

Die Bedeutung der Mimikry für das Verständnis des Artbegriffs

The Impact of Mimicry to Understand the Species Concept

WERNER KUNZ

Zusammenfassung: Mimikry bedeutet, dass eine Art das phänotypische Aussehen einer anderen Art annimmt, auch wenn die beiden Arten nicht näher miteinander verwandt sind. Damit wird die Artbestimmung nach Merkmalen erschwert. Es geht hier aber nicht um die Wahl der „richtigen“ Bestimmungsmerkmale. Diese können von den Taxonomen leicht durch andere Bestimmungsmerkmale ersetzt werden, wenn sich die Mimikry-Farbmuster als ungeeignet erwiesen haben. Es geht vielmehr um die ontologische Frage, was eine Art wirklich ist, nicht darum, wie man sie erkennt. Art-Diagnose (Art-Bestimmung) ist etwas anderes als Art-Definition. Die Entdeckung der Mimikry durch den englischen Biologen HENRY BATES (1825-1892) hat das Zeitalter der typologischen Sichtweise dessen, was eine Art ist, endgültig beendet. Es ist nicht möglich, die Art als eine Gruppe von Individuen zu definieren, deren Mitglieder gleiche Merkmale haben, weil jedes Merkmal in einzelnen Individuen auch fehlen oder verändert sein kann, das betroffene Individuum dann aber immer noch der Art angehört. Also sind es gar nicht die Merkmale, sondern etwas anderes, weswegen ein Individuum einer Art angehört.

Schlüsselwörter: Mimikry, Artbegriff, Artdiagnose, Merkmale, LINNÉ und DARWIN

Summary: Mimicry documents that a species adopts the phenotypic appearance of another species to which it may not be related. This complicates species determination by characters. This article, however, does not concern the problem of species diagnosis. For taxonomists it's easy to replace the traits of mimicry colour patterns by other traits in order to achieve a correct species diagnosis. What matters here is the ontological question what a species actually is in nature, not the question how to recognize a species. The recognition and identification of a species is a different matter than the definition of a species. The discovery of mimicry by HENRY BATES (1825-1892) has finally terminated the epoch of the typological view of that what a species is. It is not possible to define a species as a group of individuals which possess equal or similar characters, because each single character may be absent or modified in particular individuals, although the affected individual does not lose its species membership by this. Hence, not the characters but something else defines, why an individual belongs to a species.

Keywords: mimicry, species concept, species diagnosis, traits, LINNÉ and DARWIN

1. BATES'sche und MÜLLER'sche Mimikry

Während seines elfjährigen Amazonas-Aufenthaltes 1848 bis 1859 entdeckte und beschrieb der britische Zoologe HENRY WALTER BATES (1825-1892) die später nach ihm benannte Mimikry. Die Tragweite seiner Entdeckung besteht aber nicht nur darin,

dass er zeigen konnte, in welchem Ausmaß eine Schmetterlingsart einer anderen gleichen kann, indem sie Farbmuster, Flügelformen und Verhaltensweisen der anderen nachahmt. Dadurch ist sie vor Feinden geschützt, ohne selbst über abschreckende Waffen zu verfügen. Stattdessen eignet sie sich lediglich die äußeren Signale

an, mit denen andere Arten kundtun, dass sie übel-schmeckend oder wehrhaft sind. BATES'sche Mimikry ist die Vortäuschung falscher Tatsachen. Der deutsche Zoologe FRITZ MÜLLER (1834-1895) hat dann einige Jahre später eine andere Form der Mimikry beschrieben, indem er erkannt hat, dass ein wirksamer Schutz vor Feinden auch dadurch erreicht wird, dass zwei Arten, die gleichermaßen übel-schmeckend oder wehrhaft sind, die gleichen Farbmuster, Flügel-formen und Verhaltensweisen annehmen, ohne dass hier falsche Tatsachen vorgetäuscht werden, weil beide sozusagen „bewaffnet“ sind. Der Selektionsvorteil besteht in diesem Fall darin, dass potenzielle Feinde nur einmal die üble Erfahrung machen müssen und daher den Nachahmer schonen. Der Schutz durch das gleichartige Aussehen gleichermaßen wehrhafter oder ungenießbarer Tiere wird als „MÜLLER'sche Mimikry“ bezeichnet. Nach dem Mimikry-Konzept von WICKLER (1968; vgl. auch LUNAU 2011) ist die MÜLLER'sche Mimikry jedoch überhaupt keine Mimikry, sondern eine Signalnormierung, da keine Täuschung vorliegt.

2. Der unvereinbare Gegensatz zwischen LINNÉ (1707-1778) und DARWIN (1809-1882) – der Unterschied zwischen einer Gruppe als Klasse und einer relationalen Gruppe

Die Entdeckung der Mimikry brachte die Grundlage der LINNÉ'schen Taxonomie ins Wanken. LINNÉ war Typologe, d. h. er glaubte an die Existenz von Typen, die durch ihre Merkmale definiert sind (ERESHEFSKY 1999). Bestimmte Merkmale (keineswegs alle Merkmale) waren nach LINNÉ's Auffassung die charakteristischen Essenzen jeder Art. Nach LINNÉ's Sichtweise waren Merkmale unentbehrlich dazu, dass eine Art überhaupt eine Art sein konnte. Nach LINNÉ's Auffassung hatte jede Art essenzielle Merkmale, die das Sein einer Art bestimmten, genauso wie die Atomzahl 79 das Sein von Gold

bestimmt. Ist die Atomzahl nicht mehr 79, sondern stattdessen 78, dann kann Gold nicht mehr Gold sein, sondern es ist zu Platin geworden. Ebenso vertrat LINNÉ die Auffassung, dass einige ganz bestimmte Merkmale das sind, was eine Art ist. Würde eines dieser Merkmale verschwinden oder verändert werden, dann könne die Art nicht mehr diese Art sein.

LINNÉ wäre missverstanden, wenn man davon ausginge, dass er nur nach pragmatischen Gesichtspunkten gruppiert hätte, um ein handhabbares System zu schaffen, das für jeden verständlich wäre. Er hat mit seiner „Systema Naturae“ durchaus beabsichtigt, das zum Ausdruck zu bringen, was die Arten in der Welt wirklich sind. Er glaubte im platonischen Sinn an die natürliche Existenz der Gruppen (ERESHEFSKY 1999). Im Gegensatz zu DARWIN hielt er die Arten nicht für Einheiten, die der Mensch für seine Ordnungsbedürfnisse geschaffen hat. Er hielt nicht nur die biologischen Individuen für tatsächlich existierend, sondern auch die Gruppen. Für LINNÉ gab es als objektiv existierende Dinge in der Natur nicht nur die einzelnen individuellen Schwalbenschwänze, sondern auch die Gruppe *Papilio machaon*. Die unteren taxonomischen Kategorien, die Arten und Gattungen, also die Einheiten seiner Nomenklatur, waren für LINNÉ keine menschengemachten Gruppen, wie das beispielsweise unbestritten bei einer Gruppe wie „essbare Pilze“ der Fall ist, sondern es waren essenziell existierende Naturgebilde, die als Gruppen in der Welt auch dann da wären, wenn der Mensch sie gar nicht gruppiert hätte.

Die Auswirkung der Evolutionstheorie DARWIN'S auf die Taxonomie war ein Paradigmenwechsel für das Verständnis dessen, was eine Art ist. Man kann nicht darüber hinweggehen, indem man annimmt, dass halt zusätzlich zur Gruppierung nach Merkmalsverschiedenheiten jetzt noch die Gruppierung nach Abstammung und Verwandtschaft dazugekommen sei. Beide

Gruppierungsverfahren führen zu einem völlig unterschiedlichen Verständnis von dem, was eine Gruppe ist.

LINNÉ hat nach Merkmalen gruppiert. Diese Art der Gruppenbildung ist eine Klassenbildung (GHISELIN 1997). Eine Klasse von Individuen bedeutet, dass jedes Individuum, das der Klasse angehört, alle Gründe, warum es dieser Klasse (und keiner anderen) angehört, bereits in sich trägt. Ein einzelnes Exemplar des Schwalbenschwanzes trägt alle Kriterien, dass es zur Art Schwalbenschwanz gehört, bereits in sich. Man braucht kein zweites Exemplar, um die Klassenzugehörigkeit zu erkennen. Ein Schwalbenschwanz gehört deswegen zur Art *Papilio machaon*, weil er ein bestimmtes gelb-schwarzes Farbmuster, eine bestimmte Flügelform und andere Merkmale besitzt. Gäbe es auf einem fernen Planeten einen Schmetterling, der genau alle diese Merkmale tragen würde, dann wäre er ein Schwalbenschwanz.

