

Ist die Technik des DNA-Barcodings wirklich die Zukunft der Taxonomie?

Is the technique of DNA-Barcoding really the future of taxonomy?

WERNER KUNZ

Institut für Genetik, Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf, Universitätsstraße 1,
D-40225 Düsseldorf, Germany; Kunz@uni-duesseldorf.de

Zusammenfassung: Die Technik des Barcodings ist die Ermittlung der Sequenzen kurzer DNA-Abschnitte des Genoms des Zellkerns oder der Mitochondrien, um mit Hilfe dieser Sequenzen taxonomische Klassifizierungen vorzunehmen. Diese Sequenzen werden zwischen einzelnen Organismen verglichen. Aus dem Ausmaß der Unterschiede wird auf den Artstatus der Organismen geschlossen. Zweifellos kann aus dem Ausmaß der Unterschiede zwischen den DNA-Sequenzen auf die genetische Distanz zwischen den betreffenden Organismen geschlossen werden. Aber die genetische Distanzen zwischen den Organismengruppen sind nicht dasselbe wie Artunterschiede. Genetisch kaum unterschiedene Organismengruppen können eine Artenvielfalt beinhalten, wohingegen genetisch sehr heterogene Organismengruppen zu einer einzigen Art gehören können. Daher führt das vom Barcoding vertretene Artkonzept nicht zu denselben Einheiten wie andere Artkonzepte. Evolutionär junge Arten unterscheiden sich in ihren DNA-Sequenzen fast gar nicht voneinander. Evolutionär alte Arten besitzen dann, wenn die einzelnen Populationen geografisch voneinander entfernt leben, deutliche Unterschiede in den DNA-Sequenzen innerhalb einer Art. Da der Barcode nur die genetische Distanz zwischen den Organismengruppen misst, muss er zwangsläufig alle jungen Arten als eine einzige einheitliche Art erfassen und viele evolutionär alte Arten in separate Einheiten zergliedern. Zumindest für diese Extreme liefert das Barcoding-Artkonzept eine andere Arzteilung als das alternative Artkonzept der Genflussgemeinschaft. Unter einer Genflussgemeinschaft versteht man die Gesamtheit der Organismen, die über sexuellen Genaustausch miteinander verbunden sind.

Barcoding, DNA-Taxonomie, Zukunft der Taxonomie, evolutionäre Distanz, Artkonzept, Genflussgemeinschaft

Summary: The technique of barcoding is the determination of short DNA sequences of the genome of the cell nucleus or the mitochondria, with intent to find out taxonomic classifications. These sequences are compared among the organisms. From the extent of sequence differences a conclusion to the species status of the organisms is drawn. Without doubt, the differences in DNA sequences indicate the differences in genetic distance among the respective organisms. However, the genetic distances between groups of organisms are not the same thing as species differences. Genetically hardly distinct groups of organisms may include a diversity of different species, while genetically very heterogeneous groups of organisms may belong to a single species. Therefore, the species concept of barcoding does not lead to the same entities as other species concepts. Evolutionary young species don't hardly differ from each other in their DNA sequences. Evolutionary old species may have very different DNA sequences within a species, if their populations live geographically distant from each other. Since the barcode determines only the genetic distance among groups of organisms, it inevitably comprises all young species as a single common species and it subdivides many evolutionary old species into separate species. At least with these extreme cases, the species concept of barcoding yields a classification of species that differs from the alternative

species concept of the gene flow community. A gene flow community is the entirety of organisms that are connected by sexual gene exchange.

Barcoding, DNA taxonomy, future of taxonomy, evolutionary distance, species concept, gene flow community

1. Was ist Taxonomie?

Taxonomie ist die Einteilung der Organismen in Gruppen. Das klingt zunächst trivial. Aber schon hier gibt es einige Probleme. Taxa sind Organismengruppen, z.B. Arten, Gattungen, Familien usw. Jede Gruppenbildung erfordert zwei Kriterien. Erstens muss eine verbindende Zusammengehörigkeit zwischen den Objekten gegeben sein, und zweitens müssen Kriterien der Abgrenzung gegenüber anderen Gruppen gegeben sein. Sonst kann es kein Taxon geben.

Das erste Kriterium, die verbindende Gemeinsamkeit, ist wohl immer erfüllt, wenn Organismen zu Taxa gruppiert werden. Niemand würde zwei Organismen zu einer taxonomischen Gruppe vereinen, die weder eine Gemeinsamkeit haben (z.B. ähnliche Merkmale oder auch gemeinsame DNA-Sequenzen) noch mit einander verwandt sind. Das zweite Kriterium aber, die Abgrenzung, ist bei vielen taxonomischen Gruppierungen nicht gegeben, obwohl dieses Kriterium immer erfüllt sein sollte.

Dies sei an folgendem Beispiel erläutert. Wenn Taxa aus der gemeinsamen Abstammung heraus begründet werden, dann wird häufig folgendermaßen vorgegangen. Das was gemeinsame Vorfahren hat, gehört zu einem Taxon; das was keine gemeinsamen Vorfahren hat, gehört in verschiedene Taxa. Diese Überlegung allein führt jedoch zu keinem Erfolg; denn alle Organismen haben irgendwo in der Stammesgeschichte gemeinsame Vorfahren. Nach heutiger Auffassung hat zumindest das komplexere Leben auf der Erde einen einzigen gemeinsamen Ursprung. Von primitiven, sich selbst replizierenden Molekülen, dem Anfang allen Lebens, abgesehen, sind wahrscheinlich alle höheren Stufen des heutigen Lebens auf

gemeinsame Vorfahren zurückzuführen. Es gilt heute als ziemlich sicher, dass alle zurzeit lebenden komplexen Organismen ein einziges gemeinsames Monophylum bilden. Das Kriterium der gleichen Abstammung allein ermöglicht also keine Taxonbildung; vor allem kann es kein Artkriterium sein, weil dann alle Organismen zu einer einzigen gemeinsamen Art gehören würden.

Diese Überlegung macht klar, dass es nicht genügt, eine gemeinsame Abstammung festzustellen, um Taxa voneinander abzugrenzen. Mit dem Begriff Abstammung ist nur das erste Kriterium der Gemeinsamkeit erfüllt, nämlich das der Zusammengehörigkeit der Organismen, nicht das zweite für die Taxonomie notwendige Kriterium, nämlich das der Abgrenzung. Das sei an folgendem Beispiel erläutert:

Löwe und Tiger gehören zweifellos zu einer zusammengehörigen Gruppe, weil sie eine gemeinsame Abstammung haben. Sonst würde man sie nicht zu einer gemeinsamen Gattung zusammenfassen. Aber warum bilden sie eine gemeinsame Gattung? Warum gehören sie nicht zu einer gemeinsamen Art? Es gelingt nicht, den taxonomischen Begriff einer Art von dem einer Gattung zu unterscheiden, wenn man lediglich die gemeinsame Abstammung zugrunde legt. Dann wären Art, Gattung, Familie, Ordnung usw. allesamt ein und derselbe Begriff, weil allen gemeinsam ist, dass sie eine gemeinsame Abstammung haben.

Um also die Art als etwas zu begreifen, das etwas anderes ist als eine Gattung, muss man die Kriterien der Abgrenzung heranziehen. Was grenzt die Löwen von den Tigern ab, wo sie doch beide die gleichen Vorfahren haben?

In der phylogenetischen Systematik wird versucht, dieses Problem mit quantitativen

Kriterien zu lösen. Es ginge nicht um die gemeinsame Abstammung und Verwandtschaft allein, sondern es ginge auch um das Ausmaß der Verwandtschaft, das die Taxonabgrenzung möglich machen würde. Was nahe miteinander verwandt sei, gehöre in ein und dasselbe Taxon, was weniger nahe miteinander verwandt sei, gehöre in verschiedene Taxa. Aber hier liegt ein fundamentales Problem.

Die Benutzung quantitativer Kriterien erfordert einen Maßstab. Und den gibt es in der Natur nicht. Den müssen wir ordnenden Menschen selber setzen. Alle Löwen sind miteinander verwandt und gehören deswegen zu einem gemeinsamen Taxon, und alle Tiger sind miteinander verwandt und gehören deswegen zu einem gemeinsamen Taxon. Aber auch alle Löwen sind mit allen Tigern verwandt; d.h. sie haben gemeinsame Vorfahren.

Um beim Beispiel Löwe/Tiger zu bleiben, entsteht die Frage, warum Löwe und Tiger nicht zu ein und derselben Art gehören. Es gibt jetzt zwei völlig verschiedene Möglichkeiten, an diese Frage heranzugehen. Man kann auf Merkmale ausweichen, um Gründe zu finden, warum Löwe und Tiger verschiedenen Arten angehören. Man kann sagen: Löwe und Tiger sind verschiedene Arten, weil sie neu entstandene, unterschiedliche Merkmale haben, an denen sie diagnostisch unterschieden werden können. Das hat der Begründer der cladistischen Systematik, Willi Hennig, getan. Er nannte diese Merkmale Autapomorphien (HENNIG 1950). Mit einer solchen Argumentation hat man allerdings das hier zunächst diskutierte ursprüngliche Ansinnen verlassen, die Art rein aus ihrer Abstammung heraus ontologisch zu begründen. Eine solche Begründung müsste folgendermaßen aussehen: Eine Art ist eine Gruppe von Organismen gemeinsamer Abstammung, die von einer anderen Gruppe von Organismen abgetrennt ist, weil diese eine deutlich entferntere Verwandtschaft haben.

Stattdessen wird die Art nicht aus ihrer Verwandtschaft heraus, sondern typologisch begründet, wenn Autapomorphien hinzugezogen werden: Eine Art ist eine Gruppe von Organismen mit gleichen Merkmalen, die von einer anderen Gruppe von Organismen abgetrennt ist, weil diese andere Merkmale haben. Auch ist die Abgrenzung von Arten aufgrund von Merkmalsunterschieden keine ontologische Definition der Art, sondern nur ein Hilfsmittel dafür, wie man Arten unterscheiden kann (KUNZ eingereicht). Diese Sichtweise ist nicht schnell und einfach zu verstehen. Es liegt der tiefe Unterschied zwischen einer ontologischen Definition (das, was etwas ist) und einer operativen Definition (das, was man mit etwas machen kann) zugrunde (MAHNER 2005). Eine weitere Erläuterung würde den Rahmen dieses Aufsatzes sprengen.

Hier geht es darum, die Tatsache, dass Löwe und Tiger zwei verschiedene Arten sind, obwohl sie eine gemeinsame Abstammung haben, daraus zu begründen, dass Löwe und Tiger weniger stark miteinander verwandt sind als die Löwen bzw. die Tiger unter sich. Es geht also um das quantitative Ausmaß der Verwandtschaft. Aber dazu braucht man einen Maßstab. Ob ein Gegenstand ein oder zwei Meter lang ist, lässt sich mit einem Maßstab messen. Ob sich zwei Organismen in der Stammesgeschichte vor 100 000 Jahren oder vor 500 000 Jahren voneinander getrennt haben, lässt sich im Prinzip genauso mit einem Maßstab messen. Aber das Problem ist, dass die Prozesse der Aufspaltung in stammesgeschichtliche Tochterlinien und die Prozesse der Querverbindung bereits gespaltener Linien über sexuelle Verbindung einzelner Organismen gegenläufige Prozesse sind, die in ihrem Ausmaß gegeneinander abgewogen werden müssen. Ab wann im Ablauf der Stammesgeschichte überwiegt noch die gelegentliche Querverbindung, ab wann kann man von einem Auseinandersein der Linien sprechen? Sind dies Phänomene, die sich aus

der Beobachtung der Natur ablesen lassen, oder sind das Phänomene, die einer subjektiven Grenzziehung bedürfen? Die weitere Diskussion auch dieses Themas sprengt den Rahmen dieses Aufsatzes. Es wird darüber ein ausführliches Buch erscheinen (KUNZ eingereicht).

Die weitere Frage ist, welchen Erkenntnisgewinn das Wissen über einen stammesgeschichtlichen Abstand zum Verständnis des Wesens eines Taxons bringt; denn die Evolution der Organismen verläuft mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten. Es gibt Tier- und Pflanzengruppen, deren Organismen sich über lange evolutionäre Zeiten kaum verändert haben. Sie haben sich langfristig weder in ihren Merkmalen verändert noch haben sie sich in getrennte Gruppen aufgespalten. Soll man solche alten Arten in mehrere Arten aufspalten, nur weil der gemeinsame Ursprung entfernter Populationen dieser Art stammesgeschichtlich weit, z.T. sehr weit zurückliegt? Und soll man eine große Formenvielfalt von Populationen, die alle erst in junger Zeit entstanden sind, alle zu einer gemeinsamen Art vereinigen, nur weil sie stammesgeschichtlich einander alle sehr nahe sind? Es entsteht die Frage, ob das Sinn macht. Kann die stammesgeschichtliche Entfernung zweier Populationen ein allein gültiges Artkriterium sein?

Viele Meeresbewohner haben sich über lange Zeiten kaum verändert und auch nicht aufgespalten. Z.B. existierten die Trilobiten während der gesamten Spanne des Paläozoikums (Erdaltertum), vom Kambrium (vor 500 Mio. Jahren) bis zum Massenaussterben am Ende des Paläozoikums vor 250 Mio. Jahren. In der langen Zeitspanne von einer Viertelmilliarde Jahre hat es nach paläontologischen Befunden keine gravierenden Veränderungen und Aufspaltungen bei den Trilobiten gegeben (GOULD 2002). Auch der zu den Spinnen gehörende Pfeilschwanzkrebs *Limulus* hat sich in Hunderten von Jahrmillionen kaum verändert und wird deswegen als ein „lebendes Fossil“ bezeichnet.

In diesen langen Zeiträumen hat es vermutlich nur wenige ökologische und sonstige Anpassungen gegeben; die Tiere sind schlechthin immer gleich geblieben. Der Großteil ihres Genoms aber hat mit ökologischen und sonstigen Anpassungen nichts zu tun. Hier muss es zu erheblichen Auseinanderentwicklungen gekommen sein. Sollen das alles Speziationen sein?

Andererseits gibt es Tier- und Pflanzengruppen, deren Organismen sich in kurzen evolutionären Zeiten stark verändert haben. Verschiedene Populationen nehmen unterschiedliche Verhaltensweisen an, zeigen neue Merkmale und spalten sich in lauter getrennte Gruppen auf. Es gibt Speziesradiationen, also die schnelle Entstehung vieler Arten in ganz bestimmten Tiergruppen, während zur gleichen Zeit im gleichen Habitat lebende andere Tiergruppen sich fast nicht weiterentwickeln. Für eine rasche Entstehung von Arten innerhalb eines Taxons sind die Cichliden (Buntbarsche) vieler afrikanischer Seen ein gut untersuchtes Beispiel. In denselben Seen leben Angehörige ganz anderer Fischfamilien, ohne dass diese eine vergleichbare Artbildung zeigen (STURMBAUER 2000).

Es gibt also Tier- und Pflanzengruppen mit starken Veränderungen und Aufspaltungen, und es gibt demgegenüber Gruppen, die sich über lange Zeit nicht verändert oder aufgespalten haben. Es gibt also evolutionär alte Arten und evolutionär junge Arten. Evolutionär alte Arten können weit über die Erde verbreitet sein und dementsprechend sind die geografisch voneinander entfernten Individuen nur wenig miteinander verwandt. Sie haben sich schon vor langer Zeit voneinander entfernt, sind aber nicht voneinander abgetrennt, sondern über Zwischenpopulationen miteinander verbunden. Evolutionär junge Arten können in ein und demselben geografischen Raum in zahlreiche getrennte Arten zerfallen, die sich nicht mehr miteinander verpaaren; aber sie sind alle noch nahe miteinander verwandt. Sie haben sich erst vor kurzer Zeit voneinander getrennt. Also

kann die stammesgeschichtliche Distanz kein konsequent anzuwendendes Artkriterium sein.

Es ist immer noch wenig darüber bekannt, was die Ursachen für solche Radiationen sind und was bei alten Arten die Ursachen für das Ausbleiben von Veränderungen und Aufspaltungen sind. Keineswegs ist es nur das Angebot vielfältiger ökologischer Nischen, das zur Artenradiation führt. Denn warum leben in denselben afrikanischen Seen Fischfamilien mit starker Artbildung und gleichzeitig andere Fischfamilien in denselben Habitaten, ohne dass diese eine vergleichbare Artbildung zeigen? Es kann nicht nur das Angebot an geeigneten vielfältigen Umweltbedingungen sein. Es muss sich auch um die Genomeigenschaften der jeweiligen Tiergruppen handeln, ob es in bestimmten Familien zur Artbildung kommt oder nicht.

Entscheidend sind wahrscheinlich gewisse Merkmale des Genoms, die hohe Mutationsraten erzeugen und damit die Evolution der Organismen beschleunigen. Ein begründeter Verdacht fällt auf die Transponierbaren Elemente (TEs), die eine mutationsauslösende Wirkung haben und die in den Genomen verschiedener Tiergruppen ganz unterschiedlich vorhanden sind. Transponierbare Elemente sind DNA-Abschnitte, die innerhalb des Genoms einer Zelle den Ort wechseln können und dadurch viele Genaktivitäten beeinflussen, was die Evolution von Genomen wesentlich beschleunigen kann (BIEMONT & VIEIRA 2007).

Die Vorstellung ist also falsch, dass es immer eines gewissen Zeitraumes bedarf, damit neue Arten entstehen. Stattdessen ist richtig, dass Arten sehr kurzfristig in großer Zahl entstehen können, dass es aber auch lange Zeiten gibt, in denen überhaupt keine neuen Arten entstehen (GOULD 2002). Artbildung ist nicht eine Folge des stammesgeschichtlichen Alters der einzelnen Stammeslinien. Es gibt Gruppen von Organismen, die über sehr lange Zeiträume hinweg fast keiner

Veränderung und keiner Aufspaltung unterlegen haben, und es gibt Gruppen von Organismen, die in kurzer Zeit eine starke Vielfalt hervorgebracht haben.

Will man die Biodiversität erfassen, dann genügt es nicht, festzustellen, ob eine Gruppe von Organismen stammesgeschichtlich älter ist als eine andere Gruppe von Organismen. Stattdessen kommt es auf die Änderung von Merkmalsqualitäten (Anagenese) und auf die numerische Zunahme der Vielfalt an Gruppen an (Cladogenese).

