

# Arealgeschichte von *Erebia medusa* (Lepidoptera, Nymphalidae) im Würm und Postglazial

Thomas Schmitt

## Kurzfassung

Allozymanalysen bei *E. medusa* über weite Bereiche Europas zeigen eine deutliche Differenzierung zwischen den Populationen ( $F_{ST}$ :  $0,149 \pm 0,016$ ). Eine UPGMA-Analyse ergab eine Auftrennung in vier große genetische Linien. Eine östliche Gruppe umfaßte alle Populationen aus Tschechien, der Slowakei und aus Nordost-Ungarn. Diese genetische Linie zeigte größere genetische Diversität als die verbleibenden drei Linien. Eine zweite Linie umfaßte die Proben aus Frankreich und Deutschland. Die zwei Proben aus Westungarn gehörten einer dritten Linie an, und diejenige aus Norditalien muß zu einer vierten Linie gerechnet werden. Vermutlich erfolgte die Differenzierung in diese Linien im Verlaufe der letzten Eiszeit innerhalb von vier disjunkten Refugialgebieten: Die genetisch diversere östliche Linie wohl in einem ausgedehnten Bereich im südöstlichen Europa, die verbleibenden drei Linien in räumlich vergleichsweise beschränkten Gebieten um den Alpenraum herum. Vermutlich traten im Spätglazial Disjunktionen in der westlichen Linie auf, die zu weiterer interner Differenzierung führten. Die östliche Linie kolonisierte Mitteleuropa wahrscheinlich auf zwei Wegen (nördlich und südlich der Karpaten), was Differenzierung innerhalb dieser Gruppe begründen könnte.

Schlüsselwörter: Allozymelektrophorese, Satyrinae, Eiszeit, Würm, Phylogeographie, Biogeographie

## 1. Einleitung

Das Pleistozän ist durch zyklische Fluktuationen zwischen Kalt- und Warmzeiten charakterisiert, die die Verbreitung von Tieren und Pflanzen stark beeinflussten (HEWITT 1996, 1999). Während der Kaltphasen war Mitteleuropa bedeckt mit ausgedehnten periglazialen Tundren und eiszeitlichen Steppen. Diese Bedingungen sind auch für die letzte Eiszeit nachgewiesen, welche in Mitteleuropa als Würm-Glazial bezeichnet wird (FRENZEL et al. 1992). Die klimatischen Bedingungen in Mitteleuropa waren in dieser Phase sehr kontinental und trocken (PRENTICE et al. 2000). Viele an wärmere Bedingungen angepaßte Tier- und Pflanzenarten überdauerten diese Perioden in mediterranen Rückzugsgebieten; kontinentale Arten zogen sich nach Innerasien zurück (DE LATTIN 1967).

Die endgültige Erwärmung am Ende des Würms führte zu gravierenden Veränderungen in der Verbreitung von Tieren und Pflanzen (HEWITT 1996, 1999, TABERLET et al.

1998, COMES & KADEREIT 1999). Die Arten der Tundren und eiszeitlichen Steppen zogen sich nach Nordeuropa oder in die Hochlagen der Gebirge zurück (DE LATTIN 1967), und Mitteleuropa wurde von anderen Arten aus im Süden und Osten gelegenen Refugien besiedelt. In vielen Fällen entwickelten sich Kontaktzonen zwischen unterschiedlichen Linien, die sich in verschiedenen Refugien entwickelt hatten und bei ihrer Expansion nach der Eiszeit in Kontakt kamen (BARTON & HEWITT 1985, HEWITT 1988, 1993, TABERLET et al. 1998). Für Europa werden fünf bedeutende Kontaktzonen angegeben (TABERLET et al. 1998, HEWITT 1999): (1) die Pyrenäen, (2) die Alpen, (3) die deutsch-französische Grenzregion, (4) das östliche Mitteleuropa und (5) Zentral-skandinavien.

Über lange Zeit wurden Veränderungen der Verbreitungsbilder über Fossilien untersucht, wie etwa bei Bäumen (z.B. HUNTLEY & BIRKS 1983, GLIEMEROTH 1995) oder Landgastropoden (z.B. HERTELENDY et al. 1992, FÜKÖH et al. 1995). Mit Ausnahme von Käfern (z.B. COOPE 1977, 1994, PONEL 1997) sind solche Überreste bei Insekten selten, so daß man von aktuellen Verbreitungsbildern auf ihre Glazialrefugien zurück schließen mußte (vergleiche DE LATTIN 1967, VARGA 1977). Diese Situation änderte sich mit dem Einzug molekularer Techniken und der Entwicklung der Phylogeographie (AVISE et al. 1987). Seither wurden zahlreiche Arten genetisch untersucht, wodurch viele der klassischen biogeographischen Theorien bestätigt und erweitert werden konnten (TABERLET et al. 1998, HEWITT 1999; weitere Zitate in diesen beiden Arbeiten).

Im vorliegenden Artikel werden die Ergebnisse der Untersuchung von Allozypomorphismen bei *Erebia medusa* ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775) über weite Bereiche ihres europäischen Verbreitungsgebiets kurz resümiert und ihre Bedeutung für die Arealgeschichte der Art diskutiert. Für eine ausführliche Darstellung der Daten und eine umfassendere Diskussion sei der interessierte Leser auf SCHMITT & SEITZ (im Druck) hingewiesen.

