

Mediterran, kontinental und arкто-alpin: Die drei biogeographischen Grundmuster Europas und des Mittelmeerraumes am Beispiel von Schmetterlingen

Mediterranean, Continental and Arctic-alpine: The three Major Biogeographical Patterns of Europe and the Mediterranean presented on Butterfly Examples

THOMAS SCHMITT

Zusammenfassung: Die pleistozänen Klimaschwankungen hatten starke Auswirkungen auf die Verbreitungsmuster der westlichen Paläarktis. Durch diese klimatischen Einflüsse haben sich vor allem drei biogeographische Haupttypen in Europa und dem Mittelmeerraum entwickelt. (1) Mediterrane Faunenelemente besaßen Refugialräume in den unterschiedlichen Subrefugien des Mittelmeerraumes und breiteten sich nach Ende des letzten Glazials weit über Mitteleuropa aus. Hierbei stellen vor allem die Pyrenäen und die Alpen wichtige Barrieren für diese Arten dar. Je nachdem welcher dieser Gebirgszüge als Barriere fungierte oder auch nicht, entwickelten sich vier Paradigmen der postglazialen Arealausweitung mediterraner Faunenelemente. Bei diesen Expansionen kam es bei Habitatspezialisten häufig zum Verlust genetischer Diversität, wohingegen Generalisten weitgehend ohne Verlust genetischer Diversität ihrer Populationen ihre Verbreitungsgebiete nach Norden ausdehnen konnten. Auch innerhalb der Rückzugsgebiete in den Halbinseln des Mittelmeergebietes gab es während des Würmglazials oder darüber hinaus genetisch strukturierte, teilweise disjunkte Strukturen. Für manche Arten lassen sich die Routen der postglazialen Arealexpansion über ihre regionalen Verteilungen genetischer Information rekonstruieren. (2) Die kontinentalen Arten stellen diejenigen Taxa dar, die DE LATTIN in die Gruppe der sibirischen oder mandschurischen Taxa gestellt hatte. Genetische Analysen konnten jedoch belegen, dass diese Arten wohl zum größten Teil Europa nicht erst im Postglazial aus ostasiatischen Rückzugsgebieten erreichten, sondern dass sie in extramediterranen Refugien in Europa zumindest das letzte Glazial verbrachten. Diese Rückzugsgebiete befanden sich schwerpunktmäßig um die vergletscherten Alpen herum, im Karpatenbecken und dem Karpatenbereich sowie in den extramediterranen Bereichen der Balkanhalbinsel. Die in diesen Arten evoluierten genetischen Muster sind häufig hochkomplex mit vielfältigen Arealfluktuationen, wobei sich als Trend höhere genetische Diversitäten in den östlicheren Bereichen Europas finden. (3) Für die Gruppe der heute arktisch und/oder alpin verbreiteten Arten ergeben sich häufig deutlich komplexere Muster als ausschließlicher Rückzug aus den zonalen Periglazialbereichen des Würmglazials in die Hochlagen der Gebirge und die arktischen Breiten im Verlauf der postglazialen Erwärmung. Dieses Szenario scheint Gültigkeit für einige der Arten mit arкто-alpiner Disjunktion zu besitzen, jedoch ergeben sich auch in dieser Gruppe stärkere genetische Differenzierungen zu Populationen in den marginaleren Gebirgsköcken Europas, was auf eine Trennung dieser Gebiete vom großen periglazialen Zonobiom auch in den Glazialen hindeutet. Speziell die alpin disjunkten Arten weisen oft sehr komplexe genetische Strukturen auf, welche auf stark disjunkte Verbreitungsgebiete dieser Arten auch während der Glaziale hindeuten, wobei sich die Verbreitungsgebiete wohl zum Teil am Fuß einzelner Gebirgsköcke befanden oder diese miteinander verbanden. Ähnliches gilt auch für die Arten der Bergwaldstufe.

Schlüsselwörter: Phylogeographie, Refugien, genetische Diversität, Postglazial, Würmglazial

Summary: The pleistocene climatic fluctuations have had strong impacts on the distribution pattern of species in the western Palearctic. Due to these climatic influences, three main biogeographical types have evolved in Europe and the Mediterranean region. (i) Mediterranean faunal elements had refuge areas in the different sub-refuges of the Mediterranean and expanded their distributions in many cases over major parts of Central Europe during the postglacial. During this process of range expansion, the Pyrenees and the Alps represented major expansion barriers, and respective to which of these mountain ranges acted as barrier or not, four different paradigms of postglacial range expansion evolved for these faunal elements. Habitat specialists often suffered losses of genetic diversity during range expansions whereas generalists in many cases did not. Even within the refuges of the single peninsulas of the Mediterranean, genetic structures and disjunctions existed during the Würm glacial period or even longer. The corridors of the postglacial range expansions can be reconstructed in some cases by the regional distribution of genetic information. (ii) The continental species mostly include the group of species considered of Siberian or Manchurian origin by DE LATTIN. However, genetic analyses showed that the major proportion of these species has not reached Europe during the postglacial range expansion from eastern Asia, but have survived in extra-Mediterranean refugia in Europe at least the last ice age. These refuges were located around the glaciated Alps, in the Carpathian Basin, in the Carpathians themselves as well as in the extra-Mediterranean regions of the Balkan Peninsula. The genetic patterns evolving in these species are often highly complex, but mostly show higher genetic diversities in the more eastern parts of Europe. (iii) In the group of species today distributed in the Arctic and/or in the high mountain systems of Europe, much more complex genetic structures were observed as would be explained by simple postglacial retreat from the zonal periglacial regions into the Arctic and the high altitudes of mountains. This scenario seems to be valid for some of the species with arctic-alpine disjunctions, but some of these species show stronger differentiation of populations located in more marginal mountain ranges of Europe hereby suggesting their glacial isolation from the large periglacial zonal region. In particular, the alpine disjunct species express highly complex genetic structures indicating strongly disjunct distribution patterns also during glaciations, with the distributions partly being restricted to the foothills of high mountain systems and partly between two different high mountain systems. Similar patterns were also found for the species of the mountain forest realm.

Keywords: phylogeography, refugia, genetic diversity, postglacial, Würm glacial

1. Einleitung

Klimatische Veränderungen sind nicht nur in der Gegenwart bedeutsam für die Veränderung in den Verbreitungen von Arten (PARMESAN et al. 1999; THOMAS & LENNON 1999), sondern haben auch in der Vergangenheit sehr wichtige Auswirkungen auf die Verteilung von Taxa auf unserem Globus besessen. So haben die starken Abkühlungen während der pleistozänen Vereisungsphasen und die mit ihnen verbundenen großflächigen Vergletscherungen vor allem auf der Nordhalbkugel (WILLIAMS et al. 1998) großen Einfluss auf die Areale zahlreicher Arten besessen, was schon vor etlichen Jahrzehnten über sorgfältig durchgeführte arealkundliche Studien zutreffend erkannt wurde (z. B. REINIG 1937; DE

LATTIN 1967). Zu dieser Zeit wurden im Prinzip schon drei biogeographische Hauptgruppen unterschieden, die von besonderer Bedeutung für die westliche Paläarktis sind:

(1) **Mediterrane Faunenelemente**, die das letzte Glazial in Rückzugsgebieten im Mittelmeergebiet überdauerten und sich nach Ende des letzten Glazials aus diesen Refugien in vielen Fällen nach Norden ausdehnten. DE LATTIN (1949) unterschied hierbei zwischen neun mediterranen Subzentren, von denen vor allem das atlanto-mediterrane in Iberien und dem nördlichen Maghreb, das adriato-mediterrane in Italien und das ponto-mediterrane von der Balkanhalbinsel bis nach Israel besonders stark zur postglazialen Wiederbesiedlung Europas mit mediterranen Elementen beitrugen.

(2) **Sibirische oder mandschurische Faunenelemente**, die das letzte Glazial nicht in Europa überdauerten, sondern nur in Rückzugsgebieten im östlichen Asien überleben konnten und sich im Postglazial von dort durch weite Teile Asiens bis nach Europa ausdehnen konnten (DE LATTIN 1964).

(3) **Arktisch und/oder alpin** verbreitete Arten, die aktuell in diesen Hochgebirgs- und/oder Arktislebensräumen verbreitet sind, häufig mit großen Disjunktionen zwischen den Hohen Breiten und den Gebirgsstöcken im Süden, jedoch auch zwischen den Gebirgsstöcken selbst. Für diese wurde postuliert, dass sie während der Glazialen weit über die zonalen Periglazialsteppen verbreitet waren, sich jedoch mit der klimatischen Erwärmung im Postglazial in die arktischen Bereiche im Norden und/oder in die oreale Stufe der Gebirge zurückzogen (DE LATTIN 1967).

Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, dass diese drei Gruppen keinesfalls alle biogeographischen Elemente Europas umfassen. Die in Europa vergleichsweise seltenen Elemente wie das xeromontane und das echte Steppenelement werden in diesem Übersichtsartikel jedoch nicht berücksichtigt.

Durch ausgedehnte Pollenanalysen (z. B. HUNTLEY & BIRKS 1983; GLIEMEROTH 1995; WILLIS et al. 1995, 2000; WILLIS & NIKLAS 2004; WILLIS & VAN ANDEL 2004), vor allem aber durch genetische Studien meist aus den letzten beiden Jahrzehnten (Übersichten in TABERLET et al. 1998; HEWITT 1999, 2000, 2001, 2004a, 2004b; SCHMITT 2007) konnten diese auf chorologischen Analysen basierenden Hypothesen überprüft werden. Hierdurch konnten die drei DE LATTIN'schen Grundtypen bestätigt werden, jedoch ist ihre Arealgenese in manchen Fällen anders zu sehen, als dies früher vermutet worden war; dies gilt insbesondere für die sibirischen und mandschurischen Elemente. Ich gebe deshalb in diesem Artikel einen kurzen Überblick über den aktuellen Kenntnisstand der Biogeographie Europas und des Mittelmeerraumes, wobei ich vor allem die neuen Erkenntnisse basierend auf genetischen Da-

tensätzen berücksichtige (für umfängliche Übersichtsartikel siehe TABERLET et al. 1998; HEWITT 1999, 2000, 2001, 2004a, 2004b; SCHMITT 2007). Als Beispiele beziehe ich mich in diesem Artikel ausschließlich auf Schmetterlinge, die in den letzten Jahren intensiv molekular-biogeographisch untersucht wurden (vergl. SCHMITT & HEWITT 2004a)

2. Mediterrane Arten

Für mediterrane Faunenelemente wurden von DE LATTIN (1949) Rückzugsgebiete in den neun unterschiedlichen Subzentren des Mittelmeerraumes postuliert. Über die genauen Ausbreitungen aus diesen Zentren konnten jedoch auf Basis der rezenten Verbreitungsmuster in vielen Fällen für heute weit über Europa verbreitete Arten keine Aussagen getroffen werden. Dies war höchstens über die geographische Verbreitung von morphologisch differenzierten Rassenkreisen möglich. In diesem Forschungsfeld konnten mittels genetischer Analysen große Erkenntnisgewinne erzielt werden. So unterschied HEWITT (1999) drei unterschiedliche Expansionsmuster für mediterrane Arten: (i) Das Grashüpferparadigma, bei dem sich nur die balkanischen Linien über Mitteleuropa und bis an den Nordfuß der Pyrenäen und nach Großbritannien ausbreiten; die atlanto- und adriato-mediterranen Linien werden hier durch die Pyrenäen und Alpen an der Arealexpansion gehindert. (ii) Das Igelparadigma, bei dem sich die Linien aus allen drei großen Mittelmeerhalbinseln nach Norden ausdehnen und keines der großen europäischen Gebirgssysteme die postglaziale Expansion in einer der Linien unterbindet. (iii) Das Bärparadigma, bei dem sich sowohl östliche wie auch atlanto-mediterrane Linien postglazial weit über Europa ausbreiten, die adriato-mediterrane Linie wird jedoch an der Ausbreitung durch den Alpenbogen gehindert. Somit wird dieses Muster durch eine stärkere biogeographisch isolierende Wirkung der Alpen als der Pyrenäen geprägt. Nota bene, dass sich die

östliche Linie in diesem Paradigma auf den balkanischen Raum bezieht, beim Bär dies jedoch nicht zutrifft, da er seine östliche Linie wohl aus einem Refugium in den Karpaten oder sogar noch weiter im Osten speiste (TABERLET & BOUVET 1994).

Die meisten über weitere Bereiche Europas durchgeführten Studien an mediterranen Tagfaltern weichen jedoch von diesen drei von HEWITT (1999) postulierten Grundmustern ab. Lediglich das Große Ochsenauge *Maniola jurtina* spiegelt das Bärparadigma wider mit Expansion aus dem atlanto- und ponto-mediterranen Raum und keiner Expansion aus Italien (SCHMITT et al. 2005a; HABEL et al. 2009). Alle anderen intensiver untersuchten Arten zeigen ein deutlich von diesem abweichendes Muster; vor allem sei in diesem Zusammenhang hingewiesen auf die beiden Artenkomplexe *Melanargia galathea/lachesis* (Schachbretter) (HABEL et al. 2005) und *Polyommatus coridon/hispana* (Silbergrüne Bläulinge) (SCHMITT & SEITZ 2001a; SCHMITT et al. 2005b).

In beiden Fällen zeigte sich eine deutliche Auftrennung in drei unterschiedliche Linien, von denen jeweils die am stärksten genetisch differenzierte als endemische Geschwisterart auf Iberien und kleinere Gebiete entlang der französischen Mittelmeerküste beschränkt ist. Sowohl die adriato- wie auch die ponto-mediterranen Linien konnten sich für beide Arten im Postglazial aus diesen Rückzugsgebieten weit über Mitteleuropa ausbreiten, wobei sich ihre Kontaktzonen im östlichen Mitteleuropa befinden (SCHMITT & SEITZ 2001a) (Abb. 1). Folglich hatten für diese Arten die Pyrenäen eine stärkere Barrierewirkung als die Alpen; möglicherweise kamen sogar Populationen dieser Arten im letzten Glazial im südöstlichen Frankreich vor, wo sie in starkem Genfluss mit den Vorkommen in Italien standen. In diesem Fall hätten sie durch diesen „Startvorteil“ gegenüber der iberischen Linie zu Beginn des Postglazials große Teile Frankreichs besiedelt, bevor die atlanto-mediterrane Linie die Pyrenäen überschritten haben würde.

Die Bedeutung des Maghreb als glaziales Differenzierungszentrum ist noch nicht sehr gut bekannt und die meisten Arbeiten beziehen sich auf Vertebraten, vor allem Amphibien und Reptilien (z. B. STEINFARTZ et al. 2000; GARCÍA-PARÍS et al. 2003; CARRANZA & ARNOLD 2004; CARRANZA & WADE 2004; FROMHAGE et al. 2004; MARTÍNEZ-SOLANO et al. 2004; FRITZ et al. 2006). Für Schmetterlinge wurden bisher nur Daten zum Waldbrettspiel *Parage aegeria* (WEINGARTNER et al. 2006) und zum Schachbrett *Melanargia galathea* (HABEL et al. 2008) publiziert.

Für das Waldbrettspiel ergeben sich mittels mitochondrialer DNA-Analysen deutliche Differenzierungen zwischen Europa und Nordafrika, die vermutlich etwa 800.000 Jahre alt sind. Sowohl die europäische wie auch die nordafrikanische Klade stellen jeweils monophyletische Gruppen dar, weshalb die Ableitung der Herkunft des Taxons erschwert wird. Die Autoren dieser Untersuchung vermuten jedoch, dass die gesamte Gattung *Pararge* einen europäischen Ursprung besitzt und sich eventuell zur Zeit der Messinischen Krise vor gut fünf Millionen Jahren über die damals landfeste Verbindung zwischen Europa und Afrika (HSÜ 1983) in den Maghreb ausbreitete, von wo aus sie die Kanaren und später auch Madeira besiedelte, auf denen sich dann die weiteren Arten der Gattung evoluierten. Später starb die Gattung *Pararge* in Europa aus, im mittleren Pleistozän fand jedoch eine Wiederbesiedelung aus Nordafrika statt (WEINGARTNER et al. 2006).

