

## Gene berichten über die Vergangenheit: Die molekulare Biogeographie europäischer Tagfalterarten

Thomas SCHMITT

### Kurzfassung

Genetische Untersuchungen erlauben früher aufgestellte biogeographische Hypothesen bezüglich der Arealodynamik in verschiedenen Artengruppen zu überprüfen. In dieser Arbeit werden Beispiele von mediterranen, kontinentalen und alpinen Tagfalter- und Widderchenarten vorgestellt, die mittels Allozymelektrophorese untersucht wurden. Für Vertreter mediterraner Arten konnten die unterschiedlichen glazialen Refugialbereiche im Mittelmeerraum bestätigt werden, wobei die glazialen Disjunktionen in diesem Bereich von den ökologischen Potentialen der einzelnen Arten abzuhängen scheinen. Auch die postglazialen Arealexpansionen konnten für diese Arten weitgehend rekonstruiert werden, wobei Generalisten keine oder nur geringe Verluste genetischer Diversität beim Prozess ihrer Expansion zeigten, Spezialisten jedoch deutliche genetische Verarmungen von Süden nach Norden aufwiesen. Für kontinentale Arten scheint eine Herkunft aus ostpaläarktischen Glazialrefugien nur für eine beschränkte Anzahl von Vertretern zuzutreffen; vielmehr ist es sehr wahrscheinlich, dass etliche Arten aus dieser Gruppe eine bemerkenswerte Anzahl von extramediterranen glazialen Differenzierungszentren in Europa besitzen, was zu komplexen Arealfluktuationen führte. In der Gruppe der alpinen Arten zeigen solche mit arcto-alpinen Disjunktionen recht einfache phylogeographische Muster, die sich durch einen postglazialen Rückzug aus dem Periglazial erklären lassen. Arten mit ausschließlich alpinen Arealteilen zeigen sehr viel komplexere genetische Strukturen, welche sich vermutlich durch disjunkte Verbreitungsgebiete während glazialer und interglazialer Phasen und hochkomplexe Arealverschiebungen ableiten lassen.

**Schlüsselwörter:** Allozyme, Phylogeography, arcto-alpin, kontinental, Lepidoptera, mediterran, Postglazial, Würm

### Einleitung

Der klassische Forschungsgegenstand in der Biogeographie ist die Verbreitung von Tier- und Pflanzenarten in Raum und Zeit (z.B. REINIG 1937, DE LATTIN 1967, VARGA 1977, HEWITT 1996, SCHMITT 2007); MÜLLER (1980) führte für diesen im Prinzip vierdimensionalen Raum den Begriff des Areal-systems ein. Speziell die starken klimatischen Fluktuationen im Pleistozän (WILLIAMS & AL. 1998) führten zu starken horizontalen und vertikalen Verschiebungen der Verbreitungsgebiete vieler Arten (z.B. REINIG 1937, DE LATTIN 1967, VARGA 1977, HEWITT 1996, SCHMITT 2007). Solche Arealveränderungen werden schon seit längerem beschrieben, wobei als klassische Methoden die Chorologie (also die Lokalisierung der Kerngebiete der Areale) eingesetzt wird (z.B. REINIG 1937, 1950, HOLDHAUS 1954, DE LATTIN 1967, VARGA 1977, DENNIS & AL. 1998, HAUSDORF & HENNIG 2004) und der Rückgriff auf Fossilien und Subfossilien einen guten methodischen Ansatzpunkt darstellt. Bei letzterem haben sich insbesondere die Analyse von Pollenprofilen (z.B.

HUNTLEY & BIRKS 1983, GLIEMEROTH 1995, WILLIS & AL. 1995), Holzkohlefragmenten (SÜMEGI & RUDNER 2001), Flügeldecken von Käfern (COOPE 1970, 1978, 1994, 2004), Knochenresten kleiner Säuger (PAZONYI 2004) und Gastropodenschalen (HERTELENDY & AL. 1992, FÜKÖH & AL. 1995, SÜMEGI & KROLOPP 2002) bewährt.

Die rasanten Entwicklungen genetischer Analysemethoden erlauben nun jedoch, Arten über weite Bereiche ihrer Areale zu untersuchen, die Geburt der Phylogeographie (AVISE & AL. 1987). Durch intensive arealweite genetische Untersuchungen konnten in den letzten wenigen Dekaden zahlreiche der zuvor auf den klassischen Methoden beruhenden Theorien bestätigt werden, jedoch wurden durch den Einsatz dieser modernen Analysemethoden etliche der zuvor aufgestellten Postulate vertieft und in einigen Fällen mussten Irrtümer berichtigt werden. So konnten zahlreiche Erkenntnisse über glaziale Refugien, postglaziale Arealexpansionen und -regressionen, Kontaktzonen zwischen unterschiedlichen genetischen Linien und Hybridzonen sowie über

Expansionskorridore gewonnen werden; auch die populationsgenetischen Auswirkungen verschiedener Ausbreitungstypen wurden überprüft (Übersichten in HEWITT 1996, 1999, 2000, 2001, 2004a, 2004b, TABERLET & AL. 1998, SCHMITT 2007).

Eine inzwischen phylogeographisch intensiv untersuchte Gruppe sind die Tagfalter und Widderchen. Anhand dieser Gruppe lassen sich auch gut die unterschiedlichen biogeographischen Grundtypen Europas vorstellen. Im folgenden wird zwischen drei Haupttypen unterschieden: (i) mediterrane Arten, deren Vertreter sich aus mediterranen Glazialrefugien ableiten, (ii) kontinentale Arten, deren Vertreter extramediterrane Ausbreitungszentren besitzen und (iii) alpine und/oder arktische Arten, die aktuelle Rückzugsgebiete in den Hochlagen der Gebirge oder in den hohen Breiten besitzen (Schmitt 2007). In diesem Artikel werden diese drei Typen mit ihren unterschiedlichen Ausprägungen an ausgewählten Tagfalter- und Widderchenarten vorgestellt. Als Beispiele wurde hierbei auf Untersuchungen von Allozym polymorphismen zurückgegriffen.

