

Biogeographie und regionale populationsgenetische Strukturierung von *Polyommatus coridon* (Lycaenidae: Lepidoptera) im Saarland und in Rheinland-Pfalz

Thomas Schmitt

Kurzfassung: Die populationsgenetische Struktur von *Polyommatus coridon* wurde auf europäischem, regionalem und lokalem Niveau untersucht. Auf dem europäischen Niveau weist diese Art zwei genetische Großgruppen auf und besitzt einen F_{ST} von 0,06. Über drei Viertel der Gesamtvarianz zwischen Populationen befindet sich zwischen diesen Gruppen. In beiden nimmt die genetische Diversität der Populationen von Süden nach Norden ab. Die saarländischen und rheinland-pfälzischen Tiere gehören zur westlichen Gruppe und leiten sich somit aus dem adriatomediterranen Ausbreitungszentrum ab. Sie sind solchen aus Frankreich genetisch sehr ähnlich, unterscheiden sich aber deutlich von süddeutschen. Folglich wurden das Saarland und Rheinland-Pfalz westlich der Vogesen besiedelt, Süddeutschland hingegen durch die Burgundische Pforte. Im Untersuchungsraum Rheinland-Pfalz und Saarland existiert nur eine schwache genetische Differenzierung zwischen Populationen, die keine räumliche Strukturierung aufweist. Im Bliesgau ist die Dichte von Populationen erheblich höher als im Saar-Mosel-Gau. In ersterem ist auch der nachweisbare Genfluss höher als in letzterem. Außerdem weisen kleine Populationen tendenziell geringere genetische Diversitäten auf als große.

Abstract: The population genetic structure is studied for the butterfly species *Polyommatus coridon* at the European, regional and local scale. Two major genetic lineages are found at the European level; the F_{ST} value is 0.06. More than three quarter of the total variance between populations is between these two lineages. The genetic diversity is declining in both lineages from the south to the north. The individuals from the Saarland and the Rhineland-Palatinate belong to the western group; thus, they colonised this region in the postglacial period expanding from the Adriato-Mediterranean differentiation centre. Populations from the Saarland and the Rhineland-Palatinate are rather similar to those from France, but are well distinguished from southern German populations. Therefore, the Saarland and the Rhineland-Palatinate were colonised west of the Voges, whereas the southern German region was colonised via the Burgundian Gap. In the study area Saarland and Rhineland-Palatinate, the genetic differentiation between populations is rather weak, and no hierarchical geographical structures exist. The density of populations is considerably higher in the Bliesgau (SE Saarland) than in the Saar-Mosel-Gau (W Saarland). The detectable gene flow is higher in the region mentioned first. Furthermore, small populations show a trend for lower genetic diversity than big populations.

Keywords: allozyme electrophoresis, genetic diversity, population genetics, conservation genetics, phylogeography, butterflies

1. Einleitung

Bedingt durch die pleistozänen Klimaschwankungen sind die Areale von Tieren und Pflanzen zyklischen Schwankungen unterworfen (HEWITT 1996). Während der glazialen Kaltphasen müssen sich viele Arten in wärmere Gebiete zurück ziehen (wie etwa in die Mittelmeerhalbinseln im Süden Europas) (HEWITT 1996), breiten sich dann aber in den interglazialen Warmphasen wieder weit über Europa aus (TABERLET et al. 1998, COMES & KADEREIT 1999, HEWITT 1999). Bis vor wenigen Jahrzehnten wurden solche Untersuchungen ausschließlich durch die Analyse von fossilen Überresten wie Baumpollen (z. B. ELENGA et al. 2000, TARASOV et al. 2000), Elytren von Käfern (z. B. COOPE 1994) oder Gehäusen von Landgastropoden (z. B. HERTELENDY et al. 1992) sowie durch chorologische Studien (z. B. DE LATTIN 1967, VARGA 1977) durchgeführt.

Jedoch sind alle diese Methoden mit unübersehbaren Schwächen behaftet, denn (1) gut auswertbare und lückenlose Fossilbelege existieren nur aus einer sehr geringen Zahl von Artengruppen für nur wenige Spezies und (2) die aktuellen Verbreitungsbilder unterliegen so vielfältigen Einflüssen, dass sie nicht notwendigerweise ihre Arealgeschichte reflektieren. Aus diesen Gründen war die Verwendung von molekulargenetischen Methoden in der Biogeographie und die Entwicklung der Phylogeographie ein großer Schritt nach vorne (AVISE et al. 1987). Seitdem sind zahlreiche Arten in Europa und anderen Erdteilen phylogeographisch analysiert worden, wodurch zahlreiche der klassischen biogeographischen Theorien unterstützt und ausgebaut werden konnten (HEWITT 1996, 1999, 2001, TABERLET et al. 1998, COMES & KADEREIT 1999).

Jedoch können die erwähnten Methoden auch eingesetzt werden, um die lokalen und regionalen Populationsstrukturen von Arten zu untersuchen (z.B. PFEFFINGER et al. 1996, JOHANNESSEN et al. 1997, RAYBOLD et al. 1998, NÈVE et al. 1999). Solche Arbeiten besitzen dann auch größere Relevanz für den Naturschutz, da der Erhalt eines artspezifischen Niveaus genetischer Diversität als notwendig für das langfristige Überleben von Populationen angesehen wird (FRANKEL & SOULÉ 1981, SIMBERLOFF 1988). So sind zahlreiche Beispiele von Populationen bekannt, die vermutlich auf Grund mangelnder genetischer Vielfalt keine ausreichende Anpassungsfähigkeit mehr an ihre Umwelt besitzen (z.B. O'BRIEN et al. 1985, O'BRIEN & EVERMANN 1988, ELLSTRAND & ELAM 1993, FRANKHAM 1995, LACY 1997). Auf lange Sicht wird reduzierter Genfluss als ein Schrittmacher für Genverlust in isolierten Populationen angesehen (z. B. PACKER et al. 1991).

In unserer mitteleuropäischen Kulturlandschaft treten die meisten Arten nicht flächendeckend auf, sondern besitzen mehr oder weniger große, mehr oder weniger isolierte Habitate, die von einer für die jeweilige Art nicht besiedelbaren Landschaftsmatrix umgeben sind. Sofern ein Austausch von Individuen zwischen den einzelnen Habitatflecken existiert spricht man von einer Metapopulation (vergl. HANSKI 1999). Für solche Metapopulationen wurde nachgewiesen, dass der Fragmentierungsgrad korreliert ist mit der Reduktion des Genaustauschs zwischen Einzelpopulationen (z.B. MARGULES et al. 1994, BROOKES et al. 1997, VAN DONGEN et al. 1998, CLARKE & O'DWYER 2000).

