

Mém. Biospéol., Tome XII, 1985.

DIE WEBERKNECHTE *SCOTOLEMON LESPESI* LUCAS UND *SCOTOLEMON*
LUCASI SIMON AUS DEN PYRENÄEN - ZWEI VALIDE ARTEN ?
 (ARACHNIDA : OPILIONES : PHALANGODIDAE)

von

J. MARTENS und M. LINGNAU

Johannes Gutenberg-Universität
 Institut für Zoologie
 Saarstrasse 21
 D-6500 Mainz.

I - EINLEITUNG

In den Ost-Pyrenäen kommen zwei nominelle Arten der Gattung *Scotolemon* LUCAS 1860 vor - *lespesi* LUCAS 1860 und *lucasi* SIMON 1872. Nach den klassischen Angaben lebt *lespesi* in Höhlen und Freiland, *lucasi* nur in Karsthöhlen (SIMON 1879). ROEWER (1923) verlegt beide Arten in die Ost-Pyrenäen-Höhlen (*lespesi* zusätzlich nach S-Italien/Aspromonte) und läßt (1935) sogar beide Arten in mehreren Höhlen syntop vorkommen. Nach jetzigem Verständnis ist *lespesi* eine Freilandform, *lucasi* eine der Pyrenäen-Karsthöhlen (JUBERTHIE 1964), die sich folglich ökologisch ausschließen. Beide gelten als valide Taxa, und es sollen auch äußerliche Merkmale vorhanden sein, die beide Arten trennen (SIMON 1879, ROEWER 1923, 1935). Andererseits ist es auffällig, daß beide Formen in weiten Teilen ihres Verbreitungsgebietes sympatrisch vorkommen. *Lespesi* dringt, das haben unsere Felduntersuchungen ergeben, bis fast in den Eingangsbereich der Höhlen vor, aber in den Höhlen selbst wird es von *lucasi* abgelöst. Sollten *lucasi*-artige Tiere immer wieder neu entstehen können, wenn *lespesi* vom Leben im Freiland zur Höhlenbesiedlung übergeht ? Dafür könnte sprechen, daß *lucasi* nur mäßig dem Höhlenmilieu angepaßt ist. Die Extremitäten scheinen gegenüber den Freiland-Populationen wenig verlängert ; die Pigmentierung des Körpers ist reduziert, doch sind Augen und Augenpigmente vorhanden.

II - METHODE

Wir versuchen in dieser Arbeit, von morphologischen Merkmalen und ihrer Variabilität und einfachen ökologischen Freilandbefunden (Freiland-Höhle) ausgehend, auf genetische Trennung von Populationen zu schließen. Letztlich soll entschieden werden, ob die beiden ökologisch unterschiedlichen Teilpopulationen zu zwei verschiedenen Biospezies zu rechnen sind.

Das zugrundeliegende Material stammt aus den Sammlungen JUBERTHIE (J) und MARTENS (M), sowie den Aufsammlungen von Monika LINGNAU (in 1980). Diese hat auch die gesamten Messungen durchgeführt, ebenso die Zeichnungen bis auf Abb. 1, Messungen mit Okular-Mikrometer in LEITZ-Binokular auf 0,1 mm Genauigkeit. Maße der Extremitäten sind am genauesten abgreifbar, gefolgt von denen des dorsalen Körperscutum und des gesamten Körpers. Je nach Füllung des Intestinum und des Uterus der ♀♀ unterliegt er stärkerer, zeitlich wechselnder individueller Variabilität.

Alle ökologischen Angaben beruhen, soweit nicht anders angegeben, auf eigenen Beobachtungen. Eigene Temperatur-Messungen wurden nicht durchgeführt ; hier

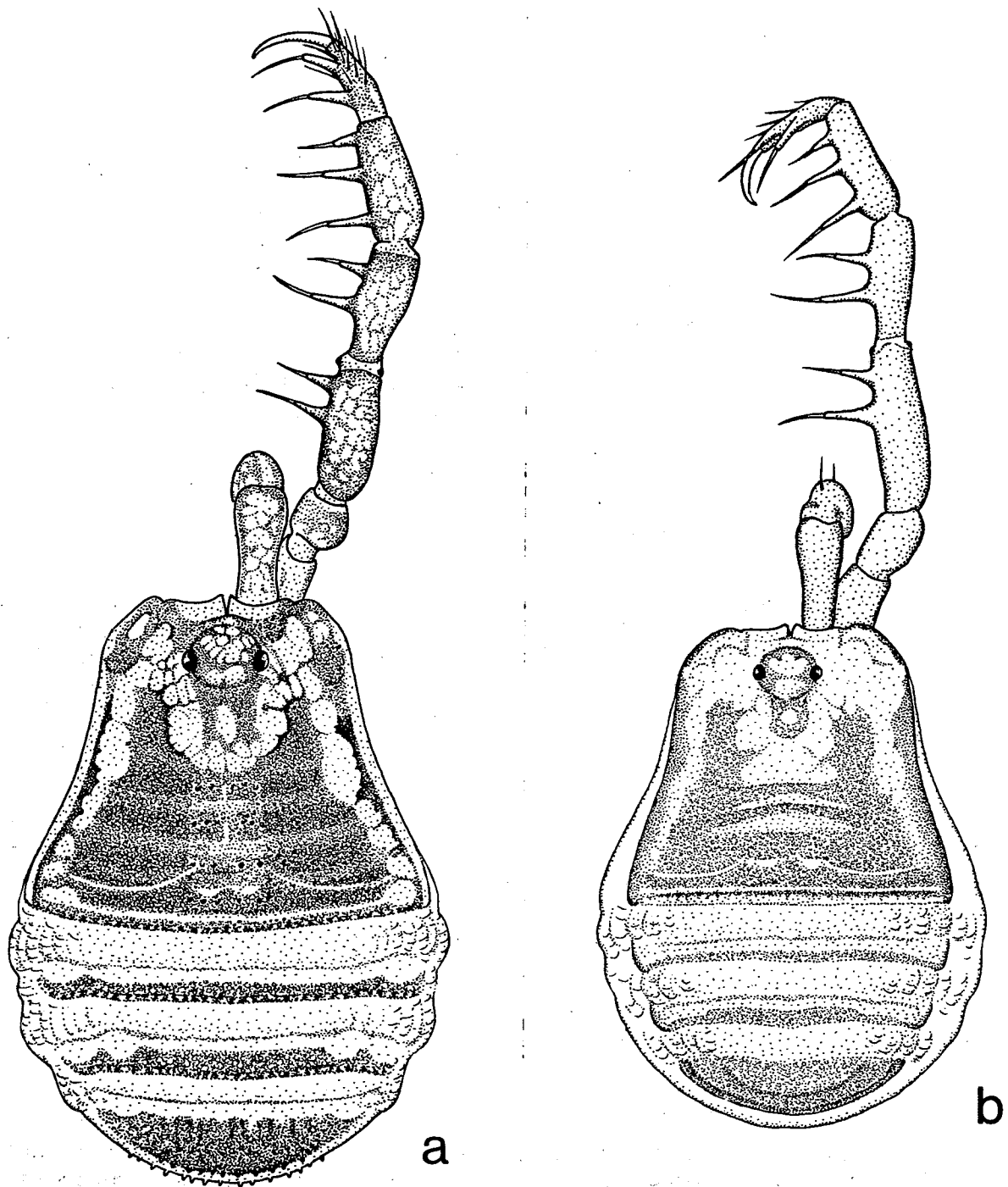


Abb. 1 - *Scotolemon lespei* und *S. lucasi*, Körper, rechte Chelicere und rechter Pedipalpus von dorsal. — a) Umgebung der Grotte de l'Herm ; b) aus der Grotte de l'Herm. Maßstäbe übereinstimmend.

verweisen wir auf Datenserien, die vom Laboratoire Souterrain erhoben wurden (JUBERTHIE 1964, 1969).

Herrn Direktor Professor Dr. Ch. JUBERTHIE danken wir sehr herzlich für intensive Förderung dieser Arbeit, nicht zuletzt für großzügige Gastfreundschaft. Herr M. BOUILLON half vor allem M. LINGNAU bei der Feldarbeit ; auch ihm schulden wir großen Dank. Frau K. REHBINDER danken wir für sorgfältige Ausführung der beiden Habitus-Bilder. Die REM-Bilder verdanken wir Frau E. KODDERMANN und Herrn Dr. K. HONOMICHL.

