

# BERICHTE DER NATURFORSCHENDEN GESELLSCHAFT DER OBERLAUSITZ

Band 20

---

Berichte der Naturforschenden Gesellschaft der Oberlausitz 20: 51–58 Görlitz 2012

---

ISSN 0941-0627

Manuskripteingang am 29. 3. 2012  
Manuskriptannahme am 18. 6. 2012  
Erschienen am 6. 12. 2012

Vortrag zur 21. Jahrestagung der Naturforschenden Gesellschaft der Oberlausitz am 16. April 2011 in Görlitz

## **Evolution der Tiere neu verstanden – interspezifische Hybridisierung ist ein wesentlicher Evolutionsfaktor**

Von BERNHARD SEIFERT

### **Zusammenfassung**

Der Artikel hebt durch Falldarstellungen und zwei Rechenmodelle die Bedeutung interspezifischer Hybridisierung für die Evolution der Tiere hervor. Fertilität interspezifischer Hybriden nahe verwandter Tierarten, die sich mindestens über Rückkreuzungen mit einem homogametischen Partner einer Elternart realisiert, ist die Regel, und Introgression heterospezifischer Allele zeigen im natürlichen Kontext in geringen Frequenzen viele Tierarten. Sterilität von interspezifischen Wirbeltierhybriden tritt in Abhängigkeit von der Generationsdauer 5–17 Millionen Jahre nach der stammesgeschichtlichen Trennung auf. Mutationsraten liegen bei genetisch vollständig sequenzierten Organismen (*Homo*, *Drosophila*, *Caenorhabditis*, *Saccharomyces*) sämtlich im Bereich von  $10^{-8}$  bis  $10^{-9}$  pro Basenpaar und Generation. Nach einem Rechenmodell, das die durchschnittlichen Verhältnisse bei Wirbeltieren beschreibt, liegt die Rate der Fixierung einer zu einer Aminosäureveränderung führenden Mutation bei  $1,8 * 10^{-10}$  pro Basenpaar und Generation. Dem gegenüber wird die Introgressionsrate, mit der eine Mutation, die zu einer Aminosäureveränderung geführt hat und durch Hybridisierung in das Genom einer Art eingeführt wird, für das Wirbeltier-Durchschnittsmodell mit  $7,5 * 10^{-8}$  pro Basenpaar und Generation berechnet. Damit führt interspezifische Hybridisierung im Alltag der Natur um zwei bis drei Zehnerpotenzen schneller Neuheiten in das Genom einer Art ein als Spontanmutationen. Die Daten zeigen, dass das „Biologische“ Artkonzept von Ernst Mayr (MAYR 1970) – zuzüglich zu seinem Versagen bei den zahlreichen, sich parthenogenetisch vermehrenden Tierarten – für den größten Teil der Tierarten nicht anwendbar ist und zu einer langanhaltenden Vernebelung unserer Sicht auf einen wichtigen Aspekt der Evolution geführt hat.

### **Abstract**

#### **New understanding of animal evolution – interspecific hybridisation is an important evolutionary factor**

Based upon two calculation models and the description of exemplary cases in different groups of organisms, the paper emphasises the importance of interspecific hybridisation in the evolution of animals. Fertility of interspecific hybrids of closely related species achieved at least via backcrossing with a homogametic partner of a parental species, is the rule and introgression of heterospecific alleles occurs in natural context at a low frequency in many animal species. Depending upon generation time, sterility of interspecific vertebrate hybrids is established as late as 5–17 million years after phylogenetic divergence. Recent estimates of spontaneous mutation rates in completely sequenced organisms (*Homo*, *Drosophila*, *Caenorhabditis*, *Saccharomyces*) range between  $10^{-8}$  and  $10^{-9}$  per base pair and generation. An average vertebrate model (AVP), operating with mean values from different species, was developed. It estimates the fixation rate

of an amino-acid-changing mutation as  $1.8 \cdot 10^{-10}$  per base pair and generation. In contrast, the AVP predicts the rate of introgression of an amino acid changing mutation after interspecific hybridisation to be  $7.5 \cdot 10^{-8}$  per base pair and generation. Accordingly, interspecific hybridisation introduces novelties into the genome of a species by two or three orders of magnitude faster than spontaneous mutation. In addition to the inapplicability of the “Biological“ Species Concept of Ernst Mayr in the many parthenogenetic groups of animals, the reported hybridisation scenarios show that this concept is not adequate for the majority of extant animal species and that it has fogged our view on animal evolution for several decades.

