Glaziale Refugien und postglaziale Arealausweitung von Polyommatus coridon (Lepidoptera: Lycaenidae)

Schmitt, Thomas

1. Einleitung

Noch vor weniger als 15.000 Jahren war Mitteleuropa nördlich von Alpen und Karpaten bedeckt mit weiten Periglazialtundren und Kältesteppen. Flora und Fauna unterschieden sich grundlegend von den heutigen Verhältnissen (Frenzel 1959, 1960, Frenzel et al. 1992). Wärmeliebende Arten waren weitgehend in mediterrane Refugien im südlichen Europa abgedrängt, kontinentale häufig nach Osten in die sibirischen Rückzugsgebiete (DE LATTIN 1967, VARGA 1977, ZAHM 1999).

Das Ende des Würm-Glazial vor etwa 11.500 Jahren war verbunden mit dramatischen klimatischen Veränderungen (Frenzel 1959, 1960, Frenzel et al. 1992, Gliemeroth 1995), die zu starken Verschiebungen in den Arealen zahlreicher Tier- und Pflanzenarten führte (de Lattin 1967). Viele Taxa der mitteleuropäischen Tundren und Kältesteppen zogen sich, bedingt durch die für sie ungünstigen klimatischen Bedingungen, nach Nordeuropa oder in die Hochgebirge zurück. In diesen Bereichen befinden sich die oreo-tundralen Faunenelemente aktuell in warmzeitlichen Rückzugsgebieten (de Lattin 1967, Varga 1977). Das postglaziale Mitteleuropa wurden durch aus dem Süden (mediterrane Faunenelemente) und dem Osten (sibirische Faunenelemente sensu lato) eindringende Arten besiedelt. Thermophile mediterrane Taxa konnten mit zunehmender Erwärmung immer weiter nach Norden vordringen. In vielen Fällen kam es in Mitteleuropa zu Kontakten von verschiedenen genetischen Linien innerhalb einer Art, die sich aus unterschiedlichen Glazialrefugien ableiten (Comes & Kadereit 1998, Taberlet et al. 1998, Thompson 1999, Varga 1995).

Die Veränderungen der Zusammensetzung der westpaläarktischen Flora, insbesondere bei Bäumen, konnten schon seit längerer Zeit über die Analyse von Pollendiagrammen genauer untersucht werden (Bertolani-Marchetti 1985, Gliemeroth 1995, Huntley & Birks 1983, Straka 1970, Willis et al. 1995 etc.). Auch für Tiere, wie etwa Landgastropoden (z.B. Füköh et al. 1995, Hertelendy et al. 1992), existieren vergleichbare Untersuchungen. Insbesondere für Insekten war es jedoch weitgehend nicht möglich, solche direkten Nachweise durchzuführen. Deshalb zogen viele biogeographische Arbeiten ihre Rückschlüsse vornehmlich auf der Basis von Verbreitungsmustern und deren vergleichender Analyse, sowie aus den ökologischen Ansprüchen der Spezies (Hesselbarth et al. 1995, de Lattin 1957a, b, 1958, 1967, Varga 1977, Zahm 1999 etc.). Dies änderte sich mit dem "Einzug" der molekularen Genetik in diesen Bereich und dem Entstehen der Phylogeographie (Avise et al. 1987, Roderick 1996), in der insbesondere Phänomene im Grenzbereich zwischen Makro- und Mikroevolution untersucht werden.

Mit den zur Verfügung stehenden technischen Möglichkeiten wurden die Fragestellungen der klassischen Biogeographie erneut unter einem erweiterten Blickwinkel bearbeitet. Hierbei konnten zahlreiche auf chorologischen, taxonomischen und ökologischen Analysen basierende biogeographische Hypothesen bestätigt und verfeinert werden. So wurden die unterschiedlichen glazialen Refugialbereiche des Mittelmeergebiets bestätigt, und auch Beispiele für das sibirische Refugium sensu lato durch genetische Untersuchungen gefunden (Cooper et al 1995, Demesure et al. 1996, Dumoulin-Lapègue et al. 1997, Konnert & Bergmann 1995, Lagercrantz & Ryman 1990, Taberlet & Bouvet 1994, Taberlet et al. 1994, 1998, Wallis & Arntzen 1989). Solche Untersuchungen erlaubten auch, polyzentrische Arten genetisch von monozentrischen zu trennen, was rein aufgrund morphologischer Untersuchungen oft schwierig oder gar nicht durchführbar ist. Hierbei konnten Rückschlüsse auf Ausbreitungsrouten und die Verbreitungsgrenzen unterschiedlicher genetischer Linien polyzentrischer Arten gezogen werden.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit untersuchte ich die populationsgenetischen Strukturen des Silbergrünen Bläulings *Polyommatus coridon*. Dabei wurde das Ziel verfolgt, die würmglazialen Refugialräume der Art zu klären und Rückschlüsse auf die postglazialen Arealausweitungen zu ziehen.

Der Silbergrüne Bläuling besiedelt ein Gesamtareal, das sich - je nach Artdefinition - von Zentralspanien (Schurian 1989), Nordkastilien (Fernández-Rubio 1991) bzw. Südfrankreich (Mensi et al. 1988) im Südwesten und Südostengland im Nordwesten (Bink 1992, Emmet & Heath 1990) inselhaft über das gemäßigte Europa erstreckt (Delmas & Maechler 1999, Gonseth 1987, Kraus 1993, Kudrna 1994, Osthelder 1925, Reichl 1992, Reinhardt 1983, Wolfsberger 1971). Die Art fehlt weitgehend in den Niederlanden (Geraedts 1986, Wynhoff et al. 1992). In Deutschland verläuft die Nordgrenze der Verbreitung am Nordrand der Mittelgebirge (Bink 1992) und erreicht an der Oder fast die Ostsee (Reinhardt 1983). In Polen ist sie bis zur Ostsee verbreitet (Buszko 1997), und auf dem Balkan erreicht sie das nördliche und zentrale Griechenland (Pamperis 1997). In Skandinavien fehlt die Art (Henriksen & Kreutzer 1982). Im Osten kann sie bis in die Steppen nördlich des Kaspischen Meeres angetroffen werden (Anikin et al. 1993, Korschunov & Gorbunov 1995, Lukhtanov & Lukhtanov 1994), ist aber abgesehen von einem Exemplar unbekannt aus der Türkei (Hesselbarth et al. 1995).

