Jber. naturwiss. Ver. Wuppertal 54 126 - 135 Wuppertal, 15.1.2001

Die Bedeutung der zoogeographischen Analyse disjunkter Areale für die Taxonomie

ROLAND MOLENDA
Mit 3 Abbildungen

Kurzfassung

Die Methode der zoogeographischen Analyse, ausgehend von der Faunistik über die Geographie, Ökologie und Genetik bis hin zur Taxonomie wird am Beispiel zweier disjunkt verbreiteter Laufkäferarten, *Pterostichus negligens* STURM, 1824 und *Nebria castanea* BONELLI, 1810 (Coleoptera, Carabidae) dargestellt. Die Ergebnisse dieser Analyse lassen Aussagen zur Besiedlungsgeschichte, zur Arealgenese und zur systematischen Stellung zu. Als Schlußfolgerung für die Taxonomie der untersuchten Arten wird vorgeschlagen, die Artnamen *Nebria rätzeri* BÄNNINGER, 1953 und *Nebria castanea* BONELLI, 1810 synonym zu verwenden.

Abstract

Methods of analytical zoogeography are represented studying two disjunct distributed carabid beetles, *Pterostichus negligens* STURM, 1824 and *Nebria castanea* BONELLI, 1810 as an example (Coleoptera, Carabidae). The results of this analysis allow statements concerning the history of distribution, the habitat evolution, and the systematic position. The synonymy of *Nebria rätzeri* BÄNNINGER, 1953 and *Nebria castanea* BONELLI, 1810 is suggested.

Einleitung

Moderne taxonomische Arbeit ist eine vielschichtige, interdisziplinäre Angelegenheit. Zu den Bausteinen der Taxonomie sind deshalb auch die Disziplinen Geographie, Ökologie und die Genetik zu zählen. Am Beispiel der vollständigen zoogeographischen Analyse disjunkter Areale zweier ausgewählter Objekte aus dem europäischen Raum soll ihr methodischer Weg beschrieben und ihre Bedeutung für die Taxonomie dargestellt werden.

Bei den ausgewählten Objekten (Abb.1) handelt es sich um zwei knapp 9 mm große Laufkäferarten, *Nebria castanea* BONELLI, 1810 und *Pterostichus negligens* STURM, 1824. Sie sind in ihrem Habitus sehr ähnlich, gehören aber taxonomisch zwei verschiedenen Gattungen an. *Nebria castanea* wird mit insgesamt 11 Subspezies in den *Oreonebria*–Komplex gestellt. Innerhalb der

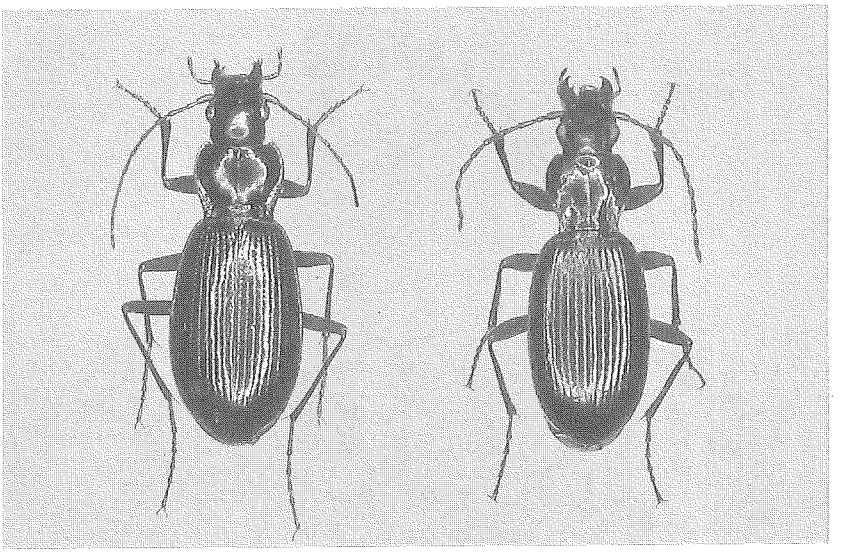

Abb. 1: *Nebria castanea* (links) und *Pterostichus negligens* (rechts). Foto: R. Molenda.

