

SONDERDRUCK

aus

3 | 2023

VBio

Verband | Biologie, Biowissenschaften
& Biomedizin in Deutschland



MIKROBIOLOGIE

Geschichte
der Bierhefe



BIOCHEMIE

Kein Leben
ohne Molybdän!



**MOLEKULARE
ZOOLOGIE**

Multitasking in
Epithelmuskelzellen

BIOLOGIE

IN UNSERER ZEIT



**Evolution
des Neokortex**

Immer wieder missverstanden

Die Art als Reproduktions- gemeinschaft

WERNER KUNZ



Die Art als Reproduktionsgemeinschaft wird als grundlegender Artbegriff angesehen: „Alle Organismen, die sich fruchtbar miteinander fortpflanzen können, gehören zu einer Art.“ So geht das aber nicht. Viele Angehörige einer Fortpflanzungsgemeinschaft können sich gar nicht miteinander fortpflanzen und manche Angehörige verschiedener Fortpflanzungsgemeinschaften sind durchaus fruchtbar miteinander kreuzbar.

Die Faktoren, die die Organismen zu Gruppen (Taxa) zusammenhalten, sind von unterschiedlicher Natur und haben eine gesonderte evolutionäre Bedeutung und einen eigenen evolutionären Selektionswert. Es ist nicht das Gleiche, ob Organismen fruchtbar miteinander kreuzbar sind, ob sie miteinander verwandt sind oder ob sie „gleichartig“ aussehen. Deswegen kann der Begriff „Art“ kein universaler Begriff sein [1]. Stattdessen handelt es sich beim Begriff „Art“ um unterschiedliche Zusammenfassungen der Individuen. Der Terminus „Art“ ist ein homonymer (gleichlautender) Begriff für ontologisch verschiedene Dinge [2]. Es ist sinnlos, nach der Art als Universal in der Natur zu suchen, sondern man kann nur getrennt nach Reproduktionsgemeinschaften, Abstammungsgemeinschaften oder Merkmalsgemeinschaften suchen. Je nach

Anwendung von einem dieser Begriffe kann ein und dasselbe Individuum dann zu verschiedenen Arten gehören. Man muss sich also entscheiden, welchen Artbegriff man verwenden möchte. Je nach Absicht und Zielsetzung dessen, was erforscht werden soll, können ganz verschiedene Artkonzepte brauchbar und hilfreich sein.

In diesem Beitrag wird einer von mehreren Artbegriffen herausgegriffen: die Art als Reproduktionsgemeinschaft. Es geht darum, die theoretischen Grundlagen dieses Artbegriffs zu analysieren, seine Schlüssigkeit zu überprüfen und die Schwächen bis Inkonsequenzen oder gar Widersprüche dieses Artkonzepts darzustellen. Es geht in diesem Beitrag nicht darum, andere Artbegriffe (etwa die Art als Abstammungsgemeinschaft) zu behandeln oder die Qualitäten der einzelnen Artkonzepte gegeneinander abzuwägen.

Aus logischen Gründen stand von Anfang an fest, dass der Artbegriff der Reproduktionsgemeinschaft nur auf biparental sich fortpflanzende Organismen anwendbar ist, also einen großen Teil der Biodiversität nicht erfassen kann. Außerdem bezieht sich der Artbegriff der Reproduktionsgemeinschaft überwiegend auf Tiere. Auf viele Pflanzen-„Arten“ ist dieser Artbegriff aus mehreren Gründen nicht anwendbar, unter anderem wegen der apomiktischen Fortpflanzung einer ganzen Reihe von Pflanzen-„Arten“, z. B. Löwenzahn- (*Taraxacum*-), Habichtskraut- (*Hieracium*-) oder Brombeer-„Arten“ (*Rubus*). Apomixis ist eine Form der Fortpflanzung ohne Meiose und ohne Verschmelzung von Gameten, bei der aus verschiedenen Zellen des Embryosacks eigenständige evolutionäre Linien hervorgehen, die zu unterschiedlichen Formen der Biodiversität führen.

Kreuzungsexperimente erfassen nicht die Realität des Artbegriff

In der ersten Hälfte des 20ten Jahrhunderts wurde Darwins Evolutionstheorie der natürlichen Selektion mit der Mendelschen Genetik und der Populationsgenetik zur sogenannten „Modernen Synthese“ verbunden [3S]. In diesem Zusammenhang formulierten der Genetiker Theodosius Dobzhansky [4S] und der Taxonom Ernst Mayr [5S] das Artkonzept der Reproduktionsgemeinschaft. Mayr definierte die Art folgendermaßen: „Arten sind Gruppen von sich tatsächlich oder potenziell kreuzenden natürlichen Populationen, die reproduktiv von anderen solchen Gruppen isoliert sind.“

Die mit einem grünen Pfeil markierten Begriffe werden im Glossar auf Seite 263 erklärt.

Dieses Artkonzept wendet sich gegen die typologische Sichtweise, Arten nach gemeinsamen Merkmalen zu gruppieren. Stattdessen wird für dieses Artkonzept der Populationszusammenhalt der Organismen als wesentliches Kriterium bewertet, wobei die Organismen über sexuelle Rekombination ihrer Genome miteinander verbunden sind und dadurch einen gemeinsamen Genpool bilden, der das Wesentliche des Artkonzepts der Reproduktionsgemeinschaft ist. Der Artbegriff der Reproduktionsgemeinschaft ist strikt synchron definiert, d. h. dass er nur für gegenwärtig existierende Organismen gilt. Andere Artbegriffe (z. B. der cladistische Artbegriff) sind diachron definiert und verbinden die gegenwärtige Generation in genealogischer Folge mit den vorhergehenden Generationen entlang der Zeitachse. Ein synchroner Artbegriff kann nicht mit einem diachronen Artbegriff zu einem gemeinsamen Konzept verknüpft werden, weil dann logische Widersprüche auftreten [6]. Gegenwärtig existierende Organismen können mit verstorbenen Organismen keine Reproduktionsgemeinschaft bilden. Eine als Reproduktionsgemeinschaft erkannte Gruppe von Organismen ist nicht gleichzeitig auch eine Abstammungsgemeinschaft, weil die Kriterien des Gruppenzusammenhalts andere sind.

Das Artkonzept der Reproduktionsgemeinschaft hat sich vor allem in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts gegenüber anderen Artkonzepten durchgesetzt. Es galt als „das Artkonzept“ schlechthin und wurde so auch in den Schulen gelehrt. Ein Grund, warum das Artkonzept der Reproduktionsgemeinschaft eine solche Akzeptanz gefunden hat, war die Überzeugung Ernst Mayrs, Reproduktionsgemeinschaften könnten als real existierende Gruppen in der Natur empirisch wahrgenommen werden, weil sich die Fähigkeit der Individuen zur Fortpflanzung (*interbreeding ability*) objektiv testen ließe [78]. Damit widersprach Mayr der Überzeugung Darwins, Arten gäbe es gar nicht in der Natur, sondern es wären Produkte des menschlichen Geistes, um die Vielfalt der Lebewesen zu ordnen. Darwin hielt die Bemühung, den Begriff „Spezies“ zu definieren, für den vergeblichen Versuch, „das undefinierbare zu definieren“ (zitiert in [85]). Die Mehrheit der heutigen Wissenschaftler und Wissenschaftsphilosophen gibt eher Darwin als Mayr recht.

Der Botaniker John Gilmour erkannte schon 1940, dass Arten keine Realitäten in der Natur sein können, die außerhalb des menschlichen Denkens existieren (Text von 1940 zitiert in [9]). Er wurde von Mayr belehrt, dass Arten durchaus real seien, weil die Grenzen der Arten experimentell durch Kreuzungsexperimente bewiesen werden könnten [88]. Hier irrte Mayr, weil das Kreuzungsexperiment unter natürlichen Bedingungen in den meisten Fällen nicht durchführbar ist; denn die präzygotische Partnerfindung ist bei vielen Arten ein verhaltensbiologisch hochsensibler Prozess, der Reaktionsweisen erfordert, die unter Gefangenschaftsbedingungen meist nicht nachstellbar sind. Bei vielen Tierarten verschiedener taxonomi-

scher Klassen bedarf es der Aufführung eines umfangreichen „Schauspiels“ und komplexer aufeinander abgestimmter Verhaltensrituale, bevor es ein Männchen endlich schafft, ein Weibchen zur Paarungsbereitschaft einzustimmen [108]. Diese wechselseitigen Rituale können sich „hinter Gittern“ nicht so entfalten, wie sie in freier Natur ablaufen würden [118]. Daher bestehen in Gefangenschaft künstliche Bedingungen, und es verpaaren sich viele Arten, die sich unter natürlichen Außenbedingungen nicht verpaaren würden. Sie erzeugen dann fertile Hybride, die in freier Natur kaum entstehen würden. Deswegen kann die vermutete Konspezifität zweier Organismen durch das Kreuzungsexperiment oft nicht überprüft werden. Solange die Arten noch halbwegs nahe miteinander verwandt sind, sind unter artifiziellen Bedingungen die Angehörigen unterschiedlicher Reproduktionsgemeinschaften in vielen Fällen erfolgreich miteinander kreuzbar (siehe unten). Das Kreuzungsexperiment führt also zu unnatürlichen Daten.

Schon 1969 im Jahr des Erscheinens von Ernst Mayrs Buch „*Principles of systematic zoology*“ kritisierte Michener dieses Buch [12] und stellte fest, dass sich Mayr sehr beharrlich auf die Richtigkeit „seines“ Artkonzepts der Reproduktionsgemeinschaft festlegen würde und die multiplen Klassifikationen, also die anderen verschiedenen Artkonzepte, ignoriere. Mayr würde ► phenetische und ► cladistische Artbegriffe von sich weisen, weil es „gemachte“ Konzepte seien, im Gegensatz zur Reproduktionsgemeinschaft, die in der Natur existiere. Michener stellte in seiner Kritik an Mayrs Buch damals schon fest, dass es verschiedene „Sorten von Spezies“ gäbe und dass keine biologisch sinnvolle generell anwendbare Artdefinition zu finden sei. Michener bezeichnete es als „Irrtum“, dass in der Natur die Reproduktionsgemeinschaft real existieren würde.