Etwas ganz anderes als eine Klasse ist eine Gruppierung nach relationalen Zusammenhalten. Hier tragen die Angehörigen der Gruppe nicht alle Kriterien bereits in sich, weswegen sie zur Gruppe gehören. Man braucht unbedingt weitere Gruppenangehörige, um überhaupt definieren zu können, was Gruppenzugehörigkeit beinhaltet. Das sei an folgendem Beispiel erläutert: Ein einzelner Mann wird sofort als Angehöriger der Klasse der Männer erkannt, ohne dass man dazu einen zweiten Mann braucht. Oder: Ein einzelner Mann wird sofort als Angehöriger der Klasse der Sechzigjährigen erkannt, ohne dass man dazu einen zweiten Mann braucht. Das wäre seine Klassenzugehörigkeit. Aber damit ein Mann Bruder sein kann, dazu bedarf es unbedingt einer weiteren Person. Das ist der relationale Zusammenhalt. Und auf relationalen Zusammenhalten beruht die relationale Gruppe.

Für die taxonomische Gruppierung ist wichtig, dass die auf Merkmalsübereinstimmung beruhende Klassenbildung und die auf relationalen Zusammenhalten beruhende

Gruppierung nicht ein und dieselbe Sache sind. Die Art als relationale Gruppe beruht auf Abstammungszusammenhalten oder Sexualzusammenhalten. Auf einem fernen Planeten kann es keinen Schwalbenschwanz als Angehörigen eines relationalen Taxons geben, auch wenn der dort vorkommende Schmetterling alle Merkmale trägt, die ein irdischer Schwalbenschwanz hat; es sei denn, dieser Falter ist von der Erde aus dort hingekommen. Das ist ein zentraler Unterschied zwischen einer Klasse und einer relationalen Gruppe.

Nach LINNÉ waren die Arten Klassen, und zwar nicht als Konzept zum Zwecke der Klassifizierung (wie das die heutige taxonomische Klassifizierung sieht), sondern als real in der Natur existierende Dinge. Nach dieser Auffassung spiegelten die Merkmale der Organismen den Schöpfungsplan wider. Nach Auffassung DARWIN'S sind dagegen alle Merkmale veränderlich. Merkmalsgleiche Individuen in der Sichtweise als Klassen können daher in der Natur überhaupt nur augenblicksweise existieren. Das, was der praktizierende Taxonom zu merkmalsäquivalenten Klassen zusammenfasst, können nach DARWIN keine in der Natur existierenden Gruppen sein. Es sind vielmehr Klassen, die von Menschen gemacht sind. Solche Klassen gibt es nicht, sondern sie werden vom ordnenden Menschen wie Schablonen über die real existierende veränderliche Organismenvielfalt gestülpt werden, wobei wegen der prinzipiellen Variabilität aller Merkmale eine gewisse Unschärfe in Kauf genommen wird (GHISELIN 1997).

DARWIN hat also die Art als Klasse durch die Art als relational zusammengehaltene Gruppe ersetzt. Das war ein Paradigmenwechsel für die Taxonomie (KUHN 1976). Gemäß der relationalen Gruppenbildung gehört ein bestimmter Schwalbenschwanz nicht deswegen zur Art *Papilio machaon*, weil er ein bestimmtes gelb-schwarzes Farbmuster, eine bestimmte Flügelform und andere Merkmale besitzt, sondern weil er gemeinsam mit

allen anderen Schwalbenschwänzen von einem gemeinsamen Vorfahren abstammt. DARWIN'S Evolutionstheorie hat LINNÉ'S auf Merkmalen beruhende Systematik durch eine andere Taxonomie ersetzt, die auf dem Verzweigungsmuster der sich in der Phylogenie aufspaltenden Arten beruht. Nicht das gehört zu einer Art, was sich unbedingt ähnlich sein muss, sondern stattdessen das, was miteinander verwandt ist. Zwei verschieden aussehende Organismen können durchaus zu ein und derselben Art gehören, und zwei gleich oder ähnlich aussehende Organismen können durchaus zu ganz verschiedenen Arten gehören (Abb. 1). So etwas war im LINNÉ'schen Weltbild nicht möglich.

3. Der Unterschied zwischen einer Art-Bestimmung und einer Art-Definition

Die Erkenntnis, dass die real in der Natur existierenden Arten keine Klassen sind, sondern Relationalgruppen, darf nicht so verstanden werden, dass damit die Klassenbildung in der Taxonomie abgeschafft wurde. Selbstverständlich ist eine Klassenbildung nach Merkmalsäquivalenz möglich und in der taxonomischen Praxis unvermeidbar (KUNZ, im Druck). Jedoch handelt es sich dann immer um eine gemachte Klassenbildung und nicht um die Entdeckung eines real existierenden Dings in der Natur.

Außerdem darf die Erkenntnis dessen, was eine Art ist, nicht damit verwechselt werden, wie man eine Art diagnostisch erkennen kann. Letzteres geschieht selbstverständlich nach Merkmalen, den bekannten Bestimmungsmerkmalen. Wenn bereits bekannt ist, dass es sich um eine Art handelt, sind Merkmale als Bestimmungsmerkmale sehr nützlich. Es ist aber etwas ganz anderes, ein Merkmal als „differentia“ zur Unter-

scheidung von Arten zu benutzen, als es als „definitio“ zu nutzen, um damit den Schluss zu begründen, dass es sich um eine neue Art handelt. Es gibt einen elementaren Unterschied zwischen Art-Diagnose und Art-Definition.

Um diesen Unterschied deutlich zu machen, stelle man sich folgendes Beispiel vor: Von zwei Elternpaaren A und B kennt man jeweils zehn Nachkommen. Neun Nachkommen des ersten Elternpaars haben schwarze Haare, aber das zehnte Kind ist blond. Vom zweiten Elternpaar kennt man auch zehn Nachkommen. Hier haben neun Nachkommen blonde Haare, aber ein Kind ist schwarzhaarig. Wenn es jetzt darum geht, die Nachkommenschaft der beiden Elternpaare diagnostisch zu unterscheiden, dann sieht die Sache folgendermaßen aus: An der Haarfarbe als Bestimmungsmerkmal können die Kinder den beiden Gruppen A und B zugeordnet werden, jedoch mit einer geringen Fehlerquote. Diese kann jedoch korrigiert werden, indem neben der Haarfarbe noch weitere Bestimmungsmerkmale hinzugezogen werden, womit das jeweilige Ausnahmekind dann doch in die richtige Gruppe eingereiht wird. Im Endeffekt wird also kein Fehler gemacht.

Der entscheidende Unterschied zwischen Art-Diagnose und Art-Definition zeigt sich dann, wenn nicht die bereits bekannten Arten bestimmt werden, sondern wenn ein oder mehrere Individuen mit neuen Merkmalen entdeckt werden, die einer neuen Art angehören könnten. Zurück zu unserem Beispiel: Würde man jetzt ein rothaariges Kind neu entdecken, so könnte man im Vertrauen auf das weitgehend brauchbare Bestimmungsmerkmal Haarfarbe auf die Idee kommen, eine dritte Gruppe neben A und B entdeckt zu haben. Das muss aber

Abb. 1: *Heliconius doris* in zwei verschiedenen Phänotypen (**oben:** Golfo Dulce im südlichen Costa Rica, Dezember 2010; **unten:** Ciudad Colon im zentralen Costa Rica, November 2010).

Fig. 1: *Heliconius doris* with two different phenotypes (**top:** Golfo Dulce in southern Costa Rica, December 2010; **bottom:** Ciudad Colon in central Costa Rica, November 2010).



nicht stimmen. Denn ein rothaariges Kind braucht keinesfalls der Nachkomme eines weiteren Elternpaares C zu sein. Es könnte auch ein bisher unentdeckter Nachkomme der Elternpaare A oder B sein. Schon die nicht 100 %ige Verlässlichkeit der Haarfarbe bei den Gruppen A und B zeigt, dass die Haarfarbe kein essenzielles Merkmal ist, um die beiden Gruppen A und B nach ihrer Haarfarbe zu definieren. Und auch alle weiteren noch hinzugezogenen Bestimmungsmerkmale treffen nicht 100 %ig auf alle Angehörigen der Gruppe zu.

