

Die Gattung *Coenonympha* HÜBNER, 1819, in Europa: Systematik, Ökologie und Schutz

(Lepidoptera: Papilionoidea: Nymphalidae: Satyrinae)

MARTIN WIEMERS

Key words: Europe; allozyme electrophoresis; systematics; identification; ecology; conservation.

Abstract: A review of the systematics, ecology and conservation of the 13 species of the genus *Coenonympha* which are currently recognized from Europe is presented. The paper comprises results from allozyme electrophoretic studies in several *Coenonympha* species with a focus on *C. glycerion*. These prove that populations of the latter species from the Iberian Peninsula are genetically differentiated from Central European populations, but freely interbreed in the Pyrenees. Therefore the taxon *iphioides* should be regarded as a subspecies of *C. glycerion*.

Authors' address: Dr. Martin Wiemers, Department für Populationsökologie, Universität Wien, Althanstr. 14, A-1090 Wien, martin.wiemers@univie.ac.at.

Price: 12,-- €

Inhaltsverzeichnis:

1.	Einleitung	2
2.	Die Gattung <i>Coenonympha</i>	4
3.	Enzymelektrophoretische Untersuchungen	7
3.1	Einleitung	7
3.2	Material und Methoden	7
3.3	Ergebnisse	9
3.4	Diskussion	13
4.	Bestimmungsschlüssel der europäischen <i>Coenonympha</i> -Arten	14
5.	Die europäischen <i>Coenonympha</i> -Arten	15
	<i>C. tullia</i>	15
	<i>C. rhodopensis</i>	17
	<i>C. glycerion</i>	18
	<i>C. hero</i>	19
	<i>C. arcania</i>	20
	<i>C. gardetta</i>	21
	<i>C. leander</i>	23
	<i>C. dorus</i>	24
	<i>C. corinna</i>	25
	<i>C. pamphilus</i>	26
	<i>C. lyllus</i>	28
	<i>C. thyrsis</i>	28
	<i>C. oedippus</i>	29
6.	Gefährdung und Schutz	30
7.	Summary	33
8.	Zitierte Literatur	34
9.	Anhang	40

1. Einleitung

Die Wiesenvögelchen der Gattung *Coenonympha* sind jedem europäischen Schmetterlingskundler ein Begriff, denn in den meisten grasigen Habitaten sind Vertreter dieser Augenfalter oft zahlreich anzutreffen. Allerdings sind die heimischen Arten eher unscheinbar braun gefärbt und wurden daher vielfach nur stiefmütterlich behandelt. So kommt es, dass ihre Biologie und Ökologie erst in den letzten Jahren besser erforscht und auch heute noch recht lückenhaft bekannt ist. Dies ist umso bedauerlicher, als einige Arten zu den in Europa am stärksten gefährdeten Tagfaltern gehören. An erster Stelle ist hier die vom Aussterben bedrohte *Coenonympha oedippus* zu nennen, nach der diese Zeitschrift benannt worden ist, aber auch *C. hero* und *C. tullia* sind hochgradig gefährdet. Dies war ein Anlaß für mich, die publizierten Kenntnisse für die vorliegende Arbeit zusammenzutragen, um weitere Forschungen zu erleichtern.

Die Gattung *Coenonympha* ist aber auch aus evolutionsbiologischer Sicht hochgradig interessant. Es gibt hier viele Artenkomplexe, die Systematikern schon seit langer Zeit Kopfzerbrechen bereiten, weil die Artgrenzen nicht klar erkennbar sind. Ursachen dafür sind einerseits die zum Teil ausgeprägte innerartliche Variationsbreite vieler Arten mit der Ausbildung ökologisch bedingter Formen (sehr ausgeprägt z.B. bei *C. tullia*) und andererseits Hybridisierungen zwischen eiszeitlich isolierten und differenzierten Populationen in sekundären Kontaktzonen (z.B. bei den nahe verwandten Taxa *arcania/gardetta* sowie *glycerion/iphoides*). Um ökologisch bedingte Variation von genetischer Differenzierung zu trennen, hat sich die Methode der Allozymelektrophorese als sehr hilfreich erwiesen, da Allozyme (von wenigen Ausnahmen abgesehen) nicht durch Umweltbedingungen modifiziert werden. Mit dieser Methode ist es bei genügender Differenzierung zweier Populationsgruppen nicht nur möglich, Hybride festzustellen, sondern auch das Ausmaß des Genflusses zu bestimmen.

Dies war auch der Hintergrund, warum der Autor vor über 16 Jahren, angeregt durch Fachdiskussionen mit dem Herausgeber dieser Zeitschrift, seine Diplomarbeit zum systematisch schwierigen *Coenonympha arcania*-Komplex mit Hilfe der Allozymelektrophorese begonnen hat (WIEMERS 1994). Diese Arbeit hat u.a. zur Klärung des Status von *darwiniana* beigetragen (WIEMERS 1998). Einige interessante noch unveröffentlichte Ergebnisse hieraus zu anderen *Coenonympha*-Arten (und insbesondere zum Status von *iphoides*) sind auch heute noch aktuell und sollen daher an dieser Stelle erstmals publiziert werden (Kapitel 3). Bei einer Reihe weiterer Taxa wären zukünftige genetische Untersuchungen sehr wünschenswert, um deren systematischen Status zu klären (z.B. bei *C. rhodopenis*, *C. orientalis* und *C. lyllus*).

Als Bestimmungshilfe folgt in Kapitel 4 ein Schlüssel zur Identifikation der europäischen *Coenonympha*-Arten. In Kapitel 5 wird der aktuelle Stand ihrer Systematik (mit den wichtigsten Synonymen), Verbreitung, Phänologie und Ökologie behandelt und Kapitel 6 bietet einen Überblick zur Gefährdung und zum Schutz aller Arten. Ein umfangreiches Literaturverzeichnis schließt die Arbeit ab. Vertreter aller Arten und einiger wichtiger Unterarten werden auf Farbtafeln abgebildet.

Legende zu den Farbtafeln:

Tafel 1:

- 1./2. *C. tullia* ♂, FIN: Karvia, 15.6.1993, J. Ketonen
3./4. *C. tullia* ♀, FIN: Tammisaari, 2.7.1993, J. Ketonen
5./6. *C. rhodopensis* ♂, BG: Hambar Dere Tal: Mt. Alibotush (2000m), 11.7.1994, Z. Kolev
7./8. *C. rhodopensis* ♀, BG: Makedonia: Pirin: Saralia (1800m), 5.7.1976, K. Cerny
9./10. *C. glycerion glycerion* ♂, FIN: EH Rapola, 19.6.1993, J. Ketonen
11./12. *C. glycerion glycerion* ♀, FIN: Korppoo, 1.7.1993, J. Ketonen
13./14. *C. glycerion iphioides* ♂, E: Kastilien: Hoyos: S Gredos (1400m), 15.7.1936, H. Reisser
15./16. *C. glycerion iphioides* ♀, E: Kastilien: Hoyos: S Gredos (1600m), 2.7.1934, H. Reisser

Tafel 2:

- 17./18. *C. hero* ♂, EST: Tammispea, 21.6.1994, K. Kulmala coll.
19./20. *C. hero* ♀, EST: Madise, 25.6.1994, K. Kulmala coll.
21./22. *C. arcania* ♂, S: Nacka: Erstavik, 10.7.1987, EK Hannukainen, (K. Kulmala coll.)
23./24. *C. gardetta orientalis* ♂, [Holotypus]: BIH: Stolac (1673m), 25.7.1902, Sturany (NHMW)
25./26. *C. g. gardetta* ♂, A: Kärnten: Großglockner: Guttal (2100m), 30.7.1973, Aalto & Räsänen
27./28. *C. g. gardetta* ♀, A: Kärnten: Großglockner: Guttal (2100m), 30.7.1973, Aalto & Räsänen
29./30. *C. gardetta darwiniana* ♂, CH: Wallis: Laquintal (1400-1700m), 14.-16.7.1964, P. Nijssen
31./32. *C. gardetta darwiniana* ♀, CH: Wallis: Simplonpass (2000m), 10.7.1990, P. Nijssen

Tafel 3:

- 33./34. *C. leander* ♂, BG: Sofia: Kokalyane (700m), 28.6.1989, Z. Kolev
35./36. *C. leander* ♀, BG: SW: Bonsovipolyani, Mt. Lyulin (1000m), 3.6.1994, Z. Kolev
37./38. *C. dorus* ♂, E: Albarracin, 16.7.1972, O. Kudrna
39./40. *C. dorus* ♀, F: Aude: Narbonne, 2.7.1966, G. Hesselbarth
41./42. *C. c. corinna* ♂, F: Korsika: Evisa, Juni 1921, O. Bubacek
43./44. *C. c. corinna* ♀, F: Korsika: Ajaccio, Juni 1921, O. Bubacek
45./46. *C. corinna elbana* ♂, I: Elba: Marciana Alta, 16.6.1973, G. Leigheb
47./48. *C. corinna elbana* ♀, I: Toscano Ansedonia, 22.5.1964, C. della Bruna

Tafel 4:

- 49./50. *C. pamphilus* ♂, FIN: EH Korpilahti Vaarunvuori, 5.7.1991, K. Kulmala
51./52. *C. pamphilus* ♀, FIN: Korppoo, 6.8.1993, J. Ketonen
53./54. *C. lyllus* ♂, P: San Fiel, VI/VII 1910, J. Dayrem (NHMW)
55./56. *C. lyllus* ♀, E: Mallorca: Palma Jorda, Sommer 1925 (NHMW)
57./58. *C. thyraxis* ♂, GR: Kreta: Elounda, 21.5.1993, B. Vanholder, Z. Kolev
59./60. *C. thyraxis* ♀, GR: Kreta, 6.7.1984, Hilanne
61./62. *C. oedippus* ♂, A: ex, coll. Neuburger
63./64. *C. oedippus* ♀, H: Budapest, 20.6.1911, coll. R. Öller

Abb. 1-22, 25-52 & 57-64 mit Genehmigung des Autors entnommen aus: ROINE, A., 2000. Butterflies of Europe. – LepiBase 2.0, Vanha-Ulvila. Übrige Aufnahmen vom Autor.

Danksagung:

ANTTI ROINE danke ich für die Erlaubnis, Fotos aus seinem Programm LepiBase für diese Arbeit zu reproduzieren. Bei Dr. OTAKAR KUDRNA möchte ich mich für fachliche Beratung und Hilfestellung ganz herzlich bedanken.

Abkürzungsverzeichnis:

BMNH	British Museum (Natural History), London
F1	1. Filialgeneration
Hfl.	Hinterflügel
L1	1. Larvenstadium
NHMW	Naturhistorisches Museum, Wien
OS	Oberseite
TL	Type locality (eng.) = Typenfundort
UPGMA	Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean
US	Unterseite
Vfl.	Vorderflügel
ZFMK	Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn

2. Die Gattung *Coenonympha*

Coenonympha HÜBNER, 1819. Verz. bekannt. Schmett. (5): 65. Typus-Art festgelegt von BUTLER (1868): *Papilio geticus* ESPER, 1793 [= *Coenonympha oedippus* FABRICIUS, 1787]

Systematische Stellung:

Nach der grundlegenden Studie von MILLER (1968) und einigen Anpassungen aufgrund neuerer Studien (s. BOZANO 2002) gehört die Gattung *Coenonympha* HÜBNER [1819] (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) zum Tribus Melanitini MILLER, 1968 und dem Subtribus Coenonymphina MILLER, 1968. Neben der Gattung *Coenonympha* sensu DAVENPORT (1941) umfasst dieser Subtribus nach BOZANO (2002) noch die Gattungen *Sinonympha* LEE, 1974 (1 Art in China) und *Triphysa* ZELLER, 1850 (2 Arten in Südrussland und Ostasien). Auch nach den neuesten Arbeiten zur molekularen Phylogenie der Satyrinae von MARTIN et al. (2000) und PENA et al. (2006) bleibt die Schwestergruppe der Coenonymphina unklar. Jedenfalls scheint *Aphantopus* mit *Coenonympha* nicht nächstverwandt zu sein, sondern zum Subtribus *Maniolina* zu gehören.

Systematik von *Coenonympha*:

Die letzte Monographie der Gattung *Coenonympha* stammt von DAVENPORT (1941), der 23 Arten anerkennt, die bis auf eine nearktische Art (*C. haydenii* EDWARDS, 1872) alle in der Paläarktis vorkommen. Von diesen sind manche in den letzten Jahrzehnten in weitere Arten aufgespalten worden. **Tab. 1** listet die derzeit anerkannten 28 Arten auf. Von diesen sind 13 Arten aus Europa bekannt. Die vornehmlich asiatische *Coenonympha amaryllis* erreicht nur im Südrural randlich europäisches Gebiet und wird hier nicht weiter behandelt. Als Artkonzept wird das biologische Artkonzept nach MAYR (1942; 1967) verwendet, mit leichten Anpassungen aufgrund neuerer molekulargenetischer Erkenntnisse nach COYNE & ALLEN ORR (2005).

Über die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Gattung ist bisher wenig bekannt. DAVENPORT (1941) unterteilt sie nach Genitalunterschieden in vier Untergruppen, die monotypische *Oedippus*-, *Haydenii*- und *Semenovi*-Gruppe, sowie die *Chortobius*-Gruppe, zu der alle übrigen *Coenonympha*-Arten gestellt werden. Genitalmorphologische Unterschiede in dieser Gruppe sind aber sehr gering (MUSCHAMP 1915). DNA-Sequenzen liegen derzeit erst für wenige Taxa vor (**Tab. 2**) und eine phylogenetische Analyse dieser Sequenzen hat daher derzeit wenig Aussagekraft.

Tab. 1. Die Arten der Gattung *Coenonympha*

Art	Verbreitung
<i>C. tullia</i> (MÜLLER, 1764)	nördliche Holarktis
* <i>C. rhodopensis</i> (ELWES, 1900)	Italien & Balkan
<i>C. glycerion</i> (BORKHAUSEN, 1788)	Eurasien
<i>C. mahometana</i> (ALPHERAKY, 1888)	Zentralasien: Tian-Shan & Alatau
<i>C. sunbecca</i> (EVERSMANN, 1843)	Zentralasien: Tian-Shan
<i>C. symphita</i> LEDERER, 1870	Transkaukasien
<i>C. amaryllis</i> (STOLL, 1782)	Asien
<i>C. sinica</i> ALPHERAKY, 1888	China: Gansu & Xinjiang
<i>C. mangeri</i> BANG-HAAS, 1927	Nord-Afghanistan
<i>C. hero</i> (LINNAEUS, 1761)	gemäßigte Paläarktis
<i>C. arcania</i> (LINNAEUS, 1761)	kontinentales Europa
* <i>C. gardetta</i> (DE PRUNNER, 1798)	Alpen, Forez & Balkan
<i>C. arcanioides</i> (PIERRET, 1837)	Nordwestafrika
<i>C. leander</i> (ESPER, 1784)	Südosteuropa, Kaukasus & Türkei
<i>C. nolckeni</i> ERSCHOFF, 1874	Zentralasien
<i>C. mongolica</i> ALPHERAKY, 1881	östl. Kazachstan & nordwestl. China
<i>C. dorus</i> (ESPER, 1782)	Südwesteuropa
* <i>C. fettigii</i> OBERTHÜR, 1874	Nordwestafrika
* <i>C. austauti</i> (OBERTHÜR, 1881)	NO-Marokko & NW-Algerien
<i>C. vaucheri</i> BLACHIER, 1905	NW Afrika: Hoher Atlas & Rif
<i>C. corinna</i> (HÜBNER, 1803)	Korsika, Sardinien, Elba, Toskana
<i>C. saadi</i> (KOLLAR, 1850)	Vorderasien
<i>C. pamphilus</i> (LINNAEUS, 1758)	Westpaläarktis
* <i>C. lyllus</i> (ESPER, 1805)	NW-Afrika, südl. iberische Halbinsel, Balearen, Sardinien, Libanon, Kurdistan, NO-Iran
<i>C. thyrsis</i> (FREYER, 1845)	Kreta
<i>C. semenovi</i> ALPHERAKY, 1887	Zentral-China
<i>C. haydenii</i> EDWARDS, 1872	USA: nördliche Rocky Mountains
<i>C. oedippus</i> (FABRICIUS, 1787)	gemäßigte Paläarktis

* Von DAVENPORT (1941) noch als Unterarten behandelte Taxa.

Fett markiert: In Europa vorkommende Arten.

Tab. 2. DNA-Sequenzen (COI) von *Coenonympha* (und Außengruppe)

GenBank Nummer	Taxon	Herkunft	Referenz
AF170860	<i>Coenonympha tullia</i>	USA: California: Oak-land Hills	CATERINO et al. (2001)
AY346229	<i>Coenonympha hero</i>	Schweden: Värmland	VILA & BJÖRKLUND (2004)
AY346230	<i>Coenonympha arcania</i>	Spanien: Galicia	VILA & BJÖRKLUND (2004)
AY346231	<i>Coenonympha glycerion</i>	Spanien: Galicia	VILA & BJÖRKLUND (2004)
AY346232	<i>Coenonympha pamphilus</i>	Spanien: Galicia	VILA & BJÖRKLUND (2004)
AY508561	<i>Oressinoma sorata</i>	Ecuador: Pichincha	MURRAY & PROWELL (2005)

Ein mit dem Bayesschen Verfahren (s. HÜLSENBECK & RONQUIST 2001) berechneter phylogenetischer Baum anhand von 1252bp der mitochondrialen Cytochrom *c* Oxidase I mit *Oressinoma sorata* (Euptychiini) als Außengruppe ist in Fig. 1 dargestellt. Eindeutig ist die nahe Verwandtschaft von *C. arcania* mit *C. hero*.

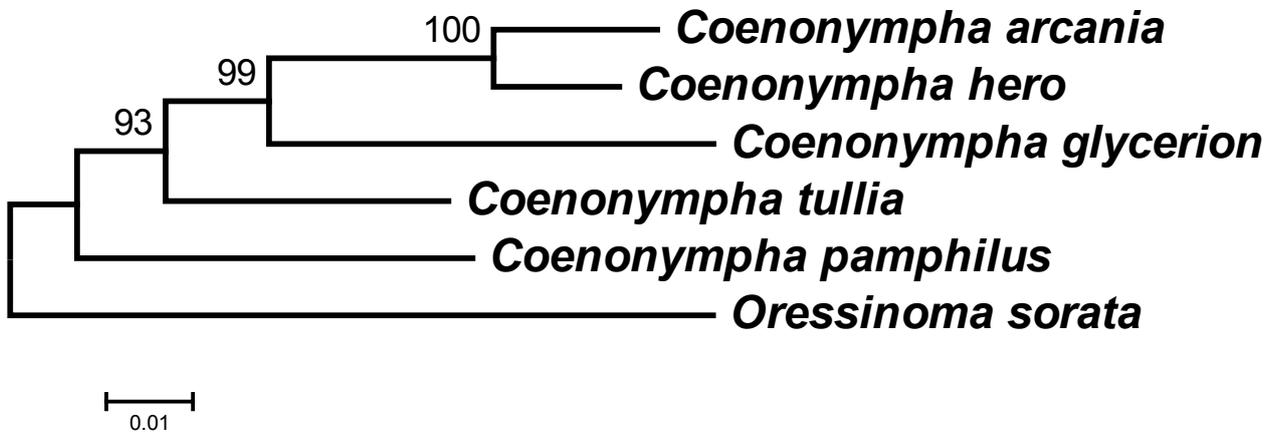


Fig. 1. Konsensus-Phylogramm nach dem Bayesschen Verfahren (MrBayes 3.1.1 mit 201600 Generationen, burnin=10 und ansonsten Standard-Einstellungen)

Verbreitung:

Der Verbreitungsschwerpunkt der holarktischen Gattung *Coenonympha* liegt in der Paläarktis, wo fast in jedem Gebiet Vertreter der Gattung verbreitet sind. In Europa gibt es nur wenige größere Areale, in denen keine *Coenonympha*-Arten vorkommen: Island, Nordnorwegen, Shetland-Inseln, Zypern, mittelatlantische Inseln (Kanaren, Madeira, Azoren). Für die Verbreitungsangaben bei den einzelnen Arten wurden neben dem einzigen europäischen Verbreitungsatlas von KUDRNA (2002) auch zahlreiche nationale und regionale Atlanten konsultiert, z.B. ABADJIEV (2001), ASHER et al. (2001), BUSZKO (1997), ESSAYAN (1983), GONSETH (1987), HENRIKSEN & KREUTZER (1982), JAKSIC (1988), REICHL (1992), REINHARD (1982) und ROMO et al. (2003).

Phänologie:

Die Anzahl der Generationen schwankt zwischen einer und drei Generationen. Die polyvoltinen Arten sind plastisch in ihrem Entwicklungszyklus und bilden an nördlichen oder hochgelegenen Standorten nur eine Generation aus. Bei allen Arten überwintert die Raupe.

Ökologie:

Wenngleich die verschiedenen *Coenonympha*-Arten sehr unterschiedliche Habitate besiedeln, so sind alle Arten auf grasige Standorte angewiesen, da die Raupen aller Arten an Gräsern leben. Die Eier werden einzeln an Gräser oder auch an pflanzliches Substrat in der Nähe abgelegt. Die Artzugehörigkeit der Gräser spielt eine untergeordnete Rolle, wichtiger für eine optimale Raupenentwicklung sind deren Beschaffenheit und Nährstoffgehalt sowie ein passendes Mikroklima in der Umgebung. Die genauen ökologischen Ansprüche sind aber bei den meisten Arten noch unzureichend untersucht. Die Unterschiede in den ökologischen Ansprüchen bedingen auch Unterschiede in biologischen Entwicklungsparametern, wie sie für die nordwesteuropäischen Arten von BINK (1992) aufgeführt werden (**Tab. 3**).