Série	Fundort	Départ.	Höhe ü. NN (m)	Sammlg.	Anzahl	
					♂	♀
1	Vallée du Ribérot	Ariège	300	J	-	1
2	Cazavet, Salège	Ariège	400	J	3	1
3	Ruisseau d'Aulot	Ariège	420	J	-	2
4	Umg. Gr. de Tourtouse	Ariège	460	e	6	7
5	Perte du Volp	Ariège	500	M	16	3
6	Moulis	Ariège	500	e	-	3
7	Sentenac de Seion Bas	Ariège	550	J	5	8
8	Estours-Tal	Ariège	550	e	2	-
9	Col de Teil	Ariège	610	M	2	1
10	Col des Ares	Htes-Pyr.	620	e	2	6
11	Montagne	Ariège	700	M	4	4
12	Aussies	Ariège	700	e	1	1
13	Forêt de Velmanya	Pyr.-Or.	700	M	8	7
14	Umg. Gr. de l'Herm	Ariège	720	M	10	10
15	Umg. Gr. de l'Estelas	Ariège	800	M, e	24	25
16	Alos	Ariège	850	J	10	8
17	Pic de l'Estelas	Hte.-Garonne	900	M	-	1
18	Couliat	Ariège	900	M	1	5
19	Le Port	Ariège	900	M	1	-
20	Lac de Bethmale	Ariège	950	M, e	5	5
21	oberes Lèz-Tal	Ariège	1000	M	12	8
22	Umgeb. Etang des Lhers	Ariège	1150	e	1	2
23	R. forestière Tour Laffon	Ariège	1300	J	1	1

Tab. 1 - Fundorliste : Freilandfundorte (lespesi). J = Sammlung JUBERTHIE (Moulis), M = Sammlung MARTENS (Mainz), e = eigene Fänge. Fundort 12 betrifft einen kühlstenothermen Oberflächen-Standort. Die beiden Belege wurden mit Barberfallen gefangen und gehören nach Habitus und Pigmentierung wahrscheinlich zu lucasi.

III - ERGEBNISSE

III.1 - Verbreitung, Biotope.

Beide Arten besiedeln weitgehend übereinstimmende Areale, hauptsächlich in den zentralen und östlichen Pyrenäen, nach jetziger Kenntnis nicht westlich des Oberlaufs

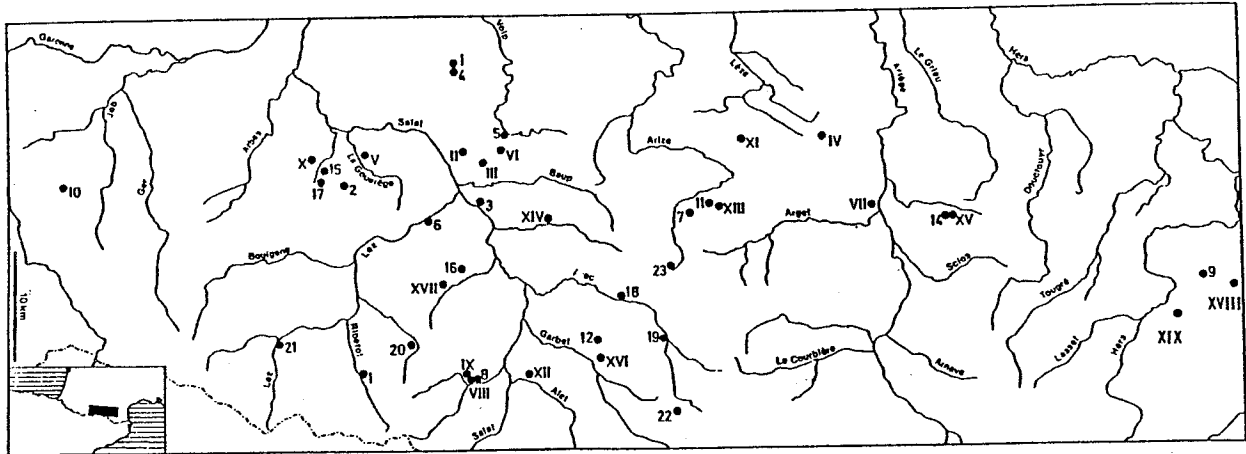


Abb. 2 - Fundorte von *Scotolemon lespesi* und *S. lucasi* in den Ost-Pyrenäen. Vgl. dazu Tab. 1 und 2. Fundort 13 (Forêt de Velmanya) liegt östlich dieses Kartenausschnittes.

der Garonne. Die französische N-Abdachung der Pyrenäen, feuchter und kühler als die südliche spanische, wird bevorzugt besiedelt. Wir haben nur französisches Material untersucht (Abb. 2). *S. lespesi* ist aus den Départements Haute-Garonne, Hautes-Pyrénées, Ariège und Pyrénées-Orientales bekannt, die Nachweise konzentrieren sich in Ariège, 23 Fundorte wurden einbezogen (Abb. 2, Tab. 1). *S. lucasi* ist nur in Ariège nachgewiesen, einmal in Haute-Garonne. Das liegt z.T. an der genaueren Durchforschung der Höhlen dieser Region, möglicherweise ist die Gesamtverbreitung von *lucasi* aber nicht wesentlich größer als heute bekannt. Material aus 19 Höhlen stand zur Verfügung (Tab. 2).

S. lespesi ist eine terricole Art mit vergleichsweise breiter ökologischer Valenz. Ausreichende Beschattung des Biotops ist notwendig, - somit werden fast ausschließlich Waldgesellschaften besiedelt. Große Populationen beherbergen Blockhalden, die von Farn- und Moospolstern überwuchert sind. Die Vertikalverbreitung ist mit einer Spanne von 1000 m (300-1300 m, vgl. Tab. 1) hoch und macht zugleich deutlich, daß auch harte Winterklimata toleriert werden.

S. lucasi als troglobionte Form ist in den Präferenda wesentlich eingengerter. Nachweise sind nur (vgl. aber unten) aus Höhlen bekannt, die zwischen 400 und 900 m liegen. Diese enge Spanne ist kein Zufall. Ähnlich hoch gelegene Höhlen, z.B. die Grotte de l'Estelas (Ariège, 930 m), beherbergen offensichtlich keine *Scotolemon*-Population, obwohl im Freiland nahe dem Eingang eine solche lebt. Möglicherweise spielen die geringeren Temperaturen in dieser Höhle eine Rolle. Die Grotte de Tourtouse, eine vergleichsweise warme und die zugleich niedrigste der untersuchten Höhlen, ist von sehr individuenreicher Population besiedelt.

III.2 - Die morphologischen Merkmale.

Auf Populationsbasis wurden folgende Merkmale untersucht : 1) Körpergröße bzw. Größe des Scutum magnum, 2) Länge des Beines II, 3) Bewehrung des Pedipalpus, 4)

Serie	Fundort	Depart.	Höhe ü NN (m)	Sammlg.	Anzahl	
					o	o
I	Gr. de Tourtouse	Ariège	400	J, M, e	13	28
II	Gr. de la Touasse	Ariège	430	M	-	2
III	Gr. de Arnac	Ariège	450	J, M	2	2
IV	Gr. du Portel	Ariège	480	J, M, e	9	4
V	Gr. de Peyort	Ariège	500	J, e	1	2
VI	Gr. Tuc d' Aubert	Ariège	500	J, e	-	2
VII	Gr. Ste Hélène	Ariège	550	J	3	3
VIII	La Fagale	Ariège	550	J	1	-
IX	Las Soulleillos	Ariège	600	J, e	3	3
X	Gr. de l' Espugne	Hte.- Garonne	600	e	2	3
XI	Gr. de la Garosse	Ariège	600	e	-	1
XII	Gr. de Font Saint	Ariège	700	J	5	4
XIII	Gr. de Montagagne	Ariège	700	J, e	2	1
XIV	Gr. du Quer	Ariège	700	J	1	-
XV	Gr. de l' Herm	Ariège	720	J, M	3	2
XVI	Gr. de Neuf Font	Ariège	750	J	2	1
XVII	Gr. de la tute de Jovis	Ariège	800	J	1	2
XVIII	Gr. du Roc de l' Homme	Ariège	800	J	1	-
XIX	Gr. de Rienfourcant	Ariège	900	e	1	-

Tab. 2 - Fundortliste : Höhlenfundorte (lucasi).

♂ - Genitalapparat, 5) Pigmentierung des Körpers.

Nach herkömmlicher Erfahrung kann erwartet werden, daß sich Merkmale nach 1) und 2), 3) und 5) unter den Bedingungen des Höhlenmilieus gegenüber freilebenden Populationen verändern, Unterbrechung von Genfluß vorausgesetzt. Das gilt auch für die Größe des Auges, doch erwiesen sich die Unterschiede als so gering, daß sie nicht in die Untersuchung einbezogen wurden.