Oreonebria werden außer *Nebria castanea* derzeit 11 weitere europäisch, alpin verbreitete Arten mit einer hohen Zahl endemischer Subspezies geführt (HUBER, Naturhistorisches Museum Bern, mündl. Mitt.). Dazu gehören auch die in der vorliegenden Arbeit ebenfalls untersuchten *Nebria rätzeri* BÄNNINGER, 1953. Der *Oreonebria*–Komplex ist zum jetzigen Zeitpunkt systematisch nicht bearbeitet. *Pterostichus negligens* gilt dagegen als einziger europäischer Vertreter der holarktisch verbreiteten Untergattung *Cryobius* CHAUDOIR, 1838. Die Phylogenie innerhalb beider genannten Gattungen ist bisher noch völlig offen.

Im folgenden wird der methodische Weg der zoogeographischen Analyse bis hin zur Taxonomie verfolgt.

Das Verbreitungsmuster

Die Darstellung von Verbreitungsmustern beruht in erster Linie auf einer Synthese von Taxonomie und Faunistik. Besondere Bedeutung kommt dabei der korrekten Überlieferung von Funddaten und der Kontrolle von Belegmaterial zu. Es sei an dieser Stelle zum einen auf die Verantwortung der Kustoden der zoologischen Sammlungen in den Naturkundemuseen hingewiesen, die durch Pflege der Sammlungen der Beweissicherungspflicht

