

Dr. Adolf Binder ins Leben gerufen wurde, und führt so die gute, alte Tradition der oberösterreichischen Entomologen weiter.

Mögen dem Freund in ungebrochener Jugendfrische noch viele schöne Erfolge zuteil werden, zur eigenen Freude und zum Nutzen der Forschung in unserer schönen Heimat. Kusdas.

Zygaena ephialtes L.

II.

Versuch einer Deutung der Rassen- und Formenverteilung auf populationsgenetischer Basis.

Von E. R. Reichl, Linz.

(Mit 1 Arealkarte)

In der vorangegangenen Arbeit¹⁾ war ich bemüht, ein möglichst exaktes Bild der quantitativen Formenverteilung in den niederösterreichischen Mischpopulationen von *Zygaena ephialtes* L. zu geben. Dabei habe ich mich mit Absicht auf die bloße Mitteilung des Beobachtungsmaterials – also der Populationsauszählungen – und die sich daraus ergebende Festlegung der Hauptgrenzlinien zwischen den einzelnen Merkmalspaaren beschränkt. Es schien mir wichtig, das rein Deskriptive, das unantastbare Tatsachenmaterial, von den theoretischen Fragen nach dem Warum und Wie, also dem nicht unmittelbar Beobachtbaren, wohl aber gedanklich Erschließbaren, streng zu trennen.

Zum Verständnis des folgenden ist es nötig, kurz die Gesamtverbreitung der Art und ihrer Haupttrassen zu skizzieren:

Zyg. ephialtes L. findet sich von der französischen Atlantikküste bis zum Ural; nach de Lattins Arealkarten (1952) soll sie auch noch jenseits des Urals bis zum Tien-schan fliegen, und zwar in der rot-peucedanoiden Form, doch ist hier eine gelegentliche Verwechslung mit der nahe verwandten *Zyg. dorycnii* O. nicht ausgeschlossen. Im Süden geht die Art bis zu den Pyrenäen, nach Süditalien, ins mittlere Griechenland und auf die Krim. Die Nordgrenze dürfte ungefähr am 55. bis 56. Breitengrad liegen.

In diesem Gesamtareal bewohnt die gelb-ephialtoide, also die doppelt rezessive Form in der Hauptsache die südlichen und südöstlichen Gebiete: Italien bis herauf zum Hauptkamm der Alpen, den ganzen pannonischen Raum bis ins östliche Niederösterreich, nach Südmähren und in die Südslowakei, den nördlichen Balkan und als Fortsetzung davon das südlichste Rußland, vor allem die Krim. Diese Großrasse, die dort, wo sie unvermischt geblieben ist, ausschließlich aus C-Formen (*coronillae* und *trigonellae*) besteht, hat den Namen *pannonica* Holik erhalten. Auf ihre verschiedenen Unterrassen einzugehen, deren Namensberechtigung oft recht fraglich erscheint, erübrigt sich im Rahmen dieser Arbeit.

1) Z. Wiener Ent. Ges., 43. Jg., 1958, S. 250–265.

Dierot-ephialtoiden Formen, also die E-Formen *ephialtos* und *medusa*, kommen ganz rein und unvermischt nur in zwei kleinen, wie es scheint, Reliktgebieten im äußersten Süden vor: In Südfrankreich am Fuß der Pyrenäen und im nördlichen und mittleren Griechenland.

Das ganze übrige Gebiet wird von den P-Formen, also den doppelt dominanten (*peucedani* und *athamanthae*) bewohnt; diese Großrasse trägt den Namen *borealis* Bgff. und wurde ebenfalls wieder in mehrere Unterrassen aufgespalten.

Der Streifen, an dem die beiden großen Rassengruppen zusammenstoßen, ist nach dem Vorgenannten schon halbwegs klar ersichtlich: Er beginnt in den französischen Seealpen, folgt ungefähr – aber keineswegs streng! – dem Alpenhauptkamm bis nach Osttirol, zieht dann über Kärnten bis in die Oststeiermark, wendet sich hier scharf nach Norden über Niederösterreich bis nach Südmähren, folgt von da an wieder östlich etwa dem Karpatenbogen und verbreitet sich von der Bukowina an nach Osten immer mehr, bis schließlich die Populationen des östlichen Rußland fast zur Gänze Mischpopulationen darstellen.

Wie es zu dieser Aufspaltung der Art *Zygaena ephialtos* in zwei diametral entgegengesetzte Rassengruppen kam, ist für die folgenden Überlegungen gleichgültig. Wie in so vielen anderen Fällen der Tier- und Pflanzenwelt Mitteleuropas werden wir dafür die eiszeitliche Isolierung in den südeuropäischen Refugialgebieten verantwortlich machen müssen. Welche dieser Refugien als Bildungszentren für unsere beiden Großrassen in Frage kommen, soll uns vorderhand nicht beschäftigen; sicher ist aber, daß sich im Gefolge der nacheiszeitlichen Klimaverbesserung die beiden Großrassen aus ihren Refugien heraus ausgebreitet haben und irgendwo im mitteleuropäischen Raum aufeinandergestoßen sein müssen.

Was geschah nun an diesen Berührungs- bzw. Überschneidungsstellen? Diese Frage ist auf Grund der uns schon bekannten genetischen Tatsachen eindeutig zu beantworten:

Fertilität zwischen Angehörigen der beiden Rassen war nach wie vor vorhanden – findet man doch auch heute in den Mischgebieten häufig Kopulationen zwischen allen möglichen *ephialtos*-Formen, die alle fruchtbar sind. Wie sah aber die Nachkommenschaft aus, wenn sich beim ersten Zusammentreffen der beiden Rassen ein C-Tier mit einem P-Individuum paarte? Wie schon im ersten Teil dieser Arbeit ausgeführt, dominiert rot über gelb, *peucedanoid* über *ephialtoid*. Die F_1 -Generation wird also durchwegs rot-*peucedanoid* ausfallen. In der F_2 -Generation tritt dann wieder die übliche Mendelspaltung in drei Dominante zu einem Rezessiven auf, also 3 rot : 1 gelb und 3 *peucedanoid* : 1 *ephialtoid*. Miteinander kombiniert ergibt das dann 9 rot-*peucedanoid* (P-Formen) : 3 gelb-*peucedanoid* (I-Formen) : 3 rot-*ephialtoid* (E-Formen) : 1 gelb-*ephialtoid* (C-Form). In allen folgenden Generationen bleibt, wie sich leicht nachrechnen läßt, dieses Zahlenverhältnis unverändert.

