

## Was ist eine Art?

Diese drei Artdefinitionen sind fundamental verschieden, was die theoretischen Grundlagen betrifft, wie Gruppen gebildet werden. Nach übereinstimmenden relevanten Merkmalen vereinigte Organismen, nach gemeinsamer Abstammung zusammengeschlossene Organismen und schließlich nach reproduktiver Kompatibilität zusammengefasste Organismen führen nicht zu übereinstimmenden Gruppen. Auch wenn sie sich oft weitgehend überschneiden können, so sind es nicht dieselben Gruppen. Vergleicht man zwei Artbegriffe miteinander, so gibt es fast immer einige Organismen, die zu der einen, aber nicht zu der anderen Gruppe gehören. Die Reproduktionsgemeinschaft z.B. trennt Arten nach ihrer reproduktiven Kompatibilität ein, während die phylogenetische Spezies die Arten nach relevanten Merkmalen einteilt, die homologen Ursprungs sein müssen (Reydon and Kunz 2019). Aber nicht immer ist die reproduktive Isolation essentielle Voraussetzung für die Entstehung morphologischer, ökologischer oder genetischer Divergenzen (Turelli, Barton and Coyne 2001). Reproduktiv isolierte Gruppen sind nicht dasselbe wie Merkmals-unterschiedene Gruppen, auch wenn beides als „Art“ bezeichnet wird.

Die Faktoren der Merkmalsäquivalenz, der Verwandtschaft und schließlich der wechselseitigen Fruchtbarkeit sind unterschiedliche Kriterien, nach denen eine Gruppenbildung definiert werden kann. Es handelt sich um Gruppenbildungen, die einen ganz unterschiedlichen ontologischen Status haben und daher nicht miteinander vergleichbar sind. Die Zusammenfassung von Organismen nach unterschiedlichen Kriterien des Gruppenzusammenhalts kann nicht zu einem universellen Artbegriff führen, sondern nur zu getrennten Artbegriffen, die jeweils separat für sich betrachtet werden müssen.

Die eklatanteste Verschiedenheit beim Versuch, Organismen zu Arten zu gruppieren, ergibt sich daraus, ob eine historisch diachrone Verbindung zwischen den in der Gegenwart lebenden Organismen mit den nicht mehr existierenden Vorfahren-Organismen zur Bildung eines Artbegriffs benutzt wird, oder ob man nur die rezent lebenden Organismen miteinander verbindet. Ein Beispiel für die diachrone Verknüpfung von gegenwärtig lebenden Organismen mit ihren verstorbenen Vorfahren ist der Artbegriff der genealogischen Abstammungslinie. Ein Beispiel für die synchrone Verknüpfung von ausschließlich gegenwärtig lebenden Organismen ist der Artbegriff der Reproduktionsgemeinschaft, bei der Organismen über das Band der potentiellen Erzeugung vitaler und fruchtbarer Nachkommen miteinander verbunden werden. Der Unvereinbarkeit zwischen einer diachronen mit einer synchronen Verknüpfung der Organismen ist deutlich. Das Artkonzept der Reproduktionsgemeinschaft (Dobzhansky 1937; Mayr 1942) ist als synchrones Artkonzept nicht mit dem diachronen Artkonzept der cladistischen Art (Hennig 1966) in Übereinstimmung zu bringen.

Oft wird intuitiv ein universeller Artbegriff erwartet. Der Grund liegt darin, dass Arten als real in der Welt existierende Einheit betrachtet werden. Diese Annahme hält jedoch einer kritischen Überprüfung nicht stand (Oeser and Bonet 1988). Real sind die verschiedenen verbindenden Faktoren, aber die Arten selbst sind keine "Dinge", die in der Natur außerhalb des menschlichen Denkens existieren (Reydon and Kunz 2019).

Für die taxonomische Praxis erweist sich der Art-Pluralismus als schweres Hindernis. Das führte den amerikanischen Wissenschaftsphilosophen David Hull zu der ernüchternden

Feststellung: "The more theoretically significant a (species-)concept is, the more difficult it is to apply" (Hull 1997). Hierin liegt die Ursache des Artproblems.