Um die Biogeographie und die populationsgenetische regionale und lokale Dynamik für eine Spezies in einem bestimmten Raum darstellen zu können ist es notwendig, diese Art zum einen intensiv auf lokalem und regionalem Niveau zu bearbeiten, darüber hinaus jedoch auch ein für phylogeographische Analysen ausreichendes Netzwerk an Proben auf europäischer Ebene zu analysieren. Diese Bedingungen sind für das Verständnis von *Polyommatus coridon* (PODA, 1761) im Bereich des Saarlandes und von Rheinland-Pfalz gegeben. Im vorliegenden Artikel werden die für diese Art existierenden Arbeiten (SCHMITT & SEITZ 2001a, 2001b, 2002, SCHMITT et al. 2002) bezogen auf diesen Untersuchungsraum dargestellt.

Auf dieser Basis wird folgenden Fragen nachgegangen: (1) Aus welchem der glazialen Rückzugsgebiete im südlichen Europa stammen die saarländischen und rheinland-pfälzischen *P. coridon* Populationen? (2) Sind saarländische und rheinland-pfälzische Populationen von solchen aus benachbarten Regionen genetisch differenziert? (3) Auf welchem Weg erreichte *P. coridon* den Untersuchungsraum während seiner postglazialen Arealausdehnung? (4) Beeinflusst die primäre Immigration des Raumes die aktuellen Populationsstrukturen? (5) Ist der Genfluss zwischen Populationen in dicht durch *P. coridon* besiedelten Räumen höher als in stark fragmentierten Bereichen? (6) Besitzen große Populationen eine größere genetische Diversität als kleine?

2. Material und Methoden

Die Schmetterlinge wurden im Freiland gefangen, direkt in flüssigem Stickstoff eingefroren und so gelagert. Bei der Freilandarbeit wurde auch die Individuenzahl größenordnungsmäßig abgeschätzt. Im August 1998 wurden alle nach der Biotopkartierung des Saarlandes bekannten Kalkmagerrasen aufgesucht und auf Anwesenheit von *P. coridon* untersucht.

Zur Elektrophorese wurde eine Hälfte des Abdomens durch Ultraschall homogenisiert und zentrifugiert. Die Analyse wurde mittels Zelluloseacetat-Elektrophorese durchgeführt (HEBERT & BEATON 1993). Insgesamt wurden 17 Enzymsysteme mit 20 Loci untersucht. Die detaillierten Elektrophoresebedingungen sind in SCHMITT & SEITZ (2001a) dargestellt.

Alle Loci zeigten Bandenmuster, die typisch sind für bekannte Quartärstrukturen bei autosomaler Vererbung (RICHARDSON et al. 1986). Lediglich der Locus 6-Pgdh lag auf dem Z-Chromosom (Schmitt & Seitz 2001b), das bei Schmetterlingen im weiblichen Geschlecht hemizygot ist. Das am langsamsten wandernde Allel wurde mit 1 bezeichnet, das nächst langsamste mit 2, usw.

Die genetische Differenzierung wurde durch F_{IS} , F_{IT} and F_{ST} quantifiziert, wobei die F-Statistik von WEIR & COCKERHAM (1984) eingesetzt wurde. Ebenso wurden hierarchische F_{ST} - und Varianzberechnungen durchgeführt. Genetische Distanzen zwischen den Proben wurden mit NEI's genetischen Standarddistanzen berechnet (NEI 1978). χ^2 -Tests auf Homogenität wurden für den Vergleich der Allelverteilungen eingesetzt. Für diese Berechnungen wurden die Programmpakete G-STAT (SIEGISMUND 1993) und ARLEQUIN 2.000 (SCHNEIDER et al. 2000) eingesetzt. Die Beziehung zwischen den Proben wurde über die neighbor joining- und die UPGMA-Methode mit dem Programmpaket PHYLIP (FELSENSTEIN 1993) untersucht. U-Tests, um Mittelwerte auf signifikante Unterschiede zu prüfen, und Korrelationsanalysen wurden mit STATISTICA (Stat Soft inc. 1993) durchgeführt.

3. Ergebnisse

Sechsenddreißig Populationen, gesammelt von den Pyrenäen bis Ostungarn und von Mittelitalien bis an die Ostsee wiesen einen F_{ST} -Wert von 0,06 auf, d.h. 6% der gesamten Varianz zwischen Individuen befand sich zwischen Populationen. Die genetischen Abstände (NEI 1978) zwischen den Populationen schwankten zwischen 0,014 und 0,069.

Die untersuchten Populationen teilten sich auf zwei genetische Großgruppen auf, die einen genetischen Abstand (NEI 1978) von 0,041 aufwiesen. 76,1% der Varianz zwischen Populationen befand sich zwischen diesen beiden Gruppen. Die westliche von diesen umfasste die Proben aus Frankreich, Italien und Deutschland ohne Brandenburg, die östliche

diejenigen aus Brandenburg, Tschechien, der Slowakei und aus Ungarn (siehe Abb. 1). Alle Ergebnisse sind im Detail in SCHMITT & SEITZ (2001a, 2001b) wiedergegeben.

