

Neues vom Taxon *Phengaris alcon rebeli* (Hirschke, 1904) auf der Hochebene Obersand (GL)

RAINER NEUMEYER¹, ANDRÉ REY² & JÜRIG SOMMERHALDER³

¹ Probsteistrasse 89, CH-8051 Zürich; neumeyer.funk@bluewin.ch

² Langstrasse 62, CH-8004 Zürich; ar@andre-rey.ch

³ Zürcherstrasse 16, CH-8604 Volketswil; juerg@terra-typica.ch

Abstract: New data on *Phengaris alcon rebeli* (Hirschke, 1904) on the elevated plain of Obersand (canton of Glarus, Switzerland). – Five pupae of the mountain alcon blue were discovered in a subalpine nest of *Myrmica sulcinodis* on June 19, 2017. Two of these pupae were cage reared until emergence. Two eggs of the mountain alcon blue were later found on a field gentian, *Gentiana campestris*, on August 4, 2017. Finally, we recapitulate the so-called «alcon-rebeli debate», considering it resolved by the most recent genetic studies.

Zusammenfassung: Auf Obersand (GL) wurden am 19.6.2017 auf 1970 m ü. M. fünf Puppen des Enzianbläulings *Phengaris alcon rebeli* (Hirschke, 1904) in einem Nest der Braunen Knotenameise *Myrmica sulcinodis* entdeckt. Zwei der Puppen wurden entnommen und im Flugkäfig zum Schlüpfen gebracht. Am 4.8.2017 konnten wiederum auf Obersand (1965 m ü. M.) an einem Feldenzian *Gentiana campestris* zwei Eier des Enzianbläulings festgestellt werden. Ferner rekapitulieren wir die «alcon-rebeli Debatte» und betrachten sie angesichts der jüngsten genetischen Untersuchungen als beendet.

Résumé: Nouvelles données de *Phengaris alcon rebeli* (Hirschke, 1904) sur le haut-plateau d'Obersand (GL). – Cinq chrysalides de l'azuré de la Croisette ont été découvertes le 19 juin 2017 dans une fourmilière de *Myrmica sulcinodis* dans un pâturage subalpin. Deux des chrysalides ont été prélevées et mises en élevage jusqu'à l'émergence des papillons. Le 4 août 2017, deux œufs de cet azuré ont également été trouvés dans le même site sur une gentiane champêtre *Gentiana campestris*. Le «débat alcon-rebeli» est en outre résumé ici et considéré comme clos au vu des résultats des dernières études génétiques.

Keywords: Mountain alcon blue, field gentian, *Gentiana campestris*, Lycaenidae, *Myrmica sulcinodis*

EINLEITUNG

Zu den einheimischen Ameisenbläulingen gehören Vertreter einer Gattung von Bläulingen (Lepidoptera: Lycaenidae), deren Raupen zuerst in Blüten minieren und dann von Echten Knotenameisen (*Myrmica*) adoptiert werden. In deren Nester parasitieren die Raupen, bis sie sich verpuppen.

Wer sich bisher mit unseren Ameisenbläulingen beschäftigte, stiess oft auf die eine oder andere Kontroverse. Zum einen ist man sich auch heute noch nicht einig, wie man die Gattung nennen soll. Heisst sie wieder *Maculinea* van Eecke, 1915, wie von Balletto et al. (2010) beantragt? Oder muss sie *Phengaris* Doherty, 1891 heissen,

wie von Fric et al. (2007) begründet und von Fric et al. (2010) bekräftigt? Wir entscheiden uns im Einklang mit der Europäischen Roten Liste der Schmetterlinge (van Swaay et al. 2010) für *Phengaris*.