Es ist nicht möglich, mehrere Artkonzepte miteinander zu kombinieren und dabei jedem der verschiedenen Faktoren des Gruppenzusammenhalts gleiches Gewicht zu geben. Das führt zwangsläufig zu nicht lösbaren Konflikten, weil die Kriterien der Konspezifität zueinander inkompatibel sind. Beim Versuch, mehrere Artkonzepte miteinander zu kombinieren, ist man unweigerlich mit dem Problem konfrontiert, die verschiedenen Faktoren des Gruppenzusammenhalts gegeneinander zu gewichten. Zwei Organismen, die unter Verwendung eines Faktors des Gruppenzusammenhalts konspezifisch sind, sind nicht notwendigerweise unter Verwendung eines anderen Faktors des Gruppenzusammenhalts ebenfalls konspezifisch. Da sich die Gruppenbildungen im Resultat voneinander unterscheiden, ist man gezwungen, einen von mehreren Faktoren des Gruppenzusammenhalts über die anderen Faktoren dominieren zu lassen. Das führt zu einem artifiziellen Konstrukt: der „integrativen Art“ (Dayrat 2005), die in der Form das Resultat einer subjektiven Entscheidung ist, welchem der verschiedenen Kriterien des Gruppenzusammenhalts man die Priorität einräumt. Nur mit einer derart definierten artifiziellen Art ist jedoch eine internationale Kommunikation möglich, um Übereinstimmung zu erreichen, was eigentlich gemeint ist, wenn von einer Art gesprochen wird. Das ist ein unbefriedigender Kompromiss, um den Pluralismus, also die Arbeit mit mehreren parallelen Artbegriffen zu vermeiden und die praktische Arbeit zu ermöglichen.

Es gibt zwei eindrucksvolle Beispiele in der Klasse der Vögel, wo morphologische Unterschiede, reproduktive Barrieren und genetische Distanz (Verwandtschaft) nicht in Übereinstimmung zu bringen sind. Die in Europa und Vorderasien brütenden Gartenrotschwänze (*Phoenicurus phoenicurus*) zerfallen in zwei genetisch unterschiedene Gruppen, die sich in der Untereinheit I des mitochondrialen Cytochrom-c-Oxidase-Gens (COI) deutlich unterscheiden (Hogner et al. 2012). Das "Barcode-Gap" beträgt 5 % zwischen den beiden Gruppen und erreicht damit den Schwellenwert, der ausreicht, um bei Anwendung des am Grad der Verwandtschaft orientierten Artbegriffs die beiden Gartenrotschwanz-Gruppen als zwei verschiedenen Art zu definieren (Hebert, Ratnasingham and deWaard 2003). Dennoch sind diese beiden sympatrisch nebeneinander lebenden Gartenrotschwanz-Arten weder reproduktiv voneinander getrennt noch an ihren Merkmalen zu unterscheiden, so dass sie bei Anwendung des Artbegriffs der Reproduktionsgemeinschaft oder eines an Merkmalen orientierten Artbegriffs ein und dieselben Art (konspezifisch) wären.

Das gegenteilige Beispiel ist das Schwesterarten-Paar Mauer- (*Apus apus*) und Fahlsegler (*Apus pallidus*). Mauer- und Fahlsegler leben als deutlich reproduktiv getrennte Arten im mediterranen Raum und auf dem Balkan sympatrisch nebeneinander und sind deutlich am schwarzen bzw. braunen Gefieder zu unterscheiden. Beide Arten sind jedoch nahe miteinander verwandt (Päckert et al. 2012); es gibt keinen signifikanten Unterschied im Cytochrom-c-Oxidase-Gen (Barcode). Bei Anwendung des Artbegriffs der Reproduktionsgemeinschaft oder eines an Merkmalen orientierten Artbegriffs sind Mauer- und Fahlsegler eindeutig zwei verschiedene Arten; nach dem am Grad der Verwandtschaft orientierten Artbegriff sind sie dagegen ein und dieselbe Art (konspezifisch).

### **Kreuzungsbarrieren zwischen Populationen innerhalb ein und derselben Reproduktionsgemeinschaft (Genflussgemeinschaft)**

Das Artkonzept der Reproduktionsgemeinschaft ("Biospezies-Konzept") geht auf Dobzhansky und Mayr zurück (Dobzhansky 1937; Mayr 1942). Es gilt bis heute als das am meisten angewandte Artkonzept und wurde erst Anfang des 21ten Jahrhunderts durch das Barcode-Artkonzept in seiner Bedeutung eingeschränkt (Hebert, Ratnasingham and deWaard 2003). Eine Art als Reproduktionsgemeinschaft wird als eine Gruppe von Organismen betrachtet, die sich tatsächlich oder potentiell unter natürlichen Verhältnissen miteinander fortpflanzen und dabei dauerhaft fertile Nachkommen hervorbringen. Mayr war davon überzeugt, dass solche Gruppen in der Natur real existieren, weil man die Artzugehörigkeit eines Organismus experimentell überprüfen könne, und zwar durch das Kreuzungsexperiment. Es müssen zwar viele Ausnahmen berücksichtigt werden, weil es u.a. sterile Organismen gibt, weil das Alter und das Geschlecht beachtet werden müssen; aber unter Einbeziehung all dieser Ausnahmen vertritt Mayr die Auffassung, dass die Artzugehörigkeit zweier Organismen festgestellt werden kann, indem durch das Kreuzungsexperiment überprüft wird, ob Nachkommen entstehen, die dann über mehrere Generationen hinweg vital und fertil sind [hierzu fehlt mir die passende Literaturstelle; ich erinnere mich, kann die Stelle aber nicht mehr auffinden]. In diesem Fall wären die beiden Organismen konspezifisch.