**Keywords:** Interspecific hybridisation, mutation rate, introgression rate, evolutionary speed, vertebrates.

### Einleitung

Eine Betrachtung über Evolutionsbiologie scheint etwas außerhalb der in der Naturforschenden Gesellschaft der Oberlausitz üblicherweise behandelten Themen zu liegen, und dennoch liegt sie mitten drin, weil viele Faunisten und Floristen sich gelegentlich sicher fragen werden, wie denn eine konkrete Art entstanden sein könnte, wie sie sich verändert und wie die Beziehungen zu verwandten Arten sein mögen. Das hier Mitgeteilte ist die veränderte Version meines Vortrages, der im April 2011 anlässlich der Tagung zum 200-jährigen Jubiläum der Naturforschenden Gesellschaft der Oberlausitz in Görlitz gehalten wurde. Die Verbesserungen in den Rechenmodellen sind auch den Diskussionen mit Teilnehmern des FROSpecs-Experten-Workshops „Hybridisation and Speciation“ in Gregynog/Wales im Oktober 2011 zu verdanken. Auf eine Darstellung der wegen ihrer Eusozialität und haplo-diploiden Geschlechtsbestimmung hochkomplexen Hybridisierungsszenarien bei Ameisen wird hier verzichtet. Das würde zu einer übergroßen Länge dieses Beitrages führen und soll an anderer Stelle erfolgen.

### Die Entstehung evolutiver Neuheiten durch Spontanmutation ist ein sehr seltenes Ereignis

Mutation, Selektion, Neukombination von Erbanlagen und Genetische Drift gelten seit vielen Jahrzehnten als wesentliche Evolutionsfaktoren, während interspezifische Hybridisierung zumindest bei Tieren als bedeutungslos betrachtet wird. Die Fortschritte insbesondere in der genetischen Forschung erlauben immer tiefere Einblicke über den Ablauf von Evolutionsprozessen, und unser neueres Verständnis von Evolution in Raum und Zeit erhält durch die viel genauere Quantifizierung der Dynamik und Geschwindigkeit von Evolutionsprozessen eine neue Qualität. Wir müssen uns eingangs zunächst einmal mit Mutationsraten befassen, weil grundsätzlich Neues in der Evolution nur durch Mutationen entstehen kann, während Neukombination von Erbanlagen zwar wesentlich mehr biotische Vielfalt erzeugt, aber auf lange Sicht in „Ideenlosigkeit“ erstarren würde, wenn Mutationen ausblieben. Hörte ich noch als junger Student in der Leipziger Evolutionsvorlesung von 1975, dass eine Mutationsrate von  $10^{-4}$  pro Basenpaar und Generation ein vernünftiger Richtwert sei, werden heute durch moderne genetische Techniken völlig andere Zahlen ermittelt. Insbesondere das „Next Generation Sequencing“, bei dem ganze Genome mit nie dagewesener Geschwindigkeit untersucht werden können, „wird die genaue Messung spontaner Mutationsraten schon bald zu einer Routineangelegenheit machen“ (KONDRASHOV & KONDRASHOV 2010). Spontane Mutationsraten liegen nach diesen Autoren bei genetisch bestens untersuchten Organismen (*Homo sapiens*, diversen *Drosophila*-Arten, *Caenorhabditis elegans*, *Saccharomyces cerevisiae*) sämtlich im Bereich von  $10^{-8}$  bis  $10^{-9}$  pro Basenpaar und Generation. Diese Zahlen sind erstaunlich niedrig und haben, wie wir noch sehen werden, weitreichende Konsequenzen für eine Neubewertung des Beitrages interspezifischer Hybridisierung zur Evolution der Arten.

