

Die Bedeutung der molekularen Biogeographie im Naturschutz

The Importance of Molecular Biogeography for Nature Conservation

THOMAS SCHMITT

Zusammenfassung: Die aktuellen Verluste an Biodiversität in Europa werden häufig auf Veränderungen in der Landnutzung und den Klimawandel zurückgeführt. Jedoch stellt auch die genetische Diversität der Populationen einen wesentlichen Faktor für ihre Vitalität dar. Die Verteilung der genetischen Diversität über Europa wird allerdings für temperate Arten stark durch die Isolation in glazialen Refugien und postglaziale Arealexpansionen beeinflusst. Diese molekular-biogeographischen Muster können Einfluss auf die Anpassungsfähigkeit der Populationen besitzen. Aktuelle Untersuchungen an Tagfaltern mit unterschiedlichen Refugien, Kolonisierungswegen und genetischen Strukturen erlauben, diese Idee zu untersuchen. Das Muster des Silbergrünen Bläulings *Polyommatus coridon* stellt genetische Verarmung von Süden nach Norden dar, wohingegen im Muster des Rundaugen-Mohrenfalters *Erebia medusa* eine solche von Osten nach Westen festzustellen ist. Der Rapsweißling *Pieris napi* weist keine genetischen Gradienten über Europa auf. Der Vergleich dieser divergierenden Muster zeigt eine Korrelation zwischen den demographischen Trends und der genetischen Diversität der Populationen dieser Arten. Dies deutet auf verringerte Anpassungsfähigkeit auf Grund genetischer Verarmung resultierend aus postglazialer Arealexpansion hin. Gleiches konnte auch an anderen Vertretern dieser Artengruppen gezeigt werden. Analysen der molekularen Biogeographie sind somit hilfreich zum Verständnis der demographischen Trends von Populationen auf der kontinentalen Ebene.

Schlüsselwörter: Allozymelektrophorese, bedrohte marginale Populationen, genetische Diversität, Lepidoptera, Phylogeographie

Summary: The recent decrease in biodiversity in Europe is commonly thought to be due to land use and climate change. However, the genetic diversity of populations is also seen as an essential factor for their fitness. The genetic diversity in temperate species across the continent has been recognized as in part a consequence of ice age isolation in different refugia and postglacial colonization, and these phylogeographic patterns may themselves affect the adaptability of populations. Recent work on butterfly species with different refugia, colonization paths and genetic structures allows this idea to be examined. The pattern of the Chalk-hill Blue *Polyommatus coridon* is of decreasing genetic diversity from south to north, while the one of the Woodland Ringlet *Erebia medusa* shows greater genetic diversity in eastern than western lineages. The Green-veined White *Pieris napi* showed no gradients of genetic diversity all over Europe. Comparison of population demographic trends in these species reveals higher rates of decrease with lower genetic diversity. This indicates reduced adaptability due to genetic impoverishment as a result of postglacial range changes. This also could be demonstrated for other butterfly species. Thus, the analysis of phylogeographic patterns could be a useful guide to interpreting demographic trends and in conservation planning.

Keywords: allozyme electrophoresis, threatened marginal populations, genetic diversity, Lepidoptera, phylogeography

1. Einleitung

Die Veränderungen der Landnutzung durch den Menschen und auch der aktuelle Klimawandel werden häufig für den Rückgang der Artenmannigfaltigkeit in weiten Bereichen Europas verantwortlich gemacht (PARMESAN et al. 1999; VAN SWAAY & WARREN 1999), wofür zahlreiche Einzelbeispiele ins Feld geführt werden (DESCIMON 1995; LEÓN-CORTÉS et al. 1999, 2000; ASHER et al. 2001; VAN SWAAY et al. 2002). Aktuelle Untersuchungen zeigen jedoch, dass auch die genetische Diversität von Populationen maßgeblichen Einfluss auf ihre Fitness und Anpassungsfähigkeit besitzt (FRANKHAM et al. 2002; HANSSON & WESTERBERG 2002; REED & FRANKHAM 2003), was durch zahlreiche Einzelbeispiele gezeigt wurde (z.B. OOSTERMEIJER et al. 1995; NEWMAN & PILSON 1997; FISCHER & MATTHIES 1998; SACCHERI et al. 1998; WESTEMEIER et al. 1998; BRYANT et al. 1999; MADSEN et al. 1999, 2000; MEAGHER 1999; ROWE et al. 1999; BUZA et al. 2000; LUIJTEN et al. 2000). Solche genetische Verarmung von Populationen wurde meist auf genetische Erosion in isolierten Populationen zurückgeführt, jedoch auch die Veränderungen der Verbreitungen von Arten über die Zeitachse (vergleiche REINIG 1937, 1938, 1950; DE LATTIN 1949, 1967; MÜLLER 1980) wirkten sich maßgeblich auf die genetische Komposition der regionalen Vorkommen von Arten aus (HEWITT 1996, 2000, 2004; COMES & KADEREIT 1998; TABERLET et al. 1998).