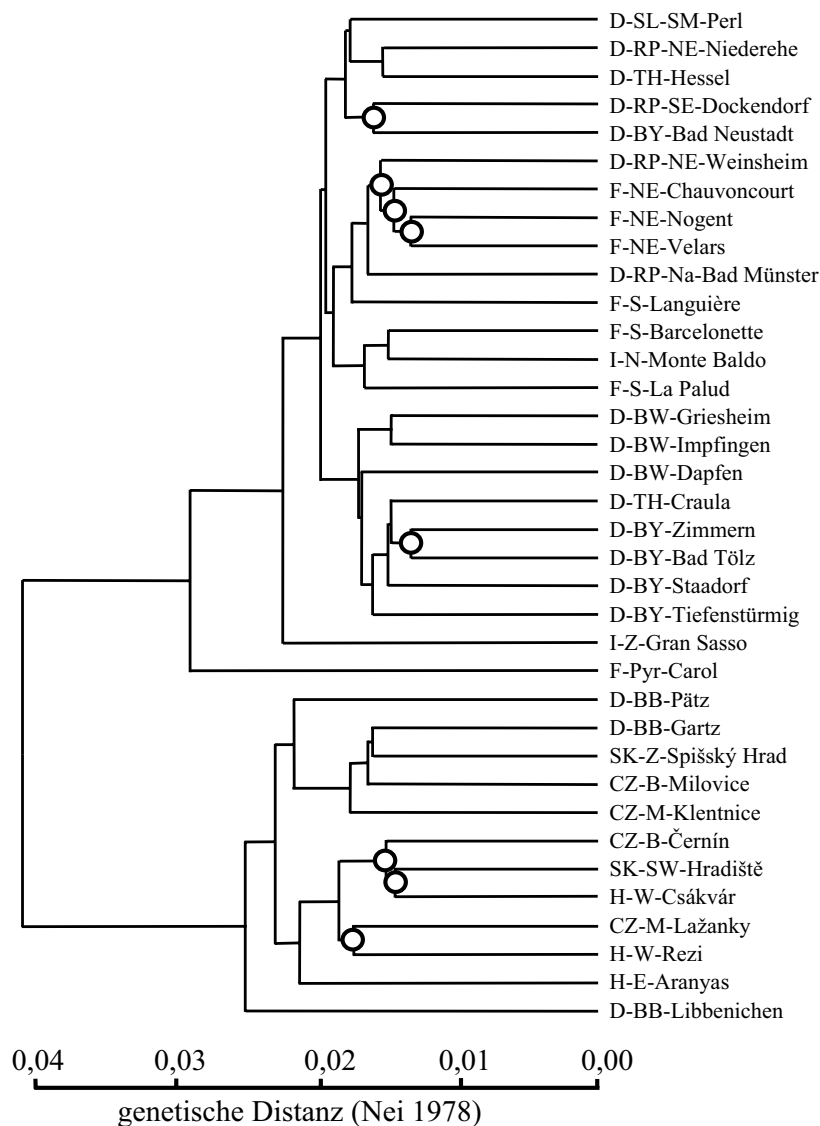


Abb. 1: UPGMA-Diagramm von 36 *Polyommatus coridon* Populationen. Abbildung nach SCHMITT & SEITZ (2001a). Alle Knoten sind auf dem 5% Niveau vor einer Bonferroni-Korrektur inhomogen (RxC χ^2 test). Knoten, die nach Bonferroni-Korrektur nicht signifikant sind, werden mit einem offenen Kreis markiert. - Abkürzungen: *Erster Teil:* Land; *Zweiter Teil:* B: Böhmen, BB: Brandenburg, BW: Baden-Württemberg, BY: Bayern, E: Ost, M: Mähren, N: Nord, NE: Nordost, Pyr: Pyrenäen, RP: Rheinland-Pfalz, S: Süd, SL: Saarland, SW: Südwest, TH: Thüringen, W: West, Z: Zentral; *Dritter Teil (nur für westliches Deutschland):* Na: Nahe, NE: nördliche Eifel, SE: südliche Eifel, SM: Saar-Mosel-Gau; *letzter Teil:* Ortsname der Sammelstelle

Insgesamt 39 Populationen der westlichen genetischen Gruppe wurden in einer erweiterten Analyse untersucht. Für diese wurde ein F_{ST} -Wert von 0,021 errechnet. Die Anzahl der Allele pro Population nahm signifikant mit zunehmender geographischer Breite ab ($r = 0,53$; $p = 0,0005$). Jedoch blieb die Allelzahl von Italien und Südfrankreich bis nach Nordost-

Frankreich unverändert hoch (Durchschnitt: $3,04 \pm 0,30$). Sowohl im Saarland und in Rheinland-Pfalz (Durchschnitt: $2,55 \pm 0,16$) wie auch im süddeutschen Raum (Durchschnitt: $2,64 \pm 0,16$) waren diese Werte signifikant geringer (U-Tests: $p = 0,0007$ bzw. $p = 0,0145$). Hierarchische Analysen ergaben, dass saarländische und rheinland-pfälzische Populationen deutlich von süddeutschen Populationen differenziert waren (45,5% der Varianz zwischen diesen Gruppen; $p < 0,0001$). Während die süddeutschen Populationen auch von den französischen Populationen deutlich differenziert waren (44,4% der Varianz zwischen diesen Gruppen; $p < 0,0001$), konnte nur eine geringe Differenzierung zwischen den saarländischen und den rheinland-pfälzischen Populationen von solchen aus Frankreich nachgewiesen werden (27,2% der Varianz zwischen diesen Gruppen; $p < 0,0001$).

Insgesamt vier Allele konnten nur in Populationen in Südfrankreich und Italien nachgewiesen werden. Weitere neun Allele traten über Frankreich hinaus nur noch im Saarland und in Rheinland-Pfalz auf, weitere neun Allele im süddeutschen Raum (Beispiele siehe Abb. 2). Alle Ergebnisse sind im Detail in SCHMITT et al. (2002) wiedergegeben.

Um die regionale Populationsstruktur für *P. coridon* im Saarland und in Rheinland-Pfalz zu analysieren, wurde der Datensatz um weitere Proben aus diesem Raum erweitert, so dass in die folgende Auswertung Daten aus 22 Populationen aus diesem Gebiet einfließen (siehe Abb. 3). Die genetische Differenzierung zwischen diesen war mit einem F_{ST} von 0,014 und einer durchschnittlichen genetischen Distanz (NEI 1978) von 0,018 vergleichsweise gering. Eine Korrelationsanalyse der genetischen Distanzen gegen die geographischen Distanzen ergab keinen signifikanten Zusammenhang ($r = 0,036$; $p = 0,66$), im Gegenteil erschienen die unterschiedlichen genetischen Distanzen völlig zufällig auf die unterschiedlichen geographischen Distanzen verteilt (siehe Abb. 4). Clusteranalysen konnten zeigen, dass sich im Saarland und in Rheinland-Pfalz keine räumlich abgegrenzten genetischen Populationsverbände definieren lassen (siehe Abb. 5).