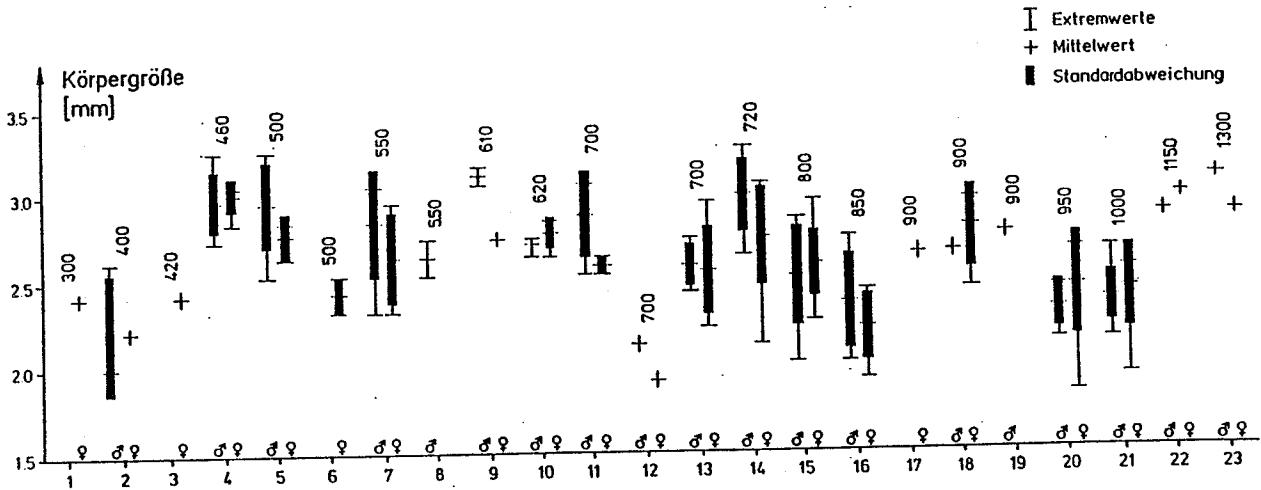


Abb. 3 - Körpergröße von *S. lespesi* (Freiland, vgl. Tab. 1), aufgeschlüsselt nach Populationen, ♂ und ♀ und nach der Höhenlage der Fundorte. Höhenangaben im Kopf der Säulen in m.

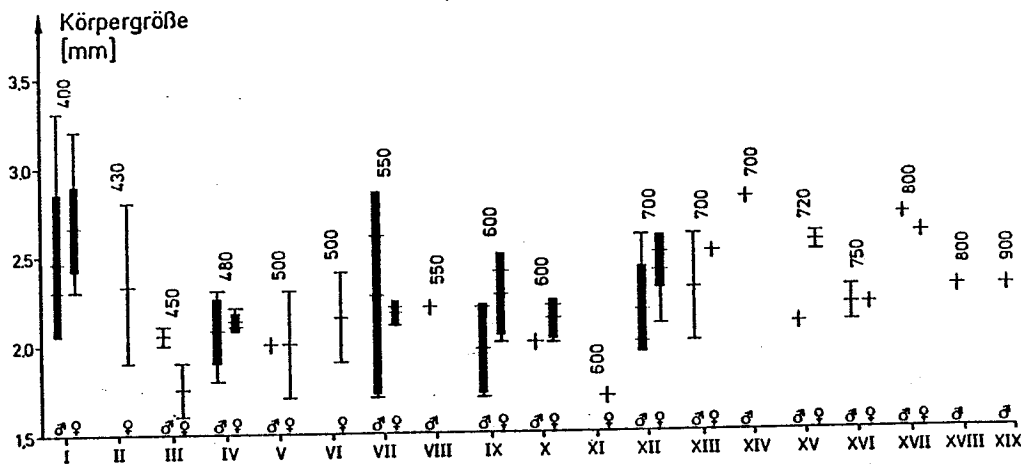


Abb. 4 - Körpergröße von *S. lucasi* (Höhlen, vgl. Tab. 2), aufgeschlüsselt nach Populationen, ♂ und ♀ und nach der Höhenlage der Fundorte. Höhenangaben am Kopf der Säulen in m.

Wir haben versucht, nach Möglichkeit solche Gruppen von Individuen zu vergleichen, die in Höhle und Freiland in unmittelbarer Nachbarschaft vorkommen. Diese günstigen und aussagekräftigen Bedingungen bestanden aber nur in wenigen Fällen. Deshalb ist das gesamte Material einbezogen worden, um einen generellen Überblick der Variabilität zu erhalten.

- Körpergröße

Statistisch gesichert bestehen zwischen ♂ und ♀ einer Population weder für *lespesi* noch für *lucasi* Unterschiede in der Körpergröße. Zwischen den Populationen - gleich welcher Provenienz - gibt es jedoch sehr wohl deutliche Unterschiede (Abb. 3)

Die Individuen aus den Höhlen sind im Mittel kleiner als die des Freilandes (Abb. 4). *Lucasi* aus der Gr. de Tourtouse (Fundort 1, niedrigste Höhle) repräsentieren die größte Höhlenpopulation. *Lespesi* mit vergleichbarem Mittelwert der Körpergröße (Fundort 15) nimmt eher Mittelstellung der Größe in der Gesamtheit aller Populationen (Freiland und Höhle) ein (vgl. Abb. 3).

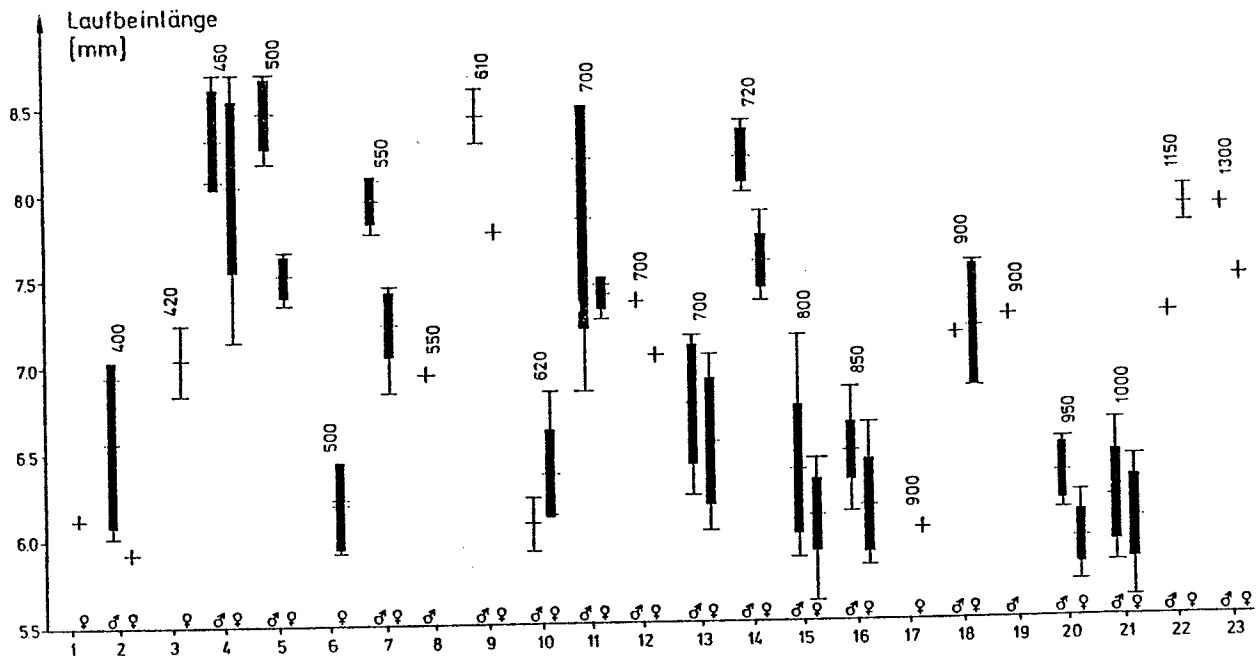


Abb. 5 - Länge von Laufbein II von *S. lespesi* (Freiland, vgl. Tab. 2), aufgeschlüsselt nach Populationen, ♂ und ♀ und angeordnet nach der Höhenlage der Fundorte. Höhenangaben am Kopf der Säulen in m.

- Laufbein II

Statistische Überprüfung erweist Laufbein II bei *lespesi* und *lucasi* jeweils in den beiden Geschlechtern als gleichlang. In den Mittelwerten sind etwas geringere Werte jeweils für die ♀ erkennbar (Abb. 5). Dagegen schwankt die Beinlänge in der Gesamtheit aller geprüften Populationen erheblich: in den Extrem-Mittelwerten von 5,9 bis 8,0 mm (*lespesi*) und von 6,8 bis 9,4 mm (*lucasi*). Der Überschneidungsbereich in den Absolut- wie in den Mittelwerten bei Freiland- und Höhlenpopulationen ist hoch, doch stammen Individuen mit den kürzesten Beinen II immer aus dem Freiland und die mit den längsten immer aus Höhlen. Nur in diesen Extrem-Bereichen ist eine vergleichsweise gute Trennung von Einzelindividuen möglich (Abb. 6, 11).