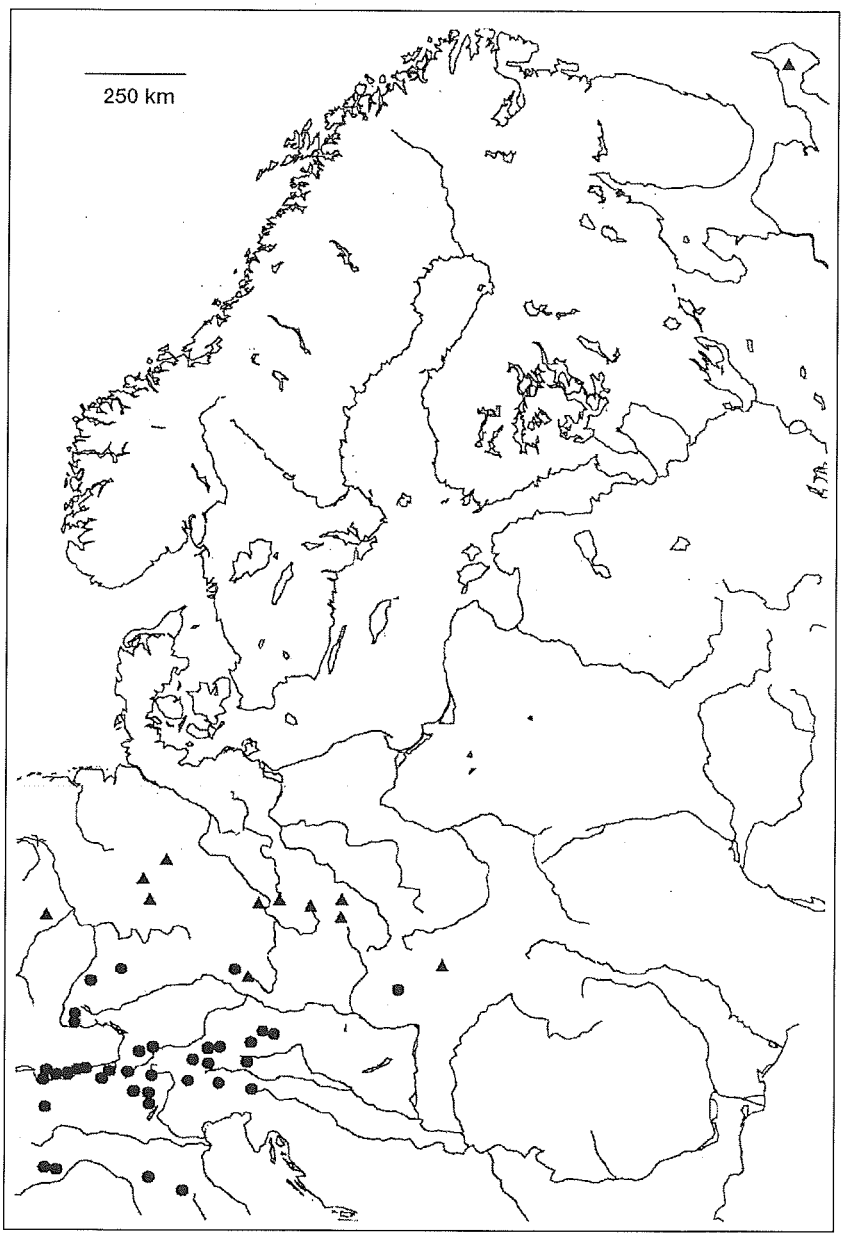

Abb. 2: Fundorte von *Pterostichus negligens* (Dreiecke) und *Nebria castanea* (Kreise).

nachkommen sollten, zum anderen auf die Verantwortung der Autoren von Faunenlisten. So tauchen beispielsweise in den Verbreitungsangaben von *Nebria castanea* immer wieder die zuerst in die Faune de France falsch übernommenen Funddaten zu einem angeblichen Vorkommen in den Pyrenäen und Vogesen auf (weiterhin unkritisch übernommen in neuere italienische und schweizerische Faunenwerke), obwohl bereits HORION (1941) auf die fehlenden Nachweise hingewiesen hatte.

Abb. 2 zeigt das bislang bekannte Verbreitungsgebiet von *Nebria castanea* und *Pterostichus negligens*. Auf den ersten Blick scheinen hier geschlossene Areale vorzuliegen. *Nebria castanea* ist im Bereich des Alpenraumes oberhalb 1900 m N. N. weit verbreitet, bildet dort aber z.T. auffallende Verbreitungslücken (HOLDHAUS 1954). Im südlichen Alpenraum und in den Apenninen setzen sich diese Disjunktionen im Verbreitungsmuster fort. Hier liegen jedoch bislang keine Biotop-Beschreibungen vor.

Das Areal von *Pterostichus negligens*, das hier nicht vollständig abgebildet ist, reicht von der Nordgrenze der Mittelgebirgszone über das Riesengebirge in die Hohe Tatra. Daneben liegen Daten zur Verbreitung aus dem Nordural und dem Altai-Gebirge vor (KRYZHANOVSKIJ et al. 1995). Die endemische Population von *Pterostichus kaninensis* POPPIUS, 1906 auf der Halbinsel Kanin in Nordrußland wird von einigen Autoren jedoch zu *Pterostichus negligens* gezählt. KATAEV und LOMAKIN schlagen sogar eine synonyme Verwendung der Artnamen vor (vgl. KRYZHANOVSKIJ et al. 1995). Der Autor selbst hat Tiere der Kanin-Population aus dem Zoologischen Museum in Wien überprüfen können und mit Tieren der *Pterostichus negligens* Population aus dem Riesengebirge verglichen: Abgesehen davon, daß die Tiere von der Halbinsel Kanin etwas kleiner sind, können sie weder anhand der äußeren Morphologie noch an den Genitalstrukturen eindeutig differenziert werden. In diesem Fall empfiehlt sich eine molekulargenetische Untersuchung.