Es ist möglich, dass diese durch die biogeographische Geschichte von Arten erworbenen genetischen Strukturen einen bedeutenden Einfluss auf die Anpassungsfähigkeit von Populationen besitzen. Diese für die Naturschutzbiologie wichtige Fragestellung wird im Folgenden behandelt, wobei auf Beispiele von Tagfaltern zurückgegriffen wird. Diese Gruppe ist (i) im Wesentlichen in ihrer Verbreitung bekannt (KUDRNA 2002), so dass für zahlreiche Arten gute chorologische Grundlagen existieren (z.B. DE LATTIN 1957; VARGA 1977), (ii) für mehrere Arten ist ihre molekula-

re Biogeographie in Europa intensiv untersucht (z.B. PORTER & GEIGER 1995; SCHMITT & SEITZ 2001a,b), und (iii) die Bestandsveränderungen in dieser Gruppe sind für die einzelnen Länder Europas aufgeschlüsselt (VAN SWAAY & WARREN 1999).

2. Material und Methoden

2.1. Genetische Modellarten

In einem ersten Schritt wurde die populationsgenetische Literatur auf Beispiele durchsucht, die einen ausreichenden Untersuchungsraum abdecken, um biogeographische Aussagen zu ermöglichen. Dabei wurde unterschieden zwischen (i) mediterranen Arten mit würmglazialen Refugien in den Mittelmeerhalbinseln und postglazialer Ausbreitung nach Norden unter genetischer Verarmung, (ii) kontinentalen Arten mit ihren bedeutendsten Glazialrefugien während des Würm im östlichen und südöstlichen Europa oder sogar in Asien und im Westen Europas jetzt genetisch ärmeren Populationen als im Osten sowie (iii) sehr weit verbreiteten und häufigen Arten, die keine genetischen Diversitätsunterschiede in Europa aufweisen. Für jede dieser drei Gruppen wurde eine Beispielart ausgewählt: (i) der Silbergrüne Bläuling *Polyommatus coridon* (SCHMITT & SEITZ 2001a, 2002a,b; SCHMITT et al. 2002, 2005a), (ii) der Rundaugen-Mohrenfalter *Erebia medusa* (SCHMITT & SEITZ 2001b) und (iii) der Rapsweißling *Pieris napi* (PORTER & GEIGER 1995). Für *P. coridon* belegen die genetischen Analysen würmglaziale Differenzierungszentren im adriato- und im pontomediterranen Raum (SCHMITT & SEITZ 2001a; SCHMITT et al. 2005a). Im Fall von *E. medusa* zeichnet sich eine herausragende Stellung des südöstlichen Europas außerhalb der klassischen mediterranen Differenzierungszentren für die würmglaziale Überdauerung der Art ab, jedoch auch kleinere Zentren um die vergletscherten Alpen herum, und somit geringere genetische Diversität der Populationen im Westen Eu-

ropas (SCHMITT & SEITZ 2001b sowie weitere unpublizierte Daten). Keine markanten genetischen Muster konnten in den Allozymdatensätzen von *P. napi* festgestellt werden (PORTER & GEIGER 1995). Für diese drei Arten wurde nun überprüft, ob ihre jeweilige regionaltypische genetische Diversität mit der Bestandsentwicklung der Populationen in den entsprechenden Ländern korreliert ist und somit ein Zusammenhang zwischen der biogeographisch begründeten genetischen Diversität und der Vitalität der Populationen möglich erscheint. Für genauere Daten siehe SCHMITT & HEWITT (2004).

2.2. Weitere Testarten

Um die für die drei genetischen Modellarten erhaltenen Ergebnisse zu überprüfen, wurden weitere Arten ausgewählt, die vermutlich ähnliche biogeographisch-genetische Muster aufweisen wie diese. Eine genauere Darlegung der Vorgehensweise bei deren Auswahl ist SCHMITT & HEWITT (2004) zu entnehmen. Für diese zusätzlichen Arten wurde untersucht, ob die Entwicklung ihrer Populationen dieselben Trends in den unterschiedlichen Regionen Europas aufwies wie die jeweiligen genetischen Modellarten. Außerdem wurde eine Kontrollgruppe eingeführt, die sowohl ihre nördlichen wie auch ihre südlichen Verbreitungsgrenzen im Übergang vom Würm-Glazial zum Postglazial nach Norden verlagert haben müssen. Auf Grund dieser Situation dürften diese weder am extremen Süd- noch am Nordrand ihres Verbreitungsgebiets ihre höchsten genetischen Diversitäten aufweisen, und somit auch keine Fitnessunterschiede auf dem europäischen Niveau zeigen, die durch ungleiche regionaltypische genetische Diversitäten bedingt sind. Im Einzelnen wurden folgende Arten für die jeweiligen Gruppen gewählt:

- i. Mediterrane Arten mit vermuteter genetischer Verarmung nach Norden: *Carbarodus alceae*, *Pyrgus armoricanus*, *Thymelicus acteon*, *Satyrium acaciae*, *Satyrium spini*, *Po-*

lyommatus bellargus, *Melitaea phoebe*, *Melitaea didyma*, *Hipparchia statilinus*, *Brintesia circe*, *Chazara briseis*.