Tab. 3. Biologische Parameter NW-europäischer *Coenonympha* nach BINK (1992)

<i>Art</i>	<i>tullia</i>	<i>pamphilus</i>	<i>glycerion</i>	<i>arcania</i>	<i>hero</i>	<i>oedippus</i>
Vorderflügel- länge (mm)	19 (17-21)	15 (14-17)	17 (16-18)	18 (16-20)	17 (16-18)	20 (18-21)
Reifezeit Weibchen (Tage)	3-5	3-5	3-4	4-5	5-7	3-4
Anzahl Eier beim Schlupf	52 (35-63)	55 (46-64)	34 (31-37)	46 (38-51)	23 (20-26)	41 (34-49)
Maximale Eiproduktion	80 (60-100)	143 (117- 168)	72 (56-88)	77 (64-90)	56 (48-64)	76 (63-89)
Eidauer	15 (13-18)	13 (5-16)	12 (6-14)	13 (7-16)	14 (11-16)	14 (10-19)
Raupenzeit	310-330	35 (31-46) 60-340	310-330	310-330	310-330	310-330
Puppenzeit	16 (9-23)	14 (8-26)	15 (10-19)	15 (10-19)	17 (14-22)	16 (13-19)
Falterzeit	10 (7-14)	16 (11-22)	14 (9-18)	14 (9-18)	12 (8-16)	12 (8-16)
Eiablagen pro Tag	10 (6-14)				10-15	17 (10-24)

Von den untersuchten Arten hat *C. pamphilus* mit Abstand die höchste und *C. hero* die geringste Eiproduktion. *C. pamphilus* hat zudem die höchste Lebensdauer. Dies stimmt mit der These von KARLSSON & WIKLUND (2005) überein, dass Offenlandarten eine höhere Fruchtbarkeit und längere Lebensdauer haben als Waldarten. Eine längere Lebensdauer hat möglicherweise auch einen Einfluss auf die Paarungssysteme (WICKMAN 1992). Während bei nicht-territorialen Arten die Männchen auf der Suche nach Weibchen patrouillieren, warten bei territorialen Arten die Männchen an bestimmten Balzplätzen, meist Landmarken wie exponierte Büsche, auf unverpaarte Weibchen, die solche Balzplätze zur Paarung aktiv aufsuchen. Laut WICKMAN (1996) ist Territorialverhalten unter den schwedischen *Coenonympha*-Arten bei *C. pamphilus* und *C. arcania* am Stärksten ausgeprägt, weniger stark bei *C. hero* und gar nicht bei *C. tullia*.

3. Enzymelektrophoretische Untersuchungen

3.1. Einleitung

Im Rahmen einer Diplomarbeit zur morphologischen und genetischen Differenzierung im *Coenonympha arcania*-Komplex (WIEMERS 1994) wurden auch eine Reihe anderer *Coenonympha*-Arten untersucht. Während die Ergebnisse der Allozym-Elektrophorese im *C. arcania*-Komplex inzwischen publiziert worden sind (WIEMERS 1998), blieben die übrigen Ergebnisse bisher unveröffentlicht. An dieser Stelle sollen daher erstmals die Ergebnisse der genetischen Analysen bei den übrigen untersuchten Taxa (insbesondere *C. glycerion*, ferner *C. dorus*, *C. hero*, *C. pamphilus* und *C. tullia*) publiziert werden.

3.2. Material und Methoden

Das von WIEMERS (1994) verwendete Material von *Coenonympha* außerhalb des *C. arcania*-Komplexes ist in **Tab. 4** aufgelistet.

Tab. 4. Material von *Coenonympha*

Nr	Fundort	Staat	Höhe	Datum	dorus	glyce- rion	hero	pam- philus	tullia
2	Fontana / Val Bedretto	CH	1300m	23-Juni-91					5
20	Grand St. Bernard	I	1700m	04-Juli-91					1
23	Plampincieux / Mt. Saxe	I	1650m	05-Juli-91					3
29	Chezal / Prigelato	I	1900m	08-Juli-91			6		
30	Cesana Torinese / Piemonte	I	1400m	08-Juli-91			17		
32	Maison-Méane / C. d. Larche	F	1800m	11-Juli-91			13		
38	Estenc / Col de Cayolle	F	1900m	13-Juli-91			9		
42	Montclus / Serres	F	700m	15-Juli-91	12				
46	Ägerried / Rothenthurm	CH	900m	18-Juli-91					7
57	Val di Campo / Poschiavo	CH	2000m	22-Juli-91					2
58	Passo del Tonale / Lombardia	I	1900m	23-Juli-91					6
63	Hammelburg / Saale	D	300m	19-Juni-91					2
64	Oberntief / Bad Windsheim	D	300m	20-Juni-91			14		3
65	Moscardon / Teruel	E	1400m	11-Juli-91	6		9		
66	Albarraçin / Teruel	E	1300m	12-Juli-91	14				
67	Una / Serrania de Cuenca	E	1300m	13-Juli-91			11		
68	Pto. de Tosas / Ostpyrenäen	E	1700m	17-Juli-91			15		
69	Val d'Eyne / Ostpyrenäen	F	1500m	22-Juli-91			10		
70	Llous / Err / Ostpyrenäen	F	1600m	23-Juli-91			8		
71	Vennermoor / Osnabrück	D	50m	23-Juni-92					14
86	Stedtlingen / Rhön	D	425m	18-Juli-92			6		

Die Untersuchung erfolgte mittels vertikaler Stärkegel-Elektrophorese. Eine detaillierte Beschreibung der Methodik findet sich in GEIGER (1990), PELZ (1995) und WIEMERS (1998). Getestet wurden 25 verschiedene Loci (ACPH, 3.1.3.2; AK, 2.7.4.3; BDH, 1.1.1.30; DIA, 1.6.2.2; EST, 3.1.1.1; FUM, 4.2.1.2; G6PD, 1.1.1.49; GOT-1 & GOT-2, 2.6.1.1; GPDH, 1.1.1.6; GPT, 2.6.1.2; HK, 2.7.1.1; IDH-1 & IDH-2, 1.1.1.42; LAP, 3.4.1.1; LDH, 1.1.1.27; MDH-1 & MDH-2, 1.1.1.37; ME, 1.1.1.40; PGD, 1.1.1.44; PGI, 5.3.1.9; PGM, 2.7.5.1; PK, 2.7.1.40; SOD, 1.15.1.1; XDH, 1.2.3.2).

Zur Bewertung der genetischen Variabilität wurden die verschiedenen Polymorphismus-Maße für die einzelnen Populationen gemittelt über die untersuchten Loci berechnet. Für einen Vergleich des Polymorphismus der verschiedenen Populationen und Taxa ist die mittlere Heterozygotie H das geeigneteste Maß und wird daher für die Besprechung vornehmlich berücksichtigt.

Die Berechnung von F_{ST} -Werten erfolgte zur Beschreibung der genetischen Differenzierung von Populationen und bei *C. glycerion* wurde auch eine hierarchische F-Statistik nach WRIGHT (1978) durchgeführt, um die genetische Differenzierung vorgegebener Taxa in einem hierarchischen Modell zu testen.

Die genetischen Abstände wurden mit verschiedenen genetischen Distanzmaßen (**Tab. 5**) auf der Basis 9 polymorpher Loci für alle *Coenonympha*-Arten und getrennt für *C. glycerion* berechnet.

Für die anschließend durchgeführte UPGMA-Clusteranalyse wurden vornehmlich die Nei'schen genetischen Abstände (Methode 2) verwendet.

Tab. 5. Genetische Distanzmaße

<i>Nr.</i>	<i>Distanz-Maß</i>	<i>Referenz</i>
1	Nei unbiased	NEI (1978)
2	Nei	NEI (1972)
3	Nei unbiased minimum	NEI (1978)
4	Nei's minimum	NEI (1972)
5	Rogers	ROGERS (1972)
6	Rogers modifiziert	WRIGHT (1978)
7	Prevosti	WRIGHT (1978)
8	Chord	CAVALLI-SFORZA & EDWARDS (1967)
9	Arc	CAVALLI-SFORZA & EDWARDS (1967)

3.3. Ergebnisse

Von den getesteten Allozym-Loci war nur ein Teil polymorph und hatte vollständig auswertbare Banden. Die Allelfrequenzen dieser Loci sind im Anhang aufgelistet.

Erläuterungen der Allelfrequenzen:

Bei *C. glycerion* besitzt die IDH-2 diagnostischen Wert: Die Populationen der Nominatunterart sind streng monomorph für das Allel B, *iphioides* dagegen für das Allel A. Bei den Pyrenäen-Populationen („ssp. *pearsoni*“) kommen beide Allele vor (A: 40%; B: 60%).

Bei der MDH-2 treten bei *glycerion* die Allele A, B, C und D auf. *C. glycerion glycerion* hat C als Haupt- und B als zweites Allel (Frequenz: 66 bzw. 34%). Bei *iphioides* ist das Verhältnis umgekehrt (65 bzw. 30%) und bei den Pyrenäen-Populationen ist das Verhältnis ähnlich (Frequenz: 33 bzw. 20%), zusätzlich besitzen diese aber noch Allel A (40%) und D (6,7%).

Bei der α -Glycerophosphat-Dehydrogenase (GPDH) ist Allel A vermutlich das Hauptallel bei alpinen Populationen, während Allel B in Zentralspanien (ssp. *iphioides*) vorherrscht. In den Pyrenäen treten beide Allele etwa gleich häufig auf.

Bei *C. dorus* stellt die PGD eventuell ein diagnostischer Locus dar für die französische Population mit Markerallel A gegenüber spanischen Populationen mit den Markerallelen C und E. Allerdings war die Stichprobengröße der französischen Population zu gering für sichere Aussagen.

Die beiden (relativ kleinen) Stichproben von *C. tullia* unterscheiden sich nur geringfügig am Locus GOT-1, wo in Norddeutschland (ssp. *davus*) nur Allel C gefunden wurde, während bei der alpinen Population (ssp. *tullia*) Allel D (91,7%) dominiert.

Bei *C. pamphilus* waren die Stichproben an den einzelnen Lokalitäten generell zu gering für einen Vergleich miteinander und wurden daher zur Auswertung gepoolt.

Genetischer Polymorphismus:

Ein Vergleich der verschiedenen *Coenonympha*-Taxa (**Tab. 6**) zeigt, dass die Werte für H bei den meisten Arten um 0.15 liegen. *C. dorus* und *C. glycerion* sind etwas polymorpher (H=0.20-0.25), wohingegen die einzige untersuchte Population von *C. hero* (H=0.05) an allen untersuchten Loci mit Ausnahme der PGI (2 Allele) mono-

morph ist. Weiterhin fällt auf, dass *darwiniana* mit $H=0.23$ im Vergleich zu den übrigen *gardetta*-Populationen und zu *C. arcania* einen wesentlich höheren Heterozygotie-Grad besitzt. Gleiches gilt auch für die Pyrenäen-Populationen von *C. glycerion* mit $H=0.32$ im Vergleich zu den übrigen *C. glycerion*-Populationen.

Tab. 6. Genetische Variabilität an 9 Loci bei *Coenonympha*
(PGI-1, BDH-1, PGD-1, IDH-1, IDH-2, GOT-1, GOT-2, MDH-1, MDH-2)

Taxon	Mittlere Stichprobengröße	Mittlere Anzahl Allele / Locus	Anteil polymorpher Loci*	Mittlere Heterozygotie		
				beobachtet	HdyWbg erwartet**	F(IS)
<i>C. arcania</i>	206.0±16.9	4.0±0.6	88.9	0.153±0.048	0.215±0.062	0.288
<i>C. gardetta gardetta</i>	218.9±21.9	3.4±0.5	88.9	0.122±0.041	0.179±0.065	0.318
<i>C. gardetta darwiniana</i>	302.1±23.3	4.3±0.7	88.9	0.233±0.073	0.304±0.099	0.234
<i>C. glycerion glycerion</i>	36.4± 3.7	2.3±0.3	88.9	0.218±0.058	0.291±0.070	0.251
<i>C. glycerion iphioides</i>	15.8± 1.0	2.8±0.5	88.9	0.223±0.059	0.286±0.075	0.220
<i>C. glycerion pearsoni</i>	27.3± 2.0	2.8±0.5	88.9	0.319±0.089	0.352±0.092	0.094
<i>C. dorus dorus</i>	7.8± 0.5	1.8±0.3	55.6	0.242±0.101	0.255±0.082	0.051
<i>C. dorus fonti</i>	15.6± 1.3	2.7±0.6	77.8	0.179±0.080	0.300±0.104	0.403
<i>C. hero</i>	10.4± 1.0	1.1±0.1	11.1	0.051±0.051	0.057±0.057	0.105
<i>C. pamphilus</i>	14.0± 1.9	2.6±0.4	88.9	0.145±0.049	0.353±0.089	0.589
<i>C. tullia</i>	17.2± 1.1	2.1±0.3	77.8	0.146±0.082	0.222±0.068	0.342

* Ein Locus wird als polymorph betrachtet, wenn mehr als ein Allel gefunden wurde.

** Unbiased estimate (s. Nei, 1978)

Die Werte für die *glycerion*-Populationen sind in **Tab. 7** aufgelistet. Hier sind die Populationen mit dem höchsten Anteil an Heterozygoten die beiden Pyrenäen-Populationen, insbesondere diejenigen von der französischen Seite (G69/70 mit $H=0.35$).

Tab. 7. Genetische Variabilität an 9 Loci bei *Coenonympha glycerion*
(PGI-1, BDH-1, PGD-1, IDH-1, IDH-2, GOT-1, GOT-2, MDH-1, MDH-2)

Nr.	Fundort	Mittlere Stichprobengröße	Mittlere Anzahl Allele / Locus	Anteil polymorpher Loci*	Mittlere Heterozygotie		
					beobachtet	HdyWbg erwartet**	F(IS)
G29	Chezal	4.8±0.7	1.7±0.2	55.6	0.204±0.107	0.171±0.079	-0.193
G30	Cesana Torinese	10.6±1.4	1.8±0.2	66.7	0.203±0.067	0.292±0.081	0.305
G32	Maison-Méane	9.0±0.9	1.7±0.2	55.6	0.208±0.072	0.206±0.070	-0.010
G38	Esteng	6.8±0.8	1.6±0.2	55.6	0.196±0.065	0.241±0.079	0.187
G65	Moscardon	7.4±0.6	2.3±0.5	77.8	0.197±0.069	0.273±0.090	0.278
G67	Una/Cuenca	8.3±0.6	2.3±0.3	77.8	0.253±0.078	0.289±0.078	0.125
G68	Tosas	12.8±0.9	2.6±0.5	77.8	0.286±0.091	0.325±0.089	0.120
G69/70	Val d'Eyne	14.6±1.1	2.7±0.5	88.9	0.346±0.093	0.364±0.095	0.049
G86	Stedtlingen	5.4±0.3	1.7±0.2	55.6	0.244±0.088	0.221±0.081	-0.104

* Ein Locus wird als polymorph betrachtet, wenn mehr als ein Allel gefunden wurde.

** Unbiased estimate (s. Nei, 1978)

Nicht-hierarchische F-Statistik:

Bei *C. glycerion* (s. **Tab. 8**) ist der mittlere F_{ST} -Wert über 9 polymorphe Loci mit 0,336 niedriger als im *arcania*-Komplex, aber deutlich über dem von *arcania* bzw. *gardetta*. Am IDH-2-Locus wird ein Differenzierungsgrad von 0,78 erreicht.

Tab. 8. Nicht-hierarchische F-Statistik bei *Coenonympha glycerion*

Locus	PGI-1	BDH-1	PGD-1	IDH-2	IDH-1	GOT-2	GOT-1	MDH-1	MDH-2	Mittel
F_{ST}	0,314	0,231	0,221	0,778	0,358	0,246	0,075	0,161	0,273	0,336

Tab. 9. Hierarchische F-Statistik von *C. glycerion*

Spezies	Subspezies			
<i>C. glycerion</i>	<i>glycerion</i> <i>pearsoni</i> <i>iphioides</i>			
Hierarchieebene X	Hierarchieebene Y	Varianz F_{XY}	$N_e m$	Bewertung
Population	Subspezies	0,513	0,178	1,154 Genfluß
Population	Spezies	1,003	0,297	0,592 geringer Genfluß
Subspezies	Spezies	0,490	0,145	1,474 Genfluß

Ebene X- Y	Locus	PGI-1	BDH-1	PGD-1	IDH-2	IDH-1	GOT-2	GOT-1	MDH-1	MDH-2
Population - Subspezies	F_{XY}	0,285	0,156	0,011	0,110	0,167	0,228	0,011	0,154	0,196
	Varianz	0,189	0,056	0,004	0,012	0,067	0,060	0,001	0,010	0,114
Population - Spezies	F_{XY}	0,283	0,182	0,185	0,770	0,326	0,188	0,030	0,105	0,215
	Varianz	0,187	0,067	0,073	0,327	0,162	0,047	0,003	0,006	0,128
Subspezies - Spezies	F_{XY}	-0,003	0,031	0,176	0,741	0,191	-0,051	0,018	-0,058	0,024
	Varianz	-0,002	0,012	0,070	0,315	0,095	-0,013	0,002	-0,003	0,014

Anmerkungen: Negative F_{XY} -Werte und Varianzen sind Berechnungsartefakte.

F_{XY} -Werte > 0,333 sind **fett** markiert.

Hierarchische F-Statistik:

Bei *C. glycerion* (**Tab. 9**) treten F-Werte über 0,333 nur am Locus IDH-2 zwischen den Hierarchieebenen "Subspezies" und "Spezies" ($F=0,74$) auf. Dieser Wert deutet auf eingeschränkten Genfluß zwischen den Subspezies *glycerion*, *pearsoni* und *iphioides* hin, allerdings muß beachtet werden, dass (im Gegensatz zum *arcania*-Komplex) alle untersuchten Populationen der verschiedenen Subspezies durch mehrere hundert Kilometer voneinander getrennt sind und damit der Isolationsfaktor der geographischen Distanz eine wesentlich höhere Rolle spielt. Bei der Mittelwertbildung über alle 9 polymorphen Loci sind keine Anzeichen eines verringerten Genflusses zwischen den Subspezies mehr erkennbar.

Genetische Distanzen:

Die Korrelationskoeffizienten der genetischen Distanzen bei den unterschiedlichen Methoden sind in der folgenden Tabelle (**Tab. 10**) aufgeführt:

Tab. 10. Kophenetische Korrelationskoeffizienten der genetischen Abstände

<i>Methode</i>	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>C. glycerion</i>	0,795	0,794	0,790	0,787	0,865	0,835	0,877	0,910	0,900
<i>Coenonympha</i>	0,739	0,741	0,793	0,795	0,837	0,851	0,840	0,864	0,856

Clusteranalyse:

Die Dendrogramme der *glycerion*-Populationen ergeben bei allen Methoden folgende Clusterung: Ein Teilzweig umfaßt die Populationen der Nominatunterart (incl. der „ssp. *bertolis*“ aus den Südwestalpen), der andere in zwei Teilclustern die Populationen der ssp. *iphioides* und *pearsoni*. Zwischen den verschiedenen Dendrogrammen liegt der einzige Unterschied in der Clusterung der Population von Chezal. Während diese bei Verwendung Nei'scher genetischer Distanzen zusammen mit derjenigen von Cesana Torinese clustert (**Fig. 2**), steht sie bei den Methoden mit Korrelationskoeffizienten $> 0,85$ isoliert gegenüber den anderen *g. glycerion*-Populationen, von denen die Populationen von Cesana Torinese und Maison-Méane (Col de Larche) ein gemeinsames Cluster bilden.

