

# Der biologische Wert peripherer Populationen am Beispiel der Tagfalterarten *Lycaena helle* und *Parnassius apollo*

The Biological Value of Extant Populations Exemplified  
for two Butterfly Species, *Lycaena helle* and *Parnassius apollo*

JAN CHRISTIAN HABEL, MARC MEYER & THOMAS SCHMITT

**Zusammenfassung:** Das Verbreitungsgebiet einer Art besteht aus einem Kernareal und peripheren Bereichen. Während Arten im Zentrum ihrer Verbreitung oft in hohen Dichten auftreten, dünnen sie zum Rand hin häufig aus und sind dort durch geringe Abundanzen, kleine Populationsgrößen und eine Zunahme der Isolation zwischen lokalen Populationen gekennzeichnet. Dies kann zu drastischen Populationsfluktuationen führen. Da genetische Diversität durch individuenstarke Populationen und ein intaktes Populationsnetzwerk aufrechterhalten wird, nimmt innerartliche Vielfalt zum Rand eines Verbreitungsgebietes oft deutlich ab. Außerdem variieren die Umwelteinflüsse über das Verbreitungsgebiet einer Art oft deutlich und stellen somit unterschiedliche Selektionsdrücke dar. Daher stellt sich die Frage, welche Populationen einer Art von besonderer Bedeutung für ihren Erhalt sind. Genetische Analysen an isolierten Populationen der Schmetterlingsart *Lycaena helle* am westlichen Rand ihres Verbreitungsgebietes zeigen starke genetische Differenzierungen in Übereinstimmung mit der orographischen Struktur der Region, in der die Art ausschließlich in höheren Lagen heimisch ist. Die untersuchten Populationen zeigen eine große genetische Diversität, die auch für die Bergregionen bzw. lokalen Populationen endemische Allele einschließt. Hierdurch sind diese Populationen aus evolutionsbiologischer Sicht besonders schützenswert. Im Gegensatz zu *L. helle* hat der Rote Apollofalter *Parnassius apollo* durch seine lange andauernde Isolation in relikitären Vorkommen Mitteleuropas, beispielhaft gezeigt an Vorkommen des Moseltals, bereits sämtliche genetische Variabilität verloren. Morphometrische Analysen zeigen, dass die phänotypische Plastizität der Art mit dem Rückgang der genetischen Variabilität korreliert ist, allerdings kein direkter Zusammenhang zwischen genetischer Variabilität und fluktuierender Asymmetrie besteht. Zusammenfassend kann man ableiten, dass (i) periphere Populationen von hohem naturschutzbiologischem Wert sind, um die gesamte Biodiversität zu erhalten, und (ii) dass hochgradig isolierte Populationen nicht unbedingt vom Aussterben bedroht sein müssen, auch wenn sie ihre ursprüngliche genetische Variabilität bereits eingebüßt haben.

**Schlüsselwörter:** Reliktarten, Biodiversitätskonvention, genetische Variabilität, morphologische Plastizität, Mikrosatelliten, Alloenzyme

**Summary:** The distribution range of species consists of a core area and the periphery. While local populations of the distribution centre often occur in high densities, populations at the margin are characterized by lower abundances, smaller population sizes, and higher population isolation. As genetic diversity is maintained by large populations and interconnected habitat networks as frequently found in the distribution centre, diversity often declines towards the periphery, where smaller and isolated populations lose allelic information through stronger population fluctuations and environmental stochasticity. Additionally, environmental conditions differ strongly over a species distribution area and therefore represent varying selection pressures due to local biotic and abiotic characteristics. We ask, which populations are of high priority for conservation. Genetic analyses

on isolated populations of *Lycaena helle* on its western distribution margin show strong genetic differentiation following the orographic structures of the mountain areas inhabited by this taxon. These populations represent a large variety of genetic diversity, including several endemic alleles, thus making these populations valuable for conservation measures. In contrast to *L. helle*, the Red Apollo *Parnassius apollo* has already lost its entire genetic diversity in the wake of long-term isolation, as analysed for the relict populations scattered over the Moselle valley. However, morphometric analyses of relict populations from different regions of Central Europe and Switzerland showed no negative impact of genetic poverty on the species' viability. Thus, no negative correlation exists between genetic diversity and fluctuating asymmetry, but a higher level of phenotypic plasticity was observed in populations representing higher genetic diversity. We therefore conclude that (i) peripheral populations are of high value for preserving the entire biodiversity in the sense of the Convention on Biological Diversity and (ii) isolated populations in which alleles became purged out during long-term isolation do not necessarily suffer from extinction.

**Keywords:** relict species, Convention on Biological Diversity, genetic variability, morphological plasticity, microsatellites, allozymes

'Nothing makes sense except in the light of phylogeography' (AVISE 2009)

## 1. Einleitung

Mit der Unterzeichnung der Konvention für Biologische Vielfalt (auch Convention on Biological Diversity, CBD) im Jahr 1992 in Rio de Janeiro verpflichteten sich die Mitgliedstaaten, ihre biologische Vielfalt für zukünftige Generationen zu erhalten. In Artikel 2 der CBD wird Biodiversität in drei Ebenen unterteilt: (i) die ökosystemaren Interaktionen, (ii) die Vielfalt an Arten sowie (iii) die innerartliche Variabilität (also genetische Diversität). In Artikel 8d wird der Erhalt „überlebensfähiger Populationen“ gefordert, um einen umfassenden Schutz lokaler phänotypischer wie auch genetischer Anpassungen und deren langfristigen Erhalt zu gewährleisten. Während die zweite Ebene der Biodiversität, die Art, in sämtliche Richtlinien einfließt, bleiben die beiden anderen Ebenen häufig völlig unbeachtet.