Diese Mayr'sche Grundauffassung ist nach neueren Daten aus mehreren Gründen nicht mehr haltbar. Aber schon 1927 wurde durch A. Remane erkannt, dass bei manchen Arten nur die räumlich benachbarten Organismen miteinander fruchtbar kreuzbar sind, nicht jedoch alle Individuen der Art (Remane 1927). Angehörige weit entfernter Populationen sind oft nicht mehr erfolgreich miteinander kreuzbar, sondern sind über das Kriterium der Kreuzbarkeit nur über benachbarte Zwischenpopulationen stückweise miteinander verbunden. Nur der Genfluss hält noch alle Organismen zusammen, aber nicht die Potenz der Organismen, sich miteinander paaren zu können. Dieses Phänomen wird "isolation by distance" genannt (Irwin et al. 2005). Viele Arten, die sich über einen weiten geografischen Raum ausgebreitet haben, verlieren mit zunehmender Distanz ihre Fähigkeit, miteinander kreuzbar zu sein (Barton 1993), sind aber über Zwischenpopulationen dennoch alle über das Phänomen der Kreuzbarkeit miteinander verbunden. Das deutlichste Beispiel für "isolation by distance" ist die Ringspezies. Ringspezies sind die seltenen Beispiele für "isolation by distance", in denen die weit entfernten (nicht mehr miteinander fruchtbar kreuzbaren) Organismen als Folge fortschreitender geografischer Ausbreitung schließlich sekundärwieder in einem gemeinsamen Raum sympatrisch aufeinandertreffen, so dass unter natürlichen Bedingungen beobachtet wird, dass die Individuen in diesem Raum sich nicht mehr miteinander fortpflanzen (Irwin et al. 2005). Dennoch sind sie in der Rückwärtsrichtung ihrer Ausbreitungswege alle über Genfluss miteinander verbunden.

Das Art-definierende Kriterium "interbreeding ability" bezeichnet eine nicht-transitive Relation zwischen den Organismen. Wenn ein Organismus A reproduktiv mit einem Organismus B verbunden ist und dieser Organismus B dann weiter mit einem Organismus C verbunden ist, dann können C und A durchaus miteinander reproduktiv unverträglich sein, wenn sie geografisch zu weit voneinander entfernt leben (Kornet, Metz and Schellinx 1995). Daraus kann man einen wichtigen Schluss ziehen: Die Faktoren, die ursächlich dafür verantwortlich sind, dass der Organismus A reproduktiv mit dem Organismus B verbunden ist, sind andere Faktoren als diejenigen, die ursächlich dafür verantwortlich sind, dass der Organismus B reproduktiv mit dem Organismus C verbunden ist. Die Faktoren, die die reproduktive Verbindung zwischen Organismen verursachen, müssen also nicht merkmalsgleich sein, sondern es können genetische und phänotypische Merkmale sein, die lediglich eine gleiche Wirkung hervorrufen, während die Merkmale selbst nicht unbedingt die gleichen sein müssen.

Das was die Organismen einer Reproduktionsgemeinschaft miteinander verbindet, ist also nicht die potentielle Fähigkeit, jeweils miteinander fruchtbaren Nachwuchs zu erzeugen, sondern es ist der über Zwischenpopulationen ununterbrochen fortlaufende Genfluss. Jedes Gen hat im Prinzip die Chance, in jedes Individuum zu gelangen. Dazu ist es nicht erforderlich (und oft auch gar nicht möglich), dass die Organismen alle die Fähigkeit haben, sich miteinander erfolgreich paaren zu können. Daher wurde vorgeschlagen, den Begriff "Reproduktionsgemeinschaft" durch den treffenderen Terminus "Genflussgemeinschaft" zu ersetzen (Kunz 2012). Der Begriff "Genflussgemeinschaft" bringt zum Ausdruck, dass die Organismen über genetische Rekombination ihrer Genome miteinander verbunden sind, während der Begriff "Reproduktionsgemeinschaft" den falschen Eindruck erweckt, dass sich die Organismen der Art im gesamten Verbreitungsgebiet erfolgreich miteinander paaren könnten.

