

RAINER WILLMANN

## Arten als dynamische Einheiten der Natur.

### Zusammenfassung

Das Biospezies-Konzept ist der Versuch, Arten als reale Einheiten der Natur zu charakterisieren. Einer solchen Art ist insbesondere ihre Geschichte eigen. In deren Verlauf kann sich eine Art verändern oder auch nicht, und ihre historische Dimension wird von der Phylogenese bestimmt. Somit sind Entstehen und Ende einer Art sowie deren Schicksal während ihrer Existenz evolutivem Geschehen unterworfen. Arten sind Träger und Resultat der Evolution. Arten sind aber nicht notwendigerweise die entscheidenden Einheiten der Evolution.

### Abstract

The biological species-concept attempts to describe species as real units in nature. Particularly characteristic of a species is its history. In the course of its history, a species may undergo evolutionary change or not, and its historical dimension is determined by the process of phylogeny. Hence, the origin and the end of a species is determined by evolution, and so is its fate during its existence. Species are both results and bearers of evolution. Very often they are not, however, the most important units in evolution.

### Autor

Prof. Dr. RAINER WILLMANN, II. Zoologisches Institut und Museum der Universität Göttingen, Berliner Straße 28, D-37073 Göttingen, Deutschland.

### 1. Einleitung

Im Rahmen der Biologie das Wesen von Arten zu ergründen, impliziert die Vorstellung, daß Arten reale Einheiten der Natur sind, denn Gegenstand der Naturwissenschaft sind Realitäten in der Natur. Würde man davon ausgehen, daß Arten keine realen Einheiten in der Natur sind, können Wesen und Struktur der Art nicht Ziel naturwissenschaftlicher Fragestellung sein.

Im folgenden soll kurz umrissen werden, daß das biologische Artkonzept eine in die Evolutionstheorie integrierte Vorstellung vom Wesen der Art ist.

Unter der Annahme, daß als Arten zu bezeichnende Einheiten der Natur existieren, besteht folgende Situation: Auf die Art als real-objektiver Einheit der Natur ist unser Erkennen gerichtet. Der Prozeß dieser Erkenntnisgewinnung führt zu Vorstellungen von dieser Realität, die mit der Formulierung eines Artbegriffs verbalisiert werden. Unsere Vorstellung von der Art kann dem Wesen der Art als realer natürlicher Einheit entsprechen oder auch nicht.

Die Erfassung der Arten durch den Systematiker führt mit den Artbeschreibungen zu den Taxa Arten, die binominal bezeichnet werden. Diese Taxa können den Arten im Sinne realer Einheiten der Natur entsprechen, sie können aber auch davon verschieden sein. Dafür gibt es mehrere Gründe: Mangelnde Kenntnis, um den Umfang der einzelnen Art bestimmen zu können, oder ein Artbegriff, der dem Wesen der realen natürlichen Arten nicht gerecht wird. Verschiedenheit der Art-Taxa und der realen Arten ist selbst dann möglich, wenn ein Artkonzept besteht, das die Arten als Einheiten der Natur zutreffend charakterisiert, denn in den derzeitigen Regeln der zoologischen Nomenklatur ist nicht festgelegt, daß man bei der Beschreibung neuer Arten einem bestimmten Artkonzept zu folgen habe. - Die Taxa Arten und die übergeordneten Taxa können auch dann zutreffend erfaßt werden (d.h. gemessen an den Einheiten der Natur in ihrem Umfang richtig bestimmt werden), wenn man kein Artkonzept hat, das die Natur der Arten zutreffend charakterisiert. Das beruht dann nicht notwendigerweise auf Zufall, sondern vielmehr darauf, daß die Indizien, an denen sich die einzelne Art erkennen läßt, besonders auffällig und eindeutig sind.