Die Art wurde in eine Vielzahl von verschiedenen Rassen aufgespalten (Seitz 1909, 1932), die sich jedoch morphologisch oft kaum unterscheiden und deren Abgrenzung meistens nur auf einer kleinen Anzahl von Tieren beruhte. In seiner Revision der Lysandra-Gruppe geht Schurian (1989) von insgesamt sechs Unterarten von P. coridon aus: die Nominatform im westlichen und südöstlichen Europa, P. coridon borussia (Dadd 1908) im östlichen Europa, P. coridon asturiensis (de Sagarra 1924) beschränkt auf Nordspanien, P. coridon caelestissimus (Verity 1921)

endemisch in Zentralspanien, *P. coridon apennina* (Zeller 1847) in Mittelitalien und *P. coridon nufrellensis* (Schurian 1977) endemisch für Korsika. Später wurden kleine Populationen auf Sardinien gefunden und als *P. coridon gennargenti* (Leigheb 1987) beschrieben.

P. coridon ist eine typische Art für das lückige Mesobromion und insbesondere in Kalkgebieten in xerothermen Magerrasen eine der häufigsten Bläulingsarten (EBERT & RENNWALD 1991, KOCH 1984, SCHMIDT-KOEHL 1977, SCHMITT 1998, ULRICH 1992, WEIDEMANN 1986). Seine Raupe frißt bevorzugt an Hippocrepis comosa (DE BAST 1987, EBERT & RENNWALD 1991, FIEDLER et al. 1992, SCHURIAN 1976, 1989, WEIDEMANN 1986); Coronilla varia ist insbesondere im östlichen Europa von großer Bedeutung (SCHURIAN 1989). Die Raupen leben in Trophobiose mit verschiedenen Ameisenarten (FIEDLER 1987, 1990, FIEDLER et al. 1992, MASCHWITZ & FIEDLER 1988, SCHURIAN 1989), wie auch zahlreiche weitere Lycaeniden (FIEDLER 1991, NEW 1993). P. coridon ist univoltin und fliegt in einer langen Flugzeit von Juli bis September (BINK 1992, EBERT & RENNWALD 1991, WEIDEMANN 1986).

2. Material und Methode

Die Schmetterlingen wurden im Freiland gefangen, direkt in flüssigem Stickstoff eingefroren und so gelagert.

Zur Elektrophorese wurde eine Hälfte des Abdomens in Pgm-Puffer (Harris & Hopkinson 1978) durch Ultraschall homogenisiert und bei 17.000 g für 5 min zentrifugiert. Die Analyse wurde mittels Zelluloseacetat-Elektrophorese durchgeführt (Hebert & Beaton 1993). Insgesamt wurden 17 Enzymsysteme mit 20 Loci untersucht. Es wurden vier Puffersysteme eingesetzt: Tris-Borat pH=8,9 (angepaßt von TB pH 7,0 (Shaw & Prasad 1970)), Tris-Citrat pH=8,2 (Richardson 1983), Tris-Glycin pH=8,5 (Hebert & Beaton 1993) and Tris-Maleinsäure pH=7,0 (angepaßt von TM pH=7,8 (Richardson 1983)). Alle Puffer wurden bei 200 V zwischen 30 und 50 min eingesetzt.

Alle Loci zeigten Bandenmuster, die typisch sind für bekannte Quartärstrukturen bei autosomaler Vererbung (RICHARDSON 1983). Das am langsamsten wandernde Allel wurde mit 1 bezeichnet, das nächst langsamste mit 2, usw.

Die genetische Differenzierung wurde durch $F_{\rm IS}$, $F_{\rm IT}$ and $F_{\rm ST}$ quantifiziert, wobei die F-Statistik von Weir & Cockerham (1984) eingesetzt wurde. Genetische Distanzen zwischen den Proben wurden mit Nei's genetischen Standarddistanzen berechnet (Nei 1978). Für diese Berechnungen wurde das Programmpaket G-STAT (Siegismund 1993) eingesetzt. Die Beziehung zwischen den Proben wurde über die neighbor joining- und die UPGMA-Methode mit dem Programmpaket PHYLIP (Felsenstein 1993) untersucht. Unterschiede zwischen Mittelwerten wurden über t-Tests überprüft. χ^2 -Tests auf Homogenität wurden für den Vergleich der

Allelverteilungen eingesetzt. Alle statistischen Berechnungen wurden mit STATI-STICA (Stat Soft inc. 1993) durchgeführt.

3. Ergebnisse

3134 Imagines aus 75 Populationen wurden enzymelektrophoretisch untersucht. 69 der Proben umfaßten mehr als 30 Individuen; für die statistischen Auswertungen wurden nur diese Proben berücksichtigt. Alle untersuchten Loci erwiesen sich in mindestens einer Population als polymorph. Die Anzahl der insgesamt unterschiedenen Allele schwankte zwischen vier und 18. Die Parameter der genetischen Heterogenität der Populationen sind in Tabelle 1 zusammengefaßt.

