

41

Sonderdruck aus *Z. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung*
Band 16 (1978), Heft 4, S. 256–266

VERLAG PAUL PAREY · SPITALER STRASSE 12 · HAMBURG 1

Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des Nachdrucks, der photomechanischen Wiedergabe und der Speicherung in
Datenverarbeitungsanlagen, vorbehalten. © 1978 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

Aus dem Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

**Das Kühnelt'sche Prinzip der regionalen Stenözie
und seine Bedeutung für das Subspezies-Problem:
ein theoretischer Ansatz**

Von W. BÖHME

Eingegangen am 14. November 1977

eingescannt von Dietmar Trobisch

Einleitung

In dieser Arbeit soll versucht werden, die durch das KÜHNELT'sche Prinzip der regionalen Stenözie ausgedrückten Gesetzmäßigkeiten anhand einiger theriologischer und herpetologischer Beispiele zu betrachten, mit dem Ziel, Vorstellungen über seine Konstanz und mögliche Verwendbarkeit als systematisches Kriterium zu gewinnen.

Diese Zielsetzung erscheint berechtigt, da

1. Erfahrungen vorlagen, die auf ein konstantes ökologisches Phänomen unterhalb des Artniveaus hindeuteten und
2. gerade dieser (Gamma-)Bereich der Systematik einer allgemein akzeptierten theoretischen Grundlage entbehrt und demzufolge in der taxonomischen Praxis mit besonderer Subjektivität gehandhabt wird.

Nach einer kurzen Darstellung dieser auch heute noch unbefriedigenden Situation soll hier eine theoretische Diskussion zum Subspezies-Problem geführt werden, um – günstigstenfalls – künftiger empirischer Forschung als Impuls zu dienen.

Die nachfolgend vorgetragenen Gedanken sind in den letzten Jahren durch viele Gespräche mitgeformt worden, wofür ich allen, die mit mir diskutiert haben, danke.

Besonders wertvoll für die vorliegende Fassung des Manuskriptes war eine Diskussion, zu der mich kürzlich mein akademischer Lehrer, Herr Prof. Dr. Dr. h.c. W. HERRE mit seinen Mitarbeitern Dr. K. MEUNIER und Dr. H. REICHSTEIN in Kiel einlud.

Die Situation des Subspezies-Konzepts

Einen besonders ausführlichen Überblick über die Geschichte des Art- wie des Unterartbegriffs gab HERRE (1961): Für beide Begriffe galt, daß sie zunächst durch die Verquickung mit der Typus-Vorstellung als statisch aufgefaßt wurden, und „eine Überbewertung von strukturellen Merkmalen des Typus-Individuums in der Biologie um sich griff“ (l.c.: 3). Diese statische, typologische Betrachtungsweise mußte später einem Populationsgedanken weichen und ging damit in eine dynamische Auffassung über. Doch die zwischen allen Populationen zu beobachtende Variabilität machte weiter- oder engefaßte Definitionen des Unterartbegriffes möglich, so daß HERRE (l.c.: 16) resümierte: „Unterarten sind also grundsätzlich rein subjektiv begrenzte Definitionseinheiten.“

Dies gilt auch für die unter Zugrundelegung des Populationsgedankens erstellte Definition, die sogenannte 75%-Regel, von MAYR, LINSLEY und USINGER (1953), der von den meisten Autoren der Vorzug gegeben wird. Doch auch sie stellte es weiterhin ins Ermessen des Taxonomen, was er zwischen den betreffenden Gruppen für unterscheidbar hielt und was nicht. Zudem verfeinerten sich die Untersuchungsmethoden (z.B. statistische Verfahren), so daß die Grenze dessen, was unterscheidbar war, ständig hinausgeschoben wurde und wird (vgl. PETERS 1964:232).

Diese willkürliche Ermessenspraxis bei der Abgrenzung von Unterarten hat viele Zoologen mit Recht skeptisch gemacht und einige von ihnen zur völligen Ablehnung der Kategorie und trinominaler Benennung überhaupt geführt (z. B. WILSON und BROWN 1953, TERENTJEW 1957 u. a.).

So haben wir auch heute noch dieselbe subjektive Situation, wie sie in der jüngsten Definition von MAYR (1975:45) zum Ausdruck kommt: „Eine Subspezies ist die Zusammenfassung phänotypisch ähnlicher Populationen einer Art, die ein geographisches Teilgebiet des Areals der Art bewohnen und sich taxonomisch von anderen Populationen der Art unterscheiden.“ Die beigegebene (l. c.) Erläuterung: „,taxonomisch', d. h. durch ausreichende diagnostische, morphologische Merkmale“ unterschieden, macht wiederum den subjektiven Charakter der Definition, oder mit den Worten von WILSON and BROWN (1953:107): ihre „demonstrably flimsy conceptual basis“ deutlich.

Der historische Aspekt

Der Unterartbegriff basiert also auf dem Phänomen geographisch vikariierender Populationen und ist dadurch auf die räumliche Dimension begrenzt. Damit nicht im Einklang steht die frühere Aussage von MAYR (1942:172): „that every one of the lower categories grades without a break into the next one; the local population into the subspecies, the subspecies into the monotypic species, the monotypic species into the polytypic species...“ usw., daß also die Unterart nicht nur ein geographisches, räumliches, sondern auch ein zeitliches, also historisches Phänomen ist.

Die hieraus ableitbare Vermutung, die einzelnen Kategorien seien keine bloßen Artefakte, sondern reale objektive Phänomene, ließ sich bisher nur für eine einzige Kategorie beweisen, die daher mit Recht als biologische Grundkategorie angesehen wird: die Art. Ihre Definition ist durch Fertilitätsprinzip bzw. reproduktive Isolation letztlich der Genetik entlehnt und dadurch wenigstens annähernd objektiv faßbar. Sie muß zwar auf zweigeschlechtige, rezente Arten eingeschränkt werden, aber die nicht genetisch definierbaren Satellitenbegriffe (z. B. Agamospezies, Paläospezies, Morphospezies) schmälern den großen Erkenntniswert des biologischen Artbegriffs (Biospezies) in keiner Weise.