Das Verbreitungsmuster von *Nebria castanea* weist eine Reihe außeralpiner Fundorte auf, die erst in neuerer Zeit entdeckt wurden (MOLENDA 1996, HASSELMANN, MOLENDA & SEDLMAIR 2000). *Nebria castanea* soll im folgenden intensiver behandelt werden, da für diese Art mittlerweile erste verwertbare molekulare Daten vorliegen. Neben den morphologischen Daten sind sie unverzichtbarer Bestandteil einer vollständigen zoogeographischen Analyse.

Ökologische Zoogeographie

Ist im ersten Schritt der zoogeographischen Analyse eine gesicherte faunistische Datenbasis erstellt, kann im folgenden versucht werden, das rezente Areal über die Methoden der ökologischen Zoogeographie zu begründen.

Ein Großteil des Areals von *Nebria castanea* liegt in den Alpen. Hier lebt diese Art hypolithisch, am Rande abschmelzender Schnee- und Eisflächen, in einem dauernd feuchten Milieu (DE ZORDO 1979, GEREBEN 1995). Im außeralpinen Mitteleuropa ist sie in Kaltluft erzeugenden Blockhalden und höher gelegenen Karen und Lawinenrinnen des Schwarzwaldes (MOLENDA 1989, 1996) sowie in den höheren Lagen des Bayerischen Waldes (APFELBACHER 1988) anzutreffen. Vergleichbare ökologische Bedingungen gelten für *Pterostichus negligens*, der von den Schneefeldrändern der hohen Tatra und den Schneetälchen in den Hochlagen des Riesengebirges bekannt ist. Die zahlreichen dealpinen Standorte zeichnen sich durch eine nur geringe Meereshöhe von lediglich 500–700 m N.N. aus. Sie werden ausnahmslos durch das Ökosystem *Kaltluft erzeugende Blockhalde* bzw. *Blockhalden mit air-conditioning Effekt* gebildet (MOLENDA 2000). Die Besonderheit dieses Ökosystems besteht in der Existenz von sog. Windröhren in einem vorhandenen Felsspaltensystem. Die mikroklimatischen Effekte, die insbesondere für die Habitatbindung der hier beschriebenen Carabidenarten verantwortlich sind, können folgendermaßen charakterisert werden: Im Sommer findet sich Kaltluftaustritt und Eiserhaltung am Fuß der Halde mit kleinräumiger Herabsetzung der Jahresmittelwerte bis knapp unter einem Grad Celsius. Im Winter setzt der umgekehrte Prozeß der Winterzirkulation ein: relativer Warmluftaustritt am Kopf der Halde, der zur Schneeschmelze auf der Haldenoberfläche führen kann, vor allem bei Temperaturen weit unter Null Grad. In beiden Fällen weist die austretende Luft, deren Strömungsintensität bis zu 5 m/s erreichen kann, im Jahreszyklus eine relative Feuchte von permanent 100 % auf (ausführliche Darstellung bei MOLENDA 1996).

Durch ein 4-jähriges kontinuierliches Temperatur-Erfassungsprogramm konnte die mikroklimatische Insellage dieser Lebensräume bestätigt werden. Damit wurde die Konstanz der Windröhrenaktivität im außeralpinen Habitat der beiden Arten belegt. Zur Verdeutlichung der Insellage der Standorte sind hier die Werte des durchschnittlichen Jahresmittels im Einflußbereich der Windröhren genannt: Sie liegen jeweils zwischen 0,5° und 2° Celsius, bei konstanter relativer Feuchte von über 90%. Das entspricht alpinen oder arktischen Bedingungen sowie mikroklimatischen Verhältnissen an Schneefeldrändern. Zum Vergleich: die bislang untersuchten Standorte in Europa befinden sich in Klimazonen mit Jahresmitteln zwischen 8° und 10° Celsius!

Es ist festzuhalten: *Blockhalden mit air-conditioning-Effekt* stehen in kausaler Beziehung zum disjunkten Areal von *Pterostichus negligens* und *Nebria castanea*. Bislang gelten sie als die einzigen Carabiden, die außerhalb der alpinen Habitate an das Blockhalden-Ökosystem gebunden sind, insbesondere da auch ihre Larvalstadien als spezialisierte Collembolen-Jäger im Felsspaltensystem aktiv sind.