Abhängigkeit der Beinlänge von der Höhenverbreitung einzelner Populationen besteht offensichtlich nicht. Z.B. haben Freiland-Tiere der Serie 2 (Cazavet, 400 m) und der Serie 16 (Alos, 850 m) nahezu gleiche mittlere Beinlänge (♂ 6,5/6,4 mm, ♀ 5,9/6,1 mm). Tiere des höchstgelegenen Freilandfundortes (Serie 23, Tour Laffon, 1300 m) weisen mittlere Länge auf (♂ 7, 8, ♀ 7,4). Durchschnittswerte über 8 mm sind nur in den niederen Lagen von 450-600 m bekannt (Fundorte 4, 5 und 9). Ähnlich unregelmäßig sind die Werte in den Höhlenpopulationen verteilt; auch hier die höchsten Durchschnittswerte im unteren Teil des vertikalen Arealgürtels (Population I, Tab. 2).

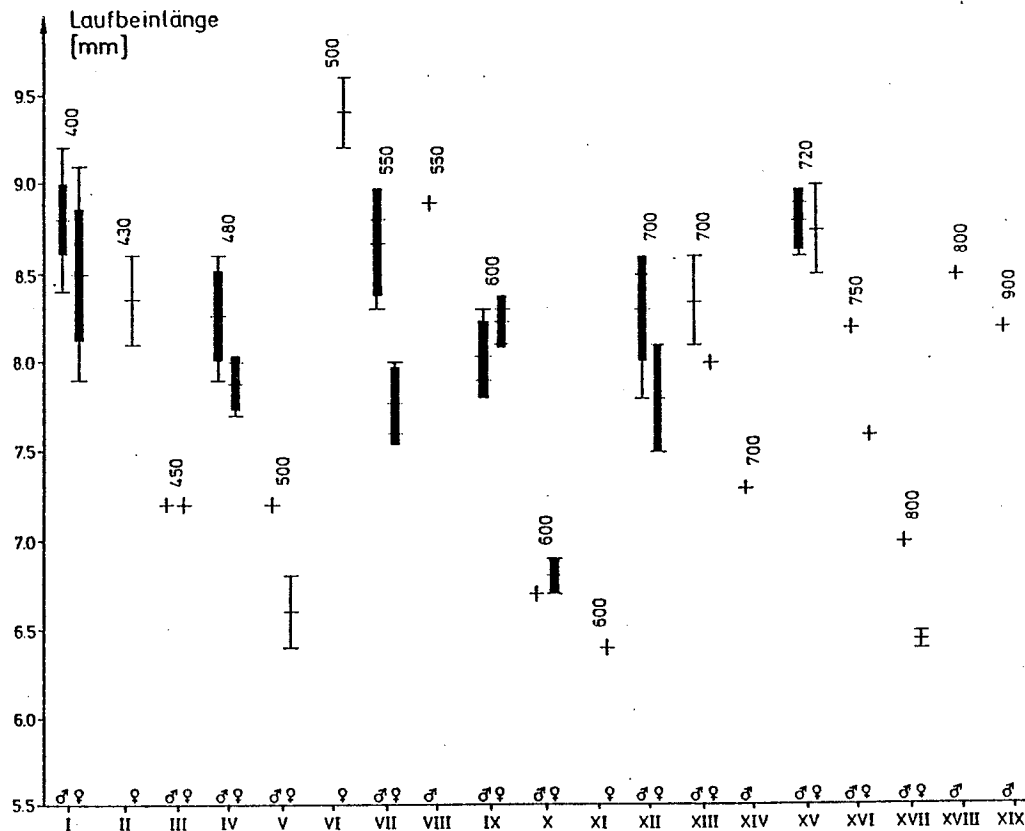


Abb. 6 - Länge von Laufbein II von *S. lucasi* (Höhlen, vgl. Tab. 2), aufgeschlüsselt nach Populationen, ♂ und ♀ und angeordnet nach der Höhenlage der Fundorte. Höhenangaben am Kopf der Säulen in m.

- Pedipalpus

Bei Individuen aus Freiland und Höhle ist er charakteristisch und übereinstimmend mit Zapfen besetzt. Entgegen den Angaben von ROEWER (1923, 1935), der Unterschiede in der Zapfenbewehrung zur artlichen Trennung von *lespesi* und *lucasi* benutzt, bestehen diese in Wirklichkeit nicht. Die Anordnung ist immer wie folgt (Abb. 7): Femur: 3 ventral, 2 medial; Patella: 1 ventro-lateral, 2 medial; Tibia: 2 ventro-lateral, 3 medial; Tarsus: 2 ventro-lateral, 2 ventro-medial.

Die einzelnen engumschriebenen Kleinpopulationen sind in der Größe der Palpen weitgehend einheitlich, jedoch treten zwischen den Populationen erhebliche Unterschiede auf - weitgehend korrespondierend mit den übrigen Körperproportionen (Abb. 8).

Freiland (*lespesi*): Die größten Pedipalpen besitzen die Individuen der Serie 4 (Umgebung Grotte de Tourtouse) und 5 (Umgebung Perte du Volp), die kleinsten gehören zur Serie 21 (oberes Lez-Tal). Obwohl diese Serien zugleich aus den niedrigst- bzw. höchstgelegenen Fundorten stammen, ist durchgehende Höhenstufenabhängigkeit nicht nachweisbar.

In den Höhlen (*lucasi*) gehören die größten Palpen zu den Serien I (Grotte de Tourtouse) und VI (Tuc d' Aubert), die kleinsten zur Serie X (Grotte de L' Espugne). Die höchstgelegenen Populationen wurden nicht auf Palpengröße geprüft.

Unabhängig von Freiland und Höhlenbesiedlung wirken kleine Palpen "dichter" bestachelt, große dagegen "lockerer". Hier wirken sich Proportionsverschiebungen zwischen den Palpengliedern und den Stachelzapfen aus.

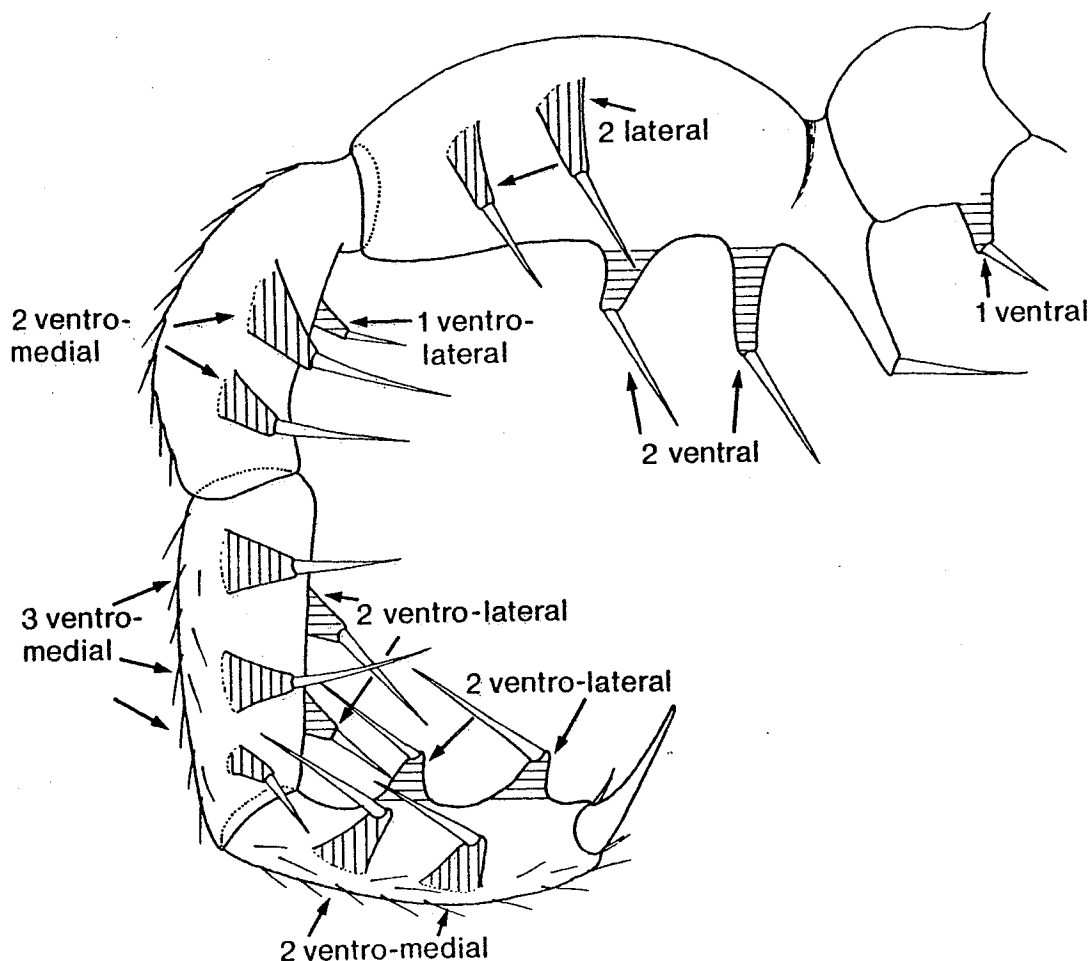


Abb. 7 - Schema der Bewehrung des Pedipalpus von medial, gültig für *Scotolemon lespesi* und *S. lucasi*.

