**Zeitschrift:** Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft =

Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss

**Entomological Society** 

Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft

**Band:** 55 (1982)

**Heft:** 1-2

**Artikel:** Pontia daplidice (Lepidoptera, Pieridae) in Südeuropa : eine Gruppe

von zwei Arten

**Autor:** Geiger, Hansjürg / Scholl, A.

**DOI:** https://doi.org/10.5169/seals-402027

## Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

## **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

# Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

**Download PDF: 29.11.2025** 

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

# Pontia daplidice (Lepidoptera, Pieridae) in Südeuropa – eine Gruppe von zwei Arten

Hansjürg Geiger und A. Scholl Zoologisches Institut der Universität Bern, Baltzer-Strasse 3, CH-3012 Bern

Pontia daplidice (Lepidoptera, Pieridae) in South-Europe – a group of two species – Enzyme electrophoretic studies on *P. daplidice* from South-Europe reveal two genetically well differentiated and geographically separated taxa. Taxon 1 is recorded from the Canary Islands (Gran Canaria), Morocco, France and Israel, taxon 2 from Switzerland, Italy, Yugoslavia and Greece. The biochemical genetic data indicate that these taxa do not share a common gene pool, they differ at three out of 19 enzyme loci investigated. The two taxa are regarded as specifically distinct.

An vielen trockenen Standorten in Südeuropa ist der Resedafalter (*Pontia daplidice* L.) ein häufig vorkommender Schmetterling. Die Art wird von vielen Autoren als Wanderfalter aufgefasst. Eitschberger und Steiniger (1980) führen in ihrem System der Wanderfalter des europäischen Faunengebietes *P. daplidice* als eine Art, die «innerhalb ihres Verbreitungsgebietes gerichtete Wanderflüge» unternimmt. Harz & Wittstadt (1957) vertreten die Ansicht, dass in Mitteleuropa die im Sommer fliegende zweite Generation des Falters durch Tiere ergänzt wird, die aus dem Süden einwandern.

Bei Tierarten, die eine deutliche Tendenz zu Migrationen zeigen, wie dies vom Resedafalter angenommen wird, kann vermutet werden, dass zwischen den einzelnen Populationen ein häufiger Genaustausch stattfindet, welcher eine Bildung von genetischen Isolaten weitgehend verhindert. In der Tat können zwischen den Populationen von *P. daplidice* in Südeuropa kaum signifikante morphologische Unterschiede festgestellt werden. Die aus Südeuropa beschriebenen, von der Nominatrasse abweichenden Formen betreffen denn auch fast ausschliesslich Saisonmorphen und individuelle Aberrationen.

Umso erstaunlicher war es, als sich im Rahmen einer Arbeit über die Evolution und Systematik der Pieriden mittels enzymelektrophoretischer Methoden zeigte, dass die südeuropäischen Populationen des Resedafalters aus zwei genetisch deutlich getrennten Taxa bestehen, denen der Rang guter Arten zugesprochen werden muss. In der vorliegenden Arbeit werden die biochemischgenetischen Befunde mitgeteilt. Untersuchungsbefunde zur Morphologie (es deuten sich Unterschiede in der Struktur der &-Genitalien an) und die erforderliche Revision werden nach Abklärung der schwierigen nomenklatorischen Probleme später folgen.

#### MATERIAL UND METHODE

In Tab. 1 sind die Fundorte und die Anzahl der für die enyzm-elektrophoretischen Untersuchungen verwendeten Tiere aufgeführt. Von diesen Tieren sind die Flügel und bei den männlichen Individuen auch die Genitalien für morphologische Untersuchungen aufbewahrt worden.

