

Objektive Gruppen der Systematik und das Monard'sche Prinzip*

Von Adolf Remane

Die Art (Spezies) nimmt unter den vielen Kategorien der Systematik (Gattung, Familie, Ordnung) eine Sonderstellung ein, indem man für sie eine objektive Bestimmung fordert. Erste Aufgabe des Systematikers ist die Bestimmung der Art, zu der ein Einzelwesen gehört. Eine Fehlbestimmung ist nicht eine andere berechnigte Auffassung, sondern ein Fehler. Als Artdefinition ist jetzt wohl allgemein anerkannt: Die Art ist eine natürliche Fortpflanzungsgemeinschaft, d. h. ein Diffusionsraum für Gene und der Bezirk für ihre vielfache Kombination. Eine Übertragung von Genen und ihre Einordnung in eine andere Art wird durch biologische Barrieren verhindert, die allerdings recht verschiedener Art sind. Dem theoretischen Endziel, alle Lebewesen klar in allgemein anerkannten Arten einzuordnen, stehen noch eine Reihe von Schwierigkeiten entgegen. Daß das Ziel für manche Gruppen erreichbar ist, zeigen die Vögel Europas. Hier ist definitive Klarheit geschaffen. Zwar gibt es Grenzfälle zwischen Spezies und Subspezies, z. B. Rabenkrähe und Nebelkrähe, aber die Situation ist genau bekannt und phylogenetisch zu erwarten. Anders ist die Situation in der Botanik. Wer die erste und die zweite Auflage von Hegis Flora von Mitteleuropa vergleicht, wird vielfach eine Veränderung der Gliederung in Arten feststellen und die Floren benachbarter Länder, etwa von Deutschland und Frankreich unterscheiden sich oft in der Artgliederung.

Die Gründe hierfür sind: Es fehlen den Pflanzen die feinen Strukturen des Genitalapparats, der bei Insekten, Spinnen, Turbellarien u. a. die Trennung der Arten gestattet. Die Pflanzen sind wie alle sessilen Lebewesen in Wuchs und Gestalt stark umweltbeeinflusst, so daß der Bereich modifikativer Variabilität viel größer ist als bei Tieren. Die Korallen sind in dieser Beziehung den Pflanzen ähnlich und bereiten dem Systematiker bekanntlich genügend Schwierigkeiten.

Schwerwiegend ist, daß der Artbegriff zwar klar, seine strikte Handhabung aber zu Komplikationen führt und z. T. unmöglich ist. Unmöglich ist die Diagnose nach der Fortpflanzungsgemeinschaft überall dort, wo es keine bisexuelle Vermehrung gibt, wie z. B. in der Ordnung Bdelloidea unter den Rotatorien (parthenogenetisch sich vermehrende Weibchen), Männchen fehlen völlig. Ähnlich ist die Situation bei manchen Krebsen. Hier gibt es artenlose Areale. Zwar teilt man auch die Bdelloidea in Arten und kommt damit hinreichend zurecht (Agamospecies), da viele Formen in gleicher Struktur weltweit verbreitet sind; aber der biologische Artbegriff ist hier nicht anwendbar. Nun kommt es mehrfach vor, daß neben echten Arten Gruppen mit rein ungeschlechtlicher (vegetativer) oder parthenogenetischer Vermehrung stehen. Die Systematik ist hier verschieden vorgegangen, bald hat sie diese als getrennte Arten bezeichnet, z. B. bei *Heterocypris*, bald in die zuständige echte Art einbezogen, mit der sie jedoch in keiner Fortpflanzungsgemeinschaft steht (*Artemia salina* u. a.).

Ich schlage vor, diese Nebengruppen, die durch abweichende Fortpflanzungsweise neben echten Arten stehen, als „generative Trabanten“ neben die echte Art zu stellen, soweit diese zu ermitteln ist.

