

## Die Entstehung neuer Arten – Darwins Geheimnis der Geheimnisse

Meine sehr verehrten Damen und Herren, lieber Herr Wehner, lieber Herr Stock, haben Sie ganz herzlichen Dank für die freundlichen Einführungen und, auch bei Ihnen, lieber Herr Grimm, möchte ich mich für die Einladung bedanken, die diesjährige Ernst Mayr Lecture halten zu dürfen. Ich bin sehr geehrt, denn Ernst Mayr ist nicht nur mein größtes akademisches Vorbild, sondern war auch ein großväterlicher Mentor und Freund für mich. Er war es auch, der mich in seiner überzeugenden Art davon überzeugt hat, nach Deutschland zurückzukehren. Während meiner Zeit in Harvard – Ernst Mayr war damals schon seit mehr als einem Jahrzehnt im „Ruhestand“ – hatte ich nicht nur Gelegenheit, an seinen Seminaren teilzunehmen, sondern er lud mich sozusagen in seine Familie ein und so wohnte ich für einen Sommer in seinem Haus an der Chaucy Street in Cambridge.

Ich bin umso mehr geehrt – quasi als Repräsentant der Evolutionsbiologen der Enkelgeneration Mayrs – jetzt „seine“ Vorlesung halten zu dürfen. Noch mehr Respekt flößt mir dies ein, da ich erleben durfte, wie Ernst Mayr 1997 – ich war gerade nach über 15 Jahren in den USA nach Deutschland zurückgekommen – die *Ernst Mayr Lectures* selbst mit einem Vortrag eröffnete. Auch aus diesem Grund schien es angebracht, für diese Vorlesung ein Thema zu wählen, das eine zentrale Rolle in Ernst Mayrs monumentalem Schaffen eingenommen hat. So möchte ich in der Kürze der mir zur Verfügung stehenden Zeit die Erforschung der Artentstehung und die Entwicklung des Verständnisses der Artentstehung seit Darwin behandeln und mein 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 und zum Schluss ein Forschungsprojekt zur sympatrischen Artbildung aus unserer eigenen Forschung vorstellen.

Charles Darwin nannte die Entstehung neuer Arten in der Einführung zu seinem opus magnum *Origin of Species* (1859) das Geheimnis der Geheimnisse. Daher der Titel dieses Vortrags. Und ein Geheimnis blieb die Entstehung neuer Arten auch für weitere Jahrzehnte nach der Veröffentlichung dieses Werkes, bis – erstmals in

den 30er und 40er Jahren des letzten Jahrhunderts – die Architekten der sogenannten Modernen Synthese, zu denen auch Ernst Mayr maßgeblich zählte, das Verständnis der sich immer mehr entfernenden Disziplinen der mendelschen Genetik und der Populationsgenetik mit der Paläontologie und der Systematik zu einem Theoriegebäude der Evolution zusammenführten, das in seinen Grundfesten noch heute Bestand hat.

## Charles Darwin und Ernst Mayr über Artenkonzepte und den 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 Wallace 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. Wie genau dieser Prozess der Artbildung durch natürliche Auslese und Adaptation aber stattfinden sollte, wurde von Darwin nicht genau ausgeführt.

Die präziseste Formulierung einer Hypothese zur Entstehung neuer Arten liest sich in Darwins „Origin“ so: „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.“ – In diesem Zusammenhang muss vorausgeschickt werden, dass Darwin Arten als nichts Besonderes ansah. Er hielt Arten nur für besonders differenzierte „Varieties“, was sich vielleicht am besten als Varietäten ins Deutsche übersetzen lässt. Nach seiner Ansicht waren diese unterschiedlichen Gruppen/Arten hervorgebracht durch das, was heute divergente (oder disruptive) Selektion genannt wird. Mehr dazu später.

Heute wird die Evolution, zumindest von vielen Evolutionsbiologen, in zwei große Kategorien eingeteilt: Erstens in die Mikroevolution – die Verbesserung von Adaptationen innerhalb von Populationen und Arten, und zweitens in die Makroevolution – die Entstehung neuer Arten und Prozesse, die in evolutionären Linien über dem taxonomischen Rang von Arten hinaus stattfindet. Die Perfektionierung oder – neutraler gesagt – die Verbesserung von Adaptationen, also die Mikroevolution, hängt sicherlich, wie schon Darwin erkannte, von den Prozessen der natürlichen Selektion (dem „survival of the fittest“) ab. Mittlerweile ist diese Rolle der natürlichen Auslese in hunderten von Studien nachgewiesen und auch in größerem Detail – auf der Ebene der Populationsgenetik und zunehmend auch auf der molekularen Ebene – verstanden.

Bezüglich des zweiten Punkts, der Notwendigkeit der Aktion der natürlichen Selektion in der Makroevolution – der Entstehung neuer Arten – scheiden sich aber bis heute die Geister. Die Frage nach der Häufigkeit in der Speziation und danach, welche Rolle dabei die natürliche Selektion spielt, ist bis heute umstritten, und ich kann diese anhaltende Diskussion hier nur schlagwortartig beleuchten. Wenn die natürliche Selektion in der Artbildung wichtig ist, dann könnte/sollte dieser Prozess auch eine Brücke schlagen zwischen den kontinuierlichen Prozessen der Mikro- und der Makroevolution. Aber ist natürliche Selektion überhaupt notwendig für die Entstehung neuer Arten? Und wenn ja, wie häufig spielt die natürliche Auslese eine entscheidende Rolle in der Speziation? Dies sind bis heute offene Fragen, die unter Evolutionsbiologen noch immer diskutiert werden.