Zum anderen war bis vor Kurzem nicht klar, ob in Europa und der Schweiz vier oder fünf Arten von Ameisenbläulingen (*Phengaris*) leben. Während die drei Arten *Phengaris arion* (Linnaeus, 1758), *P. nausithous* (Bergsträsser, 1779) und *P. teleius* (Bergsträsser, 1779) stets unbestritten waren, schwelte zu den Taxa *P. alcon* (Denis & Schiffermüller, 1775) und *P. rebeli* (Hirschke, 1904) jahrzehntelang die sogenannte «alcon-rebeli Debatte» (Casacci et al. 2014). Wie kam es dazu? Lange nach der Originalbeschreibung des Kleinen Moorbläulings *Phengaris alcon* (Denis & Schiffermüller, 1775) beschrieb Hirschke (1904) aus den Steirischen Alpen eine «neue hochalpine Form», die er «*Lycaena Alcon* F. v. *Rebeli*» nannte, ohne aber irgendwelche Futterpflanzen oder Wirtsameisen anzugeben. Später beobachtete Berger (1946), dass *P. alcon* in Belgien anscheinend in zwei ökologisch verschiedenen Biotopen vorkam, nämlich in feuchten und in trockenen Wiesen. Zudem legten die Weibchen ihre Eier in den feuchten Wiesen (Flachmooren) am Lungenenzian *Gentiana pneumonanthe* ab, in den trockenen Wiesen des Hügellandes aber am Kreuzenzian *Gentiana cruciata*. Die Falterpopulation der Flachmoore identifizierte Berger (1946) nach wie vor als *P. alcon*. Die Population der trockenen Wiesen beschrieb er hingegen als neue Unterart *P. rebeli xerophila* (Berger, 1946). Dadurch wurde das subalpine Taxon *rebeli* Hirschke aber automatisch zur Art erhoben (Kudrna & Fric 2013). Wir hatten somit nun drei Taxa, nämlich ein subalpin verbreitetes (*rebeli* Hirschke), ein hygrophiles (*alcon* Denis & Schiffermüller) und ein xerophiles (*rebeli xerophila* Berger). Bald zeigte sich, dass die beiden planar bis montan verbreiteten Taxa (*alcon*, *rebeli xerophila*) oft nur ökologisch, nicht aber morphologisch zu unterscheiden sind. Das war der Ursprung der «alcon-rebeli Debatte», bei welcher in der Schweiz die Auffassung vorherrschte, dass das xerophile, am Kreuzenzian ablegende Taxon eine eigene Art sei (Lepidopteren-Arbeitsgruppe 1987) – *Maculinea (=Phengaris) rebeli* – und überdies identisch mit dem subalpinen Taxon.

Beides lässt sich inzwischen nicht mehr aufrechterhalten, aber beginnen wir mit den Populationen unterhalb der subalpinen Zone. Keine einzige Analyse konnte genetische Unterschiede nachweisen, die genügend gross gewesen wären, um die hygrophile und die xerophile Form als zwei verschiedene Arten aufzufassen (Als et al. 2004, Bereczki et al. 2005, Pecsénye et al. 2007, Uglevig et al. 2011, Sielezniew et al. 2012). Besonders interessant sind in diesem Zusammenhang Studien aus Gebieten, in welchen die beiden Formen (hygrophil, xerophil) jeweils zusammen, also syntop vorkommen (Czekes et al. 2014, Tartally et al. 2016). Auch da liessen sich (geringe) genetische Unterschiede feststellen, die aber keinesfalls verschiedene ökologische Anpassungen codieren können. So war nämlich die xerophile Form in einem rumänischen Untersuchungsgebiet (Răscruți) genetisch nicht von der hygrophilen Form eines Nachbargebietes zu unterscheiden (Tartally et al. 2016). Die beiden ökologischen Formen (hygrophil, xerophil) von *P. alcon* können also weder verschiedene Arten noch Unterarten noch sonst evolutionär signifikante Einheiten (ESU=evolutionary significant units) sein (Tartally et al. 2016, Koubínová et al. 2017). Somit war es ein Irrtum von Berger (1946), für die xerophile Form von *P. alcon* den Namen *rebeli* zu verwenden.

Nun bleibt noch, den Status der «echten» *rebeli* abzuklären, nämlich des subalpinen Taxons *rebeli* Hirschke, 1904. Diese seltene, wenig bekannte und lange verkannte Form trat dank Habeler (2008) aus der Vergangenheit, wobei Habeler die Form



Abb. 1. Aspekte der Hochebene Obersand (GL, Glarus Süd) am 19.6. (a) und am 4.8.2017 (b). (Fotos Rainer Neumeyer)