Unter dem Anspruch, daß man in der Taxonomie Arten im Sinne realer Einheiten der Natur erfassen will, wird jede Aussage über die Existenz einer Art (wie jede Aussage über die Existenz realer Phänomene) zu einer Hypothese, die im Einzelfall einen sehr unterschiedlich hohen Wahrscheinlichkeitscharakter hat. Das heutige Wissen über das Wesen der Arten ist das Resultat einer wechselvollen Wissenschaftsgeschichte, in der sich das Erfassen der Arten, Überlegungen zu deren Umfang und Gedanken über das Wesen von Arten gegenseitig beeinflußt. Besonders schwierig war es, Arten im Rahmen der Evolutionstheorie zu betrachten. In diesem Zusammenhang wurde Arten zeitweise objektive Realität abgesprochen: Artgrenzen seien subjektive Trennungen im evolutiven Kontinuum (z.B. MAYR 1957: 396; 1963: 24: "...it cannot be denied that an objective delimitation of species in a multidimensional system is an impossibility"). Diese Auffassung wurde dadurch begünstigt, daß im Rahmen typologischen Denkens entstandene Vorstellungen in den Rahmen der Evolutionstheorie gepreßt wurden: Man betrachtete Arten als morphologisch weitgehend einheitliche "Verschiedenheiten", erkannte zugleich aber an, daß solche Verschiedenheiten auseinander hervorgehen können. Ohne erweiternde Erkenntnisse ließen sich daher Arten nicht als objektiv gegeneinander abgegrenzte Einheiten begreifen. Offensichtlich wurde insbesondere der Widerspruch, der zwischen dem Auftrag bestand, sowohl Arten als auch den Ablauf der Evolution zu beschreiben. Ersteres verstand man dahingehend, etwas Starres zu beschreiben, letzteres, ständigen Wandel nachzuvollziehen.

## 2. Die Art als reale Einheit der Natur

Im Rahmen der Evolutionstheorie sollte es selbstverständlich sein, daß Einheiten als Arten bezeichnet werden, die evolvieren. Man geht ferner davon aus, daß eine Art Stammart anderer Arten sein kann. Zwischen Stamm- und Tochterarten gibt es aber keine vermittelnde, außerhalb der Art stehende Einheit, und das impliziert, daß alle Evolution innerhalb von Arten erfolgt.

Arten als evolvierende Einheiten zeigen Variation. Bei auffälligen Unterschieden zwischen konspezifischen Populationen sprechen wir von polytypischen Arten; ihr steht die individuelle Variabilität zur Seite. Das Spektrum dieser Variation können wir in der Beschreibung der Art schildern. Evolution bedeutet Verschieben dieses Spektrums.

Aber es scheint schwierig zu sein, sich Arten als Einheiten und sich wandelnde Systeme zugleich vorzustellen. Das mag umso erstaunlicher erscheinen, als mit dem Biospezies-Konzept eine Vorstellung entwickelt wurde, die ausdrücklich auf dem Boden der Evolutionstheorie fußt (MAYR 1940, 1942, 1963 u.a.).

Offenbar wirken noch immer Vorstellungen aus der Tradition nach, in Arten Gruppierungen von Individuen mit ähnlichen Merkmalsgefügen zu sehen. Unter einem dementsprechenden merkmalsbezogenen Artkonzept würde sich die Frage erheben, bei welchem Ausmaß von Wandel man es noch mit derselben und wann schon mit einer neuen Art zu tun hat. Außerdem erhebt sich die Frage, welche Merkmale man zur Artabgrenzung heranziehen soll, denn die Merkmale ändern sich nicht im Gleichschritt. Das heißt:

1. Bei merkmalsbezogenen Artkonzepten ist die Position der Artgrenzen sowohl zu gleichzeitigen Populationen als auch zu den Vorfahren bzw. Nachkommen abhängig von den Merkmalen, die man für die Unterscheidung der Arten gewählt hat. Da verschiedene Autoren durchaus unterschiedliche Merkmale dazu heranziehen können, werden sie unterschiedliche Vorstellungen von der Lage der Artgrenzen haben. Eine Einigung wäre nur per Konventionen möglich.