Um abzuschätzen, wie viele Spontanmutationen im Organismus tatsächlich fixiert werden und welche davon vor dem Fitness-Hintergrund evolutiv relevant sind, müssen wir die Verhältnisse innerhalb proteinkodierender Gene näher beleuchten. Als Rechenbeispiel wählen wir ein „Säugetierdurchschnittsmodell“, weil hier die Verhältnisse am besten untersucht sind. Zudem sind, wie unten noch gezeigt wird, die Verhältnisse mindestens bei Säugern, Vögeln und Fischen

vergleichbar, so dass dieses Modell auch als repräsentatives Wirbeltiermodell angesehen werden darf. Wenn also die mittlere Mutationsrate pro Basenpaar und Generation bei Säugern  $2,2 * 10^{-9}$  (KUMAR & SUBRAMANIAN 2002) ist und wenn nur 32 % jeder Mutation zu einer Aminosäureveränderung führen (das gilt, wenn jede Mutation gleich häufig aufträte), dann ist die Häufigkeit einer Aminosäureveränderung pro Gen und Generation

$$2,2 * 10^{-9} * 0,32 = 7 * 10^{-10}.$$

Nun ist die Fitness einer Spontanmutation als deutlich niedriger anzusehen als von solchen, die sich bereits im genetischen und epigenetischen Kontext des Organismus bewährt haben. Beim Menschen sind etwa 70 % der zu Aminosäureveränderungen führenden Spontanmutationen kodierender Gene schädlich und 30 % neutral oder leicht positiv, bei *Drosophila* betragen neuere Schätzungen 84 bzw. 16 % (WALKER & KEIGHTLEY 2007). Wenn wir nun annehmen, dass die Wahrscheinlichkeit der Fixierung einer Spontanmutation 0,25 sei, dann liegt die Rate der erfolgreichen Einführung einer Neuheit (sprich Aminosäureveränderung) pro Basenpaar und Generation bei etwa

$$7 * 10^{-10} * 0,25 = 1,8 * 10^{-10}.$$

Wir werden unten auf diese Zahl zurückkommen.

### **Das Artkonzept von Ernst Mayr führte zu einer langlebigen Vernebelung unseres Verständnisses von der Evolution der Tiere**

Während also interspezifische Hybridisierung schon lange als wesentlicher Evolutionsfaktor für Pflanzen und insbesondere Gefäßpflanzen anerkannt ist, wird sie für Tiere von vielen Zoologen immer noch als ziemlich bedeutungsloser „Unfall“ ohne weitreichende Konsequenzen angesehen. Ich möchte die Argumentation daher allein auf das Tierreich beschränken, da bei Botanikern keine Überzeugungsarbeit mehr zu leisten ist.

Nach dem wohl immer noch von Zoologen am weitesten benutzten Artkonzept, dem „Biologischen Artkonzept“ von MAYR (1970) – ein sehr suggestiver Name, denn andere Artkonzepte sind genauso „biologisch“ – sind Arten dadurch bestimmt, dass ihre Populationen von denen anderer Arten reproduktiv isoliert sind, also *per definitionem* zwischen diesen keine Gene ausgetauscht werden. Der Gedanke war eingängig und schien mit Freilandbeobachtungen über Paarungssiebung und ökologische Trennung tausender von Arten sehr schön im Einklang zu stehen. Er beschreibt jenen Teil der Wahrheit, der sich uns im ersten Beobachtungsansatz augenscheinlich offenbart, durchaus zutreffend, verhinderte aber über Jahrzehnte hinweg eine Betrachtung der anderen Seite der Realität. Um nicht falsch verstanden zu werden: Ich will hier nicht die Existenz von „reproduktiver Isolation“ in Bausch und Bogen zurückweisen. Dieser Begriff bezeichnet sehr wohl etwas real Existentes – allerdings etwas, das sich auf jenen Endpunkt reduziert, der bei Wirbeltieren erst nach einer 5–17 Millionen Jahre langen Reise erreicht wird. Wie unten anhand der Hybridproblematik gezeigt werden wird, hat der Terminus „reproduktive Isolation“ in einer für das ganze Tierreich anwendbaren Artkonzeption nichts zu suchen. Diese konzeptionelle Invalidität des Mayr’schen Standpunktes wird durch die Nichtanwendbarkeit bei den zahlreichen, sich parthenogenetisch vermehrenden Tiergruppen verstärkt. Das von Mayr implizit ausgesprochene Verbot retikulärer Evolution ist ein weiterer wunder Punkt.

