

Das Problem der Art

Paul Overhage SJ

So verständlich und selbstverständlich es auch für jeden klingt, wenn man von Tier- und Pflanzenarten spricht – jeder kennt zahlreiche Arten aus eigener Anschauung aus der Natur oder den Botanischen und Zoologischen Gärten –, so schwierig ist es jedoch, eindeutig und scharf zu fassen und zu definieren, was nun wirklich eine Art ist und darstellt. Es braucht wohl kaum erwähnt zu werden, daß der Artbegriff in der Biologie nichts mit dem der Metaphysik zu tun hat. Diesem liegen Wesensunterschiede zugrunde, jener baut sich auf unterschiedlichen morphologischen, physiologischen, genetischen, sexualbiologischen, ethologischen und ökologischen Merkmalen der Organismen auf, die keine fundamentalen Unterschiede begründen, sondern eher nähere oder entferntere Verwandtschaftsbeziehungen herausstellen. Weil aber diese Merkmale entsprechend der Eigenart des Lebendigen, auf ziemlich breiter Front zu variieren, eine erhebliche Streubreite zeigen, zahlreiche Organismengruppen sich ungeschlechtlich fortpflanzen, andere unterschiedlich wirksame Isolationsmechanismen entwickelt haben, ist es bisher noch nicht gelungen, eine exakte und umfassende Definition der Art zu finden¹.

Schwierigkeiten einer allgemeinen Artdefinition

Darwin stellte bewußt oder unbewußt die Abgrenzung der Arten voneinander so unscharf wie nur möglich dar. Wenn man aber mit Darwin behauptet, „daß Arten und Varietäten fließend ineinander übergehen und daß ihre Abgrenzung etwas rein Subjektives ist, dann hat man das Problem der Artentstehung quasi aus dem Wege geschafft“ (Mayr 1957). Gewiß ist mit einer solchen Simplifikation das wahre Phänomen der Art in der Natur nicht richtig beschrieben, trotzdem machen die Systematiker immer wieder die gleiche Erfahrung, wie sie Suessenguth (1952) zum Ausdruck gebracht hat: „Wenn man wenig Material hat, ist es eine Lust,

¹ Eine ausführliche Darstellung des Problems der Art findet sich in: P. Overhage, „Die Evolution des Lebendigen. Die Kausalität“ (Quaestiones disputatae, H. 26/27, Freiburg 1965) 148–199. Die Arbeiten der zitierten Autoren sind folgende: A. J. Cain, Die Tierarten und ihre Entwicklung (Jena 1959); Th. Dobzhansky, Genetics and the origin of species, 3. Aufl. (New York 1953); O. Kleinschmidt, Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens (Halle 1926); E. Mayr, Die denkmöglichen Formen der Artentstehung, in: Rev. Suisse Zool. 64 (1957) 219–234; B. Rensch, Neuere Probleme der Abstammungslehre (Stuttgart 1954); H. H. Ross, A synthesis of evolutionary theory (Englewood Cliffs, N. J. 1962); O. Schwarz, Das Verhältnis der Systematik zur Phylogenetik, in: Arbeitstagung zu Fragen der Evolution in Jena 1959, hrsg. von der Biol. Ges. der DDR (Jena 1960) 85–95; G. G. Simpson, The nature and origin of supraspecific taxa, in: Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24 (1959) 255–271; K. Suessenguth, Über den Stand der Angiospermensystematik, in: Naturwiss. Rundschau 5 (1952) 367–372; K. Wacholder, Die Variabilität des Lebendigen, in: Naturwiss. 39 (1952) 177–184.

systematisch zu arbeiten . . . Wenn man aber sehr viel Material derselben Gattung vor sich hat, von vielen Standorten und aus großen Gebieten, wird die scientia amabilis zu einer scientia horribilis, da ständig Zwischenformen einzuordnen sind und immer Steine des Anstoßes bilden, ohne so weit zu differieren, daß sich die Aufstellung neuer Arten lohnte.“ „Je größer . . . die untersuchten Areale, je größer die Zahl der vorliegenden Objekte, desto stärker ist der Eindruck der Variation; ich möchte sagen, die Polymorphie ist das Normale, die Möglichkeit einer scharfen Trennung systematischer Einheiten ist der Einzelfall.“ „Wo einmal die Notwendigkeit einen Floristen, Physiologen, Genetiker, Ökologen, Soziologen oder wen sonst noch zwingt, in die Breite und Tiefe eines Formenkreises einzudringen“, so schildert Schwarz (1960) die Situation, „da scheinen oft alle Ergebnisse der speziellen Botanik unter den Händen zu zerrinnen.“