2. Es existiert selbstverständlich kein objektives Maß dafür, bei welchem Grad von Merkmalsverschiedenheit man noch von ein und derselben Art sprechen kann und wann von verschiedenen Arten.

Artgrenzen, die allein aufgrund von Merkmalen festgelegt werden, sind somit wegen dieser Willkürlichkeiten prinzipiell subjektiv - es sei denn, man betrachtet die Merkmale lediglich als Hilfsmittel, um eine objektiv-reale Gliederung der organismischen Vielfalt auszumachen. Damit beschreiben merkmalsbezogene Artkonzepte Taxa, die keine realen Einheiten der Natur sind. Merkmalsbezogene Artkonzepte lassen sich in beliebiger Fülle interessenabhängig formulieren.

Vielfach wird angenommen, daß ein merkmalsbezogenes Artkonzept den Wandel solcher 'morphologischen Arten' ausschließt. Das gilt allerdings nur eingeschränkt, und zwar dann, wenn eine Art aufgrund aller ihrer Merkmale 'festgelegt' wurde. Für Arten hingegen, die nur aufgrund bestimmter Merkmale umgrenzt werden, wäre ein evolutiver Wandel in anderen Merkmalen durchaus akzeptabel. Einen zutreffenden Begriff davon, wie Evolution in der Natur im Einzelfall und auch generell abläuft, darf man dann allerdings nicht erwarten, denn dieser Prozeß wird gewiß nur dann richtig verstanden, wenn man auch die natürlichen Einheiten erkannt hat, in denen Evolution wirkt. Man kommt gewiß zu Fehlschlüssen, wenn man sich nur aus willkürlichen Ausschnitten von reproduktiv isolierten Einheiten ein Bild von "evolution at work" (DOBZHANSKY 1958) machen wollte.

Das Biospezies-Konzept ist von Merkmalen gelöst. Daß aber auch nach seiner jahrzehntelangen Erörterung von den verschiedensten Seiten wichtige Fragen offengeblieben waren, zeigen die nicht endenden Diskussionen, die nicht nur der Kritik aus der Tradition typologischen Denkens entstammen: 1985 (:5) betonte WILLMANN, daß die Entwicklung der Theorie des Biospezies- Konzeptes als in weiten Bereichen noch nicht abgeschlossen galt. Zwei Dinge seien hervorgehoben: Zum einen wurde das Biospezies- Konzept lange Zeit nicht in konsequenter Form akzeptiert - auch von MAYR nicht -, zum anderen wurden die Implikationen dieses Konzeptes für die Existenzdauer der Biospezies lange Zeit nicht klar erkannt.

Das Biospezies-Konzept besagt, daß Arten reproduktiv isolierte Gruppen natürlicher Populationen sind und nichts sonst; absolute reproduktive Isolation ist das einzige Artkriterium. Da reproduktive Isolation als ein reales, in der Natur entwickeltes Phänomen eine Gliederung der organismischen Vielfalt bewirkt, ist diese Gliederung gleichermaßen real, und somit sind Biospezies reale Einheiten der Natur. Übertragen auf die Existenzdauer von Biospezies heißt das, daß eine Art in jenem Augenblick entsteht, mit dem absolute reproduktive Isolation von der nächstverwandten Art erreicht wird - es entsteht also stets ein Artenpaar. Die Existenz einer Art endet mit dem Augenblick ihrer Aufspaltung in ein Artenpaar (Artauflösung, WILLMANN 1985) (es sei denn, die Art stirbt nachkommenlos aus). Damit ist das frühere Problem, daß sich Arten nur als willkürliche Abschnitte im evolutiven Kontinuum verstehen lassen, überwunden.