Durch Allozymelektrophoresen konnte gezeigt werden, dass die Artengruppe *Melanargia galathea/lachesis* sich ursprünglich wahrscheinlich im atlanto-mediterranen Raum evoluierte, wobei sich in Iberien *M. lachesis* und im Maghreb *M. galathea* entwickelte. Letztere konnte sich vor dem Beginn des Würmglazials, vermutlich zu Beginn des Eem-Interglazials, von Nordwestafrika über die damals durch eustatische Meeresspiegelschwankung deutlich schmalere Straße von Sizilien nach Italien ausbreiten, von wo aus dann weite

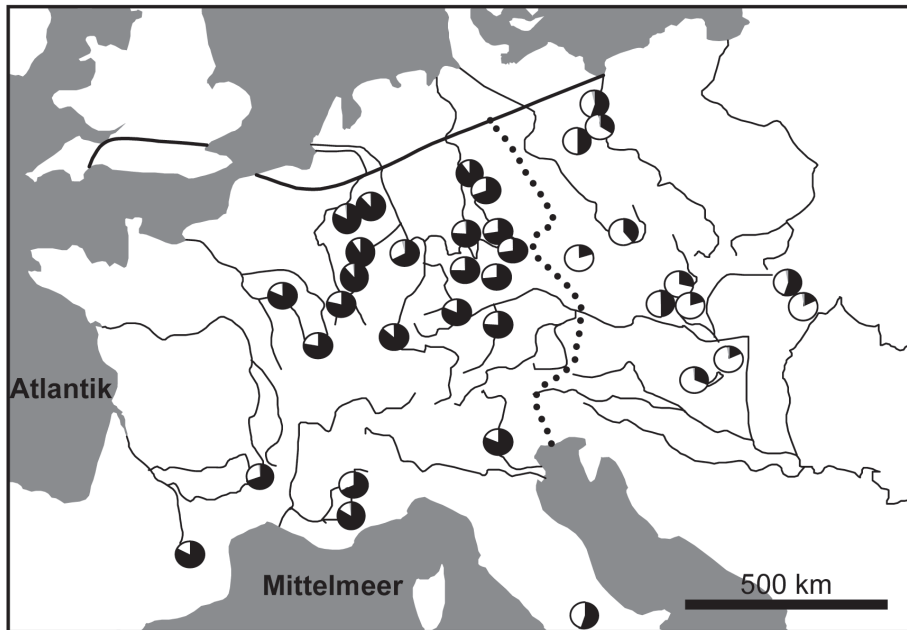


Abb. 1: Geographische Verteilung der unterschiedlichen Allele der Isozitatdehydrogenase 1 (IDH1) von *Polyommatus coridon* über weite Bereiche seines Verbreitungsgebiets. Populationen der westlichen adriato-mediterranen Linie weisen überwiegend Allel 3 (schwarz) auf, wohingegen Populationen der östlichen ponto-mediterrane Linie häufiger das Allel 5 (weiß) besitzen. Weitere Allele (grau) haben in keiner der untersuchten Populationen einen bedeutenden Anteil. Die nördliche Verbreitungsgrenze von *P. coridon* ist durch eine durchgezogene Linie, die Grenze zwischen den beiden Linien durch eine gepunktete Linie dargestellt (SCHMITT & SEITZ 2001a).

Fig. 1: Geographic distribution of the different alleles of the isocitric dehydrogenase 1 (IDH1) of *Polyommatus coridon* covering major part of the species' distribution area. Populations of the western adriatic-Mediterranean lineage mostly have allele 3 (black), while populations of the eastern pontic-Mediterranean lineage more commonly have allele 5 (white). All other alleles (grey) do not have important proportions in any of the populations analysed. The northern distribution border of *P. coridon* is shown by a solid line, the border between the two lineages by a dotted line (SCHMITT & SEITZ 2001a).

Teile Europas kolonisiert wurden (HABEL et al. 2008). Rückzug im Würmglazial führte dann zu den oben beschriebenen weiteren genetischen Differenzierungen in dieser Art (HABEL et al. 2005) (Abb. 2).

Jedoch stellen die von DE LATTIN (1949) postulierten neun Subzentren der Mediterraneis keine einheitlichen Bereiche dar, wie schon vor über einem halben Jahrhundert von REINIG (1950) vermutet. Dies konnte durch zahlreiche genetische Studien vorwiegend mitochondrialer DNA an unterschiedlichen Tiergruppen bestätigt werden (z. B. PAULO et al.

2001; MARTÍNEZ-SOLANO 2004; MESQUITA et al. 2005; CANESTRELLI et al. 2006; MARTÍNEZ-SOLANO et al. 2006; PARMAKELIS et al. 2006a, 2006b; URSENBACHER et al. 2006a), jedoch finden sich für Schmetterlinge erst wenige Beispiele in der Literatur. So deuten zwei stark voneinander differenzierte Allozym-Linien des Trauerwidderchens *Aglaope infausta*, einem atlanto-mediterranen Faunenelement, zwei glaziale Überdauerungszentren auf der Iberischen Halbinsel an, eines im Südwesten und ein zweites im Südosten, von denen nur letzteres im Postglazial expansiv wurde und

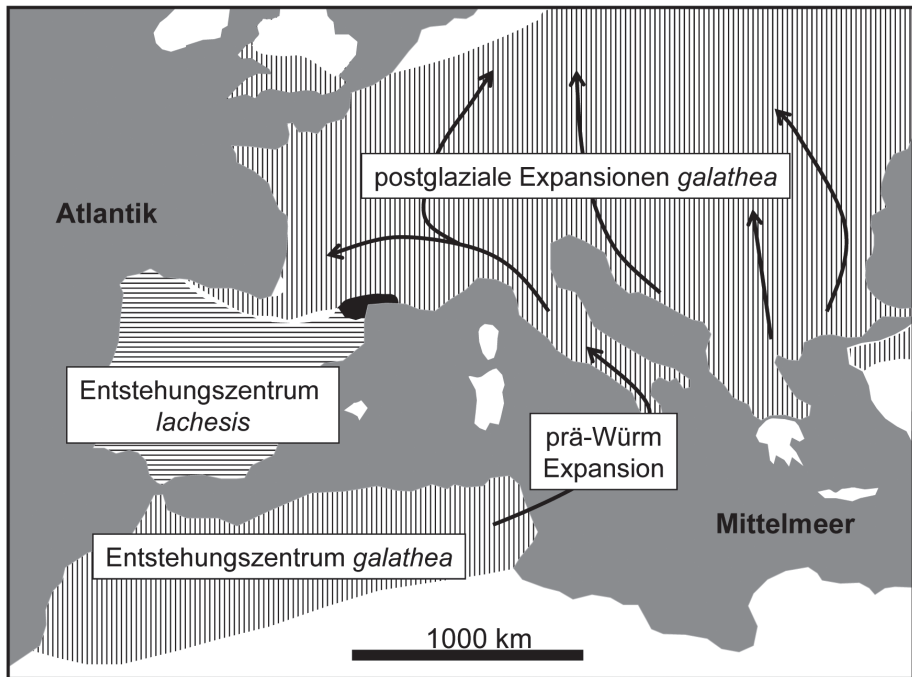


Abb. 2: Der Vorfahre von *Melanargia galathea/lachesis* stammte vermutlich aus dem atlanto-mediterranen Bereich. Hier evoluierte *M. lachesis* wahrscheinlich in Iberien und *M. galathea* im Maghreb. Letztere Art expandierte von Tunesien über Sizilien nach Italien, vermutlich zu Beginn des Eem-Interglazials, und breitete sich anschließend über weite Bereiche Europas aus. Im Würmglazial wurde die Art auf den adriato- und den ponto-mediterranen Refugialbereich zurück gedrängt, von wo aus sie sich im Postglazial wieder weit über Europa ausbreitete (HABEL et al. 2005, 2008; SCHMITT et al. 2006a). Die rezenten Verbreitungsgebiete beider Arten sind durch horizontale (*M. lachesis*) und vertikale Schraffuren (*M. galathea*) dargestellt; ein Sympatriebereich in Südfrankreich ist schwarz eingefärbt.

Fig. 2: The ancestor of *Melanargia galathea/lachesis* most probably is of atlantic-Mediterranean origin with *M. lachesis* evolving in Iberia and *M. galathea* in the Maghreb. The latter species expanded from Tunisia via Sicily to Italy, most probably at the beginning of the Eem interglacial, and expanded over major parts of Europe. During the Würm glacial, the species was restricted to the adriatic- and the pontic-Mediterranean refuge areas from where the populations have spread again over major parts of Europe during the Postglacial (HABEL et al. 2005, 2008; SCHMITT et al. 2006a). The recent distributions of the species are given by horizontal (*M. lachesis*) and vertical hatchings (*M. galathea*); an area of sympatry in southern France is given in black.

sich bis an seinen heutigen Arealrand in Rheinland-Pfalz ausdehnte (SCHMITT & SEITZ 2004). Auch für das Schachbrett *Melanargia galathea* ist eine genetische Substrukturierung in den Allelfrequenzen von Allozymloci entlang der balkanischen Mittelmeerküsten ersichtlich. Von hier aus konnte das südöstliche Europa auf drei unterschiedlichen Routen postglazi-

al besiedelt werden: (i) eine Westroute aus dem illyrischen Raum zum Ostalpenrand und entlang der ungarischen Mittelgebirge in die westlichen und möglicherweise zentralen Bereiche des Karpatenbeckens, (ii) eine Ostroute von der westlichen Schwarzmeerküste östlich entlang der Ostkarpaten, wobei Teile von diesen besiedelt wurden, und (iii) eine Linie,

die aus dem ägäischen Bereich über das Vardar- und das südliche Moravatal den Ostteil des Karpatenbeckens erreichen konnte (SCHMITT et al. 2006a) (Abb. 2).

