Abh. DELATTINIA 40: 49 - 56 —— Saarbrücken 2014 ISSN 0948-6526

Wer kommt, wer geht: Einwanderungsrouten in die Großregion Saar-Lor-Lux und Rheinland-Pfalz am Beispiel von Schmetterlingen

Thomas Schmitt

Kurzfassung: Die klimatischen Bedingungen haben sich in der Region Saar-Lor-Lux und Rheinland-Pfalz seit dem letzten Glazial dramatisch verändert, was zu einem massiven Umbau der Artenzusammensetzung geführt hat. Nach Ende des letzten Glazials wurde diese Region von vielen Arten aus den mediterranen Rückzugsgebieten besiedelt, jedoch aus unterschiedlichen Quellregionen, und Beispiele für iberische, italienische und balkanische Einwanderung sind bekannt. Ein bedeutender Korridor für die postglaziale Besiedlung stellt das Moseltal dar. Auch extra-mediterrane Rückzugsgebiete sind von Bedeutung für die Besiedlung dieser Region, die sich zum Teil sogar in diesem Bereich befunden haben können. Arten, die vermutlich im Glazial weit in der Großregion verbreitet waren, haben sich heute in die höheren Mittelgebirge zurückgezogen und sind im Zuge der klimatischen Erwärmung in Gefahr, ganz auszusterben. Noch kältetolerantere Arten haben den Raum schon zu Beginn der postglazialen Erwärmung verlassen und sich in die südlichen Hochgebirge oder Hohen Breiten zurückgezogen.

Schlüsselwörter: Arealdynamik, Biogeographie, Phylogeographie, Refugien, mediterran, extra-mediterran

Abstract: The climatic conditions in the region Saar-Lor-Lux and Rhineland-Palatinate have dramatically changed since the last ice age resulting in a strong change in species compositions since then. After the end of the last ice age, this region was colonised by many species expanding from Mediterranean refugia, but from different origins, and examples for Iberian, Italian and Balkan immigration are known. An important corridor for the postglacial colonisation is the Mosel valley. Additionally, extra-Mediterranean refugia are of high importance for the colonisation of this region, and some of these refugia even might have been located here. Species widely distributed in this region during glacial conditions today have retreated to the highest altitudes of the middle mountains and are highly threatened to disappear completely due to the effects of recent climate change. More cold-tolerant species have left the region with the beginning of the postglacial warming and have retreated to the high mountain systems in the South and the high latitudes.

Keywords: distribution dynamics, biogeography, phylogeography, refugia, Mediterranean, extra-Mediterranean

Résumé: Ceux qui arrivent et ceux qui partent: des routes migratoires dans la grande région du Sarre-Lor-Lux et du Rhénanie-Palatinat à l'exemple de papillons.
Les conditions climatiques ont profondément changé en région Sarre-Lor-Lux et en Rhénanie-Palatinat depuis la dernière période glaciaire, ce qui a mené à de profonds changements de la composition spécifique. Depuis la fin de la dernière période glaciaire la région a été recolonisée par de nombreuses espèces revenant de différents refuges méditerranéens. Des exemples pour une immigration venant des pénin-

sules ibérique, italienne et balkanique sont connus. La vallée de la Moselle représente un corridor important pour cette immigration postglaciaire. Pour la recolonisation de cette région, des refuges extra-méditerranéens sont aussi importants, puis des refuges situés dans la région même. Des espèces qui étaient largement répandues à travers la région pendant la période glaciaire se sont aujourd'hui retirées vers les plus hautes altitudes des moyennes montagnes et sont menacées d'extinction suite au réchauffement climatique. Des espèces encore plus tolérantes au froid ont quitté la région dès le début du réchauffement postglaciaire et se sont rétractées dans les hautes montagnes méridionales et vers les hautes latitudes.