IN KÜRZE

- **Biologische Arten sind keine realen, universal existierenden Einheiten, die es in der Natur außerhalb des menschlichen Denkens gibt. Sie sind aber (wie die Gleichungen in der Physik) ein unentbehrliches Hilfsmittel, um damit die Natur zu beschreiben.**
- Intuitiv werden Arten als Gruppen merkmalsgleicher Organismen empfunden; die Art **als Reproduktionsgemeinschaft steht im Widerspruch** dazu.
- Die Art als Reproduktionsgemeinschaft **kann nicht generell so verstanden werden**, dass es sich um Organismen handelt, die sich miteinander reproduzieren können, denn das können viele nicht, obwohl sie der Reproduktionsgemeinschaft angehören. Die **Organismen einer Reproduktionsgemeinschaft sind stattdessen indirekt in intransitiver Relation miteinander verbunden.**
- Die **Durchbrechung der Kreuzungsschranken** zwischen verschiedenen Arten und die Erzeugung von Arthybriden ist bei vielen miteinander verwandten Arten ein häufig vorkommender Prozess. Die Hybridisierung zwischen verschiedenen Arten kann zur **Auslöschung einer Art**, aber auch zur **Entstehung einer neuen Art** führen.
- Der Erwerb vorteilhafter Gene durch Paarung mit einer anderen Art führt zum **Erwerb artfremder Gene** und ist für einige Arten eine erfolgreiche Überlebensstrategie.

Die Mehrheit der heutigen Naturwissenschaftler und Wissenschaftsphilosophen vertritt die Meinung, dass der Begriff „Art“ ein abstrakter Begriff ist und somit (wie etwa die Gleichungen in der Physik) keine reale Existenz außerhalb des menschlichen Denkens hat [13S]. Wir sehen Kohlmeisen als real existierende Individuen in unserem Garten, aber wir sehen nicht die Reproduktionsgemeinschaft „Kohlmeise“ „draußen“ in der Natur, obwohl wir mit dieser Begriffsbildung viele empirische Beobachtungen in der Natur vorhersagen und erklären können, genau wie das mit den Gleichungen in der Physik möglich ist.

Die Reproduktionsgemeinschaft ist durch Merkmale definiert, aus denen sich die Reproduktion ableiten lässt

Das Artkonzept der Reproduktionsgemeinschaft ist alles andere als eindeutig und konsequent. Das liegt daran, dass die Bedingungen nicht klar definiert sind, unter denen es bei den Organismen, die einer Reproduktionsgemeinschaft angehören, zur erfolgreichen Reproduktion kommen kann [14S]. Das erkennt man schon beim ersten Hinblick. Um ein Artkonzept zu verstehen, ist es wichtig, immer als Erstes die Frage zu stellen: An welchen Kriterien lässt sich erkennen, dass ein Individuum einer bestimmten Art angehört? Warum gehört die Kohlmeise in meinem Garten zur Reproduktionsgemeinschaft der Kohlmeisen? Ich sehe doch gar nicht, dass sie sich mit einer anderen Kohlmeise derselben Art erfolgreich reproduziert. Woher also weiß ich, dass sie zur Reproduktionsgemeinschaft der Kohlmeisen gehört? Es ist aber erforderlich, für jedes Individuum einzeln zu begründen, warum es einer bestimmten Reproduktionsgemeinschaft angehört. Sonst kann über die Artzugehörigkeit nicht eindeutig entschieden werden.

Und genau mit dieser Frage hat man in der Taxonomie oft Probleme, nicht wegen Bestimmungsschwierigkeiten, sondern wegen der logischen Grundlage der Zuordnung zu einem Artbegriff. Artzugehörigkeit zu einer bestimmten Reproduktionsgemeinschaft bedeutet, dass die Kriterien der erfolgreichen Reproduktion vorhanden sind. Aber bei den meisten Angehörigen einer Reproduktionsgemeinschaft gibt es keine direkt sichtbaren Kriterien, die anzeigen, ob und warum ein Individuum einer bestimmten Art angehört.

Ernst Mayr versuchte, dieses Problem mit dem *population thinking* zu lösen: Die Basis des Artkonzepts

DIE MEHRHEIT DER HEUTIGEN NATURWISSENSCHAFTLER UND WISSENSCHAFTS-PHILOSOPHEN VERTRITT DIE MEINUNG, DASS DER BEGRIFF „ART“ EIN ABSTRAKTER BEGRIFF IST UND SOMIT KEINE REALE EXISTENZ AUSSERHALB DES MENSCHLICHEN DENKENS HAT.

der Reproduktionsgemeinschaft sei die Population, nicht das losgelöste Einzelproblem der Beziehung einzelner Individuen zueinander. Es scheint jedoch elementar wichtig zu sein, dass ein Artbegriff es leisten können muss, dass man einem einzelnen Individuum die Kriterien ansehen kann, warum es einer bestimmten Art angehört. Und die Kriterien der Angehörigkeit zur Art als Reproduktionsgemeinschaft sind ausschließlich die der Fähigkeit zur Reproduktion, nicht irgendwelche anderen Merkmale; das wäre dann ein anderer Artbegriff und nicht mehr der Artbegriff der Reproduktionsgemeinschaft. Aber woran erkennt man diese Kriterien?

Für Mayr sind Arten „Gruppen sich kreuzender natürlicher Populationen, die reproduktiv von anderen solchen Gruppen isoliert sind“ (S. 220) [15S]. Die Konspezifität von Organismen leitet sich ab von der Konspezifität der natürlichen Populationen, denen sie angehören: Zwei beliebige Organismen seien konspezifisch, weil sich ihre jeweiligen Populationen kreuzen. Mayr sagt aber nicht, wie sich Populationen kreuzen können. Es ist schwer zu akzeptieren, dass sich Populationen kreuzen können, denn die Befähigung zum sexuellen Kontakt ist ja eine Eigenschaft der Individuen, nicht der Populationen.

Der Begriff der Reproduktionsgemeinschaft suggeriert, dass sich die Angehörigen dieser Gemeinschaft miteinander reproduzieren. Hier tritt ein weiteres Problem auf: Die meisten Individuen einer Reproduktionsgemeinschaft reproduzieren sich ihr Leben lang gar nicht miteinander. Die Reproduktion ist ein nicht zu jeder Zeit zu beobachtender Vorgang, den man bis zur empirischen Beobachtung abwarten kann. Das wirft die Frage auf, warum denn die meisten Angehörigen einer Reproduktionsgemeinschaft überhaupt zu der Reproduktionsgemeinschaft gehören.

Diese Frage erscheint zunächst als trivial, weil jeder weiß, dass sich die meisten Individuen einer Reproduktionsgemeinschaft nicht miteinander reproduzieren. Aber genau hinter dieser Trivialität steckt (wie so oft) das Kernproblem, das gelöst werden muss. Weil nur wenige Angehörige einer Reproduktionsgemeinschaft sich tatsächlich miteinander reproduzieren, muss die Frage beantwortet werden, aufgrund welcher Kriterien überhaupt entschieden werden kann, ob ein bestimmter ausgewählter Organismus einer bestimmten Reproduktionsgemeinschaft angehört oder nicht.

BEI DEN MEISTEN ANGEHÖRIGEN EINER REPRODUKTIONSGEMEINSCHAFT GIBT ES KEINE DIREKT SICHTBAREN KRITERIEN, DIE ANZEIGEN, OB UND WARUM EIN INDIVIDUUM EINER BESTIMMTEN ART ANGEHÖRT.

Das gängige Verfahren ist, einen bestimmten Organismus dem Artbegriff der Reproduktionsgemeinschaft ganz einfach deswegen zuzuordnen, weil er genauso aussieht wie zwei andere Organismen, deren reproduktive Verträglichkeit man kennt. So vorzugehen, erlaubt die Logik der Artkonzepte aber nicht, weil hier nicht die Frage nach der reproduktiven Verbindung beantwortet wird, sondern ganz einfach auf ein anderes Artkonzept zurückgegriffen wird, nämlich auf das Artkonzept der Merkmalsgleichheit und nicht auf das Konzept der Reproduktionsgemeinschaft. Hier werden unzulässigerweise unterschiedliche Artkonzepte miteinander vermischt, und das beinhaltet die Gefahr, dass es zu Widersprüchen kommt, weil die Kriterien des Gruppenzusammenhalts zwischen zwei verschiedenen Artkonzepten voneinander verschieden sind und deswegen nicht miteinander vermischt werden können [6].

Die allermeisten Individuen reproduzieren sich ihr Leben lang nicht mit den anderen Individuen derselben Reproduktionsgemeinschaft. Sie könnten es, aber sie tun es nicht. Deswegen wird die erfolgreiche Paarung der Individuen einer Reproduktionsgemeinschaft auch als „potenziell“ bezeichnet. Gemeint ist nicht die aktuell stattfindende Fortpflanzung, sondern die Befähigung dazu (*interbreeding ability*). „Potenziell“ ist der Gegensatz zu „aktuell“. Dem Artbegriff der Reproduktionsgemeinschaft liegen keine realen Ereignisse zugrunde, sondern eine Disposition zu einem Ereignis, dessen Realität sich erst beim Eintreten eines Zustandes ergibt.

