Darwins Geheimnis der Geheimnisse
Die – sympatrische – Entstehung neuer Arten
Ein Rückblick über 150 Jahre

VON
AXEL MEYER[1]

Charles Darwin (1809-1882) nannte die Entstehung neuer Arten in der Einführung zu seinem Opus magnum *Origin of Species*[2] das »Geheimnis der Geheimnisse«:

> Als ich an Bord der »Beagle« als Naturforscher Südamerika erreichte, überraschten mich gewisse Tatsachen in hohem Grade, die sich mir in Bezug auf die Verbreitung der Bewohner und die geologischen Beziehungen der jetzigen zu der früheren Bevölkerung dieses Weltteils darboten. Diese Tatsachen schienen mir, wie sich aus dem letzten Kapitel dieses Bandes ergeben wird, *einiges Licht auf den Ursprung der Arten zu werfen, dieses Geheimnis der Geheimnisse*, wie es einer unserer größten Philosophen genannt hat. Nach meiner Heimkehr im Jahre 1837 kam ich auf den Gedanken, dass sich etwas über diese Frage müsse ermitteln lassen durch ein geduldiges Sammeln und Erwägen aller Arten von Tatsachen, welche möglicherweise in irgendeiner Beziehung zu ihr stehen konnten. Nachdem ich fünf Jahre lang in diesem Sinne gearbeitet hatte, glaubte ich eingehender über die Sache nachdenken zu dürfen und schrieb nun einige kurze Bemerkungen darüber nieder; diese führte ich im Jahre 1844 weiter aus und fügte der Skizze die Schlussfolgerungen hinzu, welche sich mir als wahrscheinlich ergaben. Von dieser Zeit an bis jetzt bin ich mit beharrlicher Verfolgung des Gegenstandes beschäftigt gewesen. Ich hoffe, dass man die Anführung dieser auf meine Person bezüglichen Einzelheiten entschuldigen wird. Sie sollen zeigen, dass ich nicht übereilt zu einem Abschluss gekommen bin.[3]

1 Dieser Text basiert auf der »Ernst Mayr Lecture«, die ich 2006 bei der Berlin-Brandenburgischen Akademie der Wissenschaften gehalten habe, und dem Vortrag im Herbst 2007 im Rahmen der Göttinger Ringvorlesung »Evolution: Zufall und Zwangsläufigkeit der Schöpfung«.

2 Ch. Darwin: *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London: John Murray 1859.

3 Übersetzt aus dem Englischen durch den Zoologen Julius Victor Carus (1823-1903), autorisierte deutsche Erstausgabe. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlags-

Die Mechanismen der Entstehung der Arten, Wissenschaftler haben hierfür den Ausdruck ›Speziation‹, waren in der Tat ein großes Geheimnis vor 150 Jahren, und auch heute sind noch längst nicht alle damit zusammenhängenden Fragen abschließend geklärt. Doch schon Darwin begann, dieses Geheimnis zu lüften, auch wenn er in den Details ungenau blieb – wohl auch bleiben musste – und zum Teil widersprüchlich argumentierte. Die Speziationsforschung ist auch bis in unsere Zeiten immer noch ein aktives und zentrales Forschungsfeld der Evolutionsbiologie. Heute wird diese Frage aller Fragen der Biologie selbstverständlich mit ganz anderen Methoden angegangen als noch zu Darwins Zeiten. Ja es sind heute Methoden und Datensätze, von denen Darwin noch nicht einmal träumen konnte, denn Gene waren noch nicht bekannt, und die biologische Disziplin der Genetik wurde erst Jahrzehnte nach der Veröffentlichung seines Werkes über den *Ursprung der Arten* geboren. Man darf nicht vergessen, dass Gregor Mendels (1822-1884) im Jahre 1865 publizierte Arbeiten zunächst übersehen wurden und die von ihm gefundenen Vererbungsgesetze erst zu Beginn des 20. Jahrhunderts, 20 Jahre nach Darwins Tod durch Hugo de Vries (1848-1935), Carl Correns (1864-1933) und Erich Tschermak-Seysenegg (1871-1962) wiederentdeckt wurden.[4] So ist es nicht verwunderlich, dass nicht zuletzt auch wegen Darwins Unkenntnis der Vererbungsmechanismen die Entstehung neuer Arten auch Jahrzehnte nach der Veröffentlichung seines Hauptwerkes nur rudimentär verstanden blieb.

Dies änderte sich jedoch schnell, als in den 30er und 40er Jahren des letzten Jahrhunderts durch die Architekten der sogenannten »Modernen

buchhandlung (1874-1888). Siehe: Ch. Darwin 1859 (6. Aufl. 1872): *On the Origin of Species*, S. 1: »When on board H.M.S. »Beagle« as naturalist, I was much struck with certain facts in the distribution of the organic beings inhabiting South America, and in the geological relations of the present to the past inhabitants of that continent. These facts, as will be seen in the latter chapters of this volume, *seemed to throw some light on the origin of species – that mystery of mysteries*, as it has been called by one of our greatest philosophers. On my return home, it occurred to me, in 1837, that something might perhaps be made out on this question by patiently accumulating and reflecting on all sorts of facts which could possibly have any bearing on it. After five years' work I allowed myself to speculate on the subject, and drew up some short notes; these I enlarged in 1844 into a sketch of the conclusions, which then seemed to me probable: from that period to the present day I have steadily pursued the same object. I hope that I may be excused for entering on these personal details, as I give them to show that I have not been hasty in coming to a decision.«

4 Siehe: E. Mayr: *The Growth of Biological Thought*. Cambridge: Harvard University Press 1982.

Abb. 1: Ernst Mayr im Jahre 1994 im Alter von 90 Jahren bei der Verleihung des Ehrendoktors für Philosophie der Universität Konstanz. Photo: Maria Schorpp; Pressestelle der Universität Konstanz.

Synthese«, zu denen maßgeblich Ernst Mayr (1904-2005) (Abb. 1) zählte, die sich immer mehr spezialisierenden und damit voneinander entfernenden Disziplinen der Mendelschen Genetik und der Populationsgenetik mit der Paläontologie und der Systematik zu einem gemeinsamen Theoriegebäude der Evolution, der sogenannten »Synthetischen Theorie«, zusammengeführt wurden. Es hat in seinen Grundfesten bis heute – wir leben im Zeitalter der Genomik – und trotz neuer Entdeckungen der Epigenetik Bestand.

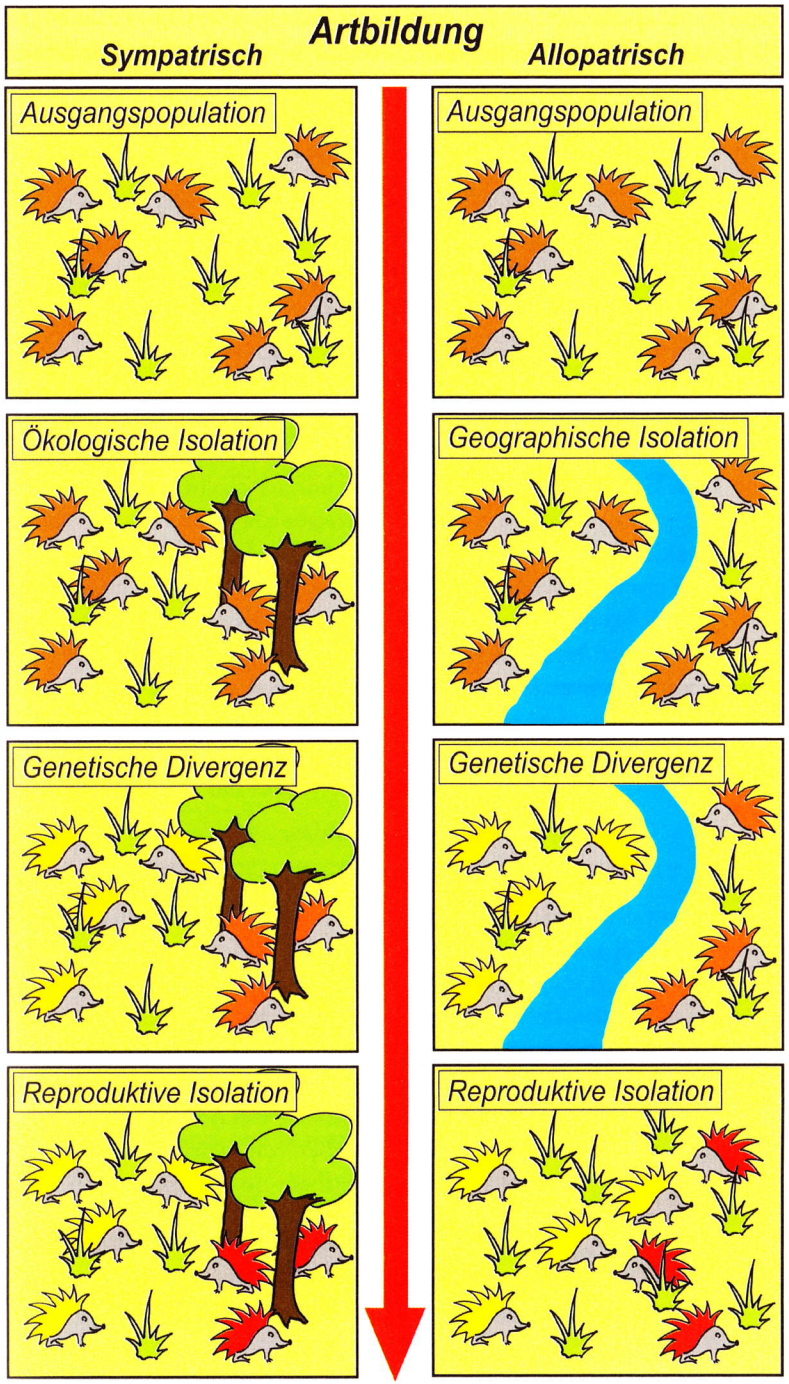
Charles Darwin argumentierte, dass neue Arten durch stetig verbesserte Adaptationen, also als eine Art Beiprodukt des immerwährenden Wettkampfs um limitierte Ressourcen entstehen. Diese Vorstellung impliziert, zumindest in der Interpretation der meisten Wissenschaftshistoriker, »Sympatrie« – gemeint ist damit das Miteinander im gleichen Lebensraum – und verlangte somit keine geographische Trennung von divergierenden Populationen, um neue Arten hervorzubringen. Demgegenüber sehen nun aber Darwins intellektuelle Nachfahren, darunter zuerst die Protagonisten der neo-darwinistischen Synthetischen Theorie