Trotz dieser Erfahrungen gibt es zweifellos Arten. Sie stellen keine rein subjektiven, aus praktischen Gründen aufgestellte Einheiten dar, sondern sind irgendwie auch empirisch-realer Natur. Selbstverständlich haben allein die Individuen Realität, greifbare Dinglichkeit und sinnliche Wahrnehmbarkeit. Aber ein einzelnes Individuum verkörpert noch nicht das Artbild. Der Artbegriff ist umfassender. Er berücksichtigt Männchen und Weibchen und abstrahiert deshalb von dem häufig recht ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus. Er läßt weiter alle individuellen, standortgebundenen und rassenmäßigen Merkmale unberücksichtigt, die die einzelnen Individuen an sich tragen. Er umfaßt auch die gesamte Variabilität, sowohl die Unterschiede bei demselben Individuum zu verschiedenen Zeiten, z. B. Embryonal- und Larvenstadien, die verschiedenen Zustände der Metamorphose, die ausgewachsenen Reifestadien, den Generationswechsel und Saisondimorphismus, als auch die morphologischen, physiologischen und genetischen Unterschiede und Schwankungen bei verschiedenen Individuen einer Population zur gleichen Zeit, da ja kein Individuum innerhalb einer Gruppe mit einem andern merkmalsmäßig völlig identisch ist.

Der überindividuelle Artbegriff hat den Trend der Organismen zur Variabilität, d. h. zur Mannigfaltigkeit im Phäno- und Genotyp und in den Reaktionsweisen, als auch den Trend zur Konstanz und Kontinuität der zugrundeliegenden Organisation zu berücksichtigen. Trotzdem ist der Artbegriff kein reines Gedankenprodukt oder rein nominalistisch ohne echte Objektbezogenheit, sondern der Inbegriff einer ihm zugrundeliegenden Realität. Er ist keine künstlich gebildete Fiktion, sondern ein „Universale cum fundamento in re“ und gegenüber den übergeordneten systematischen Kategorien (Gattung, Familie, Ordnung, Klasse) der merkmalsreichste Begriff. „Mendelnde Populationen sind“, wie Dobzhanski (1953) mit Recht sagt, „raum-zeitliche Objekte und können deshalb als ‚real‘ oder ‚objektiv‘ bezeichnet werden.“

Die endlosen, bis zum Augenblick andauernden lebhaften Diskussionen über den Artbegriff machen nur zu deutlich, daß es eine allgemein befriedigende und

zutreffende Definition tatsächlich nicht gibt. Das ist eigentlich nicht anders zu erwarten. Infolge der intraindividuellen und interindividuellen Variabilität gibt es nämlich, wie Wacholder (1952) sagt, „im Gegensatz zur unbelebten Natur für jedes Lebewesen und für jede Art von Lebewesen nicht nur ein einziges richtiges und wahres Maß aller Merkmale, sowohl der morphologischen als auch der physiologischen, sondern für jedes Merkmal gibt es eine ganze Reihe völlig gleichwertiger Größen“. Ob die Nichtkreuzbarkeit bzw. uneingeschränkte Fruchtbarkeit, das gleichartige genetische Erbe oder das gleichartige Erscheinungsbild als „wesentlich“ angesehen werden muß, beurteilen die Forscher unterschiedlich, so daß die Abgrenzung der Arten vielfach auf dem „Taktgefühl“ der Systematiker oder auf dem „Fingerspitzengefühl“ der Genetiker beruht. Als Folge davon wird die Anzahl der Arten einer Gattung häufig recht verschieden angegeben. Man versteht, daß Simpson (1959) betont, es sei tatsächlich unmöglich, „das Wort ‚Spezies‘ in einer Weise zu definieren, die sowohl theoretisch annehmbar als auch praktisch ohne Zweideutigkeit auf alle Fälle anwendbar ist. Schon Darwin (1859) hat deshalb auf eine Definition dessen verzichtet, was im Mittelpunkt seines Werkes ‚The origin of species‘ steht, und geäußert: ‚Keine einzige Definition hat alle Naturwissenschaftler befriedigt, aber jeder weiß verschwommen, was er meint, wenn er von einer Art spricht‘.“