Die Nachkommenschaft des Elternpaares A gehört daher nicht deswegen zu einer existierenden Gruppe, weil die Individuen schwarzhaarig sind (oder auch weil sie durch andere Merkmale charakterisiert sind), sondern sie gehören aus einem völlig anderen Grund zu einer Gruppe, nämlich weil sie alle die Nachkommen eines einzigen Elternpaares sind. Dieses Beispiel macht klar, welcher Unterschied besteht, ob ein Merkmal als „definitio“ für eine Gruppe benutzt wird oder als „differentia“. Es handelt sich um zwei ganz verschiedene Ziele, ob man eine Gruppe neu definiert oder ob man eine (bereits bekannte) Gruppe erkennt und unterscheiden kann.

Diese Überlegung lässt sich auf die Taxonomie anwenden. Kein Taxonom würde behaupten, dass ein mutiertes Individuum des Schwalbenschwanzes deswegen kein Schwalbenschwanz sein kann, weil ihm die Schwänze an den Hinterflügeln fehlen. Artmerkmale treffen nie auf 100 % aller Individuen zu. Bestimmungsmerkmale sind immer nur verwendbar zur Erkennung von Arten, wenn man bereits vorher weiß, dass es sich um Arten handelt. Ein neu entdecktes Individuum mit einem bisher noch nicht bekannten Merkmal ist kein Beleg dafür, dass es sich hier um eine neue Art handeln muss. Man muss eher die Verlässlichkeit der bisher benutzten Bestimmungsmerkmale in Frage stellen, als dass man behaupten darf, eine neue Art entdeckt zu haben.

4. Zwei unterschiedliche Ursachen für Merkmalsgleichheit

Wie ist es bei der Unvereinbarkeit der LINNÉ'schen Typologie mit der DARWIN'schen Evolutionstheorie möglich, dass das LINNÉ'sche System in vielen Grundzügen heute noch in Gebrauch ist? Das

Abb. 2: Die Zuckervögel Lateinamerikas wurden früher aufgrund ihrer Merkmale als eigene Familie (Coerebidae) abgetrennt, weil sie einen gebogenen dünnen Schnabel haben, mit dem sie sich vom Blütennektar ernähren (**oben links:** Blaukopfpitpit *Dacnis cayana*, Manuel Antonio im zentralen Costa Rica, Dezember 2010; **oben rechts:** Kappennaschvogel *Chlorophanes spiza*, Centro Neotropico Sarapiquí, Costa Rica, Februar 2007), im Gegensatz zu den Tangaren (Thraupidae), die überwiegend Körnerfresser sind und die daher einen dicken finkenförmigen Schnabel haben (**unten:** Sommertangare *Piranga rubra*, Manuel Antonio im zentralen Costa Rica, Dezember 2010). Die Verwandtschaftsanalyse hat jedoch ergeben, dass Zuckervögel und Tangaren nahe miteinander verwandt sind, so dass die deutlichen Merkmalsunterschiede eine stammesgeschichtlich junge Anpassung an unterschiedliche Ernährungsweisen sind. Beide werden heute zu einer gemeinsamen Familie vereint.

Fig. 2: According to their phenotypic traits, the honeycreepers in Latin America were arranged into a separate family (Coerebidae), since they have a curved thin beak to suck nectar from flowers (**top left:** Blue Dacnis *Dacnis cayana*, Manuel Antonio in central Costa Rica, December 2010; **top right:** Green Honeycreeper *Chlorophanes spiza*, Centro Neotropico Sarapiquí, Costa Rica, February 2007), in contrast to the tanagers (Thraupidae) which mainly feed on grains and which therefore have a thick beak like a finch (**bottom:** Summer Tanager *Piranga rubra*, Manuel Antonio in Central Costa Rica, December 2010). Kinship analysis, however, has revealed a close relationship between honeycreepers and tanagers, implying that the distinct differences in traits are a recent adaptation to different nutrition habits. Both are now united into a single family.



kommt daher, dass Merkmalsähnlichkeit in vielen Fällen die Folge naher Verwandtschaft ist, so dass die Gruppierung nach Merkmalsähnlichkeit mit der Gruppierung nach Verwandtschaft deckungsgleich ist. In vielen anderen Fällen trifft dies jedoch nicht zu. Für die ontologische Frage, was eine Art in der Realität ist, sind aber gerade diese Ausnahmefälle von Bedeutung.

Merkmalsähnlichkeit kann zwei ganz verschiedene Ursachen haben, die nichts miteinander zu tun haben. Merkmalsähnlichkeit kann einerseits die Folge naher Verwandtschaft sein, andererseits aber auch die Folge gleichartiger Umwelanforderungen. Und es ist zweifellos ein Problem, nach Prinzipien zu gruppieren, die zwei ganz verschiedene evolutionäre Ursachen haben können. Die Entwicklung gleichartiger Merkmale aufgrund gleichartiger Anforderungen durch die Umwelt heißt Konvergenz. Konvergenz ist Merkmalsähnlichkeit ohne Verwandtschaft.

Das Problem besteht jedoch darin, dass die Taxonomie das Ziel verwirklichen möchte, die Organismen nach dem Grad ihrer Verwandtschaft zu ordnen, die Verwandtschaft aber nicht direkt beobachtet werden kann, obwohl sie eigentlich das Kriterium der Gruppierung sein sollte. Stattdessen werden

Merkmalsäquivalenzen beobachtet und bewertet, die jedoch nicht das sind, was eine Art ist. Das ist das grundsätzliche Dilemma bei der Verwirklichung eines natürlichen Systems der Organismen; denn nur eine Gruppierung nach Verwandtschaft wäre das natürliche System der Organismen.

Ein historischer Rückblick zeigt, dass es in der Vergangenheit häufig zu taxonomischen Fehlgruppierungen gekommen ist, weil Konvergenzen nicht erkannt wurden. Hierfür bieten die Vögel gute Beispiele, weil Vögel stammesgeschichtlich relativ jung sind und oft durch die Form ihres Schnabels extrem an bestimmte Ernährungsweisen angepasst sind. Es waren ja auch die Schnäbel der Galapagos-Finken, die DARWIN endgültig davon überzeugt haben, dass Arten nicht konstant sein können, sondern sich durch ständige Anpassung verändern.

Die Zuckervögel Lateinamerikas haben einen gebogenen dünnen Schnabel, mit dem sie in Blütenröhren eindringen können, um sich vom Nektar zu ernähren (Abb. 2). Wegen dieses augenfälligen Merkmals wurden sie als eigene Familie (Coerebidae) eingestuft. Sie sind aber nahe Verwandte der Tangaren (Thraupidae), deren Vertreter überwiegend Körnerfresser sind und die daher einen dicken finkenförmigen Schnabel

Abb. 3: Verschiedene Arten der Bartvögel leben in Südostasien, Afrika und Amerika (**oben links:** Akazienbartvogel (*Tricholaema leucomelas*), Namibia, März 2005; **oben rechts:** Rotkopfbartvogel (*Eubucco bourcierii*), Sarapiquis im zentralen Costa Rica, Februar 2007). Bartvögel wurden früher als gemeinsame Familie (Capitonidae) von den Tukane abgetrennt (**unten:** Feuerschnabel-Aracari (*Pteroglossus frantzii*), Manuel Antonio im zentralen Costa Rica, Dezember 2010). Jedoch sind die Bartvögel der drei Kontinente verwandtschaftlich weit voneinander entfernt. Demgegenüber sind die neotropischen Bartvögel nahe Verwandte der dort ebenfalls lebenden Tukane und werden daher heute von den Bartvögeln der anderen Kontinente abgetrennt und mit den Tukane in eine gemeinsame Familie gruppiert (Rhamphastidae).