Generell läßt sich formulieren, daß fließende Übergänge in den Palpen-Proportionen zwischen den einzelnen *lespesi* wie auch den *lucasi*-Populationen bestehen, ebenso zwischen diesen beiden Gruppen "Freiland" und "Höhle".

- ♂-Genitalmorphologie

Sie ist nach allen bisherigen Erfahrungen am besten geeignet, nahe verwandte Arten zu trennen. Dennoch haben sich mit den üblichen lichtoptischen Methoden keine Unterschiede ergeben, die auf Artunterschiede deuten könnten. REM-Serienaufnahmen von *lespesi* und *lucasi* waren nicht möglich.

Bau (für *lespesi* und *lucasi*, Abb. 9) : Truncus ohne Muskeln (Hämolympdruck-Prinzip ; MARTENS 1976), distal in erweiterten Glans-Teil übergehend, zur Spitze erneut verengt und dort stark dorso-ventral abgeflacht und dorsad abgebogen. Zentraler Glans-Bereich dorsal mit schwellbar-häutigem Sack, lateral mit sklerotisierten Strukturen, möglicherweise als zangenartiges Greiforgan arbeitend. Hämolympdruck im Truncus vermag die häutigen Strukturen der Glans zu dilatieren und um (wahrscheinlich) nahezu 180° distad umzuschwenken. Bewehrung mit steifen Sinnesborsten lateral und dorsal, mit je einem paar gekrümmter Dornen dorso-lateral.

Freiland- und Höhlenpopulationen verfügen über Polymorphismus im Bau des Penis. Er beruht darauf, daß der distale Truncus-Bereich sich in zwei Größenklassen aufspaltet, - in einen "breiten Typ" und in einen "schmalen Typ" (Abb. 10). Beide unterscheiden sich darin, daß der distale Truncus-Abschnitt beim breiten Typ um etwa ein Drittel breiter ist als beim schmalen Typ. Alle Populationen eines engumgrenzten Fundortes gehören immer zu einem der beiden Typen ; sie haben sich bisher nicht in ein-

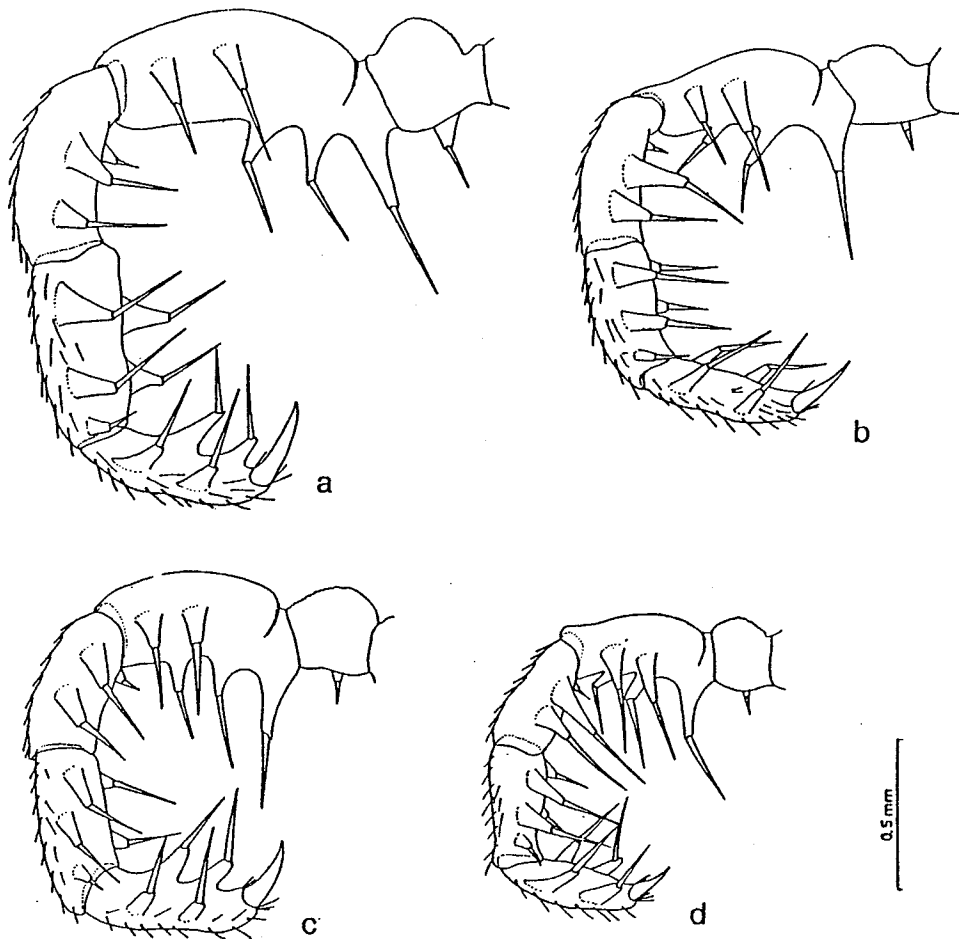


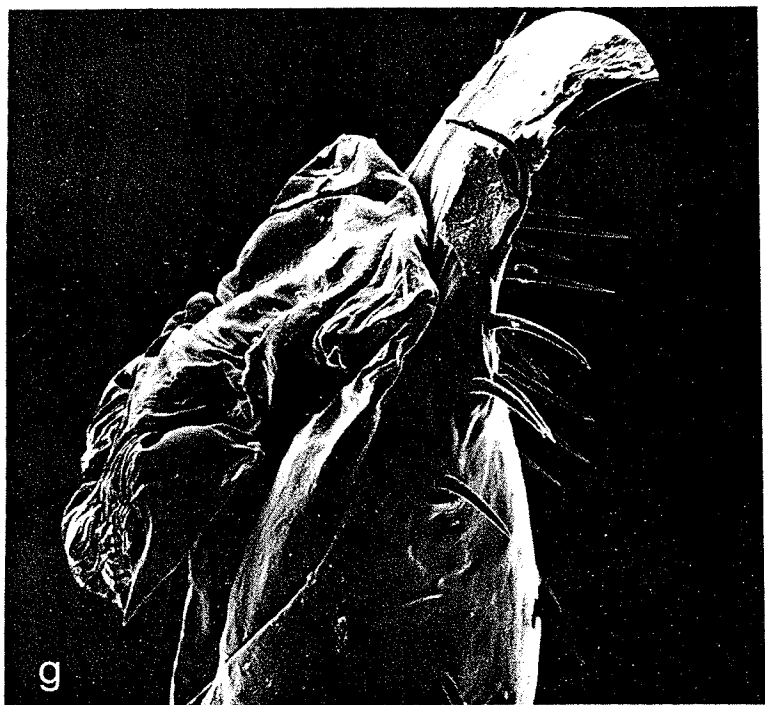
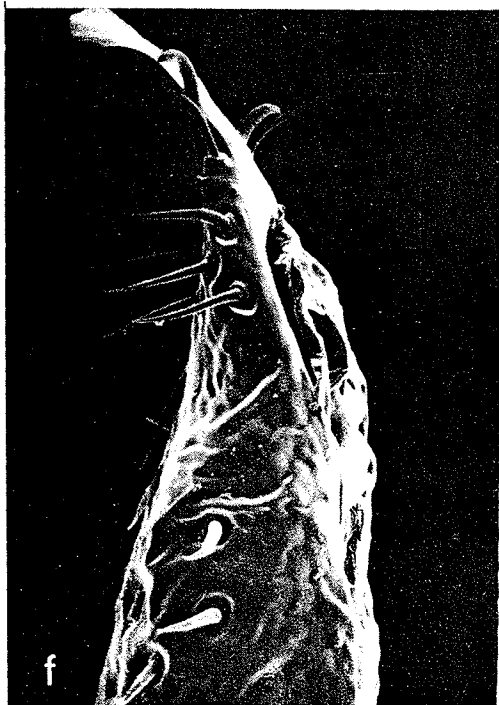
Abb. 8 - Variabilität des Pedipalpus von *Scotolemon lespesi* (a, b) und von *S. lucasi* (c, d). In beiden Fällen sind die Größen-Extreme dargestellt. - a) Umgebung Perte du Volp ; b) Vallée du Lez ; c) Grotte de Tourtouse ; d) Grotte de l'Espugne.

und derselben Aufsammlung nachweisen lassen. Auch die geographische und die vertikale Verteilung folgt keiner Regel. Breiter wie schmaler Typ kommen in hoch- wie tiefgelegenen Freiland- und Höhlen- Populationen vor. Drei unmittelbar benachbart lebende Höhlen- und Freiland- Populationen hatten übereinstimmende Typzugehörigkeit (Grotte de Tourtouse und Umgebung, Grotte de l'Herm und Umgebung, Höhle Las Souleillos und nahe gelegene Abschnitte des Estour-Tales).