Ausgehend von der Feststellung, daß es sich um ein disjunktes Areal handelt, ist die Frage nach dem Arealtypus zu stellen. Handelt es sich hierbei um ein Relikt- oder ein Kleinareal? Um diese Frage zu beantworten, muß das Ausbreitungspotential untersucht werden. Sind diese Tiere oder eines ihrer Entwicklungsstadien in der Lage, sich unter den rezenten Umweltbedingungen aktiv zwischen den Inselstandorten zu bewegen? M. a. W. ist der Genfluß zwischen den ökologisch separierten Populationen unterbrochen, so daß man von genetischer Isolation sprechen kann, die letztendlich entscheidend für einen Differenzierungsprozess ist? Aufgrund der vorliegenden Daten zur Autökologie und der Habitatbindung ist eine aktive Ausbreitung unter den derzeitigen Klimaten zu verneinen. Ein wichtiger Faktor, der die aktive Ausbreitung verhindert, ist die Flügellosigkeit. Der Verlust von Flugfähigkeit kann sich im Laufe der Evolution nicht nur im vollständigen Verlust der Hautflügel sondern auch in der äußeren Morphologie, z.B. in der Form der Flügeldecken, niederschlagen. Vielen Käfer-Taxonomen ist das Bestimmungsmerkmal "Schulterbeule" bestens bekannt. Ein nicht Vorhandensein deutet auf Flügellosigkeit hin und wird meist mit alpinen Arten in Verbindung gebracht. Ausgehend von den erörterten Daten zur Autökologie und der Habitatbindung kann von der Existenz eines disjunkten Areals ausgegangen werden. Es ist nun die Frage zu stellen wann die außeralpinen Lebensräume entstanden sind und ab wann sie besiedelt werden konnten.

Mit dieser entscheidenden Frage ist die Untersuchung zur Biotopgenese verknüpft. GUDE & MÄUSBACHER (1999) haben bereits auf die unterschiedlichen Entstehungsmodi bei der Blockhaldenbildung hingewiesen. Für die Insel-Standorte in Europa können drei Entstehungsmodi angeführt werden: a) die Hangverwitterung, b) die Kuppenverwitterung oder c) die Entstehung durch Seitenmoränen ehemaliger Gletscher. Allen Genesetypen gemeinsam ist ihre Abhängigkeit von Klimaperioden mit hohen Frostwechselzahlen. Nur in diesen ist z.B. eine Hangverwitterung von Orthogneisen möglich, wie sie für Standorte im südlichen Schwarzwald nachgewiesen wurde (ULLMANN 1960). Daher können diese Landschaftselemente, im Sinne von Resten einer Urlandschaft, als Reliktstandorte gelten. Zwei Lebensräume, die für die Besiedlung durch *Nebria castanea* im südlichen Schwarzwald von Bedeutung sind, entstanden in Zusammenhang

mit dem Rückzug des Feldberggletschers vor ca. 8000–10000 Jahren. Es ist anzunehmen, dass nur unter den periglazialen Klimabedingungen ein Gen-Austausch zwischen den Populationen der heute isolierten Standorte möglich war.

Ausgehend vom Verbreitungsmuster über die Untersuchung der ökologischen Habitatbindung, konnten Hypothesen zum Ausbreitungspotential der beiden Käfer aufgestellt werden. Das terrestrische Inselökosystem Blockhalde kann als Ursache für die Entstehung der disjunkten Verbreitungsmuster im außeralpinen Mitteleuropa gelten.