### Mediterrane Arten

Einen typischen Vertreter der Gruppe der mediterranen Tagfalterarten stellt der Geschwisterartenkomplex der Schachbrettfalter *Melanargia galathea/lachesis* dar. Dieser Artenkomplex ist weit über Nordafrika und die Südhälfte Europas verbreitet, wobei *M. lachesis* jedoch auf die Iberische Halbinsel beschränkt ist. Eine Analyse von Allozym polymorphismen ergab eine starke Differenzierung zwischen den untersuchten Populationen über weite Bereiche der europäischen Verbreitungsgebiete dieser Arten ( $F_{ST}$ : 13,1%,  $p < 0,0001$ ). Hierbei zeigte sich eine sehr deutliche Differenzierung zwischen den beiden Taxa *lachesis* und *galathea*, und die zu *M. galathea* gehörigen Populationen wiesen eine deutliche genetische Trennung zwischen west- und osteuropäischen Herkünften auf; insgesamt lag der Anteil der genetischen Varianz zwischen diesen drei Linien bei 91,1% der gesamten Varianz zwischen Populationen. Zwischen den Linien konnten keine signifikanten Unterschiede der genetischen Diversitäten festgestellt werden, und auch innerhalb der Linien konnten keine genetischen Verarmungseffekte von südlichen zu nördlichen Populationen nachgewiesen werden (HABEL & AL. 2005).

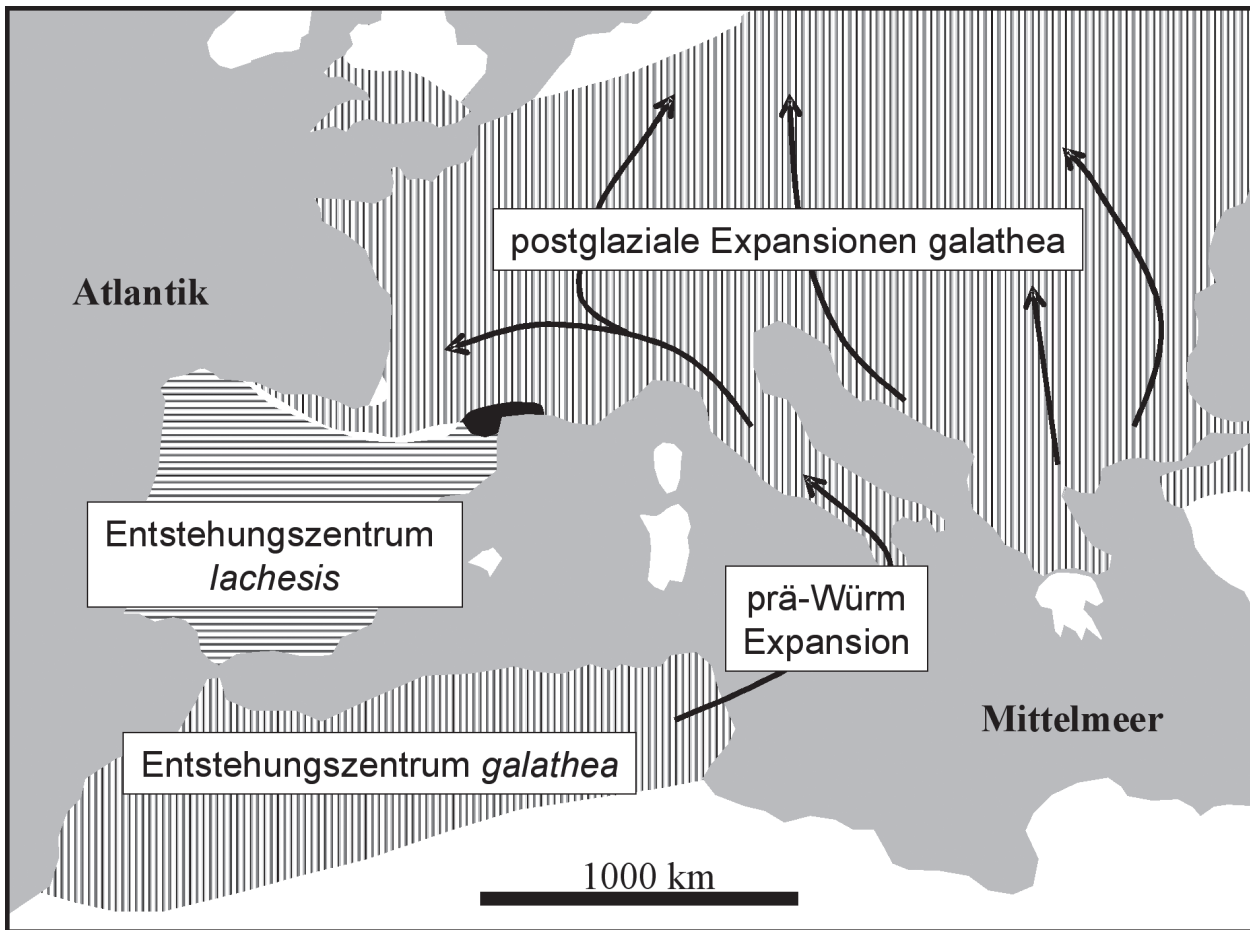
Eine intensivere Untersuchung von Populationen aus Südosteuropa ergab eine deutliche genetische Strukturierung auch innerhalb der östlichen Linie ( $F_{ST}$ : 7,0%,  $p < 0,0001$ ) mit drei Sublinien: (i) illyrisch und Westkarpatenbecken, (ii) Ostkarpatenbecken und (iii) bulgarisch-ostrumänisch (Schmitt

& al. 2006a). Eine weitere Analyse von vier Populationen aus dem marokkanischen Atlasgebirge ergab, dass diese Populationen mit 8,8% einen höheren  $F_{ST}$  Wert aufwiesen als alle europäischen Populationen von *M. galathea*, alle in Europa festgestellten Allele in diesen Populationen zu finden waren, jedoch noch zusätzliche endemische Allele in diesen afrikanischen Proben auftraten und die durchschnittliche genetische Diversität in diesen Populationen signifikant höher war als in Europa (HABEL & AL. 2008).

Diese Ergebnisse lassen den Schluss zu, dass die gesamte *M. galathea/lachesis*-Gruppe von ursprünglich wahrscheinlich atlantomediterran Herkunft ist, wobei sich (eventuell während Vikarianz im Rissglazial) *galathea* in Nordafrika und *lachesis* in Iberien differenzierten. Im Eem Interglazial konnte sich die nordafrikanische *galathea*-Linie wohl über Italien weit über Europa ausbreiten und somit auch die Ausbreitung der *lachesis*-Linie blockieren (HABEL & AL. 2008). Im folgenden Würmglazial wurde *M. galathea* dann wieder in Refugialräume im adriato- und pontomediterranen Raum zurückgedrängt, wo Differenzierung in die westliche und östliche Linie erfolgte (HABEL & AL. 2005). Im pontomediterranen Raum erfolgte weitere Differenzierung, vermutlich auf Grund von Subzentren innerhalb dieses großen Refugialraumes (SCHMITT & AL. 2006a). Die Arealexpansion in Europa im Postglazial erfolgte vermutlich phalanxartig (IBRAHIM & AL. 1996) und somit ohne signifikanten Verlust von genetischer Diversität nach Norden. Eine graphische Interpretation des Arealystems von *M. galathea/lachesis* ist in Abbildung 1 dargestellt.

