

Out of Africa – Die biogeografische Bedeutung des Maghreb am Beispiel von Arthropoden

Out of Africa – The Biogeographical Relevance of the Maghreb Region Exemplified by Arthropod Species

JAN CHRISTIAN HABEL^{1*}, MARC MEYER¹ & MARTIN HUSEMANN²

Zusammenfassung: Die Biogeografie Europas ist bislang nur in Teilen verstanden. Die pleistozänen Klimaschwankungen führten zur Verschiebung der Verbreitungsgebiete von Flora und Fauna über weite Teile Europas. Während der Kaltzeiten starben die meisten wärmeliebenden Arten in Nord- und Mitteleuropa aus und überdauerten in südlichen Refugien auf den drei großen südeuropäischen Halbinseln (Iberien, Italien und dem Balkan). In den meisten biogeografischen Arbeiten blieb die Rolle des Maghreb als potenzielles Refugium und Differenzierungszentrum unberücksichtigt. Allerdings stimmten die klimatischen Bedingungen, Ökosysteme und somit vermutlich auch die Flora und Fauna des südlichen Europas und Nordafrikas während der Glaziale weitgehend überein. Mit der Austrocknung des Mittelmeeres vor etwa 5,5 Millionen Jahren wurden direkte Verbindungen zwischen Europa und Nordafrika geschaffen. Genetische und morphologische Daten zeigen für zahlreiche Arten keine oder nur eine geringe innerartliche Differenzierung zwischen Europa und Nordafrika und unterstützen daher die Annahme eines regen Austausches zwischen beiden Kontinenten. Außerdem zeigen viele der bislang molekulargenetisch untersuchten Arten für Nordafrika eine paraphyletische Stellung zu Europa, häufig verbunden mit einer außergewöhnlich hohen genetischen Diversität, die sukzessive nach Norden abnimmt. Dies sind Hinweise für die Existenz eines nordafrikanischen Refugiums und (alten) Differenzierungszentrums, das sich für manche Arten vermutlich von den Südspitzen der europäischen Halbinseln Iberien und Italien über den gesamten Maghreb erstreckte. Auch innerhalb des Maghrebs, wo mit dem Atlasgebirge vielfältige orographische Strukturen gegeben sind, zeigen zahlreiche Arten(komplexe) außergewöhnlich hohe Differenzierungen und eine Akkumulation endemischer genetischer Linien auf engem Raum. Die südlichsten Ausläufer der westlichen Paläarktis bilden die Oasen der Sahara, einschließlich der Gebirgsstöcke des Hoggar und Tibbesti in der Zentralsahara. Selbst hier findet man zahlreiche paläarktische Arten. Somit stellt Nordafrika sowohl für die südlich gelegenen Enklaven als auch für Europa ein wichtiges Refugium und Differenzierungszentrum dar. Um die Biogeografie Europas verstehen zu können, ist daher die Einbeziehung Nordafrikas unumgänglich.

Schlüsselwörter: Quartäre Klimaschwankungen, glaziale Refugien, Meeresstrassen, Atlasgebirge, Phylogeographie, molekulare Genetik, Morphometrie

Summary: The biogeography of Europe is only partially understood. Pleistocene climatic oscillations led to severe range shifts of flora and fauna over major parts of Europe. During glacial phases most thermophilic taxa went extinct over Central Europe and survived only in the southern European refugia, located on the three European peninsulas (Iberia, Italy and the Balkan). In most biogeographic studies, scientists have neglected the role of the Maghreb region as a potential refuge area. However, environmental conditions and thus most likely flora and fauna coincided with southern Europe during the Pleistocene. The desiccation of the Mediterranean Sea about 5.5 million years ago connected Europe and North Africa. In line with this, genetic and morphologic data often revealed a lack of intraspecific differentiation between Europe and North Africa and thus support the exchange of individuals between both continents. Furthermore, many European

lineages are nested within Northern African clades and exceptionally high genetic diversity within North Africa and a gradual reduction of genetic variability from the Maghreb towards northern Europe is detectable. Hence, the existence of a North African refuge area, which may have spread from the southernmost European peninsulas (Iberia and Italy) over the entire Maghreb, is supported from multiple lines of evidence. The diverse orographic structures of the Atlas Mountains supported the evolution of strong intraspecific differentiation and led to the accumulation of endemic genetic lineages and species within a limited geographic area. The southernmost extension of the Palaearctic is found in the oases of the Sahara desert and in the high mountains of the Central Sahara, the Hoggar and Tibbesti. These southern enclaves were connected with the Maghreb region during more humid times when the Sahara was green. In conclusion, North Africa represents an important refuge area and differentiation centre for European species as well as for the biota existing south of the Maghreb. Therefore, for a better understanding of the biogeography of Europe, the inclusion of the Maghreb region is crucial.

Keywords: Quaternary climatic oscillations, glacial refugia, Sea straits, Atlas Mountains, phylogeography, molecular genetics, morphometrics

„In effect, researchers commonly neglect the fact that Europe is not a biogeographic zone in its own right, but constitutes the northern and western part of the Palaearctic“ (VILA & ÖDEEN 2004: 55).

1. Das klassische Szenario – Europa während der Eiszeit

Seit Beginn des Pleistozäns ist das Klima der Paläarktis von starken Klimaschwankungen gekennzeichnet. Diese Schwankungen sind als Kalt- und Warmzeiten bekannt und wechseln sich in relativ gleichen Abständen ab. Während Warmzeiten über relativ kurze Perioden andauern (ca. 10.000 Jahre), sind die Kaltzeiten etwa um das Zehnfache länger (zwischen 100.000 und 140.000 Jahre). Bereits sehr früh untersuchten Wissenschaftler, wie Organismen auf diese Klimaschwankungen reagieren und postulierten grundlegende Verschiebungen der Verbreitungsareale von Flora und Fauna über weite Teile Europas (u. a. REINIG 1937; DE LATTIN 1949, 1967; HOLDHAUS 1954). Es wurde angenommen, dass besonders thermophile Organismen in Refugien südlich der großen Europäischen Gebirge (Pyrenäen, Alpen und Karpaten) überdauern haben, während sie über weite Teile Mitteleuropas in Folge der klimatischen Abkühlung ausgestorben sind. HOLDHAUS zeigte an unterschiedlichen Laufkäferarten, dass deren nördliche Verbreitungsgrenze mit