- ii. Kontinentale Arten mit vermutlich geringerer genetischer Diversität im westlichen Europa: *Parnassius mnemosyne*, *Lycaena dispar*, *Lycaena hippotboe*, *Maculinea teleius*, *Maculinea nausithous*, *Euphydryas maturna*, *Limenitis populi*, *Coenonympha hero*.
- iii. Weit verbreitete Arten, vermutlich ohne genetische Diversitätsgradienten in Europa: *Antibocharis cardamines*, *Callophrys rubi*, *Lycaena phlaeas*, *Celastrina argiolus*, *Polyommatus icarus*, *Aglais urticae*, *Coenonympha pamphilus*.
- iv. Kontrollgruppe: *Thecla betulae*, *Satyrium pruni*, *Brenthis ino*, *Boloria dia*, *Limenitis camilla*, *Apatura iris*, *Apatura ilia*, *Aphantopus hyperantus*.

2.3. Statistische Auswertung

Für die drei genetischen Modellarten wurden die genetischen Diversitäten der einzelnen untersuchten Populationen (PORTER & GEIGER 1995; SCHMITT & SEITZ 2001a,b, 2002a,b; SCHMITT et al. 2002) mit den im jeweiligen Land festgestellten Populationsveränderungen (VAN SWAAY & WARREN 1999) mittels einer Spearman-Rangkorrelation (SROC) korreliert. Als Messwert für die genetische Diversität wurde die durchschnittliche Allelzahl pro Allozym-Genort eingesetzt, ein Maß für die genetische Diversität, das sehr empfindlich auf genetische Flaschenhälse reagiert, wie sie häufig bei Arealexpansionen auftreten (vergleiche IBRAHIM et al. 1996; SCHMITT et al. 2002).

Des Weiteren wurde Europa auf Basis der molekular-biogeographischen Daten, die für *P. coridon* vorliegen (SCHMITT & SEITZ 2001a, 2002a; SCHMITT et al. 2002), in eine genetisch reiche Süd- und eine genetisch ärmere Nordhälfte aufgeteilt (nördlichste Länder der Südhälfte: Frankreich, Schweiz, Österreich, Ungarn, Rumänien, Moldawien), sowie in eine genetische West- und Ostlinie differenziert (östlichste Länder der Westlinie: Schweden, Deutschland,

Schweiz, Italien). Die Ukraine konnte weder der Süd- noch der Nordhälfte Europas zugeordnet werden und wird deshalb für diese Untersuchung ausgeschlossen.

Für die drei genetischen Modellarten wurde dann mittels U-Tests untersucht, ob diese signifikante Unterschiede in ihren Populationsentwicklungen zwischen der Nord- und der Südgruppe sowie zwischen der Ost- und der Westgruppe aufwiesen. Für die Trends der vier Gruppen der weiteren Testarten wurde mittels eines Vorzeichen-Tests geprüft, ob die Populationen in Europa generell stabil sind oder nicht. In weiterführenden Analysen wurde in diesen Gruppen mittels t-Tests untersucht, ob sich die durchschnittlichen Entwicklungen in den einzelnen Ländern zwischen der Nord- und Süd- sowie der Ost- und Westgruppe signifikant unterscheiden. Für eine genauere Darstellung der statistischen Auswertungen siehe SCHMITT & HEWITT (2004).

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1. Die Kontrollgruppe

Die acht Tagfalterarten der Kontrollgruppe, die voraussichtlich auf Grund ihrer biogeo-

graphischen Geschichte keine Unterschiede ihrer genetischen Diversitäten zwischen den oben definierten Bereichen Europas aufweisen, zeigten einen leichten Rückgang über ganz Europa von 9,0 %, der jedoch nicht signifikant war. Auch die Rückgänge zwischen der Nord- und der Südgruppe sowie zwischen der Ost- und der Westgruppe zeigten keine signifikanten Unterschiede (Tab. 1). Diese Ergebnisse belegen, dass divergierende Populationsentwicklungen in Europa nicht nur durch unterschiedliche biotische und abiotische Einflüsse (wie beispielsweise Landnutzungsmuster, Klima, Boden) in den verschiedenen Regionen bestimmt werden, sondern dass auch deutliche Einflüsse der biogeographisch bedingten Verteilung genetischer Diversität von Bedeutung sein können.

3.2. Mediterrane Arten: Südliche Stabilität gegenüber nördlicher Labilität

Der über weite Bereiche Europas mit Ausnahme des Nordens und extremen Westens verbreitete *P. coridon* (KUDRNA 2002) zeigte einen deutlichen Zusammenhang zwischen der genetischen Diversität seiner Populationen und den Trends in den einzelnen Län-

Tab. 1: Mittelwerte der demographischen Trends von Tagfalterpopulationen in Europa (VAN SWAAY & WARREN 1999) – Ost gegen West sowie Nord gegen Süd. Alle Trendwerte geben die mittlere Trendentwicklung der Populationen in Prozent (\pm Standardabweichung) über die letzten 25 Jahre an. Der gesamteuropäische Trend wurde durch Anwendung eines Vorzeichentests zwischen den beobachteten Populationstrends einerseits und hypothetisch stabilen Populationen andererseits getestet. Unterschiede zwischen westlichen und östlichen sowie nördlichen und südlichen Trends wurden mittels paarweiser t-Tests geprüft.