Eine sehr ähnliche molekular-biogeographische Struktur konnte für Europa auch für die beiden Geschwisterarten *Polyommatus coridon/hispana* nachgewiesen werden (SCHMITT & SEITZ 2001a, SCHMITT & AL. 2005a), jedoch konnte für diese beiden Taxa ein signifikanter Verlust genetischer Diversität in der westlichen adriatomediterranen (SCHMITT & AL. 2002) und der östlichen pontomediterranen Linie (SCHMITT & SEITZ 2002) festgestellt werden, was auf eine postglaziale Arealexpansion vom leptokurischen oder Trittsteintyp schließen lässt.

Das Große Ochsenauge *Maniola jurtina* weist zwar wie das Schachbrett keine genetische Verarmung in Richtung Norden auf, jedoch ist seine genetische Differenzierung zwischen den Populationen über ganz Europa deutlich schwächer ausgeprägt ( $F_{ST}$ : 3,1%,  $p < 0,0001$ ) und es lassen sich nur eine atlantomediterrane und eine zentral-ostmediterrane Linie voneinander unterscheiden, zwischen welchen sich jedoch über 75% der gesamten Vari-



**Abb. 1.** Primäre und sekundäre Differenzierungszentren und Glazialrefugien der Schachbett-Geschwisterarten *Melanargia galathea/lachesis*. Potentielle Arealausweitungen von Afrika nach Italien im Eem Interglazial und in Europa im Postglazial sind durch Pfeile dargestellt. Die aktuelle Verbreitung von *M. galathea* ist durch vertikale, diejenige von *M. lachesis* durch horizontale Schraffuren dargestellt; Sympatriebereiche sind schwarz eingefärbt. Abbildung basierend auf HABEL & AL. (2005, 2008) und SCHMITT & AL. (2006).

anz zwischen Populationen befinden. Dies lässt vermuten, dass *M. jurtina* eine ähnliche phalanxartige Arealexpansion durchführte wie *M. galathea*, jedoch waren die Vorkommen des Großen Ochsenauges wahrscheinlich im letzten Glazial auf nur zwei Differenzierungszentren beschränkt, welche jedoch vermutlich geographisch vergleichsweise ausgedehnt waren, der atlantomediterrane Raum mit Iberien und Nordafrika im Westen und der adriato- und pontomediterrane Bereich im Osten (SCHMITT & AL. 2005b).

Der Gemeine Bläuling *Polyommatus icarus* zeigt ein von all diesen mediterranen Arten deutlich abweichendes genetisches Muster. Diese Art weist mit einem  $F_{ST}$  von 1,9% ( $p < 0,0001$ ) über ganz Europa deutlich geringere Werte auf als alle anderen untersuchten Tagfalterarten und keine genetischen Großgruppen lassen sich für diese Art unterscheiden, jedoch wurde über das gesamte Untersuchungsgebiet ein deutlich ausgebildetes *isolation-by-distance* System nachgewiesen ( $r=0,83$ ,  $p < 0,05$ ). Diese Daten lassen vermuten, dass diese ver-

gleichsweise kältetolerante Art auch während des letzten Glazials zumindest im mediterranen Bereich ein zusammenhängendes Verbreitungsgebiet besaß (SCHMITT & AL. 2003).

Die mediterranen Glazialrefugien der meisten dieser Arten waren also im Würmglazial disjunkt in den einzelnen Subzentren des Mittelmeerraumes. Die postglazialen Arealexpansionen nach Norden erfolgten bei Generalisten vermutlich in breiten Phalanxen und ohne Verlust genetischer Diversität, bei spezialisierteren Taxa jedoch trittsteinartig oder leptokurtisch, was zu einem markanten Verlust genetischer Diversität führte.

### Kontinentale Arten

In diese Gruppe fallen viele der früher als sibirische Arten sensu DE LATTIN (1967) eingestuften Taxa. Für diese den atlantischen und eumediterranen Bereich Europas weitgehend meidenden Arten wurde früher oft eine postglaziale Expansion aus Rückzugsgebieten im Osten der Paläarktis angenommen. Dies ist wohl auch für verschiedene typische Taig-

aarten zutreffend (z.B. GOROPASHNAYA & AL. 2004, OSHIDA & AL. 2005), jedoch liegen für Schmetterlinge nur für *Coenonympha hero* deutliche Indizien für eine postglazial rein östliche Herkunft eventuell aus dem Südrural vor (CASSEL & TAMMARU 2003).

Für viele Vertreter dieser Gruppe aus den unterschiedlichsten taxonomischen Gruppen verdichten sich jedoch die Hinweise, dass diese Arten extramediterrane würmglaziale Rückzugsgebiete in Europa besaßen (z.B. ENGLBRECHT & AL. 2000, RAFINKI & BABIK 2000, JAAROLA & SEARLE 2002, BABIK & AL. 2004, FINK & AL. 2004, GOROPASHNAYA & AL. 2004, DEFFONTAINE ET AL 2005, NIEBERDING & AL. 2005, PINCEEL & AL. 2005, URSENBACHER & AL. 2006). Dies konnte auch deutlich an der Augenfalterart *Erebia medusa* gezeigt werden (SCHMITT & SEITZ 2001b, SCHMITT & AL. 2007).

In einer Untersuchung von Material aus Ostfrankreich, Deutschland, Tschechien, der Slowakei und Ungarns konnte mit einem  $F_{ST}$  von 14,9% ( $p < 0,0001$ ) eine starke Differenzierung zwischen den untersuchten Populationen festgestellt werden. Diese Populationen unterteilten sich in vier genetische Großgruppen, und 67,5% der gesamten Varianz zwischen Populationen befand sich zwischen diesen vier Linien. Einer geographisch weit verbreiteten Westlinie in Ostfrankreich und Deutschland stand eine weitere große Ostgruppe in Tschechien, der Slowakei und Nordostungarn gegenüber. Die beiden Populationen aus Westungarn sowie die Tiere vom Südalpenrand gehörten zwei eigenen sehr stark differenzierten Linien an. Diese Muster sind teilweise direkt in den Allelfrequenzen abzulesen (z.B. im Locus MPI). Generell wies die östliche Linie eine signifikant höhere genetische Diversität ihrer Populationen auf als die drei anderen (SCHMITT & SEITZ 2001b).