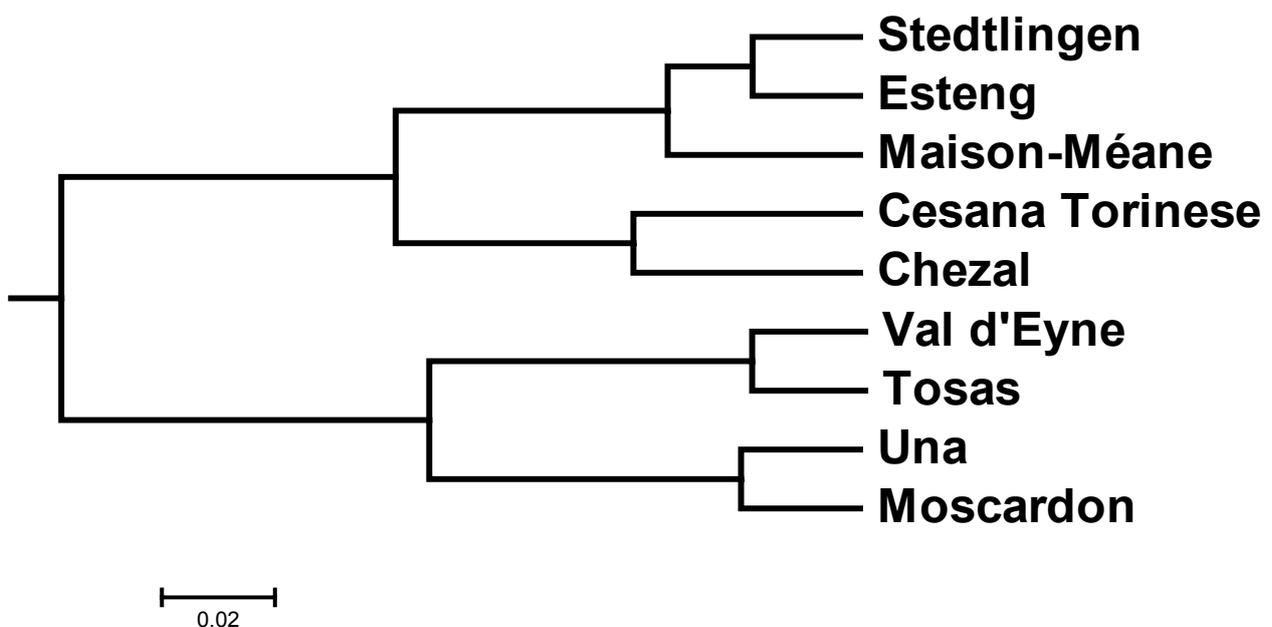


Fig. 2. UGPMA-Phänogramm der Allelfrequenzen bei *Coenonympha glycerion* (Distanzmaß nach NEI 1972)

Sehr ähnlich sind auch die Dendrogramme der *Coenonympha*-Taxa. Der einzige Unterschied liegt in der ersten Verzweigung. Während bei der Methode 2 (**Fig. 3**) der *arcania*-Komplex und *hero* ein gemeinsames Cluster gegenüber allen übrigen Arten bilden, clustern bei den Methoden 8-9 mit Korrelationskoeffizienten $> 0,851$ *pamphilus* mit *tullia* gegen alle übrigen Taxa. Allerdings sollte dieses Phänogramm aufgrund der geringen Zahl untersuchter Loci und Populationen einiger Taxa nicht überbewertet werden. Auffallend ist, dass *hero* ein Cluster mit *gardetta* bildet, aber von *hero* wurden nur wenige Tiere einer einzigen Population untersucht, die an fast allen Loci monomorph war. Bemerkenswert ist auch die große genetische Distanz zwischen den beiden *dorus*-Populationen aus Südfrankreich und Nordspanien.

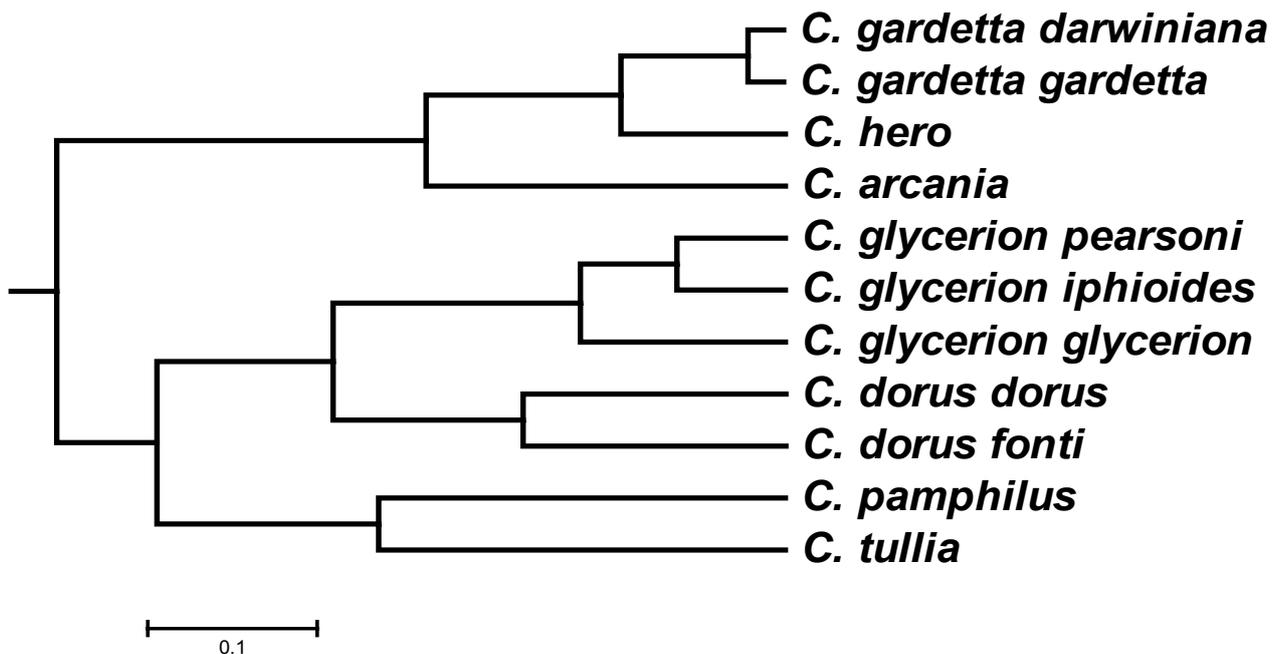


Fig. 3. UGPMA-Phänogramm der Allelfrequenzen bei *Coenonympha* (Distanzmaß nach NEI 1972)

3.4. Diskussion

Bei *Coenonympha glycerion* erbrachte die genetische Analyse keinerlei Hinweise auf Artschranken zwischen den untersuchten Populationen. Insbesondere konnte die Ansicht zahlreicher Autoren (z.B. HIGGINS & RILEY 1983; KUDRNA 1986), dass es sich bei dem Taxon *iphioides* STAUDINGER von der Iberischen Halbinsel um eine selbständige Art handelt, nicht bestätigt werden. Ein Beweis für Genfluß im Bereich der Pyrenäen bietet der Locus IDH-2 mit alternativ fixierten Markerallelen in den Populationen nördlich und südlich der Pyrenäen. Die Pyrenäenpopulationen besitzen beide Allele in hoher Frequenz, ohne dass signifikante Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht nachgewiesen werden konnten. Eine ähnliche Situation liegt vermutlich am GPDH-Locus vor. Auch die F-Statistik liefert keine Hinweise für eine ausgeprägte reproduktive Barriere zwischen spanischen und mitteleuropäischen Populationen. Auffallend ist, dass in der Hybridzone in den Pyrenäen der Heterozygotiegrad stark erhöht ist und an den Loci MDH-2, PGD und PGI seltene Allele in höherer Frequenz auftreten (Hybrizyme?). Da die Pyrenäen während der letzten Eiszeit stark vergletschert waren, stellt die dortige Hybridzone sehr wahrscheinlich eine sekundäre Kontaktzone von Populationen dar, die sich aus glazialen Refugien im Süden der Iberischen Halbinsel bzw. im nördlichen und/oder östlichen Mittelmeerraum wiederausbreitet haben.

Von den übrigen *Coenonympha*-Arten wurden nur wenige Populationen untersucht, die nur begrenzt Interpretationen zulassen. Die untersuchte Population von *C. hero* weist einen ungewöhnlich niedrigen Polymorphiegrad auf, was auf genetische Flaschenhalseffekte in der Vergangenheit hindeutet. Die beiden *C. dorus*-Populationen aus Südfrankreich und Nordspanien sind genetisch stark voneinander differenziert, obwohl sie sich morphologisch sehr ähnlich sind und von den meisten Autoren zur

gleichen Unterart gestellt werden. Dies könnte ein Hinweis auf unterschiedliche Glazialrefugien (nördlich und südlich der Pyrenäen) sein, ähnlich wie bei *C. glycerion*. Trotz vergleichbarer geografischer Distanz war dagegen bei den beiden *C. tullia*-Populationen aus Norddeutschland und den Alpen, die zwei verschiedenen Unterarten zugerechnet werden, die genetische Differenzierung relativ gering.

4. Bestimmungsschlüssel der europäischen *Coenonympha*-Arten

(verändert nach LAFRANCHIS 2004)

1. US gelblich-braun, im Postdiskalbereich der Hfl. und manchmal auch der Vfl. große schwarze Augenflecken mit weißer Kernung sowie blassgelbem und schwarzen Doppelring. US mit silbergrauer Submarginallinie. OS tief dunkelbraun, manchmal mit Augenflecken auf den Hfl.....*Coenonympha oedippus*
- Grundfarbe der US niemals gelblich-braun auf beiden Flügeln oder Augenflecken im Postdiskalbereich der Hfl.-US mit orangem Ring.....2
2. Hfl.-US entlang der Innenseite der schwarzen Augenfleckenreihe mit kontinuierlichem weißen oder weißlichen Postdiskal-Band.....3
- Kein kontinuierliches weißes oder weißliches Band auf der Hfl.-US, höchstens ein oder wenige weiße Punkte.....8
3. Schwarze postdiskale Augenflecken in Zellen 4 und 5 auf der Hfl.-US deutlich distal versetzt.....*Coenonympha dorus*
- Schwarze postdiskale Augenflecken der Hfl.-US in einer regelmäßigen Reihe angeordnet.....4
4. Flügeloberseiten beider Flügel orange oder blaß gelb-braun.....5
- Hfl.-OS braun.....6
5. Kostalzone der Hfl.-OS blaß orange-braun.....*Coenonympha thyrsis*
- Hfl.-OS kostal mit ausgeprägtem braunen Rand.....*Coenonympha corinna*
6. Schwarze Augenflecken im Postdiskalbereich der Hfl.-US breit orange-rot geringt und auf der Innenseite von einem weißen Band begrenzt. Hfl.-OS mit einigen dunklen postdiskalen Augenflecken, die rot-braun geringt sind.....
-*Coenonympha hero*
- Schwarze Postdiskalflecken der Hfl.-US gelb oder orange geringt.....7
7. Innenseite des weißen Postdiskalbandes auf der Hfl.-US leicht gewellt.....*Coenonympha gardetta*
- Innenseite des weißen Postdiskalbandes auf der Hfl.-US gezahnt.....
-*Coenonympha arcania*
8. Außenrand und Submarginalzone der Hfl.-US einheitlich grau oder grau-braun.....11
- Hfl.-US mit orangem Außenrand und/oder mit einer metallischen grauen Submarginallinie.....9
9. OS in beiden Geschlechtern blaß orange-braun.....*Coenonympha thyrsis*
- Grundfarbe der Hfl.-OS braun.....10
10. Schwarze Augenflecken im Postdiskalbereich der Hfl.-US grenzen an ein auffälliges oranges Marginalband an.....*Coenonympha leander*
- Schwarze (manchmal fehlende) Augenflecken im Postdiskalbereich der Hfl. auf grau-brauner Grundfarbe.....*Coenonympha glycerion*

11. Hfl.-US mit kleinen braun geringten weißen Augenflecken und einem blassen Diskalfleck oder –band. OS blaß orange-braun mit klar abgegrenzten graubraunen Marginalrändern.....12
- Hfl.-US mit einem weißen Diskalfleck und schwarzen Augenflecken im Postdiskalbereich, zumindest in den Zellen 2 und 6, oft in einer kompletten Serie. OS blass orange-braun bis hellbraun ohne klar begrenzten Marginalrand.....13
12. Marginalrand der Flügelunterseiten ohne silberne Linie, Kopfkapsel der Raupe im L1-Stadium grün.....*Coenonympha pamphilus*
- Marginalrand der Flügelunterseiten mit (gelegentlich nur undeutlich ausgeprägter) Silberlinie, Kopfkapsel der Raupe im L1-Stadium schwarz*Coenonympha lyllus*
13. Weißer Diskalfleck auf der Hfl.-US erreicht die Costa.....*Coenonympha tullia*
- Weißer Diskalfleck auf der Hfl.-US ist nur wenig ausgedehnt und erreicht die Costa nicht.....*Coenonympha rhodopensis*

5. Die europäischen *Coenonympha*-Arten

Coenonympha tullia (MÜLLER, 1764): Abb. 1-4.

ssp. *tullia* (MÜLLER, 1764): Abb. 1-4

Papilio tullia MÜLLER, 1764. F. Ins. Frid.: 36. TL: Dänemark: Frederiksdal.

Papilio tiphon ROTTEMBURG, 1775. Naturf. 6: 15.

Papilio davus FABRICIUS, 1777. Ge. Ins.: 259.

Papilio isis BECKLIN, 1791. In: Thunberg Diss. Ent. sist. Ins. Svecica 2: 31.

Papilio polydama HAWORTH, 1828. Lepid. Brit.: 16

Hipparchia demophile FREYER, 1844. Neue Beitr. Schmett. Abb. Nat. 5: 97 t.439 f.3,4.

Coenonympha davus rothliebii HERRICH-SCHÄFFER, 1851. Syst. Bearb. Schmett. Europa 6: 18.

Coenonympha tiphon KIRBY, 1871. Syn. Catal. Diurn. Lep. 1: 99

Coenonympha tiphon scotica STAUDINGER, 1901. in Staudinger & Rebel Catal. Lep. Pal. Fauna: 66.

Coenonympha tullia suevica HEMMING, 1936. Proc. R. ent. Soc. Lond. 5: 123.

Coenonympha tullia bosniae DAVENPORT, 1941. Bull. Harvard Mus. Comp. Zool. 87: 244.

Coenonympha tullia fiori VERITY, 1953. Farf. Diurn. Italia 5: 123.

Coenonympha tullia lorkovici SIJARIC & CARNELUTTI, 1976. Wiss. Mitt. bosn.-herzeg. Landesmus. 6: 179.

ssp. *chatiparae* (SHELJUZHKO, 1937)

Coenonympha tiphon chatiparae SHELJUZHKO, 1937. Festschrift Prof. E. Strand 2: 353. TL: Russland: Nord-Kaukasus: Chatipara Berge: Teberda.

Diese vornehmlich im Tundrängürtel und in Mooren der Holarktis verbreitete Art besitzt das größte Verbreitungsgebiet aller *Coenonympha*-Arten. Besonders außerhalb des Tundrängürtels ist das Verbreitungsgebiet in viele lokale Populationen mit teilweise sehr unterschiedlichem Habitus aufgesplittet, was zur Benennung einer Vielzahl von Unterarten geführt hat, die z.T. in den Artrang erhoben worden sind, insbesondere in Nordamerika. Dort haben elektrophoretische Studien durch PORTER & GEIGER (1988), PORTER & MATTOON (1989) und WIERNASZ (1989) jedoch gezeigt, dass sich die verschiedenen Taxa nur geringfügig in ihren Allelfrequenzen unterscheiden. Eine Unterbrechung im Genfluß konnte nicht nachgewiesen werden. WIEMERS (1994, s. Abschnitt 3) untersuchte eine Population aus der Schweiz (ssp.

tullia) und eine aus Norddeutschland („ssp. *davus*“), die sich nur geringfügig (insbesondere am Locus GOT-1, s. Anhang) in ihren Allelfrequenzen unterscheiden. Ansonsten sind in Europa bisher noch keine molekulargenetischen Studien durchgeführt worden, wohl aber quantitative Analysen zur habituellen Differenzierung bei britischen Populationen (DENNIS et al. 1984, 1986). Diese bestätigen zwar die Existenz phänotypisch differenzierter Populationsgruppen, die mit den klassischen Unterarten (ssp. *tullia*, *scotica*, *davus*) übereinstimmen. Die kennzeichnenden Merkmale wie die unterschiedliche Verdunkelung der Oberseite oder Ausprägung der Augenflecke sind jedoch stark korreliert mit ökologischen und klimatischen Parametern (insbesondere mit der Sonnenscheindauer während der Flugzeit), was die Existenz sehr ähnlich gezeichneter Populationen in getrennten Gebieten (wie die „ssp. *scotica*“ in Großbritannien und die „ssp. *demophile*“ in Skandinavien) erklärt. Leider sind die genetischen Grundlagen der Farb- und Zeichnungsvarianten bisher nicht genauer untersucht, wengleich Zuchtexperimente mit zwei verschiedenen Aberrationen der Grundfarbe durchgeführt worden sind, die gezeigt haben, dass die beiden Variationen durch verschiedene Allele eines einzigen Gens kodiert werden (BARRINGTON & WHITE 2005). Auch die Ursachen der Variation sind unzureichend untersucht, aber anscheinend spielt Prädation durch Vögel eine wichtige Rolle. In südlichen Gebieten mit wärmerem Klima und höherer Flugaktivität haben Formen mit großen Augenflecken einen Selektionsvorteil, da Vögel durch die Augen von wichtigen Körperteilen abgelenkt werden, wohingegen in nördlichen Gebieten eine kryptische Färbung vorteilhafter ist (DENNIS et al. 1986).

Verbreitung:

Die Gesamtverbreitung reicht von den britischen Inseln, Nord-, Mittel- und Osteuropa durch das gemäßigte Asien bis zum Pazifik und nach Nordamerika. Dort ist sie von Alaska über die Rocky Mountains südlich bis Kalifornien, und über Kanada nach Osten bis zu den Neuenglandstaaten verbreitet (SCOTT 1986). In Europa ist sie auf den Britischen Inseln (außer im südlichen England) und von Skandinavien durch Mittel- und Osteuropa, südlich bis in die Alpen, westlich bis Zentralfrankreich und auf der Balkanhalbinsel in isolierten Populationen in Rumänien und Bosnien verbreitet (s. KUDRNA 2002: 115). Dort in nächster Nachbarschaft *Coenonympha rhodopensis* ELWES (evtl. nur eine ssp. von *C. tullia*, s.u.), die auf der Balkanhalbinsel von Rumänien bis nach Nordgriechenland, sowie in Italien in den zentralen Abruzzen und am Monte Baldo verbreitet ist. Die Höhenverbreitung reicht vom Flachland bis in die montane Zone (0-1400 m).

Auf der Krim fliegt in der alpinen Zone (2400-2800 m) eine isolierte Population, die ssp. *chatiparae*. Die Berechtigung der übrigen aus Europa beschriebenen Unterarten ist fragwürdig, solange keine weiteren Untersuchungen zur genetischen Differenzierung vorliegen.

Phänologie:

Monovoltin. Die einzige Generation fliegt meist von Mitte Juni bis Anfang (in Nord-Schottland manchmal bis Ende) August, in manchen Jahren können Falter aber bereits Ende Mai beobachtet werden. Die halberwachsene Raupe überwintert im 3. Stadium. Im hohen Norden nimmt ein kleiner Anteil der Raupen (etwa 5%) nach der ers-

ten Überwinterung keine Nahrung auf, sondern überwintert ein zweites Mal.

Ökologie:

Diese in Europa meist an Moore gebundene Art lebt schwerpunktmäßig in Hochmooren mit Wollgras (*Eriophorum*) und ihren Randbereichen, ferner auch in Niedermoo- ren, anmoorigen Wiesen, Seggenriedern und Pfeifengraswiesen, so in der Schweiz, wo JUTZELER (1990b) eine Assoziation mit *Molinia coerulea* vermutet. Die Haupt- nahrungspflanze der Raupe sind *Eriophorum*-Arten (besonders *E. vaginatum*, sowie *E. angustifolium*), wobei die Eiablage einzeln an abgestorbenen Teilen an der Basis voll entwickelter *Eriophorum* Horste erfolgt, ferner an *Juncus articulatus* und *Carex*. Umfangreiche Untersuchungen zur Ökologie von *C. tullia* sind insbesondere in Eng- land durchgeführt worden (DENNIS & EALES 1997, 1999; EALES & DENNIS 1998; JOY 1991; JOY & PULLIN 1997, 1999; MELLING 1987; TURNER 1963). Wichtige Habitatpa- rameter sind dort neben guten Beständen der Raupenfutterpflanze (*Eriophorum*) und die benachbarte Präsenz von Nektarpflanzen wie *Erica tetralix* ein ausreichender Feuchtegrad, Windschutz und extensive Beweidung (maximal 2 Tiere pro Hektar). Aus Großbritannien sind vier Parasiten der Raupen bekannt, alles endoparasitische Ichneumonoidea: *Casinaria claviventris* HOLMGREN und *Hoplisemenus albifrons* GRAVENHORST (Ichneumonidae), sowie *Aleiodes coxalis* SPINOLA und *Diolcogaster abdominalis* NEES (Braconidae).

***Coenonympha rhodopensis* (ELWES, 1900):** Abb. 5-8.

Coenonympha tiphon rhodopensis ELWES, 1900. Trans. ent. Soc. Lond. 1900: 205. TL: Bulgarien: Rilo Dag (ABADJIEV 2000).

Coenonympha symphita tiphonides STAUDINGER, 1901. In: Staudinger & Rebel Catal. Lep. Pal. Fauna: 66.

Coenonympha tiphon occupata REBEL, 1903. Ann. naturh. Mus. Wien 18: 181.

Coenonympha tiphon molisana DANNEHL, 1933. Ent. Zeit. 46: 245.

Coenonympha tiphon italica VERITY, 1953. Farf. Diurn. Italia 5: 123.

Nach Untersuchungen von SIJARIC (1976), SIJARIC & CARNELUTTI (1976) und SIJARIC (1978) kommt in Bosnien-Herzegowina neben der sehr lokalen *tullia* sympatrisch das nahe verwandte Taxon *rhodopensis* ELWES vor. Zwischen diesen Taxa konnten keine Übergangsformen gefunden werden, weswegen die von Bosnien bis Mazedonien verbreitete *rhodopensis* in den Artrang erhoben wird. Allerdings sind auch keine syntopen Vorkommen bekannt, so dass ein Beweis für reproduktive Isolation noch aussteht. Kreuzungsexperimente oder genetische Untersuchungen sind bisher nicht durchgeführt worden. Von den meisten Autoren (z.B. HIGGINS & RILEY 1983, TOLMAN & LEWINGTON 1997) werden die italienischen Populationen aus den zentralen Abruzzen, vom Monte Sibillini und Monte Baldo ebenfalls zu *C. rhodopensis* gestellt.

