©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at
Atalanta, Bd. X, Heft 2, August 1979, Würzburg, ISSN 0171-0079

Probleme der Zootaxonomie
Der Artbegriff

von
R. ULRICH ROESLER

Abstract

1. The present paper outlines the fundamental importance of taxonomy for the different branches of Biology.
2. The discussion of the „typilogical", „nominalistic", „non-dimensional", and „multi-dimensional" species concept leads to a general definition of the „species".
3. The synonymy of *Nyctegretis impossibilella* ROESLER, 1969 (to *triangulella* RAGONOT, 1901) and *Nyctegretis achatinella katastrophella* ROESLER 1970 (to the nominotypical subspecies) is rejected and the original status of *Nyctegretis impossibilella* as a „bona species", and *Nyctegretis achatinella katastrophella* as a „bona subspecies" is reastablished.
4. Only a detailed knowledge about the structures and dynamics of all the different populations of one species enables the taconomist to give a well defined and clearly outlined statement.
5. The author introduces two new terms: „Similarspecies" and „Similarmorphen", which shall explain a special case of convergence.
6. Although it exists a series of wellknown differences between zoology and botany, a general similarity can not be denied.

Inhalt

		Seite
1.	Einführung	111
1.1	Einleitung	111
1.2	Bedeutung der Taxonomie	111
1.3	Zur Geschichte der Taxonomie	112
2.	Der Artbegriff	113
2.1	Artkonzepte	113
2.1.1	Typologisches Artkonzept	113
2.1.2	Nominalistisches Artkonzept	115
2.1.3	Nicht-dimensionales Artkonzept	115
2.1.4	Multi-dimensionales Artkonzept	115
2.1.5	Biologisches Artkonzept	116
2.2	Anwendung des biologischen Artkonzeptes	117
2.3	Populationsstruktur der Art	124
2.3.1	Klinale Variation	127
2.3.2	Geographische Isolate	127

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

2.3.3 Kontaktzonen als Bastardgürtel 128
2.4 Terminologie zum Artbegriff 129
2.4.1 Die Form 129
2.4.2 Die Subspecies 130
2.4.3 Die Superspecies 132
2.4.4 Die Dualspecies 132
2.4.5 Die Parallelspecies 138
2.4.6 Die Similarspecies (nov.) 138
2.5 Unterschiede zwischen Tier- und Pflanzenarten 138
3. Schluß 139
3.1 Zusammenfassung 139
3.2 Literaturverzeichnis 140

1. Einführung

1.1 Einleitung

Auf den ersten Blick scheint das Konzept der „Art" bzw. der „Species" lächerlich einfach zu sein. Jeder, der sich der Biologie im weitesten Sinne zuwendet, wird von vornherein mit dem Artbegriff konfrontiert – wenn er sich auch nicht unbedingt gleich Gedanken über dieses an ihn herangetragene Phänomen macht. Nicht nur von Seiten der Taxonomen, die sich mit der Theorie und Praxis der Klassifikation der Organismen beschäftigen, wurde eine ungeheuer umfangreiche und anscheinend endlose Diskussion über das Artproblem schlechthin entfacht. Wenn auch im großen und ganzen Einmütigkeit über das Artkonzept besteht, ist doch durch die Einführung nicht immer eindeutig definierter sowie verschieden interpretierter Termini eine unübersehbare Verwirrung entstanden.

Mit der vorliegenden Arbeit wird versucht, den Artbegriff in der modernen Auffassung und in seiner biologischen Dynamik klar zu umgrenzen und der typologisch-musealen Version gegenüberzustellen. In einem gesonderten Kapitel über die Terminologie zur Species werden die wichtigsten Termini in einer Darstellung zusammengefaßt. Das Grundkonzept zu dieser Publikation entstand aus Unterlagen einer von mir im Sommersemester 1978 gehaltenen Vorlesung an der Fridericiana Universität in Karlsruhe mit der gleichen Thematik.

1.2 Bedeutung der Taxonomie

Daß es in erster Linie Taxonomen sind, die sich um die Klärung und Vereinheitlichung des Artkonzeptes bemühen, läßt die Angelegenheit nicht zu einem Problem einer kleinen Teildisziplin der Biologie herabmindern. Dazu ist die Taxonomie als basale, dynamische Grundwissenschaft der Biologie viel zu bedeutungsvoll und vielfältig:

1) Als einzige Wissenschaft verhilft sie zu einem lebendigen Bild der auf unserem Globus vorhandenen organismischen Vielgestaltigkeit (Studium des Polymorphismus der Organismen), indem sie als wichtiges, integriertes Teilgebiet der Biologie (bzw. der Naturwissenschaften) mit vergleichender und experimenteller Methode vorgeht.

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

2) Sie liefert die Grundlagen für die Synthese der Evolutionsbiologie — einmal als Großlieferant für Informationen, die mögliche Rekonstruktionen der Phylogenie der Lebewesen gestattet — zum anderen als Aufdecker zahlreicher interessanter Evolutionserscheinungen, die sie damit für kausal orientierte Studien auf anderen Teildisziplinen der Biologie überhaupt erst verfügbar macht.
3) Sie induziert das Gesamtgebiet der Populationsbiologie einschließlich der Populationsgenetik.
4) Die durch sie erarbeiteten Grundlagen sind informative und orientierungsgebende Daten für ganze Teilgebiete der Biologie wie z.B. der Biogeographie bzw. Geobiologie oder des Natur- und Umweltschutzes.
5) Die von ihr aufgestellten Klassifikationen besitzen als bedeutungsvolle Informationen einen hohen Erklärungswert für die meisten biologischen Teildisziplinen wie z.B. Evolutionäre Biochemie, Immunologie, Ökologie, Genetik, Ethologie und nicht zuletzt auch für die Historische Geologie.
6) Sie ist für die Erforschung und Determination sowie Einordnung wirtschaftlich und medizinisch wichtiger Organismen unentbehrlich (Gebiete: Land- und Forstwirtschaft, Parasitologie, Öffentliches Gesundheitswesen).
7) Durch ihre Fachvertreter liefert sie wichtige Grundsatzbeiträge (wie z.B. das Denken in Populationen), die den experimentell arbeitenden Biologen sonst nicht ohne weiteres zugänglich wären. Damit trägt sie in besonderer Weise zu einer breit fundierten Biologie und zu einem ausgewogenen Gleichgewicht innerhalb der biologischen Wissenschaften als Ganzem bei.
8) Sie gewinnt durch ihre Exaktheit zunehmende Bedeutung für die Elektronische Datenverarbeitung.

1.3 Zur Geschichte der Taxonomie

Schon einfachste Eingeborenenstämme verfügen über Namen für die verschiedenen „Formen" von Tieren und Pflanzen ihrer Umgebung. Jede lokale Fauna besteht aus mehr oder weniger gut definierten „Sorten" von Tieren.

Der erste Autor, der den Begriff „Art" als Zuordnungsmoment zu definieren suchte, war der Botaniker RAY (1686): Um eine Pflanzen-Klassifikation in korrekter Weise aufstellen zu können, müssen Kriterien gefunden werden, die kenntlich machen, was Art genannt wird. Und diese Kriterien müssen noch bei der Fortpflanzung durch Samen gelten. So hat es nichts zu sagen, was für Variationen in einer Species vorkommen (und seien sie auch noch so verschieden), so lange sie Abkömmlinge des Samens ein und derselben Pflanze sind. — Ebenso bewahren Tiere, die artspezifisch unterschieden sind, ihre Artverschiedenheit dauernd; nie entspringt eine Art aus dem Samen einer anderen oder umgekehrt.

Dies bedeutet einmal stillschweigende Ablehnung der Urzeugung, zum zweiten eine rein morphologische Definition der Art, zum dritten den Versuch, die beobachtete Variation mit dem typologischen Artbegriff in Einklang zu bringen, und zum vierten, daß Fortpflanzungsbeziehungen ein Haupt-Artkriterium sind.

Nach LINNÉ (1758), dem Schöpfer der binären Nomenklatur, zeichnen sich

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

Species „durch Konstanz und scharfe gegenseitige Abgrenzung" aus, was praktisch einer Ablehnung der Evolution gleichkommt; denn diese fordert „Nichtkonstanz der Arten". Erstaunlich ist es dagegen, wenn DARWIN (1859) in seinem klassischen Werk „Über den Ursprung der Arten" als natürliche Auslese den Mechanismus für evolutive Auslese und Anpassung angesehen und gleichzeitig vertreten hat, daß der Ausdruck (Terminus) „Art" willkürlich und aus praktischen Gründen einer Gruppe von Individuen, die einander sehr ähneln, gegeben wird; d.h., nach DARWIN ist eine Species keine konkrete, natürliche Einheit, wodurch sich natürlich auch keine Notwendigkeit ergibt, nach der Lösung des Problems, wie sich Arten vervielfachen, zu suchen.

Es ist müßig und würde auch den Rahmen dieser Arbeit sprengen, hier einen umfassenden und chronologischen, möglichst vollständigen, historischen Ablauf der Artbegriffe und -definitionen darzustellen. Im übrigen werden die grundlegendsten Auffassungen in dem folgenden Kapitel über die Artkonzepte berücksichtigt.

2. Der Artbegriff

2.1 Artkonzepte

Da das moderne und biologische, und damit auch dynamische Artkonzept nur aus der Kenntnis der verschiedenen Auffassungen des Artbegriffes bis in die Einzelheiten hinein verstanden werden kann, werden nachfolgend die wichtigsten historischen Artkonzepte kurz erläutert.

2.1.1 Typologisches Artkonzept (Essentielle Artdefinition)

(Logische Äquivalente hierzu sind das „Numerische oder quantitative Artkonzept" sowie das „Mathematische Artkonzept").
(Anhänger: LINNÉ u.a.).
Die Art bedeutet hier „ein verschiedenes Ding". Der Grundgedanke ist das PLATONs Philosophie zugrundeliegende eidos (εἶδος). Eidos ist eine unveränderliche Wesenheit und die Individuen einer Art sind als „Schatten des eidos" verschiedene Manifestationen. Die Schatten dieses „Types" stehen in keiner speziellen Beziehung zueinander, da sie lediglich Ausdruck desselben Types sind.

Dieses Artkonzept gründet sich also lediglich auf die Morphologie (Merkmale gleicher Wertigkeit nach SOKAL & MICHENER (1958)). Das Ausmaß an Variationen eines einzigen Eidos hat Grenzen; werden diese überschritten, muß mehr als ein Eidos beteiligt sein. So bestimmt der Grad des morphologischen Unterschiedes den Status der Art.

Nicht mit einbezogen werden können in das typologische Artkonzept einerseits die unterschiedlichen Phäna einer einzigen Population (gemeint sind artgleiche Individuen mit auffälligen Gestaltsunterschieden wie z.B. Sexualdimorphismus, Altersdifferenzen (Abb. 1), Polymorphismus (Abb. 2), Domestikationserscheinungen (Abb. 3), Formen individueller Variation usw.), andererseits die Dualspecies („sibling species"), die sich — obwohl sie verschiedene Arten darstellen — morphologisch so gut wie überhaupt nicht voneinander unterscheiden.

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

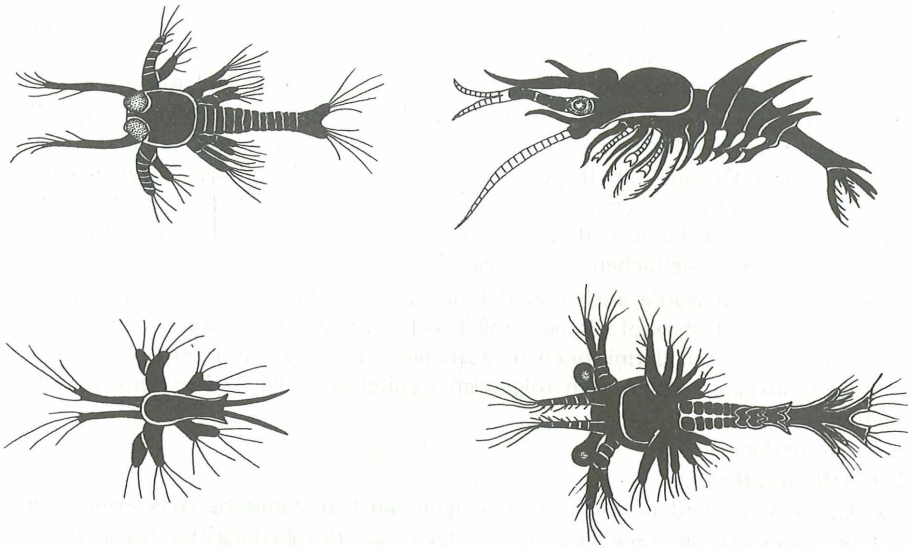


Abb. 1: Vier verschiedene Entwicklungsstadien einer einzigen Garnele *(Crustacea)*