Morphologische Differenzierungen und taxonomische Merkmale

In der Taxonomie wurde versucht, die *Nebria castanea* aus dem Schwarzwald- und die aus dem Bayerischen Wald als jeweils unterschiedliche Subspezies zu definieren. Allerdings mit wenig Erfolg, wie das folgende Zitat von BÄNNINGER belegt: "... die Beschäftigung mit diesen *castanea* - Formen...(ist)...eine auf die Dauer mehr Abneigung als Interesse verursachende Arbeit ... Kein Merkmal hat absoluten Wert und man hat den Eindruck, mit den heutigen morphologischen Unterschieden zu keinem sicheren Ergebnis zu gelangen...." (BÄNNINGER 1959 p. 351).

Eine morphologische Differenzierung, die auf eine genetische Isolation schließen lassen könnte, ist daher schwer auszumachen. Das gilt sowohl für die unterschiedlichen *Nebria castanea*-Populationen, die in der Taxonomie als eigenständige Unterarten gelten, als auch für *Pterostichus negligens* und *Pterostichus kaninensis*, die sogar als eigene Arten angesehen werden. Eine zoogeographische Analyse muß bis zum Stand dieser Untersuchungen als unvollständig gelten. Aussagen zum Reliktstatus und zum Besiedlungsgeschehen wären an dieser Stelle noch zu spekulativ.

Genetische Differenzierungen

Die molekulargenetische Datenerhebung ist heute ein wichtiges Werkzeug für die zoogeographische Analyse geworden. Dabei hat sich das mitochondriale ND1-Gen als geeignet für Aussagen zur genetischen Distanz nah verwandter Arten herausgestellt. Für die Analyse des mitochondrialen Genabschnitts NADH-Dehydrogenase Untereinheit 1 (ND1) konnten 363 Basenpaare von Individuen aus verschiedenen Standorten ermittelt werden. Zusätzlich wurde als weiterer Außengruppen-Vertreter die ND1–Sequenz von *Carabus morbillosus* (PRÜSER 1996) mit 348 Bp einbezogen. Die

Auswertung basiert auf 560 Basenpaare mit maximal 40 Einzelbasen-Substitutionen. Über die Nutzung verschiedener gängiger Algorithmen können die gewonnenen Topologien auf Übereinstimmung geprüft werden. Als Signifikanz-Maß werden Bootstrap-Werte angegeben. Werte über 90 gelten als signifikant. Werte unter 75 liefern dagegen keine statistisch robusten Topologien mehr. Die Ergebnisse der ersten Analyse für *Nebria castanea* zeigt Abb. 3.