### **Durchlässigkeit der Grenzen zwischen den Reproduktionsgemeinschaften: Hybride, Introgression und hybridogene Artbildung**

Reproduktionsgemeinschaften/Genflussgemeinschaften werden oft als abgegrenzte Einheiten betrachtet, die ihren Genpool gegen Vermischung mit den Genpools anderer Arten abschirmen. Aber die Art als Reproduktionsgemeinschaft/ Genflussgemeinschaft ist keine gut abgrenzbare Einheit. Es laufen nicht nur Kreuzungsbarrieren quer durch eine Genflussgemeinschaft, sondern es gibt auch ein erhebliches Ausmaß an Genübertragung zwischen verschiedenen Arten, die üblicherweise als gegeneinander abgegrenzte Arten betrachtet werden und von denen erwartet wird, dass sich ihre Angehörigen nicht miteinander verpaaren. Diese Grundannahme wird oft durchbrochen. Die Angehörigen nahezu aller Arten verpaaren sich auch in freier Natur immer wieder miteinander, sofern sie noch einigermaßen nahe miteinander verwandt sind.

In einer Untersuchung von Scherer und Hilsberg über die Hybridisierung der Arten in der Vogelfamilie der Anatidae (water birds that includes ducks, geese, and swans) werden 149 Arten 418 Hybrid-Arten gegenübergestellt; davon sind 52% gattungsübergreifende Hybride. Beispiele: die Stockente (*Anas platyrhynchos*) hybridisiert mit der Nilgans (*Alopochen aegyptiacus*), die Nilgans hybridisiert mit der Graugans (*Anser anser*), und die Graugans hybridisiert mit dem Höckerschwan (*Cygnus olor*) (Scherer and Hilsberg 1982). Unter den beiden in Europa brütenden Fliegenschnäpperarten Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) und Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*) finden sich zahlreiche Mischpaare der beiden Arten, so dass 2 % bis 7 % der brütenden Individuen Hybride dieser beiden Arten sind (Saetre and Saether 2010).

Das sind jedoch Beispiele für Artkreuzungen, die trotz ihrer z.T. recht hohen Zahlen als Ausnahmen zu bewerten sind, weil durch die Hybridbildungen keine evolutionären Vorteile zu erkennen sind. Die Hybride neigen dazu, im Vergleich zu den Elternarten eine verringerte Fitness und Fertilität zu haben, was oft in eine evolutionäre Sackgasse führt. Wenn die Hybride fertil sind, dann pflanzen sie sich fort, jedoch in den seltensten Fällen mit ihresgleichen, sondern mit Individuen einer ihrer Elternarten. Diese Rückkreuzung verhindert, dass die Introgression mit artfremden Genen im Laufe der Folgegenerationen zunimmt (Burke and Arnold 2001).

Fruchtbare Art-Hybriden können aber durchaus auch das Potenzial haben, nützliche Allele von einer Art auf die andere zu übertragen (Arnold and Martin 2009). Damit erreicht die

Durchbrechung der Reproduktionsbarrieren einen Selektionsvorteil. Eines der eindrucksvollsten Beispiele für eine gewinnbringende genetische Introgression wurde bei Schmetterlingen der Gattung *Heliconius* entdeckt (Pardo-Diaz et al. 2012; Nadeau et al. 2013). Es gibt mehrere *Heliconius*-Arten, die von Zentralamerika bis in den Südwesten Südamerikas lückenlos verbreitet sind, aber von Region zu Region von Nord nach Süd immer wieder andere geografische Rassen ausbilden, die in ihren Farben und Farbmustern deutlich voneinander abweichen. In jeder neuen geografischen Region entlang der langen Strecke von Zentralamerika bis in den Südwesten Südamerikas sieht das Farbmuster anders aus. Bei *Heliconius melpomene* sind das 29 geografische Rassen mit deutlich verschiedenen Farbmustern.

Da es sich bei *Heliconius* um eine für Prädatoren übel-schmeckende Beute handelt, werden die Falter durch ihre Farbmuster von Prädatoren erkannt und gemieden, sobald der Prädatator zum ersten Mal die Erfahrung gemacht hat. Das Bemerkenswerte ist, dass in jeder einzelnen geografischen Region mehrere verschiedene reproduktiv voneinander getrennte *Heliconius*-Arten sympatrisch parallel nebeneinander leben, die entlang des Verbreitungsgebietes von Nord nach Süd einander nachahmen und ihre prägnanten Farbmuster aneinander angleichen. Während sich also die geografischen Rassen innerhalb der Art von Region zu Region deutlich unterscheiden, ist es innerhalb einer bestimmten geografischen Region oft sehr schwer, die Arten voneinander zu unterscheiden, da sie ein gleiches Farbmuster tragen. Dies ist eines der besten Beispiele für Müllerschen Mimikry: die Prädatoren machen nur einmal die Erfahrung des Übel-schmeckens, wenn sie ein Tier erbeuten und versuchen es nicht zum zweiten Mal. So sind auch die Arten, die dieses Warnmuster imitieren, von vornherein vor ihren Feinden geschützt.

