

Das Problem der Hierarchie innerartlicher Gruppierungen*

Von

W. BÖHME

Abstract: Within a species one can often distinguish between groupings which correspond to objectively different levels of differentiation. The level of these differentiations may vary between semispecies and local population rank. On the other hand the zoological system supplies us with only one category for the nomenclatorial expression of infraspecific relative relationship. Several examples taken from the European herpetofauna are used to demonstrate the absurdity of infraspecific concepts currently accepted for many European, especially Mediterranean reptile species. An alternative to this unsatisfactory situation would be the concept of "megasubspecies" as developed by American ornithologists. This concept would allow to express infraspecific relationship also in herpetology better than before, but nevertheless in harmony with the International Code of Zoological Nomenclature.

Mit meinen Ausführungen über die Hierarchie innerartlicher Gruppierungen knüpfte ich an einige Gedanken an, die ich über das Subspezies-Problem geäußert habe (BÖHME 1978, 1979, 1981a). Die heute noch immer weithin akzeptierte Definition des Begriffes Subspezies geht vor allem auf die Arbeiten von Ernst MAYR und seiner Schule zurück und lautet in der jüngsten Fassung (MAYR 1975: 45): "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". Abgesehen davon, dass diese Definition der Subjektivität und Willkür des Taxonomen allen Spielraum lässt, scheint mir ein schwerwiegender Mangel zu sein, dass hier der Begriff Unterart auf eine strikt räumliche Dimension reduziert wird. Damit wird ausgerechnet derjenige Bereich, in dem Evolution, also Artbildung wirklich verläuft, aus dem ja historisch angelegten Natürlichen System der Zoologie herausgenommen! Die einzige für diesen Bereich verfügbare Kategorie, nämlich die Subspezies, wird somit der historischen Betrachtungsweise entzogen!

Dies war bei MAYR nicht immer so. In seinem älteren Werk (MAYR 1942: 172) können wir nachlesen: "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..." etc. Das heisst, dass hier

* Als Vortrag gehalten auf der Ersten Herpetologischen Konferenz Sozialistischer Länder am 26. August 1981 in Budapest.

1. die Unterart auch als zeitliches Phänomen aufgefasst wurde, und
2. zwischen zwei hierarchisch verschiedenen innerartlichen Gruppierungen differenziert wird, nämlich der Lokalpopulation und der Unterart.

Diese fortschrittlichen zwei Punkte sind leider in MAYR's späteren Arbeiten verlorengegangen; die Begriffe Lokalpopulation und Unterart werden (z.B. MAYR 1975: 129) vermengt und schliesslich damit implicite auch gleichgesetzt (vgl. BÖHME 1978: 264).

Es ist nötig, zum Verständnis des Folgenden schon Gesagtes zu rekapitulieren. Ich habe also versucht, beeinflusst von den theoretischen Erörterungen zum Subspezies-Problem bei PETERS (1964), das räumliche Unterart-Konzept wieder um die historische Dimension zu erweitern und im Einklang mit TIMOFEJEV-RESSOVSKY, JABLOKOV und GLOTOV (1977: 197) "als Artbildung diejenigen Prozesse (zu) bezeichnen, die zur Entstehung einer ständigen reproduktiven biologischen Isolation zwischen zwei (oder mehr) divergierenden Formen führen". Ich suche also dort nach dem Wesen der Unterart, wo sich innerartlich eine solche divergierende Entwicklung anbahnt. Demzufolge habe ich auch versucht, ein Phylogramm zu entwerfen, das beide Dimensionen, nämlich die räumliche und die zeitliche, ausdrückt (vgl. die Erläuterungen hierzu bei BÖHME 1978: 258, Abb. 1).

Bei der Frage, welche Merkmale nun eine solche erfolgte Divergenz anzeigen, vertrat und vertrete ich die Meinung, dass physiologische und ökologische Merkmale morphologischen häufig überlegen sind, da sie für das Tier selbst oft eine weitaus essentiellere Bedeutung haben. Dabei stiess ich auf eine konstante, reale Gesetzmässigkeit, nämlich das KÜHNELT'sche Prinzip der regionalen Stenozie, das sich bei weitverbreiteten Festlandsarten als Parameter und Anzeiger erfolgreicher Divergenz gut eignet (BÖHME 1978). Ich habe aber (l.c.) einräumen müssen, dass dieses Konzept bei Inselformen im allgemeinen versagt, obwohl gerade die Problematik der Inselformen der europäischen Herpetologie die kompliziertesten systematischen und taxonomischen Aufgaben stellt. Das Problem einer allgemein gültigen Unterart-Konzeption bleibt daher nach wie vor ein Desiderat.