### **Fertilität interspezifischer Hybriden nahe verwandter Tierarten ist die Regel**

Im Verlaufe meiner Literaturrecherchen war ich, als ehemaliger Anhänger von Ernst Mayr, immer wieder verblüfft, welche deutlich verschiedenen Arten, durchaus auch über Gattungsgrenzen hinweg, fertil miteinander hybridisieren können, auf wie viele Tierarten das zutrifft und dass solches auch im Freiland vielfach dokumentiert ist. Am besten sind die Verhältnisse bei Wirbeltieren untersucht, und aus meiner eigenen Arbeit kenne ich die Verhältnisse bei Ameisen (SEIFERT 1999, KULMUNI et al 2010, SEIFERT et al. 2010, STEINER et al. 2011), so dass aus diesen Organismengruppen einige Beispiele genannt sein mögen:

(1) Vogel-Hybriden werden im Durchschnitt erst 5 Millionen Jahre (Passeres) bzw. 17 Millionen Jahre (Nonpasseres) nach der stammesgeschichtlichen Auftrennung der Elternarten steril (PRICE & BOUVIER 2002) – diese weite Spanne erklärt sich vor allem aus den sehr unterschiedlichen Zeiten bis zum Eintreten der Fortpflanzung. Wenn man sich jetzt vergegenwärtigt, dass nahezu jede Vogelart einen oder mehrere Verwandte hat, die weniger als 5 Millionen Jahre getrennt sind, dann müsste ein puritanisches Vertreten des Mayr'schen Artkonzeptes durch Taxonomen eigentlich zur Folge haben, dass die Mehrheit der aktuell anerkannten Vogelarten zu jüngeren Synonymen erklärt – also taxonomisch „eingezogen“ werden müsste.

(2) Bei Säugetieren bin ich auf keine zusammenfassende wissenschaftliche Darstellung gestoßen, die Hybridsterilität in Beziehung zu phylogenetischen Divergenzzeiten setzt. Projiziert man aber die sehr große Zahl von Hybrid-Fallstudien (vor allem bei Caninae, Ursinae, Felidae, Phocidae, Bovidae und Cervidae – siehe z.B. <http://messybeast.com/genetics>) auf moderne Säugetierstammbäume (z.B. HIDGON et al. 2009, KRAUSE et al. 2008, WAYNE et al. 1991) scheint Hybridsterilität nicht eher als 5 Millionen Jahre nach der stammesgeschichtlichen Aufspaltung aufzutreten. Auch bei Fischen scheint die Grenze im Bereich von 5–10 Millionen Jahren zu liegen (Arne Nolte/Max-Planck-Institut Plön, pers. Mitt.).

(3) 76 % der 21 Britischen Entenarten hybridisieren fertil unter Freilandbedingungen – auch über Gattungsgrenzen hinweg. Es gibt keine postzygote Isolation (PHILLIPS 1915, 1921).

(4) Alle Arten von Darwin Finken (*Geospiza*) hybridisieren fertil unter Freilandbedingungen. Es gibt keine postzygote Isolation (GRANT & GRANT 1994).

(5) Viele (wahrscheinlich die meisten) Rotschwanzarten (*Phoenicurus*) hybridisieren fertil unter Freilandbedingungen. Es gibt keine postzygote Isolation (ERTAN 2002, 2006).

(6) Sämtliche in den letzten 2 Millionen Jahren entstandenen Waldameisenarten (*Formica-rufa*-Gruppe) können sich in der Natur fertil kreuzen. Das sind 78 % der neun mitteleuropäischen Waldameisenarten.

### **Rückkreuzung mit einem homogametischen Partner der Elternart ist der Hauptweg zur Realisierung von Hybridfertilität**

Im Zusammenhang mit Hybridfertilität ist das Gesetz von HALDANE (1922) von großer Bedeutung. Danach sind Rückkreuzungen von in den Sexchromosomen homogametischen F1-Hybriden (XX-Weibchen bei Säugern und *Drosophila*, ZZ-Männchen bei Vögeln) mit dem heterogametischen Partner der Elternart (XY bzw. WZ) leichter möglich, während heterogametische F1-Hybriden eine verringerte Fitness haben. Diese Art der Rückkreuzung ist in der Natur sicherlich der Hauptweg für die adaptive Introgression heterospezifischer Allele. Der Weg über Nachkommen aus Paarungen von F1-Hybriden untereinander sollte selten und nur unter ganz bestimmten Bedingungen möglich sein. Das ergibt sich zum einen schon rein statistisch, da F1-Hybriden in natürlichen Populationen nur 0,01–2 % der Individuen ausmachen, und zum anderen aus den seit Mitte des 19. Jahrhunderts dokumentierten Ergebnissen der experimentellen Tierzüchtung, die belegen, dass Nachkommen aus Kreuzungen interspezifischer F1-Hybriden untereinander nicht selten steril sind.