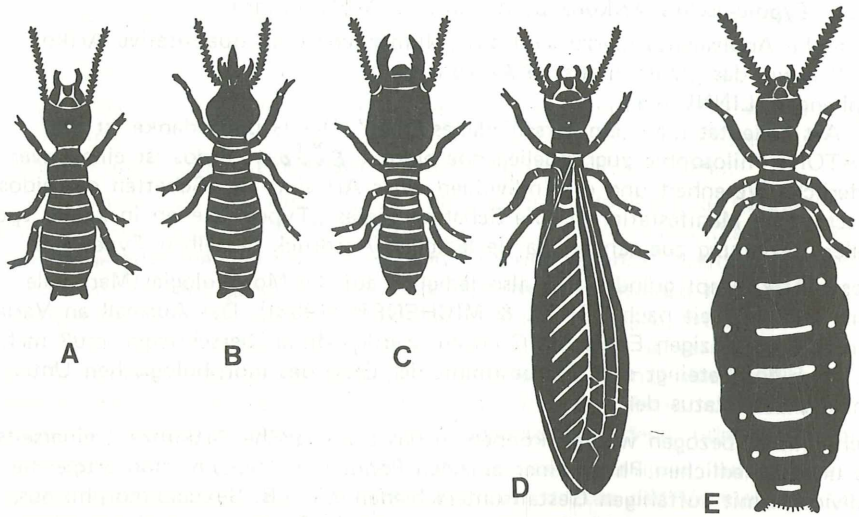


Abb. 2: Verschiedene Morphen bei Termiten: A. Arbeiter; B. Nasensoldat: C. Kiefersoldat; D. König, geflügelt; E. Königin, die Flügel abgeworfen, bereits eiertragend

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

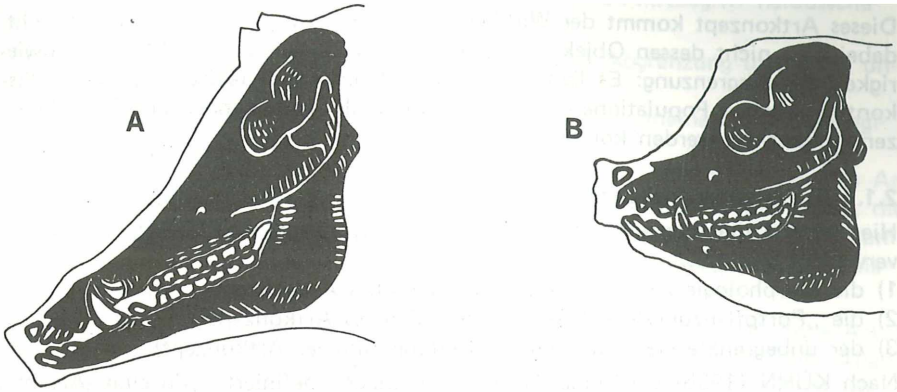


Abb. 3: Verschiedene Ausprägung des Schweinekopf-Skelettes:
A. Wildschwein; B. Hausschwein

2.1.2 Nominalistisches Artkonzept

(Anhänger: LAMARCK, BESSEY u.a.).
Nach dieser Theorie existieren nur Individuen. Arten sind vom Menschen geschaffene Abstraktionen. BESSEY schreibt 1908: „Arten sind erfunden worden, damit der Mensch auf eine große Zahl von Individuen kollektiv Bezug nehmen kann".

2.1.3 Nicht-dimensionales Artkonzept

Dieses Konzept basiert auf der Beziehung zweier natürlicher, sympatrischer und synchroner Populationen. Jede der miteinander vorkommenden Arten ist in Hinsicht auf Genetik, Verhalten und Ökologie ein selbständiges System, und von den anderen getrennt durch eine vollständige, biologische Diskontinuität. Dieser Abstand von den anderen Einheiten ist das am meisten charakterisierende Species-Attribut; denn zwei sympatrische und synchrone Populationen sind voneinander durch die Fortpflanzungsisolation getrennt. Und damit tritt ein erstes neutrales und objektives Kriterium für die Art in Erscheinung.

Nach dieser Specieskonzeption kann eine Population eine abgesicherte Art aber nur im Hinblick auf andere Populationen der gleichen Lokalität sowie zur gleichen Zeit darstellen.

2.1.4 Multi-dimensionales Artkonzept

Hier handelt es sich um einen kollektiven Begriff. Nach diesem Konzept ist eine Art eine Gruppe von Populationen, die sich natürlich miteinander fortpflanzen. Solche Populationen können nicht sympatrisch und synchron vorkommen, da sie sonst ihre Identität verlieren und ineinander aufgehen würden; sie müssen

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at
allopatrisch und allochron sein.

Dieses Artkonzept kommt der Wirklichkeit näher als das vorangehende, erreicht dabei aber nicht dessen Objektivität; denn es ergibt sich eine praktische Schwierigkeit der Abgrenzung: Es läßt sich nicht mit Sicherheit feststellen, welche diskontinuierlichen Populationen noch als „potentiell" miteinander sich fortpflanzend angesehen werden können.

2.1.5 Biologisches Artkonzept

Hier werden die Elemente der vorhergehenden Konzepte kombiniert und mit verwendet wie z.B.:

1) die Morphologie als Hilfsmittel (Typologisches Artkonzept),
2) die „Fortpflanzungslücke" (nicht-dimensioneles Artkonzept),
3) der unbegrenzte Genaustausch (Multi-dimensionales Artkonzept).

Nach KÜHN (1955) wird eine Art folgendermaßen definiert: „Zu einer Art bzw. Species werden Populationen von Individuen zusammengefaßt, die in wesentlichen Merkmalen des Baues wie der Funktion übereinstimmen und zudem unter sich eine fertile Fortpflanzungsgemeinschaft bilden können, wobei die arttypischen Merkmale auch ihre Nachkommen charakterisieren. Die Übereinstimmungen beruhen auf dem gemeinsamen Besitz gleicher artbestimmender Erbfaktoren". HADORN & WEHNER (in KÜHN) (1974) bezeichnen die Art als „ein in der Natur konkret verwirklichtes Kollektiv, das als biologisch-genetische Einheit das Leben trägt und fortführt". MAYR (1940) sieht die Arten als Gruppen von wirklich oder potentiell sich fortpflanzenden, natürlichen Populationen an, die reproduktiv von anderen solchen Gruppen isoliert sind. Und nach DOBZHANSKY (1950) sind Arten die größten und umfassendsten Fortpflanzungsgemeinschaften von sexuellen und kreuzbefruchtenden Individuen, die zu einem gemeinsamen Genpool gehören.

Es liegt deutlich eine Betonung auf dem zweifachen biologischen Status der Art: 1) die reproduktive Isolation und 2) die Gemeinschaft des Genpools.

Nach dem biologischen Artkonzept wird eine Art definiert als:

1) eine natürliche Fortpflanzungsgemeinschaft, d.h. die Individuen einer Art erkennen sich als potentielle Geschlechtspartner und suchen einander zum Zwecke der Fortpflanzung auf;
2) eine ökologische Einheit, die als solche mit anderen Arten in Wechselbeziehung steht, mit denen sie den Lebensraum teilt;
3) eine genetische Einheit, die als Ganzes mit einem umfangreichen, interkommunizierenden Genpool gegenüber dem Individuum, das lediglich als vorübergehender Träger eines kleinen Ausschnittes des Gesamt-Genbestandes erscheint.

Diese drei Eigenschaften heben die Art nach dem biologischen Konzept über die typologische Interpretation einer „Klasse von Gegenständen" hinaus und weisen ausdrücklich auf die aktuelle Dynamik hin.

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

Es lassen sich drei gültige Aspekte für den biologischen Artbegriff herausschälen:

1) die Arten werden definiert durch die Schärfe der Abgrenzung und nicht unbedingt durch Unterschiede;
2) die Arten bestehen aus Populationen und nicht aus voneinander unabhängigen Individuen;
3) die Arten werden eindeutiger durch ihre Beziehung zu nicht zur gleichen Art gehörigen Populationen („Isolation") definiert als durch die Beziehungen, die die Individuen der gleichen Art zueinander haben. Entscheidendes Kriterium ist nicht die Fruchtbarkeit von Individuen, sondern die Fortpflanzungsisolation von Populationen.

Es braucht nicht besonders hervorgehoben zu werden, daß das biologische Artkonzept als das allgemeingültige und anerkannte angesehen werden kann. Allerdings lassen sich zur Artabgrenzung in der Praxis alle maßgebenden Kriterien nur beschränkt verwenden.

2.2 Anwendung des biologischen Artkonzeptes

Für die Taxonomen treten immer wieder Schwierigkeiten bezüglich des Verständnisses auf, ob eine Species eine Kategorie oder ein Taxon ist.

Eine Kategorie ist eine Rangstufe in einer hierarchischen Klassifikation (z.B. bildet die Kategorie „Art" eine Rangstufe, zu der die Taxa mit Artrang gehören).

Eine Species als Kategorie ist charakterisiert durch den biologischen Artbegriff; das nichtwillkürliche Kriterium der Kategorie „Art" ist – biologisch definiert – das der Kreuzung bzw. der Nichtkreuzung.

Ein Taxon ist eine Gruppe von Organismen, die als formale Einheit auf irgendeiner Stufe der hierarchischen Klassifikation gewertet wird. Der Taxonom hat es also mit Taxa zu tun, mit Populationen und -gruppen, die er dieser oder jener Kategorie zuzuordnen hat (z.B. der Kategorie „Art" oder der Kategorie „Unterart"). Bei dem Versuch des Taxonomen, ein Taxon zu der richtigen Kategorie zu stellen, wird gewöhnlich das Vorkommen oder die Möglichkeit der Kreuzung nur indirekt erschlossen. Ob ein gegebenes Taxon es verdient, in die Kategorie „Art" gestellt zu werden, ist eine Sache des gesamten verfügbaren Beweismaterials.

Es gibt verschiedene Möglichkeiten, dieses gesamte, zur Artfindung verfügbare Beweismaterial optisch darzustellen. Etwas unglücklich ist das Ergebnis, das sich mit sogenannten dichotomen Bestimmungstabellen (MALICKY, 1979) erreichen läßt; denn in einer nach einzelnen (höchstens mit ein bis zwei zusätzlichen) Merkmalen aufgeschlüsselten Methodik lassen sich beispielsweise überhaupt keine Merkmalskombinationen unterbringen. In den seltensten Fällen ergibt es sich einmal, daß es eindeutige Artcharakteristika für die eine oder andere Species gibt. Meist stellt es sich aber heraus – vor allem, wenn man weltweit ausgeweitete Revisionen resp. monographische Bearbeitungen vornimmt –, daß Merk-

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

male nicht nur einer einzigen Art zugehören, sondern auch weiteren, mehr oder weniger nah verwandten Species einzeln oder kollektiv (sog. Merkmalsbündelung, Kollektivmerkmal). Relativ gut lassen sich nicht nur Kategorien mit Artrang, sondern auch höhere, mit Hilfe von Zusammenstellungen von Merkmalskombinationen gegenseitig abgrenzen. Stets muß sich ein Taxonom vor Augen halten, daß er bemüht ist, ein quasi statistisches (durch die Namensgebung ein für alle Mal festgelegtes) System für einen außerordentlich dynamischen Prozeß (für den Moment der wissenschaftlichen Bearbeitung) herauszuarbeiten. Da sich hier aber Gegensätzliches zusammenfinden muß, ist er auf gewisse Notlösungen angewiesen. Und hier bietet sich eine solche in der Form von Gitterschemata an, in welche sich die einzelnen Merkmale (in Symbole aufgeschlüsselt) eintragen lassen. Einen ersten Schritt auf diesem Wege hat bereits WAGNER (1962) getan, indem er Merkmale (hier speziell anagenetische Tendenzen, sogenannte „Trends") in Zahlen umsetzt und diese in ein Tabellenraster einträgt („Polytome Schlüssel, tabellarische Darstellungen, Bilderschlüssel" nach MALICKY, 1979).

Im Folgenden wird ein Gitterschema (Abb. 4) für das Genus *Nyctegretis* ZELLER (Lepidoptera: Pyraloidea: Phycitinae) gegeben, in welches alle zur Verfügung stehenden Merkmale der einzelnen Arten *achatinella* (HÜBNER), *ruminella* DE LA HARPE, *impossibilella* ROESLER und *triangulella* RAGONOT (Abb. 5) (ROESLER, 1973: 284-294) eingetragen worden sind.

Um die Merkmalswerte für das Gitterschema zu erhalten, waren etliche Vorarbeiten notwendig. Zunächst wurde von allen vier *Nyctegretis*-Species die in Tabelle 1 eingetragenen Expansionswerte mittels Messung ermittelt und

mm	12	12,5	13	13,5	14	14,5	15	15,5	16	16,5	17	17,5	18	18,5
impossibilella				1	2	3	3		2		4			
triangulella	6	9	14	7	3		2							
achatinella					3	6	10	11	14	16	15	3	4	1
ruminella	2	2			1	1	1							

Tabelle 1: Meßwerte für die Expansion (Zur Verfügung standen: für *Nyctegretis impossibilella* 15 Exemplare, für *N. triangulella* 41, für *N. achatinella* 83, für *N. ruminella* 7 Exemplare).

das Ungewogene wie Gewogene arithmetische Mittel (eingetragen in Tabelle 2) aus den zur Verfügung stehenden Maßen errechnet.