Fig. 3: Different species of barbets live in Southeast-Asia, Africa and America (**top left:** Acacia Pied Barbet (*Tricholaema leucomelas*), Namibia, March 2005; **top right:** Red-headed Barbet (*Eubucco bourcierii*), Sarapiquis in Central Costa Rica, February 2007). Barbets were formerly considered as a common family (Capitonidae), separated from the toucans (**bottom:** Fiery-billed Aracari (*Pteroglossus frantzii*), Manuel Antonio in Central Costa Rica, December 2010). However, the barbets of the three continents are related quite distantly from each other phylogenetically. In contrast, the neotropic barbets are rather close relatives of the toucans and are therefore recently separated from the barbets of the other continents and combined with the toucans into a common family (Rhamphastidae).



haben. Zuckervogel und Tangaren werden heute zu einer gemeinsamen Familie vereint (SIBLEY & AHLQUIST 1990).

Als zweites ornithologisches Beispiel seien die Bartvögel genannt, die in jeweils mehreren Arten in Südostasien, Afrika und Amerika leben. Sie wurden als gemeinsame Familie (Capitonidae) von den Tukanen abgetrennt. Nun hat sich herausgestellt, dass die Bartvögel der drei Kontinente verwandtschaftlich weit voneinander entfernt sind, während die Tukane ganz nahe Verwandte der neotropischen Bartvögel sind. Die Tukane der Neuen Welt sind im Grunde Bartvögel mit riesigen Schnäbeln (Abb. 3).

Das Verfahren, von der Ähnlichkeit der Merkmale zweier Organismen auf den Grad ihrer Verwandtschaft zu schließen, führt in vielen Fällen also nicht zum richtigen Ergebnis. Die Schlussfolgerung, dass merkmalsähnliche Organismen auch zu einem gemeinsamen Taxon gehören müssten, hat nur den Wert einer anfänglichen Vermutung. Vor allem aber ist Merkmalsäquivalenz kein absolut geltendes Artkriterium. Denn eine Art kann nicht gleichzeitig das sein, was eine Verwandtschaftsbeziehung ist und ebenso auch das, was eine Umwelтанpassung ist. Es geht nicht, zwei Dinge als ein und dasselbe zu bezeichnen, wenn sie ganz verschiedene Ursachen haben.

Heutzutage erscheint einem diese Erkenntnis trivial, denn wir haben uns daran gewöhnt, dass die Merkmalsgleichheit nicht immer ein Anzeichen für nahe Verwandtschaft ist. Dass wir uns daran gewöhnt haben, liegt aber nur daran, dass wir längst nicht mehr den LINNÉ'schen Artbegriff vertreten. Wir sehen die Merkmale längst als pure Diagnostika an und nicht mehr als das Wesen der Art (siehe oben), auch wenn das Vielen nicht unmittelbar bewusst ist (siehe Abschnitt 6). Was dabei herauskommt, wenn Merkmale als das Wesen des Taxons angesehen werden, zeigt sich in aufschlussreicher Weise im historischen Rückblick auf LINNÉ: Die Vögel hat er hauptsächlich nach ihrer

Schnabel- und Fußform gruppiert. Konsequenterweise wurden Habichte, Eulen und Würger zu einem gemeinsamen Taxon zusammengefasst, weil sie alle das gleiche Merkmal tragen, nämlich einen hakenförmigen Schnabel. Und Enten, Möwen, Sturmvogel, Flamingos und Pelikane vereinte er zu einem Taxon, weil sie alle Füße mit Schwimmhäuten haben (CHEN 2002).

5. Die Konvergenz resultiert aus dem Unterschied zwischen Genotyp und Phänotyp

Eine Taxonomie, die den Anspruch stellt, ein natürliches System der Organismen zu erreichen, kann sich auf Merkmalsäquivalenzen nicht verlassen. Unterschiedlich aussehende Organismen können trotzdem miteinander verwandt sein und gleich aussehende Organismen können von ganz unterschiedlicher Abstammung sein. Woher aber kommt es, dass der Schluss von Merkmalsähnlichkeit auf Verwandtschaft trotzdem oft zum richtigen Ergebnis führt? Der Schluss von der Merkmalsgleichheit auf die Artgleichheit gründet sich auf die Tatsache, dass verwandte Organismen, also Organismen gleicher Abstammung, aus genetischen Gründen einander ähnlich sein müssen. Geschwister stimmen in mehr Merkmalen überein als Vettern, weil sie die gleichen Eltern haben und daher in 50 % ihrer Gene übereinstimmen, während Vettern nur 25 % gemeinsame Gene haben. Das Prinzip scheint also zunächst richtig zu sein, vom Grad der Merkmalsgemeinsamkeit auf den Grad der Verwandtschaft zu schließen. Das Problem liegt aber darin, dass dieser Schluss sich auf den Genotyp bezieht. Der Phänotyp ist etwas Anderes. Zwar wird der Phänotyp durch den Genotyp bestimmt, jedoch nicht in direkter Relation. Wenn zwei Organismen im Genotyp zu 50 % übereinstimmen, dann müssen sie im Phänotyp nicht auch zu 50 % übereinstimmen. Ein einziges phänotypisches Merkmal

kann durch mehrere unterschiedliche Gene bestimmt werden, und umgekehrt können mehrere verschiedene Merkmale durch ein und dasselbe Gen bestimmt werden. Das erste Phänomen wird Polygenie, das zweite Polyphänie genannt. Daraus folgt logisch, dass die phänotypische Merkmalsähnlichkeit zweier Organismen nicht der direkte Ausdruck ihrer genetischen Verwandtschaft sein muss.

Gäbe es keinen Selektionsdruck, der die Merkmale umändert und an die lokalen Erfordernisse anpasst, so würden die Merkmale in der Tat die Verwandtschaft widerspiegeln. Wenn hier von Merkmalen die Rede ist, so sind damit immer nur die phänotypischen Merkmale gemeint. Das hat seinen Grund. Zwar ist der Phänotyp das, was von den Genen erzeugt wird (insofern spiegelt er den Genotyp wider), aber der Phänotyp ist auch das, was letztlich alle Lebensfunktionen ausübt und sich damit der auslesenden Kontrolle der Umwelt ausliefert. Jedes phänotypische Merkmal, das besser funktioniert als ein anderes, hat eine gute Chance sich durchzusetzen. Das führt zur Veränderung. Zwar sind auch die Gene in ihrer Überlebenschance betroffen, wenn sie ein durch die Selektion benachteiligtes Merkmal kodieren. Es gibt jedoch einen folgenreichen Unterschied zwischen Phäno- und Genotyp.

Der Genotyp besteht zum größten Teil aus DNA-Sequenzen, die sich gar nicht auf die phänotypischen Merkmale auswirken. Diese DNA-Sequenzen (neutrale DNA, die dritte Base vieler Basentriplets) können sich unkontrolliert die unterschiedlichsten Veränderungen leisten, gegen die die Selektion blind ist. Diese Sequenzen werden also, sobald sie sich ändern, von der Selektion weder behindert noch gefördert. Generell ist der Genotyp wesentlich neutraler gegen die Kräfte der Selektion als der Phänotyp. Das hat eine gewaltige Bedeutung für die Taxonomie. Während man bei gleich aussehenden phänotypischen Merkmalen niemals

auf den ersten Blick auf Homologie, d. h. gemeinsame Abstammung, schließen kann, kann man das beim Vorliegen hinreichend langer sequenzgleicher DNA-Abschnitte immer tun. Die Konvergenz ist nicht in der Lage, zwei DNA-Abschnitte hinreichender Länge sequenzgleich oder sehr sequenzähnlich zu machen.

Das ist die große Stärke der DNA-Taxonomie. Starke Sequenzähnlichkeit bedeutet prinzipiell immer nahe Verwandtschaft, große Sequenzunterschiede indizieren eine hohe genetische Divergenz und damit eine geringe Verwandtschaft.

6. Die kognitive Grundlage einer merkmalsorientierten Klassifikation

Die Tatsache, dass jeder natürliche Artbegriff ein relationaler sein muss (siehe oben), bedeutet prinzipiell, dass Merkmalsähnlichkeit keine grundsätzlich notwendige Bedingung für Artgleichheit sein muss. Zwei Nachbarn bilden die Gruppe der Nachbarn, weil sie nebeneinander wohnen. Das ist ein relationaler Zusammenhalt. Niemand würde fordern, dass ein Nachbar auf einmal kein Nachbar mehr ist, nur weil er seine Merkmale geändert hat. Zwei Angehörige einer Spezies gehören deswegen zu einer Spezies, weil sie eine gemeinsame Abstammung haben. Das ist ebenso ein relationaler Zusammenhalt. Aber jedermann fordert, dass eine Tiergruppe auf einmal nicht mehr derselben Art angehört, nur weil sie ihre Merkmale geändert hat. Warum wird der Begriff „Nachbar“ unwillkürlich anders eingestuft als der Begriff „Spezies“, obwohl es sich in beiden Fällen um relationale Begriffe handelt?

