Zeitschrift: Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society

Herausgeber: Schweizerische Entomologische Gesellschaft

Band: 56 (1983)

Heft: 3-4

Artikel: Sexualdimorphismus sowie rassen- und generationsspezifische Unterschiede in der Schuppenform bei Papilio machaon L. (Lepidoptera, Papilionidae)

Autor: Mosbacher, G.C. / Seyer, H.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-402090

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: 20.08.2025

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

MITTEILUNGEN DER SCHWEIZERISCHEN ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT
BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE SUISSE
56, 317–328, 1983

Sexualdimorphismus sowie rassen- und generationsspezifische Unterschiede in der Schuppenform bei Papilio machaon L. (Lepidoptera, Papilionidae)

G. C. Mosbacher[1] und H. Seyer[2]
[1]FB Biologie, FR Zoologie der Universität des Saarlandes, D-6600 Saarbrücken.
[2]Irgenhöhe 12, D-6600 Saarbrücken.

Sexual, seasonal and geographical differences in the scales of Papilio machaon L.– The form and structure of wing scales, especially of the yellow coverscales on the dark basis of the forewing upperside, are investigated in three geographical races of the swallowtail *Papilio machaon* L. In all populations sex-specific differences have been found. Male scales are more slender and more closely arranged than female scales are. The distal margin of male scales exhibits less points which are more rounded than in females. In some males the scales are just crenate. This sex-dimorphism gives a chance to prove whether specimens with asymmetric wings are real gynandromorphs. Both sexes show the same nonspecialized type of fine structure without any distinct sex-specific differences. The seasonal generations of multivoltine races differ greatly in the number of apical scale points. Obviously these seasonal variations interfer with genetically caused geographical differences in the shape of scales.

Der Schwalbenschwanz, *Papilio machaon* L., weist wie viele andere Schmetterlinge keinen auffallenden Sexualdimorphismus im Habitus auf. Die relativ geringen Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen in der Grösse, im Flügelschnitt oder in der Färbung werden durch rassentypische, generationsabhängige oder individuelle modifikatorisch oder genetisch bedingte Variationen überlagert. Unabhängig von der Färbung und Zeichnung unterscheiden sich die beiden Geschlechter bei manchen Schmetterlingsarten aber auch in der Art und Häufigkeit der Ausbildung bestimmter Schuppentypen, wie Duftschuppen bei vielen Pieriden, Satyriden, Nymphaliden oder Lycaeniden (Forster-Wohlfahrt, 1954; Kohl, 1983) und Schillerschuppen bei Morphiden, Uraniiden oder Lycaeniden (Lippert & Gentil, 1959; Schmidt & Paulus, 1970). Bei *Eumera lisa* und mehreren anderen neotropischen und palaearktischen Weisslingen reflektieren in bestimmten Flügelarealen die Schuppen der Männchen, nicht aber die der sonst recht ähnlichen Weibchen ultraviolettes Licht (Nekrutenko, 1964; Eisner *et al.*, 1969; Mazokhin-Porshnyakov, 1957, 1969; Ghiradella, 1972; Silberglied & Taylor, 1973). Umgekehrt spielt bei *Pieris rapae crucivora* die UV-Reflektion der Flügel des Weibchens eine wesentliche Rolle für das Erkennen des Geschlechtspartners durch das selbst nicht reflektierende Männchen (Obara, 1970). Auch bei einigen Nachtfaltern, wie *Lymantria dispar,* wurden bei den Deckschuppen der Flügel geschlechtsspezifische Unterschiede in der Form und der Feinstruktur nachgewiesen (Mosbacher, 1975); ihre biologische Bedeutung ist unbekannt.

Im Verlauf der Untersuchungen von Seyer (1982) zur Klärung der Untergliederung von *Papilio machaon* in geographische Rassen wurden mehrere Individuen gefunden, die einen auffallenden Unterschied in Färbung und Flügelschnitt

der rechten und linken Flügelpaare aufweisen. Dies führte zu dem Verdacht, dass hier Gynander vorliegen. Der Genitalapparat war bei allen fraglichen Tieren normal weiblich oder männlich differenziert und liess keine Abnormitäten erkennen; eine Präparation des Gonoduktsystems bei den bereits getrockneten Faltern war nicht mehr möglich. Es erschien daher lohnend, beim Schwalbenschwanz die Morphologie der Flügelschuppen auf geschlechtsspezifische Unterschiede zu untersuchen, um eventuell auf diesem Wege die rechts-links-asymmetrischen Tiere auf die sexuelle Differenzierung der beiden Körperhälften überprüfen zu können.

MATERIAL UND METHODE

Die Morphologie der Schuppen wurde bei etwa 400 Faltern der Nominatform *P. machaon machaon* aus Finnland, der mitteleuropäischen Rasse *P. m. gorganus* aus Mittel- und Süddeutschland und der westeuropäischen Rasse *P. m. bigeneratus* aus Frankreich und NO-Spanien sowie bei Tieren aus den Übergangszonen dieser 3 geographischen Rassen (Umgebung Hamburg bzw. Saarbrücken, vgl. SEYER 1982) untersucht. Die Tiere stammen in der Hauptsache aus den Privatsammlungen der Autoren sowie aus den Sammlungen des Zoologischen Institutes und des Institutes für Biogeographie der Universität des Saarlandes; sie waren vorwiegend als Einzeltiere in der Zeit von 1948–1982 im Freiland gesammelt oder aus eingetragenen Raupen und Puppen gezüchtet worden. Getrennt davon (in Tabelle 3) kamen zwei Geschwisterschaften von Faltern zur Auswertung, die nach Handpaarung der Elterntiere auf Fenchel gezüchtet wurden.