BEISPIELE REIN TYPOLOGISCH AUFGETEILTER REPTILIENARTEN

Dennoch treten nach dem bisher Gesagten so eklatante Widersinnigkeiten in der taxonomischen Konzeption vieler Arten auf, dass eine wenn auch nur leichte Verbesserung der Situation schon als Fortschritt erscheint. Dies betrifft vor allem Formen, die über Festlandsgebiete und Archipele verbreitet sind. Hier herrscht gewöhnlich die grösste Variation und Heterogenität, was den hierarchischen Rang der einzelnen Populationen bzw. Populationsgruppen innerhalb derselben Art angeht. Beispiele geradezu absurder Unterartgliederungen im Mittelmeerbereich sind:

- Hemidactylus turcicus: Von Spanien und Marokko bis in den Nahen Osten hinein werden alle Populationen der Nominatform zugerechnet (MERTENS & WERMUTH 1960: 79, SALVADOR 1981: 99). Nur auf der Insel Addaya Grande, einem Eiland vor der Küste der Baleareninsel Menorca, lebt H.t. spinalis als einzige weitere Unterart. Das heisst, Tiere aus Spanien, Syrien und Menorca werden derselben Unterart zugeschlagen, während die Population des einen Steinwurf von Menorca entfernten Addaya Grande-Eilands einer anderen zugehören sollen!

- Psammmodromus algirus: Eine neue Bearbeitung hat gezeigt, dass die nominellen Unterarten keta-mensis und nolli Zeichnungsphasen sind, weshalb die Populationen Nordwestafrikas, der Iberischen Halbinsel und Südfrankreichs unterartgleich sind (BÖHME 1981 b). Dies Areal schliesst unter anderem auch den Galita-Archipel vor der Nordküste Tunesiens ein, wo nur auf einer der Inseln, nämlich Galitone, der melanistische P.a. doriae lebt, der deswegen als Unterart Nummer zwei betrachtet wird.

- Vielleicht noch extremer ist das Beispiel Natrix tessellata: Diese Schlange ist vom Rheinland (Bundesrepublik Deutschland) bis weit nach Zentralasien hinein verbreitet, im Südosten bis Pakistan, und wird als monotypisch angesehen. Nur auf einer kleinen Insel im Schwarzen Meer vor der Küste Bulgariens lebt N.t. heinrothi, wiederum ein Schwärzling.

An diesen Beispielen, die sich ohne Schwierigkeit vermehren liessen, wird deutlich, dass hier Lokalpopulationen (!!), durch Gendrift-Effekte typologisch verändert, weit überbewertet worden sind und in keiner Weise mit echt divergenten Festlandsunterarten, z.B. denen von Lacerta agilis, verglichen werden können. Sie stellen ein hierarchisch verschiedenes Gruppen-Niveau dar!

Als Beispiele von Arten, die wirklich eingehend in ihrer innerartlichen Variation untersucht, d.h. wirklich revidiert sind, nenne ich hier:

1. Die orientalischen Populationen von Lacerta trilineata als Beispiel einer Festlandsart (PETERS 1964), wobei ich die instruktive Graphik der tatsächlichen hierarchischen Beziehungen innerhalb der orientalischen Populationen dieser Art hier nochmals abbilde (Abb 1), sowie

