

Biosystematik der europäischen Arten der Tribus Melitaeini NEWMAN, 1870

von

Volker Pelz

Key Words: Melitaeini (Lepidoptera: Rhopalocera, Butterflies: Nymphalidae: Melitaeinae); Enzyme electrophoresis, Genotypic Variability and Differentiation; Classification.

Abstract: Interspecific relationships among and intraspecific genetic variability of european Melitaeini species have been investigated on the basis of 597 individuals from 63 populations by means of enzyme electrophoresis. Taxonomic problems concerning the generic classification, and the genetic differentiation in the *M. athalia* -complex (with *M. neglecta*) and the *M. britomartis* -complex are discussed. Genetically well differentiated groups of populations were also found in *M. diamina* and *M. phoebe*.

Author's Address: Dipl. -Biol. V. Pelz, Bonnenweg 3, D-53809 Ruppichterorth

Price: 20,--DM

Inhaltverzeichnis

1. Einleitung	2
2. Die europäischen Arten der Tribus Melitaeini	6
3. Material und Methoden	11
4. Ergebnisse	16
5. Diskussion	45
6. Danksagung	54
7. Summary	55
8. Zitierte Literatur	57

1. Einleitung

Die Unterfamilie Melitaeinae NEWMAN, 1870 der Familie Nymphalidae Swainson, 1827 ist in ihrer Verbreitung auf die Holarktische und die Neotropische Region beschränkt. Die Monophylie der Melitaeinae läßt sich durch zwei autapomorphe Merkmale der inneren weiblichen Genitalorgane begründen (HÄUSER 1993): 1. Die Glandula receptaculi ist innerhalb der Nymphalidae nur bei den Melitaeinae symmetrisch gegabelt. 2. Im Vorderende des Ductus bursae finden sich charakteristische Skleritspangen („Bacilli“) nach HIGGINS (1941).

Die Melitaeinae wurden von HIGGINS (1941, 1944, 1950, 1955, 1960, 1978, 1981) in einer Reihe von Monographien bearbeitet und in drei Tribus untergliedert: Tribus Euphydryini HIGGINS, 1978: Verbreitung auf die Holarktische Region beschränkt.

Tribus Melitaeini NEWMAN, 1870: Holarktische und Neotropische Region.

Tribus Phyciodini HIGGINS, 1981: Nearktische und Neotropische Region.

Die Bearbeitung der Melitaeinae durch HIGGINS bildet die Grundlage der gegenwärtigen Klassifikation der Melitaeinae. Sie geht jedoch von einem typologischen Ansatz aus und stellt keine phylogenetische Analyse der Unterfamilie dar. Da eine solche phylogenetische Analyse der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Melitaeinae bislang nicht vorliegt, herrscht über die weitere Untergliederung der Melitaeinae in der neueren Literatur keine Übereinstimmung HIGGINS (1981), BRUSSARD et al. (1985), KUDRNA (1986), NICULESCU (1987), HESSELBARTH et al. (1995)

Die vorliegende Untersuchung beschränkt sich auf die europäischen Arten der Melitaeini, die in Kapitel 2 aufgeführt und besprochen werden.

Die Melitaeini gehören durch das Auftreten von Zwillingarten („sibling species“), sowie durch die Ausbildung von Hybridzonen zwischen verschiedenen Taxa, zu den aus evolutionsbiologischer und taxonomischer Sicht interessanten Tagfaltergruppen. Dies gilt besonders für die *athalia*-Artengruppe der Gattung *Melitaea* FABRICIUS, 1807, die von HIGGINS (1955) als eigene Gattung *Mellicta* BILLBERG, 1820 abgetrennt wurde. Charakteristisch für diese Gruppe ist die große Uniformität der Flügelzeichnung und Färbung, die eine sichere Abgrenzung von Taxa auf Grund habituelier Merkmale sehr erschwert bzw. verhindert. Deshalb herrschte lange Zeit Unklarheit über die tatsächliche Anzahl der Arten in Europa. Erst die vergleichende Untersuchung der Genitalorgane ermöglichte eine sichere Abgrenzung der Taxa. Daß eine Unterscheidung der Arten auf Grund der männlichen Genitalorgane möglich ist, entdeckten DAMPF (1910) und SUSCHKIN (1913). Ausgehend von diesen Ergebnissen wurden zahlreiche weitere Untersuchungen durchgeführt. Besonders interessant war die Entdeckung der großen Unterschiede in der Genitalmorphologie zwischen den südwesteuropäi-

schen und den im übrigen Europa verbreiteten Populationen von *Melitaea* (*Melicta*) *athalia*. Die südwesteuropäischen Populationen wurden deshalb zuerst als eigene Art *Melitaea pseudathalia* REVERDIN, 1921 beschrieben. Später wurden jedoch in den Kontaktzonen der beiden Taxa Populationen entdeckt, in denen Falter mit intermediären Genitalorganen dominieren: REVERDIN (1922), BEURET (1931, 1933), HIGGINS (1932). Der Verlauf dieser Hybridzone in Frankreich wurde von Bourgogne (1953) intensiv erforscht. Auf Grund dieser Arbeiten wird die südwesteuropäische Form heute als Subspecies von *M. athalia* angesehen *M. athalia celadussa* FRUHSTORFER, 1910; REZBANYAI-RESER (1987), HESSELBARTH et al. (1995).

Eine erste umfangreiche Revision der *athalia*- Artengruppe der Gattung *Melitaea*, basierend auf der vergleichenden Untersuchung der männlichen Genitalorgane aller Taxa, wurde von VERITY (1940) vorgenommen. Aber erst HIGGINS (1941, 1944, 1955) in seinen Revisionen der paläarktischen Taxa der Melitaeini untersuchte auch die weiblichen Genitalorgane und fand sowohl art- als auch gruppenspezifische Merkmale. Trotz dieser Revisionen sind auch bei europäischen Melitaeini nicht alle taxonomischen Fragen endgültig geklärt. Gerade in den letzten Jahren wurde über den Status der im wesentlichen auf der Grundlage von ökologischen Unterschieden von *M. athalia* abgetrennten Zwillingsart *M. neglecta* PFAU, 1962 diskutiert: KRISTAL (1987), SCHADEWALD (1988), REINHARDT (1983), MARSCHNER (1981), KUDRNA (1995). Umstritten ist auch die Erhebung von *M. athalia suessula* (FRUHSTORFER, 1916) in den Artrang, sowie die Aufspaltung von *Melitaea* (*Melicta*) *britomartis* durch SCHADEWALD (1992) in drei Arten (REZBANYAI-RESER 1994). Auch der Status von *M. athalia celadussa* (nur Subspezies oder doch Semispezies (VARGA 1977)) ist nicht endgültig geklärt. VARGA (1967) wies darauf hin, daß sich innerhalb der Art *Melitaea phoebe* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775) zwei morphologisch gut unterscheidbare Taxa verbergen, die neuerdings als Semispezies *M. (phoebe) phoebe* und *M. (phoebe) punica* Oberthür, 1876 der Superspezies *M. phoebe* gewertet werden (HESSELBARTH et al., 1995).

Auch die generische Untergliederung der Melitaeini wird kontrovers diskutiert. In den meisten neueren Arbeiten werden die beiden Gattungen *Melitaea* und *Melicta* aufgeführt. Die weitere Unterteilung der Gattung *Melitaea* in die drei Gattungen *Melitaea* s.str., *Cinclidia* HÜBNER, 1819 und *Didymaeformia* VERITY, 1950, die von HIGGINS (1981) vorgeschlagen wurde, hat sich dagegen nicht durchgesetzt.

Da die bisherige Klassifikation ausschließlich auf morphologischen Merkmalen beruht, erschien es notwendig, neue Aspekte zu untersuchen.

Seit Mitte der fünfziger Jahre erlangten biochemische Untersuchungsmethoden eine zunehmende Bedeutung in der Systematik, Evolutionsbiologie und Popula-

tionsgenetik. Vor allem gelelektrophoretische Verfahren wurden häufig angewandt. Mit den herkömmlichen vergleichend-morphologischen Untersuchungsmethoden ist es nur möglich, die phänotypische Variabilität zu erfassen und auf diese Weise ein Abbild der unbekannten genetischen Variabilität zu erhalten. Direkte Rückschlüsse auf die genetische Variabilität bzw. auf Genotypen sind jedoch nicht möglich, da morphologische Merkmale häufig polygen vererbt werden und zusätzlich modifizierenden Einflüssen der Umwelt unterliegen. Bei der Enzymelektrophorese ist es dagegen durch spezifische Nachweismethoden möglich, homologe Enzyme zu vergleichen, die als primäre Genprodukte direkte Rückschlüsse auf den Genotyp erlauben, und so die Genotypen eines Individuums an einer Reihe von Genloci zu ermitteln. Die Anzahl der Genloci ist abhängig vom technisch- bzw. artspezifisch- bedingtem Gelingen der Enzymnachweise bei den analysierten Populationsstichproben. Im Vergleich zu vergleichend-morphologischen Methoden ergeben sich folgende Vorteile:

- Direkter Rückschluss auf die Genotypen ist möglich. Aus den so ermittelten Genotypen lassen sich intra- und interspezifisch die Verteilung der Allelfrequenzen, der Heterozygotiegrad und der Polymorphiegrad der analysierten Populationen errechnen.

- Der Grad der genetischen Übereinstimmung bzw. Divergenz zwischen Populationen ist durch verschiedene Koeffizienten zur Ermittlung der genetischen Distanz quantifizierbar, z.B. D-Werte nach NEI (1972).

- Enzymloci sind zumeist nicht mit den Genloci, die Makrostrukturen codieren, gekoppelt.

- Enzyme werden kaum von modifizierenden Faktoren der Umwelt beeinflusst. Die durch die Enzymelektrophorese gewonnenen Daten über die genetische Struktur der untersuchten Populationen bzw. Arten, sind im Hinblick auf verschiedene Fragestellungen und Forschungsbereiche verwertbar. In der Systematik liegen die Vorteile der Enzymelektrophorese im Vergleich zu den herkömmlichen vergleichend-morphologischen Untersuchungsmethoden vor allem auf intraspezifischen Niveau, bzw. bei Untersuchungen nahe verwandter Arten (Superspezies-Komplexe, „sibling species“). Die Enzymelektrophorese ermöglicht das Erkennen, bzw. die Diagnose morphologisch nicht oder nur sehr schwer unterscheidbarer Arten, GEIGER & SCHOLL (1982). Da mit Hilfe der Enzymelektrophorese Genfluß direkt nachgewiesen werden kann, ist die Methode hervorragend zur Analyse von Hybridzonen geeignet, HILLE (1992). Die Bewertung, ob es sich bei sympatrischen bzw. parapatrischen Populationen um getrennte Arten handelt, wird ebenfalls durch die Möglichkeit des direkten Nachweises von Genfluß erleichtert. Bei allopatrischen Populationen ist eine Bewertung dagegen nur indirekt über das Ausmaß der genetischen Diskontinuität möglich. Der Vorteil der Enzymelektrophorese liegt hier in der Quantifizier-

barkeit des Grades der genetischen Distanz. Durch Enzymelektrophoretische Untersuchungen ist es möglich, die genetischen Beziehungen von Populationen bestimmter Arten bzw. Artenkomplexen zu analysieren und so zu versuchen, die Evolutionsgeschichte zu rekonstruieren. Dabei interessieren z. B. folgende Teilaspekte und Fragen: Lassen sich Populationen in Übereinstimmung mit ihrer morphologisch und biogeographisch begründeten Zugehörigkeit, auch aufgrund ihrer genetischen Identität zu Gruppen (z. B. Subspezies, Semispezies, Spezies) zusammenfassen? Gibt es Hinweise auf Speziationsprozesse? Welche Auswirkung hat geographische Separation im Hinblick auf die genetische Diversität? Wie erfolgten die prä- bzw. postglazialen Besiedelungsabläufe, d. h. läßt sich die biogeographische Geschichte der untersuchten Arten rekonstruieren? Als Beispiel für diesen Forschungsbereich ist die Arbeit von GEIGER & SHAPIRO (1992) zu erwähnen. Enzymelektrophoretische Untersuchungen können auch einen wichtigen Beitrag zum Erhalt der Biodiversität leisten. Der Verlust genetisch unterschiedlicher Populationen innerhalb einzelner Arten stellt gegenwärtig ein mindestens ebenso wichtiges Problem dar, wie der Verlust ganzer Arten (EHRlich 1988). Die Enzymelektrophorese ermöglicht einen Einblick in die genetische Variabilität innerhalb und zwischen Populationen einzelner Arten. Mit diesen Daten ist es möglich, Vorschläge für den prioritären Schutz bestimmter Populationen zu erarbeiten, um so die verbleibende genetische Diversität zu erhalten. Die Auswirkungen der zunehmenden Zersplitterung und Verinselung von Populationen auf die genetische Variabilität sind ein Kernproblem im Bemühen um den Erhalt der genetischen Vielfalt. Die durch die Elektrophorese gewonnenen Daten geben Aufschluß über die genetische Variabilität innerhalb von Populationen (Polymorphiegrad, Heterozygotiegrad) und die Populationsstruktur. Daraus lassen Aussagen über den Einfluß von Populationsgröße bzw. Arealgröße auf die genetische Diversität ableiten (Minimalgröße lebensfähiger Populationen, Arealrandeffekte etc.). Mit den Ergebnissen der Elektrophorese können außerdem quantifizierbare Aussagen über das Ausmaß von Genfluß zwischen Populationen bzw. Demen getroffen werden.

Hauptziel der vorliegenden Arbeit ist die Analyse der intra- und interspezifischen genetischen Variation der europäischen Arten der Melitaeini durch die Enzymelektrophorese. Das Ausmaß der genetischen Differenzierung zwischen Populationen und davon ableitbar die genetischen Beziehungen innerhalb der Melitaeini sollen ermittelt werden. Auf diese Weise soll ein Beitrag zur Lösung der oben erwähnten taxonomischen Problemfällen geleistet werden. Hierzu sollte vor allem geklärt werden, ob es diagnostische Loci gibt. Diagnostische Loci würden im Falle von sympatrischen Populationen die sichere Erkennung von Zwillingsarten ermöglichen und erlauben bei allo- bzw. parapatrischen Taxa die

Analyse von eventuell vorhandenen Hybridzonen (z. B. bei *M. athalia athalia* und *M. athalia celadussa*).

Die vorliegende Arbeit basiert auf den Ergebnissen meiner Diplomarbeit (1989), die jedoch in den letzten Jahren noch wesentlich erweitert werden konnten. So war es möglich, mit Ausnahme von *M. arduinna*, Material aller europäischen Melitaeini- Arten zu untersuchen.

2. Die europäischen Arten der Tribus Melitaeini

Im folgenden werden die europäischen Melitaeini- Arten kurz hinsichtlich ihrer Verbreitung und der in der vorliegenden Arbeit angewendeten subspezifischen Gliederung im europäischen Verbreitungsgebiet besprochen. Die Systematik folgt im wesentlichen HIGGINS (1981). Allerdings werden hier die Taxa *Melitaea* und *Melicta* nur als Untergattungen gewertet. Der weiteren Untergliederung des Taxons *Melitaea* nach HIGGINS (1981) wird lediglich durch die Einteilung in Artengruppen entsprochen. Für die Bewertung der zahlreichen beschriebenen Subspezies sei auf die allgemeinen Ausführungen bei HIGGINS (1941, 1955) verwiesen. Die Verbreitungsangaben richten sich nach HIGGINS (1941, 1955), HESSELBARTH et al. (1995) und LUKHTANOV et al. (1994).

Genus *Melitaea* FABRICIUS, 1807

Subgenus *Melitaea* FABRICIUS, 1807

cinxia-Gruppe (= *Melitaea* FABRICIUS, 1807 s.str.)

Melitaea (Melitaea) cinxia (LINNAEUS, 1758)

Locus typicus: Schweden

Gesamtverbreitung: Nordafrika, Süd- und Mitteleuropa, durch das klimatisch gemäßigte Asien bis Jakutien und der Mongolei.

In der Westpaläarktis sind nur die nordafrikanischen Populationen als eigene Unterart (*M. cinxia atlantis* LE CERF, 1928) zu werten, die jedoch hier nicht berücksichtigt werden konnte.

Melitaea (Melitaea) arduinna (ESPER, [1784])

Locus typicus: Kamyschin/Wolga

Gesamtverbreitung: Südosteuropa (Mazedonien, Nord-Griechenland, Bulgarien, Rumänien, Südrußland), Türkei, Transkaukasien, Irak, Iran, Afghanistan, westliches Zentralasien.

Von dieser Art, die in Europa nur sehr lokal im Südosten zu finden ist, stand leider kein für die Elektrophorese geeignetes Material zur Verfügung.

Melitaea (Melitaea) diamina (LANG, 1789)

Locus typicus: Augsburg

Gesamtverbreitung: Nordspanien durch das gemäßigte Europa und Asien bis Korea und Japan (*M. diamina regama* FRUHSTORFER, 1915).

Melitaea (Melitaea) diamina diamina (LANG, 1789)

Verbreitung: Gemäßigte Zone Europas und Asiens.

Melitaea (Melitaea) diamina vernetensis RONDOU, 1902

Locus typicus: Vernet-les-Bains, Pyrenées Orientales

Verbreitung: Ostpyrenäen, Kantabrische Gebirge, Katalonien.

Melitaea diamina ähnelt habituell den Arten des Subgenus *Mellicta* sehr, steht jedoch genitaler der Untergattung *Melitaea*, vor allem der *cinxia*- Artengruppe recht nahe. Trotz der weiten Verbreitung erkennen HESSELBARTH et al. (1995) nur die hier aufgeführten Subspezies an. Von den beiden in Europa verbreiteten Unterarten konnten jeweils mehrere Populationsstichproben untersucht werden.

phoebe-Gruppe (= *Cinclidia* HÜBNER, 1819)

Melitaea (Melitaea) phoebe ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)

Locus typicus: Wien

Gesamtverbreitung: Nordafrika, Europa (bis 55° Nord), Kleinasien, Mittel- und Vorderasien, Südsibirien, Kaukasus Transkaukasien, Jakutien, Mongolei, Nordchina.

Bei *M. phoebe* handelt es sich nach morphologischen und ökologischen Befunden zumindest um eine Superspezies (HESSELBARTH et.al. 1995). Innerhalb der *M. phoebe* Semispezies bilden die Populationen der Iberischen Halbinsel eine habituell abgrenzbare Subspezies. Während *M. (phoebe) punica* nicht untersucht werden konnte, standen von den beiden Unterarten der *phoebe*- Semispezies jeweils mehrere Populationsstichproben zur Verfügung.

Melitaea (Melitaea) (phoebe) phoebe phoebe([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)

Verbreitung: Westfrankreich bis Westsibirien.

Melitaea (Melitaea) (phoebe) phoebe occitanica STAUDINGER, 1871

Locus typicus: „Iberia“

Verbreitung: Iberische Halbinsel.

Melitaea (Melitaea) (phoebe) punica OBERTHÜR, 1876

Locus typicus: Lambessa, Algerien

Verbreitung: Nordwestafrika, Israel, Jordanien, Libanon, Syrien, Irak, Iran, Transkaukasien, Anatolien, Bulgarien, Griechenland, Mazedonien, Istrien, Ungarn.

Melitaea (Melitaea) aetherie (HÜBNER, 1826)

Locus typicus: unbekannt

Gesamtverbreitung: Nordafrika, Sizilien, Südspanien, Südportugal.

M. aetherie ist in Europa auf Sizilien und den extremen Süden der Iberischen Halbinsel beschränkt. Es konnten einige Falter aus Andalusien untersucht werden.

didyma-Gruppe (= *Didymaeformia* VERITY, 1950)

Melitaea (Melitaea) didyma (ESPER, [1779])

Locus typicus: Uffenheim/ Unterfranken

Gesamtverbreitung: Nordafrika, Libanon, Israel, Europa bis zum 60° N, Kleinasien, Vorder- und Mittelasien, Kaukasus, Transkaukasien, Altai, Afghanistan, Nordpakistan, Westchina.

Einer der variabelsten europäischen Tagfalter. Dementsprechend groß ist die Anzahl der beschriebenen Subspecies. Allerdings dürften innerhalb Europas höchstens die Populationen der Iberischen Halbinsel tatsächlich den Status einer Unterart verdienen, während die Populationen des übrigen Europa der Nominatsubspezies angehören. Viel interessanter ist die Situation dagegen in Asien, wo *M. didyma* nach HESSELBARTH et. al. (1995) einen Superspezies-Komplex mit den Semispezies *M. (didyma) didyma*, *M. (didyma) perseae* KOLLAR, 1849 und *M. (didyma) interrupta* KOLENATI, 1846 bildet.

Melitaea (Melitaea) (didyma) didyma didyma (ESPER, [1779])

Verbreitung: Mit Ausnahme des Südens der Iberischen Halbinsel in Europa bis zum 60°N, östlich bis Zentralasien, Anatolien, Syrien, Libanon, Israel, Transkaukasien, Iran, Irak.

Melitaea (Melitaea) (didyma) didyma occidentalis STAUDINGER, 1861

Locus typicus: Albarracin

Verbreitung: Nordafrika, Süden der Iberischen Halbinsel

Während von *M. (didyma) didyma didyma* mehrere Populationsstichproben berücksichtigt werden konnten, war es im Fall von *M. (didyma) didyma occidentalis* nur möglich, eine sehr kleine Stichprobe einer Population zu untersuchen.

Melitaea (Melitaea) trivialis ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)

Locus typicus: Wien

Gesamtverbreitung: Süd- und Südosteuropa, Kleinasien, Vorder- und Mittelasien, Transkaukasien, Afghanistan, Nordpakistan und Nordindien, Levante bis zum Sinai.

Melitaea (Melitaea) trivialis trivialis ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)

Verbreitung: Lokal in Italien bis Kalabrien, Südost- und Osteuropa von Österreich und der Tschechischen Republik an nach Osten und Südosten bis Kasachstan, Altai und Tarbagatai; Türkei, Libanon

Melitaea (Melitaea) trivialis ignasiti SAGARRA, 1926

Locus typicus: Portugal

Verbreitung: Iberische Halbinsel, Italien: Piemont.

Die beiden in Europa verbreiteten Unterarten zeigen auch genitaler recht deutliche Unterschiede. Es konnte jedoch nur eine Population von *M. trivialis ignasiti* aus den Pyrenäen und leider keine Falter der nominotypischen Unterart elektrophoretisch untersucht werden.

Subgenus *Mellicta* BILLBERG, 1820

Melitaea (Mellicta) asteria FREYER, 1828

Locus typicus: Umgebung Chur

Gesamtverbreitung: Hochalpen von Kärnten, Salzburg, Tirol und Graubünden zwischen 2000 und 3000m.

Melitaea (Melicta) varia MEYER-DÜR, 1851

Locus typicus: Graubündener Alpen

Gesamtverbreitung: West- und südliche Zentralalpen von 1500 bis 2500m, Appeninen (Gran Sasso, Monte Sibillini).

Melitaea (Melicta) parthenoides KEFERSTEIN, 1851

Locus typicus: Soucy, Frankreich

Gesamtverbreitung: Südwest- und Westeuropa, vor allem in Spanien und Frankreich, in Italien nur in Piemont, Schweiz (Tessin, Wallis, Mittelland, Jura), Südwest-Deutschland (Baden-Württemberg, Bayern).

Melitaea (Melicta) aurelia NICKERL, 1850

Locus typicus: Erlangen, Bayern

Gesamtverbreitung: Mittel- und Osteuropa, Kaukasus, Ural, Westsibirien.

Melitaea (Melicta) britomartis ASSMANN, 1847

Locus typicus: Breslau, Schlesien

Gesamtverbreitung: Mittel- und Osteuropa, Südsibirien, Ostkasachstan, Mongolei, Transbaikalien, Amur, Mandschurei, Korea.

In zwei grundlegenden Arbeiten beschrieb URBAHN (1952, 1953) die Unterschiede der Falter und Präimaginalstadien von *M. britomartis*, *M. aurelia* und *M. athalia* und zeigte, daß die lange umstrittene *Melitaea veronicae* ein Synonym von *M. britomartis* darstellt. Nach SCHADEWALD (1992) handelt es sich bei *M. britomartis* jedoch um einen Komplex von drei Arten:

Melitaea (Melicta) britomartis ASSMANN, 1847

Verbreitung: Polen, Österreich (Steiermark, Burgenland),

Melitaea (Melicta) centroposita ISSEKUTZ & KOVACS, 1954 = *Melitaea britomartis* sensu URBAHN

Locus typicus: Szentendre, Ungarn

Verbreitung: Deutschland (Schwäbische Alb, Thüringen, Unterfranken, Fränkische Schweiz, Brandenburg), Polen, Österreich (Steiermark, Burgenland), Ungarn.

Melitaea (Melicta) veronicae DORFMEISTER, 1853

Locus typicus: Bruck an der Mur, Steiermark

Melitaea (Melicta) veronicae veronicae DORFMEISTER, 1853

Verbreitung: Steiermark.

Melitaea (Melicta) veronicae michielii VARGA, 1969

Locus typicus: Nanos-Berg, Notranjsko, Slowenien

Verbreitung: Slowenischer Karst.

Von den drei Populationsstichproben die ich untersuchen konnte, gehören zwei zu *M. centroposita* (sensu SCHADEWALD), während die dritte zweifelsfrei zum Taxon *michielii* VARGA zu stellen ist.

Im folgenden werden sie als *M. britomartis britomartis* bzw. *M. britomartis michielii* aufgeführt.

Melitaea (Melicta) athalia (ROTTEMBURG, 1775)

Locus typicus: Paris

Gesamtverbreitung: Von Westeuropa durch das klimatisch gemäßigten Asien bis Korea und Japan.

Melitaea (Melicta) athalia athalia (ROTTEMBURG, 1775)

Verbreitung: Von Frankreich (mit Ausnahme des Südens und Südostens), den Beneluxländern und Südengland ab durch Europa südlich des 60. Breitengrads, Anatolien, westliches Transkaukasien, Kaukasus, gemäßigten Zone Asiens östlich bis zum Baikalsee und zur Lena.

Melitaea (Melicta) athalia celadussa (FRUHSTORFER, 1910)

Locus typicus: Col di Tenda, Alpes Maritimes

Verbreitung: Iberische Halbinsel (mit Ausnahme Andalusiens), Südfrankreich, Italien (mit Ausnahme Venetiens), Sizilien, Südwesten der Schweiz.