Übertragen wir diese Betrachtungen von der Nachkommenschaft eines einzigen Pärchens auf eine ganze Population, so ergibt sich folgendes:

Die Erbmasse einer Mischpopulation setze sich zusammen aus e-(ephaltoide-)Allelen, die in einer Häufigkeit x vorhanden seien, und aus e^+ -(peucedanoid-)Allelen, deren Häufigkeit dann $(1-x)$ beträgt; ebenso aus g-(gelb-)Allelen in der Häufigkeit y und aus g^+ -(rot-)Allelen in der Häufigkeit $(1-y)$. Wenn wir voraussetzen, daß sich diese Allel-Mannigfaltigkeit rein nach dem Zufall auf die einzelnen Individuen der Population verteilt, so werden wir nach den Wahrscheinlichkeitsgesetzen erwarten müssen, daß diese Population aus

- homozygot ephialtoiden Tieren (ee) mit der Häufigkeit x^2 ,
- heterozygot peucedanoiden Tieren (e^+e) mit der Häufigkeit $2x(1-x)$,
- homozygot peucedanoiden Tieren (e^+e^+) mit der Häufigkeit $(1-x)^2$

besteht. Die Häufigkeit der ephialtoiden Formen wird also x^2 , jene der peucedanoiden Formen $(1-x^2)$ betragen.

Dasselbe gilt natürlich auch für das Merkmalspaar rot-gelb. Für die Kombination aus beiden, also für die 4 Hauptformen, erhalten wir dann die Häufigkeiten

$$\begin{aligned} P &= (1-x^2)(1-y^2) \\ I &= (1-x^2) \cdot y^2 \\ E &= x^2 \cdot (1-y^2) \\ C &= x^2y^2 \end{aligned} \tag{1}$$

Besonders einfach liegt der Spezialfall, von dem wir bei unseren Betrachtungen ausgegangen sind: Erstmaliges Zusammenstoßen der beiden Großrassen an irgendeinem Biotop. Dann ist nämlich sowohl x als auch y gleich dem Prozentsatz der Individuen der gelb-ephaltoide Rasse – Erbformel $eegg$ – bei diesem ersten Zusammentreffen. Ist also in diesem speziellen Fall $y=x$, so vereinfachen sich die obigen Formeln zu

$$\begin{aligned} P &= (1-x^2)^2 \\ I &= x^2(1-x^2) \\ E &= x^2(1-x^2) \\ C &= x^4 \end{aligned} \tag{2}$$

Auch dieses Zahlenverhältnis bleibt für alle folgenden Generationen bestehen¹⁾.

Die wichtigste Folgerung aus dem Gleichungssystem (2) ist

$$I = E \tag{3}$$

Das heißt, daß in Mischpopulationen, die sich – unter den oben genannten Voraussetzungen – durch Vermischung der beiden

¹⁾ Streng genommen sind diese Formeln für die ersten Folgegenerationen nur annähernd gültig, da zu dieser Zeit die Voraussetzung der Panmixie, also der rein zufälligen Allelkombination, noch nicht zutrifft. Die exakte Formel für die Häufigkeit z. B. der C-Formen in der n -ten Folgegeneration würde lauten:

$$c = x^4 + \frac{1}{4^n} \left[4x^2 + (2^n + 2 - 8) \cdot x^3 - (2^n + 2 - 4) \cdot x^4 \right]$$

Das Korrekturglied nähert sich aber mit steigendem n sehr rasch dem Wert Null.

Großrassen bilden, die Häufigkeit der rot-ephaltoiden Formen immer gleich jener der gelb-peucedanoiden sein muß. Dies gilt auch dann, wenn die beiden Merkmalspaare nicht unabhängig voneinander spalten, die beiden Gene e und g also im gleichen Chromosom lokalisiert wären – wofür übrigens keinerlei Anhaltspunkte vorliegen. Weiterhin gilt $I = E$ auch für den Fall, daß die Population in ständigem Individuenaustausch mit ihren Nachbarpopulationen steht, was wir ja im allgemeinen annehmen müssen. Dann muß Gleichung (3) aber, wie sich leicht zeigen läßt, auch für diese Nachbarpopulationen und somit für sämtliche Populationen im Überschneidungsbereich der beiden Großrassen gelten.

Ein Blick in die im ersten Teil dieser Arbeit mitgeteilten Populationsauszählungen lehrt aber, daß diese Forderung $I = E$ in den niederösterreichischen Mischpopulationen auch nicht annähernd erfüllt ist. 122 E-Individuen, die ich in diesem Gebiet beobachten konnte, stehen bloß 2 I-Individuen gegenüber. Die E-Formen sind also rund 60mal häufiger, als es die Theorie fordert. Da aber weder an dem Zutreffen der vorhin gemachten Voraussetzungen noch an der Richtigkeit der mathematischen Ableitung gezweifelt werden kann, bleibt für diese Diskrepanz nur eine Erklärungsmöglichkeit: Die relative Häufigkeit der einzelnen Formen wird noch durch weitere Faktoren beeinflusst, die in dem mathematischen Ansatz bislang unberücksichtigt blieben.

Grundsätzlich sind verschiedene solcher Faktoren denkbar. Es entspricht aber unserem wissenschaftlichen Denken, zunächst einmal die einfachste und nächstliegende Erklärungsmöglichkeit ins Auge zu fassen und an ihr so lange festzuhalten, als die aus ihr sich ergebenden Schlußfolgerungen nicht in Widerspruch zu den Tatsachen, also den Beobachtungsergebnissen, geraten. Je zwangloser das aus dieser Hypothese abgeleitete Bild dann mit unseren Beobachtungen zur Deckung gebracht werden kann, je mehr Beobachtungsergebnisse schließlich aus dieser Hypothese heraus gedeutet werden können, desto mehr werden wir von ihrer „Richtigkeit“, ihrem „Wahrheitsgehalt“ überzeugt sein.

Besteht also auch kein unabweisbarer Zwang zu dieser Vorstellung, so ist es doch naheliegend, dieses Mißverhältnis zwischen E- und I-Formen auf eine herabgesetzte Vitalität der letzteren zurückzuführen. Das bedeutet: Es wurden wohl beim ersten Zusammentreffen der beiden Großrassen gleichviel E- und I-Formen gebildet, es sind aber aus Gründen physiologischer Natur im Verlauf der Entwicklung bis zum Falter mehr I-Individuen umgekommen als E-Tiere, und damit hat sich ein, vorerst kleines, Plus an letzteren ergeben. Mit den äußeren Farb- und Zeichnungsunterschieden, wie sie uns ins Auge fallen, hat diese geringere Vitalität wohl nur indirekt zu tun: Nämlich insofern, als die physiologischen Faktoren, die diese geringere Vitalität bewirken, unter anderem auch das äußere Erscheinungsbild abändern.