Verbreitung:

In den Gebirgen von Bulgarien, Rumänien, Nord-Griechenland, Mazedonien, Monte- negro, Albanien, Kroatien, Bosnien und Italien (Mt. Baldo, Abruzzen, Mt. Sibillini) in 800-2600 m Höhe (s. KUDRNA 2002: 114).

Phänologie:

Die einzige Generation fliegt hauptsächlich von Ende Juli bis September, in niedriger Höhenlage (eine Population in Bosnien-Herzegowina auf 840 m) aber bereits ab Ende Mai.

Ökologie:

C. rhodopensis besiedelt im Gegensatz zu *C. tullia* trockene Gebirgswiesen und -weiden in 1200-2600 m Höhe, nur ausnahmsweise niedriger (Südlehne der Staretina in Bosnien-Herzegowina auf 840 m). Die Raupen leben nach SIJARIC (1976) an Gräsern der Gattungen *Festuca* und *Sesleria* und überwintern.

***Coenonympha glycerion* (BORKHAUSEN, 1788): Abb. 9-16.**

ssp. *glycerion* (BORKHAUSEN, 1788): Abb. 9-12

Papilio glycerion BORKHAUSEN, 1788. Naturg. eur. Schmett. 1: 90. TL: Süddeutschland (BOZANO 2002)

Papilio iphis DENIS & SCHIFFERMÜLLER, 1775. Ank. Schmett. Wien.: 321.

Papilio bertolis PRUNNER, 1798. Lepid. Pedemont.: 75.

Coenonympha iphis anaxarete FRUHSTORFER, 1910. Ent. Zeit. 24: 3.

Coenonympha iphis belisaria OBERTHÜR, 1910. Etud. Lep. comp. 4: 17.

Coenonympha amyntas korshunovi NEKRUTENKO, 1978. Dopov. Akad. Nauk. Ukr. RSR 1978: 642.

ssp. *iphioides* STAUDINGER, 1870: Abb. 13-16

Coenonympha iphis iphioides STAUDINGER, 1870. Berl. ent. Z. 14: 101. TL: Spanien: Kastilien: St. Ildefonso.

Coenonympha iphioides pearsoni ROMEI, 1927. Ent. Rec. 39: 137. Ent. Rec. 39: 137.

Coenonympha iphioides pseudoamyntas SAGARRA, 1930. Butll. Inst. Catal. Hist. nat. 10: 113.

Coenonympha leander gallica RUETIMEYER, 1948. Revue fr. Lep. 11: 251.

In Zentralspanien fliegt die ssp. *iphioides* STAUDINGER, die von manchen Autoren (z.B. LAFRANCHIS 2000) als eigene Art geführt wird, obwohl Populationen mit intermediärem Habitus in Aragon und den Ostpyrenäen vorkommen (*pearsoni* ROMEI). Enzymelektrophoretische Untersuchungen durch WIEMERS (1994, Abschnitt 3) belegen die Existenz einer Hybridzone in den Pyrenäen. Eine Diskussion zur Problematik und Übersicht zur Variation von *C. glycerion iphioides* findet sich bei JUTZELER & GASCOIGNE-PEES (2006).

Verbreitung:

Von Spanien durch das gemäßigte Europa und Sibirien bis Nordkorea. In Europa ist die Nominatunterart in Mittel- und Osteuropa weit verbreitet, südlich bis Mazedonien und Mittelitalien. Die Nordwestgrenze verläuft durch Deutschland und Mittelfrankreich (s. KUDRNA 2002: 111). In den Südwestalpen bis über 2000 m Höhe. Hier treten Höhenformen auf, die unterseits fast ungezeichnet sind („ssp. *bertolis* PRUNNER“), aber genetisch kaum differenziert (WIEMERS 1994, Abschnitt 3). Eine ähnliche Höhenform fliegt auch in den Ay Petri Bergen auf der Krim („ssp. *korshunovi* NEKRUTENKO“). Die ssp. *iphioides* STAUDINGER ist in Zentral- und Nordostspanien verbreitet (s. KUDRNA 2002: 112).

Phänologie:

In Mitteleuropa meist von Mitte Juni bis Ende Juli in einer einzigen Generation, an

warmen Stellen aber bereits ab Mitte Mai und in den höheren Lagen bis Ende August. Die halberwachsene Raupe überwintert im 3. Stadium.

Ökologie:

Die ökologischen Ansprüche von *C. glycerion* sind bis heute nur unzureichend untersucht. Habitat ist extensiv genutztes Grassland, wobei gebietsweise Feuchtwiesen oder Halbtrockenrasen besiedelt werden, letztere insbesondere an der nordwestlichen Verbreitungsgrenze (z.B. in Norddeutschland), was möglicherweise ein Zeichen für ökologische Kompensation darstellt. In Südwestdeutschland fliegt *C. glycerion* meist auf trockenen Wacholderheiden, in Oberschwaben und im südöstlichen Schwarzwald dagegen in Großseggenriedern, Flachmoor- und Pfeifengraswiesen, sowie Binsen- und Kohldistelwiesen (EBERT & RENNWALD 1991). Im Gegensatz zu EBERT & RENNWALD (1991) konstatieren ELLIGSEN et al. (1997) eine Bevorzugung von walddah nah gelegenen Habitaten, da Waldränder anscheinend für das Paarungsverhalten eine Rolle spielen.

Die Eiablage erfolgt an verschiedenen Grasarten wie z.B. *Bromus erectus* (s. EBERT & RENNWALD 1991). BINK (1992) nennt die folgenden Gräser als Raupenfutterpflanzen: *Brachypodium pinnatum*, *Cynosurus cristatus*, *Festuca ovina*, *F. rubra*, *Molinia caerulea* und *Phleum pratense*. Eine Beschreibung der Zucht und Abbildungen der Präimaginalstadien von *C. glycerion iphioides* geben JUTZELER & GASCOIGNE-PEES (2006).

***Coenonympha hero* (LINNAEUS, 1761): Abb. 17-20.**

Papilio hero LINNAEUS, 1761, Fauna svec.: 274. TL: Süd-Schweden.

Papilio sabaesus FABRICIUS, 1775. Syst. Entom.: 530.

Coenonympha hero stolidus SCHILDE, 1885. Ent. Nachr. 11: 171.

Genetische Studien (Abschnitt 2, 3) belegen, dass *Coenonympha hero* und *C. arcania* sehr nahe verwandt sind. Beide Arten kommen (bzw. kamen früher) an vielen Stellen syntop vor. Es überrascht daher kaum, dass an solchen Stellen sehr selten einzelne (vermutlich sterile F₁-) Hybride gefunden worden sind, die gelegentlich zu Fehlinterpretationen geführt haben (s. unter *C. gardetta*).

Verbreitung:

Die gemäßigte Zone des eurasischen Kontinents und Japans. Das europäische Verbreitungsgebiet dieser Tieflandart reicht mit isolierten Populationen von Nordfrankreich über Deutschland und Polen bis in die Baltischen Staaten und nach Rußland, weiter verbreitet ist sie in Südschweden (s. KUDRNA 2002: 111).

Phänologie:

In Mitteleuropa von Anfang Mai bis Anfang Juli in einer Generation. Die halberwachsene Raupe überwintert im 3.-4. Stadium.

Ökologie:

Die Art ist auf anmooriges oder feuchtes Grasland in Wäldern oder an Waldrändern mit Gebüsch angewiesen, das höchstens sporadisch gemäht oder beweidet wird, wobei die Büsche als Revieransitz benötigt werden. Die Eiablage erfolgt nach Untersuchungen von STEINER & HERMANN (1999) im Vorland der Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg, Deutschland) an vorjährige Grasstreu an meist voll besonnten Ab-

lagestellen, wobei die meisten Eier an das im Habitat dominierende Landreitgras (*Calamagrostis epigejos*) abgelegt wurden, einzelne Eier aber auch an *Carex brizoides* und sogar an Moos. Nach HENRIKSEN & KREUTZER (1982) erfolgt die Eiablage an *Hordeum silvaticum* und BINK (1992) nennt *Deschampsia cespitosa* und *Carex remota* als weitere Raupenfutterpflanzen. Entscheidend scheint aber ein warmfeuchtes Mikroklima zu sein und weniger die Artzugehörigkeit des Grases. Eine Beschreibung der Präimaginalstadien findet sich bei ROOS et al. (1982).

***Coenonympha arcania* (LINNAEUS, 1761):** Abb. 21-22.

Papilio arcania LINNAEUS, 1761. Fauna svec.: 273. TL: Schweden

Papilio amyntas PODA, 1761. Ins. Mus. Graec.: 79.

Coenonympha arcania clorinda SAGARRA, 1924. Butll. Inst. Catal. Hist. Nat. 4: 199.

Die zahlreichen beschriebenen Unterarten erscheinen unberechtigt, da die geographische Variabilität gering ist. Falter der Südalpen sind beispielsweise sehr groß, mit stark entwickelten Ocellen der Hfl.-US und z.T. verschmälerter weißer Binde („*in-subrica* FREY“). In den Pyrenäen („*huebneri* OBERTHÜR“) treten dagegen sehr kleine Falter auf.

Von DAVENPORT (1941) noch als Unterart zu *C. arcania* gestellt, aber in der neueren Literatur stets als eigene Art abgetrennt, werden die alpinen Populationen (*gardetta* PRUNNER, s.u.), zu der auch die isolierten Populationen aus dem Forez (ssp. *lecerfi* LESSE), von der Balkanhalbinsel (ssp. *orientalis* REBEL) und aus den Südwestalpen (ssp. *darwiniana*) gehören. Eine gute Übersicht zur Systematik dieser schwierigen Gruppe findet sich bei GROSS (1954, 1957), sowie BOILLAT (1991). WIEMERS (1994, 1998) konnte mittels Allozymelektrophorese die Differenzierung in zwei Einheiten (*arcania* bzw. *gardetta* mit den zwei diagnostischen Loci PGD und IDH-2) genetisch bestätigen. F_{ST} -Werte von 0,443 belegen eine starke genetische Barriere zwischen beiden Taxa.

Während in Griechenland *C. arcania* syntop, allerdings zeitlich verschoben mit *C. gardetta orientalis* fliegt, ohne dass Hybride bekannt geworden sind (COUTSIS & GHAVALAS 2005), gibt es in den Südwestalpen Kontaktzonen mit *C. gardetta darwiniana*, in denen Hybridisierungen erfolgen. Populationen an zwei solchen Stellen wurden von WIEMERS (1994; 1998) mittels Allozymelektrophorese genetisch untersucht: am Passo di Colle (1200 m) westlich des Lago Maggiore, wo VERITY (1927) bereits Übergangsformen gefunden hatte, und bei Argentera (1700 m) am Col de Larche (= Colle della Maddalena) in Piemont, wo LESSE (1960) besonders auffallende Chromosomenanomalien festgestellt hatte (n=31-52). (Alle übrigen bisher untersuchten *Coenonympha*-Arten besitzen eine Chromosomenzahl von n=29.) Die Ergebnisse zeigen, dass an beiden Stellen Genfluß zwischen *C. arcania* und *C. gardetta darwiniana* stattfindet. Während in der Kontaktzone am Passo di Colle Kopplungsungleichgewichte für eine verringerte Fitness der Hybriden sprechen, ist die Rekombination der Hybridgenotypen bei Argentera nicht erkennbar eingeschränkt. Das bedeutet auch, dass die intermediären Zeichnungsmuster von *darwiniana* durchaus aufgrund postglazialer Hybridisierungen, die sehr punktuell bis heute anhalten, entstanden sein könnten.

Verbreitung:

Kontinentaleuropa, von Nordspanien bis zum Ural, im Norden bis Südschweden, im Süden bis Süditalien und Mittelgriechenland, Schwarzmeerküste (s. KUDRNA 2002: 109). In den Alpen bis 1000 m, in den Südalpen stellenweise bis mind. 1300 m, und in den Pyrenäen noch in 1800 m Höhe. Fehlt aber in weiten Teilen der Zentralalpen.

Phänologie:

Von Ende Mai bis August (je nach Höhenlage) in einer Generation. Einzelfunde Ende September (z.B. am 19.9.1993 im Elsass (HENSLE 1995), vom 16.9.-1.10.2006 in der hessischen Oberrheinebene (ERNST 2006), am 20.9.2003 und 13.-17.9.2006 in Böhmen (KADLEC & VRBA 2007) sowie am 17.9.2007 im Burgenland (1 leicht abgeflogenes ♂ bei Donnerskirchen, WIEMERS *unveröffentlicht*)) deuten auf die vereinzelte Möglichkeit einer Subitanentwicklung zu einer 2. Generation hin. Die halberwachsene Raupe überwintert im 4. Stadium.

Ökologie:

C. arcania ist im größten Teil ihres Verbreitungsgebietes eine Art lichter Wälder, gebüsch- und hochstaudenreicher Waldsäume und -wege. Am Nordrand ihrer Verbreitung ist sie eine Charakterart verbuschter Halbtrockenrasen und dringt aufgrund ihres erhöhten Wärmebedürfnisses nur selten in feuchtere Biotope vor wie im Steigerwald, wo sie (zusammen mit *C. hero*) vereinzelt auch noch in stark ausgelichteten staunassen Eichen-Niederwäldern zu finden ist. Wie bei *C. hero* sind Gebüsche im Rahmen des Territorialverhaltens der Männchen als Ansitzwarten von großer Bedeutung. BINZENHÖFER et al. (2005) haben ein Habitatmodell für *arcania*-Populationen in Nordbayern (Deutschland) entwickelt. Danach sind die entscheidenden Parameter größere Flächen extensiv genutzten trockenen Grasslandes im Umkreis von 100 m und das Vorhandensein kleinerer Buschgruppen oder Hecken im Umkreis von 25 m. In den Alpen besiedelt *C. arcania* die kolline Stufe bis in Höhenlagen von 800 m, selten bis 1000 m. In warmen Südalpentälern, insbesondere in den Alpes Maritimes können einzelne Populationen noch in Höhen von 1500 m gefunden werden. Noch höher, bis über 1700 m, geht sie in den Pyrenäen. Hier, wie auch in den Alpes Maritimes, werden Ginsterheiden und Brombeergebüsche südexponierter Lagen besiedelt. Die Eiablage erfolgt an verschiedenen Grasarten wie z.B. *Holcus lanatus* (EBERT & RENNWALD 1991) oder *Melica* (HENRIKSEN & KREUTZER 1982). BINK (1992) nennt zudem die folgenden Gräser als Raupenfutterpflanzen: *Agrostis vinealis*, *Brachypodium pinnatum*, *Cynosurus cristatus*, *Danthonia decumbens*, *Festuca ovina*, *F. rubra* und *Carex pilulifera*. ROOS (1981) beschreibt die Präimaginalstadien der Art. Die bei GEIGER (1987) abgebildete Raupe und grüne Puppe von *C. arcania* gehören nach JUTZELER (1990a) tatsächlich zu *C. pamphilus*.

***Coenonympha gardetta* (PRUNNER, 1798): Abb. 23-32.**

ssp. *gardetta* (PRUNNER, 1798): Abb. 25-28

Papilio gardetta PRUNNER, 1798. Lep. Pedemon.: 73. TL: Italien: Westalpen: Val Varaita.

Papilio philea HÜBNER, 1799. Schmett. Eur. 1, f. 254,255.

Papilio satyrion ESPER, 1806. Schmett. Abb. I., pl. 122, f. 2.

Papilio neoclydes HÜBNER, 1816. Verz. bek. Schmett. : 65.

ssp. *lecerfi* LESSE, 1949

Coenonympha gardetta lecerfi LESSE, 1949. Rev. franc. Lepid. 12: 152. TL: Frankreich: Puy-de-Dome: Monts du Forez: Col du Beal.

ssp. *darwiniana* STAUDINGER, 1871: Abb. 29-32

Coenonympha darwiniana STAUDINGER, 1871. Cat. Lep. Pal. Fauna 2: 32. TL: Schweiz: Wallis (festgelegt von BOZANO 2002)

ssp. *orientalis* REBEL, 1910: Abb. 23-24 (Holotypus)

Coenonympha arcania orientalis REBEL, 1910, SchmettBuch: 65. TL: Bosnien: Stolac (1673 m).

Coenonympha satyrion skypetarum REBEL & ZERNY, 1931. Denkschr.K. Akad. Wiss. Wien 103:37.

Coenonympha leander katarae COUTSIS, 1972. Entomologist's Rec. J. Var. 84: 148.

C. gardetta ist eine sehr variable Art, was zu einer Benennung einer Vielzahl von Formen geführt hat, von denen manche auch zu anderen Arten gestellt oder als eigene Arten abgetrennt worden sind (wie *darwiniana* oder *orientalis*). Eine gute Darstellung der Systematik gibt GROSS (1954, 1957). Morphometrische und enzymelektrophoretische Studien (PORTER et al. 1995; WIEMERS 1994, 1998) belegen die Konspezifität von *darwiniana* mit *C. gardetta*. Populationen von *darwiniana* sind genetisch nur geringfügig differenziert und hybridisieren in weiten Gebieten mit *gardetta*. Kontaktzonen mit Hybridisierungen zwischen *darwiniana* und *C. arcania* existieren ebenfalls (s. *C. arcania*). Von *C. gardetta orientalis* sind dagegen trotz syntopen Vorkommens mit *C. arcania* in Nordwest-Griechenland keine entsprechenden Hybriden bekannt, wohingegen es dort Hinweise für Hybridisierung mit *C. leander* gibt (COUTSIS & GHAVALAS 2005, s.a. *C. leander*). Dennoch ist *orientalis* wahrscheinlich keine Unterart von *C. leander*, sondern (ähnlich *lecerfi* aus dem Forez) eine durch nacheiszeitliche Erwärmung isolierte *gardetta*-Population. Genetische Studien hierzu fehlen leider bislang.

In D'ABRERA (1990) wird unter *C. arcanioides* als eine Form dieser angeblich dimorphen Art ein Exemplar von *C. gardetta darwiniana* abgebildet. Dieses Tier befindet sich tatsächlich in der Serie von *C. arcanioides* im BMNH, was nur durch eine Verwechslung der Etiketten erklärt werden kann.

GOLTZ (1932) berichtet über Einzelfunde einer neuen *Coenonympha* aus Lettland, die große Ähnlichkeit mit *darwiniana* aufweisen und von ihm als neue Unterart von *gardetta* beschrieben werden (ssp. *baltica*). Tatsächlich handelt es sich hier sehr wahrscheinlich um Hybride zwischen *C. arcania* und *C. hero*. GOLTZ (l.c.) diskutiert zwar diese Möglichkeit, lehnt sie aber u.a. deshalb ab, da solche Hybriden nicht bekannt seien. Hybriden zwischen diesen beiden Arten sind aber durchaus vereinzelt gefunden worden (GROSS 1956; PLANTRON 1951). Ein recht eindeutiges Hybrid-Exemplar aus der Umgebung von Paris fand der Autor in der coll. OBERTHÜR im ZFMK.

Verbreitung:

Die Nominatunterart ist in den Alpen, von den Alpes Maritimes bis zur Steiermark (HABELER 1974) verbreitet, in Höhenlagen von 1000-2600 m, selten etwas tiefer und gelegentlich bis fast 3000 m. Die ssp. *darwiniana* fliegt in den Südwestalpen in Höhenlagen von 800-2500 m, wo sie die Nominatunterart in weiten Gebieten ersetzt. Sie ist verbreitet im Tessin, vom Gotthard im Norden bis zum Lago Maggiore im Süden, westlich bis zum Simplon und den Tälern südlich des Monte Rosa; ein zweites

Verbreitungsgebiet liegt in den französischen Basses Alpes und Alpes Maritimes, vom Col de Larche (= Colle della Maddalena) im Norden bis Boreon im Süden, über die Verbreitung im italienischen Piemont ist wenig bekannt; Einzeltiere mit *darwiniana*-typischen Merkmalen sind auch im Engadin und aus Südtirol bis zu den Dolomiten gefunden worden. Ein isoliertes Vorkommen (ssp. *lecerfi*) befindet sich im Forez (Mittel-Frankreich).

Die ssp. *orientalis* fliegt in Bosnien-Herzegowina (Erstmeldung von REBEL 1904), Albanien und Nordwestgriechenland (Pindos), meist in Höhen von 1200-1800 m, nach COUTSIS & GHAVALAS (2005) in Griechenland gelegentlich noch hinunter bis auf 600 m. In der Verbreitungskarte bei KUDRNA (2002:110) ist ein falscher Fundpunkt auf Korsika eingetragen (lapsus calami des Eingabeprogramms als Folge eines Tippfehlers, KUDRNA *in litt.*) und es fehlen Fundpunkte der ssp. *orientalis* aus Albanien und Griechenland (ssp. *orientalis* wurde als ssp. von *C. leander* betrachtet).

Phänologie:

Anfang Juni bis Ende August in einer Generation. Die Raupe überwintert.