Den Artbegriff von der Merkmalsäquivalenz zu lösen, widerstrebt einem Spontanempfinden. Der Mensch wehrt sich gegen diese Erkenntnis, weil er daran gewöhnt ist, Tier- und Pflanzenarten nach Merkmalen verlässlich einzustufen. Darauf basieren alle Bestimmungsbücher. Also scheinen Merk-

male doch die Kriterien für Artverschiedenheiten zu sein. Merkmale sind aber nur dann verlässliche Kriterien für Artunterschiede, wenn man bereits vorher weiß, dass es sich um verschiedene Arten handelt. Das ist der Sinn von Bestimmungsmerkmalen. Es ist nicht der Sinn von Bestimmungsmerkmalen, damit neue Arten zu definieren. Der Gebrauch von Bestimmungsmerkmalen verfolgt lediglich den Zweck, bekannte Arten zu unterscheiden, bei denen sich bereits vorher herausgestellt hat, dass sie an bestimmten Merkmalen zu erkennen sind. Entdeckt die Wissenschaft aber neue Organismen mit neuen Merkmalen, und ist es noch unbekannt, ob es sich dabei um eine neue Art handelt oder nicht, dann kann man niemals wegen der Merkmalsunterschiede zwingend schlussfolgern, dass es sich um eine neue Art handeln muss. Dafür gibt es zu viele Beispiele von Merkmalsunterschieden zwischen Organismen, die trotzdem zu ein und derselben Art gehören, z. B. die beiden Geschlechter und andere Morphen (zum Begriff der Morphe siehe KUNZ 2010). Und es gibt umgekehrt zu viele Beispiele für Merkmalsgleichheit, obwohl es sich um verschiedene Arten handelt. Dazu gehören die Organismen, die durch Konvergenz einander gleich geworden sind.

Woher kommt der Zwang, von Merkmalsunterschieden spontan auf Artunterschiede zu schließen? Wenn ein junges Hühnchen aus dem Ei schlüpft, dann kann es bereits einen drüber fliegenden Sperber von einer Taube unterscheiden, ohne dies je gelernt zu haben (LORENZ 1943). Das ist eines der besten Beispiele für kognitive Vorgaben, die eine genetische Grundlage haben. Ein starker Selektionsdruck hat dafür gesorgt, dass bestimmte Gewissheiten im Gehirn vorgegeben sind, ohne dass diese auf Erfahrung zurückgehen müssen. Das ist im Grunde das, was Immanuel Kant als „a priori“ bezeichnet hat (KANT 1781).

Wenn ein Mensch ein übles Erlebnis mit einer giftigen Frucht oder einem gefährlichen

Tier hatte, dann unterliegt er dem kognitiven Zwang, zu denken, dass von ähnlich aussehenden Früchten oder Tieren die gleiche Gefahr ausgehen müsse. Er empfindet sie als „gleichartig“. Es hätte Selektionsnachteile gehabt, wenn sich Zweifel eingestellt hätten, die erst dann zur Vorsicht ermahnt hätten, wenn die spontan empfundene Gleichartigkeit erst überprüft worden wäre. Das wäre viel zu zeitraubend gewesen und hätte das Überleben des Menschen gefährdet. Daher scheint die Bereitschaft, ähnlich aussehende Organismen als artgleich einzustufen, im Denken vorgegeben zu sein (ATLAN 1999).

Als SIBLEY & AHLQUIST (1990) mehrere taxonomische Gruppen der Vögel als konvergente Gruppierungen entlarvten, die nicht dem natürlichen System der Verwandtschaft entsprachen (siehe unten), stellte sich in den Jahren danach in den taxonomischen Publikationen eine seltsame Reaktion ein. Obwohl die neuen Ergebnisse im Prinzip nicht angefochten wurden, wurden sie (z. T. bis heute) nicht übernommen. Die auf GADOW (1893) zurückgehende Klassifikation der Vögel, die überwiegend auf 40 morphologischen Merkmalen beruht, wurde in den meisten Veröffentlichungen beibehalten, obwohl den Autoren klar war, dass diese Gruppierungen nicht die korrekte Sichtweise der phylogenetischen Verwandtschaft wiedergeben (SIBLEY 1997). Es scheint innere Widerstände zu geben, von einer merkmalsorientierten Gruppierung zugunsten einer phylogenetischen Taxonomie abzurücken. Auch das fortgesetzte Festhalten an paraphyletischen Taxa bedeutet im Grunde, dass einer typologischen Einteilung die Priorität gegenüber einer an der Verwandtschaft orientierten Einteilung gegeben wird. Selbst ERNST MAYR (1904-2005), ansonsten ein erklärter Gegner der Typologie, hat an einer paraphyletischen Systematik festgehalten und die Kladistik von WILLI HENNIG (1913-1976) als Formalismus diffamiert (MAYR 1984). Dabei bedeutet das Festhalten an der Paraphylie klipp und klar, dass die Verwandtschaft zugunsten

einer subjektiv empfundenen Merkmalsähnlichkeit ignoriert wird (KUNZ, im Druck).

7. Signalfälschung und Signalnormierung bei Heliconiiden und Ithomiiden

Die beiden neotropischen Schmetterlingsfamilien der Heliconiiden und Ithomiiden enthalten Arten, die zu den besten Beispielen für Mimikry im Tierreich gehören. Das war dem Zoologen HENRY WALTER BATES während seines Amazonas-Aufenthaltes vor 150 Jahren aufgefallen. In seinem Buch „The Naturalist on the River Amazons“ (1863) (online als voller Text verfügbar beim Project Gutenberg <http://www.gutenberg.org/wiki>) beschreibt er bei den Arten *Heliconius erato* und *H. melpomene* das verwirrende Phänomen, dass die vielen in der Natur auftretenden Farbmuster nicht den Arten zuzuordnen sind. Es treten an verschiedenen Orten lokale Varianten auf, die kaum eine Ähnlichkeit im Farbmuster miteinander haben.

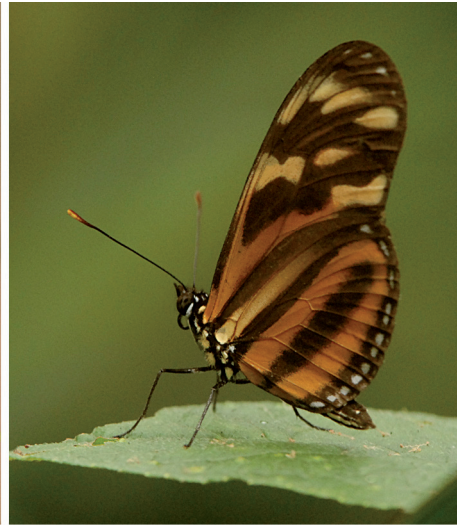
Beide Arten haben von Ort zu Ort ein ganz verschiedenes Farbmuster, so dass es nicht möglich ist, ein Spezies-spezifisches Flecken- oder Farbmuster festzulegen. Aber beide Arten gleichen sich jeweils am selben Ort, so dass es an ein und demselben Ort nur für Spezialisten möglich ist, die beiden Arten voneinander zu unterscheiden. Hier liegt also das bemerkenswerte Phänomen vor, dass ein bestimmter „Typus“ nicht einer Art entspricht, sondern einem Ort (MALLET & GILBERT 1995).

Es war EDWARD BAGNALL POULTON (1856-1943), der erkannte, dass dieses verblüffende Phänomen das Konzept einer merkmalsorientierten Taxonomie ins Wanken brachte (POULTON 1903). POULTON war konsequent und hat schon zu Beginn des 20. Jahrhunderts das damals immer noch vorherrschende typologische Artkonzept durch ein neues Artkonzept ersetzt, nämlich das der Reproduktionsgemeinschaft. Interessanterweise verbindet man heute mit dem Konzept der

Reproduktionsgemeinschaft vor allem den Namen ERNST MAYR (MAYR 1942). Er war es, der dieses Konzept populär gemacht hat und es als das „Biologische Artkonzept“ bezeichnet hat, so dass MAYR in vielen Lehrbüchern fälschlicherweise als der Begründer dieses Artkonzepts genannt wird (MALLET 2004).