der Permafrostgrenze des letzten Glazials übereinstimmt (HOLDHAUS 1904; HOLDHAUS & LINDROTH 1939); heute wird diese Grenze „Holdhaus-Linie“ genannt. REINIG (1937) und DE LATTIN (1949) untersuchten intensiv die von ihnen postulierten südlichen Refugien, die sich auf die drei mediterranen Halbinseln – Iberien, Italien und Balkan – beschränken. Auf der Grundlage sogenannter Formenkreise (abgeleitet von Arten(gemeinschaften), die ausschließlich in bestimmten geografischen Räumen vorkommen; REINIG 1950; WILLIAMS 2006) leitete DE LATTIN (1967) eine weitere Substrukturierung dieser südlichen Refugien ab und definierte insgesamt neun Subzentren, die Südeuropa untergliedern. Damit wies er bereits damals auf eine biogeografische Verbindung zwischen Nordafrika und Europa hin; so bildet die Iberische Halbinsel mit dem westlichen Maghreb das sogenannte Atlanto-Mediterrane Refugium. Die großen mediterranen Refugien einschließlich ihrer Subzentren nach DE LATTIN (1967) sind in Abbildung 1 zusammengefasst.

Die Entwicklung der Polymerase-Kettenreaktion (engl. Polymerase Chain Reaction, PCR) ermöglicht die Amplifizierung von spezifischen DNA-Fragmenten und damit die basenpaargenaue Analyse genetischer Informationen innerhalb und zwischen Arten. Die ursprünglich auf der Zusammensetzung

von Arten und morphologischen Strukturen basierende Biogeografie vollzog einen grundlegenden Wandel. Molekulare Methoden (zunächst mit Hilfe der Allozymelektrophorese, die bereits in den 1950er Jahren entwickelt wurde, und später die Sequenzierung mitochondrialer und Kern-DNA, die Analyse von Mikrosatelliten und weitere Methoden zur Analyse von DNA-Fragmentlängen wie RAPDs, RFLPs und AFLPs und aktuell die Weiterentwicklung der Sequenzierung zu genomischen Analysemethoden) ermöglichen die Beschreibung genetischer Strukturen für viele Populationen einer Art über große geografische Areale. Somit kann die biogeografische Geschichte von Organismen über große, evolutionsbiologisch relevante Zeiträume hinweg nachvollzogen werden. JOHN AVISE begründete 1987 (siehe AVISE et al. 1987) die Phylogeographie, eine Wissenschaft, in der maternal vererbte, mitochondriale genetische Informationen (mtDNA) vor dem Hintergrund ihrer räumlichen Verteilung und unter Berücksichtigung evolutiver Zeiträume und Prozesse betrachtet wird (AVISE 2000). Die Biogeografie vollzog einen grundlegenden Wandel hin zu einer evolutionsbiologisch geprägten Betrachtungsweise (AVISE & WALKER 1998).

Im Zuge der molekularen Revolution wurden die von DE LATTIN und REINIG postulierten Muster an zahlreichen Tier- und Pflanzenarten bestätigt (HEWITT 1993, 1996; COOPER et al. 1995; TABERLET et al. 1998; COSSON et al. 2005): Die geografische Isolation der drei Refugien auf den mediterranen Halbinseln während der Kaltzeiten führte häufig zu innerartlicher Differenzierung als Folge von genetischer Drift und unterschiedlicher Selektionsregime. Noch heute sind diese Differenzierungsmuster über weite Teile Europas mit molekulargenetischen Methoden als genetische Linien detektierbar. Im Laufe der postglazialen Erwärmung fand eine Rückbesiedlung Mittel- und Nordeuropas aus diesen, voneinander getrennten, südlichen Refugien statt.

Dabei wurden zahlreiche genetische Muster, die mit dieser biogeografischen Geschichte zusammenhängen, beschrieben: (1) Die bereits oben angesprochene Ausprägung genetischer Linien durch lange Isolation in distinkten Refugien; (2) die Barrierewirkung von Gebirgen, die zum Teil eine Rückwanderung aus den südlichen Refugien nach Norden blockiert hat; (3) Hybridisierungs-zonen, die durch das Aufeinandertreffen von differenzierten, genetischen Linien einer Art aus unterschiedlichen südlichen Refugien entstehen (siehe Abb. 1), und (4) der sukzessive Verlust genetischer Informationen durch wiederholte Flaschenhalseffekte bei Gründerpopulationen im Zuge postglazialer Expansion nach Norden (HEWITT 1988, 1996, 2001, 2004). Der resultierende Diversitätsgradient von Süden nach Norden wurde bereits von REINIG (1938) beschrieben und ist inzwischen durch zahlreiche molekulargenetische Arbeiten *in-situ* bestätigt worden.

Es lässt sich also festhalten, dass klimatische Schwankungen eine Verschiebung der Verbreitungsgebiete von Arten über die westliche Paläarktis hervorgerufen haben. Die meisten wärmeliebenden Organismen starben in Mitteleuropa aus und überdauerten in südlichen Refugien. Die lange andauernde Isolation dieser Organismen in geografisch voneinander getrennten Rückzugsräumen der mediterranen Halbinseln bewirkte eine unabhängige Evolution und damit die Entstehung distinkter genetischer Linien. Im Zuge postglazialer Erwärmung erfolgte eine (Rück)Kolonisierung Mitteleuropas, und damit verbunden eine Ausbreitung und zum Teil Vermischung bzw. Hybridisierung der zuvor entstandenen genetischen Linien über Mitteleuropa. Diese biogeografische Dynamik ist nicht auf Europa beschränkt, sondern schließt Nordafrika ein. Daher ist die Berücksichtigung dieses geografischen Raumes in wissenschaftlichen Studien für ein umfassendes Verständnis der europäischen Biogeografie essenziell.