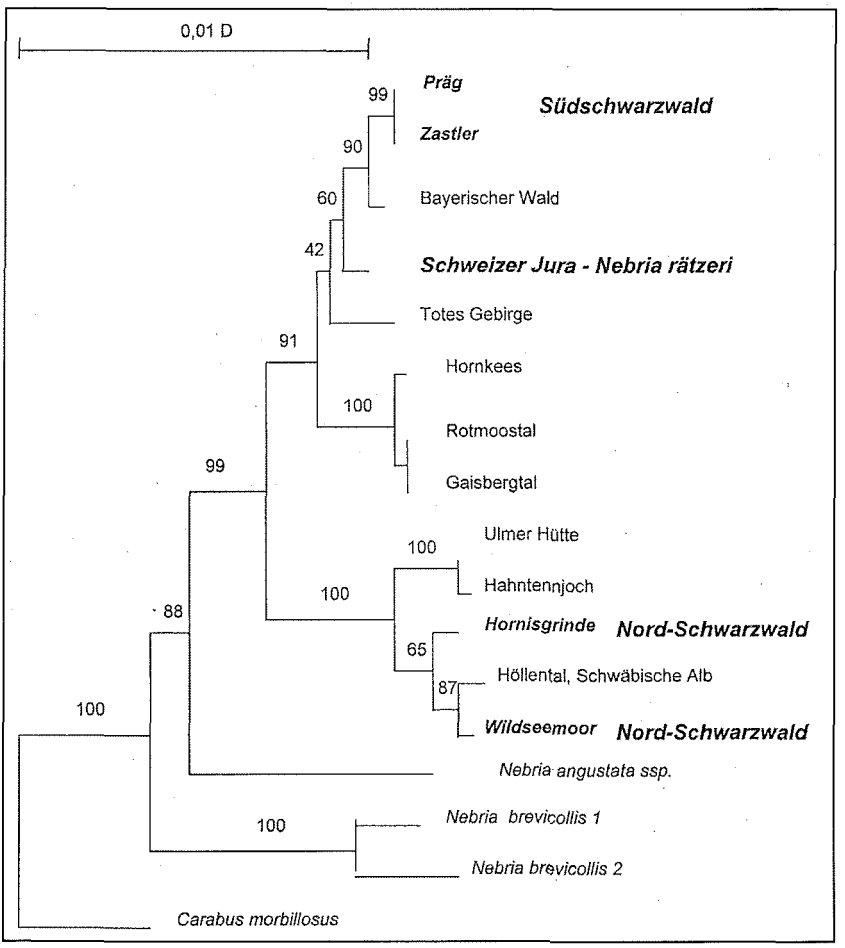

Abb. 3: Phänogramm von ND1 nach Kimura's-2-Parameter Distanz. Bootstrap-Werte nach 500 Replikationen.

Für die zoogeographische Analyse bedeutsam, erhalten wir hier erste Hinweise auf das Aufspaltungsalter einiger Populationen. Wie eingangs erwähnt, gilt für den Standort Südschwarzwald ein Entstehungsalter von ca. 10.000 Jahren. Da insgesamt zwei getrennte Populationen aus dem Gebiet vorliegen, läßt sich u. U. eine Eichung der Substitutionsraten der untersuchten mt DNA vornehmen. BROWER & DESALLE (1994) schlagen eine generelle Substitutionsrate von 1,1-1,2% pro Million Jahre bei der mtDNA von Arthropoden vor. Innerhalb der *Nebria castanea*–Populationen liegen die gemessenen Werte des ND1-Genabschnittes zwischen 0,28% und 9,6%. Bei der Berücksichtigung einer Substitutionsrate von 1,2% pro Million Jahre würden sich somit die Trennungszeiträume in einem Bereich zwischen 230.000 Jahre und 8 Millionen Jahre bewegen. Wahrscheinlich „tickt die Molekulare Uhr" im ND1 für die *Nebria castanea*-Populationen im Südschwarzwald jedoch viel schneller. Ausgehend vom jüngsten Divergenzalter (10.000 Jahre) ergibt sich eine Substitutionsrate von 28% pro Millionen Jahre. Diese Zahlen stellen jedoch einen rein statistischen Wert dar und setzen eine lineare, konstante Mutationsrate im mitochondrialen Genom voraus. Letztendlich sollten nur die relativen genetischen Distanzen zwischen den Populationen für eine Auswertung herangezogen werden. Auffallend sind die Verhältnisse zwischen Nordschwarzwald und Südschwarzwald. Es sind maximale genetische Distanzen erkennbar, trotz relativ geringer geographischer Entfernung. Aufgrund der hohen genetischen Distanzen zwischen diesen beiden Populationen kann ein Genfluß während des letzten Glazials und Postglazials ausgeschlossen werden.

Taxonomische Konsequenzen

Die Hinzunahme von *Nebria rätzeri* BÄNNINGER, 1953 in die Analyse liefert Ergebnisse, die für die Systematik des *Oreonebria*–Komplex eine neue Diskussion erfordern. Diese bislang als endemisch geltende Art des Schweizer Juras befindet sich genetisch noch weit „innerhalb" der Populationen von *Nebria castanea*. Es wird daher vorgeschlagen, die Artnamen *Nebria rätzeri* BÄNNINGER, 1953 und *Nebria castanea* BONELLI, 1810 synonym zu verwenden.

Am vorgestellten methodischen Beispiel einer konsequent angewandten zoogeographischen Analyse wird deutlich, daß die moderne Taxonomie über diesen Weg einen integrierenden Beitrag zum holistischen Ansatz der Biodiversitätsforschung leisten kann.