## 2. Chorologie und Ökologie von *Erebia medusa*

*Erebia medusa* gehört einer Gattung an, die insbesondere in den Hochgebirgen und arktischen Gebieten der Holarktis mit sehr vielen Spezies vertreten ist (TOLMAN & LEWINGTON 1998). Nach SEITZ (1932) ist *E. medusa* die einzige Erebie, die in Mitteleuropa im Postglazial nicht wie alle anderen Arten eine deutliche basimontane Verschiebung in höhere Berggebiete durchmachte, sondern weiterhin Flachlandpopulationen mit hohen Individuenzahlen ausbildete.

### 2.1. Verbreitung

Der Rundaugen-Mohrenfalter besiedelt gegenwärtig ein großes Areal, das sich von Zentralfrankreich (SAVOREY 1994, 1996, 1997) und dem südöstlichen Belgien (WYNHOFF et al. 1992) über weite Teile Mitteleuropas (TOLMAN & LEWINGTON 1998) und Südsibiriens (KORSCHUNOV & GORBUNOV 1995) bis zum Pazifik erstreckt (TOLMAN & LEWINGTON 1998). Die Art meidet den atlantischen Bereich und kommt daher weder

auf der Iberischen Halbinsel (FERNÁNDEZ-RUBIO 1991) noch auf den Britischen Inseln (EMMET & HEATH 1990) oder im Bereich der Nordsee (BINK 1992) vor. In Deutschland tritt die Art nördlich der Mittelgebirge fast nicht auf (REINHARDT & KAMES 1982, BINK 1992), und auch in Nordpolen fehlt sie weitgehend (BUSZKO 1997). Aus Skandinavien liegen keine Meldungen vor, hier fliegt jedoch im äußersten Norden die nah verwandte *E. polaris* (HENRIKSEN & KREUTZER 1982). Auf dem Balkan ist die Art verbreitet (ABADJIEV 1993, RAKOSY 1998) und erreicht Ihre Arealgrenze in den nordgriechischen Gebirgen (PAMPERIS 1997). Auch aus der nordwestlichen und nordöstlichen Türkei sind mehrere Populationen bekannt (HESSELBARTH et al. 1995).

## 2.2. Faunenelementeinteilung und Arealtyp

*Erebia medusa* wird als sibirisches Faunenelement s. l. klassifiziert (OSTHELDER 1925, DE LATTIN 1957, VARGA 1977). Die Subspezies *E. medusa euphrasia* bezeichnen HESSELBARTH et al. (1995) als vom nordanatolisch-balkanischen Verbreitungstyp, und ABADJIEV (1993) bezeichnet bulgarischen Populationen als euro-anatolisch.

## 2.3. Subspezifische Differenzierung

Die Art wurde in zahlreiche Subspezies aufgespalten (SEITZ 1909, 1932). Jedoch gibt SEITZ (1932) an, daß diese Subspezies nicht gut differenziert seien und sich *E. medusa* auf subspezifischem Niveau im Postglazial nur wenig entwickelt habe.

Von der Mehrzahl der Autoren werden die deutschen und französischen Tiere der planaren, kolinen und montanen Stufe der Subspezies *E. medusa brigobanna* (FRUHSTORFER, 1917) zugeordnet (z.B. FORSTER & WOHLFAHRT 1955, DE LATTIN 1957, SCHMIDT-KOEHL 1977, EBERT & RENNWALD 1991). Die östlichen Populationen müssen ab etwa Kärnten und Tschechien als der Nominatform zugehörig angesehen werden, die 1775 von DENIS & SCHIFFERMÜLLER aus der Gegend von Wien beschrieben wurde; jedoch finden sich in den diesen Verbreitungsbereich betreffenden Quellen keine Angaben zum subspezifischen Status der Populationen.

Die Tiere der subalpinen und alpinen Stufe der Alpen werden dem Taxon *E. medusa hippomedusa* (OCHSENHEIMER, 1820) zugeordnet (HIGGINS & RILEY 1993), dem auch die Populationen der Hochlagen des Schwarzwaldes (EBERT & RENNWALD 1991, ZINNERT 1966) und der Vogesen (SAVOREY 1997) zugerechnet werden. Von HUEMER & TARMANN (1993) werden für Österreich neben dieser auch noch *E. medusa alpestris* (WARREN, 1936) als alpines Taxon angegeben, jedoch sind beide mit Fragezeichen gekennzeichnet und eine Differenzierung ihrer Verbreitung nach Bundesländern, wie für die meisten anderen Taxa, wurde nicht durchgeführt. STERNECK (1929) zitiert eine Meldung von *E. medusa hippomedusa* aus dem Jahr 1900 aus dem Riesengebirge, die er jedoch gleichzeitig bezweifelt. TOLMAN & LEWINGTON (1998) sehen *E. medusa hippomedusa* lediglich als eine Form an, die in den Ostalpen oberhalb von 1800 m auftritt und in mittleren Höhenlagen Übergangsformen aufweist. FÖHST (1991) vermerkt, daß er in einem Untersuchungsgebiet am Lago d'Iseo (Lombardei) *E. medusa* "nur in Lagen um 600 m als die kleine f. *hippomedusa*" nachweisen konnte.

