

Die Relevanz von Zeitreihen in der Naturschutzbiologie

The Relevance of Time Series in Conservation Biology

JAN CHRISTIAN HABEL

Zusammenfassung: Die aktuelle Zusammensetzung einer Artengemeinschaft, der gegenwärtige Zustand einer Population oder die rezente Variabilität von Individuen einer Art ist die Summe vergangener Ereignisse. Daher muss man zur Beantwortung evolutionsbiologischer wie naturschutzbiologischer Fragen die Vergangenheit berücksichtigen. Analysen über die Organisation von Artengemeinschaften sowie der innerartlichen Ausprägung (strukturell wie genetisch) zeigen, dass sich die stark wandelnde Landschaft und die damit zusammenhängende Dynamik lokaler Populationen auf diese Strukturen auswirkt, aber auch, dass lange zurückliegende Prozesse dabei eine Rolle spielen. Umfangreiches Sammlungsmaterial (beispielsweise aus Naturkundemuseen) in Kombination mit neuen Methoden der Molekulargenetik und der geometrischen Morphometrie ermöglicht heute die Unterscheidung zwischen historischen und rezenten Effekten und zeigt mögliche Trends auf. So kann sich die heutige Artenzusammensetzung grundlegend von der von vor mehreren Dekaden unterscheiden. Besonders sedentäre und spezialisierte Arten fehlen inzwischen häufig im Arteninventar. Innerartliche Strukturen auf Basis molekularer oder morphologischer Daten zeigen, dass sich durch den raschen Wandel der Landschaftsstrukturen auch die Populationsstrukturen unterscheiden – hier aber deutlich zwischen stetiger, lange andauernder natürlicher Fragmentierung und der rapide ablaufenden, anthropogenen Verinselung von zuvor zusammenhängenden Habitaten unterschieden werden muss. Auch auf größerer räumlicher und zeitlicher Skala kann umfangreiches Sammlungsmaterial Aufschluss über die biogeographische Geschichte einer Art geben und potenzielle innerartliche Einheiten und Besonderheiten aufzeigen, die häufig von naturschutzbiologischer Relevanz sind.

Schlüsselwörter: Zeitreihen, Sammlungsmaterial, Artenzusammensetzung, Fragmentierung, Genetik, Morphometrie, Naturschutzbiogeographie

Summary: The recent composition of species communities, the recent population structure or intraspecific characters is the sum of past events. Thus, for a better understanding of drivers from the field of evolutionary biology and conservation biology we have to incorporate past dynamics. Analyses of the species composition or intraspecific structures (e.g. morphology and genetics) show, that rapidly changing landscape structures may consequently severe dynamics in local populations; however, also past processes may play a significant role in featuring the recent population structure over various levels. Considerable sampling material from collections (e.g. of natural history museums) in combination with up-to-date methods from the field of molecular genetics and geometric morphometrics allow to distinguish between effects caused by past and recent processes and to delineate potential trends. The recent composition of species may strongly diverge from the composition observed some decades ago. Especially sedentary species and taxa demanding specific habitat requirements went locally extinct and thus are frequently lacking from recent species inventories. Intraspecific structures based on molecular and morphologic data sets strongly reflects the recent rapid changes of landscape structures and subsequent population structures; here we have to distinguish between long-lasting continuing natural fragmentation of habitats versus rapid, anthropogenically affected fragmentation from former interconnected habitats into small and isolated remnants. Furthermore, collection material can give valuable information on a larger spatial and temporal scale and support the understanding of the biogeographic history of a species and the evolution of intraspecific units and uniqueness, which is of high relevance in conservation biology.

Keywords: Time-series, collection material, species composition, fragmentation, genetics, geometric morphometrics, conservation biogeography

“An Gefühlen und Begierden, an Ehrgeiz und Erfüllung habe ich in der Tat nur wenig kennengelernt, was reicher und stärker gewesen wäre als die Erregung entomologischer Erkundungszüge. Von meinem siebten Lebensjahr an wurde alles, was ich im Zusammenhang mit einem Rechteck eingerahmten Sonnenscheins [abgetöteter Schmetterling, aufbewahrt in einem kleinen, zu einem Rechteck gefalteten Papier- oder Cellophan-tütchen] von einer einzigen Leidenschaft beherrscht. Gehörte der erste Blick am Morgen der Sonne, so gehörte mein erster Gedanke den Schmetterlingen, die er hervorbringen würde.“ (NABOKOV 1966, in NABOKOV 1993: 70)

1. Einleitung

Blau schillern die Exemplare des Morphofalters *Morpho peleides*, die als umfangreiche Serie die Kästen füllen. Ein Blick auf die Etiketten verrät, dass die Tiere über 100 Jahre alt sind, damals gefangen, gespannt, getrocknet, erstarrt. Während die Sammel Leidenschaft bis in die frühen 1950er Jahre noch selbstverständlich, akzeptiert und eine verbreitete Leidenschaft war (wie zahlreich beschrieben, u. a. von dem russisch-amerikanischen Entomologen, Schriftsteller und Romancier VLADIMIR NABOKOV, 1899-1977, siehe Zitat oben), gehört das Sammeln großer Serien inzwischen der Vergangenheit an, was auch gut ist, da es heute durch neue Methoden der Dokumentation und Datenanalyse nicht mehr notwendig ist.