Selbiges wurde auch durch hierarchische Varianzanalysen gezeigt. Teil man die untersuchten Populationen auf vier Teilräume auf (siehe Abb. 3), so ergab sich keine signifikante Varianz zwischen diesen vier Teilräumen ($F_{AT} = 0,0014$, $p = 0,18$). Innerhalb dieser vier Bereiche wurden folgende F_{ST} -Werte ermittelt: Bliesgau: $0,006 \pm 0,006$, Saar-Mosel-Gau: $0,017 \pm 0,006$, Südeifel und angrenzende Mosel: $0,015 \pm 0,005$ und Zentralfifel: $0,011 \pm 0,005$.

Während den Probenahmen im Freiland wurden die Individuenzahlen der einzelnen Populationen größenordnungsmäßig geschätzt und in drei Klassen eingeteilt (klein: weniger als 1 000 Individuen; mittel 1 000 bis 10 000 Individuen; groß: über 10 000 Individuen). Auf dieser Basis wurde untersucht, ob sich unterschiedlich große Populationen in ihrer genetischen Diversität von einander unterscheiden. Es konnte festgestellt werden, dass die großen Populationen für alle untersuchten Parameter (Allelzahl pro Locus, erwarteter Heterozygotiegrad, Polymorphiegrad und Polymorphiegrad auf dem 95% Niveau) höhere Werte aufwiesen, als mittlere und kleine Populationen (z. B. Allelzahl pro Locus: klein: 2,48; mittel: 2,54; groß: 2,63). Alle Ergebnisse sind im Detail in SCHMITT & SEITZ (2002) wiedergegeben.

Außerdem wurden im August 1998 alle Kalkmagerrasen des Saarlandes sowie einige weitere Flächen in Grenznähe aufgesucht und auf Anwesenheit von *P. coridon* untersucht. Die nachgewiesenen Populationen der Art im Saarland sind in Abb. 6 dargestellt.

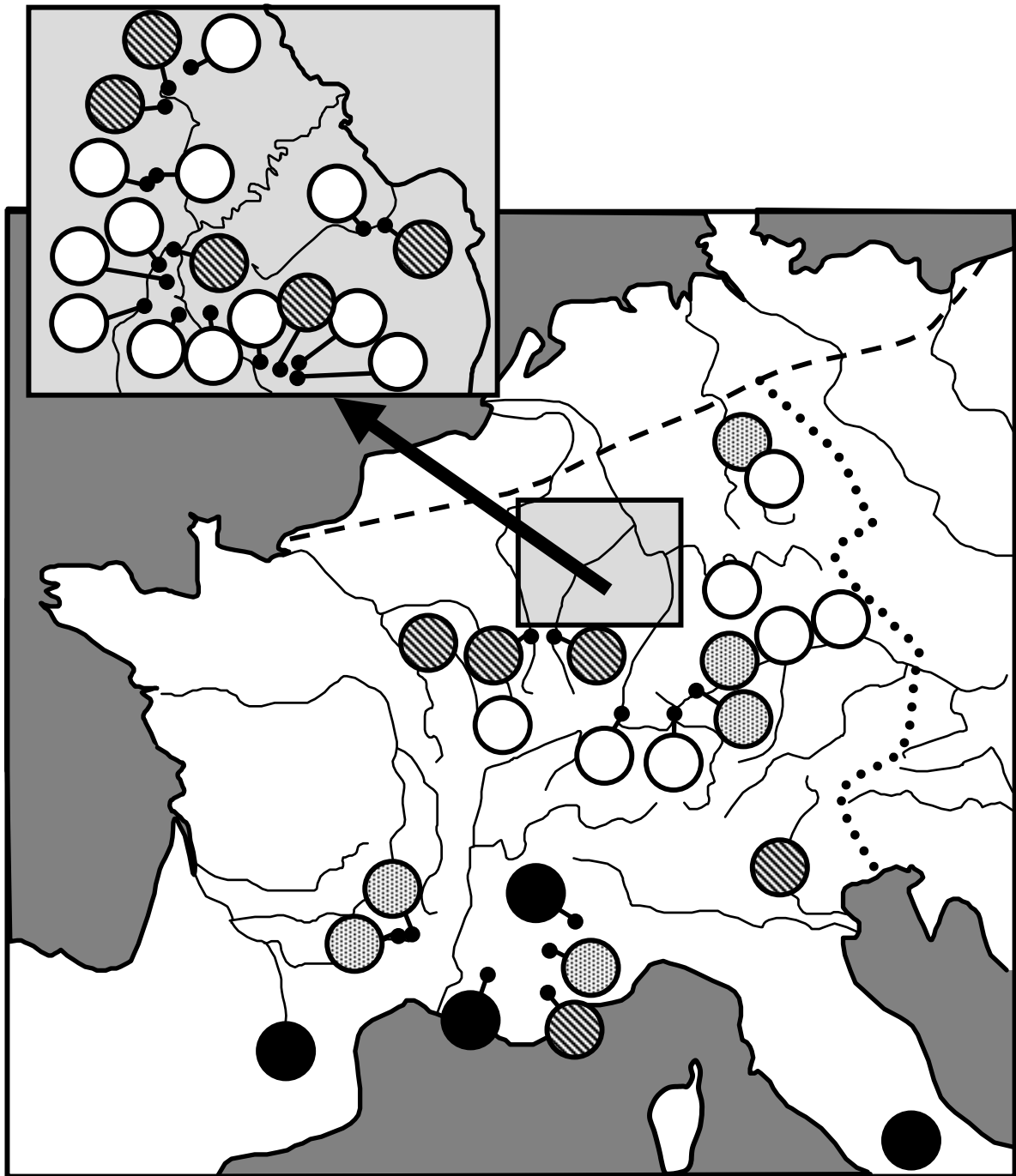


Abb. 2: Geographische Verteilung der seltenen Allele Pgm 1 und Me 4 in *Polyommatus coridon* Populationen der westlichen Linie. Abbildung modifiziert nach SCHMITT et al. (2002).

Schwarz gefüllt: beide Allele nachgewiesen; schraffiert: nur Pgm 1 nachgewiesen; punktiert: nur Me 4 nachgewiesen; unmarkiert: keines der beiden Allele nachgewiesen; die nördliche Verbreitungsgrenze der Art ist durch eine durchbrochene Linie dargestellt, die Ostgrenze der westlichen Linie durch eine punktierte Linie.