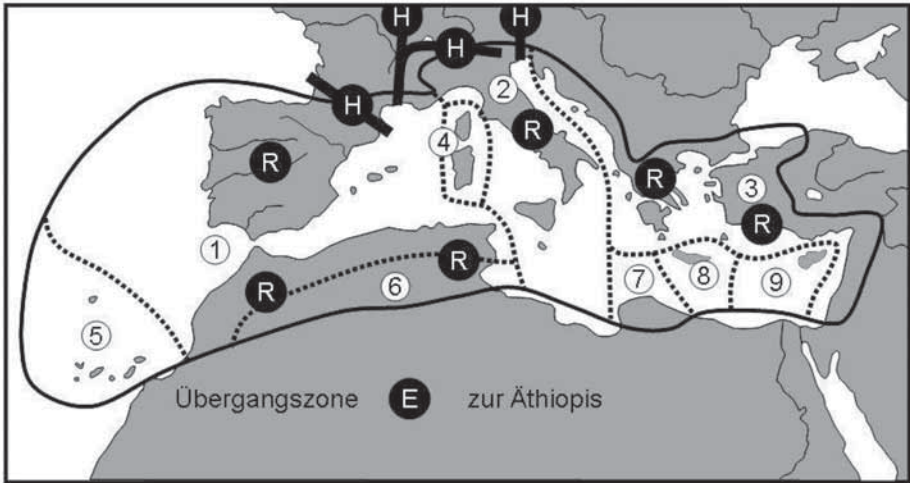


Abb. 1: Die von REINIG (1937) und DE LATTIN (1949, 1967) postulierten südlichen Refugien (R) mit den neun mediterranen Subzentren: 1, Atlanto-Mediterran; 2, Adriato-Mediterran; 3, Ponto-Mediterran; 4, Tyrrhenisch; 5, Kanarisch; 6, Mauretanisch; 7, Cyrenisch; 8, Kreta; 9, Zyprien; (nach DE LATTIN 1967). Außerdem sind die Übergangszone zwischen Äthiopis und Paläarktis nach MÜLLER (1974) sowie die inzwischen molekulargenetisch nachgewiesenen Hybridisierungszonen über Europa (H), zwei weitere potenzielle Refugialräume in Nordafrika und die südlichen paläarktischen Exklaven (E) im Süden Algeriens dargestellt.

Fig. 1: Given are the refugia postulated by REINIG (1937) and DE LATTIN (1949, 1967) (R) with the nine Mediterranean subcentres: 1, Atlanto-Mediterranean; 2, Adriato-Mediterranean; 3, Ponto-Mediterranean; 4, Tyrrhenian; 5, Canarian; 6, Mauretanian; 7, Cyrenian; 8, Cretian; 9, Cyprian (according to DE LATTIN 1967). Furthermore, the transition zone between the Ethiopic and Palaearctic region *sensu* MÜLLER (1974), hybrid zones (H), two additional North African refugia and the southern Palaearctic exclave (E) in south Algeria are displayed.

2. Hinweise für ein nordafrikanisches Refugium

DE LATTIN (1967) zeigte mit der Beschreibung des Atlanto-Mediterranen Subzentrens eine potenzielle biogeografische Verbindung zwischen Europa und Nordafrika auf. Bereits Ende des 19. Jahrhunderts wiesen Wissenschaftler auf die Rolle des südlichen Europas einschließlich Nordafrika als potenzielles Refugium für thermophile Organismen hin (GEIKIE 1881; REID 1899). Paläogeologische und paläobotanische Untersuchungen basierend auf Pollendiagrammen zeigen, dass die klimatischen und vegetationsökologischen Bedingungen in Nordafrika weitgehend mit denen der südlichen mediterranen Refugien Europas übereinstimmen (GALÁN DE MERA et al. 2003).

Auch paläontologische Untersuchungen (zumeist auf der Basis von Knochenfunden) unterstreichen eine große Ähnlichkeit der Faunen von Europa und Nordafrika während der Glaziale (LÓPEZ GONZÁLEZ 2003). Bedingt durch das (fast) vollständige Austrocknen des Mittelmeeres (belegt durch die Salinitätskrise vor ca. 5,5 Millionen Jahren) bildeten die Meeresstraßen (Straße von Sizilien und Gibraltar) effektive Brücken zwischen Europa und Nordafrika. Für die Straße von Gibraltar ist eine direkte Verbindung der beiden Kontinente belegt. Durch den etwa 120 Meter tieferen Wasserstand des Mittelmeeres im Vergleich zu heute bildete die Straße von Sizilien über die Insel Lampedusa für einen langen Zeitraum eine nahezu geschlossene Verbindung zwischen Nordafrika und Italien (GIRAUDI 2004).

Somit war der Austausch von terrestrischen Organismen zwischen beiden Kontinenten ermöglicht. Die heute zu beobachtende große Übereinstimmung zwischen europäischer und nordafrikanischer Flora und Fauna ist ein weiteres Indiz für eine südliche Ausdehnung westpaläarktischer Elemente bis nach Nordafrika. Die Zusammensetzung der Geometridenarten in Nordafrika (die im Laufe von zehn Leuchtkampagnen im Atlasgebirge im Frühjahr 2005 erfasst wurde) verdeutlicht, dass neben einem großen Anteil für Nordafrika endemischer Arten (10 %) der Hauptanteil der Arten westpaläarktischen Ursprungs ist (29 % Atlanto-Mediterran, 3 % Westpaläarktisch, 20 % Paläarktisch). Interessant hierbei ist auch der Einfluss der Kanarischen Inseln auf die nordafrikanische Geometridenfauna (3 % Makaronesisch) (Abb. 2).

Zahlreiche molekulargenetische Studien belegen, dass viele Arten in Nordafrika eine deutlich höhere genetische Diversität aufweisen im Vergleich zu europäischen Populationen derselben Art (WEINGART-

NER et al. 2006; HABEL et al. 2008). Die genetische Diversität nimmt für zahlreiche Organismen sukzessive nach Norden hin ab. Vor dem oben beschriebenen Phänomen der Allelelimination *sensu* REINIG (1938) kann man daher schlussfolgern, dass sich zahlreiche Organismen von Süden (Nordafrika) nach Norden (Mittel- und Nordeuropa) (wieder) ausgebreitet haben. Zusätzlich ist auffällig, dass für zahlreiche Organismen keine signifikante genetische Differenzierung zwischen Populationen aus Europa und Nordafrika besteht, weder für weit zurückliegende (auf Basis von mtDNA-Sequenzen) noch für rezente Zeiträume (auf Basis von Allozymdaten und Mikrosatelliten) (HABEL et al. 2010). Daraus kann geschlossen werden, dass in der Vergangenheit wie auch heute Genfluss zwischen den Kontinenten existiert, weshalb nur für wenige Arten endemische genetische Linien für Nordafrika und Europa gefunden werden können. Stattdessen sind bei vielen Arten starke genetische Affinitäten zwischen nordafrikanischen