Ökologie:

Habitat von *C. gardetta* sind Rasen der montanen bis alpinen Stufe. Die Art besiedelt in den Alpen die subalpine und alpine Höhenstufe von 1400 bis über 2200 m. Zu ihren Lebensräumen zählen die Goldhafer-Wiese (Trisetetum), die Alpenfettweide (Crepido aureae-Festucetum rubrae) und verschiedene subalpine bis alpine Rasengesellschaften, insbesondere Borstgrasrasen (Nardetum alpigenum, Centaureo- & Aveno-Nardetum), Rostseggenrasen (Caricetum), Schwingelrasen (Festucetum) und Blaugras-Horstseggenrasen (Seslerio-Semperviretum), sowie subalpine Kleinseggen-Sümpfe (Scheuchzerio-Caricetea) und Pfeifengraswiesen (Molienetum). Die letztgenannte Gesellschaft ist auch in den Höhenlagen des Forez (um 1300 m) weitverbreitet, wo auf staunassen Böden kein Wald aufkommen kann, und stellt dort das Habitat für die Populationen der ssp. *lecerfi* dar. Die Populationen der ssp. *darwiniana* sind ebenfalls in der subalpinen Stufe verbreitet, teilweise auch schon in der montanen Stufe ab 1000 m Höhe, erreichen aber kaum die alpine Stufe. In Höhen um 2000 m findet man nur noch in geschützten, südexponierten Mulden kleine Populationen. Die Habitate ähneln denen der *gardetta*-Populationen, deutlich bevorzugt werden jedoch trockenere Rasen wie die Thymian-Schafschwingel-Rasen (Thymo-Festucetum; besonders im Val Bedretto und am Simplon (im Randbereich von Lärchenwäldern)), sowie Alpendosthochstaudenfluren (typischerweise mit *Geranium sylvaticum*; z.B. bei Bosco/Gurin und im Meiental), fast ausschließlich in südlicher Exposition. In den Gebirgen der Balkanhalbinsel (ssp. *orientalis*) werden grasige Lichtungen im Wald, sowie Waldlichtungen mit Farn besiedelt.

Die Raupen leben an verschiedenen Gräsern. Die Präimaginalstadien der ssp. *lecerfi* beschreibt JUTZELER (1998) und einen Vergleich der Puppen der ssp. *gardetta* und *darwiniana* mit denen von *C. arcania* bringt JUTZELER (1990a), der darauf hinweist, dass es sich bei der in GEIGER (1987) abgebildeten Raupe von *C. gardetta* tatsächlich um eine Raupe von *Erebia pharte* handelt.

***Coenonympha leander* (ESPER, 1784): Abb. 33-36.**

Papilio leander ESPER, 1784. Schmett. Abb. Nat. 1: 176. TL: Russland, an der Wolga.

Papilio clite HÜBNER, 1803. Eur. Schmett. 1: 526

Populationen von *C. gardetta orientalis* aus Nordwestgriechenland (beschrieben als „*Coenonympha leander katarae* COUTSIS, 1972“) haben phänotypisch gewisse Ähnlichkeiten mit *C. leander* und vereinzelt sind auch Übergangsformen gefunden worden (COUTSIS & GHAVALAS 2005). Das hat manche Autoren dazu veranlasst, *orientalis* als Unterart von *C. leander* zu betrachten (HIGGINS & RILEY 1983; TOLMAN & LEWINGTON 1997). Die nähere Verwandtschaft von *orientalis* REBEL zu *C. gardetta* ist jedoch ziemlich sicher (s.a. die ausführliche Diskussion bei BOILLAT 1991). Allerdings stellt sich die Frage, ob in Griechenland Hybridisierungen mit den in nächster Nachbarschaft fliegenden Populationen von *C. leander* auftreten bzw. in früheren Zeiten stattgefunden haben. Um dies abzuklären, wären genetische Studien sehr wünschenswert.

Verbreitung:

Weitverbreitet von Anatolien (ssp. *dierli* Kocak) und den Elburs (ssp. *iranica* Schwingenschuss) über den Kaukasus bis zum Ural und von Südrußland über die Ukraine und Rumänien bis Mazedonien, wo sie ihre westlichsten Vorposten hat. In Südosteuropa kommt die Nominatunterart von Herkulesbad (Rumänien) im Norden bis zu den Agrafa Bergen in Mittelgriechenland in den Gebirgen von etwa 400 bis 1700 m Höhe vor (s. KUDRNA 2002: 112; die Karte enthält auch Funde von *C. gardetta orientalis* aus Griechenland).

Phänologie:

Eine Generation von Mitte Mai bis Mitte Juli. Die Raupe überwintert im 4. Stadium.

Ökologie:

Über die ökologischen Ansprüche von *C. leander* in Europa ist wenig bekannt. Die Falter fliegen vornehmlich auf extensiv genutztem, trockenen Grassland in Waldgebieten, gerne in der Nähe größerer Farnbestände. Nach KÖNIG (1959) saugen die Falter mit Vorliebe an *Thymus*-Blüten. Die Eiablagepflanzen in der Natur sind unbekannt, aber in der Zucht legen die Weibchen an verschiedenen Gräsern wie z.B. *Festuca* ab und die Raupen lassen sich z.B. mit *Festuca ovina* und *Brachypodium sylvaticum* erfolgreich züchten. KÖNIG (1959) und JUTZELER & RAKOSY (1997) beschreiben die Entwicklungsstadien der Art.

***Coenonympha dorus* (ESPER, 1782): Abb. 37-40.**

ssp. *dorus* (ESPER, 1782): Abb. 37-40

Papilio dorus ESPER, 1782. Schmett. 1: 130. TL: Frankreich: Südfrankreich: Languedoc.

Papilio lisetta CRAMER, 1782. Papillons exot. 4: 166.

Papilio dorilis BORKHAUSEN, 1788. Nat. Europ. Schmett.: 93.

Papilio dorion HÜBNER, 1799. Ges. Europ. Schmett. pl. 52 f. 247-248.

Coenonympha dorus andalusica RIBBE, 1906. Deut. Ent. Zeit. Iris 19: 243.

Coenonympha dorus microptalma OBERTHÜR, 1910. Etud. Lep. comp. 4: 33.

Coenonympha dorus fonti SAGARRA, 1924, Butll. Inst. catal. Hist. nat. 4: 33.

Coenonympha dorus cantabrica AGENJO, 1953. Graellsia 11: 1.

Coenonympha dorus aquilonia HIGGINS, 1969. Entomologist 102: 60.

Coenonympha dorus purpurinatta GOMEZ-BUSTILLO, 1973. Revta Lep. SHILAP 1: 26.

ssp. *bieli* STAUDINGER, 1901

Coenonympha dorus bieli STAUDINGER, 1901. in Staudinger & Rebel Catal. Lep. Pal. Fauna: 65. TL: Portugal: Villa Real: Oporto.

Coenonympha mathewi TUTT, 1904. Ent. Rec. 16: 308.

Coenonympha dorus semibieli VERITY, 1929. Bull. Soc. ent. Fr.: 185.

ssp. *cerratoi* ROJO, 1997

Coenonympha dorus cerratoi ROJO, 1997. Boletin de la SEA 18: 66. TL: Spanien: Palencia: Astudillo.

Eine taxonomische Bearbeitung findet sich bei TAYMANS (1994), der noch weitere (schwach differenzierte) Unterarten anführt. Die zentralspanischen und südfranzösischen Populationen werden aber auch von ihm als zur gleichen (Nominat-)Unterart gehörig betrachtet. Diese sind aber genetisch differenziert (WIEMERS 1994, Abschnitt 3), mit alternativ fixierten Markerallelen am PGD-Locus, so dass eine Untersuchung von Populationen aus dem Kontaktgebiet (in den Pyrenäen?) von großem Interesse wäre.

Verbreitung:

Weitverbreitet auf der Iberischen Halbinsel (im Nordwesten ssp. *bieli*, in Palencia die erst vor wenigen Jahren von ROJO (1997) entdeckte ssp. *cerratoi*) über Südfrankreich bis Ligurien, isolierte Populationen in Mittelitalien. Die Verbreitungskarte in KUDRNA (2002: 110) enthält einen falschen Fundpunkt auf Korsika. Nahe verwandte Arten (*C. fettigii* OBERTHÜR, 1874 und *C. austauti* OBERTHÜR, 1881), von denen insbesondere erstgenannte von manchen Autoren als Unterart zu *C. dorus* gestellt wird, sind in Nordwestafrika verbreitet (Diskussion in BOILLAT 1989).

Phänologie:

In einer Generation von Anfang Juni bis Mitte August.

Ökologie:

Habitat sind trockenheiße grasige Felseinschnitte und buschbestandene Trockenrasen von der Küste bis 1500 m, gelegentlich bis 2000 m Höhe. Die Eiablage erfolgt an verschiedenen Gräsern wie *Agrostis alba*, *A. canina*, *Festuca ovina* und *Brachypodium pinnatum*.

***Coenonympha corinna* (HÜBNER, 1804): Abb. 41-48.**

ssp. *corinna* (HÜBNER, 1804): Abb. 41-44

Papilio corinna HÜBNER, 1803. Europ. Schmett. f. 536-537. TL: Sizilien

Satyrus corinus GODART, 1823. Encyc. Meth. 9: 547.

Papilio (Satyrus) norax BONELLI, 1826. Mem. R. Accad. Sci. Torino 30: 183.

ssp. *trettaui* GROSS, 1970

Coenonympha corinna trettaui Gross, 1970. Ent. Z. 80: 161. TL: Italien: Capraia Inseln.

ssp. *elbana* STAUDINGER, 1901: Abb. 45-48

Coenonympha corinna elbana STAUDINGER, 1901. In: Staudinger & Rebel, Catal. Lep. Pal. Fauna 1: 66. TL: Italien: Elba.

Coenonympha corinna lefebvrei RAGUSA, 1908. Naturalista sicil. 30: 140.

Coenonympha corinna altera VERITY, 1917. Boll. Soc. ent. ital. 48: 192.

Endemit der Inseln Korsika und Sardinien von Meeressniveau bis auf 2000 m (s. KUDRNA 2002: 109). Das Vorkommen auf Sizilien, dem Typenfundort der Art, ist fraglich, trotz einer aktuellen Meldung zweier Falter von GRILLO (1999) aus dem Wald von Ficuzza, einer klassischen Sammellokalität bei Corleone (Palermo).

Auf Elba, Giglio und einem kleinen angrenzenden Gebiet des italienischen Festlandes kommt die ssp. *albana* vor, von einigen Autoren (z.B. HIGGINS & RILEY 1983; TOLMAN & LEWINGTON 1997) als eigene Art geführt. Nach Untersuchungen von BRUNTON et al. (1991) zur habituellen Variation korsischer Populationen liegen die für *albana* angegebenen Unterschiede im Rahmen der Variabilität korsischer *corinna*. Auf den Capraia Inseln fliegt die ssp. *trettaui*, die morphologisch eine gewisse Zwischenstellung zwischen nominotypischen *corinna* und *albana* einnimmt, aber größere Ähnlichkeiten mit *corinna* aufweist. Von COBOLLI et al. (1994) wurden Allozymstudien durchgeführt, die nach Angaben von BOZANO (2002) ergeben hätten, dass *albana* artlich von *corinna* differenziert ist. Leider wurden bisher keinerlei Daten publiziert, so dass diese Behauptung zur Zeit nicht überprüft werden kann.

Verbreitung:

Sardinien und Korsika: ssp. *corinna*; die Inseln Elba, Giglio und Giannutri, sowie Küstenberge der Toskana bei Grosseto: ssp. *albana*; Insel Capraia: ssp. *trettaui*.

Phänologie:

2-3 Generationen von April/Mai bis September/Oktober.

Ökologie:

Habitat sind Trockenrasen, grasige Stellen in der Macchia und Lichtungen im Kiefern- oder Buchenwald. Die Raupen leben an verschiedenen Gräsern wie *Festuca morisiana* und zeigen eine fraktionierte Entwicklung. Während sich ein Teil der Raupen der ersten Generation innerhalb von sieben Wochen schnell entwickelt, geht ein anderer Teil als Eiraupe in Sommerpause und beginnt erst im Herbst wieder zu fressen. Die Überwinterung erfolgt im zweiten oder dritten Larvalstadium. Zuchtbeschreibungen von *C. corinna* befinden sich bei SCHURIAN (1980), JUTZELER & BROS (1986; 1997) und JUTZELER et al. (1996).

***Coenonympha pamphilus* (LINNAEUS, 1758): Abb. 49-52.**

Papilio pamphilus LINNAEUS, 1758. Syst. Natur. ed. 10: 472. TL: Schweden (nach BOZANO 2002)

Papilio menalcas PODA, 1761. Ins. Mus. Graec.: 68.

Papilio procris GEOFFROY, 1764. Hist. abreg. Ins. II: 53.

Papilio nephele HUFNAGEL, 1766. Berlin. Mag. 2: 78.

Coenonympha pamphilus marginata HEYNE, 1894. In: Rühl: Pal. Grossschmett. 1: 619.

Coenonympha pamphilus scota VERITY, 1910. Boll. Soc. ent. ital. 42: 271.

Coenonympha pamphilus australis VERITY, 1914. Boll. Sos. ent. ital. 45: 227.

Coenonympha pamphilus barcionis VERITY, 1926. Z. wiss. Insek. Biol. 21: 203.

Coenonympha pamphilus centralis VERITY, 1926. Z. wiss. Insek. Biol. 21: 204.

Coenonympha pamphilus londinii VERITY, 1926. Z. wiss. Insek. Biol. 21: 205.

Verbreitung:

Von Nordspanien durch ganz Europa einschließlich der meisten größeren Inseln bis in die Mongolei verbreitet, im Norden bis zum Polarkreis, in den Alpen bis über 2000 m Höhe. Fehlt in Nordnorwegen, auf den Shetland und Orkney Inseln. Auf der iberischen Halbinsel mit Ausnahme des nördlichen Teils, auf den Balearen und Sardinien wird *C. pamphilus* durch *C. lyllus* ersetzt, auf Kreta durch *C. thyrsis* (s.u.). In der Verbreitungskarte von *C. pamphilus* bei KUDRNA (2002: 113) gehören die Punkte etwa südlich von 42°N und westlich 12°E (mit Ausnahme der Punkte in Katalonien und Korsika) zu *C. lyllus* (s.u.).

Phänologie:

Polyvoltin mit 2-3 Generationen von April bis Oktober in Mitteleuropa. Im nördlichen Skandinavien, in Schottland und in den Hochlagen der Alpen nur eine Generation im Sommer. Zur Generationenfolge in England vgl. LEES (1962, 1965). Die Raupenentwicklung ist plastisch in Abhängigkeit von den Witterungsbedingungen. Raupen können in jeder der drei ersten Larvalstadien überwintern und zudem zuvor eine Sommerpause einlegen (WICKMAN et al. 1990).

Ökologie:

Die Art besiedelt Wiesen mit lückigen Stellen oder Fahrspuren, Weiden, Magerrasen und andere grasige Stellen, z.B. Böschungen, Weg- und Feldrändern oder Ruderalflächen im Offenland. Die gute Anpassung von *C. pamphilus* an die höheren Temperaturen des Offenlandes belegt auch die Studie von KARLSSON & WIKLUND (2005). *C. pamphilus* ist von allen *Coenonympha*-Arten am besten an Offenland angepasst. Das bevorzugte Larvalhabitat sind offenbar niedrigwüchsige Grasbestände mit dünnen Gräsern. Die Eiablage erfolgt an verschiedenen Gräsergattungen wie *Poa*, *Festuca*, *Agrostis*, *Deschampsia*, *Anthoxanthum*, *Nardus*, *Brachypodium*, *Corynephorus*, *Cynosurus*, *Danthonia*. Die Farbe der Eier ist abhängig vom Alter der Weibchen (zuerst grün, dann gelb; WICKMAN & KARLSSON 1987). ROOS (1978) beschreibt die Präimaginalstadien der Art. In den letzten Jahren wurde *C. pamphilus* für Experimente verwendet, um den Einfluss einer veränderten Nahrungsqualität durch Düngung oder erhöhte CO₂-Konzentration auf die Entwicklung und das Verhalten zu testen (GOVERDE & ERHARDT 2003; GOVERDE ET AL. 2002; MEVI-SCHÜTZ ET AL. 2003; SOONTIENS & BINK 1997). Ein signifikanter Effekt auf die Wachstumsgeschwindigkeit konnte nur im Gewächshaus, nicht aber in Freilandstudien nachgewiesen werden. Eine veränderte Futterqualität beeinflusste aber die Nektarpräferenzen der aus den Raupen resultierenden Falter, die somit in der Lage sind, eine verringerte Futterqualität etwas zu kompensieren. Weiter ergaben die Experimente, dass verschiedene Grasarten unterschiedlich auf eine erhöhte CO₂-Konzentration reagieren und über drei Tage alte Raupen Präferenzen für bestimmte Grasarten zeigen, die sich in Abhängigkeit von der CO₂-Konzentration ändern können.

Die Männchen von *C. pamphilus* sind territorial, insbesondere bei niedrigen Temperaturen (WICKMAN 1985a) und unverpaarte Weibchen suchen diese Territorien als Balzplätze aktiv auf, während bereits verpaarte Weibchen diese meiden (WICKMAN 1986; WICKMAN et al. 1995; WICKMAN & JANSSON 1997). Territorien werden vor-

nehmlich von den größeren Männchen besetzt, die eine höhere Paarungswahrscheinlichkeit haben als die meist kleineren Männchen außerhalb der Territorien (WICKMAN 1985b).

***Coenonympha lyllus* (ESPER, 1805):** Abb. 53-56.

Papilio lyllus ESPER, 1805. Schmett. Abbild. Suppl. 2: 23. TL: Portugal.

Papilio pamphila HÜBNER, 1804. Sammlg. Europ. Schmett.: 40.

C. lyllus wird in der Literatur zumeist nur als Unterart oder Sommerform mediterraner Populationen von *C. pamphilus* betrachtet. BOILLAT (2003) konnte aber zeigen, dass sich die Populationen der iberischen Halbinsel und Nordwestafrikas in Flügelmerkmalen (Silberlinie auf der Flügelunterseite) und insbesondere im ersten Larvalstadium (schwarze anstatt grüne Kopfkapsel) konstant von *C. pamphilus* unterscheiden. Seine Untersuchungen lassen darauf schließen, dass es sich bei *C. lyllus* um eine eigene Art handelt, wenngleich weitere, insbesondere genetische Untersuchungen zur Abklärung des Artstatus erforderlich sind. Sympatrische Vorkommen entlang der Kontaktzone in Nordspanien sind bisher nicht bekannt und die Verhältnisse im Mittleren Osten, wo beide Taxa möglicherweise sympatrisch auftreten, sind noch nicht genauer untersucht. Insbesondere sind die Präimaginalstadien von dort noch nicht beschrieben worden.

Verbreitung:

Portugal, Spanien (mit Ausnahme des Nordens), Balearen (Mallorca, Menorca & Ibiza), Sardinien, Nordwestafrika (s. BOILLAT 2003). Höhenverbreitung vom Flachland bis über 2700 m. Die Verbreitung in Asien, wo *C. lyllus* im Mittleren Osten zusammen oder in der Nachbarschaft zu *C. pamphilus* aufzutreten scheint, ist nicht genau bekannt (Libanon, Kurdistan, Kopet-Dagh).

Phänologie:

Polyvoltin in 2-3 Generationen von März bis Oktober. Die Raupen überwintern, wobei die Raupen plastisch auf Umweltreize reagieren. In Zentralspanien wird Diapause durch Tageslichtlängen unter 14 Stunden induziert. Bei milden Wintertemperaturen macht ein Teil der diapausierenden Raupen fünf anstelle von vier Larvalstadien durch (GARCIA-BARROS 2006).

Ökologie:

Habitat von *C. lyllus* sind grasige und höchstens locker bewaldete Stellen mit extensiver Nutzung wie Brachland, Obstgärten, aufgegebene Weiden oder Wegränder. Die Raupenfutterpflanzen in der Natur sind unbekannt; in der Zucht werden verschiedene Gräser (wie *Poa* und *Festuca*) gefressen.

***Coenonympha thyrus* (FREYER, 1845):** Abb. 57-60.

Hipparchia thyrus FREYER, 1845. Neuere Beitr. 5 pl. 475 fig. 1. TL: Griechenland: Kreta

Coenonympha pamphilus cretica STANDFUSS, 1855. Stett. ent. Ztg. 16: 158

Verbreitung:

Vertreter von *pamphilus* auf der Insel Kreta, und von manchen Autoren (z.B. HIGGINS & RILEY 1983) als Unterart zu letzterer gestellt. Dort weit verbreitet vom Flachland bis in 1700 m Höhe.

Phänologie:

Die Generationenfolge ist noch unzureichend untersucht. Eine Generation fliegt je nach Höhenlage von Anfang April bis Mitte Juli, eine partielle zweite Generation von August bis September. Die meisten Eiraupen übersommern, überwintern anschließend und entwickeln sich erst im Winter weiter.