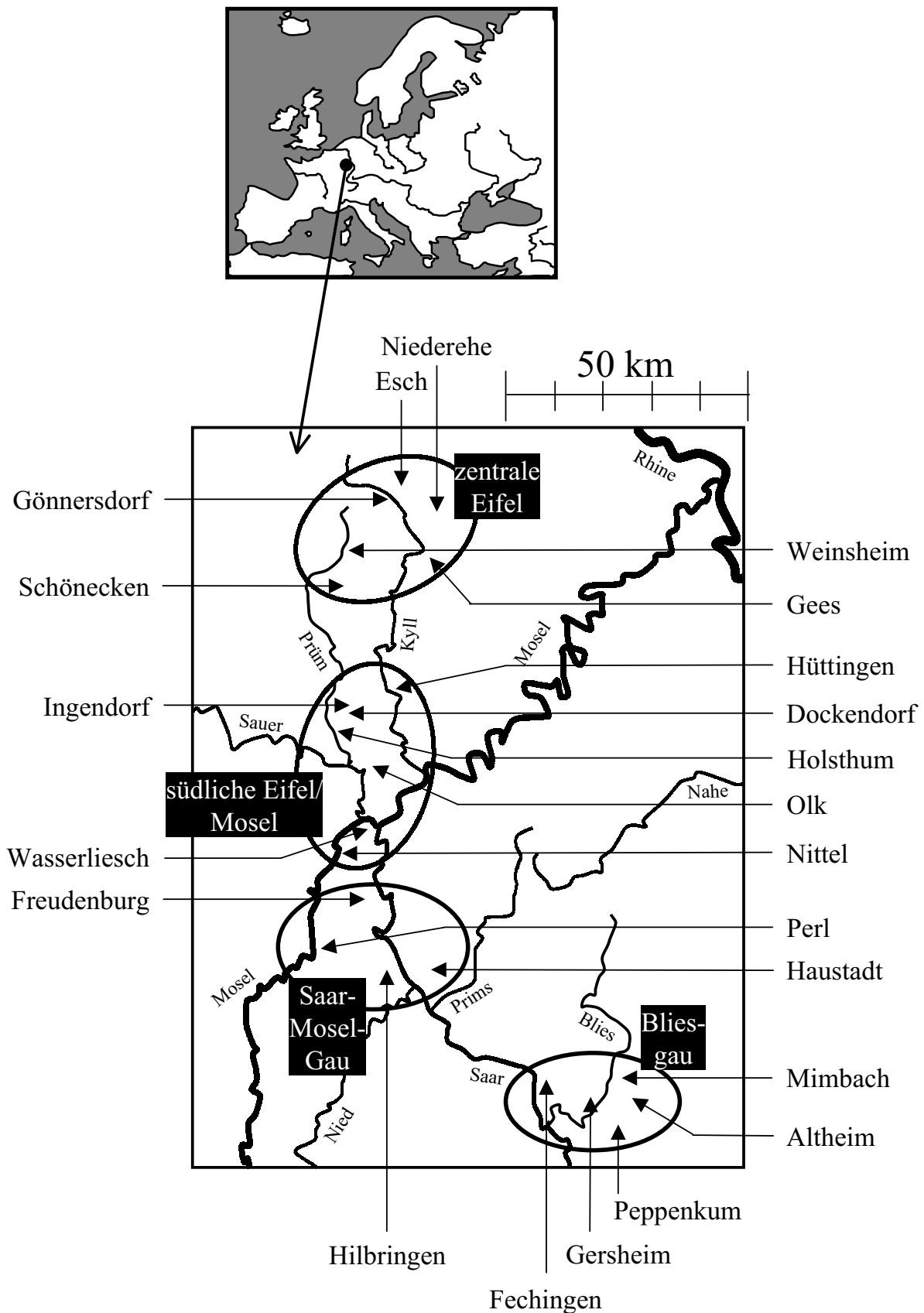


Abb. 3: Geographische Lage der 22 im Saarland und in Rheinland-Pfalz untersuchten Populationen von *Polyommatus coridon* und ihre Zuordnung zu einem der vier Teilräume. Abbildung modifiziert nach SCHMITT & SEITZ (2002).

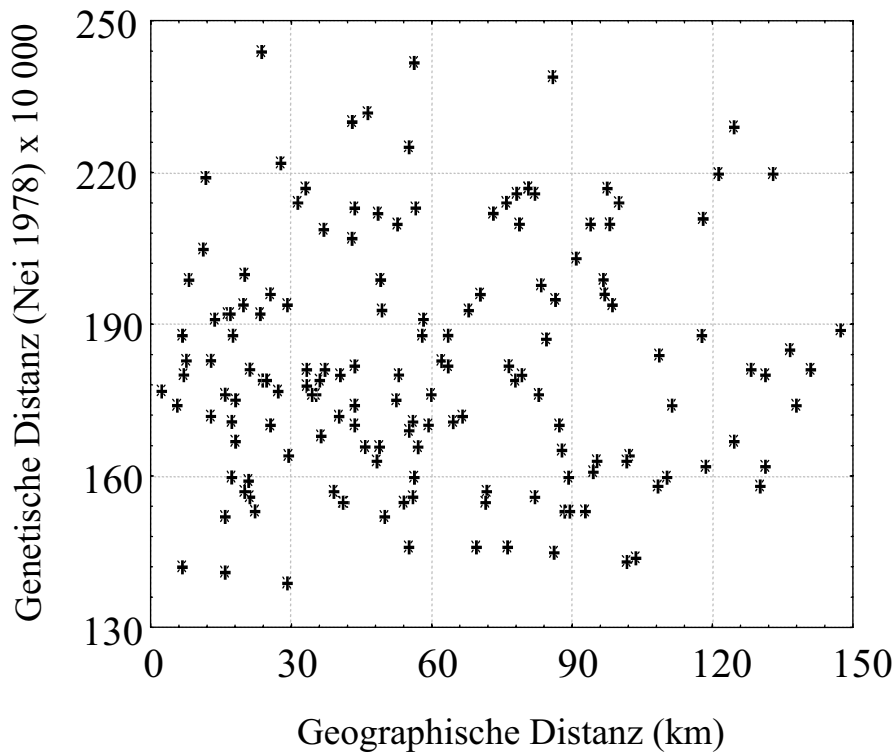


Abb. 4: Zusammenhang zwischen geographischer und genetischer Distanz (Nei 1978) von *Polyommatus coridon* Populationen im Saarland und in Rheinland-Pfalz. Keine signifikante Korrelation konnte nachgewiesen werden ($r = 0,036$; $p = 0,66$). Abbildung modifiziert nach SCHMITT & SEITZ (2002).