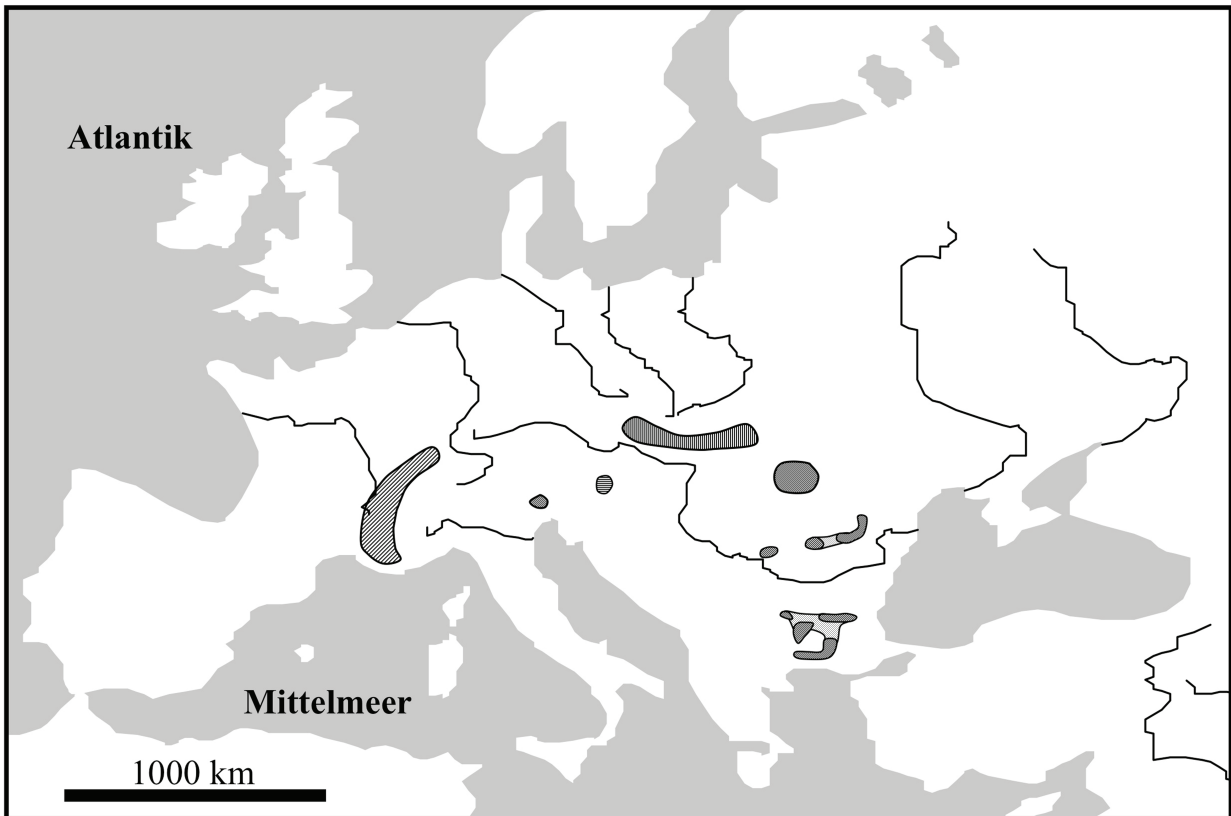
Im deutsch-tschechischen Grenzgebiet treffen die westliche und die östliche Linie aufeinander. Die meisten in diesem Bereich untersuchten Populationen konnten eindeutig einer der beiden Linien zugeordnet werden. Nur in zwei geographisch relativ begrenzten Bereichen konnten Populationen mit wahrscheinlich hybridogenem Ursprung festgestellt werden: (i) vom Südfuß des Fichtelgebirges bis ins Ohřetal und (ii) vom Bayerischen Wald bis in den Böhmerwald (SCHMITT & MÜLLER 2007).

Eine weiterführende Untersuchung von zahlreichen Populationen aus Bulgarien und Rumänien ergab, dass diese Populationen phylogeographisch von den mitteleuropäischen Linien stark differenziert sind ( $F_{CT}$ : 8,2 - 32,0%, alle  $p < 0,0001$ ). Die Donauniederung teilt diesen Bereich in eine bulgarische Gruppe mit sehr hohen genetischen Diversi-

täten der Populationen und eine rumänische Linie, die nur mittlere genetische Diversität ihrer Populationen aufweist. In Bulgarien konnten die vier Bereiche (i) westliche Stara Planina, (ii) Sofioter Becken bis Nordpirin, (iii) zentrale Stara Planina und (iv) Südpirin und Südrhodopen genetisch unterschieden werden, jedoch mit vergleichsweise geringen Differenzierungen zwischen diesen ( $F_{ST}$ : 5,7%,  $p < 0,0001$ ). In Rumänien konnten auch vier weitere genetische Untergruppen nachgewiesen werden, welche (i) Retezat, (ii) westliche Südkarpaten, (iii) Südostkarpaten und (iv) Apuseniberge und nördliche Ostkarpaten umfassen; die Differenzierung zwischen diesen Gruppen war sehr stark ausgebildet ( $F_{ST}$ : 13,6%,  $p < 0,0001$ ) (SCHMITT & AL. 2007).

Diese Verteilungsmuster genetischer Information deuten ein sehr komplexes Muster glazialer Differenzierungs- und Ausbreitungszentren an (Abbildung 2). Um den vergletscherten Alpenraum gab es vermutlich eine Anzahl von disjunkten Differenzierungszentren während des Würmglazials, in denen sich deutlich differenzierte genetische Linien herausbildeten (SCHMITT & SEITZ 2001b). Auch in Südosteuropa evoluierte eine Mehrzahl von Linien, wobei in Rumänien wohl strikte geographische Trennungen über lange Zeitspannen zwischen den Rückzugsgebieten zu starken genetischen Differenzierungen und genetischen Verarmungseffekten führten; in Bulgarien waren die Umweltbedingungen im letzten Glazial für *E. medusa* wohl so günstig, dass die Art dort recht weit verbreitet war mit nur geringen Genflussbarrieren und weitgehend ohne genetische Flaschenhälse, weshalb sich in dieser Region die mit deutlichem Abstand höchsten bekannten genetischen Diversitäten der Populationen dieser Art erhalten konnten.