Der vorliegende Artikel ist eine kritische Analyse der Methode des Barcoding. Das Barcoding ist eine moderne taxonomische Technik. Die Methode wird mit großem Optimismus propagiert und verspricht, die Zukunft der Taxonomie zu sein (STEINKE & BREDE 2006). Barcoding misst DNA-Sequenzunterschiede. Die Methode beruht darauf, dass alle Organismen, die sich in ihren DNA-Sequenzen hinreichend unterscheiden, zu verschiedenen Arten gehören. Ist das evolutionäre Alter zweier Organismengruppen gering, so gehören sie nach dem Artkonzept des Barcodings „noch“ zu ein und derselben Art. Sind zwei Organismengruppen aber schon länger getrennt, so gehören sie nach dem Artkonzept des Barcodings „schon“ zu verschiedenen Arten.

Die Perspektiven, die sich aus dem Barcoding ergeben, versprechen in der Tat, dass große Bereiche der Organismenvielfalt in wenigen Jahrzehnten nach ihren stammesgeschichtlichen Distanzen erfasst und katalogisiert werden. Dieses Versprechen wird vor allem dadurch untermauert, weil die Methode des Barcoding durch Maschinen und Softwareprogramme weitgehend automatisiert werden kann. Ob die Erfassung vieler (oder gar aller) Organismen aufgrund ihrer stammesgeschichtlichen Distanz jedoch eine Einteilung der Biodiversität vornimmt, die der Zielsetzung einer vernünftigen Taxonomie entspricht, ist durchaus zur Diskussion gestellt und fordert die Entscheidung aller derjenigen heraus, die in der Taxonomie

eine Wissenschaft sehen, die die Vielfalt des Lebens erkennen und begründen will.

2. Was ist DNA-Barcoding?

Das Prinzip des Barcodings ist die molekulare Uhr. Unter der molekularen Uhr versteht man gleichmäßig ablaufende Veränderungen von Molekülen, die – grob gesagt – proportional zum Ablauf der Zeit erfolgen. Wenn sich beispielsweise in 10 000 Jahren eine einzige Molekülveränderung ereignet, dann gibt es in 100 000 Jahren zehn Veränderungen. Also lässt sich aus der Zahl der Veränderungen die Zeit ablesen. Auch das DNA-Molekül verändert sich einigermaßen gleichmäßig im Laufe der Zeit. Es häufen sich Mutationen an. Diese werden allerdings zum Teil durch die Selektion wieder beseitigt, weil sie nachteilig sind. Oder sie verdrängen sehr rasch alle anderen, bisherigen Nukleotidfolgen, weil sie vorteilhaft sind. Solche Mutationen spiegeln nicht den gleichmäßigen Ablauf der Zeit wider.

Die Masse des Genoms ist jedoch etwas Anderes. Sie besteht aus Sequenzen, die keiner oder nur einer schwachen Kontrolle durch die Selektion unterliegen. Diese Sequenzen sind weder vorteilhaft noch nachteilig. Das ist die sogenannte neutrale DNA (KIMURA 1985). Daher werden Mutationen dieser Sequenzen weder kurzfristig beseitigt noch ersetzen sie sofort die bisherigen Sequenzen. Sie reichern sich unkontrolliert an, und das geschieht in grober Annäherung proportional zur Zeit. Je länger zwei Organismen voneinander getrennt sind, desto größer werden die Unterschiede. Am Vergleich solcher neutraler DNA-Sequenzen kann man ablesen, vor wie langer Zeit sich zwei Organismengruppen voneinander getrennt haben (LI 1993).

Sequenzunterschiede zwischen zwei Organismengruppen können sich nur dann anreichern, wenn die beiden Organismengruppen voneinander getrennt sind. Das ist bei den sexuell miteinander verbundenen

Organismen einer Art nicht der Fall; denn sie sind nicht getrennt. Solange zwei Organismen über sexuelle Kontakte miteinander verbunden sind, geraten die entstandenen Mutationen fortlaufend von einem Organismus in den anderen und die Organismen bleiben im Laufe der Zeit immer einander ähnlich. Organismen mit biparentaler Fortpflanzung bleiben daher genetisch ziemlich homogen, solange sie nicht über große geografische Distanzen voneinander getrennt sind (siehe Abschnitt 5).

Wenn die sexuellen Kontakte zwischen zwei Populationen nachlassen, dann ist dieser homogenisierende Effekt abgeschwächt oder wird schließlich ganz unterbrochen. Die Reproduktionsgemeinschaft (oder besser, die Genflussgemeinschaft; siehe Abschnitt 8) ist dann in zwei getrennte Gemeinschaften zerfallen. Besonders die neutralen Mutationen häufen sich in den nunmehr getrennten Gemeinschaften unabhängig voneinander an. Die beiden Gemeinschaften entwickeln sich auseinander. Der Zerfall einer Gruppe, deren Organismen zumindest gelegentlich und über Zwischenpopulationen noch Gene miteinander ausgetauscht haben, in zwei getrennte Gruppen ist das, was das Konzept der Genflussgemeinschaft eine Artbildung nennt.

Die DNA-Sequenzen in den Organismen zweier getrennter Genflussgemeinschaften werden im Laufe der Zeit einander immer unähnlicher. Man kann dann aus der Zahl der Basenveränderungen vergleichbarer (homologer) DNA-Moleküle zwischen den Organismen zweier Arten ablesen, vor wie langer Zeit sie sich voneinander getrennt haben. Dies ist der Grundgedanke, auf dem das Barcoding aufbaut. Es werden die Unterschiede zwischen einigen DNA-Sequenzen gemessen. Das Ausmaß solcher DNA-Sequenzunterschiede ist die genetische Distanz zwischen zwei Organismengruppen und das Überschreiten einer gewissen genetischen Distanz wird mit dem Artstatus gleichgesetzt. Es bleibt das Prob-

lem, dass das Überschreiten einer gewissen genetischen Distanz bei evolutionär alten und geografisch weit verbreiteten Arten nicht mit dem Abbruch der Genflussverbindung gleichgesetzt werden kann (siehe Abschnitt 7).

Für das Barcoding werden einige wenige DNA-Moleküle nach ihrer technischen Eignung ausgewählt (siehe Abschnitt 3). Die Nukleotidsequenzen dieser Moleküle gleichen in ihrer grafischen Darstellung einem Strichcode wie der an der Ware angebrachte Code an der Scannerkasse eines Supermarkts (ein Beispiel dafür zeigt die Abb. 1). Daher der Name Barcode. Genau wie der an der Ware angebrachte Code von der Scannerkasse maschinell erkannt und weiter verarbeitet werden kann, kann auch

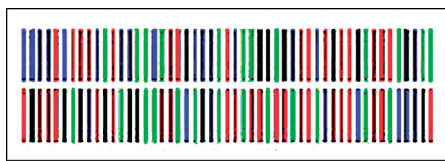


Abb. 1: Das Bild zweier Barcodes. Die DNA aus Organismen zweier Populationen, über die festgestellt werden soll, ob es sich um verschiedene Arten handelt, wird isoliert. Die Nukleotidsequenzen (Basenfolgen) einiger Genabschnitte dieser DNA werden ermittelt, grafisch dargestellt und miteinander verglichen. Übersteigt die Zahl der Unterschiede zwischen den entsprechenden (homologen) Sequenzen beider Populationen ein gewisses Ausmaß, dann werden die beiden Populationen als verschiedene Arten bezeichnet. In der Abbildung sind zwei kurze Abschnitte von zwei verschiedenen Genen dargestellt.

Fig. 1: The image of two barcodes. The DNA of the organisms of two populations, which should be examined with regard to their species status, is isolated. The nucleotide sequences of parts of some genes of this DNA are determined, displayed and compared with each other. If the number of differences between the respective (homologous) sequences of the two populations exceeds a certain limit, the two populations are regarded as different species. In the figure two short portions of two different genes are shown.

der Barcode eines Organismus von Maschinen gelesen werden. Dadurch eröffnen sich umfassende Zukunftsperspektiven.

In der Anfangszeit des Barcodings wurde noch davon gesprochen, dass die Erfassung des Artenspektrums in einem bestimmten Naturgebiet nicht mehr ausschließlich von Spezialisten übernommen werden müsse, sondern dass diese Arbeit zum Teil von einem entsprechend geschulten Personal übernommen werden könne (HEBERT et al. 2004). Heutzutage prophezeit das „Consortium for the Barcode of Life CBOL“, dass künftig die Artenerfassungen durch Maschinen übernommen werden können (http://barcoding.si.edu/index_detail.htm). Nicht nur sollen z.B. Insekten im industriellen Maßstab durch entsprechende Programme gesammelt werden, sondern es soll auch die Identifikation der Arten automatisiert werden. Die Computerisierung der gesamten DNA-Sequenzierarbeit soll Barcode-Sequenzen in Minutenschnelle erstellen können und in eine Datenbibliothek einspeisen können. Gegenwärtig verfügbare Plattformen für Datenbasen haben die Kapazität, ein globales Bio-Identifikationssystem zu schaffen und zu verarbeiten. Es sollen 100 000 Barcodes pro Jahr erstellt werden. Wenn die globale Biodiversitäts-Infrastruktur fertig ist, soll die Gesamtheit der geschätzten zehn Millionen Tierarten in einem einzigen Jahrzehnt erfasst werden können (www.barcodinglife.org).

Auf einer Konferenz für DNA-Barcoding im Jahre 2005 in London wurden Projekte angekündigt, um erstmals Organismengruppen hinsichtlich ihrer Artenzahl vollständig zu erfassen und anhand des DNA-Barcodes sozusagen zu etikettieren. Eines der Projekte ist die „All Birds Barcode Initiative“ (ABBI) mit dem Ziel, bis zum Jahre 2010 alle etwa 10 000 Vogelarten der Welt zu erfassen. Dabei werden Proben von mehreren Individuen einer Art sequenziert, um Varianzen innerhalb einer Art zu berücksichtigen. Es ist zu erwarten, dass die gegenwärtig aner-

kannte Artenzahl der Vögel erheblich erhöht wird. Ein Beispiel dafür ist der Einsame Wasserläufer (*Tringa solitaria*) (Abb. 2). Dieser Vogel brütet in einem zusammenhängenden Gebiet im nördlichen Nordamerika von Alaska bis Ostkanada. Die Auswertung einiger Barcode-Sequenzen hat zwischen den im östlichen Kanada und den im Nordwesten von Nordamerika lebenden Individuen deutliche DNA-Sequenzunterschiede ergeben, und zwar in einem Maße, wie sie bei anderen Vogelarten als Artunterschiede auftreten (STEINKE & BREDE 2006). Daraus wird der Schluss gezogen, dass der bisher als eine gemeinsame Art betrachtete Einsame Wasserläufer aus zwei Arten bestehen müsse. Im Folgenden wird erläutert, dass dieser Schluss angreifbar ist.

3. Die Technik des DNA-Barcodings

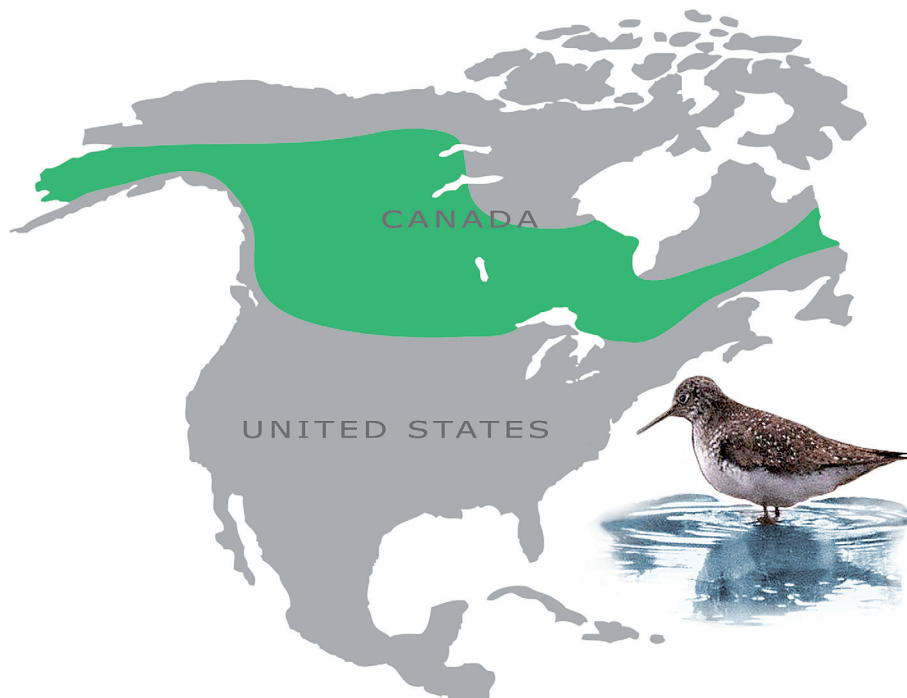
Beim Barcoding werden kurze DNA-Sequenzen von ca. 650 Basen Länge der Organismen aus verschiedenen Populationen miteinander verglichen und aus dem Ausmaß ihrer Unterschiede wird auf Artunterschiede geschlossen. Das ist im Grunde schon alles (www.barcodinglife.org).

In vielen Fällen wird ein Abschnitt der Untereinheit I der Cytochrom-Oxidase (COI) im Genom der Mitochondrien als Barcode ausgewählt. Als Gen der Mitochondrien hat diese Sequenz den Vorteil, dass keine Introns vorhanden sind. Introns sind Teile der Gene, die nicht in Proteine übersetzt werden und daher in ihrer DNA-Sequenz sehr variabel sind. Die Verwendung solcher DNA-Sequenzen als Barcode würde zu ganz anderen Ergebnissen führen. Außerdem wird das Genom

der Mitochondrien meist rein mütterlich vererbt und unterliegt aus diesem Grunde keiner Rekombination mit dem Genom des zweiten Elternteils. Hinzu kommt noch der technische Vorteil, dass für die DNA-Sequenzierung eine große Anzahl bereits etablierter Primer zur Verfügung steht. Unter Primern versteht man käufliche kleine DNA-Stücke, die gebraucht werden, um eine zu untersuchende DNA-Sequenz (in diesem Falle also die Untereinheit I des Cytochrom-Oxidase-Gens) zu sequenzieren.

Mitochondriale Gene haben aber auch Nachteile. Sie werden, von Ausnahmen abgesehen, nur über die mütterliche Linie vererbt. Das bedeutet, dass Mitochondrien ihren eigenen Stammbaum haben, der nicht mit dem Stammbaum der Organismen übereinstimmen muss. Das Verzweigungsmuster der mitochondrialen DNA unterliegt eigenen Gesetzen und folgt nicht exakt dem Verzweigungsmuster der Organismen und schon gar nicht dem stammesgeschichtlichen Verzweigungsmuster der Taxa. Betrachtet man beim Vergleich zweier Organismen ausschließlich die Verschiedenheit ihrer mitochondrialen DNA-Sequenzen, so kann man aus dieser Verschiedenheit nicht verlässlich das Alter herleiten, zu dem sich die beiden Organismengruppen wirklich voneinander getrennt haben (PÄÄBO 2001), eben weil die Mitochondrien einer Tier- oder Pflanzenart ihren eigenen Stammbaum haben, der nicht mit dem Stammbaum der Arten völlig deckungsgleich sein muss. Das kommt daher, dass jeder Organismus aus einer Eizelle entsteht, die eine große Zahl bereits präexistierenden Mitochondrien enthält, die ihren stammesgeschichtlichen

boldsystems.org/views/taxbrowser.php?taxid=4492). The two inserts below are examples of one barcode sequence of the Western and Eastern population. Six short DNA sequences are marked in blue. Each of these differs in one base between the two populations. The five individuals of the same population don't differ in these sequences. Although the Western and Eastern populations are connected with each other by gene flow, they are classified as different species by the advocates of the barcode taxonomy.



TZBNA555-03; JGS 1895; *Tringa solitaria* PS-1; Kanada-West:

```
ATCGGCGCCCCGACATAGCATTCC
CCCGTATAAACAAACATAAGCTTCTG
ACTACTTCCCCCATCTTTCTTTTAC
TTTTAGCATCTTCCACAGTAGAAGC
TGGGGGCGGAACAGGGTGAACAGT
TATCCCCCTCGCCTGGTAACCTA
GCCCATGCCGGTGCCTCAGTAGAC
```

TZBNA558-03; MKP 334; *Tringa solitaria* PS-2; Kanada-Ost:

```
ATCGGCGCCCCGACATAGCATTCC
CCCGTATAAACAAACATAAGCTTCTG
ACTACTTCCCCCATCTTTCTTTTAC
TTCTAGCATCCTCCACAGTAGAAGC
TGGAGCAGGGAACAGGGTGAACAGT
ATATCCCCTCTCGCCTGGTAACCTA
GCCCATGCCGGTGCCTCAGTAGAC
```

Abb. 2: Der Einsame Wasserläufer (*Tringa solitaria*) brütet in einem zusammenhängenden Gebiet im nördlichen Nordamerika von Alaska bis Ostkanada. Die Brutvögel im östlichen Kanada (Foto: RAINER ERTEL, Churchill/Kanada, Juni 2004) unterscheiden sich von den im Nordwesten von Nordamerika lebenden Individuen äußerlich nicht, jedoch deutlich in ihren Barcode-Sequenzen. Gemessen wurden jeweils fünf verschiedene Sequenzen von jeweils fünf Individuen aus beiden Populationen (<http://www.boldsystems.org/views/taxbrowser.php?taxid=4492>). Im Bild unten eingefügt ist das Beispiel einer Barcode-Sequenz der westlichen und östlichen Population. Jeweils sechs kurze DNA-Abschnitte sind blau hervorgehoben, die sich zwischen den beiden Populationen in jeweils einer Base voneinander unterscheiden. Die fünf gemessenen Individuen derselben Population unterscheiden sich in diesen Basensequenzen nicht. Obwohl die westlichen und östlichen Populationen über Genfluss miteinander verbunden sind, werden sie von den Anhängern der Barcode-Taxonomie deswegen als verschiedene Arten eingestuft.