Weiterhin ist es in der Diskussion um Artbildung wichtig – wie schon eben kurz angedeutet – sich klar zu machen, was „Arten“ eigentlich sind. Diesen Punkt will 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. 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. Ein Zitat aus der „Origin“ belegt diese Einstellung Darwins: „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“. Ferner sagte Darwin „to sum up, I believe that species come to be tolerably well-defined objects, and do not at any one period present and an inextricable chaos of varying and intermediate links“.

Ernst Mayr, der 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 und auch nicht für so wichtig gehalten zu haben schien, 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: „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“. Und er fuhr fort: „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“ (Mayr 1942, S. 113–114).

Es ist richtig, dass Darwin – im Gegensatz zu Alfred Russel Wallace, dem Mitentdecker der Evolution durch natürliche Selektion, wie ich später ausführen werde – 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 diesem keine größere Bedeutung zu. Für Darwin waren somit Varietäten und Arten nur Punkte entlang eines Kontinuums. Der Begriff „Varietäten“ 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 „country fairs“ und Shows von domestizierten Tieren inspiriert wurden, sprach er auch von „individual sports“, lokalen Polymorphismen und geografischen 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. Nach Theodozios Dobzhansky und Ernst Mayr werden Arten nach dem biologischen Artenkonzept (biological species concept, BSC) als eine Gruppe natürlicher Populationen definiert, die sich potentiell untereinander 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 Verständnis der Art 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, schreiben auch diese Autoren „Darwin’s magnum opus remains largely silent on the ‘mystery of mysteries’“ [i. e. speciation] ... und „the little it does say about this mystery is seen by most modern evolutionists as muddled or wrong“. Auch Coyne und Orr unterstützen Mayrs Auffassung, dass Arten „real“ und nach dem biologischen Artenkonzept Mayrs als Fortpflanzungsgemeinschaften definiert sind. So schreiben sie „We ... conclude that species are indeed discrete in sexually reproducing organisms ...“ und „Most biologists agree that species are real in a way that supraspecific taxa – including ranks like genera and families – are not“ (Coyne & Orr 2004, S. 12).

Es gibt, dies sollte nicht unerwähnt bleiben, noch Dutzende weiterer Artkonzepte, die häufig in der Praxis der Taxonomie und Evolutionsbiologie – bewusst oder unbewusst – dem BSC vorgezogen werden, obwohl das BSC sicherlich das dominanteste

und weitverbreitetste Artenkonzept ist. Nichtsdestotrotz (und dies wird von Mayr auch zugegeben) hat das BSC theoretische – es kann beispielsweise nicht auf sich asexuell fortpflanzende Arten angewandt werden – und operative Probleme. Denn in der Praxis können Fortpflanzungsgemeinschaften oft nicht leicht beobachtet werden, und Tests im Labor oder in Zoos können nicht wirklich Aufschluss über natürliche Fortpflanzungsentscheidungen geben. Heute werden meist immer noch zunächst morphologische aber zunehmend auch genetische Unterschiede herangezogen, die zur Typisierung und Einordnung von Individuen in Arten verwandt werden.

Da das BSC eine wichtige Rolle in der Evolution spielt, ist es interessant, die Geschichte dieses Konzepts kurz zu beleuchten; denn obwohl Darwin – wie schon erwähnt – der Art scheinbar keine große Bedeutung zumaß, so hat der Ko-Entdecker der Evolution durch natürliche Selektion, Alfred Russel Wallace, dies durchaus getan.

## Kurzer Abriss der Geschichte des biologischen Artenkonzepts

Wallace kann wohl als der Entdecker (zumindest als ein Mitentdecker) des biologischen Artenkonzepts und der Bedeutung der Fortpflanzung in diesem Zusammenhang gelten. Denn schon 1865 schrieb Wallace in einer Abhandlung über Variation und geografische Verteilung von Schmetterlingen in Malaysia: „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“ (Wallace 1865, S. 1–71). Wie James Mallet 2004 in *Systematics and Biodiversity* ausführte, ist es wahrscheinlich, dass diese Einsicht von Wallace indirekt auch zur Formulierung von Mayrs BSC führte (Mallet 2004, S. 441–452). Denn Wallace schickte zu Weihnachten 1903 eine Sammlung seiner Veröffentlichungen an den Evolutionsbiologen Edward B. Poulton. Dieser wiederum publizierte 1908 eine Sammlung von Aufsätzen (*Essays on Evolution*) und legte im ersten Kapitel mit dem Titel „What is a species?“ (welches bereits 1904 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 geografischen Raum nebeneinander „sympatrisch“ – wie er es nannte – oder „asypatrisch“ vorkommen. Diese Unterscheidung wird bei dem geografischen oder „allopatrischen“ Modell der Artbildung, wie Mayr es später nannte, eine wichtige Rolle spielen.

