Entomologie heute 17 (2005): 195-204

Molekulare Biogeographie des Gemeinen Bläulings *Polyommatus icarus* (Lepidoptera, Lycaenidae)

Molecular Biogeography of the Common Blue *Polyommatus icarus* (Lepidoptera, Lycaenidae)

Thomas Schmitt

Zusammenfassung: Pleistozäne Klimaschwankungen beeinflussten nachhaltig die genetische Zusammensetzung vieler Arten, was häufig zur Ausbildung von verschiedenen genetischen Linien führte. In diesem Kontext wurden die Allozyme des häufigen und weit verbreiteten Gemeinen Bläulings *Polyommatus icarus* über weite Bereiche Europas untersucht. Diese Art weist eine sehr hohe genetische Diversität innerhalb ihrer Populationen auf, die Differenzierung zwischen Populationen war jedoch sehr gering (F_{ST}: 0,0187). Nur ein marginaler Trend der Abnahme der genetischen Diversität nach Norden konnte festgestellt werden. 'Isolation-by-distance' wurde auf europäischem Niveau festgestellt (r = 0,826), nicht jedoch auf regionalem. Auch war die regionale Differenzierung zwischen Populationen sehr gering (F_{ST}: 0,0041). Diese Daten machen es wahrscheinlich, dass *P. icarus* während des letzten Glazials im Mittelmeerraum weit verbreitet war und sich im Postglazial ohne größere genetische Verarmung nach Mitteleuropa ausdehnte. Moderater Genfluss in intakten Metapopulationen könnte in der Vergangenheit und Gegenwart auf lokalem, regionalem und eventuell sogar europäischem Niveau existieren.

Schlüsselwörter: Phylogeographie, Allozymelektrophorese, Allelzahlen, hohe genetische Diversität, isolation-by-distance

Summary: The climatic fluctuations of the Pleistocene strongly influenced the genetic composition of many species, often resulting in the evolution of different genetic lineages. In this context, the allozymes of the common and widely distributed Common Blue *Polyommatus icarus* were studied over a large part of Europe. This species demonstrates a high genetic diversity within populations, but differentiation between populations was low (F_{ST}: 0.0187). Only a weak trend of northwards decline in genetic diversity exists. Isolation-by-distance was observed on the European level (r = 0.826), but not on the regional scale. Furthermore, differentiation between populations on the regional scale was rather low (F_{ST}: 0.0041). Therefore, *P. icarus* most probably was widely distributed throughout the Mediterranean during the last glaciation and expanded to Central Europe without major genetic impoverishing during the Postglacial. Moderate past and present gene flow in intact metapopulations might exist on the local, regional and even European level.

Keywords: phylogeography, allozyme electrophoresis, number of alleles, high genetic diversity, isolation-by-distance

1. Einleitung

Während des Pleistozäns wechselten sich kalte mit warmen Phasen ab. Diese klimatischen Oszillationen nahmen über die Zeit an Intensität zu, und die Eiszeiten sind seit etwa 500 000 Jahren besonders intensiv (Ruddiman & Raymo 1988; West 1988). Eine bedeutsame Konsequenz aus diesen klimatischen Schwankungen sind latitudi-

nale Verschiebungen der Verbreitungsgebiete vieler Tier- und Pflanzenarten (HEWITT 1996). Diese Effekte können auf unterschiedliche Weisen untersucht werden: Zum einen direkt durch fossile Belege, wie durch die Pollen von Pflanzen und hier speziell von Bäumen (z.B. HUNTLEY & BIRKS 1983; FRENZEL et al. 1992; GLIEMEROTH 1995; ELENGA et al. 2000; TARASOV et al. 2000), die Flügeldecken von Käfern (z.B. COOPE 1970, 1978, 1994) oder die Gehäuse von Landschnecken (z.B. HERTELENDY et al. 1992; FÜKÖH et al. 1995), zum anderen aber auch indirekt durch chorologische Analysen (DE LATTIN 1967; VARGA 1977).

Diese Verfahren weisen jedoch unterschiedliche Schwachstellen auf. So sind gute Fossilbelege nur für eine sehr eingeschränkte Anzahl von Taxa verfügbar, und aktuelle Verbreitungsmuster unterliegen so vielen unterschiedlichen Einflüssen, dass sie nicht zwangsläufig aussagekräftige Einblicke in die Arealgeschichte gestatten. Deshalb bedeutete die Einbeziehung genetischer Analysemethoden in die Biogeographie und die Entstehung der Phylogeographie einen großen Fortschritt in diesem Wissenschaftsbereich (AVISE et al. 1987). Seitdem wurden die phylogeographischen Strukturen zahlreicher Tier- und Pflanzenarten analysiert (TABERLET et al. 1998; COMES & KADEREIT 1999; HEWITT 1999; mit weiteren Referenzen in diesen Arbeiten). Für viele Arten wurde eine deutliche Strukturierung in unterschiedliche genetische Linien festgestellt, oft mit charakteristischen Verbreitungsmustern (HEWITT 1999).