Sehen wir also die Unterart als ein historisches Phänomen, als eine Etappe auf dem Wege der Speciation, d. h. als zumindest potentielle „Art in statu nascendi“ an, und wollen wir mit TIMOFEEV-RESSOVSKI et al. (1977:197) als „Artbildung diejenigen Prozesse bezeichnen, die zur Entstehung einer ständigen reproduktiven biologischen Isolation zwischen zwei (oder mehr) divergierenden Formen führen“, dann müssen wir nach ihrem Wesen dort suchen, wo sich eine divergierende, in zwei Richtungen auseinanderführende Entwicklung anbahnt.

Räumliche und zeitliche Divergenz

Demzufolge sollte auch ein von uns zur Veranschaulichung benutztes Phylogramm die beiden Dimensionen auszudrücken versuchen (Abb. 1): Wir stellen also die Entwicklungslinie nicht als Strich, sondern zweidimensional dar und symbolisieren die einzelnen Populationen durch

Kreise, die sich teils berühren, teils nicht. Unterhalb der Gabelung, also im Stielbereich unseres Phylogramms, könnte man auf beliebiger Zeitebene (time-transect sensu WILSON and BROWN l. c.:98), d. h. horizontal geführter Linie, Einzelpopulationen (= Kreise) finden,

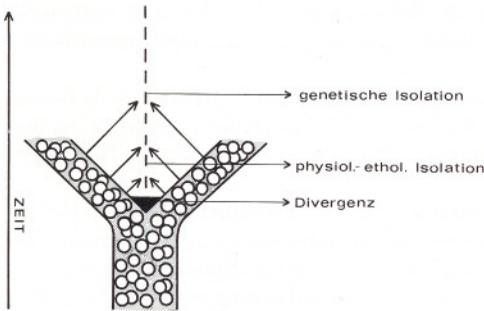


Abb. 1. Phylogramm zur Erläuterung innerartlicher Divergenz (Erklärung im Text)

die ja dann, wenn sie Forschungsgegenstand sein soll, bereits erfolgt sein oder begonnen haben muß, nachträglich beleg- und nachweisbar? Welche Merkmale sind hier aussagekräftig, „die ein solches Ereignis signalisieren“ (HERRE 1964:423)?

Die Gabelstelle ist also der entscheidende Punkt, wo eine Auseinanderentwicklung der bisher homogenen Evolutionseinheit der Ausgangsform einsetzt. Ist nun eine solche Divergenz, die ja dann, wenn sie Forschungsgegenstand sein soll, bereits erfolgt sein oder begonnen haben muß, nachträglich beleg- und nachweisbar? Welche Merkmale sind hier aussagekräftig, „die ein solches Ereignis signalisieren“ (HERRE 1964:423)?

Diagnostische und adaptive Merkmale

Hier zeigt sich, wie HERRE (l. c.: 423) formulierte, „die Problematik zwischen Artsein und Artkennzeichen“. In ähnlicher Weise unterschied auch schon KASCHKAROW (1939) zwischen Arteigenschaften und den sie begleitenden Trenn- oder Diagnosemerkmalen. Es ist daher sicher ungünstiger, diese verschiedenen Merkmalsgruppen als „morphophysiologischen Gehalt“ (TIMOFEEV-RESSOVSKI et al. 1977) zusammenzufassen, denn „eine Tierart läßt sich nicht nur durch ihre Gestalt kennzeichnen, sondern weist auch eigene Leistungen auf“ (HERRE 1961:3).

Während nun in der Gattungs- und Familien-(= Beta-)Systematik Gestaltmerkmale die größte Bedeutung haben, die, möglichst umweltunabhängig und selektionsneutral, dazu verhelfen, Parallelbildungen und Konvergenzen ausschließen zu können, wird die Divergenz im innerartlichen Bereich gerade von solchen Merkmalen vorangetrieben, die stark umweltabhängig und daher selektiv wirksam sind. Mit Recht sieht daher KALABUCHOV (1960) in der Entstehung von ökologisch-physiologischen Besonderheiten bei sich nahestehenden Tierformen die Anfangsetappe einer Divergenz. Derartige adaptive Leistungsmerkmale, wie z. B. Verhaltensbesonderheiten, Klimaansprüche usw. haben natürlich sowohl für das Überleben als auch für das Besiedeln neuer Areale, das Besetzen neuer Nischen usw. meist weitaus größere Bedeutung als die „klassischen“ Gestalt- und Diagnosemerkmale wie z. B. nuancierte Farbunterschiede, subtile Mittelwertdifferenzen in Maßen, Proportionen oder (bei Reptilien) Schuppenzahlen; alles Kriterien also, die sich auch zwischen Lokalpopulationen finden und oft sogar statistisch sichern lassen. Dementsprechend oft sind letztere ja auch trinomial, also subspezifisch, benannt worden.

Das Kühnelt'sche Prinzip

Diese Lokalpopulationen jedoch, stimmen die hier gemachten theoretischen Überlegungen, hätten sich physiologisch-ökologisch als homogen darzustellen. Hierzu ein erstes Beispiel:

Unsere früheren Untersuchungen zur Verbreitung und Arealgeschichte der Brandmaus (*Apodemus agrarius* Pall.) ergaben an ihrem nordwestdeutschen Arealrand ein disjunktes Verbreitungsbild und ein gegenüber dem Arealzentrum stark verändertes Biotopwahlverhalten (BÖHME und REICHSTEIN 1966, 1967). Gerade Schleswig-Holstein, ein durch beträchtliche Klimaunterschiede auf relativ kleinem Raum gekennzeichnetes Gebiet, erwies sich als geeignet, solche Änderungen der Biotopwahl auf kurze Distanz nachzuweisen: Im (kontinental geprägten) Südosten des Landes allgemein verbreitet und in einem gefächerten Biotopspektrum anzutreffen, tritt die Brandmaus im (atlantisch geprägten) Westküstenbereich immer sporadischer auf und beschränkt sich auf isolierte, extrem trocken-warme Standorte (Geestinseln, Kiefernheiden etc.).