Fig. 2: The Solitary Sandpiper (*Tringa solitaria*) breeds in a contiguous area in Northern North America from Alaska to Eastern Canada. The birds of Eastern Canada (Photo: RAINER ERTEL, Churchill/Kanada, June 2004) don't differ phenotypically from the individuals that live in the North West of Northern America. They differ, however, distinctly in their barcode sequences. Five different sequences from five individuals from both populations were determined (<http://www.boldsystems.org/views/taxbrowser.php?taxid=4492>). In the image below is the example of a barcode sequence of the western and eastern population. Each six short DNA segments are highlighted in blue, which differ between the two populations in each one base. The five measured individuals of the same population do not differ in these base sequences. Although the western and eastern populations are connected by gene flow, they are classified as different species by the barcode taxonomy.

(continued on page 108)

Ursprung früher haben als der neu entstehende Organismus. Folglich kann eine im Stammbaum spät abzweigende, also junge Tierart Mitochondrien enthalten, deren divergierende Aufzweigung bereits stattgefunden hat, als die Tierart noch gar nicht existiert hat (Kunz eingereicht).

Daher genügt es nicht, allein die Barcode-Sequenzen der Mitochondrien zu benutzen, um auf das evolutionäre Alter einer Organismengruppe zu schließen. Es werden für das Barcoding vermehrt auch die DNA-Sequenzen des Zellkerns eingesetzt, wobei aber wieder ein großer Unterschied besteht, ob es sich um neutrale oder um Selektions-kontrollierte DNA-Sequenzen handelt.

Die einzelnen Schritte bei der Barcode-Taxonomie sind folgende:

Es werden in einem bestimmten Habitat Tiere gesammelt und ihre DNA wird extrahiert. Bestimmte mitochondriale oder nukleäre DNA-Stücke werden vermehrt und sequenziert. Die Ergebnisse der Sequenzierung werden als Strichcode dargestellt (Abb. 1). Dieser Strichcode wird durch Maschinen gelesen. Beim Vergleich dieser Sequenzen zwischen verschiedenen Tieren ergeben sich mehr oder weniger große Unterschiede in der Buchstabenfolge der einzelnen Basen. Überschreiten diese Unterschiede ein bestimmtes Maß, dann wird behauptet, man hätte verschiedene Arten vor sich. Und genau hier liegt die Angreifbarkeit der Barcode-Taxonomie (s. Abschnitt 7). Es wird behauptet, dass alle Gruppen, die sich in einem bestimmten Maß in ihren DNA-Sequenzen unterscheiden, verschiedene Arten seien. Genetische Unterschiede zwischen den Organismen müssen aber nicht in allen Fällen Artunterschiede sein. Dass genetische Unterschiede auch ganz andere Unterschiede als Artunterschiede sein können, zeigen in moderatem Ausmaß die innerartlichen Polymorphismen (Abschnitt 6) und in z.T. erheblichem Ausmaß die geografischen Rassenunterschiede (Abschnitt 7).

4. Der Vorteil der DNA-Taxonomie im Vergleich zur phänotypischen Taxonomie

Zunächst spricht alles dafür, dass die Barcode-Taxonomie der klassischen Taxonomie überlegen ist. Während die klassische Taxonomie zur Unterscheidung der Arten phänotypische Merkmale benutzt, verwendet die Technik des Barcoding genetische Merkmale, genauer gesagt DNA-Merkmale. DNA-Merkmale haben einen grundsätzlichen Vorteil gegenüber phänotypischen Merkmalen. Sie unterliegen nur in minimalem Ausmaß einer konvergenten Entwicklung. Unter Konvergenz versteht man die Entstehung ähnlicher Merkmale nicht aufgrund von gemeinsamer Abstammung, sondern aufgrund von ähnlichen Umweltanforderungen.

Es hat eine leicht einzusehende Ursache, weswegen zwei DNA-Sequenzen kaum durch Konvergenz einander ähnlich werden können. Die Selektion kann nur das auslesen und dadurch „in ihrem Sinne“ formen, was sie sieht. Und das gilt für jedes phänotypische Merkmal. Aber viele genotypische Merkmale können von der Selektion nicht gesehen werden und damit auch nicht so gestaltet werden, wie es der Selektionsdruck erfordert.

Das Phänomen der Konvergenz hat zur Folge, dass es für phänotypische Merkmale grundsätzlich immer zwei verschiedene Erklärungsmöglichkeiten gibt, wenn diese gleich oder ähnlich aussehen. Entweder sie haben einen gemeinsamen stammesgeschichtlichen Ursprung. Das ist Merkmalsähnlichkeit aufgrund von Homologie. Oder sie dienen demselben Zweck, sind also durch natürliche Auslese nachträglich ähnlich oder gleich gemacht worden. Das ist Merkmalsähnlichkeit aufgrund von Konvergenz (Parallelentwicklung). Man weiß also bei der Feststellung einer phänotypischen Merkmalsähnlichkeit zunächst nie, welche evolutionäre Ursache diese Ähnlichkeit hat,

ob es sich um Verwandtschaft handelt oder nicht. Die Geschichte der Taxonomie ist voll von Irrtümern, weil nach Merkmalsähnlichkeit eingeteilt wurde, aber eine Einteilung nach Verwandtschaft beabsichtigt war.

Beim Vorliegen von DNA-Sequenz-Ähnlichkeiten ist jedoch meistens sicher, dass diese nur auf Verwandtschaft, also Homologie, zurückgehen kann. Sämtliche phänotypischen Merkmale, von Farbmustern über Verhaltensweisen bis hin zu Proteinstrukturen, können, wenn sie ähnlich sind, dieses immer entweder aufgrund ihrer Abstammung oder aufgrund gleichen Selektionsdrucks sein. DNA-Sequenzen aber können nur deswegen einander sehr ähnlich sein,

weil sie aus einem gemeinsamen Vorfahren hervorgegangen sind, vorausgesetzt, dass sie (statistisch gesehen) hinreichend lang sind. Wenn sie ähnlich oder gleich sind, dann ist es immer Homologie, also die Abstammung von einem gemeinsamen DNA-Molekül als stammesgeschichtlichem Vorläufer. Es gibt keinen denkbaren Selektionsdruck, der zwei lange Nukleotidsequenzen einander gleich machen kann.

Wenn bei einem Schmetterling ein bestimmtes Flügelfarbmuster bei einem potenziellen Fressfeind eine abschreckende Wirkung auslöst, weil der Fressfeind mit diesem Schmetterling üble Erfahrungen gemacht hat, da er widerlich geschmeckt hat, dann sorgt die



Abb. 3: Charakteristisch für die Regenwälder in Mittel- und Südamerika sind viele Arten von Tagfaltern, die der Familie der Heliconiiden angehören. Hier sind zwei der bekanntesten Arten aus zwei Unterfamilien gezeigt: links der Heliconiine *Heliconius hecale* (Arenal/Costa Rica, Februar 2007), rechts der Ithomiine *Mechanitis polymnia* (Golfo Dulce/Costa Rica, März 2007). Die Raupen dieser Falter fressen die Blätter der Passionsblume (*Passiflora* sp.) (Abb. 4) und nehmen damit ungenießbare Substanzen (Alkaloide, Flavonoide, Saponine) auf, die noch in den Faltern enthalten sind und Fressfeinde abschrecken. Die Falter signalisieren ihre Ungenießbarkeit durch grelle Farben.

Fig. 3: In the rain forests of Central and South America, many species of the family Heliconiidae are characteristic. Here two well known species from two subfamilies are shown: left *Heliconius hecale* (Heliconiinae; Arenal/Costa Rica, February 2007), right *Mechanitis polymnia* (Ithomiinae; Golfo Dulce/Costa Rica, March 2007). The larvae of these butterflies feed on Passion Flowers (*Passiflora* sp.) (fig. 4) and ingest bad tasting substances (alkaloids, flavonoids, saponines) that are still present in the imagines and discourage predators from eating the butterflies. The butterflies signal their inedibility by flashy colours.

Selektion dafür, dass dieses Merkmal erhalten bleibt. Der Feind wird nicht zum zweiten Mal versuchen, einen Schmetterling gleicher oder sehr ähnlicher Färbung zu fressen. Aber es ist ebenso auch ein Selektionsvorteil für ganz andere Schmetterlingsarten, dieses Flügelmuster nachzuahmen, um genauso geschützt sein, ohne dass diese Schmetterlingsarten übel schmecken. Die Selektion bewirkt damit, dass ganz verschiedene Schmetterlinge ein gleiches phänotypisches Aussehen erlangen, ohne dass diese Arten miteinander verwandt sind.

Zum Beispiel fliegen im mittel- und süd-amerikanischen Regenwald viele Arten von Tagfaltern, die der Familie der Heliconiiden angehören (Abb. 3). Diese Falter enthalten

in einigen Geweben ihres Körpers noch in gespeicherter Form die übel schmeckenden Substanzen, die sie als Raupen aufgenommen haben, weil die Raupen die Blätter der Passionsblume (*Passiflora*) gefressen haben (Abb. 4). Die Falter signalisieren ihre Ungenießbarkeit durch grelle Farben, so zum Beispiel der Heliconiide *Heliconius etbilla* (Abb. 5, unten rechts). Die abschreckende Wirkung der Farbmuster vieler Heliconiiden ist so wirksam, dass auch andere Schmetterlingsarten vor denselben Feinden geschützt sind, indem sie ähnlich aussehende Farbmuster entwickelt haben. Diese Nachahmer können zu ganz anderen Tagfalterfamilien gehören. Die Falter sind zwar überhaupt



Abb. 4: Die Blüte der Passionsblume (*Passiflora* sp.) (Esquinas Regenwald/Costa Rica, März 2007).
Fig. 4: The blossom of the Passion Flower (*Passiflora* sp.) (Esquinas Rain Forest/Costa Rica, March 2007).

nicht übel schmeckend, aber sie sind wegen des täuschenden Farbmusters vor denselben Fressfeinden geschützt, die bereits mit den Heliconiiden schlechte Erfahrungen gemacht haben.

Zum Beispiel ahmen mehrere Weißlingsarten (Pieridae) der Gattung *Dismorphia* das Farbmuster verschiedener Heliconiiden nach

(Abb. 5). Während die Arten der weltweit verbreiteten Weißlinge normalerweise fast alle weiß oder gelb gefärbt sind, wie wir das bei uns von den Kohlweißlingen (*Pieris spec.*), dem Postillon (*Colias crocea*) oder dem Zitronenfalter (*Gonepteryx rhamni*) kennen, sind einige lateinamerikanische Pieridenarten nicht weiß oder gelb gefärbt und haben auch



Abb. 5: Die Vertreter der Weißlinge (Pieridae) sind weltweit verbreitet und fast alle Arten sind weiß oder gelb gefärbt, wie bei uns die Kohlweißlinge, der Postillon und der Zitronenfalter. Dafür ist oben links ein Beispiel aus Argentinien dargestellt: *Dismorphia thermesia* (Iguacu, Juni 1996). In den Regenwäldern Lateinamerikas fliegen aber auch noch ganz anders aussehende *Dismorphia*-Arten, die nicht weiß oder gelb sind und die auch überhaupt keine Pieriden-typische Flügelformen haben: *Dismorphia orise* (oben rechts; Arenal/Costa Rica, März 2007) und *Dismorphia melia* (unten links; Itatiaia/Brasilien, Februar 1991). Diese extrem von der Norm abweichenden Pieriden-Arten imitieren diverse Heliconiiden (als Beispiel unten rechts *Heliconius ethilla*; Iguacu/Argentinien, Juni 1996), die von Vögeln als Beute gemieden werden, weil sie übel-schmeckend sind. Davon profitieren die Pieriden, die selbst gar nicht durch einen üblen Geschmack ausgezeichnet sind.

Fig. 5: The species of the Whites (Pieridae) are distributed worldwide, and almost all species are white or yellow, as in our country the Large and Small White, the Clouded Yellow or the Brimstone. An example from Argentina is shown above left: *Dismorphia thermesia* (Iguacu, June 1996). In the rain forests of Latin America, however, there occur completely different representatives of the genus *Dismorphia* which are not white or yellow and which have no pierid-specific wing shapes: *Dismorphia orise* (above right; Arenal/Costa Rica, March 2007) and *Dismorphia melia* (bottom left; Itatiaia/Brasil, February 1991). These species of pierids differ extremely from the norm; they imitate diverse heliconiids (as an example *Heliconius ethilla*; Iguacu/Argentina, June 1996) which are avoided by birds as a prey because they taste disgustingly. The pierids benefit from this, although they themselves don't have a bad taste.

ganz andere Flügelformen. Sie ähneln zum Verwechseln bestimmten Heliconiidenarten, die von Vögeln als Beute gemieden werden, weil sie übel-schmeckend sind. Davon profitieren diese Pieriden, die selbst gar nicht durch einen üblen Geschmack ausgezeichnet sind.

Ein weiteres Beispiel ist der in Afrika, Südostasien und Australien vorkommende Nymphalide *Hypolimnas misippus* (Abb. 6). Bei diesem Schmetterling sehen die Weibchen vollkommen anders aus als die Männchen. Die Weibchen gleichen in ihrer Färbung



Abb. 6: Eines der interessantesten Beispiele für Bates'sche Mimikry zeigt der Nymphalide *Hypolimnas misippus*. Diese Art ist in Afrika, Südostasien und Australien verbreitet. Die Männchen sind in allen Vorkommensgebieten schwarz gefärbt, mit blau gerandeten weißen Flecken. Die Weibchen sehen vollkommen anders aus. Sie gleichen in ihrer Färbung haargenau der Schmetterlingsart einer gänzlich anderen Familie: *Danaus chrysippus*, Fam. Danaiden (unten rechts; Südtürkei, Sept. 1998). *Danaus chrysippus* kommt in allen Vorkommensgebieten von *Hypolimnas misippus* ebenfalls vor und ist als übel-schmeckender Falter vor Fressfeinden geschützt. Dies imitiert das *Hypolimnas misippus*-Weibchen durch seine Färbung. Oben links ein Pärchen, oben rechts ein Männchen und unten links ein Weibchen von *Hypolimnas misippus* (Senegal, September 2003).

Fig. 6: One of the most interesting examples of Bates' mimikry is represented by the nymphalid *Hypolimnas misippus*. This species occurs in Africa, South-East Asia and Australia. The males are black in all areas of occurrence, with white patches, edged with iridescent purplish-blue. The females are coloured completely different. They exactly resemble a butterfly species of a very different family: *Danaus chrysippus*, fam. Danaidae (bottom right; Southern Turkey, Sept. 1998). *Danaus chrysippus* is distributed in all areas where also *Hypolimnas misippus* live and is protected from being eaten by birds, because it tastes badly. This is imitated by the female of *Hypolimnas misippus* by its colour. Above left a pair, above right a male and bottom left a female of *Hypolimnas misippus* (Senegal, September 2003).

exakt einer Schmetterlingsart aus der Familie der Danaiden: *Danaus chrysippus*. *D. chrysippus* kommt überall dort vor, wo auch *Hypolimnas misippus* lebt und ist als übel-schmeckender Falter vor Fressfeinden geschützt. Dies imitiert das *Hypolimnas misippus*-Weibchen durch seine Färbung.

Diese Nachahmung trägt den Namen Bates'sche Mimikry, benannt nach dem britischen Forscher Henry Walter Bates (1825-1892), der die Nachahmung eines wehrhaften oder ungenießbaren Tieres durch harmlose Tiere zur Täuschung von Feinden 1862 als Mimikry bezeichnete. Die vielen Formen der Schutzmimikry gehören zu den eindrucksvollsten Beispielen für die konvergente Entwicklung von Merkmalen.

Beispiele für Konvergenzen sind in der Natur zahlreich. Sie zeigen, dass ein ähnliches phänotypisches Aussehen bei zwei Organismen nicht dazu berechtigt, auf deren Verwandtschaft zu schließen. Konvergenzen beschränken sich nicht nur auf äußerlich sichtbare Merkmale. Auch Proteine haben einen ausgeprägten Phänotyp. Bestimmte Enzyme, Zelloberflächen-Rezeptoren oder Antikörper besitzen ganz bestimmte Faltungsstrukturen, die nach dem Schlüssel-Schloss-Prinzip mit anderen Molekülen in Kontakt treten und solche spezifisch als Partner erkennen können. Dazu müssen die Aminosäureketten genau passende Faltungen ausbilden und durch den Besitz basischer oder saurer Aminosäuren auch bestimmte positive oder negative Ladungen tragen. Es gibt viele Beispiele dafür, dass verschiedene Proteine ähnliche Raum- und Ladungsstrukturen ausbilden, um im Stoffwechsel und Stofftransport gleichartige Funktionen auszuüben, auch wenn diese Proteine von ganz verschiedenen, nicht homologen Genen codiert werden. Das sind konvergente Proteinstrukturen.

Da die Taxonomie bestrebt ist, die Organismen nach ihrer Verwandtschaft zu gruppieren, müssen konvergente Merkmals-ähnlichkeiten als solche entlarvt werden. Sie

dürfen bei der taxonomischen Einteilung nicht berücksichtigt werden. Die Geschichte der Taxonomie zeigt jedoch, dass dies oft sehr schwierig ist und dass deswegen nicht selten falsche Taxonbildungen vorgenommen wurden. Zum Beispiel gilt es heute als gesichert, dass die Neuweltgeier (Cathartidae) trotz ihres ähnlichen Aussehens und Verhaltens keine engen Verwandten der Altweltgeier (Aegypiinae) sind (Abb. 7, 8). Die Neuweltgeier zeigen stattdessen eine nahe Verwandtschaft zu den Störchen. Altwelt- und Neuweltgeier werden daher nicht mehr zu ein und derselben Ordnung gerechnet (DEL HOYO 1994).