Morphospezies

Eine 250jährige Erforschung der Art hat deren Vielgestaltigkeit und Widersprüchlichkeit zutage gebracht. Man braucht sich deshalb nicht zu wundern, daß es verschiedene Speziesbegriffe gibt, die dem jeweiligen Gegenstand angemessen sind, also heuristisch oder regulativ verwendet werden, dem Gefundenen entsprechend immer mehr und genauer zugeschliffen. Die nächstliegende und wohl auch relativ einfachste Methode, um Arten auszugliedern, besteht im Vergleich sichtbarer, gestaltlicher Merkmale. Man gewinnt auf diesem Wege den statischen, typologischen Artbegriff, dessen Kriterium im Grad der morphologischen Differenz gegeben ist. Die Mehrzahl der Arten ist mit seiner Hilfe aufgestellt worden. Die Systematiker benutzen immer wieder die morphologischen Kennzeichen, um die heute lebenden Pflanzen und Tiere taxonomisch zu erfassen. Für den Paläontologen stellen sie meist die einzigen Merkmale dar, die sich an einem fossilen Skelett, an einzelnen Knochen- und Schalenstücken oder an natürlichen Abdrücken feststellen lassen. Die auf diese Weise ausgegliederten Arten nennt man „morphologische Arten“ oder „Morphospezies“. Es wäre ein idealer Zustand, ließen sich die in der Natur vorhandenen Arten samt und sonders durch äußere, sichtbare, gestaltliche Kriterien klar und eindeutig von anderen unterscheiden. Aber morphologische Besonderheiten sind nur, wie Cain (1959) sagt, „ein allgemeiner, nicht ein untrüglicher Führer, um Arten gegeneinander abzugrenzen“. Es gibt nämlich im-

mer wieder Individuen, die mehr oder weniger vom „Normalen“ abweichen. Man kennzeichnet sie als „Varietäten“, „Aberrationen“, „Exotypen“ oder „Mißbildungen“, wodurch aber die morphologische Begrenzung der Art unscharf wird.

Es gibt auch zahlreiche „Zwillingsarten“ („sibling species“, „Dualspezies“), besonders bei Insekten und Lurchen, über deren gestaltliche Ähnlichkeit man immer wieder verblüfft ist. Sie lassen sich auf Grund morphologischer Kriterien kaum unterscheiden. Es bedarf erst eingehender Untersuchungen, wie sie z. B. am Studienobjekt der Genetiker, der Fruchtfliege („*Drosophila*“), fortlaufend vorgenommen werden, um sie als eigenständige Arten zu erkennen. So verhalten sich die beiden Zwillingsarten „*Drosophila pseudobscura*“ und „*D. persimilis*“ in genetischer Hinsicht, in der Brutbiologie, Ökologie und einigen physiologischen Momenten einwandfrei als gute Arten, obwohl sie einander derart gleichen, daß man Jahre hindurch ihre Identität annahm. Außerdem ließen sich Unterschiede im täglichen Tätigkeitsrhythmus, in der Lichtreaktion, im Zeitpunkt der Geschlechtsreife und manchen anderen ökologisch-physiologischen Merkmalen nachweisen. Das deutlichste Unterscheidungsmerkmal genetischer Art liefert bei ihnen das Y-Chromosom. Es ist bei „*D. pseudobscura*“ J-förmig, bei „*D. persimilis*“ dagegen V-förmig gestaltet. Wir haben also hier und in vielen andern Fällen das Phänomen, daß sich artliche Verschiedenheit im Genotyp nicht oder nur wenig im äußeren Erscheinungsbild ausprägt. Hier reicht der Begriff der Morphospezies zur scharfen Erfassung einer Art nicht mehr aus.