als gute Art betrachtet. Er weist zudem darauf hin, dass die Futterpflanze (*Gentiana cruciata*) der xerophilen Form (*rebeli* auct., nec Hirschke, 1904) von *P. alcon* in den Höhenlagen der Terra typica (Österreich, Steiermark, Hochschwab, Bereich oberhalb der ehemaligen Trawiesalm, 1700 mü.M.) des Taxons *rebeli* Hirschke nicht vorkommt. Als es dann Tartally et al. (2014) gelang, die subalpine Form (*rebeli* Hirschke) im Gebiet der Hochschwab wieder zu entdecken, fanden sie deren Eier am Rätischen Enzian *Gentiana germanica rhaetica*, einer Unterart des Deutschen Enzians (Lauber & Wagner 2007). Zudem war der Weg nun frei, alle drei Formen (hygrophil, xerophil, subalpin) genetisch zu vergleichen. Dabei fand man tatsächlich nennenswerte genetische Unterschiede zwischen der subalpinen Form und den beiden anderen (hygrophil, xerophil). Sie sind zwar zu klein, um *rebeli* als Art abzutrennen, aber gross genug, um das Taxon (*rebeli*) als ESU oder wie in vorliegender Arbeit als Unterart (*Phengaris alcon rebeli*) aufzufassen (Berezki et al. 2018). Koubínová et al. (2017) hingegen betrachten alle drei Formen (hygrophil, xerophil, subalpin) lediglich als Ökotypen von *Maculinea* (= *Phengaris*) *alcon*, halten aber auch diese für schützenswert [«... we advocate a strategy aiming at conserving these ecotypes ...»]. Folgerichtig ermuntern sie uns, auch weiterhin Futterpflanzen und Wirtsameisen dieser Ökotypen zu kartieren [«Moreover, we suggest further mapping of all the potential host ants and plants for these ecotypes, as gaining additional knowledge is crucial for appropriate conservation strategies.»]. Diesem Vorschlag kommen wir hiermit gerne nach.

UNTERSUCHUNGSGEBIET UND METHODE

Die gut 1 km lange Hochebene namens Obersand (GL, Glarus Süd, 713500/188500, 1920–2000 mü. M.) liegt östlich des Claridenfirns und nördlich des Tödi-Massivs. Eingehend beschrieben wird sie in «Naturforschende Gesellschaft des Kantons Glarus (2009)». Für uns relevant ist vor allem der sanft ansteigende, sandige, mit Steinen und einzelnen Felsblöcken durchsetzte und von einem mageren Rasen bewachsene Kalkschuttfächer, den einer von uns (RN) am 19.6. (Abb. 1a) und am 4.8.2017 (Abb. 1b) im Zusammenhang mit einem anderen Auftrag nach Bienen (Apidae) absuchte, nicht ohne auch auf andere interessante Tiere zu achten. Dieser Rasen wird extensiv von übersommernden Kühen beweidet und ist in Züst & Zopfi (2009) deshalb als Alpweide («WE – Alpweiden/-matten – bestossen») bezeichnet. Da auf dieser nebst Hornklee *Lotus* spp. und Feldenzian *Gentiana campestris* besonders häufig auch der Gestreifte Seidelbast *Daphne striata* blüht, kann der Rasen auch als Zwergstrauchheide aufgefasst werden.

In Bezug auf die Namen der erwähnten Pflanzen richten wir uns nach Lauber & Wagner (2007), bei der Nomenklatur der Ameisen nach Seifert (2007).

ERGEBNISSE

Unter einem flachen Stein (Abb. 2) wurden auf der Hochebene Obersand am 19.6.2017 in einem Nest der Braunen Knotenameise *Myrmica sulcinodis* Nylander, 1846 fünf Puppen des Enzianbläulings *Phengaris alcon rebeli* (Hirschke, 1904) gefunden (Abb. 3).



Abb. 2. Fundort der Puppen des Enzianbläulings (*Phengaris alcon rebeli*) im Nest der Braunen Knotenameise (*Myrmica sulcinodis*) unter einem Stein (→) auf der Hochebene Obersand (GL) am 19.6.2017. (Foto Rainer Neumeyer)



Abb. 3. Vier Puppen des Enzianbläulings *Phengaris alcon rebeli* (Hirschke, 1904) in einem Nest der Braunen Knotenameise *Myrmica sulcinodis* Nylander, 1846 auf Obersand (GL), am 19.6.2017. (Foto Rainer Neumeyer)

