© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Mitt. Münch. Ent. Ges.	74	61–76	München, 1. 12. 1985	ISSN 0340–4943

Aus dem Institut für Zoologie I der Universität Würzburg

Über die Ausprägung der f. *ornata* WHEELER des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (L.) in Vorderasien

(Lepidoptera, Papilionidae)

Von Th. A. WOHLFAHRT

Abstract

The expression of the forma *ornata* WHEELER in the Scarce Swallowtail *Iphiclides podalirius* (L.) in the Near East

(Lepidoptera, Papilionidae)

The type *ornata* of the Scarce Swallowtail *Iphiclides podalirius* (L.) is found in vast areas of the Near East. Phenotypically, the butterflies display various characteristics regarding the weak to strong expressions of wing banding patterns and their local frequencies. The different *ornata*-types, accordingly, have been classified, assigning specimens with weak (or altogether lacking) expression of the feature to low class ranges and the more or less strongly expressed ones to higher classes. As for the territories of the southern Balcan, the phenotypic variation had already suggested crossings between heterozygote carriers of a dominant allel (WOHLFAHRT 1980). The recently investigated material from the Near East gives the following picture: Within the Tian shan the *ornata*-type exclusively is more or less strongly expressed with the frequencies lying within the normal range. In northern Persia the phenotypes have been found to fall within the classes of lower, middle and higher expressivity, roughly displaying a 1:2:1 ration. In this case it is supposed that the grades of expressivity have been reduced by another mutation. In the central, northern, and northeastern territories of Anatolia, the types designed as heterozygotes phenotypically tend to show a transgression towards the expressivity typical of the class of the supposed homozygotes within the lower ranges, while in the southeast of the country a transgression towards the higher ranges has been found to prevail. In the western and southern coastal territories of Anatolia this trend of a phenotypic transgression is seen to continue, ending up in the complete phenotypic identity of the supposedly heterozygote and homozygote representatives of the higher expressivity classes, suggesting a case of dominant segregation as had been stated for the material from the southern Balcan. In the plesiomorphic ♀♀, though, this development obviously has occured but at a slower pace. In the vicinity of the Anatolian coast as in the southeast of the country the ♀♀ rather are found to follow the Persian pattern of expressivity, an observation which might invite considerations as for a sex-controlled inheritance of the *ornata* phenotype. The consequent progression of the forma *ornata* from eastern to western territories might be looked upon as a character gradient, a so-called cline, in consequence of the postglacial transmigration of the Scarce Swallowtail, which started from some niches in the Tian shan pointing westward.

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Inhalt:

1 Einleitung und Problemstellung.
2 Material und Methoden.
3 f. *ornata:*
3.1 Ausprägung in Griechenland und Türkei.
3.2 Ausprägung im gesamten Untersuchungsgebiet.
3.3 ♀♀.
3.4 gen. aest.
3.5 gen. autumn.
4 Diskussion der Ergebnisse.
5 Danksagungen.
6 Zusammenfassung.
7 Literatur.

1 Unterschiede zwischen der Frühjahrs- und der Sommergeneration (gen. vern. und gen. aest.) des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (LINNAEUS, 1758) waren Anlaß zu einer Untersuchung (WOHLFAHRT 1979), in deren Verlauf sich ein besonders aufschlußreicher Hinweis auf die Ausprägung der f. *ornata* WHEELER (1903) ergab, bei welcher die Binde IX der Hinterflügel-Oberseite orange geteilt ist. Auf Grund der Variantenverteilung konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß eine Kreuzung zwischen heterozygot dominanten Merkmalsträgern vorliegt, wobei das dominante Allel sehr deutliche *ornata*-Ausprägung bewirkt, während das recessive Allel nur schwache Ausprägung zur Folge hat (WOHLFAHRT 1980). Am deutlichsten ist diese Erscheinung bei den Faltern des südlichen Balkan ausgeprägt. Nach Westen nimmt die *ornata*-Ausprägung klinal ab, nach Osten konnte zwischen griechischen und türkischen Faltern jedoch kein gesicherter Unterschied festgestellt werden. Dieser Befund mußte in Betracht des verhältnismäßig ge-

Tab. 1: *Iphiclides podalirius*. Herkunft des Materials.

Gebiet	♂♂			♀♀	
	gen. vern.	gen. aest.	gen. autumn.	gen. vern.	gen. aest.
Griechenland	152	151		30	22
Türkei	91	146	20	41	61
Libanon	6	7			
Iran (Umg. Tehran)	7	14		1	5
Tian shan (Ili-Gebiet)	9			4	
n	265	318	20	76	88
♀♀, ♂♂	603			164	

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

ringen Materials (gen. vern. n = 26♂♂, gen. aest. n = 73♂♂) und angesichts der in Kleinasien so verschiedenartigen geomorphologischen und klimatischen Verhältnisse suspekt erscheinen. Inzwischen bot sich Gelegenheit, an Hand eines umfangreicheren Materials die Frage nach der Ausprägung der f. *ornata* in diesem Gebiet erneut aufzugreifen und darüber hinaus Vorderasien allgemein betreffende Erkenntnisse zu gewinnen.

2 Zur Bearbeitung standen insgesamt n = 767 Freilandfalter zur Verfügung, deren Herkunft in Tab. 1 aufgeschlüsselt ist.

Sämtliche Falter sind als *I. podalirius podalirius* konzipiert, weil die f. *ornata* überall unter jeweils denselben Bedingungen stets in gleicher Weise auftritt, unabhängig von dem adaptiven Charakter des Segelfalters (Wohlfahrt 1979). Über *I. podalirius feisthameli* Duponchel, 1832 wurde schon früher berichtet (Wohlfahrt 1980). Bei dem zu analysierenden Material fällt die zahlenmäßige Überlegenheit der ♂♂ auf, die im allgemeinen leichter in Anzahl erbeutet werden, ein günstiger Umstand, weil sie als apomorphes Geschlecht fortschrittliche luxurierende Merkmale deutlicher zeigen, als die plesiomorphen ♀♀.