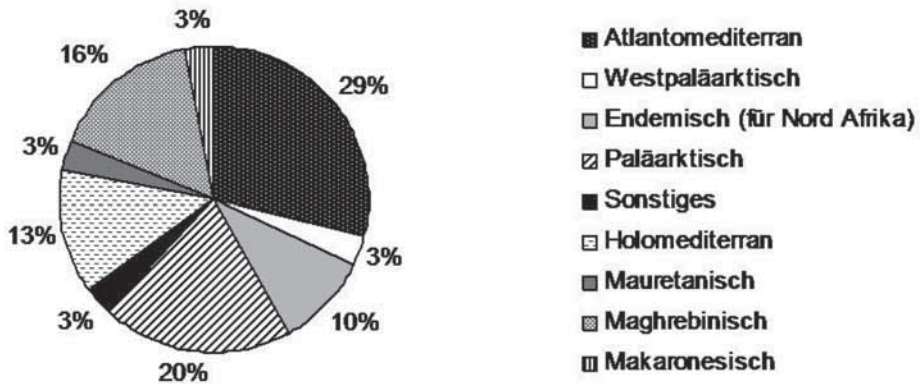


Abb. 2: Biogeographische Zugehörigkeit von Geometriden, die in zehn Leuchtkampagnen im Frühjahr 2005 im Atlasgebirge Marokkos gesammelt wurden. Auffallend ist der große Anteil der für Nordafrika endemischen Arten; außerdem wird die Affinität der nordafrikanischen Artenegemeinschaft zu Europa deutlich.

Fig 2: Biogeographical affinity of geometrid moths, collected during ten light trapping campaigns in spring 2005 in the Atlas Mountains of Morocco. Interesting is the high proportion of species being endemic for North Africa; furthermore, our data highlight the strong cohesiveness of species communities between North Africa and Europe.

und europäischen Populationen zu finden, wie an den Schmetterlingsarten *Melanargia galathea* und *Maniola jurtina* nachgewiesen wurde (HABEL et al. 2009, 2011a, 2011b) (Abb. 3). Diese genetische Übereinstimmung zwischen Europa und Nordafrika weist auf eine mögliche Existenz eines übergreifenden Refugiums hin, das sich artspezifisch über Teile des südlichen Europas (Italien und Iberien) und Nordafrika erstreckte. Auch morphologisch ist eine solche Verbindung zwischen dem südlichen Italien und Nordafrika belegt; zum Beispiel für die Schmetterlingsart *Melanargia galathea*, bei der die Flügeladerstruktur von Individuen von Sizilien mit der von Individuen aus Nordafrika übereinstimmt (Abb. 4). Ein weiteres Indiz für die Existenz eines nordafrikanischen Refugiums ergibt sich

aus den zahlreichen Stammbäumen, die auf der Basis von genetischen Informationen erstellt wurden; die fast ausschließliche paraphyletische Ordnung nordafrikanischer Proben im Vergleich zu der weitgehend monophyletischen Struktur europäischer Proben unterstreicht einen nordafrikanischen Ursprung zahlreicher Organismen (zusammengefasst in SCHMITT 2007).

Neben der hohen genetischen Diversität, die man innerhalb von Populationen im Maghreb finden kann, sind diese häufig stark voneinander differenziert; häufig finden sich Nord-Süd- oder West-Ost-Differenzierungen oder unzählige, ungeordnete, kleine genetische Gruppen. Es stellt sich hier die Frage nach einem allgemeinen biogeografischen Muster innerhalb von Nordafrika, das sich beispielsweise aus

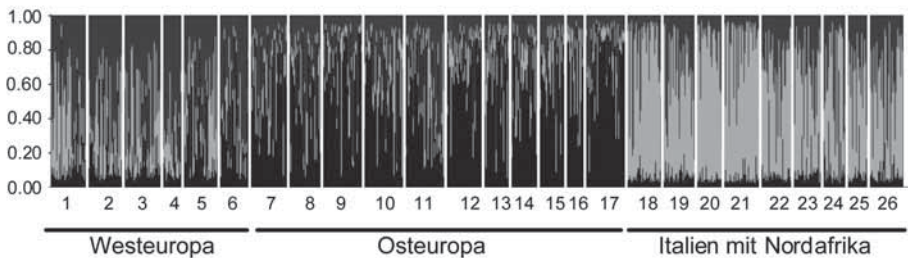


Abb. 3: Die genetische Struktur von 26 Populationen der Schmetterlingsart *Maniola jurtina* spiegelt die pleistozäne Geschichte der Art wieder. Unterschiedliche Graustufen zeigen die genetische Affinität von Individuen bei einer vorgegebenen Gruppenzahl von drei (daher drei Graustufen). Deutlich wird die Existenz der folgenden distinkten Linien (bzw. Glazialrefugien): Westeuropa, Osteuropa, und Nordafrika mit Italien. Eine Hybridisierungszone zeigt einen sukzessiven Verlauf der west- und osteuropäischen Gruppe über Europa. Die Straße von Sizilien bildet offensichtlich keine effektive Barriere für die Art und unterstreicht das Vorhandensein eines Refugiums, das von Italien bis nach Nordafrika reichte. Die Ergebnisse zeigen individuenbasierte Berechnungen, die mit Hilfe des Programms STRUCTURE (PRITCHARD et al. 2000) auf Basis von Allozymfrequenzen durchgeführt wurden (aus HABEL et al. 2009, verändert).

Fig. 3: Genetic structure of 26 populations of the butterfly species *Maniola jurtina* is reflecting its Quaternary history. Different levels of grey represent the genetic affinities of individuals by a given number of three groups (therefore three levels of grey). The data highlight the existence of the following lineages (e.g. glacial refugia): Western Europe, Eastern Europe, and North Africa with Italy. A hybrid zone is detectable between the Western and Eastern European lineages. Obviously, the Strait of Sicily does not act as an effective barrier for this butterfly and underpins the existence of one glacial refuge area from Italy to North Africa. Results were performed using individual-based calculations using the programme STRUCTURE (PRITCHARD et al. 2000), based on allozyme frequencies (adopted from HABEL et al. 2009, modified).