Tab.1: Mittelwerte der untersuchten Parameter der genetischen Heterogenität von *P. coridon* mit Minima und Maxima.

He: erwarteter Heterozygotiegrad; Ho: beobachteter Heterozygotiegrad; P95: Polymorphiegrad auf 95%-Niveau; P tot: gesamter Polymorphiegrad; Allele: durchschnittliche Allelzahl pro Locus

	Durchschnitt	Minimum	Maximum
Не	20,0% (± 1,6)	16,2%	24,0%
Но	19,2% (± 1,7)	15,7%	23,6%
P95	53,8% (± 6,2)	45%	70%
P tot	75,5% (± 8,3)	55%	95%
Allele	2,65 (± 0,30)	1,9	3,5

3.1 Großräumige genetische Strukturierung von P. coridon

Für die großräumige genetische Analyse wählte ich 36 Proben aus, die sich gleichmäßig über das gesamte Untersuchungsgebiet verteilten. (Die zur Verfügung stehende EDV-Ausstattung erlaubte keine Gesamtbearbeitung aller Daten.) Die genetischen Distanzen (Nei 1978) variierten zwischen 0,014 und 0,069. Die Berechnung des $F_{\rm ST}$ -Wertes über alle 36 Proben ergab 0,060 (\pm 0,007). Für $F_{\rm IS}$ wurde mit 0,018 (\pm 0,008) ein deutlich geringerer, aber ebenfalls signifikant von Null unterschiedener Wert geschätzt. Ein UPGMA-Diagramm zeigte die Aufspaltung von *P. coridon* in eine westliche und eine östliche Gruppe, die voneinander eine durchschnittliche genetische Distanz nach Nei (1978) von 0,041 (\pm 0,010) besaßen. Diese Zweiteilung ist auch unmittelbar in den Allelfrequenzen nachvollziehbar.

Die östliche Gruppe repräsentiert die Nominatform, die westliche *P. coridon apennina* (Zeller 1847).

3.2 Die westliche Gruppe von P. coridon

Für die während der Hauptflugzeit gefangen 39 Populationen von P. coridon apennina wurde ein F_{sr} -Wert von 0,021 (\pm 0,002) und ein F_{ls} von 0,028 (\pm 0,009) berechnet. Als mittlere genetische Distanz nach N_{EI} (1978) wurde 0,020 (\pm 0,004) ermittelt. Das Maximum lag bei 0,041. Basierend auf den genetischen Distanzen erstellte ich Verwandtschaftsphänogramme. Für die in diesem Diagramm zusammen clusternden Proben aus Süddeutschland (alle Proben aus Baden-Württemberg und Bayern sowie Craula und Schloß Böckelheim) wurde ein F_{sr} -Wert von 0,010 (\pm 0,002) berechnet. Die Proben aus Frankreich und Italien wiesen signifikant höhere Werte für die Anzahl der Allele pro Locus auf als die deutschen. Auch für He, Ho und P95 wurden zwischen verschiedenen Regionen vergleichbare Unterschiede festgestellt.

3.3 Die östliche Gruppe von P. coridon

Für die 18 Populationen der Nominatform wurde ein F_{ST} -Wert von 0,028 (\pm 0,005) und ein F_{IS} von 0,037 (\pm 0,013) berechnet. Der Mittelwert der genetischen Distanz (NEI 1978) betrug 0,022 (\pm 0,003) (Minimum 0,015; Maximum 0,037). Verwandtschafts-Phänogramme wurden auf Basis der genetischen Distanzen erstellt.

Die durchschnittliche Allelzahl pro Locus nahm von Süden (Westungarn 2,99 \pm 0,12) nach Norden (Brandenburg 2,16 \pm 0,25) signifikant ab (Spearman-Rangkorrelation, p<0,0001). Auch die weiteren untersuchten Parameter der genetischen Vielfalt zeigten signifikante Unterschiede zwischen den Regionen.

Eine Korrelationsanalyse zeigte einen signifikanten Zusammenhang (p<0,0001, Mantel-Test signifikant) zwischen geographischer und genetischer Distanz. Der Regressionskoeffizient r wurde mit 0,39 berechnet.

4. Diskussion

4.1 Subspezifische Differenzierung bei P. coridon

Aufgrund der deutlichen Differenzierung von *P. coridon* in zwei genetische Großgruppen vermute ich, daß westliche und östliche Populationen zwei unterschiedlichen Subspezies angehören.

Dieses Ergebnis stimmt mit Befunden von DE LESSE (1969) überein, der zwei durch die Anzahl ihrer Chromosomen unterschiedene Gruppen feststellte: eine Westgruppe mit 87 oder 88 Chromosomen in Italien und Frankreich sowie eine Ostgruppe mit 90 bis 92 Chromosomen auf dem Balkan. Auch phänotypische Differenzierungen zwischen Ost- und Westgruppe (T. Schmitt unpublizierte Daten) stimmen mit der Verbreitung der beiden Genotypen überein.

Poolt man alle diese Daten, so besiedelt die westliche Subspezies Italien, Frankreich, die westlichen, südlichen und nördlichen Alpen sowie weite Bereiche Deutschland, wo sie in Thüringen ihren nordöstlichsten Punkt erreicht. Die östliche Subspezies ist auf dem gesamten Balkan, in Ungarn, der Slowakei, der Tschechischen Republik, den östlichen Alpen (alle Bereiche, die nach Osten drainiert werden) und im nordöstlichen Deutschland (Brandenburg, Sachsen, Teile Sachsen-Anhalts) verbreitet. Die Bergregionen zwischen Deutschland und der Tschechischen Republik (Bayerischer Wald, Böhmerwald und Erzgebirge) wirkten wahrscheinlich als Migrationsbarrieren für beide Taxa.