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

	Labialpalpenlänge im Verhältnis zum Augendurchmesser	Länge des zweiten Labialpalpengliedes in mm	Länge des dritten Labialpalpengliedes in mm	Breite des dritten Labialpalpengliedes in mm	Ungewogenes arithmetisches Mittel der Expansionswerte	Gewogenes arithmetisches Mittel der Expansionswerte
impossibilella	3,3	0,72–0,86	0,51–0,62	0,11–0,16	15,0	15,3
triangulella	3,0	0,49–0,60	0,48–0,61	0,14–0,18	13,3	13,0
achatinella	3,4	0,52–0,59	0,71–0,77	0,22–0,26	16,3	16,1
ruminella	3,2	0,61–0,71	0,50–0,59	0,10–0,13	13,6	13,2

Tabelle 2: Meßwerte für die Labialpalpen sowie arithmetische Mittel für die Expansionswerte aus Tabelle 1. (Die Labialpalpenwerte wurden mit einem Mikrometer gemessen).

Die Gewogenen arithmetischen Mittel (Nummer 8 im Gitterschema) von *triangulella* und *impossibilella* sind bereits für die Merkmalswertung verwendbar.

BOURGOGNE (1974) nahm exakte Messungen am dritten Labialpalpenglied vor und erhielt als Ergebnis, daß sie bei *achatinella* wesentlich breiter sind. Meine Messungen konnten dies bestätigen. Ich nahm zusätzlich auch Messungen mit dem Mikrometer zur Länge des zweiten und dritten Labialpalpengliedes vor (siehe Tabelle 2); diese, sowie die Maße einiger Merkmale der männlichen (Tabelle 3; Zahl der untersuchten ♂♂: *impossibilella* 6, *triangulella* 7, *achatinella* 9, *ruminella* 2) und der weiblichen Genitalmorphologie (Tabelle 4; Zahl der untersuchten ♀♀: *impossibilella* 5, *triangulella* 6, *achatinella* 9, *ruminella* 3) erbrachten zwar keine gravierenden Unterschiede zwischen den einzelnen Arten, aber doch so deutlich markante, daß sie die Species einwandfrei determinieren.

Alle erhaltenen Maßwerte sowie die daraus resultierenden Ergebnisse wurden jetzt mit zusätzlichen, weiteren Unterscheidungsmomenten zur Merkmalswertung auf ein Gitterschema übertragen. Abgesehen davon, daß sich jetzt ganz deutlich Merkmalskombinationen herauslesen lassen (z.B. die Nummern 3 bis 6 für *impossibilella* und *ruminella*, 13 bis 15 für *impossibilella* und *achatinella* sowie 3, 5, 7, 12 und 16 (als Merkmalsbündelung) für *impossibilella* und *triangulella*), ergibt sich eine augenfällige Unterscheidungsmöglichkeit für alle vier Arten gegenseitig. Als Gesamtergebnis läßt sich aus dem Gitterschema (und teilweise

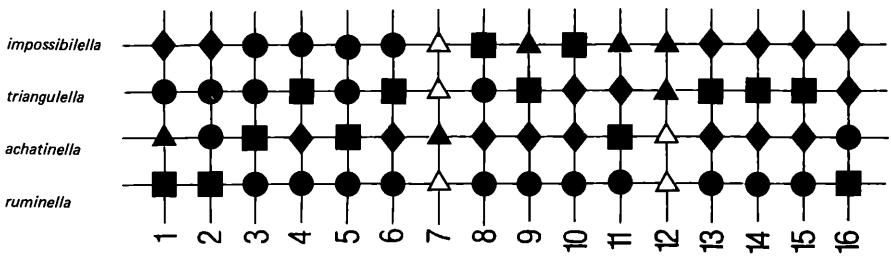
©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

♂-Genital	Gnathos	Uncus	Valven-breite
impossibilella	0,35-0,44	0,45-0,48	0,44-0,46
triangulella	0,30-0,32	0,52-0,53	0,36-0,40
achatinella	0,32-0,34	0,51-0,54	0,28-0,35
ruminella	0,21-0,24	0,26-0,29	0,19-0,22

Tabelle 3: Längen- und Breitenmeßwerte einiger Merkmale im ♂-Genital. (Verwendet wurde ein Mikrometer).

♀-Genital	Antrum	Antapo-physen	Postapo-physen
impossibilella	0,65-0,70	0,68-0,80	0,51-0,66
triangulella	0,50-0,53	0,46-0,57	0,43-0,49
achatinella	0,56-0,74	0,60-0,81	0,57-0,70
ruminella	0,22-0,29	0,41-0,45	0,38-0,42

Tabelle 4: Längenmeßwerte einiger Merkmale im ♀-Genital. (Verwendet wurde ein Mikrometer).



©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

Abb. 4: Gitterschema für die Merkmalskombinationen der vier *Nyctegretis*-Arten *N. impossibilella, N. triangulella, N. achatinella* und *N. ruminella*

1 Labialpalpe (Gesamtlänge im Verhältnis zum Augendurchmesser) ● 3,2 ■ 3,3 ◆ 3,4 ▲

Länge des zweiten Labialpalpengliedes in mm: 0,49-0,60 ● 0,61-0,71 ■ , 0,72-0,86 ◆ .

3 Länge des dritten Labialpalpengliedes in 0,48-0,62 ● 0,71-0,77 ■

4 Verhältnis drittes zu zweitem Labialpalpenglied: kürzer ● gleich lang ■ länger ◆

5 Breite des dritten Labialpalpengliedes in mm: 0,10-0,18 ● 0,22-0,26 ■ .

6 Geographische Verbreitung: Europa ● Ostasien ■ Eurasien ◆

♂-Hinterflügel-Unterseite mit einem Haarpinsel ▲ ohne △ .

8 Gewogenes arithmetisches Mittel der Expansionswerte: 13,0-13,2 ● 15,3 ■ , 16,1 ◆ .

9 ♂-Genital: Länge der Gnathoszunge in mm: 0,21-0,24 ● 0,30-0,32 ■ 0,32-0,34 ◆ 0,35-0,44 ▲

10 ♂-Genital: Länge des Uncus in mm: 0,26-0,29 ● 0,45-0,48 ■ 0,51-0,54 ◆ .

11 ♂-Genital: Valvenbreite in mm: 0,19-0,22 ● , 0,28-0,35 ■ 0,36-0,40 ◆ 0,44-0,46 ▲

12 ♂-Genital: Valvencosta kurz vor dem distalen Ende mit einem Zahnhöcker ▲ ohne △

13 ♀-Genital: Länge des Antrum in mm: 0,22-0,29 ● 0,50-0,53 ■ 0,56-0,74 ◆ .

14 ♀-Genital: Länge der Apophyses anteriores (Antapophysen): 0,41-0,45 ● 0,46-0,57 ■ 0,60-0,81 ◆

15 ♀-Genital: Länge der Apophyses posteriores (Postapophysen): 0,38-0,42 ● 0,43-0,49 ■ 0,51-0,70 ◆

16 ♀-Genital: Signum: rund bis oval ● tropfenförmig ■ langgestrecktes Querband ◆ .

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at
noch prägnanter – speziell für *impossibilella* und *triangulella* – aus den exakten Zahlenangaben in den Tabellen) einwandfrei herauslesen, daß neben den *Nyctegretis*-Arten wie *triangulella, achatinella* und *ruminella* auch *impossibilella* einen guten Status als Art für sich beanspruchen kann. Daher wird sie (*impossibilella*) aus der Synonymie (KASY, 1975: 51 ff.) zu *triangulella* herausgenommen und wieder in den Status einer „bona species" zurückversetzt, auch wenn sie aufgrund der fast gleichen Genitalmorphologie jener doch sehr nahesteht. Alle vier *Nyctegretis*-Species sind einander verblüffend ähnlich; wenn die Exemplare sich als Serien doch im großen und ganzen durch Größe und leicht verschiedenes Kolorit unterscheiden lassen, so kann dies in exakten Wertungen abstrakter Art hier doch nicht verwendet werden (bedingt kann ein Eindruck aus der Abbildung 5 gewonnen werden).

Nicht nur in der Taxonomie entstehen Schwierigkeiten bei dem Versuch, konkrete Phänomene irgendwelchen Kategorien zuzuweisen. Bei den meisten der allgemein angenommenen Begriffe unseres täglichen Lebens ist es praktisch ebenso: z.B. „Frühling" und „Sommer" sind klare Begriffe, obwohl es Übergänge und Grenzfälle gibt; oder „Tag" und "Nacht" mit dem Grenzfall „Dämmerung".

Im Folgenden werden drei besonders problematische Schwierigkeiten in der Anwendung der biologischen Artkonzeption herausgehoben:

1) Die unzulängliche Kenntnis bzw. der Informationsmangel.
   a) Das Einordnen varianter Individuen (wie in den Abb. 1–3).
      (Es stellt sich die Frage, ob eine bestimmte individuelle Variation als festgelegte Form eine eigene Art oder nur ein Phänon innerhalb einer variablen Population darstellt).
   b) Untersuchung von Fossilmaterial.
      (Der Paläontologe hat bei der Klassifikation von Sammlungsstücken „Phäna" („Morphotypen") vor sich).
   c) Rangordnung von Populationen.
      (In sich räumlich überschneidenden Lebensräumen (z.B. Aneinanderstoßen von Savanne und Urwald) könnten sich potentielle Geschlechtspartner finden und paaren, sind also sympatrisch oder koexistierend; sie sind aber durch spezifische Isolationsmechanismen daran gehindert).
2) Die uniparentale bzw. asexuelle Vermehrung. Man spricht von „asexuellen Arten" oder „Agamospecies". Da hier die biologische Artdefinition nicht anzuwenden ist (Kriterium der Kreuzung zwischen natürlichen Populationen als letzter Nachweis der Konspezifität bei höheren Tieren), geht man dualistisch vor: Die meisten praktisch tätigen Taxonomen definieren den Ausdruck „Species"
   biologisch bei den sexuellen Organismen, und
   morphologisch bei den asexuellen Organismen.

Vorkommen von uniparentaler Vermehrung sind Selbstbefruchtung, Parthenogenese, Pseudogamie, Vegetative Vermehrung (Knospung oder Sprossung).

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

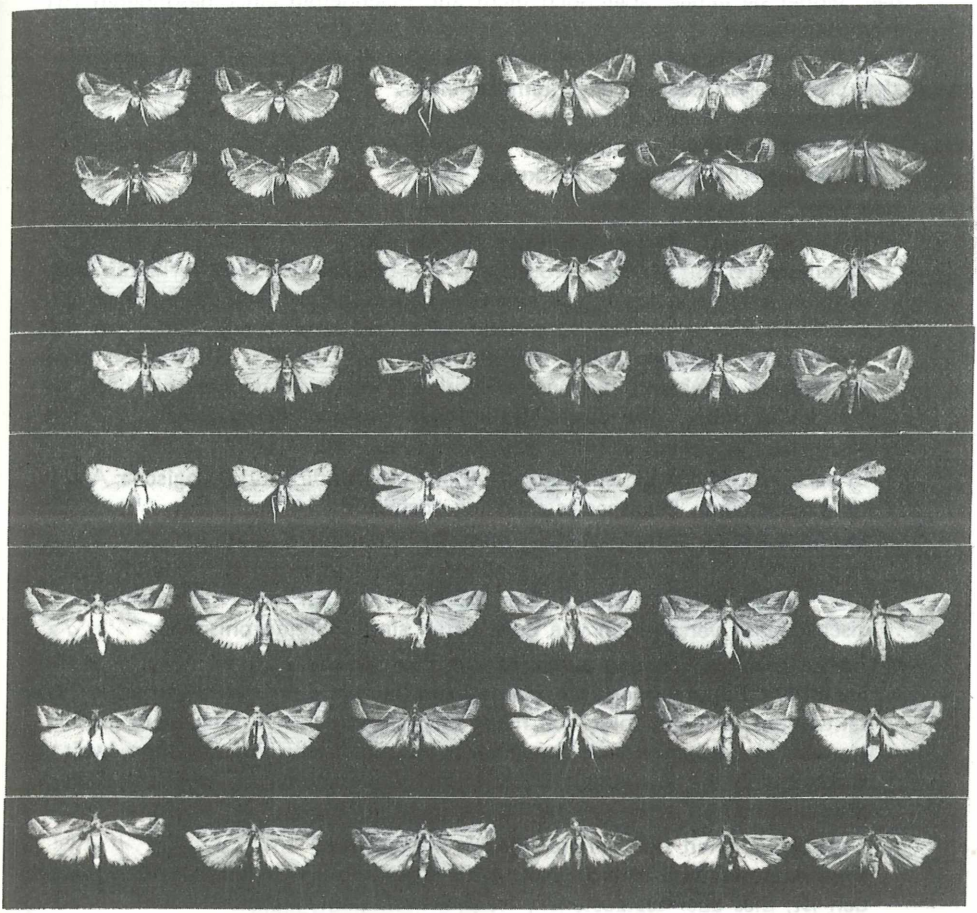


Abb. 5: *Nyctegretis*-Species (Lepidoptera: Pyraloidea: Phycitinae).