Entgegen der Meinung von de Lattin (1950b) ist eine aussichtsreiche Untersuchung allein an der gen. vern. möglich, da diese unter allen Umständen fliegt, während die gen. aest. in ihrem Erscheinen von den klimatischen Bedingungen abhängig ist und deshalb vor allem im Norden des Untersuchungsgebietes und in den höheren Gebirgen nicht in jedem Jahr erwartet werden kann (Wohlfahrt 1978). Abgesehen davon verläuft die Entwicklung der gen. vern. mit Winterdiapause viel einheitlicher, so daß gegenüber der Subitanentwicklung keine allzugroße Streuung im Erscheinungsbild der Falter zu erwarten ist. Abb. 1 zeigt die Lage der Fundorte der bearbeiteten gen. vern.-♂♂. Erstaunlich ist die Genauigkeit, mit der selbst kleine Serien ein klares Bild der *ornata*-Verteilung vermitteln können, seien es Falter derselben Ausbeute von ein und demselben Fundort oder zusammengefaßte Einzelstücke desselben Großgebietes verschiedener Jahrgänge. Falter der ägäischen Inseln wurden wegen zu geringer Anzahl nicht berücksichtigt, nur von Samos lag eine Serie gen. vern.-♂♂ vor (n = 6), die bei der anatolischen Westküste

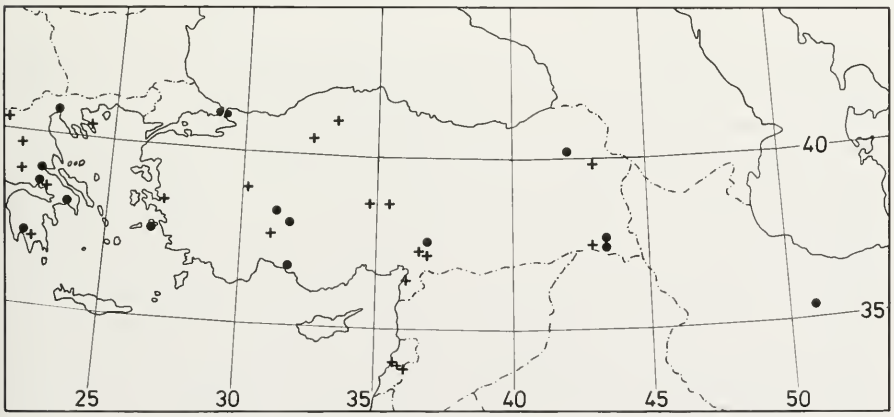

Abb. 1: *Iphiclides podalirius* ♂♂, gen. vern.; Fundorte.
+ = n < 5, ● = n ≧ 5.

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

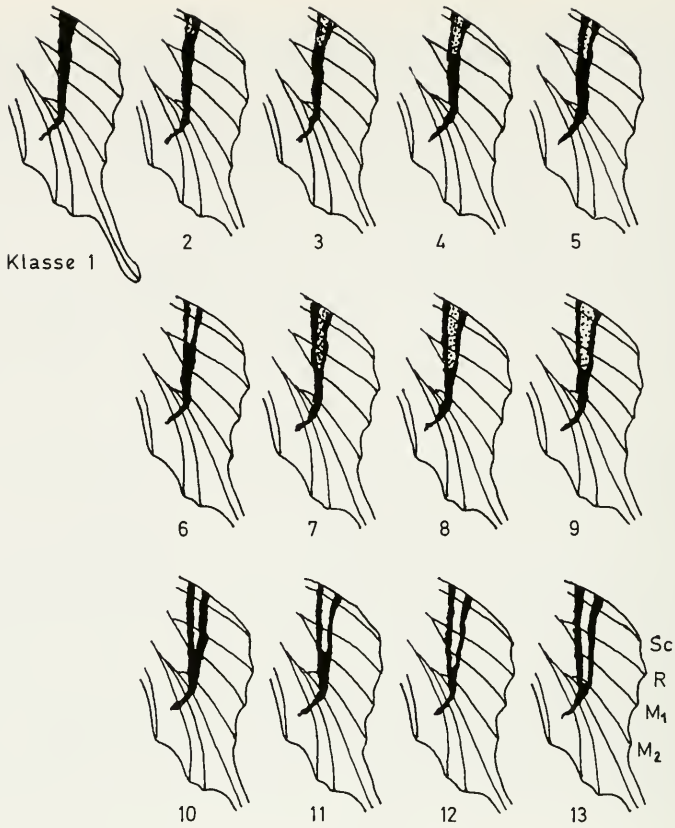

Abb. 2: *Iphiclides podalirius* f. *ornata*, Klassenteilung.
Sc Subcosta, R Radius, M Media (aus WOHLFAHRT 1980).

mitgezählt ist, weil die nur 1 bis 2 km breite Entfernung der Insel vom Festland für den Segelfalter sicher keine Barriere bedeutet (WOHLFAHRT 1965).

Die Analyse der *ornata*-Ausprägung erfolgte wie früher geschildert (WOHLFAHRT 1980), die Klassenteilung zeigt Abb. 2. Weil sich in den folgenden Ausführungen nur der qualitative Klassenwert n% als bedeutungsvoll erwiesen hat, wurde auf quantitative Vergleiche und damit auf eine gesonderte Wertung der *ornata*-Ausprägung im Sinn von WOHLFAHRT 1980 (3.5) bis auf Abb. 5 verzichtet. Zum Vergleich von Stichproben gelangte der WILCOXON 2-Stichproben-Test einseitig in Anwendung (PFANZAGL 1968) (W-Test). Material aus größeren Gebieten wurde vermittels χ^2-Test auf Gleichheit von Wahrscheinlichkeiten für die 2×4-Felder-Kontingenz-Tafel verglichen (PFANZAGL 1968) (χ^2-Test). Als Sicherheitswahrscheinlichkeit wurde 0,05 (5%) angenommen. Die Prüfung der phänotypischen Aufspaltungen auf die Realisation entsprechender genotypischer Voraussetzungen erfolgte nach HARDY-WEINBERG. Abweichungen vom Standardwert 2,0 wurden vermittels G-Test auf Signifikanz geprüft (E. WEBER 1978). Sämtliche meist geringen Abweichungen erwiesen sich als zufällig.

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

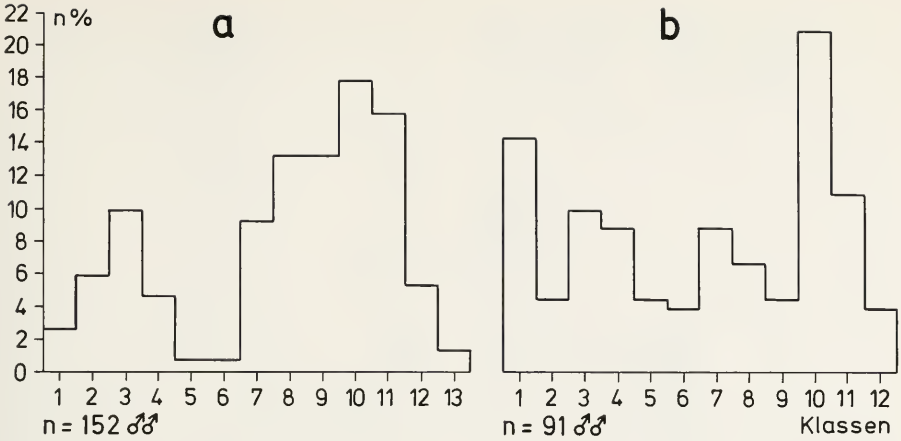

Abb. 3: *Iphiclides podalirius* ♂♂, gen. vern.; Verteilung der *ornata*-Klassen
a in Griechenland (n = 152),
b in der Türkei (n = 91).