Unter den untersuchten Arten befinden sich jedoch kaum Vertreter, die sehr häufig und mobil sind und zudem eine weite Verbreitung von Nordafrika bis zum Polarkreis besitzen würden. Deshalb wurde der Gemeine Bläuling *Polyommatus icarus* (Rottemburg, 1775) für diese Arbeit als Modellorganismus ausgewählt. *P. icarus* ist eine Charakterart für Wiesen und andere blütenreiche Standorte (z.B. EBERT & RENNWALD 1991; ASHER et al. 2001). Die Art ist vergleichsweise mobil (ASHER et al. 2001; COWLEY et al. 2001) und weit über ganz Europa verbreitet (z.B. TOLMAN & LEWINGTON 1998).

Die Falter wurden über einen großen Teil Europas gesammelt, um zu untersuchen, ob eine Art wie *P. icarus* eine Aufspaltung in unterschiedliche genetische Linien besitzt, ob postglaziale Arealexpansion sich in seiner populationsgenetischen Struktur spiegelt und ob diese Art genetische Differenzierungen auf dem lokalen und regionalen Niveau aufweist.

2. Material und Methoden

Imagines von *P. icarus* wurden an 29 Stellen – verteilt über Europa (von Südportugal bis Westungarn und von Norditalien bis an die Ostsee, siehe Abb. 1) – gesammelt und in flüssigem Stickstoff bis zur Durchführung der Allozymelektrophoresen gelagert. Insgesamt wurden 1 174 Individuen (26-51 pro Probe) untersucht. Allozymelektrophorese von 19 Loci wurde auf Celluloseacetatplatten durchgeführt. Die Differenzierung zwischen Populationen wurde über F-Statistiken berechnet. Tests auf signifikante Korrelationen zwischen geographischen und genetischen Distanzen wurden mittels Mantel-Tests durchgeführt. Weitere Angaben zur Durchführung der Elektrophoresen und der Auswertung der Ergebnisse sind SCHMITT et al. (2003) zu entnehmen.

3. Ergebnisse

Alle 19 untersuchten Loci (= Genorte) waren polymorph. Die durchschnittliche Allelzahl pro Locus lag bei 7,00 (± 2,49 SD). Bei insgesamt zehn der 19 untersuchten Loci besaß das häufigste Allel jedoch eine Frequenz von über 95 %. 104 der insgesamt 133 Allele (das entspricht 78,2 %) waren seltene Allele mit Frequenzen von unter 5 %. 25 dieser seltenen Allele (das entspricht

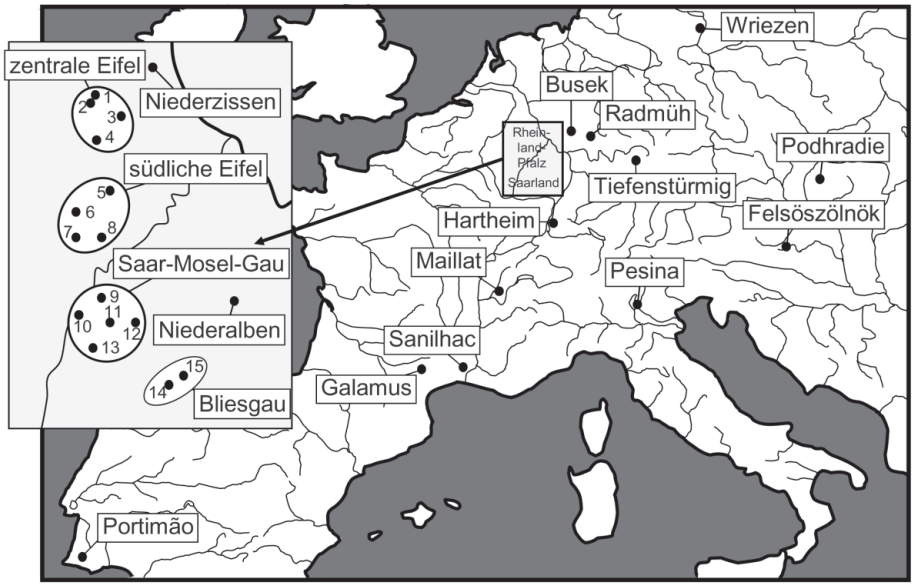

Abb. 1: Geographische Lage der 29 Probenahmeorte von *Polyommatus icarus* in Europa und Einführung der vier lokalen Populationscluster (**1**: Mirbach; **2**: Wiesbaum; **3**: Niederehe; **4**: Pelm; **5**: Hüttingen; **6**: Holsthum; **7**: Echternacherbrück; **8**: Olk; **9**: Freudenburg; **10**: Perl; **11**: Hilbringen; **12**: Haustadt; **13**: Niederaltdorf; **14**: Gersheim; **15**: Altheim). Aus Haustadt wurden eine Frühjahrs- und eine Sommerprobe analysiert. Abbildung modifiziert nach SCHMITT et al. (2003).

Fig. 1: Geographical distribution of the 29 sampling stations of *Polyommatus icarus* over Europe and introduction of the four local population clusters. One spring and one summer sample were analysed from the sample locality Haustadt. Figure modified after SCHMITT et al. (2003).