Ernst Mayrs Exemplar von Poultons *Essays on Evolution*, das ich nach dem Tode von Ernst Mayr von seinen Töchtern geschenkt bekam, enthält mehrere Annotationen Mayrs; sie zeigen, dass er Poultons Argumente kannte. Mayr zitierte Poulton

auch schon 1942 sowie in späteren Publikationen. So lassen sich zumindest Teile der Entwicklung der Ideen zum biologischen Artenkonzept Mayrs und zur allopatrischen Artbildung sogar auf Wallace und Poulton zurückführen. Sicherlich wurde Mayr auch von seinem Lehrer Erwin Stresemann beeinflusst. Ernst Mayr hat dann aber sein Leben lang mit der für ihn typischen Entschlossenheit, Klarheit und Argumentationskraft für die Akzeptanz des geografischen Modells der Artbildung und des biologischen Artenkonzepts gekämpft.

## Mayrs Ideen zur geografischen (allopatrischen) Artbildung

Bereits 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“ (1, S. 263–288). Darin beleuchtet er die Frage der Rolle von ökologischen Faktoren in der Artbildung unter besonderer Berücksichtigung des Problems der sympatrischen Artbildung, also der Speziation ohne geografische Isolation. Sein Votum war schon 1947 klar. Er hielt Artbildung ohne geografische 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 geografisch getrennt lebenden Populationen über viele Generationen hinweg Mutationen akkumuliert, die – wenn die geografische Barriere wieder verschwinden sollte – dazu führen, dass sich die Individuen der beiden Populationen nicht mehr miteinander paaren. Artbildung findet allopatrisch sozusagen allein wegen der geografischen 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 geografische Isolation von Populationen voneinander über viele Generationen hinweg dazu führen wird, dass sich separierte Populationen so weit auseinanderentwickeln, dass die Individuen sich nicht mehr miteinander paaren würden oder könnten. Nach dem BSC pflanzen sich Mitglieder einer Art miteinander fort und eben nicht mit Mitgliedern anderer Arten. Wenn diese ehemals getrennten Populationen wieder in geografischen Kontakt kämen und Genfluss somit zumindest denkbar wäre, sich aber nicht mehr paarten, wären neue Arten entstanden. Denn Paarungsentscheidungen und damit Fortpflanzungsbarrieren sind nach dem biologischen Artenkonzept von Ernst Mayr und Theodosius Dobzhansky das entscheidende Artkriterium.

Ernst Mayr war in seiner Schaffenszeit über Jahrzehnte 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 geografisch zusammenhängenden Population aussprach, nochmals fast 30 Jahre später in seinem Buch *Evolution and the Diversity of Life* (1976). Aber diesmal erschien der Artikel unter dem Titel „Sympatric speciation“. In einer kurzen Einleitung zu diesem Kapitel legt Mayr dar, dass die meisten Evolutionsbiologen (seit Darwin) glaubten, dass sympatrische Artbildung genauso häufig oder sogar häufiger sei als geografische (allopatrische) Artbildung. Mayr sieht sich also noch 30 Jahre später in seiner Auffassung bestätigt, dass Arten maßgeblich durch allopatrische Artbildung entstehen, und ließ in der Wiederveröffentlichung seines Artikels aus *Evolution* (1947) weiterhin allein die Spezialisierung auf verschiedene Wirtspflanzen als potentiellen ökologischen Umstand für sympatrische Artbildung gelten. Und Mayr war recht 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 geografischer Isolation und nicht als Resultat natürlicher Selektion. Die fehlende Rolle der natürlichen Auslese während des allopatrischen Artbildungsprozesses unterscheidet dieses Modell klar von den – wenn auch vagen – Ideen Darwins zur Speziation. Wichtig in dem Zusammenhang der Kategorisierung von verschiedenen Artbildungsprozessen und dem biologischen Verständnis der Artbildungsprozesse ist die Definition, was „Arten“ sind. Das von Ernst Mayr und Theodozios Dobzhansky erdachte „biologische Artenkonzept“ hat über Jahrzehnte dazu geführt, dass Artbildungsforschung sich hauptsächlich damit befasste zu verstehen, wie Reproduktionsbarrieren entstehen.

So wurde die Entstehung neuer Arten seit der Modernen Synthese 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 wegen des Einflusses von Mayr wurde über Jahrzehnte allopatrische Speziation, also die Entstehung neuer Arten unter Bedingungen der geografischen 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 als unmöglicher oder zumindest sehr ungewöhnlicher Artentstehungsmechanismus betrachtet und zwar mit folgender Begründung: Der Genfluss, der weiterhin durch Paarungen zwischen Individuen einer Population stattfindet, würde meist verhindern, dass sich genügend genetische Unterschiede zwischen den Individuen der potentiellen neuen Arten ansammeln könnten.

