©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, 46.Jg., 3/4. Wien, 30.10.1994

Bemerkungen zum Artbegriff anhand einiger Pterophoriden-Arten (Lepidoptera)*)

Von Martin LÖDL und Ernst ARENBERGER**)

Keywords: allopatric speciation, cline, dispersion, evolution, gene-flow, isolating mechanisms, Lepidoptera, Merrifieldia, microallopatric speciation, parapatric speciation, peripatric speciation, population, Pterophoridae, sexual tolerance, speciation processes, *Stenoptilia, Wheeleria, Merrifieldia*.

Abstract

Speciation is described as a multidimensional process based on a complex of three factors: 1. Genotyp-phenotyp-dependences (Variance vs. sexual tolerance) 2. Ecological structural features (Size, density and dispersion of populations and their individuals, as well as the individual activity) 3. Abiological limitations (Orographic and climatic limitations; niche-potency of the habitat).

Speciation processes are reported as "everywhere" processes which result in different gene-flows. Peripatric, parapatric and allopatric speciation is presented on the examples of the Pterophoridae-species: *Merrifieldia leucodactyla* D.& S., *M. hedemanni* REBEL, *M.malacodactyla* ZELLER, *M. tridactyla* L., *Wheeleria obsoleta* ZELLER and *W. spilodactyla* CURTIS. Considering the importance of isolating mechanisms in speciation, sympatric speciation is synonymized with microallopatric speciation. The "species-model" is defined as a dynamic and kybernetic one. It is based on a matrix of genetic, ecological and abiological dependences and is characterized by significant gene-flow probabilities.

Das heute allgemein anerkannte Verständnis der "Art" führt zu folgender Definition: Eine Art besteht aus natürlichen Populationen, die sich miteinander kreuzen und hinsichtlich ihrer Fortpflanzung von anderen Populationen Isolation zeigen. (MAYR,1963, 1975).

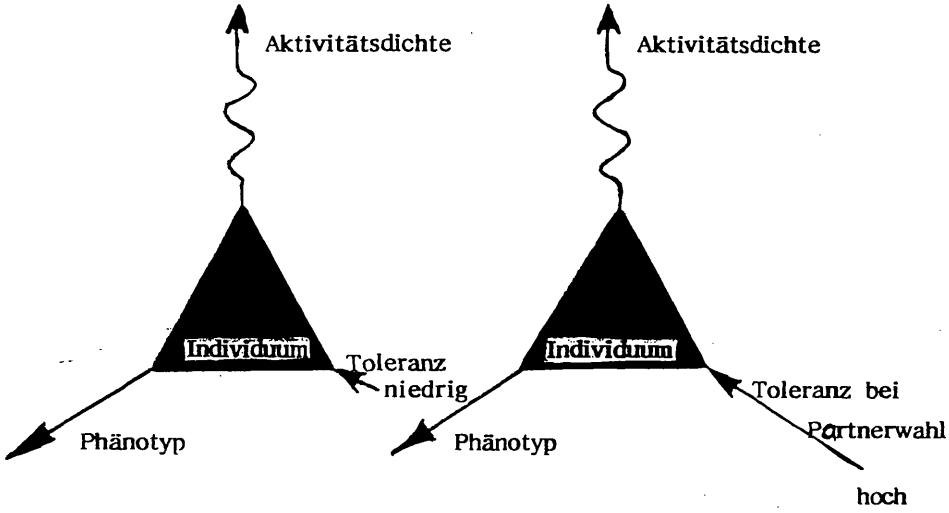
Der Artbegriff ist ein Realbegriff. Er ist nicht typologisch zu verstehen, auch wenn er vielfach in Gruppen, deren Bearbeitung sich auf niederigem systematischem Level bewegt, so verwendet wird. Diese Diskrepanz führt zu Verwirrung und zu den bekannten Problemen mit "nominellen" und "realen" Arten. Das Populationskonzept impliziert aber auch unterschiedliche Wertigkeit der Gen-Flüsse, Dynamik und, auf die Zeitachse bezogen, natürlich Veränderung.