Mots-clés: dynamique biogéographique, biogéographie, phylogéographie, refuges, méditerranéen, extra-méditerranéen

1 Einleitung

Die klimatischen Bedingungen haben sich in der Großregion Saar-Lor-Lux und Rheinland-Pfalz seit dem Ende des letzten Glazials vor gut 10.000 Jahren dramatisch verändert. Diese klimatischen Veränderungen gingen einher mit einer sehr starken Veränderung der in diesem Raum vorkommenden Tier- und Pflanzenarten. In der klassischen Biogeographie in der Mitte des letzten Jahrhunderts ging man davon aus, dass Mitteleuropa nach dem Ende der letzten Eiszeit weitgehend aus zwei Richtungen besiedelt wurde, aus dem Süden aus den klassischen mediterranen Rückzugsgebieten und aus dem Osten, vor allem aus dem mandschurischen Bereich (de Lattin 1967). Erst seit gut 15 Jahren wird zunehmend klar, dass temperate Arten mit kontinentaler Verbreitung Mitteleuropa weitgehend nicht von Asien aus erreicht haben, sondern nördlich der Mittelmeerrefugien in kleinen, klimatisch gepufferten extra-mediterranen Rückzugsgebieten die Glazialphasen überdauern konnten, aus denen heraus sie anschließend große Regionen Europas besiedeln konnten (Stewart & Lister 2001, Stewart et al. 2010). Arten, die heute eine arktoalpine Verbreitung aufzeigen, also sowohl in den südlichen Hochgebirgen wie auch im Hohen Norden auftreten, wiesen vermutlich eine weite Verbreitung in den mitteleuropäischen Glazialtundren auf und zogen sich aus diesen mit dem Ende der Eiszeit in zwei Richtungen in die Gebiete zurück, in denen sie heute die für sie nötigen klimatischen Bedingungen finden (Holdhaus 1954). Einzelne an kühle Bedingungen angepasste Arten, die heute noch in der Großregion vorkommen, allerdings nur in den höheren Lagen der Mittelgebirge, sind jedoch im Zuge des aktuellen klimatischen Wandels wohl hochgradig gefährdet, aus diesem Bereich ganz auszusterben.

In diesem Beitrag wird deshalb die biogeographische Besiedlungsgeschichte und Dynamik der Großregion Saar-Lor-Lux und Rheinland-Pfalz ausführlich beleuchtet. Als Modellgruppe werden die Schmetterlinge herangezogen, die insgesamt gut untersucht sind. Diese Modellgruppe umfasst die unterschiedlichsten biogeographischen Muster und kann stellvertretend für die gesamte Besiedlungsdynamik eines Raumes betrachtet werden. Folgende Fragen werden im Rahmen dieses Übersichtsartikels herausgearbeitet:

1) Welche Artengruppen haben die Großregion aus welchen glazialen Rückzugsgebieten erreicht?
2) Welche Einwanderungsrouten wurden für diese Einwanderung genutzt?
3) Welche Artengruppen konnten in der Großregion das letzte Glazial überdauern?
4) Welche Artengruppen sind aktuell gefährdet, im Zuge des Klimawandels in der Großregion auszusterben?
5) Welche Artengruppen sind mit dem Ende des letzten Glazials aus der Großregion verschwunden?

2 Postglaziale Wiederbesiedlung der Großregion aus mediterranen Glazialrefugien

Für die postglaziale Besiedlung der Großregion durch mediterrane Arten stehen als Herkunftsregionen prinzipiell drei Refugialbereiche zur Verfügung: Iberien, Italien und die Balkanhalbinsel (de Lattin 1957, Hewitt 1996). Betrachtet man allgemeine Übersichtsarbeiten über die genetischen Muster postglazialer Arealexpansion (Hewitt 1999, 2000, Schmitt 2007), so wird deutlich, dass die Großregion auch definitiv aus allen drei dieser glazialen Rückzugsräume postglazial besiedelt wurde. Auch Schmetterlinge zeigen dies deutlich.

Phylogeographische Daten zur Allozymstruktur des Weißbindigen Wiesenvögelchens (*Coenonympha arcania*) zeigen zwei große genetische Linien in Europa, eine Linie mit west- und eine mit zentralmediterranem Ausbreitungszentrum. Letztere zeigt eine postglaziale Expansion aus der Balkanregion über das Karpatenbecken bis in die baltischen Staaten. Für die westliche Linie ist eine postglaziale Ausbreitung aus der iberischen Halbinsel über Frankreich und die Großregion bis nach Schweden äußerst wahrscheinlich; Iberien, und somit der atlantomediterrane Raum, stellt deshalb das Ausbreitungszentrum für das Weißbindige Wiesenvögelchen für die Großregion dar (Besold et al. 2008).

