© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Linzer biol. Beitr. = Verh. XVIII. SIEEC, Linz 2003	37/1	145-152	25.7.2005

Alle gleich und doch verschieden ... Der *Chrysoperla carnea*-Komplex (Neuropterida: Neuroptera: Chrysopidae) – Zusammmenfassung der Ergebnisse von 20 Jahren Forschung

D. ZIMMERMANN

A b s t r a c t : Hardly a difference? The *Chrysoperla carnea*-complex (Neuropterida: Neuroptera: Chrysopidae) – Summary of the results of 20 years investigation.

The common green lacewing is an insect playing a major role in biological pest control. In the last two decades it turned out to be a complex of sibling species. One major aspect of species identification were species-specific vibration patterns of the abdomen used in mating behaviour. The molecular phylogeny has given important cues on the process of speciation.

K e y w o r d s : *Chrysoperla carnea* complex, cryptic species, biological control, vibration song patterns, sympatric speciation.

1. Einleitung

Seit über 20 Jahren ist die *Chrysoperla carnea*-Artengruppe als Komplex kryptischer Arten Gegenstand internationaler Forschung. Vibrationsmuster des Abdomens, die in der Natur der Partnererkennung dienen (WELLS & HENRY 1994), führten zur Entdeckung von bis dato 15 Vibrationsphäna ("song morphs") (JOHNSON et al. 2003). Unterschiedliche Auffassungen zur Artenentstehungen innerhalb des *Chrysoperla carnea*-Komplexes sorgen für heftige Diskussionen (HENRY 1982). Im angewandten Naturschutz ist die durch Arten-Unkenntnis entstandene Faunenverfälschung ein nicht zu vernachlässigendes Problem (DUELLI et al. 1996). Die "Grüne Florfliege" wurde und wird im Rahmen biologischer Schädlingsbekämpfung weltweit als *Chrysoperla carnea* STEPHENS, 1836 gehandelt.

Die vorliegende Arbeit umfaßt folgende Themen:

- Die Aufdeckung des Komplexes (1.1)
- Der Begriff der kryptischen Art und Differenzierungsmethoden der Arten (1.2)
- Biologische Schädlingsbekämpfung (1.3)
- Reproduktive Isolationsmechanismen (1.4)
- Das Sympatrische Speziationsmodell (1.5)

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

1.1 Die Aufdeckung des Komplexes

Die Larven von Chrysopiden ernähren sich räuberisch von Blattläusen und anderen weichhäutigen Arthropoden. Die daraus folgende wirtschaftliche Bedeutung als Nutzinsekt macht sie seit jeher zu einem beliebten Forschungsobjekt.

Doch nicht immer gelangten Forscher zu denselben Ergebnissen. Als sich zwei amerikanische Forschungsgruppen in den 70er und 80er Jahren mit unterschiedlichen Aspekten scheinbar derselben Art auseinander setzten, schöpften sie Verdacht, dass es sich um verschiedene Arten handeln könnte (DUELLI 1999). Die Gruppe um Ken Hagen, University of California, untersuchte die Habitat- und Nahrungssuche (DUELLI 1999). Doch war es vor allem die Arbeit von Charles Henry, University of Conneticut, die den Schlüssel für weitere Erkenntnisse lieferte: Er untersuchte Individuen verschiedener Populationen hinsichtlich ihres Werbeverhaltens, den sogenannten Vibrationsgesängen. Dabei entdeckte er Unterschiede in den Vibrationsmustern, die er als Hinweise auf eine Artspezifität dieser Werbegesänge deutete. Mittlerweile sind sich Wissenschafter einig, dass es sich bei *Chrysoperla carnea* sensu lato um einen Komplex kryptischer Arten handelt. Weltweit sind bereits 15 Vibrationsphäna bekannt (JOHNSON et al. 2003) und zwei neue Arten für Europa beschrieben (HENRY et al. 2002 und HENRY et al. 2003).

1.2 Zum Begriff der kryptischen Art und Differenzierungsmethoden der Arten

Arten sind Gruppen von Organismen mit derselben Morphologie (LINNAEUS 1758).