Soll also das Gleichungssystem (1) Gültigkeit behalten, so haben wir in jede dieser 4 Gleichungen einen Korrekturfaktor einzuführen,

der der Lebensfähigkeit der jeweiligen Form Rechnung trägt und den ich als „Vitalitätsfaktor“ v bezeichnen möchte:

$$\begin{aligned}
 P &= (1-x^2)(1-y^2) \cdot v_p \\
 I &= (1-x^2) \cdot y^2 v_i \\
 E &= x^2(1-y^2) \cdot v_e \\
 C &= x^2 \cdot y^2 \cdot v_c
 \end{aligned}
 \tag{4}$$

Die nach diesen Formeln berechneten Häufigkeiten für die P-, I-, E- und C-Formen haben nun aber leider nicht mehr die – für den Mathematiker sehr angenehme – Eigenschaft, für alle Folgegenerationen konstant zu bleiben. Die Ableitung dieser Behauptung ist zwar etwas umständlich, kann aber, da sie den Kernpunkt aller folgenden Schlüsse bildet, nicht übergangen werden:

Die Häufigkeit des e- bzw. des g-Allels in einer Mischpopulation betrage wieder x bzw. y . Es werden dann – wieder unter der Voraussetzung der Panmixie und diesmal mit Berücksichtigung der unterschiedlichen Vitalitäten – die 9 möglichen Genotypen in der nächsten Generation mit den folgenden Häufigkeiten auftreten:¹⁾

$e^+e^+g^+g^+$	$(1-x)^2 \cdot (1-y)^2 \cdot v_p$	}	P-Formen
$e^+e^+g^+g$	$2(1-x)^2 \cdot (1-y) \cdot y \cdot v_p$		
$e^+e g^+g^+$	$2x \cdot (1-x) \cdot (1-y)^2 \cdot v_p$		
$e^+e g^+g$	$4x \cdot (1-x) \cdot (1-y) \cdot y \cdot v_p$		
$e^+e^+g g$	$(1-x)^2 \cdot y^2 \cdot v_i$	}	I-Formen
$e^+e g g$	$2 \cdot (1-x) \cdot xy^2 \cdot v_i$		
$e e g^+g^+$	$x^2 \cdot (1-y)^2 \cdot v_e$	}	E-Formen
$e e g^+g$	$2x^2 \cdot (1-y) \cdot y \cdot v_e$		
$e e g g$	$x^2 \cdot y^2 \cdot v_c$	C-Formen	

In dieser nächsten Generation ist dann die Häufigkeit des e-Allels nicht mehr x , sondern

$$x_1 = \frac{[(1-x)x(1-y)^2 + 2(1-x)x(1-y)y] \cdot v_p + (1-x)xy^2 v_i + [x^2(1-y)^2 + 2x^2(1-y)y] v_e + x^2y^2 v_c}{\text{Summe aller Häufigkeiten}}$$

und analog²⁾

$$y_1 = \frac{[(1-x)^2(1-y)y + 2(1-x)x(1-y)y] \cdot v_p + [(1-x)^2y^2 + 2(1-x)xy^2] v_i + x^2(1-y)y v_e + x^2y^2 v_c}{\text{Summe aller Häufigkeiten}}$$

¹⁾ Die Berechnung erfolgt in derselben Weise wie bei Gleichung (1) ausgeführt.
²⁾ Der Nenner ist deshalb notwendig geworden, weil die Summe aller Häufigkeiten infolge der verschiedenen Vitalitätsfaktoren nicht mehr 1 beträgt.

Umgeformt ergibt das:

$$x_1 = \frac{x(1-x)(1-y^2)v_p + x(1-x)y^2v_1 + x^2(1-y^2)v_e + x^2y^2v_c}{(1-x^2)(1-y^2)v_p + (1-x^2)y^2v_1 + x^2(1-y^2)v_e + x^2y^2v_c} \quad (5)$$

$$y_1 = \frac{(1-x^2)(1-y)yv_p + (1-x^2)y^2v_1 + x^2y(1-y)v_e + x^2y^2v_c}{(1-x^2)(1-y^2)v_p + (1-x^2)y^2v_1 + x^2(1-y^2)v_e + x^2y^2v_c}$$

Für den Fall, daß die Vitalitätsfaktoren gleich sind, gehen diese recht kompliziert aussehenden Formeln über in

$$x_1 = x \quad \text{und} \quad y_1 = y,$$

womit die bereits früher für diesen Spezialfall behauptete „Konstanz der Formenverteilung“ bestätigt ist.

Ist aber auch nur ein einziger der 4 Vitalitätsfaktoren von den anderen verschieden, so ändern sich sowohl x als auch y – und damit die gesamte Formenverteilung innerhalb der Population – im Lauf der Generationen. Die Differenzen der Allelhäufigkeiten zwischen zwei Generationen betragen dann:

$$x_1 - x = \frac{dx}{dt} = x^2(1-x) \frac{v_e - v_p + y^2(v_p - v_1 - v_e + v_c)}{(1-x^2)(1-y^2)v_p + (1-x^2)y^2v_1 + x^2(1-y^2)v_e + x^2y^2v_c} \quad (6)$$

$$y_1 - y = \frac{dy}{dt} = y^2(1-y) \frac{v_1 - v_p + x^2(v_p - v_1 - v_e + v_c)}{(1-x^2)(1-y^2)v_p + (1-x^2)y^2v_1 + x^2(1-y^2)v_e + x^2y^2v_c}$$

Es resultieren also zwei (simultane) Differentialgleichungen (6), durch die die Allelhäufigkeiten x und y in ihrer Abhängigkeit von der Zeit (= Generationenfolge) eindeutig festgelegt sind. Leider lassen sich diese Differentialgleichungen infolge ihrer komplizierten Struktur nicht exakt integrieren. Wir können aber die beiden Gleichungen (6) durcheinander dividieren und die dabei entstehende Gleichung

$$\frac{dx}{dy} = \frac{x^2(1-x)}{y^2(1-y)} \cdot \frac{v_e - v_p + y^2(v_p - v_1 - v_e + v_c)}{v_1 - v_p + x^2(v_p - v_1 - v_e + v_c)} \quad (7)$$

vorerst einer genaueren Betrachtung unterziehen. Für den schon mehrfach zitierten Spezialfall einer ersten Berührung der beiden Großrassen gilt wieder $y = x$ und Gleichung (7) wird zu:

$$\frac{dx}{dy} = \frac{v_e - v_p + x^2(v_p - v_1 - v_e + v_c)}{v_1 - v_p + x^2(v_p - v_1 - v_e + v_c)} \quad (8)$$