Wie kann man diese Disposition erkennen? Was verbindet die Angehörigen einer Reproduktionsgemeinschaft miteinander? Der Begriff der Reproduktionsgemeinschaft kann sich eben nicht auf die Reproduktion als Akt stützen, denn dieser Akt findet ja meist gar nicht statt. Und etwas, das überhaupt nicht stattfindet, kann keine Gruppe zusammenhalten. Stattdessen ist der Artbegriff der Reproduktionsgemeinschaft, der die Relation der Organismen zueinander beinhaltet, letztlich ein merkmalsorientierter Artbegriff. Das ist eine wichtige Erkenntnis. Wir müssen uns von der Vorstellung trennen, als verbindendes Kriterium des Artbegriffs der Reproduktionsgemeinschaft die Reproduktion als Prozess zu verstehen. Stattdessen sind es Merkmale, die den Artbegriff der Reproduktionsgemeinschaft definieren. Aber es sind keine Merkmale in der Sichtweise des typologischen Artbegriffs, worunter verstanden wird, dass zwei Organismen, die sich in ganz allgemeinen Merkmalen voneinander unterscheiden, zwei verschiedenen Arten angehören. Um zu begründen, warum ein Organismus einer Reproduktionsgemeinschaft angehört, müssen aber bei diesem Organismus ganz bestimmte Merkmale vorhanden sein, nämlich die, die eine

erfolgreiche Reproduktion ermöglichen. Die Mayr'sche Definition ist unvollständig. Da es viele Organismen gibt, die sich nicht miteinander reproduzieren und oft auch gar nicht miteinander reproduzieren können, trotzdem aber in der gegenwärtigen taxonomischen Literatur der Art als Reproduktionsgemeinschaft weiterhin zugerechnet werden, scheint in der klassischen Definition der Reproduktionsgemeinschaft etwas zu fehlen, nämlich die Begründung, warum zum Beispiel unreife, sterile oder geografisch weit entfernte Organismen überhaupt der Reproduktionsgemeinschaft angehören. Die Definition der Reproduktionsgemeinschaft müsste folgendermaßen erweitert werden: „Eine Reproduktionsgemeinschaft ist eine Gemeinschaft aus Organismen, die Merkmale besitzen, aus denen sich eine erfolgreiche reproduktive Verbindung mit anderen Organismen der Reproduktionsgemeinschaft ableiten lässt.“ Die klassische Mayr'sche Definition der Reproduktionsgemeinschaft als „Gruppen von Populationen, die sich tatsächlich oder potenziell miteinander fortpflanzen

und von anderen Populationen fortpflanzungsbiologisch getrennt sind“ enthält leider keine Angaben darüber, was denn die Kriterien sind, woran man erkennt, dass ein einzeln herausgegriffenes Individuum der Art „Reproduktionsgemeinschaft“ ange-

hört, wenn dieses sich nicht aktuell reproduziert.

„EINE REPRODUKTIONSGEMEINSCHAFT IST EINE GEMEINSCHAFT AUS ORGANISMEN, DIE MERKMALE BESITZEN, AUS DENEN SICH EINE ERFOLGREICHE REPRODUKTIVE VERBINDUNG MIT ANDEREN ORGANISMEN DER REPRODUKTIONSGEMEINSCHAFT ABLEITEN LÄSST.“

Merkmale für die prä- und postzygotische Befähigung zur erfolgreichen Reproduktion

Die Merkmale, die die Kriterien der Zugehörigkeit zur Art als Reproduktionsgemeinschaft sind, steuern die präzygotische und/oder postzygotische wechselseitige sexuelle Kompatibilität zweier Organismen; beispielsweise:

- die anatomische Struktur der Geschlechtsorgane (wie bei vielen Insekten),
- Verhaltenssignale, die den Partnerkontakt ermöglichen,
- Rezeptormoleküle auf der Oberfläche des befruchtungsfähigen Eies, die die Befruchtung mit dem Spermium ermöglichen,
- postzygotische Kompatibilität der Elterngenome im erzeugten Nachkommen.

Diese Merkmale sind entscheidend, um bestimmte Individuen der Art als Reproduktionsgemeinschaft zuzuordnen. Die Gene für die Merkmale des präzygotischen reproduktiven Zusammenhalts sind meist nicht bekannt; da steckt die Taxonomie noch in den Kinderschuhen. Etwas mehr ist über die genetische Grundlage der ▶ postzygotischen Artschranke bekannt, z. B. über die Faktoren der ▶ Hybridsterilität [16, 17S-19S, 11].

Daraus folgt, dass die Artzugehörigkeit vieler einzelner Organismen zu einer bestimmten Reproduktionsgemeinschaft in sehr vielen Fällen nicht festzustellen ist,

obwohl die gegenwärtig praktizierte Taxonomie diese Organismen der Art als Reproduktionsgemeinschaft zuordnet. Jeder, der in seinem Garten eine Kohlmeise sieht, glaubt, sie gehöre zur Reproduktionsgemeinschaft der Kohlmeisen, jedoch ohne das belegen zu können. Wir verlassen uns da auf die Intuition, und das ist für das naturwissenschaftliche Denken gefährlich. Es sollte nicht um Intuition gehen, sondern um eine Analyse der Kriterien, die das Artkonzept der Reproduktionsgemeinschaft definieren. Es kommt ausschließlich darauf an, an einem ausgewählten Organismus die Kriterien zu erkennen und zu nennen, warum dieser Organismus der Reproduktionsgemeinschaft zwingend und notwendig angehört.

Die Verbreitungskarten von Tierarten in diversen Bestimmungsbüchern gehen meist davon aus, dass es sich um verschiedene Arten handelt, wenn sich deren Fortpflanzungsgebiete teilweise überschneiden und in diesen Überlappungsregionen keine Mischpaarungen (oder nur sehr wenige) beobachtet wurden. Und dann wird davon ausgegangen, dass auch bei denjenigen Organismen keine Mischpaarungen stattfinden würden, die weiter entfernt leben und die sich außerhalb der Überlappungszonen befinden, so dass sich die Vorkommen der beiden Arten dort nicht überschneiden. Die Individuen können sich also dort gar nicht begegnen und sich allein schon deswegen nicht paaren. Die Schlussfolgerung, dass auch diese Individuen verschiedenen Arten angehören, kann also nicht gezogen werden.

Aber genau dieser Rückschluss wird gemacht, aber nicht weil Argumente für Paarungsbarrieren vorliegen, sondern weil die Organismen außerhalb der Überlappungszonen genauso aussehen wie innerhalb der Überlappungszonen. Damit wird jedoch auf ein anderes Artkonzept zurückgegriffen, nämlich auf die Merkmalsgleichheit und nicht auf das Konzept der Reproduktionsgemeinschaft. Hier werden unterschiedliche Artkonzepte miteinander vermischt. Das ist logisch angreifbar, weil es nicht darum geht, ob ein Organismus mit anderen Individuen der Reproduktionsgemeinschaft eine Merkmalsgleichheit teilt. Stattdessen geht es hier ausschließlich darum zu überprüfen, ob ein Individuum deswegen einer bestimmten Reproduktionsgemeinschaft angehört, weil es die Fähigkeit hat, sich erfolgreich mit den anderen Individuen der Art fortzupflanzen.

Wohin gehören Organismen, die sich nicht miteinander fortpflanzen können?

Gehören Organismen, die sich nicht miteinander fortpflanzen können, ebenfalls zur Reproduktionsgemeinschaft? Wie sind gleichgeschlechtliche, unreife und sterile

Organismen sowie ► allopatrisch getrennte Individuen in die Definition der Reproduktionsgemeinschaft eingeschlossen?

Würde sich die Definition des Artbegriffs der Reproduktionsgemeinschaft auf den Akt der Reproduktion beziehen, dann wäre die ursprüngliche Mayr'sche Definition der Reproduktionsgemeinschaft auch deswegen unvollständig, weil der Zusatz fehlt, dass die Reproduktion nur dann möglich ist, wenn die Angehörigen verschiedenen Geschlechts sind und zusätzlich auch das fortpflanzungsfähige Alter besitzen. Bezieht man die Artzugehörigkeit der Organismen jedoch nicht auf den Akt der Fortpflanzung als Prozess, sondern stattdessen auf die dafür erforderlichen Merkmale, so entfällt dieser Zusatz: Denn die Gene für diese Merkmale sind auch dann vorhanden, wenn sie nicht aktiviert sind.

Ähnlich ist es mit sterilen Organismen. Würde sich die Definition des Artbegriffs der Reproduktionsgemeinschaft auf den Prozess der Reproduktion beziehen, dann könnten unfruchtbare Organismen der Art nicht angehören,

was vor allem bei sozialen Insekten (Bienen, Ameisen) den größten Teil der Individuen ausschließen würde. Dies ist ein ernstes Problem für die Schlüssigkeit einer Artdefinition, wenn diese auf Prozessen beruht. Bezieht man die Artdefinition jedoch auf das Vorhandensein bestimmter Merkmale, dann können diese Merkmale intakt

oder auch bei einzelnen Individuen durch Mutation defekt sein; es kommt nur darauf an, ob die Gene für diese Merkmale vorhanden sind oder fehlen. Eine merkmalsorientierte Artdefinition der Reproduktionsgemeinschaft schließt sterile Organismen in ihren Artbegriff mit ein, eine auf den Prozess der Reproduktion bezogene Definition schließt sie aus.

Die merkmalsorientierte Artdefinition der Reproduktionsgemeinschaft wird auch konsequenter mit dem Problem der Allopatrie fertig als eine auf dem Prozess der Reproduktion beruhende Artdefinition. Wenn Organismen allopatrisch voneinander getrennt leben, etwa indem sie durch Ozeane oder Gebirge voneinander getrennt sind und sich daher aus externen Gründen nicht miteinander paaren können, dann kann die Zugehörigkeit der Organismen zu ein und derselben Reproduktionsgemeinschaft oft nicht festgestellt werden, weil das „Kreuzungsexperiment“ meist nicht durchgeführt werden kann (siehe oben). Del Hoyo und Collar verzichten daher in „*Illustrated Checklist of the Birds of the World*“ bei allopatrisch verbreiteten Vogelarten auf die Anwendung des Artkonzepts der Reproduktionsgemeinschaft [20].