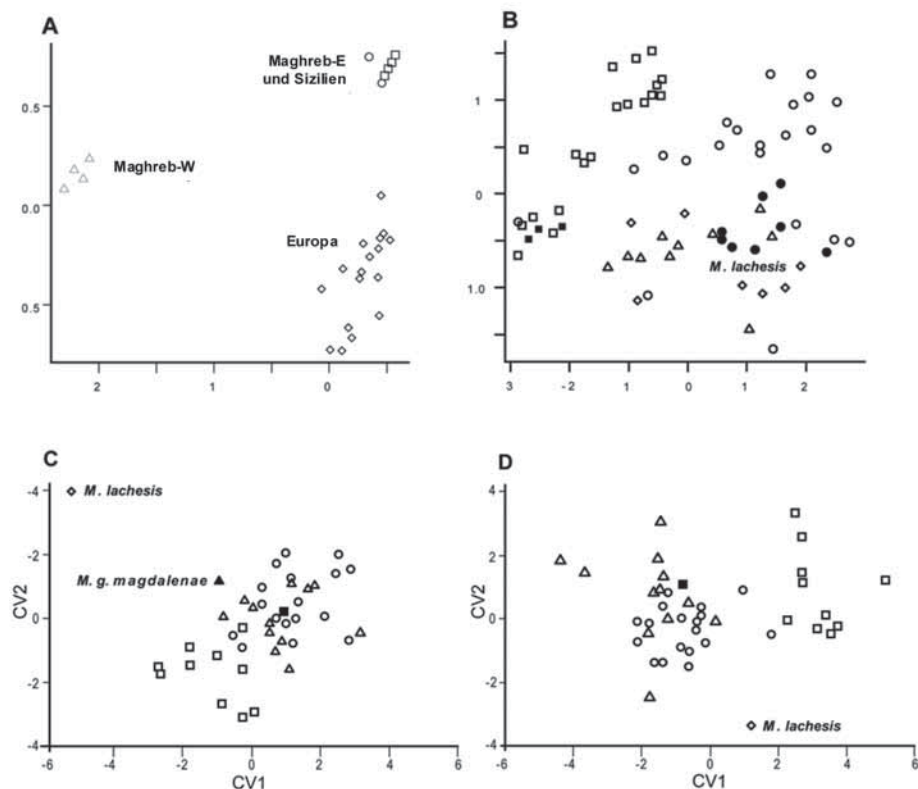


Abb. 4: Ergebnisse von molekulargenetischen Analysen und einer morphometrischen Analyse von Flügeladerstrukturen der Schmetterlingsart *Melanargia galathea*. Die Hauptkomponentenanalyse zeigt populationsbasierte Ähnlichkeiten der **A** genetischen Informationen (Allozyme), **B** der Flügeladern des Vorderflügels, **C** der Flügeladern des Hinterflügels sowie **D** der belegten klimatischen Nische (entsprechend den 19 Biovariablen der Worldclim Datenbank) für die gleichen Orte, wo die Individuen für die morphometrischen Analysen gesammelt wurden. Die morphometrischen Analysen basieren auf sogenannten Landmarks, die sich an Aderkreuzungspunkten befinden. Die Analysen wurden mit dem Programm MORPHOJ (KLINGENBERG 2008) durchgeführt. Kodierungen B-D: Schwarzes Quadrat: Sizilien; weißes Quadrat: Nordafrika; Dreieck: Italien; leerer Kreis: Europa; schwarzer Kreis: Westeuropa (nach HABEL et al., unveröffentlicht).

Fig. 4: Results of molecular analysis and geometric morphometric analysis of wing vein structures of the butterfly species *Melanargia galathea*. Principal component analyses shows population-based similarities of **A** genetic information (allozymes), **B** wing vein structures of the forewing and **C** wing vein structures of the hind wing, as well as **D** similarities of the climatic niche (based on 19 biovariables taken from worldclim database) which were occupied by the individuals used for geometric morphometrics. Morphometric analyses are based on landmarks set on wing vein intersections. Analyses were performed using the programme MORPHOJ (KLINGENBERG 2008). Coding B-D: black square: Sicily; white square: North Africa, triangle: Italy, empty circle: Europe, black circle: Western Europe (adopted from HABEL et al., unpublished).

den Barriereeffekten der zum Teil sehr schroffen und hohen Gebirgszüge des Atlasgebirges ableiten könnte.

3. Die Biogeografie des Atlasgebirges – Refugien innerhalb eines Refugiums

Nordafrika stellt eine geologisch hochkomplexe Region dar und ist geprägt vom sich über 2300 km von West nach Ost erstreckenden Atlasmassiv. Der Antiatlas im Westen entstand bereits im Jungpaläozoikum vor ca. 300 Millionen Jahren im Zuge des Aufeinanderprallens der zwei Urkontinente Laurasia und Gondwana. Im Gegensatz dazu entstand der Rest des Atlasgebirges (Mittlerer und Hoher Atlas, Rif-Gebirge, Sahara-Atlas und Tell-Atlas) erst im Tertiär (vor ca. 65 Millionen Jahren bis etwa 1,8 Millionen Jahren) durch das Gegeneinanderdrücken Europas und Afrikas. Während der sehr trockene Antiatlas stark verwittert ist und die Erhebungen bis maximal 2531 m reichen (Abb. 5 a), ist der Rest des Atlasgebirges bis zu 4096 m hoch (Toubkal Massiv) (Abb. 5 b). Das Gebirge bildet für zahlreiche Organismen eine effektive Barriere zwischen der angrenzenden Sahararegion und den nordafrikanischen Küstenregionen des Mittelmeeres.

Mit der Definition des Atlanto-Mediterranen und des Mauretanischen Subzentrums wurde bereits auf eine mögliche Trennung entlang des Atlasgebirges hingewiesen (DE LATTIN 1967). Zahlreiche molekulargenetische Arbeiten unterstützen diese Nord-Süd-Trennung (FRITZ et al. 2006). Aber auch eine Auftrennung in West- und Ostgruppen wird durch molekulargenetische Studien an zahlreichen Organismen verdeutlicht (COSSON et al. 2005). Da, wie oben beschrieben, häufig eine Differenzierung zwischen Europa und Nordafrika fehlt, könnte es für zahlreiche Arten ein „Ost-Maghreb-Sizilien-Refugium“ oder/und ein „West-Maghreb-Iberien-Refugium“ gegeben haben. Allerdings kann man für zahlreiche Arten auch ein Kontinuum

über den gesamten Maghrebraum feststellen (CARRANZA et al. 2006), womit auch ein einziges zusammenhängendes Refugium, das sich über Nordafrika erstreckte und mit den Südspitzen Europas verbunden war, plausibel ist (COSSON et al. 2005).