Table 1: Means of demographic trends of butterfly populations all over Europa (VAN SWAAY & WARREN 1999), east versus west and south versus north. All trend values indicate the changes in the distribution in percent (\pm SD) over the last twenty-five years. The overall European trend is tested for being significantly different from stability applying sign tests of the respective mean changes in distribution against stability. Differences between western and eastern as well as southern and northern trends are tested with pair-wise t-tests.

Verbreitungstyp	Europa		Norden vs. Süden			Westen vs. Osten		
		<i>p</i>			<i>p</i>			<i>p</i>
Kontrolle	-9,0 \pm 8,5	0,289	-10,4 \pm 8,7	-7,7 \pm 9,2	0,564	-12,6 \pm 11,7	-6,4 \pm 7,3	0,220
mediterran	-19,8 \pm 9,0	0,013	-11,5 \pm 7,1	-35,7 \pm 19,5	0,001	-24,6 \pm 14,1	-17,9 \pm 10,2	0,227
kontinental	-28,5 \pm 12,9	0,013	-31,4 \pm 12,2	-26,7 \pm 15,1	0,506	-44,1 \pm 19,4	-18,8 \pm 15,6	0,012
weit verbreitet	+0,2 \pm 3,9	>0,999	+2,2 \pm 4,4	-1,1 \pm 4,3	0,178	-0,4 \pm 6,5	+0,6 \pm 2,7	0,719

dern (SROC: $p < 0,0001$). Weitere Analysen (U-Tests) zeigten, dass diese Art eine signifikant positivere Entwicklung ($p = 0,008$) im genetisch reicheren Süden (-2,0 %) als im ärmeren Norden (-15,7 %) aufwies, jedoch kein signifikanter Unterschied ($p = 0,13$) zwischen der genetisch ähnlich diversen Ost- (-5,3 %) und Westlinie (-13,9 %) feststellbar war.

Diese Ergebnisse werden durch die elf weiteren Testarten der mediterranen Gruppe unterstützt. Auch für diese wurden mit den Ergebnissen von *P. coridon* übereinstimmende Resultate bezüglich der regionalen Populationstrends erzielt (Tab. 1). Genetische Analysen an Arten in dieser Gruppe wie beispielsweise *P. bellargus* (unpublizierte Daten) zeigten vergleichbare molekular-biogeographische Verhältnisse wie bei *P. coridon*, und auch die beobachteten Populationsentwicklungen in Europa ähneln sich zwischen beiden Arten sehr (VAN SWAAY & WARREN 1999). Ausführlichere Daten siehe SCHMITT & HEWITT (2004).

Diese Ergebnisse belegen, dass mediterrane Arten stärker in ihren genetisch verarmten postglazialen Expansionsräumen zurückgehen als im genetisch reicheren Süden. Dies könnte beeinflusst sein durch eingeschränkte Anpassungsfähigkeit auf Grund geringerer genetischer Diversität. Die etwas höheren Rückgangsraten im westlichen im Vergleich zum östlichen Europa könnten jedoch bedingt sein durch stärkere negative Umwelteinflüsse im Westen, und speziell im nordwestlichen Europa eine Kombination aus besonders gravierenden Landschaftsveränderungen (vergleiche THOMAS & MORRIS 1994) und der natürlich reduzierten genetischen Diversität (vergleiche STONE & SUNNUCKS 1993; BEEBEE et al. 1998) darstellen, die sich gegenseitig verstärken.

3.3. Kontinentale Arten: Nur westliche Linien gehen stark zurück

Die in den gemäßigten Breiten von Frankreich durch ganz Europa und Asien bis zum

Pazifik verbreitete *E. medusa* (TOLMAN & LEWINGTON 1998; KUDRNA 2002) wies einen deutlichen Zusammenhang zwischen der genetischen Diversität ihrer Populationen und den Trends in den einzelnen Ländern auf (SROC: $p < 0,0001$). Weitere Analysen (U-Tests) zeigten, dass diese Art keine signifikant unterschiedlichen Entwicklungen ($p = 0,19$) im Süden (-0,3 %) und im Norden (-23,3 %) aufwies, jedoch ein signifikanter Unterschied ($p = 0,006$) zwischen der genetisch reicheren Ost- (+5,3 %) und den ärmeren Westlinien (-33,7 %) feststellbar war.

Diese Ergebnisse werden durch die acht weiteren Testarten der kontinentalen Gruppe unterstützt. Auch für diese wurden mit den Resultaten von *E. medusa* übereinstimmende Ergebnisse bezüglich der regionalen Populationstrends erzielt (Tab. 1). Analysen an Arten in dieser Gruppe ergaben deutlich geringere genetische Diversitäten im Westen als im Osten Europas, wie etwa für *P. mnemosyne* (NAPOLITANO & DESCIMON 1994; MEGLÉCZ et al. 1997) und *C. hero* (CASSEL & TAMMARU 2003) nachgewiesen. In diesen beiden Arten finden sich deutlich stabilere Populationen im Osten als im Westen, jedoch können keine signifikanten Unterschiede zwischen Norden und Süden festgestellt werden (VAN SWAAY & WARREN 1999). Auch diese Daten legen nahe, dass die unterschiedlichen Stabilitäten der Populationen zumindest zu einem Teil durch die auf biogeographischen Ursachen beruhenden Verteilungen der genetischen Diversität basieren. Ausführlichere Daten siehe SCHMITT & HEWITT (2004).

