© Entomologische Nachrichten und Beri

BIO I 90155/39,1
OÖ. Landes- ...
Biologie
Inv. 1997/2074

W. A. NÄSSIG, Mühlheim/Main

Die Tagfalter der Bundesrepublik Deutschland: Vorschlag für ein modernes, phylogenetisch orientiertes Artenverzeichnis (kommentierte Checkliste) (Lepidoptera, Rhopalocera)

Summary A tentative checklist of the butterflies of the Federal Republic of Germany is provided. It is based on recent phylogenetic research compiled from literature. One family of Hesperioidea and five monophyletic families (Papilionidae, Pieridae, Lycaenidae, Riodinidae, Nymphalidae) of Papilionoidea are recognized. On the genus level, a lumper's point of view is chosen to avoid paraphyletic and impractically small, typologically based genera.

Résumé Une liste des papillons diurnes de la République Fédérale Allemande est proposée. Cette liste, fondée sur la recherche phylogénique moderne en littérature, porte sur une famille d'Hesperioidea et cinq familles monophylétiques (Papilionidae, Pieridae, Lycaenidae, Riodinidae, Nymphalidae) de Papilionoidea. Au niveau générique un logique restrictive a été suivie afin d'écarter les genres paraphylétiques et mineurs procédant du concept typologique.

Einleitung

Im Gegensatz zu vielen Nachbarländern, in denen es mehr oder weniger moderne Arteninventarlisten für Schmetterlinge gibt (Beispiele: Frankreich: LERAUT 1980, Neuauflage in Vorbereitung; Dänemark: SCHNACK et al. 1985; Österreich: HUEMER & TARMANN 1993), liegt ein derartiges Gesamtverzeichnis für die Bundesrepublik Deutschland, insbesondere in den erweiterten Grenzen nach der Wiedervereinigung, bisher noch nicht vor. Neben regionalen Verzeichnissen und der Bearbeitung einiger Familien für Ostdeutschland im Rahmen der „Insektenfauna der DDR" (z. B. die Tagfalter durch REINHARDT & KAMES 1982, REINHARDT 1983) gibt es nur ganz wenige solcher Verzeichnisse, meist für einzelne Familien und teilweise nur für die alte Bundesrepublik (Geometridae: WOLF 1988, Noctuidae: HACKER 1990, HEINICKE 1993). Jüngst erschien nun ein erster, vorläufiger Artikel die Tagfalter der größeren, neuen Bundesrepublik betreffend (REINHARDT [1994]). Den Schwerpunkt von Reinhardts Arbeit bildete dezidiert die faunistische und methodische Seite, und es ist zu wünschen, daß dieser hoffnungsvolle Ansatz auch zu einer weiteren Bearbeitung führen wird.

REINHARDTS ([1994]) vorläufige Checkliste der Tagfalter spiegelt die traditionelle deutschsprachige (und auch europäische) Tagfalterstandardliteratur wie z. B. FORSTER & WOHLFAHRT (1955), HIGGINS & RILEY (1978 a) oder KOCH (1984) wider. Es stören daran zwei wichtige Punkte: Erstens entspricht die Großgruppensystematik (Familien, Unterfamilien, Triben) nicht dem modernen Stand des Wissens. Und zweitens wird auf der Gattungsebene ein rein typologischer Gattungsbegriff verwendet, der erkannte und bestätigte Verwandtschaftsverhältnisse nur unzureichend widergibt und zudem mit der Tendenz zu immer kleineren Gattungen den Begriff Genus so weit aushöhlt, daß der inhaltliche Abstand zwischen den Kategorien „Spezies" und „Genus" weitestgehend verschwunden ist; wenn fast jede Art in einer eigenen Gattung steht, hat dieser Begriff seinen Sinn verloren.

Um jetzt zu vermeiden, daß der erste neue Ansatz zu einer faunistischen Gesamtbearbeitung der Tagfalter (und später auch anderer Familien) auf der vergrößerten Fläche Deutschlands weiterhin auf einer veralteten Systematik basiert, habe ich hier versucht, eine systematische Liste der Tagfalter der Bundesrepublik zusammenzustellen, die – soweit möglich – auf phylogenetisch begründeten Ergebnissen der letzten Jahrzehnte basiert, die in umfangreichen, aber in Deutschland bisher offenbar weitgehend unbeachtet gebliebenen Publikationen veröffentlicht wurden. Die hier vorgelegte Publikation, die von REINHARDT angeregt wurde, ist damit zugleich auch ein Literaturüberblick über die moderne Forschung auf diesem Sektor, wobei ich keinen Anspruch auf vollständige Erfassung aller Quellen erheben kann und will.

Die Entomofaunistische Gesellschaft e.V (EFG) betrachtet es als ihre Aufgabe, ein Verzeichnis der Insektenarten der Bundesrepublik zu erstellen (KLAUSNITZER 1994); dabei ist es erforderlich, nun auch den aktuellen Forschungsstand von Systematik und Nomenklatur zu berücksichtigen. Ich hoffe, daß meine Arbeit

 ©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.biologiezentrum.at

langfristig zur Stabilisierung der Nomenklatur beitragen wird und einen kleinen Baustein zu der von der EFG angestrebten Erstellung der „Entomofauna Germanica" darstellt. Nach REINHARDT (in litt.) ist die Verbreitungsübersicht der Tagfalterarten fertiggestellt und wird zur Zeit zum Druck vorbereitet. Der ursprüngliche Gedanke, Verbreitungsatlas und kommentiertes systematisches Verzeichnis der Tagfalter Deutschlands in einer Arbeit zu behandeln, wird damit einer besseren Übersicht wegen fallen gelassen.

Hintergrund und systematische Grundlagen der vorliegenden Liste

a) Wozu dient Systematik?

Systematik als eine Fachdisziplin der Biologie hat primär zwei Aufgaben: Zuerst ist es eine eigenständige wissenschaftliche Forschungsrichtung, die sich bemüht, die Verwandtschaftsverhältnisse und Phylogenie der Tier- und Pflanzenwelt zu erforschen und sie nach bestimmten Regeln in der zoologischen oder botanischen Nomenklatur abzubilden. Und zweitens ist die so entstandene Klassifikation der Tier- und Pflanzenwelt auch (quasi als eine Servicefunktion für andere Disziplinen) ein Informationsspeicher für Anwender: Ökologen, Physiologen, Naturschützer, Faunisten und andere. Diese beiden Teilaufgaben verursachen ein Spannungsfeld, in dem es zu Konflikten kommen kann. Die Systematiker müssen sich immer bemühen, einen praktikablen Kompromiß zu finden.

Wie in jedem anderen Wissenschaftszweig, bedeuten in der Biologie der Gewinn von neuen Erkenntnissen und eine Veränderung des Wissensstandes auch Änderungen im Lehrbuchwissen; oft genug muß man von Gewohntem und Liebgewonnenem Abschied nehmen. Dies wird man in vielen Fachgebieten niemals in Frage stellen (siehe etwa BOHRsches Atommodell oder die Umbenennung des HIV-Virus) – in der Systematik ist der Abschied von Althergebrachtem jedoch oft tränenreich; nur als Beispiel: EBERT & RENNWALD (1991: 21 ff.) beklagen wortreich „das leidige Problem der ständigen Namensänderungen". Sie führen in diesem Zusammenhang sogar an, daß nomenklatorische Änderungen „aus ökonomischer Sicht nicht tolerierbar" seien, und begründen dies unter anderem mit dem Aufwand, Datenbanken in der EDV ändern zu müssen. Gerade die moderne elektronische Datenverarbeitung wirbt aber immer damit, besonders flexibel und anpassungsfähig zu sein; es ist also eher ein Problem unzureichend flexibel und benutzerfreundlich gestalteter Software und damit nur ein ökonomisches „Scheinproblem"

Sicher gibt es eine Menge vermeidbarer Vorgänge in der „Alltagssystematik", wenn etwa uralte, kaum benutzte Namen entgegen dem Stabilitätsgrundsatz der Nomenklatur wiederbelebt werden sollen oder manche Entomologen ihre Zeit nur damit zu verbringen scheinen, monophyletische Taxa mit unzureichender Methodik in möglichst viele unnötige Kleingattungen zu zerlegen. Solche Auswüchse dürfen aber nicht dazu verleiten, systematische Änderungen generell abzulehnen!

Für die Praktiker ist es wünschenswert, eine (oder wenige) möglichst umfassende Checkliste zu haben, auf die sich dann alle berufen können, damit sie wissen, wovon sie reden – es ist ihnen selbstverständlich nicht zuzumuten, beständig auf dem neuesten Stand der systematischen Literatur zu sein. Daher ist nichts dagegen einzuwenden, wenn beispielsweise eine lokale oder regionale Faunenliste auf einem nicht ganz aktuellen überregionalen Katalog (beispielsweise der LERAUT-Liste von 1980) aufbaut. Spätestens bei der Erstellung eines neuen überregionalen Katalogs (und um genau das geht es hier im Rahmen der „Entomofauna Germanica"!) ist jedoch längst als falsch erkannter nomenklatorischer Ballast abzuwerfen.

b) Was ist moderne, phylogenetische Systematik?

Die klassische Systematik arbeitete in erster Linie typologisch; man stellte (morphologische) Unterschiede fest und klassifizierte sie – nicht erst seit DARWIN durchaus schon mit der Zielsetzung, Verwandtschaftsverhältnisse und den Ablauf der Evolution widerzuspiegeln, jedoch mit teilweise noch unzureichenden Methoden. Diese Arbeitsweise entspricht wahrscheinlich einer Grundfähigkeit des menschlichen Denkens. Erst in den letzten Jahrzehnten setzten sich andere Denkansätze durch: Man versucht jetzt, die tatsächlichen genealogischen Verwandtschaftsverhältnisse der Organismen zu erforschen und sie möglichst auch in der Systematik abzubilden. Dies ist insofern ein grundlegender Unterschied, als im ersten Fall morphologische Ähnlichkeit immer eine „räumliche Nähe" im System bedingt, während im zweiten Fall die Ähnlichkeit nur dann im System Berücksichtigung findet, wenn sie auch gleichzeitig eine echte, ausschließliche genealogische Verwandtschaft ausdrückt. Das bedeutet, daß im Falle typologischer Vorgehensweise Gruppierungen entstehen können, die zwar aus einander ähnlich sehenden, aber genealogisch nicht näher verwandten Organismen bestehen, während im Falle phylogenetischer Vorgehensweise die Gruppierungen auch einander habituell weniger ähnlich sehende Organismen beinhalten können, sofern sie nachweislich miteinander näher verwandt sind und die Gruppe in ihrer Gesamtheit ein Monophylum darstellt. Dies ist ein im Detail oft sehr entscheidender Unterschied.

© Entomologische Nachrichten und Berichte; downl

Die generelle Diskussion über die Vor- und Nachteile der phylogenetischen Methodik ist inzwischen weitgehend, auch im internationalen Rahmen, zugunsten der Kladistik abgeschlossen. Im deutschen Sprachraum gab es bei den Zygaenidae beispielsweise Anfang der achtziger Jahre eine detaillierte Diskussion insbesondere zwischen ALBERTI und NAUMANN über den „Wert oder Unwert" phylogenetischer Systematik, wobei ALBERTI (1981) versuchte, seine Interpretation und seine Kritik der phylogenetischen Systematik durchzusetzen; wie aber NAUMANN (1977 und insbesondere 1985) überzeugend darlegte, beruhten ALBERTIs Einwände in erster Linie auf Unkenntnis und Mißverständnissen, und zumindest bei den paläarktischen Zygaenidae haben wir inzwischen eine gut bearbeitete und phylogenetisch überzeugend dargelegte (und bereinigte) Systematik vorliegen. Es ist zu wünschen, daß auch die Tagfalterfamilien irgendwann in dieses Bearbeitungsstadium hineingelangen.

Der vorliegende Rahmen würde gesprengt, wenn hier die Unterschiede zwischen einerseits typologischer und andererseits kladistischer = phylogenetischer Systematik ausführlich dargestellt werden sollten (insbesondere auch den intensiven Disput darüber). Ich verweise auf die entsprechende grundlegende Literatur, insbesondere auf HENNIG selbst (z. B. 1969, 1982, 1984) oder auf die Lehrbücher von AX (1984) und SUDHAUS & REHFELD (1992); auch bei NAUMANN (1985) findet sich eine sehr erhellende Darstellung samt weiterführendem Literaturverzeichnis. Jedoch müssen hier einige basale Begriffe, die auch heute noch in der Tagfalterliteratur häufig offenbar gar nicht bekannt sind oder zumindest nicht richtig verwendet werden, kurz erläutert werden.

Der Begriff „Verwandtschaft" wird hier definitionsgemäß so verstanden, daß er die tatsächliche genealogische Verwandtschaft, also die Abstammung von gemeinsamen Vorfahren in einer ununterbrochenen Abstammungsreihe, beschreibt, nicht jedoch nur morphologische „Ähnlichkeiten" (Ich verweise auf die abweichenden Definitionsmöglichkeiten und unterschiedlichen Betrachtungsebenen des Begriffs „Verwandtschaft"; siehe z. B. AX 1984: 42 ff.!) Die folgenden Definitionen arbeiten mit diesem Begriff.

(Syn-)Apomorphie – (Sym-)Plesiomorphie – Konvergenz: Eine **Synapomorphie** ist eine „Übereinstimmung zwischen Adelphotaxa" [= Schwestertaxa] „(evolutionären Arten, monophyletischen Artengruppen) in einem Merkmal, das in ihrer gemeinsamen Stammlinie als evolutive Neuheit entstanden ist und erst bei der nur ihnen gemeinsamen Stammart als Autapomorphie vorhanden war; das Merkmal wurde von dieser Stammart übernommen" (AX 1984: 62).

Eine **Symplesiomorphie** ist eine „Übereinstimmung zwischen evolutionären Arten oder monophyletischen Artengruppen in einem Merkmal, das nicht in ihrer gemeinsamen Stammlinie entstanden ist, sondern schon von weiter zurückliegenden Stammarten übernommen wurde" (AX 1984: 63).
Die Interpretation einer Merkmalsausprägung als Apomorphie oder Plesiomorphie ist strikt von der betrachteten Gruppe oder Hierarchieebene abhängig; auf einer Systemebene ist eine Merkmalsausprägung eine Apomorphie, auf einer anderen, niedrigeren Ebene ist dieselbe Merkmalsausprägung logischerweise eine Plesiomorphie. Deswegen muß immer die betrachtete Systemebene angegeben werden. Einfaches Beispiel dafür: Die Flügel der Insekten sind ein abgeleitetes Merkmal für alle Pterygota, somit eine Synapomorphie für dieses Taxon, das die Pterygoten als Monophylum gegenüber den primär flügellosen „Urinsekten" auszeichnet. (Die primäre Flügellosigkeit der „Urinsekten" ist hingegen eine Plesiomorphie, die es nicht zuläßt, sie als ein monophyletisches Taxon zusammenzufassen.) Innerhalb der Pterygota ist dann aber das Vorhandensein von Flügeln eine Plesiomorphie, die für sich genommen keine weitere Aussage mehr zuläßt, sofern man nicht nach weiteren Merkmalen sucht.
Eine **Konvergenz** ist eine „Übereinstimmung zwischen evolutionären Arten oder monophyletischen Artengruppen in einem Merkmal, das bei der letzten gemeinsamen Stammart nicht vorhanden war, sondern erst in den voneinander getrennten Linien der Taxa unabhängig evolviert wurde" (AX 1984: 63).

Synapomorphien sind die einzigen Merkmale, auf denen man eine Verwandtschaftshypothese aufbauen kann. Systematische Einheiten, die nur auf Plesiomorphien basieren, sind in der phylogenetischen Systematik nicht zulässig, weil Plesiomorphien keinerlei Aussage zur genealogischen Verwandtschaftsnähe erlauben.

Monophyletisch – paraphyletisch – polyphyletisch:
Eine **monophyletische Gruppe** (Monophylum) ist ein Taxon, das „eine Stammart mit sämtlichen nur von ihr abstammenden Arten" enthält (SUDHAUS & REHFELD 1992: 130). Alle Mitglieder einer monophyletischen Gruppe sind untereinander näher verwandt als mit allen Außengruppen. In der phylogenetischen Systematik wird angestrebt, daß alle Taxa Monophyla sind; nicht monophyletische Taxa sind grundsätzlich nicht zulässig, wobei das natürlich in vielen Fällen vom aktuellen Kenntnisstand abhängig ist.
Eine **paraphyletische Gruppe** umfaßt eine einzige Stammart, aber nur einen Teil ihrer Folgearten (SUDHAUS & REHFELD 1992: 131), weil eine oder mehrere Teilgruppen, ein Seitenzweig des Stammbaums, ausgegliedert wurden. Paraphyletische Gruppen sind ein

 ©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.biologiezentrum.at

großes Manko in typologischer Systematik; sie basieren in der Regel nur auf Symplesiomorphien und umfassen die Arten, die übrigbleiben, nachdem man alle als als monophyletisch erkannten Teiltaxa ausgegliedert hat („paraphyletische Restgruppe"). Paraphyletische Gruppen sind in phylogenetischer Systematik nicht zulässig. Eine **polyphyletische Gruppe** schließlich enthält Abkömmlinge nicht näher verwandter Stammarten (SUDHAUS & REHFELD 1992: 131). Auch diese Gruppen sind nicht zulässig.

Moderne phylogenetische Systematik muß also in folgenden Schritten vorgehen:
1. Nachweis der Monophylie der gerade bearbeiteten Gruppe (über gemeinsame, synapomorphe Merkmalsausprägungen zu belegen); damit zwingend verbunden
2. Feststellung der Schwestergruppe (= des Adelphotaxons) zur bearbeiteten Gruppe und Nachweis deren Monophylie (d. h. Ausschluß von para- oder polyphyletischen Taxa);
3. Analyse der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der bearbeiteten Gruppe mit Deutung der Schwestergruppenverhältnisse.
4. Erst wenn diese drei Grundvoraussetzungen erfüllt sind, also eine begründbare und überprüfbare Stammbaumhypothese der betreffenden Gruppierung formuliert werden kann, kann man im letzten Schritt daran gehen, die verschiedenen Verzweigungsstellen taxonomisch durch die Vergabe von Gattungs- oder anderen Namen zu benennen, sofern dies nötig erscheint.

Es ist natürlich klar, daß diesem Idealfall die Realität mit oftmals unzureichender Kenntnis über meist mehr als die Hälfte der zu bearbeitenden Arten gegenübersteht. Deswegen kommt es selbstverständlich gar nicht selten vor, daß neue Erkenntnisse auch ein phylogenetisch begründetes System ändern. Insbesondere bei tropischen Artengruppen ist es eher der Regelfall, daß wir mit Mühe und Not gerade nur die erste (und vielleicht noch die dritte) Forderung aus obiger Liste erfüllen können. Da wir aber nicht über jede Art alles (oft nicht einmal das Wesentliche) wissen und dieses Defizit auch nicht kurzfristig, wahrscheinlich nie, zu beheben ist, müssen wir mit diesem unperfekten Zustand leben und generell akzeptieren, daß neues Wissen Änderungen hervorrufen kann.

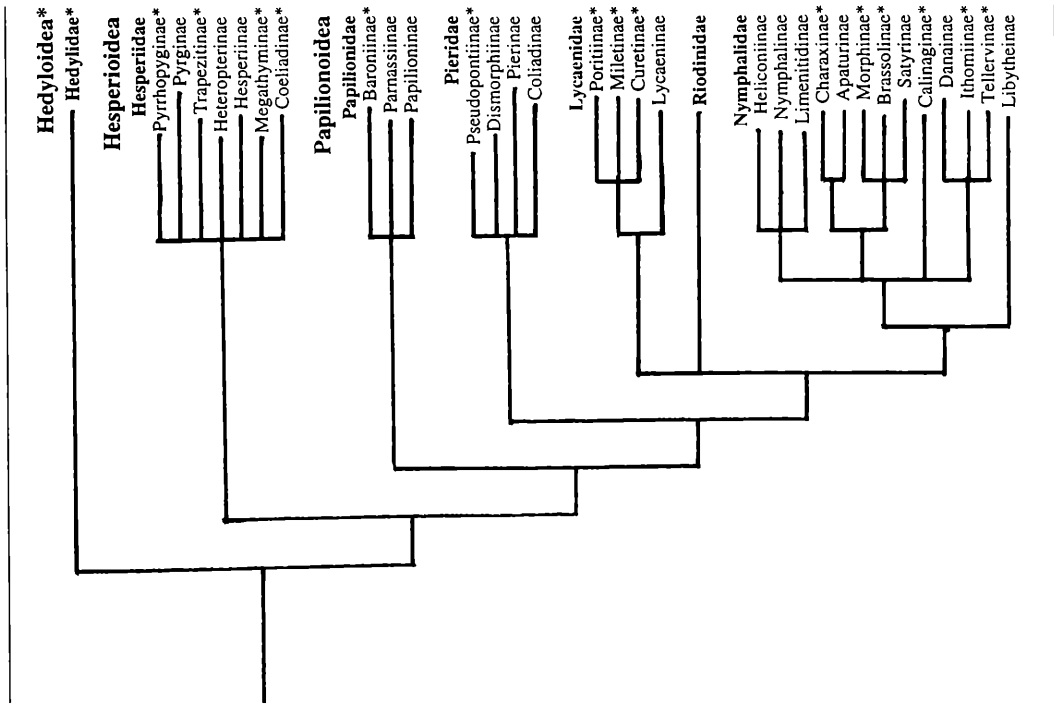

Abbildung 1: Phylogenetische Verwandtschaftsverhältnisse der Tagfalter (Rhopalocera = Papilionoidea + Hesperioidea) bis zum Unterfamilienniveau, mit der Schwestergruppe Hedyloidea. Kombiniert nach ACKERY (1984), MINET (1991), FIEDLER (1991), HARVEY (1991). Polytomien sind zur Zeit nicht sicher auflösbare Verwandtschaftsverhältnisse. Details siehe im Text und in den Anmerkungen.
* = Taxon kommt nicht in Mitteleuropa vor.