Was tot in den Schaukästen schillert, wie die tiefblauen Flügel der Morphofalter, hat mit der Entwicklung neuer Analysemethoden einen neuen wissenschaftlichen Wert bekommen. Durch die Entwicklung der Polymerase-Kettenreaktion im Jahre 1970 durch KJELL KLEPPE (KLEPPE 1971) und ihre Weiterentwicklung in den 1980er Jahren wurde es möglich, kleinste Reste des Erbmaterials zu vervielfältigen. Diese Entdeckung ermöglicht uns, aus altem, selbst getrocknetem Sammlungsmaterial (beispielsweise aus dem Bein eines Schmetterlings) DNA

zu extrahieren und zu vervielfältigen, um anschließend basenpaargenau Teile der DNA zu sequenzieren. Somit ist es möglich, rezent gesammelte Proben als auch Material, das vor langer Zeit gesammelt wurde, molekulargenetisch zu analysieren und die zeitlichen Kohorten miteinander zu vergleichen, um mögliche Veränderungen der innerartlichen Variabilität und Differenzierung festzustellen (siehe WANDELER et al. 2007). Aber auch auf Basis ganzer Artengemeinschaften, die früher und heute auf den gleichen Flächen erfasst wurden und häufig in Naturkundemuseen aufbewahrt werden, lassen sich zeitliche Trends, Veränderungen und Aussterbeprozesse auf Basis dieser Artenszusammensetzungen feststellen (AUGENSTEIN et al. 2012; SEGERER 2012; FILZ et al. 2013). Auch großskalige, biogeographische Fragestellungen, basierend auf morphologischen und/oder genetischen Datensätzen, können leicht, ohne finanz- und zeitintensive Sammlungsreisen unternehmen zu müssen, bearbeitet werden, wenn umfangreiches Sammlungsmaterial weite Bereiche des Verbreitungsareals einer Art abdeckt.

Genetische und morphologische Studien haben gezeigt, dass rezente, innerartliche Charakteristika häufig die Verbreitungssituation einer Art von vor mehreren hundert Generationen widerspiegeln (DREES et al. 2008) oder die Verbreitungsdynamik einer Art über die letzten Jahrtausende von den rezenten innerartlichen Strukturen geprägt ist (HABEL et al. 2009, 2011a). Sind die gewählten Markersysteme sehr sensitiv, lassen sich aber auch Reaktionen auf sehr rezente Veränderungen in der Populationsstruktur analysieren (KELLER et al. 2002, 2005; KELLER & LAGIADER 2003). Besonders für naturschutzbiologische Fragestellungen ist ein Vergleich des heutigen Zustandes einer Population bzw. der Variabilität von Individuen mit Individuen, die vor einigen Dekaden gesammelt wurden, von großem Interesse. Erst ein solcher zeitlicher Vergleich ermöglicht die Einschätzung und

Bewertung des rezenten Zustandes einer Population. Zeitreihen, und somit die Berücksichtigung von Sammlungsmaterial (beispielsweise aus Naturkundemuseen), ermöglichen eine Einschätzung der Effektivität von Schutzgebieten und das Hinterfragen, ob die langfristige Persistenz von Arten (und deren innerartlichen Variabilität und damit Fitness) in den zum Teil sehr kleinen und isolierten Schutzgebieten gewährleistet ist.

Der folgende Beitrag geht auf die Relevanz von Zeitreihen ein und vermittelt ein Verständnis der Dynamik von Artengemeinschaften und innerartlicher Diversität und Differenzierung über die Zeit hinweg. Die meisten im Folgenden aufgezeigten Beispiele basieren auf bereits publizierten Studien, in denen ein zeitlicher Vergleich zwischen heute sowie historisch gesammeltem Material durchgeführt wurde. Diese Datensätze beziehen sich auf unterschiedliche zeitliche und räumliche Skalen und schließen Veränderungen auf Niveau von Artengemeinschaften wie der innerartlichen Struktur ein.

2. „Community shifts“: Veränderungen in Artengemeinschaften

Mit der NATURA 2000 und der damit verbundenen Etablierung des FFH-(Flora-Fauna-Habitat)Schutzgebiets-Netzwerkes über Europa war die Idee geboren, besonders seltene Tier- und Pflanzenarten sowie bedrohte Habitattypen langfristig zu erhalten. Diesem Gedanken gingen Studien zur Populationsökologie und die Erkenntnisse einer Persistenz von Arten durch ein Kontinuum von Extinktion und (Re-)Kolonisierung, also dem Überleben in einer Metapopulation, voraus (HANSKI 1999). Allerdings stellt sich die Frage, ob das Arteninventar eines Habitats, oder idealerweise eines Habitatnetzwerkes, eingebettet in landwirtschaftlich meist intensiv genutzte Flächen, der so genannten Matrix, langfristig überlebensfähig ist und erhalten werden kann. Eine

vergleichende Studie der Carabiden- und Lepidopterengemeinschaften auf denselben Magerrasen-Standorten Westdeutschlands und Luxemburgs über einen Zeitraum von 40 Jahren zeigt, dass die heute meist unter Schutz gestellten Lebensräume (und Artengemeinschaften) einen Großteil der für die Lebensräume typischen Arten nicht mehr repräsentieren. Die Studie zeigt drei grundsätzliche Trends, die ein Überdenken der heutigen Naturschutzplanung nahelegen: (i) Die historische und die rezente Artenzusammensetzung unterscheiden sich sehr stark voneinander; (ii) die Artengemeinschaften zwischen den einzelnen Flächen waren vor einigen Dekaden noch relativ ähnlich, unterscheiden sich allerdings heute sehr stark zwischen den lokalen Habitaten; und

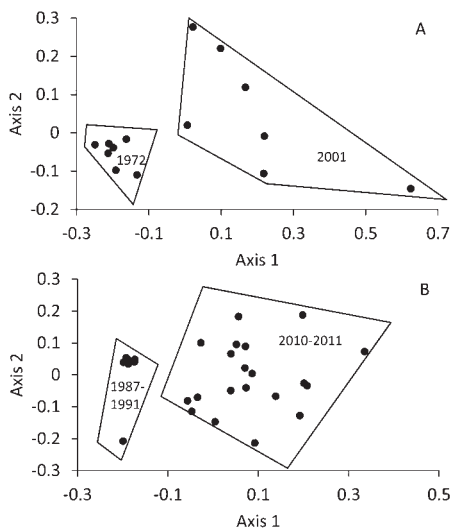


Abb. 1: Unterschiede der Artenzusammensetzung zwischen zeitlichen Kohorten, dargestellt für Tagfalter (A) und für Laufkäfer (B), basierend auf der Artenzusammensetzung für die entsprechenden Untersuchungsjahre (Jaccard distances). Daten aus AUGENSTEIN et al. (2012).