Untersucht wurde die Form der gelben Streuschuppen in der vorwiegend mit schwarzen Schuppen bedeckten basalen Hälfte der Diskoidalzelle (= Medialzelle zwischen Radius- und Cubitusstamm) auf der Oberseite des linken Vorderflügels in einem kreisförmigen Areal von 1,5 mm Durchmesser bei 100facher Vergrösserung im Binokular (s. Abb. 3). Die Feinstruktur dieser Schuppen wurde nach Besputtern eines entsprechenden Ausschnittes der Flügelfläche mit Gold mit Hilfe eines Rasterelektronenmikroskopes des Typs Jeol SM T20 untersucht. Zur statistischen Sicherung der Ergebnisse wurden der U-Test von MANN u. WHITNEY für n-unabhängige Stichproben und der X^2-Test zum Vergleich der Verteilungen herangezogen. Als Signifikanzgrenze wurde, wenn nicht anders angegeben, $p = 0{,}05$ gewählt.

Für die Bereitstellung von Faltermaterial danken wir den Herren Dr. W. ALEXANDER, St. Ingbert, Dr. E. DEWES, Dudweiler und Dr. H. SCHREIBER, Institut für Biogeographie der Universität Saarbrükken. Für die Unterstützung bei den statistischen Berechnungen und für die Herstellung der rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen sind wir Frau E. ALTMEYER-KADEN und Herrn Dipl. Biol. H. G. KALLENBORN zu Dank verpflichtet.

ERGEBNISSE

Wie bei anderen Tagfaltern ist die Flügeloberseite des Schwalbenschwanzes mit Deck- und Tiefenschuppen des Sinus-Typs bedeckt, die in mehr oder weniger regelmässigen Querreihen angeordnet sind. Spezifisch gestaltete Duftschuppen treten auf der Flügelfläche nicht auf. Im geschlossenen Schuppenverband sind die kürzeren Tiefenschuppen hinter den längeren Deckschuppen weitgehend verborgen und so ohne Beschädigung des Materials der Beobachtung entzogen. Bei den Deckschuppen ist dagegen etwa die Hälfte der distalen Schuppenfläche frei

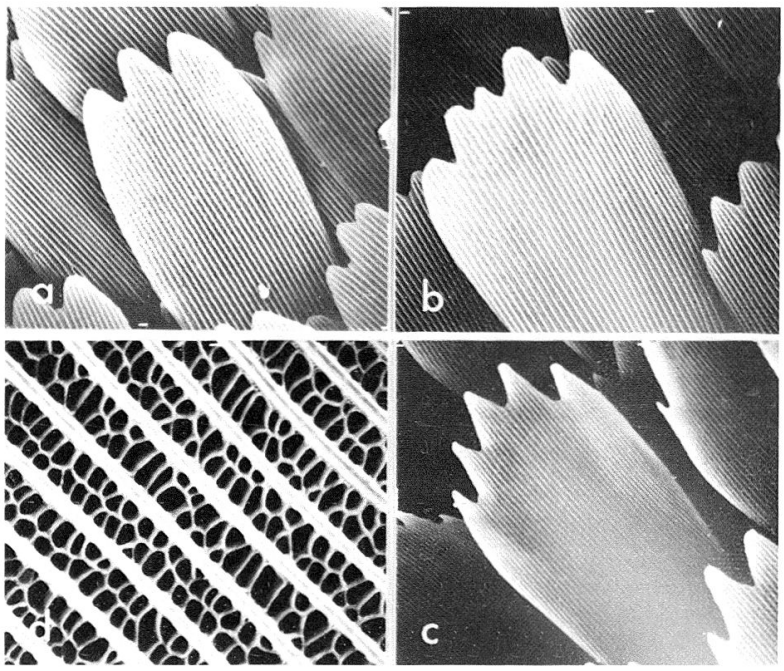


Abb. 1: Gelbe Streuschuppen von *P. machaon* (Vorderflügeloberseite, Basis der Diskoidalzelle). a. ♂, Saarbrücken, 3.7.82; b. ♀, Saarbrücken, 6.7.75, Prozessus gerundet; c. ♀, St. Pori, Finnland, 6.6.75, e. p., Prozessus normal zugespitzt; d. ♂, St. Pori, Finnland, 28.5.75, e. p., Ausschnitt aus der Schuppenfläche. Vergrösserung: a–c: 250 x, d: 2500 x.

sichtbar. Der apikale Rand dieser Schuppen ist in zwei oder mehr Spitzen (Prozessus) ausgezogen oder arkadenartig gebuchtet (Abb. 1a–c). Mit Ausnahme der Flügelwurzel, des äusseren Flügelrandes und der Adern erscheinen die Schuppen hinsichtlich Grösse und Form in den einzelnen Flügelbereichen bei lichtoptischer Betrachtung ziemlich gleichartig. Die Deckschuppen der gelb und der schwarz gefärbten Flügelfelder wie auch die des roten Analauges der Hinterflügel unterscheiden sich nur durch die eingelagerten Pigmente, zeigen aber keine augenfälligen Besonderheiten in Umriss und Proportionen (vgl. Köhler & Feldotto, 1924; Schmidt, 1965; Burgeff & Schneider, 1979). Lediglich die blauen Glanzschuppen, die die Flecken der Submarginalbinde der Hinterflügel bilden, sind deutlich kürzer als die «normalen» Deckschuppen und am apikalen Ende stets glatt gerundet; ihre Farbqualität wird sicherlich weniger durch den Pigmentgehalt als durch ihre Oberflächenstruktur bedingt.