Das Konzept der Biospezies steht in keinem Punkt im Widerspruch zur Synthetischen Theorie der Evolution, denn Evolution vollzieht sich in den mit diesem Konzept beschriebenen Einheiten. Dabei ist die Art und Weise der reproduktiven Isolation irrelevant: Es ist irrelevant, welche (intrinsischen) Mechanismen die Isolation bewirken und ob oder ob es nicht im Laufe der Zeit zum Ersatz der ursprünglichen Isolationsmechanismen durch andere kommt. Irrelevant ist ferner das Ausmaß der Variation innerhalb dieser Einheiten. Das heißt, das Ausmaß der morphologischen, ethologischen oder ökologischen Unterschiede auch unter den synchron auftretenden Individuen oder Populationen einer Art kann äußerst gering oder auch extrem weit sein; ohne ein relativ weites Spektrum an artinternen ökologischen Nischen beispielsweise wären die Voraussetzungen für die Auflösung einer Art in Tochterarten schlecht. Dieses Gesamtspektrum ist die arteigene ökologische Nische - realiter also die Summe aller artinternen, von den einzelnen Populationen bzw. Einzelorganismen verwirklichten Nischen. (GÜNTHER 1950 definierte den Begriff der ökologischen Nische als "die grundsätzlich besondere ökologische Nische jeder einzelnen Tierart" Wenn hier dieser Begriff auch in bezug auf innerartliche Einheiten benutzt wird, wie sich das offenbar auch bei v. WAHLERT 1973 andeutet, so geschieht das in Ermangelung einer Erweiterung der GÜNTHER'schen Gedankenführung auf die derzeitigen Vorstellungen vom Wesen und Umfang der Arten als realer Einheiten der Natur.) Im Laufe der Zeit kann sich dieses Spektrum ebenso verschieben wie das Variationsspektrum anderer artlicher Eigenschaften. Im Falle einer sehr langen Phase ohne Artauflösung kann diese Verschiebung erhebliche Ausmaße erreichen. Umgekehrt bedeutet die rasche Aufeinanderfolge von Artaufspaltungen ohne bedeutenden zwischenzeitlichen Wandel, daß ganze Folgen von Stamm- und Tochterarten einander stark ähneln, was Identität in einzelnen der für die Artzugehörigkeit genutzten Merkmale - z.B. der ökologischen

Nische - bedeuten kann (zu MAYRS ökologischem Artkriterium siehe z.B. HENGEVELD 1988).

Arten als evolvierende Systeme sind darüber hinaus keine Einheiten, die sich durch eine besondere interne Kohäsion, durch ein besonderes Maß an Genaustausch zwischen den Populationen oder durch Geneintrag von einer Population in eine andere, artgleiche auszeichnen. Vielmehr ist es charakteristisch für viele Arten, eine solche Kohäsion nicht zu besitzen, denn sonst gäbe es weder Speziationsereignisse noch Artbildung im Frühstadium - die Zergliederung von Arten in Teilgruppen, die man bei auffälligen Unterschieden oft als Subspezies zu beschreiben pflegt. Das Auftreten reproduktiver Isolation schließt also ein, daß die einer Art oft zugeschriebene "Kohäsion" im Laufe der Entwicklung einer Art sehr unterschiedlich ausgeprägt ist. Darüber hinaus wird eine Art, die nur aus einer Lokalpopulation besteht, ein hohes Maß an Kohäsion aufweisen, während weit und fleckenhaft verbreitete polytypische Arten eine solche Kohäsion kaum zeigen. ("Kohäsion" ist auch nicht notwendig, um eine Spezies als Individuum zu verstehen: Das Verständnis des Begriffes "Individuum" geht bei vielen Autoren über die Erfordernis von Kohäsion hinaus; DE QUEIROZ & DONOGHUE 1988: 322). Merkmalsbezogene Einheitlichkeit und Vermischung von Genen sind umso stärker, je individuenärmer und räumlich weniger verbreitet eine Population ist. Damit sind diese von manchen Autoren den Arten als charakteristisch zugeschriebenen Eigenschaften für Teilgruppen von Biospezies oft wesentlich charakteristischer als für die gesamte Art. Aus diesem Grund ist "interbreeding" kein Artkriterium - es wäre zumindest in gleicher Berechtigung auch Kriterium von Teilen einer Biospezies (Subspezies, Population etc.).