Es scheint hier also eine Art östlicher (kontinentaler) Herkunft mit einem an kontinentale Verhältnisse adaptierten Klimaanspruch die sich verschlechternde (hier atlantische) Klimasituation durch Ausweichen in bestimmte Standorte zu kompensieren, da ganz offenbar eine direkte, d. h. plastische oder selektive Anpassung an die neue Situation im entsprechenden Zeitraum nicht möglich ist! Dabei zeigte sich, daß diese aus der veränderten Biotopwahl gezogene Schlußfolgerung mit den geologischen und paläoklimatischen Tatsachen in Einklang zu bringen war (BÖHME und REICHSTEIN l. c.).

Doch auch ganz anderen Tiergruppen zugehörige Arten, z. B. Reptilien, reagieren in entsprechender Weise.

So ist, wie wir seinerzeit hervorhoben (BÖHME und REICHSTEIN 1966:323), das Brandmaus-Areal in Schleswig-Holstein fast mit dem der Zauneidechse (*Lacerta agilis* L.) kongruent. Im Südosten des Landes häufig und in einer Vielzahl verschiedener Biotope anzutreffen, wird sie nach Nordwesten sehr selten, isoliert und auf trockenste, besonders wärmeexponierte Standorte beschränkt. Wenn wir uns nun das Zauneidechsenareal im gesamteuropäischen Raum ansehen (Abb. 2), so zeigt sich, daß in Richtung auf das Arealzentrum die ökologische Valenz immer größer wird, die Art also ihrem Ruf als „klassischer“ Kulturfolger gerecht wird. Die Ab- bzw. Zunahme der ökologischen Valenz ist auf Abb. 2 durch die dünner bzw. dicker werdenden Pfeile symbolisiert. Eine gleichartige Einengung kann man in entgegengesetzter Richtung nach Süden beobachten, wo das Klima zu warm oder trocken wird. Die Zauneidechsen kompensieren dies, indem sie dort in Sumpfbiotope oder aber ins Gebirge ausweichen, wo sie, wie auf dem Balkan der Fall, zu einer ausgesprochenen Montanform werden. Desgleichen im Südwesten, wo ihre Verbreitung in den Hochlagen der Pyrenäen zum Abschluß kommt.

Die Annahme, daß alle diese Populationen im Grunde den gleichen, offenbar in engen Grenzen genetisch fixierten Klimaanspruch haben, ihn aber regional durch die Änderung der Biotopwahl den örtlichen Gegebenheiten anpassen müssen, ist keine neue Erkenntnis, sondern Inhalt einer allgemeinen Gesetzmäßigkeit, die KÜHNELT (1943) in seinem „Prinzip der regionalen Stenözie“ formulierte. Es besagt, daß eine Art nur im Zentrum ihres Areals euryök ist, gegen seine Ränder jedoch, wenn sich zumindest ein wichtiger Umweltfaktor dem Pessimum nähert, stenök wird. Diese Gesetzmäßigkeit, die letztlich auf konstante Vorzugstemperaturen zurückgeht, wurde von ihm als arttypisch, also als spezifische Eigenschaft betrachtet, im Falle der Brandmaus auch von uns (BÖHME und REICHSTEIN 1967).

Erste Versuche in der HERTER'schen Temperatur-Organ, die ich an lebenden *L. agilis* von der holländischen Nordseeküste und aus Andorra (2000 m Seehöhe in den Pyrenäen) durchführte, bestätigten dies zunächst, indem die Versuchstiere identische Vorzugstemperaturen aufwiesen, ungeachtet ihrer verschiedenen Herkunft und kraß verschiedenen Lebensräume. Während nun dieser von stenök über euryök zu stenök verlaufende „ökologische Klin“, wie ich es nennen möchte, in den Pyrenäen durch die montane Randform einen quasi natürlichen Arealabschluß findet, haben wir in Südosteuropa eine andere Situation. Zwar enden auch hier die *L. agilis*-Populationen als Montanformen (Karpathen, Dinarische Gebirge, Rhodopen), aber noch weiter südöstlich, und zwar in den heißen Ebenen Moldawiens und der Walachei, leben wieder Zauneidechsen, die hier ein beachtliches Spektrum verschiedener Biotope besetzen.

Wir finden hier also ein zweites Zentrum euryöker Biotopwahl, das einen Bruch in den bisher behandelten ökologischen Klin hineinbringt und das sich nur durch die Annahme einer verschiedenen, klimatisch völlig anders angepaßten Form erklären läßt, die eine von den bisher besprochenen Eidechsen getrennte Entstehung und Entwicklung genommen haben muß!

Das Zauneidechsenbeispiel eignet sich zur Demonstration dieser Gedanken gut, da die letzte Feststellung im Einklang mit den Ergebnissen der Morphologen steht, die diese Form mit dem zweiten Zentrum euryöker Verbreitung als *L. a. chersonensis* Andrzejowski seit langem kennen und anerkennen. Sie hat, östlich des Karpathenbogens, ebenfalls eine Ausbreitung nach Norden genommen (Abb. 2),



Abb. 2. Ausbreitung und Biotopwahl der Zauneidechse (*Lacerta agilis*) in Europa (Erläuterung im Text)

wo sie Karelien erreicht (PETERS 1959), und wo sie westwärts auf die Nominatform stößt und mit ihr eine Mischzone von Intergrades bildet. Diese Mischpopulationen, am SO-Hang der Karpathen (FUHN und VANCEA 1964) und in Masuren (BISCHOFF 1970) genauer analysiert, lassen keine eingeschränkte Fertilität oder gar reproduktive Isolation erkennen.