3.4. Weit verbreitete Arten: Keine bedeutenden Rückgänge über ganz Europa

Der über ganz Europa verbreitete *P. napi* (KUDRNA 2002) zeigte keine Unterschiede der genetischen Diversität seiner untersuchten Populationen in den einzelnen Sektoren Europas. Weitere Analysen (U-Tests) ergaben, dass diese Art keine signifikant unterschiedlichen Entwicklungen ihrer Populationen in den un-

terschiedlichen Bereichen Europas aufwies, weder Ost-West (+3,3 %; +9,1 %) noch Nord-Süd (5,9 %; 5,2 %).

Diese Resultate werden durch die sieben weiteren Testarten der weit verbreiteten Gruppe unterstützt. Auch für diese wurden mit den Ergebnissen von *P. napi* übereinstimmende Resultate bezüglich der regionalen Populations-trends erzielt (Tab. 1). Genetische Analysen an Arten in dieser Gruppe unterstützten diese Ergebnisse. So wurde eine sehr ähnliche genetische Struktur wie in *P. napi* in einer weite Teile Europas umfassenden Studie an *P. icarnus* (SCHMITT et al. 2003) sowie in einer kleinräumigeren Analyse von *A. urticae* (VANDEWOESTIJNE et al. 1999) festgestellt, und auch die beobachteten Populationsentwicklungen in Europa ähnelten sich zwischen diesen Arten sehr (VAN SWAAY & WARREN 1999). Ausführlichere Daten siehe SCHMITT & HEWITT (2004).

Bemerkenswerterweise konnten für die beiden über große Bereiche Europas verbreiteten Arten *Maniola jurtina* (SCHMITT et al. 2005b) und *Melanargia galathea* (HABEL et al. 2005; SCHMITT et al. 2006), die zwar zu den mediterranen Arten gezählt werden, jedoch auf Grund ihrer geringen Habitatansprüche eine phalanxartige postglaziale Arealausdehnung aufwiesen (vergleiche IBRAHIM et al. 1996), unverändert hohe genetische Diversitäten über große Bereiche ihrer europäischen Verbreitungsgebiete nachgewiesen werden. Beide Arten zeigten keine deutlichen Rückgänge ihrer Populationen in keiner Region Europas. Folglich können auch mediterrane Arten ähnliche Muster aufweisen wie die Vertreter der weit verbreiteten Gruppe, sofern sie eine hohe ökologische Valenz besitzen und deshalb im Verlauf ihrer postglazialen Arealausdehnung nach Norden keine genetische Verarmung erlitten.

3.5. Lassen sich Populationsrückgänge durch molekular-biogeographische Analysen vorhersagen?

Diese vergleichende Datenanalyse von europaweiten Verteilungen genetischer Diversität

ten, molekular-biogeographischen Datensätzen, aktuellen Verbreitungsbildern, Chorologie, klassischer Biogeographie und demographischen Trends der Roten Listen Europas zeigt, dass die großräumige Verteilung genetischer Diversität und die Anpassungsfähigkeit der Populationen an Umweltveränderungen in Zusammenhang zu stehen scheinen. Es ist verlockend anzunehmen, dass historisch bedingte Verteilungsmuster genetischer Diversität die Populationen präadaptieren, sich an aktuelle negative Umweltsprüche anpassen zu können oder nicht, so dass eine bestimmte molekular-biogeographische Struktur Rückgang und eventuell sogar regionales Aussterben erfassbar machen könnte. Jedoch sind aktuell genetische Daten nur zu einer recht begrenzten Anzahl von Tagfaltern verfügbar, so dass zur Überprüfung der in diesem Artikel geäußerten Hypothesen weitere genetische Arbeiten an weiteren Arten dieser Tiergruppe auf europäischem Niveau äußerst wünschenswert wären. Ferner wäre es wichtig zu überprüfen, ob auch Vertreter aus anderen Tiergruppen oder sogar Pflanzen ähnliche Zusammenhänge zwischen molekular-biogeographischen Mustern und regionaler Gefährdung in Europa zeigen wie Tagfalter. Ebenfalls wichtig wäre es zu überprüfen, ob vergleichbares auch für andere Kontinente wie Nordamerika gilt, was eine generelle Kongruenz zwischen diesen beiden Parametern unterstreichen würde. Für weitere Analysen erscheinen gut untersuchte Gruppen wie Vögel, Säuger, Amphibien, Reptilien, Laufkäfer, Libellen, Landschnecken oder Pflanzenfamilien wie Orchideen als besonders geeignet, da ihre Gefährdungen für die verschiedenen europäischen Länder sowie Nordamerika weitgehend bekannt sind. Generell wäre es in diesem Zusammenhang von großem Interesse, wie sich die unterschiedlichen Expansionspotentiale der genannten Gruppen auf diese Parameter auswirken, und wie dies andere Artcharakteristika tun.