Für den Silbergrünen Bläuling (*Polyommatus coridon*) existieren auch umfängliche genetische Datensätze über große Bereiche Europas (Schmitt & Seitz 2001a). In diesem Fall existieren auf der iberischen Halbinsel nah verwandte Arten (*Polyommatus hispana*, *P. albicans*), die jedoch postglazial kaum expansiv wurden und maximal das südliche Frankreich erreichten (Schmitt et al. 2005a). Die Großregion besitzt für *P. coridon* Populationen, die große genetische Ähnlichkeit mit solchen aus Frankreich und Italien aufweisen, weshalb in diesem Fall eine postglaziale Besiedlung aus Italien, also dem adriatomediterranen Subzentrum, am wahrscheinlichsten ist. Die Expansion aus der Balkanhalbinsel reicht in diesem Fall nicht weiter nach Westen als Ostösterreich, Böhmen und Brandenburg (Schmitt & Zimmermann 2012), beeinflusst die Großregion folglich nicht. Diese Befunde werden sowohl durch Allozympolymorphismen, mtDNA-Sequenzen und morphologische Daten unterstützt (Schmitt & Seitz 2001a, Schmitt et al. 2005a, weitere unpublizierte Daten).

Anders als bei den beiden oben beschriebenen Arten ist die phylogeographische Struktur des Großen Ochsenauges (*Maniola jurtina*). Für diesen häufigen Wiesenfalter wird die adriatomediterrane Gruppe in Italien nicht nach Norden expansiv und kann sich nicht postglazial nördlich der Alpen etablieren. Die iberische Linie kann sich zwar über Frankreich und bis nach Großbritannien ausdehnen, der Bereich der Großregion fällt jedoch in diesem Fall in den westlichen Bereich der Expansion aus der Balkanhalbinsel, also dem Westteil des pontomediterranen Glazialrückzugraumes (Schmitt et al. 2005b, Habel et al. 2009).

Nachdem wir nun wissen, dass die Großregion aus allen der drei großen europäischen Mediterranrefugien postglazial besiedelt wurde, wollen wir genauere Daten über die Einwanderungskorridore erhalten. Dies gestaltet sich für die Einwanderungen aus östlicher Richtung als schwierig, kann aber für die Westeinwanderung recht klar abgeleitet werden. Betrachtet man die Verbreitungsmuster von Wärme liebenden Arten, die in der Großregion ihre nördliche Arealgrenze aufweisen, so sind einige übereinstimmende Muster zu finden. Sehr charakteristisch ist zum Beispiel die Verbreitung des Trauerwidderchens (*Aglaope infausta*). Diese Arte ist in Spanien und Frankreich weit verbreitet. In der Großregion kommt es aber weitgehend entlang des Moseltals vor, mit einer Verbreitungslücke an der Mittelmosel, und dann wieder am Mittelrhein und im Nahegebiet. Auch andere Arten zeigen ähnliche Verbreitungsmuster, wenn auch nicht in gleicher Eindeutigkeit (Abbildung 1). Es muss also davon ausgegangen werden, dass thermophile Arten das warme Moseltal als Ausbreitungskorridor nutzten, dann entlang des mittleren Rheintales in südöstlicher Richtung expandierten und ihren Vorstoß in den Wärmegebieten entlang der Nahe abschlossen (Schmitt 2011). Ein alternativer Korridor verläuft erst durch die Burgundische Pforte (zwischen Jura und Vogesen) in den südlichen Oberrheingraben. Diesem nach Norden folgend konnten einige Arten auch die östlichen Bereiche der Großregion auf ihren postglazialen Arealerweiterungen erreichen.

Um jedoch von Süden bis an den Rand der Großregion zu gelangen, wurden wohl weitgehend die ausgedehnten Talsysteme von Rhône und Saône als Korridore genutzt. Dies wurde auch durch genetische Untersuchungen bei *P. coridon* gezeigt, für den mehrere seltene Allele einer Linie Rhône-Saône-Mosel folgen (Schmitt et al. 2002) und somit diese Hypothese untermauern.