Fig. 1: Differences in species composition between temporal cohorts in butterflies (A) and carabids (B), based on the composition of the species communities, calculated for the respective study years (Jaccard distances). Data from AUGENSTEIN et al. (2012).

(iii) besonders sedentäre und spezialisierte Arten sind heute häufig nicht mehr Bestandteil des Arteninventars (AUGENSTEIN et al. 2012) (Abb. 1). Zu ähnlichen Ergebnissen kam eine vergleichende Analyse der Lepidoptergemeinschaften von unter Pflege stehenden Magerrasenstandorten und Weinbergbrachen, die der natürlichen Sukzession überlassen wurden. Für beide Habitattypen zeichnet sich ein ähnlicher Trend ab: ein starker Verlust von Spezialisten und sedentären Arten über die vergangenen Jahrzehnte, sowohl in unter Schutz stehenden Habitaten als auch in ungeschützten Weinbergbrachen (FILZ et al. 2013).

Diese Ausdünnung besonders von sedentären und spezialisierten Arten könnte das Ergebnis des Zusammenwirkens von stochastischen Populationsschwankungen, Matrixeffekten und der relativ hohen Isolation der meist kleinen, lokalen Restpopulationen sein. Die Intensivierung der landwirtschaftlichen Nutzung führte zu einem Anstieg der Barrierewirkung der genutzten Fläche, die sich zwischen einzelnen lokalen Schutzgebieten befindet. Diese Matrix stellt inzwischen besonders für spezialisierte und standorttreue Arten häufig eine unüberwindbare Barriere dar und führt daher zu einer starken geographischen Isolation (RICKETTS 2001). Dadurch können die verbliebenen Restvorkommen durch umweltstochastische Prozesse lokal erlöschen. Dies ist ein natürlicher Prozess, dem eine Wiedereinwanderung aus benachbarten Populationen folgen würde (HANSKI 1999). Ist allerdings der Matrixeffekt zu stark und somit die geographische Isolation zu benachbarten Populationen zu groß, können solche lokalen Extinktionseignisse nicht mehr ausgeglichen werden. Ein sukzessiver Verlust von Arten und die Ausdünnung des Arteninventars unserer Landschaft ist die Folge. Die beiden oben angeführten Fallstudien geben Hinweise auf diesen Zusammenhang und hinterfragen außerdem, ob die heute so kontrovers diskutierte

und häufig geforderte Trennung von unter Schutz stehenden naturschutzrelevanten Flächen und einer Maximierung der Nutzung der agrarischen Restflächen der richtige Weg ist, um langfristig unsere Artenvielfalt zu erhalten (weitere Details zur aktuell geführten Debatte zum Thema „land-sparing versus land-sharing“ in PHALAN et al. 2011; TSCHARNTKE et al. 2012).

Ein Vergleich der Makrolepidopterenfauna von Trockenrasenstandorten bei Regensburg über einen Zeitraum von 1780 bis heute weist auf einen grundlegenden Umbau der Artengemeinschaft – trotz Pflegemaßnahmen – hin, der durch einen Verlust typischer Magerrasenarten und eine Zunahme mesophiler, Stickstoff liebender Arten gekennzeichnet ist (SEGERER et al. 2012). Diese belegte Zunahme mesophiler Makrolepidopterenarten in den Magerrasenstandorten um Regensburg, aber auch die parallel verlaufende Verschiebung der Artenzusammensetzung von Tagfaltern in Schutzgebieten wie in Weinbergbrachen in Westdeutschland (FILZ et al. 2013, siehe oben) könnte eine Reaktion auf die zunehmenden Stickstoffeinträge über die Luft sein. Also selbst wenn die Etablierung eines effektiven Netzwerkes von Schutzgebieten realisiert wird und damit ein Austausch zwischen lokalen Populationen und deren langfristige Persistenz sichergestellt ist, können weitere Faktoren wie atmosphärische Stoffeinträge (wie Stickstoff) häufig zu einer Homogenisierung von Artengemeinschaften führen.

3. Innerartliche Differenzierung – Mit der Vergangenheit das Jetzt erklären

Um genetische Datensätze zu erstellen, die einen möglichst großen Zeitraum abdecken, muss zunächst ausreichend Probenmaterial von der gewünschten Population bzw. den gewünschten Vorkommen der entsprechenden Art vorhanden sein; außerdem muss der entsprechende Zeitpunkt beprobt

worden sein (z. B. vor der Fragmentierung des Habitats oder vor einem Populationszusammenbruch). Außerdem muss das alte Sammlungsmaterial für die molekulargenetischen Analysen noch ausreichend DNA zur Verfügung stellen (GILBERT et al. 2007) sowie ein ausreichend variabler genetischer Marker etabliert werden, mit dem das alte Sammlungsmaterial analysiert werden kann (beispielsweise kurze, repetitive, hoch variable DNA-Fragmente wie Mikrosatelliten, SELKOE & TOONEN 2006). Sind diese Voraussetzungen gegeben, lassen sich mit Hilfe solcher historischer Probensets rezente innerartliche Strukturen mit denen von früher vergleichen und die vergangene Dynamik wie den heutigen Zustand bewerten. Genetische Parameter wie die genetische Differenzierung zwischen lokalen Populationen oder die genetische Variabilität (wie die Zahl von Allelen oder der Grad der Heterozygotie) können einer zeitlichen Verzögerung unterliegen. Dies bedeutet, dass die heutige genetische Ausstattung noch immer die Situation von vor vielen Generationen widerspiegelt (DREES et al. 2008) oder das Ergebnis der Populationsgeschichte (also der Biogeographie der jeweiligen Art) ist, also durch die Dynamik der vergangenen Jahrtausende geprägt wurde (HABEL et al. 2009).