Aber den ► sympatrisch beieinander lebenden Individuen sieht man die Angehörigkeit zu einer bestimmten

EINE MERKMALSORIENTIERTE ARTDEFINITION DER REPRODUKTIONSGEMEINSCHAFT SCHLIESST STERILE ORGANISMEN IN IHREN ARTBEGRIFF MIT EIN, EINE AUF DEN PROZESS DER REPRODUKTION BEZOGENE DEFINITION SCHLIESST SIE AUS.

Reproduktionsgemeinschaft oft genauso wenig an wie den allopatrisch getrennten Organismen, solange man nicht die Merkmale der ▶ prä- und postzygotischen ▶ Art-schranken erkennen kann (siehe das Kohlmeisen-Beispiel von oben). Das zeigt, dass das Problem der Zuordnung von Individuen zu einer bestimmten Reproduktionsgemeinschaft zwischen sympatrisch und allopatrisch verbreiteten Organismen nicht so fundamental verschieden ist, wie das oft gesehen wird [21S].

Der Artbegriff der Reproduktionsgemeinschaft ist eine intransitive Relation

Die Organismen A und B gehören dann zu ein und derselben Reproduktionsgemeinschaft (R1), wenn sie prä- und postzygotische Merkmale besitzen, die aufeinander abgestimmt sind, und daher eine erfolgreiche Reproduktion zwischen den Organismen A und B möglich ist. Ein dritter Organismus C gehört auch zur Reproduktionsgemeinschaft R1, wenn er die gleichen Reproduktionsmerkmale besitzt. In vielen Fällen liegt jedoch eine Situation vor, dass sich C zwar mit B, aber nicht mit A reproduzieren kann. Das macht den Artbegriff der Reproduktionsgemeinschaft zu einer intransitiven Relation (Abbildung 1). Wenn z. B. beim Menschen die Mutter Rhesus-negativ, der Vater aber Rhesus-positiv ist, kann es bei der Schwangerschaft zu Komplikationen kommen. Der Rhesusfaktor bewirkt, dass bestimmte Individuen (A) mit bestimmten Partnern steril sind (C), obwohl dieselben Individuen (A) mit anderen Partnern der Reproduktionsgemeinschaft fertil sind (B).

Ein weiteres Beispiel für die Intransitivität der Beziehung der Sexualpartner innerhalb der Reproduktionsgemeinschaft ist das Phänomen der *isolation by distance* [22S]. *Isolation by distance* bedeutet, dass in einer geografisch weit verbreiteten Reproduktionsgemeinschaft nur die Organismen der benachbarten Populationen miteinander kreuzbar sind (A mit B sowie B mit C), entfernte Individuen jedoch ihre gegenseitige Fruchtbarkeit verloren haben (A mit C). Trotzdem sind alle Populationen

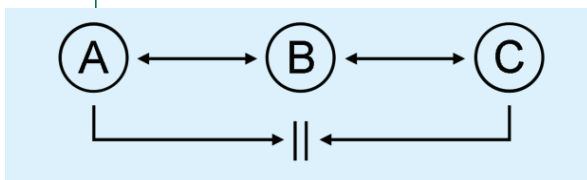
einer Reproduktionsgemeinschaft über Zwischenpopulationen wie Kettenglieder fruchtbar miteinander verbunden, so dass ein Zusammenhalt aller Individuen der Spezies gegeben ist.

Die Angehörigen einer Reproduktionsgemeinschaft sind also durchaus nicht alle miteinander fruchtbar kreuzbar. Dieser Tatbestand wurde von Ernst Mayr ignoriert, und dieser hat an seiner Vorstellung festgehalten, dass die Zugehörigkeit der Organismen zu einer Reproduktionsgemeinschaft durch das Kreuzungsexperiment zu prüfen sei, obwohl schon 1927 durch den Zoologen Adolf Remane bemerkt wurde, dass „Arten zwar natürliche kontinuierliche Fortpflanzungsgemeinschaften“ sind, dass aber nicht alle Individuen der Art, sondern nur benachbarte Organismen miteinander fruchtbar zu sein brauchen [23]. Dies wurde allerdings nur von wenigen Taxonomen aufgegriffen, z. B. von Bernhard Rensch. Rensch sagt: „Vor allem tritt bei extremen Rassen... Unfruchtbarkeit der Nachkommen ein, was bisher als wichtigstes Artkriterium galt“ [24].

Aus der Tatsache, dass die reproduktive Verträglichkeit zwischen den Individuen in einer Reproduktionsgemeinschaft mit der geografischen Entfernung abnimmt, kann man schließen, dass die prä- und postzygotischen Merkmale, die A und B reproduktiv erfolgreich miteinander verbinden, und die Merkmale, die B und C reproduktiv erfolgreich miteinander verbinden, nicht die gleichen Merkmale sein können. Mit anderen Worten: Die Merkmale, die die Individuen an einem Ort der geografischen Verbreitung untereinander sexuell zusammenhalten, können sich mit der Entfernung ändern und müssen nicht die gleichen Merkmale sein wie diejenigen, die die Individuen derselben Art an einem entfernten Ort der geografischen Verbreitung untereinander sexuell zusammenhalten. Eine geografisch weit verbreitete Art kann also durch Merkmale der gegenseitigen reproduktiven Verträglichkeit gekennzeichnet sein, die jedoch keine exakte Merkmalsgleichheit innerhalb der Art darstellen, sondern sich mit der geografischen Entfernung innerhalb der Art verändern. Der Zusammenhalt der Organismen einer Reproduktionsgemeinschaft basiert zwar auf Merkmalen, aber diese sind bei den einzelnen Organismen nicht die gleichen. Auch dies ist eine wichtige Erkenntnis: Der Begriff der Gleichheit der Merkmale, die in einer Reproduktionsgemeinschaft die erfolgreiche Reproduktion möglich machen, muss also sehr differenziert gesehen werden.

Am sichtbarsten wird dies an einem Spezialfall von *isolation by distance*, der „Ringspezies“ [25S]. Die Ringspezies ist nicht die Besonderheit der Entstehung von zwei neuen Arten (*incipient speciation*), wie das oft bezeichnet wird [26]. Ringspezies sind nur insofern eine Besonderheit, indem eine sich ringförmig um ein Gebirge oder einen Ozean geografisch ausbreitende Rassenkette A + B + C [24] mit ihren Enden wieder geografisch zusammenstößt. Deswegen kann dort die durch *isolation by distance* verlorene Fähigkeit zur Reproduktion

ABB. 1 | INTRANSITIVE REPRODUKTIONS-GEMEINSCHAFT



Die Organismen A und B gehören zu ein und derselben Reproduktionsgemeinschaft (R1) und tragen Merkmale, die zwischen ihnen eine erfolgreiche Reproduktion möglich machen. Dasselbe gilt für die Organismen B und C; also gehört C ebenfalls der Reproduktionsgemeinschaft R1 an. Die A-Organismen sind jedoch mit den C-Organismen nicht fruchtbar miteinander kreuzbar. Daher besteht zwar ein relationaler Zusammenhalt zwischen den A-Organismen und den C-Organismen; er ist aber intransitiv.



ABB. 2 Hybride aus Tafelente und Reiherente, aufgenommen am Bucher Stausee in Baden-Württemberg (24.05.2013). Foto in Naturgucker.de von Helmut Vaas, mit freundlicher Genehmigung des Autors.

unter natürlichen Bedingungen empirisch beobachtet werden, was bei „normaler“ *isolation by distance* nicht möglich ist. Ansonsten aber sind Ringspezies nicht unbedingt Anzeichen einer beginnenden Speziation, weil die Unfruchtbarkeit entfernter Rassen (A und C) ein normaler Prozess bei geografisch weit verbreiteten Arten ist. Die Ringspezies sind nichts anderes als eine Spezialscheinung des *isolation by distance*.

Die Intransitivität der Relation der einzelnen Organismen in einer Reproduktionsgemeinschaft lässt den Begriff Reproduktionsgemeinschaft als einen Begriff erscheinen, der sehr leicht missverstanden werden kann, weil dieser Begriff suggeriert, dass alle Organismen, die einer Reproduktionsgemeinschaft angehören, auch reproduktiv miteinander verträglich sein müssten, was ja nicht der Fall ist. Da zu einer Reproduktionsgemeinschaft jedoch auch viele Organismen gehören, die reproduktiv miteinander unverträglich sind, erfüllen diese nicht die Bedingung, die der Begriff „Reproduktionsgemeinschaft“ erwarten lässt, nämlich dass sich alle Individuen miteinander reproduzieren können.

Was in einer Reproduktionsgemeinschaft tatsächlich vorliegt, ist nicht die Fähigkeit aller Individuen zur wechselseitigen erfolgreichen Reproduktion, sondern eine Vernetzung der Individuen über Zwischenindividuen. A ist mit C nicht direkt reproduktiv verknüpft, sondern indirekt über B. Das verbindende Kriterium der Art ist nicht die Fähigkeit zur Reproduktion, sondern das Kontinuum des sexuellen Genflusses, der auch geografisch voneinander entfernte Organismen miteinander verknüpft. Deshalb wurde von Kunz schon im Jahr 2012 vorgeschlagen, den Begriff „Reproduktionsgemeinschaft“ durch den Begriff „Genflussgemeinschaft“ zu ersetzen [27].

Genfluss zwischen verschiedenen Arten – Hybride und Introgression

Reproduktionsgemeinschaften werden oft als abgegrenzte Einheit betrachtet, deren Genpool gegen Vermischung mit den Genpools anderer Arten abgeschirmt ist. Aber die Art als Reproduktionsgemeinschaft ist keine gut abgegrenzte Einheit. Es sind nicht nur viele Angehörige einer Reproduktionsgemeinschaft überhaupt nicht miteinander reproduzierbar (siehe oben), sondern es gibt auch das Gegenteil: Zwischen verschiedenen Arten, die üblicherweise als gegeneinander abgeschirmte Arten betrachtet werden und von denen erwartet wird, dass sich ihre Angehörigen nicht miteinander verpaaren können, findet bisweilen dennoch eine Genübertragung statt.