Melitaea (Melicta) athalia norvegica (AURIVILLIUS, 1888)

Locus typicus: Dovrefjeld, Norwegen

Verbreitung: Skandinavien (nördlich des 60. Breitengrads), Nordostsibirien.

Melitaea (Melicta) athalia nevadensis (OBERTHÜR, 1904)

Locus typicus: Lanjaron, Sierra Nevada, Spanien

Verbreitung: Andalusien: Sierra Nevada.

Die europäischen Populationen von *M. athalia* lassen sich zwei Gruppen zuordnen, die durch erhebliche, konstante Unterschiede in den Genitalorganen charakterisiert sind. Die südwesteuropäischen Populationen bilden die Gruppe mit Genitalorganen vom *celadussa*-Typ, während die Populationen des übrigen Europas genitaliter dem *athalia*-Typ angehören. Innerhalb der *celadussa*-Gruppe sind die geographisch separierten Populationen der Sierra Nevada auf Grund habitueller Merkmale als Unterart zu werten. Innerhalb der *athalia*-Gruppe werden die Populationen des nördlichen Europas ebenfalls wegen konstanter habitueller Merkmale als Unterart bewertet. In der Kontaktzone der beiden Populationsgruppen sind Falter mit intermediären Genitalorganen zu finden. Auf Grund der Ausbildung dieser z. T. recht breiten sekundären Hybridzone werden die beiden Populationsgruppen als Subspezies oder als Semispezies (VARGA 1977) angesehen.

In der vorliegenden Arbeit konnten insgesamt 6 Populationsstichproben von *M. a. athalia* und 10 Populationsstichproben von *M. a. celadussa* untersucht werden. Von den Taxa *nevadensis* und *norvegica* standen keine Falter für die Elektrophorese zur Verfügung. Leider konnten auch keine Populationen aus der Hybridzone in die Untersuchung einbezogen werden.

Die 1962 von *M. athalia* abgetrennte Zwillingsart *M. neglecta* wird von vielen Autoren anerkannt und daher auch hier gesondert behandelt. Dagegen ist die Wertung des Taxons *suessula* (*M. athalia suessula* (FRUHSTORFER, 1916) Locus typicus: Rohrseemoos/Kochelsee, Bayern) als bona species durch SCHADEWALD (1992) umstritten. Von den in dieser Arbeit untersuchten Tieren, gehören nach SCHADEWALD (pers. Mitt.) die Falter aus Obergurgl/ Ötztal zu *M. suessula*. Die Verbreitung von *M. suessula* umfasst nach SCHADEWALD (1992) Thüringen, Tirol (Ötztal), die Steiermark und den Kaukasus.

Melitaea (Melicta) neglecta PFAU, 1962

Locus typicus: Wolgast

Gesamtverbreitung: Nur unzureichend bekannt. Sicher nachgewiesen in Mecklenburg-Vorpommern, auch für Sachsen und Hessen angegeben.

Da die Unterscheidung von *M. athalia* weder habituell noch genitaliter zweifelsfrei möglich erscheint, wurden für die vorliegende Arbeit zwei Populationsstichproben aus der weiteren Umgebung des Typenfundortes Wolgast in Vorpommern, die nach phänologischen und ökologischen Kriterien (nach den Angaben von PFAU 1962) eindeutig zu *M. neglecta* gehören, herangezogen.

Melitaea (Melicta) deione (GEYER, 1832)

Locus typicus: Aix en Provence

Gesamtverbreitung: Südwesteuropa, Nordafrika.

Melitaea (Melicta) deione deione (GEYER, 1832)

Verbreitung: Iberische Halbinsel, Südfrankreich.

Melitaea (Melicta) deione berisalii (RÜHL, 1891)

Locus typicus: Simplon/ Wallis (ex errore)

Verbreitung: Wallis, Südtirol, Piemont.

Es wurden drei Populationen aus Spanien und Südfrankreich untersucht. Von *M. deione berisalii* standen keine Tiere zur Verfügung.

3. Material und Methoden

Material. Insgesamt 597 Falter aus 63 Populationen von 14 europäischen *Melitaeini*- Arten konnten in der vorliegenden Arbeit elektrophoretisch untersucht werden. Die Falter wurden stichprobenartig aus Freilandpopulationen entnommen, um einen möglichst repräsentativen Querschnitt durch den Genpool der entsprechenden Populationen zu gewinnen. Lediglich von fünf Populationen standen nur ab ovo gezüchtete Falter zur Verfügung. Die Eier stammten von im Freiland gefangenen Weibchen und nicht aus Laborzuchten. Es wurde versucht, von jeder Art Populationsstichproben aus verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebiets zu untersuchen, um auch die intraspezifische genetische Variabilität ermitteln zu können. In vielen Fällen war dies jedoch nicht oder nur eingeschränkt möglich.

Falls möglich wurden die Falter lebend ins Labor gebracht und dort bei -70°C in einer Ultraschneefriertruhe eingefroren. Auf längeren Exkursionen wurden die Tiere an Ort und Stelle entweder in flüssigen Stickstoff in einem transportablen Flüssigstickstoffbehälter, oder mit Trockeneis schockgefroren und ins Labor transportiert. Die Lagerung bis zur Elektrophorese erfolgte in jedem Fall bei -70°C in einer Ultraschneefriertruhe. Die Fundorte sind in Tabelle 1, aus der auch die Arten, die verwendeten Abkürzungen, sowie der Umfang N der jeweiligen Popu-

lationsstichproben ersichtlich sind, aufgeführt. In Abb. 1 ist die geographische Lage der Fundorte dargestellt.

Determination. Die Determination der Falter erfolgte nach den üblichen habituellen Merkmalen, vor allem Zeichnungsmuster und Färbung der Flügel, sowie Färbung der Labialpalpen. Eine sichere Bestimmung der einander oft sehr ähnlichen Arten, vor allem der Untergattung *Mellicta*, war jedoch in vielen Fällen nur durch eine zusätzliche Untersuchung der Genitalorgane möglich. Bei männlichen Faltern lassen sich die Unterschiede im Genitalbau zwischen den Arten oft schon ohne Präparation unter dem Stereomikroskop erkennen. Deshalb wurden lediglich von einigen Männchen jeder Population Genitalpräparate angefertigt, die übrigen Tiere nur unter dem Stereomikroskop untersucht. Bei den Weibchen ist dagegen in Zweifelsfällen für eine sichere Determination die Präparation der Genitalien unerlässlich.

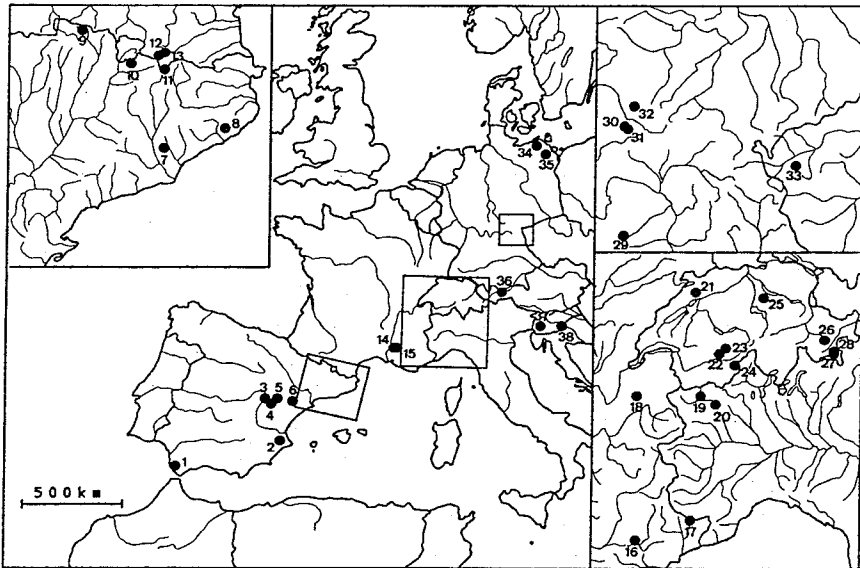


Abb.1: Geographische Lage der Melitaeini-Fundorte

Tabelle 1: Fundortliste

NR.	Fundort	Region	Staat	Höhe	Art	Abk.	N
1	Tarifa	Andalusien: Cadiz	E	25m	<i>Melittaea aetherie</i>	AE1	3
2	Tarbená	Alicante	E	540m	<i>Melittaea deione</i>	DE2	15
3	Una	Cuenca	E	1300m	<i>Melittaea parthenoides</i>	PA2	27
4	Moscardón	Teruel: Montes Universales	E	1400m	<i>Melittaea phoebe</i> <i>Melittaea aethalia</i>	PH6 AT9	12 10
5	Albarracín	Teruel	E	1300m	<i>Melittaea didyma</i> <i>Melittaea phoebe</i>	DD6 PH4	2 12
6	Cinctorres	Castellón	E	1000m	<i>Melittaea deione</i>	DE3	16
7	Ayguafreda	Barcelona: Sierra del Montseny	E	600m	<i>Melittaea parthenoides</i>	PA4	8
8	Vidreres	Girona	E	100m	<i>Melittaea cinxia</i>	CI1	3
9	Valencia d'Aneu	Lleida: Ost-Pyrénées	E	1200m	<i>Melittaea didyma</i> <i>Melittaea diamina</i> <i>Melittaea aethalia</i> <i>Melittaea parthenoides</i>	DD8 DI4 AT7 PA8	6 4 22 3
10	Lies	Lleida: Ost-Pyrénées	E	1300m	<i>Melittaea trivialis</i> <i>Melittaea didyma</i> <i>Melittaea phoebe</i> <i>Melittaea aethalia</i> <i>Melittaea parthenoides</i>	TR1 DD5 PH3 AT15 PA7	8 6 5 8 2
11	Pto. de Tosas	Girona: Ost-Pyrénées	E	1700m	<i>Melittaea diamina</i> <i>Melittaea cinxia</i> <i>Melittaea aethalia</i> <i>Melittaea parthenoides</i>	DI3 CI2 AT1 PA6	6 5 14 14
12	Err	Pyrénées Orientales: Saillagouse	F	1600m	<i>Melittaea didyma</i> <i>Melittaea diamina</i> <i>Melittaea parthenoides</i>	DD2 DI8 PA1	9 6 10
13	Val d'Eyne/ Eyne	Pyrénées Orientales	F	1600m	<i>Melittaea aethalia</i> <i>Melittaea diamina</i>	AT10 DI1	9 27
14	Crete de Rissas	Vaucluse: Mont Ventoux	F	400m	<i>Melittaea deione</i>	DE1 *	5
15	Gordes	Vaucluse	F	400m	<i>Melittaea didyma</i>	DD3 *	4
16	Aiguines	Var	F	850m	<i>Melittaea didyma</i>	DD7	6
17	Col St. Martin	Alpes Maritimes: St. Martin-Vesubie	F	1700m	<i>Melittaea didyma</i> <i>Melittaea phoebe</i> <i>Melittaea aethalia</i>	DD9 PH7 AT14	6 2 10
18	Monthoux	Savoie: Lac de Bourget	F	500m	<i>Melittaea aethalia</i>	AT2	18
19	Ville sur Nus	Piemonte: Valle d'Aosta	I	1350m	<i>Melittaea didyma</i> <i>Melittaea phoebe</i> <i>Melittaea aethalia</i>	DD4 PH1 AT11	6 5 21
20	Ivrea	Piemonte: Valle d'Aosta	I	400m	<i>Melittaea phoebe</i> <i>Melittaea aethalia</i>	PH5 AT16	12 19
21	Biel	Bern	CH	450m	<i>Melittaea parthenoides</i>	PA5 *	5
22	Erschmatt	Wallis	CH	1100m	<i>Melittaea didyma</i> <i>Melittaea phoebe</i>	DD1 PH2	8 5
23	Blatten	Wallis: Lötschental	CH	1600m	<i>Melittaea diamina</i>	DI6	6
24	Zwischbergen	Wallis: Simplon: Gondo	CH	1500m	<i>Melittaea aethalia</i>	AT8	9
25	Kappel a.A.	Zürich	CH	560m	<i>Melittaea aethalia</i>	AT13	11
26	Albula-Pass	Graubünden	CH	2300m	<i>Melittaea asteria</i>	AS1	15
27	Val Roseg	Graubünden: Pontresina	CH	1900m	<i>Melittaea diamina</i>	DI7	10
28	Bernina-Pass	Graubünden	CH	2200m	<i>Melittaea varia</i>	VA1	18
29	Obermtief	Bayern: Bad Windsheim	D	300m	<i>Melittaea aethalia</i>	AT3	12
30	Stockheim	Bayern: Rhön	D	450m	<i>Melittaea britomartis</i> <i>Melittaea aurelia</i>	BR2 AU1	4 14
31	Bad Königshofen	Bayern: Rhön	D	350m	<i>Melittaea diamina</i>	DI2	10
32	Utendorf	Thüringen: Meiningen	D	400m	<i>Melittaea britomartis</i>	BR1 *	4
33	Krasno	Karlovy Vary	CZ	750m	<i>Melittaea aethalia</i>	AT12	5
34	Bad Sülze/ Recknitz	Mecklenburg-Vorpommern	D	12m	<i>Melittaea neglecta</i>	NE1	10
35	Loitz/ Peene	Mecklenburg-Vorpommern	D	14m	<i>Melittaea diamina</i> <i>Melittaea neglecta</i>	DI5 NE2	11 3
36	Obergurgl	Tirol: Ötztal	A	1900m	<i>Melittaea aethalia</i>	AT6 *	3
37	Ajdovščina	Trnovski Gozd	SLO	450m	<i>Melittaea aethalia</i> <i>Melittaea britomartis</i>	AT5 BR3	2 14
38	Bregana	Zagreb	CRO	200m	<i>Melittaea aethalia</i> <i>Melittaea aurelia</i>	AT4 AU2	22 11

* nur Zuchtfalter untersucht

Probenaufbereitung. Zur Probenherstellung wurden den Faltern zunächst die Flügel und der hintere Abdomenbereich mit den Genitalorganen abgetrennt und diese für vergleichend-morphologische Untersuchungen aufbewahrt. Kopf, Thorax und der vordere Teil des Abdomens jedes einzelnen Falters wurden dann in 300 µl Tris-HCl-Puffer (0.1 M, pH 8.0) in einem Handhomogenisator homogenisiert und anschließend zentrifugiert. Der Überstand wurde in ein Reaktionsgefäß abpipettiert und konnte dann als Probe elektrophoretisch aufgetrennt werden.

Elektrophorese. Aus der Vielzahl der verschiedenen Elektrophoreseverfahren wurde der Stärkegelelektrophorese der Vorzug gegeben. Die Auftrennung der Proteine erfolgte vertikal. Eine detaillierte Darstellung der Methode findet sich bei GEIGER (1990).

Elektrophoresebedingungen. Die Elektrophoresen wurden bei 4°C im Kühlschrank bei konstanter Spannung durchgeführt. Die Voltzahl richtete sich nach den verwendeten Puffersystemen. Es kamen drei verschiedene Puffersysteme zur Anwendung:

TC-Puffer (nach AYALA et al. (1972)): 130 V

TBE-Puffer (nach AYALA et al. (1972)): 175 V

AC-Puffer (nach CLAYTON & TRETIK (1972)): 130V

Die Laufzeit betrug jeweils 16 Stunden.

Aktivitätsfärbung. Die Nachweislösungen für die spezifischen Enzymfärbungen wurden nach Standardrezepten (GEIGER (1990), HARRIS & HOPKINSON (1978), HILLE (1992)) mit geringfügigen Änderungen hergestellt. So wurde für die Nachweise von PGI, PGM und AK entsprechend den Angaben von TURNER & HOPKINSON (1979), Meldolablauf anstelle von PMS (Phenazin-Methosulfat) verwendet. Alle Nachweise wurden bei 35°C im Wärmeschrank durchgeführt.

Auswertung. Genetische Interpretation der Zymogramme (=elektrophoretisch aufgetrennte Enzymbandenmuster).

Proteine stehen als primäre Genprodukte über die Prozesse der Transkription und Translation in unmittelbarer Beziehung zu den sie codierenden Genloci. Elektrophoretisch, auf Grund von Mobilitätsunterschieden, erkennbare Varianten homologer Enzyme sind wegen der Kolinearität von Aminosäuresequenz und Nucleotidsequenz mit strukturellen Varianten der entsprechenden Genloci korreliert, und es kann deshalb direkt auf die Existenz unterschiedlicher Allele geschlossen werden. Da nicht jede Änderung der Aminosäuresequenz eines Proteins eine Änderung der Mobilität unter den gegebenen elektrophoretischen Bedingungen bewirkt, lassen sich jedoch nicht alle Enzymvarianten bzw. Allele elektrophoretisch nachweisen. Die Mobilität der Proteine kann auch unter standardisierten Bedingungen, durch minimale Schwankungen in den Elektrophoresebedingungen, geringe Unterschiede aufweisen. Daher wurden auf jedem

Gel jeweils einige Individuen mehrerer Taxa bzw. Populationen untersucht. Einzelne Proben wurden zudem in mehreren Elektrophoresen analysiert. So konnten Unterschiede in der Mobilität der einzelnen Enzyme im direkten Vergleich ermittelt werden. Die Bezeichnung der Allele berücksichtigt Unterschiede in ihrer Mobilität relativ zu dem häufigsten Allel von *Euphydryas aurinia* (Index 100). Eine Enzymvariante, die unter den oben aufgeführten Standardbedingungen 10 mm weiter in Richtung Anode wanderte, wurde als Allel 110 festgelegt. Aus technischen Gründen erfolgt die Bezeichnung der Allele in der vorliegenden Arbeit alphabetisch, jedoch ist aus Tabelle 3 die Zuordnung der Buchstaben zu den ursprünglichen Bezeichnungen ersichtlich. Ausgehend von den Genotypen, die auf diese Weise für jedes Individuum an jedem untersuchten Genlocus ermittelt wurden, konnten dann die Allelfrequenzen berechnet werden.

Genetische Identität und Distanz. Aus den Allelfrequenzen kann der Grad der genetischen Übereinstimmung zwischen Populationen oder Taxa berechnet werden. Hierzu sind verschiedene Indices entwickelt worden. Vor allem der Identitätskoeffizient nach NEI (1972), bzw. davon abgeleitet die genetische Distanz, wird in den meisten Untersuchungen angewendet und wurde auch für die vorliegende Arbeit gewählt. Zusätzlich wurden noch weitere Distanzindices berechnet: NEI modifiziert nach HILLIS (1984), ROGERS (1972), ROGERS modifiziert nach WRIGHT (1978), CAVALLI-SFORZA & EDWARDS (1967): Chord- und Arc-Distanz. Das Ergebnis dieser im paarweisen Vergleich aller Populationen bzw. Taxa durchgeführten Berechnungen sind Distanzmatrizen, die die Ausgangsbasis für Clusteranalysen bilden.

Durch eine Clusteranalyse lassen sich die Beziehungen zwischen den Populationen oder Taxa, die sich aus den Distanzkoeffizienten ergeben, übersichtlich als Phänogramm darstellen. Der am häufigsten benutzte Clusteralgorithmus ist der UPGMA-Algorithmus (unweighted pair-group method with arithmetic averages) nach SNEATH & SOKAL (1973), der auch in dieser Arbeit angewendet wurde. Zusätzlich wurden die Standardabweichungen für die einzelnen Cluster nach NEI et al. (1985) ermittelt.

Genetische Variabilität. Die genetische Variabilität von Populationen wird vor allem durch zwei Maße beschrieben. Der Polymorphiegrad P ist der Anteil der polymorphen Genloci an der Gesamtzahl der untersuchten Loci. Als polymorph sind Genloci definiert, deren häufigstes Allel eine Frequenz unter 0.99 besitzt.

Der Heterozygotiegrad H ist der Anteil heterozygoter Genotypen in einer Population gemittelt über alle untersuchten Loci. Zusätzlich zur direkt beobachteten Heterozygotie wurde die unter Annahme eines Hardy-Weinberg-Gleichgewichtes erwartete Heterozygotie nach NEI (1978) berechnet.

Allozyme als taxonomische Merkmale: Markerallele/ diagnostische Loci. Allele, die im Vergleich mehrerer Taxa ausschließlich bei einem Taxon auftreten, werden als Markerallele bezeichnet. Besitzt ein Markerallel, bzw. mehrere Markerallele zusammen, eine Frequenz von 100% wird der entsprechende Genlocus als diagnostischer Genlocus bezeichnet. Treten Markerallele in geringerer Frequenz und weitere Allele bei den verglichenen Taxa gemeinsam auf, können solche Genloci trotzdem einen diagnostischen Wert besitzen, falls die Allelfrequenzen deutliche Unterschiede aufweisen. Nach AYALA (1983) läßt sich der diagnostische Wert aus der Summe der Überlappungen der Genotyp-Frequenzen berechnen. Die Wahrscheinlichkeit ein Individuum falsch zuzuordnen entspricht der Hälfte der Summe der Genotyp-Überlappung. Der diagnostische Wert ist daher $1 - (\Sigma \text{ der Überlappung der Genotypfrequenzen} / 2)$. Liegt der diagnostische Wert eines Genlocus bei 0.99 oder höher, so ist dieser Genlocus noch als diagnostisch zu bezeichnen.

Für die statistische Auswertung und die Darstellung der Ergebnisse wurden folgende Computer-Programme verwendet: Biosys-1 (Release 1.7), UPGMA (V 2.0), Tdraw (V 1.14), PrintGl (Release 1.30), Mapping (V 3.5).

4. Ergebnisse

Für die vorliegende Arbeit wurden Nachweismethoden für 21 Enzyme getestet. Diese Enzyme werden mit Angabe der Puffersysteme, in denen die elektrophoretische Auftrennung erfolgte, in Tabelle 2 aufgeführt. Zur eindeutigen Bezeichnung der Enzyme wird die entsprechende Zahlenkennzeichnung der Enzyme Commission (EC) angegeben.

Letztlich konnten jedoch nur 14 Enzyme, die von 18 Genloci codiert werden, für die Auswertung berücksichtigt werden. Der Nachweis der ACPH gelang nicht. Zwei weitere Enzyme (EST, HK) konnten zwar nachgewiesen werden, eine Auswertung war jedoch nicht möglich, da beide Enzyme von mehreren Genloci codiert werden und eine eindeutige Zuordnung der Banden auf dem Gel zu den einzelnen Genloci nicht gelang. Die Aldolase (ALD) zeigte nur geringe Aktivität und ließ sich nicht in allen Fällen nachweisen. Zudem erwies sie sich bei allen daraufhin untersuchten Faltern als monomorph und wurde daher nicht weiter berücksichtigt. Der Nachweis von drei weiteren Enzymen (GPT, PK, LAP) gelang zwar und die Auswertung der Banden erschien prinzipiell möglich. Allerdings konnte der Nachweis aus technischen Gründen nur bei sehr wenigen Faltern durchgeführt werden, so daß auf die weitere Auswertung verzichtet wurde.

Tabelle 2: Untersuchte Enzyme

Enzym	Abkürzung	EC-Nummer	Puffer-System
Acid Phosphatase	ACPH	3.1.3.2.	TC
Adenylat-Kinase	AK	2.7.4.3.	AC
Aldolase	ALD	4.1.2.13	TC
β -Hydroxybutyrat-Dehydrogenase	BDH	1.1.1.30	TC
Esterase	EST	3.1.1.1	TC
Fumarase	FUM	4.2.1.2	TC
Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase	G6PDH	1.1.1.49	AC
Glyceraldehydphosphat-Dehydrogenase	GAPDH	1.2.1.12	TC
Glutamat-Oxalacetat-Transaminase	GOT	2.6.1.1	AC/TC
α -Glycerophosphat-Dehydrogenase	GPDH	1.1.1.6	AC
Glutamat-Pyruvat-Transaminase	GPT	2.6.1.2.	AC
Hexokinase	HK	2.7.1.1	TC/AC/TBE
Isocitrat-Dehydrogenase	IDH	1.1.1.42	TC/AC
Leucinaminopeptidase	LAP	3.4.1.1	TC
Malat-Dehydrogenase	MDH	1.1.1.37	TC
Malat-Enzym	ME	1.1.1.40	AC/TBE
6-Phosphogluconat-Dehydrogenase	PGD	1.1.1.44	AC
Phosphoglucose-Isomerase	PGI	5.3.1.9	TC
Phosphoglucomutase	PGM	2.7.5.1	AC/TC
Pyruvat-Kinase	PK	2.7.1.40	TC
Superoxiddismutase	SOD	1.15.1.1	AC/TC

Erläuterung der ermittelten Allelfrequenzen

Die Allelfrequenzen der einzelnen Melitaeini-Taxa sind in Tabelle 3 aufgelistet. Für die einzelnen Populationen werden die Allelfrequenzen dagegen nur in Form von Kreisdiagrammen in Abb. 2 dargestellt. Bei Arten, von denen eine größere Anzahl von Populationsstichproben untersucht werden konnte, werden die Allelfrequenzen einiger Genloci, die sich als sehr interessant erwiesen, zusätzlich graphisch auf Karten dargestellt, um regionale Besonderheiten in der Verteilung der Allelfrequenzen besser zu veranschaulichen (Abb. 3 - 8). In den Karten von *M. athalia* werden zusätzlich auch die beiden *M. neglecta* Populationen gezeigt.

Glyceraldehydphosphat-Dehydrogenase (GAPDH)

Von den 18 ausgewerteten Genloci erwies sich nur die Glyceraldehydphosphat-Dehydrogenase als monomorph.