Ist nun, wie wir vorausgesetzt haben, $v_e > v_1$ – die Vitalität der E-Formen größer als die der I-Formen – so bleibt der Zähler dieses Bruches stets größer als der Nenner; das bedeutet, daß in der Population die e-Allele gegenüber den g-Allelen überwiegen werden, gleichgültig, wie es um die Vitalität der P- und C-Formen bestellt

ist. Ohne den exakten zeitlichen Verlauf der Allelhäufigkeiten – wie ihn die Gleichungen (6) beschreiben – kennen zu müssen, können wir also bereits voraussagen, daß unter der Bedingung $v_e > v_i$ in allen Populationen zu allen Zeiten $x > y$ sein muß¹⁾.

Wenn aber $x > y$, dann ist $(1-x^2) < (1-y^2)$ und $x^2(1-y^2) > y^2(1-x^2)$. Da außerdem laut unserer Hypothese $v_e > v_i$, so gilt nach Gleichung (4)

$$x^2(1-y^2) \cdot v_e > (1-x^2) \cdot y^2 \cdot v_i$$

und damit auch

$$E > I$$

Das bedeutet in Worten: Sobald die Vitalität der I-Formen gegenüber jener der E-Formen herabgesetzt ist, müssen in allen Populationen die E-Formen häufiger als die I-Formen sein, unabhängig von der Vitalität der P- und C-Formen.

Nun ist mir tatsächlich weder in natura noch aus der Literatur auch nur eine einzige *ephialtes*-Population bekannt geworden, die dieser Forderung nicht entsprochen hätte. In diesem Punkt gibt also die Hypothese von der verringerten Vitalität der I-Formen die tatsächlichen Verhältnisse ausgezeichnet wieder.

Über das Verhältnis der drei übrigen Vitalitätsfaktoren v_p , v_e und v_c zueinander ist damit allerdings noch nichts ausgesagt. Es bleiben, da die Reihung $v_e > v_i$ bereits festgelegt ist, noch folgende Möglichkeiten offen:

- | | |
|----------------------------|----------------------------|
| a) $v_e > v_p > v_c > v_i$ | g) $v_p > v_e > v_i > v_c$ |
| b) $v_e > v_c > v_p > v_i$ | h) $v_p > v_e > v_c > v_i$ |
| c) $v_e > v_c > v_i > v_p$ | i) $v_p > v_c > v_e > v_i$ |
| d) $v_e > v_p > v_i > v_c$ | k) $v_c > v_p > v_e > v_i$ |
| e) $v_c > v_e > v_p > v_i$ | l) $v_e > v_i > v_p > v_c$ |
| f) $v_c > v_e > v_i > v_p$ | m) $v_e > v_i > v_c > v_p$ |

Als Grenzfälle kommen ferner noch jene Möglichkeiten in Frage, bei denen zwei oder auch drei Vitalitätsfaktoren gleich groß sind.

Der Einfluß jeder dieser 12 Möglichkeiten auf die Formenverteilung und vor allem auf das endgültige Formengleichgewicht in einer Mischpopulation läßt sich nunmehr aus den – etwas umgeformten – Gleichungen (6) unschwer ablesen:

$$\frac{dx}{dt} = x^2(1-x) \cdot \frac{(v_e - v_p)(1-y^2) + (v_c - v_i)y^2}{(1-x^2)(1-y^2)v_p + (1-x^2)y^2v_i + x^2(1-y^2)v_e + x^2y^2v_c} \quad (6a)$$

$$\frac{dy}{dt} = y^2(1-y) \cdot \frac{(v_i - v_p)(1-x^2) + (v_c - v_e)x^2}{(1-x^2)(1-y^2)v_p + (1-x^2)y^2v_i + x^2(1-y^2)v_e + x^2y^2v_c} \quad (6b)$$

- | | |
|----------------------------|----------------------------|
| a) $v_e > v_p > v_c > v_i$ | b) $v_e > v_c > v_p > v_i$ |
|----------------------------|----------------------------|

Da sowohl x als auch y stets zwischen 0 und 1 (d. h. zwischen 0% und 100%) liegen müssen, die Vitalitätsfaktoren aber niemals

¹⁾ Selbst wenn im weiteren Verlauf der Entwicklung y wieder an x herankäme, könnte es doch nie größer als x werden, da ja mit $y = x$ sofort wieder Gleichung (8) gelten würde.

negative Werte annehmen können, ist der Nenner der beiden Gleichungen unter allen Umständen positiv. Da weiterhin $v_e > v_p$ und $v_c > v_i$, dagegen $v_i < v_p$ und $v_c < v_e$, bleibt der Zähler von (6a) positiv, der Zähler von (6b) aber negativ. Damit ist auch $\frac{dx}{dt}$ stets positiv, $\frac{dy}{dt}$ stets negativ.

Sämtliche Populationen, für die die Voraussetzungen a) oder b) gelten, wandeln sich also – unabhängig von ihrer anfänglichen Formenzusammensetzung – allmählich in reine E-Populationen, also in *rot-ephaltoide* Populationen um.

$$c) v_e > v_c > v_i > v_p$$

$\frac{dx}{dt}$ ist immer positiv, $\frac{dy}{dt}$ ist bei niedrigen x-Werten (d. h. in überwiegend *peucedanoiden* Populationen) positiv, bei hohen x-Werten (in überwiegend *ephaltoiden* Populationen) negativ. Da sich aber infolge $\frac{dx}{dt} > 0$ alle Populationen nach hohen x-Werten hin entwickeln, wird auch $\frac{dy}{dt}$ letztlich immer negativ und das Endergebnis ist auch unter der Voraussetzung c) eine rein *rot-ephaltoide* Population.

$$d) v_e > v_p > v_i > v_c$$

$\frac{dy}{dt}$ immer negativ, $\frac{dx}{dt}$ bei niedrigen y-Werten positiv, bei hohen y-Werten negativ. Endergebnis ebenfalls eine rein *rot-ephaltoide* Population.

$$e) v_c > v_e > v_p > v_i$$

$\frac{dx}{dt}$ immer positiv, $\frac{dy}{dt}$ bei niedrigen x-Werten negativ, bei hohen x-Werten positiv. Endergebnis eine rein *gelb-ephaltoide* Population.