3.1 Die Verteilung der *ornata*-Klassen in Griechenland (Abb. 3a) bestätigt den Befund einer zweigipfeligen Kurve mit dem Verhältnis der Ausprägungszahlen von angenähert 1:3 (Wohlfahrt 1980). Folglich ist die Existenz eines dominanten Allels für starke *ornata*-Ausprägung anzunehmen, dem ein recessives Allel für die schwache Ausprägung gegenübersteht. Ein ähnlicher Befund wäre nach Wohlfahrt (1980) auch bei Segelfaltern aus der Türkei zu erwarten gewesen, da sich damals mit n = 26 ♂♂ kein signifikanter Unterschied gegenüber dem griechischen Material ergeben hatte. Bei n = 91 ♂♂ zeigt jedoch der Verlauf der *ornata*-Kurve der türkischen Falter 4 deutliche Maxima (Abb. 3b), die aus einer Mendelspaltung nicht erklärbar sind, weil im Fall intermediärer Vererbung nur 3 Maxima auftreten können. Zur Aufklärung des eigenartigen Ergebnisses wurden nunmehr die Falter größerer Serien bestimmter Fundorte verglichen und auch kleinere Serien und Einzelstücke der betreffenden größeren Gebiete zusammengefaßt. Die sich nunmehr ergebende *ornata*-Verteilung zeigt Tab. 2. Dabei fällt auf, daß tatsächlich im west- und südanatolischen Küstenbereich eine Verteilung wie bei den griechischen Faltern vorliegt, während in Südostanatolien zwei Häufungen im Bereich der höheren *ornata*-Klassen und in Zentral-, Nord- und Nordostanatolien zwei Häufungen im Bereich der niederen *ornata*-Klassen auftreten. Damit erweist sich die Kurve Abb. 3b als Überlagerung der *ornata*-Ausprägung aller 3 Gebiete. Die Analyse der beiden letzteren Fälle (Abb. 4) ergibt mit hinreichender Deutlichkeit das Bild des intermediären Erbganges, also eine Verteilung im Verhältnis 1:2:1, wobei in Südostanatolien die –+ Heterozygoten in den Bereich der ++ Homozygoten hinübergreifen, während sie in Zentral-, Nord- und Nordostanatolien in den Bereich der ––Homozygoten transgredieren. Die Unterschiede zwischen den Mittelwerten bestehen mit 99,5 % Sicherheit (W-Test), beide Verteilungen befinden sich im Hardy-Weinberg'schen Gleichgewicht (HW-Test).

3.2 Das verhältnismäßig geringe Material von 2 noch weiter östlich fliegenden *podalirius*-Populationen konnte infolge des guten Erhaltungszustandes der Falter ebenfalls

Tab. 2: *Iphiclides podalirius* ♂♂, gen. vern. *ornata*-Klassen in % von n, nach Gebieten aufgeteilt.

Gebiet	Klassen in % von n												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Griechenland n = 152	2,6	5,9	9,8	4,6	0,7	0,7	9,2	13,2	13,2	17,8	15,8	5,3	1,3
West- und Südanatolische Küsten n = 24	8,3	4,2	8,3	4,2			8,3	8,3	8,3	37,5	12,5		
Südostanatolien n = 32	18,8	3,1	3,1	3,1	6,3	3,1	15,6	9,4	6,3	12,5	9,4	9,4	
Zentral-, Nord- und Nordostanatolien n = 35	14,3	5,7	17,1	17,1	5,7	5,7	2,9	2,9		17,1	11,4		

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

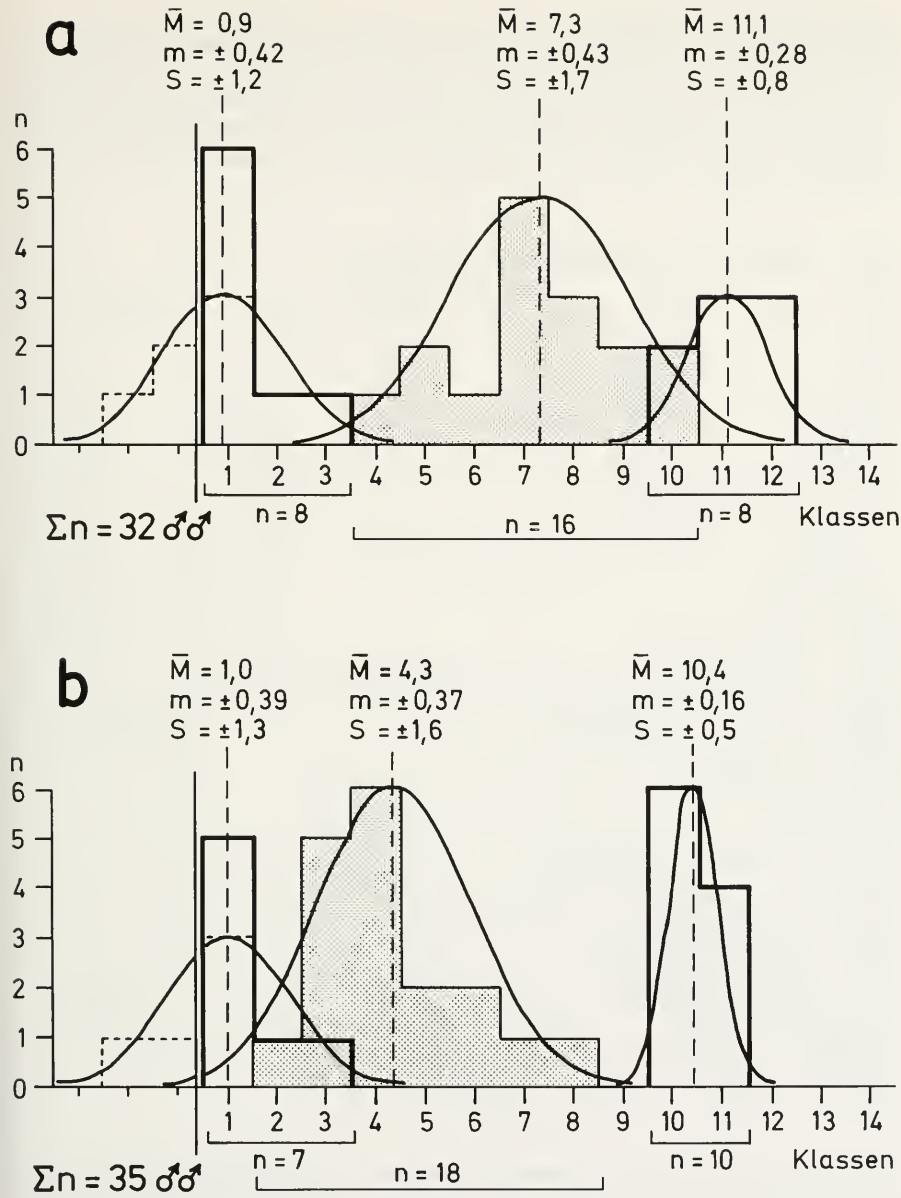

Abb. 4: *Iphiclides podalirius* ♂♂, gen. vern.; Ausprägung der f. *ornata*
a in Südostanatolien,
b in Zentral-, Nord- und Nordostanatolien.
Kräftige Linien = Homozygoten,
punktierte Flächen = Heterozygoten.