24,3 %) waren private Allele, die in maximal zwei Population nachgewiesen wurden. Bezogen auf alle 30 untersuchten Proben mit insgesamt 1 174 analysierten Tieren ergaben sich folgende populationsgenetischen Parameter: durchschnittliche Allelezahl pro Locus: 2,98 (± 0,26 SD), Anteil polymorpher Loci (P_{tot}): 77,9 % (± 8,1 % SD), Anteil polymorpher Loci, bei denen das häufigste Allel nicht einen Anteil von 95 % übersteigt, (P_{95}): 46,8 % (± 5,0 % SD) und Heterozygotiegrade, beobachtet (H_o): 17,5 % (± 1,1 % SD) und erwartet (H_e): 17,7 % (± 1,1 % SD). Detaillierte Daten für alle Populationen können in SCHMITT et al. (2003) nachgelesen werden.

Korrelationsanalysen ergaben einen schwachen Trend nach Norden abnehmender genetischer Diversität. Statistisch signifikante Ergebnisse wurden jedoch nur für die durchschnittliche Allelzahl (p = 0,023) und den erwarteten Heterozygotiegrad (p = 0,044) erhalten, beide waren jedoch nach einer Bonferroni-Korrektur nicht mehr signifikant.

Insgesamt 98,13 % der gesamten genetischen Varianz wurde innerhalb der Populationen nachgewiesen und nur 1,87 % zwischen ihnen, was einem F_{ST} von 0,0187 entspricht. Die genetischen Abstände (NEI 1978) wiesen einen Mittelwert von 0,0198 (± 0,0053 SD) auf und variierten zwischen 0,0126 und 0,0441. Clusteranalysen (Abb. 2) ergaben keine klare Differenzierung in unterschiedliche genetische Linien, jedoch besaß die geographisch weit von den anderen Proben entfernte Probe aus Südportugal einen signifikant größeren genetischen

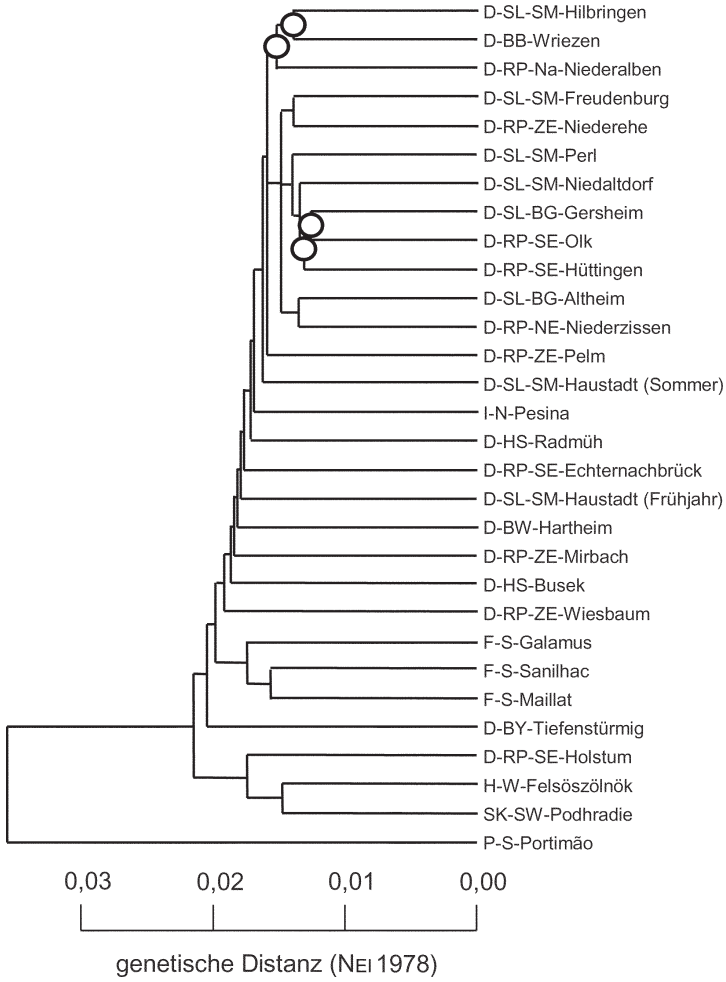

Abb. 2: UPGMA-Diagramm aller für *Polyommatus icarus* untersuchten Populationen, basierend auf genetischen Distanzen (NEI 1978). Alle Verzweigungen sind auf dem 5 %-Niveau vor einer Bonferroni-Korrektur signifikant. Solche, die nach einer Bonferroni-Korrektur nicht mehr signifikant sind, sind mit einem offenen Kreis gekennzeichnet. Die Signifikanz bezieht sich auf einen RxC-χ^2-Test auf Homogenität aller Allelfrequenzen. Abkürzungen: *Erster Teil*: Länderkürzel. *Zweiter Teil*: BB: Brandenburg; BW: Baden-Württemberg; BY: Bayern; HS: Hessen; N: Nord; RP: Rheinland-Pfalz; S: Süd; SL: Saarland; SW: Südwest; W: West. *Dritter Teil*: BG: Bliesgau; Na: Nahe; NE: nordöstliche Eifel; SE: südliche Eifel; SM: Saar-Mosel-Gau; ZE: zentrale Eifel. *Letzter Teil*: Ortsname der Sammelstelle. Abbildung modifiziert nach SCHMITT et al. (2003).