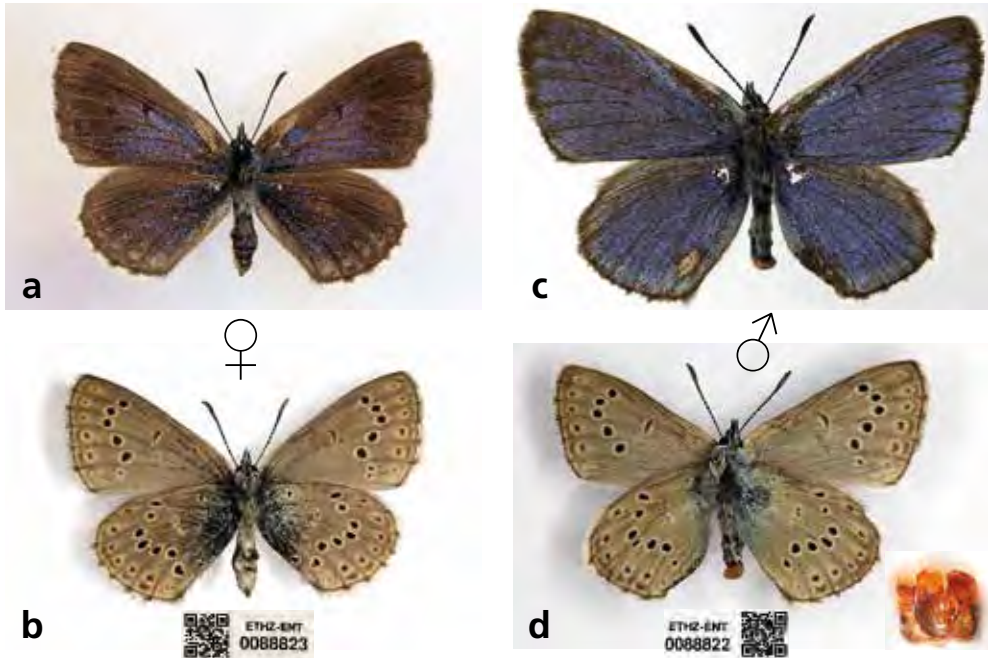


Abb. 4. Weibchen (a, b) und Männchen (c, d) des Enzianbläulings *Phengaris alcon rebeli* aus Obersand (GL) von oben (a, c) und unten (b, d). Abgebildet ist auch das männliche Genital (d). Beide Falter befinden sich in der Entomologischen Sammlung der ETH Zürich. (Fotos Jürg Sommerhalder)

Zwei der Puppen wurden entnommen, nach Zürich verbracht und dort mitten auf einen mit 2–3 cm mässig feuchter Erde belegten Topfuntersatz platziert. Darüber wurde eine umgedrehte Untertasse so gestülpt, dass zwischen der Topfuntersatz-Erde und der Untertasse ein niedriger, diskusförmiger Hohlraum entstand. Mit dem Finger wurden dann von den Puppen bis zum Untertassenrand und unter diesen hindurch zwei Rinnen in die Erde gedrückt, die zwei Ausgänge aus einem Ameisennest simulieren sollten. Der Topfuntersatz samt Bläulingspuppen und Untertasse kam danach unverzüglich in einen Flugkäfig (60 cm x 40 cm x 38 cm), der sich bis zum Schlupf der Falter Tag und Nacht auf einem schattigen Balkon auf 465 m ü. M. befand. Der Flugkäfig wurde von aussen ab und zu mit Wasser besprüht, bis aus den Puppen dann am 27.6.2017 zwei Falter (Abb. 4) schlüpften:

- 1 ♀, 1 ♂, *Phengaris alcon rebeli* (Hirschke, 1904); Glarus Süd, Linthal (GL): Obersand (713178/188684, 1970 m), Zwergstrauchheide auf Kalkschuttfächer, ad *Myrmica sulcinodis*; 19.6.2017, Rainer Neumeyer pupae leg., André Rey det., ETHZ coll.

Am 4.8.2017 konnten dann an einem Feldenzian (713170/188670; 1965 m ü. M.) zwei Eier gefunden werden (Abb. 5), die auf Obersand nur vom Enzianbläuling stammen können. Die entsprechende Staude wurde an die ETHZ verbracht, nachdem eines der Eier in Zürich fotografiert worden war (Abb. 6).

Wie sich im Übrigen unschwer feststellen liess, ist die Braune Knotenameise *Myrmica sulcinodis* auf Obersand offenbar häufig. Weitere Arten von Echten Knotenameisen (*Myrmica*) waren in der verfügbaren Zeit nicht nachzuweisen.



Abb. 5. Feldenzian *Gentiana campestris* mit Ei (→) des Enzianbläulings *Phengaris alcon rebeli* (Hirschke, 1904) am 4.8.2017 auf Obersand (GL). (Foto Rainer Neumeyer)



Abb. 6. Ei des Enzianbläulings *Phengaris alcon rebeli* an einem Feldenzian *Gentiana campestris*. (Foto André Rey)

DISKUSSION

Auf Obersand (GL) wurde der Enzianbläuling erstmals von Kameron-Müller et al. (2009) nachgewiesen, welche die Art am 10.7. und 31.7.2008 «vereinzelt» als Falter beobachteten. Ihre Vermutung, die Eier würden auf dem Feldenzian abgelegt («Als mögliche Raupenfutterpflanze kommt für dieses Gebiet praktisch nur *Gentiana campestris* infrage»), sollte sich als richtig erweisen.