$$f) v_c > v_e > v_i > v_p$$

Sowohl $\frac{dx}{dt}$ als auch $\frac{dy}{dt}$ immer positiv. Endergebnis eine rein *gelb-ephaltoide* Population.

$$g) v_p > v_e > v_i > v_c$$

Sowohl $\frac{dx}{dt}$ als auch $\frac{dy}{dt}$ immer negativ. Endergebnis eine rein *rot-peucedanoide* Population.

$$h) v_p > v_e > v_c > v_i$$

$\frac{dy}{dt}$ immer negativ, $\frac{dx}{dt}$ bei niedrigen y-Werten negativ, bei hohen y-Werten positiv. Endergebnis eine rein *rot-peucedanoide* Population.

$$i) v_p > v_c > v_e > v_i$$

$$k) v_c > v_p > v_e > v_i$$

$\frac{dx}{dt}$ bei niedrigen y-Werten negativ, bei hohen y-Werten positiv; $\frac{dy}{dt}$ bei niedrigen x-Werten negativ, bei hohen x-Werten positiv. In diesem Fall hängt die Richtung, in der sich die Population entwickelt, von ihrer anfänglichen Formenvverteilung ab. Überwiegend

rot-peucedanoide werden zu rein *rot-peucedanoiden*, überwiegend gelb-ephaltoide zu rein *gelb-ephaltoiden* Populationen. Bei einer einzigen Anfangsverteilung werden sowohl $\frac{dx}{dt}$ als auch $\frac{dy}{dt}$ gleich Null – die Population befindet sich im (labilen) Gleichgewicht; diese Gleichgewichtsverteilung ist gegeben bei

$$x_g = \frac{1}{\sqrt{1 + \frac{v_c - v_e}{v_p - v_i}}} \quad y_g = \frac{1}{\sqrt{1 + \frac{v_c - v_i}{v_p - v_e}}}$$

Jede winzige Veränderung dieses labilen Gleichgewichts kann aber bereits den Anstoß zur Entwicklung nach dem stabilen Gleichgewicht, also der reinen P- oder C-Population, geben.

$$l) v_e > v_i > v_p > v_c$$

$$m) v_e > v_i > v_c > v_p$$

$\frac{dx}{dt}$ bei niedrigen y-Werten positiv, bei hohen y-Werten negativ; $\frac{dy}{dt}$ bei niedrigen x-Werten positiv, bei hohen x-Werten negativ. Analog den Fällen i) und k). Die Bedingung für das labile Gleichgewicht ist dieselbe, das stabile Gleichgewicht liegt dagegen bei rein *rot-ephaltoiden* Populationen (rein gelb-peucedanoide Populationen sind ja auf Grund von Gleichung (8) unmöglich).

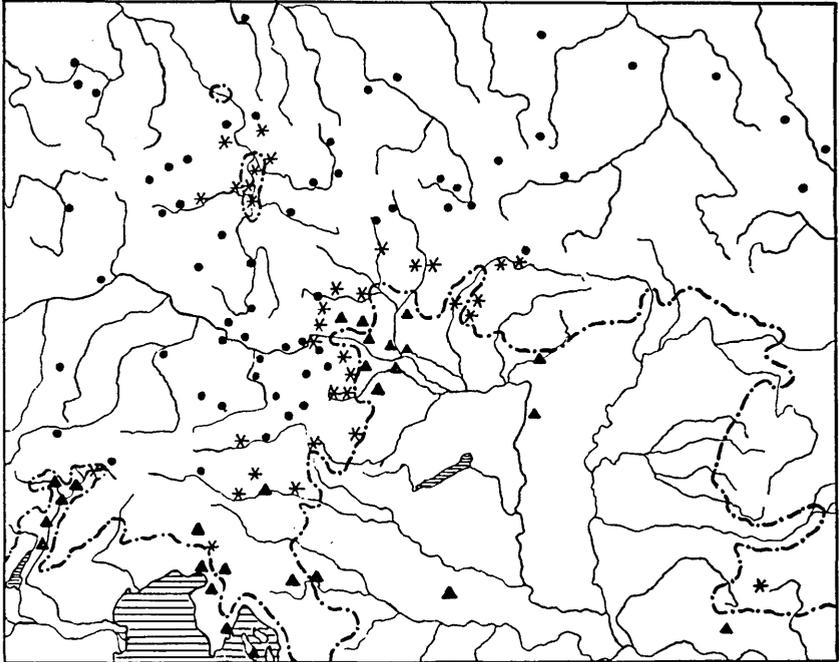
Zusammengefaßt ergibt sich also, daß die Bedingungen a, b, c, d, l und m zu reinen E-Populationen, die Bedingungen e und f zu reinen C-Populationen, die Bedingungen g und h zu reinen P-Populationen und schließlich die Bedingungen i und k je nach den Anfangsbedingungen entweder zu reinen C- oder zu reinen P-Populationen führen.

Wie lassen sich nun diese Ableitungen auf die Verhältnisse in den niederösterreichischen Mischpopulationen übertragen? Befindet sich die Formenverteilung in diesen Populationen überhaupt bereits im Gleichgewicht oder ist ihre Umbildung noch in vollem Fluß?

Dazu ist vor allem festzustellen, daß die Hauptgrenzlinie zwischen den beiden Großrassen in Niederösterreich zugleich eine Klimagrenze ist. Es wurde im ersten Teil dieser Arbeit bereits erwähnt, daß sie recht gut, wenn auch nicht ganz streng, mit der 9⁰-Jahresisotherme übereinstimmt¹⁾. Dies gilt nicht allein für den Raum von Niederösterreich, sondern ebenso, wie die hier wiedergegebene Karte zeigt, für das mährisch-slowakische Gebiet, für Steiermark, Kärnten und Südtirol. Die Übereinstimmung geht so weit, daß sich beispielsweise im Raum um Prag, der eine Wärmeinsel mit etwas über 9⁰ Jahresmittel darstellt, noch gelb-ephaltoide Formen (allerdings sehr in der Minderheit) finden.

Natürlich ist es ganz unwahrscheinlich, ja geradezu völlig ausgeschlossen, daß die beiden Großrassen aus purem Zufall überall

¹⁾ Es sei nochmals betont, daß es sich hierbei um unkorrigierte, also nicht auf das Meeresniveau bezogene Isothermen handelt. Die Reduktion auf das Meeresniveau, für den Meteorologen unerlässlich, ist für biologische Betrachtungen unbrauchbar.