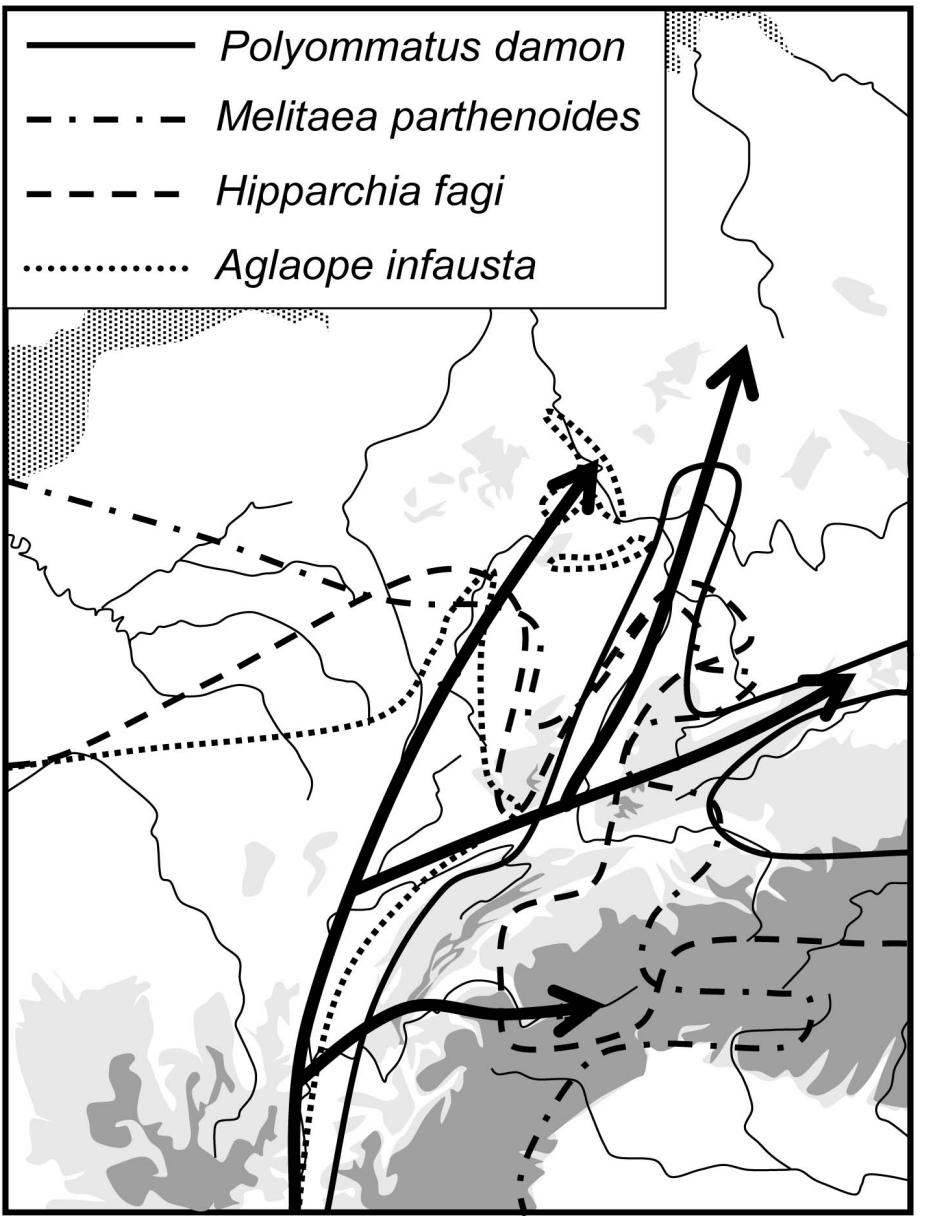

Abb. 1: Nördliche Arealgrenzen von drei Tagfalter- und einer Widderchenart in der Großregion Saar-Lor-Lux und Rheinland-Pfalz sowie postglaziale Hauptausbreitungsrichtungen (Pfeile). Daten modifiziert nach Schmitt (2011).