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

ausgewertet werden und erbrachte eindeutige Aussagen über die dortige *ornata*-Verteilung. In Nordiran zeigten die ♂♂ der gen. vern. deutliche 1:2:1 Intermediärspaltung, im Tian shan (Ili-Gebiet, untere Waldzone der Berge nördlich Dscharkent) wurde dagegen bei n = 9♂♂ der gen. vern. ausschließlich die f. *ornata* ohne Andeutung einer Spaltung gefunden (Wohlfahrt 1980). Abb. 5 zeigt eine Zusammenstellung aller Befunde. Die aus dem Libanon vorliegenden Falter konnten infolge zu geringer Anzahl nicht näher analysiert werden.

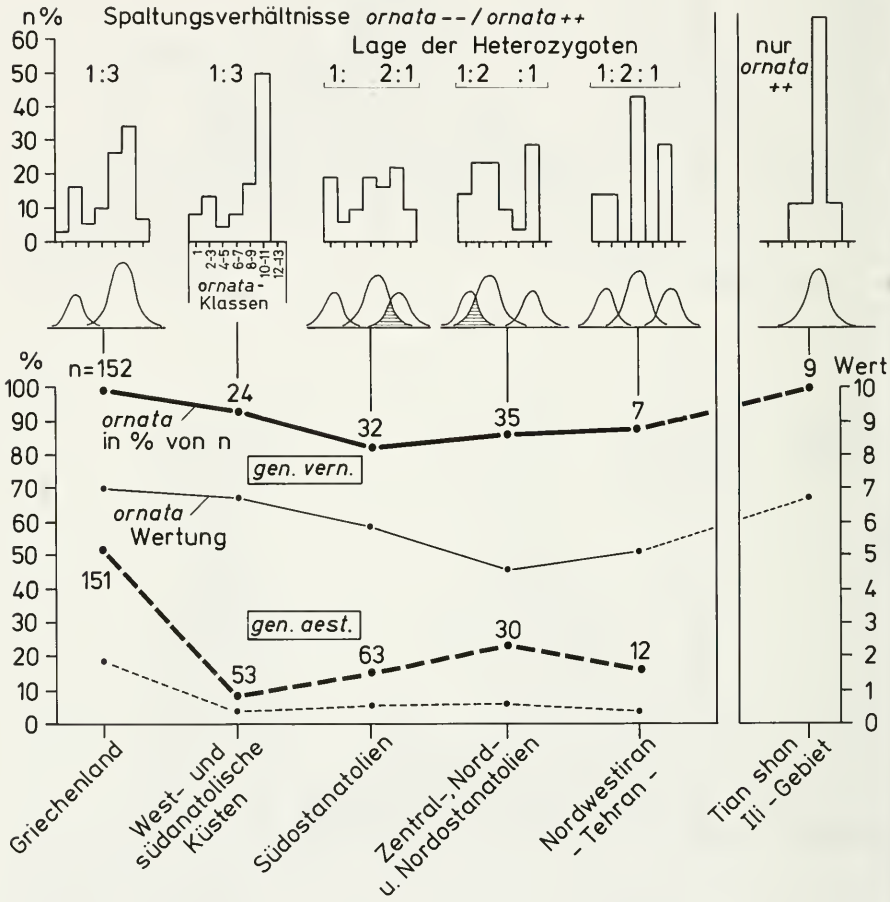

Abb. 5: *Iphiclides podalirius* ♂♂, Ausprägung der f. *ornata* im gesamten Bearbeitungsbereich. Wertung (mittlerer *ornata*-Wert): Klasse 1 (Wert 0), Kl. 2 (1), Kl. 3 (2) . . . Kl. 13 (12); n aller Klassen mal dem entsprechenden Klassenwert dividiert durch n insgesamt.

3.3 Griechische *podalirius*-♀♀ zeigen dieselbe *ornata*-Verteilung wie die ♂♂ (Wohlfahrt 1980), was auch jetzt mit dem etwas größeren Material bestätigt werden konnte. Die Anzahl der türkischen ♀♀ war jedoch zu gering, um damit eine *ornata*-Auf-

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

spaltung nachzuweisen. Die Großgebiete ergaben einzeln dargestellt unregelmäßige und nicht erklärbare Zufallsverteilungen. Deshalb wurden die Falter der anatolischen Küstengebiete und von Südostanatolien zusammengenommen und mit den zusammengefaßten ♂♂ eben dieser Gebiete verglichen (Abb. 6). Bei den ♂♂ sind die *ornata*-Werte erwartungsgemäß nach den ++ Homozygoten verschoben und weisen hier 2 Gipfel auf (Abb. 6a). Die ♀♀ zeigen ein überraschend anderes Bild. Die Kurve ist zwar 3gipfelig,