Literatur

APFELBACHER, F. (1988): Die Laufkäfer des Bayerischen Waldes (Coleoptera, Carabidae). - Der Bayerische Wald 2: 16–33.

BÄNNINGER, M. (1959): Die schweizerischen Arten der Gattung *Nebria* Latr.. - Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft, 32 (4): 337–356.

BROWER, A. V. Z. & R. DESALLE (1994): Practical and theoretical considerations for choice of a DNA sequence region in insect molecular systematics, with a short review of published studies using nuclear gene region. – Annals of the Entomological Society of America 87(6): 702–716.

DE ZORDO, I. (1979): Ökologische Untersuchungen an Wirbellosen des zentral-alpinen Hochgebirges (Obergurgl, Tirol) III. Lebenszyklen und Zönotik von Coleopteren. – Veröffentlichungen der Universität Innsbruck, Alpin-Biologische Studien XI: 1–131.

GEREBEN, B. A. (1995): Co-occurence and microhabitat distribution of six Nebria species (Coleoptera: Carabidae) in an Alpine Glacier Retreat Zone in the Alps, Austria. - Arctic and Alpine Research 27(4): 371–379.

GUDE & MÄUSBACHER (1999): Zur Genese von Blockhalden in: MÖSELER, B. M. & R. MOLENDA (Hrsg., 1999): Lebensraum Blockhalde. Zur Ökologie periglazialer Blockhalden im außeralpinen Mitteleuropa. – Decheniana-Beihefte 37: 5–11; Bonn.

HASSELMANN, M., R. MOLENDA & D. SEDLMAIR (2000): Rekonstruktion der Ausbreitungsgeschichte von *Nebria castanea* Bonelli, 1810 (Coleoptera, Carabidae). – Entomologia Basiliensia, 22: 159–163.

HOLDHAUS (1954): Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. – Abhandlungen der zoologischen Gesellschaft in Wien 18: 1–439.

HORION, A. (1941): Faunistik der deutschen Käfer. 1: Adephaga-Caraboidea. – 463 S.; Wien.

KRYZHANOVSKIJ, O., I. BELOUSOV, I. KABAK, B. KATAEV, K. V. MAKAROV & V. G. SHILENKOV (1995): A checklist of Groundbeetles of Russia and Adjacent Lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). - Series Faunistica No. 3. Pensoft Publishers, Sofia & Moscow. 1995: 1–271.

MOLENDA, R. (1989): Ein Beitrag zur Kenntnis der Käferfauna der Kare, Lawinenrinnen und Eislöcher des Feldberggebietes im Schwarzwald. I. Carabidae. – Mitteilungen des badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz, N.F.14(4): 935–944.

MOLENDA, R. (1996): Zoogeographische Bedeutung Kaltluft erzeugender Blockhalden im außeralpinen Mitteleuropa: Untersuchungen an Arthropoda, insbesondere Coleoptera. – Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg (NF) 35: 5–93.

MOLENDA, R. (2000): *Pterostichus negligens* (Sturm, 1824) (Coleoptera, Carabidae) ein neues Glazialrelikt in der Eifel? – Decheniana 153: 205–210; Bonn.

PRÜSER, F. (1996): Variabilität mitochondrialer DNA-Sequenzen und die Phylogeny der Gattung *Carabus* Linné 1758 (Coleoptera: Carabidae) – Dissertation, Universität Bremen.

ULLMANN, R. (1960): Verwitterungsdecken im südlichen Schwarzwald. – Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i.Br., 50: 197–246; Freiburg.

Anschrift des Verfassers:
Dr. ROLAND MOLENDA, Institut für Spezielle Zoologie und Evolutionsbiologie der Friedrich-Schiller-Universität Jena, Erbertstr.1, 07743 Jena; E-mail: r.molenda@gmx.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: 54

Autor(en)/Author(s): Molenda Roland

Artikel/Article: Die Bedeutung der zoogeographischen Analyse disjunkter Areale für die Taxonomie 126-135