Oberste Reihe:	*N. impossibilella* (♂♂)
Zweite Reihe:	*N. impossibilella* (♀♀)
Dritte Reihe:	*N. triangulella* (♂♂)
Vierte Reihe:	*N. triangulella* (♀♀)
Fünfte Reihe:	*N. ruminella*
Sechste Reihe:	*N. achatinella* (♂♂) ssp. *achatinella*
Siebte Reihe:	*N. achatinella* (♀♀) ssp. *achatinella*
Achte Reihe:	*N. achatinella* ssp. *katastrophella*

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

3) Evolutionsgrenzfälle – Speziationsstadien

Gemeint sind Populationen, die im Begriff sind, selbständige Arten zu werden, wobei sie einige, aber noch nicht alle Eigenheiten einer besonderen Art erworben haben.

Unvollkommen entwickelt sind meist die oder einige von den drei am meisten charakteristischen Arteigentümlichkeiten:

Fortpflanzungsisolation,
Ökologische Differenzierung,
Morphologische Unterscheidbarkeit.

Beispiele:

a) Räumliche und zeitliche evolutive Kontinuität.
Populationen mit weiter Verbreitung. Die Endpopulationen verhalten sich untereinander wie Arten, die einander benachbarten nicht, es existiert von der einen Endpopulation zu anderen eine ununterbrochene Kette von sich miteinander fortpflanzenden Populationen (Abb. 6). Das Gleiche gilt etwa bei zeitlich aufeinanderfolgenden Populationen. Die Paläontologie hätte es hier leicht, hätten alle diese Populationen Fossilien hinterlassen.

b) Fortpflanzungsisolation ohne morphologischen Wandel.
Erwerb reproduktiver Isolation ohne entsprechende morphologische Änderung zeigen z.B. Dualspecies („sibling species").

c) Morphologische Differenzierung ohne Fortpflanzungsisolation.
Populationen mit äußerst verschiedenen Phäna pflanzen sich überall dort fort, wo sie Kontakt miteinander bekommen, auch wenn sie morphologisch ebenso verschieden wie gute Arten sind (Polymorphismus).

d) Fortpflanzungsisolierung aufgrund von Biotopisolierung.
Natürliche Populationen, die sich gegenseitig wie gute Arten verhalten (Kontaktzonen), tun dies plötzlich nicht mehr, wenn ihre Wohngebiete gestört werden, sie verhalten sich danach wie konspezifische Populationen (weit verbreitet in der Avifauna). So führt der Zusammenbruch von Isolationsmechanismen zu einer sympatrischen Hybridisierung.

e) Unvollständigkeit der isolierenden Mechanismen.
Eine Artstufe wird erreicht, wenn der Speziationsprozeß irreversibel geworden ist; dies aber festzustellen, ist praktisch unmöglich.

f) Verschiedene Speziationsstufen in verschiedenen lokalen Populationen.
Die Vollendung isolierender Mechanismen bei polytypischen Arten erfolgt unterschiedlich schnell. Zwei sich weithin überschneidende Arten sind an gewissen Lokalitäten völlig scharf abgegrenzt, an einigen anderen aber kreuzen sie sich frei.

2.3 Populationsstruktur der Art

Alle Populationen einer Art haben Anteil an mindestens einem der drei folgenden Artelemente:

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

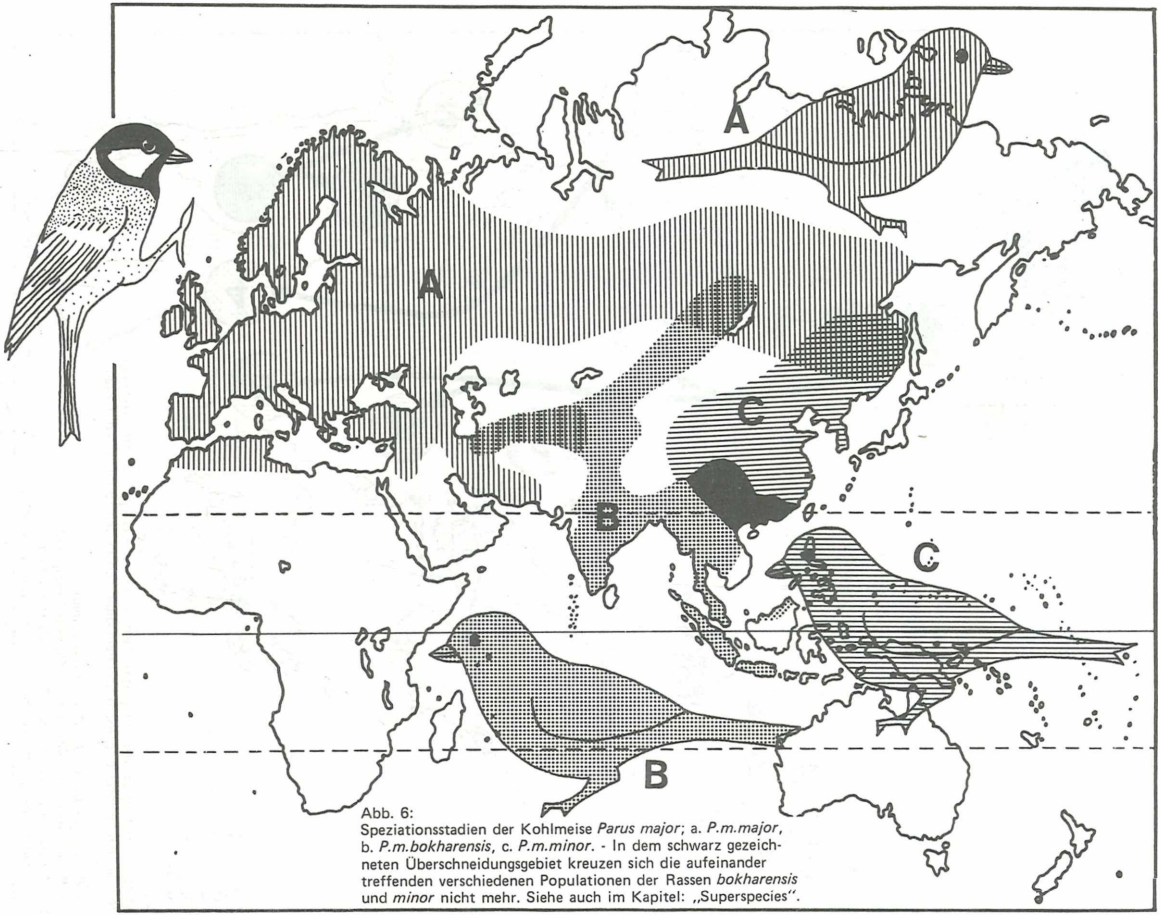


Abb. 6:
Speziationsstadien der Kohlmeise *Parus major*; a. *P.m.major*, b. *P.m.bokharensis*, c. *P.m.minor*. - In dem schwarz gezeichneten Überschneidungsgebiet kreuzen sich die aufeinander treffenden verschiedenen Populationen der Rassen *bokharensis* und *minor* nicht mehr. Siehe auch im Kapitel: „Superspecies".

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

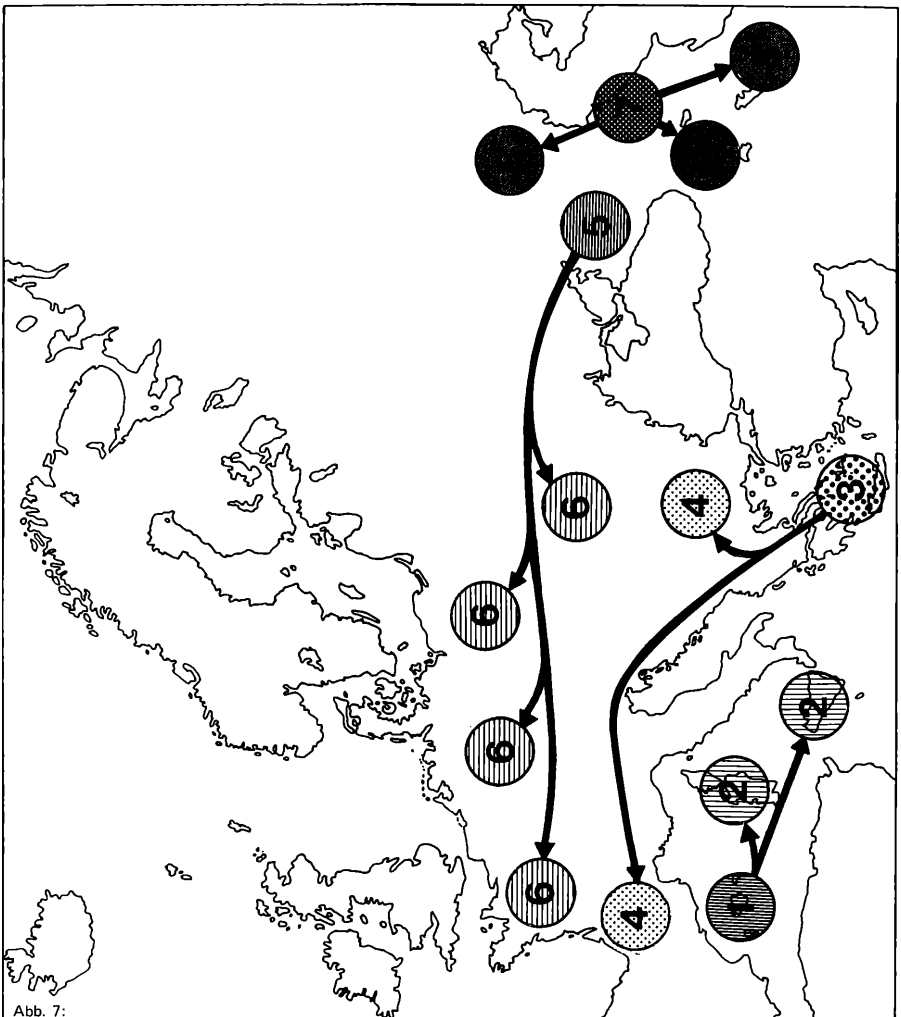


Abb. 7:
Klinale Variation bei der Pfingstrose *Paeonia*: Die vier aufgezeichneten Arten gehen parallel zu ihrer Expansion von dem diploiden in den tetraploiden Zustand über.
1 = *P. russi* (diploid); 2 = *P. russi* (tetraploid);
3 = *P. officinalis* (diploid); 4 = *P. officinals* (tetraploid); ·
5 = *P. mascula* (diploid); · 6 = *P. mascula* (tetraploid);
7 = *P. wittmaniana* (diploid); 8 = *P. wittmaniana* (tetraploid).

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

1) Klinale Variation
   (Reihen von schrittweise sich ändernden, zusammenhängenden Populationen) (Abb. 7),
2) Geographische Isolate
   (Populationen, die geographisch von dem Hauptteil des Artareals getrennt sind),
3) Bastardgürtel
   (Ziemlich schmale Gürtel, oft mit stark erhöhter Variabilität).

2.3.1 Klinale Variation

Benachbarte Populationen können deutlich oder schwach voneinander unterschieden sein. In einer Reihe zusammenhängende Populationen zeigen ein mehr oder weniger ausgeprägtes, regelmäßiges Fortschreiten von Änderungen; hier haben wir es mit einer Merkmalsprogression zu tun. HUXLEY (1939) nannte derartige Merkmalsgradienten Kline.

Es lassen sich drei Hauptgründe für die klinale Form der geographischen Variation anführen:

1) Die Auslesefaktoren der Umwelt (z.B. Klima) variieren und als Folge davon auch die phänotypischen Merkmale.
2) Der Genfluß zwischen benachbarten Populationen neigt dazu, alle vorhandenen Unterschiede auszugleichen.
3) Die hemmende Wirkung der Entwicklungs-Homoeostasis fördert die Verwischung der genetischen Unterschiede zwischen konspezifischen Populationen.

Kline sind also das Ergebnis zweier einander widerstreitender Kräfte, nämlich einmal der Selektion und zum anderen des Genflusses.

Eine Kline ist der totale Abfall von einem Extrem des Merkmals zum anderen. Kline, die auf einer Karte eingetragen sind, verlaufen rechtwinkelig zu den Isophaenen, den Linien der gleichen Ausprägung eines Merkmals. Die Bezeichnung bezieht sich auf ein spezifisches Merkmal wie z.B. Größe oder Färbung, nicht aber auf eine Population. Eine Population kann zu ebenso vielen Klinen gehören, wie sie variable Merkmale hat.

2.3.2 Geographische Isolate

Gemeint ist eine Population bzw. eine Gruppe von Populationen, die durch eine äußere Schranke an einem freien Genaustausch mit anderen Populationen der Art gehindert ist. Wesentliches Merkmal ist, daß sie von dem Rest der Art durch eine Diskontinuität getrennt ist.

Praktisch jede Art besitzt einige Isolate, speziell in der Nähe der Peripherie des Artareals, besonders aber Arten mit „inselartigem Verbreitungsmuster"; dies gilt nicht nur für ozeanische Inseln, sondern auch für sogenannte „ökologische Inseln", wie z.B. Gebirge, Waldflächen inmitten von Graslandschaften, Seen, Flüsse usw. Die Häufigkeit von Isolaten innerhalb einer Art hängt von der Struktur und dem Verbreitungspotential einer Art ab.

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

Für den Nachweis von Isolaten genügt nicht allein bloßes Kartografieren; denn bei einigen diskontinuierlich verbreiteten Arten erfolgt ein freier Austausch von Individuen zwischen den benachbarten Kolonien in einem so bedeutenden Ausmaß, so daß sie nicht als Isolate angesehen werden können. Großmaßstabliche Karten können sehr irreführend sein, weil sie selbst dann noch geographische Verbreitungen als Kontinuitäten behandeln, wenn die Arten aus lokalisierten Kolonien zusammengesetzt sind.