Dadurch ist erwiesen, daß beide Formen, gemäß dem biologischen Artbegriff, artgleich sind, das KÜHNELT'sche Prinzip, dahinter die konstante, objektiv faßbare Größe der Vorzugstemperatur, also keine Arteigenschaft ist, sondern ein selektiv wirksames, adaptives Merkmal auf einer innerartlichen Ebene!

Der Vorschlag eines ökologischen Konzeptes

Unsere aus dieser Feststellung zu ziehende Schlußfolgerung mündet daher in folgenden Vorschlag: Da der Unterartbegriff bisher unterhalb des Artniveaus auf keine Ebene innerartlicher Gruppierungsmöglichkeit per definitionem festgelegt ist, könnte man ihn mit der real vorhandenen Ebene des KÜHNELT'schen Prinzipes in Deckung bringen und damit objektiv faßbar, weniger willkürlich definierbar machen: Durch ökologische Freilandstudien oder durch Laborexperimente (z. B. Messung von Vorzugstemperaturen) ließe sich nachweisen, ob innerhalb einer Art mehrere Euryözie-Zentren oder differente Temperaturanpassungen existieren, die auf eine zeitliche und räumliche Divergenz hindeuten und damit sehr viel mit Subspeziation, also – historisch gesehen – beginnender Artbildung zu tun haben.

Der Einwand, derartige nichtmorphologische Kriterien seien in der taxonomischen Praxis nicht brauchbar, da am Präparat nicht zu ermitteln, ist nicht stichhaltig, da auch in der Alpha-Systematik die Existenz verschiedener Arten nur durch Freilandstudien (Aufdecken von Isolationsmechanismen) oder im Labor (Kreuzungsexperimente) objektiv demonstriert werden kann. Die Analyse nur der morphologischen (Begleit-)Merkmale hingegen läßt über artliche Verschiedenheit zweier Formen auch nur Vermutungen, also subjektive Interpretationen zu. Und weil die moderne Systematik im Artbereich heute oft nichtmorphologische (z. B. bioakustische, haematologische, ethologische) Merkmale zumindest nicht geringer bewertet als morphologische, ist es nur folgerichtig, Entsprechendes auch für den Bereich der Unterarten zu fordern, wenn wir sie als deren historische Vorstadien auffassen. Zumal es einleuchtet, daß, wie eingangs dargelegt, es gerade diese adaptiven, selektiv wirksamen Merkmale sind, die innerartliche Divergenzen und damit die Speziation vorantreiben. Selbstverständlich darf dies keinen Verzicht auf die Analyse der morphologischen Begleitmerkmale bedeuten, da sie oft mit ersteren korrelieren, wie es bei unserem Beispiel *L. a. agilis* und *L. a. chersonensis* der Fall war, und wesentlich zur Stützung und Abrundung der ökologischen Befunde beitragen.

Anwendungsbeispiele

Um das Gesagte anschaulicher zu machen, sei nochmals auf die angesprochenen sowie auf zwei weitere Beispiele eingegangen:

Bei *L. agilis* käme, gemäß dem hier vorgeschlagenen Konzept, der nominellen Unterart *L. a. bosnica* Schreiber kein Unterartstatus im Sinne einer Divergenz gegenüber der Nominatform zu, denn diese aus den Gebirgen des Balkans beschriebene Form fügt sich als montaner Südrandabschluß in den ökologischen Klin der Nominatform ein und ordnet sich ihrem Euryözie-Zentrum zu. Andererseits tauchen ihre dort zwar gehäuft auftretenden Diagnosemerkmale (Postnasalkonfiguration, durchgehende Vertebralnie) vereinzelt auch in weiten Teilen des übrigen Areals der Nominatform auf. Genau dasselbe gilt für die pyrenäischen Montanpopulationen, die kürzlich (PALACIOS y CASTROVIEJO 1975) mit einem eigenen Trinomen (*L. a. garzoni*) belegt wurde, deren Zuordnung ebenfalls zum Euryözie-Zentrum der Nominatform aber bereits experimentell getestet wurde (vgl. oben).

Eine erneute Interpretation von Verbreitung und Biotopwahl der Brandmaus (BÖHME 1977) im europäischen Maßstab ergab auch hier ein weitergehendes Verständnis für die erfolgten innerartlichen Entwicklungsprozesse. Die Nominatform mit Euryözie-Zentrum im östlichen Europa und stenökem Verhalten an der Nordseeküste wird nach Süden bereits in der ČSSR wieder stenök, entsprechend dem ökologischen Klin hier hygrotrop. Auf dem Balkan dagegen wird sie erneut euryök, so daß von einem zweiten Zentrum in Europa gesprochen werden kann. Dies beleuchtet die subspezifische Eigenständigkeit von *A. a. kahmanni* Malec und Storch besser als ihre bisherige morphologische Begründung.