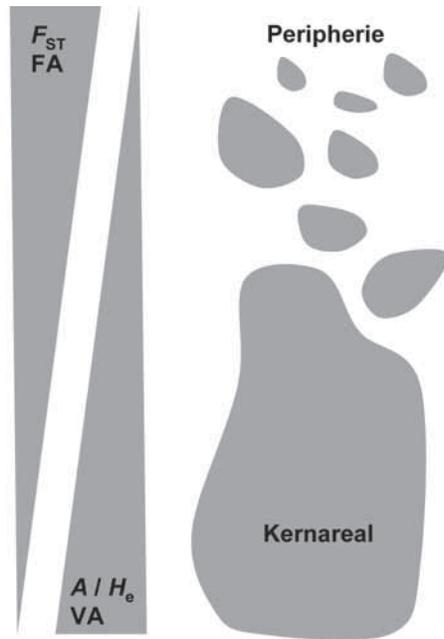
Die innerartliche Ausstattung einer Art variiert häufig deutlich über ihr Verbreitungsgebiet hinweg und folgt dabei oftmals lokalen Selektionsdrücken. Abiotische und biotische Faktoren führen zu unterschiedlichen Anpassungen auf unterschiedlichen Organisationsstufen. Die Abundanzen innerhalb einer Art

unterscheiden sich ebenfalls sehr stark über ihr Verbreitungsgebiet: Während im Zentrum eines Areal oft hohe Populationsdichten vorherrschen, dünnen Populationen und ihre Dichten zum Rand des Verbreitungsgebietes hin häufig aus. Da die Populationschwankungen in peripheren Bereichen meist stärker sind und lokale Aussterbeereignisse nicht durch ein intaktes Populationsnetzwerk bzw. durch benachbarte Populationen abgepuffert werden können, wirken sich stochastische Prozesse in der Umwelt viel stärker aus. Starke Populationschwankungen führen zur Reduktion von Populationsgrößen und zur Ausdünnung von Populationen, was wiederum zum Anstieg der Isolation zwischen den verbliebenen Populationen führt (MELBOURNE & HASTINGS 2008). Solche Prozesse können zu Populationsengpässen (Flaschenhalseffekten) führen, die ein vollständiges Erlöschen lokaler Vorkommen auslösen können oder die Population hinsichtlich ihrer genetischen Ausstattung verändern, meist verbunden mit einem Verlust an genetischer Information (FRANKHAM et al. 2004).

Periphere Populationen sind folglich verglichen mit Populationen im Zentrum des Verbreitungsgebiete häufig durch eine stär-

kere genetische Differenzierung zwischen Vorkommen und eine geringere genetische Diversität der einzelnen Populationen gekennzeichnet (CHANG et al. 2004; HAMPE & PETIT 2005) (siehe Abb. 1). Unterschreitet die Populationsgröße einen bestimmten Schwellenwert, kann dies zum Erlöschen der jeweiligen Population oder zumindest zu einem Verlust genetischer Informationen bzw. der Manifestierung von sonst seltenen (rezessiven) Allelen kommen (BERGER 1990, GARCÍA-RAMOS & KIRKPATRICK 1997). Die Elimination genetischer Informationen ist häufig mit dem Verlust des Anpassungspotenzials verbunden, da ein breites Spektrum an Genvarianten (Allelen) meist mit einer breiten ökologischen Anpassungsflexibilität verbunden ist (FRANKHAM et al. 2004). Setzen sich seltene Allele im Zuge eines Flaschenhalsereignisses durch, kann dies jedoch ebenso zu einer zufälligen Anpassung an sich ändernde Umweltbedingungen führen und somit auch eine Chance für die Zukunft einer Art darstellen, die dann gerade in solchen, eher peripheren Populationen optimal an sich ändernde Klimabedingungen angepasst sein kann (HABEL & ASSMANN 2010).

Im Folgenden wird anhand der beiden Tagfalterarten *Lycaena helle*, Blauschillender Feuerfalter, und *Parnassius apollo*, Roter Apollofalter, der biologische Wert peripherer Populationen untersucht und diskutiert. Aus evolutionsbiologischer Sicht stellen solche Vorkommen unbestreitbar einen großen Wert für das dauerhafte Fortbestehen von Arten dar, sind allerdings in der anthropogen stark veränderten Landschaft Mitteleuropas kurzfristig oft nur mit erheblichem Aufwand durch den praktischen Naturschutz zu erhalten. Die dargestellten genetischen und morphologischen Analysen an relikitären Populationen dieser Arten dienen einem besseren Verständnis naturschutz- wie evolutionsbiologischer Prozesse und können erst mit dem Verständnis phylogeographischer Dynamik eingeschätzt werden (AVISE 2009).