© Entomologische Nachrichten und Berichte; downl

Ein gelegentlich gehörtes Argument ist, daß kladistische Systematik aufgrund der Komplexität der Verwandtschaftsverhältnisse sowieso nicht im System der bi- oder trinominalen Nomenklatur abgebildet werden könnte; in oberflächlicher, aber unzutreffender Logik wird dann daraus geschlossen, man könnte die Fortschritte der Kladistik in der Nomenklatur auch gleich ganz ignorieren. Kladistische Systematik bedeutet aber nicht, daß jede Verzweigungsstelle im evolutiven Stammbaum auch gleichzeitig eine Entsprechung in der Nomenklatur haben muß; wichtig ist primär nur, **daß alle erkannten und benannten Taxa monophyletisch sind.** Für die weiteren Untergliederungen und Schwestergruppenverhältnisse reichen in den Revisionen angegebene Stammbaumhypothesen aus; nicht jedes Detail muß nomenklatorisch sofort sichtbar sein. Für den Gebrauch in einer faunistischen Arteninventarliste reicht es im übrigen aus, die Arten in Familien und vielleicht noch Unterfamilien einzuteilen; Triben und Subtriben (und damit die Mehrzahl der noch ungelösten Verwandtschaftsfragen, die möglicherweise noch Änderungen am System auslösen können!) sind in einer faunistischen Liste nicht nötig. Ich habe diese Angaben in der vorliegenden Liste in erster Linie als Hintergrundinformation gegeben.

c) Die Großgruppensystematik der Tagfalter

Die Erforschung der Verwandtschaftsverhältnisse der Schmetterlinge untereinander und im Vergleich zu Außengruppen hat in den letzten zwei Jahrzehnten erhebliche Fortschritte gemacht, siehe die zusammenfassenden Arbeiten von KRISTENSEN (1984) und MINET (1986, 1991). Auch die Phylogenie der Tagfalter wurde dabei genauer untersucht (siehe etwa KRISTENSEN 1976, ACKERY 1984, SCOTT 1985, ROBBINS 1988 a, SCOTT & WRIGHT 1990; Überblick siehe SCOBLE 1992). Eine Darstellung des Wissensstandes siehe in Abbildung 1; zu einigen Detailfragen vergleiche auch in den Anmerkungen.

REINHARDTs ([1994]) Liste basiert weitgehend auf der Liste LERAUTs (1980) und entspricht im großen und ganzen auf Familienniveau der alten mitteleuropäischen Tagfaltersystematik, die seit über hundert Jahren in Gebrauch ist (Beispiel: HEINEMANN 1859) und, obwohl vielfach als unzutreffend erkannt, aus Bequemlichkeit immer wieder als Grundlage für weitverbreitete Bestimmungsbücher dient. REINHARDT nahm dabei bedauerlicherweise neben inzwischen erkannten Fehlern LERAUTs zusätzlich noch die (bei LERAUT absolut richtige) Vereinigung der Libytheiden und Satyriden mit den Nymphaliden zurück.

d) Gattungsabgrenzungsproblematik

Zur Systematik auf Artebene nehme ich hier nicht weiter Stellung; jedoch auf die Probleme auf Gattungsebene will ich detaillierter eingehen.

Die in europäischen Standardwerken (und auch anderswo) gebrauchte Systematik zumindest der Schmetterlinge, besonders deutlich bei den Tagfaltern, hat sich etwa seit Beginn des Jahrhunderts in erster Linie dadurch ausgezeichnet, daß

1. die meisten Bearbeiter nur die Tagfalterfauna ihres eigenen Faunengebiets bearbeitet haben und damit nah verwandte Artengruppen verschiedener Weltgegenden oftmals in ganz verschiedene Gattungen und höhere Einheiten des Systems gestellt wurden und insbesondere
2. die Gattungen immer kleiner (d. h. artenärmer) wurden. Diese Gattungsaufspaltungen basierten fast immer auf rein typologischen Untersuchungen, in denen Unterschiede festgestellt wurden, die dann als Anlaß dienten, eine neue Gattung aufzustellen. Diese Vorgehensweise endete oft genug beim logischen Ende: pro Gattung nur noch eine Art. Phylogenetische Betrachtungsweise fand meist keine Berücksichtigung; sie war insoweit auch nicht nötig, als monotypische Gattungen (= Gattungen mit nur einer Art) per definitionem immer monophyletisch sein müssen; eine triviale Feststellung, die keinerlei wissenschaftlichen Wert hat. Phylogenetisch sind die „atomisierten" Kleingattungen niemals begründet worden; es war immer nur das Finden von morphologischen Unterschieden, niemals deren verwandtschaftliche Interpretation, die zu den neuen Taxa führte. Dieser Vorgang der Gattungsatomisierung hat bei den Tagfaltern angefangen und dort auch seine größte Verbreitung gefunden; siehe viele der Anmerkungen zur Checkliste. Jedoch greift diese „Seuche" (scherzhaft: „akute Azuritis") zur Zeit auch auf andere Gruppen über; ich denke hier insbesondere an die Noctuiden, bei denen in den letzten Jahren eine Vielzahl von unnötigen und rein typologisch (meist genitalmorphologisch) begründeten Gattungsaufteilungen vorgenommen wurde (abschreckende Beispiele: Auftrennung der Gattung *Herminia* LATREILLE 1802 durch BERIO, siehe BERIO 1991, oder der Gattung *Noctua* LINNAEUS 1758 durch BECK et al. 1993). All diese Gattungsaufspaltungen haben die wissenschaftliche Erkenntnis über die Evolution der besagten Taxa in keiner Weise vorangebracht. Im Gegenteil, wenn der wissenschaftliche Informationsgehalt der hierarchischen Stufe Gattung sich nicht mehr wirklich vom Gehalt der Stufe Art unterscheidet (weil die meisten Gattungen nur noch eine oder wenige Arten umfassen), ist die Gattung obsolet geworden. Solange Systematik sich darin erschöpft, immer neue Zwerggattungen zu erschaffen, darüber aber den Überblick über das Ganze verliert, die Synthese der Verwandtschaftshypothesen aus der Detailerkenntnis

 ©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.biologiezentrum.at

über einzelne Arten und Artengruppen heraus versäumt, stagniert sie, kommt kein wirklicher wissenschaftlicher Fortschritt heraus. Konsequenterweise haben viele der extrem gattungsaufspaltenden Autoren dann auch die von ihnen bearbeitete Gattungsgruppe gleich zu einer Familie erhoben („Argynnidae": REUSS 1928, als „Argyreidae"; „Parnassiidae": BRYK 1922) – sie haben quasi die Gattungen zu Artengruppen und die Familien zu Gattungen oder Gattungsgruppen entwertet!

Typologische Systematik auf Gattungsebene, die ihr Heil nur in der Zerstückelung der Gattungen sieht, verschleiert nur die tatsächlichen Verwandtschaftsverhältnisse durch die unübersehbar große Vielfalt an Pseudogattungen. Ein Standpunkt als „Splitter" mag auf dem Artniveau vertretbar sein; auf dem Gattungsniveau dient diese Sichtweise nicht dem Erkenntnisgewinn. Systematik muß Unähnlichkeit von Arten und vorhandene Verwandtschaftsnähe gleichermaßen ausdrücken, und der beste Weg dafür ist, die Gattungen wieder größer zu fassen.

Ich habe daher versucht, den Gattungswildwuchs bei den Tagfaltern für die vorliegende Liste etwas zu lichten. Ziel dabei war zum einen soweit möglich die Erfüllung der obengenannten vier Kriterien für den Gebrauch monophyletischer Taxa; zum anderen waren es pragmatische Gesichtspunkte. Pragmatische Gesichtspunkte deshalb, weil Gattungen sowieso eine künstliche Kategorie sind (in der Natur gibt es keine Gattungen und höhere Taxa, nur die Art ist eine natürliche Einheit) und deswegen ihre Abgrenzung schlicht praktikabel sein muß. Eine Gattung muß auch für einen Laien ohne Detailkenntnis in Systematik (also beispielsweise für den durchschnittlichen Ökologen, Faunisten oder Naturschützer) einen gewissen Informationsgehalt haben, so daß er im Freiland die Gattung sofort ansprechen kann. Beispiel: Wenn einigermaßen plausibel gemacht werden kann, daß die großen Perlmuttfalter ein Monophylum sind (und das nehme ich aufgrund der apomorphen Merkmalsausprägung „Androkonienstreifen entlang der Vorderflügeladern beim Männchen" an), dann soll sich dies auch in einem einheitlichen Gattungsnamen *Argynnis* niederschlagen. Was nutzt es, wenn man statt dessen mindestens 6 verschiedene Namen (*Argynnis, Damora, Argyronome, Speyeria, Fabriciana, Mesoacidalia*) gebrauchen muß, es dafür aber keine phylogenetische Rechtfertigung gibt? Oder: Für die „Feuerfalter" bei den Bläulingen gibt es schon einen fast einheitlich gebrauchten deutschen Trivialnamen (nämlich eben „Feuerfalter"); warum soll man diese Arten also nicht auch in der belegbar monophyletischen Gattung *Lycaena* zusammenfassen, anstelle allein in Deutschland für 7 (für Laien oft kaum unterscheidbare) Arten mindestens 3 Gattungsnamen (*Lycaena, Heodes, Palaeochrysophanus*; nach manchen Autoren müßte man noch mehr Genera verwenden) zu ge- (oder miß-)brauchen? Es gibt viele solcher Beispiele.

Ich habe mich daher bemüht, in dieser Liste nur solche Gattungsnamen zu gebrauchen, die nach meiner Kenntnis
a) als monophyletisch begründbar und gleichzeitig
b) „praktikabel", also auch für den Nichtspezialisten einigermaßen nachvollziehbar sind.
(Diese Vorgehensweise ähnelt dem von ROBBINS & HENSON 1986, S. 88, vorgeschlagenen Verfahren, „Monophylie" und „Stabilität" als Kriterien zu nehmen. Der von mir gewählte Begriff „Praktikabilität" umfaßt durchaus neben anderen den Faktor „Stabilität", auch wenn es in etlichen Fällen erst einmal zu geänderten Gattungskombinationen kommt; jedoch ist ein System, das auf großen, weit gefaßten Gattungen basiert, langfristig gesehen sicherlich sehr viel stabiler und im Detail „änderungstoleranter" als ein nur auf Klein- und Kleinstgattungen basierendes System.)

Da eine solche Vorgehensweise bei Tagfaltern zumindest in Deutschland bisher noch nicht sehr üblich ist, fehlen natürlich vielfach die Kenntnisse über phylogenetisch auswertbare Merkmale, eben weil sich bisher nur wenige um deren Erforschung gekümmert haben; in der vorliegenden Liste hat das pragmatische (und vielleicht manchmal auch das spekulative?) Element sicher das eine oder andere Mal überwogen. Es mag also sehr wohl sein, daß sich einige der hier gewählten Einteilungen nicht halten lassen, sobald phylogenetisch ausgewertete Untersuchungen vorliegen. Aber vielleicht dient dieser Systemvorschlag auch als Anregung und Anstoß, noch offene Fragen der phylogenetischen Systematik der Tagfalter endlich mit dem richtigen, zeitgemäß kladistischen Methodeninventar anzugehen.

Kommentiertes systematisches Verzeichnis

Die 193 hier aufgelisteten Arten entsprechen dem von REINHARDT (in litt., in Vorb.) mir vorgegebenen Arteninventar; ursprünglich (REINHARDT [1994]) waren 203 Arten aufgelistet, wobei einige Arten wegen nachweislich nicht autochthonem Vorkommen in der Bundesrepublik wieder gestrichen, dafür wenige neue Namen aufgenommen wurden. Eine verbindliche Aussage über das heutige oder frühere Vorkommen sowie über den definitiven Status jeder aufgeführten Art auf dem Gebiet der Bundesrepublik kann ich hier nicht treffen; die faunistische Bewertung der einzelnen Arten bleibt einer sorgfältigen Bearbeitung vorbehalten, die Literaturzitate und Sammlungsbelege kritisch auswerten muß. Das vorliegende Verzeichnis ist also deswegen keine aktuelle Bestandsliste der deutschen Fauna.

© Entomologische Nachrichten und Berichte; downl

Ein Artenverzeichnis, das die autochthone Fauna eines Gebiets wiedergibt, sollte streng zwischen einheimischen und Wanderarten einerseits, die beide natürlicherweise im Gebiet zu finden sind, sowie Exoten andererseits, die nur durch anthropogene Mithilfe importiert wurden und im Regelfall keine stabilen Populationen aufbauen können, unterscheiden. Auch Falschmeldungen aufgrund von Fehldeterminationen oder nomenklatorischem Wirrwarr in früheren Arbeiten gehören nicht in eine Faunenliste. An diese Kriterien ist in der späteren faunistischen Bearbeitung ein strenger Maßstab anzulegen, vergleiche etwa als empfehlenswertes Muster EBERT & RENNWALD (1991).

Nicht berücksichtigt wurden hier in der Regel systematische Detailfragen; die Gattungsnamen wurden zwar größtenteils nach HEMMING (1967) und BRIDGES (1988) überprüft, aber es fand keine systematische Abklärung auf Ebene der Artnamen statt; es sind außer in Einzelfällen keine Synonymien angegeben.

Der Internationale Code der Zoologischen Nomenklatur (ICZN 1985) erlaubt 5 Kategorien für wissenschaftliche Namen in der Zoologie:
Gattung (Untergattung) (superspecies) art unterart.
Im Regelfall werden für eine faunistische Artenliste zwei Kategorien [also Gattung art] ausreichen; jedoch habe ich in der vorliegenden Liste mehrfach die Kategorie Untergattung verwendet, um in artenreicheren Gattungen eine weitere, feinere Untergliederung vorzunehmen. Ob diese Untergattungsnamen verwendet werden, kann der einzelne Bearbeiter selbst entscheiden; in jedem Fall falsch ist es jedoch, die Untergattungen automatisch zu Gattungen zu erheben, wie es beispielsweise FORSTER & WOHLFAHRT (1955 und in den übrigen Bänden) regelmäßig vorgeführt haben. Zumindest bei sehr artenreichen Gruppen (beispielsweise den Bläulingen der Großgattungen *Plebeius* und *Polyommatus*) würde es sich aber auch in der faunistischen Bearbeitung meiner Meinung nach empfehlen, Untergattungsnamen zu verwenden; der Informationsgehalt dieser Untergattungen ist teilweise sehr groß.

Unterartnamen habe ich in der Liste grundsätzlich nicht verwendet, weil mit diesen Namen vielfach ein ähnlich inflationärer Mißbrauch stattfand wie mit Gattungsnamen. Es mag in manchen Einzelfällen sinnvoll und faunistisch oder zoogeografisch bedeutsam sein, auch Unterarten zu verwenden oder, sofern im Bearbeitungsgebiet mehrere vorkommen, auch getrennt aufzuführen; der jeweilige Bearbeiter für einzelne Familiengruppen sollte aber dabei einen sehr strengen Maßstab anlegen und insbesondere Teile von klinalen Übergangsreihen nicht mit Namen belegen.

Die durch hochgestellte Ziffern[n] gekennzeichneten Anmerkungen und Kommentare sind am Ende der Liste aufgeführt.
Taxa der Familiengruppe mit vorangestelltem Stern sind nicht in Mitteleuropa einheimisch. (Es sind nicht alle außermitteleuropäischen Taxa aufgeführt.)
Die in Deutschland vorkommenden Familien, Unterfamilien, Triben und Gattungen sind **halbfett** dargestellt.

Verwendete Abkürzungen:

* = Taxon der Familiengruppe, das nicht in Mitteleuropa autochthon vorkommt.

\# = Art beziehungsweise Gattung, deren autochthones und/oder permanentes Vorkommen in Deutschland zweifelhaft ist; für Details vergleiche REINHARDT (in Vorb.).
(Nicht in der Liste aufgeführt sind die Arten *Spialia orbifer* (HÜBNER, 1829) [Hesperiidae], *Pieris ergane* (GEYER, 1828) [Pieridae], *Lycaena thersamon* (ESPER, 1784), *Tomares ballus* (FABRICIUS, 1787), *Cupido decoloratus* (STAUDINGER, 1886), *Glaucopsyche* (*Iolana*) *iolas* (OCHSENHEIMER, 1816), *Polyommatus (Polyommatus) escheri* (HÜBNER, 1823) [Lycaenidae], *Brenthis hecate* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775), *Melitaea trivia* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775), *Melitaea asteria* (FREYER, 1828), *Neptis rivularis* (SCOPOLI, 1763), *Erebia montana* (DE PRUNNER, 1798), *Satyrus actaea* (ESPER, 1780) [Nymphalidae], deren Meldung für Deutschland auf Fehlidentifikationen beruhte, vergleiche REINHARDT (in Vorb.).)

TA = Typusart einer Gattung

TL = Typische Lokalität einer Art (= Fundort des Holotyps)

Familiengruppe Rhopalocera, Tagfalter [1]
Überfamilie Hesperioidea, Unechte Tagfalter [2]
Familie Hesperiidae, Dickkopffalter [2]
*Unterfamilie Coeliadinae [3]
*Unterfamilie Pyrrhopyginae
Unterfamilie Pyrginae
Gattung *Spialia* SWINHOE, [1912]
Spialia sertorius (HOFFMANNSEGG, 1804)
Gattung *Pyrgus* HÜBNER, [1819]
Pyrgus malvae (LINNAEUS, 1758)
Pyrgus armoricanus (OBERTHÜR, 1910)
Pyrgus alveus (HÜBNER, 1803) [4]
Pyrgus trebevicensis (WARREN, 1926) [4]
Pyrgus accretus (VERITY, 1925) [4]
Pyrgus warrenensis (VERITY, 1928)
Pyrgus serratulae (RAMBUR, 1840)
Pyrgus cirsii (RAMBUR, 1840)
Pyrgus onopordi (RAMBUR, 1840)

 d Berichte; download unter www.biologiezentrum.at

Pyrgus carthami (HÜBNER, 1813)
Pyrgus andromedae (WALLENGREN, 1853)
Pyrgus cacaliae (RAMBUR, 1840)
Gattung *Carcharodus* HÜBNER, [1819]
Carcharodus alceae (ESPER, 1780)
Carcharodus lavatherae (ESPER, 1783)
Carcharodus flocciferus (ZELLER, 1847)
Gattung *Erynnis* SCHRANK, 1801
Erynnis tages (LINNAEUS, 1758)
*Unterfamilie Trapezitinae
Unterfamilie Heteropterinae [5]
Gattung *Heteropterus* DUMÉRIL, 1806
Heteropterus morpheus (PALLAS, 1771)
Gattung *Carterocephalus* LEDERER, 1852
Carterocephalus palaemon (PALLAS, 1771)
Carterocephalus silvicolus (MEIGEN, 1829)
Unterfamilie Hesperiinae
Gattung *Thymelicus* HÜBNER, [1819]
Thymelicus sylvestris (PODA, 1761)
Thymelicus lineola (OCHSENHEIMER, 1806) [6]
Thymelicus acteon (ROTTEMBURG, 1775)
Gattung *Hesperia* FABRICIUS, 1793
Hesperia comma (LINNAEUS, 1758)
Gattung *Ochlodes* SCUDDER, 1872
Ochlodes venatus (BREMER & GREY, 1853) [7]
*Unterfamilie Megathyminae
Überfamilie Papilionoidea, Echte Tagfalter [8]
Familie Papilionidae, Ritterfalter [9]
*Unterfamilie Baroniinae [10]
Unterfamilie Parnassiinae [11]
Gattung *Parnassius* LATREILLE, 1804 [12]
Parnassius apollo (LINNAEUS, 1758)
Parnassius phoebus (FABRICIUS, 1793) [13]
Parnassius mnemosyne (LINNAEUS, 1758)
#Gattung *Zerynthia* OCHSENHEIMER, 1816
#*Zerynthia polyxena* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)
Unterfamilie Papilioninae [14]
Gattung *Papilio* LINNAEUS, 1758
Papilio machaon LINNAEUS, 1758
Gattung *Iphiclides* HÜBNER, [1819] [15]
Iphiclides podalirius (LINNAEUS, 1758)
Familie Pieridae, Weißlinge [16]
*Unterfamilie Pseudopontiinae
Unterfamilie Dismorphiinae [17]
Gattung *Leptidea* **BILLBERG, 1820**
Leptidea sinapis (LINNAEUS, 1758) [18]
Unterfamilie Coliadinae
Gattung *Colias* FABRICIUS, 1807
Colias palaeno (LINNAEUS, 1761)
Colias phicomone (ESPER, 1780)
Colias hyale (LINNAEUS, 1758)
Colias alfacariensis RIBBE, 1905
Colias crocea (FOURCROY, 1785) [19]
Colias myrmidone (ESPER, 1780)
Gattung *Gonepteryx* [LEACH], [1815]
Gonepteryx rhamni (LINNAEUS, 1758)
Unterfamilie Pierinae
Gattung *Aporia* HÜBNER, [1819]
Aporia crataegi (LINNAEUS, 1758)
Gattung *Pieris* SCHRANK, 1801 [20]
Pieris brassicae (LINNAEUS, 1758)
Pieris rapae (LINNAEUS, 1758)
Pieris napi (LINNAEUS, 1758)
Pieris bryoniae (HÜBNER, 1791) [21]
Gattung *Pontia* FABRICIUS, 1807 [22]
Pontia daplidice (LINNAEUS, 1758) [23]
Pontia edusa (FABRICIUS, 1777) [23]
Pontia callidice (HÜBNER, 1800)
Gattung *Anthocharis* BOISDUVAL et al. [1833] [24]
Anthocharis cardamines (LINNAEUS, 1758)
Familie Lycaenidae, Bläulinge [25]
*Unterfamilie Poritiinae [26]
*Unterfamilie Miletinae [27]
*Unterfamilie Curetinae [28]
Unterfamilie Lycaeninae [29]
Tribus Lycaenini [30]
Gattung *Lycaena* FABRICIUS, 1807
Lycaena dispar (HAWORTH, 1803)
Lycaena virgaureae (LINNAEUS, 1758)
Lycaena phlaeas (LINNAEUS, 1761)
Lycaena tityrus (PODA, 1761)
Lycaena alciphron (ROTTEMBURG, 1775)
Lycaena hippothoe (LINNAEUS, 1761)
Lycaena helle ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)
Tribus Theclini [31]
Subtribus Thecliti
Gattung *Thecla* FABRICIUS, 1807
Thecla betulae (LINNAEUS, 1758)
Gattung *Neozephyrus* SIBATANI & ITO, 1942
Neozephyrus quercus (LINNAEUS, 1758) [32]
Tribus Eumaeini [33]
Subtribus Eumaeiti
Gattung *Satyrium* SCUDDER, 1876
Satyrium ilicis (ESPER, 1779)
Satyrium w-album (KNOCH, 1782)
Satyrium acaciae (FABRICIUS, 1787)
Satyrium spini ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)
Satyrium pruni (LINNAEUS, 1758) [34]
Gattung *Callophrys* BILLBERG, 1820
Callophrys rubi (LINNAEUS, 1758)
Tribus Polyommatini [35]
Subtribus Polyommatiti
Jamides-Sektion [36]
#Gattung *Lampides* HÜBNER, [1819]
#*Lampides boeticus* (LINNAEUS, 1767) [37]