Die Täuschung durch Konvergenz ist aber ausschließlich ein Problem phänotypischer Merkmale. Genotypisch treten Konvergenzen nur sehr begrenzt auf. Abgesehen von ganz bestimmten Sekundärstrukturen (z.B. den sog. hairpins; das sind haarnadelartige Ausstülpungen entlang des ansonsten linearen DNA-Moleküls) hat die DNA kaum phänotypische Merkmale. Daher kann die Selektion die DNA nur „unscharf“ erkennen, und es kann kaum zu Parallelentwicklungen kommen. Außerdem besteht der weitaus größte Teil des Genoms, die sogenannte „neutrale DNA“, nicht aus protein-codierenden Genen und wird daher auch aus diesem Grunde nicht oder nur ungenau von der Selektion kontrolliert. Und drittens wird die Schrift der DNA nicht „wörtlich“ genau in die Schrift der Proteine übersetzt. Drei Buchstaben der DNA (genannt: Triplet) ergeben immer eine Aminosäure in der Schrift der Proteine. Und dabei ist der dritte Buchstabe des Triplets in vielen Fällen unwichtig. Er kann variieren, ohne dass sich die dadurch codierte Aminosäure ändert. Wenn eine Gensequenz also in einigen Buchstaben von einer anderen abweicht, dann muss das nicht gleich phänotypische Konsequenzen haben. Also hat eine durch die Selektion streng kontrollierte Aminosäuresequenz (ein Protein) eine nur ungefähr zuzuordnen-



Abb. 7: Altweltgeier (Aegypiinae) (oben) und Neuweltgeier (Cathartidae) (unten) sehen sich äußerlich ähnlich. Diese Ähnlichkeiten spiegeln jedoch keine nahe Verwandtschaft wider, sondern sind stattdessen ein Ausdruck sekundärer Anpassungen, weil die Vertreter beider Tiergruppen ähnliche Verhaltensweisen zeigen. Beide ernähren sich von toten Großsäugern. Das deutlichste gemeinsame Merkmal ist der kahle, unbefiederte Kopf, der es den Tieren erleichtert, mit dem Kopf ins Innere der Kadaver einzudringen. Oben links ein Ohrengeier (*Torgos tracheliotus*) zusammen mit drei Weißrückengeiern (*Gyps africanus*) (rechts) in der Nähe eines toten Elefanten (Kenia, September 1980); unten zwei Königsgeier (*Sarcoramphus papa*) (Venezuela, Februar 1993).

Fig. 7: Old World Vultures (Aegypiinae) (above) and New World Vultures (Cathartidae) (below) are looking similar. These similarities, however, do not express a close kinship, but instead are the result of secondary adaptations, because the representatives of both animal groups show a similar behavior. Both feed on dead mammals. The clearest common trait is the bold unfeathered head which facilitates the penetration of the head into the interior of cadavers. Above left a Lappet-faced Vulture (*Torgos tracheliotus*) together with three African White-backed Vultures (*Gyps africanus*) (right) close to the cadaver of an elephant (Kenya, September 1980); below two King Vultures (*Sarcoramphus papa*) (Venezuela, February 1993).



Abb. 8: Ein Altweltgeier (oben links) und zwei Neuweltgeier (rechts und unten links), an denen sich die Ähnlichkeit in der Kopf- und Schnabelstruktur zeigt. Oben links ein Kappengeier (*Necrosyrtes monachus*) (Gambia/Westafrika, Febr. 1986); unten links ein Truthahngerier (*Cathartes aura*) (Venezuela 1993); rechts ein Rabengeier (*Coragyps atratus*) (Iguacu/Argentinien, Juni 1996).
Fig. 8: An Old World Vulture (Aegypiinae) (above left) and two New World Vultures (right and below left), looking very similar in their head and bill structures. Above left a Hooded Vulture (*Necrosyrtes monachus*) (Gambia/Western Africa, Febr. 1986); below left a Turkey Vulture (*Cathartes aura*) (Venezuela 1993); on the right an American Black Vulture (*Coragyps atratus*) (Iguacu/Argentina, June 1996).

de Nukleotidsequenz (das zugehörige Gen). Die Nukleotidsequenz kann nicht streng durch die Selektion kontrolliert werden. Die Folge ist, dass zwei sich stark ähnelnde DNA-Sequenzen hinreichender Länge nicht durch Parallelentwicklung einander ähnlich geworden sein können, sondern immer wirklich miteinander verwandt sind, also aus einem gemeinsamen Vorfahren entstanden

sein müssen, der in der Stammesgeschichte nicht zu weit zurückliegen kann.

Aus allen diesen Gründen ergibt sich, dass zwei DNA-Sequenzen von ca. 50 oder mehr Nukleotiden mit hoher Wahrscheinlichkeit von gleicher Abstammung sein müssen, wenn sie einander sehr ähnlich sind. Es ist höchst unwahrscheinlich, dass ein Selektionsdruck dazu führen kann, zwei DNA-

Sequenzen hinreichender Länge im Laufe der Evolution einander gleich zu machen, nur weil sie gleiche Aufgaben übernommen haben. Genau das aber wäre Konvergenz. Eine auf DNA-Sequenzen beruhende Einteilung der Organismen spiegelt also fast immer eine echte Verwandtschaft wider, also Homologie. Das ist zweifellos ein enormer Vorteil der DNA-Taxonomie im Vergleich zu einer auf phänotypischen Merkmalen basierenden Einteilung der Organismen. Die Methode des Barcoding hat also den Vorteil, echte Verwandtschaften zu identifizieren. Aber die Technik des Barcoding misst eben nichts anderes als genetische Verschiedenheiten zwischen den Organismen.

5. Die genetische Distanz zwischen den Organismen ist eine Folge der Fortpflanzungsform

Alle Organismen entstehen durch Fortpflanzung und Vermehrung. Es gibt in der Natur unterschiedliche Fortpflanzungsformen, und diese unterschiedlichen Fortpflanzungsformen haben einen ganz unterschiedlichen Einfluss auf die Entstehung und den Erhalt der biologischen Vielfalt. Wie schnell genetische Distanzen entstehen, hängt also in jedem Fall auch von der Fortpflanzungsform ab. Die Entstehung der genetischen Distanz ist nicht allein eine Frage des Ablaufs evolutionärer Zeiträume.

Es gibt einen fundamentalen populationsgenetischen Unterschied zwischen uniparental und biparental sich fortpflanzenden Organismen. Uniparentalität ist die Erzeugung von Nachkommen durch nur ein Elternteil: Das ist zunächst (1.) die vegetative Fortpflanzung, also die Fortpflanzung über somatische Zellen. Aber auch Fortpflanzungsformen über Keimzellen, also sexuelle Fortpflanzungsformen, können uniparental sein. Dazu gehören die (2.) Parthenogenese und (3.) die Selbstbefruchtung. (4.) Biparentalität ist die Erzeugung von Nachkommen durch zwei Eltern. Das geschieht über die

sexuelle Verschmelzung einer männlichen mit einer weiblichen Keimzelle.

Ad 1: Unter vegetativer Fortpflanzung versteht man die Entstehung neuer Individuen aus den Körperzellen (Somazellen) eines Muttertieres. Bekannte Beispiele finden sich bei den Hydrozoen, die zu den Coelenteraten gehören. Viele Hydrozoen durchlaufen in ihrer Entwicklung ein sessiles Polypenstadium. Diese Polypen vermehren sich vegetativ. Sie schnüren an den Seiten ihres Körpers Tochterpolypen ab, die zu neuen Organismen heranwachsen. Diese Tochterpolypen entstehen aus Körperzellen. Sie sind mit dem Muttertier genetisch vollständig identisch, so wie eineiige Zwillinge. Wenn sich also z.B. der Süßwasserpolymp *Hydra* sp. über lange Zeit nur vegetativ fortpflanzt, so entstehen viele Polypen, die untereinander so lange keine genetischen Verschiedenheiten aufweisen, so lange keine Mutationen erfolgen. Organismen mit langfristig vegetativer Fortpflanzung erzeugen also Populationen aus lauter Individuen, die sich nicht unterscheiden und die sich in der Evolution auch über geraume Zeiten nicht so schnell verändern.

Ad 2: Bei der Parthenogenese (Jungfernzeugung) entstehen neue Nachkommen aus den Eiern der Mutter, ohne dass ein Spermium das Ei befruchtet. Eine solche Fortpflanzung tritt regelmäßig z.B. bei Rotatorien, Wasserflöhen und Blattläusen auf, bei denen sich die parthenogenetische Fortpflanzungsform mit einer biparentalen Fortpflanzungsform im Generationswechsel abwechselt. Bei einigen anderen Tiergruppen, z.B. bei den Rüsselkäfern (Curculionidae), kommen parthenogenetisch sich fortpflanzende Arten neben anderen Arten vor, die sich nicht parthenogenetisch fortpflanzen. Auch parthenogenetische Nachkommen sind genetisch sehr einheitlich. Allerdings gibt es hier Unterschiede. Das hängt damit zusammen, dass die Parthenogenese zwar immer die Entwicklung neuer Individuen aus unbefruchteten Eiern ist, die Vorstufen

der Eier (Oocyten) aber eine teilweise oder auch vollständige Meiose durchlaufen können. Wenn sich Eier ohne Befruchtung zu neuen Individuen entwickeln, bei denen in der vorangegangenen Meiose weder Rekombinationsprozesse noch Reduktionsteilungen stattgefunden haben, dann sind alle Eier untereinander und gegenüber der Mutter genetisch identisch. Diese Form der Parthenogenese gleicht populationsgenetisch der vegetativen Fortpflanzung. Sie führt zu keinerlei genetischer Verschiedenheit. Falls vor der Entwicklung des Tochterindividuum in den Oocyten jedoch meiotische Prozesse stattgefunden haben, dann sind die Eier untereinander und gegenüber der Mutter nicht mehr genetisch identisch, unabhängig davon, ob danach Reduktionsteilungen ablaufen, die dann darüber entscheiden, ob die Parthenogenese diploid oder haploid ist. Die Rekombinationsprozesse in den Oocyten haben auf jeden Fall dazu geführt, dass sich Nachkommen entwickeln, die weder untereinander noch gegenüber der Mutter genetisch identisch sind. Aber auch bei diesen Formen der Parthenogenese verändert sich die genetische Vielfalt der Nachkommenschaft in nur mäßigem Maße, weil mangels einer Befruchtung kein neues genetisches Material von außen hinzukommt.

Ad 3: Ganz ähnlich ist es mit der Selbstbefruchtung. Diese Fortpflanzungsform gibt es bei einigen Zwittern. Zwitter sind Individuen mit voll funktionsfähiger männlicher und auch weiblicher Geschlechtsfähigkeit. Zwitter dürfen nicht mit Intersexen oder Gynandern verwechselt werden, bei denen es sich um Missbildungen handelt, die eine genetische Ursache haben können oder auch auf Hormonstörungen zurückgehen können. Normale Zwitter verfügen zwar gleichzeitig über die männliche und weibliche Geschlechtsfähigkeit; das bedeutet aber nicht, dass sie sich auch selbst befruchten können. In den meisten Fällen können sie das nicht. Die meisten Zwitter im Tier- und Pflanzenreich sind durch verschiedene

Mechanismen vor der Selbstbefruchtung geschützt. Die Individuen produzieren zwar sowohl Spermien als auch Eier, die Spermien können aber die Eier desselben Individuums nicht befruchten, sondern nur die Eier anderer Individuen. Obwohl es sich also um Zwitter handelt, gibt es hier keine Selbstbefruchtung.

Trotzdem ist Selbstbefruchtung eine durchaus nicht selten auftretende Fortpflanzungsform, vor allem bei Pflanzen. Bei Tieren ist Selbstbefruchtung selten; sie ist z.B. bei vielen Bandwürmern (Cestoda) verbreitet. Bei der Selbstbefruchtung kommt es sowohl im Hoden als auch im Ovar zu vollständigen meiotischen Abläufen, so dass haploide Keimzellen entstehen. Da diese jedoch von ein und demselben Elternorganismus gebildet werden, sind die Nachkommen sich selbst befruchtender Eltern extreme Inzuchtprodukte und daher genetisch nicht besonders vielfältig. Es kommt auch im Laufe der Zeit zu keinen starken Veränderungen der Organismen, weil die genetische Vermischung mit den Individuen anderer Populationen fehlt.

Ad 4: Die vierte und letzte Fortpflanzungsform ist die biparentale Fortpflanzung. Es gibt Mütter und Väter, und die Erzeugung eines Nachkommen besteht immer in der Vereinigung eines Spermiums mit einem Ei. Da Mütter und Väter sehr verschieden sein können, vor allem wenn sie über weite geografische Distanzen zusammenkommen, gleichen die Nachkommen der biparentalen Fortpflanzung nur noch zur Hälfte der Mutter. Zur anderen Hälfte gleichen sie dem Vater. Im großen Gegensatz zur uniparentalen Fortpflanzung, wo es zwischen der Parentalgeneration und der Filialgeneration nur geringe oder überhaupt keine genetischen Unterschiede gibt, bedeutet biparentale Fortpflanzung in jedem Fall die Erzeugung genetisch neuartiger Nachkommen.

Die Sache wird jedoch ziemlich kompliziert, wenn man das populationsgenetische Geschehen über längere Zeiträume verfolgt.

Zwar ist es richtig, dass die uniparentale Fortpflanzungsform nur wenige oder gar keine Unterschiede zwischen Mutter und Tochter hervorbringt, die biparentale Fortpflanzungsform aber starke Unterschiede, jedoch ist es ein weiteres Charakteristikum der uniparentalen Fortpflanzung, dass alle Nachkommen sich im Laufe der Zeit weiter fortpflanzen, ohne sich jemals wieder miteinander zu vermischen. Das führt zur fortlaufenden Divergenz der Stammlinien, weil natürlich im Laufe der Zeit Mutationen auftreten. Jede Mutation, die in einem Organismus auftritt, verbleibt in der stammesgeschichtlichen Linie allein dieses Zweiges und hat keine Chance, jemals in einen Schwesterzweig hineinzukommen. Die Folge ist, dass sich alle Zweige im Laufe der Evolution genetisch kontinuierlich voneinander entfernen. Uniparental sich fortpflanzende Organismen werden in evolutionären Zeitabständen relativ schnell heterogen.

Demgegenüber haben die Organismen in einer sich biparental fortpflanzenden Population miteinander sexuellen Kontakt. Es gibt genetische Querverbindungen zwischen den Organismen. Die genetische Rekombination zwischen den Individuen verhindert fortlaufend, dass getrennte Entwicklungswege eingeschlagen werden. Sobald bestimmte Individuen sich genetisch von anderen zu entfernen beginnen, wird die bereits entstandene genetische Distanz durch die Kreuzung zwischen den Individuen wieder rückgängig gemacht. Die Sexualität der biparental sich fortpflanzenden Organismen hat gewissermaßen einen homogenisierenden Effekt, der verhindert, dass die DNA-Sequenzen der Angehörigen dieser Population sich auseinanderentwickeln. Die Genome gleichen sich immer wieder aneinander an.

Vergleicht man also zwei Organismen in einer uniparental sich fortpflanzenden Population miteinander, so stellt man schon nach evolutionär kurzen Zeiträumen große Unterschiede in den DNA-Sequenzen fest. Demgegenüber unterscheiden sich

zwei Organismen in einer biparental sich fortpflanzenden Population nach einem entsprechenden evolutionären Zeitraum nur wenig voneinander, vorausgesetzt, die beiden Organismen sind geografisch nicht zu weit voneinander entfernt.

Diese Überlegung macht deutlich, dass die genetische Distanz zwischen zwei Organismen, also die Unterschiede in den DNA-Sequenzen ihrer Genome, für uniparentale Organismen etwas ganz anderes bedeutet als für biparentale Organismen. Eine bestimmte genetische Distanz zwischen zwei Organismen in einer Population wird bei uniparentalen Organismen in einem viel kürzeren evolutionären Zeitraum erreicht als bei biparentalen Organismen, aus dem einfachen Grunde, weil sich die Organismen in einer biparentalen Fortpflanzungsgemeinschaft miteinander paaren, so dass sich ihre DNA-Sequenzen nicht so schnell auseinanderentwickeln können.

Da die Technik des Barcoding nichts anderes misst als die Unterschiede in den jeweiligen DNA-Sequenzen zwischen den Organismen, muss bei der Interpretation der Ergebnisse des Barcodings bedacht werden, dass dies bei uniparentalen Organismen ein anderes evolutionäres Geschehen widerspiegelt als bei biparentalen Organismen.

6. Polymorphismen: Vielfalt innerhalb der Art

Die Technik des Barcoding misst genetische Verschiedenheiten zwischen den Organismen. Genetische Unterschiede müssen aber nicht Artunterschiede sein. Sie können auch innerartliche Polymorphismen (Morphen) widerspiegeln oder Rassenunterschiede. Morphen und Rassen sind etwas völlig Verschiedenes. Morphen sind unterscheidbare Typen innerhalb ein und derselben Art, wobei die unterschiedlichen Typen syntop (am gleichen Ort) vorkommen. Rassen dagegen sind unterscheidbare Typen innerhalb ein und derselben Art, die in geografischer

Entfernung vorkommen und dort ihre eigenen rassenspezifischen Merkmale entwickelt haben und sich hinsichtlich dieser Merkmale von den Populationen des Kerngebietes unterscheiden (KUNZ 2010).

Rassen haben ihre Eigenmerkmale deshalb entwickelt, weil sie sich an die in ihrer Heimat herrschenden, lokalen, andersartigen Umweltbedingungen angepasst haben. Eine Rasse kann überhaupt nur deshalb auf die Dauer ihre Eigenmerkmale erhalten, weil ihre Organismen weit genug von den Organismen anderer Rassen entfernt sind. Würden die Organismen zweier Rassen zu nahe beieinander leben, so käme es zur Vermischung der Merkmale und die Rassen könnten in ihrer Eigenständigkeit nicht erhalten bleiben. Trotz der zum Teil erheblichen Unterschiede zwischen zwei Rassen spricht man aber dennoch nicht von verschiedenen Arten, weil noch klinale Übergänge bestehen, so dass ein gegenseitiger Genfluss bestehen bleibt, auch wenn dieser bei großen Entfernungen nur wenige Individuen und diese nur selten erreicht (KUNZ 2011). Das Phänomen der Rasse wird im Abschnitt 7 behandelt.

Im Gegensatz zu Rassen kommen Morphen nebeneinander vor. Das deutlichste Beispiel für Morphen ist der Geschlechtsdimorphismus. Was die phänotypischen Merkmale angeht, so können zwischen den Geschlechtern Hunderte bis Tausende von Merkmalsunterschieden auftreten, so dass es für einen Taxonomen oft viel leichter ist, die Geschlechter zu bestimmen, als verschiedene Arten auseinander zu halten. Die DNA-Unterschiede zwischen den Morphen sind aber meist gering. Das unterscheidet Morphen von Rassen; denn Rassen können sich nicht nur in ihren phänotypischen Merkmalen, sondern auch in ihren DNA-Sequenzen stark voneinander unterscheiden.