Abb. 2: Schema des Ablaufs einer allopatrischen (rechts) und einer sympatrischen Artbildung (links). Zunächst existiert in beiden Fällen eine einzige Art, die eine Fortpflanzungsgemeinschaft darstellt. Links verändert sich die Umwelt (Waldentstehung) und öffnet eine zusätzliche ökologische Nische, die von einigen Individuen bevorzugt genutzt wird. Innerhalb des Lebensraumes entstehen auf diese Weise ökologisch verschiedene Tochterpopulationen mit zunächst geringfügigen genetischen Unterschieden: Grasland- und Waldbewohner. Bevorzugte Paarung innerhalb der Grasland- und Waldbewohner (sogenanntes »assortative mating«) führt schließlich zu größerer genetischer Divergenz zwischen den Populationen und letztlich zu reproduktiv voneinander isolierten Tochterarten. Auf der rechten Seite verursacht eine geographische Barriere, beispielsweise ein Fluss, zunächst eine räumliche und anschließend eine genetische Isolierung von zwei Populationen. Wenn die geographische Barriere wieder schwindet, sind die beiden Tochterpopulationen bereits reproduktiv voneinander isoliert, also zu neuen Arten geworden. Zeichnung: Sven Bradler.

der Evolution, wie Theodozius Dobzhansky (1900-1975) und Ernst Mayr geographische Separation – »Allopatrie« – als unbedingt notwendige Voraussetzung für Speziation. Denn, so ihre Argumentation, ohne geographische Barrieren könnten homogenisierende Gene zwischen verschiedenen lokal-adaptierten Individuen zweier Populationen ungehinderter ausgetauscht werden und sich somit keine für die Artbildung nötigen genetischen Unterschiede über Generationen hinweg herausbilden. So wurde allopatrische Artbildung seit Mayr zum dominanten, ja fast ausschließlich akzeptierten, geographischen Modell der Artentstehung (Abb. 2).

Doch in den letzten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts begann die Dominanz dieses Speziationskonzepts durch einige empirische und theoretische Studien wieder in Frage gestellt zu werden. Es mehrten sich die Hinweise, dass neue Arten, wenn auch weniger häufig und nur unter besonderen ökologischen Umständen, durchaus auch sympatrisch entstehen können. Seit Maynard Smiths (1920-2004) frühem genetischem Modell[5] von 1966 gehen viele genetische Theorien der sympatrischen Artbildung davon aus, dass die genetischen Loci, die für Partnerwahl und die, die für die ökologische Spezialisierung verantwortlich sind, nahe beieinander auf einem Chromosom liegen müssen, um eine geringere Wahrscheinlichkeit zu haben, durch Rekombination wieder getrennt zu werden. Ferner wird heute die genetische Basis für morphologisch-öko-

5 J. Maynard Smith: *Sympatric speciation*. Am. Nat. 100, 637-650 (1966).



logische Adaptationen und die verhaltensbiologischen Entscheidungen der Partnerwahl zunehmend besser verstanden, und erste Studien deuten darauf hin, dass oft nur wenige Gene mit großen Effekten die Ursache für phänotypische Veränderungen und Adpatationen sind. Man erkennt auch, dass Veränderungen regulatorischer, also steuernder Elemente von Genen in mindestens ebenso hohem, wenn nicht gar in höherem Maße und häufiger für Adaptationen verantwortlich sind als Mutationen in den protein-kodierenden Teilen von Genen.

In der notwendigen Kürze möchte ich nun zunächst die Erforschung und die Entwicklung des Verständnisses der Artentstehung seit Darwin behandeln und ein besonderes Augenmerk darauf richten, wie Ernst Mayr zum Theoriegerüst der Evolutionsbiologie gerade in diesem Punkt entscheidend beitrug. Ferner werde ich darauf zu sprechen kommen, wie Darwins und Mayrs Erkenntnisse in der heutigen Zeit gesehen werden. Zum Ende dieses Aufsatzes soll dann aus unserer eigenen Forschung ein Projekt zur sympatrischen Artbildung vorgestellt werden. Mein Labor arbeitet seit zwei Jahrzehnten im Feld und im Labor an den Artenschwärmen der Buntbarsche Afrikas und Zentralamerikas. Evolutionsökologie und Genetik der Buntbarsche zeigen, wie selbst Ernst Mayr, wohl der prominenteste lebenslange Kritiker der sympatrischen Artbildung, zuletzt einräumte, dass gerade diese Fische eines der besten Modelle für Studien zur Artentstehung ohne geographische Trennung sind – aber mehr dazu später.

Charles Darwins und Ernst Mayrs Artkonzepte und ihre Vorstellungen zum Prozess der Artbildung

Darwin postulierte, wie schon der Untertitel seines Buches andeutet – *The Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* –, dass die von ihm und Alfred Russel Wallace (1823-1913) entdeckte natürliche Auslese nicht nur zu besseren Anpassungen führte – eine Erkenntnis, die bis heute Bestand hat –, sondern er folgerte auch, dass durch diesen Prozess neue Arten entstehen würden. Dies würde daher für eine Verbindung von Adaptation und Artbildung sprechen, eine Auffassung, die aber von vielen Evolutionsbiologen schon zur Zeit der Modernen Synthese und auch heute noch – wenn auch weit weniger stark – durchaus kritisch gesehen wird. Darwin schrieb der natürlichen Auslese eine Schlüsselrolle zu, wie dieses Zitat aus seinem Buch zeigt:

> Man kann figürlich sagen, die natürliche Zuchtwahl sei täglich und stündlich durch die ganze Welt beschäftigt, eine jede, auch geringste Abänderung zu prüfen, sie zu verwerfen, wenn sie schlecht, und sie zu erhalten und zu vermehren, wenn sie gut ist. Still und unmerkbar ist sie *überall und allezeit, wo sich die Gelegenheit darbietet*, mit der Vervollkommnung eines jeden organischen Wesens in Bezug auf dessen organische und unorganische Lebensbedingungen beschäftigt.[6]

Wie nun aber der Prozess der Artbildung durch natürliche Auslese und Adaptation stattfinden sollte, wurde von Darwin nicht im Einzelnen ausgeführt. Beim genaueren Lesen seines Buches über den *Ursprung der Arten* muss man feststellen, dass Darwin weder an die philosophische Besonderheit oder biologische Existenz von Arten glaubte noch präzise erklärte, wie denn nun Arten genau entstehen! Dies ist zumindest auch heute noch eine unter vielen Wissenschaftshistorikern und Evolutionsbiologen verbreitete Interpretation. Die präziseste Formulierung einer Hypothese zur Entstehung neuer Arten liest sich in seinem Hauptwerk so:

> Das Prinzip von der Herleitung eines Vorteils aus der Divergenz des Charakters [...] wird allgemein zu den verschiedensten und am weitesten auseinandergehenden Abänderungen führen [...] wie sie durch natürliche Zuchtwahl erhalten und gehäuft werden [...] [bis] darin eine Summe von Abänderung gehäuft sei, genügend zur Bildung einer ziemlich gut ausgeprägten Varietät [...] diese Formen könnten noch immer nur [...] Varietäten sein; wir haben aber nur nötig, uns die Abstufungen in diesem Prozeß der Modifikation etwas zahlreicher [...] zu denken, um diese [...] Formen in [...] Arten zu verwandeln.[7]

In diesem Zusammenhang muss deutlich darauf hingewiesen werden, dass Darwin Arten wohl als nichts Besonderes ansah, sondern nur als besonders unterschiedliche »Varieties«. So schrieb er:

6 Übersetzung von J. V. Carus; Fußnote 3. Siehe: Ch. Darwin 1859 (6. Aufl. 1872): *On the Origin of Species*, S. 65f.: »It may metaphorically be said that natural selection is daily and hourly scrutinising, throughout the world, the slightest variations; rejecting those that are bad, preserving and adding up all that are good; silently and insensibly working, *whenever and wherever opportunity offers*, at the improvement of each organic being in relation to its organic and inorganic conditions of life.«

7 Ebda., S. 90ff.: »The principle of benefit derived from divergence of character [...] will generally lead to the most divergent variations [...] being preserved and accumulated by natural selection [...] [until] a sufficient amount of variation has been accumulated to form it into a well-marked variety [...] these forms may still be only [...] varieties; but we have only to suppose the steps in the process of modification to be [...] greater in amount, to convert these [...] forms into [...] species.«

> Ich betrachte den Ausdruck Spezies als einen arbiträren und der Bequemlichkeit halber auf eine Reihe voneinander sehr ähnlichen Individuen angewendeten, und dass er von dem Ausdruck Varietät nicht wesentlich verschieden ist.[8]

Etwa 100 Seiten weiter heißt es freilich:

> In Summa glaube ich, dass Arten doch leidlich gut umschriebene Objekte werden und zu keiner Zeit ein unentwirrbares Chaos veränderlicher und vermittelnder Formen darbieten.[9]

Er hielt Arten also anscheinend nur für besonders differenzierte »Varieties«, was sich vielleicht am besten als Varietäten oder Rassen ins Deutsche übersetzen lässt. Nach seiner Ansicht waren diese unterschiedlichen Gruppen/Arten hervorgebracht durch das, was wir heute divergente (oder disruptive) Selektion nennen. Dies erklärt Darwin vielleicht am besten im Teil *Divergence of Character* des Kapitels IV *Natural Selection* sowie in Kapitel VI *Difficulties on Theory* der *Origin of Species*.