© Entomologische Nachrichten und Berichte; downl

Leptotes-Sektion
#Gattung *Leptotes* SCUDDER, 1876
#*Leptotes pirithous* (LINNAEUS, 1767) [38]
Cupido-Sektion
Gattung *Cupido* SCHRANK, 1801 [39]
Cupido minimus (FUESSLY, 1775)
#*Cupido osiris* MEIGEN, 1829
Cupido argiades (PALLAS, 1771)
Lycaenopsis-Sektion [40]
Gattung *Celastrina* TUTT, 1906
Celastrina argiolus (LINNAEUS, 1758)
Glaucopsyche-Sektion
Gattung *Glaucopsyche* SCUDDER, 1872 [41]
Untergattung *Glaucopsyche (Glaucopsyche* SCUDDER, 1872)
Glaucopsyche (Glaucopsyche) alexis (PODA, 1761)
Untergattung *Glaucopsyche (Maculinea* VAN EECKE, 1915) [42]
Glaucopsyche (Maculinea) arion (LINNAEUS, 1758)
Glaucopsyche (Maculinea) teleius (BERGSTRÄSSER, 1779)
Glaucopsyche (Maculinea) nausithous (BERGSTRÄSSER, 1779)
Glaucopsyche (Maculinea) alcon ([DENIS & SCHIFF.], 1775) [43]
Glaucopsyche (Maculinea) rebeli (HIRSCHKE, 1904) [43]
Gattung *Scolitantides* HÜBNER, [1819] [44]
Untergattung *Scolitantides (Pseudophilotes* BEURET, 1958)
Scolitantides (Pseudophilotes) baton (BERGSTRÄSSER, 1779)
Scolitantides (Pseudophilotes) schiffermuelleri (HEMMING, 1929)
Untergattung *Scolitantides (Scolitantides* HÜBNER, [1819])
Scolitantides (Scolitantides) orion (PALLAS, 1761)
Polyommatus-Sektion [45]
Gattung *Plebeius* KLUK, 1780 [46]
Untergattung *Plebeius (Plebeius* KLUK, 1780) [47]
Plebeius (Plebeius) argus (LINNAEUS, 1758)
Plebeius (Plebeius) idas (LINNAEUS, 1761)
Plebeius (Plebeius) argyrognomon (BERGSTRÄSSER, 1779)
Untergattung *Plebeius (Vacciniina* TUTT, [1909])
Plebeius (Vacciniina) optilete (KNOCH, 1781)
Gattung *Polyommatus* LATREILLE, 1804
Untergattung *Polyommatus (Aricia* REICHENBACH, 1817) [48], [50]
Polyommatus (Aricia) agestis ([DENIS & SCHIFF.], 1775)
Polyommatus (Aricia) artaxerxes (FABRICIUS, 1793)
Polyommatus (Aricia) eumedon (ESPER, 1780) [49]
Untergattung *Polyommatus (Albulina* TUTT, [1809]) [50]
Polyommatus (Albulina) orbitulus (DE PRUNNER, 1798)
Untergattung *Polyommatus (Agriades* HÜBNER, [1819]) [50]
Polyommatus (Agriades) glandon (DE PRUNNER, 1798)
Untergattung *Polyommatus (Agrodiaetus* HÜBNER, 1822) [50]
Polyommatus (Agrodiaetus) damon ([DENIS & SCHIFF.], 1775)
Untergattung *Polyommatus (Cyaniris* DALMAN, 1816) [50]
Polyommatus (Cyaniris) semiargus (ROTTEMBURG, 1775)
Untergattung *Polyommatus (Meleageria* DE SAGARRA, 1926) [51]
Polyommatus (Meleageria) coridon (PODA, 1761)
Polyommatus (Meleageria) bellargus (ROTTEMBURG, 1775)
Polyommatus (Meleageria) daphnis ([DENIS & SCHIFF.], 1775)
Untergattung *Polyommatus (Polyommatus* LATREILLE, 1804) [52]
Polyommatus (Polyommatus) dorylas ([DENIS & SCHIFF.], 1775)
Polyommatus (Polyommatus) amandus (SCHNEIDER, 1792)
Polyommatus (Polyommatus) thersites (CANTENER, 1837)
Polyommatus (Polyommatus) icarus (ROTTEMBURG, 1775)
Polyommatus (Polyommatus) eros OCHSENHEIMER, 1808
Familie Riodinidae [53]
Gattung *Hamearis* HÜBNER, [1819]
Hamearis lucina (LINNAEUS, 1758)
Familie Nymphalidae [54]
Unterfamilie Heliconiinae [55]
Tribus Heliconiini
Subtribus Argynniti [56]
Gattung *Argynnis* FABRICIUS, 1807 [57]
Untergattung *Argynnis (Argynnis* FABRICIUS, 1807)
Argynnis (Argynnis) paphia (LINNAEUS, 1758)
#*Argynnis (Argynnis) pandora* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)
Argynnis (Argynnis) laodice (PALLAS, 1771)

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.biologiezentrum.at

Untergattung *Argynnis (Speyeria* SCUDDER, 1872) [58]
Argynnis (Speyeria) aglaja (LINNAEUS, 1758)
Argynnis (Speyeria) adippe ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)
Argynnis (Speyeria) niobe (LINNAEUS, 1758)
Gattung *Issoria* HÜBNER, [1819] [59]
Issoria lathonia (LINNAEUS, 1758)
Gattung *Brenthis* HÜBNER, [1819] [60]
Brenthis daphne ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)
Brenthis ino (ROTTEMBURG, 1775)
Subtribus Boloriiti [61]
Gattung *Boloria* MOORE, [1900] [62]
Untergattung *Boloria (Boloria* MOORE, [1900])
Boloria (Boloria) pales ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)
Boloria (Boloria) napaea (HOFFMANNSEGG, 1804)
Boloria (Boloria) aquilonaris STICHEL, 1908
Untergattung *Boloria (Clossiana* REUSS, 1920) [63]
Boloria (Clossiana) eunomia (ESPER, 1799) [64]
Boloria (Clossiana) selene ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)
Boloria (Clossiana) euphrosyne (LINNAEUS, 1758)
Boloria (Clossiana) thore (HÜBNER, 1806)
Boloria (Clossiana) titania (ESPER, 1793)
Boloria (Clossiana) dia (LINNAEUS, 1767)
Unterfamilie Nymphalinae [65]
Tribus Nymphalini [66]
Gattung *Vanessa* FABRICIUS, 1807 [67]
Vanessa atalanta (LINNAEUS, 1758)
#*Vanessa vulcania* (GODART, 1819) [68]
Vanessa cardui (LINNAEUS, 1758)
#*Vanessa virginiensis* (DRURY, 1773)
Gattung *Nymphalis* KLUK, 1780 [69]
Nymphalis io (LINNAEUS, 1758) [69]
Nymphalis antiopa (LINNAEUS, 1758)
Nymphalis urticae (LINNAEUS, 1758) [69]
Nymphalis polychloros (LINNAEUS, 1758)
Nymphalis vaualbum ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775) [70]
Nymphalis xanthomelas ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)
Nymphalis c-album (LINNAEUS, 1758) [71]
Gattung *Araschnia* HÜBNER [1819]
Araschnia levana (LINNAEUS, 1758)
Tribus Melitaeini [72]
Subtribus Euphydryiti
Gattung *Euphydryas* SCUDDER, 1872 [73]
Euphydryas maturna (LINNAEUS, 1758)
Euphydryas cynthia ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)
Euphydryas intermedia (MÉNÉTRIÉS, 1859)
Euphydryas aurinia (ROTTEMBURG, 1775) [74]
Euphydryas glaciegenita (VERITY, 1928) [74]
Subtribus Melitaeiti
Gattung *Melitaea* FABRICIUS, 1807 [75]
Melitaea cinxia (LINNAEUS, 1758)
Melitaea phoebe ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)
Melitaea didyma (ESPER [1777])
Melitaea diamina (LANG, 1789)
Melitaea athalia (ROTTEMBURG, 1775) [76]
Melitaea spec.? („Feuchtwiesen-*athalia*") [77]
Melitaea britomartis ASSMANN, 1847 [78]
Melitaea centroposita ISSEKUTZ & KOVACS, 1954 [78]
Melitaea parthenoides KEFERSTEIN, 1851
Melitaea aurelia NICKERL, 1850
Unterfamilie Limenitidinae [79]
Tribus Limenitidini
Gattung *Limenitis* FABRICIUS, 1807 [80]
Limenitis populi (LINNAEUS, 1758)
Limenitis camilla (LINNAEUS, 1764)
Limenitis reducta STAUDINGER, 1901
*Unterfamilie Charaxinae
Unterfamilie Apaturinae [81]
Gattung *Apatura* FABRICIUS, 1807
Apatura iris (LINNAEUS, 1758)
Apatura ilia ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)
*Unterfamilie Morphinae [82]
*Unterfamilie Brassolinae [82]
Unterfamilie Satyrinae [83]
Tribus Elymniini [84]
Subtribus Lethiti
Gattung *Pararge* HÜBNER [1819]
Pararge aegeria (LINNAEUS, 1758) [85]
Gattung *Lasiommata* WESTWOOD, 1841 [86]
Lasiommata megera (LINNAEUS, 1767)
Lasiommata maera (LINNAEUS, 1758)
Lasiommata petropolitana (FABRICIUS, 1787)
Gattung *Lopinga* MOORE, [1893] [86]
Lopinga achine (SCOPOLI, 1763)
Tribus Satyrini [87]
Subtribus Coenonymphiti
Gattung *Coenonympha* HÜBNER, [1819]
Coenonympha pamphilus (LINNAEUS, 1758)
Coenonympha tullia (O. F. MÜLLER, 1764)
Coenonympha hero (LINNAEUS, 1761)
Coenonympha gardetta (DE PRUNNER, 1798)
Coenonympha arcania (LINNAEUS, 1761)

© Entomologische Nachrichten und Berichte; download unter www.pelagia.de

Coenonympha glycerion (BORKHAUSEN, 1788)
Coenonympha oedippus (FABRICIUS, 1787)
Subtribus Manioliti
Gattung *Aphantopus* WALLENGREN, 1853 [88]
Aphantopus hyperantus (LINNAEUS, 1758)
Gattung *Maniola* SCHRANK, 1801 [89]
Untergattung *Maniola (Maniola* SCHRANK, 1801)
Maniola (Maniola) jurtina (LINNAEUS, 1758)
Untergattung *Maniola (Hyponephele* MUSCHAMP, 1915)
Maniola (Hyponephele) lycaon (ROTTEMBURG, 1774)
Untergattung *Maniola (Pyronia* HÜBNER, [1819])
Maniola (Pyronia) tithonus (LINNAEUS, 1771)
Subtribus Erebiiti
Gattung *Erebia* DALMAN, 1816
Erebia ligea (LINNAEUS, 1758)
Erebia euryale (ESPER, 1805)
Erebia eriphyle FREYER, 1836
Erebia manto ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)
Erebia epiphron (KNOCH, 1783)
Erebia pharte (HÜBNER, 1804)
Erebia melampus (FUESSLY, 1775)
Erebia aethiops (ESPER, 1777)
Erebia medusa ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)
Erebia pluto (DE PRUNNER, 1798)
Erebia gorge (HÜBNER, 1804)
Erebia tyndarus (ESPER, 1781)
Erebia pronoe (ESPER, 1834)
Erebia styx FREYER, 1834
Erebia oeme (HÜBNER, 1804)
Erebia meolans (DE PRUNNER, 1798)
Erebia pandrose (BORKHAUSEN, 1788)
Subtribus Satyriti [90]
Gattung *Hipparchia* FABRICIUS, 1807 [91]
Hipparchia fagi (SCOPOLI, 1763) [91]
Hipparchia hermione (LINNAEUS, 1764) [91]
Hipparchia semele (LINNAEUS, 1758)
Hipparchia statilinus (HUFNAGEL, 1766)
Gattung *Oeneis* HÜBNER, [1819]
Oeneis glacialis (MOLL, 1783)
Gattung *Chazara* MOORE, [1893]
Chazara briseis (LINNAEUS, 1764)
Gattung *Aulocera* BUTLER, 1867 [92]
Aulocera circe (FABRICIUS, 1775)
Gattung *Arethusana* DE LESSE, 1951
Arethusana arethusa ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)
Gattung *Minois* HÜBNER, [1819]
Minois dryas (SCOPOLI, 1763)
Subtribus Melanargiiti
Gattung *Melanargia* MEIGEN, [1828]
Melanargia galathea (LINNAEUS, 1758)
*Unterfamilie Calinaginae
#Unterfamilie Danainae [93]
#Gattung *Danaus* KLUK, 1780 (94)
#*Danaus plexippus* (LINNAEUS, 1758) [95]
*Unterfamilie Ithomiinae [96]
*Unterfamilie Tellervinae [96]
#Unterfamilie Libytheinae [97]
#Gattung *Libythea* FABRICIUS, 1807
#*Libythea celtis* (LAICHARTING, 1782)

Anmerkungen

[1] Die Tagfalter (Rhopalocera) bilden ein gut zu belegendes Monophylum, bestehend aus den Überfamilien Hesperioidea und Papilionoidea (vergleiche EHRLICH 1958: 331 ff.; KRISTENSEN 1976, ACKERY 1984, SCOTT 1985, SCOBLE 1986, MINET 1991), im Gegensatz zu vielen früheren Annahmen (vergleiche etwa die klassischen Bestimmungsbücher wie FORSTER & WOHLFAHRT 1955, HIGGINS & RILEY 1978 a oder auch HIGGINS 1975, die die Hesperiiden in die Nähe der Pyraloidea stellten). Es ist eine bemerkenswerte Feststellung, daß seit mindestens 37 Jahren bekanntes (EHRLICH 1958!) und längst mehrfach bestätigtes Wissen immer noch nicht in die Standardwerke Eingang gefunden hat. Neuere Forschungen (SCOBLE 1986, 1990, SCOBLE & AIELLO 1990) identifizierten die neotropischen Hedyloidea als wahrscheinliche Schwestergruppe zu den „klassischen" Tagfaltern. Vergleiche auch Abb. 1. Siehe auch Anmerkung [8].

Aufgrund von Merkmalszuständen, die nach heutiger Interpretation als plesiomorphe Ausprägungen aufgefaßt werden, und von Konvergenzerscheinungen wurden die Hesperioidea (einzige Familie: Hesperiidae) früher gelegentlich in die Nähe der Pyraloidea gestellt. Dies läßt sich nach moderner Interpretation nicht mehr halten. Es gibt jedoch keine aktuelle phylogenetische Analyse der Dickkopffalter; die hier angegebenen 7 Unterfamilien (kombiniert nach ACKERY 1984, SCOTT & WRIGHT 1990 und HÄUSER 1993 c) sind deswegen möglicherweise nicht alle monophyletisch, und ihre Beziehungen untereinander sind nicht hinreichend geklärt (vergl. auch SCOTT & WRIGHT 1990). Von den hier genannten Unterfamilien sind die Coeliadinae beschränkt auf die Paläotropen; die Pyrrhopyginae auf die Neotropen; die Pyrginae kommen weltweit vor; die Trapezitinae sind endemisch australisch-papuanisch; die Hesperiinae (inklusive Heteropterinae) kommen weltweit vor; und die Megathyminae sind neotropisch. – Hingegen ist in der amerikanischen Lite-

 Berichte; download unter www.biologiezentrum.at

raturtradition oft eine ganz andere Familieneinteilung zu finden (siehe beispielsweise BRIDGES 1988), mit unter anderem den Megathymiden als einer separaten Familie mit zwei Unterfamilien; jedoch ist auch dieses „Modell" bisher nicht besser phylogenetisch belegt.

Diese Gruppe läuft in der Literatur teilweise unter dem Namen Euschemoninae (BROCKMANN, pers. Mitt.); BRIDGES (1988) hingegen führt die Euschemoninae separat von den Coeliadinen, wobei er anstelle von Coeliadinae EVANS 1937 den Namen Rhopalocamptinae EVANS 1934 benutzt.

Ob die drei Taxa *alveus, trebevicensis* und *accretus* tatsächlich drei vollwertige Biospecies darstellen, müßte noch durch weitere Studien (Zucht, chemische Systematik etc.) überprüft werden. Ihre getrennte Erfassung in der Faunistik und im Naturschutz erscheint vorläufig aber sinnvoll.

Die Heteropterinae werden von manchen Autoren zu den Hesperiinae hinzu gestellt (zum Beispiel ACKERY 1984). Jedoch trennen SCOTT & WRIGHT (1990) und HÄUSER (1993 c) die Heteropterinae (= in Europa die Gattungen *Heteropterus* + *Carterocephalus*) wieder als eigene Unterfamilie ab. Weitere phylogenetische Studien sind nötig.

Der Artname *lineola* ist ein Substantiv (LINEOLA [Latein] = das Linchen, Verkleinerungsform von LINEA = die Linie) und kein Adjektiv, deswegen darf die Endung nicht an das Geschlecht der Gattung angepaßt werden (DE JONG 1984). – Im übrigen gibt es Bestrebungen, daß die Anpassungsregel für adjektivische Artnamen an das Geschlecht des jeweiligen Gattungsnamens (ICZN 1985, Artikel 31 (b)) bei der nächsten Neuauflage des Codes gestrichen werden soll.

Laut ANIKIN et al. (1993) ist *O. venatus* eine ostpaläarktische Art (Amurgebiet und Primorje), die in Europa gar nicht vorkommt; die bei uns fliegenden Falter müßte man nach diesen Autoren als *O. faunus* TURATI, 1905 bezeichnen. Eine Überprüfung dieser Frage wäre notwendig; auch ob der TURATIsche Name der älteste verfügbare für die europäischen Populationen ist. LUKHTANOV & LUKHTANOV (1994) sehen hingegen *faunus* und *venatus* weiter als konspezifisch an; dieser Auffassung schließe ich mich vorläufig an.

Die Papilionoidea in der hier verwendeten Abgrenzung, also alle „echten" Tagfalter umfassend (BRIDGES 1988 ist einer der wenigen Autoren, die für die Echten Tagfalter zwei Überfamilien gebrauchen; diese eher unübliche Interpretation erscheint nach heutiger Kenntnis nicht sinnvoll), sind ein sicheres Monophylum; die Arbeit von SHIELDS (1989) muß als eine eher exotische Interpretation der Sachlage angesehen werden und ist phylogenetisch zur Zeit nicht nachvollziehbar.