Tab. 1: Fundorte des Untersuchungsgutes

| Fundort                       | Herkunftsland | Anzahl Tiere |  |  |  |
|-------------------------------|---------------|--------------|--|--|--|
| Las Palmas de<br>Gran Canaria | Spanien       | 7            |  |  |  |
| Taddert (Marrakech)           | Marokko       | 3            |  |  |  |
| Banyuls s/mer                 | Frankreich    | 11           |  |  |  |
| Colombier (Béziers)           | Frankreich    | 1            |  |  |  |
| Agde                          | Frankreich    | 3            |  |  |  |
| Orgnac l'Aven                 | Frankreich    | 5            |  |  |  |
| Col de Vence (Nizza)          | Frankreich    | 3            |  |  |  |
| Umgebung Brig                 | Schweiz       | 5            |  |  |  |
| Rosignano (Livorno)           | Italien       | 1            |  |  |  |
| Umgebung Modena               | Italien       | 1            |  |  |  |
| Umgebung Rom                  | Italien       | 10           |  |  |  |
| Foggia                        | Italien       | 1            |  |  |  |
| Rovinj                        | Jugoslawien   | 4            |  |  |  |
| Pristina                      | Jugoslawien   | 3            |  |  |  |
| Thessaloniki                  | Griechenland  | 7            |  |  |  |
| Kibbuz Revivim (Negev)        | Israel        | 3            |  |  |  |

Die Tiere wurden bis zur Elektrophorese bei -30 °C gelagert. Das Untersuchungsgut ist uns zum Teil von Kollegen aus dem Ausland per Postversand zugestellt worden. Nicht immer trafen alle Tiere lebend in Bern ein, aber auch die Körperextrakte der beim Versand gestorbenen Tiere ergaben zweifelsfrei auswertbare Auftrennungen. Insbesondere zeigten diese Tiere keine Mobilitätsunterschiede ihrer Enzyme im Vergleich mit lebend tiefgefrorenen Individuen vom selben oder vom nächst benachbarten Fundort.

Die enzymelektrophoretischen Untersuchungen erfolgten wie bereits in früheren Arbeiten beschrieben (Geiger, 1981). Methodische Details können auch bei Scholl et al. (1978) nachgelesen werden. Bei allen Tieren wurden die Mobilitäten der von 19 Enzymloci determinierten Proteine verglichen, in Klammern verwendete Abkürzungen: Adenylat-Kinase-1 und -2 (AK-1, AK-2), Glycerin-

aldehyd-3-Phosphat-Dehydrogenase (GAPDH), Arginin-Kinase (APK), Malat-Dehydrogenase-1 und -2 (MDH-1, MDH-2), Indophenol-Oxidase (IPO), Aldolase (ALD), Malat-Enzym (ME), Glutamat-Oxalacetat-Transaminase-1 und -2 (GOT-1, GOT-2), α-Glycerophosphat-Dehydrogenase (α-GDP), 6-Phosphogluconat-Dehydrogenase (6-PGD), Isocitrat-Dehydrogenase-1 und -2 (IDH-1, IDH-2), Pyruvat-Kinase (PK), Glutamat-Pyruvat-Transaminase (GPT), Phosphoglucose-Isomerase (PGI), Phosphogluco-Mutase (PGM).

Diese Enzymstichprobe entspricht weitgehend der bei Geiger (1981) verwendeten, Fumarase und Hexokinase konnten hier nicht berücksichtigt werden, statt dessen wird neu α-GPD (Puffersystem: Tris-Citrat-HC1-Puffer, Färbemedium nach Ayala et al., (1972) einbezogen.

Die Bezeichnung der Elektrophoresevarianten erfolgte nach Geiger (1981), es wird eine relative Mobilitätsangabe verwendet, die auf die bei *Pieris brassicae* L. am häufigsten gefundene Elektromorphe (die mit dem Index 100 versehen ist) Bezug nimmt. Mit 85 wird z. B. eine Variante benannt, die unter den hier gegebenen Versuchsbedingungen 15 Millimeter weniger weit wandert als die Hauptvariante von *P. brassicae*. Die Allele tragen die gleiche Bezeichnung wie die von ihnen determinierten Elektromorphen, bei Polymorphismus genetische Interpretation der Enzymphänotypen entsprechend Geiger (1981).

Die zwischen den einzelnen Populationsstichproben festgestellten biochemisch-genetischen Ähnlichkeiten wurden nach Nei (1972) quantifiziert. Ein Nei-Koeffizient (Ī-Wert) von 1,0 bedeutet, dass die beiden verglichenen Populationsstichproben an allen Loci in allen beobachteten Allelen und deren Frequenzen übereinstimmen. Ein Ī-Wert von 0,0 berechnet sich, falls an keinem Locus übereinstimmende Gene gefunden werden.