Der Rote Apollo, *Parnassius apollo* (Abb. 2) zeigt für eine Reliktpopulation an der Unteremsel eine vollständige Monomorphie für alle analysierten Genorte basierend auf Mikrosatelliten (die für Populationen dieser Art aus den Alpen Polymorphismen zeigten, MEGLECZ et al. 2004). Diese genetische Monomorphie in dieser isolierten Restpopulation könnte zunächst als Ergebnis eines relativ rezenten Populationszusammenbruchs, ausgelöst durch das weitflächige Versprühen von Pestiziden von Helikoptern in den 1960er Jahren (KINKLER et al. 1987), interpretiert werden. Die Analysen weiterer historischer Proben, die den Zeitraum vor diesem Populations-

zusammenbruch bis heute abdecken (seit 1890), zeigen allerdings, dass bereits vor diesem Populationsengpass ebenfalls keine Variabilität für die ausgewählten Mikrosatelliten vorhanden waren. Dieses Beispiel steht exemplarisch für den Zusammenhang zwischen ökologischem Anspruch und genetischer Ausstattung: Spezialisierte Arten, die an bestimmte Lebensraumbedingungen angepasst und an diese gebunden sind und daher natürlich disjunkt über lange Zeiträume auftreten, zeigen meist eine relativ geringe genetische Diversität und können auch eine lange andauernde geographische Isolation problemlos überstehen, solange die spezifischen Lebensraumbedingungen gegeben sind (FRANKHAM 2005; HABEL & SCHMITT 2012). Allerdings können sich solche Arten nur bedingt an sich ändernde Umweltbedingungen anpassen und könnten daher besonders sensibel auf Landnutzungsänderungen oder Veränderungen des Klimas reagieren. Dagegen sind Arten, die natürlicherweise in zusammenhängenden Lebensräumen auftreten und plötzlich durch die Zerstörung ihres Habitats in eine fragmentierte Umwelt überführt werden, meist nicht an diese veränderten Habitatstrukturen angepasst und geraten dadurch unter Umweltstress (HABEL & SCHMITT 2012).

Im Gegensatz zu diesem Beispiel zeigen andere Arbeiten, dass genetische Marker (besonders wenn sie schnell evolvieren) die rezente Lebensraumveränderung reflektieren können (KELLER et al. 2002, 2005; KELLER & LAGIADÈR 2003; CRISPO & CHAPMAN 2009; GOMAA et al. 2011). Vergleichende genetische Analysen, die den Zeitraum der Prä- und Post-Fragmentierung eines Habitats abdecken, belegen für Organismen, die in einer sich wandelnden Umwelt existieren, eine Zunahme der genetischen Differenzierung und gleichzeitig eine Abnahme der genetischen Diversität durch diese Habitatverinselung (ANGELONI et al. 2011). Der Bau einer Straße zeigte einen unmittelbaren Effekt auf die



Abb. 2: **Oben:** Unterart des Roten Apollo, *Parnassius apollo vinningensis*, in einem Habitat der Untermosel (bei Winningen). **Mitte:** Männchen des Blauschillernden Feuerfalters, *Lycaena helle*, in der Eifel. **Unten:** Schachbrettfalter *Melanargia galathea* in Oukaimeden, Marokko.

Fig. 2: **Top:** Subspecies of the Red Apollo butterfly, *Parnassius apollo vinningensis*, in a typical habitat at the Lower Mosel valley (close by Winningen). **Middle:** Male of the Violet Copper *Lycaena helle* in the Eifel region. **Bottom:** The Marble White butterfly *Melanargia galathea* in Oukaimeden, Morocco.

genetische Struktur einer lokalen Laufkäferpopulation. Diese wurde durch die Straße in zwei Subpopulationen getrennt und bereits nach wenigen Jahrzehnten war eine genetische Auftrennung in zwei genetische Gruppen (jede dieser Gruppen beschränkte sich auf eine Seite der Straße) nachweisbar (KELLER et al. 2002, 2005; KELLER & LAGIADÈR 2003). Häufig führt eine solche Auftrennung einer großen Ausgangspopulation in mehrere kleine (Rest-)Populationen zum Verlust genetischer Informationen durch genetische Drift.

Durch die Analyse von altem Sammlungsmaterial können genetische Informationen, die ausschließlich in historisch gesammelten Individuen zu finden waren und in der Zwischenzeit verloren gegangen sind, festgestellt werden. Man nennt solche genetischen

Informationen (Allele) auch ‚ghost-alleles‘ (BOUZAT et al. 1998; GROOMBRIDGE et al. 2000). Ein Verlust genetischer Informationen muss allerdings nicht zwingend zu einer Reduktion der gesamten Anzahl von Allelen eines Genortes führen, da durch neue Mutationen auch ständig neue Allele auftreten können und somit eine Reduktion kompensiert werden kann. Dies zeigt eine populationsgenetische Studie am Blauschillernden Feuerfalter *Lycaena helle* (Abb. 2). Die analysierten Proben decken einen Zeitraum von 15 Jahren (bzw. 15 Generationen) ab (HABEL et al 2011). Hier wurden die verloren gegangenen Allele durch die Evolution (Mutation) neuer Allele ersetzt. Somit veränderten sich zwar die Allelfrequenzen über die Zeit, allerdings blieb die Gesamtzahl der Allele weitgehend konstant (Abb. 3).