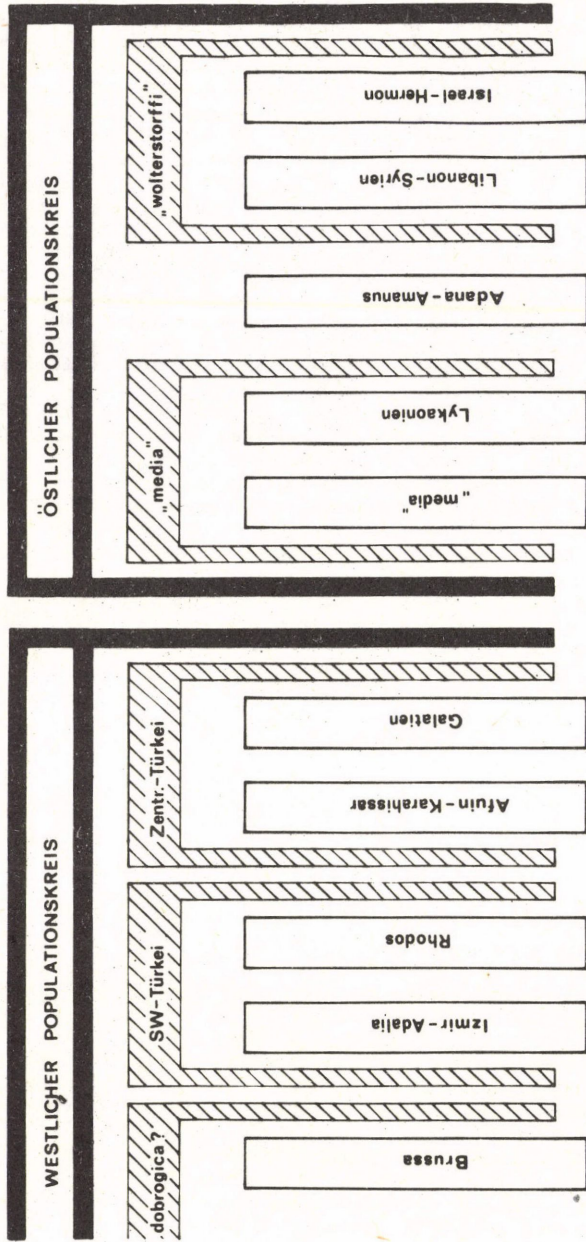


Abb. 1. Die hierarchischen Beziehungen innerhalb der orientalischen Populationen von *Lacerta trilineata*. Umgezeichnet n. PETERS (1964). Zeichn.: Mus. Koenig (U.BOTT)

2. Podarcis pitvusensis als Beispiel einer Inselart, wo eine moderne statistische Analyse (CIRER 1981) die wirklich verwickelten hierarchischen Beziehungen einzelner Mikro-Inselpopulationen eindrucksvoll darstellt, hier wiedergegeben als Abb. 2. Es liegt nun, wie eingangs gesagt, im subjektiven Ermessen des Taxonomen, wo, d.h. auf welcher Ebene er den Schnitt der Kategorie Unterart ansetzen will. Die konservativen Beschreiber von insularen Unterarten (= Inselrassen) tun dies am Beispiel zwei ganz unten, während, um eine Vergleichbarkeit zu Festlandsunterarten zu erreichen, dieser Schnitt sehr viel höher angesetzt werden muss, wie Frau CIRER (l.c.) es auch tut.

Ein weiteres Beispiel soll das Dilemma noch einmal verdeutlichen, weil es dafür besonders gut geeignet ist. Dabei spielt es eine weniger wichtige Rolle, ob der dem Beispiel zugrunde liegende Tatbestand völlig abschliessend gesichert ist oder nicht. Auf den Inseln Korsika und Sardinien sowie auf den sie umgebenden Eilanden lebt eine Mauereidechse, die - in der klassischen BOULENGER'schen "Lumping"-Ära - natürlich als Varietät von Podarcis muralis geführt wurde. Später erfuhr sie (KLEMMER 1957) eine Aufwertung zur Art, um ihr die abweichenden Randinselpopulationen, die Korsosardinien umgeben, als Unterarten zuordnen zu können. Sie wurde daher als eigener "Rassenkreis" gewertet: Podarcis tiliguerta, LANZA, CEI und CRESPO (1977) unterzogen nun diverse Lacerta- und Podarcis-Arten einer immunologischen Untersuchung, mittels der LIBRY'schen photonreflektrometrischen Technik, um die immunologische, also genetische Distanz zu ermitteln. Dabei kamen sie zu dem Ergebnis, dass P. tiliguerta als eigene Art zu hoch bewertet sei, und dass sie vielmehr mit P. muralis als artgleich betrachtet werden müsse. Hieraus ziehen die Autoren nun natürlich die nomenklatorische Konsequenz, die korsosardinischen Randisolate, bisher Unterarten von tiliguerta, anmehr als Unterarten von P. muralis zu bewerten, wobei die Form der Hauptinseln als eine ebensolche behandelt wird. Damit werden die Randinselformen ebenso wie die Hauptinsel mit festländischen Unterarten von P. muralis, z.B. albanica, hierarchisch in denselben Rang versetzt und gleichgeschaltet. Durch die Gleichschaltung dieser drei verschiedenen Phänomene wird Gleichrangigkeit in der innerartlichen Hierarchie vorgetäuscht, obwohl sie nicht vorhanden ist. Die Aufgabe moderner Nomenklatur, neben dem Ordnungsprinzip auch relative Verwandtschaft im Namen auszudrücken, schlägt in totale Verdunklung um.