Periphere Isolate haben zwei fast universelle Merkmale:

a) Die Ausdehnung ihrer Areale ist gewöhnlich relativ klein, oder
b) die absolute Populationsgröße ist nur gering.

Von der Hauptmasse der Artpopulationen und voneinander unterscheiden sie sich in zahlreichen, oft einzigartigen und manchmal drastischen morphologischen, physiologischen, ethologischen und anderen Merkmalen.

Geographische Isolate haben drei mögliche Schicksale:

a) Sie können getrennte Arten werden.
b) Sie können aussterben.
c) Sie können wieder in Kontakt mit der Hauptmasse kommen und dann eine sekundäre Kontaktzone bilden.

2.3.3 Kontaktzonen als Bastardgürtel

Zu den Klinen und Isolaten tritt ein drittes Phänomen, das charakteristisch ist für die Populationsstruktur der meisten Arten, nämlich das Vorhandensein von Kontaktzonen zwischen phänotypisch verschiedenen Populationen.

Die Kreuzung zweier vorher isoliert gewesener Populationen in einer Kontaktzone wurde von MAYR (1942) als „allopatrische Bastardierung" bezeichnet. Besser ist die Verwendung des neutraleren Ausdruckes: Sekundäre Intergradation. Allopatrische Bastardierung entsteht gewöhnlich bei der Expansion von Isolaten infolge sich ändernder Umweltbedingungen wie sie besonders häufig am Ende des Pleistozäns aufgetreten sind: Die während der Vereisung auf sogenannte Glazialrefugien zurückgedrängten Arten Europas expandierten nach der Eiszeit wieder, so daß eine Reihe von Isolaten wieder zusammentrafen. Oder: Ein Ansteigen des Wasserspiegels (der Meere) kann zu zeitweiliger Inselbildung und damit zu einer Isolation von Populationen führen, und eine nachfolgende Senkung dann zu einer sekundären Verbindung. In subtropischen und tropischen Gebieten ist der Wechsel von ariden und humiden Perioden sicherlich die Hauptursache der Trennung und schließlich Wiedervereinigung der Isolate.

Arten können sich auf vielerlei Weise voneinander in ihrer Populationsstruktur unterscheiden. Sie können

a) phänotypisch uniform (monotypisch),
b) geographisch variabel (polytypisch) sein,
c) die Artpopulation kann mehr oder weniger kontinuierlich sein oder in Isolate zerfallen,
d) eine zentral-periphere Differenzierung aufweisen oder auch nicht.

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

Die Unterscheidung von monotypischen und polytypischen Arten ist nur ein Weg, das Ausmaß an phänotypischer Variation quantitativ darzustellen.

Alle Arten sind also aus lokalen Populationen zusammengesetzt, und da bei sexuellen Arten keine zwei Populationen identisch sind, zeigen alle Species eine geographische Variation, von der ein großer Teil sich jedoch nicht in erkennbaren Phänotypen ausdrückt. Viele lokale Populationen gehen lückenlos und graduell ineinander über. Andere (Geographische Isolate) sind mehr oder weniger durch Schranken gegen Genfluß isoliert. Wo diese Barrieren zusammenbrechen, tritt sekundär Intergradation zwischen diesen früher isolierten Populationen ein.

Jede Art hat eine Populationsstruktur, die durch eine Kombination bestimmter Komponenten charakterisiert wird. Genetische Variabilität und Populationsmerkmale neigen dazu, im Zentrum des Verbreitungsgebietes anders zu sein als an der Peripherie. Die vergleichende Taxonomie versucht, Verallgemeinerungen über die Populationsstrukturen, die für verschiedene Tierformen typisch sind, aufzustellen.

Durch Untersuchung des Verhaltens einer jeden Population gegen andere allopatrische oder sympatrische Populationen ist es möglich, zu einem ausgeglichenen Bild der Verwandtschaft zu gelangen. Die Möglichkeiten sind zweifelsfrei begrenzt, und man muß sich überdies auch vor Übertreibungen hüten. Eine geographisch isolierte Population kann wohl, muß aber nicht von derselben Art mit der am nächsten verwandten, allopatrischen Population sein. Die nützliche Arbeitshypothese, die besagt, Allopatrie spreche für Konspezifität, muß in jedem Falle mit Hilfe aller möglichen stützenden Belege nachgeprüft werden; Allopatrie ist also kein unfehlbarer Indikator für Konspezifität.

2.4 Terminologie zum Artbegriff

2.4.1 Die Form (forma, aberratio, varietas)

Die Varietät (Varietas) war die einzige Artunterteilung, die LINNÉ (1758) und die frühen Systematiker anerkannt hatten. Eine Varietät war irgend etwas, das von dem idealen Art-Typus abwich. Eine Analyse der Varietäten, wie sie LINNÉ in seinen taxonomischen Schriften benutzte, ergibt, daß sie eine sehr heterogene Menge von „Abweichungen des Arttyps" darstellen; einige waren Individualformen, andere echte geographische Rassen bzw. Unterarten. Der Terminus „varietas" verbirgt also zwei völlig voneinander verschiedene Phänomene:

1) Individuelle Varianten innerhalb einer polymorphen Population,
2) Unterscheidbare Populationen in einer polytypischen Art.

Erst ROTHSCHILD, HARTERT und JORDAN (1894) schafften Klärung: „Der Ausdruck Varietät ist völlig aufzugeben. Für individuelle Variationen werden wir das Wort Aberration verwenden, und für geographische Formen, die nicht als volle Arten rangieren können, die Bezeichnung Subspecies bzw. Unterart".

In der modernen Taxonomie verwendet man allgemein für die Erscheinung einer nachgewiesenen individuellen Variation den Begriff „forma", der von der Internationalen Nomenklaturkommission aber nicht geschützt wird.

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

2.4.2 Die Subspecies (Unterart, „Rasse")

Arten sind keine Zusammensetzungen uniformer Untertypen, Unterarten, sondern bestehen aus einer fast unbegrenzten Anzahl lokaler Populationen, von denen jede wiederum (bei sexuellen Arten) aus genetisch unterschiedlichen Individuen besteht. Subspecies können aus einheitlichen Populationen einer Art entstehen. Der Prozeß heißt „Subspeziation" (als das mögliche Ergebnis unterschiedlicher, ökologischer Raumbedingungen in verschiedenen Gegenden, oder von räumlicher Isolation, oder von beiden; bei einer lang anhaltenden Isolationsphase kann die Subspeziation zu einer „Speziation" führen, weshalb die Subspecies als Species in statu nascendi aufgefaßt werden können). Um ihre Identität zu bewahren, müssen subspezifische Populationen aus evolutionsgenetischen Gründen allopatrisch verbreitet sein. Je besser die geographische Variation einer Art bekannt ist, um so schwieriger wird es, Unterarten abzugrenzen. Vier Eigentümlichkeiten tragen zu diesen Abgrenzungsschwierigkeiten bei:

1) die Neigung verschiedener Merkmale, unabhängige Trends geographischer Variation zu zeigen,
2) das unabhängige Auftreten ähnlich oder phänotypisch ununterscheidbarer Populationen in weit voneinander getrennten Gebieten („polytopisch"),
3) das Auftreten von mikrogeographischen Rassen innerhalb formal erkennbarer Unterarten,
4) die Willkürlichkeit des Grades der Verschiedenheit als Berechtigung für die subspezifische Trennung schwach differenzierter, lokaler Populationen.

Synonyme Bezeichnungen für Subspecies gibt es eine ganze Menge; hier seien nur die wichtigsten herausgegriffen:

aa) Rasse: In der Taxonomie und Umgangssprache: Populationen oder -gruppen innerhalb der formal anerkannten Subspecies. („Ökologische Rasse" bezeichnet ökologisch differenzierte Populationen, „Mikrogeographische Rasse" wird auf lokale Populationen angewendet).

bb) Deme (GILMOUR & GREGOR, 1939): Prägung für lokale Populationen.

cc) Natio (SEMENOV-TIANSHANSKY, 1910): Prägung für lokale Populationen.

dd) Ethnos (VOGT, 1947): Prägung für lokale Populationen.

ee) Subspecies in zeitlicher Dimension: Ein biologischer Unterschied zwischen der geographischen und zeitlichen Unterart besteht nicht. Der Begriff wird vermehrt in neuerer Zeit von Paläontologen angewendet. Es ist schon deshalb nicht ratsam, eine terminologische Unterscheidung zwischen geographischen und zeitlichen Subspecies zu machen, weil es praktisch unmöglich ist, zu entscheiden, ob verschiedene Unterarten einer fossilen Art, die in verschiedenen Lokalitäten gefunden werden, wirklich auftreten oder nicht. Selbst eine Aufeinanderfolge von Unterarten an demselben Fundort braucht nicht notwendigerweise streng zeitlich zu sein, da Subspecies, die aus aufeinanderfolgenden Schichten stammen, in Wirklichkeit geographische Rassen sein können, die einander infolge klimatischer und tektonischer Wandlungen ersetzten. Auch hier darf nie aus dem Auge gelassen werden,

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

daß die Unterart nur ein klassifikatorischer Kunstgriff ist.

ff) Ökotypus: Begriff für die LINNÉsche Art vom ökologischen Standpunkt aus als „Ökospecies". Ökotypus ist nach TURESSON (1922) „das Ergebnis, das als ein Resultat der genotypischen Antwort einer Ökospecies auf einen besonderen Biotop erfolgt", von dem Standpunkt eines Botanikers aus. Die Pflanzentaxonomen, die danach Arten in Ökotypen aufgliederten, glaubten, daß dies eine genauere und mehr biologische Beschreibung der geographischen Variation erlauben würde als die Unterteilung von Arten in Subspecies. Auch der Versuch einiger Botaniker, die Subspecies als morphologisch distinkte Ökotypen zu definieren, schlug fehl, da kein Ökotypus bekannt wurde, welcher zusätzlich zu verschiedenen physiologischen Merkmalen und Potenzen nicht auch durch morphologische Eigentümlichkeiten charakterisiert war.

Nach der modernen Definition ist eine Subspecies ein Aggregat lokaler Populationen einer Art. Sie bewohnt eine geographische Unterregion des Verbreitungsareals der Species und ist taxonomisch von anderen Populationen der Art unterschieden. Dabei sind vier Punkte zu beachten:

1) Jede Unterart ist eine kollektive Kategorie, weil sie aus vielen lokalen Populationen besteht, die genetisch und phänotypisch alle voneinander leicht verschieden sind.
2) Sobald sich Subspecies taxonomisch unterscheiden, d.h., wenn sie ihr eigene, charakteristische Merkmale aufweisen, werden sie mit einem formalen Namen belegt (ternäre Nomenklatur).
3) Wenn es gewöhnlich auch möglich ist, Populationen Unterarten zuzuweisen, braucht dies für Individuen im Hinblick auf die individuelle Variabilität in jeder Population und die Überschneidung der Variationskurven von räumlich benachbarten durchaus nicht so zu sein.
4) Eine Subspecies bewohnt eine bestimmte geographische Unterregion des Areals der Art, eine notwendige Folge der Tatsache, daß sich Unterarten aus Populationen zusammensetzen und jede Population einen Teil des Verbreitungsgebietes besiedelt. Das Verbreitungsgebiet einer Unterart kann zuweilen diskontinuierlich sein (polytope Unterarten).

Eine Subspecies kann dann als existent angenommen werden, wenn sie sich von weiteren, allopatrisch verbreiteten Populationen der gleichen Art um mindestens 70 % eines kennzeichnenden Merkmals unterscheidet. Als Beispiel mag die in Abb. 5 gezeigte Subspecies *katastrophella* ROESLER der *Nyctegretis achatinella* (HÜBNER) dienen; die hiermit wieder aus der Synonymie zu der Nominatrasse (KASY, 1975) herausgenommene Subspecies zeigt ein deutliches oliv- bis braunschwarzes Kolorit, während die Nominatrasse heller rotbraun gefärbt ist. Dies gilt auch, obwohl es Vertreter der *achatinella* (vor allem in den mediterranen Bereichen) gibt, die in ihrer Farbgebung den asiatischen *katastrophella* sehr stark ähneln, und umgekehrt, da hier einerseits mehr als 80 % der vorliegenden Individuen den jeweils subspezifischen Charakter tragen, andererseits es möglich ist,

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at
die Populationen den jeweiligen Subspecies *achatinella* bzw. *katastrophella* zuzuweisen, was für einzelne Individuen nicht zu sein braucht.

Eine Art besteht also weder allein aus einem Aggregat streng morphologisch definierbarer Subspecies und Aberrationen noch aus rein ökologisch definierbaren Ökotypen oder ökologischen Rassen; sie setzt sich vielmehr zusammen aus in Zeit und Raum verteilten Populationen, die „morphologische" ebenso wie „physiologische" und „ökologische" Merkmale besitzen. Es gibt keinen Gegensatz zwischen geographischer und ökologischer Rasse; denn keine geographische Rasse ist nicht gleichzeitig eine ökologische, und keine ökologische nicht gleichzeitig eine mikrogeographische.