**Abb. 1:** Die Biologie peripherer Populationen (nach HAMPE & PETIT 2005, verändert). Ausdünnung von Populationsdichten (reduzierte Abundanz) einer Art führt zum Anstieg genetischer Differenzierung zwischen den Populationen (z. B.  $F_{ST}$ , Maß für genetische Varianz zwischen Populationen) und einer Abnahme genetischer Diversität (z. B. A: durchschnittliche Allelzahl oder  $H_e$ : erwartete Heterozygotierate). Auch morphologische Effekte (wie z. B. die morphologische Varianz VA oder die Abweichung von bilateral symmetrischen Strukturen, ausgedrückt in der Kenngröße der Fluktuiierenden Asymmetrie FA) beschreiben den Zustand von Populationen an unterschiedlichen Orten über ihr Verbreitungsgebiet.

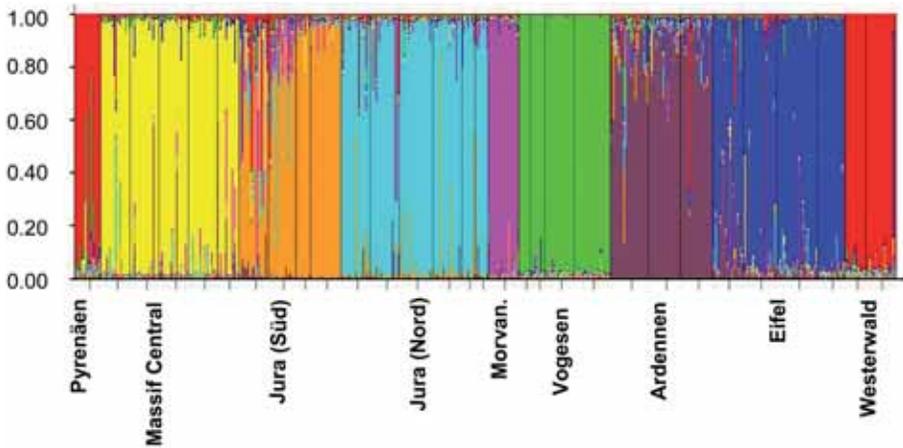
**Fig. 1:** The biology of extant populations (sensu HAMPE & PETIT 2005, modified). The decline of a population density (reduced abundance pattern) of a species cause the rise of genetic differentiation among populations (e.g.  $F_{ST}$ , as a measure for genetic variance among populations) and a decline of genetic diversity (e.g. A: mean number of alleles or  $H_e$ : expected heterozygosity). Furthermore, morphological effects (as e.g. the morphological variance VA or the deviation of bilateral symmetries, expressing a measure for fluctuating asymmetry FA) characterise the status of populations at different localities scattered over the species' distribution range.

## 2. Periphere Populationen als evolutionsbiologischer Neubeginn

Die Tagfalterart *Lycaena helle* ist boreo-montan verbreitet und an kalt-feuchte Lebensräume (wie Kältetälchen oder Quellfluren, die ein bestimmtes Sukzessionsstadium noch nicht überschritten haben (TURLURE et al. 2009) angepasst. Die Raupen fressen ausschließlich am Schlangenknöterich *Persicaria bistorta* (bzw. *Persicaria vivipara* in Skandinavien, vgl. HENRIKSEN & KREUZER 1982). Die klimatische Erwärmung sowie die unmittelbare Zerstörung des Lebensraumes (durch Entwässerung und Aufforstung) führten zu einem drastischen Rückgang der Bestände über die letzten Jahrzehnte (FISCHER et al. 1999). Heute ist die Art in sämtlichen Roten Listen Deutschlands sowie den Anhängen II und IV der Fauna-Flora-Habitat-(FFH-) Richtlinie zu finden (BIEWALD & NUNNER 2006). Besonders der Westrand des Verbreitungsgebietes von *L. helle*, wo sich die Vorkommen auf die Hochgebirge und hohen Mittelgebirge beschränken, ist aus evolutionsbiologischer und biogeographischer Sicht sehr interessant: Die stark isolierten Populationen beschränken sich auf diese höheren Lagen und sind vermutlich seit dem letzten Glazial voneinander getrennt. Die Art war zum Ende des Würm-Glazials wahrscheinlich fast flächendeckend über weite Teile des mitteleuropäischen Tieflandes verbreitet, welche nicht von Gletschern bedeckt waren, und zog sich während der postglazialen Erwärmung nach Norden und in höhere Lagen zurück; dort überlebte sie die letzten Jahrtausende (HABEL et al. 2010). Die Analyse polymorpher Mikrosatelliten und Alloenzyme (Details zu den verwendeten Markern in HABEL et al. 2008, 2011) zeigt, dass sich die Populationen von *L. helle* zwischen den Bergregionen genetisch stark unterscheiden und die genetischen Muster mit den orographischen Strukturen übereinstimmen (Abb. 2). Ein großer Anteil der genetischen Informationen ist auf die jewei-

ligen Bergregionen oder sogar auf einzelne Population beschränkt (HABEL et al. 2010, 2011). Diese genetische Differenzierung unterstützt die morphologische Einteilung der Schmetterlingsart in neun Unterarten in Mitteleuropa (MEYER 1982). Allerdings unterstützt weder die Sequenzierung von Teilen des mitochondrialen Genoms (COI) noch eine Analyse morphologischer Strukturen der Flügeladern eine solche Klassifizierung in differenzierte, geographisch geordnete Gruppen; beide Marker zeigen eine einheitliche, undifferenzierte Struktur über die gesamte Westpaläarkt (unveröffentlichte Daten).