Rein vegetativ sich vermehrende Trabanten sind im Pflanzenreich verbreitet, nicht nur bei Kulturpflanzen (Kartoffel), sondern auch bei Naturpflanzen (mitteleuropäische *Lysimachia vulgaris*, die zwar blüht, aber keinen Samen ansetzt, viele Algen im Brack-

* Der ursprüngliche Titel des Vortrages lautete: „Wie verhalten sich systematische Einheiten zu den ökologischen Kategorien?“

wasser). Eine schwer erkennbare vegetative Vermehrung ist bei Pflanzen die Apogamie. In der Frucht treten somatische Zellen, z. B. des Nucellus an Stelle des Eies, und bilden Samen. Sie ist bei Pflanzen weit verbreitet und führt zur Bildung zahlreicher Klone, die mehrfach als Arten behandelt wurden, z. B. bei *Taraxacum*. Im Tierreich sind rein vegetativ sich vermehrende Trabanten selten, sie kommen aber vor, z. B. bei Planarien. Apogamie fehlt.

Ein weiterer Typ „generativer Trabanten“ entsteht bei obligatorischer Selbstbefruchtung. Dieser Fall ist bei der Kleistogamie der Pflanzen gegeben. Bei vielen Pflanzen, z. B. bei *Lamium amplexicaule*, treffen wir neben normalblütigen Pflanzen solche, deren Blüten geschlossen bleiben und somit einer Fremdbestäubung unzugänglich sind. In ihnen vollzieht sich dann die Selbstbestäubung. Da diese zu homozygoten Stämmen = Biotopen führt, muß hier die Kernart von einer Anzahl homozygoter Trabanten umgeben sein, die außerhalb der Fortpflanzungsgemeinschaft stehen. Im Tierreich kommt Selbstbefruchtung selten vor, z. B. bei Bandwürmern und Bryozoen. Ob sie hier obligatorisch ist, ist unbekannt.

Groß ist der Bereich eines anderen Trabantentyps, des „Polyploid-Trabanten“. Neben der diploiden, normalen Kernart stehen viele Stämme, die vervielfachte Chromosomensätze haben: triploid, tetraploid, pentaploid. Sofern es sich um gerade Zahlen von Chromosomensätzen handelt (tetraploid, hexaploid usw.) können diese eine normale Reduktionsteilung durchführen und unter sich voll fruchtbar sein, während sich bei Kreuzungen mit der diploiden Kernart infolge des Überschusses an ungepaarten Chromosomen Störungen in der Nachkommenschaft ergeben. Definitionsgemäß wären also tetraploide u. a. Linien eigene Arten. Die Systematiker verhalten sich dieser Erscheinung gegenüber verschieden, meist werden diese Polyploiden als „Cytotypen“ in die Kernart eingereiht, gelegentlich als eigene Arten geführt (*Salicornia brachystachya* diploid, *S. stricta* tetraploid). Im Tierreich sind solche Polyploidformen selten, jedenfalls viel seltener als im Pflanzenreich. Sie kommen vor bei Turbellarien (*Gyatrix hermaphroditus* [Reuter]), Planarien (Bennazi), bei Oligochaeten (*Eisenia*), Schmetterlingen, z. B. *Talaeporia* (Seiler), Rüsselkäfern : Otiorhynchus (Suomaleinen), bei Molchen (hier jedoch meist nur triploide) u. a.

Beide Trabantentypen, der „generative“ und der „polyploide“, sind nun häufig kombiniert, wiederum bei Pflanzen viel, viel häufiger als bei Tieren; bei Pflanzen kann die Kombination mit apogamer und parthenogenetischer Vermehrung erfolgen, bei Tieren nur mit parthenogenetischer. In diesem Fall sind bei den Trabanten meist nur Weibchen vorhanden (*Trichoniscus*, *Artemia* u. a.). Diese Kombination gestattet es, auch Triploiden, Pentaploiden und sogar Stämmen mit überzähligen Einzelchromosomen eigene Linien zu bilden, da sie ihre Eigenart auf die Nachkommen weitergeben, also Klone bilden. Ohne diese Kombination sind triploide und aneuploide nur vorübergehende Einzelercheinungen, bei denen bestenfalls die Hälfte der Nachkommen ihre Eigenart erhält (bei einem überzähligen Chromosom). Sie sind also nicht in der Lage, geschlossene Sippen zu bilden. Außer der reichen Trabantentbildung bietet die reiche Artbastardierung dem Botaniker viel größere systematische Schwierigkeiten als dem Zoologen. In fast jeder Flora finden wir hinter jeder artenreicheren Gattung eine größere Anzahl von Bastarden aufgeführt, die in der Natur gefunden wurden und bisweilen Bestände bilden. Im Tierreich sind Bastarde viel seltener und fehlen großen Gruppen ganz. Sie sind ferner fast stets seltene Einzelfunde etwa bei Enten, Schwalben, Sphingidae, Saturnidae, Cyprinidae. Ein Grund liegt in der größeren Zahl der Trennungsmechanismen bei Tieren. Während bei Pflanzen die Befruchtung passiv durch Transpor-

teure wie Wind, Wasser, Insekten, Vögel erfolgt, ist im Tierreich eine Gattenwahl verbreitet, bei der optische, akustische, olfaktorische Signale bis zu einer komplizierten Balz wirksam sind.