Für die statistische Prüfung auf geschlechtsspezifische Unterschiede in der Schuppenform wurden die gelben Streuschuppen in der proximalen Hälfte der Diskoidalzelle des Vorderflügels ausgewählt, da sich ihre Umrisse vor dem Hintergrund der umgebenden schwarzen Schuppen besonders deutlich abheben. In der Regel ragen diese gelben Schuppen etwas weiter aus der Schuppenreihe vor als die übrigen, schwarz gefärbten Deckschuppen dieses Flügelgebietes; sie sind daher auch im Elektronenmikroskop mit ausreichender Sicherheit zu identifizieren.

Feinstruktur

Im Rasterelektronenmikroskop zeigen die gelben Streuschuppen (wie auch die schwarzen Deckschuppen) den von Süffert (1924) und Kohl (1983) als Leiter- oder Gittertyp beschriebenen Aufbau, der als relativ wenig spezialisierte Schuppenform auch bei vielen anderen Tagfaltern zu finden ist. Auf der Schuppenoberfläche stehen parallel verlaufende Längsrippen, die durch tieferliegende, etwas

unregelmässig angeordnete, oft auch verzweigte oder netzartig ausgebildete Querstege miteinander verbunden sind (Abb. 1d). Die Oberflächenmembran zwischen den Querstegen ist im typischen Fall völlig reduziert. Die Ausbildung der Querstege und damit die Grösse und Form der Gittermaschen zeigen bei *P. machaon* eine beträchliche Variabilität, aber keine augenfälligen geschlechts- oder rassenspezifischen Unterschiede. Lediglich die Längsrippen scheinen bei den männlichen Faltern bisweilen etwas kräftiger ausgebildet zu sein und etwas dichter zu stehen als bei den aus der gleichen Population stammenden Weibchen. Ob diese Unterschiede signifikant sind, müsste allerdings noch durch umfassendere Untersuchungen geprüft werden.

Sexualdimorphismus in der Schuppenform

Bereits bei einfacher lichtoptischer Betrachtung lassen sich geschlechtsspezifische Unterschiede in der Schuppenform, vor allem in der Zahl der apikalen Prozessus, nachweisen.

Bei den Männchen der Nominatform *P. m. machaon* besitzt etwa die Hälfte der gelben Streuschuppen im untersuchten Flügelareal 3 apikale Spitzen; in geringerem Umfang treten daneben Schuppen mit nur 2 Spitzen und solche mit 4, 5 oder gar 6 Spitzen auf (Tab 1). Mit der Zahl der apikalen Spitzen variiert auch die Breite der Schuppen; Schuppen mit 5 oder 6 Spitzen sind meist fast doppelt so breit wie 2spitzige. Im allgemeinen reicht die Variabilität der Schuppen bei einem einzelnen Individuum lediglich über 2 oder 3 Schuppenklassen. Dies bedeutet: Innerhalb einer Population finden sich Individuen, die sich in der Zahl der apikalen Schuppenspitzen - und damit auch in der durchschnittlichen Schuppenbreite - deutlich unterscheiden (niedrigster Durchschnittswert bei den Männchen von St. Pori, Finnland, 2,11, höchster Wert 4,67).

Bei den Weibchen der untersuchten finnischen Population weist die Mehrzahl der gelben Streuschuppen 4 oder 5 Spitzen auf. Sehr schmale Schuppen mit nur 2 apikalen Zipfeln fehlen hier völlig (Tab. 1, Abb. 2). Der Unterschied in der durchschnittlichen Spitzenzahl zwischen den Männchen ($Sp = 3{,}45$) und den Weibchen ($Sp = 4{,}55$) ist nach dem U-Test von Mann und Whitney trotz der relativ grossen Streuung der Einzelwerte gut gesichert ($p < 0{,}001$).

Auch bei gleicher Zahl von Spitzen sind männliche und weibliche Schuppen oft an der Form dieser Prozessus und am Schuppenumriss deutlich zu unterscheiden. Die Seitenränder der männlichen Schuppen sind in der Regel stärker gerundet, die der weiblichen Schuppen verlaufen mehr geradlinig divergierend; die maximale Schuppenbreite liegt bei den ersteren nahe der Schuppenmitte, bei den letzteren nahe dem oberen Schuppenrand. Die Prozessus sind bei den Männchen stets stumpf (Abb. 1a), oft sogar nur flach arkadenartig ausgebildet, bei den Weibchen aber meist deutlich zugespitzt und durch schärfer eingeschnittene Buchten getrennt (Abb. 1c). Bei einzelnen Populationen treten aber mehr oder weniger häufig auch Weibchen mit abgerundeten Schuppenspitzen auf (Abb. 1b).