Wie ist es möglich, dass unterschiedliche Morphen syntop zusammenleben, sich sexuell vermischen und trotzdem nicht uniform

werden, sondern ihren distinkten Phänotyp dauerhaft erhalten? Das ist genetisch nicht einfach zu erklären. Das Problem besteht darin, dass Morphen oft der Ausdruck multipler Allelien sind. Allele sind einander entsprechende Gene, die sich in einer Population oft durch Mutation voneinander unterscheiden. Die Organismen einer Population besitzen zwar alle die gleichen Gene; diese unterscheiden sich aber im begrenzten Ausmaß durch verschiedene Mutationen. Unter multipler Allelie versteht man das gleichzeitige Vorhandensein unterschiedlich mutierter Allele innerhalb der Population. Und multiple Allelien sind meist relativ kurzlebig. Um die Existenz von Morphen zu verstehen, muss man also zunächst erklären, warum die allelen Unterschiede der Selektion standhalten und evolutionär langfristig erhalten bleiben.

Die DNA-Sequenzen der Genome aller Organismen einer Art bleiben im Laufe der Zeit nicht unverändert. Es ereignen sich Mutationen. Viele dieser Mutationen haben schädliche Folgen und werden daher durch die Selektion bald wieder beseitigt. Wenige Mutationen sind jedoch vorteilhaft. Sie wirken sich positiv auf die Vitalität und Fertilität der betroffenen Organismen aus und setzen sich daher auf die Dauer durch, indem sie die „alten“ Allelformen ersetzen.

Die meisten Mutationen aber haben weder nachteilige noch vorteilhafte Folgen. Sie werden durch die Selektion nicht erkannt und würden fortlaufend weiter vererbt und daher auf die Dauer erhalten bleiben, wenn sie nicht durch genetische Drift verschwinden (KIMURA 1985). Unter genetischer Drift versteht man das rein zufällige Verlorengehen von DNA-Sequenzen, ohne dass die Selektion hier einen Einfluss nimmt. Wegen der genetischen Drift sind auch neutrale Mutationen von begrenzter Lebensdauer, besonders in zahlenmäßig kleinen Populationen. Das sei durch folgendes Beispiel erläutert (CAVALLI-SFORZA & CAVALLI-SFORZA 1994):

In einer Population von Menschen haben alle einen unterschiedlichen Namen. Es wird nun vorausgesetzt, dass jeder Name nur vom Vater auf die Kinder vererbt wird, nicht von der Mutter. Dann sterben alle Namen aus, wenn sich die betreffenden Menschen nicht fortpflanzen oder wenn sie Frauen sind, auch wenn diese Namen niemanden stören, das heißt keinen Selektionsnachteil tragen. Kommt es nicht zur Einwanderung anderer Populationen oder zur Erfindung neuer Namen, dann würden in absehbarer Zeit in der Population alle Menschen den gleichen Namen haben. Das ist das Prinzip der genetischen Drift.

Auch in einer biologischen Population würden mit der Zeit alle Gene nur noch durch ein einziges Allel vertreten sein, gäbe es nicht laufend neue Mutationen und gäbe es nicht die Einwanderung von Organismen aus anderen geografischen Regionen. Dadurch erhöht sich die allele Vielfalt, die ansonsten fortlaufend verarmen würde.

Allele Vielfalt beinhaltet ein taxonomisches Problem. Wie kann man sagen, dass zwei unterschiedliche Organismen, die auch diagnostisch klar zu unterscheiden sind, zu verschiedenen Arten gehören, wenn sich bereits die Organismen innerhalb der Art wegen der multiplen Allelie voneinander unterscheiden? Das Problem ist nicht einfach zu lösen und die Geschichte der Taxonomie kennt eine Menge Beispiele dafür, dass Männchen und Weibchen, Frühjahrs- und Sommerformen sowie unterschiedliche Mimikryformen einer Art zunächst zu verschiedenen Arten gerechnet wurden. Zum Beispiel hat Linné eine Zeitlang die Männchen und die Weibchen der Stockente (*Anas platyrhynchos*) zu verschiedenen Arten gerechnet (MAYR 1942). Die sehr unterschiedlichen Mimikry-Morphen des ostafrikanischen Schwalbenschwanzes *Papilio dardannus* wurden Jahrzehntlang getrennten Arten zugeordnet (POULTON 1938).

Bei zwei zufällig ausgewählten haploiden Genomen tritt beim Menschen im

Durchschnitt nach allen 1250 Basen ein Unterschied auf (VENTER et al. 2001). Bei vielen anderen Tieren ist der mittlere Wert heterozygoter Nukleotid-Verschiedenheit zwischen zwei homologen Genen sogar noch höher als beim Menschen (AQUADRO et al. 2001). Bei *Drosophila melanogaster* differieren selbst kleine, zueinander homologe Gene von nur 1 000 Basenpaaren im Schnitt an vier Positionen pro Gen, sofern die Gene unabhängig voneinander sind (POWELL 1997).

Allele Unterschiede in den DNA-Sequenzen haben also zunächst nichts mit Taxonomie zu tun, sondern sind der normale polymorphe Zustand der Phänotypen und der Genome in einer Population. Würde man sagen, dass diagnostische Unterschiede in den DNA-Sequenzen Bestimmungsmerkmale für Arten seien, dann wäre jeder einzelne Organismus eine eigene Art. Es muss also schon ein gewisses Mindestmaß an Unterschieden überschritten sein, um von verschiedenen Arten sprechen zu können. Oder es muss sich um ganz bestimmte Gene handeln, die hier verglichen werden. Aber was ist dieses Mindestmaß und welches sind diese Gene? Jeder Versuch, ein solches Mindestmaß für alle Organismen gemeinsam, zumindest für alle Tiere, festzulegen, muss scheitern, weil Polymorphismen in verschiedenen Tiergruppen ein ganz unterschiedliches Ausmaß erreichen können. Und jeder Versuch, bestimmte Gene des Genoms für alle Organismen verbindlich als „Arterkennungsmerkmale“ zu definieren, zumindest für alle Tiere, muss scheitern, weil es solche Gene nicht gibt. Diese frustrierende Erkenntnis ist eine der Hauptursachen für Unstimmigkeit und Streit in der Taxonomie, und dieses Problem wird wohl nie gelöst werden können (KUNZ eingereicht).

Arten können unter ungünstigen Lebensverhältnissen auf wenige Individuen reduziert werden. Dann spricht man von einem genetischen Engpass, von einem sogenannten „bottleneck“. Solche Arten

sind dann besonders von genetischer Drift betroffen und werden genetisch sehr einheitlich. Bei solchen Arten ist der innerartliche Polymorphismus gering. Ist eine Art jedoch evolutionär alt und ist die Zahl der Organismen dieser Art außerdem sehr hoch, dann findet man einen erheblichen Polymorphismus vor, weil das Verschwinden der Allele durch genetische Drift gering ist.

Ein eindrucksvolles Beispiel dafür, dass genetische Unterschiede zunächst überhaupt nichts mit Artunterschieden zu tun haben, ergibt sich aus dem Vergleich der zwei Arten des Seeelefanten. An der Pazifikküste in Kalifornien lebt der Nördliche See-Elefant (*Mirounga angustirostris*), in der Subantarktis, z. B. an der argentinischen Atlantikküste lebt der Südliche See-Elefant (*Mirounga leonina*) (Abb. 9). Der Nördliche See-Elefant ist am Ende des neunzehnten Jahrhunderts durch einen Flaschenhals gegangen, weil Jäger den Bestand auf kaum mehr als zwanzig Exem-

plare reduziert haben. Drastische Schutzmaßnahmen haben den Bestand inzwischen wieder auf mehr als hunderttausend Individuen vermehrt. Der Südliche See-Elefant ist dagegen zwar auch vielerorts stark bejagt worden, hat sich aber insgesamt in viel höherer Stückzahl gehalten. Ein Vergleich der jeweiligen intraspezifischen Variabilität ist aufschlussreich. Es wurden ca. 25 Gene bei beiden Arten untersucht. Beim Nördlichen See-Elefanten waren die DNA-Sequenzen bei allen untersuchten Individuen völlig gleich, beim Südlichen See-Elefanten gab es dagegen eine reichliche allele Variabilität (KING 1983). Das ist ein schönes Beispiel dafür, dass genetische Unterschiede zwischen den Individuen zunächst nichts mit dem Artstatus zu tun haben. Es wäre unsinnig zu behaupten, dass die genetischen Unterschiede zwischen den Individuen des Südlichen See-Elefanten etwas mit der Artbildung zu tun hätten, während alle Nördlichen See-



Abb. 9: Junger Südlicher See-Elefant (*Mirounga leonina*) an der argentinischen Atlantikküste (Caleta Valdes/Argentinien, November 1983).

Fig. 9: Young Southern Elephant Seal (*Mirounga leonina*) on the Atlantic coast (Caleta Valdes/Argentina, November 1983).

Elefanten auf jeden Fall zu einer einzigen Art gehören würden.

Während also multiple Allelien oft kurzlebig sind und nur durch ständige Neumutationen immer wieder erzeugt werden, gibt es aber auch eine besondere Form von Polymorphismen. Das sind die stabilen Polymorphismen. Darunter versteht man eine langfristig konservierte allele Vielfalt eines Gens. Normalerweise bleibt, wie oben bereits erläutert, die allele Vielfalt eines Gens nur kurzfristig erhalten. Bestimmte Gene jedoch sind durch eine stabile allele Vielfalt ausgezeichnet. Bei diesen Genen spielt weniger der Vor- oder Nachteil des einzelnen Allels eine selektive Rolle, sondern stattdessen die Tatsache, dass in ein und derselben Population viele Allele in den Organismen parallel nebeneinander vorkommen und dadurch der Population Vielfalt verleihen. Das langfristige Überleben der Population beruht hier nicht auf positiven oder negativen Einzelallelen, sondern auf dem Vorteil, dass es gleichzeitig mehrere verschiedene Allele gibt. Das sind die stabilen Polymorphismen.

Dazu gehören zum Beispiel die Blutgruppengene und der MHC-Gen-Komplex des Menschen. Letzterer besteht aus einer Gruppe von Genen, die bei vielen Säugetieren in besonders hoher alleler Vielfalt vorliegen, so dass kein Individuum dem nächsten gleicht. MHC-Gene (major histocompatibility genes) dienen der Immunerkennung. Sie sind das Schulbeispiel für einen stabilen innerartlichen Polymorphismus.

Die Existenz von stabilen Polymorphismen ist mit der Evolutionstheorie Darwins nur schwer zu erklären. Der Selektionsvorteil liegt nicht darin, dass eines der vielen Allele gegenüber einem anderen vorteilhaft ist, sondern dass die Population gleichzeitig über viele Varianten verfügt. Die Überlebensgarantie ist die Vielfalt. Würden alle Individuen einer Art gleich sein, dann könnten sie bei einer Änderung der Umweltverhältnisse schnell alle glei-

chermaßen ausgerottet werden. Da es aber immer einige Varianten gibt, die bei einer Änderung der Umweltbedingungen das Überleben zumindest einiger Individuen garantieren, überlebt letztlich die gesamte Population.

Es ist ein bis heute evolutionstheoretisch und philosophisch ungeklärtes Problem, wie ein „egoistisches“ Gen (DAWKINS 1994) altruistisch sein kann. Altruistische Eigenschaften haben meist das Merkmal, nachteilig für das „Ego“ zu sein und nur den anderen Individuen der Gemeinschaft zu nützen. Es ist aber das „Ego“, und es ist nicht die Gemeinschaft, die sich fortpflanzt. Warum also kann Altruismus einen Selektionswert haben und sich in der Evolution überhaupt durchsetzen und erhalten? Oder, auf unser Beispiel der stabilen Polymorphismen angewendet: Warum also können nachteilige Allele einen Selektionswert haben und sich in der Evolution überhaupt durchsetzen und erhalten, wenn sie lediglich dem Vorteil der Population dienen? Oder, wie es bei den stabilen Polymorphismen meist der Fall ist, wenn sie lediglich in ein paar Jahrzehnten einmal einen Vorteil bringen. Es ist nicht die Population, die sich fortpflanzt und damit zur Verbreitung des altruistischen Allels sorgt. Es ist das Individuum. Dieses Problem wird seit Darwin kontrovers diskutiert. Es ist heute ein aktueller Forschungsgegenstand der Philosophie (OKASHA 2005) und (wie so oft) nicht der rezenten Taxonomie.

DNA-Sequenzunterschiede zwischen den Organismen sind ein ganz normales Merkmal der meisten Tier- und Pflanzenarten. Solche Unterschiede müssen nicht zwangsläufig auch Artunterschiede sein. Da es Arten mit geringen innerartlichen DNA-Sequenzunterschieden gibt, aber auch Arten mit großen innerartlichen DNA-Sequenzunterschieden, ist es auch grundsätzlich unmöglich, eine quantitative Grenze festzulegen, bei deren Überschreitung das Artniveau erreicht wäre.

7. DNA-Sequenzvielfalt bei jungen und alten Arten

Die Evolutionsgeschwindigkeit der Taxa, und damit auch der Arten, ist nicht dasselbe wie die Evolutionsgeschwindigkeit ihrer DNA-Sequenzen. Wie bereits dargestellt, gibt es in der Evolution Phasen der Radiation, in denen in ganz bestimmten Tiergruppen in relativ kurzer Zeit viele neue Arten entstehen. Und es gibt andere Tiergruppen, die über lange Zeit stabile Arten enthalten, ohne dass es zur Neuentstehung von Arten kommt. Das hat etwas mit dem Angebot an vielfältigen ökologischen Nischen zu tun, aber das allein erklärt nicht, warum die Evolutionsgeschwindigkeit in einigen Tiergruppen schnell läuft, in anderen aber nicht (GOULD 2002). Eine entscheidende Rolle bei der Artbildung spielt auch das Genom. Hohe Mutationsraten, die zur Artbildung führen, können auch durch Eigenschaften des Genoms ausgelöst werden. Es ist also durchaus auch ein „inneres“ Merkmal bestimmter Tiergruppen, zu bestimmten Zeiten viele Arten zu bilden (BIEMONT & VIEIRA 2007).

Die Evolution der Organismen verläuft mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten. Die DNA aber verändert sich mit dem Takt der Zeit. Artbildung und Genomdifferenz haben primär wenig miteinander zu tun, sondern gleichen sich erst sekundär aneinander an (CHRISTOFFERSEN 1995; FERGUSON 2002). Es gibt evolutionär junge und evolutionär alte Arten. Ein Beispiel für evolutionär sehr junge Arten sind die Cichliden (Buntbarsche) vieler afrikanischer Seen (STURMBAUER 2000). Diese unterscheiden sich von vielen anderen Fischfamilien und auch anderen Tiergruppen dadurch, dass sie in besonderem Maße zur Artbildung neigen. In vielen Seen Afrikas sind in den letzten hunderttausend bis wenigen Millionen Jahren unabhängig voneinander Hunderte von Cichlidenarten entstanden. Diese Arten unterscheiden sich drastisch voneinander, was

die Merkmale angeht, die für die ökologische Anpassung und die Partnererkennung nötig sind. Sie haben verschiedene Körpergrößen und Farbmuster, Flossenformen und in Anpassung an den unterschiedlichen Nahrungserwerb auch völlig verschiedene Mund- und Kieferpartien (Abb. 10).

Die Vielfalt der Cichlidenarten ist aber nur eine Sache der phänotypischen Merkmale. Eine entsprechende genetische Vielfalt liegt nicht vor. In der kurzen Zeit, die für die Artbildungen zur Verfügung gestanden hat, haben sich nur die Merkmale entwickelt, die für die jeweilige ökologische Anpassung nötig sind und die gleichzeitig sicherstellen, dass sich die Partner bei der Paarung erkennen und voneinander unterscheiden können. Diese Merkmale werden von Genen kontrolliert, die nur einen verschwindend kleinen Bruchteil des Genoms ausmachen. Weit über 99 % des nukleären Genoms und die DNA der Mitochondrien haben mit der Artbildung überhaupt nichts zu tun. Folglich haben sie sich in der kurzen Zeit, seit die Arten getrennt sind, auch nicht auseinanderentwickelt (STURMBAUER & MEYER 1992). Die vielen Cichlidenarten eines Sees unterscheiden sich wahrscheinlich nur sehr wenig in den DNA-Sequenzen, die als Barcode verwendet werden. Leider ist aus den bisher publizierten Sequenzen der Cichliden in der Barcode-Homepage ein Vergleich der nahe miteinander verwandten Arten in ein und demselben See noch nicht ausreichend möglich, da noch nicht genügend Sequenzen publiziert sind (<http://www.boldsystems.org/views/taxbrowser.php?taxid=23531>). Nach dem Artkonzept, das dem Barcoding zugrunde liegt, müssten wahrscheinlich viele Cichlidenarten eines jeweiligen afrikanischen Sees eine einzige Art sein.

Genau gegenteilig ist die Situation bei evolutionär alten Arten. Hier stand genug Zeit zur Verfügung, in der sich die Organismen zweier Arten in vielen Teilen ihres Genoms auseinanderentwickelt haben. Diese DNA-Differenzen zwischen den Arten haben aber

nichts mit den jeweiligen artspezifischen Eigenheiten zu tun. Sie sind lediglich ein Ausdruck dafür, dass die Arten seit langer Zeit keine sexuelle Vermischung mehr miteinander hatten und sich ihre Genome deshalb voneinander entfernt haben. Diese DNA-Unterschiede sind nicht die Ursachen der Artverschiedenheit, sondern es sind lediglich die sekundären Folgen des langen Auseinanderseins.

Nur wenige Gene sind dafür verantwortlich, dass Arten verschieden aussehen, ein verschiedenes Verhalten haben und sich nicht mit anderen Arten paaren. Das sind die DNA-Sequenzen, die wirklich spezifisch für eine Art sind (siehe Abschnitt 10). Alle übrigen DNA-Sequenzen sind nur zufällig zwischen den Arten verschieden, nicht weil die Selektion bei ihnen für arterhaltende oder artabgrenzende Merkmale gesorgt hat, sondern weil sich im Laufe der Zeit rein zufällig fortschreitend Mutationen ereignet haben, die ursächlich mit der Artverschiedenheit nichts zu tun haben.