Phosphoglucose-Isomerase (PGI)

Die PGI erwies sich mit 15 nachgewiesenen Allelen als ein bei fast allen Taxa und Populationen polymorpher Locus. Allerdings ist die PGI für kein Taxon

Tabelle 3: Allelfrequenzen an den 17 polymorphen Enzymloci der untersuchten Taxa

Genlocus	BDH-1																				
Taxon	N	Allel																			
		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T
		130	108	120	88	98	83	75	127	89	67	118	110	93	102	81	105	96	86	91	54
<i>M.trivia</i>	8									1.0											
<i>M.didyma</i>	52									0.07	0.88										0.05
<i>M.d.vernetensis</i>	43			0.63													0.34	0.02	0.01		
<i>M.d.diamina</i>	37			0.57													0.43				
<i>M.cinxia</i>	8	0.06		0.94																	
<i>M.aetherie</i>	3												0.5	0.5							
<i>M.p.phoebe</i>	24												0.98	0.02							
<i>M.p.occitanica</i>	29											0.06	0.71	0.19	0.02	0.02					
<i>M.aurelia</i>	25		0.42	0.06	0.42		0.02						0.04							0.04	
<i>M.b.britomartis</i>	7		1.0																		
<i>M.b.michieli</i>	14		0.82	0.18																	
<i>M.varia</i>	18		1.0																		
<i>M.asteria</i>	15				1.0																
<i>M.a.celadussa</i>	136		0.67	0.30		0.01		0.01	0.01												
<i>M.a.athalia</i>	53		0.5	0.49		0.01															
<i>M.neglecta</i>	13		0.69	0.31																	
<i>M.deione</i>	37			1.0																	
<i>M.parthenoides</i>	69		0.42		0.56	0.01								0.01							

Tabelle 3: Allelfrequenzen an den 17 polymorphen Enzymloci der untersuchten Taxa - Fortsetzung

Genlocus	PGD-1													AK-1												
Taxon	N	Allel												N	Allel											
		A 100	F 108	G 106	H 95	I 97	J 115	K 120	L 86	N 89	O 88	Q 84		A 100	B 90	H 83	J 88	K 86	L 60	M 103	N 107					
<i>M.trivia</i>	8			0.56		0.31			0.13					8	1.0											
<i>M.didyma</i>	46						0.15	0.85						52	1.0											
<i>M.d.vernetensis</i>	30	0.6	0.4											43	0.81	0.13					0.06					
<i>M.d.diamina</i>	25	0.5	0.5											37	0.7	0.23					0.07					
<i>M.cinxia</i>	4		0.12		0.25					0.63				8	0.38	0.56			0.06							
<i>M.aetherie</i>	3				1.0									3	0.5					0.5						
<i>M.p.phoebe</i>	23			0.59	0.41									24	0.98						0.02					
<i>M.p.occitanica</i>	28			0.36	0.64									29	0.93			0.05			0.02					
<i>M.aurelia</i>	8	0.94	0.06											25	1.0											
<i>M.b.britomartis</i>	1	0.5	0.5											8	0.94	0.06										
<i>M.b.michieli</i>	5	1.0												14	1.0											
<i>M.varia</i>	9	1.0												18	1.0											
<i>M.asteria</i>	7	0.86	0.14											15	0.93		0.07									
<i>M.a.celadussa</i>	91	0.54	0.16							0.26	0.04			139	0.92	0.06					0.02					
<i>M.a.athalia</i>	15	0.8	0.13							0.07				55	0.91	0.08	0.01									
<i>M.neglecta</i>	13	0.54	0.46											13	1.0											
<i>M.deione</i>	32	0.58	0.41							0.01				37	0.99		0.01									
<i>M.parthenoides</i>	45	0.71	0.29											69	0.88	0.12										

Tabelle 3: Allelfrequenzen an den 17 polymorphen Enzymloci der untersuchten Taxa - Fortsetzung

Genlocus	IDH-1															SOD-2					
Taxon	N	Allel														N	Allel				
		D 102	E 109	H 122	I 101	J 124	K 98	L 85	M 120	N 127	O 113	Q 81	R 68	S 111	T 105		A 100	D 92	E 110	F 112	G 118
<i>M.trivia</i>	8					1.0										8	1.0				
<i>M.didyma</i>	52			0.99	0.01											52	1.0				
<i>M.d.vernetensis</i>	43														1.0	43	0.99				0.01
<i>M.d.diamina</i>	37														1.0	37	0.92				0.08
<i>M.cinxia</i>	8								0.06	0.94						8	1.0				
<i>Maetherie</i>	3		1.0													3	1.0				
<i>M.p.phoebe</i>	24						0.60					0.38	0.02			24	1.0				
<i>M.p.occitanica</i>	29		0.1				0.83	0.06								29	1.0				
<i>Maurelia</i>	25	0.98														25	1.0				
<i>M.b.britomartis</i>	8	1.0														8	0.88		0.12		
<i>M.b.michieli</i>	14	1.0														14	1.0				
<i>M.varia</i>	18	1.0														18	1.0				
<i>M.asteria</i>	15	1.0														15	1.0				
<i>Ma.celadussa</i>	139	0.99									0.01					139	0.97		0.03		
<i>Ma.athalia</i>	55	0.96									0.04					55	0.98	0.02			
<i>M.neglecta</i>	13	1.0														13	1.0				
<i>M.deione</i>	37	1.0														37	1.0				
<i>M.parthenoides</i>	69	0.99									0.01					69	0.91			0.09	

Tabelle 3: Allelfrequenzen an den 17 polymorphen Enzymloci der untersuchten Taxa - Fortsetzung

Genlocus	PGI																MDH-2			
	N	Allel															N	Allel		
		A	E	F	G	H	I	J	K	M	N	O	Q	R	S	T		A	B	C
Taxon		100	93	110	102	80	95	91	85	82	76	73	69	67	62	59		100	110	108
<i>M.trivia</i>	8											0.06	0.94				8	1.0		
<i>M.didyma</i>	52	0.04	0.38			0.49			0.01			0.07	0.01				52	1.0		
<i>M.d.vernetensis</i>	43		0.66			0.01				0.17		0.16					43	1.0		
<i>M.d.diamina</i>	37		0.46							0.39		0.15					37	1.0		
<i>M.cinxia</i>	8	0.06	0.31			0.44						0.06	0.13				8	1.0		
<i>Maetherie</i>	3	1.0															3	1.0		
<i>M.p.phoebe</i>	24	0.02	0.4			0.5						0.06				0.02	24	1.0		
<i>M.p.occitanica</i>	29	0.02	0.28			0.46						0.21				0.03	29	1.0		
<i>Maurelia</i>	25	0.16	0.22		0.02	0.3		0.16	0.02			0.06		0.06			25	0.98	0.02	
<i>M.b.britomartis</i>	8	0.06	0.44			0.19						0.31					8	1.0		
<i>M.b.michieli</i>	14	0.04	0.25			0.32			0.25			0.14					14	1.0		
<i>M.varia</i>	18	0.86	0.11	0.03													18	0.97		0.03
<i>M.asteria</i>	15		0.93			0.07											15	1.0		
<i>M.a.celadussa</i>	136	0.01	0.16			0.81						0.02					139	0.99	0.01	
<i>M.a.athalia</i>	55	0.06	0.12			0.59						0.16		0.05	0.01		55	1.0		
<i>M.neglecta</i>	13		0.04			0.65						0.27			0.04		13	1.0		
<i>M.deione</i>	37					0.53				0.01		0.45		0.01			37	0.82	0.18	
<i>M.parthenoides</i>	68			0.03	0.31	0.02	0.02	0.33	0.04	0.18	0.06	0.01					69	1.0		

Tabelle 3: Allelfrequenzen an den 17 polymorphen Enzymloci der untersuchten Taxa - Fortsetzung

Genlocus Taxon	G6PDH																FUM			
	N	Allel															N	Allel		
		A 132	B 137	C 141	D 143	E 145	F 139	G 122	H 110	I 120	J 107	K 114	L 112	M 118	N 116	O 102		A 100	C 110	D 113
<i>M.trivia</i>	8										1.0						8	1.0		
<i>M.didyma</i>	49										0.53	0.47					52		1.0	
<i>M.d.vernetensis</i>	38												0.35	0.64			38	1.0		
<i>M.d.diamina</i>	37												0.09	0.91			37	1.0		
<i>M.cinxia</i>	8														1.0		8	1.0		
<i>M.aetherie</i>	3									1.0							3	1.0		
<i>M.p.phoebe</i>	21							0.24	0.76								24	1.0		
<i>M.p.occitanica</i>	28							0.98									29	1.0		
<i>M.aurelia</i>	25	0.06	0.94													0.02	25	1.0		
<i>M.b.britomartis</i>	5		1.0														5	1.0		
<i>M.b.michieli</i>	12		1.0														14	1.0		
<i>M.varia</i>	18				1.0												18	1.0		
<i>M.asteria</i>	15			1.0													15	0.87		0.13
<i>M.a.celadussa</i>	122	0.88					0.05	0.07									139	1.0		
<i>M.a.athalia</i>	50	0.06					0.94										55	1.0		
<i>M.neglecta</i>	13					1.0											13	1.0		
<i>M.deione</i>	36	1.0															37	1.0		
<i>M.parthenoides</i>	69					1.0											69	1.0		

Tabelle 3: Allelfrequenzen an den 17 polymorphen Enzymloci der untersuchten Taxa - Fortsetzung

Genlocus Taxon	GOT-1										GOT-2							
	N	Allel									N	Allel						
		A 100	J 90	K 105	M 85	N 74	O 98	P 65	Q 76	R 103		H 94	I 102	J 90	K 92	L 86	M 80	N 84
<i>M.trivia</i>	8		1.0								8							1.0
<i>M.didyma</i>	52		1.0								52					0.02	0.98	
<i>M.d.vernetensis</i>	43		1.0								43	0.05	0.95					
<i>M.d.diamina</i>	37		0.99			0.01					37	1.0						
<i>M.cinxia</i>	8		1.0								8					0.94	0.06	
<i>M.aetherie</i>	3					0.83		0.17			3					1.0		
<i>M.p.phoebe</i>	24		0.88			0.04	0.08				24					0.94	0.06	
<i>M.p.occitanica</i>	29		0.79			0.21					28					0.57	0.43	
<i>M.aurelia</i>	25	0.04	0.96								25						1.0	
<i>M.b.britomartis</i>	8		1.0								8						1.0	
<i>M.b.michieli</i>	14		1.0								14						1.0	
<i>M.varia</i>	18		0.89						0.11		17			1.0				
<i>M.asteria</i>	15		1.0								15						1.0	
<i>M.a.celadussa</i>	139	0.01	0.99								139						1.0	
<i>M.a.athalia</i>	55	0.02	0.95	0.01					0.02		55						1.0	
<i>M.neglecta</i>	13		1.0								13						1.0	
<i>M.deione</i>	37		0.77		0.15				0.04	0.04	37				1.0			
<i>M.parthenoides</i>	69		0.99						0.01		69							1.0

Tabelle 3: Allelfrequenzen an den 17 polymorphen Enzymloci der untersuchten Taxa - Fortsetzung

Genolocus	ME-1										ME-2									
Taxon	N	Allel										N	Allel							
		G 97	H 84	I 82	J 88	K 86	L 80	M 78	N 70	O 74	P 90		E 78	I 112	J 114	K 118	L 89	M 106	N 97	O 95
<i>M.trivia</i>	8								1.0			8					0.31	0.69		
<i>M.didyma</i>	32				0.28		0.7		0.02			52				1.0				
<i>M.d.vernetensis</i>	43	1.0										43		1.0						
<i>M.d.diamina</i>	37	1.0										37		1.0						
<i>M.cinxia</i>	6						1.0					8						1.0		
<i>M.aetherie</i>	3				1.0							3							1.0	
<i>M.p.phoebe</i>	16				1.0							24	1.0							
<i>M.p.occitanica</i>	25				1.0							29	1.0							
<i>M.aurelia</i>	22		0.73	0.27								25		1.0						
<i>M.b.britomartis</i>	2		1.0									8		1.0						
<i>M.b.michieli</i>	12			1.0								14		1.0						
<i>M.varia</i>	17		0.62	0.38								18		1.0						
<i>M.asteria</i>	15		0.97	0.03								15		1.0						
<i>M.a.celadussa</i>	22		0.7	0.3								139		1.0						
<i>M.a.athalia</i>	42		0.7	0.25					0.01	0.04		55		1.0						
<i>M.neglecta</i>	1		1.0									13		1.0						
<i>M.deione</i>	9		1.0									37		1.0						
<i>M.parthenoides</i>	33		0.85	0.14							0.01	69		1.0						

Tabelle 3: Allelfrequenzen an den 17 polymorphen Enzymloci der untersuchten Taxa - Fortsetzung

Genolocus	SOD-1										GPDH											
Taxon	N	Allel										N	Allel									
		E 125	F 98	G 103	H 88	I 123	J 128	K 138	L 113	M 163		A 100	F 98	G 96	H 110	I 112	J 115	K 88				
<i>M.trivia</i>	8					1.0					8	0.63			0.37							
<i>M.didyma</i>	52				1.0						52	1.0										
<i>M.d.vernetensis</i>	43		1.0								43			1.0								
<i>M.d.diamina</i>	37		1.0								37			1.0								
<i>M.cinxia</i>	8			1.0							8		1.0									
<i>Maetherie</i>	3						1.0				3						1.0					
<i>M.p.phoebe</i>	24						0.98			0.02	24						0.06	0.94				
<i>M.p.occitanica</i>	29						1.0				29						0.98	0.02				
<i>Maurelia</i>	25	0.98							0.02		25		1.0									
<i>M.b.britomartis</i>	8	1.0									8		1.0									
<i>M.b.michieli</i>	14	1.0									14		1.0									
<i>M.varia</i>	18	1.0									18		1.0									
<i>Maasteria</i>	15	0.97						0.03			15		1.0									
<i>Ma.celadussa</i>	139	0.99						0.01			139		1.0									
<i>Ma.athalia</i>	55	1.0									55		1.0									
<i>M.neglecta</i>	13	1.0									13		1.0									
<i>M.deione</i>	37	1.0									37		0.97					0.03				
<i>M.parthenoides</i>	69	1.0									69		1.0									

Tabelle 3: Allelfrequenzen an den 17 polymorphen Enzymloci der untersuchten Taxa - Fortsetzung

Genlocus	PGM-1																						
Taxon	N	Allel																					
		A 55	B 45	C 58	D 60	E 35	F 62	G 64	H 66	I 70	J 72	K 74	L 76	M 78	N 82	O 84	P 86	Q 40	R 52	S 50	T 48		
<i>M.trivia</i>	8						0.25				0.75												
<i>M.didyma</i>	51	0.05					0.63				0.29					0.03							
<i>M.d.vernetensis</i>	43							0.07						0.43			0.5						
<i>M.d.diamina</i>	36							0.01						0.3			0.69						
<i>M.cinxia</i>	8						0.63						0.25	0.12									
<i>M.aetherie</i>	3	0.5											0.5										
<i>M.p.phoebe</i>	24	0.21					0.67	0.04				0.04						0.04					
<i>M.p.occitanica</i>	29	0.52					0.16					0.23						0.09					
<i>M.aurelia</i>	25		0.04		0.32				0.64														
<i>M.b.britomartis</i>	5				0.5				0.2												0.3		
<i>M.b.michieli</i>	14				0.14	0.07			0.32				0.18				0.04				0.25		
<i>M.varia</i>	18							0.06					0.58	0.36									
<i>M.asteria</i>	15				0.03				0.97														
<i>M.a.celadussa</i>	137	0.47	0.2			0.03	0.25		0.01	0.04										0.01			
<i>M.a.athalia</i>	51	0.39	0.09	0.02		0.03	0.3			0.09			0.03					0.01		0.04			
<i>M.neglecta</i>	13	0.58	0.08				0.3								0.04								
<i>M.deione</i>	36			0.04					0.6				0.36										
<i>M.parthenoides</i>	67		0.07	0.48					0.26	0.17		0.01							0.01				

Tabelle 3: Allelfrequenzen an den 17 polymorphen Enzymloci der untersuchten Taxa - Fortsetzung

Genlocus	MDH-1									
Taxon	N	Allel								
		A 100	B 110	H 120	I 117	J 92	K 88	L 78	M 133	
<i>M.trivia</i>	8		0.06	0.94						
<i>M.didyma</i>	39			0.96					0.04	
<i>M.d.vernetensis</i>	43	1.0								
<i>M.d.diamina</i>	37	1.0								
<i>M.cinxia</i>	6	0.84			0.08			0.08		
<i>M.aetherie</i>	3			1.0						
<i>M.p.phoebe</i>	24	0.9		0.1						
<i>M.p.occitanica</i>	28	0.57		0.41					0.02	
<i>M.aurelia</i>	25	1.0								
<i>M.b.britomartis</i>	8	1.0								
<i>M.b.michieli</i>	14	1.0								
<i>M.varia</i>	18	0.97					0.03			
<i>M.asteria</i>	15	0.83					0.17			
<i>M.a.celadussa</i>	139	0.99					0.01			
<i>M.a.athalia</i>	55	1.0								
<i>M.neglecta</i>	13	1.0								
<i>M.deione</i>	37	0.95		0.05						
<i>M.parthenoides</i>	65	0.98				0.02				

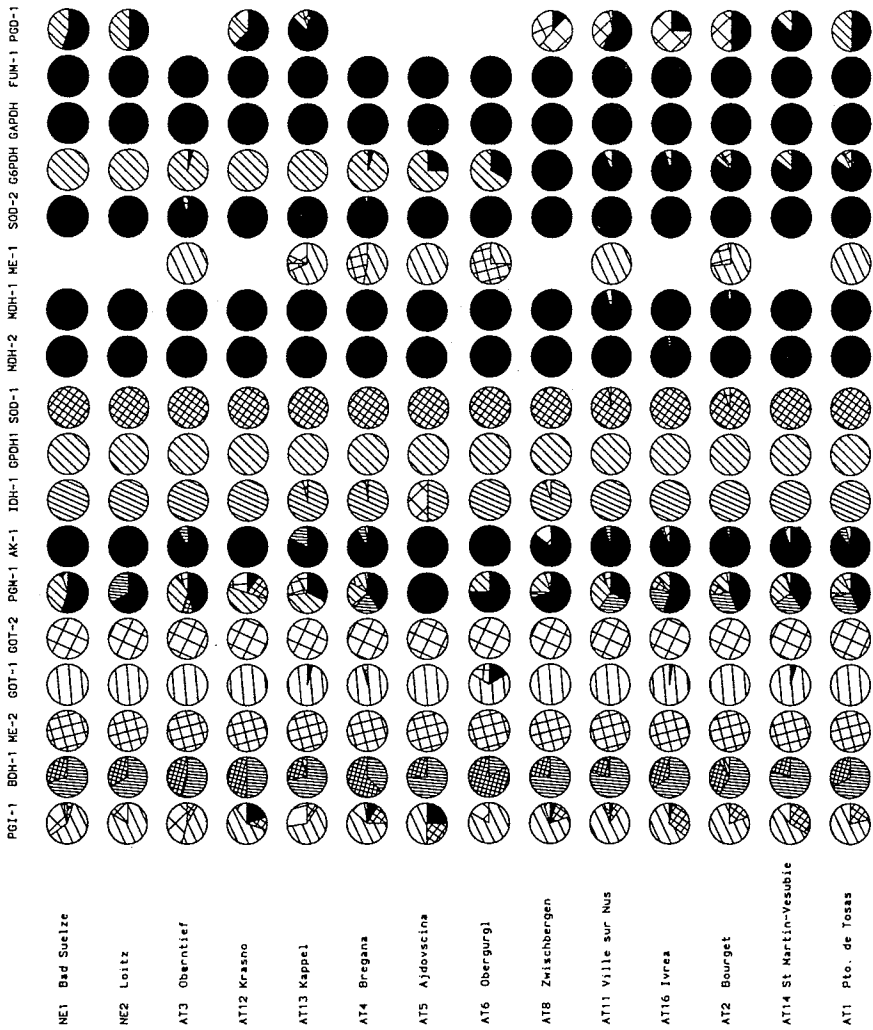


Abb. 2: Graphische Darstellung der Verteilung der Allelfrequenzen der untersuchten Melitaeini Populationen

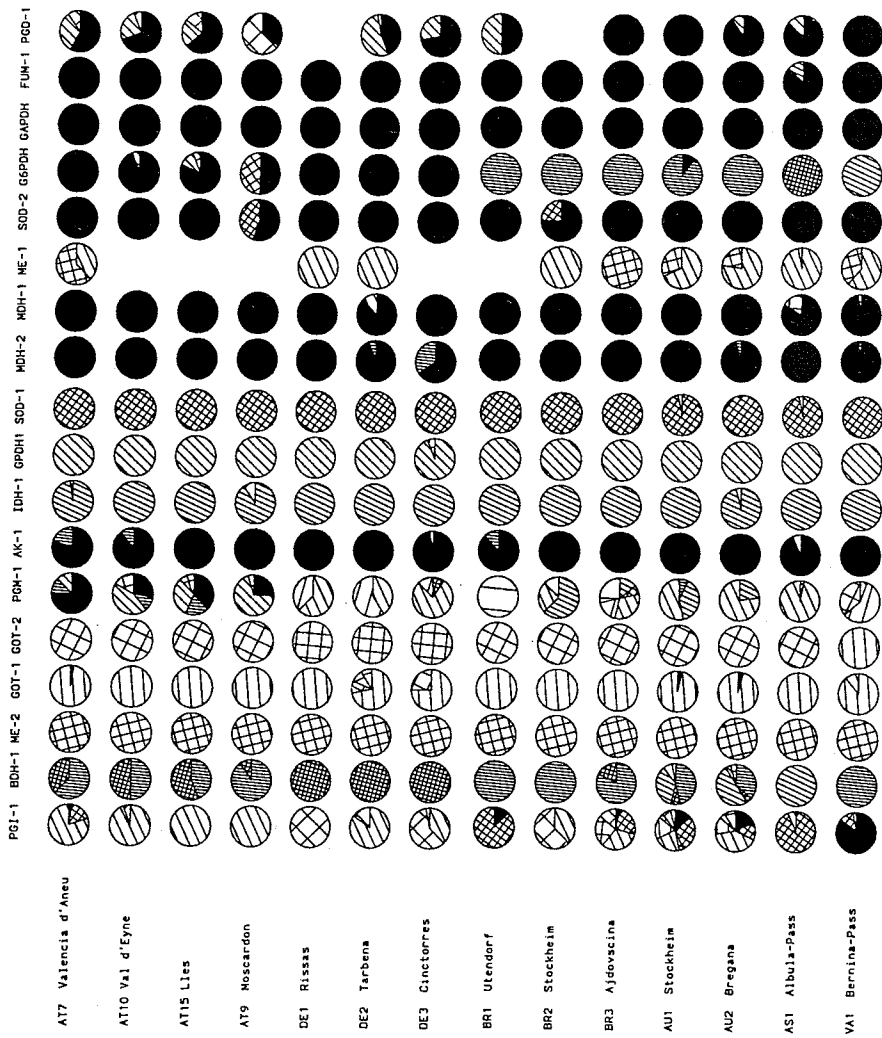


Abb. 2: Graphische Darstellung der Verteilung der Allelfrequenzen der untersuchten Melitaeini Populationen - Fortsetzung

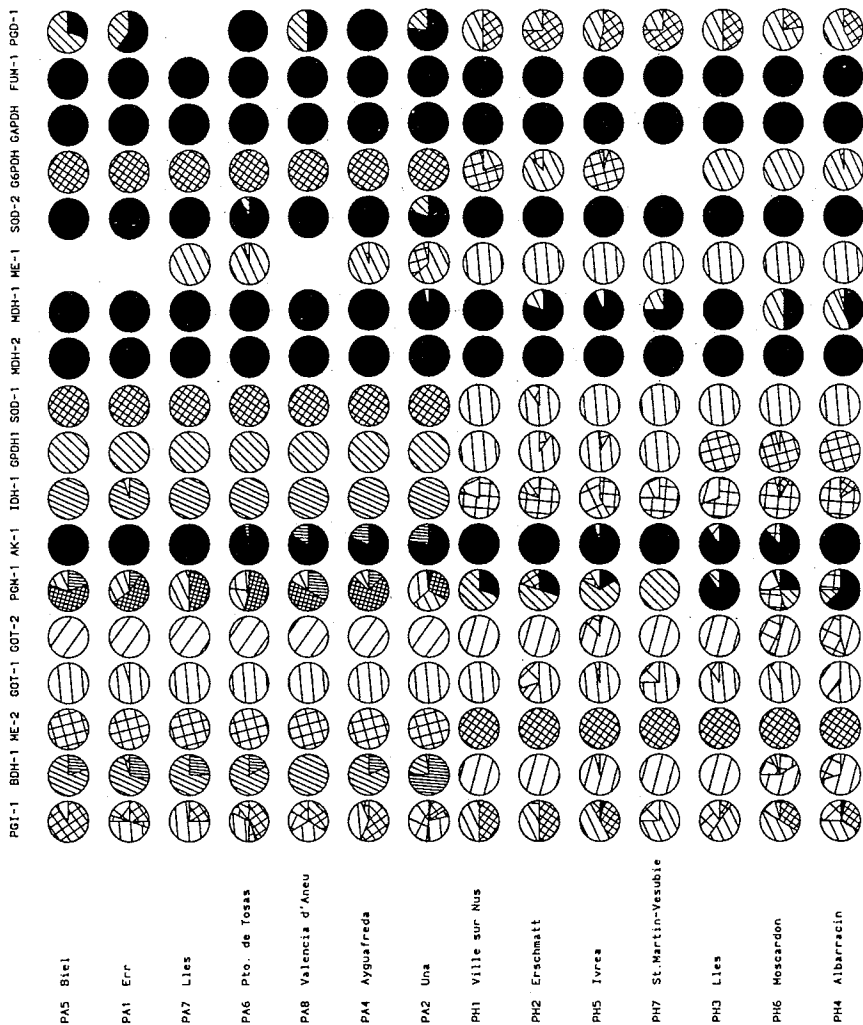


Abb. 2: Graphische Darstellung der Verteilung der Allelfrequenzen der untersuchten Melitaeini Populationen - Fortsetzung