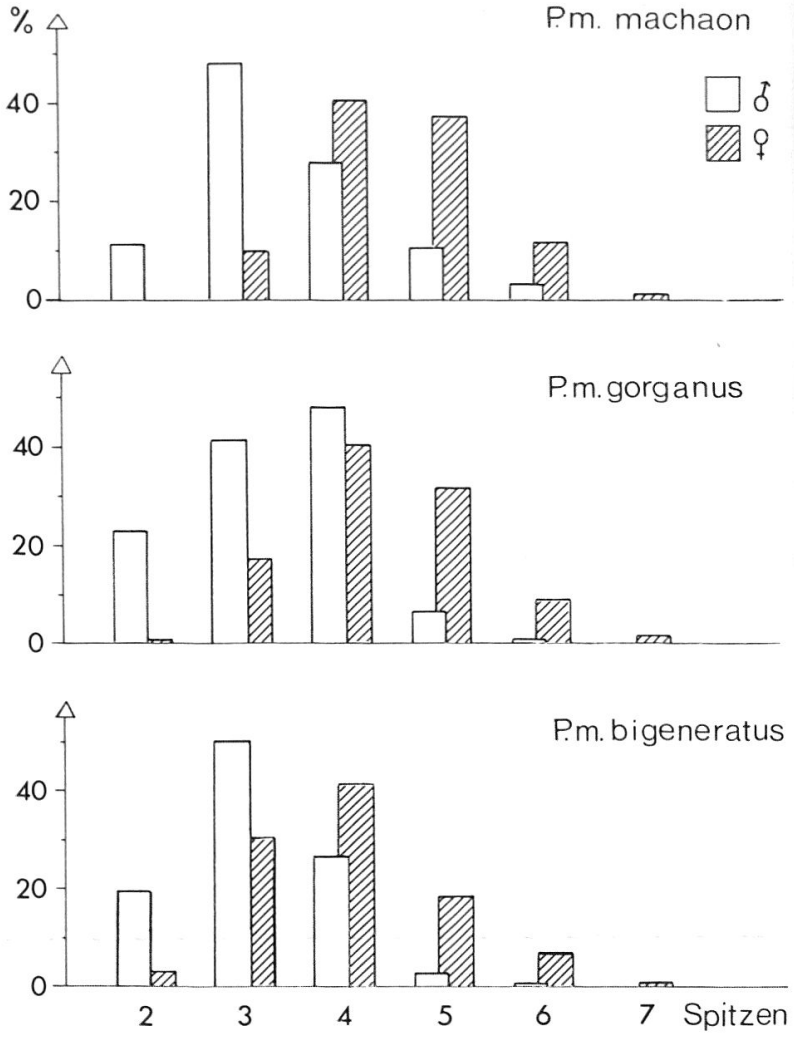
Bei den beiden anderen untersuchten Rassen *P. m. gorganus* und *P. m. bigeneratus* wie auch bei den Tieren aus dem Hybrid-Belt *machaon/gorganus* bzw. *gorganus/bigeneratus* ist der Sexualdimorphismus in der Schuppenform ähnlich stark ausgebildet. Auch hier besitzen die Schuppen der Weibchen im Mittel einen Prozessus mehr als die der Männchen (Tab. 1, Abb. 2). Die Unterschiede sind in allen Gruppen signifikant ($p < 0{,}02$ bis $p < 0{,}001$).

Tab. 1: Sexualdimorphismus in der Schuppenform bei verschiedenen geographischen Rassen von *Papilio machaon* L.
n: Zahl der Tiere; m: Zahl der Schuppen; Sp: durchschnittliche Zahl der Schuppenspitzen; s: Standardabweichung.

Rassen	Fundort		n	m	Anteil der Schuppen mit 2 Spitzen	3	4	5	6	7	Sp	s
machaon	St. Pori	♂	22	32,7	11,1	48,0	27,7	10,6	3,2	-	3,45	0,75
	Finnland	♀	16	24,9	-	9,8	40,5	37,2	11,6	1,0	4,55	0,59
machaon x gorganus	Hamburg	♂	7	38,3	9,7	41,0	40,3	9,0	-	-	3,59	0,53
		♀	14	25,1	-	11,4	25,0	37,5	21,9	4,3	4,73	0,82
gorganus	a) Erlangen	♂	7	29,7	11,5	34,1	33,2	19,3	1,0	-	3,66	0,76
		♀	10	25,3	0,8	8,7	28,9	43,1	16,6	2,0	4,58	0,84
	b) München	♂	13	34,7	11,3	42,8	34,6	10,6	0,7	-	3,52	0,69
		♀	14	29,0	0,2	6,4	40,6	44,3	8,1	0,2	4,58	0,43
	c) Kassel	♂	6	51,3	59,7	22,7	16,6	1,0	-	-	2,57	0,70
		♀	3	40,0	-	36,7	47,5	15,8	-	-	3,82	0,50
	d) Frankfurt/M	♂	6	38,3	9,6	49,1	38,3	2,2	0,9	-	3,37	0,20
		♀	10	28,8	1,0	28,1	36,5	20,5	9,7	4,2	4,33	0,91
	e) Forst/Pf	♂	9	35,0	21,2	57,1	20,6	0,6	0,3	-	3,05	0,33
		♀	7	35,1	0,4	20,7	51,6	20,3	5,7	1,2	4,11	0,57
	a - e	♂	41	36,9	23,0	41,5	28,4	6,5	0,7	-	3,28	0,67
		♀	44	29,8	0,5	17,1	40,1	31,8	8,9	1,6	4,40	0,71
gorganus x bigeneratus	Saarbrücken	♂	30	42,4	25,8	52,0	18,6	2,9	0,7	-	3,03	0,64
		♀	37	33,4	3,0	28,8	41,6	21,8	4,1	0,6	4,04	0,71
bigeneratus	a) Gard	♂	13	51,6	15,8	56,0	25,0	3,0	0,1	-	3,21	0,51
		♀	13	32,6	3,5	24,1	37,0	25,0	9,9	0,5	4,22	0,84
	b) Charente	♂	6	37,5	24,0	31,1	40,0	4,9	-	-	3,19	0,73
		♀	1	24,0	-	45,8	50,0	4,2	-	-	3,58	-
	c) Barcelona	♂	27	51,2	21,0	51,9	24,9	2,0	0,2	-	3,18	0,52
		♀	8	38,8	1,3	39,4	46,1	10,6	2,3	0,3	3,87	0,65
	a - c	♂	46	49,5	19,7	51,1	26,4	2,6	0,2	-	3,19	0,53
		♀	22	34,5	2,5	31,0	41,2	18,5	6,5	0,4	4,06	0,77

Obwohl die beiden Geschlechter des Schwalbenschwanzes bei makroskopischer Betrachtung keinen augenfälligen Unterschied im Grad der gelben Bestäubung der dunklen Vorderflügelbasis erkennen lassen, wurde bei den Weibchen aller 3 Rassen in dem ausgewerteten konstant grossen Flügelareal durchweg eine geringere Zahl der gelben Streuschuppen registriert als bei den Männchen (m in Tab. 1). Der relative Anteil der gelben Schuppen an der Gesamtbeschuppung bleibt allerdings fast gleich. Die mehrspitzigen, breiteren gelben und schwarzen Schuppen der Weibchen sind lediglich mit grösserem Seitenabstand in den Schuppenreihen der Flügelfläche inseriert; der Grad der Überlappung benachbarter Schuppen im Schuppenverband ist bei Tieren mit sehr breiten Schuppen in der Regel nicht grösser als bei schmal beschuppten.