Fast bis zum Ende seines sehr langen Lebens und Schaffens änderte Mayr seine Meinung in dieser Frage kaum (aber s. u.) und Berichte über sympatrische Artbildung

blieben nach 1947 auch in den folgenden 60 Jahren der Evolutionsforschung eine ganz große Ausnahme, die die Regel der allopatrischen Artbildung nur zu bestätigen schienen. Möglicherweise spielte auch Mayrs enormer Einfluss dabei 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.

Dass allopatrische Artbildung der vorherrschende Mechanismus bei der Entstehung neuer Arten ist, wird auch heute noch von der großen Mehrheit aller Evolutionsbiologen unterstützt. Allerdings sind in den letzten 10 bis 15 Jahren zunehmend Studien veröffentlicht worden, 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 *Evolution* (1947) und dessen Wiederveröffentlichung (als Kapitel in seinem 1976 veröffentlichten Buch) unter dem bezeichnenden Titel „Sympatric speciation“ die Rolle von Selektion nochmals zu beleuchten. Mayer sah also bereits 1947 und immer noch 1976 in ökologischen Faktoren, die unter sympatrischen Bedingungen zu veränderten Anpassungen führen, keine bedeutenden Mechanismen der Artentstehung, sondern favorisierte weiterhin den eher passiven Mechanismus der allopatrischen Speziation. Die Rolle von ökologischer Artbildung wird heute, zumindest von einer wachsenden Anzahl von Biologen, anders gesehen. So hat sich die Sichtweise gegenüber der Entstehung neuer Arten insbesondere im letzten Jahrzehnt sowohl im Hinblick auf die Geografie 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 geografisch-passiven zu einer eher prozessorientierten Einteilung. Obwohl diese beiden Typen der Kategorisierung einander sicher nicht in allen Fällen völlig ausschließen.

Bezeichnenderweise wurden einige Studien zur sympatrischen Artbildung, die große Aufmerksamkeit erregten, in den letzten beiden Jahren nach Mayrs Tod 2005 veröffentlicht, darunter auch eine aus meinem Labor zur sympatrischen Artbildung bei Buntbarschen.



## Sympatrische Artbildung bei Buntbarschen

Neben Guy L. Bush und dessen Studien zu Wirtsspezialisierung begann Ernst Mayr erst in den letzten beiden Jahrzehnten seines Lebens an ein mögliches weiteres Beispiel sympatrischer Artbildung zu glauben, nämlich bei Buntbarschen, die in Seen (besonders Kraterseen) Afrikas und Mittelamerikas leben. So schrieb er 1984 in einem Beitrag zu dem Buch *Evolution of fish species flocks* (hrsg. von E. Echelle und I. Kornfield) zwar „as far as intralacustrine speciation is concerned intralacustrine does not imply sympatric speciation“, doch hob er hervor, dass „the morphological consequences of sympatric speciation would be that characters related to resource partitioning (food utilization) should be the first to diverge“. Weiterhin führte er aus: „if assortative mating should develop among members of two morphs [of polymorphic species of cichlids], it would represent a case of sympatric speciation“ (Mayr 1984). In privaten Konversationen 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, denn sie bieten beispielsweise die Möglichkeit, nicht nur sexuelle Selektion, also die Entstehung neuer Arten durch selektive Partnerwahl, aufgrund von Farbunterschieden innerhalb einer Population zu erforschen, sondern auch Theorien zur „ökologischen“ – in diesem Fall sympatrischen Artbildung – zu testen.

Neuere theoretische Modelle zeigten, dass unter bestimmten Bedingungen der Verbreitung, Partnerwahl, Selektion und ökologischer Spezialisierung durchaus neue Arten innerhalb einer Population – also sympatrisch – entstehen können. Genügend starke divergente Selektion kann also sehr wohl – auch ohne Genfluss verhindernde geografische Barrieren – zu neuen Arten innerhalb einer Population führen. Divergente oder disruptive Selektion arbeitet gegen durchschnittliche Individuen, fördert aber die extremen Spezialisten an beiden Enden des morphologisch/ökologischen Spektrums. Im Fall des Midasbuntbarsches aus Nicaragua, an dem ich seit über 20 Jahren forsche, meint dies also die besonders molariformen oder papilliformen Individuen, oder auch Fische mit besonders lang gestreckten Körpern, die sich effizient im offenen Wasser bewegen, oder solche Individuen mit besonders tiefen Körpern und längeren Brustflossen, die eher die Ufernähe bevorzugen und schnellere Richtungsänderungen beim Schwimmen ausführen können als die torpedoförmigen Formen des offenen Wassers (Abb. 1 und 2).