Kürzlich tauchte ein ähnlich gelagerter Problemfall in der innerartlichen Gliederung der Ringelnatter (Natrix natrix) auf: NILSON und ANDREN (1981) trennten eine Inselpopulation (Gotland/Schweden) als eigene Unterart N. n. gotlandica ab und setzten sich gegen die Kritik von THORPE (zit. unter NILSON und ANDREN l.c.) zur Wehr, mit dem Hinweis, dass "the recognition of subspecies is always subjective" (l.c.: 371). Offenbar stiessen hier zwei verschiedene Grundauffassungen aufeinander, von denen eine (THORPE 1979) den Schnitt der Kategorie Unterart, wie ich es nenne, weiter oben ansetzt. Der Streit liesse sich wohl lösen, wenn man das verschiedene hierarchische Niveau der in Rede stehenden N. natrix-Taxa in die Diskussion einbezieht. Denn selbstverständlich hat die gotlandica-Form engere Verwandtschaftsbeziehungen zu nord- und mittel-europäischen als z.B. zu den tyrrhenischen oder ägäischen Populationen. Ihre trinominale Benennung täuscht aber Gleichrangigkeit zu jenen vor.

SCHLUSSFOLGERUNGEN

Aus dem durch die vorangegangenen Beispiele skizzierten Dilemma gibt es wahrscheinlich nur zwei Auswege:

1. Man streicht alle für Inselisolate vergebenen Trinomina und lässt sie in der Synonymie verschwinden, was ein sehr rigoroses und der Verständigung über die betreffenden Formen undienliches Vorgehen wäre, oder
2. Man passt das starre System den natürlichen Gegebenheiten an und ordnet das betreffende Inselisolat bzw. die lokale Population der als Unterart erkannten Form hierarchisch unter! Hierdurch gelangt man allerdings zu einem vierstelligen Namen, der nach den Internationalen Nomenklaturregeln unzulässig ist, obwohl er für unsere Beispiele einen weitaus höheren Erkenntnis- und Aussagewert bereits im wissenschaftlichen Tiernamen erbrächte.

Blickt man in andere Tiergruppen, z.B. in die der systematisch besonders gut analysierten Vögel, so ergibt sich, dass auch Bearbeiter dieser Tiergruppen vor den selben Problemen stehen. Hier waren es die amerikanischen Ornithologen AMADON und SHORT (1976), die einen Ausweg aus dem Dilemma wiesen, indem sie die hier Lokalpopulationen genannten hierarchisch niederen Phänomene unter der Bezeichnung "minor subspecies" zu einem hierarchisch höherwertigen Begriff der "Megasubspecies" zusammenfassten. Diesen Begriff setzen sie in der ausgeschriebenen wissen-



Abb. 2. Hierarchie-Schema der Affinitäten der einzelnen Inselisolate von Podarcis pitiusensis. Umgezeichnet n. CIRER (1981). Zeichn.: Mus. Koenig (U.BOTT)

schaftlichen Namensgebung in Klammern, woeruch er legalisiert wird und es möglich ist, ihm die Namen der "minor subspecies" (= Lokalpopulationen) nachzuordnen. Damit kommt ein de facto vier-, de jure jedoch dreistelliger Name zustande, der damit also regelkonform bleibt, dessen Aussagekraft aber gegenüber der heute verwendeten Verfahrensweise stark verbessert ist.

Es sei in diesem Zusammenhang daran erinnert, dass ähnliches schon länger im Bereich von Subgenus-Benennungen praktiziert wird: Durch das Einfügen eines Subgenus-Namens in einen dreiteiligen Namen wird ebenfalls eine faktische Vierstellung herbeigeführt, die jedoch durch das Benutzen von Klammern legitim und regelkonform bleibt.