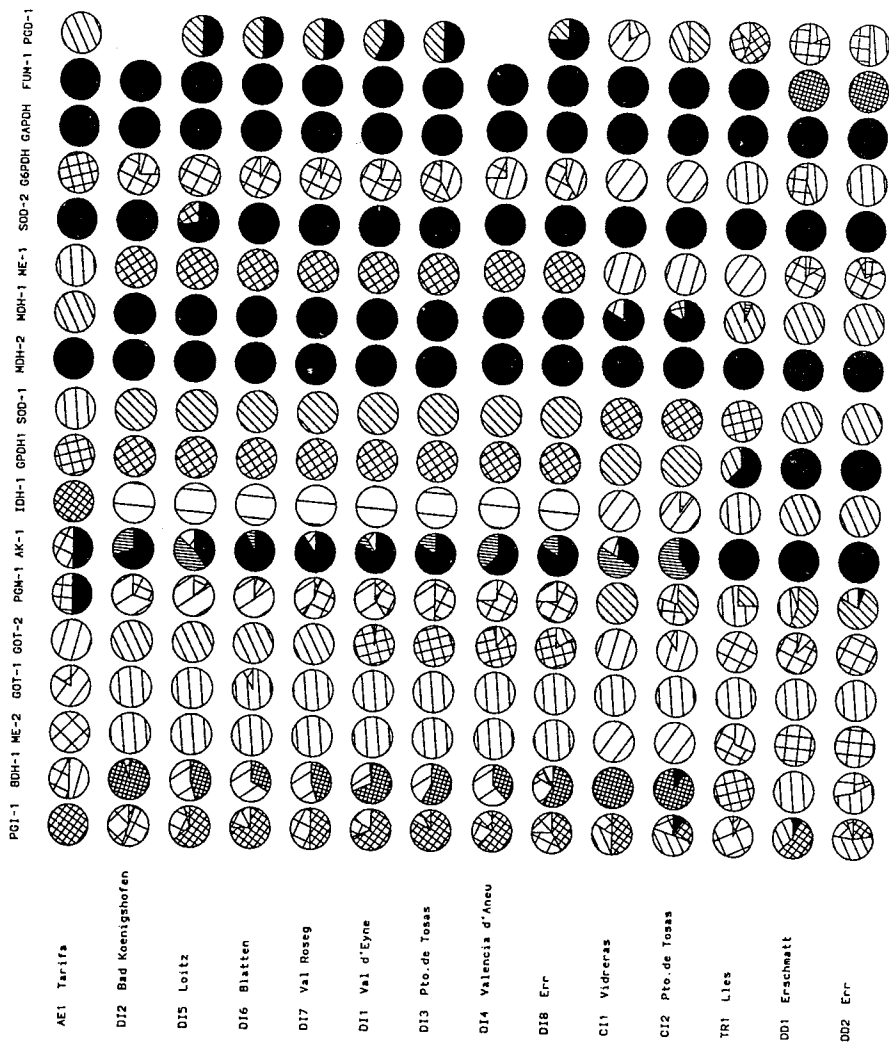


Abb. 2: Graphische Darstellung der Verteilung der Allelfrequenzen der untersuchten Melitaeini Populationen - Fortsetzung

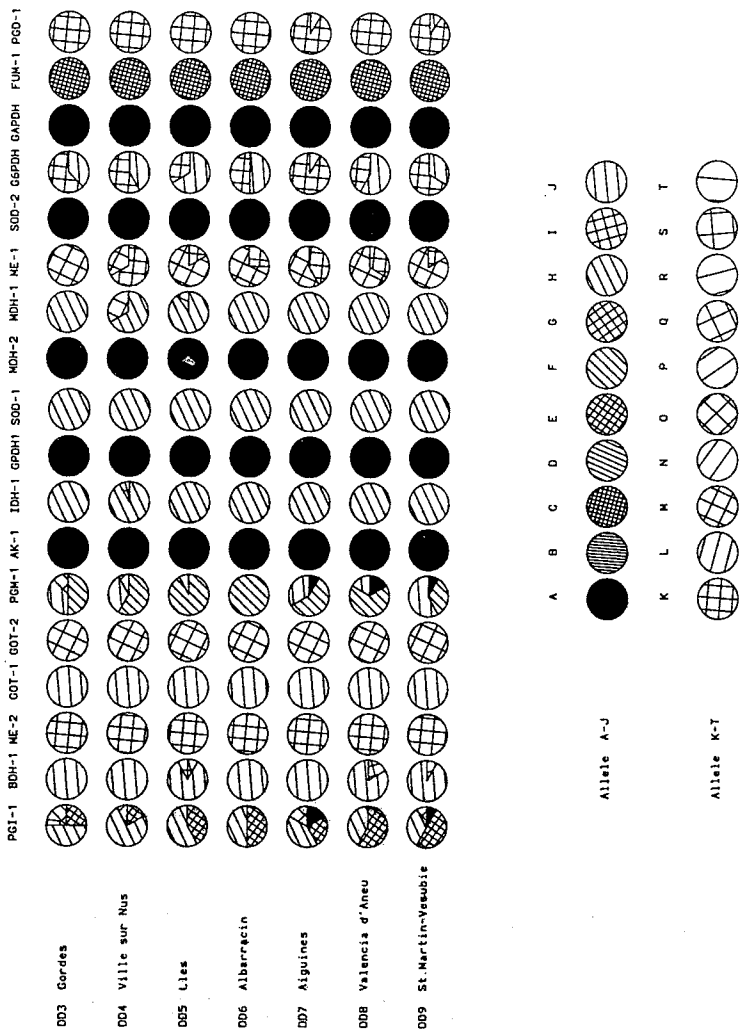


Abb. 2: Graphische Darstellung der Verteilung der Allelfrequenzen der untersuchten Melitaeini Populationen - Fortsetzung

diagnostisch, obwohl z. T. recht deutliche Frequenzunterschiede festzustellen sind.

Phosphoglucomutase (PGM)

Mit 20 festgestellten Allelen ist die Phosphoglucomutase außerordentlich polymorph. Sie ist jedoch ebenfalls, trotz teilweise deutlicher Unterschiede in der Allelfrequenzverteilung, für keine Art diagnostisch.

β -Hydroxybutyrat-Dehydrogenase (BDH)

Auch für die BDH konnten 20 Allele unterschieden werden. Die BDH erwies sich für einige Gruppen als diagnostisch: *M. trivia*/ *M. didyma* (Allele J/I/T) wobei der diagnostische Wert der BDH innerhalb dieser Gruppe für *M. trivia* (Allel I) 0.997 erreicht. Auch für die Gruppe *M. phoebe*/ *M. aetherie* ist die BDH diagnostisch (Allele L/M/N/O). Allel P ist ein in recht hoher Frequenz auftretendes Markerallel für *M. diamina*.

Fumarase (FUM)

Bei allen Taxa mit Ausnahme von *M. asteria* und *M. didyma* wurde nur Allel A beobachtet. Auch bei *M. asteria* ist Allel A am häufigsten zu finden. Daneben tritt noch Allel D in geringer Frequenz auf. *M. didyma* ist dagegen durch das ausschließlich festgestellte Allel C charakterisiert.

Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase (G6PDH)

Die Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase erwies sich für einige Taxa als diagnostisch: *M. diamina* (Allele L/M), *M. cinxia* (Allel N), *M. varia* (Allel D), *M. asteria* (Allel C) und *M. parthenoides* (Allel E). Auch für einige Gruppen ist die G6PDH diagnostisch: *M. trivia*/ *M. didyma* (Allele J/K), *M. phoebe*/ *M. aetherie* (Allele I/H/O). Für *M. aurelia*/ *M. britomartis* (Allel B): bei *M. britomartis* absolut diagnostisch; im Fall von *M. aurelia*, bei der auch Allel A auftritt, beträgt der diagnostische Wert 0.998.

Besonders interessant ist die Allelfrequenzverteilung bei *M. athalia* (Abb. 3). Insgesamt konnten 3 Allele (A,F,G) festgestellt werden. In den Populationsstichproben von *M. a. celadussa* tritt Allel A in hohen Frequenzen auf. In einigen Populationen ist auch Allel G zu finden, am häufigsten in Zentralspanien. Allel F, daß in allen *M. a. athalia* und *M. neglecta* Populationen dominiert, ist dagegen nicht, oder nur in sehr niedrigen Frequenzen nachgewiesen worden. Der diagnostische Wert (Tabelle 4) erreicht zwar nur 0.953 und erfüllt so nicht das 99% -Kriterium von AYALA (1983) für einen diagnostischen Locus. Dennoch erscheint die G6PDH für eine eingehendere Analyse der Hybridzone durchaus geeignet.

Tabelle 4: Diagnostischer Wert des Genlocus G6PDH
bei *M. a. athalia*/ *M. a. celadussa*

G6PDH	Genotypen			Allele		
Taxon	AA	AF	FF	A	F	G
<i>M.a.athalia</i>	0.0036	0.1128	0.8836	0.06	0.94	
<i>M.a.celadussa</i>	0.7744	0.088	0.0025	0.88	0.05	0.07
Überlappung	0.0036	0.088	0.0025	diagnostischer Wert = 0.953		
Σ Überlappung = 0.0941		statistischer Fehler = 0.04705				

Glutamat-Oxalacetat- Transaminase (GOT)

Die GOT wird von zwei Loci codiert, die auf Grund ihrer unterschiedlichen Wanderungsrichtung eindeutig zu identifizieren sind.

GOT-1 (anodisch)

Mit Ausnahme von *M. aetherie*, bei der nur die Allele N und P gefunden wurden, ist bei allen anderen untersuchten Taxa Allel J ausschließlich oder in sehr hoher Frequenz von über 75 % vorhanden.

GOT-2 (kathodisch)

Der GOT-2 Locus erwies sich als sehr interessant. Es wurden 7 Allele festgestellt, von denen Allel M bei vielen Taxa am häufigsten, bzw. ausschließlich auftritt (*M. trivia*, *M. didyma*, *M. aurelia*, *M. britomartis*, *M. asteria*, *M. athalia*, *M. neglecta*). *M. varia* ist durch Allel J, *M. parthenoides* durch Allel N und *M. deione* durch Allel K charakterisiert. Bei *M. phoebe*, *M. aetherie* und *M. cinxia* ist Allel L vorherrschend. Daneben wurde noch Allel M gefunden.

Besonders interessant ist die Allelfrequenzverteilung der GOT-2 bei *M. d. diamina* und *M. d. vernetensis* (Abb.7).

Tabelle 5: Diagnostischer Wert des Genlocus GOT-2
bei *M. d. diamina*/ *M. d. vernetensis*

GOT-2	Genotypen			Allele	
Taxon	HH	HI	II	H	I
<i>M. d. diamina</i>	1.0			1.0	
<i>M.d. vernetensis</i>	0.0025	0.095	0.9025	0.05	0.95
Überlappung	0.0025			diagnostischer Wert = 0.998	
Σ Überlappung = 0.0025		statistischer Fehler = 0.00125			

Bei *M. d. diamina* tritt ausschließlich Allel H auf, dagegen überwiegt bei *M. d. vernetensis* Allel I. Die Berechnung des diagnostischen Wertes (Tabelle 5) zeigt, daß die Got-2 nach AYALA (1983) als diagnostisch für die beiden Taxa anzusehen ist.

α-Glycerophosphat-Dehydrogenase (GPDH)

Die α-Glycerophosphat-Dehydrogenase ist für einige Arten bzw. Gruppen diagnostisch. *M. diamina* ist durch Allel G charakterisiert. Bei *M. didyma* konnte nur Allel A nachgewiesen werden, das auch, zusammen mit Allel H, bei *M. trivia* auftritt. Diese beiden Allele charakterisieren diese Gruppe. Bei allen Arten des Subgenus *Mellicta* (Mit Ausnahme von *M. deione*, bei der zusätzlich Allel K in einer Frequenz von 0.03 auftritt), sowie bei *M. cinxia*, wurde ausschließlich Allel F gefunden. Allel I wurde bei *M. aetherie* und *M. phoebe* nachgewiesen. Bei *M. phoebe* tritt zusätzlich noch Allel J auf. Die Frequenzen dieser Allele bei den Subspezies von *M. phoebe* differieren stark (Abb. 5). Das strenge 99% - Kriterium für einen diagnostischen Locus nach AYALA (1983) wird jedoch nicht erfüllt (Tabelle 6). Der diagnostische Wert beträgt 0.978.

Tabelle 6: Diagnostischer Wert des Genlocus GPDH bei
M. p. phoebe/ M. p. occitanica

GPDH	Genotypen			Allele	
Taxon	II	IJ	JJ	I	J
<i>M. p. phoebe</i>	0.0036	0.1128	0.8836	0.06	0.94
<i>M. p. occitanica</i>	0.9604	0.0392	0.0004	0.98	0.02
Überlappung	0.0036	0.0392	0.0004	diagnostischer Wert	
Σ Überlappung = 0.0432	statistischer Fehler = 0.0216				
				= 0.978	

Isocitrat-Dehydrogenase (IDH-1)

Die IDH wird in der Regel von 2 Loci codiert. Bei den untersuchten Melitaeini - Taxa konnte jedoch nur ein Locus ausgewertet werden. Die IDH wurde immer parallel mit dem AC- und dem TC-Puffersystem aufgetrennt. Banden eines zweiten IDH- Locus waren nur mit dem AC-Puffersystem nachweisbar. Aber auch auf AC-Gelen fehlten sie in den meisten Fällen völlig und waren ansonsten nur sehr schwach und unscharf und nicht auswertbar. Die IDH-1 dagegen war gut auswertbar und erwies sich für einige Arten als diagnostisch: *M. trivia* (Allel J), *M. didyma* (Allele H/I), *M. cinxia* (Allele M/N). Bei *M. aetherie* tritt Allel E auf, das auch bei *M. phoebe* in geringer Frequenz zu finden ist. Bei *M. phoebe* wurden zusätzlich noch die Allele K/L/Q/R nachgewiesen. Bei allen Arten der Untergattung *Mellicta* dominiert Allel D mit Frequenzen von über 95%.

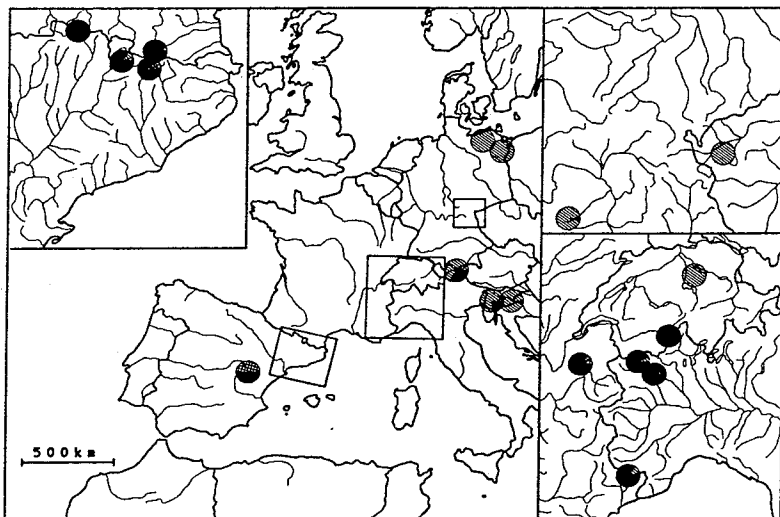


Abb. 3: Allelfrequenzen des Genlocus G-6-PDH bei *Melitaea athalia*

● A ● F ● G

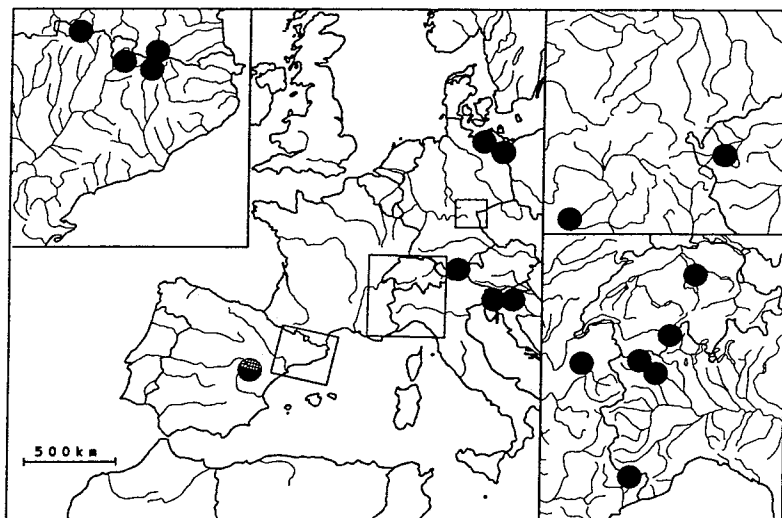


Abb. 4: Allelfrequenzen des Genlocus SOD-2 bei *Melitaea athalia*

● A ● D ● E

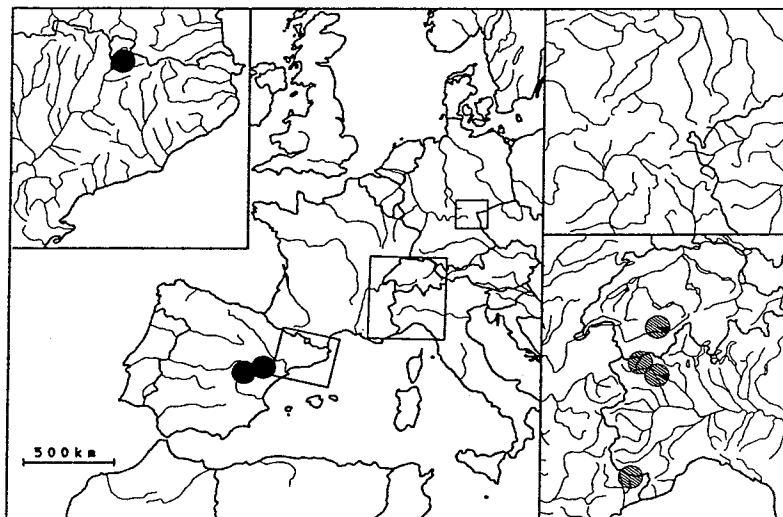


Abb. 5: Allelfrequenzen des Genlocus GPDH-1 bei *Melitaea phoebe*

● I ● J

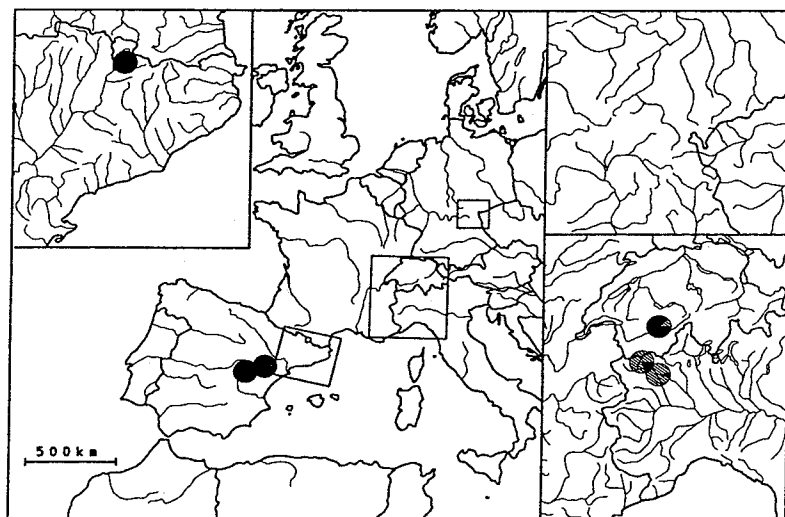


Abb. 6: Allelfrequenzen des Genlocus G-6-PDH bei *Melitaea phoebe*

● H ● I ● O

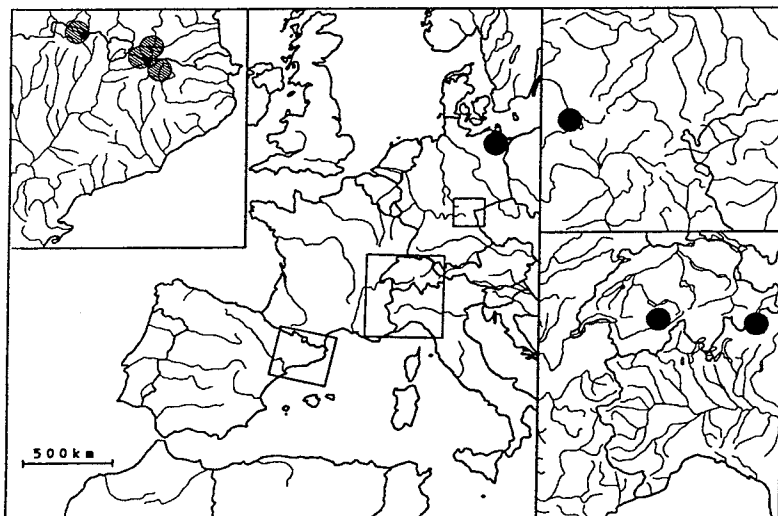


Abb. 7: Allelfrequenzen des Genlocus GOT-2 bei *Melitaea diamina*

● H ● I

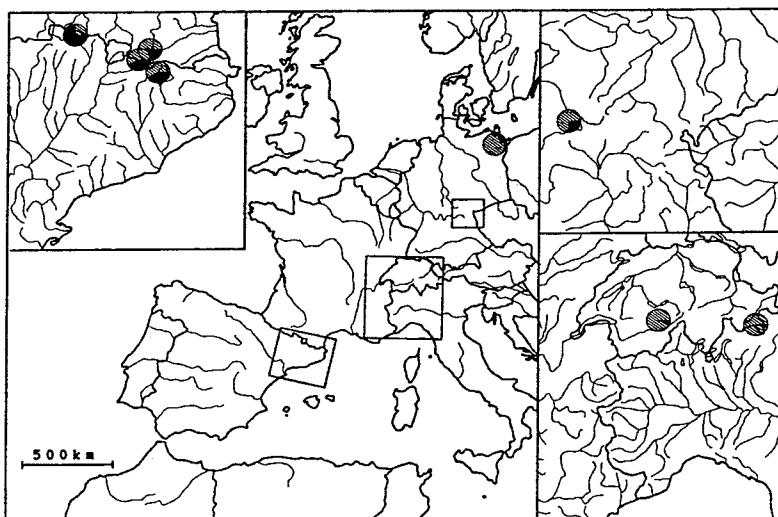


Abb. 8: Allelfrequenzen des Genlocus G-6-PDH bei *Melitaea diamina*

● L ● H

Malat-Dehydrogenase (MDH)

Die MDH wird von zwei Loci codiert, die beide gut nachweisbar waren.

MDH-1 (anodisch)

Zwar konnten insgesamt 8 Allele unterschieden werden, jedoch dominieren zwei Allele. Allel A tritt bei den Arten des Subgenus *Mellicta*, sowie bei *M. cinxia*, *M. diamina* und bei *M. p. phoebe* in Frequenzen von über 80% auf. Nur bei *M. p. occitanica* erreicht es lediglich eine Frequenz von 57%. Dagegen dominiert Allel H bei *M. trivia*, *M. didyma* und *M. aetherie* mit Frequenzen von über 94%.

MDH-2 (kathodisch)

Bei der MDH-2 konnten nur 3 Allele unterschieden werden. Bei allen Taxa dominiert Allel A mit Frequenzen von über 97% (Ausnahme: *M. deione* mit 82%).

Malat-Enzym (ME)

Auch das Malat-Enzym wird von zwei Loci codiert. Beide Allozyme wandern anodal. Das ME-1 Allozym weist die größere Laufweite auf und die Banden erscheinen früher als diejenigen der ME-2. Die Banden des ME-1 Locus waren bei Individuen der Untergattung *Mellicta* häufig nur schwach und recht unscharf und konnten nicht bei allen Tieren und Populationen ausgewertet werden. Auf TBE-Gelen waren sie etwas besser anfärbbar, jedoch war es aus technischen Gründen nicht immer möglich, parallel AC- und TBE-Gele zu verwenden. Dagegen ließ sich die ME-2 immer recht gut auswerten.

ME-1 (anodisch)

Diagnostischer Locus für viele Arten des Subgenus *Melitaea*: *M. trivia* (Allel N), *M. didyma* (Allele K/M/O), *M. diamina* (Allel G), *M. cinxia* (Allel L). Für *M. phoebe* und *M. aetherie* gemeinsam ist Allel J charakteristisch. Bei den Arten des Subgenus *Mellicta* wurden vor allem die beiden Allele H und I gefunden. Das Allel H dominiert bei allen Taxa mit Ausnahme von *M. b. michielii*, wo nur Allel I auftrat.

ME-2 (anodisch)

Alle Arten des Subgenus *Melitaea* sind am ME-2 Locus durch exklusive, fixierte Markerallele eindeutig charakterisiert, wobei nur bei *M. trivia* zwei verschiedene Markerallele auftraten. In der Untergattung *Mellicta* wurde bei allen Arten nur Allel I gefunden.

6-Phosphogluconat-Dehydrogenase (PGD)

Die 6-Phosphogluconat-Dehydrogenase zeigte häufig nur schwach angefärbte Banden vor allem bei den Arten des Subgenus *Mellicta*, so daß eine Auswertung

nicht bei allen Faltern und allen Populationsstichproben möglich war. Diagnostisch ist die PGD nur für *M. didyma* (Allele J/K).

Superoxiddismutase (SOD)

Auch die Superoxiddismutase wird von zwei Loci codiert, die beide gut auswertbar waren.

SOD-1 (anodisch)

Die SOD-1 erwies sich für *M. trivia* (Allel I), *M. didyma* (Allel H), *M. diamina* (Allel F) und *M. cinxia* (Allel G) als diagnostisch. *M. phoebe* und *M. aetherie* werden gemeinsam durch Allel J charakterisiert. Bei den Arten der Untergattung *Mellicta* tritt Allel E in Frequenzen von über 97% auf.

SOD-2 (kathodisch)

Bei allen Taxa ist Allel A mit Frequenzen von über 85 % dominierend.

Adenylat-Kinase (AK)

Mit Ausnahme von *M. cinxia* und *M. aetherie* wurde bei allen Taxa Allel A in Frequenzen von über 70% (zumeist über 90%) gefunden. Bei *M. cinxia* tritt neben Allel A auch Allel B in einer Frequenz von 56% auf. Dieses Allel wurde jedoch auch bei einigen anderen Arten gefunden. Dagegen tritt bei *M. aetherie* neben Allel A noch das Markerallel M in hoher Frequenz (50%) auf.