Die Familie Papilionidae wird heute häufig als Adelphotaxon zu allen anderen echten Tagfaltern angesehen (so auch in Abb. 1) (vergleiche aber auch HÄUSER 1993 d und Anmerkung [16]). Es wurden mehrfach mehr oder weniger kladistisch orientierte Verwandtschaftsanalysen der Familie durchgeführt (z. B. MUNROE 1961, HANCOCK 1983, IGARASHI 1984, MILLER 1987), jedoch zeigte HÄUSER (1993 b), daß bei weitem noch nicht alle Probleme gelöst sind.

Monotypische, urtümliche Unterfamilie mit nur einer Art in Mexiko.

Die Monophylie dieser Gruppe ist zur Zeit nicht belegbar, vergleiche HÄUSER (1990, 1993 a, 1993 b). Wahrscheinlich müssen alle Gruppen der Papilionidae neu analysiert werden. Ich folge hier hauptsächlich HÄUSER (1993 a).

Die Untergliederung der Gattung *Parnassius* in getrennte Gattungen oder auch nur Untergattungen erscheint momentan absolut unnötig. Es lassen sich zwar mehrere höchstwahrscheinlich monophyletische Artenkomplexe definieren, jedoch würde dafür sicherlich der Status von Artengruppen ausreichen; auch sind die Monophylie und die Schwestergruppenverhältnisse dieser Artengruppen noch ungeklärt. Ich folge hier deswegen in diesem Aspekt nicht der Liste von HÄUSER (1993 a), der mehrere Untergattungen annahm. Nicht sinnvoll angesichts der großen Homogenität der Arten ist eine Aufspaltung in getrennte Gattungen, wie sie beispielsweise KOÇAK (1989) vornahm, ihm folgend bedauerlicherweise auch HUEMER & TARMANN (1993). Im übrigen ist KOÇAKs Gattungsname *Adoritis* für die abgeleitete *mnemosyne*-Artengruppe sowieso jüngeres Synonym von *Driopa* KORSHUNOV, 1988 (siehe HÄUSER 1993 a). Eine Untergliederung in drei Untergattungen auf der Basis der oligophagen Raupenfutterpflanzenbeziehungen verwendet KREUZBERG (1995): Er unterteilt die Gattung in die an Fumariaceen fressende Untergattung *Tadumia* MOORE, [1902] (TA *acco* GRAY, [1853]), die an Crassulaceen und Saxifragaceen fressende Untergattung *Parnassius* s. str. und die an Scrophulariaceen fressende Untergattung *Kreuzbergius* KORSHUNOV 1990 (TA *simo* GRAY, 1852). Nach KREUZBERGs Interpretation sind alle drei Verhaltensweisen abgeleitete (apomorphe) Merkmale, jedoch eine phylogenetische Interpretation der Schwestergruppenbeziehungen steht weiterhin aus. Es ist wohl eher davon auszugehen, daß nur eine dieser Futterpflan-

© Entomologische Nachrichten und Berichte; dow

zenpräferenzen die ursprüngliche Synapomorphie der Gattung *Parnassius* ist (eventuell die für Crassulaceen/Saxifragaceen?) und die anderen dann zwei (unabhängige?) abgeleitete Neuerwerbungen innerhalb der Gattung darstellen. Dementsprechend ist mindestens eine von KREUZBERGs Untergattungen (also *Parnassius* s. str.?) von der Definition her paraphyletisch.

HÄUSER (1993 a) trennte die europäischen Populationen der Alpen, in der Literatur bisher meist als Unterart von *phoebus* geführt, als eigene Art *sacerdos* STICHEL, 1906 ab; die nominotypische Population von *phoebus* lebt in Asien. HÄUSERs Interpretation basiert jedoch bisher nur auf dem Vergleich mit den nordamerikanischen Populationen und nicht mit den nominotypischen in Asien. Ich vermute zwar, daß die alpinen Falter sich durchaus als nicht konspezifisch gegenüber den nordamerikanischen verhalten; jedoch fehlt der Nachweis dafür gegenüber den mit Sicherheit näher verwandten asiatischen Populationen. Deswegen führe ich hier vorläufig die alpinen Populationen weiterhin als Unterart *P. phoebus sacerdos*. HÄUSERs Interpretation ist zwar nicht unwahrscheinlich, aber bisher nicht belegt.

Vergleiche MILLER (1987), HÄUSER (1993 a, 1993 b).

Es wäre zu überprüfen, ob und inwieweit der Gattungsname *Iphiclides* HÜBNER, [1819] nur allein auf die ein oder zwei europäischen Arten anzuwenden ist. Arten aus der Verwandtschaft in anderen Gegenden stehen heute in den Gattungen *Eurytides* HÜBNER, [1821], *Pathysa* REAKIRT, 1865 oder auch möglicherweise *Graphium* SCOPOLI, 1777, wahrscheinlich noch in anderen Genera.

Ob die Pieriden das Adelphotaxon zu den Papilionidae darstellen (EHRLICH 1958, SCOTT 1985, BRIDGES 1988) (und dann eine Schwestergruppenbeziehung zwischen [Papilionidae + Pieridae] einerseits und [Lycaenidae + Riodinidae + Nymphalidae] andererseits besteht) oder ob die Pieriden, wie hier gewählt, Schwestergruppe zu den [Lycaenidae + Riodinidae + Nymphalidae] sind (nach ACKERY 1984; vergleiche auch Anmerkung [9]), ist noch nicht sicher geklärt (vergleiche HÄUSER 1993 d). Als dritte Möglichkeit stellt ROBBINS (1988a) die Papilionidae, Pieridae und Lycaenidae zusammen als eine nicht weiter aufgelöste Polytomie den Riodinidae, Libytheidae (bei ROBBINS als eigene Familie gewertet) und Nymphalidae gegenüber. – Auch die phylogenetische Untergliederung der Pieridae ist bisher noch unzureichend untersucht, die Unterfamilien folgen hier ACKERY (1984).

Diese Unterfamilie hat ihren Artenschwerpunkt in der Neotropis. In der Paläarktis kommen nur wenige Arten, wohl alle aus der Gattung *Leptidea*, vor.

In einer erst kürzlich erschienenen Arbeit (LORKOVIC 1993) wurde das Vorkommen einer weiteren, zumindest genitaliter offenbar sicher anzusprechenden *Leptidea*-Art, *L. reali* REISSINGER, 1989, für Europa nachgewiesen, die auch schon in Mittel- (Österreich!) und Nordeuropa (Schweden) gefunden wurde und deren Vorkommen in Deutschland zur Zeit nicht ausgeschlossen werden kann. LORKOVICs Arbeit ist sehr gründlich und läßt vermuten, daß *L. reali* tatsächlich eine separate Art darstellt; weitere Studien dazu und zur Verbreitung beider Taxa sind dringend notwendig.

In den letzten Jahren hat sich die östliche, sehr variable Art *Colias erate* (ESPER, 1805) stark nach Westen (nach Mitteleuropa) ausgebreitet; sie ist zur Zeit aus der Slowakischen und der Tschechischen Republik sowie auch in Niederösterreich nachgewiesen. Nachweise für die Bundesrepublik stehen bisher noch aus, man sollte jedoch gezielt diese Frage im Auge behalten (Donautal, Sachsen?).

Für die „kleinen" Kohlweißlinge wurde vielfach der Gattungsname *Artogeia* VERITY, 1947 gebraucht. Ich bin aber der Überzeugung, daß nach der Herausnahme der habituell synapomorphen „großen" Kohlweißlinge der Rest der Arten nicht mehr monophyletisch ist. Diese Auffassung vertraten auch GEIGER & SCHOLL (1985: 27), die ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den „großen" Kohlweißlingen und der Artengruppe um *P. rapae* (L., 1758) fanden und diesen beiden als Schwestergruppe die *napi*-Artengruppe gegenüberstellten, sowie ROBBINS & HENSON (1986). Deswegen gebrauche ich hier *Pieris* SCHRANK, 1801 als einheitlichen Gattungsnamen für „große" und „kleine" Kohlweißlinge ohne Untergattungen. Vergleiche auch Anmerkung [22].

Der Status von *P. bryoniae* ist weiterhin umstritten. Einerseits weisen enzymelektrophoretische Untersuchungen darauf hin, daß *bryoniae* keine eigene Art, sondern wegen der hohen genetischen Übereinstimmung nur eine genetisch festgelegte ökologische Rasse von *P. napi* ist (GEIGER & SCHOLL 1985, GEIGER & SHAPIRO 1992); andererseits gibt es morphologische Unterschiede in allen Stadien, die immer wieder als „arttrennend" eingeschätzt werden, und beide Taxa kommen am Fuß der Alpen und in vielen Alpentälern syntopisch und teilweise synchron vor, offenbar ohne einen permanenten Hybridgürtel zu bilden (was als Artkriterium eigentlich ausreichen könnte, wenn es denn für alle Regionen mit geeigneten Methoden bewiesen

 ©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.biologiezentrum.at

wäre). Dieses Problem führt immer wieder zu Kontroversen und ist bislang nicht hinreichend und befriedigend geklärt; es müßten die Verhältnisse in den Alpen endlich mit adäquaten, modernen Methoden untersucht werden (Kernfrage ist: ist ein Genfluß zwischen *bryoniae* und *napi* mehr oder weniger regelmäßig vorhanden oder nicht, und wenn ja, wo?). Ähnliches gilt für viele der nordischen und holarktischen Populationen der *napi*-Gruppe; ausschließlich mit morphologischen Unterschieden lassen sich im Zweifelsfall keine biologischen Artgrenzen nachweisen. Für Zwecke der Faunistik und des Naturschutzes sollte man beide Taxa aber ruhig weiterhin getrennt behandeln, da sie ökologisch offenbar andere Nischen besetzen.

Manche Autoren (z. B. KUDRNA 1986, SCOTT 1986 b, BRIDGES 1988) schließen auch noch die Gattung *Pontia* FABRICIUS, 1807 mit *Pieris* zusammen. Ich folge diesem Schritt hier vorläufig nicht, weil dann erst mehrere ostpaläarktische (z. B. *Baltia* MOORE, 1878, TA *shawii* BATES, 1873) und vielleicht auch nearktische oder andere Gattungen auf ihre eventuelle Einbeziehung in *Pieris* hin überprüft werden müßten. In den Arbeiten von GEIGER (z. B. GEIGER & SCHOLL 1985) wurden die außereuropäischen Arten bisher nicht ausreichend berücksichtigt. Weitere Studien zur Phylogenie wären hier dringend nötig.

Auch der Status der beiden erst vor einigen Jahren als Arten getrennten Taxa *daplidice* und *edusa* (GEIGER et al. 1988, WAGENER 1988) ist nicht unumstritten; REINHARDT (1992 und briefl.) meint, daß es vielleicht doch nur verschiedene Formen einer Art seien, und auch HUEMER & TARMANN (1993) führen sie nur als Unterarten auf.

Die Gattungen *Anthocharis* BOISDUVAL et al. [1833] (TA *cardamines* LINNAEUS, 1758), *Zegris* BOISDUVAL, 1836 (TA *eupheme* ESPER, [1805]) und *Euchloe* HÜBNER, [1819] (TA *ausonia esperi* KIRBY, 1871 durch Entscheid der ICZN) (nach BACK 1991 bereits inklusive *Elphinstonia* KLOTS, 1930, TA *charlonia* DONZEL, 1842) sind einander imaginalhabituell und präimaginalmorphologisch sehr ähnlich, höchstwahrscheinlich untereinander sehr nah verwandt und unterscheiden sich primär nur in dem rein typologischen Merkmal „Vorderflügelapex mit" beziehungsweise „ohne rote Zeichnung" (vergl. etwa HIGGINS 1975). Es erscheint unwahrscheinlich, daß *alle drei* genannten Gattungen Monophyla darstellen. Deswegen ist anzunehmen, daß eine phylogenetische Studie eines Tages dazu führen wird, diese drei Gattungen zu vereinigen. In diesem Fall würde der älteste Name (*Euchloe*) auch für den deutschen Aurorafalter Gültigkeit erlangen.

Die Lycaenidae wurden von ELIOT (1973) sehr fein untergliedert; er unterschied 8 Unterfamilien unter Ausschluß der Riodiniden (vergleiche dazu auch Anmerkung [53]).

Nach SCOTT & WRIGHT (1990), FIEDLER (1991) und ELIOT (1992); bei ELIOT (1973) noch in Poritiinae + Lipteninae untergliedert.

Nach SCOTT & WRIGHT (1990), FIEDLER (1991) und ELIOT (1992); bei ELIOT (1973) noch in Miletinae + Liphyrinae untergliedert.

[28] Die eigenartigen Tentakelorgane der Raupen der Curetinae sind höchstwahrscheinlich nicht homolog zu den Tentakelorganen der Lycaeninae. FIEDLER (1991), folgend ROBBINS (1988 a, 1988 b), vermutet, daß die Curetinen zusammen mit den Poritiinen und Miletinen ein Monophylum und insgesamt die Schwestergruppe zu den Lycaeninen bilden könnten. Siehe auch FIEDLER et al. (1955)

Dies ist die artenreichste Unterfamilie der Lycaenidae. ELIOT (1973) untergliederte die Gruppe noch in drei Unterfamilien (Lycaeninae, Theclinae, Polyommatinae), aber zumindest die Theclinae waren paraphyletisch (SCOTT & WRIGHT 1990), während die wie hier größer gefaßte Gruppe sicher ein Monophylum ist. Vergleiche die Diskussion der Phylogenie dieser Gruppe bei FIEDLER (1991).

Diese Tribus war bisher in der Holarktis in viele Minigattungen zerstückelt. Angesichts der großen Gleichförmigkeit in Larval- und Imaginalmorphologie sowie Futterpflanzenwahl wäre aber jede Aufspaltung ohne vorherige phylogenetische Analyse, insbesondere unter Berücksichtigung der außereuropäischen Gruppen, sinnlos und die Verwandtschaftsverhältnisse verschleiernd; nur in den Tropen gibt es noch einige wenige weitere zu rechtfertigende, artenarme Gattungen. Vergleiche SCOTT (1986 b), KUDRNA (1986) und FIEDLER (1991).

Die Monophylie dieser Tribus ist noch nicht sicher belegt (FIEDLER 1991).

Für diese Art galt bisher der monotypische Gattungsname *Quercusia* VERITY, 1943. Jedoch gehört die Art *quercus* zu einer insbesondere in der Ostpaläarktis artenreichen Gruppe, die zur Zeit auf die Gattungen *Neozephyrus* SIBATANI & ITO, 1942, *Favonius* SIBATANI & ITO, 1942 (beide Gattungen in derselben Arbeit beschrieben) sowie etliche weitere, genauso unzureichend phylogenetisch begründete Genera aufgeteilt ist. Diese überwiegend ostasiatische Gruppe ist

© Entomologische Nachrichten und Berichte; dow

relativ homogen, die meisten Raupen scheinen an Fagaceae zu leben. Eine vollwertige kladistische Revision liegt bisher nicht vor, die jüngste Arbeit zu dieser Gruppe (HSU & LIN 1994) weist wegen einer zu mechanischen Merkmalsauswahl und schwer nachvollziehbaren Interpretationen noch zu viele Schwächen auf. Da die Unterschiede zwischen *Quercusia, Neozephyrus* und *Favonius* (und anderen Gattungen) nach bisheriger Kenntnis keine phylogenetisch belegbaren Gattungsunterschiede sind, wird man die betroffenen Taxa sicher zukünftig zu einer Gattung zusammenfassen (FIEDLER, mündl.). *Quercusia* ist (genauso wie die anderen ostasiatischen Namen) in jedem Fall jüngeres Synonym; ich entschied mich hier zugunsten des häufiger benutzten ältesten Namens *Neozephyrus*, der zur Zeit auch die artenreichste der verschiedenen Gattungen bezeichnet. Auch ANIKIN et al. (1993) verwendeten bereits diese neue Kombination (während hingegen nach meiner Kenntnis in einer Publikation *quercus* bisher noch nicht mit *Favonius* kombiniert wurde). LUKHTANOV & LUKHTANOV (1994) führen die Art *quercus* sogar in der Gattung *Thecla* FABRICIUS, 1807; diese sehr weitreichende Vorgehensweise müßte allerdings erst noch begründet werden.

Die Zipfelfalter, die in deutschsprachiger Literatur noch immer als eine Einheit behandelt werden, gehören zu zwei ganz unterschiedlichen Gruppen, den Theclini (siehe Anmerkung [31]) und den Eumaeini. Die Eumaeini haben ihren Artenschwerpunkt in der Neotropis (weit über 1000 Arten, insgesamt die artenreichste Tribus der Bläulinge überhaupt), bei uns in Mitteleuropa kommen nur zwei Gattungen vor, die keinerlei nähere Verwandtschaft mit den einheimischen Theclini aufweisen. Es gibt jedoch noch viele ungelöste Probleme zur Phylogenie der beiden Triben (vergleiche die Diskussion bei SCOTT & WRIGHT 1990).

Es ist bisher nicht phylogenetisch belegt worden, daß *S. pruni* in eine getrennte Gattung oder Untergattung (*Fixsenia* TUTT, [1907]) zu stellen sei; der Hauptunterschied, die vogelkotmimetische Puppe, ist sicher nicht mehr als eine Autapomorphie, die allein keinen Gattungsunterschied ergeben kann, insbesondere weil die in *Satyrium* verbleibenden Arten dann sicher paraphyletisch sind. Auch die Verwendung des Gattungsnamens *Nordmannia* TUTT, [1907] (etwa als Untergattung für eine Teilgruppe von Arten) erscheint – zumindest ohne Vorliegen einer phylogenetischen Begründung – völlig unnötig. *Satyrium* ist eine sehr artenreiche, holarktisch verbreitete Gruppe.

Dies ist die in der Paläarktis artenreichste Tribus der Bläulinge. Insbesondere in den eremischen und mediterranen Klimazonen sowie in den Gebirgen Asiens sind hier einige hundert Arten zu finden. Eine Gesamtrevision der Gruppe auf phylogenetischer Basis steht noch aus. Die aktuell in der Literatur vorzufindende Klassifizierung zeichnet sich durch eine unglaubliche Zersplitterung der Gattungen unter ausschließlich typologischen Gesichtspunkten aus; ein Überblick über verwandtschaftliche Zusammenhänge ist deswegen aus der systematischen Literatur nicht mehr zu erlangen. Ich habe mich hier, in Absprache mit FIEDLER (1991 und mündlich), darum bemüht, ein wenig Struktur in das Chaos hineinzubringen. Da die phylogenetische Basis in den meisten Fällen noch fehlt, ist es durchaus wahrscheinlich, daß sich noch die eine oder andere Gattungszuordnung ändern wird.

Lampides boeticus wird (nach ELIOT 1973) auch in einer getrennten monotypischen *Lampides*-Sektion geführt; jedoch bestehen imaginal- und larvalmorphologisch große Affinitäten mit der deutlich größeren *Jamides*-Sektion, so daß ich hier (folgend FIEDLER 1991) *Lampides* zur *Jamides*-Sektion hinzufüge.

L. boeticus ist kein fester Bestandteil der deutschen Fauna.

Auch *Leptotes pirithous* gehört nicht zur einheimischen Fauna.

Da der Unterschied zwischen den Gattungen *Everes* HÜBNER, [1819] und *Cupido* SCHRANK, 1801 primär auf dem rein typologischen Merkmal „Schwänzchen vorhanden – nicht vorhanden" beruht und auch genitalmorphologisch keine relevanten Unterschiede festzustellen sind (vergl. HIGGINS 1975), habe ich hier beide Gattungen vereinigt (KUDRNA 1986; FIEDLER mündlich).

Die in den altweltlichen Tropen so artenreiche *Lycaenopsis*-Sektion ist in Europa nur mit einer Art vertreten. Die ganze Gruppe wurde von ELIOT & KAWAZOÉ (1983) revidiert.

Diese holarktische, relativ artenreiche Gruppe ist in Mitteleuropa nur mit wenigen Arten vertreten. Es hat den Anschein, daß die Gattung *Glaucopsyche* SCUDDER, 1872 nach Ausschluß von *Maculinea* VAN EECKE, 1915 und anderen Teilgruppen nicht mehr monophyletisch ist. Die hier gewählte Vereinigung von *Maculinea* (und u. a. auch *Iolana* BETHUNE-BAKER, 1914) mit *Glaucopsyche* als Untergattung stellt hingegen eine sehr viel wahrscheinlicher monophyletische Einheit dar.

Vergleiche Anmerkung [41]. Auch wenn *Maculinea* selbst natürlich ein Monophylum darstellt, scheint es

 ©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.biologiezentrum.at

nicht die Schwestergruppe von *Glaucopsyche*, sondern nur eine Teilgruppe davon zu sein, d. h. *Glaucopsyche* ist nach Ausschluß von *Maculinea* paraphyletisch.

Der Status von *rebeli* und *alcon* (Arten oder ökologische Rassen?) ist weiterhin (in erster Line mangels genetischer Studien; unterschiedliche Wirtsameisenarten allein stellen noch keinen sicheren Artunterschied dar) nicht zuverlässig geklärt.