Weil die gleichen Farbmuster in verwandschaftlich entfernten getrennten Arten auftreten, wurde dieses Beispiel einer Müllerschen Mimikry lange Zeit als Konvergenz erklärt, als eine durch den selektiven Vorteil geförderte parallele evolutive Entwicklung gleicher Farbmuster in verschiedenen Arten. Nun stellte sich jedoch heraus, dass es keine Konvergenz ist. Wie entstehen diese neuen Farbmuster in den verschiedenen Arten? Die für die jeweiligen Farbmuster verantwortlichen Gencluster (red colour, red band, rayed, tiger-stripe) werden durch vereinzelte Hybridisierungen zwischen den Arten über genetische Introgression von einer Art auf die andere übertragen. Obwohl die Arthybride eine reduzierte Fitness haben, ist der Erwerb dieser bestimmten Farbmuster durch Introgression der adaptiven Allele zwischen den Spezies ein Selektions-begünstigter Vorfall. Die jeweils übereinstimmenden Farbmuster in den verschiedenen Arten sind daher kein Ergebnis von konvergenter Selektion, sondern die für die jeweiligen Farbmuster verantwortlichen Gencluster sind von gleicher Abstammung und daher homolog. Das Auftreten gleicher Farbmuster in verschiedenen Arten geht auf gelegentliche Art-Hybridisierungen zurück, wobei die Gen-Cluster für die relevanten Farbmuster über genetische Introgression von einer Art auf die andere übertragen werden. Was hier vorliegt, ist eine Diskrepanz zwischen einer Phylogenie, die auf dem gesamten Genom basiert, und einer Phylogenie, die auf einem einzigen kleinen Teil des Genoms basiert, nämlich dem, der die Flügelmusterung steuert.

Reproduktionsgemeinschaften sind also nicht die abgegrenzten Einheiten, als die sie oft betrachtet werden. Neben vielen Arthybriden, die offenbar keine evolutionäre Bedeutung haben, ist die Genübertragung zwischen ansonsten getrennten Reproduktionsgemeinschaften in anderen Fällen von evolutionärem Vorteil. Der Extremfall für selektionsbegünstigte Hybridisierung zwischen Arten ist der Fall der hybridogenen Artbildung. Hybridogene Artbildung bedeutet, dass aus der Kreuzung zweier verschiedener Arten eine neue Art (Hybrid-Art) erzeugt wird, die stabil und dauerhaft weiterlebt. Das setzt voraus, dass die

Rückkreuzung der Hybrid-Art mit den Elternarten ausgeschlossen oder stark begrenzt ist; sonst würden die Hybridgenome durch Rückkreuzung wieder verschwinden. Unter der Voraussetzung der Abschirmung gegen die Elternarten können sich Hybrid-Arten durchsetzen und vermehren und dadurch erhalten bleiben. Solche Beispiele von hybridogener Artbildung wurden sowohl bei Tieren als auch bei Pflanzen nachgewiesen. Z.B. sind mehrere Buchenarten der Gattung *Fagus* fertile Hybridarten (Cardoni et al. 2021). Die nordamerikanische Schmetterlingsart *Papilio appalachiensis* ist eine Hybridart mit genomischer Beimischung von *Papilio glaucus* und *Papilio canadensis* (Kunte et al. 2011).

### **Was verbindet die Angehörigen einer Genflussgemeinschaft ?**

Die klassische Mayr'sche Definition der Reproduktionsgemeinschaft lautet: „Eine Biospezies ist eine Gruppe sich tatsächlich oder potentiell unter natürlichen Verhältnissen miteinander fortpflanzender Individuen, die voll fertile Nachkommen hervorbringen“. Das Problem ist, dass die Reproduktion ein Akt (ein Prozess) ist und nicht ein stationär zu jeder Zeit zu beobachtendes Merkmal. Die Reproduktion zweier Individuen kann meistens nicht beobachtet werden, und sie findet auch zwischen den meisten Angehörigen einer Reproduktionsgemeinschaft niemals statt. Nur wenige Angehörige einer Reproduktionsgemeinschaft reproduzieren sich miteinander. Was ist es also, das die Angehörigen einer Reproduktionsgemeinschaft miteinander verbindet? Auf keinen Fall ist die aktuell stattfindende Reproduktion gemeint, denn die findet nur in den seltensten Fällen statt. Gemeint ist die Befähigung zur Reproduktion. Aber wie kann man diese Fähigkeit an einem willkürlich ausgewählten Individuum erkennen? Aufgrund welcher empirisch nachweisbarer Merkmale kann entschieden werden, dass ein bestimmter ausgewählter Organismen einer bestimmten Reproduktionsgemeinschaft angehört?