Die subspezifische Differenzierung fand vermutlich im Würm-Glazial in zwei unterschiedlichen Refugien statt: Ein westliches Refugium in Italien, das möglicherweise bis nach Südost-Frankreich reichte, und ein östliches Refugium in der pontomediterranen Region (siehe Abb. 1). Dies weicht von der Meinung Varga's (1977) ab, der nur ein Refugium im pontomediterranen Bereich postuliert. Auch Osthelder (1925) bezeichnet die Art in Bayern als mediterran-pontisch. Zahm (1999) stuft mittelitalienische und de Lattin (1957a) pfälzische Populationen als adriatomediterrane Elemente ein, was in Übereinstimmung mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit steht. Der von Hesselbarth et al. (1995) angegebene europäisch-thrakische Verbreitungstyp paßt zu diesen beiden Ausbreitungszentren. Daß *P. coridon* während des Glazials auch nördlich des Schwarzen Meeres aufgetreten sein könnte (Varga 1977), erscheint aufgrund seiner im Vergleich mit *P. bellargus* in Südrußland weiteren Verbreitung als wahrscheinlich.

Eine nomenklatorische Recherche ergab, daß die östliche Subspezies die Nominatform von *P. coridon* repräsentiert, denn der Typenfundort Graz in den östlichen Alpen befindet sich in der Region, die von morphologisch dem östlichen Taxon zuzurechnenden Individuen besiedelt wird.

P. coridon borussia (Dadd 1908) kann genetisch nicht als Subspezies angesehen werden, auch wenn die Individuen Brandenburgs und weiterer Gebiete des nordöstlichen Mitteleuropas häufig etwas dunkler gefärbt und größer sind als die Nominatform. Die genetische Differenzierung dieser peripheren Gruppe war etwas höher als bei zentraleren Populationen, sie clusterten aber ansonsten zufällig mit den anderen Populationen der Nominatform. Eventuell kann die Bezeichnung f. borussia für besonders große Individuen mit dunkler blauen Flügeln verwendet werden.

In der westlichen Gruppe ist das älteste beschriebene Taxon *P. coridon apennina* (Zeller 1847), das zuerst für Populationen aus Mittelitalien benutzt wurde. Da diese genetisch auf subspezifischer Ebene nicht von Populationen aus Frankreich, weiten Bereichen der Alpen und Deutschlands zu trennen sind, sollten alle diesem Taxon zugerechnet werden.

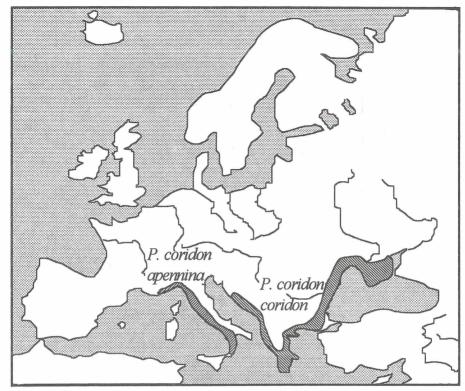


Abb. 1: Mögliche Ausdehnung der glazialen Refugialräume von *P. coridon* während des Würm-Glazials.

Das adriatomediterrane Refugium von P. coridon apennina ist nach links schraffiert, das pontomediterrane von P. c. coridon nach rechts schraffiert dargestellt.

4.2 Genetische Strukturierung der westlichen P. coridon apennina

Während des Würm-Glazials konnte P. coridon apennina als xerothermophiler Schmetterling (EBERT & RENNWALD 1991, ULRICH 1992, WEIDEMANN 1986) nicht in Mitteleuropa überleben, weshalb diese Region erst postglazial besiedelt wurde.

Zwischen Populationen aus dem postulierten Refugium und dessen Umgebung (Italien und Südost-Frankreich) und dem restlichen Frankreich konnten keine signifikanten Unterschiede in der Allelzahl pro Locus sowie den anderen die genetische Diversität reflektierenden Parametern nachgewiesen werden. Dies spricht dafür, daß entweder (1) die Arealausweitung auf weite Bereiche Frankreichs so früh im Postglazial erfolgte, daß eventueller Allelverlust durch Genfluß wieder ausgeglichen wurde, oder (2) die naturräumlichen Bedingungen im östlichen Frankreich mit ausgedehnten Kalkgebieten für den Silbergrünen Bläuling so günstig waren,

daß es zu keinen ausgeprägteren genetischen Flaschenhälsen bei der Besiedlung dieses Gebietes kam

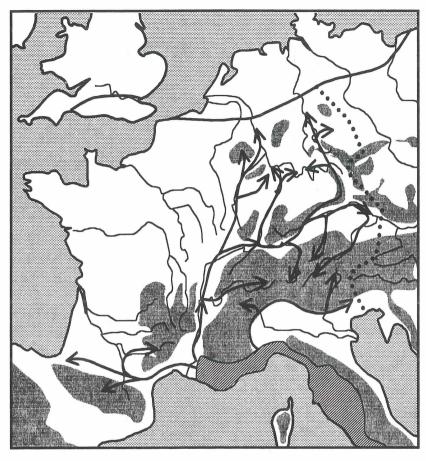


Abb. 2: Mögliche postglaziale Hauptausbreitungsachsen von P. coridon apennina.

Die vermutlichen Hauptausbreitungsachsen sind durch Pfeile symbolisiert. Das postulierte adriatomediterrane Refugium ist schraffiert, Bergregionen sind gerastert hervorgehoben. Die aktuelle nördliche Verbreitungsgrenze ist durch eine durchgezogene Linie, die Kontaktzone zu P. c. coridon durch eine punktierte Linie dargestellt.