Fig. 2: UPGMA diagram of all samples analysed from *Polyommatus icarus*, based on genetic distances (NEI 1978). All nodes were significant at the 5 % confidence level before Bonferroni correction. Those not significant after Bonferroni correction are marked with open circle. The significance refers to RxC χ^2 tests of homogeneity of allele frequencies. Abbreviations: *First part*: Country. *Second part*: BB: Brandenburg; BW: Baden-Württemberg; BY: Bavaria; HS: Hesse; N: North; RP: Rhineland-Palatinate; S: South; SL: Saarland; SW: South-West; W: West. *Third part*: BG: Bliesgau; Na: Nahe; NE: north-eastern Eifel; SE: southern Eifel; SM: Saar-Mosel Gau; ZE: central Eifel. *Last part*: sampling locality. Figure modified after SCHMITT et al. (2003).

Abstand zu den anderen Proben als diese untereinander ($p < 0{,}0001$).

Über 'isolation-by-distance'-Analysen wurde ein deutlicher positiver Zusammenhang zwischen geographischem Abstand und genetischer Differenzierung (gemessen über paarweisen F_{ST}) festgestellt (Mantel-Test: $p < 0{,}05$; $r = 0{,}826$; Abb. 3). Hierfür wurden die 18 Proben aus Rheinland-Pfalz und dem Saarland aus statistischen Gründen zu sechs regionalen Gruppen zusammengefasst, die sich nach geomorphologischen Gegebenheiten richteten (siehe Abb. 1; Genaueres hierzu bei SCHMITT et al. 2003).

Zwischen den 18 Proben aus Rheinland-Pfalz und dem Saarland wurde eine sehr geringe, aber dennoch signifikante genetische Differenzierung festgestellt (F_{ST}: 0,0041; $p = 0{,}0010$). Für diese Proben wurde keine Korrelation zwischen der geographischen Distanz und den paarweisen F_{ST}-Werten festgestellt (Mantel-Test: $p > 0{,}05$; $r = -0{,}13$).

Für eine hierarchische Varianzanalyse über die sechs regionalen Cluster wurde keine

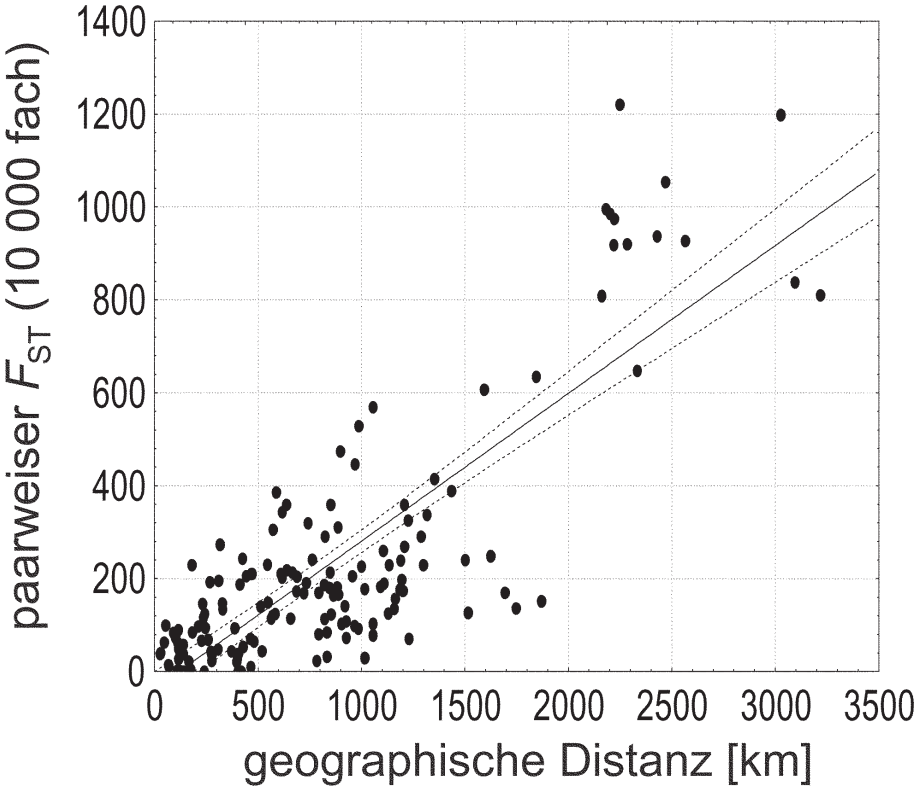

Abb. 3: Korrelation von geographischen Distanzen und paarweisen F_{ST}-Werten zwischen allen analysierten Proben respektive regionalen Probenclustern von *Polyommatus icarus* (Mantel-Test: $p < 0{,}05$; $r = 0{,}826$). Die Regression (ausgezogene Linie) mit ihren 95 %-Konfidenzintervallen (gepunktete Linien) ist wiedergegeben. Abbildung modifiziert nach SCHMITT et al. (2003).