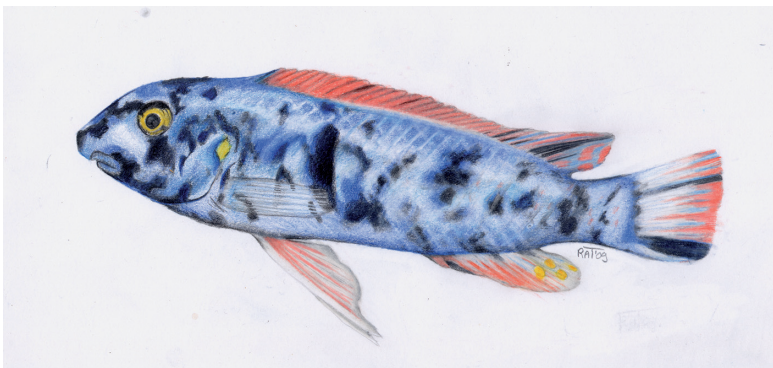
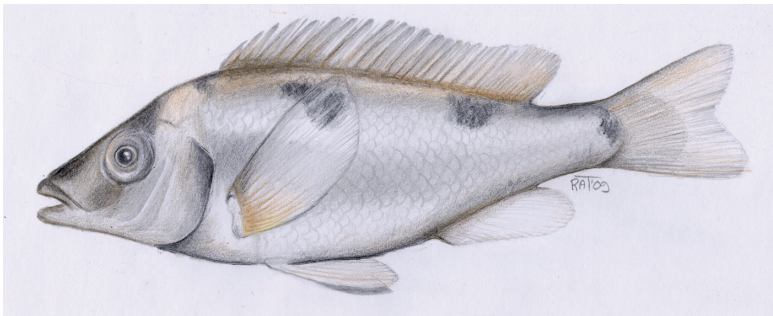
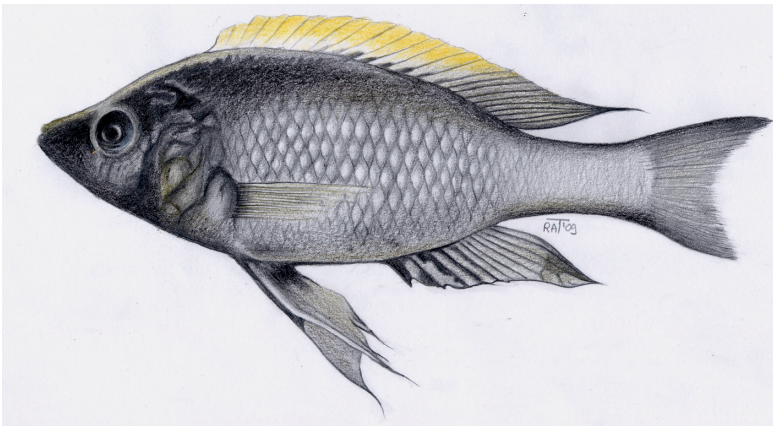
Die Sache ist kompliziert; denn auch diese Sequenzen haben etwas mit dem Artstatus zu tun. Zufällige, also nicht durch die Selektion kontrollierte Genomverschiedenheiten

können nämlich nur dann fortlaufend erhöht werden, wenn sich die Organismen nicht mehr sexuell miteinander vermischen, und das ist wiederum ein Artkriterium. Es müssen also zwei verschiedene Dinge auseinander gehalten werden: 1. die selektionskontrollierte Artverschiedenheit, die dadurch erklärt ist, dass Arten ihre Art-erhaltenden Eigenheiten haben und sich voneinander abgrenzen müssen, und 2. die zufällige Artverschiedenheit, die dadurch erklärt ist, dass Arten sich nicht vermischen und dadurch zufällig verschieden werden. Bei jungen Arten gibt es fast nur die ersten Unterschiede, also sehr wenige genetische Unterschiede. Bei alten Arten aber gibt es zusätzlich noch die zweiten Unterschiede, also insgesamt sehr viel mehr. Genetische Unterschiede zwischen Arten haben also zwei verschiedene Ursachen und können daher kein alleiniges Artkriterium sein, wie das von den Anhängern des Barcoding gehandhabt wird.

Die Art als Genflussgemeinschaft (siehe Abschnitt 8) hält ihre Individuen zusammen und verhindert deren fortschreitende Divergenz, da sich bei biparental fortpflanzenden Arten die Genome immer wieder vereinigen.

Abb. 10: Die Evolution der Organismen verläuft mit unterschiedlichen Geschwindigkeiten. Es gibt evolutionär junge und evolutionär alte Arten. Das beste Beispiel für evolutionär sehr junge Arten sind die Cichliden (Buntbarsche) vieler afrikanischer Seen. Hier vier Beispiele für Arten aus dem Malawisee, die alle erst vor weniger als vier Millionen Jahren entstanden sind. Von oben nach unten: *Cheilochromis euchilus*, *Copadichromis mloto*, *Hemitalapia oxyrhynchus*, *Labeotropheus trewavasae* (Zeichnungen: RAMONA ALLSTADT-TORRAS). Diese Arten haben verschiedene Körpergrößen und Farbmuster, Flossenformen und in Anpassung an den unterschiedlichen Nahrungserwerb auch völlig verschiedene Mund- und Kieferpartien. Demgegenüber sind die genetischen Unterschiede zwischen den Cichlidenarten eines Sees gering. Die genetischen Unterschiede spiegeln die Artbildung nicht wider, weil die Artbildung auf nur wenigen spezifischen ökologischen Anpassungen beruht, die durch ganz wenige Gene gesteuert werden.

Fig. 10: The evolution of the organisms proceeds with different speeds. There exist evolutionary young and evolutionary old species. The best examples of evolutionary young species are the cichlids of many African lakes. Here four examples of species of Lake Malawi, which all originated in less than four Million years. Top down: *Cheilochromis euchilus*, *Copadichromis mloto*, *Hemitalapia oxyrhynchus*, *Labeotropheus trewavasae* (Drawings: RAMONA ALLSTADT-TORRAS). These species differ in body size, colour pattern, fin shape and in their mouth and jaw structure, which is an adaptation on different food ingestion. In contrast, the genetic differences among the cichlid species of a particular lake are minimal. The genetic differences do not mirror the phenomenon of speciation, because speciation is based on only a few specific ecological adaptations which are regulated by only a few genes.



Die Genome dieser Arten können nicht fortlaufend divergieren. Die Sexualität sorgt für Vereinheitlichung. Allerdings setzt eine solche wirksame Vereinheitlichung voraus, dass sich die miteinander paarenden Organismen oft genug treffen. Und genau das ist bei den meisten Pflanzen und Tieren nicht gegeben, wenn diese wenig beweglich sind und weit voneinander entfernt leben (EHRlich & RAVEN 1969). In diesen Fällen gibt es zwar immer noch einen Genflusszusammenhalt, aber nicht in dem Sinne, dass sich jedes Individuum mit jedem paaren kann. Stattdessen paaren sich immer nur die einander benachbarten Individuen miteinander, während diejenigen, die räumlich weiter voneinander entfernt sind, keinen sexuellen Kontakt miteinander haben. Die Isolation durch die Distanz bedingt also, dass die Individuen entfernter Populationen einer Art erhebliche genetische Verschiedenheiten erreichen können, trotzdem aber zu einer Art gehören.

Die Individuen von evolutionär alten und zudem geografisch weit verbreiteten Arten entwickeln sich in ihren DNA-Sequenzen im Laufe der Zeit auseinander. Das resultiert in einer intraspezifischen Heterogenität der Genome zwischen den Organismen einer Art, die umso stärker wird, je älter die Art ist. Und das macht die Sache so kompliziert. Die Genomverschiedenheiten innerhalb einer Art können bei alten Arten ein Niveau erreichen, das sonst ein Merkmal für Artverschiedenheit ist. Die Sichtweise der Art als Genflussgemeinschaft führt also zu einer Arteinteilung, die nicht zu denselben Arten führt wie die Sichtweise der Arten als genetische Verschiedenheiten.

Diese Erkenntnis ist wichtig. Es ist durchaus gerechtfertigt und unangreifbar, eine Art als Organismengruppe zu begreifen, die von einer anderen Organismengruppe genetisch deutlich getrennt ist. Das ist das Artkonzept, das dem Barcoding zugrunde liegt. Aber dann muss gleichzeitig betont werden, dass mit dieser Methode Arteinteilungen vorge-

nommen werden, die oft nicht dieselben Einheiten sind, die mit dem Artkonzept der Genflussgemeinschaft gefunden werden. Dies von Anfang an gebührend zu betonen, fehlt bei den meisten taxonomischen Publikationen mithilfe des Barcoding.

8. Die biologische Art ist keine Reproduktionsgemeinschaft, sondern eine Genflussgemeinschaft

Die Erkenntnis, dass sich die Individuen von Populationen einer Art, die räumlich weit voneinander getrennt sind, nicht miteinander paaren und oft auch gar nicht dauerhaft erfolgreich paaren könnten, selbst wenn sie die Gelegenheit dazu hätten, ist nicht neu (FORD 1954; EHRlich & RAVEN 1969). Diese Einsicht hat sich aber gegenüber der Dominanz des Mayr'schen Artkonzeptes lange Zeit nicht durchgesetzt. Nach Mayr sind alle Individuen einer Art miteinander kreuzbar. Daraus begründet sich das sogenannte Mayr'sche Artkonzept der Reproduktionsgemeinschaft (MAYR 1942). Danach gehören alle Organismen zu einer Art, die sich unter natürlichen Gegebenheiten miteinander kreuzen können und von anderen Gruppen reproduktiv isoliert sind. Dieses Artkonzept hat die Biologie ein halbes Jahrhundert lang beherrscht.

Das Mayr'sche Artkonzept der Reproduktionsgemeinschaft scheint jedoch für viele Organismen nicht zuzutreffen, weil die Individuen entfernter Populationen genetisch nicht mehr miteinander kompatibel sind (FORD 1954; EHRlich & RAVEN 1969). Sie paaren sich nicht miteinander, weil sie sich wegen der Entfernung gar nicht mehr treffen. Unter Laborbedingungen oder im Zoo könnten sie zwar miteinander gepaart werden, aber die Nachkommen solcher Kreuzungen sind oft mit nachteiligen Merkmalskombinationen ausgestattet, auch wenn dies im Experiment meist nicht auffällt, weil die Tiere ja nicht den harten Konkurrenzbedingungen ausgesetzt sind, denen sich freilebende Tiere stellen müssen

(IRWIN et al. 2005). Solche durch Distanz entfernten Individuen einer Art haben einen Status der genetischen Kompatibilität wie zwei verschiedene Arten. Auch verschiedene Arten sind in vielen Fällen noch miteinander kreuzbar, solange sie noch nahe genug miteinander verwandt sind. Aber die Hybridnachkommen solcher Artkreuzung können sich unter den Bedingungen der freien Natur meist nicht dauerhaft erfolgreich durchsetzen.

Daher bilden die entfernten Vertreter ein und derselben Art bei geografisch weit verbreiteten Arten oft keine Reproduktionsgemeinschaft (im Sinne Mayrs), weil sie sich weder miteinander reproduzieren noch dieses auf die Dauer erfolgreich könnten, wenn sie die Gelegenheit dazu bekämen. Die Potenz zur erfolgreichen Kreuzbarkeit ist also überhaupt kein Artkriterium, weil es die entfernten Vertreter ein an derselben Art gar nicht von den Vertretern verschiedener Arten (solange diese noch miteinander verwandt sind) unterscheidet.

Trotzdem aber sind die Individuen entfernter Populationen miteinander verbunden. Sie bilden von Nachbarpopulation zu Nachbarpopulation einen kontinuierlichen (klinalen) Zusammenhalt. Dieser besteht in der gegenseitigen Kreuzbarkeit, aber immer nur zwischen den Nachbarn, nicht zwischen den Individuen weit voneinander entfernter Populationen einer Art. Daher wird vorgeschlagen, den Mayr'schen Terminus der Reproduktionsgemeinschaft zu streichen und durch den zutreffenderen Terminus Genflussgemeinschaft zu ersetzen (KUNZ eingereicht).

Eine Genflussgemeinschaft ist eine Gemeinschaft aus Organismen, die durch Genfluss miteinander verbunden sind. Genfluss bedeutet, dass über kontinuierliche sexuelle Kontakte fortlaufend Gene von einem Organismus in den anderen geraten. Dadurch bilden alle Organismen ein kohäsiv zusammenhängendes Ganzes, weil es keine Unterbrechungen oder Grenzen

gibt. Die Organismen einer Genflussgemeinschaft hängen miteinander zusammen wie die Glieder einer Kette. Kein einziges Kettenglied ist abgetrennt. Aber nur die jeweils benachbarten Glieder hängen in direktem Kontakt aneinander. Genau wie die entfernten Glieder einer Kette niemals Berührung miteinander haben und trotzdem miteinander verbunden sind, so haben auch die entfernten Organismen einer Genflussgemeinschaft niemals sexuellen Kontakt miteinander und brauchen auch gar nicht mehr genetisch miteinander kompatibel sein. Aber sie sind trotzdem miteinander verbunden. Das alles läuft nur über die jeweiligen Zwischenglieder. In der Taxonomie heißen diese Zwischenverbindungen klinale Übergangsbereiche.

In einer Genflussgemeinschaft sind alle Angehörigen miteinander verbunden, weil zwischen ihnen die Gene „fließen“. Dieses Phänomen schafft den Zusammenhalt der Genflussgemeinschaft. Selbst weit entfernte Populationen können noch gegenseitig voneinander Gene erhalten. Das ist aber nicht so zu verstehen, dass die Gene zwischen allen gegenwärtig existierenden Organismen ausgetauscht werden (oder auch nur ausgetauscht werden könnten). Hier geht es stattdessen in vielen Fällen um eine nicht-transitive Verbindung. Das heißt, dass der Organismus A mit dem Organismus B reproduktiv verbunden ist und B wiederum ist auch mit C reproduktiv verbunden. C ist aber nicht in allen Fällen auch mit A reproduktiv verbunden. Der Genfluss ist in diesen Fällen eine nicht-transitive Eigenschaft, weil hier von einer jeweiligen Verbindung von A und B sowie gleichzeitig B und C eben nicht auf dieselbe Verbindung zwischen A und C geschlossen werden kann (Abb. 11).

Das Konzept der Art als Genflussgemeinschaft macht verständlich, dass sich über die geografische Distanz hinweg innerhalb der Art deutliche Unterschiede ausbilden können, sowohl im Phänotyp als auch im Genotyp. Das liegt einfach daran, dass die

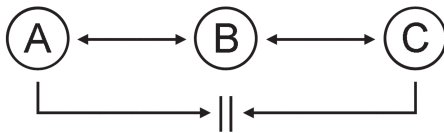


Abb. 11: Die Organismen in einer Genflussgemeinschaft sind miteinander verbunden, weil zwischen ihnen über sexuelle Kontakte die Gene „fließen“. Alle Organismen einer Art bilden ein kohäsiv zusammenhängendes Ganzes, in dem es keine distinkten Unterbrechungen oder Grenzen gibt. Das ist aber nicht so zu verstehen, dass alle Organismen gegenseitige sexuelle Kontakte miteinander haben. Wenn eine Art in drei Populationen zerfällt, von denen die Populationen A und C weit voneinander entfernt sind, dann sind die Organismen A mit den Organismen B reproduktiv verbunden und die Organismen B sind mit C verbunden. Die Organismen der Population C sind aber oft nicht mit denen von A reproduktiv verbunden. Der Genfluss ist in diesen Fällen eine nicht-transitive Eigenschaft, weil hier von einer jeweiligen Verbindung von A und B sowie gleichzeitig B und C eben nicht auf dieselbe Verbindung zwischen A und C geschlossen werden kann.

Fig. 11: The organisms in a gene flow community are connected with each other, because the genes “flow” among them via sexual contacts. All organisms of a species form a cohesively combined whole, in which there are no distinct interruptions or borders. This, however, should not be understood in a way that all organisms have mutual sexual contacts with each other. If a species consist of three populations, of which the populations A and C live far distant from each other, then the organisms A are reproductively connected with the organisms B and the organisms B are connected with C. The organisms of population C, however, are in several cases not reproductively connected with those of A. The gene flow in those cases is a non-transitive property, since it is not possible to conclude from the connection between A and B and also from the connection between B and C to an equal connection between A and C.

homogenisierende Verbindung der durch Sexualität bedingten Genomverschmelzung innerhalb der Art über die Distanz hinweg immer schwächer wird, bis schließlich die Kraft der Anpassung an die jeweiligen ört-

lichen Umweltgegebenheiten gegenüber der sexuellen Rückkreuzung zu dominieren beginnt. In geografischer Entfernung werden bei vielen Arten die lokalen Adaptationen nicht mehr durch genetische Rekombination verhindert. Genau das ist es, was zur Rassenbildung führt (KUNZ 2010).

Auch dieses Phänomen ist seit langem bekannt. Es ist genau das, was RENSCH (1938) unter Rassenbildung verstanden hat. In der heutigen historischen Rückschau ist kaum verständlich, warum die vielen Erkenntnisse über die starken Differenzen zwischen geografisch entfernten Rassen und die damit sehr nahe liegende Wahrscheinlichkeit ihrer Nicht-Kreuzbarkeit (FORD 1954; EHRlich & RAVEN 1969) nicht schon viel früher zu einer Revision des Mayr’schen Artkonzeptes geführt haben.