- Pigmentierung

Generell gilt, daß Tiere aus Freiland- Populationen bei bernsteingelber bis brauner Grundfärbung ein dunkles Pigmentierungsmuster aufweisen (Abb. 1 a). Bei Tieren aus Höhlen ist die Grundfärbung heller mit Tendenz zu hellgelb, die Pigmentierung in der Anlage des Musters übereinstimmend, jedoch viel schwächer ausgeprägt. Relativ gering sind diese Unterschiede in und bei der Grotte de Tourtouse, markant in und bei der Grotte de l'Herm (Abb. 1 a, b). Insgesamt besteht ein hohes Maß an Variabilität, und Unterschiede sind immer im Vergleich deutlich.

Abb. 9 - Penis von *S. lespesi*. a) und b) distaler Truncus-Abschnitt und Glans von dorsal von 2 verschiedenen Ex., c) Teil der Glans mit lateralen (?) Greifhaken ; d) und e) Glans mit (?) Greifapparat zweier verschiedener Ex. ; f) distaler Truncus-Abschnitt und Glans von links-lateral ; g) wie f), von rechts-lateral, Glans etwas abgespreizt.



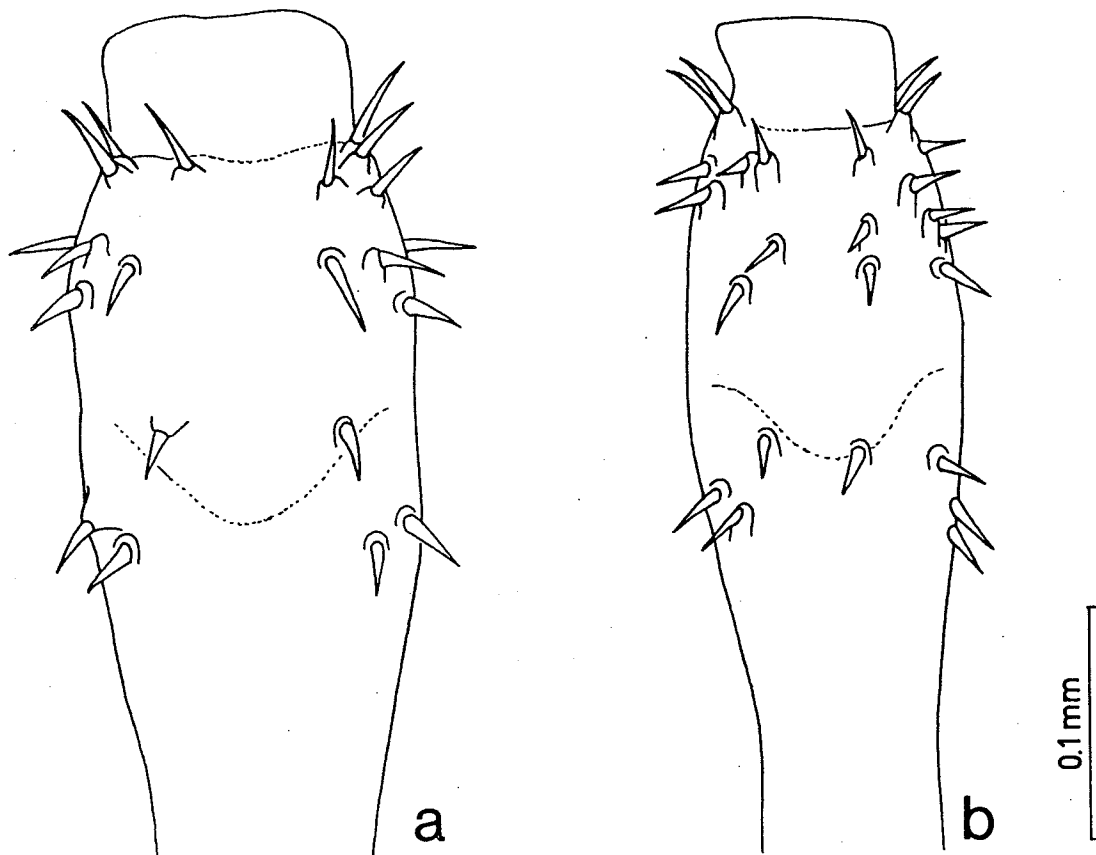


Abb. 10 - Breiter (a) und schmaler Typ (b) von Truncus und Glans. Dargestellt sind Beispiele von *Scotolemon lespesi*.

- Vergleich benachbarter Populationen

Nach den bisher dargelegten Befunden könnte der Eindruck entstehen, daß die Populationen aus Freiland und Höhle in einem morphologischen Kontinuum stehen und folglich nur einer Art zugerechnet werden dürften. Darauf könnte auch hindeuten, daß der genitalmorphologische Polymorphismus ebenfalls beiden ökologischen Gruppen zukommt. Dennoch steht außer Zweifel, daß Höhlen- und Freilandtiere unter deutlich verschiedenen ökologischen und physiologischen Bedingungen leben, daß das Kontinuum durch hohe Variabilität nur vorgetäuscht wird. Mehr Aufschluß können kleinräumlich parapatriische Vorkommen geben, wo Höhlen- und Freilandform in unmittelbarer Nachbarschaft leben. Lassen sich denn in solchen Fällen Merkmalsprünge nachweisen, oder sind auch hier fließende Übergänge vorhanden? Material dreier solcher Vorkommen lag vor (Tab. 3):

- 1) Umgebung Grotte de Tourtouse/Grotte de Tourtouse (Serien 4 und I)
- 2) Estour-Tal nahe der Höhle Las Soulleilos und Grotte Las Soulleilos (Serien 6 und IX)
- 3) Umgebung Grotte de l'Herm und Grotte de l'Herm (Serien 14 und XV)

Zu 1, Grotte de Tourtouse: Länge von Körper und Scutum unterscheiden sich nicht, Laufbein II und Femur des Laufbein II der ♂ wahrscheinlich ($p = 0,5$), bei den ♀ jedoch signifikant ($p = 0,5$). Der Pedipalpus der Höhlentiere ist von jenem der Freilandtiere nicht grundsätzlich verschieden. Die Unterschiede in Größe und Proportionen können auch innerhalb einer geschlossenen genetisch einheitlichen Population auftreten. Penes zum Typ I (breit). Die Unterschiede sind gering, wenigstens in einem Merkmal statistisch evident.

Zu 2, Estour-Tal: Für den statistischen Vergleich langt die Individuenzahl nicht aus (vgl. Tab. 1, 2). Die Pedipalpen der Höhlentiere sind deutlich kleiner als jene aus

dem Freiland. Penes zum Typ II (schmal).

Fundort	♂ / ♀	Körper-L	Diff.	Scutum-L	Diff.	Bein-II-L	Diff.
Grotte de Tourtouse/ Umgebung G.d.T.	♂ / ♀ ♂ / ♀	p = 26.6 p < 1.1	nein wahrsch.	p = 38.3 p = 13.8	nein nein	p = 2,8 p = 0.1	wahrsch. signif.
Grotte de l'Herm/ Umgebung G. d. l'Herm	♂♂ / ♀♀	p < 0.1	hochsignif.	p < 0.1	hochsignif.	p 0.1	hochsignif.

Tab. 3 - Gegenüberstellung der Unterschiede in Körperlänge, Scutum-Länge und Länge von Laufbein II eng benachbarter Populationen des Freilandes und aus Höhlen (Grotte de Tourtouse, Grotte de l'Herm) und deren nächster Umgebung.