Biospezies

Legt man sexualbiologische Tatsachen, vor allem die Möglichkeit oder Unmöglichkeit geschlechtlicher Fortpflanzung zugrunde, so gewinnt man zur Unterscheidung von Arten ein tiefer greifendes Kriterium, das eine biologische Definition der Art ermöglicht und näher an das Wesen der Art heranführt. Es sind die Formengruppen mit echter geschlechtlicher Fortpflanzung, die von allen andern Gruppen genetisch isoliert sind, sich also nicht mit ihnen fruchtbar kreuzen, die sogenannten „Biospezies“. Morphologische Unterschiede interspezifischer und intraspezifischer Art spielen bei ihnen keine Rolle. Sie können vorhanden sein oder auch fehlen. So sind die beiden vorher erwähnten Zwillingsarten „*Drosophila pseudobscura*“ und „*D. persimilis*“ echte Biospezies. Weil morphologische Kriterien nicht entscheidend sind – Biospezies können zwar Morphospezies sein, brauchen es aber nicht zu sein – lassen sich Biospezies für gewöhnlich erst nach mühsamer Forschungsarbeit eindeutig als solche nachweisen. Sie werden heute als die wirklichen Arten unter den rezenten Tier- und Pflanzengruppen betrachtet. Man definiert sie als „Gruppen von tatsächlich oder potentiell sich kreuzenden natürlichen Populationen, die in sexueller Hinsicht von andern derartigen Gruppen isoliert sind“ (Mayr 1957). Wesentlich ist für die „Biospezies“ die tatsächliche oder

potentiell genetische Beteiligung aller ihrer Mitglieder an der Erzeugung der nächsten Generation bzw. am gemeinsamen Erbgutreservoir („gene pool“).

Auch diese Definition der Biospezies ist weit davon entfernt, umfassend zu sein. Sie läßt sich nur dann anwenden, wenn die allopatrischen Populationen, die ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Formen, die Agamospezies und der Zeitfaktor, besonders die „Paläospezies“, außer acht gelassen werden. Tatsächlich bezieht sich der Begriff der Biospezies allein auf natürliche Populationen mit sexueller Fortpflanzung, die praktisch gleichzeitig in der historischen Gegenwart oder auf dem gleichen Zeithorizont auftreten. Dieser Zeitraum, etwa die Fortpflanzungsperiode eines oder weniger Jahre, dürfte das Zeitmaß für die Beurteilung einer biologischen Art darstellen. Auf diesem Zeithorizont lassen sich „horizontale Arten“ unterscheiden. Die Arten der vergangenen geologischen Perioden scheiden aus, weil an ihnen das Kriterium der tatsächlichen oder potentiellen genetischen Beteiligung aller ihrer Individuen an der Erzeugung der nächsten Generation wegen ihres fossilen Zustandes nicht erkennbar ist.

Der Begriff der „Biospezies“ wird schwierig und unscharf, sobald man die „Arten“ einbezieht, die verschiedene, nicht aneinandergrenzende Wohngebiete einnehmen. So haben viele unserer paläoarktischen Säugetiere (Elch, Edelhirsch, Wisent, Braunbär, Biber) in Nordamerika entsprechende Vertreter, die man zwar herkömmlicher Weise als besondere Arten bezeichnet, aber mit Recht auch als Glieder eines einzigen, weitgehenden Rassenkreises auffassen könnte, weil sie ihre gegenseitige Fruchtbarkeit zumeist nicht verloren haben. Da sind weiter die zahllosen Fälle von Organismengruppen, die zwar in der Natur an den Kontaktstellen keine Bastarde bilden, sich aber im Laboratorium kreuzen lassen. Was ist bei der Aufstellung der Biospezies entscheidend? Das Verhalten der Organismen in der Natur oder im Laboratorium? Kann und darf gelegentliche oder selten auftretende, beschränkte Bastardbildung in den Kontaktzonen unberücksichtigt bleiben, besonders wenn solche Bastarde oder deren Nachkommen unfruchtbar sind? Man sieht, das Prinzip der genetischen oder fortpflanzungsmäßigen Isolation erweist sich beim Aufstellen von Biospezies nicht als so eindeutig und klar, wie es zunächst scheinen möchte. Es dürfte deshalb bei der Artbestimmung und Artdefinition kaum ohne Kompromisse abgehen.