Ökologie:

Hauptlebensraum von *C. thyrsis* ist die auf Kreta weit verbreitete mediterrane Strauchheide mit geringem Baumbestand, sowie andere grasige Stellen, und die Art fehlt nur in den intensiv genutzten Gebieten im Zentrum und Osten der Insel (BOILLAT 1986). Die Falter saugen mit Vorliebe an Kopfthymian (*Coridothymus capitatus*). Die Eiablage erfolgt einzeln an verschiedenen Pflanzenteilen. Die Raupenfutterpflanzen in der Natur sind bisher unbekannt. In Frage kommen beispielsweise die auf Kreta dominierenden Gräser *Poa bulbosa* und *Cynosurus echinatus*. In der Zucht lassen sich die Raupen (wie auch die meisten anderen Satyrinae) problemlos mit *Poa annua* oder *Poa pratensis* füttern. BOILLAT (1986) beschreibt die Präimaginalstadien der Art. Die Eiraupen unterscheiden sich von allen anderen *Coenonympha*-Arten mit Ausnahme von *C. lyllus* durch die schwarze (und nicht grüne) Kopfkapsel.

***Coenonympha oedippus* (FABRICIUS, 1787): Abb. 61-64.**

Papilio oedippus FABRICIUS, 1787. Mantissa Insect. 2: 31. TL: Süd-Russland.

Papilio geticus ESPER, 1790. Schmett. pl. 102 f. 2.

Coenonympha oedippus monticola KOLAR, 1922. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 71: 12.

Verbreitung:

Ehemals weitverbreitet von den Pyrenäen durch die gesamte gemäßigte Paläarktis bis Japan. In Europa von den Pyrenäen bis in die Alpen zwischen dem 43. und 48. Breitengrad und von Polen bis zum Ural, zumeist im Flachland bis maximal 1300 m Höhe.

Phänologie:

Monovoltin. Flugzeit Anfang Juni bis Ende Juli, in höheren Lagen bis in den August. Die halberwachsene Raupe überwintert im 3. Stadium.

Ökologie:

Die Habitatansprüche von *C. oedippus* erscheinen auf den ersten Blick sehr undifferenziert, denn die Art besiedelt sowohl Sumpf- und Feuchtwiesen mit *Molinia* als auch verbuschte Trockenrasen, Waldsteppen und grasige Waldlichtungen (Weidengebüsche, Eichen-Birkenwälder, Buchenwälder) sowie Heideflächen am Rande von Kiefernwäldern. Entscheidender Habitatparameter scheint nicht der Feuchtegrad, sondern das Vorhandensein langgrasiger und nicht bzw. nur sehr extensiv genutzter Flächen (maximal eine Mahd nicht vor Juli) in oder in der Nähe von Wäldern bzw. Gebüschen zu sein, ähnlich *Minois dryas*, die an manchen Stellen gemeinsam mit *C. oedippus* fliegt (BISCHOF 1968; HABELER 1972). Die Falter sind sehr stationär und verbleiben zumeist in einem Radius von 60-80 Metern. Bei Populationsstudien an slowenischen Populationen stellte CELIK (2004) eine Populationsdichte von bis zu 140 Faltern/ha fest und eine geschätzte durchschnittliche Verbleibedauer von 0,42-

0.81 Tagen. Zur Hauptflugzeit (Ende Juni bis Anfang Juli) ergaben Populationsschätzungen auf der 2,6 ha großen Untersuchungsfläche bis zu 288 Falter pro Tag. Die Gesamtpopulation bestand aus 850-900 Faltern und die maximale Verweildauer betrug 17 Tage bei den Männchen und 25 Tage bei den Weibchen.

Die Eier werden in 5-20 cm Höhe einzeln an die Futterpflanzen abgelegt. Hauptnahrungspflanzen der Raupe sind *Molinia coerulea* (LHONORE & LAGARDE 1999), *Carex*-Arten (*C. flava*, *C. hostiana*, *C. panicea*, *C. distans*; CELIK 2004), sowie weitere Gräser wie *Pseudoarrhenatherum longifolium* (DIERKS 2006), *Eriophorum angustifolium* und *Deschampsia cespitosa* (BINK 1992). Die Bedeutung von *Schoenus nigricans* ist umstritten (LHONORE & LAGARDE 1999; DIERKS 2006). Eine Beschreibung der Zucht findet sich bei GRADL (1945). Der einzige bisher bekannte Parasit von *C. oedippus* ist *Diolcogaster abdominalis* NEES (Braconidae), eine bereits als Parasit von *C. tullia* bekannte Brackwespe (DIERKS 2006).

6. Gefährdung und Schutz

Die Gattung *Coenonympha* gehört sicher zu den Tiergruppen, die von der Umwandlung Europas in eine Kulturlandschaft profitiert hat, da diese zu einer Auflichtung der Wälder und verstärkter Dominanz grasiger Standorte geführt hat. Gleichzeitig reagieren die meisten Arten sehr empfindlich auf eine Nutzungsintensivierung (wie Düngung, häufigere und frühere Mahd, hohe Beweidungsdichte) bzw. völlige Nutzungsaufgabe (z.B. Aufgabe der Niederwaldbewirtschaftung), weshalb insbesondere die Arten mit einem Verbreitungsschwerpunkt in Mitteleuropa inzwischen vielfach gefährdet sind. Obwohl einige *Coenonympha*-Arten in Europa zu den am stärksten bedrohten Tagfalterarten gehören und akut vom Aussterben bedroht sind, gibt es bis heute nur in wenigen Ländern erste Ansätze für Schutzprogramme (z.B. in England für *C. tullia* und in Frankreich für *C. oedippus*).

Coenonympha tullia (MÜLLER, 1764):

C. tullia ist in Europa gefährdet (Gefährdungsstatus „vulnerable“ nach VAN SWAAY & WARREN 1999), mit einem Rückgang von 20-50% in den vergangenen 25 Jahren. Insbesondere in den Ländern Mitteleuropas, wo die Art an Hochmoore gebunden ist, ist sie stark zurückgegangen (Niederlande, Belgien, Deutschland, Österreich, Tschechien) oder sogar bereits ausgestorben (Ungarn, Kroatien). Weniger dramatisch ist die Situation noch in Ost- und Nordeuropa einschließlich der Britischen Inseln, wengleich die Populationen im mittleren und östlichen England bereits weitgehend verschwunden sind (EALES 1999), was nicht auf Klimaveränderungen zurückzuführen ist (FRANCO et al. 2006). Hauptursache für den Rückgang ist die Trockenlegung der Habitate zur agrarischen oder forstlichen Nutzung bzw. zur Torfgewinnung. In Mitteleuropa kommt die Art inzwischen vielfach nur noch in weiträumig isolierten Kolonien vor. Obwohl die dort verbliebenen Populationen oft in Naturschutzgebieten leben und aufgrund ihrer Standorttreue (maximale Flugdistanz meist unter 500 m) und relativ hohen Individuendichte auch in kleinen Habitaten (bis 1 ha) relativ lange überleben können, setzt sich der Rückgang der Art weiter fort. Neben schleichender Entwertung der Habitate (z.B. durch Verbuschung teilweise trockengelegter Moore) spielen dabei auch stochastische Effekte (Aussterben kleiner Populationen durch Wit-

terungsextreme ohne Möglichkeit der Wiederbesiedlung durch benachbarte Populationen) eine Rolle. Auch in noch gut besiedelten Gebieten wie in Mittelschweden gehört das Aussterben kleiner Populationen zur Metapopulationsdynamik dieser Art, so dass geeignete Habitate zeitweise unbesiedelt sein können (EBENHARD 1995). Die Berücksichtigung dieser Dynamik (z.B. im Rahmen von Biotopverbundkonzepten) ist daher entscheidend für den langfristigen Schutz dieser Art. Auch die oftmals praktizierte Naturschutzmaßnahme der Wiedervernässung kann im Falle fehlender Ausweichflächen zum Auslöschen von Populationen führen, da die Mortalität überwinternder Raupen bei Überflutungen stark ansteigt (JOY & PULLIN 1999). Zum Schutz dieser Art wurde in England ein Aktionsplan erarbeitet (BOURN & WARREN 1997), dessen 10jährige Laufzeit in diesem Jahr zu Ende geht.

Coenonympha rhodopensis (ELWES, 1900):

Eine europaweite Gefährdung ist nicht erkennbar, die Populationen erscheinen stabil (VAN SWAAY & WARREN 1999). Im Gegensatz zu *C. tullia* erscheinen die von *C. rhodopensis* besiedelten Habitate als weniger gefährdet. Genauere Informationen liegen aber nicht vor.

Coenonympha glycerion (BORKHAUSEN, 1788):

C. glycerion ist zwar europaweit nicht gefährdet, aber in vielen Gebieten Mitteleuropas entlang der nordwestlichen Verbreitungsgrenze im Rückgang begriffen. Sie ist hier nur in extensiv genutztem Grasland zu finden und reagiert empfindlich auf die Eutrophierung ihrer Habitate. Nach Untersuchungen von ELLIGSEN et al. (1997) in den östlichen Karpathen (Ukraine) meidet *C. glycerion* intensiv beweidete Flächen und fliegt fast ausschließlich auf *Nardus*-Grassland, das gar nicht oder nur mäßig (von Rindern) beweidet wird. Die höchsten Populationsdichten erreichte die Art auf nicht mehr beweideten Flächen.

Coenonympha hero (LINNAEUS, 1761):

Diese Art ist in West- und Mitteleuropa vom Aussterben bedroht, in manchen Ländern (Niederlande, Luxemburg, Dänemark, Tschechien) bereits ausgestorben. Auch in Nordeuropa im Rückgang begriffen (s. HANSEN (1993) zum Rückgang der Art in Norwegen). In Polen nur noch im Nordosten und Süden. Die stärksten Populationen finden sich derzeit noch in Russland und den baltischen Staaten. (Gefährdungsstatus in Europa: VU „vulnerable“ = „gefährdet“ nach VAN SWAAY & WARREN (1999) mit einem Populationsrückgang von 20-50% in den letzten 25 Jahren). Die Gründe für den Rückgang sind insbesondere durch Trockenlegungen und Aufforstungen der Habitate begründet, sowie geänderte Nutzungsintensität, entweder durch Intensivierung, aber auch durch natürliche Sukzession nach Aufgabe der Mittel- bzw. Niederwald-Bewirtschaftung.

THUST et al. (2001) analysieren das Aussterben der Art in Thüringen (Deutschland), wo bis 1993 das letzte ostdeutsche Vorkommen auf einer wechselfeuchten Kohldistel-Trollblumenwiese bei Arnstadt existierte. Obwohl das Habitat bereits 1986 unter Naturschutz gestellt wurde und Pflegemaßnahmen zum Schutz der Population durchgeführt wurden, starb die Art dort aus unbekanntem Gründen aus, vermutlich als langfristige Folge der bereits in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts eingestellten Mittelwaldbewirtschaftung, die schon Ende des 19. Jahrhunderts zu einem starken Ein-

bruch der Populationen geführt hatte. Pflegemaßnahmen durch Entbuschungen im Schönbuch/Glemswald (Baden-Württemberg) erwiesen sich dagegen nach MEIER (2005) als erfolgreich, weil hierbei auf ausreichend große Altgrasbestände mit einer Streuschicht geachtet wurde. PRETSCHER (2001) gibt eine Übersicht der Vorkommen in Deutschland. Danach ist *C. hero* in Deutschland weiträumig ausgestorben, insbesondere in den Mittelgebirgen. Intakte Populationen existieren nur noch in Süddeutschland in den Bundesländern Baden-Württemberg und Bayern. In den Niederlanden kam die Art besonders in Achterhoek und Süd-Limburg vor und verschwand schon 1959, in Luxemburg 1917. In Dänemark war die Art noch bis in die 1970er Jahre in Sjaelland weit verbreitet und starb 1986 aus. In der Slowakei, wo die Art lange als ausgestorben galt, wurde *C. hero* in der Hohen Tatra wiederentdeckt (KULFAN 1993; VITAZ 1997).

Die verbliebenen kleinen und isolierten Populationen sind zudem durch Inzucht-Effekte stark gefährdet. Zwar sind die Falter von *C. hero* wenig mobil, aber in Metapopulationen kommt es immer wieder zum Austausch von Individuen benachbarter Populationen (CASSEL-LUNDHAGEN 2004; CASSEL-LUNDHAGEN & SJOGREN-GULVE 2007). CASSEL et al. (2001) konnten zeigen, dass die Schlupfrate der Eiraupen in kleinen isolierten Populationen signifikant niedriger ist, was ein Zeichen für Inzucht-Depression darstellt. Enzymelektrophoretische Studien an Populationen in Deutschland (WIEMERS 1994, Abschnitt 3) und Schweden (CASSEL & TAMMARU 2003) haben gezeigt, dass *C. hero* eine ungewöhnlich geringe genetische Variabilität besitzt, die in kleinen isolierten Populationen noch weiter reduziert wird. Diese geringe genetische Variabilität ist ein Zeichen für verringerte Anpassungsfähigkeit (z.B. bei Witterungsschwankungen) und daher ein zusätzlicher Gefährdungsfaktor. Die Untersuchung von Mikrosatelliten, die von CASSEL (2002) bei *C. hero* entwickelt worden sind, könnte weitere interessante Aufschlüsse zur Populationsgenetik bringen.

Coenonympha arcania (LINNAEUS, 1761):

Europaweit ist *C. arcania* nicht gefährdet, aber sie hat in vielen Gebieten Mitteleuropas starke Bestandseinbußen zu verzeichnen, insbesondere entlang der nordwestlichen Verbreitungsgrenze, wo *C. arcania* hauptsächlich auf Halbtrockenrasen angewiesen ist. In den Niederlanden, wo sie vornehmlich in den Sandgebieten der Veluwe vorkam, ist sie seit 1988 ausgestorben (VAN SWAAY 2006), in Dänemark erlosch die letzte Population 1996 nach einem drastischen Bestandsrückgang in den 90er Jahren. Bestandszunahmen wie sie von WENZEL et al. (2006) auf Kalkhalbtrockenrasen in Rheinland-Pfalz gefunden wurden, sind vermutlich nur kurzfristige Erscheinungen, da Verbuschungen durch Nutzungsaufgabe der Art zwar kurzfristig nützen, langfristig aber zum Verschwinden des Habitats durch Wiederbewaldung führen.

Coenonympha gardetta (PRUNNER, 1798):

C. gardetta ist bislang in keinem Land ihres Vorkommens gefährdet.

Coenonympha leander (ESPER, 1784):

Aktuell erscheinen die Bestände der Art stabil und eine Gefährdung ist nicht erkennbar; genauere Untersuchungen liegen jedoch nicht vor.

Coenonympha dorus (ESPER, 1782):

Nicht gefährdet und meist häufig im gesamten Verbreitungsgebiet, mit Ausnahme des nördlichen Randes. In der Schweiz nicht bodenständig. Bei alten Meldungen aus der Schweiz handelt es sich um fragwürdige Angaben oder Funde vagabundierender Einzelfalter an der Verbreitungsgrenze bei Genf (GEIGER 1987).

Coenonympha corinna (HÜBNER, 1804):

C. corinna ist in ihrem Verbreitungsgebiet eine der häufigen Tagfalterarten und ist derzeit nicht gefährdet.

Coenonympha pamphilus (LINNAEUS, 1758):

C. pamphilus ist die am weitesten verbreitete und vielfach auch häufigste *Coenonympha* in Europa und derzeit nicht gefährdet. Die Art meidet jedoch eutrophe Standorte und ist in manchen intensiv landwirtschaftlich genutzten Gebieten Mitteleuropas regional zurückgegangen, insbesondere in den Niederlanden.

Coenonympha lyllus (ESPER, 1805):

Eine Gefährdung dieser Art ist nicht erkennbar, wenngleich *C. lyllus* in intensiv bewirtschafteten Gebieten nur noch lokal passende Habitate vorfindet.

Coenonympha thyrus (FREYER, 1845):

C. thyrus gehört auf Kreta zu den häufigen und weit verbreiteten Tagfaltern. Ein Rückgang und damit eine Gefährdung ist derzeit nicht erkennbar.

Coenonympha oedippus (FABRICIUS, 1787):

C. oedippus ist heute in Europa durch die Zerstörung seines Lebensraumes, insbesondere durch Trockenlegung und land- oder forstwirtschaftliche Nutzung stark zurückgegangen und daher eine der am meisten gefährdeten Tagfalterarten (Status: CR „critically endangered“ = „vom Aussterben bedroht“ nach VAN SWAAY & WARREN (1999), Bestandsrückgang 80-100%). In Deutschland, der Slowakei und Bulgarien ist die Art bereits ausgestorben und in den übrigen Ländern Mitteleuropas (wie Spanien, der Schweiz, Liechtenstein, Österreich, Slowenien, Ungarn und Polen) existieren nur noch einzelne Populationen. Die meisten Populationen haben bisher noch in Südwest-Frankreich (Aquitanie) und in Norditalien überlebt. Den gravierenden Rückgang in Frankreich während der letzten Jahrzehnte dokumentieren LHONORE & LAGARDE (1999). Die Gründe für den Rückgang sind noch kaum untersucht, aber die Art reagiert anscheinend empfindlich auf Eutrophierung ihrer Habitate, auf Nutzungsintensivierung (z.B. zu frühes Mähen) oder Aufgabe der Nutzung und natürliche Sukzession. Angesichts des schnellen und andauernden Rückgangs der Populationen und der zunehmenden Verinselung ist das Aussterben von *C. oedippus* in Europa ohne Durchführung gezielter Artenschutzprogramme nur noch eine Frage der Zeit.

7. Summary

According to the last revision by DAVENPORT (1941) the Holarctic butterfly genus *Coenonympha* HÜBNER, 1819 consists of 23 species, all but one of which occur in the Palearctic region. The systematics, ecology and conservation of the 10 European species, some of which have been subdivided into further species in recent decades, are dealt with in this paper.

One chapter presents unpublished data on the molecular genetics of several *Coenonympha* species

focusing on *Coenonympha glycerion*. The analysis of allozyme data in this species shows that Spanish populations (*iphioides* STAUDINGER) are well differentiated genetically from nominotypical ones but freely interbreed with them in the Pyrenees.

Following an identification key to the European *Coenonympha* species, an account of their systematics is given, and our knowledge on their distribution, phenology and ecology is summarized. Although all larvae of *Coenonympha* feed on grasses, their habitat requirements vary greatly and range from Mediterranean rocky steppes via light forest to subalpine grasslands. While some species have a broad ecological tolerance and occur in many different grassland habitats, others are confined to very specific habitats like moor.

The final chapter discusses the threat status of all species which also differs very much. Whereas *Coenonympha pamphilus* is one of the most widespread and common butterflies of Europe, *C. oedippus* is one of its most threatened. Declines are mostly due to changes in grassland and forest management in recent decades. The exact reasons for the declines, however, are still not well understood in most cases, and more research into the autecology and population ecology is urgently needed.

8. Zitierte Literatur

- ABADJIEV, S. P., 2000. Types of Balkan butterflies. II. Eastern large heath, *Coenonympha rhodopensis* Elwes, 1900: type locality and lectotype designation – *Atalanta* **31**:461-466.
- ABADJIEV, S. P., 2001. An Atlas of the Distribution of the Butterflies in Bulgaria (Lepidoptera: Hesperioidea & Papilionoidea). – Pensoft Publishers, Sofia-Moscow.
- ASHER, J., WARREN, M., FOX, R., HARDING, P., JEFFCOATE, G. & JEFFCOATE, S. 2001. The millennium atlas of butterflies in Britain and Ireland. – Oxford Univ. Press, Oxford.
- BARRINGTON, R.D.G. & WHITE, M.C., 2005. The first record of multiple allelomorphism in a British butterfly: *Coenonympha tullia* (Mueller) ssp. *polydama* (Haworth). – *Brit. J. ent. nat. Hist.* **18**:253-258.
- BINK, F.A. 1992. Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa. – Schuyt & Co, Haarlem.
- BINZENHÖFER, B., SCHRÖDER, B., STRAUSS, B., BIEDERMANN, R. & SETTELE, J., 2005. Habitat models and habitat connectivity analysis for butterflies and burnet moths. The example of *Zygaena carniolica* and *Coenonympha arcania*. – *Biol. Conserv.* **126**:247-259.
- BISCHOF, A., 1968. *Coenonympha oedippus* FABRICIUS, eine kleine Chorographie. – *Mitt. Ent. Ges. Basel, N.F.* **18**:41-64.
- BOILLAT, H., 1986. Biologie et statut taxinomique de *Coenonympha thyraxis* Freyer. Description des états pre-imaginaux. – *Alexanor* **14**:263-278.
- BOILLAT, H., 1989. *Coenonympha* (superspecies *dorus*) *austauti* Oberthür. Etude taxinomique et biogéographique. – *Alexanor* **15**:393-417.
- BOILLAT, H., 1991. *Coenonympha* (superspecies *gardetta*) *orientalis* Rebel. Mise au point taxinomique. – *Alexanor* **16**:395-412.
- BOILLAT, H., 2003. *Coenonympha lyllus* Esper, 1805, spec. rev. une nouvelle approche taxinomique du complexe *pamphilus*. – *Alexanor* **22**:243-309.
- BOURN, N.A.D. & WARREN, M.S., 1997. Species action plan Large Heath *Coenonympha tullia*. – Butterfly Conservation, Manor Yard [Unveröffentlichtes Arbeitspapier]
- BOZANO, G.C. (Ed.), 2002: Guide to the butterflies of the Palearctic region. Satyrinae part III. Tribe Satyrini, subtribes Melanargiina and Coenonymphina, Melanargia, Coenonympha, Sinonympha, Triphysa. – Omnes Artes, Milano.
- BRUNTON, C.F.A., BAXTER, J.D., QUARTSON, J.A.S. & PANCHEN, A.L., 1991. Altitude-dependent variation in wing pattern in the Corsican butterfly *Coenonympha corinna* Hübner. – *Biol. J. Linn. Soc.* **42**:367-378.
- BUSZKO, J., 1997. A Distribution Atlas of Butterflies in Poland 1986–1995. – Turpress, Torun.
- CASSEL, A., 2002. Characterization of microsatellite loci in *Coenonympha hero*. – *Mol. ecol. Notes* **2**:566-568.

- CASSEL, A. & TAMMARU, T., 2003. Allozyme variability in central, peripheral and isolated populations of the scarce heath (*Coenonympha hero*): implications for conservation. – *Conserv. Genet.* **4**:83-93.
- CASSEL, A., WINDIG, J., NYLIN, S. & WIKLUND, C., 2001. Effects of population size and food stress on fitness-related characters in the scarce heath, a rare butterfly in western Europe. – *Conserv. Biol.* **15**(6):1667-1673
- CASSEL-LUNDHAGEN, A. 2004. Igenvaxning och isolering hotar den bruna grasfjärilen (*Coenonympha hero*) i jordbrukslandskapet. – *Ent. Tidskr.* **125**:173-179.
- CASSEL-LUNDHAGEN, A. & SJOGREN-GULVE, P., 2007. Limited dispersal by the rare scarce heath butterfly - potential consequences for population persistence. – *J. Ins. Conserv.* **11**:113-121.
- CATERINO, M.S., REED, R.D., KUO, M.M. & SPERLING, F.A., 2001. A partitioned likelihood analysis of swallowtail butterfly phylogeny (Lepidoptera: Papilionidae). – *Syst. Biol.* **50**(1):106-127
- CAVALLI-SFORZA, L. L. & EDWARDS, A. W. F., 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. – *Evolution* **21**:550-570.
- CELIK, T., 2004. Population dynamics of endangered species *Coenonympha oedippus* Fabricius, 1787, on the Ljubljansko barje (Slovenia). – *Acta ent. slovenica* **12**:99-114.
- COBOLLI, M., BISCHETTI, R., DE MATTHAEIS, E., LUCARELLI, M., SBORDONI, V., 1994. Polimorfismi enzimatici, distribuzione e differenziamento evolutivo nelle popolazioni di *Coenonympha corinna* e *C. elbana* (Lepidoptera, Satyridae). – *Società Italiana di Biogeografia, XXX Congresso: Riassunti*: 27.
- COUTSIS, J.G. & GHAVALAS, N., 2005. A recently discovered new locality for *Coenonympha lean-der* in Greece, and notes about the taxonomic position of the species-group taxon *Coenonympha orientalis*. – *Phegea* **33**:121-128.
- COYNE, J.A. & ALLEN ORR, H., 2004. Speciation. – Sinauer, Sunderland.
- D'ABRERA, B., 1990. Butterflies of the Holarctic Region. Part I: Papilionidae, Pieridae, Danaidae, Satyridae (partim). – Hill House, Victoria.
- DAVENPORT, D., 1941. The butterflies of the satyrid genus *Coenonympha*. – *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.* **87**:215-349.
- DENNIS, R.L.H., PORTER, K. & WILLIAMS, W.R., 1984. Ocellation in *Coenonympha tullia* (Müller). I. Structures in correlation matrices. – *Nota lepid.* **7**:199-219.
- DENNIS, R.L.H., PORTER, K. & WILLIAMS, W.R., 1986. Ocellation in *Coenonympha tullia* (Müller). II. Population differentiation and clinal variation in the context of climatically induced antipredator defence strategies. – *Entomologist's Gaz.* **37**:133-172.
- DENNIS, R.L.H. & EALES, H.T., 1997. Patch occupancy in *Coenonympha tullia* (Müller, 1764): habitat quality matters as much as patch size and isolation. – *J. Ins. Conserv.* **1**:167-176.
- DENNIS, R.L.H. & EALES, H.T., 1999. Probability of site occupancy in the large heath butterfly *Coenonympha tullia* determined from geographical and ecological data. – *Biol. Conserv.* **87**:295-301.
- DIERKS, K., 2006. Beobachtungen zur Larvalbiologie von *Coenonympha oedippus* (Fabricius, 1787) im Südwesten Frankreichs. – *Ent. Z.* **116**:186-188.
- EALES, H.T., 1999. The current status and prospects in England of the large heath butterfly *Coenonympha tullia* Müller. – *Entomologist's Rec. J. Var.* **111**:5-9.
- EALES, H.T. & DENNIS, R.L.H., 1998. Predicting site occupancy for *Coenonympha tullia* (Müller, 1764, using habitat parameters. – *Entomologist's Gaz.* **49**:3-16.
- EBENHARD, T., 1995. Wetland butterflies in a fragmented landscape: The survival of small populations. – *Ent. Tidskr.* **116**:73-82.
- EBERT, G. & RENNWALD, E., 1991. Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. **2**: Tagfalter 2. – Ulmer, Stuttgart.
- ELLIGSEN, H., BEINLICH, B. & PLACHTER, H., 1997. Effects of large-scale cattle grazing on populations of *Coenonympha glycerion* and *Lasiommata megera*. – *J. Ins. Conserv.* **1**(1):13-23.
- ERNST, M., 2006. Späte Beobachtung von *Coenonympha arcania* (Linnaeus, 1761) 2006 in der Hessischen Oberrheinebene. – *Nachr. ent. Ver. Apollo (N.F.)* **27**: 204.

- ESSAYAN, R., 1983. Cartographie provisoire des Satyrines de France. - *Alexandor* **13**:126-132.
- FERNANDEZ-RUBIO, F., 1991. Guia de Mariposas Diurnas de la Peninsula Iberica, Baleares, Canarias, Azores y Madeira. - Piramide, Madrid.
- FRANCO, A.M.A., HILL, J.K., KITSCHKE, C., COLLINGHAM, Y.C., ROY, D.B., FOX, R., HUNTLEY, B., THOMAS, C.D., 2006. Impacts of climate warming and habitat loss on extinctions at species' low-latitude range boundaries. - *Global Change Biol.* **12**:1545-1553.
- GARCIA-BARROS, E., 2006. Number of larval instars and sex-specific plasticity in the development of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus*. - *Eur. J. Ent.* **103**:47-53.
- GARLING, B., 1983. *Coenonympha hero* L. in Nord-Hessen. - *Ent. Z.* **93**:311-312.
- GEIGER, H., 1990. Enzyme electrophoretic methods in studies of systematics and evolutionary biology of butterflies. - In: Kudrna, O. (Ed.) *Butterflies of Europe. Introduction to Lepidopterology*. **2**:397-436. Aula Verlag, Wiesbaden.
- [GEIGER, W.] (Ed.), 1987. *Tagfalter und ihre Lebensräume*. - SBN, Basel.
- GERAEDTS, W.H.J.M., 1986. Voorlopige Atlas van de Nederlandse Dagvlinders. Ropalocera. - Vlinderstichting, Wageningen.
- GOLTZ, [D.H.] Frhr. Von, 1932. Eine neue *Coenonympha*? - *Int. Ent. Z.* **26**:399-402.
- GOMEZ-BUSTILLO, M.R. & FERNANDEZ-RUBIO, F.F., 1974. Mariposas de la Peninsula Iberica. Ropaloceros II. - ICONA, Madrid.
- GONSETH, Y., 1987. Verbreitungsatlas der Tagfalter der Schweiz. - *Docum. Faun. helvetiae* **6**:1-242.
- GOVERDE, M. & ERHARDT, A., 2003. Effects of elevated CO₂ on development and larval food-plant preference in the butterfly *Coenonympha pamphilus*. - *Global Change Biology* **9**:74-83.
- GOVERDE, M., ERHARDT, A. & NIKLAUS, P.A., 2002. In situ development of a satyrid butterfly on calcareous grassland exposed to elevated carbon dioxide. - *Ecology* **83**(5):1399-1411.
- GRADL, F., 1945. *Coenonympha oedipus* F. - *Z. wien. ent. Ges.* **30**:14-20.
- GRILLO, N., 1999. Riscoperta in Sicilia di *Coenonympha corinna* (Hübner, 1804). - *Naturalista sicil.* **23**(3-4): 591-592.
- GROSS, F.J., 1954. Beitrag zur Unterscheidung von *Coenonympha arcania* L. und *gardetta* de Pruner. - *Z. wien. ent. Ges.* **39**:372-384.
- GROSS, F.J., 1956. Ein vermutlicher Bastard zwischen *Coenonympha arcania* L. und *C. hero* L. - *Ent. Z.* **66**:169-170.
- GROSS, F.J., 1957. Bemerkungen zu den verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen *Coenonympha leander* Esp., *iphis* Schiff., *hero* L., *arcania* L. und *gardetta* Prunn. - *Ent. Z.* **67**:97-111, 117-119.
- HABELER, H., 1972. Zur Kenntnis der Lebensräume von *Coenonympha oedippus* F. (Lep. Satyridae). - *Nachr. Bl. Bayer. Ent.* **21**:51-54.
- HABELER, H., 1974. Ein neuer Tagfalter für die Steiermark: *Coenonympha gardetta* Prun. - *Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum* **3**:29-32.
- HANSEN, L.-O., 1993. Status of the butterflies Apollo (*Parnassius apollo*) and Scarce Heath (*Coenonympha hero*) in Norway. - *NINA-Utredning*. **46**:1-43.
- HENRIKSEN, H. J. & KREUTZER, I., 1982. The butterflies of Scandinavia in nature. - Skandinavisk Bogforlag, Odense.
- HENSLE, J., 1995. Fund einer Herbstgeneration von *Coenonympha arcania* Linnaeus 1761 im Elsass. - *Nachr. ent. Ver. Apollo (N.F.)* **16**(1): 28.
- HIGGINS, L.G. & RILEY, N.D., 1983. A field guide to the butterflies of Britain and Europe. (5th ed.) - Collins, London.
- HUELSENBECK, J. P. & RONQUIST, F., 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. - *Bioinformatics* **17**:754-755.
- JAKSIC, P., 1988. Privremene karte rasprostranjenosti dnevnih leptira Jugoslavije [Provisional distribution maps of the butterflies of Yugoslavia]. - *Societas Entomologica Jugoslavica*, Zagreb.
- JOY, J., 1991. The ecology and life history of the Large Heath butterfly (*Coenonympha tullia*) on the Shropshire/Clwyd Mosses. - *British Ecological Society Bulletin*, **22**:114-118.

- JOY, J., & PULLIN, A.S., 1997. The effects of flooding on the survival and behaviour of overwintering large heath butterfly *Coenonympha tullia* larvae. – Biol. Conserv. **82**(1):61-66.
- JOY, J., & PULLIN, A.S., 1999. Field studies on flooding and survival of overwintering large heath butterfly *Coenonympha tullia* larvae on Fenn's and Whixall Mosses in Shropshire and Wrexham, U.K. – Ecol. Ent. **24**(4):426-431.
- JUTZELER, D., 1990a. Zur Klärung des Verwandtschaftsgrades von *Coenonympha darwiniana* (Staudinger, 1871) mit *arcania* (Linnaeus, 1761) und *gardetta* (de Prunner, 1798) anhand der Färbung von Ei und Puppe. – Mitt. ent. Ges. Basel **40**:86-93.
- JUTZELER, D., 1990b. Zur Bedeutung von Pfeifengrasarten (*Molinia* spp.) als Existenzgrundlage von *Lopinga achine* (Scopoli, 1763) und *Coenonympha tullia* (Müller, 1764). – Mitt. ent. Ges. Basel **40**:94-110.
- JUTZELER, D., 1998. *Coenonympha gardetta lecerfi* (de Lesse, 1949), une ssp. isolee du complexe *gardetta* des Monts du Forez (Puy-de-Dome, Auvergne, F.). – Linn. belg. **16**(5):192-195.
- JUTZELER, D., BIERMANN, H. & BROS, E. DE, 1996. Elevage de *Coenonympha corinna elbana* (Staudinger, 1901) du Monte Argentario (Toscane, Italie) avec explication geologique de l'aire de repartition du complexe *corinna*. – Linn. belg. **15**(8):332-347.
- JUTZELER, D. & BROS, E. DE, 1996. Elevage de *Coenonympha corinna corinna* (Hübner, 1804) de Sardaigne. Notes sur la repartition de l'espece *C. corinna*. – Bull. Soc. ent. Mulhouse **1996**:1-10 & 25-32.
- JUTZELER, D. & BROS, E. DE, 1997. Ecologie, elevage et statut taxinomique de *Coenonympha corinna trettaui* (Gross, 1970) de l'Isola di Capraia (Toscane, Italie). – Linn. belg. **16**(2):70-78.
- JUTZELER, D. & GASCOIGNE-PEES, M., 2006. Essai d'appréciation du statut taxinomique de *Coenonympha (glycerion) iphioides* Staudinger (1870) resultant d'un elevage provenant de la province espagnole de Burgos avec rappel des formes locales decrites. – Linn. belg. **20**(6):215-228.
- JUTZELER, D. & RAKOSY, L., 1997. *Coenonympha leander* (Esper, 1784) de Baile Herculane (Carpathes meridionales, Roumanie): observations et elevage. – Linn. belg. **16**(1):37-42.
- KADLEC, T. & VRBA, P., 2007. A second generation of *Coenonympha arcania* (LINNAEUS, 1761) in northern Bohemia, Czech Republic (Lepidoptera, Satyriinae). – Atalanta **38**(1/2):181-183.
- KARLSSON, B. & WIKLUND, C., 2005. Butterfly life history and temperature adaptations; dry open habitats select for increased fecundity and longevity. – J. Anim. Ecol. **74**(1):99-104.
- KÖNIG, F., 1959. Die Entwicklungsstadien von *Coenonympha leander* Esp. – Ent. Z. **69**:89-94.
- KUDRNA, O., 1986. Aspects of the conservation of butterflies in Europe. Butterflies of Europe, vol. 8. – Aula Verlag, Wiesbaden.
- KUDRNA, O., 2002. The distribution atlas of European butterflies. – Oedippus **20**: 1-342.
- KULFAN, J. 1993. Zum Vorkommen von *Coenonympha hero* (L., 1761) in der Slowakei (Lepidoptera, Satyridae). – Biologia, Bratislava **48**(5):559-560.
- LAFRANCHIS, T., 2000. Les papillons des jour de France, Belgique et Luxembourg et leurs chenilles. – Biotope, Meze.
- LAFRANCHIS, T., 2004. Butterflies of Europe. – Diatheo, Paris.
- LEES, E., 1962. On the voltinism of *Coenonympha pamphilus* (L.) (Lep., Satyridae). – Entomol. **95**:5-6.
- LEES, E., 1965. Further observations on the voltinism of *Coenonympha pamphilus* L. (Lep., Satyridae). – Entomologist **98**:43-45.
- LESSE, H. DE, 1960. Speciation et variation chromosomique chez les lepidopteres rhopaloceres. – Anns. Sci. nat. (12)**2**:1-223.
- LHONORE, J. & LAGARDE, M., 1999. Biogeographie, ecologie et protection de *Coenonympha oedippus* (Fab., 1787). – Anns. Soc. Entomol. France **35**(Suppl.):299-307.
- MARTIN, J-F, GILLES, A, DESCIMON, H., 2000. Molecular phylogeny and evolutionary patterns of the European satyrids (Lepidoptera: Satyridae) as revealed by mitochondrial gene sequences. – Mol. Phylogenet. Evol. **15**:70–82.
- MAYR, E., 1942. Systematics and the origin of species. – Columbia Univ. Press, New York.
- MAYR, E., 1967. Artbegriff und Evolution. – Parey Verlag, Hamburg & Berlin.

- MEIER, M., 2005. Wald-Wiesenvögelchen (*Coenonympha hero*). – In: EBERT, G. & RENNWALD, E., Die Schmetterlinge Baden-Württembergs **10**:101-103.
- MELLING, T., 1987. Extraordinary survival abilities of larvae of the Large Heath: *Coenonympha tullia* (Müll.). – Entomologist's Rec. J. Var. **96**:236.
- MEVI-SCHÜTZ, J., GOVERDE, M., & ERHARDT, A., 2003. Effects of fertilization and elevated CO₂ on larval food and butterfly nectar amino acid preference in *Coenonympha pamphilus* L. – Behav. Ecol. Sociobiol. **54**:36-43.
- MILLER, L.D., 1968. The higher classification, phylogeny and zoogeography of the Satyridae – Mem. Am. ent. Soc. **24**:1-174.
- MURRAY, D. AND PROWELL, D.P., 2005. Molecular phylogenetics and evolutionary history of the neotropical Satyrine Subtribe Euptychiina (Nymphalidae: Satyrinae). – Mol. Phylogenet. Evol. **34**(1):67-80
- MUSCHAMP, P.A.H., 1915. *Coenonympha iphioides* und einige seiner Verwandten. – Mitt. ent. Ges. Zürich **1**:12-26.
- NEI, M., 1972. Genetic distance between populations. – Am. Nat. **106**:283-292.
- NEI, M., 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. – Genetics **89**:583-590.
- PELZ, V., 1995. Biosystematik der europäischen Arten des Tribus Melitaeini Newman, 1870. - Oedippus **11**:1-62.
- PENA, C., WAHLBERG, N., WEINGARTNER, E., KODANDARAMAIAH, U., NYLIN, S., FREITAS, A.V.L., BROWER, A.V.Z., 2006. Higher level phylogeny of Satyrinae butterflies based on DNA sequence data. – Mol. Phylogenet. Evol. **40**:29-49.
- PLANTROU, J., 1951. Capture d'un hybride *hero-arcania*. – Rev. fr. Lep. **13**(9-10):129.
- PORTER, A.H. & GEIGER, H., 1988. Genetic and phenotypic population structure of the *Coenonympha tullia* complex in California: no evidence for species boundaries. - Can. J. Zool. **66**:2751-2765.
- PORTER, A.H. & MATTOON, S.O., 1989. A new subspecies of *Coenonympha tullia* (Müller) confined to the coastal dunes of Northern California. - J. Lepid. Soc. **43**:229-238.
- PORTER, A.H., SCHNEIDER, R.-W. & PRICE, B.A.; 1995. Wing pattern and allozyme relationships in the *Coenonympha arcania* group, emphasising the *C. gardetta-darwiniana* contact area at Bellwald, Switzerland. – Nota lepid. **17**:155-174.
- PRETSCHER, P. 2001. Verbreitung und Art-Steckbrief des Wald-Wiesenvögelchens (*Coenonympha hero* Linnaeus, 1761) in Deutschland. – Natur und Landschaft **76**(12):547-552.
- REBEL, H., 1904. Studien über die Lepidopterenfauna der Balkanländer. II. Teil. Bosnien und Herzegowina. - Anln. naturh. Mus. Wien **19**: 97-377.
- REICHL, E. R., 1992. Verbreitungsatlas der Tierwelt Österreichs. Band 1: Lepidoptera - Diurna. Tagfalter. – Forschungsinstitut für Umweltinformatik, Linz
- REINHARDT, R., 1982. Beiträge zur Insektenfauna der DDR. Lepidoptera. Rhopalocera et Hesperiiidae. I. Allgemeiner Teil. Papilionidae, Pieridae, Satyridae. – Ent. Nachr. Ber. 26, Beiheft **1**:1-84.
- ROGERS, J. S., 1972. Measures of genetic similarity and genetic distance. – Studies in Genetics, Univ. Texas Publ. **7213**:145-153.
- ROJO, J.C., 1997. Una nueva subespecie iberica de *Coenonympha dorus* (Esper, 1782) (Lepidoptera: Satyridae). – Bol. SEA **18**: 66-67.
- ROMO, H., GARCIA BARROS, E., CHAVES, P., GARCIA PEREIRA, P., MARAVALHAS, E., 2003. Distribucion actualizada de las especies de *Coenonympha* Huebner, (1819) y *Melanargia* Meigen, (1828) en la peninsula Iberica. – SHILAP Revta Lep. **31**:329-354.
- ROOS, P., 1978. Die Präimaginalstadien der Satyriden. 2. *Coenonympha pamphilus* Linne. – Ent. Z. **88**:213-220.
- ROOS, P., 1981. Die Präimaginalstadien der Satyriden. 6. *Coenonympha arcania* (Linnaeus). – Ent. Z. **91**:256-264.
- ROOS, P., BEIL, P., & AUSSEM, B., 1982. Die Präimaginalstadien der Satyriden. – 9. *Coenonympha*