Im Falle der Nordischen Wühlmaus (*Microtus oeconomus* Pall.) haben wir einen weiteren Kleinsäuger, der im Zentrum seines Areals ein Charaktertier feuchter Gebiete ist. In Schleswig-Holstein in historischer Zeit offenbar ausgestorben (REICHSTEIN 1970), hält sich die Art in niederländischen Reliktvorkommen (z. B. Texel), wo sie Feuchtstellen meist meidet und Sanddünenbewohner geworden

ist. Diese Population, die ebenfalls mit einem eigenen Namen (*arenicola* Sélys-Longchamps) belegt wurde, demonstriert die scheinbare Paradoxie, daß eine feuchtigkeitsliebende Art unter besonders feuchten Klimabedingungen zu einem auf trockenen Plätzen lebenden Tier wird (vgl. auch NIETHAMMER 1976:53 über *A. agrarius*). Sie muß also gerade wegen ihrer abweichenden Ökologie nicht als speziell angepaßte eigenständige Form, sondern als klimakompensierender Reliktbestandteil der weiter östlich geschlossen verbreiteten Form betrachtet werden, deren Euryözie-Zentrum sie als stenöke Randform, hier isolierte Reliktform zuzuordnen ist. Oder anders herum gesagt: Hätte sie unter den dortigen Klimaverhältnissen dieselbe Ökologie wie die östliche Form, wäre das ein Hinweis auf eine erfolgte Sonderanpassung und Eigenständigkeit!

Als zusätzliches Reptilienbeispiel ist die Smaragdeidechse (*Lacerta viridis* Laur.) aufschlußreich. Sie zeigt im Grunde dieselbe Situation wie die Zauneidechse, nur nach Süden verschoben. Sie ist in der DDR stenök, wird über ihr osteuropäisches euryök besetztes Arealzentrum in SO-Europa ebenfalls zum Gebirgstier (Griechenland) und besitzt in Gestalt ihrer Unterart *meridionalis* Cyrén eine verschieden adaptierte Form, die in Thrakien und Kleinasien wieder eine große ökologische Valenz, also ein eigenes Euryözie-Zentrum, demonstrieren kann. Die stenöken Reliktformen in der DDR sind heute bis auf einen erloschen, und zwar sind sie aufgrund langfristiger klimatischer Änderungen ausgestorben, wie PETERS (1970a) zeigen konnte. Das heißt: wie bei den anderen Beispielen war eine (plastische oder selektive) Anpassung an die neuen Bedingungen im entsprechenden Zeitraum nicht möglich! Gälten die Aussterbensursachen (Atlantisierung, schneearme Winter), die für die mitteleuropäischen Populationen zweifellos stimmen, für deutsche Smaragdeidechsen allgemein, so müßten die westdeutschen, rheinischen Vorkommen längst erloschen sein. Sie sind es aber nicht! Denn abgesehen von anthropogenen Beeinträchtigungen gibt es im Rheintal noch durchaus intakte Populationen. Dies muß, nach unserem Denkmodell, bedeuten, daß dort eine von den östlichen verschiedene, nämlich atlantisch adaptierte Form lebt. Versuchen wir, hiermit die morphologischen Befunde zu korrelieren, die MERTENS und SCHNURRE (1949) erarbeitet haben, so lesen wir (l. c.: 15): „Wenn man . . . von der Nominatform eine deutsche Population abtrennen wollte, so müßte es die rheinische sein! Da aber . . . die Unterschiede offenbar durch die alpinen Stücke verwischt werden, empfiehlt es sich, davon zunächst auch Abstand zu nehmen.“

Interpretieren wir nun das Areal beider Formen ökologisch, so wird auffällig, daß die östliche kontinentale Form, durch die Terra typica Wien der Art *L. viridis* als Nominatform ausgewiesen, ein osteuropäisches Euryözie-Zentrum besitzt. Die rheinische Form dagegen zeigt Anschluß an die französischen Populationen, wo sich ein eigenes Euryözie-Zentrum im atlantischen Klimabereich findet. Historisch interpretiert, wird auch die Herkunft der rheinischen Eidechsen über Rhönetal und Burgundische Pforte als atlantomediterran deutlich.

Sollte sich diese Hypothese durch das Experiment sichern lassen – eine VT-Analyse französischer und rheinischer Exemplare einerseits, mitteleuropäischer und österreichischer andererseits ist in Vorbereitung –, müßten die westdeutschen Populationen von der Nominatform getrennt werden, wobei der Name *bilineata* Daudin zu revalidieren wäre; die die Diagnosemerkmale „verwischenden“ alpinen Stücke könnten sich als echte Intergrades herausstellen.

Der hier zur Diskussion gestellte Grundgedanke, Unterarten über ökologisch-physiologische Merkmale zu definieren, die Rückschlüsse auf erfolgte historische Divergenz zulassen, führt auch zu einem terminologischen Vorschlag: Arten, die in divergenten, historisch interpretierbaren Unterarten existieren, sollten im Sinne von DE LATTIN (1967) als „polyzentrische“ Arten bezeichnet werden, da dieser Terminus sowohl auf die rezent zu ermittelnden Euryözie-Zentren als auch auf die dahinter stehenden historischen Ausbreitungs-Zentren abhebt. Er ist daher dem gemeinhin benutzten und der statischen, typologischen Vorstellung entlehnten Terminus „polytypisch“ entschieden vorzuziehen.

Die Grenzen des Konzepts

Zahlreiche Arten entziehen sich jedoch oft einer historischen Interpretation und der hier vorgeschlagenen Gedankenführung, so daß das zur Diskussion gestellte Konzept bei ihnen versagt: die inselbewohnenden Arten. Besonders die mediterranen Inseleidechsen sind ein bekanntes Beispiel für die übergebührlige Aufspaltung in nominelle Unterarten, deren Validität völlig von der subjektiven Meinung der Bearbeiter abhängt; sie sind im wahrsten Sinne des Wortes polytypisch!

Etwas anders liegt der Fall jedoch bei den sogenannten Montanformen, bei denen wir zwischen zwei grundverschiedenen Phänomenen unterscheiden müssen, wie PETERS (1970b:222) am Beispiel des kubanischen Iguaniden *Anolis cyanopleurus* dargetan hat:

- a. Die ... montanen Populationen sind rezente Isolate eines älteren Populationsverbandes, der möglicherweise in kühleren Zeiträumen (Pleistozän) auch die Täler bevölkerte. Sie sind somit einheitlichen genotypischen Ursprungs.
- b. Die Montanpopulationen, ... sind sogenannte 'Ökotypen', das heißt an ihre besonderen Umweltverhältnisse adaptierte Zustandsformen der 'normal' ... gefärbten Art, mehrfach und parallel hervor gebracht und hervorgegangen aus den benachbarten Populationen in den Tallagen und also mit diesen durch ständige Gendrift verbunden."