2.4.3 Die Superspecies (Artenkreis)

Der Begriff stammt von MAYR (1931) und ersetzt die deutsche Bezeichnung „Artenkreis", die RENSCH (1929) prägte. Eine Superspecies besteht aus einer monophyletischen Gruppe von völlig oder im wesentlichen allopatrischen „Semispecies" (MAYR, 1940; „Prospecies" WAGNER, 1962), die morphologisch zu verschieden sind, um in einer einzigen Art zusammengefaßt zu werden. Das Hauptmerkmal der Superspecies besteht darin, daß sie geographisch im wesentlichen das Bild einer polytypischen Art bietet, nur daß die allopatrischen Populationen morphologisch oder sonstwie so verschieden sind, daß Fortpflanzungsisolation zwischen ihnen angenommen werden kann. Zumindest ist ihre Fertilität untereinander so stark eingeschränkt, daß sie nicht mehr als eine Species im eigentlichen Sinne aufgefaßt werden kann (siehe auch Abb. 6) (Abb. 8).

Superspecies stellen keine Ausnahmesituation im Tierreich dar. Sie machen einen regelmäßigen und manchmal ziemlich hohen Prozentsatz jeder Fauna aus. Die Häufigkeit von Superspecies in einer Organismengruppe ist in weiterem Ausmaß eine Funktion der physiographischen Eigenschaften des Gebietes, in dem sie vorkommt. Der indoaustralische Archipel bietet eine ideale Situation für Isolation und hat zur Entstehung von Superspecies in fast allen Organismengruppen geführt, die hier vorkommen. Superspecies bei kontinentalen terrestrischen Tieren sind am häufigsten in Gruppen, bei denen hochspezifische Biotope oder edaphische (bodenbedingte) Erfordernisse eine Aufgliederung des Areals begünstigen.

Die „Arten" einer Superspecies bilden eine taxonomische oder phylogenetische Einheit und sind die Abkömmlinge einer einzigen Ahnenpopulation (also monophyletischen Ursprungs). Die Superspecies ist ein interessantes Stadium der Evolution und ein besonders überzeugendes Beispiel der geographischen Natur der Speziation. Genaustausch ist zwischen den Semispecies noch möglich, wenn auch nicht so frei wie zwischen konspezifischen Populationen.

2.4.4 Die Dualspecies (Geschwisterart, Zwillingsart)

Die Dualspecies hat bereits PRYER 1886 geprägt; als Synonyme mit der gleichen Bedeutung gelten „Komplementärarten" (POTTS, 1908), „Geschwisterarten" (RAMME, 1930), „Espèces jumelles" (CUÉNOT, 1936), „Sibling species"

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

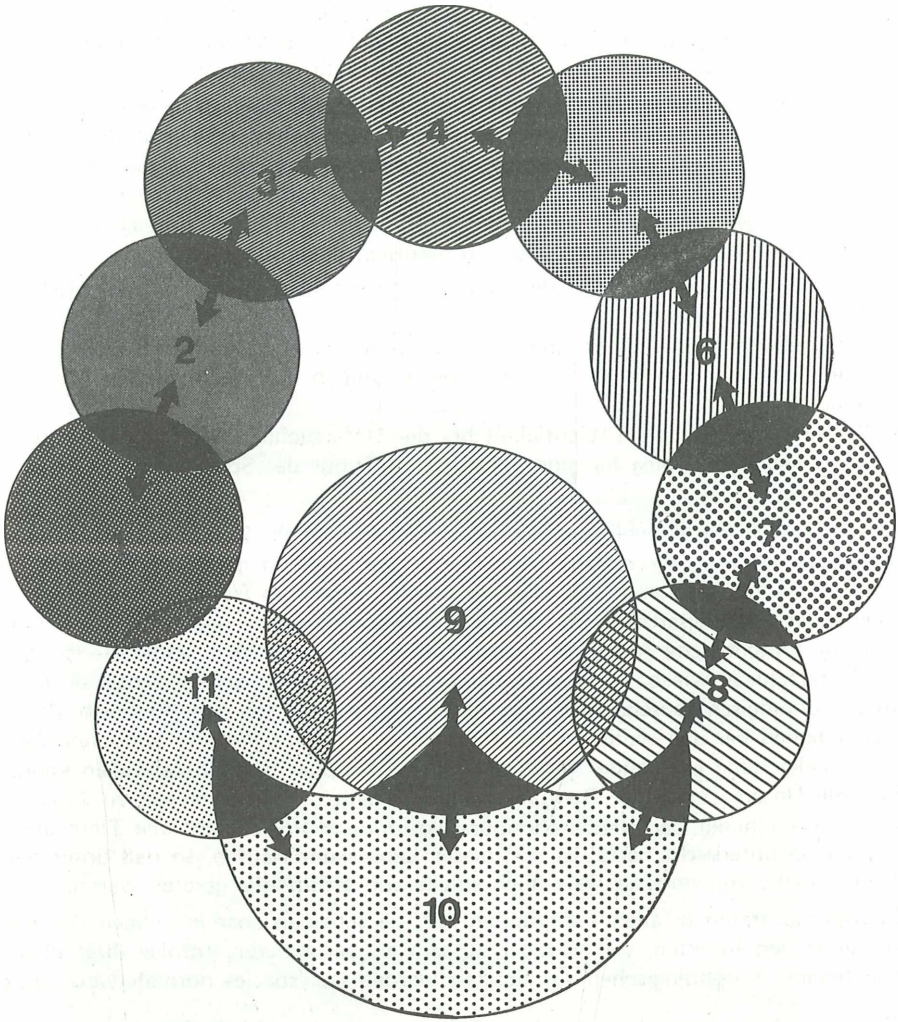


Abb. 8:
Schematische Darstellung für die Situation einer Superspecies. Die Kreise (bzw. der Halbkreis) stellen die Teilareale dar, die von den Semispecies bewohnt werden; letztere sind numeriert. - Die Semispecies 2 bis 7 und 10 sind sogenannte „transitorische", da sie sich in allen Bastardgürteln mit den benachbarten Populationen kreuzen. Die Semispecies 1 verhält sich aber zu 11 bereits als gute Art (keine Bastardierung), ebenso die 9 zu 11 und 8, bzw. umgekehrt.

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

(MAYR, 1942), „Gemino-Species" (MEISE, 1949) und „Schizospecies" (SCHILDER, 1952). Eingeengt in ihrer Bedeutung sind die Ausdrücke „Mutterart", „Stammart", „Tochterart" und „Folgeart" von (OSCHE/1954).

Dualspecies sind sympatrische Populationen, die morphologisch äußerst ähnlich, wenn nicht gar identisch, aber fortpflanzungsmäßig isoliert sind. Natürliche Populationen, die nicht leicht voneinander unterschieden werden können, haben in der taxonomischen und biologischen Literatur beträchtliche Schwierigkeiten verursacht; zuweilen wurden sie auch als „Biologische Rassen" bezeichnet. Für die Biologie sind die Dualspecies außerordentlich bedeutungsvoll:

1) Sie erlauben, die Gültigkeit des biologischen gegenüber dem morphologischen Artbegriff zu testen.
2) Sie sind von großer praktischer Wichtigkeit in der angewandten Biologie, der landwirtschaftlichen Schädlingsbekämpfung und in der medizinischen Entomologie.
3) Sie sind historisch von Wichtigkeit bei der Untersuchung der Speziation, weil sie teilweise als Beleg für einen besonderen Typus der Speziation angesehen werden.

Ein Beispiel für Dualspecies vermag neben anderen (Abb. 9a-d, Abb. 10a-b) wiederum die Gattung *Nyctegretis* (Abb. 5) zu geben: Wenn man auch zunächst der Auffassung sein kann, daß alle vier bereits genannten *Nyctegretis*-Species zueinander Zwillingsarten sind, so muß dies doch eingeengt werden. Einmal können nur sympatrische Arten als Dualspecies angesehen werden, andererseits sind die Unterschiede wie beispielsweise bei *ruminella* doch so markant, daß sie nicht als morphologisch täuschend ähnlich bezeichnet werden können. Vielmehr ist hier lediglich bei den südlichen Populationen von *achatinella* und *impossibilella* eine Angleichung aneinander festzustellen, auf die man leicht hereinfallen kann. Erst die Untersuchung der Genitalmorphologie läßt die Unterschiede zu Tage treten. Da ich bei der Neubeschreibung von *impossibilella* nicht alle Tiere der Typusserie untersucht hatte, ist mir dieser Lapsus unterlaufen, so daß unter die Typus-Stücke von *impossibilella* auch solche von *achatinella* geraten waren.*

Dualspecies treten in allen Tiergruppen auf, sie scheinen aber in einigen Gruppen, wie etwa den Insekten, viel häufiger zu sein als bei anderen. Infolge ihrer oberflächlichen, morphologischen Ähnlichkeit werden Dualspecies normalerweise durch

---

*) Daß in Bukarest auch *ruminella*-Individuen als *impossibilella*-Paratypen ausgezeichnet sind, beruht auf der Tatsache, daß ich seinerzeit die nicht mehr bei mir befindlichen Exemplare „fernetikettieren" ließ, indem ich die Paratypenetiketten dorthin schickte. Ich mußte dies zweimal tun, da mir mitgeteilt wurde, daß die erste Sendung Etiketten nicht angekommen sei. In Wirklichkeit waren aber doch alle Etiketten vorhanden und sind insgesamt an die falschen Tiere gelangt; daher gibt es in Bukarest auch doppelt so viele Paratypen als in meiner Veröffentlichung (ROESLER, 1969).

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

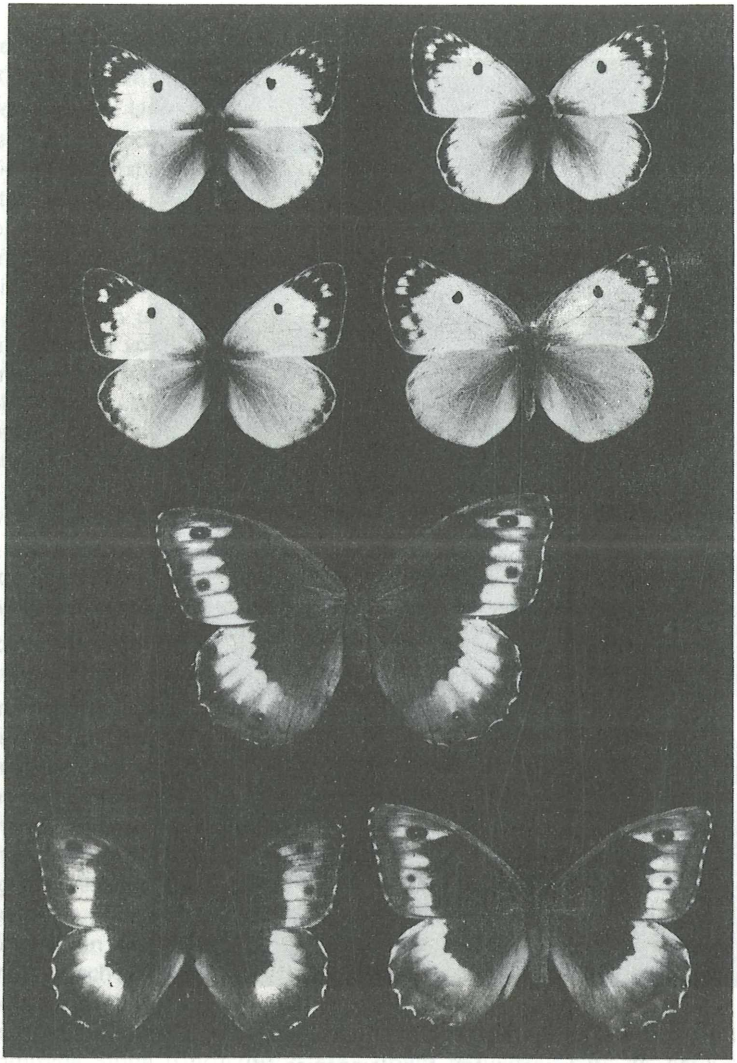


Abb. 9:
Dualspecies bei Lepidopteren: Rhopalocera.
C. australis = Dualspecies zu *hyale, H. alcyone* zu *fagi.*
a) *Colias*; links: *hyale* L.; rechts: *australis* VRTY., ♂♂
b) *Colias*; links *hyale* L.; rechts: *australis* VRTY., ♀♀
c) *Hipparchia fagi* SCOP. (= *hermione* L.), ♀
d) *Hipparchia alcyone* SCHIFF.; links: ♂, rechts: ♀