Bezüglich der Populationen auf dem Balkan gehen die Meinungen der verschiedenen Autoren weit auseinander. Insgesamt werden in diesem Bereich in aktuellen Veröffentlichungen mindestens sechs Subspezies genannt. Neben der Nominatform werden noch *E. medusa psodea* (HÜBNER, 1804), *E. medusa euphrasia* (FRUHSTORFER, 1917), *E. medusa botevi* (SLABY, 1979), *E. medusa brigobanna* (FRUHSTORFER, 1917) und *E. medusa slovakiana* (WARREN, 1936) aufgeführt. TOLMAN & LEWINGTON (1998) fassen alle drei südöstlichen Subspezies zu *E. medusa psodea* zusammen, und auch TUZOV et al. (1997) geben alleine diese Subspezies für Südeuropa (gemeint ist hierbei wohl der Balkan) und den Kaukasus an. Im Gegensatz hierzu ist für ABADJIEV (1993) *E. medusa psodea* synonym mit der Nominatform, und in Bulgarien kämen neben dieser noch *E. medusa euphrasia* und *E. medusa botevi* vor. Der Autor gibt jedoch keine weiteren Angaben zu den Verbreitungsmustern der Taxa. LEHMANN (1990) nennt für den Südwesten Bulgariens nur das Vorkommen von *E. medusa psodea*. In der nordwestlichen und nordöstlichen Türkei erwähnen HESSELBARTH et al. (1995) *E. medusa euphrasia*, welche nach Angaben eines der Autoren (S. WAGENER pers. Mitt.) auch in sämtlichen Gebirgen des Balkans verbreitet ist; allerdings sei diese Subspezies nur sehr schwach von der Nominatform differenziert. Für Rumänien gibt RÁKOSY (1998) drei Subspezies an: *E. medusa slovakiana* im nordöstlichen Rumänien, *E. medusa psodea* im Südwesten und *E. medusa brigobanna* in den südlichen Karpaten. Nach Z. VARGA (pers. Mitt.) ist *E. medusa psodea* auf wenige Gebirgsgegenden der Südkarpaten und Bulgariens beschränkt, die restlichen Balkanvorkommen könnten zumindest teilweise der Nominatform angehören. STERNECK (1929) zitiert eine alte Meldung von *E. medusa psodea* aus Böhmen, zweifelt diese jedoch an. Auch aus Österreich wird von HUEMER & TARMANN (1993) diese Subspezies mitgeteilt, jedoch ohne eine Zuteilung zu den Bundesländern, wie im Falle anderer Taxa. Die geographisch stark isolierten Populationen des westungarischen Vértes-Gebirges beschrieb KOVÁCS (1966) als *E. medusa loricarum*.

In Südsibirien und der Mongolei ist mit *E. medusa transiens* (HEYNE 1895) eine weitere Subspezies verbreitet (LUKHTANOV & LUKHTANOV 1994, TUZOV et al. 1997).

#### 2.4. Ökologie

Die Ökologie und Biologie von *E. medusa* ist mittlerweile recht gut untersucht (z.B. EBERT & RENNWALD 1991, BINK 1992, SCHMITT 1993, WEIDEMANN 1988). Übereinstimmend wird festgestellt, daß die Art auf windgeschützten mageren Wiesen, oft in Waldesnähe, vorkommt und häufig Brachstrukturen bevorzugt. Als Raupenfutterpflanzen wurden verschiedene Süßgräser unterschiedlicher Gattungen nachgewiesen. Die Art ist univoltin und kann je nach Höhenlage zwischen Mitte Mai und Ende Juli angetroffen werden. Die Hauptflugzeit ist mit drei bis vier Wochen verhältnismäßig kurz.

#### 3. Material und Methoden

Die Schmetterlinge wurden im Feld gefangen (Sammelstellen siehe Abb. 1) und in flüssigem Stickstoff eingefroren. Im Labor wurden 15 Enzymsysteme, die 19 Allozymloci repräsentierten, untersucht, wobei Standardprotokolle verwendet wurde (z.B. HEBERT & BEATON 1989). Die Auswertung wurde mit unterschiedlichen Software-Pro-