- hero* Linnaeus. – NachrBl. Bayer. Ent. **31**:115-121.
- SCHURIAN, K.G., 1980. Eine Zucht von *Coenonympha corinna* (Hübner) 1804. – Nachr. ent. Ver. Apollo N.F. **1**:92-94.
- SCOTT, J.A., 1986. The butterflies of North America, a natural history and field guide. – Stanford Univ. Press, Stanford.
- SEITZ, A., 1907-1908. 4. Familie: Satyridae. – Großschmetterl. Erde **1**:79-153.
- SIJARIC, R. & CARNELUTTI, J., 1976. *Coenonympha tullia lorkovici* ssp.n. in Bosnia and Herzegovina. – Wiss. Mitt. bosn.-herzeg. Landesmus. (C) **6**:179-194.
- SIJARIC, R., 1976. Interspezifische Verhältnisse der Arten *Coenonympha tullia* Müller und *C. rhodopensis* Elwes auf der Balkanhalbinsel. – Wiss. Mitt. bosn.-herzeg. Landesmus. (C) **6**:133-177.
- SIJARIC, R., 1978. Prilog poznavanju rasprostranjenja vrsta roda *Coenonympha* u Jugoslaviji. – Acta ent. Jugosl. **14**:59-62.
- SOONTIENS, J. & BINK, F.A., 1997. Developmental response of *Coenonympha pamphilus* to differences in nitrogen and water content of grasses. – Proc. Sect. exp. appl. Ent., Netherlands Ent. Soc. **8**:29-36.
- STEINER, R. & HERMANN, G., 1999. Freilandbeobachtungen zu Eiablageverhalten und -habitat des Wald-Wiesenvögelchens, *Coenonympha hero* (Linnaeus, 1761), an einer Flugstelle in Baden-Württemberg. – Nachr. ent. Ver. Apollo N.F. **20**:111-118.
- TAYMANS, M., 1994. *Coenonympha dorus* (Esper, 1782). Etude taxinomique. – Cercle Lepidopteristes Belg. **23**:4-37.
- THUST, R., THIELE, A. & GÖHL, K., 2001. Das Wald-Wiesenvögelchen (*Coenonympha hero* Linnaeus, 1761; Lepidoptera: Nymphalidae) in Thüringen – ein Nachruf und ein Lehrstück. – Natur und Landschaft **76**(12):542-546.
- TOLMAN, T. & LEWINGTON, R., 1997. Butterflies of Britain and Europe. – Harper & Collins, London.
- TURNER, J.R.G., 1963. A quantitative study of a Welsh colony of the Heath Butterfly, *Coenonympha tullia* MÜLLER. – Proc. R. Ent. Soc. London A **28**:101-112.
- VAN SWAAY, C. & WARREN, M. S., 1999. Red data book of European butterflies (Rhopalocera). – Nature and environment **99**:1-260, Council of Europe, Strasbourg.
- VAN SWAAY, C. VAN, 2006. De nieuwe Rode Lijst Dagvlinders. – Vlinders **21**(3):7-9.
- VERITY, R., 1927. On the variations and relationship of *Coenonympha arcania* L., and *C. gardetta* de Prun. = *philea* Hüb. = *satyrion* Esp. – Entomologist's Rec. J. Var. **39**:37-40, 70-74.
- VILA, M. & BJÖRKLUND, M., 2004. The utility of the neglected mitochondrial control region for evolutionary studies in Lepidoptera (Insecta). – J. mol. evol. **58**:280-290.
- VITAZ, L., 1997. On the occurrence of *Coenonympha hero* L. in the High Tatras. – Oecologia mont. **6**:55-56.
- WENZEL, M., SCHMITT, T., WEITZEL, M., SEITZ, A., 2006. The severe decline of butterflies on western German calcareous grasslands during the last 30 years: a conservation problem. – Biol. Conserv. **128**(4):542-552.
- WICKMAN, P.-O. & KARLSSON, B., 1987. Changes in egg colour, egg weight and oviposition rate with the number of eggs laid by wild females of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus*. – Ecol. Ent. **12**:109-114.
- WICKMAN, P.O., 1985a. The influence of temperature on the territorial and mate locating behaviour of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* (L.). - Behav. Ecol. Sociobiol. **16**:233-238.
- WICKMAN, P.O., 1985b. Territorial defence and mating success in males of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* L. - Anim. Behav. **33**:1162-1168.
- WICKMAN, P.O., 1986. Courtship solicitation by females of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* (L.) and their behaviour in relation to male territories before and after copulation. – Anim. Behav. **34**:153-157.
- WICKMAN, P.O., 1992. Mating systems of *Coenonympha* butterflies in relation to longevity. – A-

- nim. Behav. **44**:141-148.
- WICKMAN, P.O., 1996. Butterfly leks. – Ent. Tidskr. **117**:73-85.
- WICKMAN, P.O., GARCIA-BARROS, E., & RAPPE-GEORGE, C., 1995. The location of landmark leks in the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus*: Evidence against the hot-spot model. – Behav. Ecol. **6**:39-45.
- WICKMAN, P.O., & JANSSON, P., 1997. An estimate of female mate searching costs in the lekking butterfly *Coenonympha pamphilus*. – Behav. Ecol. Sociobiol. **40**:321-328.
- WICKMAN, P.O., WIKLUND, C. & KARLSSON, B., 1990. Comparative phenology of four satyrine butterflies inhabiting dry grasslands in Sweden. – Holarctic Ecol. **13**:238-346.
- WIEMERS, M., 1994. Differenzierungsmuster bei Artbildungsprozessen: Morphologisch-biometrische und enzymelektrophoretische Untersuchungen am *Coenonympha arcania* (Linnaeus, 1761) Superspezies-Komplex. – Diplomarbeit, Universität Bonn.
- WIEMERS, M., 1998. *Coenonympha darwiniana*: A hybrid taxon? New insights through allozyme electrophoresis. – Mem. Soc. R. Belg. Ent. **38**:41-70.
- WIERNASZ, D.C., 1989. Ecological and genetic correlates of range expansion in *Coenonympha tullia*. – Biol. J. Linn. Soc. **38**:197-214.
- WRIGHT, S., 1978. Evolution and the Genetics of Populations. **4**: Variability Within and Among Natural Populations. - University of Chicago Press, Chicago.

9. Anhang

Im folgenden zweiseitigen Anhang sind die Allelfrequenzen der vollständig auswertbaren nicht-monomorphen Allozym-Loci aller untersuchter *Coenonympha*-Arten (mit Ausnahme derjenigen des *C. arcania*-Komplexes) aufgelistet. In der Zeile mit der Enzymlocus-Bezeichnung ist in Klammern () die Anzahl der Tiere mit auswertbaren Banden angegeben. Die Allele (exakter: die festgestellten Elektromorphen) sind mit Buchstaben (A-K) gekennzeichnet. Ihre Laufweiten sind der nachfolgenden **Tab. 11** zu entnehmen.

Tab. 11. Allozymloci mit Laufweiten der festgestellten Elektromorphen (E) [in mm]

<i>Allozym</i>	<i>Struktur</i>	<i>n(E)</i>	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D</i>	<i>E</i>	<i>F</i>	<i>G</i>	<i>H</i>	<i>I</i>	<i>K</i>
BDH	dimer	10	0	4	7	18	29	36	43	-3	25	13
GOT-1	dimer	8	3	7-10	13-14	17-20	22-23	24-26	30-34	38		
GOT-2 (-)	dimer	7	3	9	20	28	33	15	18			
IDH-1	dimer	4	20	24	30	37						
IDH-2 (-)	dimer	3	9	15	3							
MDH-1	dimer	5	50	40	28	18	8					
MDH-2 (-)	dimer	6	30	24	14	36	21	11				
PGD (-)	dimer	5	17	10	6	22	13					
PGI	dimer	9	7	17	25	35	2	13	20	47	42	

Art	dorus					glycerion					hero				pamphilus				tullia		
Fundort	42	65	66	29	30	32	38	65/67	68	69/70	86	64	2	20	23	57	58	63	64	46	71
IDH-2*	(9)	(6)	(10)	(6)	(7)	(8)	(5)	(15)	(11)	(14)	(6)	(9)	(5)	(1)	(3)	(2)	(4)	0	0	(3)	(14)
A	1.000	0.833	0.550	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.227	0.536	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
B	0.000	0.167	0.450	1.000	1.000	1.000	1.000	0.000	0.773	0.464	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.000	0.000	1.000	1.000
MDH-1*	(4)	(2)	(5)	0	(7)	(4)	(2)	(14)	(11)	(11)	(3)	(6)	(3)	0	0	0	(1)	0	0	0	(11)
B	0.375	0.250	0.300	0.000	0.214	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.091
C	0.625	0.750	0.700	0.000	0.786	1.000	1.000	0.964	1.000	1.000	1.000	0.000	0.667	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.909
D	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.036	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
E	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.333	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
MDH-2*	(9)	(3)	(10)	(1)	(8)	(6)	(7)	(10)	(7)	(8)	(6)	(6)	(3)	0	(2)	0	(3)	0	0	0	(14)
A	1.000	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.050	0.571	0.250	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000
B	0.000	0.000	0.000	1.000	0.375	0.417	0.214	0.650	0.143	0.250	0.250	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
C	0.000	0.000	0.000	0.000	0.625	0.583	0.786	0.300	0.286	0.375	0.750	0.000	0.167	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
D	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.125	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
E	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.333	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000
F	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.500	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
PGD*	(7)	(6)	(13)	(6)	(9)	(8)	(5)	(17)	(14)	(17)	(5)	(12)	(4)	0	0	0	(3)	0	(3)	(5)	(13)
A	1.000	0.000	0.000	0.917	0.833	0.813	1.000	0.706	0.429	0.324	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.077
B	0.000	0.000	0.000	0.083	0.167	0.188	0.000	0.206	0.464	0.529	0.000	1.000	0.875	0.000	0.000	0.000	0.833	0.000	0.833	0.000	0.000
C	0.000	0.167	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.125	0.000	0.000	0.000	0.167	0.000	0.167	0.000	0.000
D	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.088	0.107	0.147	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.923
E	0.000	0.833	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
PGI*	(8)	(6)	(14)	(6)	(15)	(12)	(9)	(19)	(15)	(18)	(6)	(13)	(5)	(1)	(3)	(2)	(6)	(1)	(3)	(7)	(14)
A	0.000	0.333	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.053	0.067	0.028	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
B	0.625	0.500	0.286	0.000	0.000	0.000	0.000	0.132	0.333	0.528	0.000	0.000	0.000	0.500	0.000	0.000	0.167	0.000	0.000	0.071	0.036
C	0.000	0.083	0.357	1.000	0.733	0.125	0.222	0.553	0.433	0.222	0.333	0.462	0.700	0.500	0.333	0.750	0.417	0.000	0.833	0.429	0.429
D	0.000	0.000	0.250	0.000	0.267	0.875	0.778	0.158	0.100	0.111	0.500	0.538	0.300	0.000	0.667	0.000	0.333	1.000	0.167	0.429	0.536
F	0.313	0.000	0.036	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.033	0.056	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
G	0.063	0.083	0.071	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.033	0.056	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
H	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.053	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.071	0.000
I	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.053	0.000	0.000	0.167	0.000	0.000	0.000	0.000	0.250	0.083	0.000	0.000	0.000	0.000



1



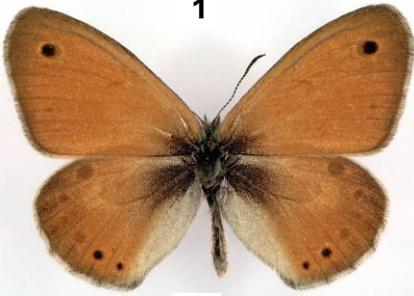
2



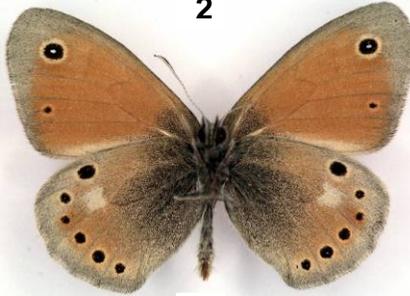
3



4



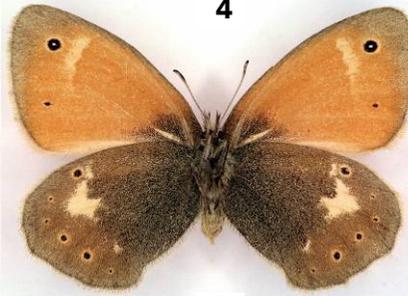
5



6



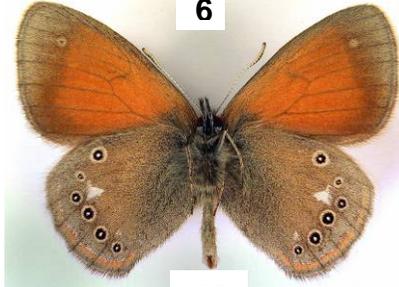
7



8



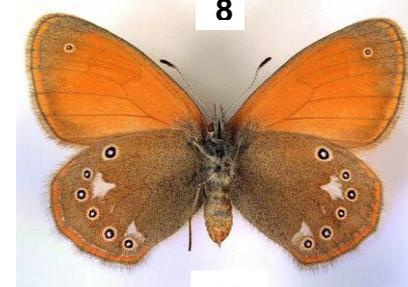
9



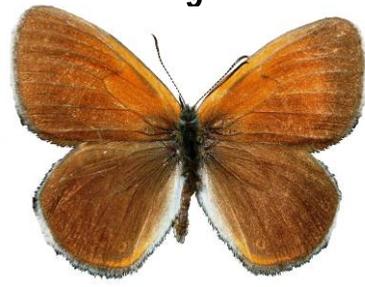
10



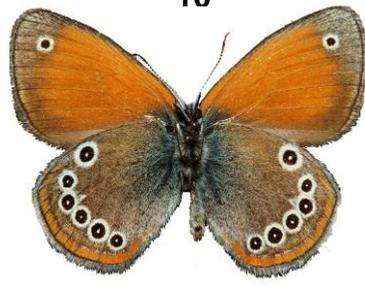
11



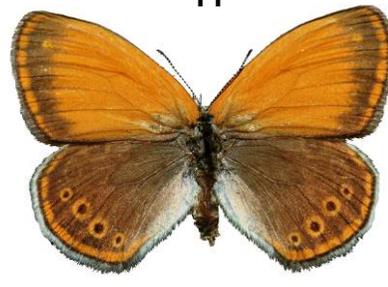
12



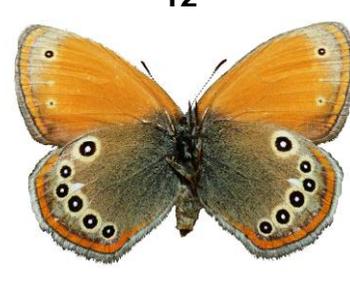
13



14



15



16



17



18



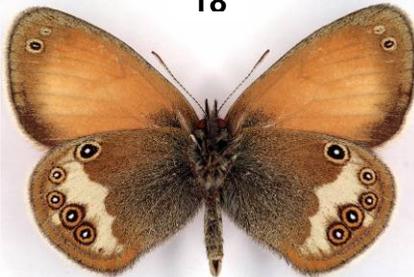
19



20



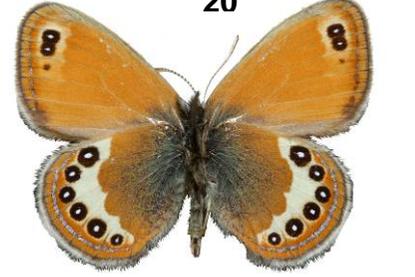
21



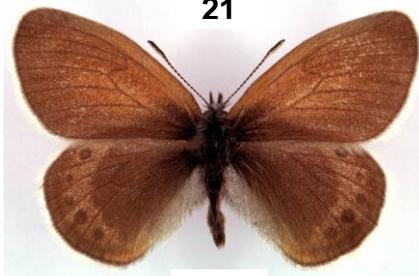
22



23



24



25



26



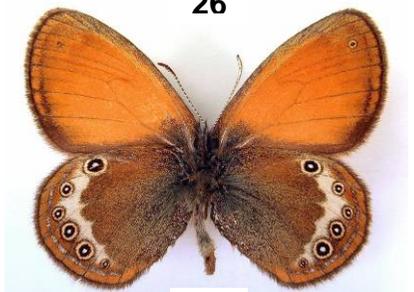
27



28



29



30



31



32



33



34



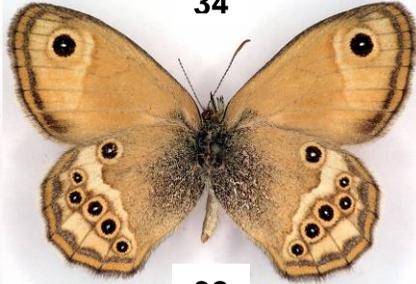
35



36



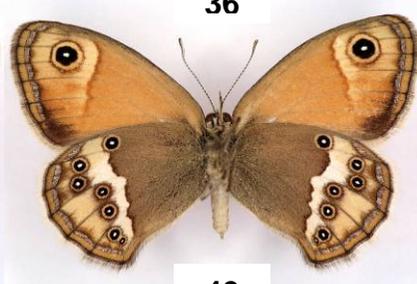
37



38



39



40



41



42



43



44



45



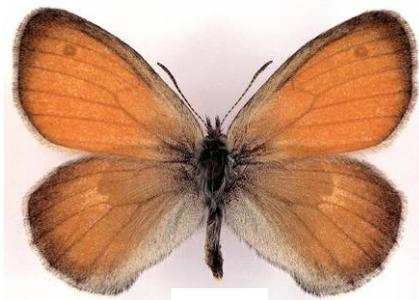
46



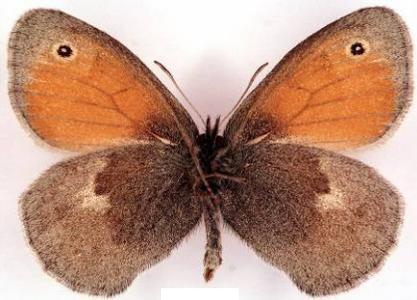
47



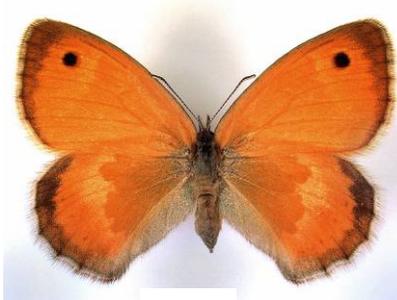
48



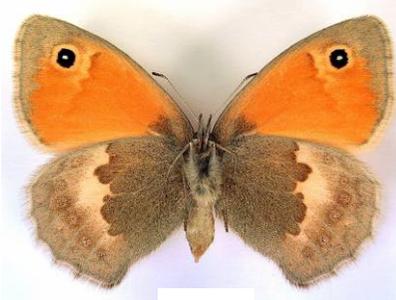
49



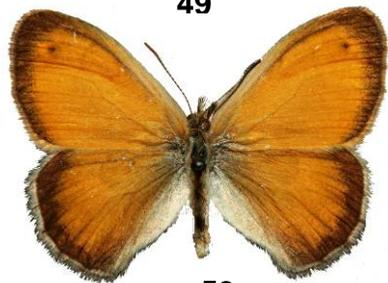
50



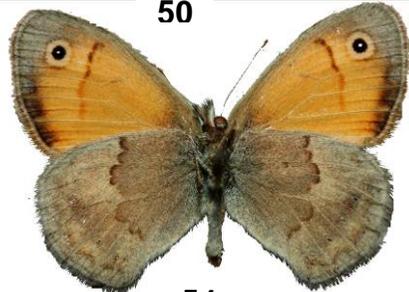
51



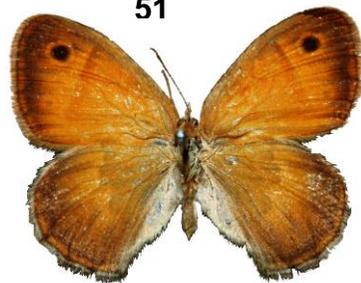
52



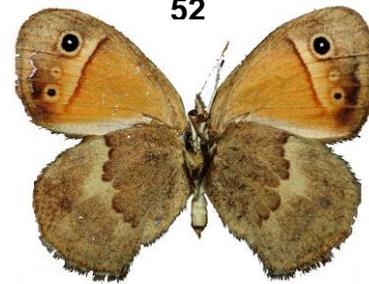
53



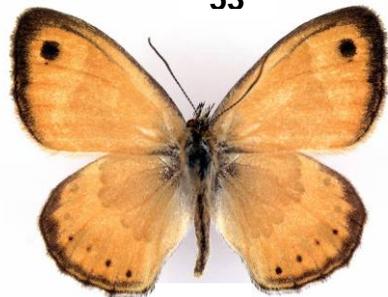
54



55



56



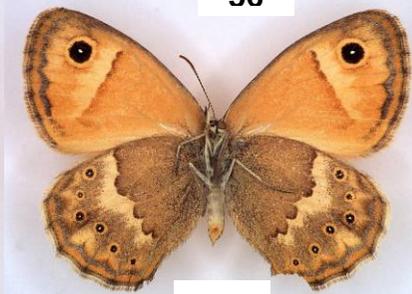
57



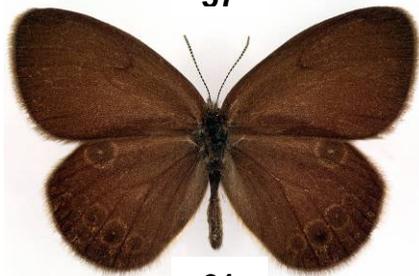
58



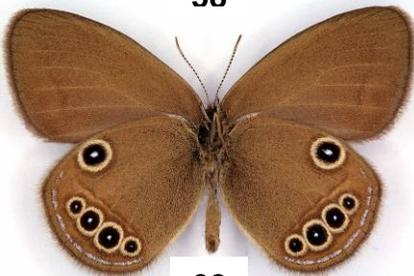
59



60



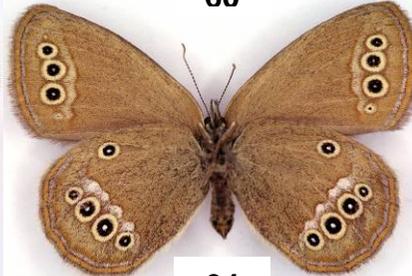
61



62



63



64