Vom hygrophilen Ökotyp des Enzianbläulings ist bekannt, dass seine Jungraupen in Lungenenzian *Gentiana pneumonanthe*, Schwalbenwurz-Enzian *Gentiana asclepiadea* und sogar in Deutschem Enzian *Gentiana germanica* sowie Kreuzenzian *Gentiana cruciata* minieren können (Sielezniew & Stankiewicz 2004, Bräu et al. 2006, Bolt et al. 2010). Die Eier des xerophilen Ökotyps werden meistens auf dem Kreuzenzian abgelegt, wurden aber auch schon auf dem Schwalbenwurz-Enzian gefunden (Kolev 2002, Berezki et al. 2005, Steiner et al. 2006). Vom subalpinen Ökotyp sind bisher Eier auf Deutschem Enzian, Rätischem Enzian, Feldenzian und Schnee-Enzian *Gentiana nivalis* festgestellt worden (Jutzeler 1988, 1992, Palmi 2010, Tartally et al. 2014). Die Identität des auf dem Schnee-Enzian ablegenden Taxons «*Maculinea rebeli buscagnicus* [sic!] Palmi, 2010» aus der Alpe Devero (Italia, Piemonte, Prov. Verbano-Cusio-Ossola) muss allerdings noch überprüft werden. Aber auch ungeachtet dessen gibt es Überschneidungen, indem keiner der drei Ökotypen des Enzianbläulings

ausschliesslich Enzianarten belegt, die nicht auch von einem anderen Ökotyp genutzt würden. Somit gibt es zwischen den Ökotypen in Bezug auf die Futterpflanzen keine scharfen Grenzen, genauso wenig wie zwischen den Ökotypen genetische Barrieren existieren (Berezki et al. 2018).

In Bezug auf die Wirtsameisen des Enzianbläulings sind die Verhältnisse ähnlich, denn auch da gibt es Vorlieben, aber auch Überschneidungen (Pech et al. 2007, Witek et al. 2014). Die fortgeschritteneren Raupenstadien und Puppen des hygrophilen Ökotyps findet man in Europa je nach Gegend vorwiegend in Nestern von *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758), *M. ruginodis* Nylander, 1846, *M. scabrinodis* Nylander, 1846 oder *M. aloba* Forel, 1909, manchmal auch bei *M. salina* Ruzsky, 1905, *M. schencki* Viereck, 1903 oder *M. vandeli* Bondroit, 1920 (Als et al. 2004, Elmes et al. 1994, Sielezniew & Stankiewicz 2004, Tartally et al. 2008, 2013, Sielezniew et al. 2015). In der Schweiz konnte als Wirtsameise des hygrophilen Ökotyps bislang einzig *Myrmica scabrinodis* nachgewiesen werden (Bolt et al. 2010). Als Wirtsameisen des xerophilen Ökotyps wurden am häufigsten *Myrmica sabuleti* Meinert, 1861 und *M. schencki* festgestellt, gelegentlich aber auch *M. lonae* Finzi, 1926, *M. rugulosa* Nylander, 1849, *M. scabrinodis* oder *M. specioides* Bondroit, 1918 (Thomas et al. 1989, Steiner et al. 2003, Stankiewicz et al. 2005, Tartally et al. 2008, Sielezniew & Dziekańska 2009). Aus der Schweiz existieren noch keine gesicherten Meldungen, denn die Angaben von Jutzeler (1989, 1992) beziehen sich höchstwahrscheinlich auf den subalpinen Ökotyp. Von diesem wurden als Wirtsameisen bis jetzt – wie auch von uns – vor allem *Myrmica sulcinodis* Nylander, 1846 und gelegentlich *M. scabrinodis* gemeldet (Jutzeler 1989, 1992, Tartally et al. 2014, Wagner 2014). Letztere wäre somit eine Wirtsart, welche die Raupen aller drei Ökotypen des Enzianbläulings aufnehmen kann. Von einer strikten Wirtsspezifität [«... each *Maculinea* species depends on a single, and different, host species of *Myrmica*»], wie noch von Thomas et al. (1989) postuliert und von der Lepidopteren-Arbeitsgruppe (1987) übernommen, kann jedenfalls keine Rede mehr sein.