Fig. 3: Correlation of pairwise geographical distances and pairwise F_{ST} values between all analysed samples and regional sample clusters, respectively, of *Polyommatus icarus* (Mantel test: $p < 0.05$; $r = 0.826$). The regression (solid line) with 95 % confidence intervals (dotted lines) is shown. Figure modified after SCHMITT et al. (2003).

signifikante Varianz zwischen diesen erhalten (- 0,0005; $p = 0{,}56$). Auch wurden alle Proben innerhalb dieser Cluster gepoolt. Eine auf diesem Datensatz durchgeführte, nicht hierarchische Analyse ergab eine verringerte Gesamtvarianz (0,0022) und einen F_{ST} oberhalb des 5 %-Signifikanzniveaus (0,0013; $p = 0{,}063$). Nicht hierarchische Varianzanalysen wurden für die vier aus mehreren Populationen bestehenden Regionalcluster durchgeführt; nur für den Cluster Südeifel wurde eine signifikante Differenzierung zwischen den Einzelpopulationen festgestellt, die ausschließlich auf einer gewissen genetischen Differenziertheit der Probe aus Holsthum beruhte.

4. Diskussion

4.1. Genetische Diversität und Differenzierung

Verglichen mit anderen Arbeiten zur Populationsgenetik von Schmetterlingen weisen die Populationen von *P. icarus* eine sehr hohe genetische Diversität auf der Populationsebene auf (vergleiche SCHMITT et al. 2003). Speziell die durchschnittliche Allelzahl pro Locus ist mit 2,98 sehr hoch. Die anderen Parameter der genetischen Diversität (H_e, P_{95}, P_{tot}) waren auch hoch, jedoch auch höhere Werte sind aus der Literatur bekannt, speziell für Lycaenidae, die für ihre generell hohe genetische Diversität bekannt sind (z.B. PRATT 1994; PELZ 1995; PORTER et al. 1995; JOHANNESEN et al. 1996; MARCHI et al. 1996; BROOKES et al. 1997; SCHMITT et al. 2002).

Die Proben von *P. icarus* aus Rheinland-Pfalz und dem Saarland zeigten ein sehr geringes Differenzierungsniveau und es existieren keine Hinweise auf eine lokale oder regionale Differenzierung genetisch unterscheidbarer Einheiten. Dies könnte seine Erklärung in großen und weitgehend intakten Metapopulationen haben, die in dieser Studie untersucht wurden. Ähnliche Ergebnisse wurden auch bei Untersuchungen anderer häufiger Tagfalterarten erhalten (z.B. GOULSON 1993; PORTER & GEIGER 1995; VANDEWOESTIJNE et al. 1999; SCHMITT & SEITZ 2002a). Lokale genetische Strukturierungen wurden aber für Tagfalter festgestellt, die im Raum verstreute Populationen mit geringeren Individuenzahlen besitzen (JOHANNESEN et al. 1997; KEYGHOBADI et al. 1999; NÈVE et al. 2000; SCHMITT et al. 2000). In solchen Fällen sind stochastische Effekte wie Gendrift oder genetische Flaschenhälse (vergleiche IBRAHIM et al. 1996) viel stärker ausgeprägt als in häufigen und weit verbreiteten Arten.

Die genetische Differenzierung von *P. icarus* war auch auf dem europäischen Niveau sehr gering. Für auf hohem geographischen Niveau untersuchte Schmetterlinge sind solch schwache Differenzierungen (gemessen durch F_{ST} und/oder genetische Distanzen) nur für Wanderfalter (z.B. EANES & KOEHN 1978; DALY & GREGG 1985; KORMAN et al. 1993; BOSSART & SCRIBER 1995; NIBOUCHE et al. 1998) oder eingeführte expansive Arten (z.B. VAWTER 1977) bekannt. Keiner dieser beiden Fälle trifft auf *P. icarus* zu, denn in einer Rangliste der britischen Tagfalter wurde diese Art mit mittlerer Mobilität eingestuft (COWLEY et al. 2001). Diese Ausbreitungskapazität scheint jedoch ausreichend zu sein, einen moderaten Genfluss zwischen den Populationen aufrecht zu erhalten (ASHER et al. 2001), möglicherweise sogar auf dem europäischen Niveau bedingt durch die große Zahl an lokalen Populationen. Dieser Genfluss könnte für die Etablierung und Stabilisierung eines 'isolation-by-distance'-Gleichgewichts (vgl. WRIGHT 1943) verantwortlich sein, das allein 68 % der gesamteuropäischen Differenzierung erklärt.

Ein solches Fehlen von Differenzierung auf lokalem und regionalem Niveau und 'isolation-by-distance' auf hohem geographischem Niveau wurde für hochmobile Arten postuliert (PETERSON & DENNO 1998). Sehr ähnliche Ergebnisse wie für *P. icarus* wurden auch

für den Rapsweißling *Pieris napi meridionalis* gefunden, für den insgesamt 64 % der genetischen Varianz auf europäischem Niveau durch 'isolation-by-distance' erklärt werden (Geiger & Shapiro 1992). Weniger stark ausgeprägt wurde dieses Phänomen auch bei anderen Tagfalterarten über große geographische Distanzen festgestellt (Britten et al. 1995; Schmitt & Seitz 2002b).