Nicht eingehen will ich hier auf die allopolyploiden Bastarde, die die vollen Chromosomensätze zweier Stammarten enthalten und sich wie echte Arten verhalten können. Der Botaniker kennzeichnet sie oft durch ein $\times$ vor dem Artnamen, etwa *Asplenium $\times$ germanicum*. Im Tierreich ist kein sicherer Fall einer solchen aus Bastardisierung zweier echter Arten entstandenen neuen Art bekannt.

Die Spezies ist also kein einheitliches Gebilde; neben der Kernart, für die die Definition voll gilt, können mannigfaltige Trabanten stehen, die aus der Fortpflanzungsgemeinschaft ausgeschieden sind, ihr aber doch noch zugerechnet werden können oder müssen.

Für die Gattung (Genus) wird nun diskutiert, ob sich für sie eine objektive Abgrenzung finden läßt, die etwa die Sicherheit der Artabgrenzung erreicht. Der Versuch ging von den vikariierenden Arten aus. Zuerst wurde die geographische Vikarianz beachtet. MATSCHIE forderte bei Säugern und allgemein für vikariierende Formen die Aufstellung einer „Untergattung“. Er schied aber nicht geographische Subspezies und vikariierende Spezies, ja, er benannte alle geographischen Subspezies, auch ganz ähnliche, als Spezies und kam so zu enormen Artenlisten. Es gibt tatsächlich in größerer Zahl als man erst dachte, geographisch vikariierende echte Arten, die sich allerdings an den Grenzgebieten oft etwas überschneiden. RENSCH hat für solche Gruppen die Bezeichnung „Artenkreis“ vorgeschlagen, ohne sie als Genus oder Subgenus zu benennen. Allgemein ist die Anwendung der Gattung viel umfangreicher, sie umfaßt mehrere oder viele Artenkreise und Arten.

ILLIES macht nun den Versuch, die Gattung auf ökologisch vikariierende Arten zu begründen, d. h. auf alle nächstverwandten Arten, die ökologisch gesondert leben. Sie beruht auf dem Monard'schen Prinzip, das eben besagt, daß nächstverwandte Arten in ökologisch anderem Milieu leben. Das ist eine Parallele zu der Formulierung des Ichthyologen Günther, der für nächstverwandte Arten geographisch getrennte Areale forderte. Hat das Monard'sche Prinzip Allgemeingültigkeit? Sicher nicht. Die Erfahrung zeigt, daß zwar in vielen Fällen nahe verwandte Arten verschiedene ökologische Räume (Nischen) bewohnen. Es gibt aber auch eine Reihe von Beispielen, in denen solche Arten im gleichen Lebensraum vorkommen, z. B. *Nabis*-Arten, *Tuponia*-Arten u. a. Es muß dabei das Wort „vikariierend“ beachtet werden. Daß zwei Arten oder sogar zwei Biotypen niemals ökologisch voll identisch sein werden, ergibt sich aus der Tatsache, daß Erbverschiedenheiten sich kaum je nur in äußerlich erkennbaren Farb- oder Strukturmerkmalen erschöpfen, sondern auch physiologische Reaktionen betreffen. Die Folge ist, daß die Arten irgendwie ein verschiedenes Existenzoptimum haben. Die rotblättrige Mutante der Buche (Blutbuche) ist gegen tiefe Temperaturen resistenter als die grüne Buche. Weißblühende Leberblümchen (*Hepatica triloba*) sind in Mitteleuropa vereinzelt zwischen der blauen Normalform, in Kärnten häufig, und in den Pyrenäen kommen rein weißblütige Populationen vor. Das sind keine ökologischen Vikarianten; solche sind erst dann vorhanden, wenn ebenso wie bei den geographisch-vikariierenden Arten weitgehende Exklusivität besteht, etwa verschiedene Nährpflanzen, andere Nistplätze usw.