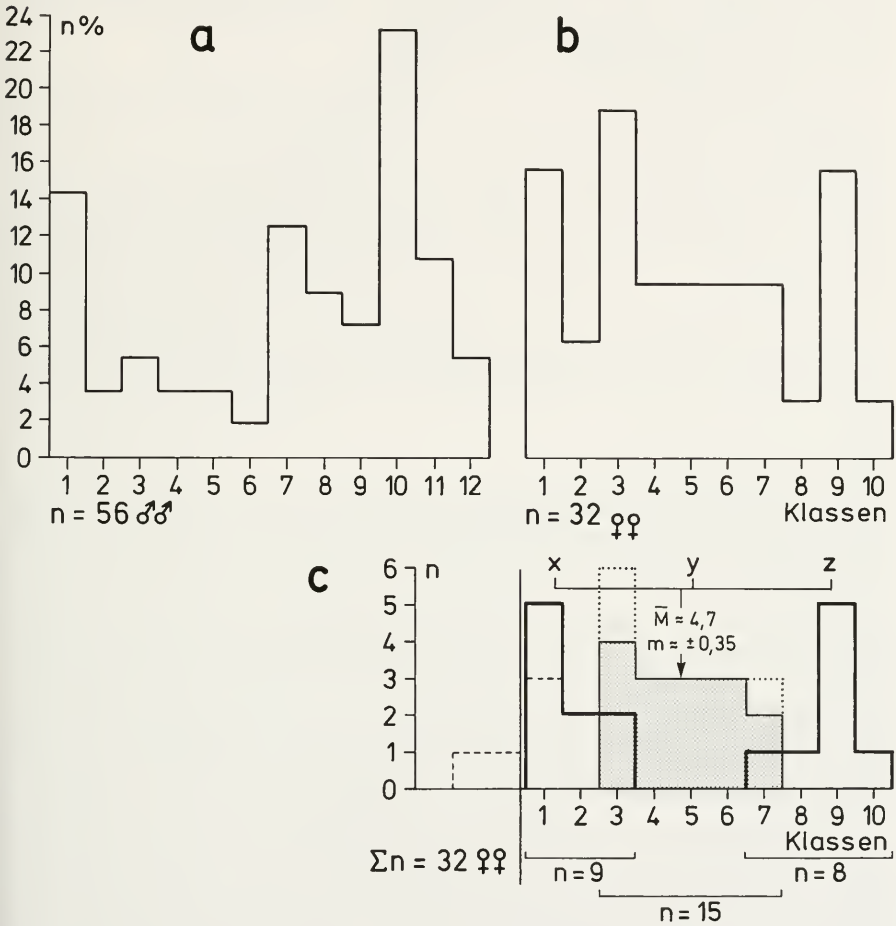

Abb. 6: *Iphiclides podalirius*, gen. vern.; Verteilung der *ornata*-Klassen bei Zusammenfassung der Falter der anatolischen Küsten mit denen aus Südostanatolien.
a ♂♂, b ♀♀, c Analyse der Verteilung bei den ♀♀; kräftige Linie = Homozygoten, punktierte Fläche = Heterozygoten, unterbrochene Linie = Transformation der – – Homozygoten in die wahrscheinliche Verteilung, fein punktierte Linie = Urverteilung der Heterozygoten.
x = M̄ der – – Homozygoten, z = M̄ der ++Homozygoten,
xy = yz.
Senkrechter Pfeil = M̄ der Heterozygoten.

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

jedoch scheinen die Heterozygoten von der Mitte nach den niederen Werten verlagert zu sein (Abb. 6b). Bei der Analyse zeigt sich nach Ergänzung der beiden Homozygoten im Sinn der zu fordernden zufallsbedingten Normalverteilung, daß die Heterozygoten einen Block bilden, dessen Mittelwert $\bar{M} = 4{,}7$ nur durch den einfachen positiven Bereich seines mittleren Fehlers $m = \pm 0{,}35$ von der Mitte zwischen den Homozygoten entfernt ist, also statistisch mit größter Wahrscheinlichkeit mitten zwischen diesen steht, was einem normalen intermediären Erbgang mit der Spaltung 1:2:1 entspricht (Abb. 6c). Daß diese Deutung als wahrscheinlich angenommen werden darf, geht auch daraus hervor, daß der Mittelwert dieser Gruppe von den Mittelwerten beider tansgredierender ♂♂-Heterozygoten (Abb. 4) gesichert verschieden ist (W-Test)[1].

3.4 Bei den Faltern der gen. aest. wirkt sich die Reaktion der Individuen auf Umwelteinflüsse in der Ausbildung der f. *ornata* aus. Schnellere Entwicklung bei höheren Temperaturen unterdrückt die Ausprägung von *ornata* weitgehend (Wohlfahrt 1980), so bei den ♂♂ der anatolischen Küsten. In den zentral- und nordanatolischen Gebirgen findet sich diese Form prozentual wieder häufiger, doch ihre Wertung bleibt extrem niedrig, weil hier vorwiegend niedere Klassen und auch diese nicht allzu häufig vertreten sind (Abb. 5). Die aest.-♀♀ verhalten sich in der *ornata*-Ausprägung wie die ♂♂. Während griechische Falter (n = 22) noch 40,9% *ornata* aufwiesen, waren bei den n = 66♀♀ aus Vorderasien zusammen nur 12% *ornata* festzustellen. Diese wenigen Fälle verteilen sich vorwiegend auf die Klassen 2, 3 und 4. Viermal wurde Klasse 7 gefunden, woraus hervorgeht, daß unter entsprechenden Bedingungen die f. *ornata* deutlicher auftreten kann, jedoch erscheint eine genauere Auswertung wegen des zu geringen Materials bedeutungslos.

3.5 Die 20♂♂ der 3. Generation (Herbstgeneration, gen. autumn.) (Wohlfahrt 1982) weisen allgemein große Ähnlichkeit mit denen der gen. aest. auf, da auch sie durch äußere Einflüsse im selben Sinn modifiziert sind. Jedoch zeigt sich bei ihnen in der *ornata*-Ausprägung eine Tendenz zu höheren Werten, sofern das geringe Material als stichhaltig angesehen werden darf: n = 7♂♂ von der südanatolischen Küste (Antalya) weisen 14% *ornata* auf, n = 13♂♂ von Südostanatolien (Maraş, Gaziantep) sogar 39%, gegenüber 8% und 15% der gen. aest. ebendieser Gebiete (Abb. 5). Die Tatsache, daß die 3. Generation häufig von der 2. in Richtung auf die 1. Generation abändert, ist bei Tagfaltern bekannt (*Araschnia levana* L., gen. aest. *prorsa* L. und die f. *porima* der 3. Generation). Das gleichsinnige prozentuale Ansteigen der *ornata*-Ausprägung von der Küste weg bei der 2. und der 3. Generation gibt ebenfalls einen Hinweis auf die Wirkung der entsprechenden Außenfaktoren und auf die Modifizierbarkeit des *ornata*-Merkmals.

4 Die Ausprägung der f. *ornata* nimmt vom Südbalkan nach Westen klinal (sensu Huxley 1940, Mayr 1953, 1967) ab (Wohlfahrt 1980). Die Befunde der *ornata*-Verteilung im Vorderen Orient (Abb. 5) zeigen ebenfalls einen Trend von Ost nach West, so daß wohl auch hier eine Form klinaler genetischer Veränderungen vorliegt, welche mit hoher Wahrscheinlichkeit auf Vorgänge während der Ausbreitung des Segelfalters von Osten her zurückgeführt werden können. Diesen Schluß erlauben die Ergebnisse der statistischen Sicherung (χ^2-Test) zwischen den Unterschieden in der *ornata*-Verteilung der

1 Der Verfasser konnte inzwischen zusätzlich n = 17♂♂ und n = 7♀♀ gen. vern. von der Insel Samos (Pyrgos) auswerten. Die *ornata*-Verteilung bestätigt eindeutig die soeben dargelegten Verhältniszahlen.