Die Auswirkungen der glazialen Arealexansionen auf die sich hieraus ableitenden genetischen Muster können sehr unterschiedlich sein. Hierbei ist insbesondere der Ausbreitungstyp von Bedeutung, ob phalanxartig ohne größere genetische Verluste oder leptokurtisch bzw. stepping stone, was zu deutlichen Verlusten genetischer Diversität bei der Expansion führt (IBRAHIM et al. 1996). Dies konnte auch bei Tagfaltern festgestellt werden. So zeigen die weit verbreiteten Arten *Maniola jurtina* (SCHMITT et al. 2005a), *Melanargia galathea* (HABEL et al. 2005) und *Polyommatus icarus* (SCHMITT et al. 2003) keine oder nur geringfügige genetische Verarmung von Allozymloci nach Norden, wohingegen deutliche Verluste in den spezialisierten Arten *Polyommatus coridon* (SCHMITT & SEITZ 2001a), *Polyommatus bellargus* (SCHMITT & SEITZ 2001b) und *Coenonympha arcania* (BESOLD et al. 2008) festgestellt werden konnten.

Speziell für *P. coridon* zeigen sich sehr deutliche genetische Muster über Europa in den Allozymmustern. Während in der Ostlinie (untersucht von Ungarn bis nach Brandenburg) eine gleichmäßige Abnahme der genetischen Diversität festgestellt werden konnte (SCHMITT & SEITZ 2002), zeigt sich ein deutlich komplizierteres Muster in der Westlinie (untersucht von Mittelitalien bis nach Thüringen) (SCHMITT et al. 2002). In letzterer konnte keine deutliche genetische Verarmung von Mittelitalien bis nach Nordost-Frankreich festgestellt werden; die Ausbreitungsmöglichkeiten und die Habitatverfügbarkeit im Bereich des Rhonetals waren für diese Art wohl so gut, dass dieses Talsystem wie eine „Autobahn“ nach Norden fungierte. Bei der Besiedlung des westlichen Deutschlands entlang der Mosel kam es jedoch zu starken genetischen Verlusten. Auch bei der Ausbreitung durch die Burgundische Pforte (zwischen Jura und Vogesen) in den Oberrheingraben hin-

ein wurden etwa 10 % aller Allele der untersuchten Allozymloci verloren. Der gesamte Bereich vom Oberrheingraben bis nach Südhessen wurde dann entlang der Schwäbischen Alb und des Frankenjuras besiedelt, woraus sich genetisch sehr ähnliche Populationen ableiten; aufgrund der sehr guten Habitatverfügbarkeit entlang dieser Ausbreitungsachse konnte dieser gesamte Bereich ohne nachweisbaren Verlust genetischer Diversität besiedelt werden. Eine zweite Besiedlungsachse erstreckt sich vom Oberrheingraben entlang des Rheintales durch Hessen bis ins südliche Niedersachsen (SCHMITT & KRAUSS 2004).

3. Kontinentale Arten

In der Gruppe der von mir als kontinentale Arten bezeichneten Taxa subsummiere ich einen Großteil der von DE LATTIN (1967) als sibirische oder mandschurische Faunenelemente klassifizierten Arten. Für diese Arten postulierte DE LATTIN (1964) ostpaläarktische würmglaziale Refugien und nur postglaziale Ausbreitung nach Europa. Dieses biogeographische Postulat erwies sich jedoch für zahlreiche der Vertreter dieser Gruppe als nicht zutreffend. In der Gruppe der Tagfalter konnte bisher nur für das Wald-Wiesenvögelchen *Coenonympha hero* eine rein östliche Herkunft mittels genetischer Analysen von Allozympolymorphismen festgestellt werden, wobei der Bereich des Südurals als mögliches Glazialrefugium angesehen wird (CASSEL & TAMMARU 2003). Generell konnten postglaziale Besiedlungen Europas aus in der östlichen Paläarktis gelegenen Ausbreitungszentren nur für typische Arten des borealen Nadelwaldgürtels bestätigt werden (z. B. GOROPASHNAYA et al. 2004; OSHIDA et al. 2005).

Für temperate Arten, die nicht den europäischen Atlantik erreichen und in den Bereichen mit mediterranem Klima fehlen – hier können diese zuweilen in den Bergregionen angetroffen werden –, konnten neuere, meist auf der Analyse von mitochondrialer DNA

basierende Arbeiten zeigen, dass diese sehr wohl das letzte Glazial in Europa überdauerten, und zwar in so genannten extramediterranen Refugien außerhalb des Mittelmeergebietes (z. B. ENGLBRECHT et al. 2000; JAAROLA et al. 2002; BABIK et al. 2004; FINK et al. 2004; DEFFONTAINE et al. 2005; PINCEEL et al. 2005; URSENBACHER et al. 2006b). Diese Refugien waren wohl zahlreich im Bereich der Karpaten und des Karpatenbeckens, in den kontinentalen Bereichen der Balkanhalbinsel und am südöstlichen und südwestlichen Rand der Alpen; weniger ausgedehnte Bereiche fanden sich auch nördlich der Alpen (Übersicht in: STEWARD & LISTER 2001). Neueste Untersuchungen belegen auch die Existenz von Überdauerungszentren für Arten, die früher als typisch mediterrane Elemente angesehen wurden, in Bereichen nördlich der klassischen Mediterranrefugien (Übersicht in PROVAN & BENNETT 2008).

Detaillierte genetische Analysen existieren für Schmetterlinge nur für eine einzige temperate Art mit solchen extramediterranen Refugien, nämlich für den Rundaugen-Mohrenfalter *Erebia medusa* (SCHMITT & SEITZ 2001c; SCHMITT & MÜLLER 2007; SCHMITT et al. 2007). Für diese Art, die von der Verbreitungsgrenze im östlichen Frankreich bis zu den Karpaten und auf die östliche Balkanhalbinsel untersucht wurde, zeigte sich auf Basis von Allozym polymorphismen eine sehr markante Differenzierung in eine Vielzahl von unterschiedlichen genetischen Linien, wobei die östlichen Linien meist höhere genetische Diversitäten aufwiesen als die westlichen; die höchsten Diversitäten wurden jedoch in den bulgarischen Bergsystemen festgestellt. Diese genetische Struktur lässt auf eine Vielzahl von extramediterranen Glazialrefugien für diese Art schließen, von denen sich wohl die geographisch am weitesten ausgedehnten und stabilsten auf der östlichen Balkanhalbinsel befanden. Weitere würmglaziale Rückzugsgebiete befanden sich voraussichtlich am Fuß der südlichen Karpaten, im transsilvanischen Becken, südlich der Tatra und an ver-

schiedenen Stellen um die westlichen, südlichen und östlichen Alpen herum (SCHMITT & SEITZ 2001c; SCHMITT et al. 2007) (Abb. 3). Eine Studie der mitochondrialen DNA des Schwarzen Apollos *Parnassius mnemosyne* ergab ähnliche Muster für das südöstliche Europa, so dass auch für diese Art eine Mehrzahl von extramediterranen Glazialrefugien in diesem Bereich postuliert wurde (GRATTON et al. 2008).

Zwei dieser Linien von *E. medusa*, eine west- und eine ostalpine, breiteten sich im Postglazial über weite Bereiche Mitteleuropas aus (SCHMITT & SEITZ 2001c). Sie trafen im Bereich der Grenzgebirge zwischen Deutschland und Tschechien aufeinander. In den meisten Fällen sind die Bereiche westlich der Grade von der westlichen und jene Zonen östlich von Populationen der östlichen Linie besetzt. In den Gipfellagen ergibt sich ein nicht vorhersagbarer Wechsel zwischen westlicher und östlicher Linie, welche sich wohl aus dem zufälligen Erstbesiedeln der jeweiligen Bereiche ergab. Lediglich der Bereich Bayerischer Wald und Böhmerwald sowie die Zone des Ohřetals und die sich westlich anschließenden Talsysteme südlich des Fichtelgebirges zeigen einen Hybridgradienten zwischen reinen West- und reinen Ostpopulationen. Diese beiden Bereiche wurden anscheinend bei der postglazialen Besiedelung von beiden Linien parallel besiedelt, wobei sie sich im Laufe dieses Prozesses vermischten (SCHMITT & MÜLLER 2007).