Die schroffen Felsformationen des Atlasgebirges, die während der Glaziale mit Eis bedeckt und daher für zahlreiche Organismen unüberwindbar waren, lassen auf eine effektive Barrierewirkung schließen und führten vermutlich zur Beschleunigung starker innerartlicher Differenzierung auf engem geografischem Raum. Die Möglichkeit, durch eine Höhenverschiebung des Verbreitungsgebietes innerhalb des Atlasgebirges auf klimatische Veränderungen zu reagieren, ermöglichte es vielen Arten, in geografisch begrenztem Raum über lange Zeiträume zu überdauern. Die Höhenunterschiede waren und sind für viele Organismen wirksame Migrationsbarrieren. Dies führte zu einer Akkumulation von genetischen Linien und Arten in diesem Gebiet. Das wird besonders bei Organismen mit geringer Ausbreitungsfähigkeit wie zum Beispiel den unzähligen Arten der Skorpionsgattung *Buthus*, den Langfühlerschrecken der Gattung *Eugaster*, den Grillen der Gattung *Sciobius* oder den Schwarzkäfern der Gattung *Pimelia* (Abb. 6 a-d), deutlich, aber auch bei Reptilien und den flugfähigen Widderchen (CARRANZA et al. 2006, NAUMANN et al. 1999). Für die meisten Arten dieser oben genannten Gattungen ist die taxonomische Einordnung und ihre Stammesgeschichte bislang nur sehr lückenhaft geklärt; für die Gattung *Buthus* wurde gezeigt, dass sich eine Radiation entlang des Atlasgebirges vollzogen hat (HABEL et al. 2012 a, HUSEMANN et al. 2012). DNA-Sequenzen belegen, dass Differenzierungsmuster orographischen Strukturen wie Tälern und Bergrücken folgen und genetische Gruppen bzw. Arten erst in Sympatrie auftreten, nachdem eine große genetische Divergenz zwischen ihnen besteht; hingegen überlagern sich Gruppen

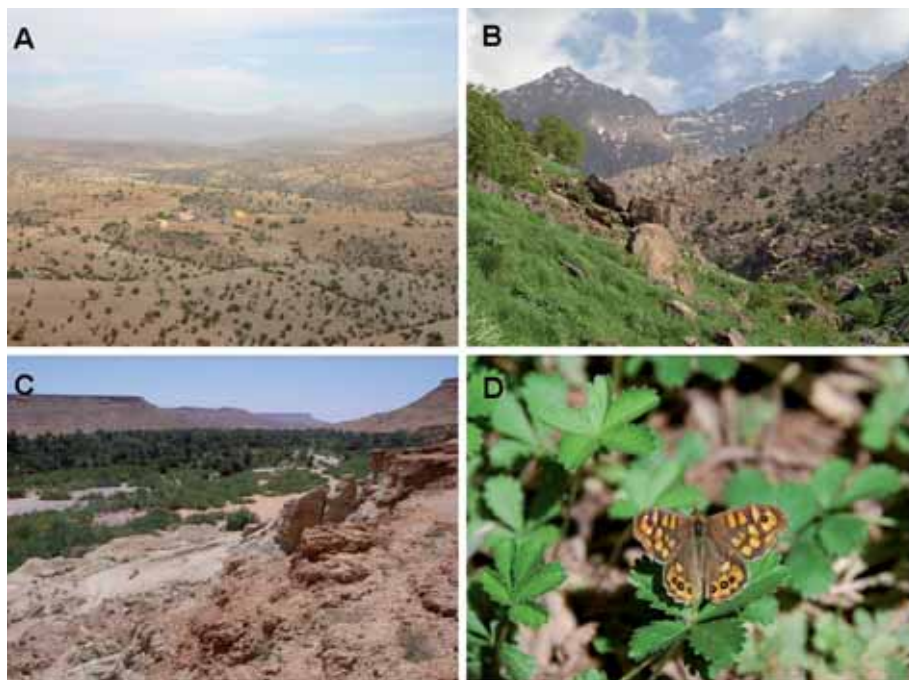


Abb. 5: **A** Die südlichen Ausläufer des stark erodierten AntiAtlas mit einzelnen Arganbäumen. **B** Toubkal Massif (4096 m) in der Nähe von Imlil, beide Fotos wurden zur gleichen Jahreszeit aufgenommen. **C** In die Sahara führendes Wadi bei Tarda westlich von Errachidia, Dattelpalmen mit Olivenbäumen bilden den Lebensraum des Waldbrettspiels in der Sahara. **D** *Pararge aegeria* in einer Oase (Fotos: J.C. HABEL).

Fig. 5: **A** The southernmost slopes of the highly eroded AntiAtlas with single Argantrees. **B** Toubkal massif (4096 m) close to Imlil. Both pictures were taken during the same season. **C** Wadi at the northern edge of Sahara dessert close to Tarda, west of Errachidia. Date palms and olive trees represent the habitat for the Speckled Woodland butterfly in the Sahara dessert. **D** *Pararge aegeria* in an oasis (photographs: J.C. HABEL).

mit geringer genetischer Divergenz nicht und treten daher (noch) in Allopatrie auf (HABEL et al. 2012 a). Die komplexen geologischen Strukturen führten schließlich zu hoher innerartlicher und zwischenartlicher Differenzierung und zu der Akkumulation einer außergewöhnlich hohen Zahl endemischer (und häufig auch bedrohter) Arten. Daher wurde Nordafrika und das gesamte mediterrane Becken als einer der bislang 35 weltweit beschriebenen Biodiversitäts-Hotspots ausgewiesen (HEWITT 2011). Somit ist also Nordafrika neben einem wichtigen Refugialraum auch ein Speziationzentrum für viele Organismengruppen, die zum Teil

auf diesen Raum beschränkt sind. In vielen Fällen erstrecken sich die Verbreitungsgebiete weiter nach Süden und die Arten treten heute sogar in den Oasen der Sahara oder in Gebirgsenkklaven, wie dem circa 2000 km weiter südlich gelegenen Hoggar- oder Tibbesti-Gebirge in Südalgerien auf.