Abb. 2: Verteilung der Schuppen nach der Zahl der apikalen Prozessus bei Männchen und Weibchen von 3 Rassen des Schwalbenschwanzes.



Geographische Rassen

Vergleicht man die durchschnittliche Zahl der Schuppenspitzen Sp innerhalb des gleichen Geschlechts bei den 3 untersuchten Rassen, so zeigt sich eine kontinuierliche Abnahme der Werte von *machaon* über *gorganus* (Fundorte a–e zusammengefasst) zu *bigeneratus* (Fundorte a–c). Die Unterschiede machen sich vor allem in den verschiedenen Häufigkeiten der extremen Schuppenklassen bemerkbar (Tab. 1, Abb. 2). Mit der Nominatform *machaon* stimmen in der durchschnittlichen Spitzenzahl und in den Anteilen der Schuppentypen auch die Population des norddeutschen Hybrid-Belts *machaon/gorganus* von Hamburg überein sowie die zur Rasse *gorganus* zählenden Tiere aus der Umgebung von Erlangen-Nürnberg (dem Typenfundort von *gorganus)* und München (Tab. 1, *gorganus* a, b). Die Falter aus den 3 anderen, mehr im mittleren und südwestlichen Deutschland gelegenen Fundgebieten Kassel, Frankfurt/M. und Forst/Rheinpfalz *(gorganus* c–e) weisen dagegen signifikant schmalere Schuppen mit weniger Spitzen auf (zweiseitiger U-Test für *gorganus* a + b = *gorganus* c + d + e; ♂ : p = 0,006, ♀ : p = 0,028). Sie gleichen damit den im Saarland, in der Umgebung von Saarbrücken fliegenden Tieren des Hybrid-Belts *gorganus/bigeneratus* (U-Test für *machaon* = *gorganus/bigeneratus;* ♂ : p = 0,02, ♀ : p = 0,008) sowie der sich nach SW anschliessenden Rasse *bigeneratus.* Innerhalb der Rasse *bigeneratus* wurden zwischen den Tieren aus dem

südfranzösischen Departement Gard, dem westfranzösischen Departement Charente und der ostspanischen Provinz Barcelona keine konstanten Unterschiede in der Schuppenform gefunden.

Modifikatorische Ursachen

Die im Vergleich zur Nominatform niedrigen Zahlen der Schuppenspitzen bei den sw-deutschen Imagines der Rasse *gorganus,* den Faltern aus dem saarländischen Hybrid-Belt und der Rasse *bigeneratus* müssen nicht ausschliesslich genetisch bedingt sein. Beim Schwalbenschwanz können auch modifikatorische Einflüsse den Habitus so stark beeinflussen, dass bei mehrbrütigen Rassen die zu verschiedenen Jahreszeiten fliegenden Falter häufig mit eigenen Namen bezeichnet werden (z. B. *gen. aest. aestivalis* SHELJ. für die 2., die Sommergeneration von *P. m. gorganus;* FORSTER WOHLFAHRT, 1954). In Tab. 2 wurden die Falter aus der Umgebung von Saarbrücken, dem Fundort, von dem die meisten Individuen zur Verfügung standen, nach Jahresgeneration getrennt zusammengefasst. In beiden Geschlechtern ist die Zahl der gelben Streuschuppen im untersuchten Flügelareal bei der im Juli/August fliegenden Sommergeneration um ⅓ höher als bei den im April/Mai auftretenden Frühjahrstieren, und die Anteile an schmalen Schuppen mit wenig Spitzen nehmen deutlich zu. Die Unterschiede in der durchschnittlichen Spitzenzahl zwischen der 1. und 2. Generation sind zumindest bei den Weibchen hochsignifikant ($p < 0{,}001$). Für die nur partiell auftretende Herbstgeneration sind wegen der geringen Individuenzahl keine sicheren Aussagen möglich.

Die saarländischen Falter der Frühjahrsgeneration stimmen in der Schuppenform mit der einbrütigen (von Juni bis August fliegenden) Nominatform aus Finnland weitgehend überein. Die für die gesamte Population ermittelte und statistisch gesicherte niedrigere Spitzenzahl der saarländischen Tiere wird somit hauptsächlich durch die Falter der 2. (und 3.) Generation bedingt (U-Test für *gorganus* x *bigeneratus* 2. Generation = *machaon;* ♂: $p = 0{,}004$, ♀: $p < 0{,}001$). Ähnliches gilt auch für die Rasse *bigeneratus,* die je nach Örtlichkeit 2 bis 4 Jahresgenerationen mit z. T. ineinander übergehenden Flugzeiten aufweist: die im April/Mai gefangenen Imagines sind in der Schuppenform von der Nominatform nur wenig, die Juni/Juli-Falter aber deutlich verschieden (♂: Sp = 3,40 bei der