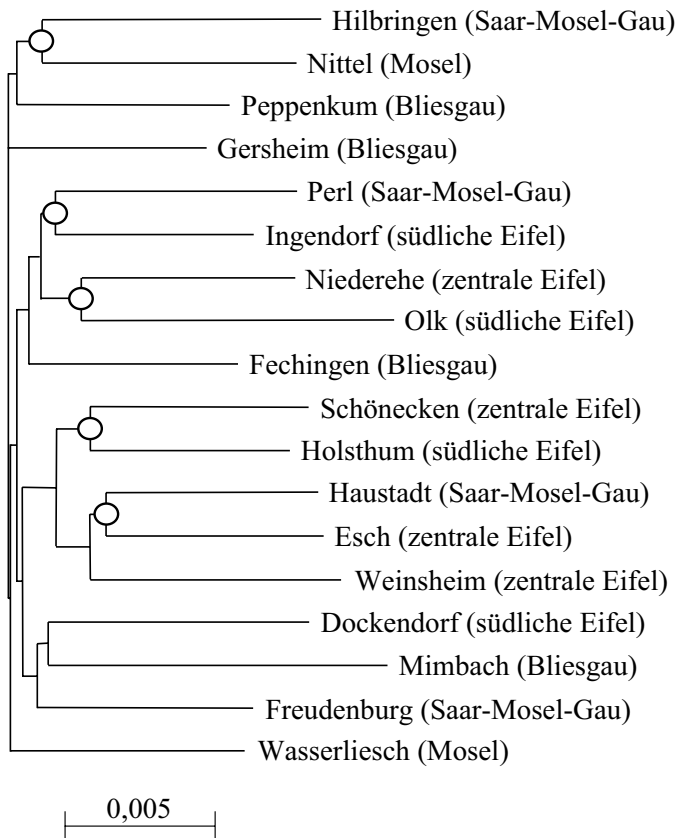


Abb. 5: Neighbor joining-Diagramm saarländischer und rheinland-pfälzischer *Polyommatus coridon* Populationen basierend auf genetischen Distanzen (Nei, 1978). Abbildung nach SCHMITT & SEITZ (2002).

All Knoten sind auf dem 5% Niveau vor einer Bonferroni-Korrektur inhomogen ($R \times C \chi^2$ test). Knoten, die nach Bonferroni-Korrektur nicht signifikant sind, werden mit einem offenen Kreis markiert.

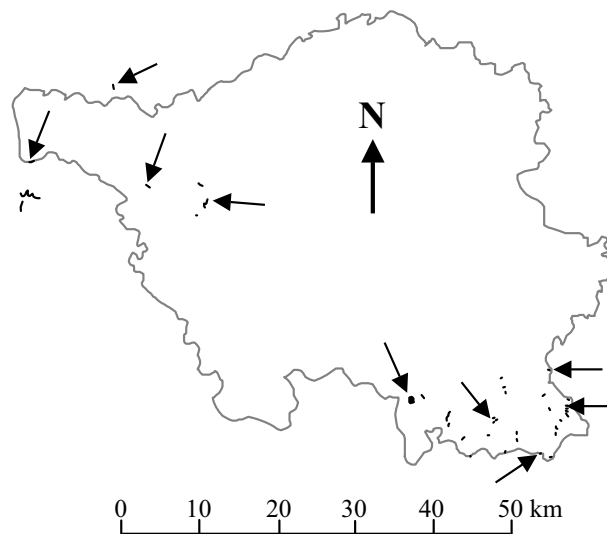


Abb. 6: Geographische Verbreitung von *Polyommatus coridon* im Saarland und einigen weiteren Flächen in Grenznähe im August 1998. Die genetisch untersuchten Populationen sind durch Pfeile gekennzeichnet.

4. Diskussion

Polyommatus coridon zeigt auf europäischem Niveau eine markante genetische Strukturierung, wie sie meist nur bei Arten mit gut ausgebildeter subspezifischer Differenzierung festgestellt wird (vergl. PORTER & GEIGER 1988, NAPOLITANO & DESCIMON 1994, BRITTEN et al. 1995, SCHMITT & SEITZ 2001c). Somit gehören die beiden genetischen Linien zwei unterschiedlichen Subspezies oder Subspezieskomplexen an. Die Differenzierung dieser beiden Linien fand vermutlich während glazialer Isolation in unterschiedlichen Glazialrefugien statt. Wie bei weitergehenden Analysen herausgefunden werden konnte (SCHMITT & SEITZ 2001b, SCHMITT et al. 2002), befand sich ein Differenzierungszentrum im adriatomediterranen Bereich und ein weiteres im pontomediterranen Raum. Da die westliche Linie die Proben aus Italien, Frankreich und Deutschland (ohne Brandenburg) umfasst, muss davon ausgegangen werden, dass sich die *P. coridon* Populationen im Saarland und in Rheinland-Pfalz aus dem adriatomediterranen Raum ableiten.

Da sich saarländische und rheinland-pfälzische Populationen von süddeutschen genetisch deutlich unterscheiden (45,5% der Varianz zwischen diesen beiden Gruppen), ist eine Immigration beider Räume auf unterschiedlichen Einwanderungsrouten wahrscheinlich. Vermutlich wurde der süddeutsche Bereich durch die Burgundische Pforte besiedelt, das Saarland und Rheinland-Pfalz hingegen westlich der Vogesen, eventuell entlang der Mosel. Diese beiden Korridore spiegeln sich gut in der geographischen Verteilung unterschiedlicher Allele (siehe Abb. 2).

Beim Passieren der Burgundischen Pforte nach Süddeutschland durchlief die Art vermutlich einen genetischen Flaschenhals, der die Begründung für den abrupten genetischen Diversitätsverlust von Nordost-Frankreich nach Süddeutschland darstellt. Auch die saarländischen und rheinland-pfälzischen Populationen weisen eine deutlich geringere genetische Diversität auf als die französischen; im Gegensatz zu den süddeutschen Populationen unterscheiden sich diese beiden Gruppen aber nicht markant von einander (nur

27,2% der genetischen Varianz zwischen ihnen). Somit muss angenommen werden, dass bei der Besiedlung des extremen Westens Deutschlands kein einheitlicher Flaschenhals wie für den süddeutschen Bereich auftrat.