Heliconiiden und Ithomiiden werden von mehreren Arten aus der Familie Pieridae, der Unterfamilie Melitacinae und der Familie der Acraeidae nachgeahmt. Diese Nachahmer gleichen in ihrem Farbmuster, aber auch in der Flügelform und teilweise auch in ihrer Flugart bestimmten Heliconiiden und Ithomiiden. Pieriden (Weißflinge) sind weltweit überwiegend weiß oder gelb gefärbt, oft ohne ein detailliertes Zeichnungsmuster. Typische heimische Vertreter sind die Kohlweißflinge (*Pieris* sp.), der Zitronenfalter (*Gonepteryx rhamni*) und die *Colias*-Arten (Postillon u. a.). Auch in Lateinamerika leben Pieridenarten, die den Kohlweißflingen, Zitronenfaltern und dem Postillon ähnlich sehen, auch wenn es sich hier meist um andere Gattungen handelt. Von der Norm abweichend ist dagegen die Pieridengattung *Dismorphia*, von denen einige Vertreter in Lateinamerika so ähnlich aussehen wie Kohlweißflinge, andere jedoch in Färbung, Zeichnungsmuster und Flügelform bestimmten Arten der Heliconiiden und Ithomiiden täuschend ähnlich sehen (Abb. 4 oben).

Zu dieser Täuschung sind aber nicht nur die Pieriden fähig. Auch einige Vertreter der Familie der Acraeidae ahmen Ithomiiden-Arten nach. Z.B. enthält die Acraeiden-Gattung *Actinote* einige Arten, die in ihren Merkmalen bestimmten Ithomiiden-Arten angeglichen sind (Abb. 4 Mitte und unten). Und als dritte Nachahmer-Familie kommen noch die Melitacinae hinzu. Während Melitacinen überwiegend ein typisches schwarzfleckiges Punktmuster auf orangebrauner Oberseite aufweisen, wie das bei allen *Melitaea*-Arten (Scheckenfalter) der Fall ist, ahmen mehrere neotropische *Eresia*-Arten unterschiedliche *Heliconius*-Arten nach (Abb. 5).



8. Ausblick: Welche Ursachen bestimmen das artspezifische Aussehen der Angehörigen einer Art?

Oben wurde erläutert, dass eine Art nicht unbedingt das sein muss, was aus merkmalsgleichen Individuen besteht. Trotzdem aber sind die Angehörigen einer Art in vielen Fällen merkmalsgleich. Daher stellt sich die Frage, warum sich die Organismen einer Art denn in so vielen Fällen ähneln. Warum sehen die Angehörigen einer Art nicht alle grundverschieden aus? Der Schwalbenschwanz (*Papilio machaon*) ist z. B. in der gesamten nördlichen Hemisphäre von Europa über Ostasien bis Nordamerika verbreitet, und alle Individuen sehen sich im gesamten Verbreitungsgebiet ziemlich ähnlich, obwohl mehrere Populationen allopatrisch voneinander getrennt sind. Warum ist das so?

Dafür gibt es prinzipiell drei Erklärungsmöglichkeiten:

Erstens kann die Merkmalsähnlichkeit der Individuen einer Art auf ihrer gemeinsamen Abstammung beruhen; denn alle Nachkommen ähneln ihren Eltern und damit auch einander. Diese Erklärung reicht jedoch nur aus, um die Merkmalsähnlichkeit für stammesgeschichtlich kurze Zeiten zu erklären, denn Mutation und Selektion sorgen für ständige Veränderung und damit werden die Nachkommen gemeinsamer Vorfahren

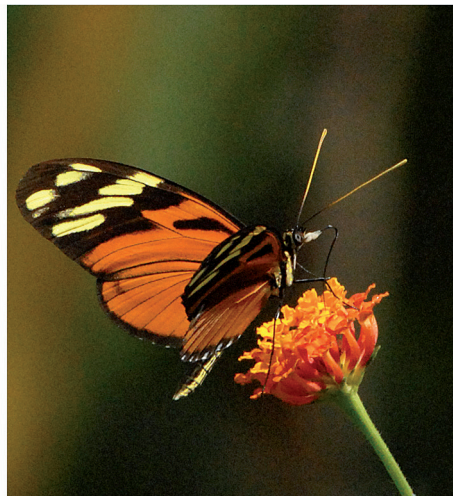
allmählich immer verschiedener. Schließlich müssten sie einander immer weniger gleichen. Die Angehörigen von stammesgeschichtlich sehr alten Arten können also in vielen Merkmalen gar nicht deswegen gleich aussehen, weil sie eine gemeinsame Abstammung haben. Es muss zusätzliche Gründe geben.

Zweitens kann es eine ganz andere Ursache für das homogene Aussehen der Angehörigen einer Art geben. Die Individuen einer Art könnten in ihrer Merkmalsausstattung so ausgewogen an bestimmte Umweltfaktoren angepasst sein, dass Abweichungen nachteilig sind. Der Selektionsdruck würde abweichende Merkmalsentwicklungen immer wieder ausmerzen (DUPRÉ 1999). Dadurch könnte eine bestimmte Merkmalsausstattung über lange Zeit beibehalten werden, solange sich die Umwelt nicht ändert.

Aber auch hier gibt es einen Einwand. Eine Art ist häufig so weit über einen geografischen Raum verbreitet, dass die Umweltfaktoren über das gesamte Vorkommensgebiet nicht homogen verteilt sind. Unterschiedliche Adaptationen an die lokalen Erfordernisse können dann unterschiedliche Anpassungsmerkmale hervorbringen. Das ist in der Tat so. Solche Anpassungen an lokale geografische Umweltbedingungen nennt man Rassen (KUNZ 2010). Jedoch halten sich solche lokalen Sonderentwicklungen meistens

Abb. 4: Mehrere Arten der Pieridengattung *Dismorphia* sehen nicht so aus, wie das weltweit für die Vertreter der Weißlinge gilt. Sie sind nicht überwiegend weiß oder gelb gefärbt, sondern gleichen in Färbung, Zeichnungsmuster und Flügelform bestimmten Arten der Heliconiiden oder Ithomiiden. Ein Beispiel dafür ist *Dismorphia amphiona* (**oben links:** Golfo Dulce im südlichen Costa Rica, Dezember 2010) im Vergleich zu dem Heliconiiden *Eueides isabella* (**oben rechts:** Ciudad Colon im zentralen Costa Rica, November 2010). **Mitte:** Der Acraeide *Actinote anteas* (Ciudad Colon im zentralen Costa Rica, November 2010) ähnelt dem Ithomiiden *Ithomia heraldica* (**unten:** Ciudad Colon im zentralen Costa Rica, November 2010).

Fig. 4: Several species of the genus *Dismorphia* (Pieridae) differ from the general appearance of the whites worldwide. They are not mainly white or yellow, but resemble in colour and wing pattern particular species of the Heliconiidae or Ithomiidae. One example is *Dismorphia amphiona* (**top left:** Golfo Dulce in Southern Costa Rica, December 2010) in comparison to the heliconiid *Eueides isabella* (**top right:** Ciudad Colon in Central Costa Rica, November 2010). **Center:** The acraeid *Actinote anteas* (Ciudad Colon in Central Costa Rica, November 2010) resembles the ithomiid *Ithomia heraldica* (**bottom:** Ciudad Colon in Central Costa Rica, November 2010).



in Grenzen und führen nicht zu völlig anders aussehenden Typen. Das muss aber nicht unbedingt so sein. Es gibt auch Rassen einer Art, deren Merkmalsunterschiede größer sind als die normalen Artunterschiede.