Die Verbreitungskarten von Tierarten in diversen Bestimmungsbüchern gehen meist davon aus, dass es sich um verschiedene Arten handelt, wenn sich die Brutgebiete teilweise überschneiden und in diesen Überlappungsregionen keine Mischpaarungen beobachtet wurden. Aber dabei handelt es sich um Einzelbeobachtungen. Woran kann man einem statistisch willkürlich herausgegriffenen Individuum ansehen, zu welcher Reproduktionsgemeinschaft es gehört? Der Schluss, dass dieses eine Individuum zu einer und nicht der anderen Reproduktionsgemeinschaft gehört, basiert in diesen Fällen allein auf der Merkmalsgemeinsamkeit mit den anderen Individuen der Reproduktionsgemeinschaft, nicht auf tatsächlich beobachteten Kriterien der reproduktiven Verbindung mit den anderen Individuen der Reproduktionsgemeinschaft. Damit werden unterschiedliche Artkonzepte miteinander vermischt.

Oft wird angenommen, man könne die Zugehörigkeit eines Organismus zu einer bestimmten Reproduktionsgemeinschaft überprüfen, indem man ein Kreuzungsexperiment durchführt. Man verpaart den zu überprüfenden Organismus mit einem zweiten Organismus. Führt die Kreuzung zu vitalen und über mehrere Generationen hinweg zu fertilen Nachkommen, dann sei die Konspezifität der beiden Organismen erwiesen.

Ein solches Experiment ist aber in den meisten Fällen nicht durchführbar; denn die präzygotische Partnerfindung ist ein verhaltensbiologisch hochsensibler Prozess, der in der Natur das Zusammenspiel komplexer aufeinander abgestimmter Verhaltensweisen erfordert. Bei sehr vielen Tierarten verschiedener taxonomischer Klassen bedarf es der Aufführung eines umfangreichen "Schauspiels" und komplexer aufeinander abgestimmter Verhaltensrituale, bevor es ein Männchen endlich schafft, ein Weibchen zur

Paarungsbereitschaft umzustimmen (Dinsmore 1970). Diese wechselseitigen Rituale können sich im Experiment unter Gefangenschaftsbedingungen kaum so entfalten, wie sie in freier Natur ablaufen würden (Price 2008). In Gefangenschaft verpaaren sich viele Arten, die sich unter natürlichen Außenbedingungen nicht verpaaren würden, und sie erzeugen dann fertile Hybriden, die in freier Natur nie entstehen würden. Deswegen kann die vermutete Konspezifität zweier Organismen durch das Kreuzungsexperiment oft nicht überprüft werden. Solange die Arten noch halbwegs nahe miteinander verwandt sind, sind unter artifiziellen Außenbedingungen die Angehörigen unterschiedlicher Reproduktionsgemeinschaften in vielen Fällen erfolgreich miteinander kreuzbar. Das Kreuzungsexperiment führt also zu falschen Daten.

Die Frage ist, woran man erkennt (diagnostisch) und wie man definiert (definitiv), dass ein bestimmter Organismus zu einer Reproduktionsgemeinschaft gehört. Das Problem ist, dass die Reproduktion ein Akt (Prozess) ist, der (1) meist nicht beobachtet wird, (2) in den meisten Fällen überhaupt nicht stattfindet und (3) zudem noch meist nicht experimentell überprüfbar ist. In der klassischen Mayr'sche Definition der Reproduktionsgemeinschaft sind die Kriterien, die zwei Organismen zu einer Reproduktionsgemeinschaft vereinigen, nicht genannt. Die Definition enthält keine Angaben darüber, was die Faktoren sind, weswegen Individuen dazu ausgezeichnet sind, „miteinander fortpflanzungsfähig“ zu sein.

Der erfolgreichen Reproduktion liegen „Verträglichkeits-Merkmale“ zugrunde, die im Genom verankert sind, die aber meist nicht bekannt sind. Was die präzygotischen Merkmale betrifft, so sind nur sehr wenige Merkmale und deren genetische Grundlage bekannt, die dafür verantwortlich sind, dass die Verpaarung zweier Partner und die Entstehung einer befruchteten Zygote möglich werden. Etwas mehr ist über die postzygotische Verträglichkeit der Allele zweier verschiedener Organismen bekannt, z.B. über die genetischen Faktoren der "hybrid sterility" (Turelli 1998; Turelli, Barton and Coyne 2001; Presgraves 2002; Price and Bouvier 2002).

Da man zur Beantwortung der Frage, warum ein bestimmter ausgewählter Organismus zu einer bestimmten Reproduktionsgemeinschaft gehört, den Reproduktionsvorgang als Prozess kaum diagnostisch feststellen kann und auch nur schwer zur Definition der Reproduktionsgemeinschaft verwenden kann, sollte die Reproduktionsgemeinschaft aufgrund der prä- und postzygotischen reproduktiven „Verträglichkeits-Merkmale“ definiert werden. Die hier geforderte Alternative zur Mayr'schen Definition der Reproduktionsgemeinschaft könnte lauten:

"Eine Reproduktionsgemeinschaft ist eine Gemeinschaft aus Organismen, die Merkmale besitzen, aus denen sich eine erfolgreiche reproduktive Verbindung mit anderen Organismen der Reproduktionsgemeinschaft ableiten lässt."