4.2. Molekulare Biogeographie

Die gesamteuropäische genetische Struktur von *P. icarus* erlaubt Schlussfolgerungen über die Verbreitung dieser Art in Europa während des letzten Glazials. In der großen Mehrzahl phylogeographischer Untersuchungen wurden Differenzierungen der untersuchten Arten in unterschiedliche genetische Linien festgestellt, die Kontaktzonen in verschiedenen Bereichen Europas ausbilden (Comes & Kadereit 1998; Taberlet et al. 1998; Hewitt 1999). Eine solche genetische Struktur mit zwei unterschiedlichen genetischen Linien, die sich vermutlich in zwei disjunkten Glazialrefugien evoluierten, konnte auch für die nah verwandte Bläulingsart *Polyommatus coridon* festgestellt werden (Schmitt & Seitz 2001). Eine solche Aufspaltung in unterschiedliche genetische Linien konnte jedoch für *P. icarus* nirgendwo im untersuchten Bereich festgestellt werden. Deshalb kann postuliert werden, dass *P. icarus* während des letzten Glazials in einem weitgehend kontinuierlichen mediterranen Areal weit verbreitet war, so dass sich keine unterschiedlichen genetischen Linien entwickeln konnten. Eine weite glaziale Verbreitung von *P. icarus* erscheint auch im Licht der aktuellen Verbreitung der Art wahrscheinlich, die die nördlichsten Bereiche Europas (Henriksen & Kreutzer 1982) und sogar Teile des arktischen Asiens umfasst (Lukhtanov & Lukhtanov 1994).

Der beobachtete leichte Trend der Abnahme genetischer Diversität von Süden nach Norden liegt wahrscheinlich in der postglazialen Arealausdehnung aus dem mediterranen Raum heraus begründet. Stärkere und statistisch besser abgesicherte Nord-Süd-Differenzierungen wurden mehrfach bei weniger weit verbreiteten und/oder weniger mobilen Tierarten beobachtet (z.B. Highton & Webster 1976; Aßmann et al. 1994; Schmitt & Seitz 2001), ebenso bei Pflanzen (Comes & Kadereit 1998; mit zahlreichen Referenzen). Zwei Faktoren können für den geringen Grad genetischer Erosion bei *P. icarus* verantwortlich sein: (i) der interregionale Genfluss ist stark genug, um einer Nord-Süd-Differenzierung vorzubeugen und/oder (ii) der Verlust genetischer Diversität während postglazialer Expansion war sehr gering. Postglaziale Ausbreitung vom normalen Typ entlang einer weiten Phalanx (Hewitt 1996; Ibrahim et al. 1996) hat voraussichtlich zu den beobachteten genetischen Mustern geführt.

Verallgemeinernd wird auf Basis dieser Daten vermutet, dass nicht disjunkte mediterrane Glazialrefugien und postglaziale Arealexpansionen nach Norden ohne größere genetische Verarmung entlang weiter Phalanxen ein weiter verbreitetes genetisches Muster von häufigen Arten darstellt, die von Nordafrika bis nach Nordskandinavien weit verbreitet sind. Weitere Forschungen sind aber in diesem Bereich erforderlich, um zu ergründen, ob die für *P. icarus* in dieser Studie festgestellten Muster so häufig auftreten, wie manche der Muster, die in genetisch untergliederten Arten festgestellt wurden (Hewitt 1999).

Danksagung

Gedankt sei den Behörden in Saarbrücken, Trier, Koblenz, Freiburg im Breisgau, Potsdam, Bayreuth und Verona sowie den Umweltministerien in Bratislava und Budapest für Sammelgenehmigungen und die Erlaubnisse, in verschiedenen Schutzgebieten arbeiten zu dürfen. Ebenso gedankt sei dem

Zentrum für Umweltforschung (ZfU) der Johannes-Gutenberg-Universiät Mainz für finanzielle Unterstützung und ein Promotionsstipendium des ZfU. Besonderer Dank gilt meinem Doktorvater Prof. Dr. ALFRED SEITZ für seine vielseitige Unterstützung und Dipl.-Biol. ANDREAS GIESSL für die im Rahmen seiner Diplomarbeit ausgeführten Laborarbeiten.

Literatur

ASHER, J., WARREN, M., FOX, R., HARDING, P., JEFFCOATE, G., & JEFFCOATE, S. (2001): The millennium atlas of butterflies in Britain and Ireland. Oxford University Press; Oxford.

AßMANN, T., NOLTE, O., & REUTER, H. (1994): Postglacial colonization of middle Europe by *Carabus auronitens* as revealed by population genetics (Coleoptera, Carabidae). S. 3-9 in: DESENDER, K., DUFRÊNE, M., LOREAU, M., LUFF, M.L., & MAELFAIT, J.-P. (Hrsg.): Carabid beetles: ecology and evolution. Kluwer Academic Publishers; Dordrecht.

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. Annual Review of Ecology and Systematics 18: 489-522.

BOSSART, J.L., & SCRIBER, J.M. (1995): Maintenance of ecologically significant genetic variation in the tiger swallowtail butterfly through differential selection and gene flow. Evolution 49: 1163-1171.

BRITTEN, H.B., BRUSSARD, P.F., MURPHY, D.D., & EHRLICH, P.R. (1995): A test for isolation-by-distance in Central Rocky Mountain and Great Basin populations of Edith's Checkerspot Butterfly (*Euphydryas editha*). Journal of Heredity 86: 204-210.