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

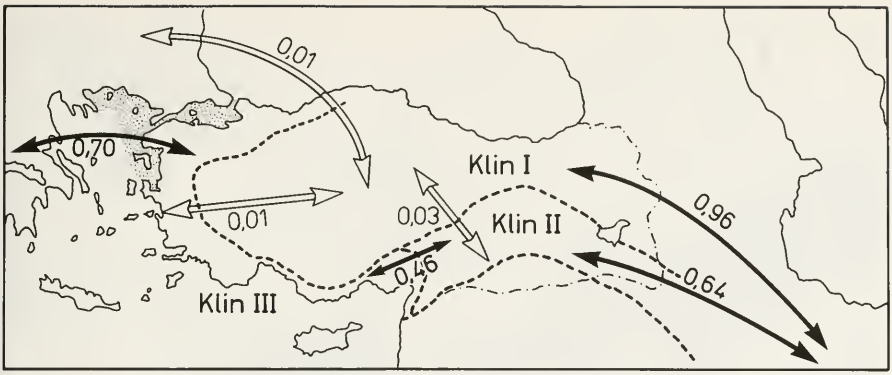

Abb. 7: *Iphiclides podalirius* f. *ornata* ♂♂, gen. vern. Klinale Beziehungen und Unterschiede zwischen den Ausprägungsformen in den vorderasiatischen Verbreitungsgebieten.
Schwarze Pfeile = Unterschiede nicht gesichert,
helle Pfeile = Unterschiede gesichert.
Zahlen = p-Werte:
p ≦ 0,05 gesichert verschieden,
100 p = Irrtums-(Verwechslungs-)Wahrscheinlichkeit in %.
Punktiert = Bereich der Landbrücken zwischen Kleinasien und Europa während der Würmeiszeit (nach BÜDEL aus WAGNER 1960).

Großgebiete (Abb. 7), weil eine geringere Sicherung beziehungsweise eine entsprechend höhere Verwechslungsrate auf engere Verwandtschaftsbeziehungen hinweist. Die Bedeutung des Quartär und seiner Eiszeiten für die Verbreitung auch der Insekten ist bekannt (REINIG 1937). Ihre Auswirkungen bis in den subspezifischen Bereich hat BURGEFF an Zygaenen wiederholt dargestellt (BURGEFF 1950, 1951, 1967). Beim Vorstoßen der Kälte konnten zuvor weiter verbreitete Arten in den Refugialgebieten überleben, von denen aus sie sich unter günstigeren Bedingungen wieder ausbreiteten (DE LATTIN 1950a, 1951/52). Dabei ist von besonderer Bedeutung, daß das Diluvium keine einheitliche Eiszeit darstellt, sondern daß mit verschiedenen Vorstößen und wieder Zurückweichen des Eises in den Interglacialperioden sicher in größerer Zahl kleine Refugien wirksam wurden, wodurch die Ausbreitung der Arten je nach Ansprüchen und Resistenz wesentlich beeinflußt werden konnte. Die heutige Gestalt der geographischen Verbreitung geht dabei besonders auf die Postglacialzeiten und ihre klimatischen Veränderungen zurück.

Nimmt man als Ausbreitungszentrum des Segelfalters das Tian shan-Refugium an (Abb. 8), in welchem Gebiet nur die ausgeprägte f. *ornata* gefunden wurde, so muß die Entstehung des recessiven *ornata*-Allels durch Mutation wohl nach einer interglacialen Westausbreitung am Südrand des turanoeremischen Refugiums (Abb. 8) entlang während der nachfolgenden Kälteperiode im iranischen Refugium stattgefunden haben, wo die intermediäre Spaltung in der klassischen Form 1:2:1 noch heute gefunden wird. Von dort aus erfolgte während einer weiteren Wärmeperiode die Besiedlung des nordostanatolischen Raumes und in erneuter Isolation die Verschiebung der Heterozygoten nach den niedereren *ornata*-Klassen, welcher Trend als Klin I bezeichnet sei (Abb. 7). Hierdurch soll nichts über eine zeitliche Beziehung zu den folgenden Ausbreitungswegen ausgesagt sein. Sicher ist die Besiedlung Nordanatoliens erst verhältnismäßig spät im

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

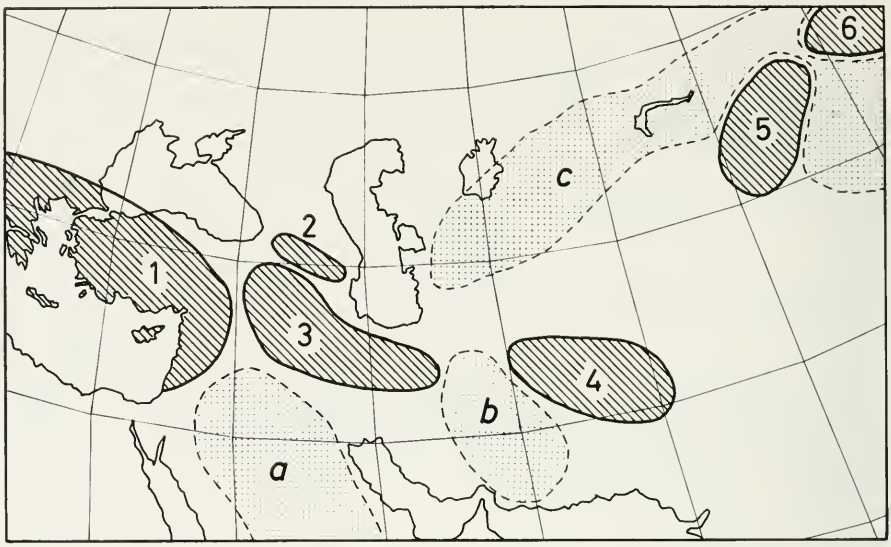

Abb. 8: Glaciale Arboreal- und (interglaciale) Eremialrefugien der westlichen Palaearktis (nach REINIG und DE LATTIN, aus DE LATTIN 1951/52, Ausschnitt, umgezeichnet und nach dem Text ergänzt).
Schraffiert = Arborealrefugien:
1 mediterranes Großrefugium, 2 kaspisches Refugium, 3 iranisches Refugium, 4 afghanisches Refugium, 5 Tian shan - Refugium, 6 mongolisches Refugium.
Punktiert = Eremialrefugien:
a syroeremisches Refugium, b iranoeremisches Refugium, c turanoeremisches Refugium.

Postglacial erfolgt. Dafür spricht die geringe Sicherheit beziehungsweise die hohe Verwechslungswahrscheinlichkeit (98%) beim statistischen Vergleich der *ornata*-Verteilungen in Nordpersien und Nordanatolien (Abb. 7), die beide Populationskomplexe als zoogeographische Einheit erscheinen läßt, wie auch *Gonepteryx farinosa* ZELL. in diesem Gesamtgebiet gleichmäßig vorkommt (DE FREINA 1982). Außerdem dürften während der Würmeiszeit im mittleren wie im nördlichen Anatolien kaum dem Segelfalter zusagende Lebensbedingungen bestanden haben (Abb. 9). Ein anderer Verbreitungsweg führte vom iranischen Refugium weiter südlich in den südostanatolischen Raum, wo sich das Erscheinungsbild der Heterozygoten in Richtung auf die höheren *ornata*-Klassen verlagerte. Dieser Zweig sei als Klin II eingeführt. Die Gebietsausweitung erfolgte weiter nach Westen südlich der Taurusketten an der Küste entlang. Hier geht Klin II ohne scharfe Grenze in Klin III über, charakterisiert durch weitere Verschiebung der Heterozygoten in der eingeschlagenen Richtung bis zur phänotypisch völligen Deckung mit den ++ Homozygoten. Damit ist die intermediäre Vererbung des *ornata*-Merkmals zu einem dominanten MENDEL-Fall geworden (Abb. 5). Diese Konstitution wird im ganzen westlichen Mittelmeerraum und auch in Mitteleuropa beibehalten. Sie schwächt sich jedoch nach Westen klinal ab, wobei die Ausprägungen wesentlich auch durch die Reaktionen auf die klimatischen Bedingungen modifiziert werden.