4. Arktische und/oder alpine Arten

In der Vergangenheit wurde für arкто-alpin disjunkt verbreitete Arten angenommen, dass sie während den Glazialen weit über das zonale Periglazial verbreitet waren und sich mit der postglazialen Erwärmung in die im Süden gelegenen Gebirge und in die arktischen Zonen im Norden zurück zogen (HOLDHAUS 1954; DE LATTIN 1967). Analysen der Allozym polymorphismen des Gebirgswidders *Zygaena exulans* zeigten eine relativ gro-

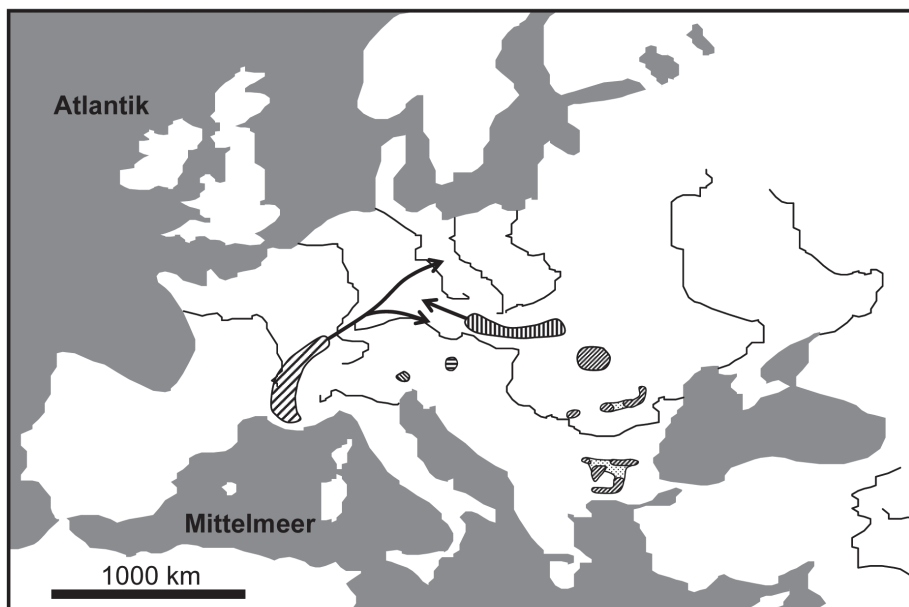


Abb. 3: Der Rundaugen-Mohrenfalter *Erebia medusa* ist eine typische Art für das kontinentale Faunenelement. Allozymanalysen lassen ein Überleben der Art während des letzten Glazials in mehreren extramediterranen Refugien in unterschiedlichen Bereichen Europas vermuten. Nur die jeweils nördlichsten dieser Rückzugsgebiete waren verantwortlich für die postglaziale Besiedelung weiter Bereiche Mitteleuropas (siehe Pfeile) (SCHMITT & SEITZ 2001c; SCHMITT & MÜLLER 2007; SCHMITT et al. 2007).

Fig. 3: The Woodland Ringlet *Erebia medusa* is a typical species of the continental faunal element. Allozyme analyses support the survival of this species in several extra-Mediterranean refuge areas in different regions of Europe during the last ice age. Only the respective northern-most of these refugia were responsible for a larger postglacial colonisation of major parts of Central Europe (see arrows) (SCHMITT & SEITZ 2001c; SCHMITT & MÜLLER 2007; SCHMITT et al. 2007).

ße genetische Ähnlichkeit zwischen Vorkommen in den Alpen und den Pyrenäen und unterstützen die Existenz eines großen zonalen Verbreitungsgebiets im letzten Glazial für diese Art und postglazialen Rückzug in die angrenzenden Bergsysteme (SCHMITT & HEWITT 2004b). Analysen der mitochondrialen DNA von Springspinnen zeigen jedoch, dass die Annahmen einer ausschließlich kontinuierlichen periglazialen Verbreitung während der Glaziale eine Übersimplifizierung darstellt, denn vor allem die geographisch randlich gelegenen Gebirgsstöcke Europas besitzen genetisch deutlich differenzierte Linien. Dies deutet darauf hin, dass solche Bereiche, wie zum Beispiel die östlichen Balkan-

gebirge, auch in den Glazialen nicht mit den zonalen Vorkommen des Periglazials in Verbindung standen (MUSTER & BERENDONK 2006). Ähnliche biogeographische Muster wurden auch in einer Pilotstudie mit dem arкто-alpin verbreiteten Mohrenfalter *Erebia pandrose* erzielt (SCHMITT et al. 2009), und chorologische Untersuchungen deuten vergleichbare Szenarien für weitere Schmetterlingsarten an (VARGA & SCHMITT 2008). Auch eine Allozymanalyse der boreo-montan verbreiteten Perlmutterfalterart *Proclossiana eunomia* zeigte eine deutliche genetische Differenzierung zum Beispiel der isolierten Vorkommen in der bulgarischen Stara Planina, was auf eine lange, über das Postglazial hinaus andauern-

de Trennung von anderen Gebieten des Verbreitungsgebiets der Art hinweist (NÈVE 1996).

Noch komplexere biogeographische Muster als für die arкто-alpinen und boreo-montanen Arten ergeben sich für die alpin disjunkten Arten. Diese zeigen zuweilen mehrere genetische Linien innerhalb eines Hochgebirgssystems, identische genetische Linien, die sich benachbarte Gebirge teilen, und auch endemische Linien für einzelne Gebirge (z. B. STEHLIK et al. 2001, 2002a, 2002b; STEHLIK 2002, 2003; KROPF et al. 2003; SCHÖNSWETTER et al. 2002, 2003, 2004, 2005, PAULS et al. 2006).

Solche biogeographischen Muster konnten auch für Mohrenfalter nachgewiesen werden. So konnten für Populationen von *Erebia epiphron* aus den Pyrenäen, den Alpen und dem tschechischen Jeseník (Altvatergebirge) fünf unterschiedliche Allozym-Linien festgestellt werden (SCHMITT et al. 2006b). Drei von diesen waren beschränkt auf jeweils einen Teil eines dieser Gebirgsbereiche (Ostpyrenäen, Südalpen und südöstliche Alpen), die verbleibenden zwei waren jedoch in zwei unterschiedlichen aber benachbarten Gebirgen zu finden (in den westlichen Pyrenäen und den Westalpen; in den nördlichen Alpen und im Jeseník). Dieses Muster ist vermutlich auf ein

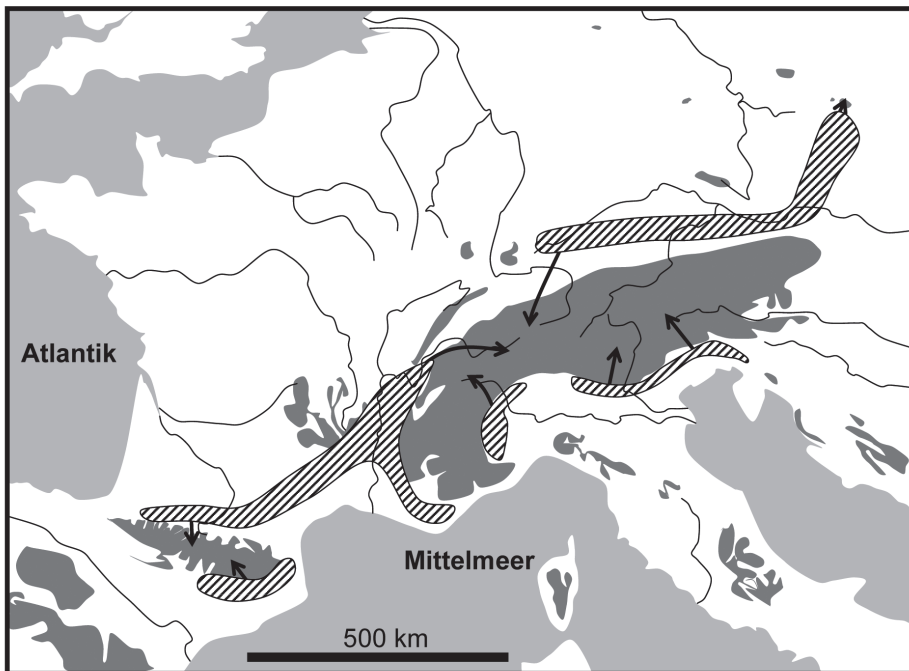


Abb. 4: Der Mohrenfalter *Erebia epiphron* stellt ein typisches oreales Element dar, das aktuell in verschiedenen Gebirgen Europas angetroffen werden kann. Die Untersuchung von Allozympolymorphismen ergab eine Differenzierung in fünf genetische Linien, die das letzte Glazial am Fuß der vergletscherten Gebirge oder zwischen diesen überdauerten. Postglazial zogen sich die Populationen dann in die angrenzenden höheren Berggebiete zurück (siehe Pfeile) (SCHMITT et al. 2006b).