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

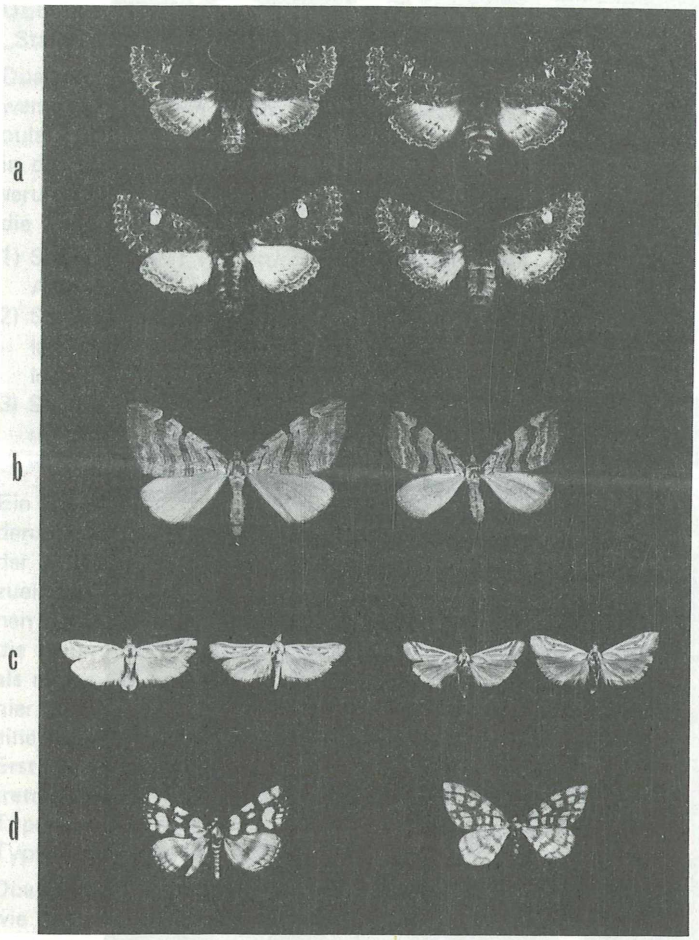


Abb. 10:
Dualspecies (a-b), Parallelspecies (c), Similarspecies (d).
V. oleagina = Dualspecies zu *jaspidea, A. efformata* zu *plagiata*; *G. craticulella* = Parallelspecies zu *P. solskyi; E. dictyota* = Similarspecies zu *A. reticulatis.*
a) Obere Reihe: *Valeria jaspidea* VILL. (Noctuidae),
Zweite Reihe: *Valeria oleagina* F. (Noctuidae).
b) *Anaitis*; links: *plagiata* L.; rechts: *efformata* STGR. (Geometridae).
c) Links: 2 Exemplare *Pristocerelia solskyi* CHR. (Phycitinae);
rechts: 2 Exemplare *Gymnancyla (D.) craticulella* RAG. (Phycitinae).
d) Links: *Adraspa reticulatis* LEECH (Noctuidae);
rechts: *Exheterolocha dictyota* SEITZ (Geometridae).

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

allerlei Unterschiede im Verhalten, in der Ökologie oder der Physiologie entdeckt. Weitere Unterscheidungsmöglichkeiten:

a) Biometrische Unterschiede: Qualitativ strukturelle Unterschiede sind meist, wenn auch noch so gering, vorhanden.
b) Züchtungstests: Kreuzungsversuche sind besonders bei allopatrischen Zwillingsarten wichtig.
c) Lebensgewohnheiten: Auch hier können entsprechende Untersuchungen weiterhelfen.
d) Stimmgebung: Meist gibt es – wenn auch noch so geringe – Unterschiede in den Rufen und Gesängen.
e) Bevorzugung von Wirten: Die Wirtsspezifität gibt letztendlich Klarheit bei entsprechenden fraglichen Fällen.
f) Pathogenität: Wenn die eine Art Krankheitsüberträger ist, braucht es die Zwillingsart nicht auch zu sein.
g) Parasiten, Kommensalen, Symbionten: Die Dualspecies unterscheiden sich oft in Zahl und Art der Parasiten, die sie beherbergen.
h) Zytologie: Selbst die Untersuchung von Chromosomenstrukturen kann Aufschluß geben.
i) Biochemische Analyse: Anwendung der Elektrophorese, der Chromatographie sowie andere Methoden zur Proteinanalyse haben bisweilen Erfolge gezeigt.

Aus dem Vorkommen von Dualspecies lassen sich die angeführten Folgerungen ableiten:

1) Eine scharfe Abgrenzung zwischen normalen und Dualspecies besteht nicht. Die Dualspecies stehen lediglich am Ende des Extrems eines breiten Spektrums zunehmenden Verschwindens morphologischer Unterschiede zwischen Arten. Das Vorkommen natürlicher Populationen mit allen genetischen und biologischen Attributen guter Arten, aber mit wenigen oder gar keinen morphologischen Unterschieden macht die Fragwürdigkeit eines rein morphologischen Artbegriffs besonders deutlich.
2) Aus einer gründlichen Analyse von Dualspecies geht hervor, daß sie sich gewöhnlich in einer ganzen Reihe von kleineren morphologischen Abweichungen unterscheiden. Wie normale Arten sind sie voneinander durch deutliche Lücken getrennt.
3) Dualspecies scheinen besonders häufig bei solchen Tierformen zu sein, deren chemische Sinne (Geruchssinn etc.) höher entwickelt sind als der Gesichtssinn. Obgleich für das Auge des Menschen ununterscheidbar, halten sich diese Dualspecies nachweislich dennoch für verschieden, wie dies Kreuzungsexperimente zeigen. Anscheinend am seltensten sind Zwillingsarten z.B. bei den Vögeln, die den Gesichtssinn in höchstem Maße entwickelt haben.
4) Es fehlt jeder Hinweis, daß der Speziationsprozeß der Dualspecies von dem der Entstehung anderer Arten verschieden ist.
5) Ein Umbau des Genotypus mit dem Ergebnis der fortpflanzungsmäßigen Isolation zweier Arten kann ohne sichtbare Wirkung auf die Morphologie des

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

Phänotypus stattfinden.

6) Evolutive Änderungen der genetischen Konstitution scheinen in Gruppen von Dualspecies mit der gleichen Geschwindigkeit wie in Gruppen von morphologisch deutlich gekennzeichneten Arten vorzukommen.

2.4.5 Die Parallelspecies (species parallela, Parallelart) (Abb. 10c)

Der Begriff stammt von AMSEL (1942). Gemeint ist hier die verblüffende Übereinstimmung zweier Arten in Form, Kolorit und Zeichnungsmuster aufgrund einer Konvergenz — im Gegensatz zur Dualspecies, welche phylogenetisch eindeutig auf eine gemeinsame Stammart zurückgeführt werden kann — innerhalb ein und derselben Familie bzw. Familienreihe, wobei Konvergenz innerhalb einer Familie nicht immer leicht nachzuweisen ist, da verwandte Arten ohne weiteres auf den gleichen Ursprung zurückzuführende Ähnlichkeit im morphologischen Habitat besitzen können.

Mit dem Begriff Parallelmorphen (ROESLER, 1977) ist eine teilweise erstaunliche Übereinstimmung einzelner Phäna (Morphotypen) von verschiedenen, geographisch nebeneinander vorkommenden (sympatrischen), polymorphen Species (beispielsweise die Weibchen-Morphen einzelner *Papilio*-Arten Indonesiens) gemeint. Es handelt sich also bei den Parallelmorphen um die bei polymorph auftretenden Species innerhalb einer Familie oder Familienreihe auftauchenden, einander gleichenden bzw. übereinstimmend stark ähnelnden Individualformen verschiedener Arten.

2.4.6 Die Similarspecies (species consimilis, „Scheinzwillingsart"). (Abb. 10d)

Der von ROESLER 1977 geprägte Begriff „Scheinzwillingsart" hat bereits zu Verwechslungen in der Terminus-Verwendung geführt; daher wird hier der neue Terminus „Similarspecies" an seiner Statt eingeführt. Gemeint ist die verblüffende Übereinstimmung zweier Arten in Form, Kolorit und Zeichnungsmuster aufgrund einer Konvergenz, zweier Species also, die nicht zur gleichen Familie oder Familienreihe gehören, sondern zu höheren Kategorien. Hier ist die Konvergenz ganz offensichtlich und läßt sich meist eindeutig nachweisen.

Entsprechend dem Begriff „Parallelmorphen" ist hier der der Similarmorphen anzuführen. Es sind die einander täuschend ähnlichen Phäna verschiedener, sympatrischer Arten ebenfalls nicht zur gleichen Familie gehörig, bzw. nicht unmittelbar miteinander verwandt. Hierher gehören z.B. alle Individualformen polymorpher Species, die andere Morphen nichtverwandter Arten nachahmen, also die „Mimikry-Morphen".

2.5 Unterschiede zwischen Tier- und Pflanzenarten

Mehrfach haben Autoren versucht, diejenigen Unterschiede zwischen Tieren und Pflanzen zusammenzustellen und zu klassifizieren, die ihre Artstruktur beeinflussen können. Die Vergleiche müssen sich auf die höheren Tiere und Pflanzen gründen bzw. beschränken, weil die niederen Formen nicht so gut bekannt

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

sind, und teilweise auch, weil die niederen Formen die Kluft zwischen den beiden Lebensbereichen etwas überbrücken. Die wichtigsten Unterschiede sind etwa folgende:

1) Tiere sind beweglich und haben die Fähigkeit, ihre eigene Umwelt aufzusuchen, und so gehört die Biotopauslese zu ihren wichtigsten Eigentümlichkeiten. Einem Pflanzensämling bleibt nichts anderes übrig, als erfolgreich zu sein, wo immer er keimt.
2) Bei den höheren Tieren sind die Individuen gewöhnlich eingeschlechtlich, bei höheren Pflanzen meist zweigeschlechtlich.
3) Polyploidie ist bei höheren Pflanzen gewöhnlich sehr häufig (Abb. 7) und morphologisch differenzierte Geschlechtschromosomen sind hier selten. Genau das Umgekehrte trifft für die Tiere zu.
4) Zur Fortpflanzung suchen Tiere einander aktiv auf, von den Pflanzen werden aber Vermittler, wie Insekten oder Wind, zur Übertragung der männlichen Keimzellen benötigt.
5) Interspezifische Bastardierung einschließlich Rückkreuzung zu einer der Elternarten ist bei den Pflanzen viel häufiger als bei den Tieren.
6) Die meisten Tiere haben die Fähigkeit, sich aktiv auszubreiten, während die Verbreitung von Pflanzen passiv erfolgt.
7) Bei Tieren gibt es weniger aberrante Formen genetischer Systeme als bei Pflanzen.
8) Pflanzen haben eine beträchtliche Kapazität, ihren Phänotyp als Reaktion auf sich wandelnde Umweltbedingungen (wie Licht, Feuchtigkeit, Nahrung usw.) zu ändern. Bei den meisten Tieren hat der Genotyp einen sehr beschränkten Spielraum, sich phänotypisch auszudrücken.
9) Netzartige Speziation durch Allopolyploidie und interspezifische Bastardierung ist bei Pflanzen viel häufiger als bei Tieren; bei den höheren Tieren fehlt sie praktisch ganz.
10) Die Lebensdauer ist bei den meisten Tieren sehr kurz, und nur bei einer sehr kleinen Anzahl von Arten überschreitet sie zwei Jahre. Bei den Pflanzen sind extrem hohe Lebensdauern bekannt.

Bei allen diesen Unterschieden muß jedoch die prinzipielle Ähnlichkeit der Tier- und Pflanzenarten betont werden. In ihren genetischen und zytologischen Mechanismen sind sie ziemlich identisch.

3. Schluß

3.1. Zusammenfassung

1) Die Taxonomie als dynamische Grundwissenschaft der Biologie ist für fast alle Teildisziplinen der Biologie resp. Naturwissenschaften von größter Bedeutung, wenn nicht gar unentbehrlich.
2) Nach Behandlung der „Typologischen", „Nominalistischen", „Nicht-dimensionalen" und „Multi-dimensionalen" Artkonzepte wird die Biologische Artdefinition als moderne und allgemein gültige Auffassung herausgearbeitet und ihre Anwendungsmöglichkeiten erörtert.

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

3) Die von KASY 1975 vorgenommene Synonymisierungen von *Nyctegretis impossibilella* ROESLER 1969 (zu *N. triangulella* RAGONOT 1901) und *N. achatinella* ssp. *katastrophella* ROESLER 1970 (zur Nominatrasse) werden aufgehoben, und *Nyctegretis impossibilella* als bona species, sowie *N. achatinella* ssp. *katastrophella* als bona subspecies in ihren ursprünglichen Status zurückversetzt.
4) Für taxonomische Untersuchungen sind Kenntnisse zur Populationsstruktur der Art unerläßlich, denn erst sie machen ausgewogene und absicherbare Ergebnisse überhaupt möglich.
5) Den bisher geläufigen und gültigen Begriffen „Form", Subspecies", „Superspecies", „Dualspecies" und „Parallelspecies" (mit „Parallelmorphen") werden die Similarspecies mit den Similarmorphen als neue Begriffe in die Literatur eingeführt; sie erklären die fast völlige Übereinstimmung zwischen zwei nicht zur gleichen Familie gehörenden Species bzw. Formen aufgrund von Konvergenz.
6) Obwohl es eine Reihe von markanten Unterschieden zwischen den Tier- und Pflanzenarten gibt, wird ihre prinzipielle Ähnlichkeit zueinander betont.

3.2. Literaturverzeichnis

ALBERTI, B. (1955): Über Dualspezies, Artspaltung und Monophylie. Dt. ent. Z. (N.F.) **2**: 211-224, Berlin.

AMADON, D. (1967): The superspecies concept. Syst. Zool. **15**: 245-249; Lawrence, Kans.