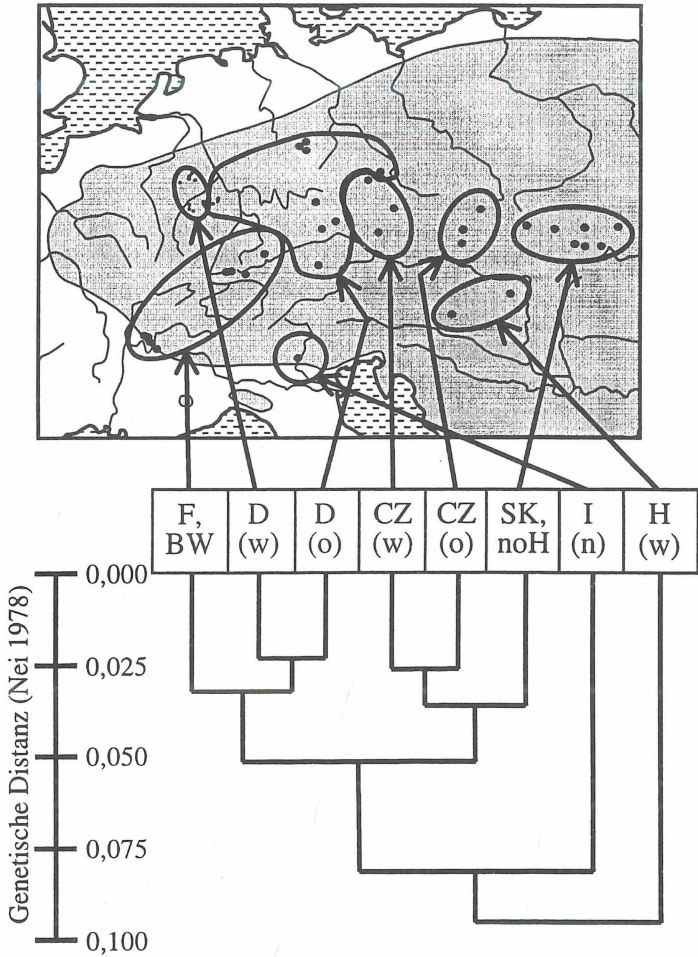


Abb. 1: Geographische Lage der 53 Probenahmestellen von *Erebia medusa* und Zuordnung der untersuchten Populationen zu den vier großen genetischen Linien und deren Untergruppen, dargestellt anhand eines UPGMA-Diagrammes basierend auf den genetischen Distanzen nach Nei (1978). Die im Kartenteil zusammengefaßten Gebiete stellen die geschätzte minimale geographische Ausdehnung der unterschiedlichen genetischen Gruppen dar. Der grau unterlegte Bereich zeigt das Verbreitungsgebiet von *E. medusa* nach TOLMAN & LEWINGTON (1998). Abkürzungen: F, BW: französisch-baden-württembergische Gruppe, D (w): westliche deutsche Gruppe, D (o): östliche deutsche Gruppe, diese drei Linien repräsentieren die westliche Linie; CZ (w): böhmische Gruppe, CZ (o): mährische Gruppe, SK, noH: slowakisch-nordost-ungarische Gruppe, diese drei Gruppen repräsentieren die östliche Linie; I (n): südalpine Linie; H (w): westungarische Linie.

grammen durchgeführt: G-Stat (SIEGISMUND 1993), PHYLIP (FELSENSTEIN 1993), STATISTICA (Stat Soft inc. 1993), GENEPOP (RAYMOND & ROUSSET 1995) und Arlequin 2.000 (SCHNEIDER et al. 2000). Eine detaillierte Darstellung der Elektrophoresebedingungen sowie des Einsatzes der verwendeten Software ist SCHMITT & SEITZ (im Druck) zu entnehmen.

#### 4. Ergebnisse

2209 Individuen von *E. medusa* aus 53 Populationen wurden mittels Allozymelektrophorese an 19 Loci untersucht, die sich alle als polymorph herausstellten. Die genetischen Distanzen (NEI 1978) zwischen den Populationen lagen zwischen 0,011 und 0,168. Der für alle Populationen errechnete  $F_{ST}$ -Wert betrug 0,149 ( $\pm$  0,016 SD). Die Erstellung eines UPGMA-Diagramms zeigte die Existenz von vier großen genetischen Linien (siehe Abb. 1). Eine große östliche Linie umfaßte alle Proben aus Nordost-Ungarn, der Slowakei und aus Tschechien (mit Ausnahme einer Probe im Erzgebirge unmittelbar an der deutschen Grenze). Diese Linie zeigte signifikant höhere genetische Diversität für verschiedene untersuchte Parameter (Allelzahl, Heterozygotie, Polymorphie) als die nachfolgend genannten Linien. Eine westliche Linie beinhaltete alle Populationen aus Frankreich und Deutschland (inklusive der Erzgebirgspopulation). Als dritte Linie werden die zwei Proben aus Westungarn angesehen, und als vierte die Probe vom Alpensüdrand. Diese Differenzierung wird in den Allelfrequenzen zahlreicher Loci deutlich. Die genetischen Distanzen (NEI 1978) zwischen den Gruppen lagen zwischen 0,051 und 0,117. Eine AMOVA ergab, daß über zwei Drittel der gesamten genetischen Varianz zwischen Populationen sich zwischen diesen vier großen Linien befindet.

##### 4.1. Differenzierung innerhalb der östlichen Linie

Innerhalb der östlichen Linie diskriminierte die UPGMA-Analyse zwei Gruppen: (1) die Proben aus Tschechien und (2) die Proben aus der Slowakei und aus Nordost-Ungarn, die eine genetische Distanz (NEI 1978) von durchschnittlich 0,036 aufwiesen. Diese Differenzierung zeigte sich deutlich an verschiedenen Loci und wurde durch eine AMOVA unterstützt. Die tschechischen Proben spalteten sich in eine homogenere böhmische und eine heterogenere mährische Gruppe auf. Innerhalb der nordost-ungarisch-slowakischen Gruppe zeigte sich keine weitere geographisch erklärbare Auftrennung.

##### 4.2. Differenzierung innerhalb der westlichen Linie

Innerhalb der westlichen Linie diskriminierte die UPGMA-Analyse ebenfalls zwei Hauptgruppen: (1) alle Proben aus Frankreich und Baden-Württemberg und (2) alle Proben aus dem restlichen Deutschland, welche eine durchschnittliche genetische Distanz (NEI 1978) von 0,032 zeigten. Auch diese Differenzierung fundamentierte sich in unterschiedlichen Allelfrequenzen und wurde durch eine AMOVA bestätigt.