Tab. 2: Schuppenform der verschiedenen Jahresgenerationen von *P. machaon* x *bigeneratus,* Saarbrükken.
n: Zahl der Tiere; m: Zahl der Schuppen; Sp: durchschnittliche Zahl der Schuppenspitzen; s: Standardabweichung.

		n	m	Anteil der Schuppen mit Spitzen 2	3	4	5	6	7	Sp	s
Männchen	1. Generation	17	37,2	18,4	47,5	26,9	5,9	1,4	-	3,22	o,75
	2, Generation	1o	49,3	36,3	33,1	1o,5	-	-	-	2,73	o,32
	3. Generation	3	48,7	22,6	67,8	9,6	-	-	-	2,92	o,37
Weibchen	1. Generation	1o	26,8	o,4	9,7	29,9	42,5	14,6	3,o	4,67	o,66
	2. Generation	24	36,5	4,1	37,o	43,5	14,2	1,1	-	3,75	o,58
	3. Generation	3	31,3	-	6,9	5o,o	41,4	1,7	-	4,29	o,33

1. Generation bzw. 3,00 bei der 2. Generation; ♀: Sp = 4,62 bzw. 3,80). Bei der vorwiegend zweibrütigen Rasse *gorganus* reicht das vorliegende Material nicht aus, um einen entsprechenden Unterschied zwischen den beiden Generationen in den verschiedenen Teilpopulationen zu sichern.

Genetische Ursachen

Da auch in einer eng begrenzten Population und innerhalb einer Jahresgeneration noch eine beträchtliche individuelle Variabilität in der Schuppenform zu beobachten ist, die auf eine entsprechende genetische Variabilität schliessen lässt, wurde die Nachkommenschaft eines am 12.8. bei Saarbrücken gefangenen, bereits begatteten Weibchens (Sp = 3,86) unter Freilandbedingungen aufgezogen. Die noch im Herbst sich entwickelnden Falter der F_1-Generation erwiesen sich als sehr einheitlich und durch die geringe Zahl der Schuppenspitzen von der Wildpopulation eindeutig verschieden (Tab. 3). Eine F_2-Zucht durch Paarung der beiden F_1-Imagines mit den geringsten Schuppenspitzenzahlen (♂: Sp = 2,02, ♀: Sp = 2,56) führte zu einem weiteren Absinken in der Zahl der Schuppenspitzen bei gleichzeitig weiterem Ansteigen der Schuppenzahl. Bei den Männchen der F_2 traten sogar Schuppen mit einfach gerundetem Apex (1spitzig), bei den Weibchen recht häufig solche mit nur einer Kerbe oder Einbuchtung (2spitzig) auf. Die Zucht führte somit offensichtlich zu einer Selektion schmalschuppiger Genotypen. Der Geschlechtsdimorphismus blieb dabei dennoch deutlich ausgeprägt.

Tab. 3: Selektion auf «schmale Schuppen». Parental-♀ der Sommergeneration von *P. machaon* x *bigeneratus*, Saarbrücken.
n: Zahl der Tiere; m: Zahl der Schuppen; Sp: durchschnittliche Zahl der Schuppenspitzen; s: Standardabweichung.

		n	m	Anteil der Schuppen mit Spitzen 1	2	3	4	5	6	Sp	s
Männchen	F_1	18	56,7	-	64,o	33,2	2,7	-	-	2,39	o,36
	F_2	6	62,8	1,6	87,5	1o,9	-	-	-	2,14	o,18
Weibchen	F_1	17	44,o	-	11,o	57,o	29,6	2,5	-	3,26	o,46
	F_2	3	53,3	-	30,6	5o,o	17,5	1,9	-	2,79	o,67

DISKUSSION

Die Untersuchungen haben gezeigt, dass die Schuppenform bei *P. machaon* eine beträchtliche individuelle, geographische und jahreszeitlich bedingte Variabilität aufweist. Innerhalb einer räumlich und zeitlich begrenzten Population lässt sich aber stets noch ein deutlicher Sexualdimorphismus nachweisen. Die Unterschiede betreffen vor allem die Merkmale «Schuppenbreite» und «Prozessuszahl». Diese beiden Merkmale sind mehr oder weniger streng miteinander korreliert, wie

an einigen Tieren durchgeführte Messungen der Schuppenproportionen gezeigt haben. Die Zahl der Schuppenspitzen kann daher als relatives Mass für die Schuppenbreite herangezogen werden und stellt ein geeignetes Merkmal dar, die Schuppenform mit ausreichender Genauigkeit zu charakterisieren, zumal sie rasch und ohne präparativen Aufwand oder Materialbeschädigung zu erfassen ist.

Die starken individuellen Schwankungen in der durchschnittlichen Spitzenzahl innerhalb einer Population sowie die Ergebnisse der Selektionsversuche durch Inzucht lassen den Schluss zu, dass die Zahl der Prozessus bzw. die Schuppenbreite genetisch, vermutlich polyfaktoriell, festgelegt ist, dass aber die Expressivität der vorhandenen Allele sowohl durch Umweltfaktoren, die die Unterschiede zwischen den Saisonformen auslösen, als auch durch die gonosomale Konstitution der Tiere, die die geschlechtspezifischen Unterschiede bedingt, beeinflusst werden kann. Nach dieser Hypothese ist zu erwarten, dass Abweichungen im Geschlechtschromosomenbestand bei den Körperzellen eines Individuums, wie sie der Entstehung von Gynandromorphen zugrunde liegen, sich auch in einer unterschiedlichen Schuppenform manifestieren. In der Tat konnte bei einem der in der Einleitung erwähnten Falter mit asymmetrischen Flügeln (Fundort: St. Pori/Finnland, Abb. 3) durch Auszählen der Schuppenspitzen auf den beiden Vorderflügeln die Vermutung bestätigt werden, dass hier ein Gynander vorliegt. Auf dem linken, nach Schnitt und Zeichnung mehr männlich differenzierten Flügel weisen die gelben Streuschuppen signifikant weniger (x^2-Test: $p < 0{,}001$) und deutlich stärker abgerundete Spitzen auf als auf dem rechten, mehr weibchenähnlichen Flügel (Tab. 4). Die durchschnittlichen Spitzenzahlen (Sp) der Schuppen des linken und des rechten Flügels kommen den für die normalen Männchen bzw. Weibchen der finnischen Population ermittelten Durchschnittswerten nahe (vgl. Tab. 1). Da auch in den anderen Flügelbereichen ähnliche Formunterschiede zwischen den Schuppen der beiden Körperseiten zu erkennen sind, kann angenommen werden, dass das vorliegende Tier einen echten Gynander darstellt. Bei den anderen als Gynander verdächtigten Faltern konnten Unterschiede in der Schuppenform nicht sichergestellt werden; bei ihnen müssen für die Asymmetrien in der Flügelform wohl Störungen bei der Flügelentwicklung, z. B. bei der Evagination der Flügelanlagen in der Vorpuppenphase, verantwortlich gemacht werden.