In den großen Seen wie auch den Kraterseen Nicaraguas lebt ein kleiner Artenschwarm von extrem nah verwandten Arten von Buntbarschen der Artengruppe um *Amphilophus citrinellus* – dem Midasbuntbarsch. Bisher wurden nur drei Arten for-

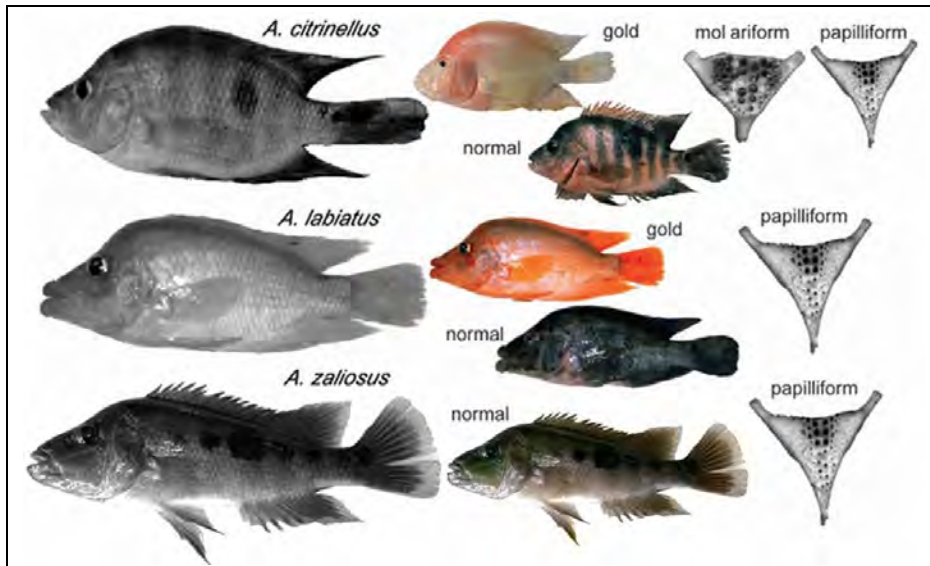


Abbildung 1  
Polymorphismen der drei bisher beschriebenen Arten des *Amphilophus citrinellus*-Artenkomplexes. Bei zwei dieser Arten gibt es einen Farb- und einen morphologischen Polymorphismus.

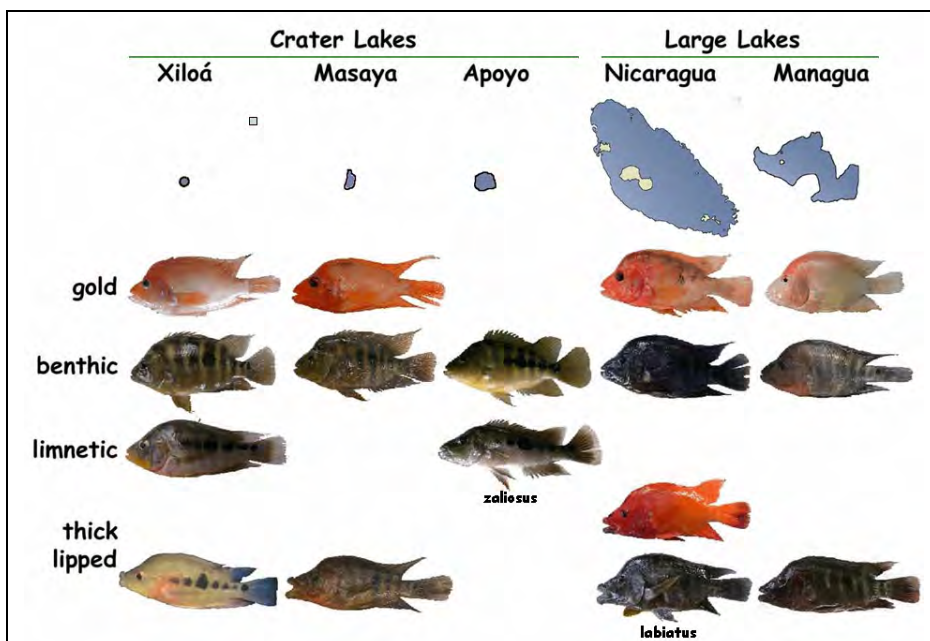


Abbildung 2  
Weitere Arten dieses Artenkomplexes leben in den Kraterseen Nicaraguas