Drittens kann das Gleichaussehen der Individuen einer Art am ständigen Abgleich der Genome liegen, der durch die gegenseitige reproduktive Kommunikation der Organismen miteinander bewirkt wird. Damit ist gemeint, dass der fortlaufende sexuelle Kontakt zwischen den Organismen eine Auseinanderentwicklung der Genome verhindert. Jeder Sexualkontakt vermischt zwei Genome verschiedener Organismen, die seit ihrer Abstammung von gemeinsamen Vorfahren bereits auf dem Wege sind, mehr und mehr voneinander zu divergieren. Diese Vereinigung der Keimzellen unterschiedlicher Individuen schafft einen Zusammenhalt, der alle biparental sich fortpflanzenden Arten kennzeichnet und der die Grundlage des Artkonzepts der Genflussgemeinschaft ist. Die Mitbegründer des Artkonzepts der Genflussgemeinschaft, THEODOSIUS DOBZHANSKY (1900-1975) und ERNST MAYR, haben ein großes Gewicht auf die letzte dieser drei Möglichkeiten gelegt, um eine Erklärung dafür zu finden, warum sich die Angehörigen einer Art ähneln. Sie haben im Genfluss geradezu den biologischen Sinn dafür gesehen, dass es in der Natur überhaupt

Arten gibt (MAYR 2000). DOBZHANSKY und MAYR waren maßgebende Vertreter einer Entwicklungsphase in den Dreißiger- und Vierzigerjahren des vorigen Jahrhunderts, die man die „Große Synthese“ genannt hat. In dieser Zeit wurden drei getrennt entstandene biologische Wissenschaften zusammengeführt: die Evolution, die Genetik und die Taxonomie. Der Genfluss zwischen den Organismen einer Genflussgemeinschaft wurde nicht nur als kohäsive, zusammenhaltende Kraft gesehen, die eine Spezies zusammenhält, sondern darüber hinaus auch noch als Ursache für die Merkmalsgleichheit der Organismen über das gesamte Verbreitungsgebiet einer Spezies. Der Genfluss sollte bewirken, dass die Organismen einer Art überhaupt ein homogenes Erscheinungsbild haben (DOBZHANSKY 1937; MAYR 1942). Der Genfluss in einer Genflussgemeinschaft sollte dafür sorgen, dass die Organismen sich gegenseitig homogen, also im wörtlichen Sinne „gleichartig“, erhalten. Die morphologische und physiologische Integrität einer Art sollte durch Genfluss verursacht und beibehalten werden.

Die dahinter stehende Überlegung war folgende: Würde der Genfluss über die genetische Rekombination der beteiligten Genome nicht ständig dafür sorgen, dass auf lange Sicht im Prinzip alle Allelvarianten immer wieder in die Genome anderer Organismen

Abb. 5: Auch Vertreter der Melitaeinae ahmen Heliconiiden nach. Während Melitaeinen normalerweise ein typisches schwarzfleckiges Punktmuster auf orangebrauner Oberseite aufweisen, wie das bei allen *Melitaea*-Arten der Fall ist, ahmen mehrere neotropische *Eresia*-Arten unterschiedliche *Heliconius*-Arten nach. Hier drei Beispiele des Melitaeinen *Eresia entropia* (**linke Seite oben, Mitte, unten:** Golfo Dulce im südlichen Costa Rica, Dezember 2010) im Vergleich zu *Heliconius hecale* (**oben rechts:** Ciudad Colon in Central Costa Rica, November 2010) und *Heliconius ismenius* (**Mitte rechts:** Ciudad Colon in Central Costa Rica, November 2010; **unten rechts:** Golfo Dulce im südlichen Costa Rica, Dezember 2010).

Fig. 5: Some representatives of the Melitaeinae imitate heliconiids as well. While normally the Melitaeinae are characterized by a black-spotted brown upper wing side worldwide, some neotropic *Eresia* species show a wing pattern like some *Heliconius* species. Here three examples of *Eresia entropia*, belonging to the family of Melitaeinae (**left side top, center, bottom:** Golfo Dulce in Southern Costa Rica, December 2010) in comparison with *Heliconius hecale* (**top right:** Ciudad Colon in Central Costa Rica, November 2010) and *Heliconius ismenius* (**center right:** Ciudad Colon in Central Costa Rica, November 2010; **bottom right:** Golfo Dulce in Southern Costa Rica, December 2010).

der Art gelangen können, dann würden wegen der lokalen Anpassungen an entfernten geografischen Orten die dort lebenden Subpopulationen getrennte Entwicklungswege einschlagen und sich in ihren Merkmalen verändern. Dank des Genflusses aber käme es wegen der Genomverschmelzung zwischen den entfernten Organismen immer wieder zur Rückkreuzung und damit zur fortwährenden Angleichung der Genotypen aneinander. Dank der biparentalen Sexualität würden die Allelvarianten die Genome der Organismen einer Art auch an entfernten Orten erreichen. Sobald einige Organismen einen Sonderweg eingeschlagen hätten und durch Mutation und Selektion vom Rest der Organismen verschieden geworden sind, würden diese Abweichungen wieder rückgängig gemacht. Biparentale Sexualität hätte für die Organismen einer Genflussgemeinschaft zur Konsequenz, dass die Genome in ihrer Tendenz, durch Mutation und Selektion auseinanderzustreben, gebremst würden und immer wieder homogen gehalten würden. Biparentale Sexualität sollte dafür verantwortlich sein, dass die Merkmalsübereinstimmung erhalten bleibt, die man bei den Organismen einer Art in der Natur beobachtet.

Eine solche Überlegung beruht jedoch auf der Annahme, dass der Genfluss über das gesamte Verbreitungsgebiet einer Art „stark“ ist. Mit einem „starken“ Genfluss ist hier gemeint, dass die einzelnen Allele im Laufe der Zeit so oft in die verschiedenen Individuen einer Art gelangen, dass eine divergierende Auseinanderentwicklung der Genome und damit der Merkmalsausstattungen nicht möglich ist. Abweichende Sonderentwicklungen innerhalb der Genflussgemeinschaft, etwa durch Anpassung an örtliche Umweltbedingungen, würden durch Rückkreuzung immer wieder ins Lager der Gemeinsamkeit zurückgeholt. Diese Annahme ging bei den Vätern der „Großen Synthese“ jedoch auf rein theoretische Überlegungen zurück. Sie war nicht experimentell gestützt und konnte es damals auch nicht sein.

EHRlich & RAVEN haben aber schon 1969 erkannt, dass sich der Aktionsradius vieler Tiere nur über wenige Kilometer erstreckt und dass sich die Pollen- und Samenverbreitung bei manchen Pflanzen sogar nur auf einige Meter beschränkt. Ein Beispiel dafür sind die häufig vorkommenden Gräser *Festuca rubra* und *Agrostis tenuis* (EHRlich & RAVEN 1969). Beide Gräserarten setzen sich aus Populationen zusammen, zwischen denen der Genfluss extrem eingeschränkt ist und vermutlich oft auch völlig zum Erliegen gekommen ist. Die Pollen werden offenbar nie über weite Distanzen hinweg getragen, so dass sich lokale Anpassungen an Minihabitats durchsetzen können. Auch die Untersuchungen von EHRlich an mehr als tausend Individuen des Scheckenfalters *Euphydryas editha* zeigten den außerordentlich geringen Aktionsradius dieser Tiere (EHRlich 1965).

Diese frühen Erkenntnisse hätten eigentlich einen größeren Einfluss auf das Verständnis des Begriffs der MAYR'schen Reproduktionsgemeinschaft haben müssen, in dem Sinne, dass die Reproduktionsgemeinschaft eben nicht immer eine Gemeinschaft aus Organismen sein muss, die alle miteinander erfolgreich kreuzbar sind. Die Erkenntnisse von EHRlich & RAVEN (1969) über den Aktionsradius vieler Tiere und Pflanzen sind aber in der Folgezeit nicht viel beachtet worden. Wenn der Genfluss jedoch über die geografische Distanz immer geringer wird, dann kann er über größere Entfernungen hinweg nur noch einen schwachen und schließlich gar keinen Einfluss mehr auf die Erhaltung der phänotypischen Integrität der Organismen einer Art haben (ERESHEFSKY 1999). Er kann dann nicht mehr stark genug sein, um die Auseinanderentwicklung der Merkmalsausstattungen zwischen den einzelnen Populationen einer Art zu verhindern.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass von den drei Erklärungsmöglichkeiten, warum die Individuen einer Art einander ähnlich sind, zwei nur eine eingeschränkte Gültigkeit haben können. Die Zurückführung

auf gemeinsame Vorfahren erklärt nicht die langfristige Beibehaltung einer artspezifischen Merkmalsausstattung. Und der wechselseitige Genfluss scheint früher in seiner Reichweite immer wieder überschätzt worden zu sein. Die dritte Erklärungsmöglichkeit dürfte die Hauptursache dafür sein, warum sich die Angehörigen einer Art gleichen. Es scheint also der gleichbleibende Selektionsdruck zu sein, der die Organismen einer Art gleichaussehend erhält, und diese Ursache ist vermutlich viel entscheidender als der Genfluss (DUPRÉ 1999). Über weite geografische Distanzen hinweg wird aber auch dieser Faktor eingeschränkt und es kommt zur Entwicklung abweichender Formen, die man Rassen nennt (KUNZ 2010).