Der genetische Abstand (NEI 1978) der Frankreich-Baden-Württemberg-Gruppe zur östlichen Gruppe war mit durchschnittlich 0,044 signifikant geringer als zwischen den

weiteren deutschen Proben und der östlichen Gruppe mit 0,054. Die genetische Differenzierung innerhalb der französisch-baden-württembergischen Gruppe war signifikant geringer als zwischen den verbleibenden deutschen Proben, die genetische Diversität innerhalb der ersten Gruppe signifikant höher als in der zweiten.

Die französisch-baden-württembergische Gruppe zeigte sich als nicht weiter genetisch substrukturiert, wohingegen innerhalb der verbleibenden deutschen Proben eine deutliche Unterstrukturierung festgestellt wurde: im UPGMA-Diagramm ergab sich eine Aufspaltung in Proben aus (1) dem westlichen Saarland und aus der Eifel sowie (2) aus dem Nahegebiet, Thüringen, Franken und Südbayern. Eine Kontaktzone zwischen beiden Gruppen konnte im Hunsrück lokalisiert werden. Etwa die Hälfte der gesamten genetischen Varianz zwischen diesen Populationen lag zwischen diesen beiden Gruppen. Drei Proben aus dem Hunsrück und aus Westthüringen ließen sich keiner dieser beiden Gruppen zuordnen.

## 5. Diskussion

### 5.1. Intraspezifische Differenzierung von *Erebia medusa*

Die untersuchten Populationen von *E. medusa* teilen sich auf vier große Gruppen auf. Deren durchschnittliche genetische Abstände sind höher als in der Mehrzahl der Untersuchung von Tagfalterarten für die eine subspezifische Differenzierung akzeptiert ist (PORTER & GEIGER 1988, BRITTEN et al. 1995, SCHMITT & SEITZ 2001). Deshalb ist davon auszugehen, daß die untersuchten Populationen mindestens zu vier unterschiedlichen Subspezies zu rechnen sind.

Wie oben ausführlicher dargelegt, ist die intraspezifische Taxonomie von *E. medusa* bisher sehr kontrovers diskutiert, speziell bezüglich der Vorkommen im Alpenraum und im südöstlichen Europa. Auf der vorliegenden genetischen Datenbasis ist eine umfassendere Revision problematisch, da kein Material vom Typenfundort Wien und aus den taxonisch umstrittensten Regionen vorliegt. Es wird jedoch als wahrscheinlich erachtet, daß die östliche Linie die Nominatform beinhaltet, da sie eine Population enthält, die nur etwa 50 km nördlich von Wien gesammelt wurde. Es kann jedoch auch nicht ausgeschlossen werden, daß die westungarische Linie die Nominatform darstellt, da eine ihrer Populationen etwa 100 km südlich von Wien gesammelt wurde. In diesem Fall würde die östliche Linie dann eventuell *E. medusa psodea* repräsentieren. Für die zwei Proben aus Westungarn wird, sofern sie nicht die Nominatform repräsentieren sollten, vermutet, daß sie zu *E. medusa loricarum* oder *E. medusa euphrasia* gestellt werden müssen. Die westliche Linie kann ohne größere Unsicherheiten zu *E. medusa brigobanna* gerechnet werden, und für die Probe vom Alpensüdrand ist die Zugehörigkeit zu *E. medusa hippomedusa* wahrscheinlich.

### 5.2. Eiszeitliche Refugien von *Erebia medusa*

Es wird angenommen, daß sich die Differenzierung der vier großen Linien von *E. medusa* während des Würmglazials durch Isolation in vier unterschiedlichen Refugialbereichen vollzog. Die östliche Linie differenzierte sich vermutlich in einem südosteuropäi-

schen Refugium, das weite Bereiche des östlichen Balkans umfaßt haben könnte. Da die genetische Diversität in dieser Linie signifikant höher ist als in den anderen drei, ist zu vermuten, daß dieses Refugium geographisch ausgedehnter als die anderen war und dort auch die Gesamtindividuenzahl höher lag. Da hierdurch die genetische Drift in der östlichen Linie relativ reduziert war, ist diese wahrscheinlich als plesiomorph anzusehen.

Die anderen drei Linien entwickelten sich vermutlich in Refugien um den Alpenraum herum, in den westlichen, südlichen und östlichen Randbereichen, die eine vergleichsweise gute Versorgung mit Feuchtigkeit gehabt haben dürften.

### 5.3. Mögliche Disjunktionen im Ausklang des Würmglazials

Die deutliche genetische Differenzierung innerhalb der westlichen Linie in eine französisch-baden-württembergische und eine deutsche Gruppe lassen die Vermutung zu, daß in der Spätphase des Würms eine kleine Teilgruppe der westlichen Linie nördlich der Alpen (möglicherweise in Deutschland) isoliert wurde, wo aufgrund der vermutlich geringen Gesamtindividuenzahl eine genetische Differenzierung verbunden mit genetischer Verarmung vergleichsweise schnell erfolgt sein könnte. Die weitere Differenzierung innerhalb der deutschen Gruppe in einen westlichen und einen östlichen Zweig mit einer Kontaktzone im Hunsrück, ist eventuell auf eine weitere, vergleichsweise kleinräumige Disjunktion während der klimatisch turbulenten Übergangszeit zum Postglazial zurück zu führen.