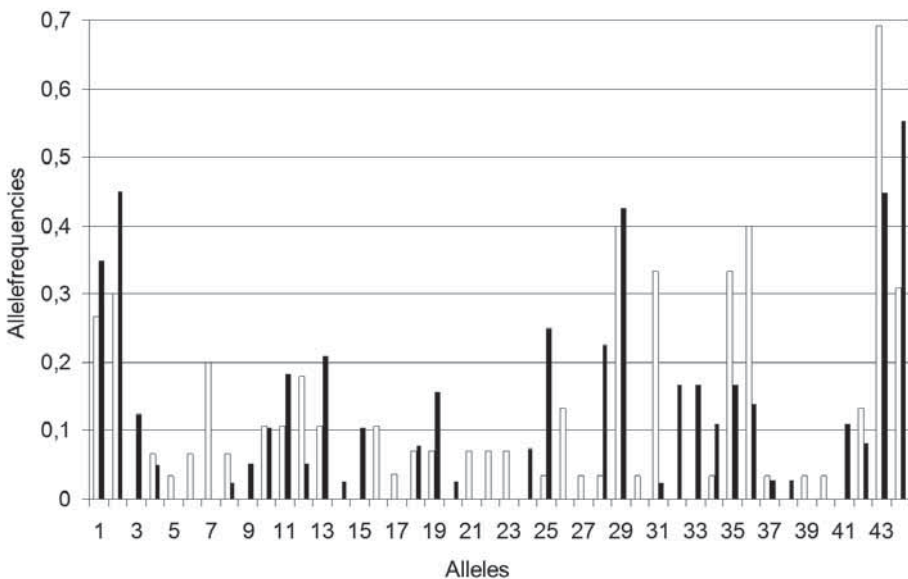


Abb. 3: Verschiebung der Allelfrequenzen exemplarisch für einen Mikrosatellitenlocus analysiert für die Schmetterlingsart *Lycaena helle* in einer Population aus Mareuge (Massif Central, Frankreich) für die Jahre 1991 (weiß) und 2006 (schwarz). Es wurde eine deutliche Verschiebung der Allelfrequenzen festgestellt, wobei die Gesamtzahl der Allele konstant blieb (Migration-drift-mutation equilibrium) (mit 34 Allelen im Jahr 1991 und 31 im Jahr 2006). Daten aus HABEL et al. (2011).

Fig. 3: Allele frequency shift exemplified for one microsatellite locus analysed in the butterfly *Lycaena helle* of one population from Mareuge (Massif Central, France) for the years 1991 (white) and 2006 (black). A clear shift in alleles and their frequencies was detected, whereas the total number of alleles remained similar (migration-drift-mutation equilibrium) (34 in the year 1991 and 31 for the year 2006). Data taken from HABEL et al. (2011).

Wir müssen folglich zwischen zwei unterschiedlichen Szenarien unterscheiden, die wir nur durch die Analyse von Zeitreihen, also durch die Berücksichtigung von altem Sammlungsmaterial, verstehen können: Effekte durch langfristig, natürlich fragmentierte Populationen *versus* Effekte durch meist anthropogen verursachte, plötzlich und sehr schnell ablaufende Populationsmodifikationen (z. B. die rezente Fragmentierung von zuvor zusammenhängenden Habitaten bzw. Populationen durch den Bau einer Straße) (vgl. HABEL & ZACHOS 2012). Selbst wenn das heutige Habitat-Matrix-Verhältnis von zwei Standorten sehr ähnlich ist, kann sich, bedingt durch Unterschiede in der Lebensraumdynamik (Persistenz versus Transformation), die genetische Struktur und der Zustand bzw. die Vitalität der jeweiligen Population grundlegend unterscheiden.

4. Geometrische Morphometrie: Bewertung der zeitlichen Veränderung genetischer Parameter

Der negative Zusammenhang zwischen dem Verlust genetischer Variabilität und individueller Fitness wurde häufig nachgewiesen (HANSSON & WESTERBERG 2002). Starke geographische Isolation und kleine Habitate (bzw. Populationen) wirken sich meist negativ auf die Vitalität von Organismen aus, was häufig zu Inzuchteffekten, geringer Anpassungsfähigkeit und schließlich dem Erlöschen einer Population führen kann (FRANKLIN & FRANKHAM 1998; BIJLSMA et al. 2000; FRANKHAM 2005; LEIMU et al. 2006; KRISTENSEN et al. 2008). Um genetische, meist selektionsneutrale Informationen vor dem Hintergrund möglicher Veränderungen der individuellen Fitness interpretieren zu können, müssen weitere Merkmale wie morphologische Charakteristika untersucht werden. Auch hier kann Sammlungsmaterial eine Schlüsselrolle einnehmen, besonders wenn dadurch relevante Zeitabschnitte der Populationsgeschichte abgedeckt werden.

Die genetische Monomorphie des Roten Apollo (siehe oben) warf die Frage auf, ob der Verlust genetischer Informationen einen Effekt auf die Vitalität dieser Population hat. Messgrößen auf Grundlage geometrisch-morphometrischer Analysen können Hinweise auf mögliche Effekte von Umweltstress auf die Individualentwicklung und somit auf eine möglicherweise reduzierte Fitness geben (LENS et al. 1999, 2001). Fluktuierende Asymmetrie, die zufällige Abweichung bilateral symmetrischer Strukturen eines Organismus (wie der Anordnung der Flügeladern des linken und rechten Flügels eines Schmetterlings), kann der Bewertung des Vitalitätszustandes einer Population dienen. Zahlreiche Studien belegen, dass eine Zunahme der fluktuierenden Asymmetrie häufig in gestörten Populationen auftritt, wie für Individuen des Roten Apollo aus einer lokalen, sehr kleinen Reliktpopulation in Polen gezeigt werden konnte (ADAMSKI & WITOWSKI 2002). Außerdem geht die Zunahme fluktuierender Asymmetrie häufig mit der Reduktion genetischer Diversität (wie der Abnahme von Allelen und der Heterozygotie) einher (LENS et al. 1999, 2001; HÖLZL et al. 2001; ZACHOS et al. 2007). Daraus lässt sich ableiten, dass die genetisch verarmte Population des Roten Apollo an der Unter-mosel unter besonders starker fluktuierender Asymmetrie leiden müsste. Geometrisch-morphometrische Analysen auf Grundlage ausgewählter ‚Landmarks‘ (die an Flügeladernkreuzungspunkten manuell gesetzt werden; KLINGENBERG & MCINTYRE 1998) zeigen sowohl für Individuen, die den Zeitraum vor dem Populationszusammenbruch als auch danach abdecken, keinen Unterschied bzw. keine Zunahme der fluktuierenden Asymmetrie (HABEL et al. 2012). Ein Vergleich der morphologischen Variabilität von Individuen dieser isolierten Moselpopulation mit (genetisch variablen) Individuen aus großen Populationsnetzwerken der Schweizer Alpen zeigte ebenfalls keinen Unterschied in der morphologischen Variabilität oder dem Grad