Diese Definition muss durch weitere Details erweitert werden. Die Organismen müssen verschiedenen Geschlechts sein und sie müssen das fortpflanzungsfähige Alter besitzen: Auch gilt es zu beachten, dass die reproduktiven „Verträglichkeits-Merkmale“, auf denen die hier vorgeschlagene Definition aufbaut, durch Mutation verändert oder defekt sein können. Z.B. bewirkt der Rhesusfaktor beim Menschen, dass bestimmte Individuen mit bestimmten Partnern steril sind, obwohl dieselben Individuen mit anderen Partnern fertil sind. Die Kombination der Rhesusfaktoren schließt in bestimmten Fällen also bestimmte Organismen aus der Reproduktionsgemeinschaft aus, obwohl dieselben Organismen mit anderen Partnern der Reproduktionsgemeinschaft fertil wären.

Sofern also die Konspezifität aus der potentiell erfolgreichen Reproduktion als Akt (Prozess) definiert wird, würden Individuen mit dem Rhesusfaktor aus der Reproduktionsgemeinschaft ausgeschlossen werden; sie könnten nicht zur Art dazugehören. Dies ist ein ernstes Problem für die Schlüssigkeit einer Artdefinition, die auf Prozessen beruht. Bezieht man die Artdefinition jedoch auf das Vorhandensein bestimmter Merkmale, dann können diese Merkmale intakt oder auch defekt sein; es kommt nur darauf an, ob die Merkmale vorhanden sind oder fehlen.

Eine Merkmals-orientierte Definition der Reproduktionsgemeinschaft löst auch das Problem der Allopatrie. Da die potentiell erfolgreiche Reproduktion durch das Experiment nur sehr unzureichend überprüft werden kann, weil die Feststellung präzygotischer Paarungsbarrieren die Begegnung der Sexualpartner unter natürlichen Bedingungen voraussetzt, kann infolgedessen auch meist nicht entschieden werden, ob allopatrisch getrennte Organismen zur selben Reproduktionsgemeinschaft gehören oder nicht. Unter der Voraussetzung jedoch, dass die Merkmale für präzygotische Verträglichkeit bei einer Art bekannt sind und sich die Definition des Artbegriffs auf diese Merkmale bezieht, gibt es keine Einschränkung mehr, den Artbegriff der Reproduktionsgemeinschaft auch auf allopatrisch getrennte Organismen anzuwenden und diese in die Art mit einzubeziehen, obwohl ihre potentiell erfolgreiche Reproduktion nicht überprüft werden kann.

Allerdings ist zu beachten, dass bei geografisch weit verbreiteten Arten die Merkmale der reproduktiven Verträglichkeit sich mit der zunehmenden Distanz und der Abstimmung auf neue Nachbarschaften abwandeln (isolation by distance). Die Merkmale der reproduktiven Verträglichkeit sind keine konstanten Merkmale innerhalb der gesamten Art. Sie haben die Aufgabe, die Organismen benachbarter Populationen miteinander zu verbinden. Die Individuen weit entfernter Populationen verlieren diese Merkmalsgleichheit. Die reproduktiven „Verträglichkeits-Merkmale“ weit entfernter Populationen sind die nicht mehr dieselben wie die der Individuen zwischen den jeweils benachbarten Populationen.

## References

- Arnold, M. L., & Martin, N. H. (2009). Adaptation by introgression. *Journal of Biology*, doi: 10.1186/jbiol1176.
- Barton, N. H. (1993). Hybrid zones: Why species and subspecies. *Current Biology*, 3, 797–799.
- Burke, J. M., & Arnold, M. L. (2001). Genetics and the fitness of hybrids. *Annual review of genetics*, doi: 10.1146/annurev.genet.35.102401.085719.
- Cardoni, S., Piredda, R., Denk, T., Grimm, G. W., Papageorgiou, A. C., Schulze, E.-D., et al. (2021). 5S-IGS rDNA in wind-pollinated trees (*Fagus L.*) encapsulates 55 million years of reticulate evolution and hybrid origins of modern species. *The Plant journal : for cell and molecular biology*, doi: 10.1111/tpj.15601.
- Dayrat, B. (2005). Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, doi: 10.1111/j.1095-8312.2005.00503.x.
- Dinsmore, J. J. (1970). Courtship Behavior of the Greater Bird of Paradise. *The Auk*, doi: 10.2307/4083922.
- Dobzhansky, T. (1937). *Genetics and the origin of species* (1<sup>st</sup>). New York: Columbia University Press.
- Hebert, P. D. N., Ratnasingham, S., & deWaard, J. R. (2003). Barcoding animal life: cytochrome *c* oxidase subunit 1 divergences among closely related species, 270, 596–599.
- Hennig, W. (1966). *englisch - Phylogenetic systematics*. Urbana: University of Illinois Press.