Genetische Variabilität. Zur Bewertung der genetischen Variabilität wurden der Polymorphiegrad und die mittlere Heterozygotie H für die untersuchten Populationen auf der Grundlage von 16 Enzymloci berechnet (Tabelle 7). Da die Loci ME-1 und PGD nicht bei allen Populationen ausgewertet werden konnten, wurden sie aus Gründen der besseren Vergleichbarkeit nicht berücksichtigt. Zusätzlich wurden der Polymorphiegrad und die Heterozygotie auch für alle untersuchten Taxa berechnet. Hierzu wurden alle 18 ausgewerteten Genloci herangezogen (Tabelle 8). Der Polymorphiegrad bewegt sich bei den untersuchten Taxa mit Werten von 0.17- 0.72 in einem weiten Bereich. Die mittlere Heterozygotie liegt dagegen bei den meisten Taxa und Populationen im Bereich von 0.1 bis 0.2. Die geringsten Werte für H zeigen die beiden alpin-verbreiteten Arten *M. asteria* und *M. varia*, sowie *M. b. michielii*. Diese Taxa weisen nur kleine und isolierte Areale auf. Sehr niedrige H-Werte treten daneben auch bei Populationen auf, von denen nur gezüchtete Tiere untersucht werden konnten.

Tabelle 7: Genetische Variabilität an 16 Loci bei den untersuchten Melitaeini- Populationen
(Standardabweichung in Klammern)

Population	Mittlere Stichproben- größe	Mittlere Anzahl Allele pro Locus *	Anteil polymorpher Loci	Mittlere Heterozygotie	
				beobachtet	Hardy-Weinberg erwartet **
TR1 Lles	8.0 (.0)	1.3 (.1)	31.3	.117 (.054)	.101 (.045)
DD1 Erschmatt	7.8 (.3)	1.4 (.2)	25.0	.102 (.049)	.119 (.056)
DD2 Err	9.0 (.0)	1.4 (.2)	18.8	.076 (.041)	.103 (.057)
DD3 Gordes	3.8 (.2)	1.4 (.2)	18.8	.094 (.055)	.123 (.067)
DD4 Ville-sur-Nus	5.8 (.2)	1.4 (.2)	31.3	.146 (.068)	.141 (.058)
DD5 Lles	5.9 (.1)	1.4 (.2)	31.3	.096 (.040)	.106 (.046)
DD6 Albarracin	2.0 (.0)	1.1 (.1)	12.5	.125 (.085)	.083 (.057)
DD7 Aiguines	6.0 (.0)	1.4 (.2)	18.8	.094 (.059)	.096 (.059)
DD8 Valencia d'Aneu	5.9 (.1)	1.3 (.2)	25.0	.104 (.057)	.119 (.055)
DD9 St.Martin Vesubie	5.8 (.2)	1.4 (.2)	25.0	.073 (.043)	.123 (.061)
DI1 Val d'Eyne	26.1 (.5)	1.8 (.3)	43.8	.125 (.048)	.142 (.054)
DI8 Err	6.0 (.0)	1.6 (.2)	37.5	.156 (.058)	.181 (.065)
DI3 Pto. de Tosas	6.0 (.0)	1.4 (.2)	31.3	.104 (.043)	.139 (.056)
DI4 Valencia d'Aneu	4.0 (.0)	1.4 (.2)	37.5	.141 (.060)	.174 (.061)
DI2 Bad-Königshofen	10.0 (.0)	1.4 (.2)	31.3	.119 (.058)	.122 (.052)
DI5 Loitz	11.0 (.0)	1.4 (.2)	31.3	.170 (.069)	.146 (.059)
DI6 Blatten	5.9 (.1)	1.4 (.2)	37.5	.096 (.043)	.102 (.040)
DI7 Val-Roseg	10.0 (.0)	1.4 (.2)	31.3	.094 (.041)	.119 (.053)
CI1 Vidreras	3.0 (.0)	1.3 (.2)	18.8	.104 (.066)	.113 (.064)
CI2 Pto. de-Tosas	4.9 (.1)	1.6 (.2)	43.8	.171 (.062)	.182 (.065)
AE1 Tarifa	3.0 (.0)	1.3 (.1)	25.0	.125 (.067)	.133 (.061)
PH1 Ville-sur-Nus	5.0 (.0)	1.3 (.1)	25.0	.100 (.048)	.108 (.050)
PH2 Erschmatt	4.9 (.1)	1.8 (.2)	50.0	.216 (.067)	.207 (.064)
PH7 St.Martin Vesubie	1.9 (.1)	1.3 (.1)	25.0	.125 (.056)	.125 (.056)
PH5 Ivrea	12.0 (.0)	1.9 (.2)	62.5	.156 (.056)	.159 (.053)
PH3 Lles	4.9 (.1)	1.4 (.2)	31.3	.125 (.060)	.111 (.052)
PH4 Albarracin	11.9 (.1)	1.8 (.2)	50.0	.178 (.064)	.227 (.067)
PH6 Moscardon	12.0 (.0)	2.1 (.3)	56.3	.188 (.062)	.238 (.071)
AU1 Stockheim	14.0 (.0)	2.0 (.5)	37.5	.116 (.058)	.152 (.070)
AU2 Bregana	11.0 (.0)	1.8 (.4)	37.5	.131 (.061)	.129 (.062)
BR1 Utendorf	3.4 (.3)	1.1 (.1)	12.5	.031 (.021)	.031 (.021)
BR2 Stockheim	4.0 (.0)	1.3 (.1)	18.8	.109 (.060)	.098 (.053)
BR3 Ajdovscina	13.9 (.1)	1.6 (.4)	18.8	.080 (.053)	.118 (.068)
VA1 Bernina-Pass	17.9 (.1)	1.4 (.2)	31.3	.076 (.041)	.069 (.037)
AS1 Albula-Pass	15.0 (.0)	1.4 (.1)	37.5	.054 (.023)	.057 (.023)
AT1 Pto.de-Tosas	13.9 (.1)	1.6 (.3)	31.3	.126 (.054)	.126 (.055)
AT2 Bourget	17.8 (.1)	1.8 (.3)	43.8	.108 (.045)	.130 (.056)
AT3 Oberntief	11.9 (.1)	1.6 (.2)	37.5	.117 (.052)	.132 (.059)
AT4 Bregana	21.8 (.1)	2.1 (.4)	50.0	.127 (.051)	.142 (.061)
AT5 Ajdovscina	1.9 (.1)	1.3 (.2)	25.0	.094 (.050)	.156 (.072)
AT6 Oberegurgl	2.9 (.1)	1.4 (.2)	31.3	.156 (.064)	.144 (.057)
AT7 Valencia d'Aneu	20.0 (.0)	1.5 (.2)	37.5	.078 (.034)	.104 (.044)
AT8 Zwischbergen	10.0 (.0)	1.6 (.3)	31.3	.087 (.036)	.105 (.045)
AT9 Moscardon	10.0 (.0)	1.4 (.2)	31.3	.087 (.035)	.118 (.051)
AT10 Val d'Eyne	9.0 (.0)	1.4 (.2)	31.3	.097 (.047)	.105 (.054)
AT11 Ville sur Nus	20.4 (.4)	1.8 (.3)	43.8	.061 (.024)	.106 (.049)

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

**Unbiased estimate nach Nei (1978)

Tabelle 7: Genetische Variabilität an 16 Loci bei den untersuchten Melitaeini- Populationen - Fortsetzung
(Standardabweichung in Klammern)

Population	Mittlere Stichproben- größe	Mittlere Anzahl Allele pro Locus *	Anteil polymorpher Loci	Mittlere Heterozygotie	
				beobachtet	Hardy-Weinberg erwartet **
AT12 Krasno	5.0 (.0)	1.4 (.3)	18.8	.100 (.061)	.121 (.065)
AT13 Kappel	10.8 (.3)	1.6 (.2)	37.5	.114 (.049)	.137 (.058)
AT14 St.Martin-Vesubie	9.9 (.1)	1.6 (.2)	37.5	.129 (.060)	.133 (.058)
AT15 Lles	8.0 (.0)	1.4 (.2)	18.8	.094 (.054)	.102 (.058)
AT16 Ivrea	18.3 (.6)	1.7 (.2)	43.8	.108 (.045)	.121 (.052)
NE1 Bad Sülze	10.0 (.0)	1.4 (.2)	18.8	.106 (.059)	.099 (.053)
NE2 Loitz	3.0 (.0)	1.2 (.1)	18.8	.063 (.045)	.087 (.048)
DE1 Rissas	4.9 (.1)	1.1 (.1)	6.3	.047 (.047)	.033 (.033)
DE2 Tarbena	16.0 (.0)	1.5 (.2)	31.3	.082 (.035)	.100 (.044)
DE3 Cincorres	15.9 (.1)	1.5 (.2)	37.5	.090 (.035)	.121 (.049)
PA1 Err	10.0 (.0)	1.8 (.4)	31.3	.094 (.044)	.130 (.063)
PA7 Lles	2.0 (.0)	1.2 (.1)	18.8	.063 (.043)	.104 (.057)
PA2 Una	26.9 (.1)	1.9 (.4)	37.5	.106 (.044)	.162 (.065)
PA4 Ayguafreda	7.8 (.3)	1.4 (.2)	25.0	.102 (.051)	.111 (.053)
PA5 Biel	5.0 (.0)	1.3 (.1)	18.8	.075 (.044)	.074 (.044)
PA6 Pto. de Tosas	13.9 (.1)	1.6 (.3)	31.3	.091 (.043)	.116 (.058)
PA8 Valencia d'Aneu	3.0 (.0)	1.4 (.3)	18.8	.104 (.066)	.125 (.073)

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

**Unbiased estimate nach Nei (1978)

Tabelle 8: Genetische Variabilität an 18 Loci bei den untersuchten Melitaeini- Taxa
(Standardabweichung in Klammern)

Taxon	Mittlere Stichproben- größe	Mittlere Anzahl Allele pro Locus *	Anteil polymorpher Loci	Mittlere Heterozygotie	
				beobachtet	Hardy-Weinberg erwartet **
<i>M.trivia</i>	8.0 (.0)	1.4 (.1)	33.3	.139 (.056)	.123 (.049)
<i>M.didyma</i>	49.6 (1.3)	1.9 (.3)	50.0	.128 (.047)	.150 (.052)
<i>M.d. vernetensis</i>	41.4 (.8)	1.8 (.2)	44.4	.158 (.058)	.165 (.055)
<i>M.d. diamina</i>	36.3 (.7)	1.6 (.2)	44.4	.166 (.065)	.160 (.054)
<i>M.cinxia</i>	7.6 (.3)	1.8 (.3)	44.4	.157 (.054)	.176 (.061)
<i>M.aetherie</i>	3.0 (.0)	1.2 (.1)	22.2	.111 (.060)	.119 (.055)
<i>M.phoebe phoebe</i>	23.3 (.5)	2.1 (.3)	66.7	.184 (.060)	.182 (.051)
<i>M.p. occitanica</i>	28.6 (.2)	2.3 (.3)	61.1	.196 (.062)	.229 (.061)
<i>M.aurelia</i>	23.9 (.9)	2.2 (.4)	55.6	.121 (.052)	.156 (.060)
<i>M.b. britomartis</i>	6.7 (.5)	1.4 (.2)	27.8	.126 (.063)	.154 (.073)
<i>M.b. michieli</i>	13.3 (.5)	1.6 (.3)	16.7	.071 (.047)	.105 (.061)
<i>M.varia</i>	17.4 (.5)	1.4 (.2)	33.3	.078 (.037)	.089 (.040)
<i>M.asteria</i>	14.6 (.4)	1.4 (.1)	44.4	.068 (.024)	.069 (.024)
<i>M.a. celadussa</i>	128.4 (6.8)	2.5 (.4)	72.2	.133 (.045)	.168 (.054)
<i>M.a. athalia</i>	51.4 (2.3)	2.6 (.5)	55.6	.139 (.046)	.174 (.058)
<i>M.neglecta</i>	12.3 (.7)	1.4 (.2)	22.2	.137 (.065)	.115 (.052)
<i>M.deione</i>	35.1 (1.6)	1.8 (.2)	44.4	.090 (.032)	.135 (.049)
<i>M.parthenoides</i>	65.3 (2.3)	2.3 (.5)	55.6	.120 (.044)	.171 (.060)

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

**Unbiased estimate nach Nei (1978)

Genetische Distanzen und UPGMA-Clusteranalyse

Die genetischen Distanzen zwischen den untersuchten Melitaeini-Populationen bzw. Taxa wurde mit verschiedenen genetischen Distanzmaßen (siehe Methoden) berechnet. Die Berechnungen wurden sowohl für alle untersuchten Populationen, als auch getrennt für die Populationen der Untergattungen *Melitaea* und *Mellicta*, sowie für die untersuchten Melitaeini-Taxa (unter Berücksichtigung der wichtigeren Subspezies) durchgeführt. Grundlage hierfür bildeten jeweils 16 Loci, da die PGD und die ME-1 nicht bei allen Populationsstichproben ausgewertet werden konnten. Lediglich für die Melitaeini-Taxa wurden die Berechnungen zusätzlich auch auf der Basis aller 18 ausgewerteter Loci durchgeführt, da Daten für die Loci ME-1 und PGD von allen Taxa vorliegen. Die Distanzmatrizen für alle Populationen (auf der Basis von 16 Loci) und die Melitaeini-Taxa (auf der Basis von 18 Loci) nach NEI (1972) sind in Tabelle 9 und Tabelle 10 dargestellt.

Ausgehend von den Distanzmatrizen wurden UPGMA-Clusterphänogramme erstellt. Da die auf den mit verschiedenen Distanzindizes ermittelten Distanzmatrizen beruhenden Phänogramme weitgehend identische Cluster zeigten, werden im folgenden nur die Phänogramme auf der Basis der genetischen Distanz nach NEI (1972) dargestellt und besprochen.

Im Phänogramm aller untersuchten Melitaeini-Populationen (Abb. 9) bilden als konspezifisch angesehene Populationen jeweils gemeinsame Cluster mit Ausnahme von *M. britomartis*, wo zwei Populationen eine gemeinsame Gruppe mit den *M. aurelia* Populationen bilden, an die sich dann erst die *M. britomartis*-Population aus Utendorf anschließt. Die zweite Ausnahme bilden die beiden Populationen von *M. neglecta*, die zusammen mit den *M. athalia athalia* Populationen geclustert werden, wobei vor allem die geringe genetische Distanz auffällt. Zudem erscheinen die *M. neglecta* Populationen auch an verschiedenen Stellen in diesem Cluster. Dagegen sind innerhalb der *M. athalia* Populationen zwei Gruppen ausgebildet, die sich durch recht große Distanzwerte auszeichnen und den genitalmorphologisch definierten Subspezies *M. a. athalia* und *M. a. celadussa* entsprechen. Innerhalb des Cluster der *M. a. celadussa* Populationen ist die Population aus Zentralspanien deutlich abgegrenzt. Auch in den Clustern der Populationen von *M. diamina* und *M. phoebe* zeigen sich jeweils zwei deutlich abgegrenzte Teilcluster, die ebenfalls den habituell unterschiedenen Subspezies entsprechen. Auffallend ist vor allem die große genetische Distanz zwischen *M. p. phoebe* und *M. p. occitanica*.

In der Gesamtübersicht zeigen sich 5 recht deutlich abgegrenzte Gruppen. Die erste Gruppe wird von *M. trivialis* und den Populationen von *M. didyma* gebildet. Die zweite Gruppe umfaßt die Populationen von *M. diamina*, während die dritte Gruppe von den zusammengefaßten Populationen von *M. cinxia* gebildet wird.

Dieser *cinxia*- Cluster schließt sich an den vierte Gruppe, die alle Populationen der Untergattung *Mellicta* enthält, an. Auffällig ist die geringe genetische Distanz zwischen den Arten des Subgenus *Mellicta*. Die letzte Gruppe bilden die Populationen von *M. phoebe* sowie *M. aetherie*.

Tabelle 9: Matrix genetischer Distanzen der untersuchten Melitaeini-Populationen (16 Loci) nach NEI (1972)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1 TR1 Lies																				
2 DD1 Ernschmitt	.540																			
3 DD2 Err	.456	.037																		
4 DD3 Gordes	.532	.000	.033																	
5 DD4 Ville-sur-Nus	.556	.008	.037	.000																
6 DD5 Lies	.528	.008	.011	.006	.008															
7 DD7 Alghunes	.583	.006	.067	.000	.009	.026														
8 DD8 Val d'Aneu	.504	.000	.016	.000	.011	.000	.017													
9 DD9 St.Martin	.513	.000	.048	.000	.009	.021	.000	.003												
10 D11 Eyne	.881	.884	1.032	1.018	1.019	1.011	1.033	.981	.967											
11 D18 Err	.854	.886	1.015	1.004	1.003	1.008	1.017	.985	.985	.011										
12 D13 Pto. Tosas	.880	.866	1.027	1.012	1.018	.998	1.027	.963	.972	.000	.002									
13 D14 Val d'Aneu	.895	1.009	1.057	1.043	1.045	1.036	1.058	1.006	1.012	.031	.000	.003								
14 D12 Königshofen	.909	1.090	1.087	1.080	1.074	1.103	1.091	1.090	1.081	.098	.073	.117	.123							
15 D15 Loltz	1.004	1.127	1.184	1.169	1.172	1.157	1.184	1.124	1.133	.101	.109	.111	.127	.047						
16 D16 Blatten	.902	.996	1.052	1.038	1.040	1.028	1.052	.993	1.002	.083	.095	.088	.114	.064	.015					
17 D17 Val-Roseng	.881	1.001	1.043	1.029	1.027	1.024	1.045	.999	1.005	.086	.082	.089	.094	.039	.031	.018				
18 C11/2 Mochnitz	.889	.965	.972	.999	.963	.945	1.009	.969	1.016	.657	.649	.657	.668	.646	.720	.731	.713			
19 AE1 Tarifa	.955	.991	1.088	1.077	1.159	1.070	1.084	.995	1.018	1.002	1.026	.968	1.009	1.154	1.103	.984	1.038	.898		
20 PH1 Ville-sur-Nus	.842	.862	.877	.905	.870	.848	.913	.857	.913	.870	.864	.859	.883	.744	.772	.586	.685	.554	.510	
21 PH2 Ernschmitt	.826	.863	.890	.909	.892	.865	.918	.863	.909	.896	.894	.687	.714	.779	.810	.708	.712	.592	.498	.032
22 PH3 St.Martin	.820	.856	.821	.864	.824	.807	.874	.854	.917	.777	.750	.782	.793	.798	.896	.800	.786	.583	.524	.008
23 PH5 Ivrea	.794	.831	.835	.860	.829	.811	.869	.826	.875	.673	.662	.666	.855	.733	.776	.691	.687	.554	.473	.006
24 PH3 Lies	.895	.997	.996	1.007	.975	1.008	1.012	.988	1.009	.725	.702	.728	.737	.751	.829	.749	.738	.633	.492	.150
25 PH4 Albarracin	.691	.780	.775	.779	.781	.781	.787	.756	.774	.752	.736	.748	.770	.802	.876	.763	.768	.720	.356	.213
26 PH6 Moscardon	.669	.737	.737	.743	.741	.733	.757	.723	.747	.707	.694	.700	.719	.763	.814	.726	.722	.639	.417	.179
27 AU1 Stocchheim	.686	.820	.818	.807	.793	.811	.822	.799	.801	.683	.648	.658	.677	.712	.788	.685	.678	.588	1.046	.647
28 AU2 Bregana	.717	.844	.828	.821	.796	.826	.836	.822	.824	.701	.681	.699	.714	.739	.807	.723	.709	.607	1.108	.674
29 BR1 Utendorf	.776	.861	.898	.884	.885	.871	.896	.839	.847	.692	.695	.670	.695	.790	.776	.704	.716	.644	1.015	.710
30 BR2 Stocchheim	.753	.905	.864	.861	.839	.882	.877	.881	.876	.745	.713	.754	.761	.749	.853	.775	.763	.656	1.202	.727
31 BR3 Ajdovcina	.710	.832	.821	.808	.794	.818	.831	.809	.812	.665	.652	.664	.688	.703	.773	.693	.684	.582	1.080	.667
32 VA1 Berninapass	.815	1.068	1.096	1.084	1.075	1.093	1.071	1.079	1.064	.739	.693	.724	.724	.777	.851	.697	.729	.674	1.143	.749
33 AS1 Abula-Pass	.773	.830	.868	.853	.852	.838	.869	.807	.818	.709	.717	.686	.721	.822	.807	.719	.733	.668	1.010	.721
34 AT1 Pto. Tosas	.716	.804	.773	.779	.739	.768	.797	.765	.790	.667	.655	.667	.687	.700	.768	.705	.688	.527	1.050	.614
35 AT2 Bourget	.703	.792	.761	.766	.725	.755	.784	.753	.777	.661	.649	.663	.685	.695	.771	.698	.681	.528	1.042	.607
36 AT3 Obertofel	.704	.818	.770	.785	.756	.775	.793	.777	.801	.658	.634	.665	.683	.653	.768	.706	.688	.515	1.077	.624
37 AT4 Bregana	.707	.811	.780	.786	.792	.777	.788	.773	.794	.637	.628	.643	.669	.651	.749	.688	.688	.499	1.048	.821
38 AT8 Oberegurgl	.734	.841	.785	.800	.755	.790	.812	.790	.820	.659	.645	.674	.708	.651	.793	.722	.694	.497	1.039	.825
39 AT7 Val d'Aneu	.747	.843	.807	.815	.773	.805	.828	.796	.822	.691	.677	.691	.705	.712	.782	.733	.716	.536	1.047	.836
40 AT8 Zwischbergen	.732	.828	.790	.800	.760	.788	.812	.782	.809	.695	.681	.696	.715	.726	.797	.733	.713	.566	1.061	.825
41 AT9 Moscardon	.751	.823	.758	.788	.730	.744	.804	.778	.829	.767	.747	.772	.787	.787	.864	.797	.775	.569	1.208	.822
42 AT10 Val d'Eyne	.718	.802	.748	.766	.715	.741	.784	.763	.788	.680	.662	.688	.706	.684	.786	.700	.704	.495	1.123	.811
43 AT11 Ville-sur-Nus	.712	.801	.756	.769	.723	.750	.786	.762	.782	.704	.685	.706	.721	.729	.809	.736	.718	.547	1.095	.819
44 AT12 Krasno	.691	.781	.742	.758	.720	.731	.767	.749	.778	.650	.636	.657	.683	.666	.768	.697	.674	.497	1.100	.806
45 AT13 Kappel	.718	.816	.775	.790	.750	.766	.804	.777	.810	.696	.677	.696	.705	.717	.786	.731	.713	.528	1.089	.824
46 AT14 St.Martin	.705	.791	.768	.776	.745	.755	.788	.752	.780	.662	.652	.660	.683	.709	.699	.692	.683	.543	1.019	.606
47 AT15 Lies	.709	.795	.745	.758	.707	.740	.777	.755	.788	.686	.651	.675	.701	.675	.785	.717	.688	.500	1.103	.604
48 AT16 Ivrea	.724	.815	.795	.798	.785	.787	.812	.774	.797	.662	.655	.660	.686	.705	.788	.699	.685	.544	1.020	.823
49 NE1 Bad-Sölz	.705	.808	.759	.776	.740	.760	.785	.764	.794	.682	.660	.689	.707	.692	.798	.722	.703	.541	1.075	.813
50 NE2 Loltz	.726	.841	.796	.799	.758	.806	.815	.798	.813	.692	.671	.700	.719	.703	.808	.733	.711	.565	1.080	.839
51 DE1 Rhasas	.900	1.083	1.059	1.056	1.053	1.093	1.063	1.083	1.084	.642	.619	.666	.896	.599	.784	.721	.698	.557	1.180	.752
52 DE2 Turlaba	.812	1.028	1.003	1.002	.961	1.008	1.030	1.021	1.030	.667	.676	.705	.744	.674	.827	.759	.728	.535	1.131	.723
53 DE3 Cionclores	.987	1.137	1.110	1.109	1.083	1.132	1.125	1.134	1.127	.687	.670	.709	.747	.855	.836	.765	.739	.580	1.216	.789
54 PA1 Err	.867	1.040	1.049	1.037	1.027	1.051	1.053	1.040	1.038	.713	.686	.721	.722	.740	.816	.733	.712	.847	1.127	.707
55 PA2 Uva	.873	1.045	1.054	1.043	1.032	1.055	1.058	1.045	1.042	.722	.696	.721	.731	.790	.825	.742	.723	.855	1.142	.714
56 PA3 Uva	.868	1.058	1.096	1.084	1.054	1.098	1.084	1.083	1.051	.741	.702	.741	.726	.738	.800	.763	.728	.645	1.179	.749
57 PA4 Aygusriede	.801	1.079	1.088	1.075	1.066	1.090	1.092	1.079	1.077	.739	.711	.735	.734	.758	.819	.782	.744	.648	1.159	.738
58 PA5 Bad	.890	1.061	1.070	1.059	1.049	1.072	1.075	1.061	1.069	.738	.713	.738	.748	.787	.841	.759	.740	.872	1.159	.731
59 PA6 Pto. Tosas	.855	1.042	1.061	1.038	1.031	1.067	1.067	1.052	1.030	.727	.698	.727	.732	.748	.820	.748	.723	.657	1.155	.723
60 PA8 Val d'Aneu	.887	1.087	1.070	1.060	1.051	1.077	1.074	1.067	1.062	.721	.686	.721	.716	.725	.802	.745	.721	.637	1.149	.721

Tabelle 9: Matrix genetischer Distanzen der untersuchten *Melitaeni*-Populationen (16 Loci) nach NEI (1972) - Fortsetzung