3 Bedeutung extra-mediterraner Refugien für die Artenzusammensetzung der Großregion

Anders als früher gedacht (vergl. de Lattin 1967), leiten sich viele temperate Arten mit kontinentalen Verbreitungsmustern (also solche Arten, die im Westen den Atlantik nicht erreichen und in den Mittelmeerhalbinseln, mit Ausnahme der kontinentalen Bereiche der Balkanhalbinsel, nicht präsent sind, im Osten jedoch durch weite Teile Asiens oft bis zum Pazifik verbreitet sind) nicht aus schnellen postglazialen Expansionen aus ostasiatischen Glazialrefugien ab. Vielmehr konnten solche Arten nördlich der klassischen Mediterranrefugien in so genannten extra-mediterranen Rückzugsgebieten glaziale Bedingungen auch in Europa überdauern (Stewart & Lister 2001, Stewart et al. 2010, für eine aktuelle Übersichtsarbeit siehe Schmitt & Varga 2012).

Für den Rundaugen-Mohrenfalter (*Erebia medusa*) zeigen umfängliche Allozymstudien, dass die Populationen der Großregion dieser Art sich aus einem solchen extra-mediterranen Glazialrefugium ableiten. Dieses könnte in den kältesten Phasen des letzten Glazials westlich der vergletscherten Alpen gelegen haben. Vor allem im ausklingenden Würm werden sogar kleine Arealkerne in der Großregion auf Basis der genetischen Befunde wahrscheinlich, aus denen heraus nach der endgültigen Erwärmung der gesamte Bereich flächendeckend besiedelt wurde (Schmitt & Seitz 2001b).

Auch die Populationen des Goldenen Scheckenfalters (*Euphydryas aurinia*) in der Großregion leiten sich nach ihrer genetischen Struktur aus einem extra-mediterranen Rückzugsgebiet ab, das sich jedoch vermutlich nördlich des französischen Zentralmassivs befand. Von dort ausgehend wurde im Zuge der postglazialen Erwärmung ein Großteil des westlichen Mitteleuropas aus diesem Arealkern besiedelt (Junker 2010).

4 Arten auf dem Rückzug

Andere Arten zeigten wohl in den kalten Glazialphasen weite Verbreitungen in der Großregion und befinden sich aktuell auf dem Rückzug in die kühlen Hochlagen der Mittelgebirge. Ein prominentes Beispiel aus der Großregion ist der Blauschillernde Feuerfalter (*Lycaena helle*). Diese Art kann aktuell in der Großregion im Eifel-Ardennengebiet und im Westerwald, weiter im Süden auch in den Vogesen festgestellt werden. Durch die Analyse von Mikrosatelliten konnte gezeigt werden, dass sich die Populationen in Eifel und Westerwald deutlich voneinander unterscheiden (Finger et al. 2009). Das warme Rheintal scheint somit über einen ausreichend langen Zeitraum im Postglazial als Ausbreitungsbarriere für diese an kühle und feuchte Habitate angepasste Art gedient zu haben, so dass sich diese Differenzierung evoluieren konnte. Etwas schwächer fällt die genetische Differenzierung zwischen Eifel und Ardennen aus, zeigt aber auf, dass, wenn auch zu einem späteren Zeitpunkt begonnen, diese weitgehend zusammenhängenden Mittelgebirgsbereiche aktuell für diese Art nicht mehr im ausreichenden Austausch miteinander stehen. Untersuchungen über weite Teile Europas zeigten zudem, dass auch die Vogesen eine für diesen Bereich endemische Linie aufweisen, die sich im Laufe des Postglazials entwickelt haben muss, was auf Basis der Differenzierung der fennoskandischen Gruppe, die hier zur zeitlichen Kalibrierung eingesetzt werden konnte, höchstwahrscheinlich wird (Habel et al. 2010).