Aus biogeographischer Sicht lässt sich auf Basis dieser genetischen Gruppen eine postglaziale Verschiebung des Verbreitungsgebietes in höhere Lagen sowie ein Aussterben in tieferen Lagen ableiten; aus naturschutzbiologischer Sicht sind diese genetischen Gruppen von besonderem Schutzwert. Das von MORITZ (1994) entwickelte Konzept der Evolutionär Signifikanten Einheiten (englisch: Evolutionary Significant Units, ESUs) berücksichtigt bei der Formulierung von Schutzmaßnahmen für Arten auch die innerartliche Variabilität. Durch den Terminus ESU sollen lokale Anpassungen von Arten, kinal verbreitete Variationsmuster und die Existenz von genetischen Kladen für Naturschutzmaßnahmen Berücksichtigung finden. Neben den Kernpopulationen einer Art sollten demnach auch disjunkte Populationsgruppen, welche eigenständige Evolutionseinheiten darstellen, bewahrt und damit die gesamte genetische Bandbreite durch spezifische Schutzmaßnahmen (auch Conservation Units) erhalten werden (AMATO et al. 1998). Ansätze für eine erfolgreiche Definition und Umsetzung von ESUs wurden häufig diskutiert (MORITZ 1994; AMATO et al. 1998; DIMICK et al. 2001); allerdings ist das Konzept im praktischen Naturschutz äußerst schwierig umzusetzen (DE GUIA & SAITOH 2006). Bislang wurden nur für wenige Arten sogenannte Con-



**Abb. 2:** Genetisches Differenzierungsmuster von *Lycaena helle*-Populationen analysiert mit fünf polymorphen Mikrosatelliten (repetitiven und mutationsanfälligen Genabschnitten). Eine statistische Analyse mit dem Programm STRUCTURE (PRITCHARD et al. 2000) gruppiert die Populationen entsprechend der Bergregionen ihrer Herkunft. Daten aus HABEL et al. (2010), verändert. Die unterschiedlichen Farben zeigen, dass es genetisch nur eine geringe genetische Übereinstimmung zwischen den einzelnen Bergpopulationen gibt.

**Fig. 2:** Genetic differentiation pattern of *Lycaena helle* populations analysed by five polymorphic microsatellite loci (repetitive parts of the DNA being prone for mutations). Statistical analyses using the programme STRUCTURE (PRITCHARD et al. 2000) groups the populations into distinct genetic clusters coinciding with their respective mountain ranges of origin. Data taken from HABEL et al. (2010), modified. The different colours show, that only a marginal proportion of the DNA shows an analogy among the different mountain areas.

servation Units identifiziert (z. B. für das Spitzmaulnashorn *Dicero bicornis*, BROWN & HOULDEN 2000). Das Konzept hat bislang im Rahmen des „Endangered Species Act“ in der Gesetzgebung der USA sowie bei weniger formalen Naturschutzkonzepten anderer Länder Berücksichtigung gefunden. Dieser konzeptionelle Ansatz kann auch als ein Zeichen unzureichenden Verständnisses des Begriffs Biodiversität im Sinne der Biodiversitäts-Konvention (oder Convention on Biological Diversity, CBD) gewertet werden, da Artbildungsprozesse durch Vikarianz ein alltäglich auftretendes Phänomen sind (DIMICK et al. 2001). Um die gesamte genetische Ausstattung von *L. helle* zu erhalten, wäre die Bewahrung der im Westen Europas lokalisierten genetischen Einheiten von großer Bedeutung um (i) die gesamte innerartliche Variabilität zu erhalten und (ii) die Anpassungsfähigkeit der Art auf zukünftige

biotische wie abiotische (z. B. klimatische) Veränderungen zu bewahren. Vor allem Populationen, die stark von solchen des Kernareals abweichen, bieten ein großes Potenzial, um auf zukünftige Veränderungen zu reagieren (vgl. HABEL et al. 2010). Nicht nur genetisch, sondern auch ökologisch bilden die disjunkten Bergpopulationen von *L. helle* eigenständige Einheiten. Sie belegen beispielsweise unterschiedliche klimatische Nischen (unveröffentlichte Daten).

Mit Hilfe von Nischenmodellen (Climate Envelope Models) lässt sich die klimatische Nische von *L. helle* bestimmen (vgl. ARAUJO & NEW 2007). Bei einem zukünftigen Anstieg der Jahresmitteltemperatur (wie er durch die Verdopplung des Kohlendioxidgehaltes der Luft prognostiziert wird) würde ein Großteil der heute klimatisch günstigen und noch von *L. helle* besiedelten Regionen ungeeignet für die Art. Hierdurch