...Gruppen von Individuen, die durch tokogenetische Beziehungen miteinander verbunden sind, nennen wir Arten (HENNIG 1982).

Irgendwo zwischen diesen beiden Sichtweisen des Artbegriffs entstand der Terminus der kryptischen Art. Ihre "offizielle Existenzberechtigung" in der Wissenschaft erhielt sie durch das Biospezies-Konzept Ernst Mayrs, der die reproduktive Isolation als Hauptkriterium der Spezies heranzieht (MAYR 1942). Kryptische Arten werden als Arten definiert, die sich morphologisch scheinbar nicht unterscheiden, jedoch fortpflanzungsisoliert sind (MAYR 1967).

Bei der Bildung der Arbeitsgruppe zum *Chrysoperla carnea*-Komplex wurden nachstehende Methoden vorgeschlagen um festzustellen, welche Unterschiede eine Trennung in separate Arten rechtfertigen. (DUELLI 1992):

1.2.1 Vibrationsmuster

Als Merkmal für die Unterscheidung einzelner Arten sind die Vibrationsgesänge ausgezeichnet geeignet, da es sich hierbei um artspezifische Balzgesänge handelt. Geschlechtsreife Florfliegen führen in Anwesenheit eines potentiellen Partners Vibrationen mit dem Abdomen durch, welche über die Beine auf das Substrat übertragen, und von dort vom Duett-Partner mit Hilfe des Subgenualorgans wahrgenommen werden (DUELLI 1999). Möglich wurde die Erforschung dieses Werbeverhaltens mit der Erfindung eines Gerätes zur Aufzeichnung der Vibrationsgesänge durch Charles Henry. Dieses Gerät bestand anfangs aus der Pick-up-Nadel eines Plattenspielers, die Vibrationsbewegungen eines auf einem Kunststoffdeckel

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

um den Partner werbenden Tieres empfing. Mittels Verstärker konnten die Muster aufgezeichnet und über einen Oszillographen sichtbar gemacht werden (DUELLI 1999). Das Gerät funktioniert auch in die andere Richtung, so dass Florfliegen durch abgespielte Vibrationsgesänge zum Antworten angeregt werden können (WELLS & HENRY 1994).

Mittlerweile erforscht Charles Henry seit über 20 Jahren die Struktur, Funktion und den evolutionsbiologischen Hintergrund der Vibrationen des Abdomens.

Die Vibrationsgesänge unterscheiden sich nach folgenden Kriterien (WELLS & HENRY 1998):

1. Es gibt Arten, bei denen der Duett-Partner jeweils nach einer "Strophe" antwortet und Arten, bei denen die Antwort nach mehreren "Strophen" erfolgt.
2. Diese Strophen können identisch oder unterschiedlich aufgebaut sein.
3. Frequenzen und Amplitudenmuster sind je nach Art variabel.

Die Autoren interpretierten diese Merkmale hinsichtlich evolutionsbiologischer Tendenzen und leiteten daraus einen Stammbaum ab.

Es ist offen, wie viele Vibrationsmuster tatsächlich existieren, wie konstant diese sind und welche geographischen Korrelationen bestehen (ASPÖCK et al. 2001).

1.2.2 Hybridisierung

Entstehen bei Kreuzungsexperimenten sterile oder keine Hybride, so hat man einen eindeutigen Hinweis für die Existenz zweier Arten. Entstehen bei Kreuzungsexperimenten fertile Hybride, so besteht lediglich die Möglichkeit, dass es sich um zwei Arten handelt. Eine umfangreiche Hybridisierungsstudie wurde von Charles Henry und Marta Wells (1994) durchgeführt. Auf die Ergebnisse der Studie wird unter Punkt 1.4 eingegangen.

1.2.3 Morphologie

Zur Artendifferenzierung werden morphologische Unterschiede bei den Imagines und Larven herangezogen. Findet man stets die gleichen Unterschiede ohne Zwischenformen, so ist die Wahrscheinlichkeit hoch, dass es sich um verschiedene Arten handelt. Die Schwierigkeit besteht darin, innerartliche Variationen von zwischenartlichen Unterschieden zu differenzieren. Unterschiede zwischen den Adulttieren der einzelnen Arten sind vor allem bei der Färbung der abdominalen Setae, der Färbung des Stipes und der Krallenform zu finden. Die Larven weisen verschiedene Färbungsmuster der Kopfkapsel auf (HENRY et al. 2001).