Heute wird die Evolution, zumindest von vielen Paläontologen – vielleicht fälschlicherweise – in zwei große Kategorien eingeteilt: die *Mikroevolution*, worunter meist die Verbesserung von Adaptationen innerhalb von Populationen und Arten verstanden wird, und die *Makroevolution*, womit die Entstehung neuer Arten und Prozesse verbunden ist, die in evolutionären Linien über den taxonomischen Rang von Arten hinaus stattfindet. Die Perfektionierung oder – neutraler gesagt – die Verbesserung von Adaptationen, also die Mikroevolution, hängt, wie wir seit Darwin wissen, sicherlich, wenn auch nicht ausschließlich, von den Prozessen der natürlichen Selektion ab, also dem »survival of the fittest«, wie es der englische Philosoph und Soziologe Herbert Spencer (1820-1903) nannte. Aber auch Zufälligkeiten, wie die später von dem amerikanischen Populationsgenetiker Sewall Wright (1889-1988) entdeckte genetische Drift, sind dabei von nicht zu unterschätzender Bedeutung. Mittlerweile ist diese Rolle der natürlichen Auslese in unzähligen Studien nachgewiesen und auch in größerem Detail – auf der Ebene der Populationsgenetik und zunehmend auch auf der molekularen Ebene – verstanden.

8 Ebda., S. 42: »I look on the term species, as one arbitrarily given for the sake of convenience to a set of individuals closely resembling each other, and that it does not essentially differ from the term variety.«

9 Ebda., S. 137: »To sum up, I believe that species come to be tolerably well-defined objects, and do not at any one period present an inextricable chaos of varying and intermediate links.«

Hinsichtlich der Makroevolution, insbesondere, was die Rolle der natürlichen Selektion bei der Entstehung neuer Arten betrifft, scheiden sich allerdings bis heute die Geister. Ich kann diese anhaltende Diskussion hier freilich nur schlagwortartig beleuchten. Nur so viel: Wenn die natürliche Selektion in der Artbildung wichtig ist, dann könnte oder sollte dieser Prozess auch eine Brücke schlagen zwischen den von einer zunehmenden Zahl von Evolutionsbiologen als kontinuierlich angesehenen Prozessen der Mikro- und der Makroevolution. Aber ist die natürliche Selektion überhaupt notwendig für die Entstehung neuer Arten? Und wenn ja, wie häufig spielt die natürliche Auslese *die* entscheidende Rolle in der Speziation? Dies sind bis heute offene Fragen, die unter Evolutionsbiologen noch immer diskutiert werden.[10]

Weiterhin ist es in der Diskussion um Artbildung wichtig, sich klarzumachen, was ›Arten‹ eigentlich sind. Ein Punkt, bei dem Darwin, wie schon weiter oben erwähnt, sehr vage blieb. Darwin schien der ›Art‹ keine besondere biologische Rolle zuzumessen, sondern sah sie eher als ein menschgemachtes Konstrukt. Diesen Punkt muss ich kurz ansprechen, bevor ich auf das Thema zurückkomme, welche Rolle die natürliche Selektion in der Artbildung spielt. Darwin – so sehen es zumindest die meisten Wissenschaftshistoriker (und auch Ernst Mayr) – hat sich ungenügend klar über das Thema ›Arten‹ ausgelassen. Um es noch einmal, vielleicht überspitzt zu formulieren, es scheint, als ob er dies für kein wichtiges Thema hielt und den Begriff ›Art‹ nur als eine willkürliche Beschreibung ansah, der in seinen Augen keine besondere biologische Relevanz zugerechnet werden sollte.

Ernst Mayr, der von einigen auch der Darwin des 20. Jahrhunderts genannt wurde, legte allerdings großen Wert auf das Verständnis und die Definition der Art und beklagte, dass Darwin dies nicht getan hatte oder nicht erkannt hatte, dass dieser Frage eine zentrale Bedeutung in der Biologie zukommt. Mayr ging hart mit Darwin ins Gericht, als er in seinem ersten und vielleicht immer noch wichtigsten Buch *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist* schrieb:

> Diese selbstgefällige Einstellung [...] galt unangefochten, bis das neue Artkonzept sie zu ersetzen begann [...] unversehens wurde anschließend von fortschrittlichen Systematikern eingesehen, dass jene Arten, zwischen denen sie Übergänge feststellten, ihre eigenen Schöpfungen waren und keine biologischen Einheiten. [...] Somit ist es völlig zu-

10 D. I. Bolnick and B. M. Fitzpatrick: *Sympatric speciation: models and empirical evidence*. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 38, 459-487 (2007).

treffend, wie es zahlreiche Autoren jüngst andeuteten, dass Darwins Werk falsch benannt wurde, weil es ein Buch über evolutionären Wandel im Allgemeinen ist sowie über die Faktoren, die ihn kontrollieren (Selektion etc.), aber keine Abhandlung über den Ursprung der Arten.[11]

Mayr hat sicher zu Recht hervorgehoben, dass Darwin – im Gegensatz zu Alfred Russel Wallace, dem Mitentdecker der Evolution durch natürliche Selektion – keinen fundamentalen Unterschied zwischen Arten und Varietäten sah und auch nur vage über den Artbildungsprozess schrieb. Nach Darwin beschrieben Begriffe wie Varietät und Art lediglich den Grad ihrer Unterschiedlichkeit, aber Fortpflanzungsbarrieren und deren Rolle in Speziation und Artdefinition schien er nicht erkannt zu haben oder er maß diesen keine größere Bedeutung zu. Für Darwin waren somit Varietäten und Arten nur Punkte entlang eines Kontinuums. Der Begriff »Varietäten« (»well-marked varieties«) beschrieb für ihn jegliche vom Menschen erkennbare Gruppierung oder Einordnung von Individuen unterhalb des Rangs einer Art. Da wohl viele seiner Ideen und Erkenntnisse (er behandelt diesen Punkt in mehreren Kapiteln der *Origin*) von seinen Besuchen auf Viehschauen von domestizierten Tieren inspiriert wurden, sprach er auch von »individual sports«, lokalen Polymorphismen und geographischen Rassen. Diese Skala der Variation im Phänotyp war für ihn Evidenz für verschiedene Stadien des – seiner Meinung nach graduellen – Artbildungsprozesses, in dem er die natürliche Auslese als den entscheidenden oder gar alleinigen Mechanismus sah.

Mayr legt im Gegensatz zu Darwin sehr großen Wert auf die biologische Besonderheit der Art und auf eine genaue, prozessorientierte Definition des Artbegriffs – und dies wurde und ist auch weiterhin das definierende Programm der meisten Ansätze in der Artbildungsforschung, die versucht das Entstehen und Aufrechterhalten von Fortpflanzungsbarrieren zu verstehen. Denn nach Theodozius Dobzhansky und Ernst Mayr werden Arten nach dem Biologischen Artkonzept als eine »Gruppe natürlicher Populationen definiert, die sich potentiell untereinander

11 E. Mayr: *Systematics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press 1942, S. 113-114: »This complacent attitude [...] reigned supreme until the new biological species concept began to replace it [...] then it was suddenly realized by the more progressive systematists that those species between which they had found intergradation were their own creations, and not biological units. [...] It is thus quite true, as several recent authors have indicated, that Darwin's book was misnamed, because it is a book on evolutionary changes in general and the factors that control them (selection and so forth), but not a treatise on the origin of species.«

kreuzen können und reproduktiv von anderen solchen Gruppen getrennt sind«.