Abb. 3: Falter von *P. m. machaon* (St. Pori, Finnland, 11.5.79, e. l.) mit asymmetrischen Flügeln; ⅔ nat. Grösse. Schuppen links männlich, rechts weiblich differenziert.
Kreis: ausgewertetes Areal.

Tab. 4: Schuppenform bei einem Falter aus St. Pori/Finnland mit asymmetrischen Flügeln und männlichem Genitalapparat.
m: Zahl der gelben Streuschuppen in einem kreisförmigen Areal von 2,2 mm Durchmesser auf der Basis der Diskoidalzelle; Sp: durchschnittliche Zahl der Spitzen.

Vd.flügel	m	Zahl der Schuppen mit Spitzen					Sp
		2	3	4	5	6	
links	62	2	24	33	3	-	3,66
rechts	70	-	7	39	27	2	4,63

Neben dem Sexualdimorphismus ist vor allem die starke modifikatorische Beeinflussbarkeit der Schuppenform bemerkenswert, die sich in den deutlichen Unterschieden zwischen den verschiedenen jahreszeitlichen Generationen äussert. Die Falter der Sommergeneration sind bei beiden Geschlechtern im allgemeinen etwas spitzflügeliger und stärker geschwänzt als die der Frühjahrsgeneration; die Schuppen sind schmäler, besitzen weniger Spitzen und stehen wesentlich dichter (Tab. 2). Bemerkenswerterweise unterscheiden sich in der gleichen Merkmalskombination auch die Männchen von den Weibchen, d. h. der Saisondimorphismus stellt quasi eine Parallele zum Sexualdimorphismus dar. Dies legt den Gedanken nahe, dass die habituellen und strukturellen Merkmale Flügelgrösse und -form sowie Schuppenzahl pro Flächenheinheit und Schuppenbreite bzw. Zahl der Schuppenspitzen in ihrer Ausbildung miteinander korreliert sind und ein kausaler Zusammenhang in der Ausprägung dieser Merkmale besteht. So ist vorstellbar, dass eine Änderung im Wachstumsverhalten der Flügelanlagen (z. B. geringeres Streckungswachstum bei der Evagination) bei den Sommerformen (und den Männchen) zu einer kleineren Flügelfläche mit einem dichteren Muster von Schuppenbildungszellen im Zellverband des Flügelepithels führt. Der geringere Seitenabstand der Schuppenzellen lässt dann bei der Ausdifferenzierung des Schuppenkörpers nur ein geringeres Breitenwachstum der Schuppenfläche zu, und der schmale Apikalrand gliedert sich in eine entsprechend geringere Anzahl von Prozessus.

Bei *Araschnia levana* L., dem klassischen Beispiel für Saisondimporphismus bei Lepidopteren, spielt die Photoperiode für die Induktion der Saisonformen die entscheidende Rolle (MÜLLER, 1955, 1957, 1959). Es ist geplant, auch bei *P. machaon* den Einfluss der Tageslänge auf die Schuppendifferenzierung experimentell zu prüfen. Ein positives Ergebnis dieser Versuche würde verständlich machen, dass bei den mehrbrütigen mittel- und südeuropäischen Rassen jeweils die Frühjahrsgeneration in der Schuppenform mehr den im Sommer fliegenden Faltern der 1brütigen finnischen Population gleicht als die Sommergeneration. Die sensible Periode für die modifikatorische Beeinflussung der Schuppenform liegt mit grösster Wahrscheinlichkeit am Ende der Raupen- oder zu Beginn der Puppenzeit, und diese Entwicklungsphase fällt bei den Faltern der Sommergeneration in die Zeit der grössten Tageslängen (Juni), bei den Faltern der Frühjahrsgeneration und bei den finnischen Tieren aber in eine Zeit mit bereits deutlich verkürzten Photoperioden (August/September).