der fluktuierenden Asymmetrie. Eine Studie zur fluktuierenden Asymmetrie an stark im Rückgang begriffenen lokalen Populationen des inzwischen stark gefährdeten Blauschillernden Feuerfalters, *Lycaena helle*, zeigt für Populationen des Westerwaldgebietes für die letzten Dekaden eine deutliche Zunahme der fluktuierenden Asymmetrie (MATTERN 2013). Dieser negative Trend könnte mit dem aktuell stattfindenden Populationszusammenbruch in dieser Region (s. FISCHER et al. 2013) zusammenhängen. Somit eignet sich die Analyse der fluktuierenden Asymmetrie als ein Frühwarnsystem eines eingeleiteten Extinktionsprozesses (vgl. LENS et al. 1999, 2001). Diese Kombination von genetischen und morphologischen Charakteristika sowie dem ökologischen Grundverständnis für die jeweiligen Arten ermöglicht eine Bewertung des Zustandes solcher isolierter Populationen.

5. Naturschutzbiographie: Morphologische Variabilität innerhalb von Arten

Um ein korrektes taxonomisches Verständnis für eine Art zu bekommen, ist häufig die Berücksichtigung der biogeographischen Geschichte notwendig (DEAN & BALLARD 2004). Auch hier kann Sammlungsmaterial eine große Rolle spielen. Die umfangreichen Sammlungen des heute unter Schutz stehenden Blauschillernden Feuerfalters *Lycaena helle* ermöglichten eine umfangreiche geometrisch-morphologische Studie zur Überprüfung der von MEYER (1982) klassifizierten Unterarten, die auf Basis morphologischer Charakteristika für diese Art beschrieben wurden. Diese boreo-montane Schmetterlingsart war vermutlich während des letzten Glazials über weite Teile des Europäischen Flachlandes verbreitet und zog sich im Laufe der postglazialen Erwärmung in höhere Lagen, also die Mittelgebirge sowie die Europäischen Gebirge (Pyrenäen, Alpen und Balkangebirge), sowie nach Nord-europa (Skandinavien) zurück (HABEL et al. 2011). Inzwischen ist das Auftreten dieser

Art in Mitteleuropa auf die höheren Lagen beschränkt, was mit einer lange andauernden geographischen Isolation verbunden ist, die durch eine fortschreitende Erwärmung des Klimas zunehmen könnte (s. HABEL et al. 2012). Dieses Verbreitungsmuster führte zur Evolution distinkter, intraspezifischer Populationsgruppen. Geometrisch morphologische Studien weisen jedoch lediglich eine Trennung zwischen Alpenpopulationen und den restlichen, distinkten Mittelgebirgsgruppen auf (BERG 2013). Dies zeigt, dass sich zwar kurzfristig (maximal seit dem Postglazial von vor ca. 10 000 Jahren) offensichtlich unterschiedliche Flügelfärbungen entwickeln konnten, jedoch das Grundmuster der Flügelladerung einer langsamer ablaufenden Evolution unterliegt und somit die rezente disjunkte Verbreitungssituation (noch) nicht widerspiegelt.

Auch über einen größeren geographischen Raum und vor dem Hintergrund größerer zeitlicher Skalen lassen sich innerartliche Muster, die durch die Dynamik der Verbreitung (z. B. hervorgerufen durch die Klimaschwankungen des Pleistozäns, HEWITT 1996) entstanden sind, analysieren und interpretieren. Die weltweit vermutlich umfangreichste Sammlung von Schachbrettfaltern (*Melanargia* spp.), die von dem deutschen Kapuzinermönch, Pädagogen, Wissenschaftler und Naturschützer KARL EMIL WAGENER (1919-2004) zusammengetragen wurde, deckt weite Teile des Verbreitungsgebietes der jeweiligen Arten ab. Somit ist eine Probennahme ohne umfangreiche Reiseaktivitäten möglich. Der Schachbrettfalter *Melanargia galathea* (Abb. 2) ist eine thermophile Schmetterlingsart, die sich im Gegensatz zu kälteliebenden Arten wie *L. helle* während des letzten Glazials in südlich gelegene, wärmere Refugien zurückgezogen hat und in diesen geographisch voneinander getrennten sogenannten Refugialräumen Südeuropas (Iberien, Italien, Balkanhalbinsel) sowie in Nordafrika überdauerte und erst im Laufe der Erwärmung während des Postglazials und dem darauf folgenden Interglazial über weite Bereiche Mittel- und

Nordeuropas expandierte (HABEL et al. 2012). Geometrisch-morphometrische Analysen der Flügeladerstrukturen zeigen die Effekte dieser lange anhaltenden Isolation bzw. des Rückzugs in isolierte Refugialräume, die sich heute noch als intraspezifische (morphologische und genetische) Linien widerspiegeln. So entstanden drei morphologische Gruppen für *M. galathea*. Auf Basis dieser morphologischen und genetischen innerartlichen Gruppen lassen sich drei große Refugialräume ableiten: Nordafrika mit Sizilien, Italien und die Balkanhalbinsel. In Iberien entstand eine neue, eigenständige Art, *Melanargia lachesis*, dessen Flügeladerung sich deutlich von der Aderung ihrer Geschwisterart *M. galathea* unterscheidet (HABEL et al. 2011b). Es lassen sich also mit Hilfe von umfangreichem Sammlungsmaterial innerartliche Gruppen detektieren und auf dieser Basis sogenannte „Evolutionär Signifikante Einheiten“ (ESU-Konzept *sensu* MORITZ 1994) ableiten, die für den Erhalt der gesamten innerartlichen Variabilität eine große naturschutzbiologische Rolle spielen.