Auch heute noch ist die vorherrschende Meinung unter Evolutionsbiologen, dass Darwin zwar unzweifelhaft monumentale Einsichten hinsichtlich der Rolle der natürlichen Selektion zur Verbesserung von Anpassungen hatte, er aber weder zum tieferen Verständnis des Artbegriffs beitrug noch zur Artbildung spezielle und klare Hypothesen formulierte. In dem wichtigsten Buch zur Artbildung der letzten Jahrzehnte, *Speciation* (2004) von Jerry Coyne und Allen Orr, heißt es:

> Darwins *Magnum Opus* schweigt sich weitgehend aus über das »Geheimnis der Geheimnisse« [nämlich die Speziation]. Das Wenige, das er sagt über dieses Geheimnis, wird von den meisten modernen Evolutionsbiologen als unklar oder falsch betrachtet. [...] Wir kommen zu dem Schluss, dass Arten tatsächlich diskret sind als sexuell reproduzierende Organismen. [...] Die überwiegende Zahl der Biologen ist sich einig, dass Arten auf eine Weise real sind, in der es supraspezifische Taxa – einschließlich kategorieller Ränge wie Gattungen und Familien – nicht sind.[12]

Im Unterschied zu Darwin werden heute Arten also ganz im Sinne von Ernst Mayr als ›real‹ verstanden und nach dem Biologischen Artkonzept als Fortpflanzungsgemeinschaften definiert.

Es gibt selbstverständlich noch dutzende weiterer Artkonzepte, die häufig in der Praxis der Taxonomie und Evolutionsbiologie – bewusst oder unbewusst – dem Biologischen Artkonzept (»Biological species concept«) vorgezogen werden, obwohl dieses sicherlich immer noch das dominanteste und verbreitetste Konzept ist. Nichtsdestotrotz, dies wird auch von Mayr zugegeben, hat das Biologische Artkonzept theoretische und operative Probleme. So kann es beispielsweise nicht auf sich asexuell fortpflanzende Arten angewandt werden, und in der Praxis können Fortpflanzungsgemeinschaften oft nicht leicht beobachtet werden. Auch musste selbst der Ornithologe Mayr zugeben, dass wahrscheinlich etwa 10 % aller Vogelarten hybridisieren, trotzdem würde er nicht deren Status als biologische Arten in Frage stellen. Im Übrigen können auch Tests im Labor oder in Zoos wegen der immer ›unnatürlichen‹ Bedingungen oft

12 J. Coyne J. and A. Orr. *Speciation*. Sinauer Assoc. 2004: »Darwin's magnum opus remains largely silent on the »mystery of mysteries« [i. e. speciation] [...] the little it does say about this mystery is seen by most modern evolutionists as muddled or wrong. [...] We conclude that species are indeed discrete in sexually reproducing organisms [...] Most biologists agree that species are real in a way that supraspecific taxa – including ranks like genera and families – are not«.

nicht wirklichen Aufschluss über natürliche Fortpflanzungsentscheidungen und damit das Biologische Artkonzept geben. Daher werden heute in der Praxis meist immer noch zunächst morphologische, zunehmend auch genetische Unterschiede herangezogen, die zur Typisierung und Einordnung von Individuen in Arten verwandt werden.

Trotz aller Schwierigkeiten spielt das Biologische Artkonzept eine ausnehmend wichtige Rolle in der Evolutionsbiologie, und daher will ich hier die Geschichte dieses Konzepts kurz rekapitulieren; denn obwohl Darwin – wie schon erwähnt – der Art, insbesondere der ›biologischen‹ Art, die durch Paarungsentscheidungen ihre Artgenossen ›erkennt‹, scheinbar keine große Bedeutung zumaß, so hat der Mitentdecker der Evolution durch natürliche Selektion, Alfred Russel Wallace, dies durchaus getan[13] und damit scheinbar sogar indirekt die Idee des Biologischen Artkonzepts vorweggenommen, zumindest aber indirekt Ernst Mayr dahingehend beeinflusst.

Die Geschichte des Biologischen Artkonzepts

In der Tat muss wohl Alfred Russel Wallace und nicht Ernst Mayr oder Theodozius Dobzhansky als der Entdecker (zumindest als ein Mitentdecker) des Biologischen Artkonzepts und der Bedeutung der Fortpflanzung in diesem Zusammenhang gelten. Denn schon 1865 schrieb Wallace in einer Abhandlung über Variation und geographische Verteilung von Schmetterlingen in Malaysien:[14]

> Arten sind lediglich besonders hervorstechende Rassen oder lokale Formen, die sich, wenn sie miteinander Kontakt haben, nicht paaren, und von denen man annimmt, wenn sie in unterschiedlichen Gegenden vorkommen, dass sie einen getrennten Ursprung haben und nicht fähig sind, fertile Bastarde zu erzeugen.

James Mallet beschrieb 2004[15] in einem Artikel in der Zeitschrift *Systematics and Biodiversity*, dass es wahrscheinlich ist, dass diese fundamentale Einsicht von Wallace indirekt auch zur Formulierung von Mayrs Biologischem Artkonzept führte.

13 A. G. Cock: *Bernhard's Symposium – The Species Concept in 1900*. Biological Journal of the Linnean Society 9, 1-10 (1977).

14 A. R. Wallace: *On the phenomena of variation and geographical distribution as illustrated by the Papilionidae of the Malayan region.* Transactions of the Linnean Society London 25, 1-71 (1865): »Species are merely those strongly marked races or local forms which, when in contact, do not intermix, and when inhabiting distinct areas are generally regarded to have had a separate origin, and to be incapable of producing fertile hybrid offspring.«

15 J. Mallet: *Poulton, Wallace and Jordan: how discoveries in Papilio butterflies led to a new species concept 100 years ago*. Systematics and Biodiversity 1, 441-452 (2004).

Die Verbindung zwischen Wallace und Mayr entstand über den englischen Evolutionsbiologen und Entomologen Edward B. Poulton (1856-1943), denn Wallace schickte zu Weihnachten 1903 eine Sammlung seiner Veröffentlichungen an Poulton, darunter den besagten Artikel von 1865. Poulton publizierte 1908 eine Sammlung von Aufsätzen in dem Buch mit dem Titel *Essays on Evolution*[16] und legte im ersten Kapitel mit dem Titel »What is a species?« (welches bereits 1903 als *Presidential Address* an die Entomological Society der Royal Society veröffentlicht worden war) dar, dass Arten nicht nach syndiagnostischen Kriterien definiert werden sollten, sondern sich durch – wie er es nannte – ›syngamy‹, also gemeinsame Fortpflanzung, auszeichnen. Ferner unterschied Poulton schon zwischen Populationen einer Art, die im selben geographischen Raum nebeneinander ›sympatrisch‹ – wie er es ausdrückte – oder ›asympatrisch‹ vorkommen. Diese Unterscheidung wird bei dem geographischen oder ›allopatrischen‹ Modell der Artbildung, wie Mayr es später nannte, eine wichtige Rolle spielen.

Ernst Mayrs Exemplar von Poultons Buch *Essays on Evolution*, das ich nach dem Tode von Ernst Mayr von seinen Töchtern geschenkt bekam, enthält mehrere Annotationen Mayrs. Sie zeigen klar, dass er Poultons Argumente kannte, und er hat Poulton auch regelmäßig in seinen Veröffentlichungen zitiert, so beispielsweise auch in seinem ersten Buch. So lassen sich zumindest Teile der Entwicklung der Ideen zum Biologischen Artkonzept Mayrs und zur allopatrischen Artbildung auf Wallace und Poulton zurückführen. Ernst Mayr hat dann sein Leben lang mit der für ihn typischen Entschlossenheit, Klarheit und Argumentationskraft für die Akzeptanz des geographischen Modells der Artbildung und des Biologischen Artkonzepts gekämpft.

Die geographischen Artbildungsmodelle

Im Jahre 1947 gründete Ernst Mayr das Journal *Evolution* und wurde auch der erste Präsident der »Society for the Study of Evolution«. Im selben Jahr schrieb er für diese Zeitschrift einen längeren Artikel mit dem Titel *Ecological factors in speciation.*[17] Darin beleuchtet er die Frage der Rolle von ökologischen Faktoren in der Artbildung unter besonderer Berücksichtigung des Problems der sympatrischen Artbildung, also der Spe-

16 E. B. Poulton: *What is a species?* In: *Essays on Evolution*. 1889-1907. Oxford: Claredon Press 1909, S. 46-94.

17 E. Mayr: *Ecological factors in speciation*. Evolution 1, 263-288 (1947).

ziation ohne geographische Isolation. Sein Votum war schon 1947 klar. Er hielt Artbildung ohne geographische Isolation für einen äußerst seltenen und schwierigen Prozess, der ganz besondere Bedingungen erfordert, und favorisierte stattdessen das Modell der allopatrischen Artbildung. Nach dem allopatrischen Modell werden in geographisch getrennt lebenden Populationen über viele Generationen hinweg Mutationen akkumuliert, die – wenn die geographische Barriere wieder verschwinden sollte – dazu führen, dass sich die Individuen der beiden Populationen nicht mehr miteinander paaren (Abb. 2). Artbildung findet allopatrisch sozusagen allein wegen der geographischen Isolation voneinander, aber nicht als Objekt oder primär aufgrund der natürlichen Selektion statt. So spielt in diesem Modell die natürliche Selektion keine oder nur eine sehr untergeordnete Rolle. Denn es wird angenommen, dass allein die den Genaustausch verhindernde geographische Isolation von Populationen voneinander über viele Generationen hinweg dazu führen wird, dass sich so separierte Populationen zunehmend weiter auseinanderentwickeln durch die Akkumulation von Mutationen, so dass die Individuen sich nicht mehr miteinander paaren würden oder könnten, wenn sie nach einer Anzahl von Generationen wieder miteinander in Kontakt kämen.