Im Gegensatz hierzu konnte von Frankreich nach Deutschland genetische Verarmung festgestellt werden. Außerdem bildeten alle Proben Süddeutschlands eine geschlossene Gruppe mit geringer genetischer Differenzierung. Dies dürfte durch die Besiedlung dieser Region durch die Burgundische Pforte zwischen den Alpen im Süden und den Vogesen im Norden begründet sein, die als genetischer Flaschen-

Verh. Westd. Entom. Tag 1999, S. 65 -79, Löbbecke-Mus., Düsseldorf 2000

hals gewirkt haben dürfte. Alle Proben aus der Schwäbischen Alb, dem Fränkischen Jura und südwestlichen Thüringen bildeten eine Untergruppe. Diese Populationen sind über einen großen Gebirgsbogen aus Kalkstein verbunden, der eine hohe Dichte an für die Art geeigneten Habitaten besitzt, so daß er als Migrationskorridor fungiert haben könnte.

Die Populationen des westrheinischen Deutschlands clusterten weitgehend zusammen mit den französischen. Außerdem wiesen sie eine vergleichsweise größere genetische Differenzierung zwischen den Populationen auf als die süddeutschen. Ich vermute daher, daß der westrheinische Bereich Deutschlands aus Lothringen über die Mosel als einer Hauptwanderungsachse besiedelt wurde und die Populationen keinem einheitlichen genetischen Flaschenhals unterlagen sondern möglicherweise durch verschiedenen lokale Flaschenhälse verarmten.

Abbildung 2 veranschaulicht die vermuteten postglazialen Hauptausbreitungsachsen von *P. coridon apennina*, die eine Quintessenz aus den von mir erhobenen genetischen Daten sowie allgemeinen biogeographischen Überlegungen darstellen.

4.3. Genetische Strukturierung der östlichen P. c. coridon

Wie gezeigt werden konnte, verringert sich die Anzahl der Allele pro Locus von Westungarn bis Brandenburg. Dieses Ergebnis interpretiere ich durch den sequentiellen Verlust von Allelen bei der nordwärts gerichteten Besiedlung des östlichen Europas aus dem pontomediterranen Refugium.

Von den untersuchten Regionen wurde wohl das westliche Ungarn im Postglazial zuerst von *P. c. coridon* besiedelt, weshalb hier die höchste Anzahl an Allelen pro Locus gefunden wurde. Ich vermute daher, daß Westungarn vom westlichen Rand des Refugiums her auf dem Weg über die dinarischen Kalkgebirge erreicht wurde, von wo durch einen weiteren Vorstoß Nordost-Ungarn besiedelt wurde. Die Einwanderung über die Eiserne Pforte (Donaudurchbruch durch die südlichen Karpaten) sehe ich als die weniger wahrscheinliche Expansionsroute an: (1) Das östliche Karpatenbecken (insbesondere der transsylvanische Raum) bietet naturräumlich und aufgrund der Bodenverhältnisse deutlich suboptimale Bedingungen für *P. coridon*. Rezent ist es nur schwach durch die Art besiedelt und auch für eine Ausbreitung existierten wohl keine guten Bedingungen. (2) Auf diesem Weg wären Westund Nordost-Ungarn, die sich in ihren Allelzahlen unterscheiden, die gleiche Wanderungsdistanz vom Refugium entfernt.

Von Ungarn aus sollten dann die weiter nördlich gelegenen Bereiche über zwei Routen besiedelt worden sein: (1) von Westungarn entlang des östlichen Alpenvorlandes, und von dort über die Porta Hungarica in die Westslowakei und nach Tschechien und (2) von Nordost-Ungarn in die zentrale und östliche Slowakei. Hierbei fand Allelverlust statt.

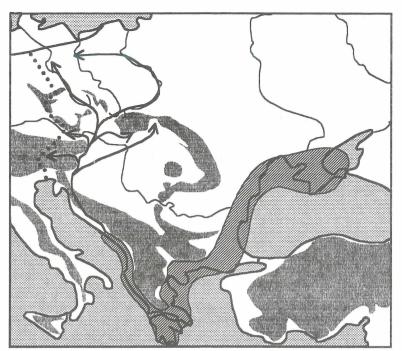


Abb. 3: Mögliche postglaziale Hauptausbreitungsachsen von *P. c. coridon* im östlichen Mitteleuropa.

Die vermutlichen Hauptausbreitungsachsen sind durch Pfeile symbolisiert. Das vermutete pontomediterrane Refugium ist schraffiert, Bergregionen sind gerastert hervorgehoben. Die nördliche Verbreitungsgrenze ist durch eine durchgezogene Linie, die Kontaktzone zu P. c. apennina durch eine punktierte Linie dargestellt.

Möglicherweise erreichte *P. c. coridon* über die nördliche Grenzregion zwischen Mähren und der Slowakei (Mährische Pforte) die Weichsel, über die eine Ausbreitung nach Norden erfolgte, von wo durch eine westwärts gerichtete Ausdehnung, eventuell dem Thorn-Eberswalder-Urstromtal folgend, Brandenburg besiedelt werden konnte. Diese Hypothese könnte auch eine Erklärung für die besonders starke genetische Verarmung der brandenburgischen Populationen darstellen. Alternativ könnte Brandenburg auch über die Oder besiedelt worden sein. Dies erachte ich jedoch aufgrund der für die Art über weite Bereiche des Oderlaufs ungünstigen Verhältnisse (zu acidophile Bodenverhältnisse für ausreichendes Auftreten der Raupenfutterpflanzen) als weniger wahrscheinlich.

Abbildung 3 liefert einen Überblick über die von mir vermuteten Ausbreitungskorridore.