Fig. 4: The Mountain Ringlet *Erebia epiphron* is a typical oréal element distributed in different mountain systems of Europe. The analysis of allozyme polymorphisms revealed differentiation into five genetic lineages surviving the last ice age at the foot-hills of mountain systems or between them. Due to the postglacial warming, the populations retreated into the adjoining high mountain systems (see arrows) (SCHMITT et al. 2006b).

Überdauern in fünf disjunkten Teilarealen zumindest während der letzten Eiszeit zurückzuführen (Abb. 4). In drei Fällen erfolgte lediglich ein Rückzug in eine Bergregion, wohingegen in zwei weiteren Fällen die glazialen Verbreitungen zwischen zwei Bergbereichen lagen, so dass beide durch dieselbe Linie besiedelt werden konnten; die Trennung seit dem Beginn des Postglazials war in diesen Fällen nicht ausreichend, um zu einer genetischen Differenzierung zwischen diesen Bereichen zu führen.

Auch *Erebia euryale*, eine typische Art der europäischen Bergwälder, weist eine sehr starke genetische Differenzierung in vier Allozym-

Linien auf: (1) Pyrenäen, (2) westliche Alpen, (3) östliche Alpen und (4) Südkarpaten & Rila (SCHMITT & HAUBRICH 2008). Für diese Art konnte eine sehr deutliche Abnahme der genetischen Diversität von Osten nach Westen festgestellt werden. Diese Daten lassen auf mindestens vier glaziale Refugien dieser Art in Europa schließen: am Fuß der Pyrenäen, um die südwestlichen Alpen herum, am Südostalpenrand und im südöstlichen Europa (Abb. 5). Letzteres Rückzugsgebiet war wohl von besonderer Bedeutung, so dass sich hier die höchsten genetischen Diversitäten erhalten konnten. Der Tatbestand genetisch weitgehend identischer Populationen in den heute

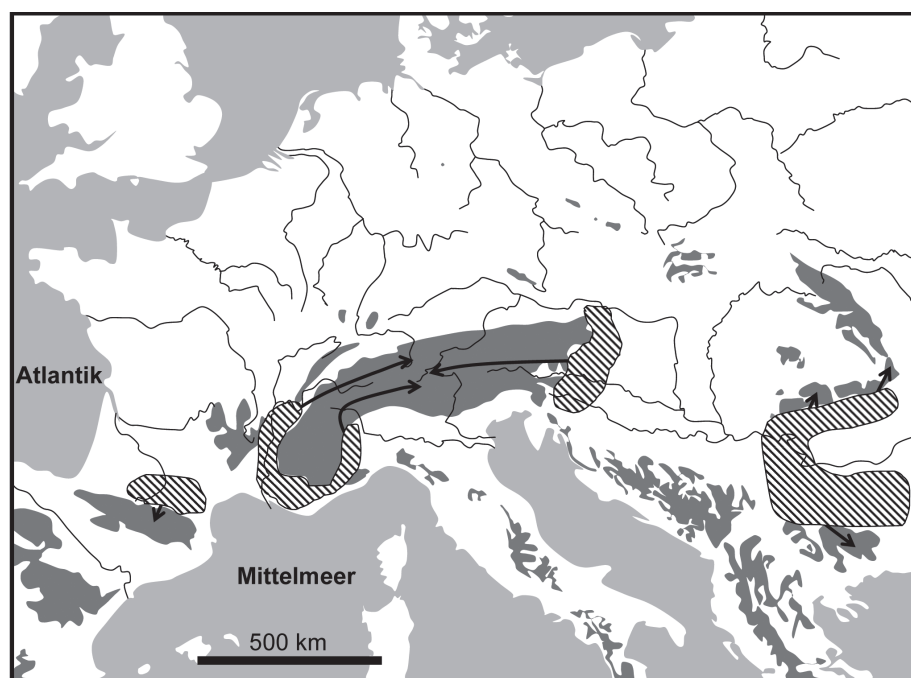


Abb. 5: Der Mohrenfalter *Erebia euryale* ist eine typische Art der Bergwälder und kommt aktuell in zahlreichen Berggebieten Europas vor. Allozym-Untersuchungen zeigten eine Auftrennung der Art in vier genetische Linien, die vermutlich das letzte Glazial am Fuß verschiedener Bergregionen überdauerten. Im Postglazial verlagerten sie ihre Verbreitung zusammen mit den Bergwaldgebieten in höhere Lagen der Berge (siehe Pfeile) (SCHMITT & HAUBRICH 2008).

Fig. 5: The Ringlet *Erebia euryale* is a typical mountain forest species distributed in several mountain areas of Europe. Allozyme analyses revealed a differentiation into four genetic lineages, which most probably survived the last ice age in the vicinity of different high mountain systems. During the Postglacial, the distribution of *E. euryale* shifted up-hill, together with the mountain forests (see arrows) (SCHMITT & HAUBRICH 2008).

disjunkten Verbreitungsbereichen in den Südkarpaten und den bulgarischen Hochgebirgen ist ein starker Hinweis darauf, dass diese Bereiche noch im letzten Glazial ein zusammenhängendes Verbreitungsgebiet darstellen. Vermutlich waren folglich weite Bereiche der niederen Lagen der Südkarpaten und der südlich der Donau angrenzenden Bereiche der Balkanhalbinsel im Würmglazial mit für *E. euryale* geeigneten lichten Waldhabitaten bestanden.

Jedoch beschränken sich deutlich differenzierte genetische Linien in Arten nicht auf diejenigen Gebirgsarten, die aktuell ein disjunktes Verbreitungsmuster mit Vorkommen in mehreren Gebirgsbereichen aufweisen. Auch für Arten, die endemisch für eines dieser Gebirgsmassive sind, konnten in diesen zuweilen unterschiedliche Linien festgestellt werden. Für Schmetterlinge ist das Beispiel des Mohrenfalters *Erebia melampus* gut untersucht (HAUBRICH & SCHMITT 2007). Für diese Art ergaben Allozymelektrophoresen eine starke Differenzierung zwischen einer west- und einer ostalpinen Linie, die in Tirol aufeinander treffen. Ein gleiches Bild konnte auch CUPEDO (1996) mittels genitalmorphologischer Untersuchungen erhalten. Eine Einbeziehung des für die Region um Grindelwald endemischen Taxons *Erebia sudetica inalpina* ergab, dass dieses näher mit jeder der beiden Linien von *E. melampus* verwandt ist, als diese untereinander. Die starken genetischen Unterschiede zwischen diesen drei Gruppen lassen vermuten, dass es sich bei ihnen um Angehörige von drei unterschiedlichen Arten handelt, wobei für die östliche *E. melampus* Gruppe die Subspezies *momus* auf Art-rang angehoben werden muss. Die genetische Differenzierung zwischen diesen drei Taxa ist so stark ausgebildet, dass von einem Differenzierungsbeginn deutlich vor dem Beginn des Würmglazials ausgegangen werden muss, weshalb auf Basis dieser Daten keine Rückschlüsse auf die Verbreitung innerhalb dieses Komplexes zum Differenzierungsbeginn geschlossen werden können.

Wahrscheinlich ist jedoch, dass alle drei in allopatriischen Refugien um den Alpenrand herum die Würm-Eiszeit überdauerten: Am Nordwestrand der Alpen für *E. sudetica inalpina* mit ausschließlich altitudinaler Verschiebung im Postglazial sowie am Süd- und Südoststrand für die beiden anderen Taxa, jedoch in diesen Fällen mit größeren postglazialen Arealexansionen über weite Bereiche der Alpen und Aufbau einer Kontaktzone zwischen beiden Linien in Tirol und entlang des Etschtales.

Danksagung

Ich danke der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die gewährten Forschungsmittel, durch die wesentliche Teile der oben aufgeführten genetischen Analysen an Schmetterlingen ermöglicht wurden (SE506/6-1, SCHM1659/1-1, 1-2, 2-1, 3-1 und 3-2). Außerdem danke ich meinen Diplomanden, Doktoranden, Kooperationspartnern und Mentoren, die maßgeblichen Anteil an der Entstehung dieser Arbeiten hatten.