4. Südlichste Exklaven der westlichen Paläarktis

Mit dem Atlasgebirge endet die westliche Paläarktis nicht. MÜLLER (1974) klassifizierte Teile der Sahara als Übergangszone der beiden biogeografischen Reiche Äthiopi-



Abb 6: Arten von besonders artenreichen Gattungen, die im Maghreb verbreitet sind. **A** Grille aus der Gattung *Sciobius*. **B** Schwarzkäfer aus der Gattung *Pimelia*. **C** Eine Art der Langfühlerschreckengattung *Eugaster*. **D** Skorpion aus artenreichen Gattung *Buthus* (Fotos: M. HUSEMANN).

Fig. 6: Species of extraordinary taxon-rich genera distributed over the Mahgreb. **A** Cricket, genus *Sciobius*. **B** Darkling beetle, genus *Pimelia*. **C** A blood squirting katydid, genus *Eugaster*. **D** A representative of the scorpion genus *Buthus* (photographs: M. HUSEMANN).

und Paläarkt. Und tatsächlich findet man zahlreiche Arten des Maghreb oder sogar Europas in den isolierten Gebirgen des Hoggar und Tibbesti südlich des Atlasgebirges, die dort die südlichsten Exklaven der Paläarkt bilden. In den Oasen südlich des Atlasgebirges am Nordrand der Sahara, wo Wadis aus den nördlich gelegenen Gebirgen in die Wüste fließen, ist das Waldbrettspiel *Pararge aegeria* eine der häufigsten Tagfalterarten. Neben biogeografischen Mustern und Prozessen lassen sich anhand solcher Oasenpopulationen dieses Waldschmetterlings auch mögliche Effekte von Isolation und kleinen Populationsgrößen untersuchen. Die Populationen existieren vermutlich seit dem Austrocknen der Sahara vor circa 10.000 Jahren in diesen isolierten Habitaten oder besiedelten die

Oasen vor wenigen tausend Jahren (HABEL et al. 2012 b). Diese waldähnlichen Habitate sind umgeben von einer für die Art lebensfeindlichen Wüstenmatrix (Abb. 5 c-d). Es ist anzunehmen, dass Isolation, relativ kleine effektive Populationsgrößen und Populationsfluktuationen langfristig zu einem Verlust genetischer (und morphologischer) Variabilität und schließlich zu einer Reduktion der individuellen Fitness führen. Allerdings zeigen molekulargenetische Daten, sowie morphometrische Messungen des Flügeldesigns und der Genitalstrukturen, dass (noch) keine Differenzierung zwischen diesen Oasenpopulationen besteht und bislang auch noch kein Verlust individueller Variabilität und Vitalität (im Vergleich zu Populationen des Atlasgebirges oder Mitteleuropas) stattgefunden hat (HABEL et

al. 2012 b). Offensichtlich sind die lokalen Populationen sehr stabil und weisen recht geringe Populationschwankungen auf. Da in der Naturschutzbiologie häufig von einer Habitat-Matrix-Situation ausgegangen wird (HANSKI 2004), die gewöhnliche Landschaftsmatrix sich jedoch durch eine artspezifische Durchlässigkeit auszeichnet, sind Modelllandschaften wie diese Oasen-Wüsten-Situation von großem Wert für das bessere Verständnis naturschutzbiologischer und evolutionsbiologischer Prozesse.

Danksagung

Die Studien wurden vom Naturhistorischen Museum Luxembourg (MNHN), dem Deutschen Akademischen Austauschdienst (DAAD) und dem Fonds National de la Recherche (FNR) finanziert. Wir bedanken uns bei einem Gutachter für die konstruktive Kritik und die Durchsicht einer ersten Version dieses Manuskriptes.

Literatur

- AVISE, J.C., ARNOLD, J., BALL, R.M., BERMINGHAM, E., LAMB, T., NEIGEL, J.E., REED, C.A., SAUNDERS, N.C. (1987): Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 489-522.
- AVISE, J.C. (2000): *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard University Press; Harvard.
- AVISE, J.C., & WALKER, D. (1998): Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. *Proceedings of the Royal Society London B* 265: 457-463.
- CARRANZA, S., ARNOLD, E.N., & PLEGUEZUELOS, J.M. (2006): Phylogeny, biogeography, and evolution of two Mediterranean snakes, *Malpolon monspessulanus* and *Hemorrhois hippocrepis* (Squamata, Colubridae), using mtDNA sequences. *Molecular Phylogenetics* 40: 532-546.
- COOPER, S.J.B., IBRAHIM, K.M., & HEWITT, G.M. (1995): Postglacial expansion and genome subdivision in the European grasshopper *Chorthippus parallelus*. *Molecular Ecology* 4: 49-60.
- COSSON, J.F., HUTTERER, R., LIBOIS, R., SARÀ, M., TABERLET, P., & VOGEL, P. (2005): Phylogeographical footprints of the Strait of Gibraltar and Quaternary climatic fluctuations in the western Mediterranean: a case study with the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula* (Mammalia: Soricidae). *Molecular Ecology* 14: 1151-1162.
- DE LATTIN, G. (1949): Beiträge zur Zoogeographie des Mittelmeergebietes. *Verhandlungen der deutschen Zoologischen Gesellschaft für 1948*, Suppl. 13, 143-151.
- DE LATTIN, G. (1967): *Grundriß der Zoogeographie*. Verlag Gustav Fischer; Jena.
- 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). *Zoological Sciences* 35: 97-108.
- GALÁN DE MERA, A., PÉREZ LATORRE, A.V., & VICENTE ORELLANA, J.A. (2003). Relaciones fitogeográficas entre el Suroccidente de la Península Ibérica y el Noroeste de África. Una propuesta de sectorización. *Lagascalia* 23: 27-51.
- GEIKIE, J. (1881): *Prehistoric Europe, a geological sketch*. Edward Stanford; London.
- GIRAUDI, C. (2004): The Apennine glaciations in Italy. Pp. 215-224 in: EHLERS, J., & GIBBARD, P.L. (eds.): *Quaternary glaciations – extent and chronology, part I: Europe*. *Developments in Quaternary Science*, Vol. 2a. Elsevier Science; Amsterdam.
- HABEL, J.C., MEYER, M., EL MOUSADIK, A., & SCHMITT, T. (2008): Africa goes Europe: 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* 98: 693-703.
- HABEL, J.C., RÖDDER, D., SCALERCIO, S., MEYER, M., & SCHMITT, T. (2010): Strong genetic cohesiveness between Italy and the Maghreb in four butterfly species. *Biological Journal of the Linnean Society* 99: 818-830.