5. Danksagung

Ich danke Prof. Dr. Alfred Seitz (Mainz) für die Möglichkeit, diese Untersuchungen in seiner Arbeitsgruppe durchführen zu können. Außerdem danke ich Dr. Harald Schreiber und Dr. Norbert Zahm von der

Universität des Saarlandes für die Probe aus dem Gran Sasso sowie vielen weiteren Kollegen für die freundliche Unterstützung beim Auffinden von Flugstellen und die gemeinsamen Exkursionen. Ebenfalls danke ich den lokalen Behörden in Saarbrücken, Trier, Koblenz, Neustadt (Weinstraße), Freiburg, Erfurt, Potsdam, Würzburg, Ansbach, Bayreuth, Regensburg, München und Verona sowie den Umweltministerien in Prag, Bratislava und Budapest für die Sammelgenehmigungen und die Erlaubnis, in verschiedenen geschützten Bereichen arbeiten zu dürfen. Dank schulde ich auch dem Zentrum für Umweltforschung (ZFU) der Johannes Gutenberg-Universität Mainz und der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG, Förderungsnummer SE 506/6-1) für die finanzielle Unterstützung sowie dem Graduiertenkolleg des ZFU für das Promotionsstipendium.

6. Literaturverzeichnis

- ANIKIN, V.V., SACHKOV, S.A. & V.V. ZOLOTUHIN (1993): "Fauna lepidopteriologica Volgo-Uraliensis" 150 years later: changes and additions, Part 1. Rhopalocera (Insecta, Lepidoptera). Atalanta 24: 89-120.
- Avise, J.C., Arnold, J., Ball, R.M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J.E., Reeb, C.A. & N.C. Sanders (1987): Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. Ann. Rev. Ecol. System. 18: 489-522.
- Bast, B. DE (1987): À propos de la biologie de Lysandra coridon (PODA, 1761) (Lep., Lycaenidae). Linn. belg. (N.S.) 11: 85-88.
- Bertolani-Marchetti, D. (1985): Pollen paleoclimatology in the Mediterranean since the Messinian time. In: Stanley, D.J. & F.-C. Wezel (Hrsg.): Geological evolution of the Mediterranean Basin. Springer Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo: 525-543.
- B_{INK} , F.A. (1992): Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa. Schuyt & Co. Uitgevers en Importeurs, Haarlem.
- Buszko, J. (1997): Atlas rozmieszczenia motyli dziennych w Polsce (Lepidoptera: Papilionidae, Hesperiidae). Edycja Turpress, Torun.
- COMES, H.P. & J.W. KADEREIT (1998): The effect of Quarternary climatic changes on plant distribution and evolution. Trends Plant Sci. 3: 432-438.
- COOPER. S.J., IBRAHIM, K.M. & G.M. HEWITT (1995): Postglacial expansion and genome subdivision in the European grasshopper *Chorthippus parallelus*. Mol. Ecol. 4: 49-60.
- Delmas, S. & J. Maechler (1999): Catalogue permanent de l'entomofaune française. Lepidoptera: Rhopalocera (Hesperioidea et Papilionoidea). Union de l'Entomomogie Française, Série nationale, Fascicule n° 2.
- Demesure, B., Comps, B. & R.J. Petit (1996): Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. Evolution **50**: 2515-1520.
- Dumolin-Lapègue, S., Demesure, B., Fineschi, S., le Corre, V. & R.J. Petit (1997): Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent. Genetics 146: 1475-1487.
- EBERT, G. & E. RENNWALD (Hrsg.) (1991): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs, Band 2. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.

- EMMET, A.M. & J. HEATH (Hrsg.) (1990): The butterflies of Great Britain and Ireland. Vol 7 from "The moths and butterflies of Great Britain and Ireland", Harleys Books, Colchester.
- Felsenstein, J. (1993): PHYLIP (Phylogeny Inference Package) Ver. 3.5.c. Department of Genetics, University of Washington, Seattle, Washington.
- Fernández-Rubio, F. (1991): Guia de mariposas diurnas de la Peninsular Ibérica, Baleares, Canarias, Azores y Madeira (Libytheidae, Nymphalidae, Riodinidae y Lycaenidae). Ediciones Pirámide, Madrid.
- Fiedler, K. (1987): Tetramorium caespitum (LINNEAEUS, 1758) (Hymenoptera: Formicidae), eine weitere mit Polyommatus coridon (PODA, 1761) (Lepidoptera: Lycaenidae) vergesellschaftete Ameisenart. Nachr. entomol. Ver. Apollo (N.S.) 8: 60.
- Fiedler, K. (1990): Effekts of larval diet on myrmecophilous qualities of *Polyommatus icarus* caterpillars (Lepidoptera: Lycaenidae). Oecologia 83: 284-287.
- Fiedler, K. (1991): Zoogeographische Aspekte der myrmekophilen Beziehungen der Bläulinge (Lepidoptera: Lycaenidae). Verh. dtsch. zool. Ges. 84: 502.
- Fiedler, K., Schurian, K. G. & P. Seufert (1992): Neue Beobachtungen zu Ameisenassoziationen europäischer Bläulingsraupen (Lepidoptera: Lycaenidae). Mitt. int. entomol. Ver. 17: 121-130.
- Füköh, L., Krolopp, E. & P. Sümegi (1995): Quaternary malacostratigraphy in Hungary. Malacol. Newsletter (Gyöngyös) Suppl. 1: 1-219.
- Frenzel, B. (1959): Die Vegetations- und Landschaftzonen Nord-Eurasiens während der letzten Eiszeit und während der postglazialen Wärmezeit. I. Teil: Allgemeine Grundlagen. Akad. Wissensch. Lit. Abh. math.-nat. Kl.: 935-1099.
- Frenzel, B. (1960): Die Vegetations- und Landschaftzonen Nord-Eurasiens während der letzten Eiszeit und während der postglazialen Wärmezeit. II. Teil: Rekonstruktionsversuch der letzteiszeitlichen und wärmezeitlichen Vegetation Nord-Eurasiens. Akad. Wissensch. Lit. Abh. math.-nat. Kl.: 287-453.
- Frenzel, B., Pécsi, M., & A.A. Velichko (Hrsg.) (1992): Atlas of paleoclimates and paleoenvironments of the northern hemisphere. Late Pleistocene-Holocene. Budapest, Geographical Research Institut, Hungarian Academy of Sciences. Verlag Gustav Fischer, Stuttgart.
- Geraedts, W.H.J.M. (1986): Voorlopige Atlas van de Nederlandse Dagvlinders Rhopalocera. Landelijk Dagvlinderproject-LH, Wageningen.
- GLIEMEROTH A.K. (1995): Paläoökologische Untersuchungen über die letzten 22.000 Jahre in Europa. Akad. Wissensch. Lit., Paläoklimaforschung Bd. 18. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York.
- Gonseth, Y. (1987): Verbreitungsatlas der Tagfalter der Schweiz (Lepidoptera Rhopalocera) (mit roter Liste). Documenta Faunistica Helvetiae 6.
- HARRIS, H. & D.A. HOPKINSON (1978): Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. North-Holland, Amsterdam.