6. Abschließende Betrachtung

Die Beispiele verdeutlichen, dass man die Vergangenheit einbeziehen muss, um die aktuelle Struktur und Reaktion von Arten auf Umweltveränderungen zu verstehen. Molekulare Methoden und Ansätze aus der geometrischen Morphometrie sowie das Vorhandensein umfangreicher Serien, die zu einem bestimmten Zeitpunkt an einem bestimmten Ort gesammelt wurden, ermöglichen einen tiefen Einblick in Evolutionsprozesse, Anpassungsmechanismen und Veränderungen in Populationen sowie Reaktionen auf rezente Veränderungen der Habitatstrukturen. Man mag Freund oder Gegner aufgespießter und getrockneter oder in Alkohol konservierter Organismen sein, eine Schmetterlingssammlung als ästhetische Anordnung oder abstoßende Ansammlung von Totem empfinden; solche Proben ermöglichen uns aber heute wertvolle

Einblicke in die Vergangenheit und tragen zu einem besseres Verständnis der rasant ablaufenden Umweltveränderung bei. Mit der Entwicklung neuer Analysetechniken haben Sammlungen (z. B. von Naturkundemuseen) einen neuen, wissenschaftlichen Wert bekommen und bergen noch weitgehend verkannte Potenziale für die Naturschutzforschung.

Danksagung

Zahlreiche Arbeiten, auf die in diesem Beitrag verwiesen wurde, wurden mit der freundlichen Unterstützung folgender Naturkundesammlungen durchgeführt: Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig (Bonn); Zoologisches Museum Grindel (Hamburg); Aquazoo/Löbbecke-Museum (Düsseldorf); Naturkundemuseum Luxembourg (Luxemburg); Naturkundemuseum Bern (Schweiz); Biodokumentationszentrum Reden. Ich danke FRANK E. ZACHOS für die kritische Durchsicht einer ersten Version dieses Beitrages.

Literatur

- ADAMSKI, P., & WITOWSKI, Z.J. (2002): Increase in fluctuating asymmetry during a population extinction: the case of the apollo butterfly *Parnassius apollo frankenbergeri* in the Pieniny Mts. *Biologia* 57: 597–601.
- ANGELONI, F., OUBORG, N.J., & LEIMU, R. (2011): Meta-analysis on the association of population size and life history with inbreeding depression in plants. *Biological Conservation* 144: 35–43.
- AUGENSTEIN, B., ULRICH, W., & HABEL, J.C. (2012): Changing biota in fragmented grasslands of Central Europe. *Journal of Basic and Applied Ecology* 13: 715–724.
- BERG, D. (2013): Morphologische Validierung der Taxonomie der Schmetterlingsart *Lycaena helle* (Lepidoptera: Lycaenidae). Masterarbeit, Universität Trier.
- BIJLSMA, R., BUNDGAARD, J., & BOEREMA, A.C. (2000): Does inbreeding affect the extinction risk of small populations?: predictions from *Drosophila*. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 502–514.

- BOUZAT, J.L., PAIGE, K.N., & LEWIN, H.A. (1998): The ghost of genetic diversity past: historical DNA analysis of the greater prairie chicken. *American Naturalist* 152: 1-6.
- CRISPO, E., & CHAPMAN, L.J. (2009): Temporal variation in population genetic structure of a riverine African cichlid fish. *Journal of Heredity* 101: 97-106.
- DEAN, M.D., & BALLARD, J.W. (2004): Linking phylogenetics with population genetics to reconstruct the geographic origin of a species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32: 998-1009.
- DREES, C., MATERN, A., RASPLUS, J.-Y., TERLUTTER, H., ASSMANN, T., & WEBER, F. (2008): Microsatellites and allozymes as the genetic memory of habitat fragmentation and defragmentation in populations of the ground beetle *Carabus auronitens* (Col., Carabidae). *Journal of Biogeography* 35: 1937-1949.
- FILZ, K.J., ENGLER, J.O., STOFFELS, J., WEITZEL, M., & SCHMITT, T. (2013): Missing the target? A critical view on butterfly conservation efforts on calcareous grasslands in south-western Germany. *Biodiversity and Conservation* 22: 2223-2241.
- FISCHER, K., SCHUBERT, E., & LIMBERG, J. (2013): Caught in a trap: How to preserve a post-glacial relict species in secondary habitat? In: HABEL, J.C., SCHMITT, T., & MEYER, M. (eds): *Jewels in the mist – a monography on the Violet Copper *Lycaena helle**. Pensoft Publishers; Sofia.
- FRANKHAM, R. (2005): Genetics and extinction. *Biological Conservation* 126: 131-140.
- FRANKLIN, I.F., & FRANKHAM, R. (1998): How large must populations be to retain evolutionary potential? *Animal Conservation* 1: 69-73.
- GILBERT, M.T.P., MOORE, W., MELCHIOR, L., & WOROBAY, M. (2007): DNA extraction from dry museum beetles without conferring external morphological damage. *PLoS ONE* 2: e272.
- GOMAA, N.H., MONTESINOS-NAVARRO, A., ALONSO-BLANCO, C., & PICO, F.X. (2011): Temporal variation in genetic diversity and effective population size of Mediterranean and subalpine *Arabidopsis thaliana* populations. *Molecular Ecology* 20: 3540-3554.
- GROOMBRIDGE, J.J., JONES, C.G., BRUFORD, M.W., & NICHOLS, R.A. (2000): 'Ghost' alleles of the Mauritius kestrel. *Nature* 403: 616.
- HABEL, J.C., & SCHMITT, T. (2012): The burden of genetic diversity. *Biological Conservation* 147: 270-274.
- HABEL, J.C., & ZACHOS, F.E. (2012): Habitat fragmentation versus fragmented habitats. *Biodiversity and Conservation* 21: 2987-2990.
- HABEL, J.C., FINGER, A., SCHMITT, T., & NÈVE, G. (2011a): Changing over time: 15 years of isolation influence the population genetic structure of the endangered butterfly *Lycaena helle*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 49: 25-31.
- HABEL, J.C., LENS, L., RÖDDER, D., & SCHMITT, T. (2011b): 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., REUTER, M., DREES, C., & PFAENDER, J. (2012): Does isolation affect phenotypic variability and fluctuating asymmetry in the endangered Red Apollo? *Journal of Insect Conservation* 16: 571-579.
- HABEL, J.C., ZACHOS, F.E., FINGER, A., MEYER, M., LOUY, D., ASSMANN, T., & SCHMITT, T. (2009): Unprecedented long-term genetic monomorphism in an endangered relict butterfly species. *Conservation Genetics* 10: 1659-1665.
- HANSKI, I. (1999): Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos* 87: 209-219.
- HANSSON, B., & WESTERBERG, L. (2002): On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations. *Molecular Ecology* 11: 2467-2474.
- HEWITT, G.M. (1996): Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 87-112.
- HOELZEL, A.R., FLEISCHER, R.C., CAMPAGNA, C., LE BOEUF, B.J., & ALVORD, G. (2002): Impact of a population bottleneck on symmetry and genetic diversity in the northern elephant seal. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 567-575.
- KELLER, I., & LARGIADÈR, C.R. (2003): Recent habitat fragmentation caused by major roads leads to reduction of gene flow and loss of genetic variability in ground beetles. *Proceedings of the Royal Society London B* 270: 417-423.
- KELLER, I., EXCOFFIER, L., & LARGIADÈR, C.R. (2005): Estimation of effective population size and detection of a recent population decline coinciding with habitat fragmentation in a ground beetle. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 90-100.
- KELLER, L.F., & WALLER, D.M. (2002): Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 230-241.