AMSEL, H.G. (1942): Revision der Gattung *Holcopogon* STGR. (Lepidoptera: Scythrididae). Veröff.dt.Kolon-u. Übersee-Mus. Bremen **3**: 224-237, Bremen.

BESSEY, C.E. (1908): The taxonomie aspect of the species. - Amer. Naturalist **42**: 218-224, Lancaster.

BLACKWELDER, R.E. (1967): Taxonomy. 698 S., New York.

BLACKWELDER, R.E., & A. BOYDEN (1962): The nature of systematics. Syst. Zool. **1**: 26-33, Lawrence, Kans.

BLOCH, K. (1956): Zur Theorie der naturwissenschaftlichen Systematik (unter besonderer Berücksichtigung der Biologie). Acta Biotheoretica **7**: 1-138, Leiden.

BOCK, W. (1969): Comparative morphology in systematics. (In:) Systematic Biology 1969: 411-448, Washington.

BORGMEIER, T. (1957): Basic questions of systematics. Syst. Zool. **6**: 53-69, Lawrence, Kans.

BOURGOGNE, J. (1974): Note sur quelques Pyralidae, dont une espèce nouvelle pour la France. Alexanor **8**: 367-370, Paris.

CAIN, A.J. (1954): The Superspecies. Syst. Zool. **3**: 145-146, Lawrence, Kans.

— (1956): The genus in evolutionary taxonomy. - Syst. Zool. **5**: 97-109, Lawrence, Kans.

— (1959): Taxonomic concepts. Ibis **101**: 302-318, London.

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at
CROWSON, R.A. (1970): Classification and biology. 350 S., London.
CUENOT, L. (1936): „Homing" behaviour in chiton. Amer. Nat. **55**: 276-281, Salem, Mass.
DARWIN, C. (1859): On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for live. 502 S., London.
DOBZHANSKY, TH. (1950): Mendelian populations and their evolution. Amer. Nat. **84**: 401-418, Salem, Mass.
EHRLICH, P.R. (1958): Problems of higher classification. Syst. Zool. **7**: 180-184, Lawrence, Kans.
GILMOUR, J.S.L. & J.W. GREGOR (1939): Demes: a suggested new terminology. Nature **144**: 333-334, London.
GISIN, H. (1964): Synthetische Theorie der Systematik. Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. **2**: 1-17, Hamburg.
GREGG, J.R. (1954): The language of taxonomy. 70 S., New York.
HADORN, E. & R. WEHNER (in KÜHN) (1974): Allgemeine Zoologie. Kapitel Evolution. - dtv. Wissenschaftl. Reihe. 19. Aufl., Stuttgart.
HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. 370 S., Berlin.
— (1957): Systematik und Phylogenese. Ber. Hundertjahrfeier dtsch. ent. Ges. Berlin: 50-71, Berlin.
— (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. - Senckenberg-Buch 49. 436 S., Frankfurt
HERING, E.M. (1939): Pseudodualspecies. Zool. Anz. **128**: 312-316, Leipzig.
— (1941): Dualspecies und Unterart-Entstehung. Mitt. dt. ent. Ges. **10**, Berlin.
HEYDEMANN, F. (1943): Die Bedeutung der sogenannten Dualspecies (Zwillingsarten) für unsere Kenntnis der Art- und Rassenbildung bei Lepidopteren. - Stettin. ent. Ztg. **104**: 116-142, Stettin.
— (1954): Die Bedeutung der sogenannten „Dualspecies" für unsere Kenntnis über die Artbildung bei Lepidopteren. Ber. 7. Wanderversamml. Dt. Ent., Berlin.
— (1956): Bemerkungen über „Dualspecies" bei Lepidopteren. NachrBl. bayer. Ent. **5**: 105-109, München.
HULL, L.D. (1965): The effect of essentialism on taxonomy. Brit. J. Phil. Sci. **15**: 314-326; **16**: 1-18, Edinburgh.
HUXLEY, J.S. (1939): Clines: an auxiliary method in taxonomy. Bijdr. Dierkde. **27**: 491-520, Leiden.
— (1940): The New Systematics. 583 S., Oxford.
— (1945): Evolution. The Modern Synthesis. 4. Aufl. 645 S., London.
JORDAN, K. (1905): Der Gegensatz zwischen geographischer und nichtgeographischer Variation. Z. wiss. Zool. **83**: 151-210, Leipzig.
KASY, F. (1975): Korrekturen und Bemerkungen zur Bearbeitung der Gattung *Nyctegretis* ZELLER in Microlepidoptera Palaearctica, Bd. 4 (Lepidopt.,

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at
Pyralidae, Phycitinae). Z. Arbgem. Österr. Ent. **26**: 51-60, Wien.
KÖNIGSMANN, E. (1977): Die Bedeutung der Entomotaxonomie für den Pflanzenschutz. - Ent. Ber. 1977: 85-92, Berlin.
KRAUS, O. (1962): Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur, beschlossen vom XV. Internationalen Kongreß für Zoologie. Deutscher Text, Frankfurt.
— (1970): Ibid. 2. Aufl., Frankfurt
— (1973): Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur: Bericht über Änderungen, gültig ab 1. Januar 1973. - Senckenb. biol. **54**: 219-225, Frankfurt.
— (1976): Zoologische Systematik in Mitteleuropa. Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg **1**: 1-260, Hamburg
KÜHN, A. (1955): Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie. Berlin.
LAMARCK, M. de (1815): Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Verdière, Paris.
LINNÉ, C. (1758): Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum charakteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima, reformata 1, Laurentii Salvii, Holmiae.
LINSLEY, E.G. (1944): The naming of infraspecific categories. Ent. News **55**: 225-232, Philadelphia.
LÖVE, A. (1964): The biological species concept and its evolutionary structure. Taxon **13**: 33-45, Utrecht.
MALICKY, H. (1979): Wie nützlich sind dichotome Bestimmungstabellen? Ent. Z. Frankfurt a.M. **89**: 33-41; Stuttgart.
MALZ, H. (1970): Muß die paläontologische Systematik „umfunktioniert" werden? Aufsätze u. Red. Senckenberg. Naturforsch. Ges. **17**: 1-30, Frankfurt.
MAYR, E. (1931): Birds collected during the Whitney South Sea expedition. XII. Notes on *Halcyon chloris* and some of its subspecies. Amer. Mus. Novitates Nr. **469**: 1-10, New York.
— (1942): Systematics and the origin of species. - 334 S., New York.
— (1957): The species problem. Publ. Amer. Assoc. Advancem. Sci. **50**: 1-395, New York.
— (1963): Animal species and evolution. 797 S., Cambridge, Mass.
— (1965): Classification and phylogeny. Amer. Zoologist **5**: 165-174, Utica, N.Y.
— (1967): Artbegriff und Evolution (aus dem Englischen von HEBERER). - Hamburg.
— (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik (aus dem Englischen von KRAUS). Hamburg.
MICHENER, C.D. (1963): Some future developments in taxonomy. Syst. Zool. **12**: 151-172, Lawrence, Kans.
NICHOLS, D. (1962): Taxonomy and geography. Syst. Assoc. Publ. **4**: 1-158, London

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at
OSCHE, G. (1954): Zwillings- und Komplementärarten bei Rhabditiden (Nematodes). Zool. Jahrb. 82, Jena.

— (1960): Aufgaben und Probleme der Systematik am Beispiel der Nematoden. Verh. dtsch. Zool. Ges. (Bonn) 1960: 329-348, Leipzig.

PETERS, D.S. (1970): Über den Zusammenhang von biologischem Artbegriff und phylogenetischer Systematik. Aufsätze u. Red. Senckenberg. Naturforsch. Ges. **18**: 1-39, Frankfurt.

PRYER, H. (1886): Rhopalocera Niponica: a description of the butterflies of Japan. 1886-1889, Yokohama.

RAGONOT, E.L. (In RAGONOT, E.L. & G.F. HAMPSON) (1901): Monographie des Phycitinae et des Galleriinae. Mém. Lépid. ROM. 7, St. Pétersbourg.

RAMME, W. (1930): Zum Problem der Speziation bei Inseleidechsen. Zool. Jahrb. (Syst.) **86**: 395-436, Jena.

RAY, J. (1686): Historia plantarum. Vol. 1, London.

REMANE, A. (1952): Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig.

RENSCH, B. (1929): Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin.

— (1947): Neue Probleme der Abstammungslehre. Stuttgart.

ROESLER, R.U. (1969): Ergebnisse der entomologischen Sammelreise des Museums A. KOENIG, Bonn, in die Türkei und nach Griechenland, 1968. Phycitinae aus der Türkei und aus Griechenland (Lep. Pyralidae). Ent. Z. Frankf. a.M. **79**: 197-210, Stuttgart.

— (1970): 198. Die trifinen Phycitinae. Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. KASZAB in der Mongolei (Lepidoptera, Pyralidae). - Reichenbachia (7) **13**: 35-105, Dresden.

— (1973): (in AMSEL, H.G., F. GREGOR & H. REISSER): Microlepidoptera Palaearctica 4: Phycitinae. 1. Teilband: Trifine Acrobasiina. Text- und Tafelband, Wien.

— (1977): (in ROESLER, R.U. & P.V. KÜPPERS): Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Sumatras. Teil 6: Betrachtungen zum Problemkreis „Mimikry" am Beispiel südostasiatischer Insekten. A) Die verschiedenen Erscheinungsformen der Mimikry. Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl. **36**: 113-133, Karlsruhe.

— (1978): Die Wertigkeit von Merkmalen bei phylogenetischen Untersuchungen am Beispiel der Pyraloidea. Nota lepidopt. **1** (3): 99-105, Karlsruhe.

ROTHSCHILD, W., HARTERT, E. & K. JORDAN (1894): Note of the editors. - Novit. Zool. **1**: 1, London.

SABROSKY, C.W. (1950): Taxonomy and ecology. Ecology **31**: 151-152, Brooklyn.

SCHILDER, F.A. (1952): Einführung in die Biotaxonomie (Formenkreislehre). Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung., Jena.

©Ges. zur Förderung d. Erforschung von Insektenwanderungen e.V. München, download unter www.zobodat.at

SEMENOV-TIANSHANSKY, A. (1910): Die taxonomischen Grenzen der Art und ihrer Unterabteilungen. Berlin.

SHAROV, A.J. (1965): Evolution and taxonomy. Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. **3**: 349-358, Hamburg.

SIMON, W. (1952): Stratigraphische Gliederung, Terminologie und Nomenklatur.- In: Leitfossilien der Mikropaläontologie. Berlin.

SIMPSON, G.G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. Bull. amer. Mus. nat. Hist. **85**: 1-350, New York.

— (1959): The nature and origin of supraspecific taxa. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. **24**: 255-271, Cold Spring, Harb.

— (1961): Principles of animal taxonomy. New York.

SOKAL, R.R. (1961): Die Grundlagen der numerischen Taxonomie. Verh. XI. Int. Kongr. Ent. **1**: 7-12, Wien.

SOKAL, R.R. & C.D. MICHENER (1958): A statistical method for evoluting systematic relationships. Univ. Kansas Sci. Bull. Lawrence **38** II (22): 1409-1438, Lawrence, Kans.

STAMMER, H.J. (1961): Neue Wege der Insektensystematik. Verh. XI. Int. Kongr. Ent. **1**: 1-7, Wien.

SYLVESTER-BRADLEY, P.C. (1956): The species concept in paleontology. Syst. Assoc. Publ. **2**: 1-145, London.

THOMPSON, W.R. (1962): Evolution and taxonomy. Studia Entomol. **5**: 549-570, Petropolis.

TURESSON, G. (1922): The genotypic response of the plant species to the habitat. Hereditas **3**: 211-350, Lund.

VAURIE, C. (1955): Pseudo-subspecies. Acta XI. Congr. intern. Ornithol. 1954, Basel: 369-380, Basel.

VOGT, O. (1947): Ethnos, ein neuer Begriff der Populations-Taxonomie. Naturw. **34**: 45-52, Berlin.

WAGNER, W. (1962): Dynamische Taxionomie. Ber. IX. Wanderversamml. Dt. Dnt. 1961 Berl. 1962: 43-61, Berlin.

— (1962): Dynamische Taxionomie, angewandt auf die Delphaciden Mitteleuropas. Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst. **60**: 111-180, Hamburg.

WARNECKE, G. (1944): Über Zwillingsarten oder Doppelarten (Dualspecies) bei Lepidopteren. Stettin. ent. Ztg. **105**: 1-12, Stettin.

WILSON, E.O. & W.L. BROWN (1953): The subspecies concept and its taxonomie application. Syst. Zool. **2**: 97-111, Lawrence, Kans.

WRIGHT, C.A. (1966): Experimental taxonomy: A review of some techniques and their applications. Intern. Rev. gener. exper. Zool. **2**: 1-42, New York.

Anschrift des Verfassers:

Privatdozent Dr. R. ULRICH ROESLER
Landessammlungen für Naturkunde
Erbprinzenstr. 13, Postfach 4045
D-7500 Karlsruhe 1

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Atalanta

Jahr/Year: 1979

Band/Volume: 10

Autor(en)/Author(s): Roesler Ulrich-Rolf

Artikel/Article: Probleme der Zootaxonomie Der Artbegriff. 110-144