- Verh. Westd. Entom. Tag 1999, S. 65 -79, Löbbecke-Mus., Düsseldorf 2000
- HEBERT, P. D. N. & M. J. BEATON (1993): Methodologies for allozyme analysis using cellulose acetat electrophoresis. Helena Laboratories, Beaumont, Tx.
- Henriksen H.J. & I.B. Kreutzer (1982): The butterflies of Scandinavia in Nature. Skandinavisk Bogforlag, Odense.
- HERTELENDY, E., SÜMEGI, P. & G. SZÖÖR (1992): Geochronological and paleoclimatic characterisation of Quaternary sediments in the Great Hungarian Plain. Radiocarbon 34: 833-839.
- Hesselbarth, G., Oorschot, H. v. & S. Wagener (1995): Die Tagfalter der Türkei und angrenzender Länder. Selbstverlag Sigbert Wagener, Bocholt.
- HUNTLEY, B. & H.J.B. BIRKS (1983): An atlas of past and present pollen maps of Europe: 0-13000 years ago. Cambridge University Press, Cambridge.
- Koch, M. (1984): Wir bestimmen Schmetterlinge, 1. einbändige Aufl. Verlag J. Neumann-Neudamm, Radebeul.
- Konnert, M. & F. Bergmann (1995): The geographical distribution of genetic variation of silver fir (Abies alba, Pinaceae) in relation to its migration history. Plant Systematics Evol. 196: 19-30.
- Korschunov, J. & P. Gorbunov (1995): Dnevnye babotschki asiatskoij tschasti Roussii (russisch). Spravotschnik, Jekaterinburg.
- Kraus, W. (1993): Verzeichnis der Großschmetterlinge (Insecta: Lepidoptera) der Pfalz. Pollichia Buch 27 Selbstverlag der Pollichia, Bad Dürkheim.
- Kudrna, O. (1994): Kommentierter Verbreitungsatlas der Tagfalter Tschechiens. Oedippus 8: 1-137.
- LAGERCRANTZ, U. & N. RYMAN (1990): Genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*): concordance of morphological and allozymic variation. Evolution 44: 38-53.
- LATTIN, G. DE (1957a): Die Lepidopteren-Fauna der Pfalz. I. Teil A. Mitt. Pollichia pfälz. Ver. Naturk. NatSchutz, III. Reihe, 4: 51-167.
- LATTIN, G. DE (1957b): Die Ausbreitungszentren der holarktischen Landtierwelt. Verh. Dtsch. Zool. Ges., Kiel: 380-410.
- LATTIN, G. DE (1958): Postglaziale Disjunktionen und Rassebildung bei europäischen Lepidopteren. Verh. Dtsch. Zool. Ges., Frankfurt/Main: 380-410.
- LATTIN, G. DE (1967): Grundriß der Zoogeographie. Verlag Gustav Fischer, Jena.
- Lesse, H. DE (1969): Les nombre de chromosomes dans le groupe de Lysandra coridon [Lep. Lycaenidae]. Ann. Soc. entomol. France (N.S.) 5: 469-522.
- LUKHTANOV, V. & A. LUKHTANOV (1994): Die Tagfalter Nordwestasiens. Herbipoliana 3, Verlag Ulf Eitschberger, Marktleuthen.
- MASCHWITZ, U. & K. Fiedler (1988): Koexistenz, Symbiose, Parasitismus Erfolgs-strategie der Bläulinge. Spektrum d. Wissenschaften 5/1988: 56-66.
- Mensi, P., Lattes, A., Salvidio, S. & E. Balletto (1988): Taxonomy, evolutionary biology and biogeography of South West European *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae). Zool. J. Linn. Soc. 93: 259-271.