- KINKLER, H., LÖSER, S., & RHENELT, K. (1987): 10 Jahre Erforschung des Moselapollofalters *Parnassius apollo vinningensis* Stichel, 1899 (Lepidoptera, Papilionidae). Mitteilungen der deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie 5: 114-115.
- KLEPPE, K. (1971): Studies on polynucleotides. XCVI. Repair replications of short synthetic DNAs as catalyzed by DNA polymerases. Journal of Molecular Biology 56, 341-361.
- KLINGENBERG, C.P., & MCINTYRE, G.S. (1998): Geometric morphometrics of developmental instability: analysing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods. Evolution 52: 1262-1275.
- KRISTENSEN, T.N., LOESCHKE, V., & HOFFMANN, A.A. (2008): Linking inbreeding effects in captive populations with fitness in the wild: Release of replicated *Drosophila melanogaster* lines under different temperatures. Conservation Biology 22: 189-199.
- LEIMU, R., MUTIKAINEN, P., KORICHEVA, J., & FISCHER, M. (2006): How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? Journal of Ecology 94: 942-952.
- LENS, L., VAN DONGEN, S., & MATTHYSEN, E. (2001): Fluctuating asymmetry acts as an 'early warning system' in the critically-endangered Taita Thrush. Conservation Biology 77: 27-38.
- LENS, L., VAN DONGEN, S., WILDER, C.M., BROOKS, T.M., & MATTHYSEN, E. (1999): Fluctuating asymmetry increases with habitat disturbance in seven bird species of a fragmented afro-tropical forest. Proceedings of the Royal Society London 266: 1241-1246.
- MATTERN, S. (2012): Vergleichende Untersuchung der fluktuierenden Asymmetrie von *Lycaena helle*-Vorkommen des Alpenraumes, luxemburgischer und westdeutscher Populationen. Bachelorarbeit, Universität Trier.
- MEGLÉCZ, E., PETENIAN, F., DANCHIN, E., COER D'ACIER, A., 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.
- MEYER M. (1982): Les races européennes de *Lycaena helle* Dennis and Schiffermüller, 1775 et leurs biotops. Proceedings of the 3rd Congress on European Lepidoptera, Cambridge: 125-137.
- MORITZ, C. (1994): Defining evolutionarily significant units for conservation. Trends in Ecology and Evolution 9: 373-375.
- NABOKOV, V. (1993): Deutliche Worte, Interviews, Leserbriefe, Aufsätze. Gesammelte Werke Bd. 20, Rowohlt Verlag GmbH; Reinbek bei Hamburg.
- PHALAN, B., ONIAL, M., BALMFORD, A., & GREEN, R.E. (2011): Reconciling food production and biodiversity conservation: land sharing and land sparing compared. Science 333: 1289-1291.
- Ricketts, T. (2001): The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes. The American Naturalist 158: 87-99.
- SEGERER, A.H. (2012): Die physikalisch-geochemischen Grundlagen des planetaren Klimas und die Auswirkungen auf die öffentliche Diskussion – potenzielle Fallstricke für Öko-faunisten. Nachrichtenblatt der bayerischen Entomologen 61: 32-45.
- SELKOE, T., & TOONEN, R.J. (2006): Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. Ecology Letters 9: 615-629.
- TSCHARNTKE, T., CLOUGH, Y., WANGER, T.C., JACKSON, L., MOTZKE, I., PERFECTO, I., VANDERMEER, J., & WHITBREAD, A. (2012): Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. Conservation Biology 151: 53-59.
- WANDELER, P., HOECK, P.E.A., & KELLER, L.F. (2007): Back to the future: museum specimens in population genetics. Trends in Ecology and Evolution 22: 634-642.
- ZACHOS, F.E., HARTL, G.B., & SUCHENTRUNK, F. (2007): Fluctuating asymmetry and genetic variability in the roe deer (*Capreolus capreolus*): a test of the developmental stability hypothesis in mammals using neutral molecular markers. Heredity 98: 392-400.

Dr. Jan Christian Habel
 Department of Ecology and Ecosystem
 Management
 Technische Universität München
 Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2
 D-85350 Freising-Weihenstephan
 E-Mail: Janchristianhabel@gmx.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2013

Band/Volume: [25](#)

Autor(en)/Author(s): Habel Jan Christian

Artikel/Article: [Die Relevanz von Zeitreihen in der Naturschutzbiologie. The Relevance of Time Series in Conservation Biology 193-204](#)