## RESULTATE

Zwölf Enzyme erwiesen sich im gesamten Untersuchungsmaterial als monomorph. Bei sieben Enzymen ist Polymorphismus festgestellt worden, unter diesen erlauben GOT-1, 6-PGD und GPT eine klare Unterscheidung von zwei Taxa. In Tabelle 2 sind die in den einzelnen Populationsstichproben an diesen Loci gefundenen Allele und deren Frequenzen zusammengestellt. Taxon 1 weist am GOT-1-Locus monomorph ein Allel 93 auf, welches in keiner Probe des Taxons 2 gefunden wird. Die Tiere des Taxons 2 besitzen statt dessen das Allel 86, in allen Proben monomorph. 6-PGD ist nicht in allen Proben monomorph, jedoch sind die bei Taxon 1 festgestellten Allele 95 und 103 bei Taxon 2 nicht gefunden worden, und andererseits sind die bei Taxon 2 festgestellten Allele 87, 100 und 108 bei Taxon 1 nicht aufgetreten. Erwähnenswert ist das gehäufte Vorkommen des Allels 103 in der Probe Revivim, das betreffende Allel ist bei keinem Tier aus anderen Populationen nachgewiesen worden. GPT ist ebenfalls nicht in allen Proben monomorph, jedoch wird bei Taxon 1 nahezu ausschliesslich das Allel 130 festgestellt, das in Taxon 2 nur bei einem einzelnen GPT-heterozygoten Individuum des Fundortes Thessaloniki nachweisbar war. Bei Taxon 2 wird sonst das GPT-Allel 135 gefunden, das bei Taxon 1 nicht aufgetreten ist. Taxon 1 umfasst die Proben von den Kanarischen Inseln, aus Marokko, Frankreich und Israel, Taxon 2 die Proben aus der Schweiz, Italien, Jugoslawien und Griechenland.

An vier weiteren Loci (IDH-2, MDH-1, PGI und PGM) ist in den meisten Proben ein zum Teil erheblicher Polymorphismus festgestellt worden (Tabelle 3).

Tab. 2: Allelfrequenzen der Taxa 1 und 2: Polymorphe Loci mit unterschiedlichen Allelen

|               |                 | GOT-1 |     |     | 6-PGD |     |     |     | GPT |     |     |
|---------------|-----------------|-------|-----|-----|-------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|               | N               | 85    | 93  | 87  | 95    | 100 | 103 | 108 | 125 | 130 | 135 |
| Gran Canaria  | 7               |       | 1.0 |     | 1.0   |     |     |     |     | 1.0 |     |
| Taddert       | 3               |       | 1.0 |     | 1.0   |     |     |     |     | 1.0 |     |
| Banyuls s/mer | 11              |       | 1.0 |     | 1.0   |     |     |     |     | 1.0 |     |
| Agde          | 3               |       | 1.0 |     | 1.0   |     |     |     |     | 1.0 |     |
| Orgnac l'Aven | 5               |       | 1.0 |     | 1.0   |     |     |     | .20 | .80 |     |
| Col de Vence  | 3               |       | 1.0 |     | 1.0   |     |     |     |     | 1.0 |     |
| Revivim       | 3               |       | 1.0 |     | .33   |     | .67 |     |     | 1.0 |     |
| Taxon l       | 36 <sup>1</sup> |       | 1.0 |     | .94   |     | .06 |     | .01 | .99 |     |
| Brig          | 5               | 1.0   |     | .10 |       | .80 |     | .10 |     |     | 1.0 |
| Rom           | 10              | 1.0   |     |     |       | 1.0 |     |     |     |     | 1.0 |
| Rovinj        | 4               | 1.0   |     |     |       | 1.0 |     |     |     |     | 1.0 |
| Pristina      | 3               | 1.0   |     |     |       | 1.0 |     |     |     |     | 1.0 |
| Thessaloniki  | 7               | 1.0   |     | .07 |       | .79 |     | .14 |     | .07 | .93 |
| Taxon 2       | 322             | 1.0   |     | .03 |       | .92 |     | .05 |     | .02 | .98 |