Selbstverständlich ist reproduktive Isolation an mindestens einen Unterschied gebunden. Das Arterkennen stützt sich entweder auf derartige Unterschiede (dann kann ein einzelnes Merkmal ein zuverlässiges Indiz für die Artzugehörigkeit sein) oder aber auf andere Merkmale, die im Zusammenhang mit der reproduktiven Isolation bedeutungslos sein können. Wenn aber diese letzteren Merkmale nicht gleichzeitig mit reproduktiver Isolation aufgetreten sind und wenn eine Stammart mit einer ihrer Tochterarten merkmalsidentisch ist, ist auf diesem Wege die Ermittlung der Artgrenzen im Zeitablauf nicht möglich.

### 3. Die Art - Einheit der Evolution?

Vielfach wurde **die** Art als die Einheit der Evolution angesehen - stand doch seit dem "Origin of Species" der Artenwandel im Mittelpunkt vieler Überlegungen. Auch wenn von den verschiedenen Autoren in den evolutionsbiologischen Gedankengängen unterschiedliche Artbegriffe vertreten wurden, klingt doch diese Tradition noch in relativ neuen Formulierungen an. So implizierte manche Vorstellung von "gradual speciation" (MAYR 1963: Fig. 2-I in Verbindung mit S.24) oder "phyletic speciation" (Umwandlung einer Art in eine andere ohne Aufspaltung; realiter keine Speziation mit Entstehung neuer Taxa) die Gesamtart als einheitlich evolvierende und in eine Folgeart übergehende Einheit. Daß sich eine Art insgesamt in eine bestimmte Richtung ändert, ist natürlich möglich, dürfte aber kaum die Regel sein, denn viele Arten bestehen aus Teilgruppen, die sich mehr oder minder unabhängig voneinander entwickeln.

So bedeutet denn auch die Aufspaltung einer Stammmart in Tochterarten nach dem Biospezies-Konzept keinesfalls, es würde ein einheitlich evolvierender Komplex eine Aufspaltung durch Auftreten reproduktiver Isolation erfahren, sondern innerhalb eines komplexen Systems aus sich entwickelnden Teilgruppen tritt reproduktive Isolation auf (WILLMANN 1983, 1985:155-156). Diese Teilgruppen, oft nur lokale Populationen, sind vielfach eher "Einheiten der Evolution" als die Art, die aus diesen Einheiten besteht.

Gleichwohl hat die Entstehung der Arten eine kaum zu überschätzende evolutive Bedeutung: Mit dem Auftreten reproduktiver Isolation ist ein Punkt erreicht, mit dem die Entwicklung der isolierten Individuengruppen endgültig eigenständig verlaufen kann; es gibt wegen der Abschottung von anderen Genpools keinen Weg zurück (MAYR in zahlreichen Arbeiten; in der Artbildung sieht MAYR 1982:1 immerhin "the key problem of evolution"). Damit wird das Spektrum der Variabilität vor Beeinflussung durch Genmaterial anderer Populationen geschützt. Und während z.B. "kein Einzelorganismus ... eine ökologische Nische für sich allein in Anspruch nehmen oder länger halten" kann (v. WAHLERT 1973: 249), ist erst die Art jenes "Kollektiv von Lebewesen ..., das gemeinsam eine ökologische Nische behauptet" (ibid.).