Agamospezies

Die ungeschlechtlich oder „unelterlich“ sich vermehrenden (apomiktischen) Organismengruppen ordnen sich der biologischen Definition der Art nicht ein, ja die Asexualität ist, wie Mayr (1957) sagt, „das schlimmste und fundamentalste Hindernis eines biologischen Artbegriffes. Bei wirklich asexuellen Organismen gibt es keine ‚Populationen‘ in dem Sinne, in dem dieser Terminus bei sexuellen Arten angewandt wird, noch kann eine ‚fortpflanzungsmäßige Isolation‘ geprüft wer-

den“. Es gibt Pflanzen, die sich selbst befruchten oder bei denen es zu keiner Verschmelzung der männlichen und weiblichen Gameten beim Befruchtungsvorgang mehr kommt; Tiere, die sich durch Knospung oder auf parthenogenetischem Wege, d. h. durch unbefruchtete Eier, vermehren. Gewiß schalten manche parthenogenetisch sich fortpflanzende Formen von Zeit zu Zeit einen echten Befruchtungsvorgang ein, häufig mit dem Beginn der ungünstigen Jahreszeit. Zahlreiche andere vermehren sich aber rein parthenogenetisch oder ungeschlechtlich, weil sie keine Männchen mehr ausbilden oder nur Männchen mit verkümmertem oder funktionslos gewordenem Geschlechtsapparat.

Bei apomiktisch und obligatorisch parthenogenetisch sich vermehrenden Organismen und Organismengruppen sind niemals zwei Individuen für die Erbanlagen eines dritten verantwortlich. Jedes neue Einzelwesen hat hier nur ein Elternteil und nicht zwei und ist, wie Ross (1962) sagt, „eine unabhängige evolutive Linie im Gegensatz zur Situation in einer bisexuellen Art, bei der das gesamte System der Gene austauschenden Population die evolutive Linie darstellt“. Gliedert man auch bei ungeschlechtlich sich vermehrenden Organismengruppen „Arten“ aus, so sind diese „Arten“ etwas ganz anderes als „Biospezies“. Fehlt doch gerade das entscheidende Kennzeichen, daß sich nämlich die Angehörigen der Art in fortwährendem Gen-Austausch befinden und so jedes Individuum zum Ausbau des gemeinsamen Erbgutreservoirs („gene pool“) der betreffenden Population beisteuert. Um diesen wesentlichen Unterschied hervorzuheben, bezeichnet man Populationen ungeschlechtlich sich fortpflanzender Organismen als „Agamospezies“. Sie stellen einen großen Teil der aus der Systematik bekannten „schwierigen Gruppen“ und lassen sich nur durch Kriterien morphologischer, physiologischer und ökologischer Art unterscheiden.

Paläospezies

Ein Speziesbegriff besonderer Eigenart liegt vor, wenn man durch stammesgeschichtliche Zeitkörper oder Phyla, wie sie die aus der Paläontologie bekannten kontinuierlichen, in der Zeit sich fortentwickelnden Deszendenzreihen darstellen, auf bestimmten Zeithorizonten Schnitte führt und die Organismen mit ihrem auf diesem Stadium erreichten morphologischen Differenzierungsniveau von anders geprägten Formen, die zu einem früheren oder späteren Zeitpunkt lebten, als Arten scheidet. Die auf diese Weise ausgegliederten „vertikalen Arten“ oder „Paläospezies“ lassen sich nur durch morphologische Merkmale bestimmen. Es sind Morphospezies, weil sich der Fortpflanzungszusammenhang innerhalb einer Paläospezies bzw. die zeugungsmäßige Trennung von anderen Paläospezies des gleichen Horizontes – beides gehört zum Begriff der Biospezies – bei vorzeitlichen Organismen praktisch nicht nachweisen läßt. Da außerdem zwischen den aufeinanderfolgenden Paläospezies einer Deszendenzlinie keine naturgegebenen, deut-

lichen Grenzen vorhanden sind, stellen sie sich notwendig als mehr oder weniger willkürlich herausgegriffene Teile des sich kontinuierlich entwickelnden und differenzierenden lebendigen Zeitkörpers, des Phylums, dar. Der Begriff der Paläospezies ist deshalb bis zu einem gewissen Grade ein Kompromiß zwischen der theoretischen Notwendigkeit, die ununterbrochen ablaufenden Entwicklungsvorgänge jeder einzelnen Deszendenzreihe darzustellen, und der Notwendigkeit, die fossilen Organismen in einem annähernd natürlichen System und dessen hierarchischen Aufbau einzuordnen.