sind mehrere der genetischen Gruppen mit ihrer Einmaligkeit vom Aussterben bedroht (HABEL et al. 2011). Allerdings sollten diese Prognosen im Speziellen und die angewandte Methode im Allgemeinen mit Vorsicht bewertet werden (siehe auch HEIKKINEN et al. 2006; HERNANDEZ et al. 2006; PEARSON 2006): (i) Je nach Datengrundlage (gewählte bioklimatische Variablen und Präsenz-Koordinaten der Art) können stark divergierende Ergebnisse erhalten werden bis hin zu komplett gegensätzlichen Resultaten, wodurch die Reproduzierbarkeit (und somit auch die Wissenschaftlichkeit der Methode) in Frage gestellt ist. (ii) Die klimatische Nische einer Art stellt nur einen sehr kleinen Bereich der benötigten ökologischen Bedürfnisse einer Art dar; weitere Faktoren (wie Arten-Interaktionen, Futterpflanzen, Parasitismus, Habitatstrukturen) könnten eine deutlich wichtigere Rolle spielen und sogar noch viel stärker von einer Klimaerwärmung betroffen sein. (iii) Über die Plastizität von Arten ist bislang nur wenig bekannt. Nischenmodelle gehen von einem statischen System aus, das in der Natur so nicht existiert; Arten können sehr wohl auf Veränderungen in einem gewissen Rahmen reagieren, und hier nehmen wiederum besonders periphere Populationen eine Schlüsselrolle ein, da sie hinsichtlich ihrer genetischen Ausstattung von den meisten anderen Populationen abweichen.

Unabhängig von diesen Unzulänglichkeiten von Nischenmodellen ist jedoch von einem weiteren Anstieg der Lebensraumfragmentierung und der Zerstörung weiterer Lebensräume auszugehen. Folglich ist deshalb eine Reduktion des Austausches von Individuen, somit ein geringerer Genfluss und als Konsequenz eine steigende genetische Differenzierung zwischen Populationen und eine genetische Verarmung innerhalb von Populationen anzunehmen. Dieser Prozess ist für zahlreiche Bergregionen zu beobachten und genetisch durch eine sehr starke genetische Differenzierung zu detek-

tieren. So stehen offensichtlich Populationen im Massif Central (HABEL et al. 2011) wie auch zwischen der Eifel und der Ardennen (FINGER et al. 2009) in einem sehr reduzierten Austausch miteinander, was sich durch eine deutliche genetische Differenzierung bzw. Trennung zeigt.

### **Isoliert, genetisch verarmt, aber fit!**

Die analysierten, hochvariablen Mikrosatelliten bei *Lycaena helle* zeigen neben den starken Differenzierungsmustern bisher eine Persistenz der genetischen Diversität – trotz der zum Teil stark isolierten Populationen. Im Gegensatz zu dieser Schmetterlingsart zeigt der Rote Apollo, *Parnassius apollo*, für ein reliktäres Vorkommen im Moseltal einen kompletten Verlust genetischer Variabilität. Die analysierten Alloenzyme und Mikrosatelliten zeigen für andere Populationen (in den Pyrenäen und Alpen, wo die Art noch in großen Metapopulationen auftritt) genetische Variabilität (DESCIMON 1995; MEGLECZ et al. 2004). Vollständige genetische Uniformität wie bei *P. apollo* im Moseltal wurde bislang äußerst selten in scheinbar vitalen Populationen beobachtet (AGUILAR et al. 2004) und ist meistens mit einer drastischen Reduktion der individuellen Fitness (wie Fertilität, Lebensdauer, Anpassungsfähigkeit) verbunden (FRANKHAM et al. 2001, 2004; HANSSON & WESTERBERG 2002; REED & FRANKHAM 2003; ALLENDORF & LUIKART 2006). Eine erste Annahme, dass diese genetische Verarmung des Moselapollis das Ergebnis eines ausgeprägten historischen Flaschenhalses im zeitlichen Umfeld der 1960er Jahre ist, als zahlreiche Populationen im Moseltal durch das Versprühen von Insektiziden vernichtet wurden (vgl. KINKLER et al. 1987), konnte durch die Analyse von Museumsmaterial vor und nach diesem Zeitabschnitt widerlegt werden. Die geringe genetische Ausstattung ist daher vermutlich das Ergebnis der über viele Jahrhunderte oder sogar Jahrtausende

andauernden Isolation. Es wird häufig angenommen, dass *P. apollo* während des Postglazials verschiedene Regionen Mitteleuropas (z. B. Wachau, Schwäbische Alb, Schwarzwald und Moseltal) besiedelte und seitdem sehr isolierte zum Teil bis heute in diesen Regionen überleben konnte (HABEL et al. 2009). Allerdings haben die verschiedenen Populationsgruppen während dieser andauernden Isolation vermutlich einen Großteil der ursprünglichen genetischen Variabilität (durch wiederholte Flaschenhalsereignisse) verloren (siehe FRANKHAM et al. 2001). Um diese genetischen Effekte vor dem Hintergrund reduzierter Vitalität zu bewerten,

ist die nähere Analyse morphologischer Strukturen ein bedeutendes Werkzeug. Die phänotypische Plastizität (morphologische Variabilität) ist häufig positiv mit der genetischen Diversität korreliert; daher zeigen Individuen im Zentrum ihres Verbreitungsgebietes häufig eine höhere morphologische Varianz als am Rand ihres Verbreitungsgebietes (AGARWAL 2001) (siehe Abb. 1). Auch die Abweichung von der bilateralen Symmetrie (wie z. B. Muster bzw. Aufbau des rechten und linken Schmetterlingsflügels) ist häufig negativ mit der genetischen Variabilität von Populationen korreliert. Dieser morphologische Marker stellt daher einen Index für

**Tab. 1:** Morphologische Varianzen (basierend auf einer Procrustes ANOVA) zwischen Individuen einer Population (also phänotypischer Plastizität) und zwischen Flügelseiten innerhalb eines Individuums (also fluktuierender Asymmetrie) berechnet für unterschiedliche Populationen des Roten Apollos *Parnassius apollo* mit dem Programm MORPHOJ (KLINGENBERG 2008). Diese Differenzierungsmuster wurden mit Hilfe von Flügelader-Kreuzungspunkten, die relativ genau messbar sind, berechnet. \*:  $p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ , \*\*\*:  $p < 0.001$ . Abkürzungen: VF: Vorderflügel, HF: Hinterflügel.