Nach dem Biologischen Artkonzept pflanzen sich Mitglieder einer Art nur miteinander fort und eben *nicht* mit Mitgliedern anderer Arten. Wenn diese ehemals geographisch getrennten Populationen wieder in Kontakt kämen und Genfluss somit zumindest denkbar wäre, sie sich dann aber nicht mehr paarten, sind neue Arten entstanden. Paarungsentscheidungen und damit Fortpflanzungsbarrieren sind nach dem Biologischen Artkonzept von Ernst Mayr und Theodozius Dobzhansky *das* definierende Artkriterium. Mayr bestritt fast sein gesamtes Leben lang, dass solche meist präzygotischen Verhaltensunterschiede unter sympatrischen Bedingungen entstehen könnten, sondern allein unter allopatrischen möglich seien.

Ernst Mayr war in seiner überaus langen und erfolgreichen Schaffenszeit von über acht Jahrzehnten einer der einflussreichsten Verfechter des Prozesses der allopatrischen Artbildung. Bezeichnenderweise veröffentlichte Mayr den Evolutions-Artikel von 1947, in welchem er sich gegen das sympatrische Modell der ökologischen Differenzierung durch natürliche Selektion als Prozess der Artbildung innerhalb einer geographisch zusammenhängenden Population aussprach, 1976, also fast 30 Jahre später, nochmals in seinem Buch *Evolution and the Diversity of Life*.[18] Aber

18 E. Mayr: *Sympatric speciation*. In: E. Mayr: *Evolution and the Diversity of Life*. Belknap Press of Harvard University Press 1976, S. 144-175.

diesmal erschien der Artikel interessanterweise unter dem Titel *Sympatric speciation*. In einer kurzen Einleitung zu diesem Kapitel legt Mayr dar, dass die meisten Evolutionsbiologen, zumindest in den ersten Jahrzehnten nach Darwin, glaubten, dass sympatrische Artbildung genauso häufig oder sogar häufiger sei als geographische (allopatrische) Artbildung. Er sieht sich also noch 30 Jahre später in seiner Auffassung bestätigt, dass Arten maßgeblich durch allopatrische Artbildung entstehen. Er hielt die Wiederveröffentlichung seines Artikels aus *Evolution* (1947) für notwendig, vermutlich, um deutlich zu machen, dass er weiterhin allein die Spezialisierung auf verschiedene Wirtspflanzen als potentiellen ökologischen Umstand für sympatrische Artbildung gelten ließ.

Ernst Mayr war sehr kategorisch in seinem Urteil, dass sympatrische Artbildung, die auf ökologischen Unterschieden innerhalb eines Habitats einer Population basiert und somit für die natürliche Auslese eine entscheidende Rolle spielt, nur sehr selten zu neuen Arten führen sollte. Nach Mayr entstehen neue Arten also quasi als Nebenprodukt geographischer Isolation und nicht als Resultat natürlicher Selektion, wie Darwin es vorgeschlagen hatte. Die fehlende Rolle der natürlichen Auslese während des allopatrischen Artbildungsprozesses unterscheidet dieses Modell Mayrs somit klar von den – wenn auch vagen – Ideen Darwins zur Speziation.

Wichtig in dem Zusammenhang der Kategorisierung von verschiedenen Artbildungsprozessen und deren biologischem Verständnis ist wiederum, wie schon erwähnt, die Definition, was ›Arten‹ sind. Das von Ernst Mayr und Theodozius Dobzhansky erdachte Biologische Artkonzept hat über Jahrzehnte dazu geführt, dass Artbildungsforschung sich hauptsächlich damit befasste, zu verstehen, wie Reproduktionsbarrieren entstehen. So wurde die Entstehung neuer Arten seit der Formulierung der Modernen Synthese der Evolutionsbiologie fast ausschließlich als nicht adaptiver und nicht selektiver Prozess der Evolution gesehen und die Rolle der natürlichen Auslese als weniger wichtig bei der Artbildung erachtet. Nicht zuletzt auch wegen des Einflusses von Mayr wurde über Jahrzehnte allopatrische Speziation, also die Entstehung neuer Arten unter Bedingungen der geographischen Separation von Populationen, als die fast ausschließlich mögliche Art der Entstehung neuer Arten gesehen. Sympatrische Artbildung, der Ursprung neuer Arten innerhalb einer Population – auch aufgrund von ökologischer Selektion – wurde von vielen Evolutionsbiologen als unmöglicher oder zumindest sehr ungewöhnlicher Artentstehungsmechanismus betrachtet. Die Begründung dafür ist, dass der Genfluss, der weiterhin durch Paarungen zwischen Individuen einer Population stattfindet, meist verhindern würde, dass

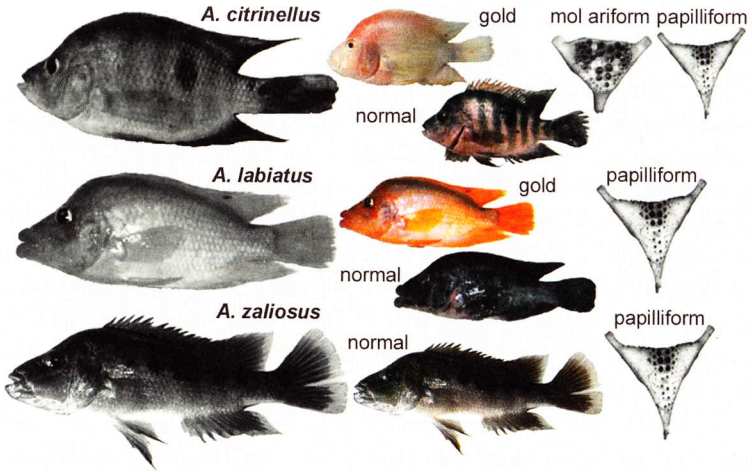


Abb. 3: Polymorphismen der drei bisher beschriebenen Arten des *Amphilophus citrinellus*-Artenkomplexes. Bei zwei dieser Arten (*A. citrinellus* und *A. labiatus* – und auch bei den neuen Arten des Xiloa-Kratersees – *A. xiloaensis* und *A. sagittae* – die beide bis vor kurzem noch *A. citrinellus* genannt wurden) gibt es einen Farb- und einen morphologischen Polymorphismus. Rechts sind die papilliformen und molariformen Schlundkiefer zu sehen.

sich genügend genetische Unterschiede zwischen den Individuen der potentiellen neuen Arten ansammeln könnten.

Fast bis zum Ende seines langen Lebens und fruchtbaren Schaffens änderte Mayr seine Meinung in dieser Frage kaum, und Berichte über sympatrische Artbildung blieben nach 1947 auch in den folgenden fast 60 Jahren der Evolutionsforschung eine ganz große Ausnahme, die die Regel der allopatrischen Artbildung nur zu bestätigen schienen. Möglicherweise spielte dabei auch Mayrs enormer Einfluss auf die Evolutionsbiologie eine Rolle. Jedenfalls führte das Konzept der sympatrischen Artbildung, bei der ökologische Faktoren und Selektion entscheidend sind, bis in die zweite Hälfte des letzten Jahrhunderts eher ein Aschenputteldasein. Nur sehr wenige empirische Fallbeispiele wurden in der Literatur veröffentlicht, obwohl das Interesse an dieser ›anderen‹ Art der Artentstehung nie verloren ging. Sogar theoretische Modelle zur disruptiven Selektion und sympatrischen Artbildung wurden mit Regelmäßigkeit auch von führenden Evolutionsbiologen wie John Maynard-Smith weiterhin veröffentlicht.

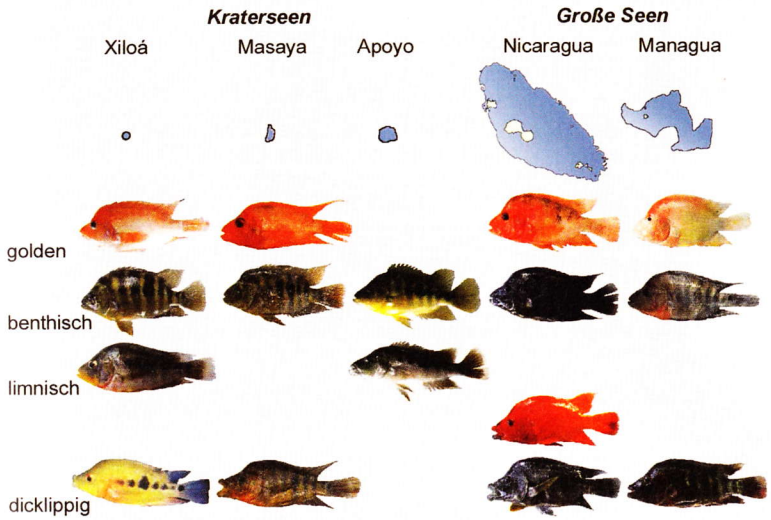


Abb. 4: Weitere Arten des Artenkomplexes *Amphilophus citrinellus* leben in den Kraterseen Nicaraguas. Aus dem Xiloa-Kratersee sind oben *A. xiloaensis* Gold- und Normal-Farbmorphen abgebildet sowie die limnetische, langgestreckte Art *A. sagittae*. Die dicklippige Art aus diesem Kratersee ist noch nicht beschrieben, aber es ist wahrscheinlich eine neue Art, obwohl sie sich von *A. labiatus*, die in den großen Seen vorkommt, äußerlich nicht sehr unterscheidet. Gleiches gilt für die dicklippige Art aus dem Masaya-Kratersee. Aus dem Apoyo-Kratersee sind mittlerweise vier Arten beschrieben, aber nur *A. chanco* und *A. zaliosus* sind in dieser Abbildung gezeigt.