Die Kreuzungsbarriere zwischen Arten darf daher nicht in dem Sinne missverstanden werden, dass gelegentlich vorkommende Mischpaarungen zwischen verschiedenen Arten bereits ein Beleg dafür seien, dass dies gar nicht zwei verschiedene Arten seien. Die Angehörigen nahezu aller Arten verpaaren sich auch in freier Natur immer wieder miteinander (z. T. auch fruchtbar), sofern sie noch einigermaßen nahe miteinander verwandt sind. Die Artsschranke schließt also nicht die Verpaarung der Organismen aus, die verschiedenen Arten angehören. Die Artsschranke besteht vielmehr darin, dass Mischpaarungen nur einen beschränkten Prozentsatz ausmachen und (das ist entscheidend) im Laufe der Zeit nicht zunehmen.

Beispielsweise tragen die heutigen Menschen (sofern sie nicht native Afrikaner sind) ein bis zwei Prozent Neandertaler-Gene in ihrem Genom, weil es Mischpaarungen gegeben hat [28]. Besonders durchlässig sind die Artsschranken bei den Anatidae (Familie Entenvögel). Unter den weltweit vorkommenden 149 Arten wurden 418 „Hybridarten“ gefunden, von denen 52 Prozent sogar gattungsübergreifend waren [29] (Abbildung 2). Die Stock-

ente (*Anas platyrhynchos*) hybridisiert mit der Nilgans (*Alopochen aegyptiaca*), diese wiederum mit der Graugans (*Anser anser*), die dann gelegentlich mit dem Höckerschwan (*Cygnus olor*) hybridisiert. Bei den Altwelt-Fliegenschnäppern finden wir zwei europäische Arten,

WAS IN EINER REPRODUKTIONSGEMEINSCHAFT TATSÄCHLICH VORLIEGT, IST NICHT DIE FÄHIGKEIT ALLER INDIVIDUEN ZUR WECHSELSEITIGEN ERFOLGREICHEN REPRODUKTION, SONDERN EINE VERNETZUNG DER INDIVIDUEN ÜBER ZWISCHENINDIVIDUEN.

den Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) und den Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*), von denen zwei bis sieben Prozent aller brütenden Individuen Hybriden sind [30].

Das sind jedoch Beispiele für die Durchlässigkeit der Artsschranken, die trotz ihres z. T. recht hohen Prozentsatzes als Ausnahmen zu bewerten sind, weil durch die Hybridbildungen keine evolutionären Vorteile zu erkennen sind. Besonders bei Tieren haben Arthybride fast immer im Vergleich zu den Elternarten eine leicht verringerte

te Fitness und Fertilität, was oft in eine evolutionäre Sackgasse führt. Wenn die Mischlinge fertil sind, dann pflanzen sie sich fort, jedoch in den seltensten Fällen mit ihresgleichen (also mit Hybriden), sondern mit Individuen einer ihrer Elternarten. Diese Rückkreuzungen verhindern, dass der Anteil an Fremdgenen in einer Art ständig zunimmt, so dass die Art schließlich ausgelöscht werden könnte [31]. Daher bleiben die Arten trotz häufiger Hybridisierung auf die Dauer als getrennte Arten erhalten. Es wäre eine falsche Vorstellung, dass die Angehörigen verschiedener Arten sich grundsätzlich nicht miteinander kreuzen.

Fruchtbare Arthybride sind aber nicht in allen Fällen Sackgassen in der Evolution. Die Durchbrechung der Reproduktionsbarrieren zwischen zwei Arten kann auch einen Selektionsvorteil haben, indem eine Art Allele einer anderen Art ins eigene Genom dauerhaft einbaut, was sich später als vorteilhaft herausstellen kann [32S]. Dieses Phänomen der Durchbrechung der Reproduktionsschranke und des Eindringens einer begrenzten Zahl artfremder Gene in eine ansonsten reproduktiv abgetrennte Art nennt man „Introgression“. Das ist sozusagen ein „Gen-Diebstahl“.

Eines der eindrucksvollsten Beispiele für ► genetische Introgression wurde bei Schmetterlingen der Gattung *Heliconius* entdeckt [33, 34S, 35S]. *Heliconius erato* und *Heliconius melpomene* sind phylogenetisch und reproduktiv deutlich voneinander getrennte Arten. Beide Arten kommen nebeneinander (sympatrisch) von Zentralamerika bis in den Südwesten Südamerikas vor. Über dieses große Verbreitungsgebiet von Nord nach Süd zerfallen beide Arten in mehr als 20 unterschiedliche Typen, die sich in ihren Merkmalen signifikant unterscheiden und die geografisch voneinander abgegrenzt sind. Diese Typen sind Rassen [36]. Unter diesen mehr als 20 merkmalsverschiedenen geografischen Rassen finden sich aber insgesamt nur fünf verschiedene, an mehreren getrennten Orten erneut auftretende Farbmuster, so dass mehrere dieser Rassen gleich aussehen, aber in voneinander entfernten disjunkten Regionen leben. Jedem dieser fünf Farbmuster sind Gencluster zugeordnet, und in jeder geographischen Region ist eines dieser Gencluster angeschaltet, während die anderen vier abgeschaltet sind.

Unter diesen fünf Farbmustern sind zwei besonders oft vertreten: (1) das Muster „Rotband“: Vorderflügel mit breitem rotem Band und schwarze Hinterflügel mit weißem Streifen (Abbildung 3 a, b); (2) das Muster „Strahlen“: rote Strahlen auf Vorder- und Hinterflügeln mit weißem Feld an den Vorderflügeln (Abbildung 3 c, d). Das Muster „Rotband“ kennzeichnet die Rassen in Mittelamerika, aber auch in der südlichen Hälfte von Brasilien und dann erneut in einer dritten geografischen Region in den Anden, während die Angehörigen der Rassen des Amazonasgebietes westlich bis in die Anden hauptsächlich das Muster „Strahlen“ haben [33].

Diese deutlich voneinander verschiedenen geografischen Rassen mit ihren jeweils rassespezifischen Farbmustern treten bei beiden Arten auf, *Heliconius erato* und



ABB. 3 Oben: Das Farbmuster „Rotband“ bei *Heliconius erato* (a) und *Heliconius melpomene* (b) in Costa Rica, fotografiert vom Autor am 21.08.2013 und 28.11.2010. Unten: das Farbmuster „Strahlen“ bei *Heliconius erato* (c) und *Heliconius melpomene* (d) in Bolivien, fotografiert vom Autor am 05.01.2013 und 25.12.2014.

Heliconius melpomene. Das Auffallende ist, dass beide Arten in jeder geografischen Region genau das gleiche, aufeinander abgestimmte Rassefarbmuster haben und damit in jeder geografischen Region als Arten kaum voneinander zu unterscheiden sind. Es ist leicht, die Rassen von Region zu Region zu unterscheiden, aber es ist sehr schwer, innerhalb einer bestimmten geografischen Region die Arten *erato* und *melpomene* voneinander zu unterscheiden, da sie das gleiche Rassefarbmuster tragen. Beispielsweise ist Mittelamerika von der Rasse „Rotband“ besiedelt, sowohl bei der Art *Heliconius erato* als auch bei der Art *Heliconius melpomene* (Abbildung 3 a, b). Da es sich bei *Heliconius* um eine für Prädatoren übel schmeckende Beute handelt, werden die Falter durch ihre Farbmuster von Prädatoren erkannt und gemieden, sobald der Prädator zum ersten Mal die Erfahrung gemacht hat. Dies ist eines der besten Beispiele für Müllersche Mimikry: Die Prädatoren machen nur einmal die Erfahrung des übel Schmeckens, wenn sie ein Tier erbeuten, und versuchen es nicht zum zweiten Mal. So ist auch die Schwesterart, die dieses Warnmuster imitiert, von vornherein vor ihren Feinden geschützt.

Weil *Heliconius erato* und *H. melpomene* verwandtschaftlich getrennte Arten sind, wurde dieses Beispiel einer Müllerschen Mimikry lange Zeit für eine Konvergenz gehalten, für eine parallele evolutive Entwicklung gleicher Farbmuster in verschiedenen Arten unter gleichem Selektionsdruck, aber ohne genetische Verwandtschaft. Nun stellte sich jedoch heraus, dass die für das Farbmuster verantwortlichen Gene zwischen den Arten *erato* und *melpomene* über genetische Introgression von einer Art auf die andere übertragen wurden [33]. Obwohl die Arthybride eine reduzierte Fitness haben, war der Erwerb dieser bestimmten Farbmuster durch Introgression der adaptiven Allele zwischen den Spezies ein selektionsbegünstigter Vorgang, da das Farbmuster ein effektives Warnsignal gegen Fressfeinde ist. Die Gene für die jeweiligen Farbmuster sind nicht konvergent entstanden, sondern von glei-

cher Abstammung und daher homolog. Der Genstammbaum der Farbmuster zeigt eine nahe Verwandtschaft zwischen *erato* und *melpomene*, während der Artstammbaum demgegenüber zeigt, dass die Arten *erato* und *melpomene* stammesgeschichtlich relativ weit voneinander entfernt sind.

Fusion zweier Arten: „aus zwei mach eins“ und hybridogene Artbildung: „aus zwei mach drei“

1. Verstärkung der reproduktiven Artschranken beim sekundären Zusammentreffen unvollkommen getrennter Arten (reinforcement)

Als in den 1920er Jahren die Heringsmöwe (*Larus fuscus*) aus dem Ostseeraum in die südliche Nordsee ins Verbreitungsgebiet der dort ansässigen Silbermöwe (*Larus argentatus*) eindrang, verpaarten sich beide Arten zunächst relativ oft. Das zeigt, dass es keine oder nur eine geringfügige präzygotische Artschranke zwischen diesen beiden Arten gab. Die F1-Hybride beiderlei Geschlechts waren fertil.