		21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	
22	PH7	St.Martin	.062																			
23	PH5	Ivrea	.070	.008																		
24	PH3	Lies	.091	.213	.191																	
25	PH4	Albaracin	.120	.252	.233	.055																
26	PH6	Moscardon	.102	.215	.201	.060	.009															
27	AU1	Stockheim	.675	.718	.627	.686	.636	.613														
28	AU2	Bregana	.706	.729	.651	.706	.681	.634	.002													
29	BR1	Uendorf	.727	.638	.700	.785	.717	.685	.677	.104												
30	BR2	Stockheim	.764	.754	.696	.727	.692	.673	.633	.049	.084											
31	BR3	Afioncino	.699	.730	.645	.701	.654	.627	.617	.028	.043	.020										
32	VA1	Berninapass	.774	.819	.740	.782	.810	.779	.720	.224	.243	.234	.203									
33	AS1	Abula-Pass	.746	.848	.712	.802	.720	.688	.119	.119	.218	.237	.181	.346								
34	AT1	Pto. Tosas	.653	.670	.601	.628	.603	.566	.097	.121	.151	.119	.092	.233	.212							
35	AT2	Bourget	.644	.662	.594	.618	.590	.576	.097	.119	.159	.123	.094	.239	.208	.000						
36	AT3	Obernief	.666	.661	.606	.627	.605	.598	.114	.133	.169	.113	.102	.245	.222	.066	.070					
37	AT4	Bregana	.657	.676	.606	.629	.602	.590	.111	.128	.171	.136	.104	.242	.213	.054	.056	.006				
38	AT6	Obergurgi	.650	.653	.612	.599	.578	.595	.130	.141	.219	.158	.127	.289	.239	.040	.039	.017	.007			
39	AT7	Val d'Aneu	.673	.704	.627	.617	.604	.604	.123	.146	.180	.148	.119	.261	.239	.003	.005	.083	.072	.042		
40	AT8	Zwischbergen	.664	.667	.614	.612	.599	.597	.115	.139	.169	.131	.109	.244	.236	.002	.004	.079	.074	.048	.000	
41	AT9	Moscardon	.680	.628	.606	.684	.659	.623	.137	.151	.190	.116	.119	.259	.272	.042	.045	.099	.089	.061	.049	
42	AT10	Val d'Eyne	.659	.628	.593	.645	.621	.592	.117	.134	.192	.137	.113	.263	.240	.004	.006	.071	.063	.035	.012	.011
43	AT11	Vile-sur-Nus	.661	.649	.601	.645	.615	.592	.107	.129	.165	.117	.099	.235	.234	.000	.002	.075	.069	.056	.011	.006
44	AT12	Krasno	.650	.630	.585	.664	.625	.592	.109	.124	.168	.128	.100	.229	.216	.068	.070	.008	.005	.024	.097	.091
45	AT13	Kappel	.667	.602	.608	.659	.631	.606	.117	.131	.161	.126	.103	.238	.230	.064	.071	.011	.013	.036	.086	.081
46	AT14	St.Martin	.642	.666	.594	.634	.600	.586	.089	.119	.130	.106	.084	.216	.199	.000	.002	.057	.055	.049	.010	.004
47	AT15	Lies	.647	.629	.587	.623	.601	.579	.112	.127	.193	.137	.108	.261	.233	.003	.003	.062	.048	.020	.012	.012
48	AT16	Ivrea	.658	.700	.614	.628	.602	.595	.101	.129	.150	.129	.098	.236	.209	.000	.000	.075	.063	.045	.002	.001
49	NE1	Bad-Sölze	.654	.648	.598	.617	.596	.591	.116	.134	.170	.115	.102	.239	.233	.063	.067	.000	.009	.021	.082	.074
50	NE2	Loiz	.674	.691	.625	.605	.593	.596	.121	.134	.182	.123	.107	.249	.242	.052	.054	.009	.003	.014	.069	.066
51	DE1	Riesse	.783	.779	.735	.737	.781	.761	.730	.749	.353	.259	.243	.314	.310	.198	.194	.314	.227	.193	.206	.207
52	DE2	Tarbena	.743	.732	.712	.741	.762	.727	.235	.242	.362	.291	.238	.306	.330	.147	.141	.320	.193	.142	.152	.161
53	DE3	Cinctores	.796	.790	.756	.767	.812	.789	.231	.238	.371	.280	.250	.340	.309	.164	.179	.226	.174	.189	.199	
54	PA1	Err	.735	.770	.701	.734	.774	.735	.162	.192	.282	.251	.219	.264	.236	.236	.235	.235	.238	.261	.264	.255
55	PA7	Lies	.745	.778	.709	.742	.784	.743	.174	.179	.293	.257	.224	.274	.217	.247	.245	.244	.249	.259	.273	.265
56	PA2	Una	.782	.811	.739	.771	.821	.772	.192	.199	.250	.217	.198	.236	.286	.216	.221	.222	.233	.267	.241	.232
57	PA4	Ayguafreda	.771	.804	.732	.763	.811	.765	.209	.220	.307	.284	.251	.284	.258	.258	.259	.255	.260	.284	.282	.280
58	PA5	Biel	.762	.796	.726	.759	.800	.760	.212	.222	.314	.285	.253	.287	.254	.262	.260	.262	.264	.287	.291	.284
59	PA6	Pto. Tosas	.755	.789	.718	.750	.795	.752	.195	.203	.301	.271	.238	.285	.236	.254	.253	.249	.255	.273	.279	.273
60	PA8	Val d'Aneu	.760	.787	.719	.745	.793	.751	.198	.206	.315	.281	.253	.302	.225	.254	.253	.250	.252	.274	.281	.282
42	AT10	Val d'Eyne	.041																			
43	AT11	Vile-sur-Nus	.036	.004																		
44	AT12	Krasno	.085	.067	.075																	
45	AT13	Kappel	.081	.071	.069	.006																
46	AT14	St.Martin	.044	.012	.002	.063	.058															
47	AT15	Lies	.042	.000	.007	.058	.065	.014														
48	AT16	Ivrea	.059	.013	.007	.081	.078	.000	.011													
49	NE1	Bad-Sölze	.083	.073	.069	.007	.006	.065	.062	.073												
50	NE2	Loiz	.092	.071	.063	.017	.012	.054	.052	.063	.002											
51	DE1	Riesse	.290	.183	.211	.240	.284	.194	.186	.193	.253	.267										
52	DE2	Tarbena	.221	.125	.157	.209	.245	.166	.121	.150	.237	.224	.054									
53	DE3	Cinctores	.271	.164	.196	.237	.280	.190	.164	.180	.257	.259	.021	.034								
54	PA1	Err	.276	.254	.245	.236	.245	.228	.247	.241	.243	.247	.280	.292	.286							
55	PA7	Lies	.287	.263	.256	.244	.254	.239	.256	.252	.252	.259	.275	.292	.278	.000						
56	PA2	Una	.240	.239	.221	.226	.219	.207	.239	.224	.225	.232	.294	.302	.302	.029	.030					
57	PA4	Ayguafreda	.306	.274	.269	.260	.266	.253	.270	.265	.269	.272	.309	.320	.317	.002	.000	.045				
58	PA5	Biel	.308	.280	.272	.263	.274	.255	.272	.267	.272	.273	.308	.320	.316	.014	.016	.061	.006			
59	PA6	Pto. Tosas	.293	.268	.264	.250	.261	.247	.262	.259	.259	.266	.293	.305	.301	.002	.000	.035	.001	.007		
60	PA8	Val d'Aneu	.312	.270	.267	.257	.269	.251	.264	.262	.267	.265	.281	.306	.297	.001	.000	.048	.000	.013	.001	

Betrachtet man das Phänogramm der Populationen des Subgenus *Melicta* (Abb. 10) zeigen sich keine Unterschiede im Vergleich zum Phänogramm aller Populationen. Erwähnenswert sind zusätzlich nur die *M. deione*-Population aus Südspanien sowie die Population von *M. parthenoides* aus Zentralspanien, die recht deutlich innerhalb ihrer jeweiligen Cluster, auf einem vergleichbaren Distanzniveau wie die zentralspanische *M. a. celadussa* Population, abgegrenzt sind.

Innerhalb der Untergattung *Melicta* fällt auf, daß die Arten *M. aurelia*, *M. britomartis* und *M. athalia* einen Cluster bilden, in dem die genetische Differenzierung nur ein recht geringes Ausmaß erreicht. Dagegen sind die vier Arten *M. asteria*, *M. varia*, *M. deione* und *M. parthenoides* stärker differenziert, und schließen sich dem *M. britomartis/M. aurelia/M. athalia*-Cluster auf vergleichbaren Distanzniveaus an, ohne nähere Beziehungen untereinander zu zeigen. Diese vier Arten weisen als einzige innerhalb des Subgenus *Melicta* diagnostische Loci auf. Während die drei Arten der ersten Gruppe ihr Hauptverbreitungsgebiet in Osteuropa bis Asien besitzen und mit Ausnahme von *M. a. celadussa* in Südwesteuropa fehlen, sind die anderen vier Arten in ihrer Verbreitung auf Südwesteuropa (bei *M. deione* auch Nordafrika), bzw. auf die Alpen beschränkt.

Tabelle 10: Matrix genetischer Distanzen der untersuchten Melitaeini- Taxa (18 Loci) nach NEI (1972)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1 <i>M. trivialis</i>																	
2 <i>M. didyma</i>	.604																
3 <i>M. d. vernetensis</i>	.974	1.097															
4 <i>M. d. diamina</i>	1.012	1.155	.072														
5 <i>M. cinxia</i>	.985	1.066	.749	.778													
6 <i>M. aetherie</i>	1.068	1.161	1.118	1.184	.970												
7 <i>M. p. phoebe</i>	.850	.940	.778	.822	.645	.444											
8 <i>M. p. occitanica</i>	.779	.884	.825	.867	.746	.351	.152										
9 <i>M. aurelia</i>	.802	.906	.697	.745	.695	1.191	.753	.741									
10 <i>M. b. britomartis</i>	.836	.938	.721	.761	.716	1.195	.789	.774	.046								
11 <i>M. b. micheli</i>	.822	.922	.701	.751	.698	1.214	.777	.763	.054	.089							
12 <i>M. varia</i>	1.010	1.166	.744	.797	.772	1.258	.847	.888	.206	.221	.207						
13 <i>M. asteria</i>	.872	.933	.732	.795	.768	1.130	.827	.819	.109	.184	.229	.318					
14 <i>M. a. celadussa</i>	.796	.847	.709	.750	.611	1.163	.695	.680	.111	.119	.134	.229	.211				
15 <i>M. a. athalia</i>	.793	.859	.672	.716	.593	1.173	.706	.693	.105	.123	.128	.217	.197	.058			
16 <i>M. neglecta</i>	.805	.868	.714	.749	.638	1.192	.715	.692	.128	.107	.177	.243	.215	.068	.012		
17 <i>M. deione</i>	1.019	1.142	.706	.747	.639	1.280	.829	.855	.216	.253	.299	.303	.277	.157	.197	.210	
18 <i>M. parthenoides</i>	.955	1.139	.736	.762	.731	1.264	.821	.861	.175	.210	.253	.240	.223	.220	.211	.216	.254

Im Phänogramm der Populationen des Subgenus *Melicta* (Abb. 11) zeigen sich zwei große Teilzweige. Der erste umfaßt die Populationen von *M. didyma* und *M. trivialis*, die eine gemeinsame Gruppe gegenüber allen anderen Populationen, die den zweiten Teilzweig darstellen, bilden. Auf einem vergleichbaren Distanzniveau bilden auch die Populationen von *M. aetherie* und *M. phoebe* eine Gruppe. Dagegen bilden die Populationen von *M. diamina* und *M. cinxia* keinen gemeinsamen Cluster, sondern die Populationen von *M. cinxia* schließen sich enger an den *M. phoebe/M. aetherie*-Cluster, als an den *M. diamina*-Cluster an. Das Phänogramm der Melitaeini-Taxa (Abb. 12) zeigt im Vergleich zum Phänogramm der Melitaeini-Populationen lediglich Unterschiede in der Clusterung der Arten *M. varia*, *M. parthenoides* und *M. deione*. Die geringen Unterschiede in den Distanzen sind in diesen Fällen statistisch nicht signifikant.

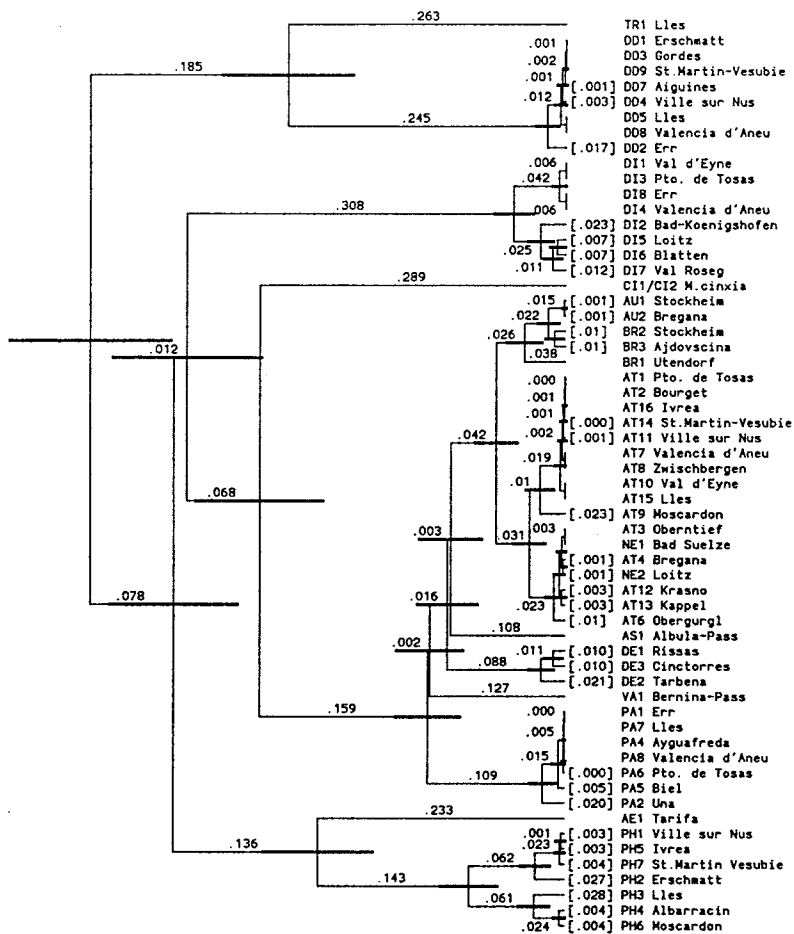


Abb.9 Cluster-Phaenogramm der untersuchten Melitaeini-Populationen

(NEI's genetische Distanz, 16 Loci)

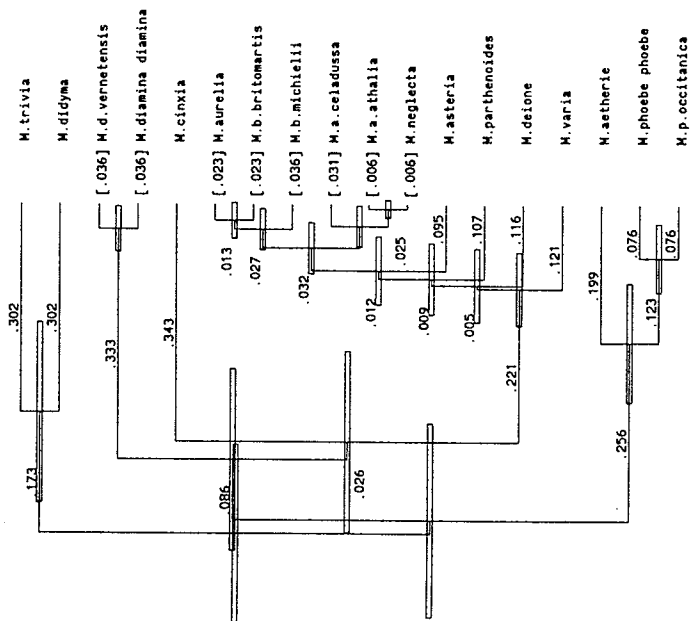


Abb. 13 Cluster-Phenogramm der untersuchten Melitaeini - Taxa
(NEI's genetische Distanz, 18 Loci)

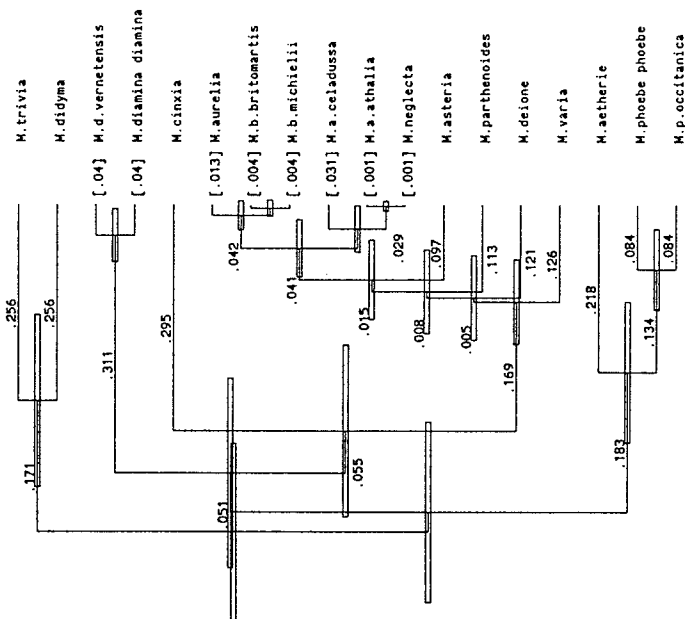


Abb. 12 Cluster-Phenogramm der untersuchten Melitaeini - Taxa
(NEI's genetische Distanz, 16 Loci)

Das Phänogramm der Melitaeini- Taxa auf Grundlage von 18 Loci (Abb. 13) weist mit einer Ausnahme keine Unterschiede in der Clusterbildung zu dem Phänogramm auf der Basis von 16 Loci auf. Lediglich die genetischen Distanzniveaus auf denen die Clusterbildung erfolgt, differieren in geringem Maße. Ein deutlicher Unterschied zeigt sich dagegen bei *M. britomartis*. Während bei der Berechnung auf der Basis von 16 Genloci die beiden Unterarten nur eine sehr geringe genetische Distanz aufweisen und eine gemeinsame Gruppe bilden, wird unter Berücksichtigung aller 18 ausgewerteter Loci *M. b. britomartis* in einen Cluster mit *M. aurelia* gestellt. An diese Gruppe schließt sich dann erst *M. b. michieli* an. Dies ist auf die Allelfrequenzverteilung am Genlocus ME- 1 zurückzuführen, der sich für die beiden Subspezies als diagnostisch erwies. Allerdings gelang im Fall von *M. b. britomartis* der Nachweis der ME- 1 nur bei zwei Faltern.

5. Diskussion

Die generische Gliederung der europäischen Melitaeinae wird in der neueren Literatur kontrovers diskutiert. Während HIGGINS (1981) zwei Tribus mit sechs Gattungen aufstellt, erkennt NICULESCU (1987) nur eine Gattung mit zwei Unter- gattungen, die den Tribus sensu HIGGINS (1981) entsprechen, an.

In der vorliegenden Arbeit werden nur die europäischen Vertreter der Melitaeini berücksichtigt, die von HIGGINS (1981) auf Grund vergleichend-morphologischer Untersuchungen in 4 Genera unterteilt wurden. Die Ergebnisse der elektrophoretischen Untersuchung bestätigen diese Gliederung nur zum Teil. In den Cluster-Phänogrammen auf der Grundlage von 16 bzw. 18 Loci lassen sich 5 Gruppen unterscheiden. Drei dieser Gruppen entsprechen den von HIGGINS (1981) aufgeführten Gattungen. Die Arten der inzwischen von vielen Autoren als Gattung *Mellicta* anerkannten *athalia*- Artengruppe bilden auch im Phänogramm auf der Basis der genetischen Distanzen eine gut abgegrenzte Gruppe. Im Falle der Untergattung *Melitaea* werden die hier untersuchten Vertreter der *didyma*-Artengruppe (= *Didymaeformia*): *M. trivia*, *M. didyma*, sowie der *phoebe*- Artengruppe (= *Cinclidia*): *M. phoebe*, *M. aetherie* in jeweils gut abgegrenzten eigenen Clustern zusammengefaßt. Dagegen bilden die beiden untersuchten Arten der *cinxia*-Artengruppe (= *Melitaea* s.str.): *M. cinxia* und *M. diamina*, selbst dann keinen gemeinsamen Cluster, wenn man nur die Populationen der Untergattung *Melitaea* berücksichtigt. In den Phänogrammen, die alle Melitaeini-Taxa einbeziehen, bilden sie eigene Teilcluster, die nähere Beziehung zu dem *Mellicta*- Teilcluster zeigen als zu dem *Cinclidia*- bzw. *Didymaeformia*- Teilcluster. Das hohe Maß der genetischen Übereinstimmung der untersuchten Taxa der Untergattung *Mellicta* im Vergleich zu den Arten der Untergattung

Melitaea ist auffallend. Dies ist vor allem bedingt durch den geringen Anteil an diagnostischen Loci innerhalb der Untergattung *Mellicta*, während sich bei der Untergattung *Melitaea* viele Loci als diagnostisch für die Arten bzw. Artengruppen erwiesen.

Auf Grund dieser Ergebnisse ist die in der neueren Literatur oft zu findende Unterteilung der Melitaeini in nur zwei Gattungen *Melitaea* und *Mellicta* nicht gerechtfertigt, da sich innerhalb der Gattung *Melitaea* vier genetisch deutlich differenzierte Gruppen unterscheiden lassen, die z. T. engere Beziehungen zu *Mellicta* aufweisen als untereinander. Allerdings erscheint es aus praktischen Gründen wenig sinnvoll, auch die Teilgruppen innerhalb der Gattung *Melitaea* als eigene Gattungen abzutrennen, wie es HIGGINS (1981) vorschlug. Vielmehr sollten die vier Artengruppen zusammen mit dem heute häufig als Gattung anerkannten Taxon *Mellicta*, als Artengruppen, bzw. höchstens Untergattungen innerhalb einer Gattung *Melitaea* s.l. gewertet werden. Dies wurde jüngst auch von HESSELBARTH et al. (1995) vorgeschlagen, die für die kleinasiatischen Melitaeini-Taxa nur die Gattung *Melitaea* anerkennen, die in fünf Artengruppen gegliedert wird: *cinxia*-Gruppe mit *M. cinxia*, *M. collina*, *M. phoebe*; *arduinna*-Gruppe mit *M. arduinna*; *didyma*-Gruppe mit *M. didyma*, *M. trivia*; *diamina*-Gruppe mit *M. diamina* und die *athalia*-Gruppe mit *M. athalia*, *M. aurelia* und *M. caucasogenita*. Die Zusammenfassung von *M. phoebe* und *M. cinxia* in einer Artengruppe wird jedoch durch die elektrophoretischen Ergebnisse nicht bestätigt. Dagegen wird die Stellung von *M. diamina* in einer eigenen Artengruppe auch durch die Elektrophoreseergebnisse unterstützt. Zu *M. arduinna* können hier keine Aussagen gemacht werden, da es nicht möglich war, Tiere dieser Art elektrophoretisch zu untersuchen. Für die in der vorliegenden Arbeit berücksichtigten Taxa wird auf Grund der Analyse der genetischen Beziehungen die in Tabelle 11 dargestellte Klassifikation vorgeschlagen.

Hierzu ist allerdings einschränkend zu sagen, daß es nur möglich war, die europäischen Taxa zu untersuchen. Während dies beim Taxon *Mellicta* immerhin 7 der 12 bei HIGGINS (1981) aufgeführten Arten waren, so konnten nur 6 der 55 von HIGGINS (1981) aufgelisteten Arten des Taxons *Melitaea* in die Untersuchung einbezogen werden, die jedoch alle drei, von HIGGINS (1981) als Gattungen gewerteten, Artengruppen umfassen. Der Verbreitungsschwerpunkt und die Ausbreitungs- und Differenzierungszentren der *Melitaea*-Gruppe liegen aber eindeutig im asiatischen Teil der Paläarktis, sodaß nicht ausgeschlossen werden kann, daß nur die stärker differenzierten Endglieder von Entwicklungsreihen in der vorliegenden Arbeit untersucht werden konnten. Zudem ist zu berücksichtigen, daß es sich bei der elektrophoretischen Analyse der genetischen Beziehungen um eine phänetische Methode handelt. Dennoch erlaubt sie zumindest einen Einblick über das Ausmaß der genetischen Differenzierung und die genetischen

Beziehungen zwischen den untersuchten Arten, auch wenn es nicht möglich ist, die phylogenetische Differenzierungsrichtung festzustellen.

Letztlich kann nur eine konsequent phylogenetische Analyse aller Taxa, die auch die nearktischen und neotropischen Arten berücksichtigt, Aufschluß über die Gliederung der Melitaeinae liefern.

Mit der Enzymelektrophorese sollte vor allem versucht werden, die intraspezifische genetische Variabilität und das Ausmaß der genetischen Differenzierung zwischen Unterarten bzw. Semispezies und Zwillingsarten, in den in der Einleitung erwähnten, taxonomisch problematischen Gruppen, zu ermitteln. Gerade für diese Fragestellung bietet die Elektrophorese im Vergleich zu den vergleichend-morphologischen Methoden eine Reihe von Vorteilen und der phänetische Ansatz der Enzymelektrophorese ist in diesen Fällen ohne Belang, da die engen Verwandtschaftsverhältnisse der entsprechenden Populationen bzw. Taxa ohnehin klar sind.