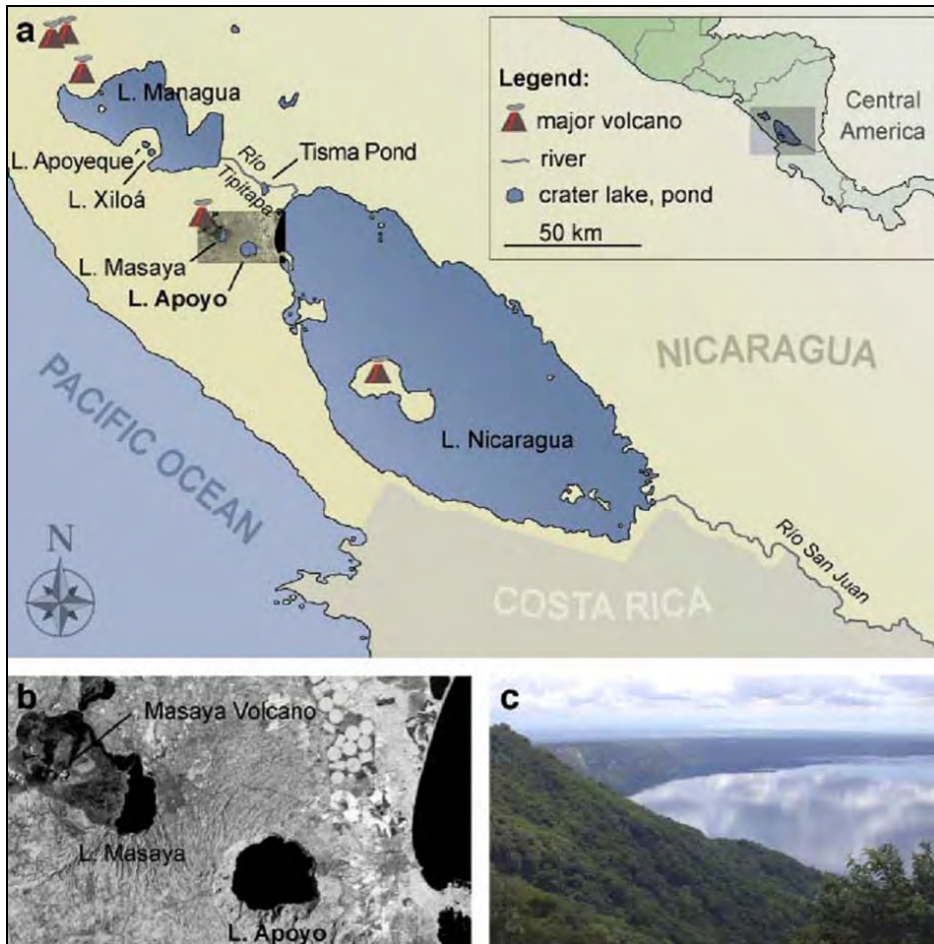


Abbildung 3  
 Geographie Nicaraguas. a) schematische Darstellung der geografischen Situation. b) Satellitenbild des Masaya- und Apoyokratersees. c) Photographie vom Kraterrand des Apoyosees (von Barluenga et al. 2006).

mell beschrieben, *A. citrinellus*, *A. labiatus* und *A. zaliosus*. *A. citrinellus* und *A. labiatus* leben in den großen Seen Nicaraguas, aber die erste Art kommt auch in einigen Kraterseen vor (Abb. 3). Die Individuen dieser Art sind nicht nur farblich, sondern auch in anderen morphologischen Strukturen sehr deutlich unterschieden. Die Körperformen innerhalb von Populationen eines Sees sind äußerst variabel und insbesondere der Schlundkiefer – eine „Erfindung“ einiger Fischgruppen wie der Cichliden, mit Hilfe dessen einige Nahrungsquellen, wie harte Schnecken, nur den Buntbarschen zugänglich sind, während andere Fischarten sich nicht von dieser Nah-

rungsquelle ernähren können – kann höchst unterschiedlich aussehen (siehe Abb. 1). Buntbarsche haben den fünften Kiemenbogen, der bei basaleren Fischen noch Kiemen zur Atmung trägt, zu einem zweiten Kiefer, dem sogenannten Schlundkiefer, umgebaut, mit dem sie dann Nahrungsquellen ausnutzen können, die anderen Fischen verschlossen bleiben. Diese Erfindung der Evolution trug wahrscheinlich mit dazu bei, 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 können extrem stabile „molariforme“ – wie ich es nannte –, mit starken „Backenzähnen“ besetzte Schlundkiefer haben (Meyer 1990a, Meyer 1990b), 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 (Meyer 1989). Schnecken knacken können die papilliformen Midasbuntbarsche nicht. Es schien denkbar, dass dieser Polymorphismus in morphologischen Strukturen, die einen messbaren ökologischen Effekt haben, da 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 – innerhalb eines Sees, auch eines noch so kleinen Kratersees, von denen es einige in Nicaragua gibt (siehe Abb. 3). Der Artenkomplex des Midasbuntbarsches lieferte eines der (bisher) ganz wenigen Beispiele für die Entstehung neuer Arten ohne geografische Barrieren (Wilson et al. 2000; Barluenga und Meyer 2004; Barluenga et al. 2006).

Nur in den beiden großen Seen Nicaraguas, dem Nicaraguasee und dem Managua-see, 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. Bisher ist nur noch eine weitere Art, *A. zalius*, beschrieben, die wegen ihrer Körperform Pfeilcichlide genannt wird (siehe Abb. 1). Allein im  $\approx 20 \text{ km}^2$  kleinen und völlig von anderen Seen und Flüssen abgeschlossenen Apoyo Kratersee ist diese Art des Midascichliden-Artenkomplexes zu finden (siehe Abb. 3). 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 Midascichliden, unterscheidet (Abb. 4), der auch den kleinen See mit ihm teilt, sondern sich auch in diesem See in wahrscheinlich weit weniger als