### 5.4. Expansionsrouten während des frühen Postglazials und aktuelle Verbreitung der unterschiedlichen genetischen Linien von *Erebia medusa*

Ausgehend von den oben postulierten drei Ausbreitungszentren besiedelte die westliche Linie im frühen Postglazial wahrscheinlich weite Bereiche des östlichen Frankreichs, Großteile Deutschlands sowie Teile der westlichen und nördlichen Alpen.

Die östliche Linie besitzt auch eine deutliche interne Differenzierung zwischen tschechischen und slowakisch-nordost-ungarischen Populationen. Diese ist vermutlich das Resultat zweier unterschiedlicher Immigrationslinien, die sich von unterschiedlichen Bereichen des südosteuropäischen Refugium ableiteten. Tschechische Populationen stammen eventuell von einer Linie ab, die erst den Bereich nördlich der Karpaten besiedelten und dann von Südpolen aus Tschechien durch die Mährische Pforte (Flachlandbereich zwischen den Sudeten und Beskiden) erreichten.

Die nordostungarischen und slowakischen Populationen dürften sich vom Südrand des südosteuropäischen Glazialrefugiums ableiten. Sie besiedelten wohl zuerst den südöstlichen Teil des Karpatenbeckens, den sie durch die Eiserne Pforte (Donaudurchbruch durch die Karpaten) erreichten. Von hieraus erfolgte weitere Expansion südlich der Karpaten. Nicht ausgeschlossen ist jedoch, daß *E. medusa* auch im Würmglazial im südöstlichen Karpatenbecken auftrat; in diesem Fall wäre der Differenzierungsgrund und ihre Zeitdauer vergleichbar mit der westlichen Linie.

Interessanterweise scheinen diese beiden Gruppen der östlichen Linien durch die Weißen Karpaten im tschechisch-slowakischen Grenzgebiet von einander getrennt zu sein. Diese Gebirgsregion wirkte eventuell zeitweise als Migrationsbarriere.

Die Grenze zwischen der östlichen und der westlichen Linie befindet sich in den tschechisch-deutschen Grenzgebirgen, welche eventuell während der Frühphasen der Expansion eine Ausbreitungsbarriere darstellten.

Die aktuelle Verbreitung der westungarischen Linie ist weitgehend unbekannt. Es ist zum einen möglich, daß diese Linie auf kleinere Bereiche der südöstlichen Alpen und Bergregionen des westlichen Karpatenbeckens begrenzt ist. Andererseits kann nicht ausgeschlossen werden, daß sie Populationen bis hin in die nordwestliche Türkei umfaßt.

Auch bezüglich der südalpine Linie können keine detaillierten Angaben über ihre rezente Verbreitung gemacht werden. Möglicherweise ist sie sehr eng um den Fundort am Monte Baldo (Norditalien) begrenzt, andererseits ist denkbar, daß sie weite Bereiche der südlichen Alpen besiedelt.

## 6. Ausblick

Obwohl auf Basis der durchgeführten genetischen Analysen von 53 *E. medusa* Populationen aus weiten Bereichen Europas etliche taxonomische und biogeographische Aspekte geklärt werden konnten, verbleiben noch zahlreiche unbeantwortete Fragen.

In erster Linie herrscht Klärungsbedarf, welcher genetischen Linie die Nominatform angehört. Hierfür ist die Analyse mindestens einer Population aus der unmittelbaren Umgebung von Wien eine unumgängliche Voraussetzung. Möglicherweise liegt Wien jedoch in einem geographischen Übergangsbereich zwischen zwei großen genetischen Linien und ist somit kein geeigneter Locus typicus restrictus.

Des weiteren ist der genauere Verlauf der Kontaktzonen zwischen den vier großen genetischen Linien noch weitgehend unklar, weshalb speziell eine intensive Bearbeitung des gesamten Alpenraumes von hohem taxonomischen und biogeographischen Interesse wäre.

Noch gänzlich ununtersucht ist der Bereich des Balkans. Um diese biogeographisch besonders interessante Region für *E. medusa* bewerten zu können und die taxonomische Stellung der Art im südöstlichen Europa zu beleuchten, müßten (soweit derzeit möglich) flächendeckend Populationen auf dem gesamten Balkan genetisch untersucht werden.

## 7. Danksagung

Ich danke Prof. Dr. Alfred SEITZ (Mainz) für die Möglichkeit, diese Untersuchungen in seiner Arbeitsgruppe durchführen zu können. Außerdem danke ich vielen Kollegen für die freundliche Unterstützung beim Auffinden von Flugstellen und die gemeinsamen Exkursionen, besonderer Dank gilt auch Prof. Dr. Zoltán VARGA (Debrecen, Ungarn) für intensive Diskussionen. Ebenfalls danke ich den lokalen Behörden in Saarbrücken, Trier, Koblenz, Freiburg i. Br., Erfurt, 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 Umweltfor-

schung (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.