Generell scheinen zahlreiche Arten mit kontinentalen Verbreitungsbildern extramediterrane glaziale Differenzierungszentren besessen zu haben, wobei die Gesamtzahl an Differenzierungszentren in verschiedenen Taxa recht hoch zu sein scheint, meist höher als in der Mehrzahl der mediterranen Arten. Die Bereiche um die vergletscherten Alpen herum und der südosteuropäische Raum scheinen von besonderer Bedeutung für die glazialen Überdauerungsgebiete dieser Arten gewesen zu sein, wobei die genetische Diversität jedoch recht unvorhersagbar zu sein scheint, jedoch tendenziell höhere genetische Diversitäten in den östlicheren Linien auftreten. In dieser biogeographischen Gruppe scheinen komplexe Fluktuationen der Verbreitungsgebiete häufig aufzutreten.



**Abb. 2.** Vermutete würmglaziale Refugien des Rundaugen-Mohrenfalters *Erebia medusa* in Europa. Einige der Differenzierungszentren an den Südhängen der Südkarpaten und in Bulgarien waren möglicherweise (zumindest während den mildereren Interstadialen) durch Genfluss verbunden (dargestellt durch punktierte Flächen). Abbildung basierend auf SCHMITT & SEITZ (2001) und SCHMITT & AL. (2007).

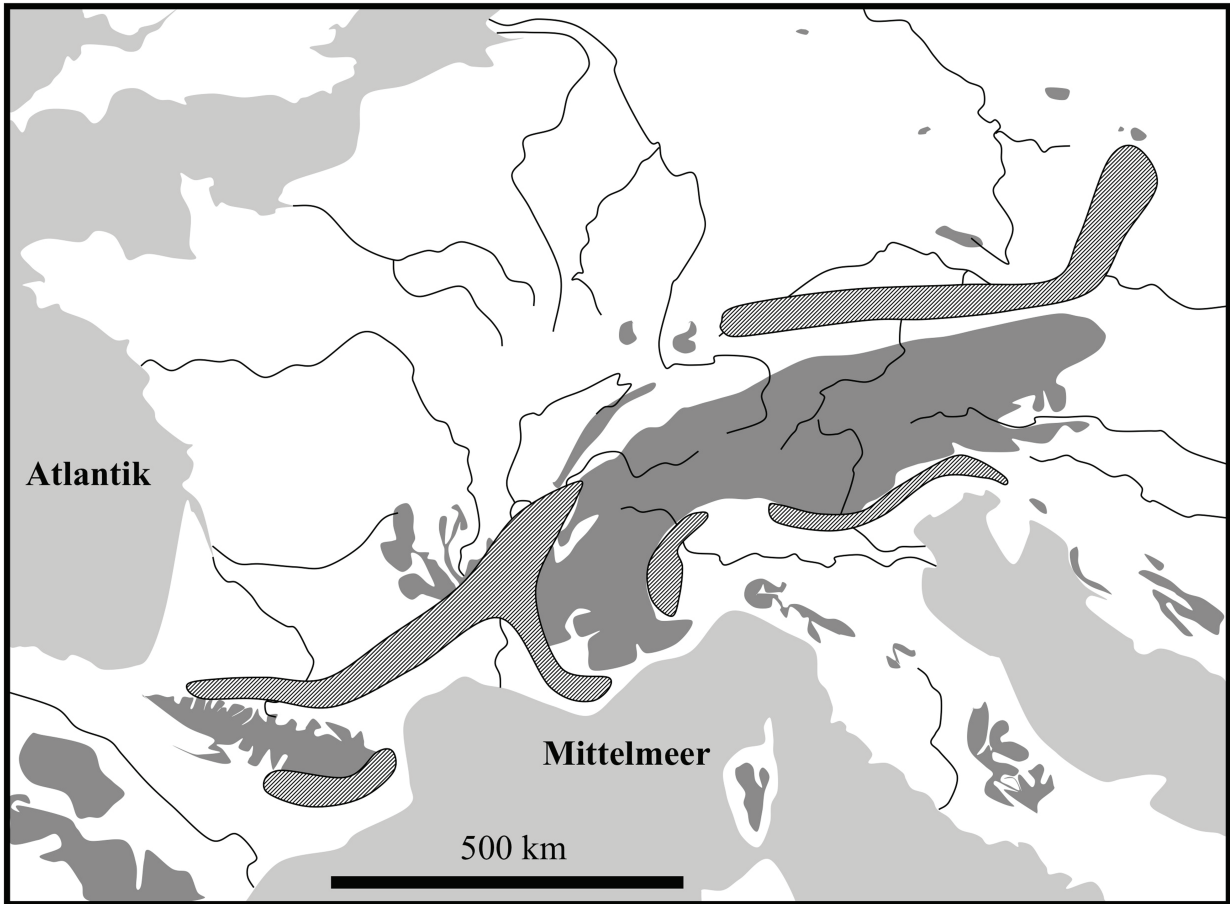
### Alpine Arten

In den alpinen Arten Europas gibt es zwei große Gruppen, die arcto-alpinen Taxa mit alpinen und arktischen Teilarealen und die rein alpinen Arten, die mit unterschiedlichen Disjunktionsmustern in den Hochgebirgen Europas verbreitet sind (VARGA & SCHMITT 2008). Diese beiden biogeographischen Muster scheinen sich in deutlich unterschiedenen phylogeographischen Mustern zu fundamentieren.

Ein typischer Vertreter der arcto-alpinen Arten ist das Hochgebirgswidderchen *Zygaena exulans*. Eine Untersuchung von Material aus den Alpen und den Pyrenäen ergab nur eine vergleichsweise geringe Differenzierung zwischen den Populationen ( $F_{ST}$ : 5,4%,  $p < 0,0001$ ), jedoch lag 62% der Varianz zwischen diesen Populationen zwischen diesen beiden Gebirgen. Generell waren die genetischen Diversitäten der Pyrenäenpopulationen signifikant niedriger als die der Alpenvorkommen. Diese Daten lassen vermuten, dass *Z. exulans* während zumindest des letzten Glazials in den Periglazialbereichen Europas weit verbreitet war und die aktuelle Disjunktion Resultat des postglazialen Rückzugs in die Hochgebirge und nach Nordeuropa ist. Die reduzierten genetischen Diversitäten in den Pyrenäen-

enpopulationen lassen sich möglicherweise darauf zurück führen, dass dieser Bereich vom südlichen Arealrand des würmglazialen Areals besiedelt wurden, sich somit aus einer über Jahrzehntausende marginalen und möglicherweise verarmten Populationsgruppe ableitet (SCHMITT & HEWITT 2004).