Der Schwerpunkt dieser Arbeit liegt auf dem *M. athalia*-Komplex, von dem insgesamt 208 Individuen aus 18 Populationen untersucht werden konnten. Hier sollte vor allem geklärt werden, ob sich im Fall der beiden genitalmorphologisch stark unterschiedlichen Taxa *celadussa* und *athalia* diagnostische Loci ermitteln lassen, bzw. wie groß das Ausmaß der genetischen Differenzierung ist und ob die auf den Ergebnissen der Enzymelektrophorese basierenden Cluster mit der genitalmorphologisch vorgenommenen Zuordnung der Populationen zu den beiden Taxa übereinstimmen. Es konnte zwar kein absolut diagnostischer Locus gefunden werden, jedoch erreicht bei der G6PDH der diagnostische Wert 0.953. Obwohl das 99%-Kriterium von AYALA (1983) für einen diagnostischen Locus nicht ganz erfüllt wird, bietet sich die G6PDH für eine Analyse der Hybridzone an. Obgleich kein diagnostischer Locus gefunden wurde, zeigen sich deutliche Unterschiede in der genetischen Distanz zwischen den Populationen der beiden Taxa und sie erscheinen in den Clusterphänogrammen in zwei deutlich getrennten Gruppen, die mit der auf Grund der genitalmorphologischen Untersuchungen vorgenommenen Eingruppierung, völlig übereinstimmen. Die genetischen Distanzen im Populationsvergleich innerhalb dieser beiden Gruppen liegen zumeist deutlich unter 0.01 und betragen im Populationsvergleich zwischen den Gruppen 0.06 bis 0.1. Im Vergleich der beiden Taxa ergibt sich eine genetische Distanz von 0.06, bzw. eine genetische Identität von 0.94. Die beiden Taxa *celadussa* und *athalia* haben sich offensichtlich in unterschiedlichen Glazialrefugien herausgebildet. Die dabei in der geographischen Separation erlangte recht deutliche genetische Differenzierung, die sich in unterschiedlichen Genitalbau, in Unterschieden in den Präimaginalstadien, insbesondere im Puppenstadium (BEURET (1933), eigene Beobachtungen), sowie in unterschiedlichen Allelfrequenzverteilungen zeigt, führte jedoch nicht zu einer völligen reproduktiven Isolation, wie

die Ausbildung der sekundären Hybridzone im Kontaktbereich der beiden Taxa zeigt. Bei *M. a. athalia* handelt es sich höchstwahrscheinlich um ein sibirisches Faunenelement, daß postglazial bis nach Mitteleuropa vordrang. Dagegen ist *M. a. celadussa* als atlantomediterranes Faunenelement einzustufen. Da die genetischen Unterschiede zwischen den Taxa recht groß sind und sich auch innerhalb dieser beiden Taxa weitere, offensichtlich phylogenetisch jüngere Differenzierungstendenzen zeigen, z. B. in der *athalia*-Gruppe die Subspezies *norvegica*, die hier leider nicht untersucht werden konnte, erscheint es angebracht, diese beiden Gruppen als Semispezies der Superspezies *M. athalia* zu werten, (VARGA, 1977) oder zumindest als „Supersubspezies“ (REZBANYAI-RESER 1987, 1994). Innerhalb der untersuchten Populationen der Semispezies *celadussa* ist die Population aus Zentralspanien recht deutlich differenziert. Die zentralspanischen Populationen könnten daher als Subspezies der Semispezies *celadussa* angesehen werden: *M. (athalia) celadussa hispanica* WNUKOWSKY, 1929. Allerdings sollte dieses Ergebnis an weiteren Populationsstichproben aus Zentralspanien und auch Portugal (ssp. *biedermanni* QUERCI, 1932) überprüft werden. In diesem Zusammenhang verdienen vor allem auch die geographisch separierten Populationen der Sierra Nevada (ssp. *nevadensis* OBERTHÜR, 1904) höchste Beachtung, die leider nicht untersucht werden konnten. Interessanterweise zeigten auch die zentral- bzw. südspanischen Populationen von *M. parthenoides* und *M. deione* ebenfalls eine stärkere genetische Differenzierung im Vergleich zu den anderen untersuchten Populationen dieser Arten. Allerdings müßten auch diese Befunde noch durch weitere Untersuchungen abgesichert werden. Innerhalb des *M. athalia*-Komplexes sollte zudem versucht werden, den Status von *M. neglecta* PFAU, 1962 zu klären. Die untersuchten Populationen von *M. neglecta* zeigten im Vergleich nur sehr geringe genetische Distanzen zu den *M. (athalia) athalia* Populationen. Daher werden sie bei den Clusteranalysen in eine gemeinsame Gruppe mit den Populationen der Semispezies *athalia* gestellt und weisen sogar nähere Beziehungen zu einigen *athalia*-Populationen auf, als untereinander. Die genetische Distanz zu den *M. (athalia) athalia* Populationen beträgt maximal 0.02, was einer genetischen Identität von 0.98 entspricht. Es konnten keine auch nur annähernd diagnostischen Loci gefunden werden. Eine sichere Unterscheidung von *M. athalia* auf Grund habitueller Merkmale erscheint bedingt durch die große Variabilität von *M. athalia* nicht möglich. Auch die Unterschiede in den Genitalorganen, die von KRISTAL (1987) aufgeführt werden, sind recht gering. Bei den Männchen soll die Valvencosta unter der Ampulla stärker gekrümmt sein als bei *M. athalia*. Hier handelt es sich aber ebenfalls um ein recht variables Merkmal, daß höchstens statistisch durch die Vermessung großer Serien verifizierbar sein dürfte, im Einzelfall aber kaum zur sicheren Identifizierung beiträgt. Bei den Weibchen von *M. neglecta* sollen

die Bacilli vor dem Introitus vaginae nur leicht geschwungen aufeinander zulaufen, ohne sich zu berühren. Dagegen sind sie bei *M. athalia* vor dem Introitus vaginae breit und deutlich sklerotisiert verschmolzen. Bei den zwei Weibchen von *M. neglecta* der Population NE-1, die ich untersuchen konnte trifft dieses Merkmal jedoch nicht zu, die Bacilli sind bei diesen Tieren vor dem Introitus vaginae deutlich sklerotisiert verschmolzen. Zusammenfassend kann man die Aussage von EBERT et al. (1991): „Eine Arttrennung auf genitalmorphologischer Basis ist, zumindest nach den bisher beschriebenen Kriterien, nach unserer Erfahrung nicht möglich“ nur unterstreichen. Da es nach vorläufigen eigenen Untersuchungen auch keine konstanten Unterschiede in den Präimaginalstadien zu geben scheint, können zur Zeit letztlich nur phänologische und ökologische Kriterien zur Abgrenzung und Identifizierung von *M. neglecta* herangezogen werden. Allerdings ist auch phänologisch eine sichere Trennung nicht immer möglich, da es durchaus auch in Mitteleuropa früh fliegende Populationen von *M. athalia* gibt (KRISTAL 1987). Ob sie nach ökologischen Kriterien möglich ist, müßte ebenfalls noch überprüft werden. PFAU (1962) beschreibt die Habitate von *M. neglecta* („Torfwiesen-athalia“) als „blumenreiche Sumpfwiesen im Urstromtal der Ziese; Der Pflanzensoziologe würde diese Wiese als Polygonetum bistortae benennen“. *M. athalia* („Wald-athalia“) soll dagegen nur in lichten Kiefernwäldern oder an Waldrändern und Waldlichtungen fliegen. Diese strikte Unterscheidung der Habitate könnte eventuell für Vorpommern zutreffen, ansonsten zeichnet sich *M. athalia* in Mitteleuropa jedoch durch eine recht breite ökologische Potenz aus und ist (bzw. war) in vielen Biotopen von gebüschreichen Halbtrockenrasen bis zu Hangmooren und Quellfluren (EBERT et al., 1991) zu finden und ist keineswegs nur auf Waldlichtungen und Waldränder beschränkt. Dies trifft auch in England zu (WARREN 1987). In den Alpen kommt *M. athalia* noch bis in Höhenlagen von 2000m vor. Auch andere Arten der Gattung *Melitaea* sind sowohl auf Halbtrockenrasen als auch an nassen Standorten zu finden. Dies gilt zum Beispiel für *M. aurelia*. Diese Art fliegt in Mecklenburg-Vorpommern z. T. syntop mit *M. neglecta* in Flußtalmoorbereichen (PFAU, 1962). Auch die hier untersuchte Population von *M. aurelia* aus Kroatien flog in bachbegleitenden Feuchtwiesen. Dagegen ist sie in Thüringen, Nordbayern, Baden-Württemberg und der Eifel nur in trockenen Magerrasen, vor allem auf Mesobrometen zu finden. Da im Fall von *M. neglecta* auch enzymelektrophoretisch zumindest an den analysierten Loci keine genetische Differenzierung gegenüber *M. athalia* nachzuweisen ist, sollte man *M. neglecta* vorerst wie KUDRNA (1995) höchstens als ökologische Unterart ansehen. Letztlich wäre es jedoch notwendig, Kreuzungsexperimente unter möglichst natürlichen Bedingungen mindestens bis zur F₂-Generation durchzuführen, um festzustellen, ob nicht doch eine reproduktive Isolation vorhanden ist.

Auch für die jüngst durch SCHADEWALD (1992) von *M. athalia* abgetrennte *M. suessula* werden lediglich habituelle Merkmale angeführt, die für eine sichere Erkennung nicht ausreichen. Es konnten hier lediglich drei gezüchtete Falter aus Obergurgl (Population AT 6) elektrophoretisch untersucht werden, die nach SCHADEWALD (pers. Mitt.) zu *M. suessula* gehören. Für diese Falter konnte ebenfalls kein diagnostischer Locus gefunden werden. Die genetischen Distanzen zu anderen *M. (athalia) athalia* Populationen sind ebenfalls sehr gering. Da auch die Angaben zu den Präimaginalstadien und zur Ökologie keine Abgrenzung gegenüber *M. athalia* erlauben, ist REZBANYAI-RESER (1994) beizupflichten, der das Taxon *suessula* als ökologische Form von *M. athalia athalia* betrachtet. Schon VARGA (1977) weist auf das Taxon *suessula* hin, daß er mit *M. neglecta* PFAU gleichsetzt und die er als isolierte Moor-Rassen im mitteleuropäischen Raum wertet, die ähnlich der nordeuropäischen Randrasse *norvegica*, phylogenetisch jüngere Rassebildungen innerhalb der Semispezies *M. (athalia) athalia* darstellen, während es sich bei *M. (athalia) athalia* und *M. (athalia) celadussa* um eine phylogenetisch ältere Aufspaltung in verschiedenen Glazialrefugien handelt. Diese Ansicht wird durch die elektrophoretische Analyse der genetischen Differenzierung gestützt.

Während aus dem *M. athalia*-Komplex recht umfangreiches Material untersucht werden konnte, war es im Fall von *M. britomartis*, die nach SCHADEWALD (1992) einen Komplex aus drei Arten bildet, nur möglich drei Populationsstichproben zu analysieren, von denen zwei mit jeweils nur 4 untersuchten Exemplaren sehr klein waren. Eine Population repräsentiert das Taxon *michiellii*, das nach SCHADEWALD (1992) eine Subspezies von *M. veronicae* ist. Die beiden kleinen Populationsstichproben aus Thüringen bzw. Unterfranken repräsentieren die Art *M. centroposita* sensu SCHADEWALD.

Es konnte zwischen diesen beiden Taxa ein diagnostischer Locus, die ME-1 gefunden werden. Allerdings gelang die Auswertung der ME-1 nur bei zwei Faltern des Taxons *centroposita*. Da bei anderen Arten der *athalia*-Artengruppe häufig beide Allele nachzuweisen sind, müßte erst an umfangreicheren Populationsstichproben geklärt werden, ob sich die ME-1 tatsächlich als diagnostisch erweist. Ermittelt man die genetische Distanzen ohne die ME-1, erscheint die Population aus Utendorf isolierter und die *michiellii*-Population und die *centroposita*-Population aus Stockheim weisen nur eine geringe genetische Distanz auf. Hierbei ist jedoch auch zu berücksichtigen, daß es sich bei den untersuchten Tieren aus Utendorf um gezüchtete Falter handelt. Unter Berücksichtigung aller analysierten Loci zeigt das Taxon *michiellii* in jedem Fall eine recht deutliche genetische Differenzierung, auch falls sich die ME-1 in weiteren Untersuchungen nicht als absolut diagnostisch erweisen sollte. Diese Differenzierung kommt auch in konstanten, deutlichen habituellen Unterschieden im Vergleich

zu *M. britomartis* zum Ausdruck. Zudem ist das Taxon auch geographisch separiert von anderen *M. britomartis* Populationen. Es scheint sich also um eine gut differenzierte Subspezies zu handeln. Die Auftrennung von *M. britomartis* in drei Arten erscheint jedoch fraglich. Die habituellen Merkmale, die von SCHADEWALD (1992) angegeben werden, sind bei der großen Variabilität der Flügelzeichnung einerseits und der großen Ähnlichkeit der Taxa andererseits, die auch von ihm selbst eingeräumt wird, nicht für die zweifelsfreie Abgrenzung der drei Arten geeignet. Daher ermittelte er die Merkmale, die die Auftrennung des Komplexes in die drei Taxa erlauben sollen, an Serien gezüchteter Tiere: „die Zucht allein ergab die notwendigen, genetisch einheitlichen Serien.“ Die Verwendung von unter einheitlichen, sicherlich nicht denen im Freiland entsprechenden, Bedingungen gezüchteter Falter zur Ermittlung artspezifischer habituellen Merkmale erscheint problematisch. Dies gilt natürlich vor allem bei den sehr variablen und ähnlichen Arten der *athalia*- Artengruppe, bei denen die sichere Bestimmung häufig nur genitaliter möglich ist. Auf diese Problematik weist schon REZBANYAI-RESER (1994) hin. Zudem gibt es zumindest zwischen *M. centroposita* und *M. britomartis* keine Unterschiede in den Genitalorganen. Ob die geringen Unterschiede im Genitalbau zwischen *M. veronicae* und *M. britomartis*/ *M. centroposita* die SCHADEWALD (1992) beschreibt, sich als konstant erweisen, müsste noch untersucht werden. Interessanterweise bildet SCHADEWALD (1992) die Genitalzeichnungen ab, mit denen URBAHN (1953) zeigte, daß *M. veronicae* auf Grund übereinstimmenden Genitalorgane als konspezifisch mit *M. britomartis* anzusehen ist. Auch bei den Präimaginalstadien lassen sich nach SCHADEWALD (1992) keine Unterschiede zwischen den Arten finden.

Es erscheint deshalb notwendig, weitere elektrophoretische Untersuchungen durchzuführen, um festzustellen ob der Locus ME-1 sich tatsächlich als diagnostisch bestätigt und ob sich eventuell noch weitere diagnostische Loci finden lassen. In diese Untersuchungen sollte unbedingt auch Material des Taxons *veronicae*, sowie von *M. britomartis* sensu SCHADEWALD einbezogen werden. Es wäre auch interessant die norditalienischen Populationen von *M. britomartis* (ssp. *aureliaeformis* VERITY, 1916), die ebenfalls geographisch separiert sind, in weitere Untersuchungen einzubeziehen. Kreuzungsexperimente zwischen den Taxa wären bestimmt auch sehr aufschlußreich. Letztlich ergibt sich hierbei jedoch immer das Problem der korrekten Zuordnung, die zumindest im Fall *M. britomartis*/ *M. centroposita* kaum möglich erscheint, am ehesten noch nach der geographischen Herkunft der Falter nach den Verbreitungsangaben von SCHADEWALD (1992). Daher erscheint es angebracht, die Taxa vorerst höchstens als geographische Unterarten zu werten, wie es REZBANYAI-RESER (1994) vorschlug. Wobei der Unterartstatus für *M. b. michieli* auf Grund der recht großen

genetischen Differenzierung, die sich auch in deutlichen, konstanten habituellen Merkmalen zeigt, in jedem Fall berechtigt erscheint. Ob dies auch für die Subspezies *centroposita* gilt, die ursprünglich von ISSEKUTZ & KOVACS (1954) für ungarische Populationen von *M. britomartis* aufgestellt wurde, müßte noch geklärt werden. In jedem Fall sollte der Name *centroposita* bis zum Beweis des Gegenteils wieder im ursprünglichen Sinne auf diese ungarischen Populationen beschränkt werden.

Bei *Melitaea diamina* zeigt die habituell recht gut differenzierte Subspezies *M. diamina vernetensis* auch in den elektrophoretisch ermittelten Allelfrequenzen deutliche Unterschiede zur Nominatunterart. Die untersuchten Populationen der Unterart *M. d. vernetensis* aus den Ostpyrenäen sind mit genetischen Distanzwerten von bis zu 0.127 deutlich von den übrigen untersuchten Populationen abgegrenzt. Der Locus GOT-2 ist zwar nicht absolut diagnostisch, jedoch auf Grund des diagnostischen Wertes von 0.998 noch als diagnostisch anzusehen. Interessant wäre es weitere Populationen von *M. diamina* von den Ostpyrenäen ausgehend Richtung Nordosten und Norden zu untersuchen, um festzustellen, ob eventuell eine Hybridzone existiert, die vor allem durch den diagnostischen Locus GOT-2 einfach nachgewiesen und analysiert werden könnte.

Sehr interessant waren die Ergebnisse im Fall von *Melitaea phoebe*. Die untersuchten Populationen der Unterart *M. phoebe occitanica* zeigen an einigen Loci deutliche Abweichungen in der Allelfrequenzverteilung im Vergleich mit Populationen von *M. phoebe phoebe*. Der diagnostische Wert des Genlocus GPDH erfüllt zwar das 99% Kriterium für einen diagnostischen Locus nicht, erreicht aber 0.978. Die genetischen Distanzen erreichen Werte von 0.1 bis zu 0.25. Im Clusterphänogramm bilden die Populationen der beiden Subspezies eigene Gruppen, die auf einem tieferen Distanzniveau clustern, als z. B. die Gruppe (*M. aurelia*/ *M. britomartis*) mit *M. athalia*. Diese deutliche genetische Differenzierung dürfte auf die Entwicklung in geographischer Separation in unterschiedlichen Glazialrefugien zurückzuführen sein. Bei *M. p. occitanica* handelt es sich offensichtlich um ein atlantomediterranes Faunenelement. Auch hier wäre es interessant zu untersuchen, ob eine Hybridzone zwischen *M. p. phoebe* und *M. p. occitanica* existiert. Am wahrscheinlichsten wäre das Auftreten einer Hybridzone in den Pyrenäen. Die untersuchte Population aus Lles vom Südrand der Ostpyrenäen ist nach den elektrophoretisch ermittelten Allelfrequenzen eindeutig zu *M. p. occitanica* zu stellen. Leider war es nicht möglich, weitere Populationen aus den Pyrenäen, insbesondere auch von der Nordseite zu untersuchen.

M. phoebe wird neuerdings von HESSELBARTH et al. (1995) als Superspezies angesehen, mit den beiden Semispezies *M. (phoebe) phoebe* und *M. (phoebe) punica*, die morphologisch und ökologisch unterschieden werden können. Sie sehen in der Subspecies *occitanica* „sehr wahrscheinlich das Produkt einer jüng-

Tabelle 11: Vorgeschlagene Systematik der europäischen Melitacini-Taxa

Genus *Melitaea* FABRICIUS, 1807

cinxia - Gruppe (= *Melitaea* FABRICIUS, 1807 s.str.)

Melitaea cinxia (LINNAEUS, 1758)

diamina - Gruppe

Melitaea diamina (LANG, 1789)

Melitaea diamina diamina (LANG, 1789)

Melitaea diamina vernetensis RONDOU, 1902

phoebe-Gruppe (= *Cinclidia* HÜBNER, 1819)

Melitaea phoebe ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775) Superspezies

Melitaea (phoebe) phoebe ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)

Melitaea (phoebe) occitanica STAUDINGER, 1871

Melitaea (phoebe) punica OBERTHÜR, 1876 *

Melitaea aetherie (HÜBNER, 1826)

didyma-Gruppe (= *Didymaeformia* VERITY, 1950)

Melitaea didyma (ESPER, [1779])

Melitaea trivia ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)

Melitaea trivia trivia ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775) *

Melitaea trivia ignasiti SAGARRA, 1926

athalia-Gruppe (= *Melicta* BILLBERG, 1820)

Melitaea athalia (ROTTEMBURG, 1775) Superspezies

Melitaea (athalia) athalia (ROTTEMBURG, 1775)

Melitaea (athalia) athalia athalia (ROTTEMBURG, 1775)

Melitaea (athalia) athalia norvegica AURIVILLIUS, 1888 *

Melitaea (athalia) athalia neglecta PFAU, 1962

Melitaea (athalia) celadussa FRUHSTORFER, 1910

Melitaea (athalia) celadussa celadussa FRUHSTORFER, 1910

Melitaea (athalia) celadussa hispanica WNUKOWSKY, 1929

Melitaea (athalia) celadussa nevadensis OBERTHÜR, 1904 *

Melitaea britomartis ASSMANN, 1847

Melitaea britomartis britomartis ASSMANN, 1847

Melitaea britomartis michielii VARGA, 1969

Melitaea aurelia NICKERL, 1850

Melitaea asteria FREYER, 1828

Melitaea deione GEYER, 1832

Melitaea varia MEYER-DÜR, 1851

Melitaea parthenoides KEFERSTEIN, 1851

? Gruppe

Melitaea arduinna (ESPER, [1784]) *

* = elektrophoretisch nicht untersuchte Taxa

eren Aufspaltung des *phoebe*- Zweiges, jedenfalls jünger als die Spaltung in *phoebe* und *punica*." Da schon das Taxon *occitanica* sehr deutlich differenziert ist, wäre es unbedingt notwendig auch Material von *M. (phoebe) punica* zu untersuchen. Dies war leider bisher nicht möglich, sodaß keine Aussagen über die genetische Differenzierung von *M. phoebe punica* gemacht werden können. Das Taxon *occitanica* könnte dagegen auf Grund der deutlichen genetischen Differenzierung durchaus auch als Semispezies gewertet werden.

Dagegen zeigten sich bei den untersuchten Populationen von *M. didyma* nur sehr geringe Unterschiede in der Allelfrequenzverteilung. Dies gilt auch für die Populationsstichprobe aus Zentralspanien, die jedoch sehr klein war. Sollte sich dieses Ergebnis auch durch Untersuchung von weiteren, umfangreicheren Populationsstichproben bestätigen, scheint eine Abtrennung von Subspezies im Fall von *M. didyma* kaum gerechtfertigt.

6. Danksagung

Herrn Prof. Dr. J. NIETHAMMER gilt mein besonderer Dank für die Übernahme und hervorragende Betreuung der Diplomarbeit. Durch die Folgen eines tragischen Verkehrsunfalls konnte er die weitere Betreuung leider nicht übernehmen. Seine unvergleichliche Fachkompetenz und Hilfsbereitschaft habe ich sehr vermißt.

Ich bedanke mich ganz herzlich bei:

Herrn Prof. Dr. C. NAUMANN für die freundliche Übernahme der weiteren Betreuung.

Herrn Prof. Dr. U. SCHMIDT und Herrn Prof. Dr. PERRY, daß sie mir die Fortführung der Laborarbeiten am Zoologischen Institut Bonn ermöglicht haben. Herrn Dr. H. J. GEIGER für die Einweisung in die Stärkegelelektrophorese und Ratschläge für die Auswertung der Zymogramme. Herrn Dr O. KUDRNA für die Themenstellung, Unterstützung bei der Beschaffung von Untersuchungsmaterial und Literatur, sowie für die Durchsicht des Manuskriptes. Herrn M. WIEMERS für die gute Zusammenarbeit im Labor, Hilfe bei der Materialbeschaffung und besonders für die Bereitstellung und Anpassung seiner Computerprogramme zur statistischen Auswertung und Darstellung der Untersuchungsergebnisse. Herrn Dr. A. HILLE für wertvolle Hinweise und Hilfen zur Durchführung und Auswertung der Elektrophoresen und die Bereitstellung von Literatur und Computerprogrammen. Miss E. J. WARREN für die Korrektur des englischsprachigen Teils des Manuskriptes.

Den Herren E. BODI, J. FRANZ, Dr. C. HÄUSER, D. JUTZELER, P. M. KRISTAL, P. KUHN, G. KUNA, F. A. LADDA, Prof. Dr. Z. LORKOVIC, M. MEYER, und G.

SCHADEWALD für die Unterstützung bei der Beschaffung des Untersuchungsmaterials und Literatur sowie für interessante Diskussionen.

7. Summary

The main aim of the present paper is the investigation of the intra- and interspecific genetic variability and the relationships of european Melitaeini- species (Lepidoptera, Nymphalidae, Melitaeinae) by means of enzyme electrophoresis. The european Melitaeini were divided by HIGGINS (1981) into four genera but in most of the more recent papers only two genera (*Melitaea* and *Mellicta*) are recognized. The degree of genetic differentiation between populations of Melitaeini should be ascertained especially in some taxonomically problematic groups such as the *M. athalia*- complex (with *M. neglecta*) or the *M. britomartis*- complex, which was split into three species recently by SCHADEWALD (1992). The european populations of *M. athalia* are separable into two groups with marked differences in the genitalia. The southwest-european populations belong to the group with genitalia of the *celadussa*-type. The other european populations have genitalia of the *athalia*-type. In the contact-zone between these groups populations with intermediate genitalia occur. In 1962 PFAU described *M. neglecta* as a sibling species of *M. athalia* from Vorpommern because of differences in phenology and ecology. In Vorpommern *M. neglecta* inhabits peat meadows along rivers whereas *M. athalia* flies later in the year in wood-clearings or wood- edges. Also the taxon *M. athalia suessula* was given species rank by SCHADEWALD (1992) who regarded *M. suessula* as a sibling species of *M. athalia*. In the same paper SCHADEWALD divided *M. britomartis* into three species (*M. britomartis*, *M. centroposita* and *M. veronicae*) on slight and probably inconsistent differences in color pattern. Only in *M. veronicae* he states also minor differences in genitalia. At first it should be clarified in these problematical groups if there are diagnostic gene loci to be found. Diagnostic loci would it make possible to recognize sibling species with certainty in the case of sympatric populations.

It was possible in the present survey to investigate material of all european Melitaeini- species with the exception of *M. arduinna*. Also some specimens of the questionable taxa *suessula*, *centroposita* and *veronicae* (ssp. *michieli*) were available. A total of 14 species in 597 individuals from 63 populations were analysed by means of enzyme electrophoresis of 14 enzymes coded by 18 gene-loci. The genetic relationships of populations and taxa are shown in UPGMA-Cluster-phenograms on the basis of genetic distances according to NEI (1972). It is shown in the cluster analysis that there are five rather well differentiated groups of taxa in the european Melitaeini. Three of these groups agree with the

genera *Didymaeformia*, *Cinclidia* and *Mellicta* in the sense of HIGGINS (1981). Against that the populations of the two investigated species of the *cinxia* species-group (= *Melitaea* s.str.) form two separate clusters which show closer relationship to *Mellicta* than to *Cinclidia* or *Didymaeformia*. The degree of genetic distances within the *Mellicta*-group is due to the smaller amount of diagnostic loci, considerably lower as in *Melitaea* s.l.. So the division of the Melitaeini into only two genera *Mellicta* and *Melitaea* is not confirmed by the electrophoretic investigation. From a practical point of view it seems more appropriate to maintain only one genus *Melitaea* including five species-groups or subgenera than to split the former *Melitaea* into five genera. Because the study of allozym differentiation is in the last analysis a phenetic method a thorough strictly phylogenetic study of the whole subfamily (also of the nearctic and neotropical taxa) seems necessary to confirm these results.