Monotypische und polytypische Arten

Die für das Lebendige so charakteristische individuelle und gruppentypische Variabilität macht sich auch innerhalb der Arten sehr stark bemerkbar. Es gibt Arten, die sogenannten „monotypischen Arten“, die in ihrem Erscheinungsbild eine so erstaunliche Gleichförmigkeit zeigen, daß sich später gefundene Individuen an Hand des ersten, genau beschriebenen und in der Sammlung als „Type“ aufbewahrten Exemplars sofort als Angehörige dieser Art erkennen lassen. Monotypische Arten sind aber in der Minderheit. Die weitaus größte Zahl ist polytypisch, d. h. von einer erstaunlichen Variabilität gekennzeichnet, die sich in Rassen, Unterassen, Exotypen und Aberrationen von wenigen bis zu vielen manifestiert. Man spricht z. B. von Wald-, Wiesen- und Steppenformen, von Berg- und Talformen, von Süßwasser- und Brackwasserformen einer Art oder von Parasitenrassen entsprechend den verschiedenen Tier- und Pflanzenformen, die als Wirte dienen. Sobald genügend reiches Material aus aller Welt vorhanden ist, stößt man immer wieder auf dieses Phänomen der polytypischen Arten mit einem bisweilen erheblichen Differenzierungsgefälle zwischen den am extremsten abweichenden Vertretern. Manche enthalten sogar Formen, die sich im Erscheinungsbild weit stärker unterscheiden als nahe verwandte Arten.

So wird verständlich, daß man zahlreiche Populationen, die als echte Arten beschrieben wurden, später als sich nur auffällig voneinander unterscheidende Rassen erkannte. Tatsächlich verringerten sich die etwa 19 000 als echte Arten registrierten Vogelgruppen der Welt (im Jahre 1909) durch das Gruppieren in polytypische Arten auf 8600 (im Jahre 1951), obwohl seitdem noch Hunderte von Arten entdeckt wurden. Einige Tausend „Arten“ eurasiatischer Säugetiere schrumpften auf etwa 700 zusammen. Auf diese Weise ist in der Systematik, wie Kleinschmidt einmal sagte, eine regelrechte Holzfällerarbeit geleistet worden, durch die der Wald mit der verwirrenden Fülle sogenannter „Arten“ bis auf einzelne starke Stämme, die wirklichen Arten oder übersichtlichen Rassenkomplexe, aufgelichtet wurde.

Ein Großteil der heute anerkannten Arten stellen polytypische Arten im Sinne von „Formenkreisen“ (Kleinschmidt) oder „Rassenkreisen“ (Rensch) dar. Sie glie-

dern sich in mehr oder weniger zahlreiche Formengruppen oder Rassen, die meist miteinander vikariieren, d. h. einander geographisch ersetzen. So hat z. B. Westeuropa „seine Rabenkrähe“ und Osteuropa „seine Nebelkrähe“.

Die Grenze verläuft von Schottland über Dänemark, Mitteldeutschland (Elbelinie), Österreich über die Alpen bis in die Nähe von Genua. Beider Brutgebiete schließen sich geographisch aus. Trotzdem sind beide, „der graue Ostelbier und der schwarze Westelbier, nur Rassen, gleichsam Maskeraden desselben Formenkreises. Sie vertreten sich geographisch“ (Kleinschmidt 1926). Ihre Vertreter sind aber praktisch oder potentiell miteinander fortpflanzungsfähig. Es finden nämlich innerhalb eines Bastardgürtels, dessen Breite zwischen 50 und 250 km schwankt, Paarungen statt, wenn auch nur gelegentlich.

Die Kohlmeise („*Parus major*“) besiedelt ein weitgedehntes, elliptisch ausgezogenes Verbreitungsgebiet, das sich über einen Großteil der eurasiatischen Festlandsmasse von Europa bis an die Küsten des Pazifischen Ozeans erstreckt. In diesem riesigen Lebensraum, in dem allein die innerasiatischen Wüsten und Halbwüsten unbesiedelt bleiben, haben sich etwa 15 unterscheidbare Rassen ausgebildet, die einander geographisch meist gegenseitig ersetzen oder vertreten und deren Werden in der Zeit ziemlich verwickelt gewesen sein muß. Sie werden in drei Hauptgruppen zusammengefaßt und gegliedert: die gelbbäuchige und grünrückige „major“-Gruppe (Europa, südliches Sibirien bis an die pazifische Küste des Amurgebietes), die weißbäuchige und graurückige „cinereus“-Gruppe (Südasiens: Afghanistan, Indien, Hinterindien, Indonesien) und die weißbäuchige und grünrückige „minor“-Gruppe (Ostasiens: Innere Mongolei, Korea, Japan, Amurgebiet). Diese drei Formengruppen bilden in den Kontaktzonen im Iran („major“- „cinereus“-Gruppe), in China („cinereus“- „minor“-Gruppe) und auch – entgegen früheren Berichten – im Amurgebiet („minor“- „major“-Gruppe) Bastardpopulationen aus. Rassen- oder Formenkreise sind also echte Biospezies.