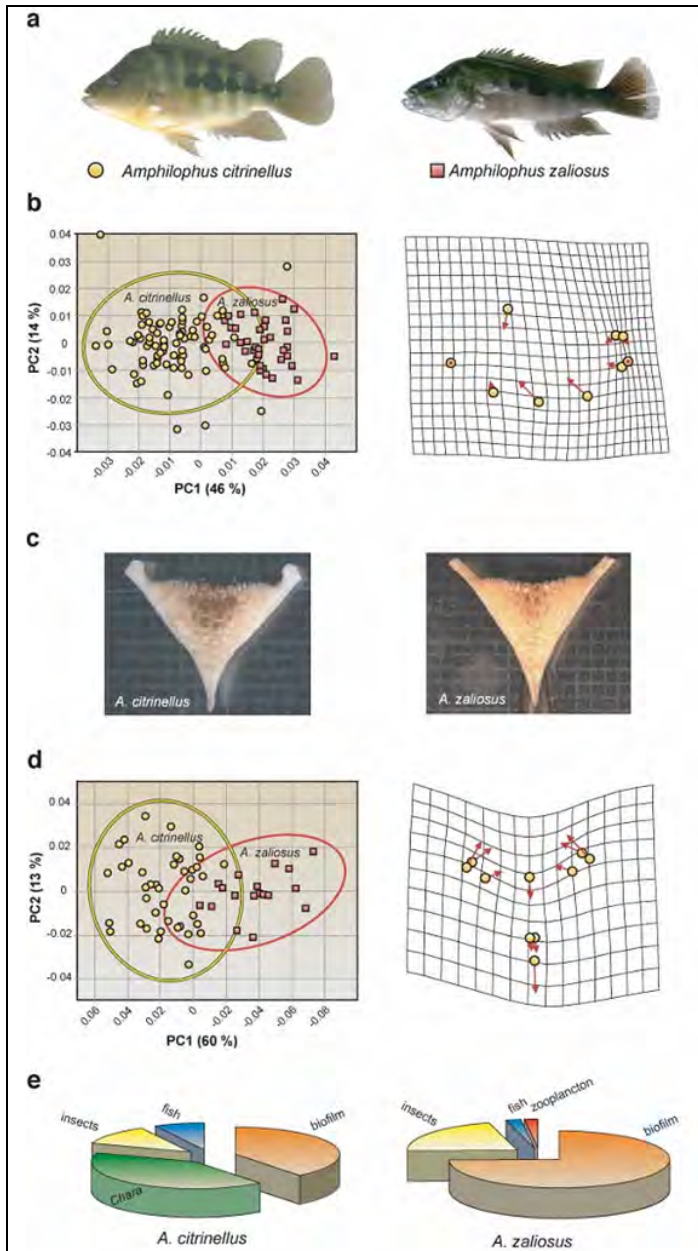


Abbildung 4  
 Morphometrische Analysen der Morphologie des Körpers der beiden bisher beschriebene Arten des Apoyosees. Sie unterscheiden sich sowohl in der Körperform als auch der Morphologie des Schlundkiefers. Magenanalysen zeigen ferner, dass sie die Ressourcen ihres Kratersees unterschiedlich nutzen.

20.000 Jahren seit der Entstehung dieses Sees herausgebildet hat (Barluenga et al. 2006). Er pflanzt sich nur mit Mitgliedern seiner Art fort, wie auch Partnerwahlexperimente in Aquarien zeigten, nutzt andere Nahrungsquellen aus und lebt öfter im tiefen Wasser als die Ursprungsart, der Midasbuntbarsch (Abb. 5) – *A. zalius* ist somit nach Mayrs biologischem Artenkonzept eine separate neue Art. Die beiden Arten (es gibt wahrscheinlich sogar noch zwei oder drei weitere Arten in diesem und anderen kleinen Kraterseen, was wir gerade erforschen; siehe Abb. 2) lassen sich mithilfe sensitiver genetischer Marker und moderner populationsgenetischer Analysen klar voneinander unterscheiden (Abb. 6). 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 genetischen Daten zeigen.

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 – Theodozios Dobzhansky und Ernst Mayr – unterschiedlich diskutiert und wird heute mit neuen Methoden und Datensätzen wieder erforscht. 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 beleuchten.

## Literatur

- Barluenga, M. & A. Meyer (2004): The Midas cichlid species complex: incipient sympatric speciation in Nicaraguan cichlid fishes? In: *Molecular Ecology* 13, S. 2061–2076.
- Barluenga, M., K. Stölting, W. Salzburger, M. Muschick & A. Meyer (2006): Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish. In: *Nature* 439, S. 719–724.
- Coyne, J.A. & A. H. Orr (2004): *Speciation*, Sinauer.
- Darwin, C. (1859): *The origin of species*, London: Murray.