Modellierungen des Areals von *L. helle* lassen bezüglich des dauerhaften Überlebens dieser Art in der Großregion keine optimistischen Prognosen zu. Analysen von Habel et al. (2011) lassen befürchten, dass die klimatisch geeigneten Bereiche für diese Art in der Großregion im Laufe des nächsten Jahrhunderts auf einen Bruchteil ihrer heutigen Ausdehnung zurückgehen werden oder sogar gänzlich verschwinden. Ein Aussterben von *L. helle* in der gesamten Großregion ist deshalb im Rahmen der globalen Erwärmung recht wahrscheinlich und kann deshalb auch bei intensiver Pflege der entsprechenden Habitate bei Zutreffen der klimatischen Prognosen kaum aufgehalten werden. Hierdurch würden für die Großregion endemische genetische Linien in dieser Art unwiederbringlich verloren gehen.

5 Wer die Großregion schon lange verlassen hat

Ähnlich wie die befürchteten Aussterbeprozesse von Arten, die in der Großregion heute auf die Hochlagen der Mittelgebirge beschränkt sind, so hat auch die Klimaerwärmung im frühen Postglazial dazu geführt, dass zahlreiche Arten, die heute auf die Hochgebirge und den arktischen Bereich beschränkt sind, in der Großregion ausgestorben sind (vergl. Varga & Schmitt 2008, Schmitt 2009). Bei den Schmetterlingen sprechen viele Indizien dafür, dass der Mohrenfalter *Erebia pandrose* (unpublizierte Daten) und das Widderchen *Zygaena exulans* (Schmitt & Hewitt 2004, unpublizierte Daten) zu den Arten gehören, die im letzten Glazial in diesem Bereich wahrscheinlich weit verbreitet waren, sich dann aber wie oben beschrieben in entsprechend kalte Regionen außerhalb der Großregion zurückgezogen haben, um vielleicht im nächsten Glazial zurückzukehren.

6 Schlussbetrachtungen

Aus dem oben Dargelegten erkennen wir deutlich, dass die Großregion Saar-Lor-Lux und Rheinland-Pfalz ein biogeographisch sehr dynamischer Raum ist, dessen Artenzusammensetzung sich in der jüngsten Erdgeschichte sehr stark modifiziert hat. Hierdurch wurde über die letzten Jahrtausende wohl ein Großteil der heute hier anzutreffenden Arten gewonnen; nur wenige mussten den Bereich aus Gründen des sich für sie ungünstiger gestaltenden Klimas verlassen. Der nun aber durch den Menschen verursachte globale Erwärmungsprozess könnte diese Bilanz zukünftig ins Negative drehen und zur biologischen Verarmung der Region beitragen.

Insgesamt stellt die Großregion aktuell eine vergleichsweise artenreiche Region dar, was maßgeblich auch durch die traditionelle extensive Landnutzung begünstigt wurde (vergl. Wenzel et al. 2006). Durch die zunehmende landwirtschaftliche Intensivierung und damit verbundene immer stärker zunehmende Fragmentierung von ökologisch hochwertigen Flächen wird der Trend zur ökologischen Verarmung, der schon alleine durch den klimatischen Wandel zu befürchten ist, noch verschärft (Filz et al. 2013). Um den aktuellen biologischen Reichtum in der Großregion zu bewahren, sind folglich intensive Bemühungen im Naturschutz dringend erforderlich.

7 Literatur

Besold, J., Schmitt, T., Tammaru, T. & A. Cassel-Lundhagen (2008): Strong genetic impoverishment from the centre of distribution in southern Europe to peripheral Baltic and isolated Scandinavian populations of the pearly heath butterfly. — J. Biogeogr **35**: 2090–2101.

De Lattin, G. (1957): Die Lepidopteren-Fauna der Pfalz. I. Teil A. — Mitteilungen der Pollichia, Pfälzer Verein für Naturkunde und Naturschutz, III. Reihe, **4**: 51–167.

De Lattin, G. (1967): Grundriß der Zoogeographie. — Verlag Gustav Fischer, Jena.

Filz, K.J., Engler, J.O., Stoffels, J., Weitzel, M. & T. Schmitt, (2013): Missing the target? A critical view on butterfly conservation efforts on calcareous grasslands in south-western Germany. — Biodiv. Conserv. **22**: 2223–2241.