Nach nur wenigen Generationen hörten die Vermischungen fast vollständig auf, so dass heute die Hybride der beiden Arten nur noch sehr selten beobachtet werden [37S]. Ausgestopfte Mischlinge zwischen Silber- und Heringsmöwe finden sich noch in den Museen in Holland und gelten heute als wertvolle Seltenheit. Offensichtlich hatten die Hybride postzygotische Nachteile, obwohl nicht bekannt ist, welches die Schwächen der Hybride waren. Die Erzeugung geschwächter Nachkommen ist ein selektiver Nachteil für die Eltern, so dass ein Selektionsdruck zum Aufbau präzygotischer Barrieren entstanden ist, der die Erzeugung weiterer Hybriden verhindert hat.

Dieses Phänomen wird ► *reinforcement* genannt. *Reinforcement* ist der selektionsgeförderte rasche Aufbau präzygotischer Barrieren gegen unvorteilhafte Paarung beim Zusammentreffen zweier Populationen, die postzygotisch bereits beginnende Artschranken besitzen [38S]. Selbstverständlich können die Sexualpartner nicht vorher wissen, welche Merkmale der von ihnen erzeugte Nachwuchs tragen wird. Aber durch einen starken Selektionsdruck haben sich präzygotische Merkmale durchgesetzt, die die Eltern daran hindern, eine Partnerwahl zu treffen, die einen Nachwuchs erzeugt, der in seiner Vitalität und Fertilität eingeschränkt ist.

2. Fusion zweier Arten zu einer Art

Da der weitaus größte Teil aller Gene des Genoms nichts mit der Steuerung der Reproduktion der Organismen zu

tu tun hat, ist es nicht selbstverständlich, dass bei räumlicher Trennung zweier Populationen auch Paarungsschranken entstehen; sie hätten keinen Selektionsvorteil. Keine biologische Gesetzmäßigkeit zwingt zu der Vorstellung, dass allopatrisch getrennte Populationen sozusagen „automatisch“ reproduktiv unverträglich werden müssen und damit zu Arten werden. Die Entstehung reproduktiver Schranken bei allopatrischer Trennung zweier Populationen beruht auf reinem Zufall und kann daher sehr lange dauern. Deswegen liegt es eigentlich nicht nahe, als Voraussetzung für die Artbildung zuerst an die Allopatrie zu denken, wie das die Auffassung von Mayr war. Demgegenüber ist die sympatrische Artbildung ein Prozess, in dem der Aufbau reproduktiver Schranken durch die Selektion gefördert wird, so dass die Artschranken evolutionär viel schneller entstehen [39S]. Insofern hatte die Grundauffassung Ernst Mayrs, neue Arten würden fast ausschließlich unter allopatrischer Trennung entstehen [5S], den gravierenden Nachteil, dass hier die Artbildung auf reinem Zufall beruht und die Selektion nicht der Auslöser der Artbildung ist.

Allopatrisch getrennte Populationen können vor der Entstehung reproduktiver Artschranken typologisch bereits ein sehr unterschiedliches Aussehen erreicht haben, so dass sie für den Menschen diagnostisch leicht zu unterscheiden sind. Unterschiedliches Aussehen ist jedoch nicht dasselbe wie das Vorhandensein von reproduktiven

Schranken. Die für Artschranken zuständigen Gene sind meist andere Gene als die für das phänotypische Aussehen verantwortlichen Gene. Unterschiedlich aussehende Organismen können nach dem phylogenetischen Artkonzept durchaus verschiedenen Arten angehören, gehören aber nach dem Artbegriff der Repro-

duktionsgemeinschaft nicht zu verschiedenen Arten, solange die Unterschiede im Phänotyp das Paarungsverhalten nicht behindern und die Organismen noch fertilen Nachwuchs erzeugen.

Dafür sind die Schwarzkopf-Ruderente der Neuen Welt (*Oxyura jamaicensis*) und die Weißkopf-Ruderente der Alten Welt (*Oxyura leucocephala*) ein Beispiel [40S]. In den 1940er Jahren hat Sir Peter Scott, der Begründer des *Wildfowl and Wetlands Trusts*, nur sieben Schwarzkopf-Ruderenten aus Amerika nach England importiert, um die Vögel in seiner Wasservogelsammlung in Slimbridge in Südwestengland zu züchten. Von hier aus sind zwischen 1953 und 1973 insgesamt etwa 90 Nachkommen dieser Vögel (angeblich) entflohen und haben begonnen, im Freiland in England zu brüten. Im Jahr 2000 brüteten dann bereits über 5000 Schwarzkopf-Ruderenten in

EINE ART ALS UNIVERSAL EXISTIERENDE EINHEIT GIBT ES NICHT IN DER NATUR, UND AUCH ALS GEISTIGES KONZEPT BLEIBEN ALLE VERSUCHE, EINEN EINHEITLICHEN ARTBEGRIFF ZU SCHAFFEN, IN SICH WIDERSPRÜCHLICH. JE KONSISTENTER EIN ARTBEGRIFF DEFINIERT WIRD, DESTO WENIGER IST ER GEEIGNET, IN DER PRAXIS UMGESETZT ZU WERDEN.



ABB. 4 Schwarzkopf-Ruderente in den Niederlanden (links) und Weißkopf-Ruderente bei Valencia in Spanien (rechts). Fotos: links: Sabine Frey (02.06.2022), rechts: Wolfgang Fritz (27.06.2022), beide Fotos in Naturgucker.de; mit freundlicher Genehmigung der Autoren.

Großbritannien. Heute haben sich die Schwarzkopf-Ruderenten über viele Länder Europas bis nach Spanien ausgebreitet, wo sie sich mit der seltenen, in ihrem Bestand hochgefährdeten einheimischen Weißkopf-Ruderente vermischen. Beide Entenarten sehen äußerlich sehr unterschiedlich aus (Abbildung 4). Offenbar bestehen aber keine reproduktiven Barrieren, weder postzygotische noch präzygotische. Die Weißkopf-Ruderente hat im gesamten Vorkommensgebiet im letzten halben Jahrhundert stark abgenommen. Die Schwarzkopf-Ruderente dagegen ist sehr vital und in diversen Biotopen überlebensfähig. Dort wo sie auf die Weißkopf-Ruderente trifft, überwiegt sie zahlenmäßig und droht die Weißkopf-Ruderente durch Hybridisierung auszulöschen.

Es handelt sich nach dem phylogenetischen Artkonzept eindeutig um zwei verschiedene Arten, nach dem Artbegriff der Reproduktionsgemeinschaft aber sind Schwarzkopf- und Weißkopf-Ruderente ein und dieselbe Art. Das ist ein sehr gutes Beispiel dafür, dass verschiedene Artbegriffe nicht miteinander vermischt werden können. Es sind nun einmal nach dem einen Artkonzept verschiedene, nach dem anderen Artkonzept aber nicht-verschiedene Arten. Eine Art als universal existierende Einheit gibt es nicht in der Natur, und auch als geistiges Konzept bleiben alle Versuche, einen einheitlichen Artbegriff zu schaffen, in sich widersprüchlich. Trotzdem muss die praktizierende Taxonomie mit einem solchen Begriff arbeiten. Je konsistenter ein Artbegriff definiert wird, desto weniger ist er geeignet, in der Praxis umgesetzt zu werden [1].

3. Entstehung einer neuen Art aus zwei Elternarten: hybridogene Artbildung - Ist der Italiensperling (*Passer italiae*) eine Hybridart?

Reproduktionsgemeinschaften sind nicht die total abgegrenzten Einheiten, als die sie oft betrachtet werden. Ein Extremfall dafür, dass die Selektion die Durchbrechung der Artschranke sogar begünstigt, ist die ► hybridogene Artbildung. Hybridogene Artbildung bedeutet, dass aus der Kreuzung zweier verschiedener Arten eine neue dritte

Art erzeugt wird, die stabil und dauerhaft weiterlebt: eine Hybridart. Dieses Phänomen ist bei Tieren sehr selten, bei Pflanzen aber durchaus verbreitet (z.B. [41S]). Normalerweise können aus Artkreuzungen keine stabilen Hybridlinien hervorgehen, weil die F1-Hybride (sofern sie fertil sind) nur selten wieder einen gleichartigen Hybriden als Paarungspartner vorfinden, sondern stattdessen nur die beiden Elternarten, mit denen sie sich dann paaren. Das ist z. B. bei vielen Entenarten der Fall. Die in Abbildung 2 dargestellte Hybride aus Tafel- und Reiherente wird sich nicht mit einem gleichartigen Hybriden fortpflanzen, sondern nur mit einer „reinrassigen“ Tafel- oder Reiherente.

Die Hybridgenome bleiben also auf die Dauer nicht erhalten, sondern verlieren durch die Rückkreuzung mit den Elternarten schnell wieder die artfremden Genomanteile, sofern es sich nicht um einzelne Gene handelt, die einen selektiven Vorteil haben (siehe oben). Was auf die Dauer erhalten bleibt, sind daher die getrennten Elterng Genome. Die Arthybride können auf lange Sicht keinen eigenen separaten evolutionären Zweig aufbauen, so dass die Entstehung der Hybriden für die Evolution keine Bedeutung hat. Wenn allerdings die Hybridart durch besondere Mechanismen von ihren Elternarten abgeschirmt ist und sich nicht mit ihnen rückkreuzen kann, dann ist der Weg offen für die Neuentstehung einer Art, die sich als separate Linie neben den Elternarten durchsetzen kann. Bei manchen Pflanzen ist dieser Weg zur hybridogenen Artbildung begehbar, weil der Hybrid allo-tetraploid ist. Würde sich dieser Hybrid mit den Elternarten rückkreuzen, dann würde dies zu Störungen bei der meiotischen Chromosomenpaarung führen. Bei Tieren geht der Weg nicht, weil tetraploide Organismen bei Tieren meist nicht lebensfähig sind. Daher ist hybridogene Artbildung bei Tieren meist ausgeschlossen, und es gibt nur wenige Beispiele für Hybridarten. Beispielsweise ist die nordamerikanische Schmetterlingsart *Papilio appalachiensis* eine Hybridart zwischen den Elternarten *Papilio glaucus* und *Papilio canadensis* [42S].