Angesichts der geringen genetischen Unterschiede zwischen den drei Ökotypen (hygrophil, xerophil, subalpin) des Enzianbläulings (Tartally et al. 2016, Koubínová et al. 2017, Berezki et al. 2018), betrachten wir die «*alcon-rebeli* Debatte» als beendet. Ferner rechnen wir aus dem gleichen Grund (fehlende genetische Barrieren) namentlich im Übergangsbereich von der montanen zur subalpinen Zone auch mit hybriden Formen, die schwierig zuzuordnen sein dürften. Andererseits kann man bei seltenen Arten auch nicht ausschliessen, dass in subalpinen und vor allem alpinen Lagen isolierte Populationen existieren, die genetisch auseinanderdriften. In dieser Hinsicht wäre es sicher interessant, Individuen des Taxons *rebeli buscagnicus* Palmi, 2010 sowie solche aus benachbarten Populationen des Enzianbläulings aus dem Simplongebiet und dem Binntal zu untersuchen.

Danksagung

Hansrudolf Zweifel (Linthal) ermöglichte zwei Übernachtungen in seiner Alphütte auf Obersand. Oliver Seitz (Zürich) präparierte die beiden Falter von *M. alcon rebeli*. Susanna Züst (Zürich) machte hilfreiche Angaben zur Vegetation, Edwin Kamer (Näfels) zur Schmetterlingsfauna. Jakob Marti von der Abteilung Umweltschutz und Energie (Dep. Bau und Umwelt) bewilligte, im Kanton Glarus 2017 ausnahmsweise geschützte Tierarten zu fangen. All diesen Personen und Institutionen gilt unser aufrichtigster Dank.

Literatur

- Als T. D., Vila R., Kandul N. P., Nash D. R., Yen S.-H., Hsu Y.-F., Mignault A. A., Boomsma J. J. & Pierce N. E. 2004. The evolution of alternative parasitic life histories in large blue butterflies. *Nature* 432 (18): 386–390.
- Balletto E., Bonelli S., Settele J., Thomas J. A., Verovnik R. & Wahlberg N. 2010. Case 3508 – *Maculinea* van Eecke, 1915 (Lepidoptera: Lycaenidae): proposed precedence over *Phengaris* Doherty, 1891. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 67 (2): 129–132.
- Berezcki J., Pecsénye K., Peregovits L. & Varga Z. 2005. Pattern of genetic differentiation in the *Maculinea alcon* species group in Central Europe. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 43 (2): 157–165. doi: 10.1111/j.1439-0469.2005.00305.x.
- Berezcki J., Pecsénye K., Varga Z., Tartally A. & Tóth J. P. 2018. *Maculinea rebeli* (Hirschke) – a phantom or reality? Novel contribution to a long-standing debate over the taxonomic status of an enigmatic Lycaenidae butterfly. *Systematic Entomology* 43: 166–182. doi:10.1111/syen.12259.
- Berger L. 1946. *Maculinea rebeli* Hirschke, bona species. *Lambillionea*, Brussels 46: 95–110.
- Bolt D., Neumeyer R., Rey A. & Sohni V. 2010. Kleiner Moorbläuling (*Phengaris alcon*) und Echte Knotenameisen (*Myrmica*) am Pfannenstiel (ZH). *Entomo Helvetica* 3: 27–48.
- Bräu M., Gros P., Nunner A., Stettmer C. & Settele J. 2006. Der verlustreiche Weg in die Sicherheit eines Wirtsameisen-Nestes; Neue Daten zur Entwicklungsbiologie und zur Mortalität der Präimaginalstadien von *Maculinea alcon* sowie zum Einfluss der Mahd. *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* 68 (3/4): 197–219.
- Casacci L. P., Barbero F. & Balletto E. 2014. The «Evolutionary Significant Unit» concept and its applicability in biological conservation. *Italian Journal of Zoology* 81 (2): 182–193. doi.org/10.1080/11250003.2013.870240.