Die Fakten stützen das Monardsche Prinzip also nur in einem beschränkten Ausmaß. Nun existiert für es auch eine theoretische Begründung. In einem natürlichen Lebensraum herrscht Konkurrenz (competition) zwischen Arten mit ähnlichen Lebensansprüchen. Die Konkurrenz wird um so schärfer sein, je ähnlicher die Lebensansprüche sind,

und das ist bei ganz nahe verwandten Arten in besonderem Maße der Fall. Es wird daher nur eine von ihnen in einem Biotop auf die Dauer existieren können. Der Grad der Konkurrenz und der Verdrängung hängt aber von der Siedlungsdichte ab. Ist eine Nische oder besser ein Lebensbereich quantitativ nicht voll ausgefüllt, so können zwei nächstverwandte Arten nebeneinander existieren. Das ist besonders bei Neubesiedlung von Arealen der Fall, ferner in extremen Lebensräumen (vgl. die *Gammarus*-Arten im Brackwasser), ja in jedem Gewässer nach dem Schmelzen des Eises. Wahrscheinlich ist diese Situation sehr verbreitet. Eine Unterbesetzung eines Lebensbezirks tritt auch dann ein, wenn die Vollbesetzung des Lebensbezirks durch Raubtiere verhindert wird, die in gleicher Weise verwandte Arten als Beute wählen. Wird eine der beiden Arten häufiger, so wird sie stärker verzehrt, so daß eine Balancierung in der Coexistenz beider Arten eintritt. Schließlich ist die Umwelt auch der kleinsten Nische niemals absolut konstant. Sie wird durch das jeweilige Wetter, das von Jahr zu Jahr verschieden ist, beeinflusst, und so kann in dem einen Jahr die eine Art, in einem anderen die Nachbarart bevorzugt werden und dieses Schaukelsystem ein Nebeneinander ermöglichen. Es gibt also genügend Fälle, in denen auch theoretisch die Existenz nahverwandter Arten im gleichen Lebensraum möglich ist.

Nebenbei sei erwähnt, daß die Besiedlung verschiedener Nischen keineswegs immer eine Folgeerscheinung der Konkurrenz erbähnlicher Linien zu sein braucht. Wir kennen viele Fälle, in denen durch eine Art Tradition oder Prägung die Wahl des Lebensbezirkes festgelegt wird. Nach dem Prinzip von Hopkins „host-selection“ bevorzugen Bockkäfer die Baumart zur Eiablage, in der sie aufgewachsen sind, auch wenn sie künstlich in diese eingeführt wurden. Ebenso bevorzugte die Schlupfwespe *Habrobracon*, wenn sie von ihrem natürlichen Wirt *Ephestia* (Mehlmotte) in die Wachsmotte überführt wurde, den neuen Wirt zur Eiablage. Selbst Vögel und Säuger bevorzugen den Biotop als Wohnraum, in dem sie aufgewachsen sind. Das hat WECKER (1963) bei Mäusen (*Peromyscus*) und KLOPFER (1961) bei Tangaren festgestellt. Aber wenn man die ökologisch vikariierenden Arten zu einer Gattung zusammenfaßt, würde das eine enorme Vermehrung der Gattungen zur Folge haben. Man mag sie analog den geographischen Artenkreisen als ökologische Artenkreise zusammenfassen, allerhöchstens als Subgenera.

Eine klare Verwendung des Gattungsbegriffes bleibt also ein Desiderat. So, wie zur Zeit die Gattungsspaltung in der Zoologie betrieben wird, zerstört sie den Sinn der Nomenklatur, nämlich eine Verständigung zu ermöglichen. Sie wird besonders bei Schnecken (*Limnea*, *Planorbis*, *Clausilia*), bei Fischen, Schmetterlingen u. a. betrieben. Oft gehört in einem Land zu einer Gattung nur eine Art. Eine solche Zerspaltung stört außerhalb der Spezialisten die Verständigung über das Objekt. Wie soll ein Nicht-Ichthyologe wissen, daß *Myoxocephalus quadricornis* die gleiche Art ist, die Jahrzehnte *Cottus quadricornis* genannt wurde, der Nicht-Malakologe, daß *Leptolimnaea glabra* = *Limnaea glabra* ist. Durch solche Methoden wird die Auswertungsmöglichkeit der in der Literatur festgelegten Ergebnisse für die Bearbeitung allgemeiner Fragen merklich erschwert. Es ist merkwürdig, daß die Botaniker, obwohl sie viel weniger Arten zu bearbeiten haben, die Gattungssplitterei viel weniger betrieben haben als die Zoologen. Die Gattungen *Ranunculus*, *Carex* u. a. enthalten Hunderte von Arten, ja, frühere Gattungstrennungen z. B. *Pulsatilla*, *Hepatica* wurden von ihnen wieder aufgehoben.

