Würzburg zu Dank verpflichtet.

5 Zusammenfassung

1. Das orange Zeichnungsmuster von *Iphiclides podalirius f. ornata* Wheeler ist in seiner Ausprägung logarithmisch von der Dauer der Puppenruhe abhängig, weshalb diese Form vorwiegend bei Frühjahrsfaltern gefunden wird.

2. Auf Grund der Verteilung der *ornata*-Varianten kann geschlossen werden, daß es sich um das Ergebnis einer Kreuzung zwischen heterozygot dominanten Merkmalsträgern handelt. Das dominante Allel bewirkt die stärkere Ausbildung, beziehungsweise höhere Klassenwerte.

3. Das Orange der *f. ornata* ist von den übrigen orange Musterelementen unabhängig.

4. Nach Entwicklungshemmung durch zu tiefe Temperaturen wird die *ornata*-Ausprägung in Richtung auf die niederen Klassen verschoben, wobei die recessive Ausprägung teilweise oder ganz verschwinden kann.

5. Am deutlichsten ist die *f. ornata* im südlichen Balkan ausgebildet. Ihre Ausprägung nimmt unabhängig von den Reaktionen auf Temperatur nach Westen kinal ab.

6 Literatur

- Bergmann, A. 1952. Die Großschmetterlinge Mitteldeutschlands, Bd. 2, Tagfalter. — Urania, Jena.
- Duponchel, Ph. A. J. 1832. Histoire naturelle des Lépidoptères, Suppl. Tome I. — Crevot, Paris.
- Eimer, Th. 1889. Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. Eine systematische Darstellung der Abänderungen, Abarten und Arten der Segelfalter-ähnlichen Formen der Gattung *Papilio*. — Fischer, Jena.
- Mayr, E. 1967. Artbegriff und Evolution. Aus dem Englischen übertragen von G. Heberer. — Parey, Hamburg u. Berlin.
- Pätau, K. 1943. Zur statistischen Beurteilung von Meßreihen (Eine neue t-Tafel). — Biol. Zbl. 63: 152—168.
- Petersen, B. 1947. Die geographische Variation einiger Fennoskandischer Lepidopteren. — Zool. Bidrag Uppsala 26: 329—531.
- Pfanzagl, J. 1968. Allgemeine Methodenlehre der Statistik Bd. II. — de Gruyter, Berlin.
- Reichl, E. R. 1958. *Zygaena ephialtes* L. II. Versuch einer Deutung der Rassen- und Formenverteilung auf populationsgenetischer Basis. — Z. Wiener Ent. Ges. 73: 250—265.
- Reinhardt, R. 1969. Über den Einfluß der Temperatur auf den Saisondimorphismus von *Araschnia levana* L. (Lepidopt. Nymph.) nach photoperiodischer Diapauseinduktion. — Zool. Jb. Physiol. 75: 41—75.
- Reinig, W. F. 1969. Bastardierungszonen und Mischpopulationen bei Hummeln (*Bombus*) und Schmarotzerhummeln (*Psithyrus*). — Mitt. Münch. Ent. Ges. 59: 2—89.
- Rosen, K. v. 1932. *Papilio*. In: Seitz, A., Die Großschmetterlinge der Erde, Suppl. Bd. I. — Kernen, Stuttgart.
- Verity, R. 1911. *Rhopalocera Palaearctica*. — Florenz.
- Warnecke, G. 1924. *Papilio podalirius* L. n. f. *ornatissima* Warn. — Intern. Ent. Z. Guben 18: 157—158.
- Weber, Erna 1978. Mathematische Grundlagen der Genetik. — Fischer, Jena.
- Wheeler, 1903. The butterflies of Switzerland. — London.
- Wohlfahrt, Th. A. 1978. Die infraspezifische Taxonomie des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (Linnaeus 1758) im Lichte neuerer biologischer Erkenntnisse, insbesondere hinsichtlich der Formen *inalpina* Verity 1911 und *valesiaca* Verity 1911. — Nachr. bl. bayer. Entomologen 27: 1—5.
- 1979. Über Unterschiede zwischen Frühjahrs- und Sommergeneration des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (Linnaeus 1758). — Spixiana 2: 113—152

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Th. A. Wohlfahrt, 1. Zoolog. Institut d. Universität,
Röntgenring 10, D-8700 Würzburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: [070](#)

Autor(en)/Author(s): Wohlfahrt Theodor Albrecht Friedrich

Artikel/Article: [Über das Zusammenwirken von Erbfaktoren und Umwelteinflüssen auf die Variabilität der f. ornata Wheeler des Segelfalters Iphicilides podalirius \(L.\)\(Lep. Papilionidae\). 49-63](#)