Populationstypen von *Zygaena ephialtes* L. im südöstlichen Mitteleuropa.

- rein rote Populationen
- ▲ rein gelbe Populationen
- * rot-gelbe Mischpopulationen
- 9°-Jahresisotherme

gerade an dieser Klimagrenze aufeinander getroffen sein könnten. Wir können vielmehr vernünftigerweise nur annehmen, daß diese Isotherme zugleich die Gleichgewichtsgrenze ist, oberhalb derer sich die eine (die gelb-ephialtoide), unterhalb derer sich die andere (die rot-peucedanoide) Form entscheidend durchsetzt. Das heißt aber nichts anderes, als daß die Vitalitätsfaktoren v , die wir bisher als Konstanten aufgefaßt haben, stark temperaturabhängig sein müssen. Unterhalb einer mittleren Jahrestemperatur von ca. 9° muß die Reihenfolge g, h, i oder k gelten, oberhalb dieser Temperatur die Reihenfolge e, f, i oder k¹). Die Tatsache, daß der Streifen vorwiegend rot-ephialtoider Mischpopulationen äußerst schmal – im Mittel etwa 12 km breit – ist, reine E-Populationen aber in Niederösterreich überhaupt nicht aufgefunden werden konnten, läßt den Schluß zu, daß die Möglichkeiten a, b, c, d, l und m – zumindest in diesem Temperaturbereich – nicht realisiert sind.

Von der selbstverständlichen Voraussetzung ausgehend, daß die einzelnen Vitalitätsfaktoren eine stetige Funktion der Tempe-

¹) Ob für diesen Zusammenhang nun tatsächlich die mittlere Jahrestemperatur maßgebend ist oder eine andere Klimakomponente, die mit der Jahrestemperatur korrelativ verbunden ist, bleibt natürlich offen.

ratur darstellen, lassen sich die 6 verbleibenden Möglichkeiten in eine natürliche Reihe bringen:

$$g) v_p > v_e > v_i > v_c$$

$$h) v_p > v_e > v_c > v_i$$

$$i) v_p > v_c > v_e > v_i$$

$$k) v_c > v_p > v_e > v_i$$

$$e) v_c > v_e > v_p > v_i$$

$$f) v_e > v_c > v_i > v_p$$

Davon führen die beiden ersten stets zu reinen P-, die beiden letzten stets zu reinen C-Populationen; i und k dagegen führen, wie vorhin abgeleitet, zu reinen P-Populationen, wenn der P-Anteil von Anfang an hoch war, aber zu reinen C-Populationen, wenn der C-Anteil anfangs schon hoch gewesen ist.

Zweifellos ist aber, wenn C-Formen ins Gebiet der P-Rasse einwandern, der Anteil an C-Formen in diesem Invasionsraum anfangs gering, der Anteil an P-Formen dagegen groß; für den Fall des Eindringens von P-Formen ins C-Areal gilt das Gegenteil. In jenem Bereich, in dem die Vitalitätsreihe i oder k gilt, behauptet sich somit jene Rasse, die dieses Gebiet zuerst besiedelt hat (und nicht unbedingt jene, die den klimatischen Bedingungen dieses Gebietes am besten angepaßt ist!). Sie ist in der Lage, Einbrüche der anderen Rasse wieder auszumerzen. Da dies aber nicht augenblicklich, sondern wieder nur allmählich vor sich geht, stellt sich an der Grenze dieses i- bzw. k-Bereiches ein Merkmalsgefälle ein, wie wir es in den niederösterreichischen Mischpopulationen ja tatsächlich vor uns haben.

Es bleibt somit nur noch zu klären, ob die quer durch Niederösterreich ziehende Grenzlinie zwischen den beiden Großrassen gleichzusetzen ist der Grenze zwischen den Vitalitätsbedingungen h und i oder jener zwischen k und e: War die C-Rasse (*pannonica* Holik) früher einmal weiter verbreitet und wurde sie von der P-Rasse (*borealis* Bgff.) allmählich zurückgedrängt, so muß nach dem vorhin Gesagten dieses Vordringen der P-Rasse an der Grenze zwischen dem h- und dem i-Bereich zu Stillstand gekommen sein. War aber die P-Rasse einst weiter verbreitet, und mußte sie vor der C-Rasse zurückweichen, so liegt die Gleichgewichtsgrenze zwischen den Bereichen k und e.

Die Entscheidung zwischen diesen beiden Alternativen ist nicht schwer zu treffen: Finden sich im Verbreitungsgebiet einer Rasse A inselförmige Vorkommen der Rasse B, so ist anzunehmen, daß diese Rasse B früher einmal weiter verbreitet war, dann aber von der an die Umweltsbedingungen dieses Gebietes besser angepaßten Rasse A verdrängt wurde und sich nur noch an wenigen, ihren Umweltsansprüchen besonders entgegenkommenden Plätzen behaupten kann.

Nun kennen wir tatsächlich eine ganze Anzahl ephialtoider Relikt-vorkommen im peucedanoiden Raum: Außer den in dieser und der vorigen Arbeit bereits erwähnten Populationen der mittleren Wachau, des Gusentales im oberösterreichischen Mühlviertel, des

Traunseegebietes und des zentralböhmischen Raumes sind auch aus Nordtirol, Bayern, Franken und selbst Thüringen Funde ephialtoider Individuen bekanntgeworden. Inselförmige Vorkommen peucedanoider Formen im ephialtoiden Raum sind aber meines Wissens bis heute nicht entdeckt worden. Es sprechen also alle Anzeichen dafür, daß die Ostrasse *pannonica* Holik die ursprünglich weiter verbreitete war und erst in – geologisch gesehen – jüngster Zeit durch die Westrasse *borealis* Bgff. aus weiten Gebieten wieder verdrängt wurde.

Wir haben somit die niederösterreichische Rassengrenze der *Zygaena ephialtes* L. gleichzusetzen der Grenze zwischen den Vitalitätsbedingungen h) und i). Das bedeutet – um dies nochmals klar festzuhalten – folgendes:

Das Vordringen der rot-peucedanoiden Rasse *borealis* Bgff. ist an dieser Grenze zum Stillstand gekommen, obwohl die P-Formen auch jenseits dieser Grenze den C-Formen überlegen wären. Da aber beim Eindringen einzelner P-Individuen ins C-Areal anfangs – laut Gleichung (6) – nur E- und I-Individuen entstehen, diese aber infolge ihrer gegenüber den C-Individuen geringeren Vitalität wieder ausgemerzt werden, kann die Überlegenheit der P-Formen gar nicht wirksam werden und das Gebiet bleibt somit gelbephaltoid¹⁾. Lediglich im Grenzgebiet stellt sich, entsprechend dem Gleichgewicht zwischen dem Wanderungsdruck (der die Grenzen verwischt) und dem Selektionsdruck ein Merkmalsgefälle ein. Daß dieses Gefälle recht steil verläuft, spricht dafür, daß der Selektionsdruck (in die mathematische Sprache rückübersetzt: die Unterschiede zwischen den Vitalitätsfaktoren v) beträchtlich groß sein muß.