Im Zoologenalltag begegnen uns - real gesehen - Einzelindividuen, die in ebenso realen (wenn auch schwerer faßbaren) Populationen (Fortpflanzungsgemeinschaften) leben. Wir sammeln im Freiland ja niemals "Arten", sondern stets nur Einzelindividuen, also Ausschnitte aus Populationen (MAYR,1975). Die Schwierigkeiten im Erkenntnisprozeß über die Gruppierung von Populationen zu Arten werden durch die Unübersichtlichkeit der natürlichen Gegebenheiten

*) Die vorliegende Arbeit basiert auf Vorträgen, gehalten anläßlich des Innsbrucker Lepidopterologengesprächs, Oktober 1992.

**) Mag.Dr.Martin Lödl u. Ernst Arenberger, Naturhistorisches Museum Wien, 2. Zool. Abt., Burgring 7, A-1014 Wien.

©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at



Ausgangspunkt "endogener" Speziation:
Bei gleichbleibender Aktivitätsdichte und bestimmter phänotypischer Variabilität sinkt die Toleranz gegenüber spezifischen Merkmalen potentieller Geschlechtspartner.

Abb. 1: Abweichungstoleranz und Aktivitätsdichte

verstärkt. Populationen bewohnen nicht geographisch streng definierte, auf die Landkarte projizierte Flächen, sie leben nicht auf künstlichen, starren "Verbreitungskarten". Populationen sind dynamische Einheiten, die im Lichte der Strukturmerkmale ihrer Gemeinschaften gesehen werden müssen. Dieses mehrdimensionale Wirkungsgefüge[1] ist im wesentlichen durch folgende Faktoren definiert:

1. Abweichungstoleranz (genotype-phenotype-dependences)
2. Ökologische Strukturmerkmale (ecological structural features)
3. Abiotische Limitierungen (abiological limitations)

1. Abweichungstoleranz:
   In lebenden Systemen wirken zwei grundsätzlich verschiedene Tendenzen (Abb.1)

a) Bereitschaft einer lebenden Einheit zu genetischer und phänotypischer Variabilität, auch "Mutationsfreudigkeit" oder "Mutationspotenz" genannt. Dieser Variationsfaktor ist, bezogen auf verschiedene Populationen und verschiedene Merkmale, unterschiedlich hoch.

b) Toleranz innerhalb einer Population gegenüber genetischen Varianten, bzw. phänotypischer Besonderheiten. "Tolerante" Partnerwahl steht "heikler" Partnerwahl gegenüber. Letzteres begünstigt Formen der endogenen Isolation.

---

[1]) SZALAY & BOCK tragen der Dynamik und Mehrdimensionalität Rechnung indem sie bei biologischen Arten drei verschiedene Sets von Eigenschaften erkennen ("three distinct sets of properties" SZALAY & BOCK, 1991 :14): Echte genetische Isolation, reproduktive Isolation als eine Form allgemeiner Abgrenzung zwischen Populationen und ökologische Isolierung. Populationen, die gegenüber anderen Populationen alle drei distinkten Eigentümlichkeiten erkennen lassen, sind echte "bona species". Das bei SZALAY & BOCK präsentierte Konzept verweist aus einem anderen Blickwinkel auf genau diese Form des multidimensionalen Verständnisses der Arten und ihrer Entstehungsverhältnisse.

©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Aus diesen beiden Tendenzen ergibt sich der reaktive Charakter einer Population. Das Modell kann folgendermaßen diskutiert werden:

I. Mutation (a) und Toleranz (b) niederig.
Charakterisiert konstante Arten mit hoher genetischer Stabilität, Klimax-Arten oder "Lebende Fossilien" gehören in diese Gruppe.

II. Mutation (a) niedrig und Toleranz (b) hoch.
Populationen mit langsamer Artentwicklung; exogene Isolationsmechanismen sind unerläßlich zur Artbildung, kleine, geographische Isolate (Peripatrie) spielt eine erhebliche Rolle zur Bereitstellung einer genügenden Menge Homozygoten (MAYR, 1988).

III. Mutation (a) und Toleranz (b) hoch.
Variable und gut durchmischte Populationen; sogenannte "Allerweltsarten" mit ausgeprägter Potenz zur Radiation bei Bereitstellung exogener Isolation. Bereitschaft zu sekundärer Verschmelzung räumlich längere Zeit getrennter Isolate (sekundäre Sympatrie; Postglazialphänomene).

IV. Mutation (a) hoch und Toleranz (b) niedrig.
Stark splittende Arten mit dem Trend zu ökologischen und physiologischen Rassen. Bildung von "Kleinarten" und Klinen (abhängig von der Aktivitätsdichte der Individuen). Endogene Isolationsmechanismen führen zu mikroallopatrischen Speziationsprozessen (MAYR, 1988). Die Diskussion zur stasipatrischen Speziation (WHITE, 1968) gehört in dieses Kapitel.

Aus dieser Diskussion geht hervor, daß die Fallstudien I. und II. als systematisch "einfach" und "klassisch" einzustufen sind, hingegen Populationen die den Mustern III. und IV. folgen erhebliche Verwirrung stiften. Insbesondere die schwer erkennbaren endogenen Isolationsmechanismen gestalten systematische Entscheidungen mitunter als schwierig.

Als Beispiel für eine besonders stabile Art kann *Merrifieldia leucodactyla* DENIS & SCHIFFERMÜLLER gelten. Bei einer Verbreitung durch ganz Europa, Fennoskandien und Nordafrika ostwärts bis China und die Mongolei ist sowohl ihr äußeres Erscheinungsbild, als auch die Gestalt der Genitalarmaturen konstant.

Nur kurz soll die Diskussion "sympatrische" versus "allopatrische" Speziation (MAYR,1988) hier gestreift werden. Das stasipatrische Modell WHITE's scheint durch MAYR hinlänglich widerlegt zu sein. Allerdings muß darauf hingewiesen werden, daß sympatrische Artbildungsmechanismen im Sinne einer Mikroallopatrie gerade bei Insekten eine noch zu wenig beachtete Komponente darstellen. Die Grundfrage ist zweifellos, ob es Mechanismen gibt, die Panmixie innerhalb ein und derselben Population einschränken. Dies muß in Hinblick auf die noch näher zu behandelnde Aktivitätsdichte gerade bei vielen Insekten bejaht werden. Es ist ganz und gar unmöglich, daß beispielsweise in Pterophoriden-Populationen ein tatsächlicher und realer gene-flow von einer Populationsgrenze zur anderen verläuft. Sympatrische Speziation im Sinne einer mikroallopatrischen Artbildung (MAYR,1988) kann also als Denkmodell keinesfalls verworfen werden. Ständig wechselnde gene-flow Wahrscheinlichkeiten führen zu einem komplizierten System von lokalen Isolationsmechanismen, die kleinräumiger, ökologischer, physiologischer und auch ethologischer Natur sein können.
Die an *Saxifraga* gebundenen Stenoptilia-Arten zeigen eine deutliche Tendenz zur Bildung isolierter Deme. Microallopatrische Mechanismen führen zu Populationen, deren Artabgrenzung große Schwierigkeiten bereitet. Eine ähnliche Situation finden wir bei *Merrifieldia tridactyla* LINNAEUS, die weite Teile der paläarktischen Region besiedelt (Abb.2-3). Sie kommt von Irland, Dänemark und Polen im Norden, der Sahararegion im Süden über den Nahen Osten bis nach Afghanistan vor. Durch äußerst unterschiedliches Nischenangebot kommt es zur Ausbildung unterschiedlicher "Formen" (Deme, die stark von Futterpflanzenangebot, Höhenlage und Klima

©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

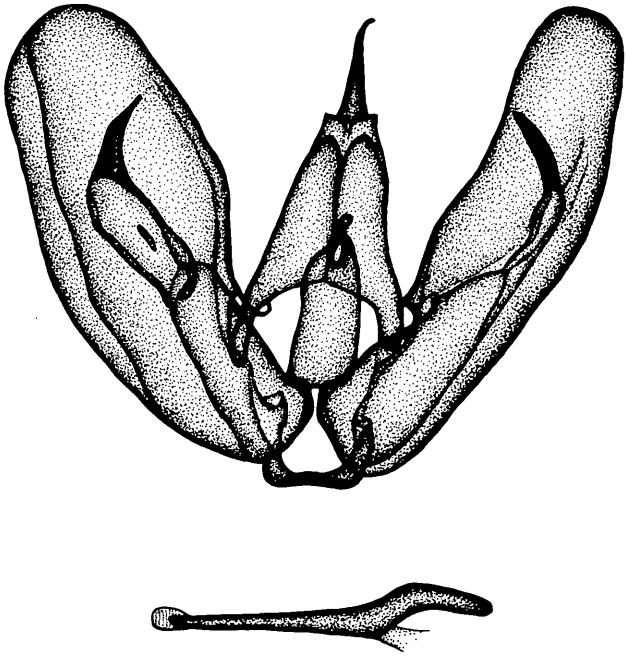


Abb. 2: *Merrifieldia tridactyla* LINNAEUS, männlicher Genitalapparat (Österreich).

abhängen). Auch die männlichen Genitalien unterliegen einer bemerkenswerten Variabilität. Die Nichtberücksichtigung zoogeographischer und ökologischer Gesichtspunkte führt hier leicht zu Fehlschlüssen in spezifischem Rang. Sekundäre Anpassungsmechanismen fordern Vorsicht bei der Überbewertung larvaler Merkmale.
Bemerkenswert ist auch die Art *Merrifieldia malacodactyla* ZELLER, die das gesamte Mittelmeergebiet besiedelt und bis Afghanistan verbreitet ist. Sie ist eine typisch splittende Art, eine gewisse Parapatrie ist feststellbar. Über die Artberechtigung afghanischer Deme könnte diskutiert werden. Ihre Zeichnungselemente, aber besonders einzelne Merkmale des männlichen Genitalapparates variieren stark. Als peripatrisches Isolat mit eindeutig spezifischem Rang hat sich *M. hedemanni* REBEL auf den Kanarischen Inseln herausgebildet, zeigt dort aber eine auffällige Stabilität.

2. Ökologische Strukturmerkmale (Ecological structural features):
   Natürlich sind Populationen durch ihre Umwelt beeinflußt. Größe, Dichte und Verteilung der Individuengruppen in ihrer Umwelt unterliegen bestimmten Gesetzmäßigkeiten. Diese beeinflussen ihrerseits den Artbildungsprozeß.

a) Populationsdichte:
   Dies ist die durchschnittliche Anzahl der Individuen bezogen auf die Maßeinheit des besiedelten Raumes. Synonym wird meist der Begriff Individuendichte verwendet, wobei die Abundanz natürlich sowohl vom Standpunkt des Individuums innerhalb einer konkreten Population oder auch als Dichte der Populationen innerhalb des Verbreitungsareals gesehen werden kann.
b) Dispersion:
   Das Verteilungsmuster der Individuen, bzw. ganzer Populationen innerhalb des Areals wird dadurch charakterisiert. Rein äquale Verteilungen sind sicherlich gegenüber insulären Mustern in der Minderzahl, die reale Umwelt limitiert gleichmäßige Verteilungsmodi zwei-

©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

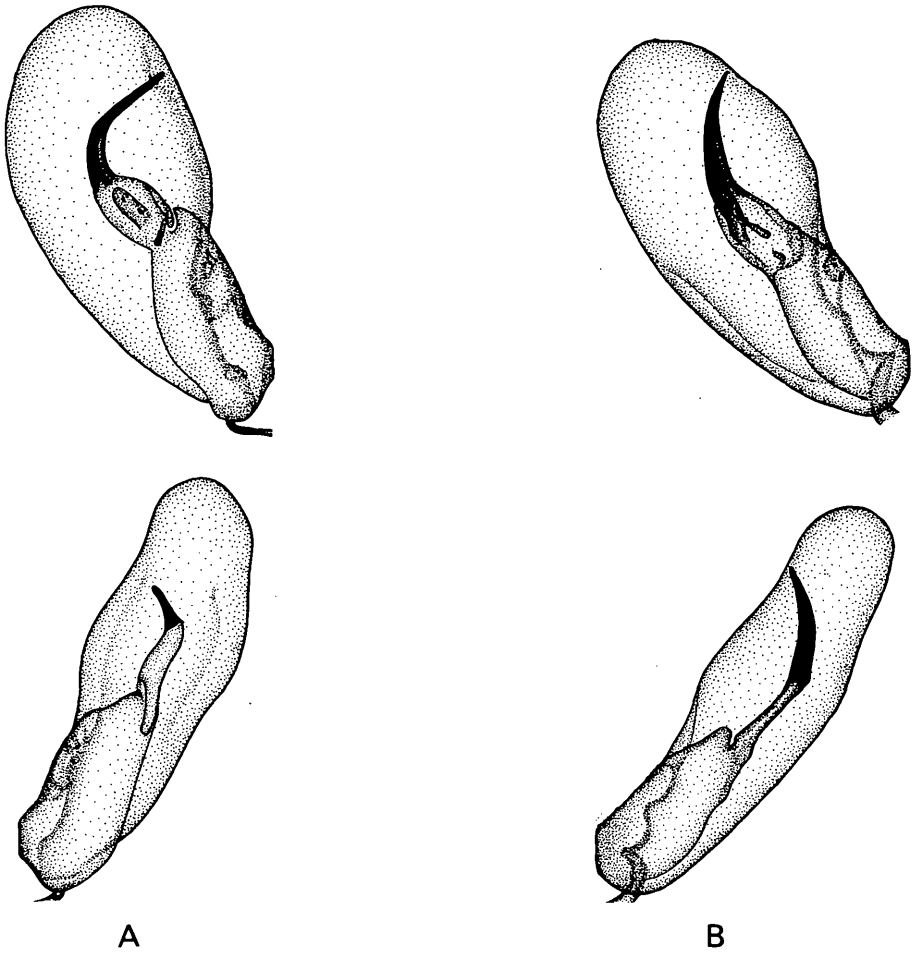
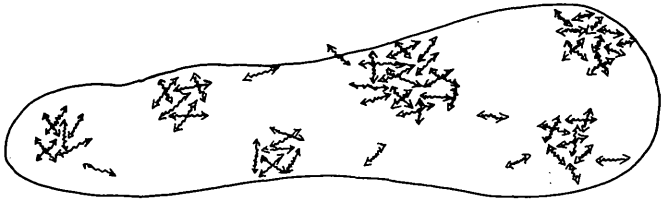


Abb. 3 *Merrifieldia tridactyla* LINNAEUS, männlicher Genitalapparat, Formenreihe der linken und rechten Sacculuszapfen; A: Spanien, B: Marokko).

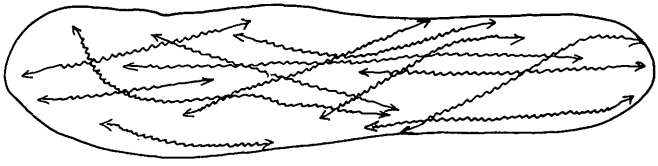
fellos, was gerade bei Insekten durch ihre Spezialisierungen auf bestimmte Nischen nachweisbar ist.

c) Aktivitätsdichte:
Hier wird unter Aktivitätsdichte nicht die aus der ökologischen Methodik gebräuchliche Ableitung durch Frequenz beim Fallenfang verstanden, sondern die allgemeine Tendenz zur Mobilität eines Individuums. Besonders wichtig und evolutiv relevant ist die Aktivitätsdichte natürlich in bezug auf die Partnerwahl. Aktivitätsdichte kann je nach Tages- oder Jahreszeit, Alter des Individuums, Wetterbedingungen und geographischer Breite sowie Höhenzone sehr unterschiedlich sein. Die Aktivitätsdichte kann in Zusammenhang mit den Fallstudien III. und IV. besondere Bedeutung bei der Artbildung erlangen. (Abb.4).

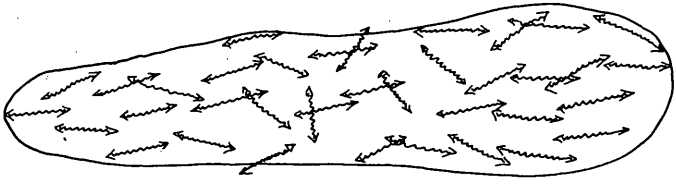
©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at



Insuläre Individuendispersion, Neigung zu geographischen Nischen Allopatrische oder peripatrische Typen



Äquale Individuendispersion mit hoher Aktivitätsdichte; Diffusionstyp



Äquale Individuendispersion mit Gradientenbildung; Parapatrischer Typ

Abb. 4: Unterschiedliche Typen der Populationsdurchmischung.

Die ökologischen Strukturmerkmale greifen wie Zahnrädchen ineinander und bilden die komplexe Struktur individueller Verteilungen und Aktivitäten. Siehe hierzu auch SCHWERDTFEGER, 1975.

Wheeleria obsoleta ZELLER verkörpert im Phänotyp Fall 1.III. (hohe Mutationspotenz und Toleranz). Sie ist ein pontisch-mediterranes Faunenelement, das die Steppen und Halbwüsten des Nahen Ostens genauso bewohnt, wie die feuchtwarmen Regionen des pontischen Raumes und die Waldgebiete Anatoliens. Anpassung an diese extrem unterschiedlichen Voraussetzungen verändern ihr äußeres Erscheinungsbild. In niederschlagsreichen Gegenden sind die Zeichnungselemente kontrastreich, in ariden Gebieten hingegen herrscht gelbliche Einfärbigkeit vor. Die Genitalarmaturen zeigen keinerlei Veränderung. *W. spilodactyla* CURTIS ist die atlanto-

©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

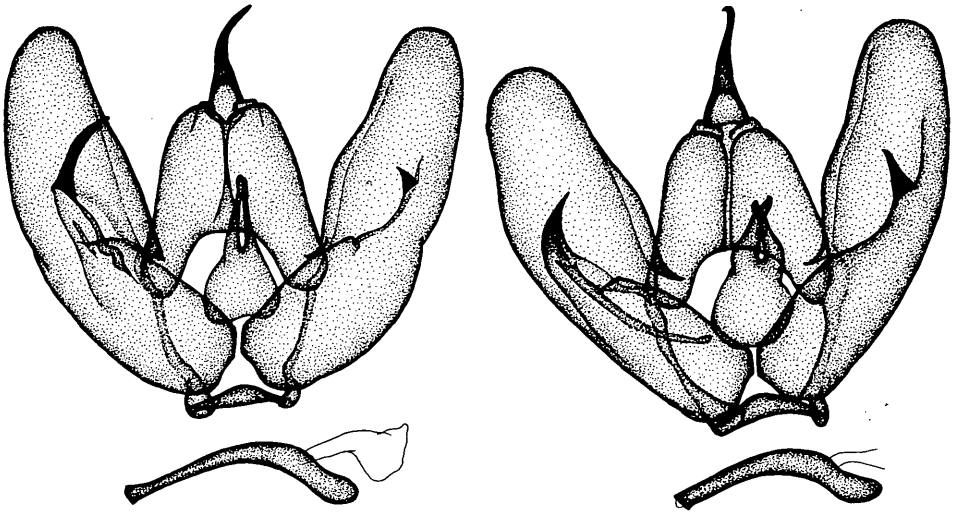


Abb. 5 (links): *Wheeleria obsoleta* ZELLER, männlicher Genitalapparat. - Abb.6 (rechts): *Wheeleria spilodactyla* CURTIS, männlicher Genitalapparat.

mediterrane Schwesternart von *obsoleta*. In den sympatrischen Übergangszonen sind keine Vermischungen feststellbar (Abb.5-6).

3. Abiotische Regelgrößen (Abiological limitations):
   Nicht nur die physiologisch-genetischen und ökologischen Gegebenheiten entscheiden über die Artbildung, sondern auch die Umgebung an sich und ihre Strukturierung. Ein Areal kann im Verlauf der Zeit ein kybernetisches System von Limitierungen für Populationen bereitstellen.

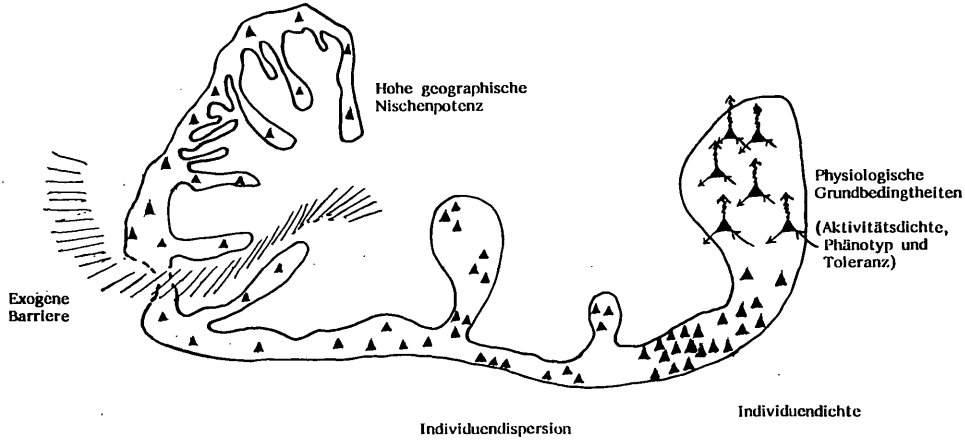


Abb. 7: Darstellung des mehrdimensionalen Wirkungsgefüges in einer fiktiven Population.

©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

a) Wirkung durch exogene Isolationsmechanismen.
Das klassische DARWIN'sche Isolations/Selektionsmodell bedingt durch geographisch-geologische Trennlinien ist natürlich nach wie vor ein wichtiges Moment allopatrischer Speziationsvorgänge. Trennlinien erzeugen Isolate (häufig in Form peripatrischer Randpopulationen), die natürlich relativ rasch homozygote Individuen, bezogen auf ein neues Merkmal hervorbringen.

b) Wirkung durch die Nischenpotenz eines Areals.
Die Bereitstellung der physischen, klimatischen und ökologischen Nischen ist von Areal zu Areal verschieden. Selbst innerhalb eines Verbreitungsgebietes einer Art können sehr unterschiedliche Selektionsdrücke durch unterschiedliches Nischenangebot und unterschiedliche Nischenbesetzung herrschen. Reiches Nischenangebot wird generell mikroallopatrische Prozesse fördern.

Das mehrdimensionale Wirkungsgefüge ist anhand einer fiktiven Population in Abb. 7 zusammenfassend dargestellt.

LITERATUR

MAYR, E., 1963: Animal Species and Evolution. - Cambridge, Mass., Harvard University Press.
MAYR, E., 1975: Grundlagen der zoologischen Systematik. - P.Parey, Hamburg.
MAYR, E., 1988: Eine neue Philosophie der Biologie. - Piper, München.
SZALAY, F. S. & BOCK, W. J.,1991: Evolutionary theory and systematics: relationships between process and patterns. - Z.zool. Syst.u.Evolutionsforsch., 29(1): 1-39.
SCHWERDTFEGER, F., 1975: Ökologie der Tiere. Synökologie. - P.Parey, Hamburg.
WHITE, M. J. D., 1968: Models of Speciation. - Science 159: 1065-1070.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: 46

Autor(en)/Author(s): Lödl Martin, Arenberger Ernst

Artikel/Article: Bemerkungen zum Artbegriff anhand einiger Pterophoriden-Arten (Lepidoptera). 103-110