### **Seltene Hybridisierung führt um zwei bis drei Zehnerpotenzen schneller Novitäten in das Genom einer Tierart ein als Mutationen**

Oben wurde betont, dass fertile interspezifische Hybridisierung für die überwiegende Mehrheit der Arten anzunehmen und damit über das taxonomische Spektrum betrachtet sehr häufig ist. Selten bis sehr selten ist Hybridisierung hingegen auf der Individualebene. Bei Vögeln und Schmetterlingen geht man im Mittel von 0,1 % [Schwankungsbreite 0,01–2 %] Hybridindividuen aus (MALLETT 2005). Bei Ameisen sind es im Mittel 1 % [Schwankungsbreite 0,1–7 %]. In der letzten Zahl sind die mit Häufigkeiten bis zu 30 % hybridisierenden Ameisenarten mit Sozialer Cleptogamie nicht berücksichtigt, denn für die unten angestellten Betrachtungen sind nur jene Hybridisierungen interessant, die zu einer adaptiven Introgression führen. Gerade letzteres wird aber durch den

Mechanismus der Sozialen Cleptogamie weitgehend verhindert (SEIFERT 1999, 2006).

Hybridisierung ist also in der Regel ein seltenes Phänomen, dessen Konsequenzen innerhalb von 200 Jahren Beobachtungszeit der modernen deskriptiven Zoologie in der Regel nicht sichtbar werden. Auf dem phänetischen Wahrnehmungshorizont ist also kurzfristig kaum eine Bewegung erkennbar, und die Arten bleiben vor dem geistigen Auge der Zoologen die gleichen. Das erklärt, warum Hybridisierung als Evolutionsfaktor bei Tieren sehr spät in das Blickfeld der Forschung geriet. GRANT & GRANT (1994) waren wohl die ersten, die eine deutliche Sprache führten: aus ihren Forschungsergebnissen an Darwinfinken der Galapagos Inseln extrapolierten sie: „New additive genetic variance introduced by hybridization is estimated to be two to three orders of magnitude greater than that introduced by mutation“. Viel später argumentierten ARNOLD & MARTIN (2009) mit den Daten von Mäusen (*Mus*) und Salamandern (*Ambystoma*), dass Adaption durch Introgression ein wichtiger Evolutionsvorgang ist.

Interspezifische Hybridisierung soll also nach GRANT & GRANT um zwei bis drei Größenordnungen schneller Variation in das Genom einer Art einführen als Mutationen. Das klingt erstaunlich. Nun sind die Galapagosinseln als ungewöhnliches Freilandlaboratorium für schnelle Evolutionsprozesse bekannt und man könnte meinen, dass GRANT & GRANT einen nicht repräsentativen Extremfall beschrieben haben. Deshalb sollten wir einmal schauen, was bei Wirbeltieren einen Normalzustand beschreiben könnte – versuchen wir also, ein „Wirbeltierdurchschnittsmodell“ von Hybridisierung und Introgression zu entwickeln. Nehmen wir also an, dass die mittlere Generationsdauer zweier Wirbeltierarten 1,5 Jahre wäre und sich diese vor 2,5 Millionen Jahren getrennt haben. Das ist der halbe Wert des Zeitraumes, nach dem Hybriden steril zu werden beginnen. Während dieser Zeit divergierten sie in  $3 \cdot 10^{-4}$  Aminosäuren verändernden Mutationen pro Basenpaar (siehe unsere obige Rechnung). Eine interspezifische Hybridisierung geschähe im natürlichen Kontext und im Rahmen der Gesamtpopulation nur in einer von 500 Paarungen ( $p = 0,002$ ). Die Wahrscheinlichkeit, dass der fertile F1-Hybrid einen Paarungspartner findet und sich mit einem Partner der Elternart rückkreuzt, sei im Vergleich zu intraspezifischen Paarungen nur 50 %, da Erkennungsmechanismen der Geschlechter nicht mehr so eindeutig funktionieren. Gleichzeitig nehmen wir an, dass die Fitness einer durch Introgression eingeführten Mutation genauso hoch sei wie die einer Spontanmutation – also 0,25. Durch genetische Inkompatibilität der arteigenen mit den artfremden Genen bedingte Fitnessnachteile würden also dadurch ausgeglichen, dass die Eignung der artfremden Gene bereits innerhalb eines verwandten Organismus positiv erprobt wurde. Die relative Rate, mit der durch Hybridisierung eine Neuheit in das Genom einer Art eingeführt wird, wäre dann pro Basenpaar und Generation