Zu 3, Grotte de l'Herm : Körpergröße (Abb. 1 a, b), Scutum-Länge, Länge von Laufbein II und Femur von Laufbein II sind in beiden Geschlechtern hochsignifikant verschieden. Entsprechend der verschiedenen Körpergröße sind die Individuen der beiden Populationen auch mit deutlich verschieden großen Pedipalpen ausgestattet. Die Höhlentiere sind deutlich heller gelb, die dorsale Zeichnung weniger ausgeprägt. Die Penes gehören zum Typ I (breit).

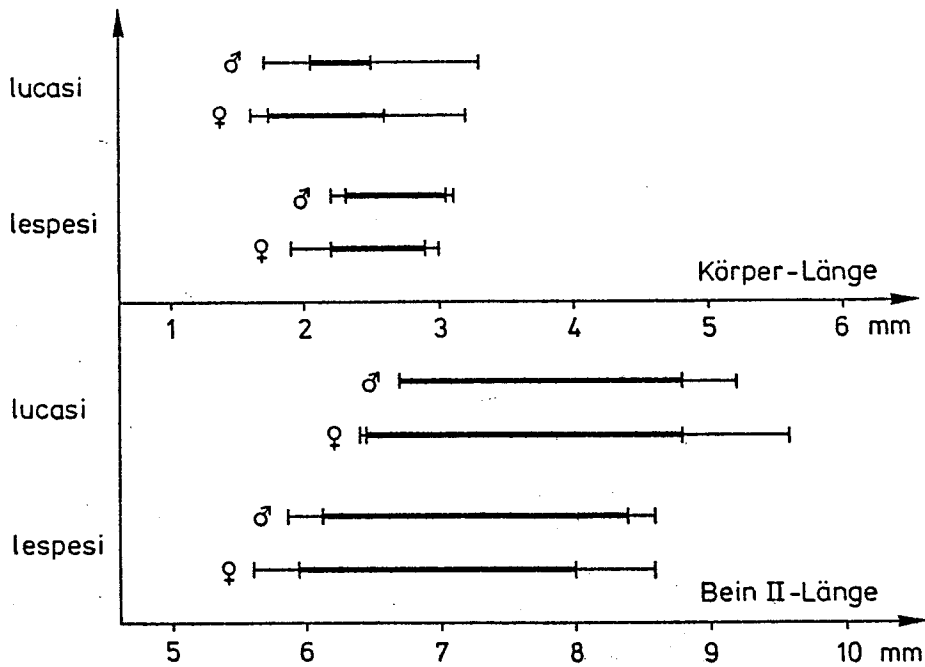


Abb. 11 - Gegenüberstellung von Körper-Länge und Länge von Laufbein II von Scotolemon lucasi und S. lespesi. Lucasi hat kürzeren Körper als lespesi, jedoch längere Beine. Dicke Linie : Extreme der Mittelwerte nach Populationen ; dünne Linie : Extrem-Werte aller gemessenen Individuen.

In allen drei Populations-Paaren sind zumindest einzelne Merkmale deutlich verschieden ausgeprägt, so daß von Merkmalsprüngen parapatrischer Populationen gesprochen werden kann.

IV - DISKUSSION

IV.1 - Artstatus - ja oder nein ?

Freiland- und Höhlenpopulationen von *Scotolemon* der Pyrenäen sind außerordentlich variabel bezogen auf Körpergröße, Länge des abdominalen Scutum, des Laufbeines II, des Femur II und der Pigmentierung des Körpers. Vernachlässigt man den Lebensraum der jeweiligen Population - Freiland oder Höhle - lassen sich Individuen aus allen Populationen in ein Kontinuum stellen, das jegliche Merkmalsprünge ausgleicht. Dies gilt um so mehr, als genitalmorphologisch und hinsichtlich der Bewehrung der Pedipalpen keine faßbaren Unterschiede bestehen. Dennoch kann kein Zweifel darüber herrschen, daß Höhlen- und Freiland-Populationen, separat betrachtet, "verschieden" sind. Diese sind langbeiniger als jene bei geringerer Körpergröße, was bereits absolut und noch mehr relativ ins Gewicht fällt (Abb. 10). Der Überschneidungsbereich vor allem der Absolut-Werte ist jedoch so groß, daß sie nur selten zur Trennung einzelner Individuen verwendet werden können, überdies sind Tiere der Höhlen viel heller gelb, ohne dorsales Zeichnungsmuster oder doch mit nur sehr gering entwickeltem. JUBERTHIE (1964) zeigte, daß die Kutikula von *lucasi* dünner ist und Pigmente der Epidermis weitgehend fehlen. Augenreduktion ist bei *lucasi* nicht, jedenfalls nicht in nennenswertem Umfange, nachweisbar (JUBERTHIE 1964).

Artstatus unterschiedlicher Populationen läßt sich - ist man weitgehend auf morphologische Kriterien angewiesen - zunächst am besten durch "Merkmalsprünge" nachweisen. Ist das Kontinuum morphologischer Merkmale, nun unter Berücksichtigung von Merkmalen der Verbreitung und der Ökologie, doch nur scheinbar ? Dort, wo Freiland- und Höhlen-Populationen dicht aufeinandertreffen, einander fast berühren, sind sie tatsächlich vorhanden. Große, kräftig pigmentierte Individuen aus dem Freiland, die bis in den Eingangsbereich von Höhlen vordringen können, sind in den drei untersuchten Fällen von den nur wenige bis einige hundert Meter entfernten Höhlentieren in wenigstens einem Merkmal deutlich getrennt, besonders markant im Beispiel der Grotte de l'Herm. Das ist als deutlicher Hinweis zu werten, daß Genfluß zwischen den Individuen außerhalb und innerhalb der Höhle unterbrochen ist ; folglich zwei getrennte genetische Einheiten, Arten im Sinne des Biospezies-Konzeptes, vorliegen.

Die Merkmalsprünge zwischen benachbarten epi- und hypogäischen Populationen erlauben den Schluß, daß die ökologischen Verschiedenheiten in beiden Habitaten verhindern, daß ein ständiger genetischer Austausch zwischen den Angehörigen beider Gruppen stattfindet. Das Kleinklima des Freilandes am Boden und in den Höhlen ist sehr verschieden, selbst in niederen Lagen der Pyrenäen. JUBERTHIE (1964) gibt für den jährlichen Temperaturgang eines *lespesi*-Fundortes in etwa 400 m an (bei Moulis), daß sommerliche und winterliche Temperatur-Maxima bzw. -Minima um fast 18 °C differieren. Das ist weit mehr, als sämtliche Höhlen dieses Gebietes im Jahresgang aufweisen (vgl. z.B. JUBERTHIE 1961, 1969).

Auch die Eiablage bei *lespesi* ist im hohen Maße von der Umgebungstemperatur abhängig. Sie ist am intensivsten zwischen 12 und 16 °C, sie sinkt auf Null bei 4° und 23 °C. Bei 7° und 20° ist sie stark eingeschränkt. Auch das ist ein Hinweis darauf, daß es selbst den ökologisch plastischeren Freiland-Tieren kaum möglich sein wird, in gleichmäßig kühle Höhlen beliebig einzuwandern und sich dort zu reproduzieren (vgl. JUBERTHIE 1975).

Scotolemon-freie Höhlen bestätigen das : Die Grotte de l'Estelas (Ariège), eine vergleichsweise kühle Höhle mit Temperaturen zwischen 8,3 und 9 °C (II.-VII. 1961) (JUBERTHIE 1961) ist von *Scotolemon* nicht besiedelt, obwohl unmittelbar am Eingang eine individuenreiche Population unter moosbedeckten Blockhalden in hochstämmigem Buchenwald lebt. Allerdings nennt SIMON (1879) diese Höhle als *Scotolemon*-Fundort (*lespesi*).

Individuen aus höhlenadaptierten Populationen werden noch viel weniger die

Möglichkeit haben, Freiland-Biotope zurückzuerobern. Dennoch ist damit zu rechnen, daß an kleinklimatisch günstigen Stellen, wo Ausläufer von kühlstenothermen Höhlen unmittelbar an die Oberfläche treten, Vertreter beider Ökotypen einander begegnen. Dafür gibt es einen Beleg. An einem solchen Oberflächen-Standort bei Aussières/Ariège (Fundort 12, Tab. 1) wurden neben troglobionten Bathysciinae (Coleoptera) auch 1 ♂ 1 ♀ *Scotolemon* in Barberfallen gefangen. Nach dem allgemeinen Habitus — bleich, grazil — zweifellos Höhlentiere ("*lucasi*"), nach den Maßen (Körper-L ♂ 2, 1, ♀ 1,9 mm, Laufbein II ♂ 7, 3, ♀ 7,0) im großen Überschneidungsbereich Freiland/Höhle liegend und *lucasi* somit nicht verlässlich zuzuweisen.