The main emphasis of the present investigation lies on the *M. athalia* complex. It was possible to study a total of 208 specimens from 18 populations. The populations of *M. athalia athalia* and *M. athalia celadussa* fell into two distinct clusters, which are well differentiated genetically. One gene-locus (G6PDH) is indeed not absolutely diagnostic but reaches a diagnostic value of 0.953. So the G6PDH seems appropriate for an analysis of the hybrid zone between these two taxa. Because there are also great differences in genitalic structure and in immature stages above all in the pupae it seems justified to treat them as semispecies. Within these semispecies there are more recent differentiation processes recognizable. So within the studied populations of *M. (athalia) celadussa* the population from central Spain seems rather well differentiated. The investigated populations of *M. neglecta* on the other hand are almost identical in allele frequencies with *M. (athalia) athalia*. It was not possible to detect a diagnostic or nearly diagnostic gene locus. The two investigated populations show closer relationships to some *M. (athalia) athalia* populations than to each other. Since there are only weak differences in habitus and morphology and also the ecological and phenological differences are probably not as strict as described by PFAU (1962) it seems best to treat *M. neglecta* as ecological subspecies of the semispecies *M. (athalia) athalia* at the moment. But in the last it seems necessary to carry out hybridization-experiments with *M. athalia* to solve the problem.

The same holds good also for *M. suessula* which was thought to be bona species by SCHADEWALD (1992). In the *M. britomartis*-complex it was only possible to investigate three populations. Two of these population samples were rather small with only 4 specimens. They represent the taxon *M. centroposita* sensu SCHADEWALD. The third population represents the taxon *michiellii* which was treated as subspecies of *M. veronicae* by SCHADEWALD (1992). The taxon *michiellii* is genetically rather well differentiated and exhibits also constant diffe-

rences in external features. One gene locus (ME-1) seems to be diagnostic at the moment but this has to be confirmed with more material because it was only possible to score the ME-1 for two specimens from one *centroposita*-population. The taxon *michiellii* should therefore be recognized as distinct subspecies. The further division of *M. britomartis* into three species seems not justified due to the obviously very small and inconsistent differences which were stated by SCHADEWALD (1992). These taxa should be considered at best as subspecies of *M. britomartis* at the moment according also to REZBANYAI RESER (1994). But it seems necessary to study more material electrophoretically also of *M. britomartis* sensu SCHADEWALD and of *M. veronicae veronicae*. Also hybridization-experiments could be very informative.

Genetically well differentiated groups of populations exist in *Melitaea diamina* and *Melitaea phoebe*. In *M. diamina* the populations from the east Pyrenees are genetically distinct from the central european populations. One locus (GOT- 2) has shown to be diagnostic with a value of 0.998. These populations belong to the subspecies *M. diamina vernetensis* which is also characteristic in color pattern. In *M. phoebe* the iberian populations exhibit great differences in allele frequencies compared to other european populations. The gene- locus GPDH reaches an diagnostic value of 0.978. These populations represent the subspecies *M. phoebe occitanica* which could also be considered as a semispecies due to the degree of genetic discontinuity to the *M. phoebe phoebe* populations. Unfortunately it was not possible to analyse material of the taxon *punica* which was also considered as semispecies of *M. phoebe* because of morphological and ecological reasons (HESSELBARTH et al. 1995). In *M. didyma* on the other side there are no important differences in allele frequencies among the investigated populations.

8. Zitierte Literatur

- ACKERY, P. R., 1988. Hostplant and classification: a review of nymphalid butterflies. Biol. J. Linn. Soc. **33**: 95-203.
- AGENJO, R., 1975. Las *Melitaea* (*Melicta*) *deione* GEY., 1827-1832, *athalia* (ROTT., 1775) y *parthenoides* KEF., 1851, en Espana. - Graellsia **30**: 3-61.
- AYALA, F.J. (Ed.), 1976. Molecular Evolution. - Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- AYALA, F.J., 1983. Enzymes as Taxonomic Characters. - In Oxford, G.S. & Rollinson, D. (eds.) Systematic Association Spec. Vol. 24. Protein Polymorphism: Adaptive and Taxonomic Significance. S. 3-26. - Academic Press. London & New York.

- AYALA, F.J., POWELL, J.R., TRACEY, M.L., MOURAO, C.A. & PEREZ-SALAS, S., 1972. Enzyme variability in the *Drosophila willistoni* group. IV. Genic variation in natural populations of *Drosophila willistoni*. - *Genetics* 70:113-139.
- BEURET, H., 1931. Zur Kenntnis der Variabilität von *Melitaea athalia* ROTT. und *pseudathalia* REV. - *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 15:78-94.
- BEURET, H., 1933. Studien über *Melitaea athalia* ROTT. und *helvetica* RÜHL (*pseudathalia* REV.). - *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 15:424-455.
- BOURGOGNE, J., 1953. *Melitaea athalia* ROTT. et *M. athalia helvetica* RÜHL (*pseudathalia* REV.) en France. Etude biogeographique. - *Annls. Soc. ent. Fr.* 122:131-176.
- BRUSSARD, P.F., EHRLICH, P.R., MURPHY, D.D., DENNIS, D., WILCOX, B.A. & WRIGTH, J., 1985. Genetic Distances and the Taxonomy of Checkerspot Butterflies (Nymphalidae: Nymphalinae). - *J. Kansas ent. Soc.* 58:403-412.
- CAVALLI-SFORZA, L.L. & EDWARDS, A.W.F., 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. - *Evolution* 21: 550-570.
- DAMPF, A., 1910. Untersuchung der Generationsorgane einiger *Melitaeen* -Arten - *Dt. Ent. Z. Iris* 23:138-146.
- EBERT, G. & RENNWALD, E. (Hrsg.), 1991. Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 1: Tagfalter I. - Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- EBERT, G., 1961. Vorkommen und Verbreitung einiger schwierigerer Rhopaloceren-Arten in Nordbayern. - *NachrBl. bayer. Ent.* 10:49-56, 59-67.
- EBERT, G., 1962. *Melitaea parthenoides* KEF. (= *parthenie* auct., nec BKH.), ein sicherer Neufund für Nordbayern. - *NachrBl. bayer. Ent.* 11:81-87.
- EHRLICH, P.R., 1958. The comparative morphology, phylogeny and higher classification of the butterflies. - *Kansas Univ. Sci. Bull.* 39:305-370.
- FERGUSON, A., 1980. Biochemical systematics and evolution. Blackie & Son Ltd., Glasgow.
- FERNANDEZ RUBIO, F., CASTRO, E. DE & EXPOSITO, A., 1974. - Las especies espanolas del genero *Mellicta*. - *Revta Lepid.* 1:144-147.
- FORSTER, W. & WOHLFARTH, T.A., 1976. Die Schmetterlinge Mitteleuropas. 2. Tagfalter. (2. Aufl.). - Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- GEIGER, H.J. & SHAPIRO, A.M., 1992. Genetics, systematics and evolution of holarctic *Pieris napi* species group populations (Lepidoptera, Pieridae). - *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 30:100-122.
- GEIGER, H.J. & SCHOLL, A., 1982. *Pontia daplidice* in Südeuropa- eine Gruppe von zwei Arten. (Lepidoptera, Pieridae). - *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 55:107-114.
- GEIGER, H.J. & SCHOLL, A., 1985. Systematics and evolution of holarctic Pierinae (Lepidoptera). An enzyme electrophoretic approach. - *Experienta* 41:24-29.

- GEIGER, H.J., 1981. Enzyme electrophoretic studies on the genetic relationships of pierid butterflies. I. European taxa. - J. Res. Lepid. **19**(1980):181-195.
- GEIGER, H.J., 1982. Biochemisch-genetische Untersuchungen zur Systematik und Evolution von Weisslingen des europäischen Faunengebietes (Lepidoptera, Pieridae). - Dissertation Universität Bern.
- GEIGER, H.J., 1990. Enzyme electrophoretic methods in studies of systematics and evolutionary biology of butterflies. - In: Kudrna, O. (Hrsg.): Butterflies of Europe. Bd. 2: Introduction to Lepidopterology. S. 397-436. Aula, Wiesbaden
- GEIGER, H.J., DESCIMON, H. & SCHOLL, A., 1988. Evidence for speciation within nominal *Pontia daplidice* (LINNAEUS, 1758) in southern Europe (Lepidoptera: Pieridae). - Nota lepid. **11**:7-20.
- HABELER, H., 1974. Neuerliche Funde von *Mellicta britomartis michielii* VARGA vom illyrischen Karst. - NachrBl. bayer. Ent. **23**:17-19.
- HARRIS, H. & HOPKINSON, D.A., 1978. Handbook of Enzyme Electrophoresis in Human Genetics. - North-Holland Publ., Amsterdam & New York.
- HÄUSER, C.L., 1993. Die inneren weiblichen Genitalorgane der Tagfalter (Rhopalocera): Vergleichende Morphologie und phylogenetische Interpretation (Insecta, Lepidoptera). - Zool. Jb. Syst. **120**: 389-439
- HENNIG, W., 1982. Phylogenetische Systematik. - Parey, Berlin und Hamburg
- HESELBARTH, G., VAN OORSCHOT, H., WAGENER, S., 1995. Die Tagfalter der Türkei. 3 Bände. - Selbstverlag S. Wagener, Bocholt
- HIGGINS, L.G. & RILEY, N.D., 1978. Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas. (2. Aufl.). - Parey, Berlin und Hamburg.
- HIGGINS, L.G. & RILEY, N.D., 1983. A Field Guide to the Butterflies of Britain and Europe. - Collins, London
- HIGGINS, L.G., 1941. An illustrated catalogue of the Palaearctic *Melitaea*. - Trans. R. ent. Soc. Lond. **91**:175-365.
- HIGGINS, L.G., 1944. An illustrated catalogue of the Palaearctic *Melitaea*: Errata. - Proc. R. ent. Soc. Lond. (B) **13**:44-46.
- HIGGINS, L.G., 1950. A descriptive catalogue of the Palaearctic *Euphydryas*. - Trans. R. ent. Soc. Lond. **101**:435-489.
- HIGGINS, L.G., 1955. A descriptive catalogue of the genus *Mellicta* BILLBERG and its species, with supplementary notes on the genera *Melitaea* and *Euphydryas*. - Trans. R. ent. Soc. Lond. **106**:1-131.
- HIGGINS, L.G., 1960. A revision of the Melitaeine genus *Closyne* and allied species. - Trans. R. ent. Soc. Lond. **112**:381-475.
- HIGGINS, L.G., 1978. A revision of the genus *Euphydryas* SCUDDER. - Entomologist's Gaz. **29**:109-115.

- HIGGINS, L.G., 1981. A revision of *Phyciodes* HÜBNER and related genera, with a review of the classification of the Melitaeinae. - Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent.) **43**:77-243.
- HILLE, A., 1992. Quantitativ-analytische Untersuchungen zur genetischen Populationsstruktur und geographischen Variation in parapatrischen Kontaktbereichen des *Zygaena transalpina*-Superspezies-Komplexes (Insecta, Lepidoptera; Zygaenidae). - Dissertation Univ. Bielefeld.
- HILLIS, D.M., 1984. Misuse and modification of Nei's genetic distance. - Syst. Zool. **33**:238-240.
- ISSEKUTZ, L. & KOVACS, L., 1954. Die *athalia*-Gruppe der Gattung *Melitaea*, mit besonderer Berücksichtigung von *Melitaea britomartis* ASSM.. - Folia ent. hung.(N.S.) **7**:133-146.
- ISSEKUTZ, L. & KOVACS, L., 1954. *Melitaea britomartis* ASSMANN, with special regard to its occurrence in Hungary. - Annls. hist.-nat. Mus. natn. Hung. **5**:287-303.
- KOVACS, S.T., 1987. Investigations on the Northern Hungarian populations of *Mellicta britomartis* ASSMANN 1847. - Folia ent. hung. (N.S.) **47**:213-219.
- KRISTAL, P.M., 1987. *Mellicta neglecta* (PFAU, 1962) nun auch in der Bundesrepublik Deutschland nachgewiesen (Lepidoptera: Nymphalidae). - Nachr. ent. Ver. Apollo **8**:61-76.
- KUDRNA, O. 1995. On the identity and status of *Melitaea neglecta* PFAU, 1962 (Lepidoptera: Nymphalidae). - Entomologist's Gaz. **46**:125-129.
- KUDRNA, O.(Ed.), 1986. Butterflies of Europe. 8. Aspects of the conservation of butterflies in Europe. - Aula Verlag, Wiesbaden.
- KUDRNA, O.(Ed.), 1990. Butterflies of Europe. 2. Introduction to lepidopterology. - Aula Verlag, Wiesbaden.
- LUKHTANOV, V. & LUKHTANOV, A., 1994. Die Tagfalter Nordwestasiens. - Herbiopoliana Band 3
- MARSCHNER, G., 1981. Der "übersehene" Scheckenfalter *Melitaea neglecta* PFAU. - Ent. Ber., Berl. **1981**:68-70.
- 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.
- NEI, M., STEPHENS, J. C. & SAITOU, N., 1985. Methods for computing the standard error of branching points in an evolutionary tree and their application to molecular data from humans and apes. - Mol. Biol. Evol. **2**:66-85
- NICULESCU, E.V., 1985. Problemes de systematique dans la famille des Nymphalidae. - Dtsch. ent. Z., N.F. **32**:335-347.
- NICULESCU, E.V., 1987. Liste commentee des Lepidopteres Diurnes europeens. - Dtsch. ent. Z., N.F. **34**:179-195.

- PELZ, V., 1989. Untersuchungen zur Taxonomie der europäischen Arten der Gattung *Melicta* BILLBERG, 1820 (Insecta: Lepidoptera: Nymphalidae). - Diplomarbeit Univ. Bonn
- PFAU, J., 1962. *Melitaea athalia* ROTT. - eine Doppelart (Dualspecies). - MittBl. Insektenk. 6:85-88, 103-110, 142-150.
- PRAKASH, S., LEWONTIN, R.C. & HUBBY, J.L., 1969. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. IV. Patterns of genic variation in central, marginal and isolated populations of *Drosophila pseudoobscura*. - Genetics 61:841-858.
- REINHARDT, R., & THUST, R., 1993. Zur Entwicklung der Tagfalterfauna 1981-1990 in den ostdeutschen Ländern mit einer Bibliographie der Tagfalterliteratur 1949-1990. - Neue ent. Nachr. 30: 1-281
- REINHARDT, R., 1983. Beiträge zur Insektenfauna der DDR. Lepidoptera - Rhopalocera et HesperIIDae. II. - Ent. Nachr. Ber. (Beiheft) 1: 1-95
- REVERDIN, J.-L., 1922. *Melitaea athalia* ROTT. et *Melitaea pseudathalia* nova species (?). - Bull. Soc. lepidopt. Geneve 5:24-45.
- REZBANYAI-RESER, L., 1987. Stellungnahme zum Status der problematischen Taxa *alfacariensis* RIBBE, 1905 (*Colias*), *bryoniae* HÜBNER, 1806 (*Pieris*), *celadussa* FRUHSTORFER, 1910 (*Melicta*) und *aquilonaris* STICHEL, 1908 (*Boloria*), (Lepidoptera: Pieridae & Nymphalidae). - Ent. Ber. Luzern 17:51-60.
- REZBANYAI-RESER, L., 1994. Zur taxonomischen Stellung der nordschweizer *Melicta britomartis* (ASSMANN, 1947 [sic]) sowie über taxonomische Fragen um *britomartis* und „*suessula* FRHST.“ (Lepidoptera, Nymphalidae). - Mitt. ent. Ges. Basel 44(3/4):94-103.
- ROGERS, J.S., 1972. Measures of genetic similarity and genetic distance. - Studies in Genetics, Univ. Texas Publ. 7213: 145-153
- SCHADEWALD, G., 1987(1988). Anmerkungen zu *Melitaea neglecta* PFAU, 1962 (Lep., Nymphalidae). - Nachr. ent. Ver. Apollo 8:109-112.
- SCHADEWALD, G., 1992. Beitrag zur Klärung der *Melitaea britomartis* - Gruppe (Lep., Nymphalidae). - Esperiana Bd 3:545-551.
- SCHWEIZERISCHER BUND FÜR NATURSCHUTZ (Hsg.), 1987. Tagfalter und ihre Lebensräume. - Holliger, Egg, Basel
- SHAW, C.R. & PRASAD, R., 1970. Starch gel electrophoresis of enzymes - a compilation of recipes. - Biochem. Genet. 4:297-320.
- SNEATH, P.H.A. & SOKAL, R.R., 1973. Numerical Taxonomy. - W.H. Freeman & Co., San Francisco.
- SUSCHKIN, P., 1913. Zur anatomischen Begründung einiger palaearktischer Arten der Gattung *Melitaea*. - Z. wiss. InsektBiol. 9:321-325.

- TURNER, V.S. & HOPKINSON, D.A., 1979. The use of meldolablu in isozyme stains after electrophoresis. - FEBS letters **105**:376-378.
- URBAHN, E., 1952. Die Unterschiede der Jugendstände und Falter von *Melitaea athalia* ROTT., *britomartis* ASSM. und *parthenie* BKH. = *aurelia* NICK. in Deutschland. - Z. wien. ent. Ges. **37**:105-121.
- URBAHN, E., 1953. Über die Artberechtigung von *Melitaea veronicae* DORFMEISTER auf Grund von Typenuntersuchungen. - Z. wien. ent. Ges. **38**:87-94.
- VARGA, Z., 1967. Contributions to the taxonomy of *Melitaea phoebe* SCHIFF. in southeastern Europe with a description of two new subspecies. - Acta biol. debrecina **5**:119-137.
- VARGA, Z., 1969. Eine neue Unterart von *Melicta britomartis* ASSM. - Acta zool. hung. **15**:219-227.
- VARGA, Z., 1977. Das Prinzip der areal-analytischen Methode in der Zoogeographie und die Faunenelemente-Einteilung der europäischen Tagsschmetterlinge. - Acta biol. debrecina **14**:223-285.
- VERITY, R., 1940. Revision of the *athalia* group of the genus *Melitaea* FABRICIUS, 1807. - Trans. R. ent. Soc. Lond. **89**:591-706.
- WARREN, M.S., 1987. The ecology and conservation of the heath fritillary butterfly, *Melicta athalia*. I. Host selection and phenology. - J. App. Ecol. **24**:467-482.
- WARREN, M.S., 1987. The ecology and conservation of the heath fritillary butterfly, *Melicta athalia*. II. Adult population structure and mobility. - J. App. Ecol. **24**:483-498.
- WARREN, M.S., 1987. The ecology and conservation of the heath fritillary butterfly, *Melicta athalia*. III. Population dynamics and the effect of habitat management. - J. App. Ecol. **24**:499-513.
- WRIGHT, S., 1978. Evolution and the Genetics of Populations. Vol 4: Variability Within and Among Natural Populations. - University of Chicago Press, Chicago.

Literaturspiegel

D. AICHELE & H.-W. SCHWEGLER:

Die Blütenpflanzen Mitteleuropas (ISBN 3-440-06190-6)

Franckh-Kosmos, Stuttgart 1995. Bd. 3: Nachtkäuzengewächse bis Rötegewächse. 576 pp., b/w & col. ill. ISBN 3-440-06191-0. Price 248,-- DM, subscription price 198,-- DM. Hardback 17,5 x 25,5 cm, in dust cover.

Im Oedippus 10:47-48 wurde das oben zitierte Werk unserer Leserschaft vorgestellt und die ersten zwei Bände wurden besprochen. Inzwischen ist auch der dritte Band erschienen. Er beinhaltet insgesamt 61 Familien (d.h. die Familien Nr. 43 - 103). Nach einer Einleitung und einer alphabetischen Übersicht deutscher und wissenschaftlicher Namen der bearbeiteten Familien folgt ein praktischer, mit zahlreichen Strichzeichnungen bebildeter Bestimmungsschlüssel der Gattungen. Danach folgen die Artenmonographien, die mit mehr als 160 ganzseitigen Farbtafeln hervorragender Qualität illustriert sind. Inhalt und Strukturierung der Artenbesprechungen entspricht dem zweiten Band (Beschreibung, Vorkommen, Wissenswertes); zwei Arten wurde eine ganze Seite gewidmet. Wegen der ungewöhnlichen Dicke des Papiers benötigt das Werk viel Platz im Bücherschrank und es wird überdies unnötig schwer beim Handling. Es gibt Papiersorten, die bei gleicher Qualität (Festigkeit, Undurchsichtigkeit etc.) viel leichter sind. Insgesamt kann hier jedoch nur das große Lob aus der Besprechung der beiden ersten Bände wiederholt werden!

Der Verlag hat nach dem bisherigen Erfolg des Werkes erfreulicher Weise die günstige Subskription für das gesamte Werk verlängert. Daher kann das Werk zu einem sehr günstigen Preis auch über die Gesellschaft für Schmetterlingsschutz noch bis Dezember 1995 bestellt werden. Die letzten zwei Bände sollen gegen Ende dieses Jahres (Bd. 4) bzw. im Frühjahr 1996 (Bd. 5) erscheinen. Die bisherige pünktliche Lieferung der Bände, was anderswo gar nicht selbstverständlich ist, verdient ein besonderes Lob durch den Rezensenten.

Otakar Kudrna (August 1995)

S. ABADJIEV:

Butterflies of Bulgaria. 3. Nymphalidae: Apaturinae & Nymphalinae.

Published by S. Abadjiev, Sofia 1995. 159 pp., 32 col. pls., 80 b/w figs., 16 maps. ISBN 954-90032-1-3. Price not stated. Hardback 14 x 21 cm.

Nach der Veröffentlichung der ersten zwei Bänden der geplanten sechsbändigen Monographie der Tagfalter Bulgariens erscheint der dritte Band in einer neuen Form, publiziert im Selbstverlag. Die beiden ersten Bände wurden als Paperbacks vom Veren-Verlag verlegt. Im dritten Band werden auch die im zweiten Band fehlenden Farbtafeln der Unterfamilie Satyrinae nachgeliefert, sodaß nun alle Abbildungen zu den bereits erschienen Textteilen vorhanden sind. Der systematische Teil des dritten Bandes beginnt mit einem brauchbaren Schlüssel der Nymphalinae-Arten. Der Schlüssel berücksichtigt sogar die männlichen Genitalorgane. Die Artenbesprechungen beinhalten neben der bibliographischen Angabe zur Originalbeschreibung der vom Autor anerkannten bulgarischen Taxa (mit dem Typenfundort) auch Angaben zu taxonomischem Status, Verbreitung, Flugzeit, Biotop, ökologischen Ansprüchen und Artenschutz. Verbreitungskarten ergänzen oft den Text; sie fehlen

meistens für die häufigsten, weit verbreiteten Arten. Die Nomenklatur ist vernünftig, mit sehr vielen „Gattungen“ synonymisiert. Der Text ist klar, recht kompakt gehalten und in gutem Englisch geschrieben. Die Legenden zu den weitgehend gelungenen Farbtafeln beinhalten ausführliche Informationen über alle abgebildeten Falter. Das gilt auch für die Abbildungen männlicher Genitalien; allerdings sind diese photographischen Abbildungen nicht immer technisch gut und generell zu klein dargestellt. Ein Verzeichnis der zitierten Literatur (als Ergänzung zur Bibliographie im ersten Band des Werkes) und ein Namenregister runden das Buch ab. Insgesamt ist das Buch dem Autor gut gelungen; im dritten Anlauf ist so der bisher beste Band dieses Werkes entstanden. Das Buch ist für alle Lepidopterologen, die sich für die Tagfalterfauna Bulgariens bzw. der Balkanländer oder ganz Europas interessieren, unverzichtbar!

Otakar Kudrna (August 1995)

B. GROOMBRIDGE (Ed.):

Biodiversity data sourcebook.

World Conservation Press, Cambridge (UK) 1994. 155 pp., 8 b/w figs. ISBN 1-899628-00-2. Price not stated. Softback 21 x 30 cm.

Die vorliegende Broschüre liefert Informationen über die Artendiversität auf der Erde. Diese sind unter den folgenden Schwerpunkten ausgewertet: Nach Ländern, nach bedrohten Arten (im Sinne der ursprünglichen IUCN-Gefährdungskategorien), Haustiere und kultivierte Pflanzen, Meeresfauna, Tropische Regenwälder, nationale Schutzgebiete und systematische Sammlungen. Es werden hier entgegen dem, was der Titel vermuten ließe, keine Insekten und damit keine Schmetterlinge behandelt, ganz zu schweigen von den übrigen Evertebraten. Dadurch wurden mindestens 80 % der Arten in die Untersuchungen nicht einbezogen. Über die Richtigkeit der Daten in dieser fragwürdigen Publikation kann daher nicht diskutiert werden.

Otakar Kudrna (April 1995)

C. SIMSON:

The butterflies' fly-past.

Peregrine Books, Leeds 1994. 127 pp., 8 col. pls. ISBN 0 9520268 2 1. Price £ 19.--. Hardback 15 x 23 cm.

Das vorliegende Buch gehört sicherlich zu den ungewöhnlichsten Schmetterlingsbüchern. Es handelt sich um einer Art Memoire eines nicht gerade gewöhnlichen englischen Schmetterlingssammlers, Beobachters und Züchters. Das Buch ist vollgepackt mit den vom Autor über Jahrzehnte gemachten Beobachtungen (hauptsächlich) über die Tagfalter Großbritanniens und die britischen Lepidopterologen, durchsetzt mit Anekdoten aus dem typisch britischen Entomologen-Leben (die der Rezensent genossen hat!). Der Autor – ein hoher Offizier der britischen Armee – hat sein Buch seinem Mentor, dem bekannten Schmetterlingssammler General C.G. Lipscomb gewidmet, der den Impuls zum Schreiben des Buches gegeben hat. Obwohl es in Deutschland wahrscheinlich mit dem Adjektiv „populär-wissenschaftlich“ arrogant abgewertet würde, – in Großbritannien kennt man diese strenge Trennung nicht – möchte der Rezensent SIMSON'S Buch auch den deutschen Lepidopterologen herzlich empfehlen, allerdings unter einer Voraussetzung: Der Leser muß nicht nur die englische Sprache gut beherrschen, sondern auch das englische Leben der vergangenen Jahre und die englische Entomologen-Seele etwas verstehen.. Die Aquarelle machen das Buch zum schönen Geschenk. Es ist erfreulich, daß es noch Verleger gibt, die bereit sind, ein solches Buch zu verlegen.

Otakar Kudrna (Juli 1995)