$$3 \cdot 10^{-4} \cdot 0,002 \cdot 0,5 \cdot 0,25 = 7,5 \cdot 10^{-8}$$

Das wäre das 420fache der oben für Spontanmutationen berechneten Rate bzw. zwei bis drei Größenordnungen schneller. Wir dürfen also mit guten Gründen annehmen, dass adaptive Introgression nach seltener Hybridisierung um zwei bis drei Größenordnungen schneller Neuheiten in das Genom einer Art einführt als Mutationen. Der Begriff der Neuheit gilt in unserem Zusammenhang natürlich nur aus der Sicht der die fremden Gene empfangenden Art und nicht aus der Sicht aller in der Natur existenten Gene. Die Geschwindigkeit der Introgression kann sich in besonderen Fällen – etwa insularen Sondersituationen mit kleinen Populationen – noch wesentlich beschleunigen. Das muss aber nicht notwendigerweise so sein: Wenn GRANT & GRANT (1994) für Darwinfinkenarten einer nur 34 ha großen Galapagosinsel auf der Basis eines völlig anderen Rechensystems die gleichen Werte wie im obigen Wirbeltier-Durchschnittsmodell berechneten, dann erklärt sich das wahrscheinlich aus dem Zusammenfallen zwar erhöhter Hybridisierungsfrequenzen mit einer wegen sehr kurzer Divergenzzeiten von unter 100.000 Jahren nur geringen Sequenzverschiedenheit.

Zum Abschluss sollen hier die potentiellen evolutiven Konsequenzen am Beispiel der Hybridisierung von Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) und Halsbandschnäpper (*F. albicollis*) kurz beleuchtet werden, da hier durch Untersuchungen aus Schweden und Südmähren konkrete Vorstellungen zu

fast allen relevanten Faktoren existieren (SAETHER et al. 2007, SVEDIN et al. 2008, WILEY et al. 2009). Die Mutationsrate wird hier mit  $1,5 * 10^{-9}$  pro Basenpaar und Generation etwas niedriger als im oben unterstellten „Wirbeltier-Durchschnittsmodell“ angenommen, und die Divergenzzeit wird anhand der Veränderungen auf 24 autosomalen Loci auf  $\pm 0,8$  Millionen Jahre geschätzt (NICLAS BACKSTRÖM pers. Mitteilung). Wenn wir die Rate der Aminosäuren verändernden Mutationen mit 0,32 und deren Fixierungsrate mit 0,25 annehmen und von einer mittleren Generationsdauer von 1,3 Jahren ausgehen (obwohl schon geschlechtsreif, kann sich nicht jeder Schnäpper im Alter von einem Jahr fortpflanzen), dann wären beide Arten in  $7,4 * 10^{-5}$  fixierten, Aminosäuren verändernden Mutationen pro Basenpaar verschieden. Bei Fliegenschnäppern wird, wie bei den meisten Vögeln, der Partner durch das Weibchen ausgesucht. Welchen Partner ein Weibchen wählt, wird dabei durch das Z-Chromosom seines genetischen Vaters bestimmt. Wegen einer ungenügenden Übereinstimmung mit dem Vaterbild des Weibchens ist die Chance eines Hybridmännchens, von einem Weibchen akzeptiert zu werden, im Vergleich zu intraspezifischen Paarungen nur 40 %. Der interspezifische Genfluss erfolgt hier fast ausschließlich durch Rückkreuzung der homogametischen (Z,Z) F1-Hybridmännchen mit den heterogametischen (W,Z) Weibchen, wobei 90 % aller verpaarten Hybridmännchen ein Halsbandschnäpper-Weibchen hatten. Somit wollen wir im Folgenden die Rate der Introgression aus der Sicht des Halsbandschnäppergenoms betrachten und die Bilanz des Trauerschnäppers vernachlässigen. Die Hybridisierungshäufigkeit beträgt in der „heißen“ Hybridzone 0,02. Aus der Sichte der Halsbandschnäpper-Gesamtpopulation betrachtet, dürfte sich dieser Wert auf etwa 0,002 reduzieren, da bei einer Arealüberlappung von etwa 30 % und einer Habitatüberlappung von ebenfalls etwa 30 % in der sympatrischen Zone nicht mehr als 10 % der gesamten Halsbandschnäpperpopulation mit dem Trauerschnäpper in Kontakt kommen dürfte. Die Chance eines Hybridmännchens, in die Halsbandschnäpperpopulation eingeführte Gene in einem Enkelkind wiederzufinden, sind etwa 4 % im Unterschied zu den intraspezifisch zu erwartenden 25 %. Damit würden 84 % seiner Gene als schädlich selektiert und wir hätten eine Fixierungsrate von 0,16 (4% / 25%). Aus der Sicht der Gesamtpopulation ergäbe sich dann, dass Neuheiten durch Introgression mit einer Rate von