Das genetische Muster im Saarland und in Rheinland-Pfalz gehorcht keinen geographischen Ordnungskriterien (siehe Abb. 4 und 5); auch ein *isolation by distance* System, in dem die genetische Differenzierung eine Funktion der geographischen Distanz darstellt, ist nicht nachweisbar, wodurch sich *P. coridon* von anderen Schmetterlingsarten mit diskreten Populationen unterscheidet (z. B. BRITTEN et al. 1995, JOHANNESSEN et al. 1997). Diese Populationsstruktur lässt vermuten, dass dieser Bereich Deutschlands entweder trittsteinweise, leptokurtisch oder in einer Mischform von beiden besiedelt wurde (vergl. IBRAHIM et al. 1996). Außerdem ist wahrscheinlich, dass der Genaustausch zwischen den einzelnen Populationen eingeschränkt ist, da sich ansonsten ein *isolation by distance* System hätte entwickeln müssen, ebenso wie eine Differenzierung zwischen den vier geographisch vergleichsweise deutlich voneinander getrennten Teilräumen. Bedingt durch die sehr hohen Individuenzahlen innerhalb der einzelnen Populationen waren wohl genetische Drift und Genverlust in Einzelpopulationen nicht sehr ausgeprägt.

Trotzdem konnte gezeigt werden, dass die Differenzierung zwischen Einzelvorkommen eine Funktion der Besiedlungsdichte des Raumes darstellt. So konnte für den Bliesgau, der ein sehr enges Netzwerk an durch *P. coridon* besiedelten Kalkmagerrasen aufweist (siehe Abb. 6), keine signifikante genetische Differenzierung zwischen den untersuchten Populationen nachgewiesen werden. Vermutlich ist dieser Raum so begünstigt für diese Art, dass Individuenaustausch zwischen den Habitatflecken eine genetische Differenzierung der Populationen weitgehend unterbindet. Anders sieht die Situation im Saar-Mosel-Gau aus, in dem die *P. coridon*-Habitate sehr viel stärker verinselt sind (siehe Abb. 6). Auch die Bereiche südliche Eifel und angrenzende Mosel sowie zentrale Eifel besitzen signifikante genetische Differenzierungen, was drauf hinweist, dass auch diese Teilräume keinen so hohen Individuenaustausch besitzen wie der sehr dicht durch *P. coridon* besiedelte Bliesgau. Ähnliche Zusammenhänge konnten auch für andere Arten nachgewiesen werden (z. B. BUZA et al. 2000, CLARKE & O'DWYER 2000)

Der Vergleich der genetischen Diversitäten unterschiedlich großer Populationen von *P. coridon* zeigte den Trend, dass die individuen schwächeren Populationen geringere genetische Diversitäten aufwiesen als die individuenstarken Vorkommen. Dies ist wohl darauf zurück zu führen, dass in den kleinen Populationen stärkere genetische Drift wirkt als in den großen, und somit auch Genverlust häufiger stattfindet, was ein allgemein beobachtetes Phänomen darstellt (z. B. BUZA et al. 2000, HUDSON et al. 2000, MADSON et al. 2000).

5. Literaturverzeichnis

- 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. Syst.* **18**: 489-522.
- 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. Hered.* **86**: 204-210.
- BROOKES, M.I., GRANEAU, Y.A., KING, P., ROSE, O.C., THOMAS, C.D. & J.L.B. MALLET (1997): Genetic analysis of founder bottlenecks in the rare british butterfly *Plebejus argus*. – *Conserv. Biol.* **11**: 648-661.

- BUZA, L., YOUNG, A. & P. THRALL (2000): Genetic erosion, inbreeding and reduced fitness in fragmented populations of the endangered tetraploid pea *Swainsona recta*. – Biol. Conserv. **93**: 177-186.
- CLARKE, G.M. & C. O'DWYER (2000): Genetic variability and population structure of the endangered golden sun moth, *Synemon plana*. – Biol. Conserv. **92**: 371-381.
- COMES, H.P. & J.W. KADEREIT (1998): The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. – Trends Plant Sc. **3**: 432-438.
- COOPE, G.R. (1994): The response of insect faunas to glacial-interglacial climatic fluctuations. – Phil. Trans. R. Soc. Lond. B **344**: 19-26.
- DONGEN, S. VAN, BACKELJAU, T., MATTHYSEN, E. & A.A. DHONDT (1998): Genetic population structure of the winter moth (*Operophtera brumata* L.) (Lepidoptera, Geometridae) in a fragmented landscape. – Heredity **80**: 92-100.
- ELENGA, H., PEYRON, O., BONNEFILLE, R., JOLLY, D., CHEDDADI, R., GUIOT, J., ANDRIEU, V., BOTTEMA, S., BUCHET, G., DE BEAULIEU, J.-L., HAMILTON, A.C., MALEY, J., MARCHANT, R., PEREZ-OBOL, R., REILLE, M., RIOLLET, G., SCOTT, L., STRAKA, H., TAYLOR, D., VAN CAMPO, E., VINCENS, A., LAARIF, F. & H. JONSON (2000): Pollen-based biome reconstruction for southern Europe and Africa 18,000 yr BP. – J. Biogeogr. **27**: 621-634.
- ELLSTRAND, N.C. & D.R. ELAM (1993): Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. – Ann. Rev. Ecol. Syst. **24**: 217-242.
- FELSENSTEIN, J. (1993): PHYLIP (Phylogeny Inference Package) Ver. 3.5.c. – Department of Genetics, University of Washington, Seattle, Washington.
- FRANKEL, R. & M.E. SOULÉ (1981): Conservation and Evolution. – Cambridge University Press, Cambridge.
- FRANKHAM, R. (1995): Conservation genetics. – Ann. Rev. Genetics **29**: 305-327.
- HANSKI, I. (1999): Metapopulation ecology. – Oxford University Press, Oxford.
- HEBERT, P.D.N. & M.J. BEATON (1993): Methodologies for allozyme analysis using cellulose acetat electrophoresis. – Helena Laboratories, Beaumont, Tx.
- HERTELENDY, E., SÜMEGI, P. & G. SZÖÖR (1992): Geochronological and paleoclimatic characterisation of Quaternary sediments in the Great Hungarian Plain. – Radiocarbon **34**: 833-839.
- HEWITT, G.M. (1996): Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. – Biol. J. Linn. Soc. **58**: 247-276.
- HEWITT, G.M. (1999): Post-glacial re-colonization of European biota. – Biol. J. Linn. Soc. **68**: 87-112.
- HEWITT, G.M. (2001): Speciation, hybrid zones and phylogeography — or seeing genes in space and time. – Mol. Ecol. **10**: 537-549.
- HUDSON, Q.J., WILKINS, R.J., WAAS, J.R. & I.D. HOGG (2000): Low genetic variability in small populations of New Zealand kokako *Callaeas cinerea wilsoni*. – Biol. Conserv. **96**: 105-112.
- IBRAHIM, K.M., NICHOLS, R.A. & G.M. HEWITT (1996): Spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansion. – Heredity **77**: 282-291.
- JOHANNESSEN, J., SCHWING, U., SEUFERT, W., SEITZ, A. & M. VEITH (1997): Analysis of gene flow and habitat patch network for *Chazara briseis* (Lepidoptera: Satyridae) in an agricultural landscape. – Biochem. Syst. Ecol. **25**: 419-427.
- LACY, R.C. (1997): The importance of genetic variation to the viability of mammalian populations. – J. Mammal. **78**: 320-335.
- LATTIN, G. DE (1967): Grundriß der Zoogeographie. – Fischer, Jena.