## 8. Literaturverzeichnis

- ABADJIEV, S. (1993): Butterflies of Bulgaria, Part 2. - VEREN Publishers, Sofia.
- 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. Systematics* **18**: 489-522.
- BARTON, N.H. & G.M. HEWITT (1985): Analysis of hybrid zones. - *Ann. Rev. Ecol. Systematics* **16**: 113-148.
- BINK, F.A. (1992): Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa. - Schuyt & Co. Uitgevers en Importeurs, Haarlem.
- BRITTEN, H.B., BRUSSARD, P.F., MURPHY, D.D. & P.R. EHRLICH (1995): A Test for Isolation-by-Distance in Central Rocky Mountain and Great Basin Populations of Edith's Checkerspot Butterfly (*Euphydryas editha*). - *J. Heredity* **86**: 204-210.
- BUSZKO, J. (1997): Atlas rozmieszczenia motyli dziennych w Polsce (Lepidoptera: Papilionidae, Hesperidae). - Edycja Turpress, Torun.
- COMES, H.P. & J.W. KADEREIT (1999): The effect of Quarternary climatic changes on plant distribution and evolution. - *Trends in Plant Sciences* **3**: 432-438.
- COOPE, G.R. (1977): Fossil coleopteran assemblages as sensitive indicators of climatic change during the Devension (last) cold stage. - *Phil. Trans. Royal Soc., London* **B280**: 313-340.
- COOPE, G.R. (1994): The response of insect faunas to glacial-interglacial climatic fluctuations. - *Phil. Trans. Royal Soc., London* **B344**: 19-26.
- 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): Guía de mariposas diurnas de la Peninsular Ibérica, Baleares, Canarias, Azores y Madeira (Papilionidae, Pieridae, Danaidae, Satyridae y Hesperidae). - Ediciones Pirámide, Madrid.
- FÖHST, P. (1991): Ein Beitrag zur Macrolepidopterenfauna des südlichen Teils des Lago d'Iseo in der Lombardei (Prov. Bergamo). - *Atalanta* **22**: 271-351.
- FORSTER, W. & T.A. WOHLFAHRT (1955): Die Schmetterlinge Mitteleuropas. Band II: Tagfalter. Diurna (Rhopalocera und Hesperidae). - Frankh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- FRENZEL, B., PÉCSI, M. & A.A. VELICHKO (Hrsg.) (1992): Atlas of Paleoclimates and Paleoenvironments of the Northern Hemisphere. Late Pleistocene-Holocene. - Verlag Gustav Fischer, Stuttgart.

- FÜKÖH, L., KROLOPP, E. & P. SÜMEGI (1995): Quaternary malacostratigraphy in Hungary. - Malacological Newsletter (Gyöngyös) Suppl. 1: 1-219.
- GLIEMEROTH, A.K. (1995): Paläoökologische Untersuchungen über die letzten 22.000 Jahre in Europa. - Akademie der Wissenschaften und Literatur, Paläoklimafor- schung Band 18. Verlag Gustav Fischer, Stuttgart.
- 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. - Radiocar- bon 34: 833-839.
- HESELBARTH, G., OORSCHOT, H. v. & S. WAGENER (1995): Die Tagfalter der Türkei. - Selbstverlag Sigbert Wagener, Bocholt.
- 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 diver- gence and speciation. - Biol. J. Linnean Soc. London 58: 247-276.
- HEWITT, G.M. (1999): Post-glacial re-colonization of European biota. - Biol. J. Linne- an Soc. London 68: 87-112.
- HIGGINS, L.G. & N.D. RILEY (1993): Butterflies of Britain & Europe, Reprint der 5.Aufl. - Harper Collins Publishers, London.
- HUEMER, P. & G. TARMANN (1993): Die Schmetterlinge Österreichs (Lepidoptera). - Selbstverlag des Tiroler Landesmuseum Ferdinandeum, Innsbruck.
- HUNTLEY, B. & H.J.B. BIRKS (1983): An atlas of past and present pollen maps of Euro- pe: 0-13000 years ago. - Cambridge University Press, Cambridge.
- KORSCHUNOV, J. & P. GORBUNOV (1995): Dnevnye babotschki asiatskoj tschasti Rous- sii. - Spravotschnik, Jekaterinburg.
- LATTIN, G. DE (1957): Die Lepidopteren-Fauna der Pfalz, I. Teil, A. Systematisch- chorologischer Teil. - Mitt. Polichia pfälz. Ver. Naturk. Naturschutz, III. Reihe 4: 51-167.
- LATTIN, G. DE (1967): Grundriß der Zoogeographie. - Gustav Fischer Verlag, Jena.
- LUKHTANOV, V. & A. LUKHTANOV (1994): Die Tagfalter Nordwestasiens. - Herbiopolia- na 3, Verlag Ulf Eitschberger, Marktleuthen.
- LEHMANN, L. (1990): Beitrag zur Macrolepidopterenfauna Südbulgariens mit Bemer- kungen zur subspezifischen Gliederung (Lepidoptera). - Atalanta 21: 121-138.
- NEI, M. (1978): Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. - Genetics 89: 583-590.
- OSTHELDER, L. (1925): Die Schmetterlinge Südbayerns und der angrenzenden nördli- chen Kalkalpen, I. Teil, 1. Heft. - Supplement 15, Münchner Entomol. Ges.