Es ist aber ohne weiteres denkbar, daß diese letzten Ableitungen nur für einen Teil des Überschneidungsgebietes der beiden Großrassen – das ja, wie schon ausgeführt, von den Meeralpen bis nach Rußland reicht – Geltung besitzen. Es ist durchaus möglich, daß in anderen Gebieten das erste Aufeinandertreffen der beiden Rassen im Gültigkeitsbereich der Vitalitätsbedingungen i) oder k), also in Gebieten mit einem höheren Jahresmittel als etwa 9°, erfolgt ist; dann wäre keiner der beiden Rassen ein Einbruch ins Gebiet der anderen möglich und die heutige Rassengrenze wäre mit der Linie, auf der die erste Berührung stattfand, identisch.

Es kann ferner anderswo dieses erste Zusammentreffen in noch wärmeren Gebieten, entsprechend dem Geltungsbereich der Bedingungen e) und f) stattgefunden haben; in diesem Fall hätte die gelb-ephaltoide Rasse die Möglichkeit gehabt, die rot-peucedanoide bis zur Gleichgewichtsgrenze zwischen e) und k) zurückzudrängen – also wieder bis zu einer Klimagrenze, die aber bei einer wesentlich höheren Isotherme liegen muß.

¹⁾ Es dürfte zweckmäßig sein, für einen solchen stationären Zustand den Ausdruck „metastabiles Gleichgewicht“ (in Anlehnung an einen gleichbedeutenden Begriff der physikalischen Chemie) einzuführen.

Eine dieser beiden Möglichkeiten ist wohl im äußersten Westen der Rassengrenze realisiert. An der Riviera bzw. in den Meereralpen fällt die Rassengrenze gewiß nicht mit der 9⁰-Jahresisotherme zusammen, sondern liegt in Gebieten bedeutend höherer Jahrestemperaturen. Daß die gelb-ephialtoide Ostrasse trotz der für sie günstigen klimatischen Bedingungen nicht in den südfranzösischen Raum vorzudringen vermochte, kann im Sinne der vorhin gegebenen Ableitungen nur darin begründet sein, daß sie bereits im Gebiet der Seealpen auf die rot-peucedanoide Weststrasse traf, die sie – ganz analog dem reziproken Fall in Niederösterreich – nicht mehr weiter zurückdrängen konnte. Eine eingehende Bestandsaufnahme der *ephialles*-Population in diesem Raum wäre gewiß von größtem Interesse.

Es ist aber weiterhin auch noch denkbar, daß es Gebiete gibt, in denen der Konkurrenzkampf der beiden Großrassen bisher zu keinem Gleichgewichtszustand geführt hat, das Vordringen der einen, das Zurückweichen¹⁾ der anderen Rasse vielmehr auch heute noch in vollem Gange ist. Dieser Fall scheint, soweit die spärlichen Literaturangaben²⁾ eine Interpretation überhaupt zulassen, im mittleren und östlichen europäischen Rußland realisiert zu sein.

Bis hierher gestattet also die konsequente mathematische Durchführung der Hypothese von der Temperaturabhängigkeit der Vitalitätsfaktoren eine widerspruchsfreie Deutung der Zusammensetzung der *ephialles*-Mischpopulationen, ihrer geographischen Verteilung und schließlich auch der Übereinstimmung der Haupt-rassengrenze mit einer Klimagrenze. Man könnte sie also selbst dann mit einem hohen Grad von Wahrscheinlichkeit als zutreffend ansehen, wenn es sich um eine bloße ad hoc-Hypothese handelte. Tatsächlich ist aber die Annahme einer solchen Temperaturabhängigkeit durchaus nicht ungewöhnlich oder gar neu, sondern zumindest in einem Falle sogar schon experimentell belegt, und zwar durch Untersuchungen von Timoféeff-Ressovsky (1935) an *Drosophila funebris* F., deren Ergebnis hier nach Reinig (1938) zitiert sei:

„Die Prüfung der Vitalität von 24 europäischen, vorderasiatischen und nordafrikanischen Populationen gegenüber hohen (29°C) mittleren (22°C) und tiefen (15°C) Temperaturen ergab einen deutlich erkennbaren Zerfall des oben umschriebenen Arealis in drei Teile. Die Populationen eines jeden dieser Teile unterschieden sich hinsichtlich ihrer Fortpflanzungsziffer unter den erwähnten Temperaturen, indem die mediterranen Populationen eine Anpassung an hohe Temperaturen erkennen ließen, die nordwesteuropäischen eine Anpassung an mittlere Temperaturen und die osteuropäisch-

¹⁾ „Zurückweichen“ ist selbstverständlich nicht wörtlich zu verstehen. Von den Ausdrücken „vordringen“ und „zurückweichen“, „sich durchsetzen“ und „ausgemerzt werden“ haben nur der erste und letzte reale Bedeutung. Was wir „Zurückweichen“ einer Rasse nennen, ist nur die Folge des Vordringens fremder, verbunden mit einer Ausmerzung eigener Individuen.

²⁾ Holiis und Sheljuzhkos grundlegende Arbeit über die Zyaenen Osteuropas usw. ist zur Zeit noch nicht bis zu unserer Art gediehen.

vorderasiatischen eine Anpassung an hohe und niedrige Temperaturen. Es muß also angenommen werden, daß die klimatischen Faktoren in die *Drosophila*-Population selektionistisch eingreifen, wodurch die weniger angepaßten Biotypen ausgerottet werden.“

Was hier für *Drosophila* belegt ist, wird man ohne Bedenken sinngemäß auch bei *Zygaena* erwarten dürfen, auch wenn eine experimentelle Prüfung hier, angesichts der mehrjährigen Entwicklungsdauer der Raupe, kaum durchführbar erscheint.