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> inkl. hier nicht aufgeführtes Einzeltier aus Colombier (vgl. Tab. 1)

Unterschiede zwischen den beiden Taxa sind jedoch weniger klar nachweisbar und betreffen in erster Linie die Frequenzen häufig auftretender Allele, jedenfalls am MDH-1- und PGI-Locus. Am MDH-1-Locus tritt in allen Proben des Taxons 1 das Allel 100 auf, meist in sehr hoher Frequenz. Dieses Allel ist nicht bei allen Proben des Taxons 2 gefunden worden, und wo es auftritt, ist seine Frequenz meist niedriger. Entsprechend ist bei PGI in allen Proben des Taxons 1 das Allel 97 gefunden worden, meist wiederum in hoher Frequenz; dieses Allel war aber nicht in allen Proben des Taxons 2 nachweisbar.

Die aus den Primärbefunden berechneten Koeffizienten genetischer Ähnlichkeit sind in Tabelle 4 im paarweisen Vergleich der einzelnen Proben zusammengestellt. Innerhalb des gleichen Taxons variieren die  $\bar{I}$ -Werte von 1,0 bis 0,91 ( $\bar{x} = 0.97 \pm 0.02$ ), zwischen den beiden Taxa sind sie deutlich tiefer, 0,84 bis 0,72 ( $\bar{x} = 0.80 \pm 0.03$ ).

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> inkl. hier nicht aufgeführte Einzeltiere aus Rosignano, Modena und Foggia (vgl. Tab. 1)

inkl. hier nicht aufgeführtes Einzeltier aus Colombier (vgl. Tab. 1)
inkl. hier nicht aufgeführte Einzeltiere aus Rosignano, Modena und Foggia (vgl. Tab. 1)

IDH-2 MDH-1 PGI PGM 97 103 93 N 89 100 110 120 97 102 107 95 100 105 110 115 120 114 Gran Canaria 7 1.0 .57 .86 .14 .29 .14 .79 .21 Taddert 3 1.0 1.0 1.0 .33 .66 Banyuls s/mer 11 .09 .86 .05 .05 .95 .73 .05 .09 . 36 .50 Aqde .17 .83 1.0 1.0 .17 .83 Orgnac l'Aven .90 1.0 .10 .80 .20 .60 .40 Col de Vence 1.0 .67 .33 .33 .50 .17 1.17 | .33 | .50 Revivim 3 1.0 .83 .17 .50 .50 1.0 36<sup>1</sup> .93 Taxon 1 06 .01 .03 .90 .07 .71 . 24 .06 .03 .07 .47 .43 Brig 5 .90 .10 .90 .60 .10 .40 .40 .10 .10 .40 Rom 10 1.0 .80 .20 .65 .35 .05 .10 .60 .25 Rovinj 4 1.0 .75 .25 .13 .63 .25 .25 .63 .13 Pristina 3 1.0 .33 .67 1.0 .17 .67 .17 Thessaloniki .79 .21 .64 .29 .07 .29 .57 .14 .50 .29 32 Taxon 2 .94 .06 .30 .05 .66 . 44 .02 .48 .06 .03 .09 .42 .36 .08 .02

Tab. 3: Allelfrequenzen der Taxa 1 und 2: Polymorphe Loci mit übereinstimmenden Allelen

Tab. 4: Ähnlichkeitskoeffizienten im paarweisen Vergleich der Populationsstichproben. Ī-Werte nach Nei, 1972