Finger, A., Schmitt, T., Zachos, F.E., Meyer, M., Assmann, T. & J. C. Habel (2009): The genetic status of the violet copper *Lycaena helle* – a relict of the cold past in times of global warming. — Ecography **32**: 382–390.

Habel, J.C., Dieker, P. & T. Schmitt (2009): Biogeographical connections between the Maghreb and the Mediterranean peninsulas of southern Europe. — Biol. J. Linn. Soc. **98**: 693–703.

Habel, J.C., Rödder, D., Schmitt, T. & G. Nève (2011): Global warming will affect genetic diversity and uniqueness of *Lycaena helle* populations. — Global Change Biol. **17**: 194–205.

Habel, J.C., Schmitt, T., Meyer, M., Finger, A., Rödder, D., Assmann, T. & F. Zachos (2010): Biogeography meets conservation: the genetic structure of the endangered lycaenid butterfly *Lycaena helle* (Denis & Schiffermüller, 1775). — Biol. J. Linn. Soc. **101**: 155–168.

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) Postglacial recolonization 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.

Holdhaus, K. (1954): Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. — Abh. zool.-bot. Ges. **18**: 1–493.

Junker, M. (2010) Kritische Betrachtung des FFH-Konzeptes unter Berücksichtigung von Ökologie, Management-Einheiten und Evolutionär Signifikanten Einheiten am Beispiel der Schmetterlingsart *Euphydryas aurinia*. — Disseration, Universität Trier.

Schmitt, T. (2007): Molecular Biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends. — Front. Zool. **4**: 11.

Schmitt, T. (2009): Biogeographical and evolutionary importance of the European high mountain systems. — Front. Zool. **6**: 9.

Schmitt, T. (2011): Schmetterlinge – wer kommt, wer geht? Einwanderungsrouten nach Mitteleuropa. — Biologie in unserer Zeit **41**: 324–332.

Schmitt, T. & G. M. Hewitt (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. & A. Seitz (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. & A. Seitz (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. & M. Zimmermann, M. (2012): To hybridize or not to hybridize: what separates two genetic lineages of the Chalk-hill Blue *Polyommatus coridon* (Lycaenidae, Lepidoptera) along their secondary contact zone throughout eastern Central Europe? — J. Zool. Syst. Evol. Res. **50**: 106–115.

Schmitt, T. & Z. Varga (2012): Extra-Mediterranean refugia: The rule and not the exception? — Front. Zool. **9**: 22.

Schmitt, T., Giessl, A. & A. Seitz (2002): Postglacial colonisation of western Central Europe by *Polyommatus coridon* (Poda 1761) (Lepidoptera: Lycaenidae): evidence from population genetics. — Heredity **88**: 26–34.

Schmitt, T., Röber, S. & A. Seitz (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. & A. Seitz (2005a): Are *Polyommatus hispana* and *Polyommatus slovacus* bivoltine *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae)? The discriminatory value of genetics in taxonomy. — Org. Divers. Evol. **5**: 297–307.

Stewart, J.R. & A.M. Lister (2001): Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. — Tr. Ecol. Evol. **16**: 608–613.

Stewart, J. R., Lister, A. M., Barnes, I. & L. Dalén (2010): Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. — Proc. R. Soc. Lond. B **277**: 661–671.

Varga, Z.S. & T. Schmitt (2008): Types of oreal and oreotundral disjunction in the western Palearctic. — Biol. J. Linn. Soc. **93**: 415–430.

Wenzel, M., Schmitt, T., Weitzel, M. & A. Seitz (2006): The severe decline of butterflies on western German calcareous grasslands during the last 30 years: A conservation problem. — Biol. Conserv. **128**: 542–552.

Anschrift des Autors:

Prof. Dr. Thomas Schmitt
Direktor
Senckenberg Deutsches Entomologisches Institut
Eberswalder Straße 90
15374 Müncheberg
Thomas.Schmitt@Senckenberg.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Delattinia

Jahr/Year: 2014

Band/Volume: 40

Autor(en)/Author(s): Schmitt Thomas

Artikel/Article: Wer kommt, wer geht: Einwanderungsrouten in die Großregion Saar-Lor-Lux und Rheinland-Pfalz am Beispiel von Schmetterlingen 49-56