- Hogner, S., Laskemoen, T., Lifjeld, J. T., Porkert, J., Kleven, O., Albayrak, T., et al. (2012). Deep sympatric mitochondrial divergence without reproductive isolation in the common redstart *Phoenicurus phoenicurus*. *Ecology and Evolution*, 2(12), 2974–2988.
- Hull, D. L. (1997). The ideal species concept - and why we cant get it. In M. F. Claridge, H. A. Dawah, & M. Wilson (Eds.), *Species: the units of biodiversity* (Vol. 1, pp. 357–380). London: Chapman & Hall.
- Irwin, D. E., Bensch, S., Irwin, J. H., & Price, T. (2005). Speciation by distance in a ring species, 307(5708), 414–416.
- Kornet, D. J. (1993). Permanent splits as speciation events: A formal reconstruction of the internodal species concept. *Journal of Theoretical Biology*, 164, 407–435.
- Kunte, K., Shea, C., Aardema, M. L., Scriber, J. M., Juenger, T. E., Gilbert, L. E., et al. (2011). Sex chromosome mosaicism and hybrid speciation among tiger swallowtail butterflies. *PLoS Genetics*, doi: 10.1371/journal.pgen.1002274.
- Mayden, R. L. (1997). A hierarchy of species concepts: the denouement [Lösung] in the saga of the species problem. In M. F. Claridge, H. A. Dawah, & M. Wilson (Eds.), *Species: the units of biodiversity* (Vol. 1, pp. 381–424). London: Chapman & Hall.
- Mayr, E. (1942). *Systematics and the origin of species*. New York: Columbia University Press.
- Nadeau, J., Martin, S., Kozak, K. M., Blaxter, M. L., Mallet, J., & et, a. (2013). Genome-wide patterns of divergence and gene flow across a butterfly radiation. *Molecular Ecology*, 22, 814–818.
- Nixon, K. C., & Wheeler, Q. D. (1990). An Amplification of the Phylogenetic Species Concept. *Cladistics*, doi: 10.1111/j.1096-0031.1990.tb00541.x.
- Oeser, E., & Bonet, M. (1988). *Das Realismusproblem: Wiener Studien zur Wissenschaftstheorie, Band 2*. Wien: Edition S Verlag der Österreichischen Staatsdruckerei.
- Päckert, M., Martens, J., Wink, M., Feigl, A., & Tietze, D. T. (2012). Molecular phylogeny of Old World swifts (Aves: Apodiformes, Apodidae, *Apus* and *Tachymarptis*) based on mitochondrial and nuclear markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 63(3), 606–616.
- Pardo-Diaz, C., Salazar, C., Baxter, S. W., Merot, C., Figueiredo-Ready, W., Joron, M., et al. (2012). Adaptive introgression across species boundaries in heliconius butterflies. *PLoS Genetics*, 8(6), 1–13.
- Presgraves, D. C. (2002). Patterns of postzygotic isolation in Lepidoptera. *Evolution*, doi: 10.1111/j.0014-3820.2002.tb01430.x.
- Price, T. (2008). *Speciation in birds*. Greenwood Village, Co.: Roberts and Co.
- Price, T. D., & Bouvier, M. M. (2002). The evolution of F1 postzygotic incompatibilities in birds. *Evolution; international journal of organic evolution*, 56(10), 2083–2089.
- Remane, A. (1927). Art und Rasse. *Verhandlungen der Gesellschaft für Physische Anthropologie (Verhandl. d. Gesellsch. f. Phys. Anthropol.)*, 2, 2–33.
- Reydon, T. A. C. (2004). Why does the species problem still persist?, 26(300), 305.
- Reydon, T. A. C. (2005). On the nature of the species problem and the four meanings of ‘species’. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 36(1), 135–158.
- Reydon, T. A. C., & Kunz, W. (2019). Species as natural entities, instrumental units and ranked taxa: new perspectives on the grouping and ranking problems. *Biological Journal of the Linnean Society*, 126, 623–636.
- Saetre, G.-P., & Saether, S. A. (2010). Ecology and genetics of speciation in *Ficedula* flycatchers. *Molecular Ecology*, 19, 1091–1106.
- Scherer, S., & Hilsberg, T. (1982). Hybridisierung und Verwandtschaftsgrade innerhalb der Anatidae. *Journal für Ornithologie*, 123, 357–380.

Turelli, M. (1998). The causes of Haldane's rule [comment], 282(5390), 889–891.

Turelli, M., Barton, N. H., & Coyne, J. A. (2001). Theory and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(7), 330–343.