Mutmaßungen über Herkunft und Abstammung der beiden Großrassen *pannonica* Holik und *borealis* Bgff. anzustellen, liegt nicht im Sinne dieser Arbeit. Es mag der Hinweis genügen, daß manche Autoren (Holik, de Lattin) die rot-peucedanoide, andere die gelb-ephaltoide, wieder andere die rot-ephaltoide Form für die ursprüngliche halten; daß de Lattin das postglaziale Ausbreitungszentrum der P-Rasse (*borealis* Bgff.) in den Tien-schan verlegen will, während es auf Grund der vorhin gegebenen Ableitung eher in Südfrankreich zu suchen ist. Die Zahl der Meinungen steht also nur wenig hinter der Zahl der Autoren zurück, zwingende Argumente fehlen bis heute noch ganz. Auch hier gilt der Satz Daniels (1954), der am Ende jeder *Zygaena*-Publikation stehen sollte: „Von endgültigen Lösungen der tiergeographischen Probleme im Bereich des Genus *Zygaena* ist unsere Generation noch weit entfernt.“

Zusammenfassung.

Es wird der Versuch unternommen, die Zusammensetzung und geographische Verteilung der Mischpopulationen von *Zygaena ephialtes* L. auf mathematisch-populationsgenetischer Basis zu deuten. Die Grundannahmen sind:

a) Die vier Hauptformen der Art – rot-peucedanoid (P), gelb-peucedanoid (I), rot-ephaltoid (E), gelb-ephaltoid (C) – unterscheiden sich hinsichtlich ihres Anpassungswertes an verschieden hohe Temperaturen. Unterhalb einer mittleren Jahrestemperatur von ungefähr 9°C gilt für die Vitalitätsfaktoren der vier Formen die Reihung

$$v_p > v_e > v_c > v_i,$$

oberhalb eines Jahresmittels von 9°C die Reihung

$$v_p > v_c > v_e > v_i.$$

b) Das erste Zusammentreffen der beiden Großrassen *borealis* Bgff. (rot-peucedanoid) und *pannonica* Holik (gelb-ephaltoid) fand – wenigstens im mitteleuropäischen Raum – in Gebieten relativ tiefer mittlerer Jahrestemperaturen (unter 9°C) statt.

Die mathematische Durchführung dieser Grundannahmen führt zu folgenden Schlüssen:

1. Die P-Rasse *borealis* Bgff. war in der Lage, die C-Rasse *pannonica* Holik bis ungefähr zur 9°-Jahresisotherme zurückzudrängen.

2. Dieses Zurückdrängen ging so vor sich, daß beim Eindringen einzelner P-Formen ins C-Areal vorerst einzelne E- und I-Individuen gebildet wurden. Während die I-Formen infolge ihrer geringeren Vitalität laufend ausgemerzt wurden, setzten sich die E-Formen gegenüber den C-Formen allmählich durch und wurden ihrerseits wieder allmählich durch die P-Formen verdrängt.

3. An besonders wärmebegünstigten Orten ging dieser Verdrängungsprozeß entsprechend langsamer vor sich, so daß sich an solchen Plätzen gelegentlich auch heute noch ephialtoide, vor allem E-Formen finden.

4. Über die 9⁰-Jahresisotherme hinaus konnte die P-Rasse nicht mehr vordringen, da dort im ersten Stadium der Einwanderung nicht nur die entstehenden I-, sondern auch die E-Individuen wieder ausgemerzt werden. In diesem Raum behauptet sich also die C-Rasse, obwohl die P-Rasse an die klimatischen Bedingungen dieses Gebietes besser angepaßt wäre. Für diese Erscheinung wird der Begriff „metastabiles Gleichgewicht“ eingeführt.

5. An der Gleichgewichtsgrenze stellt sich als Wechselwirkung zwischen Wanderungsdruck und Selektionsdruck ein Merkmalsgefälle ein, das in seiner Formenzusammensetzung ein räumliches Abbild des unter 2. geschilderten Verdrängungsvorganges darstellt.

Diese Schlußfolgerungen stimmen mit den früher mitgeteilten Beobachtungsergebnissen an niederösterreichischen Mischpopulationen von *Zygaena ephialtes* L., aber auch mit der bisher bekannt gewordenen Formenverteilung im gesamten mitteleuropäischen Raum ausgezeichnet überein.

Literaturübersicht.

F. Daniel, Z. Wiener Ent. Ges. 39, 51 (1954)

W. F. Reinig, Elimination und Selektion, Jena 1938

H. A. Timoféeff-Ressovsky, Archiv f. Naturg. 4, 245 (1935)

sowie die im ersten Teil dieser Arbeit zitierten Publikationen.

Anschrift des Verfassers: Linz/Donau, Khevenhüllerstraße 23.

Literaturreferat.

Petersen, Günther: Neue paläarktische Tineiden aus der Gruppe der lichenophagen Gattungen. Deutsche Ent. Ztschr., N. F. 5, p. 367—375, Berlin 1958. — Nach Abschluß seiner großen Arbeit über die Genitalien der paläarktischen Tineiden fand Petersen in der Staudinger-Sammlung einige unbestimmte Microtineiden, die zu den lichenophagen Gattungen *Infurcitinea* Spul., *Meessia* Hofm. und *Obesoceras* Peters. gehören. Er beschreibt neu *Obesoceras romanum* aus Italien, *Infurcitinea raddei* aus dem Kaukasus, *Infurcitinea olympica* aus Griechenland, *Infurcitinea lambessella* aus Algerien. Zu den schon früher beschriebenen Arten *Meessia alberti* Ams., *Obesoceras holtzi* Rbl., *Infurcitinea monteiroi* Ams., *Infurcitinea albicomella* H. S., *Infurcitinea marcunella* Rbl., *Infurcitinea atrifasciella* Stgr. und *Lichenotinea maculata* Pet. werden wichtige ergänzende Mitteilungen gemacht. Wie immer bei Petersen sind die Beschreibungen durch ausgezeichnete Darstellungen der Genitalien ergänzt.

H. G. Amsel.

Gedruckt mit Unterstützung der Stadt Wien aus Mitteln des Kulturroschens und des Notringes der wissenschaftlichen Verbände Österreichs.

Eigentümer, Herausgeber und Verleger: Wiener Entomologische Gesellschaft in Wien.

Verantwortlicher Schriftleiter: Hans Reisser, Wien I, Rathausstraße 11.

Druck: Christoph Reisser's Söhne, Wien V.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1959

Band/Volume: [44](#)

Autor(en)/Author(s): Reichl Ernst Rudolf

Artikel/Article: [Zygaena ephialtes L. II. Versuch einer Deutung der Rassen und Formenverteilung auf populationsgenetischer Basis. 50-64](#)