9. Die Rassengliederung der Genflussgemeinschaft am Beispiel der Kohlmeise

Wenn Arten evolutionär alt sind und zudem noch geografisch weit verbreitet sind, dann kommt es zu deutlichen phänotypischen und genetischen Differenzen zwischen den Individuen entfernter Populationen, da diese kaum noch Gene miteinander austauschen und es wegen abweichender Habitat- und Klimaverhältnisse zu lokalen Anpassungen kommt. Die genetische Struktur der einzelnen Populationen innerhalb einer Art wurde meistens nur an relativ jungen Artbildungen detailliert untersucht, so z.B. an den bereits erwähnten Cichliden (STURMBAUER & MEYER 1992), am Feuersalamander *Salamandra salamandra* (WEITERE et al. 2004) und bei Schmetterlingen an der *Zygaena-transalpina*-Superspezies (HILLE 1995). Demgegenüber ist wenig über die populationsgenetische Struktur evolutionär alter und geografisch weit verbreiteter Arten bekannt. Das folgende Beispiel der Kohlmeise (*Parus major*) wurde zur Erläuterung des Artkonzeptes der Genflussgemeinschaft ausgewählt, weil

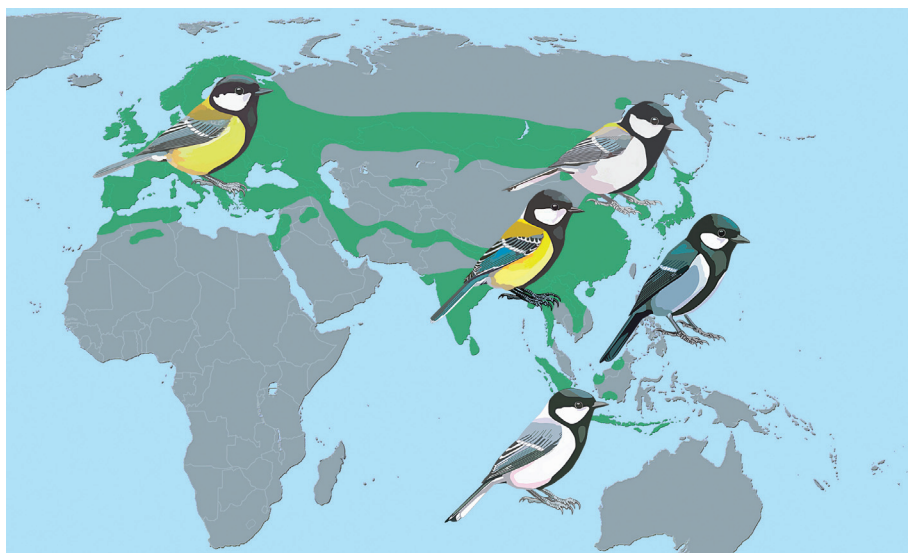


Abb. 12: Die Kohlmeise (*Parus major*) ist eine von Portugal über Russland, China, Korea bis Südostasien über ganz Eurasien ziemlich lückenlos verbreitete Art. Die einzelnen Rassen der Kohlmeise unterscheiden sich in ihren Merkmalen sehr stark voneinander: in Europa bis Mittelasien ssp. *major*, im fernen Nordosten ssp. *minor*, im Süden Japans ssp. *nigriloris* und auf den Sunda-Inseln ssp. *cinereus*. Nach rein typologischen Gesichtspunkten müsste die Kohlmeise aus vielen Arten bestehen. Da die einzelnen Rassen aber klynal alle miteinander verbunden sind, bilden sie nach dem Artkonzept der Genflussgemeinschaft alle eine gemeinsame Art. Demgegenüber lebt in Nepal und Südwest-China eine andere Meisenart (*Parus monticolus*), die der europäischen Kohlmeise (*Parus major major*) täuschend ähnlich sieht, die aber eine eigene Art ist. Dieses Beispiel macht den Unterschied zwischen der Art als Genflussgemeinschaft und einer typologischen Einteilung deutlich.

Fig. 12: The Great Tit (*Parus major*) is distributed without gap in the entire Eurasia from Portugal through Russia, China and Korea until South East Asia. The discrete races of the Great Tit are very different in their traits: in Europe until Central Asia ssp. *major*, in Far North East ssp. *minor*, in the South of Japan ssp. *nigriloris*, and on Java and Lesser Sundas ssp. *cinereus*. On a typological point of view, the Great Tit should consist of several species. However, since the races are klynal connected with each other, they all consist of a common species, with regard to the species concept of the gene flow community. In contrast, in Nepal and South West China, there exists another Tit species (*Parus monticolus*), which is very similar to the European Great Tit (*Parus major major*), although it is a separate species. This example makes clear that there is a difference between the species as a gene flow community and a typological classification.

die Kohlmeise eine alte, weit verbreitete und zudem wenig bewegliche Art ist. Die Kohlmeise ist ein Standvogel, der nur im begrenzten Maße umherstreift und wahrscheinlich aus diesem Grunde viele Rassen entwickelt hat (DEL HOYO et al. 2007). In dem populären Vogelbestimmungsbuch von SVENSSON et al. (2000) ist die Kohlmeise eine der wenigen Arten, deren Verbreitung in nur einer einzigen Farbe dargestellt ist. Dadurch

wird zum Ausdruck gebracht, dass es nur ein ganzjährig bewohntes Brutgebiet gibt. Es gibt weder ein Gebiet, das im Winter verlassen wird, noch gibt es ein separates Überwinterungsgebiet. Allerdings ist nur wenig über die Wanderungen der Kohlmeise bekannt, und auch die populationsgenetische Struktur der einzelnen Rassen ist nicht untersucht. Daher wird im Folgenden eine Hypothese über die Ursachen der Rassen-

struktur entworfen, die in ihren genetischen Grundlagen nicht nachgeprüft ist. Die hier dargestellte Hypothese verfolgt lediglich den Zweck, das Artkonzept der Genflussgemeinschaft zu erläutern.

Die Kohlmeise ist eine von Portugal über Russland, China, Korea bis Südostasien über ganz Eurasien ziemlich lückenlos verbreitete Art (Abb. 12). Nur die zentralasiatischen Steppen und Hochländer und die Arktis sind von ihr nicht besiedelt. In diesem Raum bildet die Kohlmeise 34 Rassen aus, die sich in ihren Merkmalen sehr stark voneinander unterscheiden (Abb. 12). Nach rein typologischen Gesichtspunkten müsste die Kohlmeise aus vielen Arten bestehen. Da die einzelnen Rassen aber klnal alle miteinander verbunden sind (DEL HOYO et al. 2007), sind sie nach dem Artkonzept der Genflussgemeinschaft alle eine gemeinsame Art. Unter klnalen Übergängen versteht man das für Rassen kennzeichnende Phänomen, dass unterschiedlich aussehende Rassenangehörige in den geografischen Kontaktzonen sich vermischen und dort in ihren Merkmalen allmählich ineinander übergehen.

Wegen der geringen Wanderbewegungen der einzelnen Kohlmeisen ist anzunehmen, dass sich die meisten Meisen nur mit Partnern in ihrem engeren Vorkommensgebiet paaren. Es ist wohl kaum möglich, dass bestimmte Kohlmeisen-Allele jemals von Portugal nach Vietnam gelangen können. Das würde vermutlich evolutionäre Zeiten erfordern, die ähnlich groß sind wie das Alter zweier Arten. Warum also sind südostasiatische und europäische Kohlmeisen eine gemeinsame Art, andere Meisen aus der Verwandtschaftsgruppe der Kohlmeise jedoch verschiedene Arten?

Zum Beispiel gibt es im Verbreitungsgebiet von *Parus major* in der Tat noch eine andere Meisenart, die der europäischen Rasse der Kohlmeise (*Parus major major*) täuschend ähnlich sieht, die aber als separate Art eingestuft wird. Das ist die Bergkohlmeise (*Parus monticolus*) (Abb. 12). Die Bergkohlmeise

lebt in China, Nepal, Pakistan, Indien, Laos, Burma und Vietnam.

Parus monticolus bewohnt z.T. dieselben Gebiete wie *Parus major*. Die beiden Arten überschneiden sich in ihrem Brutgebiet, sind aber reproduktiv getrennt. Deswegen werden sie als eigene Arten betrachtet. Diese Betrachtung klingt im ersten Ansehen plausibel. Was sich vermischt, und sei es auch nur im klnalen Übergangsbereich, das gehört zu einer Art. Was sich nicht vermischt, das sind zwei verschiedene Arten.

Der Sachverhalt ist jedoch nicht ganz so einfach zu verstehen. Man muss bedenken, dass viele Arten zwar durch eine reproduktive Schranke voneinander abgegrenzt sind, dass diese Schranke jedoch in begrenztem Maße durchlässig ist. Bei solchen Arten, die noch nahe miteinander verwandt sind, kommt es noch zu gelegentlichen Verpaarungen, die dann auch oft fertil sind. Bekannt ist das u.a. bei der Familie der Anatiden (Entenvögel). In einer Untersuchung von SCHERER & HILSBURG (1982) über die Hybridisierung der Anatiden werden den insgesamt auf der Erde vorkommenden 149 Arten 418 Hybriden gegenübergestellt; 52 % davon sind sogar gattungsübergreifend. Beobachtungen sprechen dafür, dass zumindest ein Teil der Hybriden fertil ist, so dass sich die aus der Fremdart eingewanderten Gene auch weiter fortpflanzen.

Man darf also erwarten, dass es auch zwischen der Kohlmeise und der Bergkohlmeise in seltenen Fällen noch zum Genaustausch kommt. Auch die unumstritten als getrennte Arten eingestuftes Sumpfkohlmeise (*Parus palustris*) und Weidenmeise (*Parus montanus*) verpaaren sich in Ausnahmefällen miteinander und erzeugen Nachwuchs, der zumindest teilweise auch fertil ist (DEL HOYO et al. 2007). Es könnte nun durchaus zutreffen, dass in einigen Regionen Südostasiens der Genaustausch zwischen der Kohlmeise und der Bergkohlmeise stärker ist als der Genaustausch zwischen europäischen Kohlmeisen und südostasiatischen Kohl-

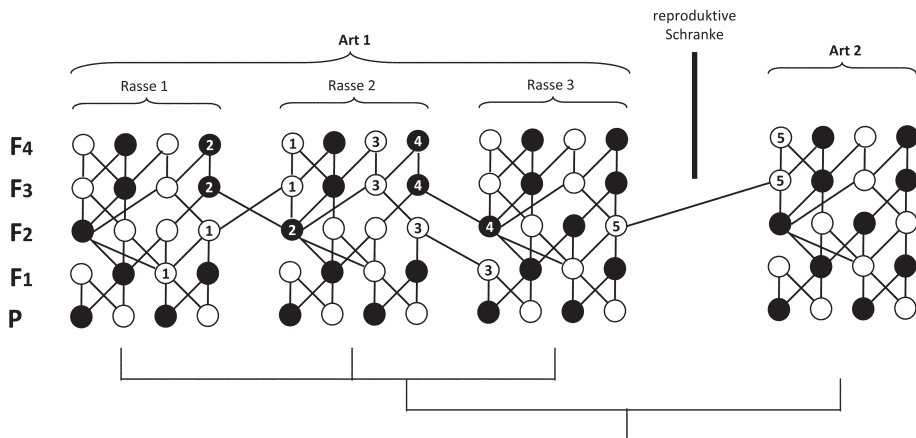


Abb. 13: Der Unterschied zwischen Rasse und Art in einer schematischen Darstellung. Bei den zwei Arten 1 und 2 sind die biparentalen (sexuellen) Verbindungen und die Fortpflanzung von der Parentalgeneration (P) über vier Filialgenerationen (F1 bis F4) dargestellt. Die Arten 1 und 2 haben eine gemeinsame Abstammung und sind nahe miteinander verwandt. Weil zwischen den Arten 1 und 2 eine reproduktive Schranke besteht, sind die sexuellen Kontakte zwischen den Arten 1 und 2 geringer als zwischen den benachbarten Rassen innerhalb einer Art. In diesem Schema sind ein sexueller Kontakt zwischen den Arten, aber je zwei Kontakte zwischen den benachbarten Rassen dargestellt. Die Form der Darstellung richtet sich nach DE QUEIROZ (1998). Jeder Nachkomme hat zwei Eltern, die in schwarz und weiß dargestellt sind. Die Art 1 zerfällt in drei Rassen. Die Art 2 zerfällt in keine Rassen. Die horizontale Anordnung stellt die geografische Distanz der Rassen zueinander dar. Die Rassen 1 bis 3 sind jeweils benachbart; aber 1 ist weit von 3 entfernt. Die Rasse 3 der Art 1 kommt im gleichen geografischen Raum vor wie die Art 2. In den Rassen ereignen sich im Laufe der fünf Generationen fünf Mutationen, die zu den neuen Allelen 1 bis 5 führen. Wegen der klonalen Verbindungen der Rassen kommt es zu je zwei rasseübergreifenden sexuellen Verbindungen zwischen den benachbarten Rassen. Deswegen gelangen die neu entstandenen Allele relativ schnell in die jeweiligen Nachbarrassen. Das Allel 1 aus der Rasse 1 würde aber sehr lange brauchen, um in eine geografisch weit entfernte Rasse zu gelangen. Viel größer ist dagegen die Chance, dass ein Allel aus der Art 1 (hier Allel 5) in die Art 2 gelangen kann, obwohl wegen der reproduktiven Schranke nur noch ein seltener Genaustausch erfolgt. Das Schema macht deutlich, dass es einen Unterschied zwischen dem Begriff der Rasse und dem der Art gibt, obwohl in diesem Fall ein bestimmtes Allel (5) eher die Artschranke verbinden kann als die Distanz zweier Rassen derselben Art zu überbrücken.

Fig. 13: The difference between race and species in a graphic scheme. For the two species 1 and 2 the biparental (sexual) connections and the reproduction from the parental generation (P) along four filial generations (F1 to F4) are displayed. The species 1 and 2 have a common origin and are closely related to each other. Because there exists a reproductive barrier between the species 1 and 2, the sexual contacts between the species 1 and 2 are lower than between the adjacent races within a species. In this scheme, there is only one sexual contact between the species, but in each case there are two contacts among the adjacent races. The display of the graph follows DE QUEIROZ (1998). Each descendant has two parents which are marked in black or white. Species 1 consists of three races; species 2 has no races. The horizontal arrangement illustrates the geographic distance of the races. The races 1 to 3 are adjacent, but 1 is far distant from 3. Race 3 of species 1 lives in the same region as the species 2. In the races there occur five mutations in the course of the five generations which lead to the new alleles 1 to 5. Because of the klonal connections of the races, there exist two sexual contacts between each of the different adjacent races. As a consequence, the newly originated alleles ingress into the neighbour race relatively fast. Allele 1 of race 1 would, however, need a very long time to reach a geographically distant race. The chance is much greater that an allele from species 1 (here allele 5) enters into the species 2, although the gene exchange is low due to the reproductive barrier. The scheme makes clear that there is a difference between a race and a species, although in this particular example an allele (5) has a better chance to cross the species barrier than to bridge the gap between two distant races of the same species.

meisen, die zu einer Art gehören. Konkret würde das bedeuten, dass beispielsweise eine Bergkohlmeise in Burma in kürzeren Zeitabständen Genomabschnitte von den dort lebenden Kohlmeisen erhält als eine burmesische Kohlmeise Genomabschnitte von einer portugiesischen Kohlmeise erhält. Warum sind erstere verschiedene Arten, letztere aber nicht?

Das ist in Abbildung 13 schematisch dargestellt. Die einzelnen Rassen haben als Nachbarn zueinander einen viel stärkeren Genaustausch, als es Arten zueinander haben. Deswegen sind es ja Rassen. Aber über weite Entfernungen ist der Genaustausch gering und kann schließlich ganz zum Erliegen kommen. Es kommt nicht darauf an, wie eng die reproduktive Beziehung entfernter Rassen zueinander ist, wenn man diese isoliert betrachtet, sondern es kommt allein darauf an, ob klinale Zwischenglieder existieren. Der Genaustausch zwischen entfernten Individuen einer Art kann dann geringer sein als zwischen verschiedenen Arten in ein und demselben Lebensraum.

Dass die Endglieder einer Rassenkette bei der Art als Genflussgemeinschaft nicht selten ihre reproduktive Verbundenheit verloren haben, also nicht mehr erfolgreich miteinander kreuzbar sind, zeigt ein schönes „Naturexperiment“. In einigen Spezialfällen sind die Endglieder einer Rassenkette in irgendeiner geografischen Region wieder zusammengeführt worden. Dann zeigt sich, dass die Endglieder genetisch nicht mehr miteinander kompatibel sind. Solche Spezialfälle tragen den Namen „Ringspezies“. Der ursprüngliche (bessere) Name war „Rassenkreis“ (RENSCH 1947). Dieser Name hat sich in der angelsächsischen Literatur aber nicht durchgesetzt und ist dem weniger treffenden Namen „ring species“ gewichen.

Es ist ein grundsätzliches Missverständnis der Ringspezies, diese als Vorstufe der Artbildung zu verstehen. Die Ringspezies scheint stattdessen der Normalfall einer ausgeprägten Rassenstruktur zu sein, nur eben mit der Aus-

nahme, dass die entfernten Rassen hier aufeinandertreffen, und zwar unter natürlichen Bedingungen, so dass das sichtbar wird, was normalerweise verborgen bleibt, nämlich dass entfernte Rassen oft nicht mehr miteinander kreuzbar sind. Trotzdem gehören alle Rassen, auch die entfernten, zu einer einzigen kohäsiv verbundenen Einheit, nämlich der Art als Genflussgemeinschaft, weil alle Rassen über Zwischenglieder miteinander verbunden sind.

10. Artunterschiede beruhen auf artspezifischen Genen

Biparental sich fortpflanzende Arten würden auf die Dauer ihre Identität verlieren, wenn sie sich untereinander uneingeschränkt verpaaren würden. Wenn sie noch nahe miteinander verwandt sind, dann können sie sich zwar noch miteinander paaren (und häufig auch durchaus erfolgreich), aber das muss sich in Grenzen halten. Gäbe es keine Artschranken, so würden die Arten verschwinden. Daher gibt es Merkmale, die dafür sorgen, dass sich die Arten spezifisch als Angehörige der eigenen Art erkennen und gegenseitig zur Fortpflanzung stimulieren. Sie dürfen sich nicht verwechseln. Die für diese Merkmale zuständigen Gene sind die wirklich artspezifischen Gene (Speziationsgene). Sie sind für die Erhaltung der Art essentiell und daher von der Selektion streng kontrolliert (WU et al. 1995).

Eine neue Art entsteht dadurch, dass eines oder einige dieser Gene derart mutieren, dass die davon betroffenen Organismen sich aus dem Verband der Genflussgemeinschaft, der sie bisher angehörten, herauslösen. Sie bilden von da an eine eigene Genflussgemeinschaft. Das ist sympatrische Artbildung, die Artbildung in ein und demselben geografischen Raum (siehe unten).

Ernst Mayr hat die Existenz einer sympatrischen Artbildung immer abgestritten und ein halbes Jahrhundert lang dafür gesorgt, dass nur die allopatrische Artbildung als einzig mögliche Artbildung akzeptiert

wurde (SCHILTHUIZEN 2001). Allopatrische Artbildung ist aber etwas ganz anderes als sympatrische Artbildung.

Ganz allgemein bedeutet Artbildung, dass zwischen zwei Populationen der Genfluss unterbrochen wird. Die Folge der Unterbrechung des Genflusses ist, dass alle auftretenden Mutationen nur noch selten von der einen in die andere Population hineingelangen können, was zur Auseinanderentwicklung der beiden Populationen führt (Abb. 13). Das und nichts anderes ist Artbildung. Diese Unterbrechung des Genflusses kann zwei ganz verschiedene Ursachen haben. Es kann äußere Ursachen haben; das ist allopatrische Artbildung. Und es kann in den Organismen selbst liegende Ursachen haben; das ist sympatrische Artbildung.