Im ersten Falle ähnelt die Situation montaner Inseln derjenigen echter Inseln, besonders kleinerer Eilande, so daß die Suche nach Euryözie-Zentren hier meist zum Scheitern verurteilt ist. Diejenigen Montanformen jedoch, die wie im zweiten Falle Bestandteile weiträumig verbreiteter, auch Flachländer besiedelnder Arten sind, bieten durchaus die Möglichkeit, sie als Ökotypen, also taxonomisch irrelevante Phänomene zu entlarven, wenn sie sich als Randformen in ökologische Kline einordnen und zu Euryözie-Zentren in Beziehung setzen lassen.

Ergänzend sei eingefügt, daß unsere Gedanken sich auch auf Vogelbeispiele anwenden lassen. Als Beispiel mag die afrikanische Campephagide *Coracina caesia* (Lichtenstein) stehen, „in der von Südafrika bis Südrhodesien vorkommenden Nominatrasse ein Niederungsbewohner, in den nördlich davon gelegenen Gebieten dagegen ein Vogel der Montanwaldungen“ (EISENTRAUT 1973:172). Ihre verschiedenen nominellen Unterarten („Montanrassen“) können nun ebenfalls als klimakompensierende Bestandteile der Nominatform gedeutet werden.

Schlußbemerkung

Vor allem das Problem der Inselformen zeigt also, daß eine umfassende objektive Definition der Unterart auch weiterhin ein Desiderat bleiben muß. Doch erinnern wir uns, daß auch der biologische Artbegriff von ähnlichen Einschränkungen (auf zweigeschlechtige rezente Arten) betroffen, also nicht allumfassend ist (vgl. Kap. Der hist. Aspekt). Als Einstieg jedoch, sich einem derartigen Ziel zu nähern, erscheint die Betrachtung der Biotopwahl weiträumig verbreiteter Festlandsarten im Hinblick auf Euryözie-Zentren zur Erschließung innerartlicher Divergenz nützlich. Die Voraussetzung dazu, eine äußerst enge Abhängigkeit vom Standortklima, ist bei poikilothermen Arten gegeben, wie die Eidechsenbeispiele gezeigt haben. Bei Amphibien, von denen sich in Europa eine ganze Reihe von Arten ebenfalls für eine exemplarische Darstellung unserer Gedanken eignen würde, kommt als zusätzlicher, die Deutung ihrer Areale und Habitate komplizierender Faktor noch die Gewässerbindung und die grundverschiedene Ökologie ihrer larvalen Zustandsformen hinzu.

Besonders erstaunlich ist jedoch, daß auch homoiotherme Tiere, wie die Kleinsäugerbeispiele gezeigt haben, ebenso empfindlich wie poikilotherme und teils in überraschender Parallelität zu ihnen (*Apodemus agrarius* – *Lacerta agilis*) die jeweiligen Standortklimate zu kompensieren gezwungen sind.

Dabei ist für weitere Überlegungen festzuhalten, daß derartige Kompensationen auch jahreszeitlich bedingt auftreten können; daß sie aber nicht nur ökologischer, sondern auch ethologischer Natur sein können: z. B. sind die dämmungsaktiven Reptilien Blindschleiche (*Anguis fragilis* L.) und Kreuzotter (*Vipera berus* L.) am Nordrand ihrer Areale oder in Gebirgslagen imstande, durch Verlegung ihrer Aktivitätsphase standortklimatische Nachteile auszugleichen (CLOUDSLEY-THOMPSON 1971).

Betrachten wir zum Schluß, was MAYR (1975:129) jüngst zum Thema Unterarten und Ökologie gesagt:

„Ökologische Unterschiede zwischen Unterarten kommen häufig vor. So unterscheiden sich lokale Populationen der meisten weitverbreiteten Arten in ihrer Ökologie, – eine Feststellung, die vor allem für periphere Isolate zutrifft.“

Abgesehen von der hier erfolgten Gleichsetzung von Unterart und Lokalpopulation – im eingangs zitierten MAYR'schen (1942) Satz bezeichnen beide Begriffe noch etwas Verschiedenes –, ist das KÜHNELT'sche Prinzip der regionalen Stenözie hier außer acht gelassen bzw. mißdeutet worden. Denn es besteht ja gerade nicht in der Verabsolutierung ökologischer Abweichungen peripherer Isolate, sondern in deren relativierender Bewertung als kompensierende Bestandteile ökologischer Kline, deren jeweils zugehörige Euryözie-Zentren gesucht werden müssen. Demzufolge stellt auch nicht jedes geographische Isolat, wie MAYR (l. c. : 52) behauptet, „eine beginnende Art“ dar, sondern gerade periphere Isolate sind oftmals, wie unsere Beispiele zeigen sollten, nur kompensier-, aber nicht wandlungsfähige Reliktposten und daher zum Aussterben verurteilt. „Beginnende Arten“, als eigenständige Evolutionseinheiten, sind sie in diesen Fällen nicht!

Wie im Titel dieser Arbeit betont, stellen die hier vorgetragenen Gedanken lediglich einen theoretischen Ansatz dar, der vielleicht als einer von mehreren möglichen Wegen diskussionswürdig und gangbar ist. Es wäre nun Sache ökologischer, aber auch experimentell-taxonomischer Forschung, ihn durch weitere Argumente zu stützen, oder aber zu widerlegen.