(44) Die Untergliederung der Artengruppe rund um *baton* und *orion* (mit vielen außereuropäischen Vertretern in Asien und Nordamerika) in mehrere Gattungen überzeugt nicht durch phylogenetisch begründete Argumente. Ich entschloß mich hier deshalb, den ältesten Namen (*Scolitantides* HÜBNER, [1819]) als gültigen Gattungsnamen anzuerkennen und *Pseudophilotes* BEURET, 1958 als Untergattung zu führen (so auch ECKWEILER briefl.). Welche der vielen anderen Gattungen aus der Gruppe (z. B. *Philotes* SCUDDER, 1876 und andere, vergleiche etwa MATTONI 1977) noch zu *Scolitantides* zu stellen wären, müßte noch untersucht werden.

Die *Polyommatus*-Sektion, die artenreichste in der Gruppe, bereitet weiterhin die größten Probleme. Eine umfassende phylogenetische Revision liegt bisher nicht vor. Die alleserschlagende Vielzahl von Gattungen, die zur Zeit in der Paläarktis in Gebrauch ist, ist nicht hilfreich. Erste Versuche, das Chaos zu lichten, wurden von SCOTT (1986 b) für das in dieser Gruppe wesentlich artenärmere Nordamerika sowie von KUDRNA (1986) vorgenommen, wobei leider meist keine Begründungen für neue Kombinationen geliefert wurden, weswegen manche Plazierung schwer nachvollziehbar wird. Ich folge hier in der Hauptsache FIEDLER (1991 und mündlich).

Plebeius KLUK, 1780 hat eindeutig Priorität über *Plebejus* KLUK, 1802 (siehe PACLT 1955, SCHURIAN & FIEDLER 1994, LUKHTANOV & LUKHTANOV 1994), jedoch ist *Plebeius* mit „i" ein über hundertfünfzig Jahre lang nicht benutzter Name. Gemäß Artikel 58 (3) des Codes (ICZN 1985) wird diese Variation der Schreibweise von „i" und „j" als „identisch" angenommen; und außerdem ist der Name *Plebejus* in ebendieser Schreibweise mit „j" bereits in die „Official List" zoologischer Namen aufgenommen worden (PACLT 1955; KUDRNA, pers. Mitt.). Wahrscheinlich wird hier über die letztendlich zu verwendende Schreibweise eine Entscheidung der Internationalen Nomenklaturkommission nötig werden. (Vergleiche auch Anmerkungen (69) und (94).) – Ich verwende hier nur zwei Untergattungen (für Mitteleuropa; vergleiche auch Anmerkung (50)); weitere Studien sind nötig. Es ist zur Zeit nicht sicher, ob sowohl *Polyommatus* wie auch *Plebeius* jeweils Monophyla sind (nur dann wären beide Gattungen zu trennen), welche Arten in welche Gattung zu stellen wären und wie die Schwestergruppenbeziehungen aussehen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß man alle diese Arten später unter dem älteren Gattungsnamen *Plebeius* (bzw. gegebenenfalls *Plebejus*) vereinigen wird, vergleiche SCOTT (1986 b).

Die Trennung von „*Plebeius*" *argus* und „*Lycaeides*" *idas/argyrognomon* in zwei Gattungen ist völlig willkürlich-typologisch und beruht nur auf dem Beindorn.

Unter dem Untergattungsnamen *Aricia* REICHENBACH, 1817 sind hier alle Geraniaceen- und Cistaceenfresser in der Gruppe vereinigt (eine gut belegte Synapomorphie), also auch *Eumedonia* FORSTER, 1938 und weitere mediterrane und asiatische Kleingattungen. Auch die Unterschiede im Genitalapparat rechtfertigen keine Trennung zwischen *Aricia, Eumedonia* und anderen Taxa. Genitalmorphologische Merkmale können sich sehr schnell in der Evolution ändern, während oligophage Wirtspflanzenbeziehungen in der Regel sehr viel stabiler (und damit aussagekräftiger) sind (vergl. ACKERY 1988).

Siehe Anmerkung (48): Es gibt keine phylogenetisch zwingende Rechtfertigung, *Eumedonia* von *Aricia* abzutrennen.

Der Status der Taxa *Aricia* REICHENBACH, 1817, *Albulina* TUTT, [1909], *Agriades* HÜBNER, [1819], *Agrodiaetus* HÜBNER, 1822, *Cyaniris* DALMAN, 1816 (und weiteren, außerdeutschen) ist zur Zeit noch nicht völlig geklärt. Die Zuordnung von *Aricia* zu *Polyommatus* ist noch durchaus diskutabel; LELIÈVRE (1992) und ihm folgend SCHURIAN & FIEDLER (1994) und WAGENER (mündl.) stellten *Aricia* zu *Plebeius*. LUKHTANOV & LUKHTANOV (1994) sowie ECKWEILER und KUDRNA (mündl.) jedoch ordnen die Arten von sowohl *Aricia* wie auch den meisten anderen Untergattungen allesamt zu *Polyommatus*, und dieser Linie folge ich hier. Für eine zuverlässige Entscheidung fehlen einfach zur Zeit noch die Grundlagen, vergleiche auch Anmerkung (46).

Lysandra HEMMING, 1933 und *Meleageria* DE SAGARRA, 1926 bilden zusammen ein Monophylum (LELIÈVRE 1992; siehe auch SCHURIAN & FIEDLER 1994: Fußnote 1). Zwar ist die kleine Gruppe von Taxa um *daphnis* die Schwestergruppe zu den bisher als *Lysandra* zusammengefaßten Arten; jedoch erscheint es in Anbetracht der großen Vielzahl von Arten in *Polyommatus* insgesamt nicht sinnvoll, eine so kleine Gruppe,

© Entomologische Nachrichten und Berichte; dow

die sicheres Adelphotaxon einer anderen, etwas größeren und sicher monophyletischen Gruppe ist, als isolierte kleine Untergattung beizubehalten. Die Vereinigung der beiden Taxa unter dem älteren Synonym ist deswegen sowohl unter kladistischen wie pragmatischen Gesichtspunkten sinnvoll.

Die hier unter dem Subgenus *Polyommatus (Polyommatus)* zusammengefaßten Arten können zur Zeit nicht als Monophylum sicher belegt werden; möglicherweise ist dieses Arrangement noch eine paraphyletische Restgruppe. Weitere Studien sind nötig.

Die Riodiniden sind eine schwerpunktmäßig neotropische Familie; in Europa kommt nur eine Art vor, in der Ostpaläarktis sowie in Südostasien kommen wohl einiges über zwanzig Arten zusammen. – Viele Autoren haben in den letzten Jahren die Gruppe als eine Unterfamilie der Lycaenidae geführt (folgend beispielsweise EHRLICH 1958, SCOTT 1985, SCOTT & WRIGHT 1990), in den meisten Fällen aber gestützt auf das Auftreten von myrmekophilen Beziehungen sowohl bei Lycaeniden wie auch bei Riodiniden (siehe u. a. MALICKY 1969). Jedoch sind die Argumente beispielsweise von SCOTT & WRIGHT (1990: 191–192) nicht überzeugend; insbesondere die Myrmekophilie bei den Riodiniden ist nämlich ganz offensichtlich ein konvergent entstandener Merkmalskomplex, der auf nur wenige, abgeleitete Teilgruppen der Riodiniden beschränkt ist und sicher ***nicht*** zum Grundbauplan der Riodinidae gehört (HARVEY 1987, DEVRIES 1990). Die Lycaeniden sind aber genauso wie die Riodiniden offensichtlich ebenfalls eine primär myrmekoxene Gruppe; die „echten" Myrmekophilieorgane (Tentakelorgane und Dorsales Nektarorgan) sind beschränkt auf die Unterfamilie Lycaeninae, wobei die Curetinen und die Miletinen unabhängige Sonderbildungen vorweisen können (FIEDLER 1991: 39–48). Weiterhin zeigten neuere Untersuchungen (u. a. ROBBINS 1988 a, 1988 b, 1989, MARTIN & PASHLEY 1992; FIEDLER, mündlich), daß die Riodiniden möglicherweise nähere Beziehungen zu den Nymphaliden aufweisen. Es spricht einiges dafür, daß die Riodiniden Schwestergruppe der Nymphaliden und nicht der Lycaeniden sind. Solange die Verhältnisse nicht sicher geklärt sind, ist es auf jeden Fall besser (entgegen dem momentanen Trend!), die Riodiniden als eigene Familie zu führen (siehe auch Abb. 1); wenn man die Riodiniden trotzdem als die frühest abgespaltene Unterfamilie zu den Lycaeniden stellen will, so darf das in jedem Fall ***nicht*** mit den Beziehungen zwischen Lycaeniden, Riodiniden und Ameisen begründet werden, da diese polyphyletisch entstanden sind. Es müßte auch zuerst nachgewiesen werden, daß die Lycaeniden ohne die Riodiniden kein Monophylum sind. – Die moderne Untergliederung der Riodiniden in fünf wahrscheinlich jeweils monophyletische Unterfamilien wird in der Arbeit von HARVEY (1987) detailliert dargestellt. Wichtig für uns in Europa ist, daß alle altweltlichen Riodiniden zu einem Monophylum, der Unterfamilie Hamearinae, die – als einzige Gruppe der Riodiniden – nur in der Alten Welt vorkommt, gehören.

Die hier vorgestellte Untergliederung der Nymphalidae folgt in erster Linie HARVEY (1991), der einen ansprechenden und überzeugenden Vorschlag geliefert hat. Gegenüber anderen Autoren (etwa ACKERY 1984, SCOTT 1986 b und vielen anderen) unterscheidet sich diese Klassifizierung hauptsächlich im Bereich der Argynninae/Heliconiinae (siehe dort) sowie im „satyroiden Komplex" aus mehreren Unterfamilien. In der internationalen Literatur hat sich die phylogenetisch sicher begründbare Erweiterung der Nymphaliden um Gruppen wie etwa die Satyrinen, Danainen und andere seit EHRLICH (1958) längst durchgesetzt; nur speziell der deutsche Sprachraum hinkt hinterher. Zwar sind die ausgeschlossenen Gruppen wie Danainen, Libytheinen etc. (aber offenbar gilt dies nicht für die Satyrinen!) jeweils für sich genommen als Monophyla gut begründbar; jedoch ist die in der allgemeinen Bestimmungsliteratur bisher unter dem Namen Nymphalidae zusammengefaßte Gruppe nach Ausschluß der übrigen „Familien" mit Sicherheit eine paraphyletische, wenn nicht sogar polyphyletische Restgruppe und damit in der kladistischen Systematik unzulässig. – Zwar sind die Verwandtschaftsverhältnisse einzelner Unterfamilien innerhalb der Nymphalidae noch umstritten; jedoch wird sich am hier vertretenen Konzept der Nymphalidae im weiteren Sinn insgesamt sicher nicht mehr viel ändern.

Daß die holarktischen und paläotropischen Arten der *Argynnis*-Verwandtschaft in die Nähe der neotropischen Heliconiinae zu stellen sind, haben verschiedene Studien immer wieder unabhängig voneinander aufgezeigt (u. a. ACKERY 1984: 18, MARTIN & PASHLEY 1992, HÄUSER 1993 c); bereits EHRLICH (1958) vermutete dies, und sogar REUSS (1920) deutete es schon an. Es ist deshalb nur logisch, diese Nähe auch im System auszudrücken; ich folge hier somit HARVEY (1991). Da der Familiengruppenname Heliconiinae SWAINSON, 1827 älter ist als Argynninae DUPONCHEL, [1835], ist er auch zu verwenden, auch wenn das für manchen Mitteleuropäer vielleicht ungewohnt aussieht. (Grammatikalisch korrekt wäre zwar die Form Argynnidinae, weil der Wortstamm von *Argynnis* Argynnid-, nicht Argynn- ist; aber Opinion 161 der ICZN legte die etablierte Schreibweise so fest, siehe BRIDGES 1988.)

 Berichte; download unter www.biologiezentrum.at

[56] Es ist durchaus nicht als gesichert anzusehen, daß man die Perlmuttfalter, wie von WARREN et al. (1946) bis HARVEY (1991) immer wieder vorgeschlagen, in zwei Subtriben untergliedern kann und soll (siehe dazu Anmerkung [60]); eine phylogenetische Analyse steht meines Wissens noch aus. Da jedoch der Artenschwerpunkt der Gruppe in der Ostpaläarktis und der Nearktis liegt, mit weiteren Vertretern aber fast weltweit, kann eine solche Untersuchung natürlich nicht beschränkt auf Europa durchgeführt werden. Die Gruppe ist (ähnlich wie die Lycaeniden) bisher in der Literatur extrem untergliedert; es ist beispielsweise schwer nachvollziehbar, wieso *paphia* in einer anderen Gattung als *pandora* stehen soll oder *adippe* in einer anderen als *aglaja*. Im deutschen Sprachraum basiert die generische Untergliederung und Zerstückelung der Perlmuttfalter in erster Linie auf den Arbeiten von REUSS (1920–1936, hier nicht komplett erfaßt), die nicht nur ihrer Zeit gemäß rein typologisch orientiert sind, sondern zusätzlich auf den Leser doch teilweise eher etwas konfus wirken; REUSS' Gattungsaufspaltungen aus der nearktischen Fauna wurden völlig zu Recht in Amerika bisher auch weitgehend ignoriert. WARREN (1944), DOS PASSOS & GREY (1945), WARREN et al. (1946) und WARREN (1955) berufen sich in ihren besser konzipierten Klassifizierungen der „Argynninae" (auf denen wohl die meisten späteren Autoren aufbauten) gleichfalls auf rein morphotypologische Unterschiede (in erster Linie genitalmorphologisch basiert), ohne phylogenetische Begründungen für die Atomisierung der Gattungen zu liefern. Ich habe hier versucht, prinzipiell ähnlich wie schon KUDRNA (1986: 180 f.), in Details aber abweichend, die Arten einigermaßen praktikabel in Gattungen zusammenzustellen. Solange eine phylogenetische Untersuchung noch aussteht, bleibt vieles notgedrungen unklar.

Ich verstehe hier die Gattung *Argynnis* FABRICIUS, 1807 so, daß sie alle „großen", in der Regel als Raupe veilchenfressenden Perlmuttfalter mit Androkonienschuppen entlang der Vorderflügeladern beim Männchen umfaßt; dieses letztere Merkmal scheint eine sehr zuverlässige, weil komplexe, Synapomorphie zu sein, wobei natürlich das *Fehlen* dieses Merkmals bei verwandten Arten in jedem Einzelfall als primär fehlend oder sekundär reduziert erklärt werden muß. Die Untergattung *Argynnis (Argynnis)* sind dabei die Arten, bei denen die Silberzeichnung auf der Hinterflügelunterseite in Bänder aufgelöst ist (vergleiche Anmerkung [58]), also die ehemaligen Gattungen *Argynnis, Damora* NORDMANN, 1851 (syn. *Pandoriana* WARREN, 1942, siehe WARREN 1955) und *Argyronome* HÜBNER, [1819]; wahrscheinlich gehören auch ostpaläarktische Gruppen wie z. B. *Childrena* HEMMING, 1943 oder asiatisch-tropische wie *Argyreus* SCOPOLI, 1777 (Hinweis: dieser Name darf im Falle einer Synonymisierung gemäß Opinion 161 [1945; Opin. intern. Comm. zool. Nomencl. **2:** 307–318] nicht Priorität über *Argynnis* bekommen; siehe HEMMING 1967, BRIDGES 1988) dazu. REUSS (u. a. 1920, 1921 a, 1926 a, 1926 b) hat die morphologische Ausbildung der Androkonienschuppen und ihre Anordnung auf den Flügeladern sowie einige Genitalmerkmale rein typologisch zum Anlaß genommen, eine ganze Vielzahl von Gattungen mit teilweise recht sonderbar wirkenden Begründungen aufzustellen. – Die Art *laodice* fällt hier genitalmorphologisch und habituell aus dem Spektrum der übrigen Arten etwas heraus; es wäre möglich, daß detailliertere, phylogenetisch basierte Forschungen doch ergeben, daß diese Art entweder näher zu *Boloria* (KUDRNA, mündlich) oder (meiner Vermutung nach) zu *Brenthis* gehört; ausschließlich von der Genitalmorphologie her stellte sie WARREN (1955) zu den Boloriiti; dazu siehe aber Anmerkung [60]. (Die Morphologie der Genitalarmaturen ist generell einem starken Selektionsdruck ausgesetzt und dementsprechend in der Evolution meist schnell veränderlich und oft extrem plastisch; sie eignet sich deswegen in der Regel zwar gut, um nah verwandte Arten zu unterscheiden, ist aber auf den höheren Systemebenen weniger gut geeignet. Ihre Anwendung zur Unterscheidung von Gattungen darf stets nur auf Basis einer Verwandtschaftsanalyse erfolgen; genitalmorphologische Unterschiede allein – genauso wie alle anderen morphologischen Unterschiede – erlauben *per se* in keinem Fall die systematische Auftrennung höherer Taxa, erst ihre phylogenetische Interpretation, die Feststellung von Synapomorphien und Schwestergruppenbeziehungen eröffnen diese Deutungsmöglichkeit.)

[58] (Vergleiche Anmerkung [57].) Die Untergattung *Argynnis (Speyeria* SCUDDER, 1872) umfaßt hier die Arten, bei denen die Silberflecke in getrennten Punkten vorhanden sind (möglicherweise die plesiomorphe Ausprägung?). *Speyeria* wird traditionsgemäß für alle großen nordamerikanischen Arten verwendet (siehe etwa WARREN 1955, der bereits *Neoacidalia* REUSS, 1926 wieder mit *Speyeria* synonymisierte, oder SCOTT 1986 b), ist aber älter als *Fabriciana* REUSS, 1920, *Neoacidalia* oder *Mesoacidalia* REUSS, 1926. Auch wenn die Typusart von *Speyeria, idalia* DRURY, [1773], ein wenig „aberrant" aussieht, kann man wohl zur Zeit nicht mit rational-phylogenetischen Argumenten rechtfertigen, die nordamerikanischen „großen" Perlmuttfalter in andere Gattungen als ihre europäischen und asiatischen Verwandten zu stellen. Welche asiatischen Arten und Gattungen hier noch mit einzubeziehen sind, wäre noch zu klären. Ob die beiden von mir gewählten Untergattungen monophyletisch sind, ist noch nicht sicher; die Ausprägung der Zeichnung der Hinterflügelunterseite allein reicht zur Belegung sicher

© Entomologische Nachrichten und Berichte; dow

nicht aus, noch dazu solange die Monophylie beider Ausprägungen nicht belegt ist.

Issoria HÜBNER, [1819], eine schwerpunktmäßig afrikanische, aber fast weltweit vorkommende Gattung (WARREN 1955), unterscheidet sich von *Argynnis (Speyeria)* im wesentlichen nur durch das Fehlen von Androkonienstreifen entlang der Adern. Ob dies hier und bei anderen derartigen Gattungen primär oder sekundär ist, ist noch unbekannt.

Die Eingliederung von *Brenthis* HÜBNER, [1819] bei den Argynniti ist nicht ganz eindeutig; *Brenthis* steht in vielen Merkmalen vermittelnd zwischen den „großen" (= Argynniti) und „kleinen" (= Boloriiti, jeweils sensu HARVEY 1991) Perlmuttfaltern und gibt meiner Skepsis über die Rechtfertigung dieser Untergliederung (siehe Anmerkungen [56], [57]) Nahrung; es sieht eher so aus, als gäbe es fast ein Kontinuum von Übergängen. WARREN et al. (1946) stützten ihre Definition der beiden (heute Sub-)Triben ausschließlich auf das proximale Ende des Aedoeagus, das bei der einen Gruppe geöffnet, bei der anderen Gruppe geschlossen ist. Dieses Merkmalspaar läßt sich aber im günstigsten Fall nur als eine Apomorphie für **eine** der beiden Gruppen interpretieren, sicher jedoch ist die andere Ausbildung plesiomorph und damit als Klassifizierungsbasis unbrauchbar; mindestens eine der beiden Subtriben ist damit mit Sicherheit von der Definition her paraphyletisch. Eine Verwandtschaftsanalyse steht bisher wie in den meisten Fällen aus. – Auch habe ich zur Zeit gewisse Zweifel an der Monophylie der Gattung *Brenthis; B. hecate* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775) wirkt zumindest habituell auf den unbefangenen Beobachter eher wie eine etwas zu groß geratene *Boloria (Clossiana)* und deutlich anders als *ino* und *daphne*. (Wenn dies zutreffen sollte und phylogenetisch belegbar wäre, kämen wieder nomenklatorische Probleme auf uns zu: *hecate* ist nämlich die Typusart von *Brenthis,* womit ein neuer Gattungsname für *ino* und *daphne* und eventuell weitere Arten nötig werden würde, während *Brenthis* als älterer Name *Boloria* ersetzen würde. Es bleibt zu hoffen, daß die augenfälligen Ähnlichkeiten als plesiomorph erklärbar sind und damit nomenklatorische Änderungen nicht anfallen würden.)

Siehe Anmerkungen [56] und [60].