Solche weiteren Analysen könnten bewerten, ob die molekulare Biogeographie, und spe-

ziell die Analyse bedeutender biogeographischer Ereignisse der Vergangenheit, Relevanz für das Verständnis von Arten mit stark divergierenden demographischen Trends ihrer Populationen auf dem kontinentalen Niveau besitzen. Sorgfältige biogeographische Analysen unter Einschluss populationsgenetischer Daten könnten deshalb von großem Wert für die Naturschutzplanung, die Umsetzung von Naturschutzmaßnahmen und die Auswahl von geeigneten Regionen für solche Maßnahmen sein.

Literatur

- ASHER, J., WARREN, M., FOX, R., HARDING, P., JEFFCOATE, G., & JEFFCOATE, S. (2001): The millennium atlas of butterflies in Britain and Ireland. Oxford University Press; Oxford.
- BEEBEE, T.J.C., ROWE, G., & BURKE, T. (1998): Archive contributions to a molecular phylogeography of the toad *Bufo calamita* in Britain. *Biochemical Genetics* 36: 219-228.
- BRYANT, E.H., BACKUS, V.L., CLARK, M.E., & REED, D.H. (1999): Experimental tests of captive breeding for endangered species. *Conservation Biology* 13: 1487-1496.
- BUZA, L., YOUNG, A., & THRALL, P. (2000): Genetic erosion, inbreeding and reduced fitness in fragmented populations of the endangered tetraploid pea *Swainsona recta*. *Biological Conservation* 93: 177-186.
- CASSEL, A., & TAMMARU, T. (2003): Allozyme variability in central, peripheral and isolated populations of the scarce heath (*Coenonympha hero*: Lepidoptera, Nymphalidae); implications for conservation. *Conservation Genetics* 4: 83-93.
- COMES, H.P., & KADEREIT, J.W. (1998): The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends in Plant Science* 3: 432-438.
- DE LATTIN, G. (1949): Beiträge zur Zoogeographie des Mittelmeergebietes. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, Kiel: 143-151.
- DE LATTIN, G. (1957): Die Lepidopteren-Fauna der Pfalz: I. Teil. A. Systematisch-chorologischer Teil. Mitteilungen der Pollichia, III. Reihe, 4: 51-167.
- DE LATTIN, G. (1967): *Grundriß der Zoogeographie*. Gustav Fischer Verlag; Jena.
- DESCIMON, H. (1995): La conservation des *Par-nassius* en France: aspects zoogéographiques, écologiques, démographiques et génétiques. *Editions OPIE* 1: 1-54.
- FISCHER, M., & MATTHIES, D. (1998): RAPD variation in relation to population size and plant fitness in the rare *Gentianella germanica* (Gentianaceae). *American Journal of Botany* 85: 811-819.
- FRANKHAM, R., BALLOU, J.D., & BRISCOE, D.A. (2002): *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press; Cambridge.
- HABEL, J.C., SCHMITT, T., & MÜLLER, P. (2005): The fourth paradigm pattern of postglacial range expansion of European terrestrial species: the phylogeography of the Marbled White butterfly (Satyrinae, Lepidoptera). *Journal of Biogeography* 32: 1489-1497.
- HANSSON, B., & WESTERBERG, L. (2002): On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations. *Molecular Ecology* 11: 2467-2474.
- HEWITT, G.M. (1996): Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247-276.
- HEWITT, G.M. (2000): The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907-913.
- HEWITT, G.M. (2004): Genetic consequences of climatic oscillation in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 359: 183-195.
- IBRAHIM, K.M., NICHOLS, R.A., & HEWITT, G.M. (1996): Spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansion. *Heredity* 77: 282-291.
- KUDRNA, O. (2002): The distribution atlas of European butterflies. *Oedippus* 20: 1-342.
- LEÓN-CORTÉS, J.L., COWLEY, M.J.R., & THOMAS, C.D. (1999): Detecting decline in a formerly widespread species: how common is the common blue butterfly *Polyommatus icarus*? *Ecography* 22: 643-650.
- LEÓN-CORTÉS, J.L., COWLEY, M.J.R., & THOMAS, C.D. (2000): The distribution and decline of a widespread butterfly *Lycæna phlaeas* in a pastoral landscape. *Ecological Entomology* 25: 285-294.
- LUIJTEN, S.H., DIERICK, A., GERARD, J., OOSTERMEIJER, B., RAJMANN, L.E.L., & DEN NIJS,