Durch den modifikatorisch bedingten Saisondimorphismus können genetisch bedingte rassenspezifische Unterschiede in der Schuppenform überdeckt oder auch nur vorgetäuscht werden, wenn bei der vergleichenden Untersuchung zweier Populationen nicht gleiche Anteile von Individuen der einzelnen Generationen ausgewertet werden. Bei *P. machaon* ist der in Tab. 1 registrierte und statistisch gesicherte Unterschied in der Zahl der Schuppenspitzen zwischen der Rasse *bigeneratus* und der Nominatform zum grossen Teil darauf zurückzuführen, dass bei der ersteren Imagines aller Generationen zusammengefasst wurden, während bei der letzteren Tiere einer echten schmalschuppigen Sommergeneration überhaupt nicht vorkommen. Dies gilt allerdings nicht mehr für die innerhalb der Rasse *gorganus* zwischen den Fundorten Erlangen und München (sowie Hamburg) einerseits und Kassel, Frankfurt und Forst (sowie Saarbrücken) andererseits gefundenen Differenzen. An allen diesen Fundplätzen kommen 2 (-3) Jahresgenerationen des Schwalbenschwanzes zur Entwicklung, und von beiden Generationen wurden jeweils etwa gleich viele Tiere ausgewertet. Falls nicht andere, klimatische Faktoren sich noch als bedeutsam erweisen, kann man somit annehmen, dass diese Unterschiede in der Schuppenform genetisch bedingt sind und dass quer durch das Verbreitungsareal von *gorganus* vom NW zum SO von Deutschland eine genetische Grenze verläuft, die Gebiete mit verschiedenen Allelhäufigkeiten trennt. Der Wert des Merkmals «Schuppenform» als praktisch verwendbares diskriminierendes Merkmal für die subspezifische Untergliederung der Art *P. machaon* ist allerdings wegen seiner starken modifikatorischen Beeinflussbarkeit nicht allzuhoch einzuschätzen.

LITERATUR

BURGEFF, H. & SCHNEIDER, L. 1979. *Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Korrelation zwischen Farbe und Struktur bei Flügelschuppen des Widderchens Zygaena ephialtes (Lepidoptera: Zygaenidae).* Entomologia Generalis *5:* 135–142.

EISNER, T., SILBERGLIED, R. E., ANESHANSLEY, D., CARREL, J. E. & HOWLAND, H. C. 1969. *Ultraviolet video-viewing: The television camera as an insect eye.* Science: *166:* 1172–1174.

FORSTER, W. & WOHLFAHRT, T. A. 1954. *Die Schmetterlinge Mitteleuropas, Bd. 1. Biologie der Schmetterlinge.* Franckh'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 202 p.

GHIRADELLA, H. 1972. *Ultraviolet reflection of a male butterfly: Interference color caused by thin-layer elaboration of wing scales.* Science *178:* 1214–1217.

KÖHLER, W. & FELDOTTO, W. 1937. *Morphologische und experimentelle Untersuchungen über die Farbe, Form und Struktur der Schuppen von Vanessa urticae und ihre gegenseitigen Beziehungen.* Wilh. Roux' Arch. Entw. Mech. *136:* 313–399.

KOHL, R. 1983. *Sexualdimorphismus in Bau und Form der Flügelschuppen bei Pieridae Duponchel und Lycaenidae Leach (Lepidoptera).* Dipl. Arbeit Univ. Saarbrücken, 99 p.

LIPPERT, W. & GENTIL, K. 1959. *Über lamellare Feinstrukturen bei den Schillerschuppen der Schmetterlinge vom Urania- und Morpho-Typ.* Z. Morph. Ökol. Tiere *48:* 115–122.

MAZOKHIN-PORSHNIAKOV, G. A. 1957. *Reflecting properties of butterfly wings and role of ultra-violet rays in the vision of insects.* Biofizika (Biophysics) *2:* 352–362.

MAZOKHIN-PORSHNIAKOV, G. A. 1969. *Insect Vision.* Plenum Press, New York.

MOSBACHER, G. C. 1975. *Sex specific cell differentiation in different types of intersexes of Lymantria dispar.* L. In REINBOTH, R.: *Intersexuality in the animal kingdom.* Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 146–157.

MÜLLER, H. J. *Die Saisonformenbildung von Arachnia levana ein photoperiodisch gesteuerter Diapause-Effekt.* Die Naturwissenschaften *42:* 134–135.

MÜLLER, H. J. 1957. *Die Wirkung exogener Faktoren auf die zyklische Formenbildung der Insekten, insbesondere der Gattung Euscelis (Hom. Auchenorrhyncha.)* Zool. Jb. Syst. *85:* 317–430.

MÜLLER, H. J. 1959. *Tageslänge als Regulator des Gestaltwandels bei Insekten.* Umschau *59:* 36–39.

NEKRUTENKO, Y. P. 1964. *The hidden wing-pattern of some palearctic species of Gonepteryx and its taxonomic value.* J. Res. Lepidot. *3:* 65–68.

OBARA, Y. 1970. *Studies on the mating behavior of the white cabbage butterfly, Pieris rapae crucivora Boisduval. III Near-ultra-violet reflection as the signal of intraspecific communication.* Z. vergl. Physiologie *69:* 99–116.

SCHMIDT, K. 1965. *Untersuchungen zur Determination der Schuppenform und der Schuppenfarbe auf dem Vorderflügel von Plodia interpunctella.* Zool. Jb. Anat. Ontog. *82:* 189–242.

SCHMIDT, K. & PAULUS, H. 1970. *Die Feinstruktur der Flügelschuppen einiger Lycaeniden (Insecta: Lepidoptera).* Z. Morph. Ökol. Tiere *66:* 224–241.

SEYER, H. 1982. *Verwandtschaft und Arealgenese der Papilio machaon-Population in der westlichen Paläarktis.* Diss. Univ. Saarbrücken, 1981, 114 p.

SILBERGLIED, R. E. & TAYLOR, O. R. 1973. *Ultraviolet differences between the sulphur butterflies, Colias eurytheme and C. philodice, and a possible isolating mechanism.* Nature *241:* 406–408.

SÜFFERT, F. 1924. *Morphologie und Optik der Schmetterlingsschuppen, insbesondere der Schillerfarben der Schmetterlinge.* Z. Morph. Ökol. Tiere *1:* 171–308.

(erhalten am 20.4.83)