**Tab. 1:** Morphological variances (based on Procrustes ANOVA) among individuals within populations (i.e. phenotypic plasticity) and between both wing-sides within the same individual (i.e. fluctuating asymmetry), calculated for different populations of the Red Apollo *Parnassius apollo*, using the programme MORPHOJ (KLINGENBERG 2008). These differentiation patterns were calculated using wing-vein intersections, which are easily measurable. \*:  $p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ , \*\*\*:  $p < 0.001$ . Abbreviations: VF: forewing, HF: hindwing.

| Region          | Faktor                      | Flügel | Mean Squares ( $\times 10^{-6}$ ) |
|-----------------|-----------------------------|--------|-----------------------------------|
| Moseltal        | Varianz zwischen Individuen | VF     | 270,44***                         |
|                 |                             | HF     | 221,61***                         |
|                 | Asymmetrie                  | VF     | 40,07***                          |
|                 |                             | HF     | 34,00***                          |
| Schwäbische Alb | Varianz zwischen Individuen | VF     | 304,45***                         |
|                 |                             | HF     | 250,93***                         |
|                 | Asymmetrie                  | VF     | 38,69***                          |
|                 |                             | HF     | 28,70***                          |
| Schwarzwald     | Varianz zwischen Individuen | VF     | 199,10***                         |
|                 |                             | HF     | 485,89***                         |
|                 | Asymmetrie                  | VF     | 55,76**                           |
|                 |                             | HF     | n.s.                              |
| Wachau          | Varianz zwischen Individuen | VF     | 191,18***                         |
|                 |                             | HF     | 485,89***                         |
|                 | Asymmetrie                  | VF     | 24,23                             |
|                 |                             | HF     | 20,36                             |
| Schweizer Alpen | Varianz zwischen Individuen | VF     | 402,16***                         |
|                 |                             | HF     | 626,56***                         |
|                 | Asymmetrie                  | VF     | 32,71***                          |
|                 |                             | HF     | 65,73***                          |

Entwicklungsinstabilität dar, welche meist durch Umweltstress hervorgerufen wird (vgl. VRIJENHOECK & LERMAN 1982; LEARY et al. 1984; HOELZEL et al. 2002; LEAMY & KLINGENBERG 2005). Ein Vergleich der untersuchten Flügelstrukturen (auf Basis von so genannten Landmarks (englisch: „landmarks“) an den Aderkreuzungspunkten der Flügel) von *P. apollo*-Populationen der Alpen (wo die Art aktuell noch in großen Metapopulationen vorzufinden ist) und der reliktierten Vorkommen Mitteleuropas (siehe oben) zeigt einen positiven Zusammenhang zwischen genetischer Variabilität und phänotypischer Plastizität, allerdings keinen klaren Trend einer Zu- bzw. Abnahme fluktuierender Asymmetrie. Die genetisch variableren Individuen in den Schweizer Alpen zeigen eine deutlich höhere phänotypische Plastizität als die stark isolierten Populationen Mitteleuropas (siehe Tab. 1) (HABEL et al., unpublizierte Daten). Ob diese evolutionsbiologischen Größen letztendlich einen Extinktionsprozess für die Art vorhersagen, ist fraglich. Eine Erhaltung lokaler Lebensräume sollte jedoch ausreichend sein, um die sehr isolierten reliktierten Vorkommen des Apollofalters in Mitteleuropa zu erhalten.

Eines der größten Anliegen des Naturschutzes ist die Erhaltung ökologischer Anpassungen und damit des Potenzials einer Weiterentwicklung. Für den Schutz des evolutiven Potenzials müssen genetisch besonders variable Populationen in den Ausbreitungszentren bzw. Kernarealen identifiziert werden, die ein hohes genetisches Potential repräsentieren (RASPLUS et al. 2001), sowie reliktiäre Populationen und disjunkte Teilareale, die sich häufig außerhalb des Hauptverbreitungsgebietes einer Art befinden (LESICA & ALLENDORF 1995; STEINECKE et al. 2002). In solchen isolierten Vorposten können sich seltene Allele häufig manifestieren, welche für den Fortbestand, die Weiterentwicklung (siehe CRANDALL et al. 2000) oder sogar Entstehung einer neuen Art essentiell sein können. Solche aktuellen

Randpopulationen können somit zu Kernpopulation der Zukunft werden. Eine starke Isolation einer Population ist nicht unmittelbar mit dem Verlust an Vitalität oder sogar der Extinktion dieser Population gleichzusetzen. Die dargestellten Effekte können erst vollständig verstanden und eingeschätzt werden, wenn auch die Phylogeographie der jeweiligen Art Berücksichtigung findet.