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Abb. 9: Klimazonen Europas während der Würmeiszeit (von J. BÜDEL, aus WAGNER 1960, Bild 533).

Während der Würmeiszeit bestanden durch Absinken des Wasserspiegels im Mittelmeer (eustatische Schwankung) besonders im Bereich des Marmara-Meeres und der Dardanellen ausgedehnte Landbrücken zwischen Kleinasien und Europa mit zusammenhängenden warmen Waldgebieten (Abb. 9), so daß keine Schwierigkeiten für den Segelfalter bestanden, nach Europa vorzudringen, zumal er im westlichen und südlichen Küstengebiet Kleinasiens (mediterranes Großrefugium beziehungsweise pontomediterranes Sekundärrefugium, DE LATTIN 1949) günstige Existenzbedingungen mit entsprechender Vermehrungsmöglichkeit vorgefunden hatte (Abb. 9). Nunmehr scheint er 2 Verbreitungswege eingeschlagen zu haben, einen nordwestlichen, der ungefähr entlang der Donau zur Besiedlung Mitteleuropas führte, und einen südwestlichen nach dem Südbalkan. Im griechischen Raum besteht die *ornata*-Dominanz in bester Ausprägung, was diese Falter als bezeichnende Angehörige des Klin III ausweist, und zwar in beiden Geschlechtern, während die ♀♀ an den west- und südanatolischen Küsten sowie in Südostanatolien in der Entwicklung der Ausprägung gegenüber den apomorphen ♂♂ nachhinken, da sie ganz offensichtlich das *ornata*-Merkmal noch in der vom iranischen Refugium überkommenen intermediären Ausprägung beizubehalten bestrebt sind (Abb. 7c). Genetisch deutet das Erscheinungsbild der ♀♀ auf *ornata* als geschlechtskontrolliertes Merkmal hin, weil nur die beiden X-Chromosome des (homogameten) ♂ gemeinsam die von den

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

(heterogameten) ♀♀ überkommene Tendenz zum intermediären Erbgang verhindern können (Forster-Wohlfahrt 1977), so daß es zum in der Entwicklung weiterführenden Dominanzfall kommt. Die dominante *ornata*-Ausprägung bei den griechischen ♀♀ spricht dafür, daß sich die genetische Konstitution der kleinasiatischen Küstenpopulationen und der griechischen *podalirius* trotz einheitlichen Aussehens der ♂♂ (Klin III) nach der Isolation von Kleinasien durch die Hebung des Mittelmeerspiegels weiter verändert hat, daß also die Segelfalter östlich und westlich der Ägäis hinsichtlich des *ornata*-Merkmals nicht mehr als genotypisch gleich angesprochen werden dürfen.

Inwieweit andere, vielleicht auch physiologische Merkmale vom *ornata*-Gen beeinflußt werden, ist unbekannt. Sehr wahrscheinlich ist die *ornata*-Ausprägung nur ein kleiner morphologischer Ausdruck für viel weiter reichende Zusammenhänge, wobei auch an Voraussetzungen für eine Anpassung an veränderte Umweltbedingungen und somit an eine Verbesserung der Überlebenschancen zu denken ist (Mayr 1967).

Von den dargelegten Tatsachen aus ist die Frage nach der Herkunft der *podalirius* im Libanon und im Südwesten der UdSSR (Dnjepr und Donez-Gebiet, Alberti und Soffner 1962) naheliegend. Erstere haben sich wahrscheinlich am Übergang von Klin II in Klin III abgespalten und im östlichen Küstengebiet des mediterranen Großrefugiums gehalten. Letztere können auf 2 Wegen in ihre Gebiete gelangt sein, nämlich von der Donau aus über die Ukraine ebenso, wie vom iranischen über das kaspische Refugium am Nordrand des kaspischen Meeres entlang an den Südhängen des Kaukasus zur Krim (Abb. 9). Eine unmittelbare Herkunft vom Tian shan-Refugium ist wegen der dazwischen liegenden ausgedehnten Steppengebiete wenig wahrscheinlich.

Die in sich durchaus folgerichtig erscheinenden Ergebnisse dürfen über den hypothetischen Charakter der daraus gezogenen Schlüsse nicht hinwegtäuschen, zumal da vor allem bei den ♀♀ viel zu wenig Material vorliegt. Einen derzeit statischen Zustand anzunehmen hieße den dynamischen Charakter der Arealveränderungen und Fluktuationen verkennen. Sicher handelt es sich um sehr langsam verlaufende Vorgänge, zumal in der Annahme, daß das Verhalten des Segelfalters damals schon ebenso war, wie heute, und nur die ♀♀ bei der Eiablage langsam das Territorium erweitern (Wohlfahrt 1965, 1968). Sicher sind auch im Bereich der Refugien Ausbreitungsschranken aufgetreten, wie umgekehrt in den Berührungspunkten der Populationskomplexe innerhalb der Kline Mischpopulationen erwartet werden dürfen. Von einer sauberen Analyse des Entstehungsortes und der Ausbreitung des *I. podalirius* sind wir jedenfalls noch weit entfernt.

5 Die vorstehenden Untersuchungen wären nicht möglich gewesen ohne die freundliche Unterstützung verständnisvoller Sammler und Musealbetreuer, die mir Material zur Verfügung stellten. Ich danke den Herren A. Bott, Poppenhausen, E. de Bros, Binningen (Schweiz), U. Eitschberger, Marktleuthen, J. J. de Freina, München, Dr. W. Grünwaldt, München, G. Hesselbarth, Diepholz, G. Junge, Schriesheim-Altenbach, D. Lipinski, Würzburg, G. Müller, Marburg, H. van Oorschot, Amsterdam, Dr. H. Roer, Bonn, Dr. P. Sigbert Wagener, Bocholt. Für die leihweise Überlassung von Segelfaltern beziehungsweise für die Möglichkeit persönlicher Einsichtnahme am Ort danke ich den Herren Dr. H. Schröder, Museum Senckenberg, Frankfurt a. M., G. Ebert, Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe, Dr. W. Dieri, Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates, München, und Dr. H. Schreiber, Universität des Saarlandes, Geographisches Institut, Abt. für Biogeographie, Saarbrücken (Sammlung de Lattin). Für weiterweisende Gespräche, Diskussionen und Textkritik bin ich Herrn Dr. P. Sigbert Wagener, Bocholt, und Frau Dr. Elisabeth Wolf, Würzburg, dankbar.