Ich habe mich entschlossen, hier, ähnlich wie SCOTT (1986 b) und KUDRNA (1986), die Gattungen *Clossiana* REUSS, 1920, *Proclossiana* REUSS, 1926 und *Boloria* MOORE, [1900] wieder zusammenzufassen, auch wenn ich sie teilweise als Untergattungen vorläufig noch gelten lassen möchte. Wenn man sich die nordeuropäischen und zirkumpolaren *Clossiana*-Arten mit ihren fließenden Übergängen zu *Boloria* s. str. sowie die generell große Ähnlichkeit in der Genitalmorphologie anschaut, erkennt man sofort, warum. Die Auftrennung durch WARREN (1955) basierte wieder nur auf einem einzigen genitalmorphologischen Merkmal ohne phylogenetische Deutung. Auch hier wäre noch zu klären, welche asiatischen und nordamerikanischen Gruppen einzubeziehen sind. REUSS (1920, 1921 a) selbst hatte bei der Beschreibung von *Clossiana* noch einige Arten, die wir heute in den Standardwerken bei *Clossiana* finden, in *Boloria* belassen.

Siehe Anmerkung [62].

Ich kann nicht sehen, wie man die monotypische *Proclossiana* als eigene Gattung oder Untergattung kladistisch belegt sinnvoll rechtfertigen will; *Proclossiana eunomia* müßte dann schon die Schwesterart zu *Boloria (Boloria)* oder zu *Boloria (Clossiana)* oder zu beiden gemeinsam sein, wofür es zur Zeit keine klaren Hinweise gibt; und selbst in diesem Fall wäre die Unterteilung unnötig und unpraktisch.

In dieser Abgrenzung, wie sie hier gebraucht wird (nach HARVEY 1991), ist die Unterfamilie Nymphalinae ziemlich sicher monophyletisch. (MARTIN & PASHLEY 1992 weichen mit ihrer Interpretation hier bisher als einzige Autoren ab, und ihr Datensatz ribosomaler DNA ist noch zu klein und lückenhaft, um bereits als zuverlässig gelten zu können – ihre Ergebnisse basieren nur auf diesem einen Merkmal! Wie unsicher die Interpretation ribosomaler RNA zur Klärung der Phylogenie der Großgruppen von Schmetterlingen insgesamt ist, zeigten WELLER et al. 1992; diese Methode ist ganz offenbar noch lange nicht ausgereift.) Sie ist besonders in den Tropen sehr artenreich. In Mitteleuropa kommen nur zwei der drei Triben sensu HARVEY (1991) vor.

Dies sind die „echten" Fleckenfalter, die in der gegebenen Abgrenzung gleichfalls ziemlich sicher monophyletisch sind (HARVEY 1991).

Ich habe mich entschlossen, die Gattung *Cynthia* FABRICIUS, 1807 wieder in *Vanessa* FABRICIUS, 1807 einzubeziehen. Der Grund liegt darin, daß die „braunen" Arten (= *Cynthia*) im Außengruppenvergleich die plesiomorpheren sind, die „schwarzen" Arten (= *Vanessa* s. str.) hingegen die abgeleiteten. Ich sehe bisher keine verläßliche Synapomorphie für *Cynthia* und nehme deshalb an, daß *Cynthia* nach Ausschluß des wahrscheinlichen Monophylums *Vanessa* eine paraphyletische Restgruppe ist, weswegen auch der Gebrauch als Untergattung nicht in Frage kommt. Beide Namen sind gleichalt; folgend Opinion 156 der ICZN

 Berichte; download unter www.biologiezentrum.at

muß *Vanessa* verwendet werden. Auch *Bassaris* HÜBNER, [1821] (TA *itea* FABRICIUS) ist höchstwahrscheinlich wieder mit einzubeziehen. Die von FIELD (1971) vorgenommene Aufteilung in drei getrennte Gattungen überzeugt nicht durch phylogenetische Argumentation (die Arbeit von FIELD ist rein typologisch orientiert); nicht alle von FIELD zur Trennung verwendeten Merkmale sind Apomorphien. – Die Schwestergruppe zu *Vanessa* s. l. könnte möglicherweise *Precis* HÜBNER, [1819] bzw. *Junonia* HÜBNER, [1819] (diese beiden Gattungen wurden von ACKERY 1988 bereits unter *Junonia* synonymisiert) sein. MARTIN & PASHLEY (1992) stellen *Vanessa* interessanterweise jedoch in die Nähe der Apaturinengattung *Asterocampa* RÖBER, [1916], allerdings auf sehr geringer Datenbasis (ein einziger Merkmalskomplex, nur wenige untersuchte Arten; siehe auch Anmerkung [65]) und deswegen nicht verläßlich, außerdem im Gegensatz zu allen bisher untersuchten morphologischen Merkmalen.

Es ist wohl mit Sicherheit davon auszugehen, daß *V. vulcania* in Deutschland nicht einheimisch ist. Die wenigen, reichlich rätselhaften Einzelbelege aus Ostdeutschland (wenn sie nicht einfach ausgesetzte Tiere waren) könnten die Nachkommen von eingeschleppten Weibchen sein. LEESTMANS (1978) hatte einige Belege genitalisiert, so daß zumindest die Identität (*V. vulcania* und nicht *V. indica*) feststeht. Im Gegensatz zu *V. atalanta, V. cardui* und *V. virginiensis* ist jedenfalls *V. vulcania* bisher nicht als Wanderfalter bekannt, der aus eigener Kraft regelmäßig nach Mitteleuropa gelangen könnte. – Im übrigen gehe ich in Übereinstimmung mit LEESTMANS (1978) davon aus, daß *V. vulcania* schon aus zoogeografischen und zeitlichen Gründen (kein natürlicher Genaustausch mehr seit vermutlich einigen Jahrmillionen) eine von *V. indica* (HERBST, 1794) getrennte Art ist; die Argumentation von OWEN & SMITH (1993; darin weitere Zitate zu dieser Problematik) überzeugt mich nicht, und insbesondere räumen sie selbst ein Isolationsalter von *V. vulcania* von mehreren Millionen Jahren ein.

Ich gehe aufgrund großer Übereinstimmung in Larval- und Imaginalmorphologie, Genitalanatomie und Futterpflanzenpräferenz davon aus, daß *Inachis* HÜBNER, [1819], *Aglais* DALMAN, 1816 und *Polygonia* HÜBNER, [1819] bei näherer Untersuchung als zu *Nymphalis* KLUK, 1780 gehörig erkannt werden. Die Abtrennung dieser Klein- beziehungsweise Mikrogattungen ist rein typologisch bedingt; wahrscheinlich ist *Nymphalis* ohne diese Arten paraphyletisch. Eine phylogenetische Revision wäre notwendig. Ein Merkmal, das bei allen Arten von *Nymphalis* im neuen Sinne zu finden ist, ist die gelb-schwarze Querstreifung des Costalrandes der Vorderflügel; dies wäre eine sofort sichtbare und damit diagnostische Synapomorphie der Gattung. – Zu *Aglais:* In der modernen nordamerikanischen Literatur (z. B. SCOTT 1986 b) wird die mit *urticae* nah verwandte Art *milberti* GODART, 1819 bereits innerhalb von *Nymphalis* aufgeführt; weiterhin zeigt die himalayanische Art *cashmirensis* KOLLAR habituell eindeutige Übergänge zu den „großen Füchsen", weswegen ich die Gattung *Aglais* hier bedenkenlos mit *Nymphalis* vereinige. – Die monotypische *Inachis* (eine westpaläarktische Besonderheit) reiht sich in allen angesprochenen Merkmalskomplexen problemlos zu den übrigen *Nymphalis*-Arten ein; sie wurde nur wegen der habituellen Besonderheiten („Augenflecke" auf den Flügeln) in Zeiten eines „europazentrischen Weltbildes" in eine separate Gattung gestellt. – Schließlich habe ich die mit den „Großen Füchsen" gleichfalls nah verwandte *Polygonia* aus Gründen der Konsequenz ebenfalls in *Nymphalis* einbezogen, siehe Anmerkung [71]. – *Nymphalis* wurde bereits 1780 von KLUK beschrieben (siehe PACLT 1955), jedoch steht der Name *Nymphalis* mit dem späteren Publikationsdatum von KLUK 1802 in der „Official List" zoologischer Namen; vergleiche Anmerkungen [46] und [94].

Bei der Schreibweise des Artnamens ist darauf zu achten, daß *vaualbum* nach dem Code (ICZN 1985) in einem Wort ohne Bindestrich geschrieben werden muß. – KUDRNA (1986) nennt diese Art (folgend KOÇAK 1981) *N. l-album* (ESPER, 1780) (diese Schreibweise richtig mit Bindestrich), weil in der Urbeschreibung von [DENIS & SCHIFFERMÜLLER] (1775) das Taxon *vaualbum* „without description, definition or indication" beschrieben sei, somit als Nomen nudum nicht verfügbar sei. Der Text von [DENIS & SCHIFFERMÜLLER] (1775: 176) (ohne Illustration) sagt in der Tat nur aus: „7. Rosenweidenf. R. (*Salix Helicis*) Rosenweidenf. *P. Vau album*." Jedoch gibt es zu dieser äußerst kargen „Beschreibung" (= eine Futterpflanzenangabe der Raupe) noch generelle Informationen im vorgelagerten Text, die für eine ganze Gruppe von Arten gelten; so beginnt die Beschreibung bereits auf Seite 174 (Überschrift: „Scharfdornraupen. Eckflüglichte Falter"), und man kann den ganzen Text der Seiten 174/175 durchaus als eine hinreichende Beschreibung, die auch für das Taxon *vaualbum* Gültigkeit hat, ansehen. Es ist sicherlich eine schwierige Interpretation, aber ich glaube, daß man im Sinne der Stabilität der Nomenklatur den Text doch als ausreichende Definition anerkennen sollte (vergleiche hierzu auch u. a. die Interpretationen und die Plädoyers zur Erhaltung der über zweihundertjährigen Tradition der DENIS-und-SCHIFFERMÜLLER-Namen durch SATTLER & TREMEWAN 1984, WOLF 1988 und SATTLER 1989). Sollte die Mehrheit der Lepidopterologen dieser Interpretation nicht folgen und den Namen *vaualbum* verwerfen, lautet der gültige

© Entomologische Nachrichten und Berichte; dow

Name der Art *l-album*. Notfalls müßte auch dieses Problem durch eine Entscheidung der Nomenklaturkommission geklärt werden.

Vergleiche Anmerkung *Polygonia* HÜBNER, [1819] stimmt in Habitus, Raupenmorphologie und vielen anderen Merkmalen sehr weitgehend mit den *Nymphalis*-Arten *polychloros, vaualbum* und *xanthomelas* (und anderen) überein. Ich sehe deswegen zur Zeit nicht, wie sowohl *Polygonia* wie *Nymphalis* in der heutigen Abgrenzung als monophyletisch belegt und somit voneinander getrennt werden können. Ich habe hier deswegen, genauso wie die artenarmen *Aglais* und *Inachis*, konsequenterweise auch die besonders in Asien und Nordamerika artenreichere *Polygonia* zu *Nymphalis* gezogen.

Die Scheckenfalter (Tribus Melitaeini) bilden gemeinsam wohl ein Monophylum (vergleiche auch HIGGINS 1941, 1981). Ob die Unterteilung in mehrere Subtriben nötig ist, ist möglicherweise eine Frage ähnlich wie bei den Argynniti/Boloriiti (siehe Anmerkung [56]). Die Gruppe ist in der Hauptsache holarktisch verbreitet. Die Abgrenzung der Gattungen untereinander sollte unbedingt noch einer phylogenetischen Überprüfung unterzogen werden.

Ich kann nicht nachvollziehen, wodurch man die Untergliederung der Gruppe in die Gattungen *Euphydryas* SCUDDER, 1872 (TA *phaeton* DRURY, [1773], Nordamerika), *Occidryas* HIGGINS, 1978 (TA *anicia* DOUBLEDAY, [1847]), *Eurodryas* HIGGINS, 1978 (TA *aurinia*) und *Hypodryas* HIGGINS, 1978 (TA *maturna*) auf kladistischer Basis rechtfertigen will; HIGGINS' (1978) Arbeit ist rein morphotypologisch (eigentlich sogar nur genitaltypologisch), ohne auch nur den Ansatz einer phylogenetischen Analyse. Ich bezweifle auch, daß man den Gebrauch der Taxa als Untergattungen kladistisch absichern kann; zwar ist *phaeton* eine habituell etwas „aberrante" Art (wie auch zum Beispiel die Typusart von *Speyeria*, siehe Anmerkung [58]), dies allein kann aber ohne kladistische Analyse keine generische Abtrennung rechtfertigen. Ich folge somit hier KUDRNA (1986).

Nach GERBER (1972), der aufwendige Zucht- und Kreuzungsexperimente unternahm, sind *Euphydryas aurinia aurinia, E. a. debilis* OBERTHÜR 1909 und *E. a. debilis* f. *glaciegenita* nur Unterarten (Tiefländer und Alpen) bzw. ökologische Formen (der höchsten Gebirgslagen) einer Art. Nach meinem Eindruck ist auch in diesem Fall noch viel Forschung zur Klärung der Lage nötig.

Die in der europäischen Literatur zur Zeit gern vorgenommene Untergliederung der westpaläarktischen Melitaeiti in zwei Gattungen *Melitaea* FABRICIUS, 1807 (TA *cinxia*) und *Mellicta* BILLBERG, 1820 (TA *athalia*) sowie, in Nordamerika (sensu SCOTT 1986 b), *Chlosyne* BUTLER, 1870 (TA *janais* DRURY, [1782]) erscheint wieder sehr unbefriedigend. Die Typusart von *Chlosyne* ist wieder eine „aberrante" Art, ähnlich wie bei *Speyeria* oder *Euphydryas*, vergl. Anmerkung [58] und [73], jedoch sind die von SCOTT in *Chlosyne* miteinbezogenen Arten habituell eindeutig echte *Melitaea*. Folgte man HIGGINS (1981), müßte man allein für die europäischen Arten noch die Gattungen *Didymaeformis* VERITY, 1950 (TA *didyma*) und *Cinclidia* HÜBNER, [1819] (TA *phoebe*) verwenden, dazu noch etliche andere Gattungen in Asien und der Nearktis. Eine Untergliederung von *Melitaea* s. l. in einige (jedoch sehr wahrscheinlich dann mehr als nur zwei) Untergattungen wäre vielleicht sinnvoll, müßte aber zuerst in einer phylogenetischen Studie untermauert werden; HIGGINS' Arbeiten waren wieder primär nur morphotypologisch begründet. Deswegen habe ich mich hier entschlossen, alle deutschen Melitaeiti in nur einer Gattung *Melitaea* zu führen. – Im übrigen ist das Artenspektrum von *Melitaea* s. l. für die Bundesrepublik noch ungeklärt; die Artaufspaltungen von SCHADEWALD ([1993]) sind unzureichend belegt und bedürfen dringend noch weiterer Überprüfung.

Melitaea athalia ist möglicherweise ein Artenkomplex („Superspecies"?); eine methodisch einwandfreie Klärung steht aber noch aus. (Vergleiche Anmerkungen [77] und [78].)

Erstens ist bisher noch kein zweifelsfreier Nachweis gelungen, daß diese hauptsächlich ökologisch definierte Form tatsächlich eine genetisch isolierte eigenständige Art ist (vergleiche unter anderem die Diskussion bei KUDRNA, im Druck). Zweitens ist das Taxon, das in der deutschsprachigen Literatur unter dem Namen *neglecta* PFAU, 1962 bekannt ist, ein nomenklatorischer Problemfall. KOÇAK (1991) meinte, daß dieser Name ein jüngeres primäres Homonym des Taxons *Melitaea sibina neglecta* SCHULTZ, 1908 (TL: Ferghana) sei. Jedoch geht aus dem Titel der Arbeit von SCHULTZ (1908) klar hervor, daß er individuelle Aberrationen, also infrasubspezifische, nicht als Art- oder Unterartname verfügbare Taxa beschrieb, und genau so wurde seine Arbeit auch von HIGGINS (1941: 349) interpretiert. Dieses Problem müßte geklärt werden; der Name *neglecta* PFAU kommt wahrscheinlich doch als valide in Frage. Siehe auch die Diskussion dieses Problems bei KUDRNA (im Druck). Eine Entscheidung über den Status des Taxons *neglecta* PFAU, nec SCHULTZ (eigene Art oder ökologische Unterart oder

 Berichte; download unter www.biologiezentrum.at

nur eine Form, die in Westdeutschland sogar teilweise syntopisch mit echten *athalia* vorkommen kann? Gibt es Hybriden zwischen beiden Populationen, wie ist deren Fertilität?) kann ich hier nicht treffen; weitere Forschung ist unbedingt nötig. Aus diesen Gründen führe ich das Taxon hier provisorisch unter dem Codenamen „Feuchtwiesen-*athalia*" Unter faunistischen und naturschützerischen Gesichtspunkten sollte die getrennte Datenerfassung von *athalia* und „Feuchtwiesen-*athalia*" aber unbedingt und in jedem Fall bis zur Klärung der Sachlage weitergeführt werden.

(78) Die taxonomische Identität dieser zwei Taxa (dazu noch *Melitaea veronicae* DORFMEISTER, 1853, die womöglich auch noch in der Bundesrepublik vorkommen könnte?) steht genauso wie ihr Artstatus und (sofern es tatsächlich eigene Arten oder zumindest Unterarten sind) ihr Vorkommen in der Bundesrepublik noch zur Diskussion. SCHADEWALDs (1993) Arbeit ist leider unzureichend belegt; hier muß noch viel Forschungsarbeit geleistet werden.

(79) Die Unterfamilie Limenitidinae kommt fast weltweit vor und ist insbesondere in den Tropen sehr artenreich; in Europa gibt es nur die Gattungen *Limenitis* FABRICIUS, 1807 und *Neptis* FABRICIUS, 1807 mit zusammen 5 Arten. Die systematische Stellung (nahe den Nymphalinae?) ist bisher nicht sicher geklärt (siehe HARVEY 1991).

(80) Die beiden „kleinen" Eisvögel in Europa wurden insbesondere in französischen Arbeiten der letzten Zeit in zwei verschiedene Gattungen gestellt: *Ladoga* MOORE, [1898] (TA *camilla*) und *Azuritis* BOUDINOT, 1985 (TA *reducta*). Diese Untergliederung der drei europäischen Arten ist reine Typologie; insbesondere eine Trennung der beiden „kleinen" Eisvögel (mit gleicher Larvalfutterpflanzengattung und praktisch identischem Präimaginalhabitus!) in verschiedene Gattungen ist völlig unsinnig und unhaltbar. In anderen Faunenregionen gibt es Übergänge zwischen den „großen" und den „kleinen" Eisvögeln; wollte man wirklich die drei europäischen Arten in drei Gattungen stehenlassen, müßte man auch für den Rest der Arten wahrscheinlich ebenso viele Gattungsnamen wie Artnamen einführen. Zwar gibt es sinnvolle Ansätze, beispielsweise die Dutzende von südostasiatischen Arten in (wenige!) verschiedene eigene Gattungen zu stellen (siehe z. B. ELIOT 1992), aber eine phylogenetische Gesamtrevision steht noch aus, und eine Unterteilung von *Limenitis* s. l. sollte (wenn überhaupt!) nur aufgrund einer weltweiten Revision aller in Frage kommenden Arten unter Beachtung kladistischer Methoden durchgeführt werden. – Wie wenig sinnvoll allein schon eine generische Untergliederung der „großen" Eisvögel ist, zeigt die ausgeprägte und überzeugende Ähnlichkeit der Präimaginalstadien beispielsweise von *Limenitis populi* und „*Adelpha*" *bredowii* [nec *bredowi*] aus den USA (siehe die Abbildungen bei HARRY 1994); der einzige wirkliche Unterschied ist nur die Futterpflanzenwahl: *Quercus* anstelle *Populus*, ansonsten sind die Präimaginalstadien beider Arten strukturell und habituell sehr ähnlich, und auch die stark abgeleitete Lebensweise mit den zusammengesponnenen „Kotrippen", auf denen die Jungraupe ruht, stimmt völlig überein. Man kann SCOTT (1986 b) nur zustimmen, wenn er die Art *bredowii* in der Gattung *Limenitis* führt.

Die Apaturinae haben wahrscheinlich keine nähere Verwandtschaft mit den Nymphalinen, Heliconiinen oder Limenitidinen; sie stehen (wohl zusammen mit den Charaxinen) in enger Beziehung zum „satyroiden Komplex"; DE VRIES et al. (1985) stellen sie sogar (ähnlich wie die Charaxinae) phylogenetisch zwischen Morphinae und Satyrinae bzw. in die (in der klassischen Abgrenzung also dann sogar polyphyletischen!) Satyrinae hinein. Im „satyroiden Komplex" wird die Forschung in den nächsten Jahren wahrscheinlich noch einige Überraschungen mit sich bringen. Ich fasse hier den „satyroiden Komplex" im weiteren Sinne auf, umfassend die Unterfamilien Apaturinae, Charaxinae, Morphinae, Brassolinae und Satyrinae.

Die rein tropischen Unterfamilien Morphinae und Brassolinae sensu HARVEY (1991) stehen in naher Beziehung zu den Satyrinae (= „satyroider Komplex" im engeren Sinne).