Die allopatrische Artbildung als vorherrschender Mechanismus bei der Entstehung neuer Arten wird auch heute noch von der großen Mehrheit aller Evolutionsbiologen unterstützt. Allerdings wurden in den letzten 10 bis 15 Jahren mehr und mehr Studien veröffentlicht, in denen »ökologische Artbildung« als Mechanismus der Speziation erkannt wurde. Das Konzept der ökologischen Artbildung schreibt der natürlichen Selektion nicht nur bei der Spezialisierung und Adaption, sondern auch bei der Artbildung eine entscheidende Rolle zu. Für Mayr sind ökologische und sympatrische Artbildung fast gleichzusetzen, deshalb versucht er in seinem bereits erwähnten Artikel *Ecological factors in speciation* in der Zeitschrift *Evolution* (1947) und dessen Wiederveröffentlichung im Jahre 1976 unter dem Titel *Sympatric speciation* die Rolle von Selektion nochmals zu beleuchten. Mayr sah also bereits 1947 und immer noch 1976 in ökologischen Faktoren, die unter sympatrischen Bedingungen zu

veränderten Anpassungen führen, keinen bedeutenden Mechanismus der Artentstehung, sondern schien weiterhin den eher passiven Mechanismus der allopatrischen Speziation zu favorisieren.

Die Rolle und Bedeutung der ökologischen Artbildung wird heute, zumindest von einer wachsenden Anzahl von Evolutionsbiologen, anders gesehen. So hat sich die Sichtweise gegenüber der Entstehung neuer Arten insbesondere im letzten Jahrzehnt sowohl im Hinblick auf die Geographie als auch auf die Rolle der natürlichen Auslese gewandelt. Dieses wiedererwachte Interesse an den Prozessen der Artbildung ging einher mit einer Reklassifizierung der Artbildungsprozesse von einer vornehmlich geographisch-passiven zu einer eher prozessorientierten Einteilung, obwohl sich diese beiden Typen der Kategorisierung der möglichen Artbildungsprozesse sicher nicht in allen Fällen völlig ausschließen, was aber aus Platzgründen hier nicht weiter ausgeführt werden kann.

Einige Studien zur sympatrischen Artbildung, die große Aufmerksamkeit erregten, wurden erst in den letzten Jahren, nach Mayrs Tod 2005, veröffentlicht, darunter auch eine aus meinem Labor zur sympatrischen Artbildung bei Buntbarschen, über die nun berichtet werden soll.

Sympatrische Artbildung bei Buntbarschen in Kraterseen Nicaraguas

Mit Ausnahme vielleicht der Studien von Guy L. Bush zur Wirtspezialisierung wurde für Ernst Mayr erst in den letzten beiden Jahrzehnten seines Lebens ein mögliches weiteres Beispiel sympatrischer Artbildung glaubhaft. Es waren dies die Buntbarsche, die in Seen (besonders Kraterseen) Afrikas und Mittelamerikas leben. Zwar schrieb er 1984 in einem Beitrag zu dem Buch *Evolution of fish species flocks*[19], »soweit es die Artbildung innerhalb von Seen angeht, so bedeutet diese längst keine sympatrische Artbildung«, doch hob er hervor, dass »die morphologischen Konsequenzen von sympatrischer Artbildung wären, dass diejenigen Merkmale, die der Partitionierung der Ressourcen (Nahrungsnutzung) dienen, die ersten seien, die divergieren«. Weiterhin führte er aus: »wenn

19 E. Mayr: *Evolution of fish species flocks: a commentary.* In: E. Echelle and I. Kornfield (Eds.): *Evolution of fish species flocks.* Orono: Univ. of Maine and Orono Press 1984, S. 3-11: »[...] as far as intralacustrine speciation is concerned intralacustrine does not imply sympatric speciation«. »[...] the morphological consequences of sympatric speciation would be that characters related to resource partitioning (food utilization) should be the first to diverge«. »[...] if assortative mating should develop among members of two morphs [of polymorphic species of cichlids], it would represent a case of sympatric speciation«.

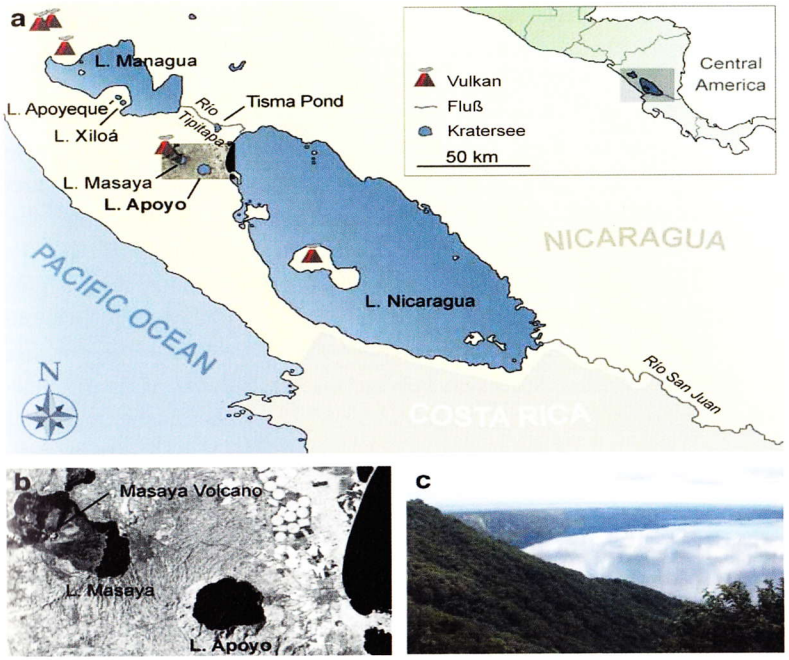


Abb. 5 oben: Geographie Nicaraguas mit den großen Seen. Unten links: Satellitenbild des Masay- und des Apoyo-Kratersees. Unten rechts: Der Kraterrand mit Blick auf den Apoyosee. Aus: Barluenga et al. (2006); siehe Fußnote 26.

sich nun passende Paarung[20] zwischen Vertretern zweier Morphen [von polymorphen Buntbarsch-Arten] entwickelte, würde dies einen Fall sympatrischer Artbildung darstellen«. In privaten Konversationen mit mir räumte er ein, dass er die Buntbarsche der Kraterseen Nicaraguas für das bisher überzeugendste Beispiel sympatrischer Artbildung hielt. Worum geht es?

Buntbarsche sind in den letzten Jahrzehnten, neben den Darwinfinken der Galapagos-Inseln, zu einem der bekanntesten Modellsysteme in der evolutionsbiologischen Forschung geworden, und dies aus zwei Gründen: Zum einen bieten sie die Möglichkeit, aufgrund von Farbunterschieden innerhalb einer Population das Wirken der sexuellen Selektion, also die Entstehung neuer Arten durch selektive Partnerwahl, zu

20 Unter »passender« Paarung (»assortative mating«) versteht man die Paarung zwischen Individuen einer Art, die einander in gewisser Hinsicht, beispielsweise der Morphologie oder des Verhaltens, ähnlich sind.

erforschen. Zum anderen lassen sich an diesem Beispiel auch Theorien zur ›ökologischen‹ – das heißt in diesem Fall: sympatrischen – Artbildung testen. Neuere theoretische Modelle zeigen, dass unter bestimmten Bedingungen der Verbreitung, Partnerwahl, Selektion und ökologischen Spezialisierung durchaus neue Arten innerhalb einer Population – also sympatrisch – entstehen können. Genügend starke divergente Selektion kann also sehr wohl – auch ohne den Genfluss verhindernde geographische Barrieren – zu neuen Arten innerhalb einer Population führen. Divergente oder disruptive Selektion, also Selektion, die die extremen Individuen bevorzugt und damit gegen die durchschnittlichen Individuen selektiert, fördert somit die extremen Spezialisten an beiden Enden eines morphologischen/ökologischen Spektrums. Im Fall des Midasbuntbarsches aus Nicaragua, an dem ich seit über 20 Jahren forsche, trifft dies beispielsweise auf die besonders molariformen oder papilliformen Individuen zu,[21] aber auch auf Fische mit besonders langgestreckten Körpern, die sich effizient im offenen Wasser bewegen, oder auf Individuen mit besonders tiefen Körpern und längeren Brustflossen,[22] die eher die Ufernähe bevorzugen und schnellere Richtungsänderungen beim Schwimmen ausführen (Abb. 3 und 4). Hierzu nun Näheres:

In den großen Seen wie auch in den Kraterseen Nicaraguas lebt je ein kleiner Schwarm von extrem nah verwandten Arten von Buntbarschen der Artengruppe um *Amphilophus citrinellus*, den Midasbuntbarsch. Bis vor kurzem (in den letzten Jahren wurden noch einige weitere für den Apoyo- und Xiloa-Kratersee beschrieben, die bis dahin noch *A. citrinellus* genannt wurden; siehe Abb. 3 für einige Beispiele) wurden nur drei Arten formell beschrieben, *A. citrinellus*, *A. labiatus* und *A. zaliosus*.[23] *A. citrinellus* und *A. labiatus* leben in den großen Seen Nicaraguas, während *A. zaliosus* nur im Apoyo-Kratersee vorkommt (Abb. 5). Die Individuen dieser Arten sind nicht nur farblich, sondern auch in anderen morphologischen Strukturen sehr deutlich unterschieden. Die Körperformen innerhalb von Populationen der verschiedenen Arten eines Kratersees sind äußerst variabel, und sie unterscheiden sich insbesondere auch in

21 A. Meyer: *Costs and benefits of morphological specialization: feeding performance in the trophically polymorphic Neotropical cichlid fish*, Cichlasoma citrinellum. Oecologia 80, 431-436 (1989).

22 A. Meyer: *Ecological and evolutionary aspects of the trophic polymorphism in* Cichlasoma citrinellum *(Pisces: Cichlidae)*. Biological Journal of the Linnean Society 39, 279-299 (1990a).

23 A. Meyer: *Morphometrics and allometry of the trophically polymorphic cichlid fish,* Cichlasoma citrinellum: *Alternative adaptations and ontogenetic changes in shape.* Journal of Zoology (London) 221, 237-260 (1990b).

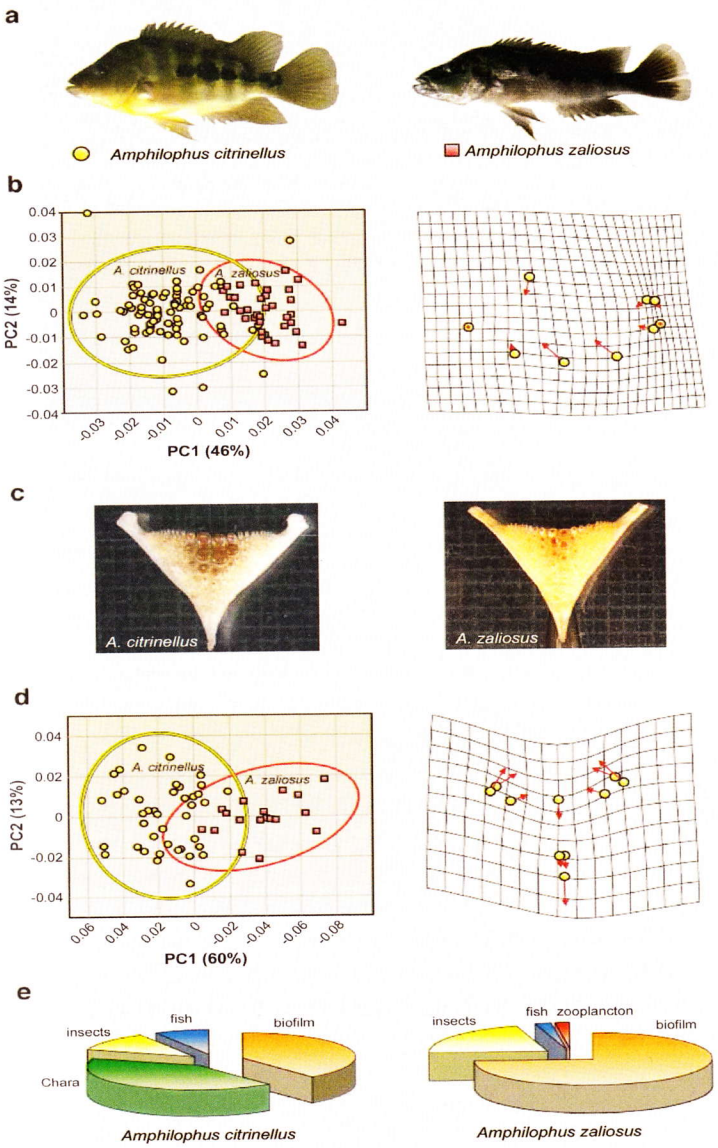


Abb. 6: Morphometrische Analysen des Körpers der beiden bis 2006 beschriebenen Arten des Apoyosees. *A. citrinellus* (links) – das Bild stellt ein Individuum der neuen Art *A. chanco* dar sowie der Art *A. zaliosus* (rechts). Sie unterscheiden sich sowohl in der Körperform (a, b) als auch der Morphologie des Schlundkiefers (c, d). Magenanalysen zeigen ferner, dass sie die Ressourcen ihres Kratersees unterschiedlich nutzen (e). Aus: Barluenga et al. (2006); siehe Fußnote 26.

der Morphologie der Schlundkiefer drastisch voneinander (siehe Abb. 3; einige ›Morphen‹ sind mittlerweile als Arten beschrieben worden).

Diese Schlundkiefer sind eine ›Erfindung‹ einiger moderner Fischgruppen wie der Cichliden. Sie haben den fünften Kiemenbogen, der bei basaleren Fischen noch Kiemen zur Atmung trägt, zu einem zweiten Kiefer, dem sogenannten Schlundkiefer, umgebaut. Damit haben sie sich Nahrungsquellen, wie beispielsweise harte Schnecken, nutzbar gemacht, die anderen Fischen verschlossen bleiben. Dies dürfte einer der Gründe dafür sein, dass die Familie *Cichlidae* zu den artenreichsten aller Wirbeltiere gehört. Insgesamt gehören fast 3.000 Arten zur Familie der Buntbarsche; keine andere Gruppe von Fischen oder auch anderen Wirbeltieren ist so artenreich.

Einige Vertreter der Midasbuntbarschgruppe in Nicaragua haben stabile ›molariforme‹ – wie ich es nannte –, mit starken ›Backenzähnen‹ besetzte Schlundkiefer, die es ihnen erlauben, die sehr harten Gehäuse von Schnecken zu knacken, oder ›papilliforme‹, mit kleinen, spitzen Zähnen besetzte Schlundkiefer, mit denen weichere Nahrung, wie Insektenlarven, effizienter aufbereitet werden können. Schnecken können die papilliformen Midasbuntbarsche dagegen nicht knacken. Es schien denkbar, dass diese Vielfalt von morphologischen Strukturen, die einen messbaren ökologischen Effekt haben – es können ja dadurch verschiedene Nahrungsquellen eines Sees unterschiedlich genutzt werden –, zur Entstehung neuer Arten führen könnte.

Individuen einer Population, die an verschiedenen Stellen und Wassertiefen eines Sees nicht nur unterschiedliche Nahrungsquellen aufsuchen, sondern dort möglicherweise auch Paarungspartner mit morphologischen oder Farbunterschieden finden, könnten theoretisch auch neue Arten herausbilden, und zwar *innerhalb* eines Sees, auch eines noch so kleinen Kratersees, von denen es einige in Nicaragua gibt (siehe Abb. 5). Der Artenkomplex des Midasbuntbarsches lieferte eines der (bisher) ganz wenigen Beispiele für die Entstehung neuer Arten ohne geographische Barrieren.[24 25 26]

24 A. B. Wilson, K. Noack-Kuhnmann and A. Meyer: *Incipient speciation in sympatric Nicaraguan crater lake cichlid fishes: sexual selection versus ecological diversification.* Proceedings of the Royal Society of London, Ser. B 267, 2133-2141 (2000).

25 M. Barluenga and A. Meyer 2004. *The Midas cichlid species complex: incipient sympatric speciation in Nicaraguan cichlid fishes?* Molecular Ecology 13, 2061-2076 (2004).

26 M. Barluenga, K. Stölting, W. Salzburger, M. Muschick and A. Meyer: *Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish.* Nature 439, 719-724 (2006).