Zusammenfassung

1. Noch heute steht das Subspezies-Konzept, wie es in der Definition von MAYR (1975) zum Ausdruck kommt, auf einer subjektiven, einer theoretischen Grundlage entbehrenden Basis.
 2. Dies ließe sich ändern, wenn man die Subspezies nicht nur als räumliches, sondern auch als zeitliches Phänomen versteht.
 3. Sie muß dort gesucht werden, wo eine innerartliche evolutive Divergenz, die zumindest potentiell zu neuen Arten führen kann, auftritt (Art in statu nascendi).
 4. Merkmale, die solche innerartlichen Divergenzen erkennen lassen, müssen bedeutsam für das Vorschreiten der Evolution, d. h. selektiv wirksam sein (Adaptivmerkmale). Das trifft auf physiologische und ökologische Merkmale eher zu als auf ihre morphologischen Begleitmerkmale.
 5. Theriologische und herpetologische Beispiele zeigen, daß das KÜHNELT'sche Prinzip der regionalen Stenözie ein derartiges ökologisches Kriterium darstellt. Es erweist sich als ein nicht auf Artniveau, sondern auf einer innerartlichen Ebene konstantes Phänomen.
 6. Daher wird vorgeschlagen, die bisher auf keine innerartliche Ebene fixierte Kategorie Subspezies auf die real existente Ebene des KÜHNELT'schen Prinzips zu projizieren und damit auf eine weniger willkürliche Basis zu stellen.
 7. Die mögliche Anwendung des vorgeschlagenen Konzepts wird an Beispielen erläutert. Dabei wird angeregt, nachweislich in divergenten Unterarten existierende Arten als „polyzentrisch“ (sensu DE LATTIN), und nicht als „polytypisch“ zu bezeichnen.
 8. Das vorgeschlagene Konzept ist vorläufig nur auf weitverbreitete Festlandsformen, nicht aber auf Inseln anwendbar. Bei Montanformen kann es helfen, zwischen echten Montan(insel)formen und Ökotypen zu unterscheiden.
 9. Hervorzuheben ist die Parallelität, mit der poikilotherme und homoiotherme Arten auf Klimabedingungen reagieren und sie kompensieren. Ihre Randisolate haben oft Reliktcharakter und sind im Aussterben begriffen. Daher kann nicht jedes Isolat grundsätzlich als potentielle „beginnende Art“ aufgefaßt werden.
- Ökologische und experimentell-taxonomische Forschungen haben den hier vorgetragenen theoretischen Ansatz zu prüfen.

Summary

Kühnel's principle of regional stenocy and its bearing on the subspecies problem: a theoretical approach

1. The subspecies concept as defined by MAYR (1975) and generally accepted at the present time is arbitrary, subjective and lacking a precise theoretical basis.
2. This concept may be improved if the subspecies is recognized as a phenomenon not only in space but also in time.
3. The term subspecies must be restricted only to those situations in which intra-specific evolutionary divergence can potentially give rise to new species.

4. Characters expressing these intra-specific divergences should be adaptive characters necessary for the evolutionary process. This is true for physiological and ecological characters rather than for morphological ones.
 5. Theriological and herpetological examples demonstrate that KÜHNELT's principle of regional stenoecy is such an ecological criterion. This principle states that individuals of a species can occupy a greater variety of habitats in the center of the species range (euryoec) than towards the periphery (stenoec). The discussed examples suggest however that this principle is a constant phenomenon not at the species level, but at a lower level.
 6. Therefore it is proposed to bring the category subspecies in coincidence with the really existant level of KÜHNELT's principle, thus making the category less arbitrary.
 7. The application of this proposed concept is illustrated by several examples. Those species which are comprised of demonstrably divergent subspecific populations should be named "polycentric" rather than "polytypic".
 8. The proposed concept is apparently applicable only to widely distributed mainland forms and not to insular forms. When discussing montane populations, insular and ecotypic forms can however be better distinguished.
 9. The interesting parallelism of adaptation and compensation to similar climatic conditions of both poikilotherm and homoiotherm species is pointed out. It is suggested that peripheral isolates are most often relictual and in process of extinction because of environmental change. Therefore it is not generally possible to interpret every isolate as a "beginning species".
- The taxonomic applicability of the theoretical approach presented here must be tested by ecological and experimental research.

Résumé

Le princip de la sténoecie régionale selon Kühnelt et son importance pour le problème de la sus-espèce: une approche théorique

1. La conception de la sous-espèce défini par MAYR (1975) et presque généralement acceptée actuellement, nous semble arbitraire, subjective et sans base théorique suffisamment précise.
2. Cette conception peut être améliorée si la sous-espèce est regardée non seulement comme un phénomène spatial, mais aussi temporel.
3. Le terme sous-espèce devrait être limité aux cas où une divergence évolutive au niveau intraspécifique pourrait finir dans la formation d'espèces séparées.
4. Les caractères manifestants cette divergence intraspécifique par nécessité seront des caractères adaptives importants pour le procès évolutive. Cela s'applique plutôt aux caractères physiologiques et écologiques qu'aux caractères morphologiques.
5. L'auteur est de l'avis que le principe de la sténoecie régionale selon KÜHNELT est un tel critère écologique. Ce principe dit qu'une espèce peut peupler une plus grande variété de biotopes au centre de son aire de répartition («euryoecique») que vers la périphérie («sténoecique»). Les exemples discutées suggèrent que ce principe est un phénomène constant plutôt au niveau infra-spécifique qu'au niveau d'espèce.
6. L'auteur fait la proposition de mettre cette catégorie en concordance avec le niveau du principe de KÜHNELT qui a une existence réelle. Ceci rend la catégorie sous-espèce moins subjective.
7. L'application de la conception proposée est illustrée par quelques exemples. Les espèces composées de populations apparemment divergentes au niveau de sous-espèce devraient être appellées plutôt «polycentriques» que «polytypiques».
8. La conception proposée s'applique aux formes largement distribuées sur les continents mais pas encore à des formes insulaires. Elle peut-être utile en tranchant la question de distinguer d'entre écotypes et formes «insulaires» limitées aux massifs de montagnes.
9. On démontre une parallèle intéressante d'entre espèces poikilothermes et homéothermes s'adaptants à des conditions climatiques similaires et de leur mode d'y réagir. L'auteur suggère que les isolats périphériques sont plus souvent rélictaires et en voie d'extinction par cause de changements climatiques. Par conséquence il n'est toujours conseillé de regarder les isolats marginales comme espèces «in statu nascendi».