- H.C.M. (2000): Population size, genetic variation, and reproductive success in a rapidly declining, self-compatible perennial (*Arnica montana*) in the Netherlands. *Conservation Biology* 14: 1776-1787.
- MADSEN, T., OLSSON, M., WITZELL, H., STILLE, B., GULLBERG, A., SHINE, R., ANDERSSON, S., & TEGELSTRÖM, H. (2000): Population size and genetic diversity in sand lizards (*Lacerta agilis*) and adders (*Vipera berus*). *Biological Conservation* 94: 257-262.
- MADSEN, T., SHINE, R., OLSSON, M., & WITZELL, H. (1999): Restoration of an inbred adder population. *Nature* 402: 34-35.
- MEAGHER, S. (1999): Genetic diversity and *Capillaria hepatica* (Nematoda) prevalence in Michigan deer mouse populations. *Evolution* 53: 1318-1324.
- MEGLÉCZ, E., PECSENYE, K., PEREGOVITS, L., & VARGA, Z. (1997): Allozyme variation in *Parnassius mnemosyne* (L.) (Lepidoptera) populations in North-East Hungary: variation within a subspecies group. *Genetica* 101: 59-66.
- MÜLLER, P. (1980): Biogeographie. Uni-Taschenbücher 731; Verlag Eugen Ulmer; Stuttgart.
- NAPOLITANO, M., & DESCIMON, H. (1994): Genetic structure of French populations of the mountain butterfly *Parnassius mnemosyne* L. (Lepidoptera: Papilionidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 53: 325-344.
- NEWMAN, D., & PILSON, D. (1997): Increased probability of extinction due to decreased genetic effective population size: experimental populations of *Clarkia pulchella*. *Evolution* 51: 354-362.
- OOSTERMEIJER, J.G.B., VAN EIJCK, M.W., VAN LEEUWEN, N.C., & DEN NIJS, J.C.M. (1995): Analysis of the relationship between allozyme heterozygosity and fitness in the rare *Gentiana pneumonanthe* L. *Journal of Evolutionary Biology* 8: 739-759.
- PARMESAN, C., RYRHOIM, N., STEFANESCU, C., HILL, J.K., THOMAS, C.D., DESCIMON, H., HUNTLEY, B., KAILA, L., KULLBERG, J., TAMMARU, T., TENNENT, W.J., THOMAS, J.A., & WARREN, M. (1999): Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399: 579-583.
- PORTER, A.H., & GEIGER, H. (1995): Limitations to the inference of gene flow at regional geographic scales – an example from the *Pieris napi* group (Lepidoptera: Pieridae) in Europe. *Biological Journal of the Linnean Society* 54: 329-348.
- REED, D.H., & FRANKHAM, R. (2003): Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology* 17: 230-237.
- REINIG, W. (1937): Die Holarktis. Gustav Fischer Verlag; Jena.
- REINIG, W. (1938): Elimination und Selektion. Gustav Fischer Verlag; Jena.
- REINIG, W. (1950): Chorologische Voraussetzungen für die Analyse von Formenkreisen. *Syllegomena Biologica, Festschrift für O. Kleinschmidt*: 364-378.
- ROWE, G., BEEBEE, T.J.C., & BURKE, T. (1999): Microsatellite heterozygosity, fitness, and demography in natterjack toads *Bufo calamita*. *Animal Conservation* 2: 85-92.
- SACCHERI, I., KUUSSAARI, M., KANKARE, M., VIKMAN, P., FORTELIUS, W., & HANSKI, I. (1998): Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* 392: 491-494.
- SCHMITT, T., GIEßL, A., & SEITZ, A. (2002): Post-glacial colonisation of western Central Europe by *Polyommatus coridon* (Poda 1761) (Lepidoptera: Lycaenidae): evidence from population genetics. *Heredity* 88: 26-34.
- SCHMITT, T., GIESSL, A., & SEITZ, A. (2003): Did *Polyommatus icarus* (Lepidoptera: Lycaenidae) have distinct glacial refugia in southern Europe? Evidence from population genetics. *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 529-538.
- SCHMITT, T., HABEL, J.C., ZIMMERMANN, M., & MÜLLER, P. (2006): Genetic differentiation of the Marbled White butterfly, *Melanargia galathea*, accounts for glacial distribution patterns and postglacial range expansion in south-eastern Europe. *Molecular Ecology* 15: im Druck.
- SCHMITT, T., & HEWITT, G.M. (2004): The genetic pattern of population threat and loss: a case study of butterflies. *Molecular Ecology* 13: 21-31.
- SCHMITT, T., RÖBER, S., & SEITZ, A. (2005b): Is the last glaciation the only relevant event for the present genetic population structure of the Meadow Brown butterfly *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Nymphalidae)? *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 419-431.
- SCHMITT, T., & SEITZ, A. (2001a): Allozyme variation in *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae): identification of ice-age refugia