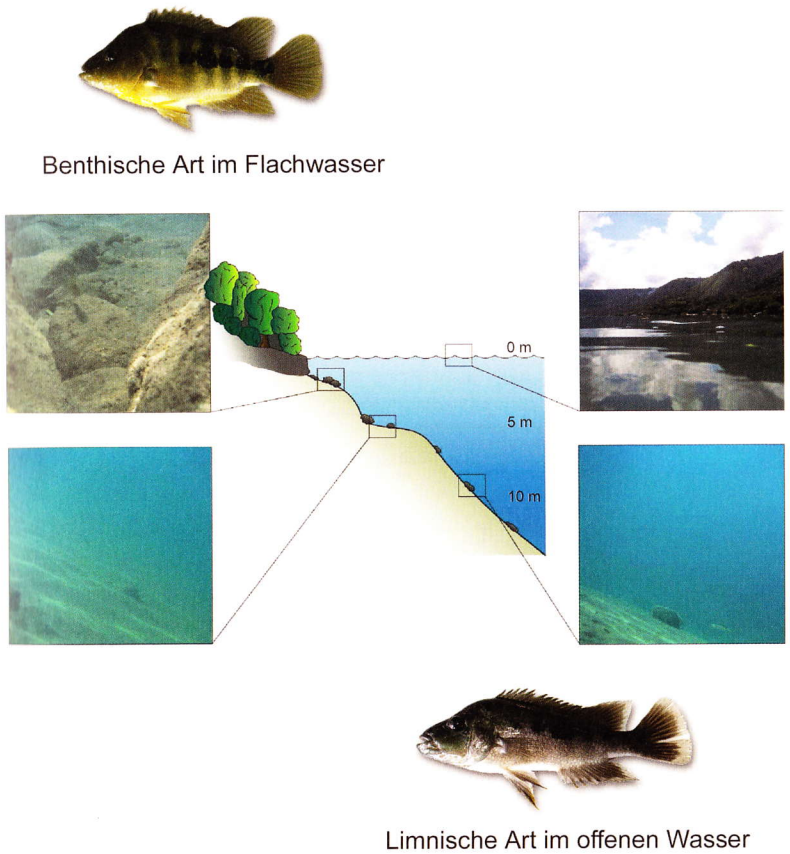


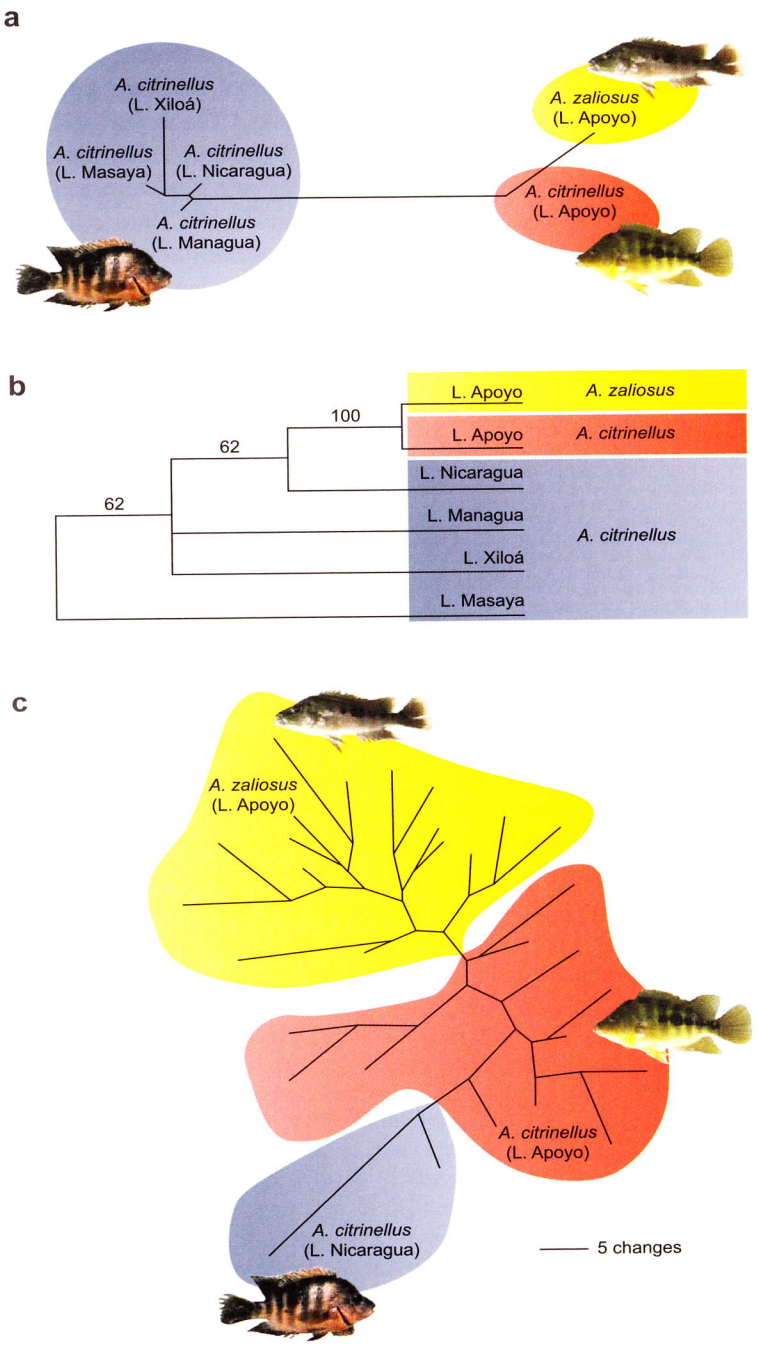
Abb. 7: Lebensräume der beiden Buntbarscharten *Amphilophus citrinellus* und *A. zaliosus*. Die beiden Arten nutzen den Kratersee unterschiedlich. Während *A. citrinellus* eher näher an der Wasseroberfläche zu finden ist, hält sich *A. zaliosus* vor allem in den offenen und tieferen Teilen des Sees auf. Aus: Barluenga et al. (2006); siehe Fußnote 26.

Nur in den beiden großen Seen Nicaraguas, dem Nicaraguasee und dem Managuasee, lebt *Amphilophus citrinellus* zusammen mit der nahe verwandten Art *A. labiatus*. Auch in einer Reihe von Kraterseen Nicaraguas ist der Midasbuntbarsch zu finden, unterscheidet sich dort aber zum Teil äußerlich und genetisch merklich von den Populationen der großen Seen Nicaraguas, und es wurden auch unlängst weitere neue Arten für den

Abb. 8: Genetische Analysen mit mitochondrialen Kerngenmarkern zeigen, dass die beiden *Amphilophus*-Arten des Apoyosees näher miteinander verwandt sind als mit Arten, die außerhalb dieses Kratersees leben. Die genetischen Daten zeigen, dass die im Kratersee lebende Art *A. zaliosus* durch sympatrische Artbildung entstanden sein muss. Die in (a) und (b) dargestellten, auf Mikrosatelliten beruhenden »Populationsbäume« wurden mit verschiedenen Computerprogrammen berechnet. In (c) ist ein auf AFLP basierender, sogenannter »Neighbor-Joining-Populationsbaum« gezeigt. Alle genetischen Daten unterstützen die Monophylie der im Apoyo-Kratersee lebenden Buntbarsche. Der Pfeilbuntbarsch *A. zaliosus* ist abgeleitet von der ursprünglicheren Art des Midas-Cichliden *A citrinellus*. Dadurch wird die basale Art *A. citrinellus* paraphyletisch. Aus: Barluenga et al. (2006), wo nähere Erläuterungen, auch zu den verwendeten Computerprogrammen, zu finden sind; siehe Fußnote 26.

Apoyo- und Xiloa-Kratersee beschrieben (siehe Legende zu Abb. 4). Bisher ist nur noch eine weitere Art, *A. zaliosus*, beschrieben, die wegen ihrer Körperform Pfeilcichlide genannt wird (Abb. 3). Allein im 25 km² kleinen und völlig von anderen Seen und Flüssen abgeschlossenen Apoyo-Kratersee ist diese Art des Midas-Cichliden-Artenkomplexes zu finden (Abb. 5). Den Ursprung dieser Art haben wir in den letzten Jahren genauer mit genetischen, morphologischen und ökologischen Methoden erforscht. Es stellte sich dabei heraus, dass der Pfeilcichlide sich nicht nur äußerlich von der Ursprungsart, dem Midas-Cichliden (*A. citrinellus*), unterscheidet (Abb. 6), der auch den kleinen See mit ihm teilt, sondern sich auch in diesem See in wahrscheinlich weit weniger als 20.000 Jahren seit der Entstehung dieses Sees herausgebildet hat.[27] Er pflanzt sich bevorzugt nur mit Mitgliedern seiner Art fort, wie auch frühere und von uns wiederholte Partnerwahlexperimente in Aquarien zeigten, nutzt andere Nahrungsquellen aus und lebt häufiger im tiefen Wasser als die Ursprungsart, der Midasbuntbarsch (Abb. 6, 7). *A. zaliosus* ist somit nach Mayrs Biologischem Artkonzept eine separate neue Art. Die beiden Arten lassen sich mithilfe sensitiver genetischer Marker und moderner populationsgenetischer Analysen klar voneinander unterscheiden (Abb. 8). So ist durch ökologische Speziation wenigstens eine neue Art sympatrisch, also innerhalb eines kleinen, jungen Kratersees entstanden und zwar wahrscheinlich in weniger als 10.000 oder sogar 2.000 Jahren, wie die extrem ähnliche Genetik zwischen den Arten zeigt. Es gibt wahrscheinlich sogar noch zwei oder drei weitere Arten in diesem und anderen kleinen Kraterseen, was wir gerade erforschen (Abb. 4).

27 Siehe Fußnote 26.



Schlussbemerkung

Mit Darwin begann das Interesse an der Rolle der Selektion in der Speziation; diese Rolle wurde erstmals explizit unter den Begründern der sogenannten Modernen Synthese – Theodozius Dobzhansky und Ernst Mayr – unterschiedlich diskutiert und wird heute mit neuen Methoden und Datensätzen wieder erforscht und erlebt eine Renaissance. Artbildung durch natürliche Selektion ist ein evolutionärer Prozess, der von offensichtlich immanentem Interesse für Evolutionsbiologen ist, denn Selektion ist die Brücke, welche die Mikroevolution innerhalb von Arten und das Verstehen von Prozessen und Mustern der makroevolutionären Diversifizierung miteinander verbindet.

Durch genetische und genomische Analysen suchen wir jetzt nach den Genen für morphologisch-ökologische Unterschiede zwischen diesen jungen Buntbarscharten aus Nicaragua, um auch auf molekularer Ebene zu verstehen, wie neue Arten entstehen, wie viele Gene in diesen Prozess involviert sind und welche Mutationen diese Arten voneinander unterscheiden. Denn auch die relative Bedeutung von Mutation und Selektion ist ein Thema, das schon seit den Zeiten der Modernen Synthese unter Evolutionsbiologen diskutiert wurde. Im Zeitalter der Genomik wird es zunehmend möglich, auch dieses Kapitel der Geschichte der Evolutionsbiologie neu zu durchdenken.