Die Unterfamilie Satyrinae wurde lange Zeit als eigene Familie geführt. Möglicherweise ist die Gruppe aber noch nicht einmal ein Monophylum (nach DE VRIES et al. 1985); ihr Ausschluß aus den Nymphaliden hinterläßt diese jedoch mit Sicherheit als paraphyletische (nach DE VRIES et al. sogar polyphyletische) Restgruppe. Auf jeden Fall kann die Phylogenie der Satyrinae nur im Zusammenhang mit den Brassolinae, Morphinae, Charaxinae und Apaturinae geklärt werden; die Satyrinen im klassischen Sinn gehören zu den phylogenetisch am schlechtesten untersuchten und abgesicherten Teilgruppen der Nymphalidae. Die meisten Arten und 4 von 6 Triben (gemäß HARVEY 1991) sind außereuropäisch, meist rein tropisch in ihrer Verbreitung; in Europa finden sich nur Vertreter zweier Triben. Die ältere Arbeit von MILLER (1968) ist leider keine große Hilfe zum Verständnis der Phylogenie der Satyrinen; beispielsweise seine zoogeografischen Betrachtungen fanden ohne Berücksichtigung von Kontinentalverschiebung und – bedingt durch die Entstehungszeit – den moderneren Sea-Floor-Spreading-Theorien statt. – Die Einteilung der Satyrinae in Triben und Subtriben

© Entomologische Nachrichten und Berichte; dow

ist noch sehr unsicher; WAGENER (pers. Mitt.) beispielsweise bevorzugt die Aufwertung der meisten der hier als Subtriben benutzten Taxa zu vollwertigen Triben: Coenonymphini, Maniolini, Erebiini, Satyrini (diese Tribus dann natürlich nur mit den Arten der hier verwendeten Subtribus Satyriti) und Melanargiini. Solange die phylogenetischen Revisionen der Teilgruppen auf einer weltweiten Basis noch ausstehen, ist diese Meinung als völlig gleichwertig zu der hier vertretenen, die HARVEY (1991) folgt, anzusehen. Vergleiche auch Anmerkungen [87] und [90].

Laut BRIDGES (1988) werden die hier aufgeführten Gattungen *Pararge* HÜBNER, [1819], *Lasiommata* WESTWOOD, 1841 und *Lopinga* MOORE, 1883 (und auch die südeuropäische *Kirinia* MOORE, [1893]) (vergleiche auch Anmerkung [86]) bei der Tribus Elymniini, Subtribus Lethiti, geführt (was annähernd auch mit der Betrachtung bei MILLER 1968 übereinstimmt); die Zuordnung bei HARVEY (1991) ist nicht klar (er nennt in dieser Gruppe keine Gattungen). Ältere Literatur (z.B. FORSTER & WOHLFAHRT 1955) zählte die Gattungsgruppe dort auf, wo bei HARVEY (1991) die Satyriini: Diriti zu finden sind; HIGGINS (1975) listet die Gattungen in einer „Unterfamilie" (entspricht etwa einer Tribus) Pararginae; dieses Taxon wiederum wird von BRIDGES mit der Tribus Elymnini synonymisiert. Bei DE VRIES et al. (1985) clustert die Gattung *Elymnias* HÜBNER, 1818 (die Gattungen *Pararge, Lasiommata* und *Lopinga* wurden von ihnen leider nicht untersucht) zusammen mit *Melanargia* MEIGEN, [1828] zwischen *Charaxes* und *Asterocampa* (und einigen weiteren Gattungen) sogar als ein eigenständiger Seitenast des „satyroiden Komplexes" (also weit außerhalb dessen, was andere Autoren eine Familie „Satyridae" nennen!); wie schon erwähnt, ist jedoch ihre Datenbasis noch zu schmal und nur auf einem Merkmalskomplex aufgebaut.

Pararge aegeria tircis BUTLER, 1867 (= *egerides* STAUDINGER, 1871) wäre einer der wenigen mitteleuropäischen Tagfalter, bei dem die Angabe eines Subspeziesnamens zoogeografisch sinnvoll ist.

KUDRNA (1986) faßt die Gattungen *Lasiommata, Lopinga* und *Kirinia* unter dem ältesten Namen *Lasiommata* zusammen; auch diese Auffassung ist durchaus plausibel, jedoch weiterhin unbelegt, da die Revisionen und Verwandtschaftsanalysen ausstehen. Da KUDRNAs, (1986) Auffassung bisher keine weitere Verbreitung gefunden hat, bin ich ihr hier nicht gefolgt.

[87] Die Tribus Satyrini (siehe dazu auch die Anmerkung [83], letzter Absatz!) umfaßt eine Vielzahl von Arten insbesondere aus den eremischen, mediterranen und Gebirgsgegenden des eurasiatischen Kontinents. Leider ist auch in dieser Gruppe noch keine befriedigende Aufklärung der Verwandtschaftsverhältnisse gelungen: MILLER (1968) gibt nur eine typologische Sicht der Dinge; die von HARVEY (1991) angegebenen Subtriben sind noch nicht hinreichend als monophyletisch belegt (was trennt beispielsweise an kladistisch verwertbaren Merkmalen die beiden Subtriben Coenonymphiti und Manioliti? Der Duftschuppenfleck auf dem Vorderflügel der männlichen Manioliti ist nicht zuverlässig, siehe *Aphantopus*), und viele der Gattungen insbesondere aus dem zirkummediterranen Raum sind rein typologisch begründet. Die Zuordnung einzelner Gattungen zu den Subtriben und die Anzahl und Abgrenzung der Subtriben bzw. Gattungsgruppen unterscheiden sich je nach Autor oft beträchtlich.

[88] Die Zuordnung dieser Gattung zu den Coenonymphiti (wie bei MILLER 1968 und BRIDGES 1988) erscheint trotz der großen habituellen Ähnlichkeit zwischen *Coenonympha oedippus* und *Aphantopus hyperantus* überprüfungsbedürftig. HIGGINS (1975) führt *Aphantopus* WALLENGREN, 1853 bei *Maniola* SCHRANK, 1801 (ohne Subtriben), was zwar auch nicht überzeugt, aber sinnvoller zu sein scheint. Auch nach ECKWEILERs Auffassung (brieflich) gehört *Aphantopus* näher zu *Maniola*. Meine Vermutung, daß die Manioliti und Coenonymphiti nicht verläßlich zu trennen seien (und damit nicht beide Monophyla sind), wird durch diese Probleme nur bestätigt.

[89] Es scheint mir nicht möglich, die Gattungen *Maniola* SCHRANK, 1801, *Hyponephele* MUSCHAMP 1915 und *Pyronia* HÜBNER [1819] phylogenetisch belegbar als jeweils monophyletische Gattungen zu trennen; die bisherige Auftrennung, die in erster Linie auf DE LESSE (1952 b) basiert, erscheint sehr willkürlich und rein typologisch. Deswegen habe ich hier alle drei Gattungen unter dem ältesten Namen *Maniola* vereinigt, was auf jeden Fall ein Monophylum ergibt. Zwar weisen DE LESSE (1952 b) und HIGGINS (1975) auf deutliche Unterschiede in männlichen Genitalapparat (insbesondere zwischen *Maniola* sensu stricto und den übrigen Teilgruppen) hin; diese lassen sich aber im Außengruppenvergleich unschwer als eine relativ unbedeutende Synapomorphie der artenarmen (bei manchen Autoren auch monotypischen) Untergattung *Maniola (Maniola)* erklären, die im Kontext mit der generellen habituellen Übereinstimmung zwischen den Arten (und weil *Hyponephele* genitalmorphologisch nur durch Plesiomorphien zu charakterisieren ist!) keine generische Abtrennung nötig macht beziehungsweise sogar erlaubt.

 Berichte; download unter www.biologiezentrum.at

Die meisten Gattungen in dieser Subtribus (mit dem Verbreitungsschwerpunkt in Asien) (vergleiche dazu auch die Anmerkung [83], letzter Absatz) sind bisher nicht als Monophyla begründet. Die generische Untergliederung basiert in erster Linie auf der rein typologischen Arbeit von DE LESSE (1952 a). Ich nehme an, daß eine phylogenetische Analyse auch in dieser Gruppe noch die Anzahl der Gattungen deutlich verringern wird. Keine einzige der heute allgemein in der Westpaläarktis benutzten Gattungen wurde bisher nach meiner Kenntnis jemals mit sauberer Methodik phylogenetisch untersucht!

Die Identität der ältesten Gattung der Satyriti, *Hipparchia* FABRICIUS, 1807, und der beiden Arten *H. fagi* (SCOPOLI, 1763) sowie *H. hermione* (LINNAEUS, 1764) ist – wegen der Ungenauigkeiten in der Literatur des 18. und frühen 19. Jahrhunderts – immer wieder Streitpunkt unter den Entomologen. KOÇAK (1983) zog (formal zwar den Regeln des Codes gemäß, aber im Widerspruch zur Stabilitätsforderung in der Präambel, siehe ICZN 1985) die Aufmerksamkeit auf formal fehlerhafte Typusartfestlegungen und wollte die etablierte Nomenklatur gründlich „umkrempeln". Seine Vorgehensweise wäre nicht sinnvoll; ich folge deswegen bezüglich der Identität von *Hipparchia* ausschließlich dem etablierten Gebrauch; siehe die Diskussion bei KUDRNA (1984). – Zur Identität und formalen Gültigkeit der verschiedenen Artnamen *fagi* SCOPOLI, 1763, *hermione* LINNAEUS, 1764 bzw. *hermione* LINNAEUS, 1767 und *alcyone* [DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775, die gleichfalls viel Anlaß zu Diskussionen gab, vergleiche etwa KUDRNA (1977), HIGGINS & RILEY (1978 b) und KUDRNA (1984), habe ich mich hier an die ausführliche und überzeugende Darlegung bei KUDRNA (1984) gehalten; die anderen Diskussionsbeiträge wirken alle nicht so gut durchdacht. Nach KUDRNA (1986: 177–178) bedürfen jedoch diese Vorgänge allesamt noch einer formalen Bestätigung durch die Internationale Kommission für Zoologische Nomenklatur. Erstaunlich, daß beispielsweise EBERT & RENNWALD (1991) trotz Kenntnis der Literatur zu anderen Schlüssen kamen.

Aulocera BUTLER, 1867 hat Priorität über *Kanetisa* MOORE, [1893] (KUDRNA 1986) und *Brintesia* FRUHSTORFER, 1911 (die meiste übrige Literatur). Die Typusart von *Aulocera, brahminus* BLANCHARD, [1844], ist habituell der westpaläarktischen *circe* außerordentlich ähnlich (diesen Hinweis verdanke ich Pater S. WAGENER). Die sonst unter dem jüngeren Namen *Kanetisa* vereinigten Arten sind habituell nicht so ähnlich. Ob diese drei Gattungen wirklich Synonyme sind, ist zwar durchaus noch diskutabel; jedoch erscheint es nicht sinnvoll, in Anbetracht der enormen habituellen Ähnlichkeit mit *Aulocera* und ohne phylogenetische Analyse eine monotypische Gattung wie *Brintesia* aufrechtzuerhalten.

Nach ACKERY & VANE-WRIGHT (1984), ACKERY (1984, 1987) und HARVEY (1991) bildet diese Unterfamilie zusammen mit den Ithomiinae und Tellervinae ein sicher belegtes Monophylum. Die Phylogenie der Danainae wurde in extenso von ACKERY & VANE-WRIGHT (1984) untersucht.

Danaus wurde bereits 1780 von KLUK beschrieben (siehe PACLT 1955); vergleiche Anmerkungen [46] und [69].

Danaus plexippus, der Monarch, ist sicher nicht einheimisch in Mitteleuropa; es gibt jedoch einen Freilandbeleg eines wohl verflogenen Falters (REINHARDT, in litt.).

Siehe Anmerkung [93].

Die artenarme, aber fast weltweit vorkommende Gruppe der Libytheinae wird traditionsgemäß meist als eigene Familie oder Unterfamilie geführt. Sicherlich ist es eine reliktäre Gruppe, früh in der Evolution von anderen Großtaxa der Nymphalidae abgespalten; die meisten Autoren sehen die Gruppe als Adelphotaxon zu allen anderen Nymphalidae sensu lato. Es erscheint unter den gegebenen Umständen jedoch nicht sinnvoll, dieser artenarmen Gruppe einen vollen Familienrang einzuräumen; solange die Monophylie der [Nymphalidae s. l. inklusive Libytheinae] nicht bestritten wird, wäre jede Abtrennung der Libytheinen nur wieder eine Einladung, beliebig viele weitere Untertaxa (nicht nur bei den Nymphaliden) herauszunehmen, womit die Übersichtlichkeit der heutigen 5 Familien der Echten Tagfalter ohne irgendeinen zusätzlichen Erkenntnisgewinn wieder verloren wäre. Mir erscheint gerade diese Übersichtlichkeit von nur fünf großen, sicher monophyletischen Familien der Echten Tagfalter in diesem Zusammenhang ein wichtiges pragmatisches Argument.

Dank

Diese Arbeit wurde von R. REINHARDT, Mittweida, angeregt und insbesondere von KONRAD FIEDLER, Würzburg, stetig gefördert. Ich selbst bin kein ausgesprochener Tagfalterfachmann, aber vielleicht ist dieser „innere Abstand" auch notwendig, um eine solche Arbeit durchführen zu können. Ich habe das Manuskript dieses Beitrags mehreren Spezialisten vorgelegt, deren Sachkunde Fehler meinerseits vermeiden half. Die Kommentare der Rezensenten waren sehr unterschiedlich, teilweise sogar widersprüchlich; nicht jede Anregung konnte deswegen aufgegriffen werden. Trotzdem

© Entomologische Nachrichten und Berichte; dow

war und bin ich für jede Kritik dankbar. Den folgenden Freunden und Kollegen (in alphabetischer Reihenfolge) schulde ich für ihre größeren oder kleineren Beiträge zur vorliegenden Arbeit Dank: E. BROCKMANN, Lich, W. ECKWEILER, Frankfurt/Main, U. EITSCHBERGER, Marktleuthen, K. FIEDLER, Würzburg, E. GÖRGNER, Dessau, C. HÄUSER, Bonn, O. KUDRNA, Bad Neustadt-Salz, R. LEESTMANS, Vilvoorde/Belgien, C. LEMAIRE, Gordes/Frankreich, R. REINHARDT, Mittweida, K. G. SCHURIAN, Kelkheim, W. SPEIDEL, Bonn, S. WAGENER, Bocholt, M. WIEMERS, Bonn, und P. ZUB, Frankfurt/Main.

Literatur

ACKERY, P. R. (1984): 1. Systematic and faunistic studies on butterflies. – S. 9–21 in: VANE-WRIGHT, R. I., & ACKERY, P. R. (Hrsg.): The biology of butterflies. London (Royal Entomol. Soc.).

ACKERY, P. R. (1987): The danaid genus *Tellervo* (Lepidoptera, Nymphalidae) – a cladistic approach. – Zool. J. Linn. Soc. **89**: 203–274.

ACKERY, P. R. (1988): Hostplants and classification: a review of nymphalid butterflies. – Biol. J. Linn. Soc. **33**: 95–203.

ACKERY, P. R., & VANE-WRIGHT, R. I. (1984): Milkweed butterflies. – ix + 425 S., London (British Museum (Natural History)).

ALBERTI, B. (1981): Über Wesen und Aussagegrenzen der „Phylogenetischen Systematik" von HENNIG, untersucht am Beispiel der Zygaenidae. – Mitt. Münch. entomol. Ges. **71**: 1–31.

ANIKIN, V. V., SACHKOV, S. A., & V. V. ZOLOTUHIN (1993): „Fauna lepidopterologica Volgo-Uralensis" 150 years later: changes and additions. Part 1. Rhopalocera. – Atalanta **24**: 89–120.

AX, P. (1984): Das Phylogenetische System. Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese. – Stuttgart & New York (G. Fischer), 349 S.

BACK, W. (1991): Die Präimaginalstadien von *Euchloe charlonia* (DONZEL, 1842) im Vergleich zu *Euchloe penia* (FREYER, 1852) und *Euchloe transcaspica* ssp. *amseli* (GROSS & EBERT, 1975) (Lep., Pieridae). – Atalanta **22** (2–4): 357–363, 382–387 (Farbtaf. xxiv–xxvi).

BECK, H., KOBES, L., & M. AHOLA (1993): Die generische Aufgliederung von *Noctua* LINNAEUS, 1758 (Lepidoptera, Noctuidae, Noctuinae). – Atalanta **24** (1/2): 207–264, Farbtaf. xv + xvi.

BERIO, E. (1991): Fauna d'Italia, Lepidoptera Noctuidae II, Sezione Quadrifide. – Bologna (Calderini), xxvi + 708 S., xvi Farbtaf.

BRIDGES, C. A. (1988): Catalogue of family-group and genus-group names (Lepidoptera: Rhopalocera). – Urbana, Ill. (USA), Eigenverlag, 10 Teilkapitel, ca. 380 S., nicht durchgehend numeriert.

BRYK, F. (1922): Baroniidae, Teinopalpidae, Parnassiidae, in: STRAND, E., et al. (Hrsg.), Lepidopterorum Catalogus, Pars 27: 1–247. – Berlin (W. Junk).

DE JONG, R. (1984): Notes on the genus *Thymelicus* HÜBNER (Lepidoptera, Hesperiidae). – Nota lepid. 7 (2): 148–163.

DE LESSE, H. (1952 a): Révision de l'ancien genre *Satyrus* (s. l.). – Ann. Soc. entomol. France **120**: 77–101.

DE LESSE, H. (1952 b): Révision des ancien genres *Pararge* (s. l.) et *Maniola* [= *Epinephele* (auct.)]. – Ann. Soc. entomol. France **121**: 61–76.

[DENIS, M., & SCHIFFERMÜLLER, I.] (1775): Ankündung eines systematischen Werkes von den Schmetterlingen der Wienergegend. – Wien.

DEVRIES, P. J. (1990): Evolutionary and ecological patterns in myrmecophilous riodinid butterflies. – In: CUTLER, D. F., & HUXLEY, C. (Hrsg.), Interaction between ants and plants. – Oxford Univ. Press. [Nicht eingesehen.]

DEVRIES, P. J., KITCHING, I. J., & R. I. VANE-WRIGHT (1985): The systematic position of *Antirrhea* and *Caerois*, with comments on the classification of the Nymphalidae (Lepidoptera). – Systematic Entomol. **10**: 11–32.

DOS PASSOS, C. F., & L. P. GREY (1945): A genitalic survey of Argynninae (Lepidoptera, Nymphalidae). – Amer. Museum Novit. **1296**: 1–29.

EBERT, G., & E. RENNWALD (Hrsg.) (1991): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs, Band 1: Tagfalter I, Band 2: Tagfalter II. – Stuttgart (Ulmer), 552 + 535 S.

EHRLICH, P. R. (1958): The comparative morphology, phylogeny and higher classification of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea). – Univ. Kansas Sci. Bull. **39** (8): 305–370.

ELIOT, J. N. (1973): The higher classification of the Lycaenidae (Lepidoptera): A tentative arrangement. – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Entomol. **28** (6): 371–505, 6 Taf.

ELIOT, J. N. (1992): The butterflies of the Malay Peninsula. 4. Auflage. (Begründet von A. S. CORBET & H. M. PENDLEBURY, mit Tafeln von B. D'ABRERA.) – Kuala Lumpur (Malaysian Nature Soc.), 595 S. + 69 Taf.

ELIOT, J. N., & A. KAWAZOÉ (1983): Blue butterflies of the *Lycaenopsis* group. – London (Brit. Mus. (Nat. Hist.)), 309 S.

FIEDLER, K. (1991): Systematic, evolutionary, and ecological implications of myrmecophily within the Lycaenidae (Insecta: Lepidoptera: Lycaenidae). – Bonner Zool. Monogr. **31**: 1–210.

FIELD, W. D. (1971): Butterflies of the genus *Vanessa* and the resurrected genera *Bassaris* and *Cynthia* (Lepidoptera: Nymphalidae). – Smithsonian Contrib. Zool. **84**: 1–105.

FORSTER, W., & T. A. WOHLFAHRT (1955): Die Schmetterlinge Mitteleuropas, Band 2, Tagfalter, Diurna (Rhopalocera und Hesperiidae) [sic!]. – Stuttgart (Franckh), 126 S., 28 Taf.

GEIGER, H., DESCIMON, H., & SCHOLL, A. (1988): Evidence for speciation within nominal *Pontia daplidice* (LINNAEUS, 1758) in southern Europe (Lepidoptera: Pieridae). – Nota lepidopt. **11**: 7–20.