Natürlich ist es eine legitime und wichtige Aufgabe, die Verwandtschaften der Arten innerhalb einer artenreichen Gattung zu erforschen; aber diese Gruppen und Grüpp-

chen sollen nicht gleich als eigene Gattungen aufgestellt werden. Artengruppen und Subgenera genügen. Berechtigt ist eine Auflösung einer Gattung jedoch dann, wenn sie Arten verschiedener Verwandtschaft enthält. Eine Gattung muß wie jede Kategorie des Natürlichen Systems nur Einheiten mit engerer Verwandtschaft enthalten.

Zusammenfassung

Der Artbegriff ist nicht einheitlich im ganzen Tier- und Pflanzenreich anwendbar. Neben der typischen Art = natürliche Fortpflanzungsgemeinschaft stehen Gruppen, deren Vertreter keine Paarung und Befruchtung zeigen (artenlose Areale = Agamospecies), aber auch Fortpflanzungseinheiten, die so nahe einer typischen Art stehen, daß sie ihr oft zugerechnet werden. Es wird vorgeschlagen, solche Gruppen als Trabanten neben die Stammart zu stellen. Generative Trabanten sind durch eine abweichende Fortpflanzungsart gekennzeichnet: Parthenogenese, Apogamie, rein vegetative Vermehrung. Chromosomale Trabanten sind durch Polyploide (tetra-, hexa-, octoploid usw.) gekennzeichnet. Oft sind Stämme gleichzeitig generative und polyploide Trabanten.

Das Monard'sche Prinzip ist nicht allgemein gültig. Die ökologische Trennung und Vikarianz nahe verwandter Spezies beruht auf der Konkurrenz, die oft eine ökologische Koexistenz ausschließt. In dünn besiedelten Räumen können nächstähnliche Arten im gleichen Biotop existieren, da die Konkurrenz nicht zum Tragen kommt. Das gleiche tritt ein, wenn Raubtiere die Populationsdichte nahe verwandter Arten niedrig halten.

Die Schaffung von Gattungen für Gruppen ökologisch vikariierender Arten würde die Zahl der Gattungen zu sehr vermehren. Schon jetzt ist durch überflüssige Gattungspalterei die Kernaufgabe der Namensgebung, die Verständigung über das Objekt, in Gefahr.

Summary

The species concept is not generally applicable in plants and animals. Apart from the typical species (natural reproductive communities) there are groups which lack mating and fertilization (agamospecies) and also reproductive unities which are so near to the typical species that they are very often included in it. It is proposed to regard such groups as satellites beside the main species.

Generative satellites are characterized by a different kind of reproduction: parthenogenesis, apogamy, and purely vegetative reproduction. Chromosomal satellites are characterized by polypoidy. Quite often populations are at the same time generative as well as chromosomal satellites.

The „Monard principle“ is not generally applicable. The ecological separation and replacement of closely related species is based on competition which mostly excludes ecological coexistence. In sparsely populated areas closely related species can exist in the same biotop because competition is not important. The same applies where population densities of closely related species are kept low by predators.

The creation of genera for groups of species replacing each other ecologically would too much increase the number of genera. Already unnecessary splitting of genera endangers the main task of nomenclature, the understanding about the object.

Anschrift des Verfassers: Professor Dr. Dr. h. c. A. Remane,
23 Kiel, Zoologisches Institut, Hegewischstraße 3

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Faunistisch-Ökologische Mitteilungen](#)

Jahr/Year: 1967-1970

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Remane Adolf

Artikel/Article: [Objektive Gruppen der Systematik und das Monard'sche Prinzip 373-377](#)