- MADSEN, T., OLSSON, M., WITZELL, H., STILLE, B., GULLBERG, A., SHINE, R., ANDERSSON, S. & H. TEGELSTRÖM (2000): Population size and genetic diversity in sand lizards (*Lacerta agilis*) and adders (*Vipera berus*). – *Biol. Conserv.* **94**: 257-262.
- MARGULES, C.R., MIKOVITIS, G.A. & G.T. SMITH (1994): Contrasting the effects of habitat fragmentation on the scorpion *Cercophonium squamata* and amphipod *Arcitalitrus sylvaticus*. – *Ecology* **75**: 2033-2042.
- NAPOLITANO, M. & H. DESCIMON (1994): Genetic structure of French populations of the mountain butterfly *Parnassius mnemosyne* L. (Lepidoptera: Papilionidae). – *Biol. J. Linn. Soc.* **53**: 325-344.
- NEI, M. (1978): Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. – *Genetics* **89**: 583-590.
- NÈVE, G., BARASCUD, B., DESCIMON, H. & M. BAGUETTE (1999): Genetic structure of *Proclissiana eunomia* populations at the regional scale (Lepidoptera, Nymphalidae). – *Heredity* **84**: 657-666.
- O'BRIEN, S.J., ROELKE, M.E., MARKER, L., NEWMAN, A., WINKLER, C.A., MELTZER, D., COLLY, L., EVERMANN, J.F., BUSH, M. & D.E. WILDT (1985): Genetic basis for species vulnerability in the cheetah. – *Science* **227**: 1428-1434.
- O'BRIEN, S.J. & J.F. EVERMANN (1988): Interactive influence of infectious disease and genetic diversity in natural populations. – *Trends Ecol. Evol.* **3**: 254-259.
- PACKER, C., PUSEY, A.E., ROWLEY, H., GILBERT, D.A., MARTENSON, J. & S.J. O'BRIEN (1991): Case study of a population bottleneck: Lions of the Ngorongoro Crater. – *Conserv. Biol.* **5**: 219-230.
- PFENNINGER, M., BAHL, A. & B. STREIT (1996): Isolation by distance in a population of a small land snail *Trochoidea geyeri*: evidence from direct and indirect methods. – *Proc. R. Soc. Lond. B* **263**: 1211-1217.
- 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. – *Can. J. Zool.* **66**: 2751-2765.
- RAYBOULD, A.F., MOGG, R.J., ALDAM, C., GLIDDON, C.J., THORPE, R.S. & R.T. CLARKE (1998): The genetic structure of the sea beet (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) populations. III. Detection of isolation by distance at microsatellite loci. – *Heredity* **80**: 127-132.
- RICHARDSON, B.J., BAVERSTOCK, P.R. & M. ADAMS (1986): Allozyme electrophoresis. A handbook for animal systematics and population studies. – Academic Press, San Diego.
- SCHMITT, T. & A. SEITZ (2001a): Intraspecific structuring of *Polyommatus coridon* (Lycaenidae). – *Nota lepid.* **24**: 53-63.
- SCHMITT, T. & A. SEITZ (2001b) Allozyme variation in *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae): identification of ice-age refugia and reconstruction of post-glacial expansion. – *J. Biogeogr.* **28**: 1129-1136.
- SCHMITT, T. & A. SEITZ (2001c): Intraspecific allozymatic differentiation reveals the glacial refugia and the postglacial expansions of European *Erebia medusa* (Lepidoptera: Nymphalidae). – *Biol. J. Linn. Soc.* **74**: 429-458.
- SCHMITT, T. & A. SEITZ (2002): Influence of habitat fragmentation on the genetic structure of *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae): implications for conservation. – *Biol. Conserv.* **107**: 291-297.
- SCHMITT, T., GIEBL, A. & A. SEITZ (2002): Postglacial colonisation of western Central Europe by *Polyommatus coridon* (Poda 1761) (Lepidoptera: Lycaenidae): evidence from population genetics. – *Heredity* **88**: 26-34.
- SCHNEIDER S, ROESSLI D & L. EXCOFFIER (2000): Arlequin ver. 2.000 – A software for population genetics data analysis. – Anthropology, University of Genève.

- 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.
- SIMBERLOFF, D. (1988): The contribution of population and community biology to conservation science. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **19**: 473-512.
- 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.
- TARASOV, P.E., VOLKOVA, V.S., WEBB III, T., GUIOT, J., ANDREEV, A.A., BEZUSKO, L.G., BEZUSKO, T.V., BYKOVA, G.V., DOROFYUK, N.I., KVAVADZE, E.V., OSIPOVA, I.M., PANOVA, N.K. & D.V. SEVASTYANOV (2000): Last glacial maximum biomes reconstructed from pollen and plant macrofossil data from northern Eurasia. – *J. Biogeogr.* **27**: 609-620.
- WEIR, B.S. & C.C. COCKERHAM (1984): Estimating F-statistics for the analysis of population structure. – *Evolution* **38**: 1358-1370.
- 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.

Anschrift des Autors:

Dr. Thomas Schmitt
Institut für Biogeographie
Wissenschaftspark Trier-Petrisberg
FB VI, Universität Trier
D-54 286 Trier
e-mail: thsh@uni-trier.de