Völlig andere genetische Muster wurden bei Mohrenfalterarten nachgewiesen, welche ausschließlich in Gebirgsregionen Europas verbreitet sind. So wurde für *Erebia epiphron* in einer Untersuchung von Populationen aus den Pyrenäen, Alpen und dem nordtschechischen Jeseník-Gebirge ein  $F_{ST}$  von 29,1% ( $p < 0,0001$ ) festgestellt. Insgesamt konnten zwei genetische Großgruppen mit insgesamt fünf Unterlinien differenziert werden (Gruppe 1: Pyrenäen und Westalpen mit (i) Ostpyrenäen sowie (ii) Zentralpyrenäen und Westalpen; Gruppe 2: Zentral- und Ostalpen, Jeseník mit (iii) Aostatal, (iv) südöstliche Alpen sowie (v) nördliche Alpen und Jeseník; Abbildung 3). Insgesamt konnte 73% der genetischen Varianz zwischen Populationen zwischen diesen fünf genetischen Linien festgestellt werden. Diese im Vergleich mit allen bisherigen Arten sowohl der mediterranen wie auch der kontinentalen biogeographischen Gruppe sehr star-



**Abb. 3.** Postulierte würmglaziale Verbreitung der fünf genetischen Linien von *Erebia epiphron* aus den Pyrenäen, Alpen und dem Jeseník-Gebirge. Abbildung basierend auf SCHMITT & AL. (2006b).

ken Differenzierungen lassen auf lange andauernde Arealdiskontinuitäten schließen, die auch während des Würmglazials und eventuell darüber hinaus bestanden haben müssen. Der Tatbestand, dass Populationen aus heute durch weite Flachlandbereiche ohne Vorkommen von *E. epiphron* getrennte Gebiete sehr ähnliche genetische Muster aufweisen (z.B. zentrale Pyrenäen und westliche Alpen; nördliche Alpen und Jeseník), lässt den Schluss zu, dass sich diese Populationen aus einem gemeinsamen würmglazialen Differenzierungszentrum ableiten. Der gesamte Datensatz kann durch insgesamt fünf Differenzierungszentren erklärt werden: (i) Ein Zentrum südöstlich der Pyrenäen aus dem sich die Populationen der östlichen Pyrenäen ableiten, (ii) ein Teilareal in den Mittelgebirgen des südöstlichen Frankreichs, aus dem sich die Art postglazial in die zentralen Pyrenäen und die westlichen Alpen zurückziehen konnte, (iii und iv) zwei Zentren am Alpensüdrand, aus denen sich die Populationen der südlichen und südöstlichen Alpen ableiten und (v) ein Differenzierungszentrum nördlich der großen Alpenglazialer, aus dem zum einen die nördlichen Bereiche der Alpen wie auch das Jeseník-Gebirge besiedelt wurden (SCHMITT & AL. 2006b).

Auch für den *Erebia melampus/sudetica* Artenkomplex wurde mit einem  $F_{ST}$  von 37,1% ( $p < 0,0001$ ) eine sehr starke Differenzierung zwischen Populationen aus den Alpen festgestellt. Dieser Artenkomplex untergliedert sich in den Alpen in drei sehr deutlich voneinander differenzierte Linien: *E. sudetica inalpina*, *E. melampus* aus den West- und Zentralalpen und *E. melampus* aus den Ostalpen, wobei mit 89,4% der Anteil der Varianz zwischen diesen Linien an der gesamten Varianz zwischen Populationen sehr ausgeprägt war. Die genetische Diversität der östlichen *E. melampus* Linie war signifikant höher als in den beiden anderen Gruppen. Ein auf genetischen Distanzen (NEI 1972) basierendes neighbor joining Phänogramm lässt *E. sudetica inalpina* als intermediäres Taxon zur westlichen und östlichen *E. melampus* Gruppe erscheinen. Die Stärke der Differenzierung zwischen diesen drei Gruppen macht es sehr wahrscheinlich, dass diese seit mehr als einem Glazial-Interglazial-Zyklus unabhängige evolutionäre Linien darstellen und sich mittlerweile schon zu drei guten Arten entwickelt haben, wobei die östliche Linie zu *Erebia momos* (Fruhstorfer 1910) gestellt werden müsste (HAUBRICH & SCHMITT 2007).

Generell können in der Gruppe der alpinen Arten also solche mit arкто-alpinen Disjunktionen, weiten glazialen Verbreitungsgebieten im Periglazial und postglazialen Rückzug in die hohen Breiten und Hochgebirge, was sich in nur vergleichsweise geringen genetischen Differenzierungen auf europäischem Niveau manifestiert, von ausschließlich alpin verbreiteten Arten unterschieden werden. Letztere besaßen wohl in den meisten Fällen auch während der glazialen Kältephasen stark disjungierte Verbreitungsbilder mit Schwerpunkt am Fuß der vergletscherten Gebirgsstöcke, was zu sehr starken genetischen Differenzierungen zwischen diesen Linien führte. Auch zeichnet sich die ganze Gruppe durch postglaziale Arealverschiebungen oder –kontraktionen aus, welche oft eine hohe Komplexität aufweisen. Tendenziell scheinen die genetischen Diversitäten in den östlichen Linien höher zu sein als in denjenigen weiter im Westen Europas.

### Danksagung

Ich danke der Deutschen Forschungsgemeinschaft (SE 506/6-1; SCHM 1659/1-1 und 1-2) und dem Forschungsfonds der Universität Trier für die gewährte finanzielle Unterstützung. Meine Mitarbeiter Dipl. Biol. Andreas GIESSL, Dr. Jan Christian HABEL, Dipl. Biogeogr. Karola HAUBRICH, Dipl. Biol. Sabine RÖBER und Nadja STABENOW haben bedeutende Teile der Laborarbeiten zu den vorgestellten Arten übernommen. Besonderer Dank gilt meinem Doktorvater Prof. Dr. Alfred SEITZ und meinem Trierer Mentor Prof. Dr. Dr. h. c. mult. Paul MÜLLER, die mich beide mit aller Kraft immer auf meinem Forschungsweg bekräftigt, ermutigt und in jeder Hinsicht unterstützt haben.