BROOKES, M.I., GRANEAU, Y.A., KING, P., ROSE, O.C., THOMAS, C.D., & MALLET, J.L.B. (1997): Genetic analysis of founder bottlenecks in the rare british butterfly *Plebejus argus*. Conservation Biology 11: 648-661.

COMES, H.P., & KADEREIT, J.W. (1998): The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. Trends in Plant Science 3: 432-438.

COOPE, G.R. (1970): Interpretation of Quaternary insect fossils. Annual Review of Entomology 15: 97-120.

COOPE, G.R. (1978): Constancy of insect species versus inconstancy of Quaternary environments. S. 176-187 in: MOUND, L.A., & WALOFF, N. (Hrsg.): 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. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 344: 19-26.

COWLEY, M.J.R., THOMAS, C.D., ROY, D.B., WILSON, R.J., LÉON-CORTÉS, J.L., GUITIÉRREZ, D., BULMAN, C.R., QUINN, R.M., MOSS, D., & GASTZZON, K.J. (2001): Density-distribution relationships in British butterflies. I. The effect of mobility and spatial scale. Journal of Animal Ecology 70: 410-425.

DALY, J.C., & GREGG, P. (1985): Genetic variation in *Heliothis* in Australia: species identification and gene flow in the two pest species *H. armigera* (Hübner) and *H. punctigera* Wallengren (Lepidoptera: Noctuidae). Bulletin of Entomological Research 75: 169-184.

EANES, W.F., & KOEHN, R.K. (1978): An analysis of genetic structure in the monarch butterfly, *Danaus plexippus* L. Evolution 32: 784-797.

EBERT, G., & RENNWALD, E. (Hrsg., 1991): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs, Band 2. Eugen Ulmer; Stuttgart.

ELENGA, H., PEYRON, O., BONNEFILLE, R., JOLLY, D., CHEDDADI, R., GUIOT, J., ANDRIEU, V., BOTTEMA, S., BUCHET, G., DE BEAULIEU, J.-L., HAMILTON, A.C., MALEY, J., MARCHANT, R., PEREZ-OBIOL, R., REILLE, M., RIOLLET, G., SCOTT, L., STRAKA, H., TAYLOR, D., VAN CAMPO, E., VINCENS, A., LAARIF, F., & JONSON, H. (2000): Pollen-based biome reconstruction for southern Europe and Africa 18,000 yr BP. Journal of Biogeography 27: 621-634.

FRENZEL, B., PÉCSI, M., & VELICHKO, A.A. (Hrsg, 1992): Atlas of paleoclimates and paleoenvironments of the northern hemisphere. Late Pleistocene-Holocene. Gustav Fischer; Stuttgart.

FÜKÖH, L., KROLOPP, E., & SÜMEGI, P. (1995): Quaternary malacostratigraphy in Hungary. Malacological Newsletter (Gyöngyös), Supplement 1: 1-219.

GEIGER, H., & SHAPIRO, A.M. (1992): Genetics, systematics and evolution of holarctic *Pieris*

napi species group populations (Lepidoptera, Pieridae). Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung 30: 100-122.

GLIEMEROTH, A.K. (1995): Paläoökologische Untersuchungen über die letzten 22.000 Jahre in Europa. Vegetation, Biomasse und Einwanderungsgeschichte der wichtigsten Waldbäume. Gustav Fischer; Stuttgart.

GOULSON, D. (1993): Allozyme variation in the butterfly *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Satyrinae) (L.): evidence for selection. Heredity 71: 386-393.

HENRIKSEN, H.J., & KREUTZER, I.B. (1982): The butterflies of Scandinavia in Nature. Skandinavisk Bogforlag; Odense.

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. Biological Journal of the Linnean Society 58: 247-276.

HEWITT, G.M. (1999): Post-glacial re-colonization of European biota. Biological Journal of the Linnean Society 68: 87-112.

HIGHTON, R., & WEBSTER, T.P. (1976): Geographic protein variation and divergence in populations of the salamander *Plethodon cinereus*. Evolution 30: 33-45.

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.

JOHANNESEN, J., SCHWING, U., SEUFERT, W., SEITZ, A., & VEITH, M. (1997): Analysis of gene flow and habitat patch network for *Chazara briseis* (Lepidoptera: Satyridae) in an agricultural landscape. Biochemical Systematics and Ecology 25: 419-427.

JOHANNESEN, J., VEITH, M., & SEITZ, A. (1996): Population genetic structure of the butterfly *Melitaea didyma* (Nymphalidae) along a northern distribution range border. Molecular Ecology 5: 259-267.

KEYGHOBADI, N., ROLAND, J., & STROBECK, C. (1999): Influence of landscape on the population genetic structure of the alpine butterfly *Parnassius smerintheus* (Papilionidae). Molecular Ecology 8: 1481-1495.

KORMAN, A.K., MALLET, J., GOODENOUGH, J.L., GRAVES, J.B., HAYES, J.L., HENDRICKS, D.E., LUTTRELL, R., PAIR, S.D., & WALL, M. (1993): Population structure in *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae): an estimation of gene flow. Annals of the Entomological Society of America 86: 182-188.

DE LATTIN, G. (1967): Grundriß der Zoogeographie. Gustav Fischer; Jena.

LUKHTANOV, V., & LUKHTANOV, A. (1994): Die Tagfalter Nordwestasiens. Herbipoliana 3. Ulf Eitschberger; Marktleuthen.