Bei der Beurteilung des ganzen Problems ist es dabei von untergeordneter Bedeutung, ob man an dem von AMADON und SHORT (l.c.) vorgeschlagenen Begriff der Megasubspezies festhält oder nicht. Man kann statt dessen auch Termini wie "Unterartgruppe" verwenden (vgl. BEUTLER 1981). Entscheidender ist, dass das anthropogene Kategoriensystem nicht dazu dienen sollte, die erkannte Vielfalt der Natur und ihrer Phänomene in es hineinzupressen, sondern vielmehr sollte das System den Erkenntnissen über die Phänomene der Natur angepasst werden. Besonders prägnant hat dies PETERS (1971: 407) formuliert: "Systematik ist also keine Registratur, die Ordnung schafft, sondern eine Erkenntnis- und Arbeitsmethode, die Ordnung erforscht."

DANKSAGUNG

Hilfreiche Diskussionen zum Thema führte ich mit meinem Mitarbeiter Wolfgang BISCHOFF, Bonn. Anregung und Hilfe erhielt ich auch von den Ornithologen des Museums Koenig, Dr. H.-E. WOLTERS und Dr. K. L. SCHUCHMANN, sowie von dem ebenfalls mit theoretischer Systematik befassten Ornithologen Dr. J. HAFFER, Essen.

LITERATUR

- AMADON, D. & SHORT, L.L. (1976): Treatment of subspecies approaching species status. - Syst.Zool., 25: 161-167.
- BEUTLER, A. (1981): *Cyrtodactylus kotschyi* (Steindachner 1870) - Ägäischer Bogenfingergecko. - In: Böhme, W. (ed.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, 1: 53-74. - Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- BÖHME, W. (1978): Das Kühnelt'sche Prinzip der regionalen Stenözie und seine Bedeutung für das Subspezies-Problem: ein theoretischer Ansatz. - Z.zool.Syst. & Evolutionsforsch., 16: 256-266.
- BÖHME, W. (1979): Kühnelt's principle and the subspecies problem: a reply to L. Botosaneanu. - Z.zool.Syst. & Evolutionsforsch., 17: 243-246.
- BÖHME, W. (1981a): (ed.) Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, 1. - Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden: 520 pp.
- BÖHME, W. (1981b): *Psammmodromus algirus* (Linnaeus 1766) - Algerischer Sandläufer. - In: Böhme, W. (ed.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, 1: 479-491. - Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- CIRER, A.M. (1981): La lagartija Ibicenca y su círculo de razas. - Formentera (Cons.Ecol. Medi Ambient).
- KLEMMER, K. (1957): Untersuchung zur Osteologie und Taxonomie der europäischen Mauereidechsen. - Abh.senckenb.naturforsch.Ges., 496: 1-56.
- LANZA, B., CEI, J.M. & CRESPO, E.G. (1977): Immunological investigations on the taxonomic status of some mediterranean lizards (Reptilia Lacertidae). - Monit.zool.ital. (N.S.), 11: 211-221.
- MAYR, E. (1942): Systematics and the origin of species. - Columbia University Press, New York.
- MAYR, E. (1975): Grundlagen der Zoologischen Systematik. - Paul Parey Verlag, Hamburg.
- MERTENS, R. & WERMUTH, H. (1960): Die Amphibien und Reptilien Europas. - W. Kramer Verlag, Frankfurt/M.
- NILSON, G. & ANDREN, C. (1981): Morphology and taxonomic status of the grass snake, *Natrix natrix* (L.) (Reptilia, Squamata, Colubridae) on the island of Gotland, Sweden. With a comment by R.S. Thorpe, and a reply. - Zool.J.Linn.Soc., 72: 355-372.
- PETERS, G. (1964): Studien zur Taxonomie, Verbreitung und Ökologie der Smaragdeidechsen. III. Die orientalischen Populationen von *Lacerta trilineata*. - Mitt.zool.Mus.Berl., 40: 185-250.

- PETERS, G. (1971): Probleme der Taxonomie im Biologieunterricht (I). - Biologie in der Schule, 20: 401-412.
- SALVADOR, A. (1981): Hemidactylus turcicus (Linnaeus 1758) - Europäischer Halbfingergecke. - In: Böhme, W. (ed.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, 1: 84-107. - Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- THORPE, R.S. (1979): Multivariate analysis of the population systematics of the ringed snake, *Natrix natrix* (L.). - Proc.R.Soc.Edinb., 78(B): 1-62.
- TIMOFEJEV-RESSOVSKY, N.W., JABLOKOV, A.N. & GLOTOV, N.V. (1977): Grundriss der Populationslehre. - VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

Anschrift des Verfassers: Dr. W. BÖHME
Zoologisches Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
D-5300 Bonn
Adenauerallee 150-164
Bundesrepublik Deutschland