Hybridogene Artbildung wird leicht mit ► klinalen Übergangszonen zwischen verschiedenen Arten verwechselt.



ABB. 5 Oben: a) „Reinrassiger“ Haussperling (*Passer domesticus*) bei Coltesti in Rumänien, fotografiert vom Autor am 30.05.2017. b) „Reinrassiger“ Weidensperling (*Passer hispaniolensis*) in der spanischen Extremadura, fotografiert vom Autor am 12.06.2019. Unten: c) Haussperling (*Passer domesticus*) mit deutlichen Merkmalen des Weidensperlings (roter Hinterkopf, Brustfleckung) in der spanischen Extremadura, fotografiert vom Autor am 03.06.2019. d) Italiensperling (*Passer italiae*) in Val-d’Isère, Frankreich, Hybrid aus der Übergangszone zum Haussperling, fotografiert vom Autor am 21.07.2015.

selt. In Europa und Nordafrika leben drei verschiedene Haussperlingsformen, deren Artstatus auch heute noch umstritten ist: der bekannte Haussperling (*Passer domesticus*), der Weidensperling (*Passer hispaniolensis*) und der Italiensperling (*Passer italiae*, Abbildung 5). Der Haussperling besiedelt ganz Europa (außer der Polarregion) und andere Teile der Welt, aber er fehlt bezeichnenderweise in Italien. Der Weidensperling brütet in Spanien, auf dem Balkan und in Teilen Nordafrikas und Vorderasiens. Der Italiensperling kommt, wie der Name sagt, in Italien vor.

Haus- und Weidensperling leben in Spanien, auf dem Balkan und in Teilen Nordafrikas sympatrisch nebeneinander, und es kommt nur in begrenztem Ausmaß zu Hybridisierungen. In Tunesien und Ostalgerien dagegen sind Hybridisierungen beider Arten die Regel, und dort leben viele bunt gewürfelte unterschiedlich aussehende Zwischenformen beider Arten. Geradezu populär aber ist der Italiensperling, dessen äußere Merkmale ebenfalls intermediär zwischen Haus- und Weidensperling liegen, der aber nach einer Übergangszone zum Haussperling am südlichen Rand der Alpen (Abbildung 5, unten rechts) und zum Weidensperling im Süden Italiens und auf Sizilien in einer einheitlich aussehenden Gefiederzeichnung das gesamte übrige Italien besiedelt und deshalb den Eindruck eines homogenen Typus erweckt [43, 44S].

Der Status des Italiensperlings ist umstritten. Der deutsche Ornithologe Wilhelm Meise (1901–2002) veröffent-

lichte 1936 eine Studie über den Haus- und Weidensperling mit dem Titel „Über Artentstehung durch Kreuzung in der Vogelwelt“, in der er den Italiensperling als Hybridart bezeichnete; er sollte hybridogen als dritte Art aus Haus- und Weidensperling entstanden sein [44S]. Meises Sicht- und Denkweise wurde so überzeugend vorgetragen, dass sie von den meisten Ornithologen geglaubt wurde, Generationen beeinflusst hat und heute noch weitgehend akzeptiert wird. Dabei gibt es keine Argumente für den Status des Italiensperlings als hybridogen entstandene Art; denn um von einer Hybridart zu sprechen, muss die Bedingung erfüllt sein, dass sie durch eine Kreuzungsbarriere eindeutig von den beiden Elternarten abgesichert ist; das ist der Italiensperling nicht. Die Möglichkeiten für eine Rückkreuzung mit einer der Elternarten muss versperrt sein, sonst kann sich die Hybridart auf die Dauer nicht gegenüber den Elternarten durchsetzen. Was beim Italiensperling vorliegt, ist lediglich ein klinaler Übergang vom Haus- zum Weidensperling in einer ungewöhnlich breiten Übergangszone vom Norden bis in den Süden Italiens, also ganz anders als bei Raben- und Nebelkrähe, wo die klinale Übergangszone (in der die Hybride leben) nur 20–50 Kilometer breit ist.

Der Artbegriff der Reproduktionsgemeinschaft ist kontraintuitiv

Die Reproduktionsgemeinschaft ist als Artbegriff von besonderer Natur. Sie ist wesentlich komplexer und widerspruchsfälliger als die anderen Artbegriffe. Die Reproduktionsgemeinschaft ist von vornherein ein völlig anderer Begriff zur Gruppierung von Individuen als die merkmalsorientierten Artbegriffe in der Taxonomie, weil es sich um relationale Beziehungen der Organismen zueinander handelt. Ein Angehöriger einer Reproduktionsgemeinschaft kann nur als ein Individuum in Beziehung zu einem anderen Individuum definiert werden, und der letzte Überlebende einer aussterbenden Reproduktionsgemeinschaft kann der Art als Reproduktionsgemeinschaft nicht angehören, weil er definitionsgemäß einen Partner braucht. Er wäre ein artloser Organismus.

Das Konzept der Reproduktionsgemeinschaft orientiert sich nicht an Gemeinsamkeiten bzw. Unterschieden der Merkmale zwischen Organismen. Intuitiv erwartet man jedoch, dass Organismen, die einer gemeinsamen Art angehören, sich in ihren Merkmalen gleich oder ähnlich sind, und dass Organismen, die unterschiedlichen Arten angehören, sich in ihren Merkmalen voneinander unterscheiden [45S]. Tun sie das nicht, dann werden sie als „kryptische Arten“ bezeichnet. Dieser Begriff macht deutlich, dass man eigentlich Merkmalsunterschiede zwischen Arten erwartet; sonst würde man nicht von „kryptischen Arten“ sprechen. Wenn man keine Merkmalsunterschiede sieht, dann ist da etwas verborgen. Und was ist verborgen? Verborgene sind nur die Merkmalsunterschiede, und die haben für den Artbegriff der Reproduktionsgemeinschaft keine Bedeutung. Daher kennt der Artbegriff der Repro-

duktionsgemeinschaft keine kryptischen Arten, weil er Arten nicht nach ähnlichen oder unähnlichen Merkmalen unterscheidet (außer den sehr spezifischen Merkmalen, die die erfolgreiche Reproduktion mit den Artangehörigen ermöglichen).

Die Entstehung einer Reproduktionsschranke (im Extremfall durch eine einzelne Mutation) kann sozusagen „über Nacht“ eine neue Art von einer bestehenden Art abspalten [46S, 47]. Das bedeutet, dass ein Organismus „plötzlich“ einer neuen Reproduktionsgemeinschaft angehören kann (und damit eine neue Art geworden ist), wenn die Entstehung einer Reproduktionsschranke ihn von seinen bisherigen Artangehörigen abgetrennt hat. Nur nach dem Artbegriff der Reproduktionsgemeinschaft ist dies die Entstehung einer neuen Art. Andere Artkonzepte sind weit entfernt davon, dies als eine Artneuentstehung einstufen zu können, weil sich bis auf die reproduktive Verbindung nichts geändert hat. Im Grunde ist durch die Entstehung einer Verpaarungsbarriere zunächst nichts weiter entstanden als eine Voraussetzung für die Entstehung von Merkmalsunterschieden, die sich aber erst später entwickeln, wenn der Evolution Zeit gegeben wird, Unterschiede aufzubauen. Das Konzept der Reproduktionsgemeinschaft zeigt zunächst nur die Ursachen auf, warum zwei Organismen im Laufe der Zeit in ihren Merkmalen verschieden werden. Und solche meist langsam entstehenden Merkmalsunterschiede werden dann durch andere Artkonzepte zur taxonomischen Arteinteilung benutzt.

Das Konzept der Reproduktionsgemeinschaft sagt nicht, welche Gemeinsamkeiten bzw. Unterschiede die Angehörigen von Arten charakterisieren, sondern es sagt nur aus, warum Arten getrennt sind [48S]. Intuitiv erwartet man jedoch, dass ein Artbegriff ähnliche oder gleiche Organismen zu einem Taxon zusammenfasst [45]. Und gerade das leistet der Artbegriff der Reproduktionsgemeinschaft nicht. Hier können Organismen auch dann einer gemeinsamen Art angehören, wenn sie in ihren Merkmalen ganz verschieden sind, oder sie können verschiedenen Arten angehören, auch wenn sie in ihren Merkmalen gleich sind. Man kann sich nur schwer an einen Artbegriff gewöhnen, bei dem die Merkmale keine Rolle spielen.

Ausblick

Seit Darwin durch die Evolutionstheorie den Nachweis geführt hat, dass sich Lebewesen ständig verändern, ist es bis heute nicht gelungen, den Artbegriff der Spezies in der Taxonomie einheitlich und eindeutig zu definieren [49]. Interessanterweise hielt schon Darwin die Bemühung, den Begriff Spezies zu definieren, für den vergeblichen Versuch, „das undefinierbare zu definieren“. Manche Autoren haben geglaubt, sie hätten eine Lösung gefunden [50], aber die Definitionen erwiesen sich nachträglich als unzureichend. Besonders die Vorstellung von der Art als Reproduktionsgemeinschaft hat ein halbes Jahrhundert lang die Taxonomie dominiert und galt für viele als finale

GLOSSAR

allopatrisch/Allopatrie: das Vorkommen zweier Populationen, die durch eine geografische Barriere getrennt sind und sich allein deswegen nicht paaren können.

cladistischer Artbegriff: Zusammenfassung aller Organismen zu einer Art, die einen gemeinsamen stammesgeschichtlichen Vorfahren haben.

genetische Introgression: Die Durchbrechung der Reproduktionsschranke zwischen verschiedenen Arten und der Erwerb einer begrenzten Zahl von Genen aus einer ansonsten reproduktiv abgetrennten Art.