Der Zustand 'Art' ist das Stadium zwischen zwei aufeinanderfolgenden Isolationsereignissen. Daß bisweilen die Existenz von Arten als schwer vereinbar mit der Evolutionstheorie gesehen wird, kann nur mit Relikten einer oberflächlichen Form von typologischem Denken zusammenhängen. Das wiederum kann nur bedeuten, daß eine zentrale wissenschaftliche Erungenschaft ignoriert wird, die weit vor kulturelle Erfahrungen hinausführt: hinter dem scheinbar Statischen der Arten zu einer bestimmten Zeit und an einem bestimmten Ort deren Variabilität, ihren Wandel, ihr Entstehen und ihr Erlöschen zu sehen. Das heißt, daß man den persönlichen Horizont des angeborenen typologischen Denkens bezüglich der Erfassung der organismischen Art nicht überwunden hat und im Zusammenhang mit Arten weder Raum noch Zeit noch ständigen Wandel verinnerlicht hat. Aber eine Art als Einheit der Natur hat eine nur ihr eigene Geschichte, und diese Geschichte gilt es zu verstehen. Mehr noch: Diese Geschichte macht eine Art als evolvierendes Objekt überhaupt aus, denn diese Geschichte gibt einer Art das ihr eigene Gepräge. Nur dann, wenn sich eine Stamm- und eine ihrer Tochterarten in ihren Merkmalen gleichen, führt die Geschichte einer Art nicht zu einem nur einer Art eigenen Merkmalsgepräge. Aber die Geschichte als Arteigenheit bleibt; sie ist in strengster Auslegung des Wortes individuell. Damit ist eine Art - wie alle natürlichen Taxa (natural taxa sensu WILEY) - auch eine Einheit mit einer einzigartigen Dimension, die von der Phylogenese bestimmt wird. In dieser Form lassen sich Biospezies - im Gegensatz auch zu "evolutionary species" sensu WILEY (s. WILLMANN 1989: 107) - als "Individuen" verstehen. Diese Einheiten bestehen, wenn unsere Vorstellungen von ihnen zutreffend sind, selbstverständlich unabhängig vom menschlichen Erkennen. Letzteres heißt zugleich, daß das biologische Artkonzept nicht abhängig von einem bestimmten, von Interesse gelenkten Zweck ist, mit Ausnahme dessen, daß man im Rahmen der Naturwissenschaften die Realitäten der Natur begreifen will. Das Biospezies-Konzept ist der Versuch, das Wesen der Art als reales Phänomen der Natur zutreffend zu charakterisieren. Die Taxonomie hat den Auftrag, die einzelnen derartigen Einheiten zu erfassen. Das geschieht unabhängig davon, ob man die Kenntnis all dieser Einheiten für bestimmte Fragestellungen braucht.

#### 4. Fazit

Arten im Sinne realer Einheiten der Natur, als reproduktiv isolierte Gruppen, sind alles andere als relativ leicht erfaßbare Merkmalsinhaber. Eine Art braucht keine nur ihr eigenen Merkmale zu besitzen, und zwar dann nicht, wenn sich eine Stammart und eine ihrer Tochterarten nicht voneinander unterscheiden. (Diese Übereinstimmung geht noch über die bei "sibling species" hinaus, bei denen lediglich gleichzeitige Arten betrachtet werden, die sich äußerst wenig voneinander unterscheiden und die durchaus alle von ihrer Stammart verschieden sein können). Das, was eine Art insbesondere ausmacht, ist ihre Geschichte. Andererseits können in der Regel sehr wohl Merkmale festgestellt werden, die eine Art charakterisieren. Im Falle sich erheblich wandelnder Arten muß dies aber nicht bedeuten, daß sich eine Art über die gesamte Dauer ihrer Existenz an **einem bestimmten** Merkmal erkennen läßt: Wenn sich das einzige sie ursprünglich von ihrer Schwesterart unterscheidende Merkmal im Laufe der Zeit wandelt, muß die Beschreibung einer solchen Art diese Entwicklung beinhalten.