- Czekes Z., Markó B., Nash D. R., Ferenc M., Lázár B. & Rákossy L. 2014. Differences in oviposition strategies between two ecotypes of the endangered myrmecophilous butterfly *Maculinea alcon* under unique syntopic conditions. *Insect Conservation and Diversity* 7: 122–131.
- Elmes G. W., Thomas J. A., Hammarstedt O., Munguira M. L., Martin J. & van der Made J. G. 1994. Differences in host-ant specificity between Spanish, Dutch and Swedish populations of endangered butterfly, *Maculinea alcon* (Denis et Schiff). *Memorabilia Zoologica* 48: 55–68.
- Fric Z., Kudrna O., Pech P., Wiemers M. & Zrzavý J. 2010. Comment on the proposed precedence of *Maculinea* van Eecke, 1915 over *Phengaris* Doherty, 1891. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 67 (4): 315–319.
- Fric Z., Wahlberg N., Pech P. & Zrzavý J. 2007. Phylogeny and classification of the *Phengaris*–*Maculinea* clade: total evidence and phylogenetic species concepts. *Systematic Entomology* 32: 558–567. doi: 10.1111/j.1365-3113.2007.00387.x.
- Habeler H. 2008. Die subalpin-alpinen Lebensräume des Bläulings *Maculinea rebeli* (Hirschke, 1904) in den Ostalpen. *Joanna Zoologie* 10: 143–164.
- Hirschke H. 1904. Eine neue hochalpine Form der *Lycaena Alcon* F. aus den steirischen Alpen. *Jahresbericht des Wiener Entomologischen Vereines* 15: 109–111 + Taf. II.
- Jutzeler D. 1988. Fund von *Maculinea rebeli* (Hirschke, 1904) im Glarnerland. *Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel* 38 (4): 124–125.
- Jutzeler D. 1989. *Maculinea rebeli* (Hirschke): Ein Raupenfund im Glarnerland. *Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel* 39 (3): 92–93.
- Jutzeler D. 1992. Exkursionstagebuch 1991: Tagfalterbeobachtungen in den Kantonen Glarus, Luzern, Schwyz und St. Gallen mit Anmerkungen zur Ökologie von *Mellicta athalia* (Rottemburg, 1775), *Minois dryas* (Scopoli, 1763), *Maculinea rebeli* (Hirschke, 1904) und *Lysandra coridon* (Poda, 1761). *Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel* 42 (2): 58–82.
- Kamer-Müller E., Marti-Möckli F. & Müller-Landolt R. 2009. Tagfalter und Widderchen (Lepidoptera: Rhopalocera und Zygaenidae). In: *Naturforschende Gesellschaft des Kantons Glarus (Hrsg.), Obersand 2008, Sommer der alpinen Artenvielfalt. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft des Kantons Glarus* 18: 202–213.
- Kolev Z. 2002. The species of *Maculinea* van Eecke, 1915 in Bulgaria: distribution, state of knowledge and conservation status. *Nota lepidopterologica* 25 (2/3): 177–190.
- Koubinová D., Dincă V., Dapporto L., Vodá R., Suchan T., Vila R. & Alvarez N. 2017. Genomics of extreme ecological specialists: multiple convergent evolution but no genetic divergence between ecotypes of *Maculinea alcon* butterflies. *Scientific Reports* 7: 13752. doi:10.1038/s41598-017-12938-8.
- Kudrna O. & Fric Z. F. 2013. On the identity and taxonomic status of *Lycaena alcon rebeli* Hirschke, 1905 – a long story of confusion and ignorance resulting in the fabrication of a «ghost species». *Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo* 34 (3): 117–124.
- Lauber K. & Wagner G. 2007. *Flora Helvetica*. Haupt, Bern, 1631 pp.