1.2.4 Diapauseverhalten

Die Färbung während der Diapause und die kritische Photoperiode zur Einleitung der Diapause variieren bei Arten des *Chrysoperla carnea*-Komplexes zwischen regionalen Populationen. Unterscheiden sich jedoch sympatrisch vorkommende Populationen, so ist das ein guter Hinweis für die Existenz zweier Arten. TAUBER & TAUBER (1982), Cornell

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

University, untersuchten das Diapauseverhalten der nordamerikanischen Arten des *Chrysoperla carnea*-Komplexes.

1.2.5 Elektrophorese

Diese Methode ermöglicht die Quantifizierung des Verwandtschaftsgrades. Findet man in sympatrischen Populationen Unterschiede bei der Enzymstruktur und keine Zwischenformen, so ist die Wahrscheinlichkeit hoch, dass es sich um zwei separate Arten handelt. Ebenso verhält es sich, wenn die gleichen Unterschiede in verschiedenen geographischen Regionen beobachtet werden. Bei einer Untersuchung der Enzymstruktur dreier europäischer Arten des *Chrysoperla carnea*-Komplexes wurden keine Zwischenformen entdeckt (THIERRY et al.1997). Dies weist darauf hin, dass der Genfluss durch reproduktive Isolationsmechanismen unterdrückt wird. Es ist eine sehr sichere, jedoch kostspielige und materialaufwendige Methode.

1.2.6 Eiablageverhalten

In einigen Fällen unterscheiden sich Arten oder einzelne Populationen beim Eiablageverhalten, der Wahl des Ablagesubstrates oder Form und Länge der Eistiele. So verteilen die erst kürzlich beschriebene *Chrysoperla agilis* HENRY et al. 2003, sowie *Chrysoperla lucasina* LACROIX, 1912 und *Chrysoperla carnea s. str.* ihre Eier einzeln, während *Chrysoperla mediterranea* HÖLZEL 1972 und die meisten Populationen von *Chrysoperla pallida* HENRY et al. 2002 ihre Eier in Paketen ablegen (HENRY et al. 2003). Eine Erklärung für dieses Eiablageverhalten bieten Peter DUELLI & JOHNSON (1992): Eier werden hauptsächlich von jenen Arten in Paketen abgelegt, deren Entwicklung sich auf Bäumen abspielt, wo sich weniger Nahrung für die räuberischen Larven findet. Erfolgt die Eiablage in Paketen, so wird die Wahrscheinlichkeit erhöht, dass in Zeiten des Futtermangels zumindest ein Tier durch Kannibalismus überlebt.

Keine der oben genannten Methoden reicht für sich alleine aus, um den Artrang einer Population zu bestimmen, doch sind sie in ihrer Gesamtheit ein gutes Instrument, um sich an Artgrenzen heranzutasten.

Die Bestimmung der mittlerweile differenzierten Arten fordert praktisch anwendbare Methoden. Die in Frage kommenden Arten können durch Beachtung des besammelten Biotops eingeschränkt werden. So findet man beispielsweise im europäischen Raum *Chrysoperla lucasina* vor allem in Ackerkulturen und Grasland, wohingegen *Chrysoperla mediterranea* gehäuft an Nadelbäumen auftritt (DUELLI 1999). Die Differenzierung der Arten anhand morphologischer Merkmale ist aufgrund hohen Ähnlichkeitsgrades und innerartlicher Varianz schwierig, doch nicht unmöglich (siehe 1.2.3). Mit geübtem Auge sind sogar gewisse Merkmale der Vibrationsmuster erkennbar (DUELLI 1999). HENRY et al. (2001) beschrieben die differentialdiagnostischen Merkmale aller bis dahin bekannten Arten des Komplexes.

1.3 Biologische Schädlingsbekämpfung

Wie bereits erwähnt (siehe 1.1), ernähren sich Larven der "Grünen Florfliege" vor allem von Blattläusen, wodurch sie eine Paraderolle in der biologischen Schädlingsbekämp-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

fung einnehmen. Die Erkenntnis, dass es sich bei *Chrysoperla carnea* sensu lato um einen Komplex kryptischer Arten handelt, die – jede für sich – artspezifische biologische Ansprüche stellen, wurde dabei bisher ausser Acht gelassen. Die Züchtung und der Vertrieb werden kommerziell von Grossunternehmen betrieben. Dennoch liegen der Autorin keine Berichte vor, dass sie sich mit den schwierigen Differenzierungsmethoden der einzelnen Arten auseinander gesetzt und die Tiere korrekt bestimmt hätten. Da die "Grüne Florfliege" international gehandelt und anschließend im Freiland verwendet wird, wäre ausführliche Aufklärungsarbeit im angewandten Bereich notwendig. In vielen Ländern ist der Import und die Freisetzung nicht heimischer Arten, die sich hinter der gehandelten "*Chrysoperla carnea*" durchaus verbergen könnten, aufgrund nicht zu unterschätzender, potentieller ökologischen Konsequenzen verboten.

1.4 Reproduktive Isolationsmechanismen

Das primäre Kriterium für den Artrang einer natürlichen Population ist die Fortpflanzungsisolierung (MAYR 1967). Im Fall des *Chrysoperla carnea*-Komplexes sind vor allem präkopulative Mechanismen wirksam.

Artspezifische Vibrationsgesänge und unterschiedliche Habitatspräferenzen verhindern Hybridisierung. Die Meinungen divergieren, welcher der beiden Faktoren beim Speziationsprozess primär wirksam war.

WELLS & HENRY (1994, 1998) untersuchten die Heritabilität der Vibrationsgesänge und deren Rolle bei der Erhaltung reproduktiver Isolation zwischen nah verwandten Arten durch zahlreiche Hybridisierungsexperimente. Im Labor ließen sich fertile Hybride unter sanftem Zwang (paarweise Isolation auf engem Raum von je nur einem Geschlechtspartner) züchten, die jedoch eine signifikant geringere Überlebenswahrscheinlichkeit hatten.

Die Gesangsmuster von Hybriden liegen zwischen den Mustern der elterlichen Arten. Hybride bevorzugen intermediäre (hybride) Gesänge, wodurch die Hypothese von ALEXANDER (1962) gestützt wird, dass Signaltransmission und Signalaufnahme genetisch gekoppelt sind. Dies lässt auf eine Selektion gegen Hybride schließen. Die Tatsache, dass in der Natur bisher trotz sympatrischer Vorkommen keine Hybride gefunden worden sind, untermauert diese Annahme (WELLS & HENRY 1994, 1998).

TAUBER & TAUBER (1989) untersuchten die Habitatspräferenzen von *Chrysoperla downesi* SMITH 1932 und *Chrysoperla plorabunda* FITCH 1855, zwei nordamerikanischen, sympatrisch vorkommenden Arten. Sie vertreten den Standpunkt, dass deren Hybridisierung durch unterschiedliche Habitatsansprüche verhindert werde und zweifeln die Isolationswirkung der Vibrationsgesänge an.

1.5 Das Sympatrische Speziationsmodell

Die Taubers (1989) vertreten die umstrittene Position, die Artenaufspaltung sei im Fall des *Chrysoperla carnea*-Komplexes auf sympatrische Speziation zurückzuführen. Innerhalb einer Population erfolgt eine Spezialisierung auf unterschiedliche Habitate. Dabei werden Gene selektiert, die zu einer besseren Anpassung an das jeweilige Habitat

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

führen. Die reproduktive Isolation entsteht als "Nebenprodukt" der Anpassung an unterschiedliche Habitate (TAUBER & TAUBER 1989).

Eine Voraussetzung für sympatrische Speziation wäre ein Selektionsdruck, durch den unterschiedliche Morphen in ihrem jeweiligen Habitat stark bevorzugt wären. Aufgrund der geringen Unterschiede innerhalb des *Chrysoperla carnea*-Komplexes ist es unwahrscheinlich, dass diese Voraussetzung erfüllt wäre (HENRY 1982). Problematisch beim Modell der sympatrischen Speziation ist auch die Vernachlässigung des Phänomens der Ausbreitung, das den Genaustausch zwischen nicht fortpflanzungsisolierten Populationen aufrecht erhält (MAYR 1967).

Ist das Modell haltbar? Die Ergebnisse einer molekularsystematischen Studie (WELLS & HENRY 1998) widersprechen der Tauber'schen Hypothese, die ein Schwesterarten-Verhältnis von *Chrysoperla downesi* und *Chrysoperla plorabunda* verlangen würde. Sie stützen hingegen die Verwandtschaftsverhältnisse, die aus einem Stammbaum hervor gehen, der anhand der Merkmale der Vibrationsmuster erstellt wurde (WELLS & HENRY 1998).

Die Erforschung des *Chrysoperla carnea*-Komplexes ist höchst aktuell - die Phylogenie wird klarer (WELLS & HENRY 1998), neue Arten werden beschrieben (HENRY et al. 2002 und HENRY et al. 2003), und ökologische Zusammenhänge werden bei zahlreichen Chrysopiden-Arten untersucht (SZENTKIRÁLYI 2001). Es bleibt abzuwarten, wie viele biologische Arten sich innerhalb des Komplexes tatsächlich verbergen.

Danksagung

Herzlichen Dank meiner Betreuerin und Mentorin Univ.-Prof. Dr. Ulrike Aspöck für Zeit und Mühe, die sie für die Durchsicht des Manuskripts und konstruktive Kritik aufbrachte. Für die Durchsicht des Manuskripts und Diskussion der behandelten Themen bin ich Peter Sehnal äußerst dankbar. Besonderen Dank DI Dieter Drexel für linguistische Vorschläge, die eine leserfreundlichere Gestaltung des Manuskripts ermöglichten. Barbara Würinger danke ich für die Korrektur des englischen Textes und hilfreiche Ratschläge, für die sie sich immer Zeit nimmt.

Zusammenfassung

Das Taxon *Chrysoperla carnea* STEPHENS 1836, ein Paradeinsekt der biologischen Schädlingsbekämpfung, entpuppte sich in den letzten zwei Jahrzehnten als ein Komplex kryptischer Arten. Eine Schlüsselrolle bei der Identifizierung der Arten spielten der Partnererkennung dienende, artspezifische Vibrationsmuster des Abdomens. Ein molekularer Stammbaum liefert wertvolle Hinweise zur Frage nach dem Speziationsprozess.

Literatur

ASPÖCK H., HÖLZEL H. & U. ASPÖCK (2001): Kommentierter Katalog der Neuropterida (Insecta: Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera) der Westpaläarktis. — Denisia 2: 110-113.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ALEXANDER R.D. (1962): Evolutionary change in cricket acoustical communication. — Evolution **16**: 443-446.

DUELLI P. (1992): To all scientists working on the "Common Green Lacewing" An appeall for cooperation in working group "*carnea* complex". — In: CANARD M., ASPÖCK H. & M.W. MANSELL (eds), Current Research in Neuropterology. Proceedings of the Fourth International Symposium on Neuropterology: 373-377.

DUELLI P. & J.B. JOHNSON (1992): Adaptive significance of the egg pedicel in lacewings (Neuroptera: Chrysopidae). — In: CANARD M., ASPÖCK H. & M.W. MANSELL (eds), Current Research in Neuropterology. Proceedings of the Fourth International Symposium on Neuropterology: 125-134.

DUELLI P., HENRY C.S. & J.B. JOHNSON (1996): Kryptische Arten am Beispiel der Florfliegen: eine Herausforderung für die Systematik, die angewandte Entomologie und den Naturschutz. — Verhandlungen des 14. internationalen Symposiums für Entomofaunistik in Mitteleuropa, SIEEC (München 1994): 383-387.

DUELLI P. (1999): Honigtau und stumme Gesänge: Habitat- und Partnersuche bei Florfliegen. — Stapfia **60**: 35-48.

HENNIG W. (1982): Phylogenetische Systematik. — Berlin und Hamburg: 36-38.

HENRY C.S. (1982): Reply to Tauber and Tauber's "Sympatric speciation in *Chrysopa*: Further Discussion". — Annals of the Entomological Society of America **75**: 3-4.

HENRY C.S., BROOKS S.J., THIERRY D., DUELLI P. & J.B. JOHNSON (2001): The common green lacewing (*Chrysoperla carnea* s. lat.) and the sibling species problem. — In: MCEWEN P.K., NEW T.R. & A.E. WHITTINGTON (eds), Lacewings in the crop environment. Cambridge University Press, Chapter **3**: 29-42.

HENRY C.S., BROOKS S.J., DUELLI P. & J.B. JOHNSON (2002): Discovering the true *Chrysoperla carnea* (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae) using song analysis, morphology, and ecology. — Annals of the Entomological Society of America **95**: 172-191.

HENRY C.S., BROOKS S.J., DUELLI P. & J.B. JOHNSON (2003): A lacewing with the wanderlust: the European song species "Maltese", *Chrysoperla agilis*, sp.n., of the *carnea* group of *Chrysoperla* (Neuroptera: Chrysopidae). — Systematic Entomology **28** (2): 131-148.

JOHNSON J.B., DUELLI P., HENRY C.S. & S.J. BROOKS (2003): Recognition of cryptic species in the *Chrysoperla carnea* group (Neuroptera: Chrysopidae) and the quest for the "true" *C. carnea*. — Abstracts of the 8th International Symposium on Neuropterology. Texas, 26.-29. VII. 2003: 26-28.

MAYR E. (1967): Artbildung und Evolution. — Parey-Verlag, Hamburg, Berlin: 356-380.

MAYR E. (1942): Systematics and the origin of species. — Columbia University Press, New York.

SZENTKIRÁLYI F. (2001): Ecology and habitat relationships. — In: MCEWEN P.K., NEW T.R. & A.E. WHITTINGTON (eds), Lacewings in the crop environment. Cambridge University Press, Chapter **5**: 82-115.

TAUBER C.A. & M.J. TAUBER (1982): Evolution of seasonal adaptations and life history traits in Chrysopa: response to diverse selective pressures. — In: DINGLE H. & J.P. HEGMANN (eds), Evolution and genetics of life histories. Springer Verlag, New York: 51-72.

TAUBER C.A. & M.J. TAUBER (1989): Sympatric speciation in insects: perception and perspective. — In: OTTE D. & ENDLER J.A. (eds), Speciation and its consequences. Sinauer Associates, Inc.: Sunderland, Massachusetts: 307-344.

THIERRY D., RIBODEAU M., FOUSSARD F. & M. JARRY (1997): Allozyme polymorphism in a natural population of *Chrysoperla carnea* sensu lato (Neuroptera: Chrysopidae): A contribution to the status of the constitutive taxons in western Europe. — European Journal of Entomology **94**: 311-316.

WELLS M.M. & C.S. HENRY (1994): Behavioral responses of hybrid lacewings (Neuroptera: Chrysopidae) to courtship songs. — Journal of Insect Behavior **7**: 649-662.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

WELLS M.M. & C.S. HENRY (1998): Songs, reproductive isolation and speciation in cryptic species of insects: a case study using green lacewings. — In: HOWARD D. & S. BERLOCHER (eds), Endless Forms: Species and Speciation. Oxford University Press, New York: 217-233.

Anschrift der Verfasserin: Dominique ZIMMERMANN
Floridusgasse 19/5
A-1210 Wien, Österreich

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Linzer biologische Beiträge

Jahr/Year: 2005

Band/Volume: 0037_1

Autor(en)/Author(s): Zimmermann Dominique

Artikel/Article: Alle gleich und doch verschieden ... Der Chrysoperla carnea-Komplex (Neuropterida: Neuroptera: Chrysopidae) - Zusammmenfassung der Ergebnisse von 20 Jahren Forschung 145-152