Kombinationen dieser Möglichkeiten - Merkmalsidentität von Stamm- und einer ihrer Tochterarten bis hin zu starkem innerartlichen Wandel - führen zu komplexen Merkmalsverteilungen. Um in der Praxis auch die anhand von Strukturen schwer erkennbaren Arten in ihrem Umfang zu erkennen, sind Indizien aus allen Bereichen zu nutzen, wenn sich direkte Untersuchungen über die Lage der reproduktiven Lücke nicht durchführen lassen: Erfassung der ökologischen Nische (bzw. des Spektrums an ökologischen Nischen, die eine Art realisiert, WILLMANN 1991), Verhalten, aber - bei Fossilien - auch extrinsische Indizien wie das Alter, die evolutive Vorgeschichte (z.B. über gut dokumentierte Formenreihen zum Erkennen konvergent ähnlicher Arten) oder auch das geographische Vorkommen (s. hierzu insbesondere WILLMANN 1988). Daß die auf rein morphologischer Grundlage 'geschaffenen' Taxa Arten derzeit noch oft als leicht erfaßbare Gruppierungen konzipiert sind und zugleich im Widerspruch zur realen artlichen Gliederung der Natur stehen (was bei gut an Merkmalen erkennbaren Arten nicht der Fall zu sein braucht), liegt an der Diskrepanz zwischen den traditionsbedingten Unterschieden innerhalb der Taxonomie und an Defiziten bei der Aufarbeitung der bisher typologisch bestimmten Erfassung der organismischen Vielfalt.

#### 5. Literatur

DE QUEIROZ, K. & DONOGHUE (1988): Phylogenetic Systematics and the Species Problem. - *Cladistics* **4**: 317-338; London.

DOBZHANSKY, T. (1958): Evolution at work. - *Science* **127**: 1091- 1098; Washington D.C..

GÜNTHER, K. (1950): Ökologische und funktionelle Anmerkungen zur Frage des Nahrungserwerbes bei Tiefseefischen mit einem Exkurs über die ökologischen Zonen und Nischen. - In: GRÜNEBERG, H. & ULRICH, W. (Hrsg.): *Moderne Biologie*. - Festschrift H. NACHTSHEIM: 55-93; Berlin.

- HENGEVELD, R. (1988): MAYR's Ecological Species Criterion. - Syst. Zool. **37**: 47-55; Lawrence, Kansas.
- MAYR, E. (1940): Speciation phenomena in birds.- Amer. Natur. **74**: 249-278; Chicago.
- MAYR, E. (1942): Systematics and the Origin of Species. - 334 S.; New York.
- MAYR, E. (1957): Difficulties and Importance of the Biological Species. - In: MAYR, E. (ed.): The Species Problem. - Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. **50**: 371-395; Washington D.C..
- MAYR, E. (1963): Animal Species and Evolution. - 797 S., Cambridge (Massachusetts Belknap Press).
- MAYR, E. (1982) Processes of Speciation in Animals.- In: BARIGOZZI, C. (ed.): Mechanisms of Speciation; 1-19; New York (Alan R. Liss).
- WAHLERT, G. v. (1973): Phylogenie als ökologischer Prozeß. - Naturwiss. Rdsch. **26**: 247-254; Stuttgart.
- WILLMANN, R. (1985): Die Art in Raum und Zeit. - 207 S.; Berlin (Parey).
- WILLMANN, R. (1988): Probleme bei biostratigraphischen Koordinierungen mit Hilfe neogener Süßwassergastropoden.- Meyniana **40**: 155-173; Kiel.
- WILLMANN, R. (1989): Evolutionary or biological species? - In SCHMITT-KITTLER, N. & WILLMANN, R. (eds.): Phylogeny and the Classification of Fossil and Recent Organisms (Abh. Naturwiss. Ver. Hamburg [NF] **28**): 95-110; Hamburg (Parey).
- WILLMANN, R. (1991): Die Art als Taxon und als Einheit der Natur.- Mitt. Zool. Mus. Berlin **67**: 5-15; Berlin.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Carolinea - Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland Beihefte](#)

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Willmann Rainer

Artikel/Article: [Arten als dynamische Einheiten der Natur. 23-30](#)