- Lepidopteren-Arbeitsgruppe 1987. Tagfalter und ihre Lebensräume; Arten, Gefährdung, Schutz. SBN/ Pro Natura (Hrsg.), Basel; Fotorotar AG (Verlag), Egg (ZH), 516 pp.
- Naturforschende Gesellschaft des Kantons Glarus (Hrsg.) 2009. Obersand 2008, Sommer der alpinen Artenvielfalt. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft des Kantons Glarus 18, 272 pp.
- Palmi P. 2010. Approfondimento sulla popolazione di *Maculinea rebeli* (Hirschke, 1904) dell'Alpe Devero. In: Palmi P. Farfalle diurne del Parco Naturale Veglia Devero, pp. 216–221. Regione Piemonte, Ente di Gestione delle Aree Protette dell'Ossola, Varzo (VB).
- Pech P., Fric Z. & Konvicka M. 2007. Species-specificity of the *Phengaris (Maculinea)* – *Myrmica* host system: Fact or myth? *Sociobiology* 50 (3): 1–21.
- Pecsenye K., Bereczki J., Tihanyi B., Tóth A., Peregovits L. & Varga Z. 2007. Genetic differentiation among the *Maculinea* species in eastern Central Europe. *Biological Journal of the Linnean Society* 91: 11–21.
- Seifert B. 2007. Die Ameisen Mittel- und Nordeuropas. Lutra, Görlitz/Tauer. 368 pp.
- Sielezniew M. & Dziekańska I. 2009. Butterfly-ant relationships: Host ant specificity of *Phengaris «rebeli»* Hirschke in Pieniny Mts (southern Poland). *Polish Journal of Ecology* 57 (2): 403–409.
- Sielezniew M., Bystrowski C., Deoniziak K. & da Costa J.M. 2015. An unexpected record of *Myrmica schencki* Emery, 1895 as a secondary host ant of the hygrophilous form of a small and isolated population of the Alcon Blue butterfly *Phengaris (=Maculinea) alcon* (Denis & Schiffermüller, 1775) in NE Poland. *Polish Journal of Entomology* 84: 49–59. doi: 10.1515/pjen-2015-0005.
- Sielezniew M., Rutkowski R., Ponikwicka-Tyszko D., Ratkiewicz M., Dziekańska I. & Švitra G. 2012. Differences in genetic variability between two ecotypes of the endangered myrmecophilous butterfly *Phengaris (=Maculinea) alcon* – the setting of conservation priorities. *Insect Conservation and Diversity* 5: 223–236. doi: 10.1111/j.1752-4598.2011.00163.x.
- Sielezniew M. & Stankiewicz A. M. 2004. *Gentiana cruciata* as an additional host plant of *Maculinea alcon* on a site in eastern Poland. *Nota lepidopterologica* 27 (1): 91–93.
- Stankiewicz A. M., Sielezniew M. & Barański M. 2005. The first record of *Myrmica rugulosa* Nylander, 1849 as a host-ant of *Maculinea rebeli* Hirschke, 1904. *Polish Journal of Entomology* 74: 99–103.
- Steiner F., Sielezniew M., Schlick-Steiner B. C., Höttinger H., Stankiewicz A. & Górnicki A. 2003. Host specificity revisited: New data on *Myrmica* host ants of the lycaenid butterfly *Maculinea rebeli*. *Journal of Insect Conservation* 7: 1–6.
- Steiner F., Schlick-Steiner B. C., Höttinger H., Nikiforov A., Moder K. & Christian E. 2006. *Maculinea alcon* and *rebeli* – one or two Alcon Blues? Larval cuticular compounds and egg morphology of East Austrian populations. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 107 B: 165–180.
- Tartally A., Kelager A., Fürst M. A. & Nash D. R. 2016. Host plant use drives genetic differentiation in syntopic populations of *Maculinea alcon*. *PeerJ* 4:e1865. doi: 10.7717/peerj.1865.
- Tartally A., Koschuh A. & Varga Z. 2014. The re-discovered *Maculinea rebeli* (Hirschke, 1904): Host ant usage, parasitoid and initial food plant around the type locality with taxonomical aspects. *ZooKeys* 406: 25–40. doi.org/10.3897/zookeys.406.7124.
- Tartally A., Nash D. R., Lengyel S. & Varga Z. 2008. Patterns of host ant use by sympatric populations of *Maculinea alcon* and *M. 'rebeli'* in the Carpathian Basin. *Insectes Sociaux* 55: 370–381. doi: 10.1007/s00040-008-1015-4.
- Tartally A., Rodrigues M. C., Brakels P. & Arnaldo P. S. 2013. *Myrmica aloba* hosts isolated populations of a hoverfly, a butterfly and an ichneumon species in NE-Portugal. *Journal of Insect Conservation* 17: 851–855. doi: 10.1007/s10841-013-9575-7.
- Thomas J. A., Elmes G. W., Wardlaw J. C. & Woyciechowski M. 1989. Host specificity among *Maculinea* butterflies in *Myrmica* ant nests. *Oecologia* 79: 452–457.
- Uglevig L. V., Vila R., Pierce N. E. & Nash D. R. 2011. A phylogenetic revision of the *Glaucopsyche* section with special focus on the *Phengaris–Maculinea* clade. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 237–243.
- van Swaay C., Cuttelod A., Collins S., Maes D., López Munguira M., Šašić M., Settele J., Verovnik R., Verstrael T., Warren M., Wiemers M. & Wynhof I. 2010. European Red List of Butterflies. Publications Office of the European Union, Luxembourg, 48 pp.
- Wagner H. C. 2014. Die Ameisen Kärntens; Verbreitung, Biologie, Ökologie und Gefährdung. Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten, Klagenfurt, 464 pp.
- Witek M., Barbero F. & Markó B. 2014. *Myrmica* ants host highly diverse parasitic communities: from social parasites to microbes. *Insectes Sociaux* 61: 307–323. DOI 10.1007/s00040-014-0362-6.
- Züst S. & Zopfi H.-J. 2009. Gefäßpflanzen (Sporenpflanzen – Pteridophyta und Samenpflanzen – Spermatophyta). In: Naturforschende Gesellschaft des Kantons Glarus (Hrsg.), Obersand 2008, Sommer der alpinen Artenvielfalt. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft des Kantons Glarus 18: 70–97.