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

6 Zusammenfassung

1. Auf Grund von Verteilungen der *ornata*-Varianten von *Iphiclides podalirius* gen. vern.-♂♂ (n = 259) wurden folgende Schlüsse gezogen:

a Das Merkmal *ornata* ist genetisch verankert. Es ist im einfachsten Fall etwa normal um einen Mittelwert deutlicher Ausprägung verteilt, wie im Tian shan.

b Im Iran erscheint ein Allel des *ornata*-Gens, das eine schwache Ausprägung bewirkt. Als Ergebnis folgt das Bild des intermediären Erbganges mit Aufspaltung 1:2:1.

c In Zentral-, Nord- und Nordostanatolien verschieben sich unter Beibehaltung des intermediären Erbganges die Heterozygoten stark auf die niederen Klassen zu und transgredieren folglich in den Bereich der Homozygoten schwacher Ausprägung.

d In Südostanatolien erfolgt eine ähnliche Tendenz in umgekehrter Richtung: Transgression der Heterozygoten in den Bereich der Homozygoten starker Ausprägung.

e Im süd- und westanatolischen Küstengebiet entsteht nach völliger Überdeckung im Bereich der hohen *ornata*-Werte das Bild einer Kreuzung mit heterozygot dominanten Merkmalsträgern (Aufspaltung 1:3).

2. Durch die genannten *ornata*-Ausprägungen wird eine entsprechende Ausbreitung vom eiszeitlichen Tian shan-Refugium aus nach Westen wahrscheinlich gemacht.

3. Das *ornata*-Merkmal scheint geschlechtskontrolliert vererbt zu werden. Die (plesiomorphen) ♀♀ zeigen in Südanatolien noch den vom Iran überkommenen intermediären Erbgang.

4. Die Populationen der anatolischen Süd- und Westküste sind von den sehr ähnlichen griechischen Faltern genotypisch verschieden, da bei letzteren auch die ♀♀ hinsichtlich der f. *ornata* dominanten Erbgang aufweisen.

5. Die f. *ornata* wird im gesamten *podalirius*-Verbreitungsgebiet durch klimatische Gegebenheiten in gleicher Weise beeinflußt. Rasche Entwicklung hemmt die *ornata*-Ausbildung, wie vom Verfasser früher beschrieben wurde (WOHLFAHRT 1980).

6. In der gen. autumn. scheint bei allgemein großer Ähnlichkeit mit dem Aussehen der aest.-Falter eine Tendenz zu stärkerer Ausprägung der f. *ornata* vorzuliegen.

7 Literatur

ALBERTI, B. und J. SOFFNER, 1962. Zur Kenntnis der Lepidopteren-Fauna Süd- und Südostrußlands. – Mitt. Münch. Ent. Ges. 52: 146–198.

BURGEFF, H. 1950. Verbreitungsstudien an der Gattung *Zygaena* FAB. I. – Portugaliae Acta Biol., Ser. A – R. B. GOLDSCHMIDT Vol.: 663–728.

— — 1951. Die Meeralpengrenze der Zygaenen *(Lep.)*. – Biol. Zbl. 70: 1–23.

— — 1967. Zygaenen und Autoren. Künstliche oder natürliche Systeme. – Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, II. Math.-phys. Klasse, Nr. 4: 24–39.

FORSTER, W. und Th. A. WOHLFAHRT, 1977. Die Schmetterlinge Mitteleuropas, Bd. 1, Biologie der Schmetterlinge. – Franckh, Stuttgart.

DE FREINA, J. J. 1982. Studien über Biologie, Verbreitung, geographische Variabilität und Morphologie von *Gonepteryx farinosa* (ZELLER, 1847) nebst zusätzlicher Erläuterung der Verbreitung und geographischen Variabilität von *Gonepteryx rhamni* (LINNÉ, 1758) in Kleinasien. – Mitt. Münch. Ent. Ges. 72: 9–55.

HUXLEY, J. S., et al. 1940. The new systematics. – Claredon Press, Oxford. Zitiert nach E. MAYR 1953.

DE LATTIN, G. 1948. Beiträge zur Zoogeographie des Mittelmeergebietes. – Verh. Deutsch. Zool. in Kiel: 143–151.

— — 1950a. Über die zoogeographischen Verhältnisse Vorderasiens. – Verh. Deutsch. Zool. in Marburg: 206–214.

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

— — 1950b. Türkische Lepidopteren I. – Rev. de la Fac. d. Sc. de l'Univ. d'Istanbul Sér. B, Tome XV, Fasc. 4: 301–331.

— — 1951/52. Zur Evolution der Westpalaearktischen Lepidopterenfauna. – Decheniana 105/106: 115–164.

MAYR, E., E. G. LINSLEY, R. L. USINGER, 1953. Methods and Principles of Systematic Zoology. – Mc Graw-Hill Book Company, Inc., New York, Toronto, London.

MAYR, E. 1967. Artbegriff und Evolution. – Parey, Hamburg und Berlin.

PFANZAGL, J. 1968. Allgemeine Methodenlehre der Statistik Bd. II. – de Gruyter, Berlin.

REINIG, W. F. 1937. Die Holarktis. – Jena.

WAGNER, G. 1960. Einführung in die Erd- und Landschaftsgeschichte. – F. Rau, Öhringen.

WEBER, Erna, 1978. Mathematische Grundlagen der Genetik. – Fischer, Jena.

WHEELER, 1903. The butterflies of Switzerland. – London.

WOHLFAHRT, Th. A. 1965. Ist der Segelfalter *Iphiclides podalirius* (L.) ein Wanderfalter? – Nachr.-bl. Bayer. Ent. 14: 105–111.

— — 1968. Beobachtungen über das Revierverhalten des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (L.). – Ent. Z. 78. Jg.: 284–287.

— — 1978. Die infraspezifische Taxonomie des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (L.) im Lichte neuerer biologischer Erkenntnisse, insbesondere hinsichtlich der Formen *inalpina* VERITY, 1911 und *valesiaca* VERITY, 1911. – Nachr.-bl. Bayer. Ent. 27: 1–5.

— — 1979. Über Unterschiede zwischen Frühjahrs- und Sommergeneration des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (L.). – Spixiana (München) 2: 113–152.

— — 1980. Über das Zusammenwirken von Erbfaktoren und Umwelteinflüssen auf die Variabilität der f. *ornata* WHEELER des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (L.). – Mitt. Münch. Ent. Ges. 70: 49–63.

— — 1982. Über die Anzahl der jährlichen Generationen des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (L.). – Nachr.-bl. Bayer. Ent. 31: 65–69.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Th. A. WOHLFAHRT
1. Zoologisches Institut der Universität Würzburg
Röntgenring 10
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: 1984

Band/Volume: 074

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

Artikel/Article: Über die Ausprägung der f. ornata Wheeler des Segelfalters Iphiclides podalirius (L.) in Vorderasien (Lep. Papilionidae). 61-76