### Danksagung

Die Studien wurden mit der finanziellen Unterstützung des Fonds National de la Recherche Luxembourg und dem Musée National d'Histoire Naturelle Luxembourg durchgeführt.

### Literatur

- AGARWAL, A.A. (2001): Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* 294: 321-326.
- AGUILAR, A., ROEMER, G., DEBENHAM, S., BINNS, M., GARCELON, D., & WAYNE, R.K. (2004): High MHC diversity maintained by balancing selection in an otherwise genetically monomorphic mammal. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 101: 3490-3494.
- ALLENDORF, V.F., & LUIKART, G. (2006): Conservation and the genetics of populations. Blackwell; London.
- AMATO, G., GATESY, J., & BRAZAITIS, P. (1998): PCR assays of variable nucleotide sites for identification of conservation units: an example from Caiman. Pp. 177-190 in: DESALLE, R., & SCHIERWATER, B. (eds): *Molecular Approaches to Ecology and Evolution*. Birkhäuser; Basel.
- ARAUJO, M.B., & NEW, M. (2007): Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 42-47.
- AVISE, J.C. (2009): Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography* 36: 3-15.
- BERGER, J. (1990): Persistence of different-sized populations: an empirical assessment of rapid extinctions in bighorn sheep. *Conservation Biology* 4: 91-98.
- BIEWALD, G., & NUNNER, A. (2006): *Lycaena helle* (Denis and Schiffermüller, 1775). Pp. 139-

- 152 in: PETERSEN, B., & ELLWANGER, G. (eds), Das europäische Schutzgebietsystem Natura 2000, Ökologie und Verbreitung von Arten der FFH-Richtlinie in Deutschland. Schriftenreihe Landschaftspflege und Naturschutz 69.
- BROWN, S.M., & HOULDEN, B.A. (2000): Conservation genetics of the black rhinoceros (*Diceros bicornis*). *Conservation Genetics* 1: 365-370.
- CHANG, C.S., KIM, H., PARK, T.Y., & MAUNDER, M. (2004): Low levels of genetic variation among southern peripheral populations of the threatened herb, *Leontice microrhyncha* (Berberidaceae), in Korea. *Biological Conservation* 119: 387-396.
- CRANDALL, K.A., BININDA-EMONDS, O.R.P., MACE, G.M., & WAYNE, R.K. (2000): Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 290-295.
- DE GUIA, A.P.O., & SAITOH, T. (2006): The gap between the concept and definitions in the Evolutionarily Significant Unit: the need to integrate neutral genetic variation and adaptive variation. *Ecological Research* 22: 1440-1703.
- DESCIMON, H. (1995): La conservation des *Parnassius* en France: aspects zoogéographiques, écologiques, démographiques et génétiques. *Editions OPIE* 1: 1-54.
- DIMICK, W.W., GHEDOTTI, M.J., GROSE, M.J., MAGLIA, A.M., MEINHARDT, D.J., & PENNOCK, D.S. (2001): The evolutionarily significant unit and adaptive criteria: a response to Young. *Conservation Biology* 15: 788-790.
- FINGER, A., SCHMITT, T., MEYER, M., ASSMANN, T., ZACHOS, F.E., & HABEL, J.C. (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.
- FISCHER, K., BEINLICH, B., & PLACHTER, H. (1999): Population structure, mobility and habitat preferences of the violet copper *Lycaena helle* (Lepidoptera: Lycaenidae) in western Germany: implications for conservation. *Journal of Insect Conservation* 3: 43-52.
- FRANKHAM, R., BALLOU, J., & BRISCOE, D.A. (2004): A primer of conservation genetics. Cambridge University Press.
- FRANKHAM, R., GILLIGAN, D.M., MORRIS, D., & BRISCOE, D.A. (2001): Inbreeding and extinction: effects of purging. *Conservation Genetics* 2: 279-285.
- GARCÍA-RAMOS, G., & KIRKPATRICK, M. (1997): Genetic models of adaptation and geneflow in peripheral populations. *Evolution* 51: 21-28.
- HABEL, J.C., FINGER, A., MEYER, M., SCHMITT, T., & ASSMANN, T. (2008): Polymorphic microsatellite loci in the endangered butterfly *Lycaena helle* (Lepidoptera: Lycaenidae). *European Journal of Entomology* 105: 361-362.
- HABEL, J.C., FINGER, A., MEYER, M., LOUY, D., ZACHOS, F., ASSMANN, T., & SCHMITT, T. (2009): Unprecedented long-term genetic monomorphism in an endangered relict butterfly species. *Conservation Genetics* 10: 1659-1665.
- HABEL, J.C. & ASSMANN, T. (eds., 2010): Relict species – Phylogeography and conservation biology. Springer; Heidelberg.
- HABEL, J.C., SCHMITT, T., MEYER, M., FINGER, A., RÖDDER, D., ASSMANN, T., & ZACHOS, F.E. (2010): Biogeography meets conservation biology: The life history of the highly endangered postglacial relict butterfly *Lycaena helle*. *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 155-168.
- HABEL, J.C., RÖDDER, D., SCHMITT, T. & NÈVE, G. (2011): Global warming will affect genetic diversity of *Lycaena helle* populations. *Global Change Biology* 17: 194-205.
- HAMPE, A., & PETIT, R.J. (2005) Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8: 461-467.
- HANSSON, B., & WESTERBURG, L. (2002): On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations. *Molecular Ecology* 11: 2467-2474.
- HEIKKINEN, R.K., LUOTO, M., ARAÚJO, M.B., VIRKKALA, R., THUILLER, W., & SYKES, M.T. (2006): Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography* 30: 751-777.
- HENRIKSEN, H.J., & KREUTZER, I.B. (1982): The butterflies of Scandinavia in nature. Skandinavisk Bogforlag; Odense.
- HERNANDEZ, P.A., GRAHAM, C.H., MASTER, L.L., & ALBERT, D.L. (2006): The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modelling methods. *Ecography* 29: 773-785.
- HOELZEL, A.R., FLEISCHER, R.C., CAMPAGNA, C., LE BOEUF, B.J., & ALLVORD, G. (2002): Impact of a population bottleneck on symmetry and genetic diversity in the northern elephant seal. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 567-575.
- KINKLER, H., LÖSER, S., & REHNELT, K. (1987): 10 Jahre Erforschung des Moselapollfalters