### LITERATUR

- AVISE J. C., ARNOLD J., BALL, R. M., BERMINGHAM E., LAMB T., NEIGEL J. E., REEB C. A., SANDERS N. C. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **18**: 489-522.
- BABIK W., BRANICKI W., SANDERA M., LITVINCHUK S., BORKIN L.J., IRWIN J. T., RAFINKI J. 2004. Mitochondrial phylogeography of the moor frog, *Rana arvalis*. *Mol. Ecol.*, **13**: 1469-1480.
- CASSEL A. & TAMMARU T. 2003. Allozyme variability in central, peripheral and isolated populations of the scarce heath (*Coenonympha hero*: Lepidoptera, Nymphalidae); implications for conservation. *Conservation Genetics* **4**: 83-93.
- COOPE G. R. 1970. Interpretation of Quaternary insect fossils. *Ann. Rev. Entomol.*, **15**, 97-120.
- COOPE G. R. 1978. Constancy of insect species versus inconstancy of Quaternary environments, pp: 176-187. In: MOUND, L. A., WALOFF, N. (eds.). Diversity of insect faunas (Symposium of the Royal entomological Society **9**). Blackwell, Oxford.
- COOPE G. R. 1994. The response of insect faunas to glacial-interglacial climatic fluctuations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, **B 344**: 19-26.
- COOPE G. R. 2004. Several million years of stability among insect species because of, or in spite of, Ice Age climatic instability? *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, **B 359**: 209-214.
- DE LATTIN G. 1967. Grundriß der Zoogeographie. Gustav Fischer, Jena.
- DEFFONTAINE V., LIBOIS R., KOTLIK P., SOMMER R., NIEBERDING C., PARADIS E., SEARLE J. B., MICHAUX J. R. 2005. Beyond the Mediterranean peninsula: evidence of central European glacial refugia for a temperate forest mammal species, the bank vole (*Clethrionomys glareolus*). *Mol. Ecol.*, **14**: 1727-1739.
- DENNIS R. L. H., WILLIAMS W. R., SHREEVE T. G. 1998. Faunal structures among European butterflies: evolutionary implications of bias for geography, endemism and taxonomic affiliations. *Ecography* **21**: 181-203.
- ENGLBRECHT C. C., FREYHOF J., NOLTE A., RASSMANN K., SCHLIEWEN U., TAUTZ D. 2000. Phylogeography of the bullhead *Cottus gobio* (Pisces: Teleostei: Cottidae) suggest a pre-Pleistocene origin of the major central European populations. *Mol. Ecol.*, **9**: 709-722.
- FINK, S., EXCOFFIER L., HECKEL G. 2004. Mitochondrial gene diversity in the common vole *Microtus arvalis* shaped by historical divergence and local adaptations. *Mol. Ecol.*, **13**: 3501-3514.
- FÜKÖH L., KROLOPP E., SÜMEGI P. 1995. Quaternary malacostratigraphy in Hungary. *Malacol. Newsletter (Gyöngyös) Suppl.*, **1**: 1-219.
- GLIEMEROTH A. K. 1995. Paläoökologische Untersuchungen über die letzten 22.000 Jahre in Europa. Gustav Fischer, Stuttgart.
- GOROPASHNAYA A. V., FEDOROV V. B., SEIFERT B., PAMILLO P. 2004. Limited phylogeographical structure across Eurasia in two red wood ant species *Formica pratensis* and *F. lugubris* (Hymenoptera, Formicidae). *Mol. Ecol.*, **13**: 1849-1858.
- HABEL, J. C., SCHMITT T., MÜLLER P. 2005. The fourth paradigm pattern of postglacial range expansion of European terrestrial species: the phylogeography of the Marbled White butterfly (Satyrinae, Lepidoptera). *J. Biogeogr.*, **32**: 1489-1497.
- HABEL J. C., MEYER M. EL., MOUSADIK A., SCHMITT T. (2008): Africa goes Europa: The complete phylogeography of the Marbled White butterfly species complex *Melanargia galathea / lachesis*. *Organisms Divers. Evol.*: in press.