Die Rassenbildung ist eine außerordentlich verbreitete Erscheinung. Nach Rensch (1954) bilden z. B. die Singvögel des paläarktischen Gebietes 1715 Rassen in 363 Rassenkreisen neben 153 nicht variierenden Arten, die europäischen Reptilien 205 Rassen in 54 Rassenkreisen (bis zu 24 Rassen pro Rassenkreis) neben 50 nicht variierenden Arten, die Laufkäfergattung „*Carabus*“ in Europa 366 geographische Rassen in 62 Rassenkreisen neben 27 geographisch nicht variierenden Arten. Auch von den Säugetieren Europas sind zahlreiche Rassen und Rassenkreise bekannt².

² Man hat versucht, auf genetisch-chromosomaler Basis Kriterien zur Unterscheidung von Rassen und Arten zu gewinnen, zumal morphologische Kriterien vielfach nicht ausreichen. Besonders das Studium und der Vergleich der Chromosome in der Metaphase, eines Stadiums der Mitose, das sich technisch relativ leicht untersuchen läßt, sollte in die Zusammenhänge Einsicht bringen. Die Metaphase-Chromosome variieren jedoch bei nahe verwandten Arten nach Zahl, Größe und Form von starker Ähnlichkeit bis zu auffälliger Unähnlichkeit. Hinzu treten dann noch mehr oder weniger zahlreiche strukturelle Verschiedenheiten der Chromosome, so daß auf diesem Wege kein Kriterium für eine eindeutige Unterscheidung von Arten, von Arten und Rassen und von Rassen gewonnen werden kann, selbst nicht bei so günstigen Objekten wie „*Drosophila*“, deren Riesenchromosome sogar Inversionen zu erkennen gestatten.

Sympatrische und allopatrische Arten

Zahllose Arten kommen im gleichen Gebiet zusammen vor, das heißt, ihre Lebensräume oder Verbreitungszonen überlappen bzw. decken sich. In diesen Fällen spricht man von „sympatrischen Arten“. Sie leben so nahe beieinander, daß Paarungsversuche stattfinden können, und gestatten, je nachdem eine Paarung eintritt oder nicht, Schlüsse auf ihre verwandtschaftliche Stellung und ihren Artcharakter. Meist erweisen sie sich als klar unterscheidbare Gruppen, innerhalb derer zwar Kreuzungsprodukte normal entstehen, nicht aber zwischen ihnen. So leben in manchen Gegenden Kohlmeise, Blaumeise, Tannenmeise und Weidenmeise oder auch eng verwandte Schmetterlinge wie Kohl-, Rüben- und Rübsaat-(Hecken-)Weißling zusammen, ohne sich miteinander zu kreuzen. Solche nahe verwandten sympatrischen Arten unterscheiden sich in zahlreichen morphologischen, physiologischen und vor allem Verhaltensmerkmalen, z. B. in der Körperhaltung bei Bewegung und Ruhestellung, Lautgebung, Balzverhalten, Fluchtverhalten, Nahrungswahl, Auswahl der Nistplätze und des Nistmaterials. Doch gibt es nach Cain (1959) „alle möglichen Übergänge morphologischer Unterscheidbarkeit innerhalb von Gruppen eng verwandter sympatrischer Arten“. Gleiches gilt auch von den allopatrischen Arten, die räumlich stets so vollkommen getrennt sind, daß jegliche Kreuzung, selbst wenn sie zwischen zwei nahe verwandten Formengruppen möglich und fruchtbar wäre, natürlicherweise unterbunden bleibt.

Die Art als räumlich-zeitliches Phänomen

Bei der Bildung der soeben besprochenen Artbegriffe, insbesondere der Morpho-, Bio-, Agamo- und Paläospezies, spielen nicht nur Kreuzungs-Daten (etwa bei der Aufstellung der Biospezies) und Vergleichs-Daten (bei der Morpho-, Agamo- und Paläospezies) eine Rolle, sondern auch Raum und Zeit. Bei der Biospezies, besonders in der Erscheinungsform der polytypischen Art, steht der Raumfaktor, das heißt, die geographische Verbreitung und Isolierung, sehr stark im Vordergrund, während bei der Paläospezies der Zeitfaktor ein entscheidendes Element darstellt. Beide Faktoren haben auf die Arten in der Natur Einfluß genommen und beeinflussen sie auch in der Gegenwart. Arten sind deshalb räumlich-zeitliche Phänomene oder historisch-räumliche Wirklichkeiten. Sie erweisen sich sowohl als etwas Dynamisches, etwas, das in der Zeit geworden ist und wird, und zugleich auch als etwas Statisches. Sie stellen Zustände dar, in denen durch Abstimmung der Gene aufeinander eine ausgeglichene „Genbalance“ hergestellt ist, so daß eine harmonische Entwicklung in Zeit und Raum erfolgen kann.

Jede Art läßt sich infolgedessen sowohl statisch als auch dynamisch definieren. Jedoch bleibt jede dieser beiden Definitionen notwendig einseitig und wird dem gesamten Befund nicht gerecht. Beide Aspekte in einer scharfen Artdefinition zu

vereinen erscheint nicht möglich, obwohl erst eine solche Definition einen vollständigen und umfassenden Begriff der Art formulieren würde. Das liegt wohl letztlich darin begründet, daß das Statische und Dynamische (Sein und Werden) komplementär einander gegenüberstehen. Es gelingt deshalb nicht, in der Systematik die Arten statisch-dynamisch zu definieren. Sobald man eine Art, auch eine polytypische, in ihren Merkmalen und ihrer genetisch-geographischen Isolation beschreibt, wird sie zu etwas Statischem, das ihr Werden unberücksichtigt läßt. Legt man dagegen den Akzent auf die Phylogenese der Art, also auf ihren in der Zeit abgelaufenen Werdegang, dann beginnen die morphologischen Merkmale und die ausbalancierten genetischen Zustände der Populationen an Schärfe zu verlieren oder ganz zu verschwinden. Die zur Herausarbeitung der Eigenart und Merkmalskombination einer Art verwendeten Begriffe eignen sich nicht für das Erfassen der in der Zeit ablaufenden dynamischen Vorgänge. Es liegt also an „dem eminent historischen Wesen der Art“, wie Schwarz (1960) sagt, „daß eine Definition, die gleichzeitig sozusagen ein Rezept zur Unterscheidung der Arten liefert, nicht möglich ist“. Oder anders ausgedrückt: Eine Art als Population kann nur solange scharf abgegrenzt werden, als sie nicht „als Chronotyp und überhaupt nicht als historisches Wesen“ betrachtet wird. Die Zeit muß als stillstehend, das heißt, das genetische Erbe der Art als unveränderlich, aber auch die Einflüsse der Umwelt als konstant gedacht werden.

Ein solcher „zeitloser Querschnitt“ entspricht natürlich nicht der Wirklichkeit, weil es ein unveränderliches Erbgut in einer Population und eine unveränderliche Umwelt in der Natur nicht gibt. Der ausgeprägte Polymorphismus und der komplexe genetische Aufbau der Art, aber ebenso auch die außerordentlich reichen und vielfältigen Einflüsse der Umwelt, die vom Klima und Bodenrelief, von der Bodenart und Ernährungsbasis und den Wasserverhältnissen, weiter von andern Organismen und deren Verhaltensweisen, von tier- und pflanzensoziologischen Gegebenheiten, von der Populationsgröße und Populationsverbreitung ausgehen, sind nämlich in dauernder Veränderung begriffen. Jede Art hat auf jedem beliebigen Zeithorizont ein dynamisches Verbreitungsgebiet, eine dynamische Populationsdichte und eine dynamisch-genetische Konstitution und steht unter dem Einfluß einer dynamischen Umwelt. Die dynamische Betrachtung zieht gerade diese Veränderlichen als wesentliche Elemente in die Untersuchung ein und macht damit einsichtig, warum es „fertige“ und „werdende“, aber auch „gute“ und „schlechte“ Arten gibt und geben muß. Aber damit sind wir schon beim Problem der Entstehung der Arten, über die in einem eigenen Beitrag gesprochen werden muß.