GEIGER, H., & A. SCHOLL (1985): Systematics and evolution of holarctic Pierinae (Lepidoptera). An enzy-

 Berichte; download unter www.biologiezentrum.at

me electrophoretic approach. – Experientia, Basel, **41**: 24–29.
GEIGER, H., & A. M. SHAPIRO (1992): Genetics, systematics and evolution of holarctic *Pieris napi* species group populations (Lepidoptera, Pieridae). – Z. zool. Syst. Evolut.-Forschg. **30**: 100–122.
GERBER, H. (1972): Speziation und Biologie von *Euphydryas aurinia aurinia* ROTT., *E. aurinia debilis* OBERTH. und *E. aurinia debilis* f. *glaciegenita* VERITY. – Mitt. entomol. Ges. Basel **22** (4): 73–87.
HACKER, H. (1990): Systematische und synonymische Liste der Noktuiden Deutschlands und der angrenzenden Gebiete (Lepidoptera: Noctuidae). – Esperiana, Schwanfeld, **1**: 5–165.
HANCOCK, D. L. (1983): Classification of the Papilionidae (Lepidoptera): a phylogenetic approach. – Smithersia **2**: 1–48.
HARRY, J. L. (1994): *Adelpha bredowi* [sic!] *eulalia* in Utah: A photo life history (Lepidoptera: Nymphalidae). – Holarct. Lepidopt. **1**: 62–63.
HARVEY, D. J. (1987): The higher classification of the Riodinidae (Lepidoptera). – Dissertation, University of Texas in Austin, vii + 215 S.
HARVEY, D. J. (1991): Appendix B, Higher classification of the Nymphalidae, S. 255–268 in: NIJHOUT, H. F., The development and evolution of butterfly wing patterns. – Washington & London, xvi + 297 S.
HÄUSER, C. L. (1990): Probleme der phylogenetischen Systematik am Beispiel der Parnassiinae (Lepidoptera, Papilionidae). – Verh. dtsch. zool. Ges. **83**: 506.
HÄUSER, C. L. (1993 a): An annotated checklist of the species of the Parnassiinae (Lepidoptera: Papilionidae). – Tijdschr. Entomol. **136**: 137–146.
HÄUSER, C. L. (1993 b): Critical comments on the phylogenetical relationships within the family Papilionidae (Lepidoptera). – Nota lepidopt. **16**: 34–43.
HÄUSER, C. L. (1993 c): Die inneren weiblichen Genitalorgane der Tagfalter (Rhopalocera): Vergleichende Morphologie und phylogenetische Interpretation (Insecta, Lepidoptera). – Zool. Jb. Syst. **120**: 389–439.
HÄUSER, C. L. (1993 d): Zur Phylogenie der Tagfalter (Papilionoidea): Molekulare und morphologische Merkmale. – Verh. Dtsch. Zool. Ges. **86.1**: 49.
HEINEMANN, H. von (1859): Die Schmetterlinge Deutschlands und der Schweiz, Erste Abtheilung, Großschmetterlinge. – Braunschweig (F. Vieweg & Sohn), 850 S. + 118 S. Bestimmungstabellen.
HEINICKE, W. (1993): Vorläufige Synopsis der in Deutschland beobachteten Eulenfalterarten mit Vorschlag für eine aktualisierte Eingruppierung in die Kategorien der „Roten Liste" (Lepidoptera, Noctuidae). – Entomol. Nachr. Ber. 37 (2): 73–121.
HEMMING, F. (1967): The generic names of the butterflies and their type-species (Lepidoptera: Rhopalocera). – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Entomol., **Suppl. 9**: 1–509.
HENNIG, W. (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. – Frankfurt/Main (W. Kramer), 436 S.
HENNIG, W. (1982): Phylogenetische Systematik. – Berlin & Hamburg (Parey), Pareys Studientexte 34, 256 S.
HENNIG, W. (1984): Aufgaben und Probleme stammesgeschichtlicher Forschung. – Berlin & Hamburg (Parey), Pareys Studientexte 35, 65 S.
HIGGINS, L. G. (1941): An illustrated catalogue of the palaearctic *Melitaea* (Lep. Rhopalocera). – Trans. roy. entomol. Soc. London **91**:, 175–365, 16 Taf.
HIGGINS, L. G. (1975): The classification of European butterflies. – London (Collins), 320 S.
HIGGINS, L. G. (1978): A revision of the genus *Euphydryas* SCUDDER (Lepidoptera: Nymphalidae). – Entomologist's Gazette **29**: 109–115.
HIGGINS, L. G. (1981): A revision of *Phyciodes* HÜBNER and related genera, with a review of the classification of the Melitaeinae (Lepidoptera: Nymphalidae). – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Entomol., 43 (3): 77–243.
HIGGINS, L. G., & RILEY, N. D. (1978 a): Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas, 2. Auflage. – Hamburg & Berlin (Parey), 377 S.
HIGGINS, L. G., & N. D. RILEY (1978 b): The rock grayling, *Hipparchia alcyone* (DENIS & SCHIFFERMÜLLER, 1775) (Lepidoptera: Satyridae). – Entomologist's Gazette **29**: 51–52.
HSU, Y.-F., & M.-Y. LIN (1994): Systematic position of *Sibataniozephyrus* and description of a new species from Taiwan (Lycaenidae: Theclinae). – J. Lepidopt. Soc. **48** (2): 128–147.
HUEMER, P., & G. TARMANN (1993): Die Schmetterlinge Österreichs (Lepidoptera). Systematisches Verzeichnis mit Verbreitungsangaben für die einzelnen Bundesländer. – Innsbruck (Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum) (Beilageband 5 zu den Veröffentlichungen des Museums Ferdinandeum **73.**), 224 S.
ICZN (1985): International Code of Zoological Nomenclature, third edition, adopted by the XX General Assemby of the International Union of Biological Sciences. – London (Intern. Trust Zool. Nomencl./ BMNH), 338 S.
IGARASHI, S. (1984): The classification of the Papilionidae mainly based on the morphology of the early stages. – Butterflies and Moths, Kyoto, **34**: 41–96. [Nicht eingesehen.]
KLAUSNITZER, B. (1994): Die Konzeption der Entomofaunistischen Gesellschaft e. V. für die Ausarbeitung einer Insektenfauna Deutschlands „Entomofauna Germanica". – Entomol. Nachr. Ber. **38** (1): 1–6.
KOÇAK, A. Ö. (1981): Critical check-list of European Papilionoidea [1]. – Priamus, Ankara, **1**: 46–90.
KOÇAK, A. Ö. (1983): On the nomenclature of the genus *Hipparchia* [FABRICIUS], 1807 (Lep., Satyridae). – Priamus, Ankara, **2**: 166–169.
KOÇAK, A. Ö. (1989): Description of the genus *Adoritis* (gen. n.) with notes on other closely related groups in Parnassiinae (Papilionidae, Lepidoptera). – Priamus, Ankara, **4**: 163–170.
KOÇAK, A. Ö. (1991): A nomenclatural note on *Mellicta neglecta* (PFAU, 1962) (Lepidoptera, Argynnidae) [sic!]. – Centre for Entomological Studies, Ankara, Misc. Papers **11**: 1–2.
KOCH, M. (1984): Wir bestimmen Schmetterlinge, Ausgabe in einem Band, bearbeitet von W. HEINICKE. – Melsungen (Neumann-Neudamm), 792 S.
KREUZBERG, A. V.-A. (1995): Evolution and chemistry relations in butterflies of Parnassiinae (Lepidoptera,

© Entomologische Nachrichten und Berichte; dow

Papilionidae). – Atalanta **25** (3/4): 479–482.
KRISTENSEN, N. P. (1976): Remarks on the family-level phylogeny of butterflies. – Z. zool. Syst. Evolut.-Forsch. **14**: 25–33.
KRISTENSEN, N. P. (1984): Studies on the morphology and systematics of primitive Lepidoptera (Insecta). – Steenstrupia **10**: 141–191.
KRISTENSEN, N. P. (1986): The higher classification of Lepidoptera. – In: SCHNACK et al., Katalog over de danske sommerfugle, Entomol. Meddelel. (Kopenhagen) **52**: 6–20.
KUDRNA, O. (1977): A revision of the genus *Hipparchia* FABRICIUS. – Faringdon, Oxon (E. W. Classey), 300 S.
KUDRNA, O. (1984): On the taxonomy of the genus *Hipparchia* FABRICIUS, 1807, with descriptions of two new species from Italy (Lepidoptera, Satyridae). – Fragm. Entomol., Rom, **17** (2): 229–243.
KUDRNA, O. (1986): Aspects of the conservation of butterflies in Europe. – Butterflies of Europe **8**: 1–323.
KUDRNA, O. (im Druck): On the identity and status of *Melitaea neglecta* PFAU, 1962 (Lepidoptera, Nymphalidae). – Entomol. Gaz.
LEESTMANS, R. (1978): Problèmes de spéciation dans le genre *Vanessa*. *Vanessa vulcania* GODART stat. nov. et *Vanessa buana* FRHST. stat. nov.: bonae species. – Linneana Belgica **7** (5): 130–156.
LELIÈVRE, T. (1992): Phylogénie des Polyommatinae et structure génétique de six espèces du genre *Lysandra*, HEMMING (Lépidoptères Lycaenidae). – Dissertation, Université de Provence (Aix-en-Provence, Marseille), 219 S.
LERAUT, P. (1980): Liste systématique et synonymique des lépidoptères de France, Belgique et Corse. – Suppl. Alexanor und Bull. Soc. entomol. France, Paris, 334 S.
LORKOVIC, Z. (1993): *Leptidea reali* REISSINGER 1989 (= *lorkovicii* REAL 1988), a new European species (Lepid., Pieridae). – Natura Croatica **2** (1): 1–26.
LUKHTANOV, V. & A. LUKHTANOV (1994): Die Tagfalter Nordwestasiens (Lepidoptera, Diurna). – Herbipoliana, Marktleuthen, **3**: 1–440.
MALICKY, H. (1969): Versuch einer Analyse der ökologischen Beziehungen zwischen Lycaeniden (Lepidoptera) und Formiciden (Hymenoptera). – Tijdschr. Entomol. **112**: 213–298.
MARTIN, J. A., & D. P. PASHLEY (1992): Molecular systematic analysis of butterfly family and some subfamily relationships (Lepidoptera: Papilionoidea). – Ann. Entomol. Soc. Amer. **85** (2): 127–139.
MATTONI, R. H. T. (1977): The Scolitantidini, I. Two new genera and a generic rearrangement (Lycaenidae). – J. Res. Lepidopt. **16** (4): 223–242.
MILLER, J. S. (1987): Phylogenetic studies in the Papilioninae (Lepidoptera: Papilionidae). – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **186** (4): 365–512.
MILLER, L. D. (1968): The higher classification, phylogeny and zoogeography of the Satyridae (Lepidoptera). – Mem. Amer. entomol. Soc. **24**: [III] + III + 174 S.
MINET, J. (1986): Ébauche d'une classification moderne de l'ordre des lépidoptères. – Alexanor **14** (7/8): 291–313.
MINET, J. (1991): Tentative reconstruction of the ditrysian phylogeny (Lepidoptera: Glossata). – Entomol. scand. **22**: 69–95.
MUNROE, E. (1961): The classification of the Papilionidae (Lepidoptera). – Canadian Entomol., **Suppl. 17**: 1–51.
NAUMANN, C. M. (1977): Stammesgeschichte und tiergeographische Beziehungen der Zygaenini (Insecta, Lepidoptera, Zygaenidae). – Mitt. Münch. entomol. Ges. **67**: 1–25.
NAUMANN, C. M. (1985): Phylogenetische Systematik und klassisch-typologische Systematik – mit einigen Anmerkungen zu stammesgeschichtlichen Fragen bei den Zygaenidae (Lepidoptera). – Mitt. Münch. entomol. Ges. **74**: 1–35.
OWEN, D. F., & D. A. S. SMITH (1993): Habitat and food-plants of *Vanessa indica* (HERBST) (Lepidoptera: Nymphalidae) on the Canary Islands and Madeira. – Entomologist **112** (3/4): 187–190.
PACLT, J. (1955): Die Gattungsnamen von KLUK, 1780: *Danaus, Heliconius, Nymphalis* und *Plebejus* [sic!] (Lepidoptera). – Beitr. Entomol. **5** (3/4): 428–431.
REINHARDT, R. (1983): Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Lepidoptera – Rhopalocera et Hesperiidae [sic], Teil 2. – Entomol. Nachr. Ber. **26**, Beiheft Nr. **2**.
REINHARDT, R. (1992): Zum Vorkommen und zur Verbreitung des Resedaweißlings speziell in Deutschland und im angrenzenden Europa (Lep., Pieridae). – Atalanta **23** (3/4): 455–479.
REINHARDT, R. ([1994]): Übersicht zum Stand der faunistischen und bibliographischen Erfassung der Tagfalter in den deutschen Bundesländern mit einer Checkliste der Tagfalter der Bundesrepublik Deutschland (Lep., Rhopalocera). – Entomol. Nachr. Ber. **37** (4): 201–212.
REINHARDT, R., & P. KAMES (1982): Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Lepidoptera – Rhopalocera et Hesperiidae [sic], Teil 1. – Entomol. Nachr. Ber. **26**, Beiheft Nr. **1**.
REUSS, T. (= F. A. T.) (1920): Die Androconien von *Yramea cytheris* DRURY und die nächststehenden analogen Schuppenbildungen bei *Dione* HBN. und *Brenthis* HBN. (Lep.). – Entomol. Mitt. Berlin-Dahlem **9** (10–12): 192.
REUSS, T. (1921 a): Eine Androconialform von „*Argynnis*" *niobe* L., f. n., und durch entsprechende ♂♂gekennzeichnete ostasiatische Formen oder Arten, die bisher zu „*adippe*" L. (rect. *cydippe* L.) gerechnet wurden, sich aber nunmehr durch Art und Verteilung der Androconien abtrennen lassen. Mit einer Revision des „Genus *Argynnis* F.". [Sic!] – Archiv f. Naturgesch. **87 A** (**11**): 180–230.
REUSS, T. (1921 b): Neue Beiträge zur Artfrage, zur Variation und zur natürlichen Gruppierung der Dryadinae (Lep.). – Entomol. Mitt. Berlin-Dahlem **10** (6): 186–191.
REUSS, T. (1922 a): Über die Dryadinae-Gattung *Fabriciana* T. R. – Dtsch. Entomol. Z., Berlin, **1922** (2): 194–200.
REUSS, T. (1922 b): Über die Phylogenie der Zierhaken (= Unkus, Teil der Sexualarmaturen) im Genus

 Berichte; download unter www.biologiezentrum.at

Dryas (Lep. Nymphal.). – Dtsch. Entomol. Z., Berlin, **1922** (4): 365–368.
REUSS, T. (1926 a): Systematischer Überblick der Dryadinae T. RSS. mit einigen Neubeschreibungen (Lep. Rhopal.). – Dtsch. Entomol. Z., Berlin, **1926** (1): 65–70.
REUSS, T. (1926 b): Über Funktion der Sexualarmaturen bei Lepidopteren (Rhop.) und die resultierende Weiterentwicklung meines versuchten natürlichen Systems der Dryadinae T. R. – Dtsch. Entomol. Z., Berlin, **1926** (5): 431–440.
REUSS, T. (1928): Die Argyreidae T. RSS., fam. nov. – Internat. Entomol. Z. **22** (14): 145–146.
REUSS, T. (1935): *Mesoacidalia aglaia* (L.), ♂, f. h. *heinrichi*, f. h. nov. Mit einigen allgemeinen Bemerkungen zum Melanismus, zur Homoeosis bei Tagfaltern, sowie zur Nomenclatur. [Sic!] – Internat. Entomol. Z. **29** (32): 373–377, 1 Taf., (33): 387–391.
REUSS, T. (1936): Zwei Prioritätsnamen bei Arten der Argyreidae (= *Argynnis, Brenthis* etc., autorum [sic!]) und Revision von 4 Gattungsnamen derselben Familie (vgl. I. E. Z. Guben, 22. Jg., 1928, Nr. 14, S. 145). [Sic!] – Entomol. Z. **50** (32): 373–375.
ROBBINS, R. K. (1988 a): Comparative morphology of the butterfly foreleg coxa and trochanter (Lepidoptera) and its systematic implications. – Proc. entomol. Soc. Washington **90** (2): 133–154.
ROBBINS, R. K. (1988 b): Male foretarsal variation in Lycaenidae and Riodinidae, and the systematic placement of *Styx infernalis* (Lepidoptera). – Proc. entomol. Soc. Washington **90** (3): 356–368.
ROBBINS, R. K. (1989): Systematic implications of butterfly leg-structures that clean the antennae. – Psyche (Cambridge, Mass.) **96**: 209–222.
ROBBINS, R. K., & P. M. HENSON (1986): Why *Pieris rapae* is a better name than *Artogeia rapae* (Pieridae). – J. Lepid. Soc. **40** (2): 79–92.
SATTLER, K. (1989): Anmerkungen zu zwei Artikeln v. MENTZERs über die Genera bei DENIS & SCHIFFERMÜLLER. – Nota lepid. **12**: 170–171.
SATTLER, K., & W. G. TREMEWAN (1984): The Lepidoptera names of DENIS & SCHIFFERMÜLLER – a case for stability. – Nota lepid. **7**: 282–285.
SCHADEWALD, G. (1993): Beitrag zur Klärung der *Melitaea britomartis*-Gruppe (Lep. Nymphalidae). – Esperiana, Schwanfeld, **3**: 545–551.
SCHNACK, K. (Hrsg.), KARSHOLDT, O., KRISTENSEN, N. P., KAABER, S., LARSEN, K., SCHMIDT NIELSEN, E., PALM, E., SKOU, P., & B. SKULE (1985): Katalog over de danske Sommerfugle – Catalogue of the Lepidoptera of Denmark. – Entomol. Meddelel. **52** (2–3): 1–163.
SCHULTZ, O. (1908): Ueber einige Färbungs- und Zeichnungsanomalien aus dem Genus *Melitaea* F. – Entomol. Z. **22** (23): 90–92.
SCHURIAN, K. G., & K. FIEDLER (1994): Zur Biologie von *Polyommatus (Lysandra) dezinus* (DE FREINA & WITT) (Lepidoptera: Lycaenidae). – Nachr. entomol. Ver. Apollo, Frankfurt/Main, N.F. **14** (4): 339–353.
SCOBLE, M. J. (1986): The structure and affinities of the Hedyloidea: a new concept of the butterflies. – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Entomol., **53**: 251–286.
SCOBLE, M. J. (1990): An identification guide to the Hedylidae (Lepidoptera: Hedyloidea). – Entomol. scand. **21**: 121–158.
SCOBLE, M. J. (1992): The Lepidoptera. Form, function and diversity. – Oxford (Oxford Univ. Press/Brit. Mus. (Nat. Hist.)), xi + 404 S.
SCOBLE, M. J., & A. AIELLO (1990): Moth-like butterflies (Hedylidae: Lepidoptera): a summary, with comments on the egg. – J. Natural Hist. **24**: 159–164.
SCOTT, J. A. (1985): The phylogeny of butterflies (Papilionoidea and Hesperioidea). – J. Res. Lepid. **23**: 241–281.
SCOTT, J. A. (1986 a): On the monophyly of the macrolepidoptera, including a reassessment of their relationship to Cossoidea and Castnioidea, and a reassignment of Mimallonidae to Pyraloidea. – J. Res. Lepid. **25**: 30–38.
SCOTT, J. A. (1986 b): The Butterflies of North America. A natural history and field guide. – Stanford, Ca. (Stanford Univ. Press), xiii + 583 S., 64 Farbtafeln.
SCOTT, J. A., & D. M. WRIGHT (1990): 5. Butterfly phylogeny and fossils. – S. 152–208 in: KUDRNA, O. (Hrsg.), Butterflies of Europe, Bd. **2**, Introduction to lepidopterology. – Wiesbaden (Aula), 557 S.
SHIELDS, O. (1989): Systematic position of Libytheidae, diphylogeny of Rhopalocera, and heteroceran ancestry of Rhopalocera (Lepidoptera). – Tyô to Ga **40**: 197–228.
SUDHAUS, W., & K. REHFELD (1992): Einführung in die Phylogenetik und Systematik. – Stuttgart, Jena & New York (G. Fischer), xi + 241 S.
VANE-WRIGHT, R. I., & P. R. ACKERY (1984) (Hrsg.): The biology of butterflies. – xxv + 429 S., London (Royal Entomol. Soc.).
WAGENER, S. (1988): What are the valid names for the two genetically different taxa currently included within *Pontia daplidice* (LINNAEUS, 1758)? (Lepidoptera: Pieridae). – Nota lepidopt. **11**: 21–38.
WARREN, B. C. S. (1944): Review of the classification of the argynnidi: With a systematic revision of the genus *Boloria* (Lepidoptera; Nymphalidae). – Trans. roy. entomol. Soc. London **94**: 1–101, Taf. 1–46.
WARREN, B. C. S. (1955): A review of the classification of the subfamily Argynninae. Part 2. Definition of the Asiatic genera. – Trans. roy. entomol. Soc. London **107**: 381–391.
WARREN, B. C. S., DOS PASSOS, C. F., & L. P. GREY (1946): Supplementary notes on the classification of the Argynninae. – Proc. roy. entomol. Soc. London (B) **15**: 71–73.
WELLER, S. J., FRIEDLANDER, T. P., MARTIN, J. A., & D. P. PASHLEY (1992): Phylogenetic studies of ribosomal RNA variation in higher moths and butterflies (Lepidoptera: Ditrysia). – Molecul. Phylogen. Evolut. **1** (4): 312–337.
WOLF, W. (1988): Systematische und synonymische Liste der Spanner Deutschlands unter besonderer Berücksichtigung der DENNIS [sic!] & SCHIFFERMÜLLERschen Taxa (Lepidoptera: Geometridae). – Neue entomol. Nachr. **22**: 1–78.

Anschrift des Verfassers: Dipl.-Biol. W. A. Nässig, Schumacherstraße 8, D-63165 Mühlheim am Main

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Entomologische Nachrichten und Berichte

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: 39

Autor(en)/Author(s): Nässig Wolfgang A.

Artikel/Article: Die Tagfalter der Bundesrepublik Deutschland: Vorschlag für ein modernes, phylogenetisch orientiertes Artenverzeichnis (kommentierte Checkliste) (Lepidoptera, Rhopalocera). 1-36