Hybridsterilität: Unverträglichkeit bestimmter Allele aus artverschiedenen Eltern im Hybridnachkommen einer Kreuzung zwischen verschiedenen Arten.

hybridogene Artbildung: Entstehung einer Hybridart durch die Kreuzung zweier verschiedener Arten. Hybridogene Artbildung setzt voraus, dass es Barrieren gibt, die die Rückkreuzung mit den Elternarten verhindern.

klinale Übergangszone: Die geographische Vermischungszone zweier Rassen, in der diese aufeinandertreffen. Auch bei nahe verwandten Arten kann es eine geografische Überschneidungszone geben, in der Mischlinge zwischen den beiden Arten auftreten, z. B. bei Raben- und Nebelkrähe.

phenetischer Artbegriff: Zusammenfassung merkmalsähnlicher Organismen zu einer Art.

postzygotische Artschranke: Einschränkung der Fertilität und/oder Vitalität von Nachkommen einer Artkreuzung.

präzygotische Artschranke: Verhinderung der Verpaarung zweier Organismen und der Entstehung einer befruchteten Zygote zwischen Angehörigen verschiedener Arten.

reinforcement: der durch Selektion geförderte Aufbau präzygotischer Barrieren gegen unvorteilhafte Paarung beim Zusammentreffen zweier Populationen, die postzygotisch bereits Artschranken besitzen.

sympatrisch/Sympatrie: das gemeinsame Vorkommen zweier Populationen im selben geografischen Raum.

Lösung des Artproblems [51S]. Aber dieser Artbegriff übergeht manche Unzulänglichkeiten und Widersprüche. Der Wunsch nach einer Art, die als universale Einheit existiert, hat sich als unerfüllbar herausgestellt [1]. Biologische Arten sind weder Realitäten, die außerhalb des menschlichen Denkens „draußen in der Natur“ existieren, noch gelingt es, ein universales Konzept für den Begriff „Art“ zu finden. Es wird kein Weg daran vorbeiführen, der Art einen mehrfachen Inhalt zuzuschreiben, je nach der Zielsetzung, welche Verbindungen gemeint sind, die die Organismen in der Natur zusammenhalten und welche evolutionäre Bedeutung der Artbegriff in der jeweiligen wissenschaftlichen Fragestellung haben soll. Es scheint keine biologisch sinnvolle generell anwendbare Artdefinition möglich zu sein [2].

Zusammenfassung

Der biologische Artbegriff der Reproduktionsgemeinschaft wird auf Konsequenz und Widerspruchsfreiheit überprüft,

und es wird festgestellt, dass die Bedingungen nicht klar definiert sind, unter denen es bei den Organismen, die einer Reproduktionsgemeinschaft angehören, zur erfolgreichen Reproduktion kommen kann. Die verbreitete Vorstellung, die Paarungsschranken zwischen zwei verschiedenen Arten wären dicht, so dass erfolgreiche Paarungen zwischen zwei Arten zeigen, dass es sich gar nicht um zwei verschiedene Arten handelt, ist nicht haltbar. Hybridisierungen zwischen verschiedenen Arten sind häufig und können in bestimmten Fällen sogar für die Art überlebenswichtig sein und in einigen Beispielen auch zur Entstehung einer neuen Art führen. Es wird weiterhin festgestellt, dass der Begriff „Art“ weder eine Realität ist, die außerhalb des menschlichen Denkens „draußen in der Natur“ existiert, noch gelingt es, ein universales Konzept für den Begriff „Art“ zu finden.

Summary

The theoretical concept of the biological species as a reproductive community

The biological species concept of the reproductive community is examined with regard to consequence and consistency, and it is found that the conditions under which the organisms belonging to a reproductive community can successfully reproduce are not clearly defined. The widespread concept that the mating barriers between two different species are tight, so that successful mating between two species would show that they are not two different species, is not tenable. Hybridizations between different species are common and in certain cases can even be essential for the survival of the species and in some examples also lead to the emergence of a new species. It is further stated that the term “species” is neither a reality that exists beyond of human thinking “out there in nature”, nor can the finding of a universal concept for the term “species” be successful.

Schlagworte

Taxonomie, Reproduktionsgemeinschaft, Definition der Art, präzygotisch, postzygotisch, Allopatrie, Sympatrie, reinforcement, Ringspezies, Arthybride, hybridogene Artbildung, Introgression, Italiensperling

Literatur

Aufgrund der Vielzahl der Literaturangaben führen wir hier nur die nach Meinung des Verfassers wichtigsten Literaturstellen auf. Die vollständige Literaturliste finden Sie unter www.biuz.de. Einfach den Artikel aufrufen und dort das entsprechende PDF-Dokument herunterladen. Literaturstellen, die nur online zur Verfügung stehen, sind im Text mit einem S für *Supplementary* gekennzeichnet.

- [1] D. L. Hull (1997). The ideal species concept - and why we can't get it. In: M. F. Claridge, H. A. Dawah und M.R. Wilson (Hg.): Species: the units of biodiversity, Bd. 1. London: Chapman & Hall, 357–380.
- [2] T. A. C. Reidon (2005). On the nature of the species problem and the four meanings of 'species'. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 36 (1), 135–158.
- [6] D. J. Kornet et al. (1995.: Internodons as equivalence classes in genealogical networks: building-blocks for a rigorous species

concept. In: *J. Math. Biol.* 34 (1), 110–122. <https://doi.org/10.1007/BF00180139>.

- [9] J. S. L. Gilmour (1989). Appendix 2: Two early papers on classification. *Plant Systematics and Evolution* 167 (1/2), 97–107. Online verfügbar unter <http://www.jstor.org/stable/23673888>.
- [12] C. D. Michener (1969). E. Mayr: Principles of Systematic Zoology. *Systematic Zoology* 18 (2), 232. <https://doi.org/10.2307/2412606>.
- [16] T. Dobzhansky (1936). Studies on hybrid sterility. ii. localization of sterility factors in *Drosophila pseudoobscura* hybrids. *Genetics* 21 (2), 113–135. <https://doi.org/10.1093/genetics/21.2.113>.
- [20] J. Del Hoyo, N. J. Collar (2014). Illustrated Checklist of the Birds of the World - Non-Passerines. Barcelona: Lynx Edicions.
- [23] A. Remane (1927). Art und Rasse. In: *Verhandlungen der Gesellschaft für Physische Anthropologie* 2, 2–33.
- [24] B. Rensch (1928). Grenzfälle von Rasse und Art. *Journal für Ornithologie* 76 (1), 222–231.
- [26] R. J. Pereira, D. B. Wake (2015). Ring species as demonstrations of the continuum of species formation. In: *Mol. Ecol.* 24, 5312–5314.
- [27] W. Kunz (2012): Do species exist? – Principles of taxonomic classification. Weinheim: Wiley-VCH/ Blackwell.
- [29] S. Scherer, T. Hilsberg (1982). Hybridisierung und Verwandtschaftsgrade innerhalb der Anatidae. *Journal für Ornithologie* 123, 357–380.
- [30] G.-P. Saetre, S. A. Saether (2010). Ecology and genetics of speciation in *Ficedula* flycatchers. *Mol. Ecol.* 19, 1091–1106.
- [31] J. M. Burke, M. L. Arnold (2001). Genetics and the fitness of hybrids. *Annual review of genetics* 35, 31–52. <https://doi.org/10.1146/annurev.genet.35.102401.085719>.
- [33] H. M. Hines et al. (2011). Wing patterning gene redefines the mimetic history of *Heliconius* butterflies. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 108, 19666–19671.
- [36] W. Kunz (2021). Immer wieder missverstanden – Die Unterteilung von Arten in Rassen. *Biologie in unserer Zeit* 51 (2), 168–178.
- [43] E. Bezzel (2002). “Italiensperling” – was nun? Debatte um die Einordnung. *Der Falke* 49 (1), 12.
- [47] I. Kronberg (2020). Artbildung durch Chromosomeninversion. *Biologie in unserer Zeit* 50 (3), 164–165.
- [49] W. Kunz (2018). Die Kunst, Organismen in Arten einzuteilen – Wohin steuert die Taxonomie? *Biologie in unserer Zeit* 48 (3), S. 170–178.
- [50] M. Ghiselin (1974). A radical solution to the species problem. *Systematic Zoology* 23, 536–544.

Verfasst von:



Werner Kunz studierte in Münster Biologie, Chemie und Physik. Er begann sein Studium unter Anleitung von Bernhard Rensch und beschäftigte sich mit Rassenkreisen. Er promovierte dann über Chromosomen bei Insekten. Nach zwei Jahren als Gastwissenschaftler an der Yale-University in New Haven/USA arbeitete er als Professor für Allgemeine Biologie am Institut für Genetik an der Universität Düsseldorf über *Drosophila* und den Humanparasiten *Schistosoma*. Seit mehr als 10 Jahren befasst er sich wissenschaftstheoretisch mit dem umstrittenen Artbegriff in der Biologie und mit den theoretischen Grundlagen des Natur- und Artenschutzes. Er ist Autor mehrerer Bücher und Fachartikel und hat als Tierfotograf alle Erdteile bereist.

Korrespondenz

Prof. Dr. Werner Kunz
Hülserweg 8
D-41516 Grevenbroich
Kunz@hhu.de
www.Kunz.hhu.de



Verband | Biologie, Biowissenschaften
& Biomedizin in Deutschland

**GEMEINSAM
FÜR DIE**

BIEWISSENSCHAFTEN

Gute Gründe, dem VBIO beizutreten:

- Werden Sie Teil des größten Netzwerks von Biowissenschaftlern in Deutschland
- Unterstützen Sie uns, die Interessen der Biowissenschaften zu vertreten
- Nutzen Sie Vorteile im Beruf
- Bleiben Sie auf dem Laufenden – mit dem VBIO-Newsletter und dem Verbandsjournal „Biologie in unserer Zeit“
- Treten Sie ein für die Zukunft der Biologie



www.vbio.de

Jetzt beitreten!