|               | Taxon l       |      |              |         |              | Taxon 2 |     |      |              |          |        |
|---------------|---------------|------|--------------|---------|--------------|---------|-----|------|--------------|----------|--------|
|               | Banyuls s/mer | Agde | Gran Canaria | Marokko | Col de Vence | Revivim | Rom | Brig | Thessaloniki | Pristina | Rovinj |
| Orgnac l'Aven | 1.0           | .98  | .99          | .99     | .97          | .96     | .84 | .84  | .83          | .78      | .77    |
| Banyuls s/mer |               | .98  | .98          | .99     | .98          | .95     | .82 | .84  | .82          | .77      | .76    |
| Agde          |               |      | 1.0          | .97     | .97          | .91     | .82 | .82  | .80          | .75      | .72    |
| Gran Canaria  |               |      |              | .98     | .99          | .94     | .83 | .83  | .82          | .79      | .77    |
| Marokko       |               |      |              |         | .96          | .95     | .82 | .83  | .81          | .75      | .74    |
| Col de Vence  |               |      |              |         |              | .93     | .82 | .82  | .82          | .81      | .79    |
| Revivim       |               |      |              |         |              |         | .81 | .83  | .84          | .78      | .79    |
| Rom           |               |      |              |         |              |         |     | 1.0  | .98          | .96      | .94    |
| Brig          |               |      |              |         |              |         |     |      | .99          | .96      | .94    |
| Thessaloniki  |               |      |              |         |              |         |     |      |              | .97      | .97    |
| Pristina      |               |      |              |         |              |         |     |      |              |          | .97    |

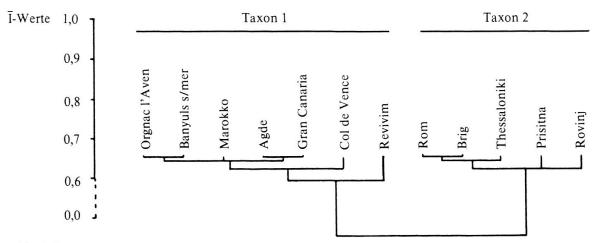


Abb. 1: Dendrogramm der daplidice-Populationsstichproben



Abb. 2: Fundorte der beiden *daplidice*. Taxa: ● Taxon 1, Fundorte auf Gran Canaria, in Marokko, Frankreich und Israel. ▲ Taxon 2, Fundorte in der Schweiz, Italien, Jugoslawien und Griechenland.

Die hohe Ähnlichkeit der Proben innerhalb eines Taxons, gleichzeitig die grossen Unterschiede zwischen den beiden Taxa werden im Dendrogramm (Abb. 1) deutlicher aufgezeigt. Die kleine Probe Revivim nimmt innerhalb des Taxons 1 eine gewisse isolierte Stellung ein.

Die bisher nachgewiesene Verbreitung der beiden Taxa ist aus Abb. 2 ersichtlich. In dieser Karte des Mittelmeergebietes sind auch die Fundorte von Einzeltieren (siehe Tab. 1) eingetragen. Die Einzeltiere sind in den Tab. 2 und 3 nicht berücksichtigt, sie liessen sich jedoch anhand der festgestellten Enzymphänotypen jeweils eindeutig einem der beiden Taxa zuordnen.

## **DISKUSSION**

Nach den enzymelektrophoretischen Befunden sind bei den in Südeuropa lebenden Populationen von *P. daplidice* zwei genetisch deutlich differenzierte Taxa nachweisbar. Diesen beiden Taxa muss aus den folgenden Gründen der Rang guter Arten zugesprochen werden:

- 1. An zwei Loci (GOT-1 und 6-PGD, Tab. 2) sind jeweils die Gene des einen Taxons beim andern nicht nachweisbar und umgekehrt. An einem dritten Locus (GPT) trifft dies ebenfalls zu, sieht man ab von einem einzelnen GPT-heterozygoten Individuum in der Probe Thessaloniki (Tab. 2). Diese Befunde und die klare geographische Trennung der beiden Taxa machen deutlich, dass ihre Gen-Pools separiert sind.
- 2. Die zwischen den beiden Taxa erfassten genetischen Unterschiede sind mindestens ebenso gross, wie bei anderen Pieriden zwischen nahe verwandten Arten festgestellt (Geiger, 1981).