Literatur

- 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*. *Molecular Ecology* 13: 1469-1480.
- BESOLD, J., SCHMITT, T., TAMMARU, T., & CASSELLUNDHAGEN, A. (2008): Strong genetic impoverishment from the centre of distribution in southern Europe to peripheral Baltic and isolated Scandinavian populations of the pearly heath butterfly. *Journal of Biogeography* 35: 2090-2101.
- CANESTRELLI, D., CIMMARUTA, R., COSTANTINI, V., & NASCETTI, G. (2006): Genetic diversity and phylogeography of the Apennine yellowbellied toad *Bombina pachypus*, with implications for conservation. *Molecular Ecology* 15: 3741-3754.
- CARRANZA, S., & ARNOLD, E.N. (2004): History of west Mediterranean newts, *Pleurodeles* (Amphibia: Salamandridae), inferred from old

- and recent DNA sequences. Systematics and Biodiversity 1: 327-337.
- CARRANZA, S., & WADE, E. (2004): Taxonomic revision of Algero-Tunisian *Pleurodeles* (Caudata: Salamandridae) using molecular and morphological data. Revalidation of the taxon *Pleurodeles nebulosus* (Guichenot, 1850). Zootaxa 488: 1-24.
- 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.
- CUPEDO, F. (1996) Die morphologische Gliederung des *Erebia melampus*-Komplexes, nebst Beschreibung zweier neuer Unterarten: *Erebia melampus semisudetica* ssp.n. und *Erebia sudetica belladonnae* ssp.n. (Lepidoptera, Saryrinae). Nota lepidopterologica 18: 95-125.
- DEFFONTAINE, V., LIBOIS, R., KOTLIK, P., SOMMER, R., NIEBERDING, C., PARADIS, E., SEARLE, J.B., & MICHAUX, J.R. (2005): Beyond the Mediterranean peninsulas: evidence of central European glacial refugia for a temperate forest mammal species, the bank vole (*Clethrionomys glareolus*). Molecular Ecology 14: 1727-1739.
- DE LATTIN, G. (1949): Beiträge zur Zoogeographie des Mittelmeergebietes. Verhandlungen der deutschen Zoologischen Gesellschaft, Kiel: 143-151.
- DE LATTIN, G. (1964): Die Verbreitung des sibirischen Faunenelements in der Westpaläarkt. Natur und Museum 94: 104-125.
- DE LATTIN, G. (1967): Grundriß der Zoogeographie. Gustav Fischer; Jena.
- ENGBRECHT, 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. Molecular Ecology 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. Molecular Ecology 13: 3501-3514.
- FRITZ, U., BARATA, M., BUSACK, S.D., FRITSCH, G., & CASTILHO, R. (2006): Impact of mountain chains, sea straits and peripheral populations on genetic and taxonomic structure of a freshwater turtle, *Mauremys leprosa* (Reptilia, Testudines, Geoemydidae). Zoologica Scripta 35: 97-108.
- FROMHAGE, L., VENCES, M., & VEITH, M. (2004): Testing alternative vicariance scenarios in Western Mediterranean discoglossid frogs. Molecular Phylogenetics and Evolution 31: 308-322.
- GARCÍA-PARÍS, M., BUCHHOLZ, D.R., & PARRA-OLEA, G. (2003): Phylogenetic relationships of Peloba-toidea re-examined using mtDNA. Molecular Phylogenetics and Evolution 28: 12-23.
- GLIEMEROTH, A.K. (1995): Paläoökologische Untersuchungen über die letzten 22.000 Jahre in Europa. Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Paläoklimaforschung 18. Gustav Fischer; Stuttgart.
- GOROPASHINAYA, A.V., FEDOROV, V.B., SEIFERT, B., & PAMILO, P. (2004): Limited phylogeographical structure across Eurasia in two red wood ant species *Formica pratensis* and *F. lugubris* (Hymenoptera, Formicidae). Molecular Ecology 13: 1849-1858.
- GRATTON, P., KONOPINSKI, M.K., & SBORDONI, V. (2008) Pleistocene evolutionary history of the Clouded Apollo (*Parnassius mnemosyne*): genetic signatures of climate cycles and a 'time-dependent' mitochondrial substitution rate. Molecular Ecology 17: 4248-4262.
- 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). Journal of Biogeography 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, Diversity & Evolution 8: 121-129.
- HABEL, J.C., DIEKER, P., & SCHMITT, T. (2009): Biogeographical connections between the Maghreb and the Mediterranean peninsulas of southern Europe. Biological Journal of the Linnean Society: in press.
- HAUBRICH, K., & SCHMITT, T. (2007): Cryptic differentiation in alpine-endemic, high-altitude butterflies reveals down-slope glacial refugia. Ecology : 3643-3658.
- HEWITT, G.M. (1999): Post-glacial re-colonization of European biota. Biological Journal of the Linnean Society 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. *Molecular Ecology* 10: 537-549.
- HEWITT, G.M. (2004a): Genetic consequences of climatic oscillation in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 359: 183-195.
- HEWITT, G.M. (2004b): The structure of biodiversity – insights from molecular phylogeography. *Frontiers in Zoology* 1: 4.
- HOLDHAUS, K. (1954): *Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas*. Wagener; Innsbruck.
- HUNTLEY, B., & BIRKS, H.J.B. (1983): *An atlas of the past and present pollen maps of Europe: 0-13000 years ago*. Cambridge University Press, Cambridge.
- HSÜ, K.J. (1983): *The Mediterranean was a desert*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- 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. *Molecular Ecology* 11: 2613-2621.
- KROPE, M., KADEREIT, J.W., & COMES, H.P. (2003): Differential cycles of range contraction and expansion in European high mountain plants during the Late Quaternary: insights from *Pritzelago alpina* (L.) O. Kuntze (Brassicaceae). *Molecular Ecology* 12: 931-949.
- MARTÍNEZ-SOLANO, I. (2004): Phylogeography of Iberian *Discoglossus* (Anura: Discoglossidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 42: 223-233.
- MARTÍNEZ-SOLANO, I., GONCALVES, H.A., ARNTZEN, J.W., & GARCÍA-PARÍS, M. (2004): Phylogenetic relationships and biogeography of midwife toads (Discoglossidae: *Alytes*). *Journal of Biogeography* 31: 603-618.
- MARTÍNEZ-SOLANO, I., TEIXEIRA, J., BUCKLEY, D., & GARCÍA-PARÍS, M. (2006): Mitochondrial DNA phylogeography of *Lissotriton boscai* (Caudata, Salamandridae): evidence for old, multiple refugia in an Iberian endemic. *Molecular Ecology* 15: 3375-3388.
- MESQUITA, N., HANFLING, B., CARVALHO, R., & COELHO, M.M. (2005): Phylogeography of the cyprinid *Squalius aradensis* and implications for conservation of the endemic freshwater fauna of southern Portugal. *Molecular Ecology* 14: 1939-1954.
- MUSTER, C., & BERENDONK, T.U. (2006): Divergence and diversity: lessons from arctic-alpine distribution (*Pardosa saltuaria* group, Lycosidae). *Molecular Ecology* 15: 2921-2933.
- NÈVE, G. (1996): *Dispersion chez une espèce à habitat fragmenté: Proclissiana eunomia* (Lepidoptera, Nymphalidae). Dissertation, Université catholique de Louvain; Louvain-la-Neuve.
- 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. *Molecular Ecology* 14: 1191-1196.
- PARMAKELIS, A., STATHI, I., CHATZAKI, M., SIMAIKIS, S., SPANOS, L., LOUIS, C., & MYLONAS, M. (2006a): Evolution of Mesobuthus gibbosus (Brullé, 1832) (Scorpiones: Buthidae) in the northeastern Mediterranean region. *Molecular Ecology* 15: 2883-2894.
- PARMAKELIS, A., STATHI, I., SPANOS, L., LOUIS, C., & MYLONAS, M. (2006b): Phylogeography of *Iurus dufourei* (Brullé, 1832) (Scorpiones, Iuridae). *Journal of Biogeography* 33: 251-260.
- PARMESAN, C., RYRHOLM, N., STEFANESCU, C., HILL, J.K., THOMAS, C.D., DESCIMON, H., HUNTLEY, B., KAILA, L., KULLBERG, J., TAMMARU, T., TENNENT, W.J., THOMAS, J.A., & WARREN, M. (1999): Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399: 579-583.
- PAULO, O.S., DIAS, C., BRUFORD, M.W., JORDAN, W.C., & NICHOLS, R.A. (2001): The persistence of Pliocene populations through the Pleistocene climatic cycles: evidence from the phylogeography of an Iberian lizard. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266: 1625-1630.
- PAULS, S.U., LUMBSCH, H.T., & HAASE, P. (2006): Phylogeography of the montane caddisfly *Drusus discolor*: evidence for multiple refugia and periglacial survival. *Molecular Ecology* 15: 2153-2169.
- 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. *Molecular Ecology* 14: 1133-1150.
- PROVAN, J., & BENNETT, K.D. (2008): Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 564-571.
- REINIG, W. (1937): Die Holarktis. 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 in Zoology* 4: 11.
- SCHMITT, T., & HAUBRICH, K. (2008): The genetic structure of the mountain forest butterfly *Erebia euryale* unravels the late Pleistocene and Postglacial history of the mountain forest biome in Europe. *Molecular Ecology* 17: 2194-2207.
- SCHMITT, T., & HEWITT, G.M. (2004a): The genetic pattern of population threat and loss: a case study of butterflies. *Molecular Ecology* 13: 21-31.
- SCHMITT, T., & HEWITT, G.M. (2004b): Molecular Biogeography of the arctic-alpine disjunct burnet moth species *Zygaena exulans* (Zygaenidae, Lepidoptera) in the Pyrenees and Alps. *Journal of Biogeography* 31: 885-893.
- SCHMITT, T., & KRAUSS, J. (2004): Reconstruction of the colonization route from glacial refugium to the northern distribution range of the European butterfly *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Diversity and Distributions* 10: 271-274.
- SCHMITT, T., & MÜLLER, P. (2007): Limited hybridization along a large contact zone between two genetic lineages of the butterfly *Erebia medusa* (Satyrinae, Lepidoptera) in Central Europe. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 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. *Journal of Biogeography* 28: 1129-1136.
- SCHMITT, T., & SEITZ, A. (2001b): Influence of the ice-age on the genetics and intraspecific differentiation of butterflies. *Proceedings of the International Colloquium of the European Invertebrate Survey (EIS), Macevol Priory, Arboussols (66-France), 30 August 1999 – 4 September 1999*: 16-26.
- SCHMITT, T., & SEITZ, A. (2001c): Intraspecific allozymatic differentiation reveals the glacial refugia and the postglacial expansions of European *Erebia medusa* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 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., & SEITZ, A. (2004): Low diversity but high differentiation: the population genetics of *Aglaope infausta* (Zygaenidae: Lepidoptera). *Journal of Biogeography* 31: 137-144.
- 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., HEWITT, G.M., & MÜLLER, P. (2006b): Disjunct distributions during glacial and interglacial periods in mountain butterflies: *Erebia epiphronas* an example. *Journal of Evolutionary Biology* 19: 108-113.
- SCHMITT, T., MUSTER, C., & SCHÖNSWETTER, P. (2009): Disjunct alpine and arctic-alpine animal and plant species in the western Palaearctic are relics of different time horizons. In: HABEL, J.C. & ASSMANN, T. (Hrsg.): *Survival on Changing Climate – Phylogeography and Conservation of Relict Species*. Springer, Heidelberg.
- SCHMITT, T., RÖBER, S., & SEITZ, A. (2005a): Is the last glaciation the only relevant event for the present genetic population structure of the Meadow Brown butterfly *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Nymphalidae)? *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 419-431.
- SCHMITT, T., VARGA, Z., & SEITZ, A. (2005b): Are *Polyommatus hispana* and *Polyommatus slovacus* bivoltine *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae)? — The discriminatory value of