La question si cette approche avancée ici est plus généralement applicable sera à examiner par des recherches écologiques et expérimentales.

Literatur

- BISCHOFF, W., 1970: Zur innerartlichen Stellung der masurischen Zauneidechsen. *Aquar. Terrar.* 17, 305-309.
- BÖHME, W., 1977: *Apodemus agrarius* – Brandmaus. In: *Handbuch der Säugetiere Europas*. Hrsg. von J. NIETHAMMER; F. KRAPP. Wiesbaden: Akadem. Verlagsges. Bd. 1 (im Druck).

- BÖHME, W.; REICHSTEIN, H., 1966: Zum Vorkommen und zur Verbreitung der Brandmaus, *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771), am NW-Rande ihres europäischen Areals. Zool. Anz. 177, 319–329.
- – 1967: Ist die Brandmaus, *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) ein stenökes Säugetier? Z. Säugetierkunde 32, 176–178.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L., 1971: The temperature and water relations of reptiles. London: Mellow.
- EISENTRAUT, M., 1973: Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. Bonn. Zool. Monogr. 3, 1–428.
- FUHN, I. E.; VANCEA, S., 1964: Die innerartliche Gliederung der Zauneidechse (*Lacerta agilis*) in Rumänien (Reptilia, Lacertidae). Senck. biol. 45, 469–489.
- HERRE, W., 1961: Der Art- und Rassebegriff. In: Handbuch der Tierzucht. Hamburg und Berlin: Paul Parey, Bd. 3, 1–24.
- 1964: Zur Problematik der innerartlichen Ausformung bei Tieren. Zool. Anz. 172, 403–425.
- KALABUCHOV, N. I., 1960: Die Entstehung von ökologisch-physiologischen Besonderheiten nahestehender Tierformen als Anfangsetappe einer Divergenz. In: Die Evolution physiologischer Funktionen. Moskau-Leningrad. AN SSSR, 222–228 (russ.).
- KASCHKAROW, D. N., 1939: Verläuft die Evolution adaptiv und was ist unter Artmerkmalen zu verstehen? Zool. J. 18, 612–630 (russ.).
- KÜHNELT, W., 1943: Die Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere. Biol. gener. 17, 106–146.
- LATTIN, G. DE, 1967: Grundriß der Zoogeographie. Stuttgart: Fischer.
- MAYR, E., 1942: Systematics and the origin of species. New York: Columbia Univ. Press.
- 1975: Grundlagen der zoologischen Systematik. Hamburg: Parey.
- MAYR, E.; LINSLEY, E. G.; USINGER, R. I., 1953: Methods and principles of systematic zoology. New York, Toronto, London.
- MERTENS, R.; SCHNURRE, O., 1949: Eidonomische und ökologische Studien an Smaragdeidechsen Deutschlands. Abh. Senck. naturf. Ges. 481, 1–28.
- NIETHAMMER, J., 1976: Die Verbreitung der Brandmaus (*Apodemus agrarius*) in der Bundesrepublik Deutschland. Acta Sc. Nat. Brno, 10, 43–55.
- PALACIOS, F.; CASTROVIEJO, J., 1975: Descripción de una nueva subespecie de lagarto ágil (*Lacerta agilis garzoni*) de los Pirineos. Doñana Acta Vertebr. 2, 5–24.
- PETERS, G., 1959: Zur Taxonomie und Ökologie der Zauneidechse zwischen Peipus- und Onega-See. Zool. Beitr., N. F. 4, 205–232.
- 1964: Studien zur Taxonomie, Verbreitung und Ökologie der Smaragdeidechsen, III. Die orientalischen Populationen von *Lacerta trilineata*. Mitt. Zool. Mus. Berlin 40, 186–250.
- 1970a: Studien zur Taxonomie, Verbreitung und Ökologie der Smaragdeidechsen, IV. Zur Ökologie und Geschichte der Populationen von *Lacerta v. viridis* (Laurenti) im mitteleuropäischen Flachland. Beitr. Tierwelt der Mark 7, 49–119.
- 1970b: Zur Taxonomie und Zoogeographie der kubanischen anolinen Eidechsen (Reptilia, Iguanidae). Mitt. Zool. Mus. Berlin 46, 197–234.
- REICHSTEIN, H., 1970: Zum Vorkommen der Nordischen Wühlmaus, *Microtus oeconomus* (Pallas, 1776) in historischer Zeit in Schleswig-Holstein (Norddeutschland). Z. Säugetierkunde 35, 147–159.
- TERENTJEW, P. W., 1957: Über die Anwendbarkeit des Subspeziesbegriffes bei der Untersuchung der intraspezifischen Variabilität. Vestn. Univ. Leningrad 21, 75–81 (russ.).
- TIMOFFEV-RESSOVSKY, N. W.; JABLOKOV, A. N.; GLOTOV, N. V., 1977: Grundriß der Populationslehre. Jena: Fischer.
- WILSON, E. O.; BROWN, W. L., 1953: The subspecies concept and its taxonomic application. Syst. Zool. 2, 97–111.

Anschrift des Verfassers: Dr. WOLFGANG BÖHME, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn