

Paul Overhage SJ
Die Entstehung der Art

Bei der kausalen Erforschung der Organismengeschichte steht die Frage nach der Entstehung der Arten im Mittelpunkt. Diese Tatsache bringt schon Darwin (1859) im Titel seines Hauptwerkes „The origin of species“ klar zum Ausdruck, obwohl er sich in seinen Darlegungen fast ausschließlich mit den allgemeinen Problemen der Evolution beschäftigt. Hinter dem Wort „Artentstehung“ verbergen sich zwei verschiedenartige biologische Vorgänge. Kausal betrachtet ist es nämlich etwas anderes, wenn sich eine Population, wie sie jede Art darstellt, im Lauf der Zeit als ganze wandelt, als wenn sie sich in zwei oder mehr Populationen spaltet, die sich dann getrennt voneinander zu unterschiedlichen Merkmalsprägungen weiterentwickeln. Im ersten Fall spricht man von „phyletischer Evolution“, im zweiten von „Speziation“ oder „Artvervielfältigung“. Diese unterschiedlichen Weisen der Artentstehung sind heute erkannt und anerkannt.

Phyletische Evolution

Eine Biospezies als Fortpflanzungsgemeinschaft mit fortwährendem Gen-Austausch zwischen ihren Individuen wandelt ständig ihre geno- und phänotypischen Merkmale durch immer erneut stattfindende Rekombination und durch immer wieder auftretende Mutationen verschiedenster Art, die sich durch Paarung der Individuen allmählich über die gesamte Population verbreiten. Dadurch modifiziert die Art als ganze ihren auf einem bestimmten Zeithorizont vorhandenen charakteristischen Merkmalskomplex. Es baut sich ein neuer, andersartiger auf, der sich vom ursprünglichen durch Differenzen unterscheidet, die als Artunterschiede gewertet werden können. Durch diesen Wandlungsprozeß der phyletischen Evolution entstehen deshalb nach entsprechenden Zeitintervallen neue „vertikale Arten“ oder „Paläospezies“, die in ihrer Aufeinanderfolge die Stammlinie oder das Phylum der sich wandelnden Populationen darstellen und deren morphologischen Trend zum Ausdruck bringen.

Hürzeler (1962) hat ein schönes, instruktives Beispiel aus der Fossilgeschichte bestimmter hasenartiger Nagetiere, der Ochontinidae aus dem Tertiär, vorgelegt, das im Schema veranschaulicht ist. Der älteste bekannte Vertreter, die Form A, zeigt am Kronenmuster seiner vorderen Prämolaren eine charakteristische Gestaltung (1). Lange Zeit waren aus den nachfolgenden Schichten des Oligozän und Miozän keine weiteren Formen dieser Gruppe bekannt. Erst aus dem Oberen Miozän (Oberes Vindobonien) lag wieder ein Vertreter, „Prolagus“, vor. Vergleicht man die Kronenmuster dieser beiden, so erscheinen sie so verschieden, daß die Paläontologen sie verschiedenen Gat-

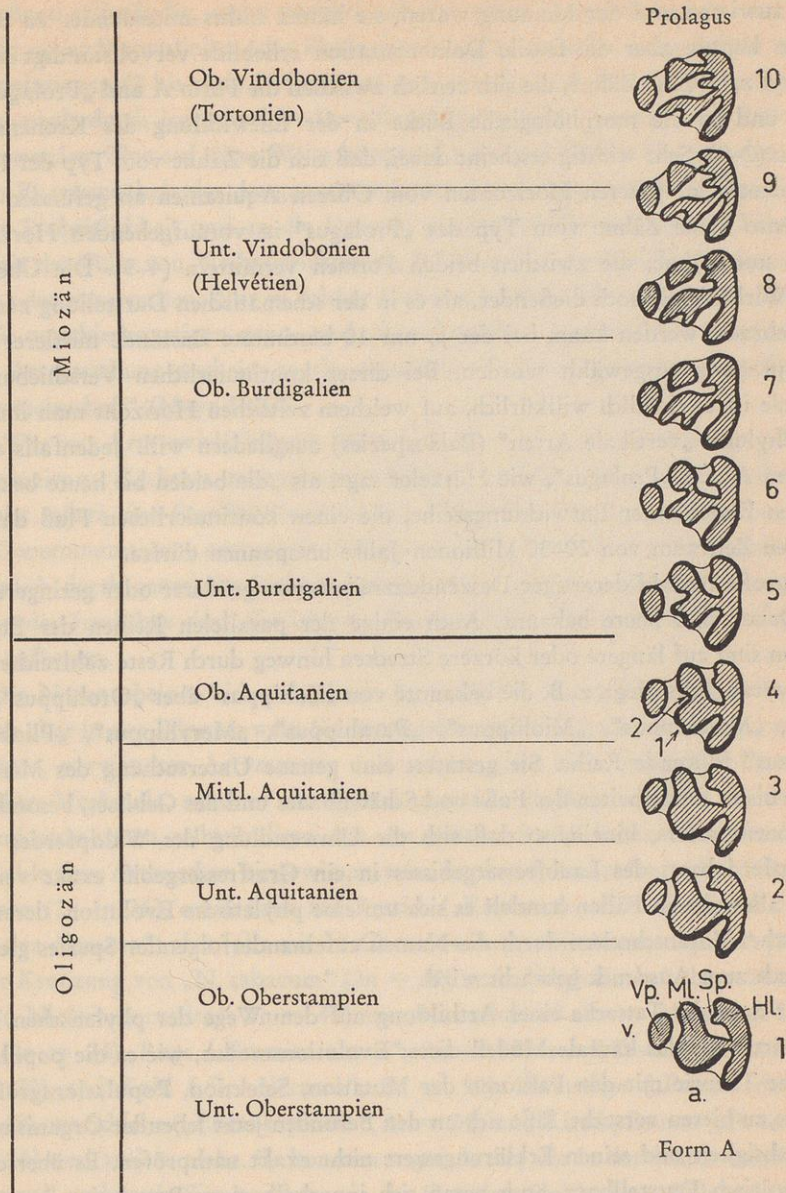


Abb.: Evolution des Kauflächen-Musters des vorderen Prämolaren bei fossilen Vertretern aus der Gruppe der hasenartigen Nagetiere während des Oligozän und Miozän von einer Form A bis zu „Prolagus“. Erklärung im Text. Schwarz = Zahnschmelz; gestreift = Zahnbein (Dentin); weiß = Zahnzement; v. = vorn; a. = außen; Hl. = Hinterlobus; Ml. = Mittellobus; Sp. = Sporn (an der Vorderseite des Hinterlobus); Vp. = Vorderpfeiler. Vor dem Jahre 1935 waren allein die beiden Zähne von Form A (1) und von „Prolagus“ (10) bekannt. Seither sind durch Funde zahlreiche Zähne der Formen 2 bis 9 hinzugekommen. (Nach Hürzeler 1962.)

tungen zuwiesen und der Meinung waren, sie hätten nichts miteinander zu tun. Inzwischen konnte aber die fossile Dokumentation erheblich vervollständigt werden. Man fand zahlreiche Zähne, die sich zeitlich zwischen die Form A und „Prolagus“ einordnen und so die morphologische Lücke in der Entwicklung des Kronenmusters schließen (2–9). Sehr wichtig erscheint dabei, daß sich die Zähne vom Typ der Form A (1–3) niemals in späteren Horizonten vom Oberen Aquitanien ab gefunden haben, und ebenso keine Zähne vom Typ des „Prolagus“ in voraufgehenden Horizonten, sondern nur Zähne, die zwischen beiden Formen vermitteln (4–9). Die Übergänge sind in Wirklichkeit noch fließender, als es in der schematischen Darstellung zum Ausdruck gebracht werden kann, bei der ja nur 10 bestimmte Zustände mittlerer Merkmalsausprägung ausgewählt wurden. Bei dieser kontinuierlichen Verschiebung der Merkmale ist es ziemlich willkürlich, auf welchem zeitlichen Horizont man innerhalb dieses Phylums „vertikale Arten“ (Paläospezies) ausgliedern will. Jedenfalls erscheinen Form A und „Prolagus“, wie Hürzeler sagt, als „die beiden bis heute bekannten äußersten Enden einer Entwicklungsreihe, die einen kontinuierlichen Fluß darstellt“ und einen Zeitraum von 20–30 Millionen Jahre umspannen dürfte.

Eine große Anzahl derartiger Deszendenzreihen von größerer oder geringerer zeitlicher Dauer sind heute bekannt. Auch einige der parallelen Reihen der Equiden-evolution sind auf längere oder kürzere Strecken hinweg durch Reste zahlreicher Individuen vorzüglich belegt, z. B. die bekannte von „Eohippus“ über „Orohippus“, „Epihippus“, „Meshippus“, „Miohippus“, „Parahippus“, „Meryhippus“, „Pliohippus“ zu „Equus“ führende Reihe. Sie gestattet eine genaue Untersuchung des Merkmalswandels bis in Einzelheiten des Fuß- und Schädelbaues und des Gebisses, besonders des Zahnkronenmusters, hinein, so daß sich die Umwandlung des Waldpferdes in das Steppenpferd bzw. des Laubfressergebisses in ein Grasfressergebiß exakt verfolgen läßt. In allen diesen Fällen handelt es sich um eine phyletische Evolution, deren morphologisches Voranschreiten durch die Namen aufeinanderfolgender Spezies gleichsam symbolisch zum Ausdruck gebracht wird.

Sosehr auch die Tatsache einer Artbildung auf dem Wege der phyletischen Evolution erhärtet ist, das kausale Modell dieses Evolutionsmodus, wie es die populationsgenetische Theorie mit den Faktoren der Mutation, Selektion, Populationsgröße und Isolation zu bieten versucht, läßt sich an den Befunden jetzt lebender Organismen auf seine Richtigkeit und seinen Erklärungswert nicht exakt nachprüfen. Es überschreitet alles empirisch Feststellbare, auch wenn sich innerhalb einer Population bzw. polytypischen Art nachweislich ständig Wandlungsvorgänge vollziehen.

Speziation durch Polyploidie

Bei der „Speziation“ vollzieht sich eine Vervielfältigung der Art oder das Aufspalten einer einzigen Art oder eines Erbgutreservoirs (gene pool), wie es jede Art enthält, in mehrere, voneinander getrennte Fortpflanzungsgemeinschaften, die sich dann

anschließend selbständig, meist parallel nebeneinander weiterentwickeln und so zum Ausgang neuer Stammlinien oder Phyla werden. Das erscheint nur möglich, wenn die Teilpopulationen (2 bis viele Individuen) voneinander und von der Ausgangspopulation genetisch durch irgendwelche Fortpflanzungsbarrieren innerer oder äußerer Art isoliert werden. Nur auf diese Weise können die starken Kräfte überwunden werden, die den Zusammenhalt der Ausgangspopulation durch unbeschränkten Gen-Austausch und die Einheitlichkeit und an die Umwelt angepaßte Harmonie dieses Erbgutreservoirs mit der Fülle von Wechselwirkungen, Rückkopplungen und Kanalisierungen bedingen oder verursachen. Nur in solcher Isolierung lassen sich selbständige Populationen mit verschiedenartigen geno- und phänotypischen Merkmalskombinationen aufbauen. Artentstehung erscheint so als „genetische Verfestigung einer neuen Fortpflanzungsgemeinschaft“ (Mayr 1957).

Ein Weg zur Artvervielfältigung führt über die Genommutationen bzw. die Polyploidie meist zu direktem, momentanem Erfolg¹. Es bildet sich nämlich in diesen Fällen meist sofort eine Sterilitätsbarriere gegenüber der Ausgangspopulation, weil die durch Genommutationen entstandenen Bastarde von den diploiden Ausgangsformen für gewöhnlich durch genetische Isolationsmechanismen getrennt und deshalb nicht mehr miteinander fruchtbar sind. Sie können deshalb sofort eine neue, selbständige Population aufbauen.

In der Natur scheinen sich polyploide Bastarde bei Tieren kaum zu finden, um so häufiger aber in der Pflanzenwelt. Sie entstanden vielfach durch Kreuzung zweier verschiedener, verwandter Artvertreter und zeigen nicht eine bloße Kombination der elterlichen Merkmale, sondern ein eigenes typisches Erscheinungsbild. Sie tragen das Gewand einer neuen, selbständigen Art. An anderer Stelle² haben wir auf solche allopolyploide neue Arten schon hingewiesen, wie „*Raphanobrassica*“ mit (diploid) 36 Chromosomen ($2n = 36$), entstanden auf Rettich („*Raphanus sativus*“) mit 18 und Kohl („*Brassica oleracea*“) ebenfalls mit 18 Chromosomen, „*Nicotiana digluta*“ ($2n = 72$) aus der Kreuzung von „*N. tabacum*“ ($2n = 48$) und „*N. glutinosa*“ ($2n = 24$), Bauerntabak („*Nicotiana rustica*“, $2n = 48$) aus „*N. undulata*“ ($2n = 24$) und „*N. paniculata*“ ($2n = 24$), Raps („*Brassica napus*“, $2n = 38$) aus Rübsen („*Br. campestris*“, $2n = 20$) und Kohl („*Br. oleracea*“, $2n = 18$), Zwetschge („*Prunus domestica*“, $2n = 48$) aus Schlehe („*Prunus spinosa*“, $2n = 32$) und Kirschpflaume („*P. cerasifera*“, $2n = 16$) und andere mehr. Es konnten sogar Arten, die in der Natur existieren, experimentell nachgeschaffen werden, wie der Gemeine Hohlzahn („*Galeopsis tetrahit*“, $2n = 32$) durch Kreuzung von „*G. pubescens*“ und „*G. speciosa*“, beide mit 16 Chromosomen.

Allopolyploide Vorgänge haben bei der Artentstehung sicher eine erhebliche Rolle gespielt, wenn auch nur innerhalb des Rahmens einer Gattung, deren Artenreichtum

¹ Vgl. P. Overhage, Mutation. Änderung im Erbgefüge, in dieser Zschr. 175 (1964/65) 383.

² Siehe Anm. 1.

auf diese Weise gesteigert wurde. Das läßt sich den Chromosomenzahlen verwandter Arten einer Gattung entnehmen. Diese Zahlen lassen sich nämlich in Zahlenreihen anordnen, die das Vielfache einer Grundzahl darstellen: Arten der Gattung „Rubus“, zu der z. B. die Himbeere und Brombeere gehören: $2n = 14, 18, 21, 28, 35, 42, 56$; der Gattung „Veronica“ (Ehrenpreis): $2n = 14, 28, 42, 56$ bzw. $16, 32, 48, 64$, bzw. $18, 36, 72$; der Gattung „Senecio“ (Kreuz- oder Greiskraut): $2n = 10, 20, 40, 50, 60, 100$. Die Chromosomenzahlen anderer Gattungen weisen darauf hin, daß auch die Verdopplung oder der Verlust einzelner Chromosome (Aneuploidie) bei der Entstehung neuer Arten eine Rolle gespielt haben, wie z. B. bei der Gattung „Iris“ (Schwertlilie): $8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 46, 42, 43, 44, 54, 55, 56$ Chromosome. Polyploidie ist deshalb, wie Stebbins (1951) sagt, „als eine der vornehmsten Art und Weisen zur Bildung neuer Arten unter den höheren Pflanzen bekannt“.

Trotz dieser artschaffenden Wirkung hilft die Polyploidie zur Erklärung der großen Evolutionsphänomene nicht wesentlich weiter. Gewiß ist die Erzeugung von Polyploiden, wie Dobzhansky (1953) mit Recht sagt, „das wirksamste Werkzeug, das bis jetzt den Genetikern zur Verfügung steht, um den lebendigen Stoff in neue Formen umzugießen“, aber die Kreuzungsfähigkeit ist auf Formen mit gleicher Grundorganisation beschränkt. Aus der Kreuzung entstehen „trotz aller äußerer Besonderheiten nur neue Varianten der gleichen Gattung; große organisatorische Änderungen der Phylogenese, Differenzierung, Internierung, Synorganisation, harmonische Umkonstruktion finden in den Kreuzungsabänderungen kein Beispiel“ (Remane 1956). Es werden ja durch Polyploidie nur vorhandene Einzelchromosome vermehrt oder zwei schon bestehende Genome zu einer Wirkeinheit vereinigt, aber keine neuen Chromosome mit neuen Genen und einer neuen Architektur aufgebaut.

Speziation durch geographische Isolation

Mit dem Terminus „Speziation“ verbindet sich in der modernen (populationsgenetischen) Auffassung von der Artentstehung meist unwillkürlich die Vorstellung einer Artvervielfältigung durch geographische Isolation. Eine derartige von außen her bewirkte Isolation von Teilpopulationen einer Art erscheint notwendig, soll sich in jeder dieser Populationen auf Grund der in ihnen ständig auftretenden Mutationen und Rekombinationen ein eigenes, unterschiedliches Erbgutreservoir mit dem ihm eigenen Merkmalskombinat aufbauen. Bei der Speziation durch geographische Isolation liegt also eine „allmähliche Artvervielfältigung“, und zwar durch Populationen vor, weil sich die Sterilitätsbarrieren genetischer, mechanischer oder ethologischer Art erst während der geographischen Isolation der betreffenden Population entwickeln müssen, bis schließlich die volle Unverträglichkeit erreicht ist. Daß sich dieser genetische Umbau der Population bis zur Ausbildung biologischer Isolationsmechanismen harmonisch

ohne Störung, vor allem durch dauernde Masseneinwanderung von Genen der Ursprungspopulation, vollziehen kann, erscheint die räumliche Isolierung notwendig. Mayr (1959) vergleicht sie mit einem „Kunstgriff“, um ein gut integriertes und harmonisch der Umwelt angepaßtes Erbgutreservoir vor einer Verunreinigung durch andere zu schützen.

Der allmählich entstandenen Sterilitätsbarriere braucht nicht stets eine ausgesprochene genetische Unverträglichkeit der Keimzellen zugrunde zu liegen. Es gibt noch viele andere Mechanismen biologischer Isolierung, die eine Verpaarung verhindern oder unmöglich machen: Änderungen der männlichen und weiblichen Kopulationsorgane (Genitalarmaturen), Verschiebungen in den Wachstumsproportionen des Bastardfötus, die dem Muttertier nicht mehr entsprechen und zum frühzeitigen Ausstoßen oder Absterben der Frucht führen können, feine physiologische Unterschiede, z. B. der mütterlichen Vaginasekrete, die die Spermien hemmen oder töten, Verschiebung des Zeitpunktes des Schlüpfens (aus dem Ei oder der Puppe), wodurch sich gleichzeitig die Geschlechtsreife und die Paarungsbereitschaft verschieben, nicht mehr miteinander harmonisierende Brunst- oder Paarungsverhaltensweisen, z. B. der hochspezifischen Signalauslöser beim Balzverhalten, der arttypischen Rufe, der Flügelvibrationen. Derartige Änderungen und Verhaltensunterschiede schaffen Sterilitätsbarrieren, deren kausales Zustandekommen jedoch noch weithin erst zu erforschen ist.

Die allmähliche Artbildung durch geographische Isolation einer Kolonie, die während der Isolierung Isolationsmechanismen erwirbt, wird als der wichtigste Weg zur Speziation angesehen. „Es steht fest“, sagt Cain (1959), „daß die geographische Form der Artbildung bei Tieren vielleicht die hauptsächlichste ist – wenn auch nicht die einzige.“ Nach Mayr (1963) ist sie neben der „sofortigen Artvervielfältigung durch Polyploidie“ die einzige. Der Beweis dafür, wie überhaupt für geographische Artbildung, kann natürlich nur ein indirekter sein, weil der gesamte Vorgang so ausgedehnte Zeiträume erfordert, daß er sich an den wenigen Generationen heute lebender Organismen, die die biologische Forschung bisher untersuchen konnte, nicht beobachten läßt. Dazu sind die einschließenden und zusammenwirkenden Faktoren bei diesem integrativen Prozeß, an dessen Ende jeweils ein harmonisches Gebilde steht, nämlich eine Population mit einem ausgeglichenen, gegen Verunreinigung abgesicherten und von anderen sich unterscheidenden Erbgutreservoir, derart verflochten und zeitlich variierend, daß es nicht gelingt, auch nur den Vorgang einer Rassenentstehung, wenigstens für einige Fälle, exakt zu analysieren.

Rassen als Arten in nascendo

Vor allem die polytypischen Arten, die „Rassen“- oder „Artenkreise“, werden immer wieder als indirekte Beweise für den Vorgang der Artvervielfältigung auf dem Wege über die geographische Isolation herangezogen, besonders, wenn sich die End-

glieder eines Ringes aufeinanderfolgender, vikariierender Rassen überlappen und innerhalb dieser Überlagerungszone nicht mehr oder nur noch selten miteinander kreuzen, wie z. B. beim Rassenkreis der Großen Möven. Diese Vögel sind zirkumpolar verbreitet und werden meist in drei Untergruppen („*Larus argentatus*“, „*L. californicus*“, „*L. fuscus*“), jede wieder mit weiteren Untergruppen (insgesamt 19 Rassen) gegliedert. Das sehr große Gesamtareal mit der entsprechenden Mannigfaltigkeit der klimatischen, orographischen und biocoenotischen Verhältnisse bot die Möglichkeit zur Rassenbildung, ja es förderte die Realisation der verschiedenen genotypischen Potenzen der Gattung. Im nordeuropäischen Raum überlappen sich die extremen Glieder der Formenkette (Angehörige der „*L. argentatus*“- und „*L. fuscus*“-Gruppe) und leben nebeneinander im gleichen Brutgebiet, ohne jedoch – wahrscheinlich aus brutbiologischen Gründen – Mischpopulationen mehr zu bilden, wie in den andern Räumen, in denen die Rassen aneinanderstoßen. Die Rassen verhalten sich hier also – sehen wir von gelegentlichen, aber nur unter besonderen Umständen stattfindenden Einzelbastardierungen ab – wie echte Arten. So verwickelt auch das Werden des heutigen Rassenbildes der Großen Möven, an dem die letzten Vereisungen des Pleistozän, z. B. durch Ausbildung von Refugien, mitwirkten, auch gewesen sein mag, „eine spannendere Veranschaulichung geographischer Speziation als die Fälle kreisförmigen Überlappens“, so meint Mayr (1963), „lasse sich nicht ausdenken“. Der Formenkreis der Großen Möven biete „ein klassisches Beispiel für die Artbildung über extreme geographische Rassen“ (Stresemann und Timoféeff-Ressovsky 1947)³.

Auch im Pflanzenbereich machten Kreuzungen offenbar, wie unterschiedlich nach Umfang und Stärke die zwischen Rassen der gleichen Art bestehenden Barrieren des Gen-Austausches sind. Viele erwiesen sich als normal fruchtbar, auch in der zweiten Generation. Bei anderen dagegen zeigt schon die erste Generation eine Verminderung der Fertilität; die zweite Generation ist sogar schon steril. Es haben sich also bei den Rassen verschiedener geographischer Herkunft gewisse genetische Barrieren entwickelt, die ihr Selbständigwerden einleiten. Ähnliche Befunde fanden sich auch bei Kreuzun-

³ „*Drosophila paulistorum*“, eine Art der Fruchtfliege, deren Verbreitungsgebiet vor allem die überfeuchten tropischen Regenwälder von Südbrasilien bis Zentralamerika (Guatemala, Trinidad) sind, gliedert sich nach den bisherigen Ergebnissen in sechs Rassen. Sie zeigen zum Teil stärkere oder geringere Unterschiede beim Paarungsverhalten und damit eine gewisse sexuelle oder ethologische Isolation. Zumindest fünf von ihnen lassen sich nur noch mit Schwierigkeiten kreuzen und bringen eine Nachkommenschaft von fruchtbaren Weibchen und sterilen Männchen hervor. Die sechste Rasse dagegen läßt sich mit den fünf anderen fruchtbar kreuzen. Jede dieser Rassen bewohnt ihren eigenen geographischen Raum, jedoch überlappen sich die Lebensräume an mehreren Stellen. An einer leben sogar drei Rassen sympatrisch zusammen, ohne sich zu paaren. Sie verhalten sich also hier wie volle Spezies. Man betrachtet deshalb „*D. paulistorum*“ als einen Spezieschwarm in statu nascendi. Ähnliche Ergebnisse ergaben Kreuzungsversuche bei den an die Temperatur angepaßten Rassen des Leopardsfrosches („*Rana pipiens*“) aus dem Gebiet von Kanada und den Vereinigten Staaten bis beinahe zum Panamakanal. Die Randrassen, also die Populationen der nördlichen und südlichen Gebiete, erzeugen bei Paarung lebensunfähige Hybriden. Sie sind aber durch Populationen der dazwischenliegenden Regionen miteinander verbunden, deren Vertreter sich fruchtbar paaren.

gen nahe verwandter Arten einer Gattung. Ein Gen-Austausch zwischen den Arten ein und desselben Artenkomplexes ist bisweilen in größerem oder geringerem Umfang möglich, während er zwischen Arten, die verschiedenen cytogetischen Komplexen angehören, meist stark herabgesetzt oder unmöglich ist.

Eine große Zahl von Kreuzungsbefunden aus dem Tier- und Pflanzenreich ist erarbeitet worden. Die auf diese Weise entdeckten „Rassen-“ oder „Speziesschwärme“ mit ihrer verschiedenartigen genetischen Verträglichkeit möchte man als Populationen oder Populationsgruppen deuten, die auf dem Wege zu völlig selbständigen Biospezies hin verschieden weit fortgeschritten sind. Diese Erklärung, die schon Darwin gab, ist nach Dobzhansky (1953) noch heute gültig: „Arten entwickeln sich aus Rassen durch Anhäufung genetischer Änderungen.“ Nach dieser Auffassung sind die Rassen im Übergang zu Arten befindliche Populationen oder Arten *in nascendo*, ein Prozeß, der durch die geographische Isolation ermöglicht und gefördert wird. Tatsächlich kann man sich bei der Betrachtung der polytypischen Arten mit ihrer Vielzahl von Rassen und der Gattungen in ihrem Aufbau aus Arten, zwischen denen immer noch, wenn auch meist ein herabgesetzter Gen-Austausch stattfindet (introgressive Hybridisation), des Eindrucks nicht erwehren, daß sich auf diesem Wege wirklich neue Arten bilden und gebildet haben. Allerdings erhebt sich sofort die entscheidende Frage: Lassen sich die auf dem Wege der geographischen Isolation sich ausgliedernden und durch Sterilitätsbarrieren mehr oder weniger isolierten Populationen wirklich als Arten von stammesgeschichtlicher oder evolutiver Bedeutung bezeichnen, also mehr oder weniger als fortgeschrittene Stadien einer stammesgeschichtlichen Diversifikation oder Stammverzweigung, die schließlich auch zu Familien und Ordnungen führen kann? Manche Forscher verneinen diese Frage. Sie betrachten „Rassen“ oder „Beinahe Arten“ und manche „Arten“ einer Gattung nur als Zeichen und Ausdruck der vollen Ausgestaltung einer räumlich ausgedehnten Art. Erst eine solche Superspezies oder sogar erst eine Gattung mit der potentiellen oder verwirklichten Fülle aufs engste verwandter und genetisch vielfach nicht einmal völlig voneinander isolierter Arten würde die echte, voll entfaltete Art einer Stammesverzweigung darstellen.

Rassen als Ausdruck der voll entfalteten Art

Nach Kleinschmidt (1926) kann niemals eine wirkliche Artdifferenz aus einer weit genug getriebenen Rassendifferenz entstehen, weil die echte Artbildung nicht in der Verlängerung der Rassenbildung liege. Rassen seien durch allmähliche Abspaltung aus einer „Großart“ entstanden, die sich auf diese Weise als „Formen-“ oder „Rassenkreis“ erweise. Rassenbildung stelle deshalb nur den vollen Ausbau und die „geographische Frontbreite“ der Art dar. Dieser Prozeß der „erdgeschichtlichen Ausgestaltung“ könne so weit vorangeschritten sein, daß die Rassen biologische Isolationsmechanismen von größerer oder geringerer Wirksamkeit ausbildeten und so selbst zu „Arten“ oder „Bio-

spezies“ wurden. Kleinschmidt denkt sich den Vorgang so, daß die Urart mit ihrer Fülle von Manifestierungsmöglichkeiten, die sich aber zu Beginn vielleicht nur monotypisch repräsentierte, durch Verpflanzung in immer neue Wohngebiete fortlaufend Tochterrassen abgestoßen hat und weiter abstößt, bis sie einmal verbraucht ist. Die Art wird hier, wie Conrad-Martius (1949) sagt, als ein „bezüglich der Rassenbildung pluripotenter und, wenn wir so sagen dürfen, phylogenetisch fruchtbarer Typus“ aufgefaßt. Die äußersten, morphologisch und geographisch weit entfernten Glieder eines Rassenkreises, zwischen denen eine fruchtbare Kreuzung herabgesetzt ist oder überhaupt nicht mehr stattfindet, diese aus Rassen entstandenen neuen „Arten“ lassen sich nach Kleinschmidt nicht mit der Art als potentieller oder realisierter Formenkreis gleichsetzen. Sie sind keine pluripotenten Typen mehr, sondern, wie Conrad-Martius formuliert, „nichts weiter als die phylogenetisch unfruchtbaren Endglieder einer vollzogenen Rassendifferenzierung, also selber eigentlich noch Rassen, die nur eben jene instinktive Kopulationsabneigung erworben haben“. Entsprechendes würde von vielen „Arten“ gelten, die von den Systematikern in Gattungen und Superspezies (Artenkreisen) zusammengefaßt werden. Sie alle besitzen nichts grundlegend Neues. Sind sie doch vor allem durch Genommutationen (Polyploidie), Chromosomenmutationen (Inversionen, Translokationen usw.) und Rekombinationen geworden, die das vorhandene Erbgut nicht wesentlich ändern. Es liegt hier nach Nilsson (1953), der verwandte Anschauungen entwickelte, nicht ein „evolutiver Transformismus, sondern ein mendelnder Rekombinationsprozeß“ vor. Die Bausteine oder Grundelemente der Art wurden „nur zu einer Schar, einer Menge, ja einer Myriade von Varianten kombiniert“. Hier geschehe keine eigentliche Evolution, sondern nur eine Ausdifferenzierung.

Röhrs (1958, 1959) hat mit der Frage: „Bestehen grundsätzliche Unterschiede zwischen einer Rassenausformung und der Artbildung?“ den entscheidenden, exakt zu überprüfenden und auch überprüfbaren Punkt herausgestellt. Diese Frage, die lange Zeit verneint wurde, weil bei geographischer Variation, wie Rensch (1954) sagt, „prinzipiell die gleichen Merkmale abgeändert sein können, die auch Arten kennzeichnen“, bejaht jetzt Röhrs auf Grund seiner allometrischen Untersuchungen. Es ließ sich nämlich feststellen, „daß es innerhalb nahe verwandter Arten für manche Masse ein typisch innerartliches Verhalten gibt, das sich nicht mit dem zwischenartlichen gleichsetzen läßt“. Es seien „innerartliche und zwischenartliche Ordnungsprinzipien“ erkennbar. Auch nach Herre (1955) legen die bisherigen Studien, besonders der Domestikationsforschung, nahe, „daß auch die natürlichen geographischen Rassen . . . den Artumfang im allgemeinen nur erweitern“. Schon Klatt habe Zweifel geäußert, ob Artausformung und Artbildung auf die gleichen Vorgänge zurückgeführt werden könnten. Die Domestikationsforschung mache zwar in manchen Fällen eine Wandlung im alten Gefüge sinnfällig, zum Verständnis des Werdens neuer Ordnungen zwischenartlicher Bedeutung, also echten evolutiven Geschehens, biete sie aber kein Modell. Auch nach Goldschmidt (1955) sind Rassen weder Spezies in nascendo noch Modelle für das Werden von Arten, sondern nur „Sackgassen innerhalb der Art“. Die Unterschiede zwischen

größeren Organismengruppen in der Natur seien derart, daß sie sich nicht direkt mit der Art und Weise vergleichen ließen, in der lokale Rassen einer Art oder die Arten einzelner Artengruppen miteinander in Beziehung stehen.

Faßt man die Rassen- und Artbildung in dieser Weise auf, dann stellt dieser Prozeß nur eine Realisierung und ein phänotypisches Sichtbarwerden der in einer Art bzw. Gattung niedergelegten Differenzierungsmöglichkeiten dar. Die Kreuzungspolygone zeigen dann, wieweit dieser Prozeß durch Rekombination, Hybridisation, Chromosomen- und Genommutationen in Verbindung mit Selektion und geographischer Isolation gediehen und welche Fülle an Differenzierungsmöglichkeiten in einer Gattung enthalten sind und verwirklicht werden können. Mayr (1963) spricht deshalb von den einer „Gattung innewohnenden Vermögen (potentialities)“. Das eigentliche phylogenetische Problem ist dann nicht mehr die Entstehung von Rassen, Arten und Artenschwärmen, sondern das Werden der Gattung mit ihrem Potenzenschatz, die diese Formengruppen aus sich entläßt. Trifft das zu, dann verlieren die Prozesse, die sich innerhalb einer Art bis zur Ausbildung der „Grenzfälle zwischen Rasse und Art“ und der „Arten“ einer Superspezies oder Gattung abspielen, ihre eigentliche evolutive Bedeutung. Sie ließen sich dann weder auf die echte transspezifische oder vielleicht richtiger transgenerische Evolution extrapolieren, noch als Modelle für deren Ablauf verwenden.

Die Frage nach der Entstehung der Art, die wir zu beantworten suchten, hat wohl deutlich gemacht, daß Arten räumlich-zeitliche Phänome oder historisch-räumliche Wirklichkeiten sind. Sie erweisen sich deshalb als etwas Dynamisches, etwas, das in der Zeit geworden ist und wird, und zugleich auch als etwas Statisches und Beharrendes, das der jeweiligen Umwelt angepaßt erscheint. Arten sind zeitliche Verkörperungen harmonischer, gut integrierter Genkomplexe. Ohne Arten und ihre erstaunliche Vervielfältigung durch unterschiedliche Speziation gäbe es keine Veränderung und Mannigfaltigkeit, keine Anpassung und kein Ausstrahlen in neue Lebensräume. Die Arten sind die natürlichen Einheiten der Evolution, wenn es auch zur Zeit noch umstritten ist, ob diese Einheiten in den über die Rassenbildung durch Polyploidie oder geographische Isolation entstandenen „Arten“ vorliegen oder aus den Superspezies mit ihren Artenschwärmen bestehen oder in den pluripotenten Gattungen mit ihrer Fülle von Differenzierungsmöglichkeiten zu suchen sind. Der betreffenden Einheit wäre dann die eigentliche evolutive Bedeutung zuzusprechen. Aber erst die exakte Erklärung ihres Entstehens und Werdens, die noch aussteht, kann den Schlüssel zum vollen kausalen Verständnis der transspezifischen bzw. transgenerischen Evolution bringen.

Eine ausführliche Darstellung des Problems der Art findet sich in: P. Overhage, Die Evolution des Lebendigen. Die Kausalität, Kap. IV: „Speziation“, S. 148–199 (Quaestiones disputatae, H. 26/27, Freiburg 1965). Dort sind auch die Titel der im Aufsatz zitierten Arbeiten angegeben.