MARCHI, A., ADDIS, G., HERMOSA, V.E., & CRNJAR, R. (1996): Genetic divergence and evolution of *Polyommatus coridon gennargenti* (Lepidoptera, Lycaenidae) in Sardinia. Heredity 77: 16-22.

NEI, M. (1978): Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. Genetics 89: 583-590.

NÈVE, G., BARASCUD, B., DESCIMON, H., & BAGUETTE, M. (2000): Genetic structure of *Proclossiana eunomia* populations at the regional scale (Lepidoptera, Nymphalidae). Heredity 84: 657-666.

NIBOUCHE, S., BUÈS, R., TOUBON, J.-F., & POITOUT, S. (1998): Allozyme polymorphism in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae): comparision of African and European populations. Heredity 80: 438-445.

PELZ, V. (1995): Biosystematik der europäischen Arten des Tribus Melitaeini Newman, 1870. Oedippus 11: 1-62.

PETERSON, M.A., & DENNO, R.F. (1998): The influence of dispersal and diet breadth on patterns of genetic isolation by distance in phytophagous insects. American Naturalist 152: 428-446.

PORTER, A.H., & GEIGER, H. (1995): Limitations to the inference of gene flow at regional geographic scales – an example from the *Pieris napi* group (Lepidoptera: Pieridae) in Europe. Biological Journal of the Linnean Society 54: 329-348.

PORTER, A.H., SCHNEIDER, R.W., & PRICE, B.A. (1995): Wing pattern and allozyme relationships in the *Coenonympha arcania* group, emphasising the *C. gardetta-darwiniana* contact area at Bellwald, Switzerland (Lepidoptera, Satyridae). Nota lepidopterologica 17: 155-174.

PRATT, G.F. (1994): Evolution of *Euphilotes* (Lepidoptera: Lycaenidae) by seasonal and host shifts. Biological Journal of the Linnean Society 51: 387-416.

RUDDIMAN, W.F, & RAYMO, M.E. (1988): Northern Hemisphere climate regimes during the past 3 Ma: possible tectonic connections. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 318: 411-430.

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. Biological Journal of the Linnean Society 80: 529-538.

SCHMITT, T., & SEITZ, A. (2001): Allozyme variation in *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae): identification of ice age refugia and reconstruction of post-glacial expansion. Journal of Biogeography 28: 1129-1136.

SCHMITT, T., & SEITZ, A. (2002a): Influence of habitat fragmentation on the genetic structure of *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae): implications for conservation. Biological Conservation 107: 291-297.

SCHMITT, T., & SEITZ, A. (2002b): Postglacial distribution area expansion of *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae) from its Ponto-Mediterranean glacial refugium. Heredity 89: 20-26.

SCHMITT, T., VARGA, Z., & SEITZ, A. (2000): Forests as dispersal barriers for *Erebia medusa* (Nymphalidae, Lepidoptera). Basic and Applied Ecology 1: 53-59.

TABERLET, P., FUMAGALLI, L., WUST-SAUCY, A.-G., & COSSON, J.-F. (1998): Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. Molecular Ecology 7: 453-464.

TARASOV, P.E., VOLKOVA, V.S., WEBB III, T., GUIOT, J., ANDREEV, A.A., BEZUSKO, L.G., BEZUSKO, T.V., BYKOVA, G.V., DOROFEYUK, N.I., KVAVADZE, E.V., OSIPOVA, I.M., PANOVA, N.K., & SEVASTYANOV, D.V. (2000): Last glacial maximum biomes reconstructed from pollen and plant macrofossil data from northern Eurasia. Journal of Biogeography 27: 609-620.

TOLMAN, T., & LEWINGTON, R. (1998): Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas. Franckh-Kosmos; Stuttgart.

VANDEWOESTIJNE, S., NÈVE, G., & BAGUETTE, M. (1999): Spatial and temporal population genetic structure of the butterfly *Aglais urticae* L. (Lepidoptera, Nymphalidae). Molecular Ecology 8: 1539-1543.

VARGA, Z. (1977): Das Prinzip der areal-analytischen Methode in der Zoogeographie und die Faunenelement-Einteilung der europäischen Tagschmetterlinge (Lepidoptera: Diurna). Acta Biologica Debrecina 14: 223-285.

VAWTER, A.T. (1977): Ecological genetics of the European cabbage butterfly, Pieris rapae, in North America. Ph.D. thesis; Cornell University; Ithaca (NY).

WEST, R.G. (1988): The records of cold stages. Philosphical Transactions of the Royal Society of London B 318: 505-520.

WRIGHT, S.L. (1943): Isolation by distance. Genetics 28: 114-138.

Jun.-Prof. Dr. Thomas Schmitt
Biogeographie, Fachbereich VI
Wissenschaftspark Trier-Petrisberg
D-54286 Trier
E-Mail: thsh@uni-trier.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Entomologie heute

Jahr/Year: 2005

Band/Volume: 17

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

Artikel/Article: Molekulare Biogeographie des Gemeinen Bläulings Polyommatus icarus (Lepidoptera, Lycaenidae). Molecular Biogeography of the Common Blue Polyommatus icarus (Lepidoptera, Lycaenidae) 195-204