- and reconstruction of post-glacial expansion. *Journal of Biogeography* 28: 1129-1136.
- SCHMITT, T., & SEITZ, A. (2001b): Intraspecific allozymatic differentiation reveals the glacial refugia and the postglacial expansions of European *Erebia medusa* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 74: 429-458.
- SCHMITT, T., & SEITZ, A. (2002a): Postglacial distribution area expansion of *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae) from its Ponto-Mediterranean glacial refugium. *Heredity* 89: 20-26.
- SCHMITT, T., & SEITZ, A. (2002b): Influence of habitat fragmentation on the genetic structure of *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae): implications for conservation. *Biological Conservation* 107: 291-297.
- SCHMITT, T., VARGA, Z., & SEITZ, A. (2005a): Are *Polyommatus bispans* and *Polyommatus slovacus* bivoltine *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae)? The discriminatory value of genetics in the taxonomy. *Organisms, Diversity & Evolution* 5: 297-307.
- STONE, G.N., & SUNNUCKS, P. (1993): Genetic consequences of an invasion through a patchy environment – the cynipid gallwasp *Andricus quercuscalicis* (Hymenoptera: Cynipidae). *Molecular Ecology* 2: 251-268.
- TABERLET, P., FUMAGALLI, L., WUST-SAUCY, A.-G., & COSSON, J.-F. (1998): Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7: 453-464.
- THOMAS, J.A., & MORRIS, M.G. (1994): Patterns, mechanisms and rates of decline among UK invertebrates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 344: 47-54.
- TOLMAN, T., & LEWINGTON, R. (1998): Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas. Franckh-Kosmos Verlag; Stuttgart.
- VANDEWOESTIJNE, S., NÈVE, G., & BAGUETTE, M. (1999): Spatial and temporal population genetic structure of the butterfly *Aglais urticae* L. (Lepidoptera, Nymphalidae). *Molecular Ecology* 8: 1539-1543.
- VAN SWAAY, C.A.M., PLATE, C.L., & VAN STRIEN, A.J. (2002): Monitoring butterflies in the Netherlands: how to get unbiased incidences. *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society (NEV)* 13: 21-27.
- VAN SWAAY, C.A.M., & WARREN, M. (1999): Red Data Book of European butterflies (Rhopalocera). *Nature and Environment* 99; Council of Europe Publishing; Strasbourg.
- VARGA, Z. (1977): Das Prinzip der areal-analytischen Methode in der Zoogeographie und die Faunenelement-Einteilung der europäischen Tagschmetterlinge (Lepidoptera: Diurna). *Acta Biologica Debrecina* 14: 223-285.
- WESTEMEIER, R.L., BRAWN, J.D., SIMPSON, S.A., ESKER, T.L., JANSEN, R.W., WALK, J.W., ERIC, L., KERSHNER, E.L., BOUZAT, J.L., & PAIGE, K.N. (1998): Tracking the long-term decline and recovery of an isolated population. *Science* 282: 1695-1698.

Jun.-Prof. Dr. Thomas Schmitt
 Biogeographie, Fachbereich VI
 Wissenschaftspark Trier-Petrisberg
 Universität Trier
 D-54286 Trier
 E-Mail: thsh@uni-trier.de

Es kommt noch hinzu, daß die Landwirtschaft für unser Land eine der wichtigsten Existenzbedingungen ist. Die Bevölkerung ist hier nicht wie etwa in Belgien in einer Anzahl großer Industriestädte konzentriert, sondern sie ist über das ganze Land gleichsam ausgestreut. Die Betriebe sind im allgemeinen klein: 42% Ackerbaubetriebe sind kleiner als 5 ha, 40% Gartenbaubetriebe sind kleiner als 1 ha. Unter diesen Umständen hat der Ackerbau sich zu einem arbeitsintensiven Gewerbe entwickelt, das auf die Erzeugung hochwertiger Qualitätsware ausgerichtet ist. In den verflöhenen 60 Jahren hat die Bedeutung der chemischen Strahlen des Lichtes für Medizin und Biologie: Drei Abhandlungen N. R. Finsen. Title: Ueber die Bedeutung der chemischen Strahlen des Lichtes für Medizin und Biologie: Drei Abhandlungen. Author: N. R. Finsen. " ist ein ausgezeichnetes biochemisches Lehrbuch, das den modernen Ansprüchen zum Verständnis der molekularen Zellbiologie voll gerecht wird. Sehr empfehlenswert." Umwelt & Gesundheit. Dieses Lehrbuch für Molekulare Zellbiologie habe ich mir im ersten Semester für das Fach Biologie geholt. Es ist sehr detailliert und verständlich geschrieben. Read more. Berücksichtigung der Belange von Naturschutz und Landschaftspflege in der Flächennutzungsplanung: Ergebnisse aus dem F+E-Vorhaben 808 06 011 des Bundesamtes für Naturschutz. D. Gruehn, H. Kenneweg. Bundesamt für Naturschutz, 1998. 44. 1998. Die Bedeutung von Freiräumen und Grünflächen für den Wert von Grundstücken und Immobilien. M. Luther, D. Gruehn, H. Kenneweg. Erdverein LLN c/o TU Berlin, 2002. Wie bedeutend die Rolle der Zivilgesellschaft des nichtstaatlichen Sektors für die Entwicklung einer nachhaltigen Gesellschaft eingestuft wird, läßt sich an der 1992 in Rio verabschiedeten Agenda 21... Cite this chapter as: Rösscheisen H. (2002) Bedeutung und Positionen der NGO im internationalen Naturschutz. In: Kramer M., Brauweiler HC. (eds) Naturschutzrecht und Nutzungskonflikte. Studien zum internationalen Innovationsmanagement.