- PAMPERIS, L. (1997): The Butterflies of Greece. - Bastas-Plessas Publications, Athens.
- PONEL, P. (1997): The response of Coleoptera to late-Quaternary climate changes: Evidence from north-east France. In: HUNTLEY, B. et al. (Hrsg.): Past and future rapid environmental changes. - NATO ASI Series Vol. **147**. Springer-Verlag, Berlin: 143-151.
- PORTER, A.H. & H. GEIGER (1988): Genetic and phenotypic population structure of the *Coenonympha tullia* complex (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) in California: no evidence for species boundaries. - Canad. J. Zoology **66**: 2751-2765.
- PRENTICE, C., JOLLY, D. & BIOME 6000 PARTICIPANTS (2000): Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa. - J. Biogeogr. **27**: 507-519.
- RÁKOSY, L. (1998): Die endemischen Lepidopteren Rumäniens (Insecta: Lepidoptera). - Staphia **55**: 257-280.
- RAYMOND, M. & F. ROUSSET (1995): Genepop (V. 1.2): A population genetics software for exact tests and ecumenicism. - J. Heredity **86**: 248-249.
- REINHARDT, R. & P. KAMES (1982): Beiträge zur Insektenfauna der DDR – Lepidoptera – Rhopalocera et Hesperiiidae – I. Allgemeiner Teil. - Entomol. Nachr. Ber., Beiheft **1**.
- SAVOREY, M. (1994): Le genre *Erebia* en France Mise à jour par régions administratives (première partie). - Alexanor **18**: 343-350.
- SAVOREY, M. (1996): Le genre *Erebia* en France Mise à jour par régions administratives (deuxième partie). - Alexanor **19**: 277-291.
- SAVOREY, M. (1997): Le genre *Erebia* en France Mise à jour par régions administratives (troisième partie). - Alexanor **20**: 3-17.
- SCHMIDT-KOEHL, W. (1977): Die Groß-Schmetterlinge des Saarlandes (Insecta, Lepidoptera): Tagfalter, Spinner und Schwärmer. - Abh. Arbeitsgem. tier-pflanzen-geographische Heimatforsch. Saarland **7**: 1-231.
- SCHMITT, T. (1993): Biotopansprüche von *Erebia medusa brigobanna* FRUHSTORFER, 1917 (Rundaugen-Mohrenfalter) im Nordsaarland. - Atalanta **24**: 33-56.
- SCHMITT, T. & A. SEITZ (2001): Intraspecific structuring of *Polyommatus coridon* (Lycanidae). - Nota lepidopterologica **24**: 53-63.
- SCHMITT, T. & A. SEITZ (im Druck): Intraspecific allozymatic differentiation reveals the glacial refugia and the postglacial expansions of European *Erebia medusa* (Lepidoptera: Nymphalidae). - Biol. J. Linnean Soc.
- SCHNEIDER, S., ROESSLI, D. & L. EXCOFFIER (2000): Arlequin ver. 2.000 – A software for population genetics data analysis. - Anthropology, University of Genève.
- SEITZ, A. (1909): Die Groß-Schmetterlinge der Erde. Band **1**. - Verlag Alfred Kernen, Stuttgart.
- SEITZ, A. (1932): Die Groß-Schmetterlinge der Erde. Supplement zu Band **1**. - Verlag Alfred Kernen, Stuttgart.
- 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.

- STERNECK, J. (1929): *Prodromus der Schmetterlinge Böhmens*. - Selbstverlag, Karlsbad.
- TABERLET, P., FUMAGALLI, L., WUST-SAUCY, A.-G. & J.-F. COSSON (1998): Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. - *Molecular Ecology* 7: 453-464.
- TOLMAN, T. & R. LEWINGTON (1998): *Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas*. - Franckh-Kosmos, Stuttgart.
- TUZOV, V.K., BOGDANOV, P.V., DEVYATKIN, A.L., KAABAK, L.V., KORELOV, V.A., MURZIN, V.S., SAMODUROV, G.D. & E.A. TARASOV (1997): *Guide to the butterflies of Russia and adjacent territories (Lepidoptera, Rhopalocera)*, Vol. 1. - Pensoft, Sofia, Moscow.
- 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.
- WEIDEMANN, H.-J. (1988): *Tagfalter Band 2*. - Verlag J. Neumann-Neudamm, Melsungen.
- WYNHOFF, I., SWAAY, C. v. & J. v.d. MADE (1992): *Dagvlinders van de Benelux*. - Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging De Vlinderstichting, 2. Aufl..
- ZINNERT, K.-D. (1966): Beitrag zur Faunistik und Ökologie der in der Oberrheinebene und im Südschwarzwald vorkommenden Satyriden und Lycaeniden (Lepidoptera). - *Ber. Naturforsch. Ges. Freiburg im Breisgau* 56: 77-141.

Dr. Thomas Schmitt  
Saarstraße 21  
D 55099 Mainz  
e-mail: thsh@oekologie.biologie.uni-mainz.de  
Aktuelle Adresse:  
Institut für Biogeographie  
Fachbereich VI  
Geozentrum Gebäude H 857  
D 54286 Trier  
e-mail: thsh@uni-trier.de

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: [2000](#)

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

Artikel/Article: [Arealgeschichte von \*Erebia medusa\* \(Lepidoptera, Nymphalidae\) im Würm und Postglazial 253-265](#)