Dass die Selektion von entscheidender Bedeutung ist, dass die Organismen über große geografische Strecken ihre Merkmalsausstattung langfristig beibehalten, geht schon daraus hervor, dass auch bei den uniparentalen Organismen (das sind die sich vegetativ oder parthenogenetisch fortpflanzenden Organismen) Gruppen existieren, deren Angehörige einander phänotypisch ähneln und die auch Arten genannt werden. Bei den Uniparentalen fehlt jeglicher gegenseitige Genaustausch zwischen den Organismen. Auch bei ihnen gibt es folglich Kräfte, die über geografische Distanzen und über lange evolutionäre Zeiten hinweg dafür sorgen, dass die Merkmalsausstattung langfristig gleich bleibt.

Eindrucksvolle Beispiele dafür, dass es die Selektion ist, die dafür verantwortlich ist, dass es in der Natur bestimmte Typen gibt, liefern viele Familien der Säugetiere und Vögel Australiens. Da Australien als Kontinent bereits im Tertiär von den übrigen Landmassen abgetrennt wurde, haben sich die Säugetiere und die meisten Vögel dort unabhängig entwickelt. Merkmalsähnlichkeiten sind also nicht auf nähere Verwandtschaftsbeziehungen zu den Tieren der übrigen Kontinente zurückzuführen. Es ist höchst bemerkenswert, dass die Evolution

der Säugetiere und Vögel in Australien nur in wenigen Fällen zu völlig neuen Gestalten geführt hat. Stattdessen sind Beutel-, Ratten-, Beutel-, Mäuse-, Beutel-, Springmäuse-, Beutel-, Spitzmäuse-, Beutel-, Bilche-, Beutel-, Maulwürfe-, Beutel-, Hörnchen-, Beutel-, Gleihörnchen-, Beutel-, Marder-, Beutel-, Dachse-, Beutel-, Bären- und Beutel-, Wölfe- entstanden. Und selbst die von den übrigen Säugetieren deutlich abweichenden Kängurus haben einen Kopf, der eher einer Maus oder einem Hasen ähnelt als dem Kopf der reptilienähnlichen Vorfahren, aus denen die Beuteltiere und die übrigen Säugetiere vor ihrer Spaltung gemeinsam hervorgegangen sind.

Weniger bekannt als diese Konvergenzen der Beuteltiere ist die durchaus vergleichbare Evolution der Sperlingsvögel in Australien, deren konvergente Entstehung erst vor wenigen Jahrzehnten entdeckt wurde (SIBLEY 1997). Australische Sperlingsvögel gleichen in ihren Gestalten mehreren eurasiatischen und afrikanischen Vogelfamilien, sind aber unabhängig entstanden und nicht näher mit diesen verwandt. Es gibt in Australien Vögel, die in ihrem Aussehen und auch in ihrem Verhalten mit Fliegenschnäppern, Grasmücken, Finken, Webevögeln und Staren vergleichbar sind, aber andere evolutionäre Wurzeln haben als die entsprechenden Familien in Eurasien und Afrika. Australien ist aber nicht das einzige Beispiel. So haben sich auf der Insel Borneo Drosslinge (Familie Timaliidae) entwickelt, die wie Zaunkönige, Meisen oder Würger aussehen. Und in Lateinamerika ist es die Familie der Ameisenvögel (Formicariidae), die Typen wie Zaunkönige, Würger, Vireos, Pittas und Drosseln hervorgebracht hat. Das Repertoire für mögliche Anpassungen ist also beschränkt, so dass sich an getrennten Orten oftmals ähnlich aussehende Typen parallel nebeneinander entwickelt haben, ohne näher miteinander verwandt zu sein. Es gibt stets nur einige wenige, sehr ausgewogene, von der Selektion geförderte Anpassungen an bestimmte Habitate und Lebensweisen, und

in abgetrennten geografischen Regionen ist es mehrfach zur konvergenten Evolution gleich aussehender, aber eben nicht „gleichartiger“ Typen gekommen.

Literatur

- ATRAN, S. (1999): The universal primacy of generic species in folkbiological taxonomy: implications for human biological, cultural, and scientific evolution. Pp. 231-261 in: WILSON, R.A. (ed.): *Species: new interdisciplinary essays*. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- BATES, H.W. (1863): *The naturalist on the river Amazons*. Murray; London.
- CHEN, X. (2002): The 'platforms' for comparing incommensurable taxonomies: a cognitive-historical analysis. *Journal for General Philosophy of Science* 33: 1-22.
- DOBZHANSKY, T. (1937): *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press; New York.
- DUPRÉ, J. (1999): On the Impossibility of a Monistic Account of Species. Pp. 3-22 in: WILSON, R.A. (ed.): *Species: new interdisciplinary essays*. MIT Press; Cambridge, Massachusetts.
- EHRlich, P.R. (1965): The population biology of the butterfly, *Euphydryas editha*. II. The structure of the Jasper ridge colony. *Evolution* 19: 327-336.
- EHRlich, P.R., & RAVEN, P.H. (1969): Differentiation of populations gene flow seems to be less important in speciation than the neodarwinians thought. *Science* 165: 1228-1232.
- ERESHEFSKY, M. (1999): Species and the Linnaean hierarchy. Pp. 285-305 in: WILSON, R.A. (ed.): *Species: new interdisciplinary essays*. MIT Press; Cambridge, Massachusetts.
- GADOW, H.F. (1893): *Vögel (Aves)*. In: BRONN, H.G. (ed): *Classen und Ordnungen des Tier-Reichs*. Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig; Leipzig und Heidelberg.
- GHISELIN, M. (1997): *Metaphysics and the origin of species*. State University of New York Press; New York.
- KANT, I. (1781): *Kritik der reinen Vernunft*. Johann Friedrich Hartknoch; Riga.
- KUHN, T.S. (1976): *Die Struktur der wissenschaftlichen Revolution* (2. Auflage). Suhrkamp; Frankfurt.
- KUNZ, W. (2010): *Die Arten des Gemeinen Bläulings – niemand kann ein Argument nennen, warum *Polyommatus icarus* eine einzige Art ist*. *Entomologie heute* 22: 205-210.
- KUNZ, W. (im Druck): *Do species exist? – A critical analysis of the principles of taxonomic classification* Wiley-Blackwell; Weinheim.
- LORENZ, K. (1943): *Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 5: 235-409.
- LUNAU, K. (2011): *Warnen, Tarnen, Täuschen – Mimikry und andere Überlebensstrategien in der Natur* (2. Auflage). Wissenschaftliche Buchgesellschaft; Darmstadt.
- MALLET, J. (2004): *Perspectives: Poulton, Wallace and Jordan: how discoveries in *Papilio* butterflies led to a new species concept 100 years ago*. *Systematics and Biodiversity* 1: 441-452.
- MALLET, J., & GILBERT, L.E. (1995): Why are there so many mimicry rings? Correlations between habitat, behaviour and mimicry in *Heliconius* butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 55: 159-180.
- MAYR, E. (1942): *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press; New York.
- MAYR, E. (1984): *Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt*. Springer; Berlin.
- MAYR, E. (2000): The biological species concept. Pp. 17-29 in: WHEELER, Q.D., & MEIER, R. (eds): *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. Columbia University Press; New York.
- POULTON, E.B. (1903): *What is a species?* *Proceedings of the Entomological Society of London*: 77-116.
- SIBLEY, C.G., & AHLQUIST, J.E. (1990): *Phylogeny and classification of birds: A study in molecular evolution*. Yale University Press; New Haven, CT.
- SIBLEY, C.G. (1997): *Proteins and DNA in systematic biology*. *Trends in Biochemical Sciences* 22: 364-367.
- WICKLER, W. (1968): *Mimicry in plants and animals*. McGraw-Hill; New York.

Prof. Dr. Werner Kunz
 Institut für Genetik
 Heinrich-Heine-Universität
 Universitätsstr. 1
 D-40225 Düsseldorf
 E-Mail: Kunz@uni-duesseldorf.de