Unter allopatrischer Artbildung versteht man die Artbildung durch die Trennung zweier Populationen durch Außenfaktoren. Das bedeutet, dass bei der allopatrischen Artbildung die Eigenschaften der Arten selber überhaupt nicht dazu beitragen, dass es zur Artbildung kommt. Keine Mutation, die bewirkt, dass etwa eine bestimmte neue Futterpflanze bevorzugt wird, dass ein neuer Biotop ausgewählt wird oder dass ein Partner mit neuen Merkmalen auf einmal als Sexualpartner bevorzugt wird, trägt zur allopatrischen Artbildung bei. Nur die äußeren Bedingungen, etwa die Trennung durch einen Fluss oder ein Gebirge, bewirken, dass der Genfluss unterbrochen ist. Allopatrische Artbildung bedeutet das allmähliche Verschiedenwerden der Organismen als Folge ihrer Trennung, die primär nichts mit einer Änderung der Eigenschaften zu tun hat. Die Organismen haben keinen Genfluss mehr untereinander, weil sie durch externe Barrieren voneinander getrennt sind.

Allopatrische Artbildung beruht auf einem doppelten Zufall (TAUTZ 2009). Erstens ist es kein biologisches, sondern ein durch Klima bedingtes oder geologisches Ereignis, weswegen es zur geografischen Aufspaltung einer Population und damit zur

Unterbrechung des Genflusses kommt. Und zweitens sind die Mutationen, auf Grund derer sich die getrennten Populationen dann genetisch voneinander entfernen und die zur Artverschiedenheit führen, sekundäre Zufallsprodukte, die nachträglich auftreten und ursächlich mit der Artbildung nichts zu tun haben. Wenn sich bei geografischer Trennung zwei Populationen zu getrennten Arten entwickeln, so gibt es keinen einzigen Vorgang, der positiv durch die Selektion gesteuert ist. Die Entstehung zweier Arten unter allopatrischen Bedingungen beruht ausschließlich darauf, dass zufällige DNA-Sequenzen verschieden geworden sind und deswegen im Endeffekt die beiden Populationen nicht mehr miteinander verträglich sind. Deswegen dauert die allopatrische Artbildung auch meistens sehr lange.

Ganz anders ist die Situation bei der sympatrischen Artbildung (SCHLIEWEN et al. 2001). Sympatrische Artbildung beruht auf positiver Selektion und damit auf artbildenden Genen, den Speziationsgenen. Das sind Gene, die z.B. die Anpassung an eine neue Futterpflanze (häufig bei monophagen Käfern) oder an ein neues Habitat bewirken. Außerdem gehören zu den artbildenden Genen solche Gene, die die Auswahl des Sexualpartners regulieren. Nur solche ganz bestimmten Gene sind artbildende Gene. Es sind die wenigen Gene, die eine Art zur Art machen. Dieser kleine Bruchteil aller Gene des Genoms lässt keinen Rückschluss darauf zu, wie der andere Teil des Genoms aussieht (PÄÄBO 2001). Der Großteil des Genoms hat mit der Erhaltung der Identität einer Art überhaupt nichts zu tun.

Aber gerade aus diesem Großteil des Genoms werden die DNA-Sequenzen ausgewählt, die dem Barcoding zugrunde liegen. Das Barcoding beruht nicht auf dem Vergleich der DNA-Sequenzen, die ursächlich dafür verantwortlich sind, dass zwei Arten sich auseinanderhalten. Das Barcoding misst keine artbildenden Gene. Stattdessen stützt sich das Barcoding auf Genombereiche, die

nur deswegen verschieden sind, weil zwei getrennte Arten keine sexuelle Vermischung mehr miteinander haben. Das ist aber in jedem Fall eine sekundäre Divergenz. Es ist die Divergenz, die als ein reines Zufallsprodukt bei allopatrischer Artbildung allmählich auftritt und die sich bei sympatrischer Artbildung auch allmählich in den Bereichen des Genoms einstellt, die mit der Artbildung nichts zu tun haben. Das Barcoding beruht auf der allmählich eintretenden zufälligen Divergenz zweier Arten und eben nicht auf dem Konzept einer Artverschiedenheit wegen ganz spezifischer Gene.

Bis heute ist wenig über die Speziationsgene bekannt, also über die Gene, die Arten auseinanderhalten. So kennt man nur wenige Gene, die für präzygotische Barrieren oder für postzygotische Unverträglichkeit verantwortlich sind (WU et al. 1998). Man weiß auch wenig darüber, wie viele Gene es sind, die Arten auseinanderhalten und was im Einzelnen zu Verträglichkeiten und Unverträglichkeiten führt.

Einige Gene sind jedoch bereits identifiziert worden. Das sind Gene, die für Hybrid-Inkompatibilitäten verantwortlich sind (COYNE & ORR 2004). Unter Hybrid-Inkompatibilität versteht man die mangelnde Zusammenarbeit bestimmter Gene in Arthybriden. Die Schwierigkeit, solche Gene zu finden, ist von grundsätzlicher Natur. Sie besteht darin, dass man beispielsweise zwei verwandte *Drosophila*-Arten miteinander kreuzen müsste, um die Ursachen ihrer Nicht-Kreuzbarkeit herauszufinden. Das ist ein Widerspruch in sich. Dieser Widerspruch konnte nur umgangen werden, indem es nun doch gelungen ist, bestimmte Stämme von *Drosophila melanogaster* mit bestimmten Zuchtlinien von *D. simulans*, der sehr nahe mit *D. melanogaster* verwandten *Drosophila*-Art, erfolgreich zu kreuzen (WU 1996). Dieser Erfolg eröffnet die Perspektive, Chromosomensegmente mit bestimmten Genen von der einen Art in die andere zu transferieren, um zu erforschen, auf welche

Gene die Hybridinkompatibilität zurückgeht. Es wäre bedeutungsvoll, gerade bei der genetisch gut untersuchten *D. melanogaster* herauszubekommen, welche Gene es sind, die die Sterilität, die Schwächung der Vitalität oder das Sexualverhalten im Arthybriden bedingen. Das wäre ein beträchtlicher Fortschritt, um die genetische Grundlage der Artbildung zu verstehen.

11. Schlussfolgerung

Die neue Technik des Barcoding wird von vielen Autoren als ein Durchbruch gewertet und soll die Zukunft der Taxonomie sein. Es kann sein, dass das zutrifft. Es muss jedoch von Anfang an bedacht werden, dass dem Barcoding ein bestimmtes Artkonzept zugrunde liegt, das sich durchaus von anderen Artkonzepten unterscheidet und daher Arteinteilungen vornimmt, die oft nicht zu denselben Arten führen wie die, die von anderen Artkonzepten anerkannt werden.

Der Barcode ist eine Messlatte für die evolutionäre Distanz zwischen den Organismengruppen. Man kann durchaus die evolutionäre Distanz zwischen zwei Organismengruppen als Artkriterium werten. Dann aber werden viele Aspekte der taxonomischen Abgrenzung außer Acht gelassen. Arten können unter Selektionsdruck rasch entstehen und sind dann durch bestimmte Merkmale charakterisiert, die sie voneinander abgrenzen, damit sie sich nicht sekundär wieder miteinander vermischen. Diese artspezifischen Erkennungs- und Abgrenzungsmerkmale machen nur einen verschwindend geringen Anteil des Genoms aus. Das gesamte übrige Genom hat mit der Artbildung nichts zu tun. Dieser übrige Anteil des Genoms aber wird vom Barcoding gemessen.

Evolutionär junge Arten unterscheiden sich fast nur durch solche Gene voneinander, die für die Auseinanderhaltung der Arten verantwortlich sind. Evolutionär alte Arten unterscheiden sich dann zusätzlich noch in zunehmendem Maße in vielen an-

deren Teilen ihres Genoms, weil diese Teile rein zufällig mehr und mehr divergieren, solange die Arten auseinander sind. Diese Teile des Genoms werden vom Barcoding gemessen. Das Barcoding erfasst also nicht die evolutionär jung entstandenen Arten.

Umgekehrt können evolutionär alte und geografisch weit verbreitete Arten innerartlich ein hohes Maß an Verschiedenheit erreichen, weil sich die einzelnen Populationen einer Art an die geografischen Verschiedenheiten der jeweiligen Örtlichkeit anpassen. Eine alte Art kann genetisch sehr heterogen werden. Für das Barcoding bedeutet das, dass diese Heterogenitäten als Artverschiedenheiten eingestuft werden.

Das Artkonzept des Barcoding basiert auf der Annahme, dass alle die Organismengruppen Arten sind, die evolutionär weit genug voneinander entfernt sind. Das ist aber eher das Artkonzept nach der Vorstellung von Ernst Mayr, wonach Arten nur unter allopatrischer Trennung entstehen können. Bei dieser Form der Artentstehung trifft es tatsächlich zu, dass die evolutionäre Distanz in etwa gleichbedeutend mit der Artabgrenzung ist. Im Lichte der vielen Nachweise über sympatrische Artentstehung hat sich die Vorstellung von dem, was eine Art ist, aber gewandelt. Sympatrische Artentstehung bedeutet, dass nur wenige Gene für die reproduktive Trennung der Arten verantwortlich sind und damit die Verschiedenheiten des Genoms zwischen den Arten gering sind, obwohl es sich echte, d.h. abgegrenzte Arten handelt (TAUTZ 2009).

Es kommt aber noch ein zweiter Gesichtspunkt hinzu. Die Mayr'sche Vorstellung von der Art als Reproduktionsgemeinschaft ging davon aus, dass alle Individuen einer Art miteinander kreuzbar sind. Das würde bedeuten, dass die Genome aller Angehörigen einer Art sich nicht auseinanderentwickeln können, weil sie sich immer wieder aneinander angleichen. Diese Sichtweise wird durch das Artkonzept der Genflussgemeinschaft aber

stark abgemildert. Hauptursache für das homogene Aussehen der Individuen ein und derselben Art ist nicht die andauernde Vermischung ihrer Genome, sondern der Selektionsdruck auf die wenigen wirklich artspezifischen Gene, die eine Art einmal ins ökologische Gleichgewicht gebracht haben. Diese Gene werden durch die Selektion konserviert, nicht durch die Vermischung der Genome. Dafür ein Beispiel: Das gleich-, „artige“ Aussehen der Silberreiher (*Casmerodius albus*) in Australien im Vergleich zum Amazonasgebiet ist nicht auf rezente Genaustausch zurückzuführen, sondern darauf, dass der Silberreiher optimal an ein Habitat angepasst ist, so dass die Selektion verhindert, dass es zu Veränderungen kommt.

Die Konsequenz aus diesen Überlegungen ist, dass die genetische Distanz zwischen zwei Organismengruppen nicht das alleinige Kriterium für den Artstatus sein kann.

Danksagung

Ich danke Herrn Prof. Dr. H. GREVEN für die Anregung, diesen Artikel zu schreiben und für die kritische Durchsicht des Manuskripts. Für die Mitwirkung bei der grafischen Bearbeitung der Abbildungen danke ich Frau MONIKA DÖRKES, für die Zeichnungen der verschiedenen Meisenarten in Abbildung 12 Frau KARIN KIEFER und für die Zeichnungen der Malawisee-Cichliden Frau RAMONA ALLSTADT-TORRAS.

Literatur

- AQUADRO, C. F., BAUER DUMONT, V., REED, F. A., 2001: Genome-wide variation in the human and fruitfly: a comparison. – *Current Opinion in Genetics and Development* **11**, 627-634.
- BIEMONT, C., VIEIRA, C., 2007: Schrott-DNA – Mitspieler der Evolution. – *Spektrum der Wissenschaft* 44-49.
- CAVALLI-SFORZA, F., CAVALLI-SFORZA, L. L., 1994: Verschieden und doch gleich. – Droemer Knauer, München.

- CHRISTOFFERSEN, M.L. 1995: Cladistic taxonomy, phylogenetic systematics, and evolutionary ranking. – *Systematic Biology* **44**, 440-454.
- COYNE, J. A., ORR, H. A., 2004: *Speciation*. – Sinauer Associates, Sunderland.
- DAWKINS, R. 1994: *Das egoistische Gen*. – Rowohlt, Reinbek.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A., CHRISTIE, D., 2007: *Handbook of the birds of the world*. Vol. 12: Picathartes to Tits and Chickadees. – Lynx Edicions, Barcelona.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A., SARGATAL, J., 1994: *Handbook of the birds of the world*. Vol. 2: New World Vultures to Guineafowl. – Lynx Edicions, Barcelona.
- DE QUEIROZ, K., 1998: The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: A conceptual unification and terminological recommendations, pp. 57-75. In: *Endless Forms: Species and Speciation*. (HOWARD, D. J., BERLOCHER, S. H., eds). – Oxford University Press, Oxford.
- EHRLICH, P. R., RAVEN, P. H., 1969: Differentiation of populations gene flow seems to be less important in speciation than the neo-darwinians thought. – *Science* **165**, 1228-1232.
- FERGUSON, J.W.H. 2002: On the use of genetic divergence for identifying species. – *Biological Journal of the Linnean Society of London* **75**, 509-516.
- FORD, E. B., 1954: Problems in the evolution of geographical races, pp. 99-108. In: *Evolution as a Process* (HUXLEY, J., HARDY, A. C., FORD, E. B., eds). – Allen & Unwin, London.
- GOULD, S. J., 2002: *The structure of evolutionary theory*. – Belknap, Harvard University Press, Cambridge, MA.
- HEBERT, P. D. N., PENTON, E. H., BURNS, J. M., JANZEN, D. H., HALLWACHS, W., 2004: Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. – *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* **101**, 14812-14817.
- HENNIG, W. 1950: *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. – Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- HILLE, A., 1995: *Enzymelektrophoretische Untersuchung zur genetischen Populationsstruktur und geografischen Variation im Zygaena-transalpina-Superspezies-Komplex (Insecta, Lepidoptera, Zygaenidae)*. – *Bonner Zoologische Monographien* **37**, 1-224.
- IRWIN, D. E., BENSCH, S., IRWIN, J. H., PRICE, T., 2005: Speciation by distance in a ring species. – *Science* **307**, 414-416.
- KIMURA, M., 1985: Die „neutrale“ Theorie der molekularen Evolution. – *Spektrum der Wissenschaft* **8**, 100-108.
- KING, J.E., 1983: *Seals of the World*. – Cornell University Press, New York.
- 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. (eingereicht): Do species exist? – A critical analysis of the principles of taxonomic classification.
- LI, W.-H., 1993: So, what about the molecular clock hypothesis. – *Current Opinion in Genetics and Development* **3**, 896-901.
- MAYR, E., 1942: *Systematics and the origin of species*. – Columbia University Press, New York.
- MAHNER, M., 2005: Biologische Klassifikation und Artbegriff, pp. 231-248. In: *Philosophie der Biologie – Eine Einführung* (KROHS, U., TOEPFER, G., eds). – Suhrkamp, Frankfurt.
- OKASHA, S. 2005: Altruism, group selection and correlated interaction. – *British Journal for the Philosophy of Science* **56**, 703-724.
- PAÄBO, S., 2001: The human genome and our view of ourselves. – *Science* **291**, 1219-1220.
- POULTON, E.B., 1938: The conception of species as interbreeding communities. – *Proceedings of the Linnean Society of London* **150**, 225-226.
- POWELL, J. R., 1997: *Progress and prospects in evolutionary biology – the Drosophila model*. – Oxford University Press, Oxford.
- RENSCH, B., 1938: Einwirkung des Klimas bei der Ausprägung von Vogelrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Flügelform und der Eizahl. – *Proceedings of the 8. International Ornithological Congress (Oxford 1934)*, 285-311.
- RENSCH, B. 1947: *Neuere Probleme der Abstammungslehre*. – Enke Verlag, Stuttgart.
- SCHERER, S., HILSBURG, T., 1982: Hybridisierung und Verwandtschaftsgrade innerhalb der Anatidae. – *Journal für Ornithologie* **123**, 357-380.
- SCHILTHUIZEN, M., 2001: *Frogs, Flies, and Dandelions. The Making of Species*. – Oxford University Press, Oxford.
- SCHLIEWEN, U. K., RASSMANN, K., MARKMANN, M., MARKERT, J., KOCHER, T., TAUTZ, D., 2001: Genetic and ecological divergence of a monophyletic cichlid species pair under fully

- sympatric conditions in Lake Ejagham, Cameroon. – *Molecular Ecology* **10**, 1471-1488.
- STEINKE, D., BREDE, N., 2006: DNA-Barcoding. Taxonomie des 21. Jahrhunderts. – *Biologie in unserer Zeit* **36**, 40-46.
- STURMBAUER, C., 2000. Die Seen Ostafrikas und ihre Buntbarsche – Modellsysteme der molekularen Evolutionsbiologie. – *Biologie in unserer Zeit* **30**, 354-363.
- STURMBAUER, C., MEYER, A., 1992: Genetic divergence, speciation and morphological stasis in a lineage of African cichlid fishes. – *Nature* **358**, 578-581.
- SVENSSON, L., GRANT, P., MULLARNEY, K., ZETTERSTRÖM, D. 2000: Vögel Europas, Nordafrikas und Vorderasiens. – Kosmos-Verlag, Stuttgart.
- TAUTZ, D., 2009: Speciation: from Darwin to Mayr and back again. *Lab Times* **2009 (1)**, 24-27.
- VENTER, J.C. und 254 weitere Autoren (2001): The sequence of the human genome. – *Science* **291**, 1304-1351.
- WEITERE, M., TAUTZ, D., NEUMANN, D., STEINFARTZ, S., 2004: Adaptive divergence vs. environmental plasticity: tracing local genetic adaptation of metamorphosis traits in salamanders. – *Molecular Ecology* **13**, 1665-1677.
- WU, C.I., 1996: Now blows the east wind. – *Nature* **380**, 105-107.
- WU, C. I., HOLLOCHER, H., BEGUN, D. J., AQUADRO, C. F., XU, Y., WU, M. L., 1995: Sexual isolation in *Drosophila melanogaster*: a possible case of incipient speciation. – *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* **92**, 2519-2523.
- Wu, C.I., Johnson, N.A., Palopoli, M.F., 1998: Haldane's rule and its legacy: why are there so many sterile males? – *Trends in Ecology and Evolution* **11**, 281-284.

Eingegangen: 01.12. 2009

Angenommen: 25.12.2009