IV. 2 - Genese von *lespesi* und *lucasi*.

Alle Argumente sprechen dafür, daß Freiland- (*lespesi*) und Höhlen- (*lucasi*) -Population bei kleinräumig verzahntem, parapatrischem Vorkommen voneinander genetisch getrennt sind. Ihre große morphologische Ähnlichkeit weist sie - auch in Relation zu anderen *Scotolemon*-Arten (MARTENS 1978) - als nächst verwandt aus. Man muß unterstellen, daß die Höhlenform aus der Freilandform hervorgegangen ist. Wie mag die Genese abgelaufen sein ?

Sicherlich dürfen wir keine sympatrische Artbildung unterstellen - im heutigen gemeinsamem Areal beider Arten. Glaziale Einflüsse müssen eine Rolle gespielt haben. Prä- oder interglazial, als höhere Temperaturen herrschten als in der Gegenwart, mögen tatsächlich Freiland und Höhlen von einer genetisch einheitlichen *Scotolemon*-Population besiedelt worden sein. Solche Verhältnisse sind, ebenfalls aus Süd-Frankreich, für *Holoscotolemon querilhaci* (Phalangodidae) und für *Ischyropsalis luteipes* (Ischyropsalididae) für die Gegenwart bekannt (JUBERTHIE 1964). Während eines Glazials, vermutlich erst während des letzten, wurden die epigäische Populationen in das Pyrenäen-Vorland abgedrängt, jene in den Höhlen überlebten. In dieser Zeit der Separation entwickelten die Höhlen-Populationen die schwach ausgeprägten Höhlentier-Merkmale und ihre Adaptation an gleichmäßig niedrige Temperaturen, die es ihnen heute verbieten, das Freiland erneut zu besiedeln. Die epigäische Populationen (*lespesi*) wanderten bei klimatischer Erwärmung in die Pyrenäen zurück, drangen jedoch nicht erneut in Höhlen ein. Ob diese Vorstellung der Genese für alle Gebiete zutrifft, z.B. für vergleichsweise warme, niedriggelegene Höhlen am Pyrenäen-Fuß (z.B. Grotte de Tourtouse, Ariège), können wir nicht mit Sicherheit unterstellen. Freiland- und Höhlenpopulation sind in diesem Fall "noch" sehr ähnlich. Es mögen lokal noch kompliziertere historische Verhältnisse vorliegen, als es dieser Abriß erkennen läßt.

ZUSAMMENFASSUNG

In den Ost-Pyrenäen leben, weitgehend in Sympatrie, zwei nahe verwandte *Scotolemon*-Arten, *lespesi* LUCAS 1860 und *lucasi* SIMON 1872. *Lespesi* lebt nur im Freiland, ist vergleichsweise groß, kurzbeinig und kräftig pigmentiert, *lucasi* kleiner mit relativ längeren Beinen und heller pigmentiert. Typische Höhlentier-Merkmale sind somit nur schwach entwickelt.

Entgegen früheren Angaben stehen beide Formen, läßt man die Biotop-Bindung außer Acht, in einem morphologischen Kontinuum aller äußeren Strukturen. Das bedeutet, daß sowohl epigäische als auch hypogäische Populationen stark variieren. Genitalmorphologisch besteht prinzipielle Einheitlichkeit, doch besteht ein Polymorphismus: "schmäler" und "breiter" Glans-Teil des Penis treten je engumschriebener Population in einheitlicher Ausprägung auf, unabhängig von Höhle und Freiland sowie der vertikalen Verbreitung. Seine Ursachen sind unbekannt.

Höhlen- und Freiland-Populationen sind offensichtlich genetisch isoliert. In drei Fällen (Grotte de Tourtouse, Grotte de l'Herm, Las Soulleilos) nähern sich epigäische und hypogäische Populationen auf wenige

Meter und sind dann in wenigstens einem Merkmal differenziert. Deutlich verschiedene ökologische Adaptationen schließen es aus, daß *lucasi* das Freiland besiedelt und ebenso, daß *lespesi* in Höhlen eindringt, um dort permanente Kleinpopulationen aufzubauen. Das zeigen von *Scotolemon* unbesiedelte Höhlen, in deren Eingangsumgebung Freilandpopulationen vorkommen. *S. lucasi* (Höhlen) und *S. lespesi* (Freiland) werden als zwei genetisch eigenständige Populationen aufgefaßt (Spezies nach dem Biospezies-Konzept). Ihre Zuordnung ist am verläßlichsten nach der ökologischen Bindung, nur selten durch morphologische Merkmale abzusichern. *Lucasi* kann an kühlen Standorten oberflächennah vorkommen und mit Barberfallen nachgewiesen werden.

Die Genese von *lespesi* und *lucasi* wird mit Einwirkungen der Glazialzeiten in Verbindung gebracht.

RESUME

Dans la partie orientale des Pyrénées deux espèces très proches, du genre *Scotolemon*, *S. lespesi* Lucas 1860 et *S. lucasi* Simon 1872, vivent largement en sympatrie. *S. lespesi* ne se trouve que dans des biotopes extérieurs, dans les mousses et sous des pierres des forêts ; il est relativement grand, possède des pattes courtes et un corps foncé. *S. lucasi* vit exclusivement dans les grottes ; il est plus petit, il a les pattes relativement plus longues et une pigmentation plus claire. Les caractères typiques des Arthropodes cavernicoles sont donc faiblement développés.

Contrairement aux données antérieures, grâce à l'étude de biotopes négligés, les deux "formes" se rangent dans un continuum de toutes les structures externes. Cela signifie que les populations épigées ainsi que les hypogées varient fortement. En ce qui concerne l'appareil génital mâle il y a une uniformité essentielle, cependant il y existe un polymorphisme : la partie distale du pénis peut être "étroite" ou "large", mais elle est toujours du même type au sein d'une même population. Ce fait se révèle indépendamment de la répartition dans des grottes, des milieux extérieurs, et de l'altitude. Les causes en sont inconnues.

Apparemment les populations des grottes et des biotopes extérieurs sont génétiquement isolées. Dans trois cas (grotte de Tourtouse, grotte de l'Herm, grotte de Las Soulleillos) des populations épigées et hypogées s'approchent les unes des autres jusqu'à une distance de quelques mètres, étant alors différenciées au moins par un caractère. Des adaptations écologiques nettement différentes excluent que *S. lucasi* colonise les milieux extérieurs, et de même que *S. lespesi* pénètre dans les grottes pour y établir de petites populations permanentes. Ce phénomène s'observe dans le cas des grottes non colonisées par *Scotolemon*, mais aux environs desquelles il y a des populations extérieures. On considère *S. lucasi* (grottes) et *S. lespesi* (extérieur) comme deux populations génétiquement indépendantes (des espèces selon le concept de bio-espèce). Leur classement se base le plus solidement sur les milieux qu'elles habitent et il est rarement vérifiable par des caractères morphologiques. Dans des biotopes frais *S. lucasi* peut vivre près de la surface et se récolte dans les pièges de type Barber.

La genèse de *lespesi* et *lucasi* s'explique par l'influence des périodes glaciaires.

SCHRIFTEN

- JUBERTHIE, C. - 1961 - Données sur la biologie des *Ischyropsalis* C.L.K. (Opilions, Palpatores, *Ischyropsalidae*). Ann. Spéléol., 16, p. 381-395.
 JUBERTHIE, C. - 1964 - Recherches sur la biologie des Opilions. Ann. Spéléol., 19, p. 5-238.

- JUBERTHIE, C. - 1969 - Relations entre le climat, le microclimat et les *Aphaenops cerberus* dans la grotte de Sainte-Catherine (Ariège). Ann. Spéléol., 24, p. 75-104.
- JUBERTHIE, C. - 1975 - Vie souterraine et reproduction. Bull. Soc. Zool. France, 100, p. 177-201.
- MARTENS, J. - 1976 - Genitalmorphologie, System und Phylogenie der Weberknechte. Ent. Germanica, 3, p. 51-68.
- MARTENS, J. - 1978 - Spinnentiere, Arachnida - Weberknechte, Opiliones, Tierwelt Deutschlands, 64, p. 1-464 ; FISCHER, Jena.
- ROEWER, C. F. - 1923 - Die Weberknechte der Erde. FISCHER, Jena.
- ROEWER, C. F. - 1935 - Opiliones (Fünfte Serie) ; zugleich eine Revision aller bisher bekannten europäischen Laniatores. In : Biospeologica. Arch. Zool. expér. gén., 78, p. 1-96.
- SIMON, E. - 1879 - 4e ordre. Opiliones SND. Les Arachnides de France, 7, p. 116-332 ; RORET, Paris.
-