- HAUSDORF B., HENNIG C. 2004. Does vicariance shape biotas? Biogeographical tests of the vicariance model in the north-west European land snail fauna. *J. Biogeogr.*, **31**: 1751-1757.
- HAUBRICH K., SCHMITT T. 2007. Cryptic differentiation in alpine-endemic, high-altitude butterflies reveals down-slope glacial refugia. *Mol. Ecol.*, **16**: 3643-3658.
- HERTELENDY E., SÜMEGI P., SZÖÖR G. 1992. Geochronological and paleoclimatic characterisation of Quaternary sediments in the Great Hungarian Plain. *Radiocarbon*, **34**: 833-839.
- HEWITT G. M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biol. J. Linn. Soc.*, **58**: 247-276.
- HEWITT G. M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biol. J. Linn. Soc.*, **68**: 87-112.
- HEWITT G. M. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* **405**: 907-913.
- HEWITT G. M. 2001. Speciation, hybrid zones and phylogeography — or seeing genes in space and time. *Mol. Ecol.*, **10**: 537-549.
- HEWITT G. M. 2004a. Genetic consequences of climatic oscillation in the Quaternary. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, **359**: 183-195.
- HEWITT G. M. 2004b. The structure of biodiversity — insights from molecular phylogeography. *Frontiers Zool.*, **1**: 4.
- HOLDHAUS K. 1954. Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. Universitätsverlag Wagner, Innsbruck.
- HUNTLEY B., BIRKS H. J. B. 1983. An atlas of past and present pollen maps of Europe: 0-130000 years ago. Cambridge University Press, Cambridge.
- IBRAHIM K. M., NICHOLS R. A., HEWITT G. M. 1996. Spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansion. *Heredity*, **77**: 282-291.
- JAAROLA M., SEARLE J.B. 2002. Phylogeography of field voles (*Microtus agrestis*) in Eurasia inferred from mitochondrial DNA sequences. *Mol. Ecol.*, **11**: 2613-2621.
- MÜLLER P. 1980. Biogeographie. UTB, Eugen Ulmer, Stuttgart.
- NEI M. 1972. Genetic distances between populations. *Amer. Nat.*, **106**: 283-291.
- NIEBERDING C., LIBOIS R., DOUADY C. J., MORAND S., MICHAUX J. R. 2005. Phylogeography of a nematode (*Heligmosomoides polygyrus*) in the western Palearctic region: persistence of northern cryptic populations during ice ages? *Mol. Ecol.*, **14**: 765-779.
- OSHIDA T., ABRAMOV A., YANAGAWA H., MASUDA R. 2005. Phylogeography of the Russian flying squirrel (*Pteromys volans*): implication of refugia theory in arboreal small mammal of Eurasia. *Mol. Ecol.*, **14**: 1191-1196.
- PAZONYI P. 2004. Mammalian ecosystem dynamics in the Carpathian Basin during the last 27,000 years. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, **212**: 295-314.
- PINCEEL J., JORDAENS K., PFENNINGER M., BACKELJAU T. 2005. Rangewide phylogeography of a terrestrial slug in Europe: evidence for Alpine refugia and rapid colonization after the Pleistocene glaciations. *Mol. Ecol.*, **14**: 1133-1150.
- RAFINKI J., BABIK W. 2000. Genetic differentiation among northern and southern populations of the moor frog *Rana arvalis* Nilsson in central Europe. *Heredity*, **84**: 610-618.
- REINIG W. (1937) Elimination und Selektion. Gustav Fischer, Jena.
- REINIG W. (1950) Chorologische Voraussetzungen für die Analyse von Formenkreisen. *Syllogomena Biologica*, Festschrift für O. Kleinschmidt: 364-378.
- SCHMITT T. 2007. Molecular Biogeography of Europe: Pleistocene cycles and Postglacial trends. *Frontiers Zool.*, **4**: 11.
- SCHMITT T., HEWITT G. M. 2004. Molecular Biogeography of the arctic-alpine disjunct burnet moth species *Zygaena exulans* (Zygaenidae, Lepidoptera) in the Pyrenees and Alps. *J. Biogeogr.*, **31**: 885-893.
- SCHMITT T., MÜLLER P. 2007. Limited hybridization along a large contact zone between two genetic lineages of the butterfly *Erebia medusa* (Satyriinae, Lepidoptera) in Central Europe. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, **45**: 39-46.
- SCHMITT T. & SEITZ A. 2001a. Allozyme variation in *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae): identification of ice-age refugia and reconstruction of post-glacial expansion. *J. Biogeogr.*, **28**: 1129-1136.
- SCHMITT T. & SEITZ A. 2001b. Intraspecific allozymatic differentiation reveals the glacial refugia and the postglacial expansions of European *Erebia medusa* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, **74**: 429-458.
- SCHMITT T., SEITZ A. 2002. Postglacial distribution area expansion of *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae) from its Ponto-Mediterranean glacial refugium. *Heredity*, **89**: 20-26.
- SCHMITT T., GIESSL A., SEITZ A. 2002. Postglacial colonisation of western Central Europe by *Polyommatus coridon* (Poda 1761) (Lepidoptera: Lycaenidae): evidence from population genetics. *Heredity*, **88**: 26-34.
- SCHMITT T., GIESSL A. & SEITZ A. 2003. Did *Polyommatus icarus* (Lepidoptera: Lycaenidae) have distinct glacial refugia in southern Europe? — Evidence from population genetics. *Biol. J. Linn. Soc.*, **80**: 529-538.



- SCHMITT T., HEWITT G. M., MÜLLER P. 2006b. Disjunct distributions during glacial and interglacial periods in mountain butterflies: *Erebia epiphron* as an example. *J. Evol. Biol.*, **19**: 108-113.
- SCHMITT T., RÖBER S., SEITZ A. 2005b. Is the last glaciation the only relevant event for the present genetic population structure of the Meadow Brown butterfly *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Nymphalidae)? *Biol. J. Linn. Soc.*, **85**: 419-431.
- SCHMITT T., VARGA Z., SEITZ A. 2005a. Are *Polyommatus hispana* and *Polyommatus slovacus* bivoltine *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae)? — The discriminatory value of genetics in the taxonomy. *Organisms Divers. Evol.*, **5**: 297-307.
- SCHMITT T., HABEL J. C., ZIMMERMANN M., MÜLLER P. 2006a. Genetic differentiation of the Marbled White butterfly, *Melanargia galathea*, accounts for glacial distribution patterns and postglacial range expansion in southeastern Europe. *Mol. Ecol.*, **15**: 1889-1901.
- SCHMITT T., RÁKOSY L., ABADJIEV S., MÜLLER P. 2007. Multiple differentiation centres of a non-Mediterranean butterfly species in south-eastern Europe. *J. Biogeogr.*, **34**: 939-950.
- SÜMEGI P., KROLOPP, E. 2002. Quaternary palaeoecological analyses for modelling the Upper Weichselian palaeoenvironmental changes in the Carpathian basin. *Quat. Internat.*, **91**: 53-63.
- SÜMEGI P., RUDNER Z. E. 2001. In situ charcoal fragments as remains of natural wild fires in the upper Würm of the Carpathian Basin. *Quat. Internat.*, **76/77**: 165-176.
- TABERLET P., FUMAGALLI L., WUST-SAUCY A.-G., COSSON J.-F. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Mol. Ecol.*, **7**: 453-464.
- URSENBACHER S., CARLSSON M., HELFER V., TEGELSTRÖM H., FUMAGALLI L. 2006. Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Mol. Ecol.*, **15**: 3425-3437.
- VARGA Z. 1977. Das Prinzip der areal-analytischen Methode in der Zoogeographie und die Faunenelement-Einteilung der europäischen Tagsschmetterlinge (Lepidoptera: Diurna). *Acta Biol. Debr.*, **14**: 223-285.
- VARGA Z. S., SCHMITT T. 2008. Types of orcal and orotundral disjunction in the western Palearctic. *Biol. J. Linn. Soc.*: in press.
- WILLIAMS D., DUNKERLEY D., DEDECKER P., KERSHAW P., CHAPPELL M. 1998. *Quaternary Environments*. Arnold, London.
- WILLIS K. J., SÜMEGI P., BRAUN M., TOTH A. 1995. The late Quaternary environmental history of Bátorliget, NE Hungary. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **118**: 25-47.

Thomas SCHMITT,  
Biogeographie, Universität Trier, Am Wissenschaftspark 25-27,  
D – 54286 Trier, Germany;  
Tel. +49-651-2014901, Fax: +49-2013851,  
e-mail: thsh@uni-trier.de

Received: 24.11.2007

Accepted: 14.12.2007

Printed: 28.10.2008