- HABEL, J.C., HUSEMANN, M., RÖDDER, D., & SCHMITT, T. (2011 a) Is the Atlanto-Mediterranean refuge real? Speciation hotspot and expansion dynamics of *Melanargia ines* in the Western Mediterranean. *Biological Journal of the Linnean Society* 104: 828-837.
- HABEL, J.C., LENS, L., RÖDDER, D., & SCHMITT, T. (2011 b): From Africa to Europe and back: multiple range shifts and colonisations caused high genetic variability in the Marbled White butterfly. *BMC Evolutionary Biology* 11: 215.
- HABEL, J.C., HUSEMANN, M., SCHMITT, T., ZACHOS, F.E., HONNEN, A.-C., PETERSEN, B., PARMAKELIS, A., & STATHI, I. (2012): Microallopatry caused diversification in *Buthus* scorpions (Scorpiones: Buthidae) of the Atlas Mountains (NW Africa). *PlosOne* 7: e29403.
- HABEL, J.C., HUSEMANN, M., SCHMITT, T., DAPPORTO, L., RÖDDER, D., & VANDERWOISTIJNE, S. (2012): A forest butterfly in the oasis of the Sahara desert: isolation does not matter. *Journal of Heredity* (im Druck).
- HANSKI, I. (2004): Metapopulation theory, its use and misuse. *Basic and Applied Ecology* 21: 225-229.
- HEWITT, G.M. (1988): Hybrid zones – natural laboratories for evolutionary studies. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 158-167.
- HEWITT, G.M. (1993): Postglacial distribution and species substructure: lessons from pollen, insects and hybrid zones. *Linnean Society Symposium Series* 14: 97-123
- HEWITT, G.M. (1996): Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247-276.
- HEWITT, G.M. (2001): Speciation, hybrid zones and phylogeography – or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology* 10: 537-549.
- HEWITT, G.M. (2004): Genetic consequences of climatic oscillation in the quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 359: 183-195.
- HEWITT, G.M. (2011): Mediterranean Peninsulas: The evolution of Hotspots. Pp. 123-147 in: *Biodiversity Hotspots, Distribution and protection of conservation priority areas* (ZACHOS, F.E. & HABEL, J.C., eds.). Springer; Heidelberg.
- HOLDHAUS, K., & LINDROTH, C.H. (1939): Die europäischen Koleopteren mit borealpiner Verbreitung. *Annalen des Naturhistorischen Museums Wien* 50: 123-309.
- HOLDHAUS, K. (1904): Über die Verbreitung der Coleopteren in den mitteleuropäischen Hochgebirgen. *Verhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien* 56: 629.
- HOLDHAUS, K. (1954): Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. *Universitätsverlag Wagner; Innsbruck*.
- HUSEMANN, M., SCHMITT, T., STATHI, I., & HABEL, J.C. (2012): Evolution and radiation in the scorpion *Buthus elmouatkali* (Scorpiones: Buthidae) at the foothills of the Atlas Mountains (North Africa). *Journal of Heredity* 103: 221-229.
- KLINGENBERG, C.P. (2008): Novelty and “homology-free” morphometrics: what’s in a name? *Journal of Evolutionary Biology* 35: 186-190.
- LÓPEZ GONZÁLEZ, F. (2003). Paleontology and taphonomy of Pleistocene macromammals of Galicia (NW Iberian Peninsula). Ph.D. thesis, Nova Terra 22, Edición do Castro, Coruña.
- MÜLLER, P. (1974): Aspects of Zoogeography. *Junk; Den Hague*.
- NAUMANN, C.M., TARMANN, G.M., TREMEWAN, W.G. (1999): The western palaeartic Zygaenidae. *Apollo books; Stenstrup*.
- PRITCHARD, J.K., STEPHENS, M., & DONNELLY, P. (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-955.
- REID, C. (1899): The origin of the British flora. *Dulau; London*.
- REINIG, W.F. (1937): Die Holarktis. *Verlag Gustav Fischer; Jena*
- REINIG, W.F. (1938): Elimination und Selektion. *Verlag Gustav Fischer; Jena*.
- REINIG, W.F. (1950): Chorologische Voraussetzungen für die Analyse von Formenkreisen. *Syllogomena Biologica, Festschrift für O. Kleinschmidt*: 346-378.
- SCHMITT, T. (2007): Molecular biogeography of Europe: pleistocene cycles and postglacial trends. *Frontiers in Zoology* 4: 11.
- 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.
- VILA, M., & ÖDEEN, A. (2004): Was North Africa an ice-age refugium for the temperate European fauna? In: VILA, M. (ed.): *Effects of environmental changes during the Quaternary on the distribution of extant species. The case*

of the butterflies *Erebia triaria* and *E. palarica*.

Ph. D. thesis, Coruna, Spain.

- WEINGARTNER, E., WAHLBERG, N., & NYLIND, 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.M. (2006): Otto Kleinschmidt (1870-1954), biogeography and the 'origin' of species: From Formenkreis to progression rule. *Biogeographia* 1: 3-9.

^{1*}Dr. Jan Christian Habel (korrespondierender Autor)

¹Dipl.-Geogr. Marc Meyer

Naturhistorisches Museum Luxembourg

Abtl. Biologie der Invertebraten

25, rue Münster

L-2160 Luxembourg

Luxembourg

E-Mail: janchristianhabel@gmx.de

²Martin Husemann, MSc

Baylor University

Biology Department

Waco, Texas 76798

USA

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2012

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Habel Jan Christian, Meyer Marc, Husemann Martin

Artikel/Article: [Out of Africa – Die biogeografische Bedeutung des Maghreb am Beispiel von Arthropoden. Out of Africa – The Biogeographical Relevance of the Maghreb Region Exemplified by Arthropod Species 123-135](#)