Innerhalb der beiden Taxa treten geringfügige Unterschiede auf, sie betreffen die Frequenzen einzelner Allele. Ob diese Unterschiede in irgendeiner Weise von Bedeutung sein könnten, muss angesichts der zum Teil kleinen Populationsstichproben hier unbeantwortet bleiben. Es darf aber immerhin erwähnt werden, dass die hier beobachtete relativ isolierte Stellung der israelischen Probe in guter Übereinstimmung steht mit der Ansicht Fruhstdorfers (1908), der die Tiere aus Palästina auf Grund morphologischer Unterschiede als eigene Subspecies (P. daplidice laenas) von der Nominatform abtrennte.

Für die Wanderfalterforschung ergibt sich aus den vorliegenden Befunden die Möglichkeit, die Herkunft der eingewanderten Tiere nördlich der Alpen zumindest grossräumig abzuklären. In diesem Zusammenhang muss allerdings darauf hingewiesen werden, dass das Wanderverhalten von *P. daplidice sensu* Linaeus offenbar nur schlecht dokumentiert ist (vgl. Jahresberichte der «Deutschen Forschungszentrale für Schmetterlingswanderungen», spez. Eitschberger und Steiniger, 1978). Es lässt sich bisher nicht ausschliessen, dass es auch nördlich der Alpen bodenständige *daplidice*-Populationen gibt. Falls dies zutrifft, ist es denkbar, dass starke Schwankungen in deren Populationsgrössen und/oder Wanderungen von wenigen Einzeltieren (Landstreicherei?) einen allgemeinen Wandertrieb vortäuschen.

Aus zoogeographischer Sicht ist das Vorkommen der Art 2 (Taxon 2) im Wallis interessant. Die Vorfahren dieser Populationen sind offenbar über die Alpenpässe eingewandert und nicht der Rhone entlang nach Norden und Osten vorgestossen. Es bleibt abzuwarten, ob weitere Untersuchungen das ausschliessliche Auftreten der Art 2 im Wallis bestätigen.

## **DANKSAGUNG**

Wir danken den folgenden Personen, die uns Tiere zur Untersuchung überlassen haben: R. Adams (Gran Canaria), B. Bachmann (Universität Bern), F. J. Hesch (Bensheim, BRD), P. Jaksic (Pristina), Frl. E. Obrecht (Universität Bern), Dr. T. Racheli (Rom) und Prof. Dr. P. Vogel (Universität Lausanne), seinen Töchtern Brigitte und Regula und seinen Schülern Dr. J. D. Graf und F. Catzeflis. Eine Sammelreise nach Südfrankreich wurde von der Dr. Karl Bretscher-Stiftung der Universität Bern finanziert. Bei den elektrophoretischen Arbeiten haben uns Frau V. Siegfried und Frau L. Frauchiger geholfen. Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds (Gesuch Nr. 3.640.80).

### LITERATUR

AYALA, F. J., POWELL, J. R., TRACEY, M. L., MOURAO, C. A. & PEREZ-SALAS, S. 1972. Enzyme variability in the Drosophila willistoni group. IV. Genic variation in natural populations of Drosophila willistoni. Genetics 70:113-139.

Eitschberger, U. & Steiniger, H. 1978. Pieridae. Pontia daplidice. Atalanta 9(4): 274.

Eitschberger, U. & Steiniger, H. 1980. Neugruppierung und Einteilung der Wanderfalter für den europäischen Bereich. Atalanta 11(4): 254-261.

FRUHSTORFER, H. 1908. Leuc. dapl. laenas nov. subspec. Ent. Z.: 51.

FERGUSON, A. 1980. Biochemical Systematics and Evolution. Blackie, Glasgow and London, 194 pp.

Geiger, H. J. 1981. Enzyme electrophoretic studies on the relationships of Pierid butterflies (Lep., Pieridae) I. European taxa. J. Res. Lepid. 19(4):181-195.

HARZ, K. & WITTSTADT, H. 1957. Wanderfalter. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt, 90 pp.

Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. Amer. Natur. 106: 283-292.

Scholl, A., Corzillius, B. & Villwock, W. 1978. Beitrag zur Verwandtschaftsanalyse altweltlicher Zahnkarpfen der Tribus Aphaniini (Pices, Cyprinodontidae) mit Hilfe elektrophoretischer Untersuchungsmethoden. Z. zool. Syst. Evolut.-Forsch. 16:116-132.

(erhalten am 17. März 1982)