- Nei, M. (1978): Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. Genetics 89: 583-590.
- New, T. R. (Hrsg.) (1993): Conservation biology of Lycaenidae (Butterflies). International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN), Gland.
- Osthelder, L. (1925): Die Schmetterlinge Südbayerns und der angrenzenden nördlichen Kalkalpen. I. Teil, 1. Heft, Beilage zum 15. Jg. der Münch. Entomol. Ges., München.
- PAMPERIS, L. (1997): The butterflies of Greece. Bastas-Plessas Publications.
- Reichl, E.R. (1992): Verbreitungsatlas der Tierwelt Österreichs, Band 1 Lepidoptera Diurna Tagfalter. Österreichische Akademie der Wissenschaften und Forschungsinstitut für Umweltinformatik Linz.
- Reinhardt, R. (1983): Beiträge zur Insektenfauna der DDR Lepidoptera Rhopalocera et Hesperiidae II. Nemeobiidae Nymphalidae. Entomol. Nachr. Ber., Beiheft 2.
- RICHARDSON, B.J. (1983): Distribution of protein variation in skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) from the Central and South-western Pacific. Austr. J. mar. Freshwat. Res. 34: 231-251.
- RODERICK, G.K. (1996): Geographic structure of insect populations: Gene flow, phylogeography, and their uses. Ann. Rev. Entomol. 41: 325-352.
- Schmidt-Koehl, W. (1977): Die Groß-Schmetterlinge des Saarlandes (Insecta, Lepidoptera): Tagfalter, Spinner und Schwärmer. Abh. Arb.gem. tier- pflanzengeogr. Heimatf. Saarl., 7: 1-231.
- Schmitt, T. (1998): Tagfalterbeobachtungen in rheinland-pfälzischen Naturschutzgebieten. Mainzer Naturw. Archiv 36: 211-246.
- Schurian, K.G. (1976): Zur Biologie von Lysandra coridon manleyi DE LESSE (Lep., Lycaenidae). Entomol. Z. Frankf. a. M. 86: 49-53.
- Schurian, K.G. (1989): Revision der Lysandra-Gruppe des Genus Polyommatus LATR. (Lepidoptera: Lycaenidae). Neue Entomol. Nachr. 24: 1-181.
- Seitz, A. (1909): Die Groß-Schmetterlinge der Erde. Band 1. Alfred Kernen, Verlag, Stuttgart.
- Seitz, A. (1932): Die Groß-Schmetterlinge der Erde. Supplement zu Band 1. Alfred Kernen, Verlag, Stuttgart.
- Shaw C.R. & R. Prasad (1970): Starch gel electrophoresis of enzymes A compilation of recipes. Biochem. Genetics 4: 297-320.
- Siegismund, H.R., 1993: G-Stat, ver. 3, Genetical statistical programs for the analysis of population data. The Arboretum, Royal Veterinary and Agricultural University, Horsholm, Denmark.
- Straka, H. (1970): Pollenanalyse und Vegetationsgeschichte. 2. Aufl. Neue Brehm Bücherei 202, Wittenberg.

- Verh. Westd. Entom. Tag 1999, S. 65 -79, Löbbecke-Mus., Düsseldorf 2000
- TABERLET, P. & J. BOUVET (1994): Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography, and conservation genetics of the brown bear (*Ursus arctos*) in Europe. Proc. R. Soc. Lond. B **255**: 195-200.
- Taberlet, P., Fumagalli, L. & J. Hausser (1994): Chromosomal versus mitochondrial DNA evolution: tracking the evolutionary history of the southwestern European populations of the *Sorex araneus* group (Mammalia, Insectivora). Evolution 48: 623-636.
- TABERLET, P., FUMAGALLI, L., WUST-SAUCY, A.-G. & J.-F. COSSON (1998): Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. Mol. Ecol. 7: 453-464.
- Thompson, J.D. (1999): Population differentiation in Mediterranean plants: insights into colonization history and the evolution and conservation of endemic species. Heredity 82: 229-236.
- Ulrich, R. (1992): Wiesen ohne Falter? Langzeituntersuchung zum Rückgang der Tagfalter im mittleren Saarland. Rheinische Landsch. 40: 1-39.
- VARGA, Z. (1977): Das Prinzip der areal-analytischen Methode in der Zoogeographie und die Faunenelement-Einteilung der europäischen Tagschmetterlinge (Lepidoptera: Diurna). Acta Biol. Debrecina 14: 223-285.
- Varga, Z. (1995): Geographical patterns of biological diversity in the Palearctic region and the Carpathian Basin. Acta zool. hung. 41: 71-92.
- Wallis, G.P. & J.W. Arntzen (1989): Mitochondrial-DNA variation in the crested newt superspecies: limited cytoplasmic gene flow among species. Evolution 43: 88-104.
- Weidemann, H.-J. (1986): Tagfalter Band 1. Verlag J. Neumann-Neudamm, Melsungen.
- Weir, B.S. & C.C. Cockerham (1984): Estimating F-statistics for the analysis of population structure. Evolution 38: 1358-1370.
- Willis, K.J., Sumegi, P., Braun, M. & A. Toth (1995): The late Qarternary environmental history of Bátorliget, NE Hungary. Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol. 118: 25-47.
- Wolfsberger, J. (1971): Die Macrolepidopteren-Fauna des Monte Baldo in Oberitalien. Mus. civ. storia nat. Verona Memorie Fuori Serie N. 4.
- WYNHOFF, I, SWAAY, C. v. & J. v.d. Made (1992): Dagvlinders van de Benelux. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereinigung De Vlinderstichting, 2nd Ed..
- Z_{AHM}, N. (1999): Zusammenhänge zwischen Arealsystemen, vertikaler Verbreitung und Habitatbindung von Faunenelementen am Beispiel der Rhopalocera (Lepidoptera) der Majella (Apennin). Neue Entomol. Nachr. 42: 1-292.
- Dr. Thomas Schmitt, Inst. f. Zool., Abt. Ökol., Johannes-Gutenberg- Universität Saarstraße 21
- D 55099 Mainz

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des Westdeutschen

Entomologentag Düsseldorf

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: 1999

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

Artikel/Article: Glaziale Refugien und postglaziale Arealausweitung von

Polyommatus coridon (Lepidoptera: Lycaenidae) 65-79