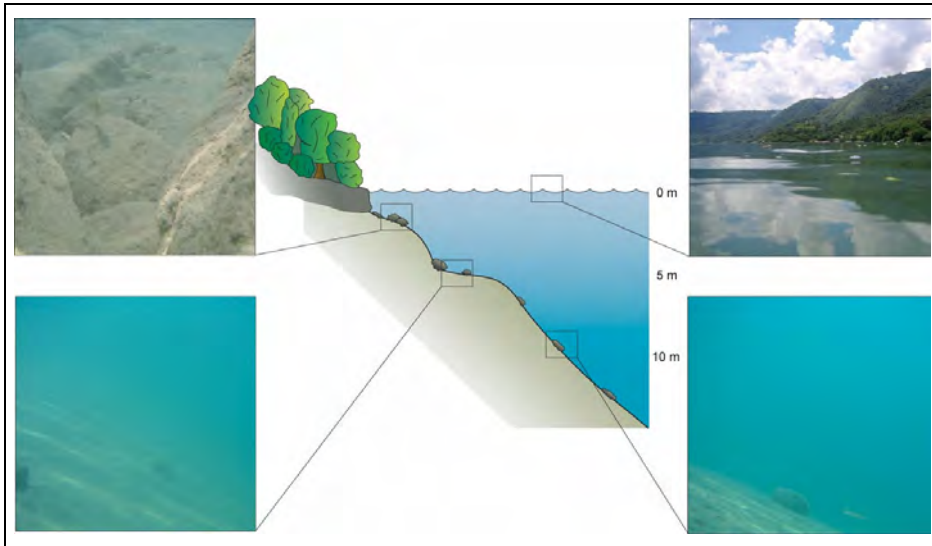


Abbildung 5  
 Beide Arten nutzen den Kratersee unterschiedlich. Während *A. citrinellus* eher näher an der Wasseroberfläche zu finden ist, ist *A. zaliosus* eher in den offenen und tieferen Teilen des Sees zu finden.

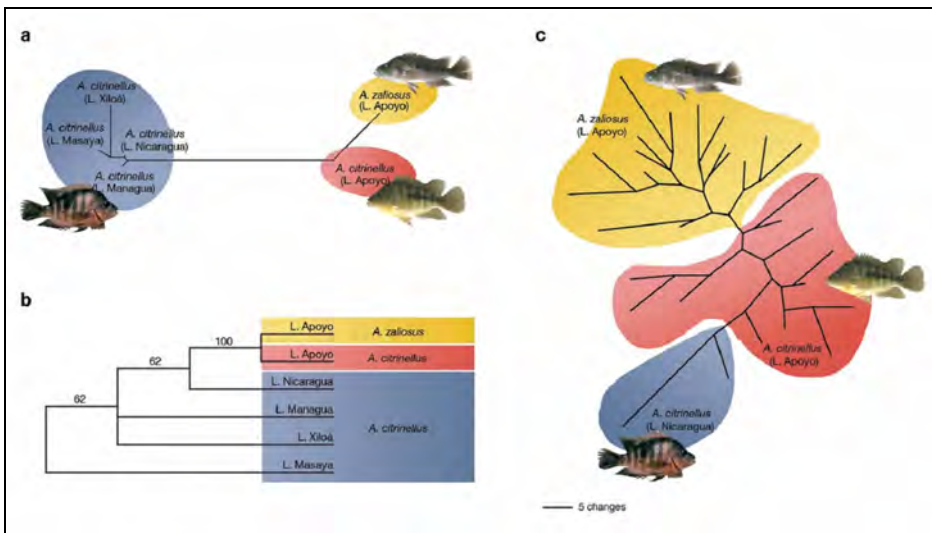


Abbildung 6  
 Genetische Analysen mit mitochondrialen wie Kerngenmarkern zeigen, dass die beiden Arten des Apoyosees näher miteinander verwandt sind als mit Arten des Artenkomplexes, die außerhalb des Kratersees leben. Die genetischen Daten zeigen, dass *A. zaliosus* in dem Kratersee – durch sympatrische Artbildung – entstanden sein muss.

- Mallet, J. (2004): Poulton, Wallace and Jordan: how discoveries in *Papilio* butterflies led to a new species concept 100 years ago. In: Systematics and Biodiversity 1, S. 441–452.
- Mayr, E. (1942): Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist, New York: Columbia University Press.
- Mayr, E. (1947): Ecological factors in speciation. In: Evolution 1, S. 263–288.
- Mayr, E. (1976): Sympatric speciation. In: Evolution and the diversity of life, Belknap Press of Harvard University Press, S. 144–175.
- Mayr, E. (1984): Evolution of fish species flocks: a commentary. In: Echelle, E. & I. Kornfield (Hg.), Evolution of fish species flocks, Orono: University of Maine and Orono Press, S. 3–11.
- Meyer, A. (1989): Costs and benefits of morphological specialization: feeding performance in the trophically polymorphic Neotropical cichlid fish, *Cichlasoma citrinellum*. In: Oecologia 80, S. 431–436.
- Meyer, A. (1990a.): Ecological and evolutionary aspects of the trophic polymorphism in *Cichlasoma citrinellum* (Pisces: Cichlidae). In: Biological Journal of the Linnean Society 39, S. 279–299.
- Meyer, A. (1990b): Morphometrics and allometry of the trophically polymorphic cichlid fish, *Cichlasoma citrinellum*: Alternative adaptations and ontogenetic changes in shape. In: Journal of Zoology (London) 221, S. 237–260.
- Poulton, E. B. (1909): What is a species? In: Essays on evolution. 1889–1907, Oxford: Clarendon Press, S. 46–94.
- Wallace, A. R. (1865): On the phenomena of variation and geographical distribution as illustrated by the Papilionidae of the Malayan region. In: Transactions of the Linnean Society London 25, S. 1–71.
- Wilson, A. B., Noack-Kuhnmann, K. & A. Meyer (2000): Incipient speciation in sympatric Nicaraguan crater lake cichlid fishes: sexual selection versus ecological diversification. In: Proceedings of the Royal Society of London, Ser. B 267, S. 2133–2141.