- (*Parnassius apollo vinningensis* Stichel 1899, Lepidoptera, Papilionidae) im modernen Weinbauggebiet der Mosel – ein Beitrag zu seiner Rettung. Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Westfälischer Lepidopterologen V/2: 53-100.
- KLINGENBERG, C.P. (2008): Novelty and “homology-free” morphometrics: What’s in a name? *Journal of Evolutionary Biology* 35: 186-190.
- LEAMY, L.J., & KLINGENBERG, C.P. (2005): The genetics and evolution of fluctuating asymmetry. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 1-21.
- LEARY, R.F., ALLENDORF, F.W., & KNUDESEN, L.K. (1984): Superior developmental stability of heterozygotes at enzyme loci in salmonid fishes. *American Naturalist* 12: 540-51.
- LESICA, P., & ALLENDORF, V.F. (1995): When peripheral populations are valuable for conservation. *Conservation Biology* 9: 753-760.
- MEGLECZ, E., PETENIAN, F., DANCHIN, E., COEUR D’ACIER, S., RASPLUS, J-Y., & FAURE, E. (2004): High similarity between flanking regions of different microsatellites detected within each of two species of Lepidoptera: *Parnassius apollo* and *Euphydryas aurinia*. *Molecular Ecology* 13: 1693-1700.
- MELBOURNE, B.A., & HASTINGS, A. (2008): Extinction risk depends strongly on factors contributing to stochasticity. *Nature* 454: 100-103.
- MEYER, M. (1982) Les races européennes de *Lycaena helle* Dennis and Schiffermüller, 1775 et leurs biotops. Proceedings of the 3rd Congress on European Lepidoptera: 125-137.
- MORITZ, C. (1994): Defining evolutionarily significant units for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 373-375.
- PEARSON, R.G., THULLIER, W., ARAUJO, M.B., MARTINEZ-MEYER, E., BROTONS, L., MCCLEAN, C., MILES, L., SEGURADO, P., DAWSON, T.P., & LEES, D.C. (2006): Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography* 33: 1-8.
- PRITCHARD, J.K., STEPHENS, M. & DONNELLY, P. (2000): Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-959.
- RASPLUS, J.Y., GARNIER, S., MEUSNIER, S., PIRY, S., MONDOR, G., AUDIOT, P., & CORNUET, J.-M. (2001): Setting conservation priorities: the case study of *Carabus solieri* (Col. Carabidae). *Genetic, Selection and Evolution* 33: 141-175.
- REED, D.H., & FRANKHAM, R. (2003): Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology* 17: 230-237.
- STEINECKE, H., HENLE, K., & GRUTTKE, H. (2002): Einschätzung der Verantwortlichkeit Deutschlands für die Erhaltung von Tierarten am Beispiel der Amphibien und Reptilien. *Natur und Landschaft* 77: 72-80.
- TURLURE, C., VAN DYCK, H., SHTICKZELLE, N., & BAGUETTE, M. (2009): Resource-based habitat definition, niche overlap and conservation of two sympatric glacial relict butterflies. *Oikos* 118: 950-960.
- VRIJENHOEK, R.C., & LERMAN, S. (1982): Heterozygosity and developmental stability under sexual and asexual breeding systems. *Evolution* 36: 768-76.

Dr. Jan Christian Habel  
 Marc Meyer  
 MNHN Luxembourg  
 Section des invertébrés  
 25, rue Münster  
 L-2160 Luxembourg  
 E-Mail: janchristianhabel@gmx.de

Prof. Dr. Thomas Schmitt  
 Universität Trier  
 Biogeographie  
 Fachbereich VI  
 D-54296 Trier

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2011

Band/Volume: [23](#)

Autor(en)/Author(s): Habel Jan Christian, Meyer Marc, Schmitt Thomas

Artikel/Article: [Der biologische Wert peripherer Populationen am Beispiel der Tagfalterarten \*Lycaena helle\* und \*Parnassius apollo\*. The Biological Value of Extant Populations Exemplified for two Butterfly Species, \*Lycaena helle\* and \*Parnassius apollo\* 93-102](#)