- genetics in the taxonomy. *Organisms, Diversity & Evolution* 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. *Molecular Ecology* 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. *Journal of Biogeography* 34: 939-950.
- SCHÖNSWETTER, P., TRIBSCH, A., & NIKLFELD, H. (2003): Phylogeography of the high Alpine cushion plant *Androsace alpina* (Primulaceae) in the European Alps. *Plant Biology* 5: 623-630.
- SCHÖNSWETTER, P., TRIBSCH, A., & NIKLFELD, H. (2004): Amplified fragment length polymorphism (AFLP) reveals no genetic divergence of the eastern alpine endemic *Oxytropis campestris* subsp. *tirolensis* (Fabaceae) from widespread subsp. *campestris*. *Plant Systematics and Evolution* 244: 245-255.
- SCHÖNSWETTER, P., STEHLIK, I., HOLDEREGGER, R., & TRIBSCH, A. (2005): Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. *Molecular Ecology* 14: 3547-3555.
- SCHÖNSWETTER, P., TRIBSCH, A., BARFUSS, M., & NIKLFELD, H. (2002) Several Pleistocene refugia detected in the high alpine plant *Phyteuma globulariifolium* Sternb. & Hoppe (Campanulaceae) in the European Alps. *Molecular Ecology* 11: 2637-2647.
- STEINFARTZ, S., VEITH, M., & TAUTZ, D. (2000): Mitochondrial sequence analysis of *Salamandra* taxa suggests old splits of major lineages and postglacial recolonization of Central Europe from distinct source populations of *S. salamandra*. *Molecular Ecology* 9: 397-410.
- STEHLIK, I. (2002): Glacial history of the alpine herb *Rumex nivalis* (Polygonaceae): a comparison of common phylogeographic methods with nested clade analysis. *American Journal of Botany* 89: 2007-2016.
- STEHLIK, I. (2003): Resistance or emigration? Response of alpine plants to the ice ages. *Taxon* 52: 499-510.
- STEHLIK, I., SCHNELLER, J.J., & BACHMANN, K. (2001): Resistance or emigration: response of the high-alpine plant *Eritrichium nanum* (L.) Gaudin to the ice age within the Central Alps. *Molecular Ecology* 10: 357-370.
- STEHLIK, I., SCHNELLERM, J.J., & BACHMANN, K. (2002a): Immigration and *in situ* glacial survival of the low-alpine *Erinus alpinus* (Scrophulariaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 77: 87-103.
- STEHLIK, I., BLATTNE, F.R., HOLDEREGGER, R., & BACHMANN, K. (2002b): Nunatak survival of the high alpine plant *Eritrichium nanum* (L.) Gaudin in the central Alps during the ice age. *Molecular Ecology* 10: 2027-2036.
- STEWART, J.R., & LISTER, A.M. (2001): Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 608-613.
- TABERLET, P., & BOUVET, J. (1994): Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography, and conservation genetics of the brown bear (*Ursus arctos*) in Europe. *Proceedings of the Royal Society of London B* 255: 195-200.
- 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.
- THOMAS, C.D., & LENNON J.J. (1999): Birds extend their ranges northwards. *Nature* 399: 213.
- URSENBACHER, S., CARLSSON, M., HELFER, V., TEGELSTRÖM, H., & FUMAGALLI, L. (2006b): Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Ecology* 15: 3425-3437.
- URSENBACHER, S., CONELLI, A., GOLAY, P., MONNEY, J.-C., ZUFFI, M.A.L., THIERY, G., DURAND, T., & FUMAGALLI, L. (2006a): Phylogeography of the asp viper (*Vipera aspis*) inferred from mitochondrial DNA sequence data: Evidence for multiple Mediterranean refugial areas. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38: 546-552.
- VARGA, Z.S., & SCHMITT, T. (2008): Types of oréal and oreotundral disjunction in the western Palearctic. *Biological Journal of the Linnean Society* 93: 415-430.
- WEINGARTNER, E., WAHLBERG, N., & NYLIN, S. (2006): Speciation in *Pararge* (Satyrinae: Nymphalidae) butterflies - North Africa is the source of ancestral populations of all *Pararge* species. *Systematic Entomology* 31: 621-632.

- WILLIAMS, D., DUNKERLEY, D., DEDECKER, P., KERSHAW, P., & CHAPPELL, M. (1998): Quaternary Environments. Arnold; London.
- WILLIS, K.J., & NIKLAS, K.J. (2004): The role of Quaternary environmental change in plant macroevolution: the exception or the rule. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 359: 159-172.
- WILLIS, K.J., & VAN ANDEL, T.H. (2004): Trees or no trees? the environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation. *Quaternary Science Reviews* 23: 2369-2387.
- WILLIS, K.J., RUDNER, E., & SÜMEGI, P. (2000): The full-glacial forests of Central and southeastern Europe. *Quaternary Research* 53: 203-213.
- WILLIS, K.J., SÜMEGI, P., BRAUN, M., & TOTH, A. (1995): The late Quaternary environmental history of Bátorliget, NE Hungary. *Palaeogeography, Palaeoclimate, Palaeoecology* 118: 25-47.
- Jun. Prof. Dr. Thomas Schmitt
Biogeographie im Fachbereich VI
Universität Trier
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: 2009

Band/Volume: [21](#)

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

Artikel/Article: [Mediterran, kontinental und arкто-alpin: Die drei biogeographischen Grundmuster Europas und des Mittelmeerraumes am Beispiel von Schmetterlingen. Mediterranean, Continental and Arctic-alpine: The three Major Biogeographical Patterns of Europe and the Mediterranean presented on Butterfly Examples 3-19](#)