$$7,4 * 10^{-5} * 0,4 * 0,9 * 0,002 * 0,16 = 8,5 * 10^{-9}$$

pro Basenpaar und Generation eingeführt würden. Das wäre 71mal schneller als durch Mutationen.

### **Ist homoploide oder allotetraploide hybridogene Artenbildung bei Tieren möglich?**

Der zentrale Aspekt unserer Betrachtungen war bisher die Veränderung von Arten durch adaptive Introgression einzelner Komponenten des Genoms. Wie oben ausgeführt wurde, ist das der Hauptweg, über den sich retikuläre Evolution im Tierreich realisiert. Wie aber verhält es sich mit dem Extremfall retikulärer Evolution – die unmittelbare, quasi sofortige Bildung einer neuen Art durch Hybridisierung? In Frage käme

(a) eine homoploide hybridogene Artbildung, bei der unter Beibehaltung der typischerweise diploiden Chromosomenzahl beide Elternarten mit jeweils 50 % der Gene beitragen oder

(b) eine allotetraploide Hybridisierung, bei der die Genome der Elternarten verschmelzen ohne vorher reduziert zu werden, womit ein neuer Organismus mit einem vierfachen Chromosomensatz entsteht.

Diese sehr interessante Frage hat nur eine randliche Beziehung zum Hauptthema, soll hier aber kurz betrachtet werden. Zunächst sei gesagt, dass beide Wege hybridogener Artbildung bei Tieren erheblich seltener sind als bei Pflanzen und nach dem gegenwärtigen Stand der Forschung wohl eher als Ausnahmen zu betrachten sind. Einer der diskutierten Gründe für diesen Unterschied ist, dass der tierische Organismus ein stärker geregeltes, weniger offenes System mit weniger Freiheitsgraden ist und weniger leicht auf asexuelle Fortpflanzung umschalten kann, um damit unbalancierte Zustände zu überbrücken.

Über viele Jahrzehnte hinweg wurde die hybridogene Natur des Italiensperlings (*Passer italiae*)



kontrovers diskutiert. Nach neuesten genetischen Untersuchungen (HERMANSEN et al. 2011, ELGVIN et al. 2011) darf man jetzt tatsächlich davon ausgehen, dass der Italiensperling durch Hybridisierung von Weidensperling (*P. hispaniolensis*) und Hausperling (*P. domesticus*) entstanden ist. Die Autoren sprechen von „homoploid hybrid speciation“ – homoploid ist hier ein etwas problematischer Begriff, denn er würde, zusätzlich zum diploiden Chromosomensatz des Organismus, einen jeweils 50 %igen genetischen Beitrag beider Elternarten implizieren. Auch ein nur annäherndes „Fifty-Fifty“ erscheint aus räumlicher und populationsgenetischer Sicht unwahrscheinlich und wird nur mit sehr viel Aufwand nachweisbar sein. Andere Fälle mit hybridogener Artenbildung sind ähnlich gelagert: Schmetterlinge der Gattung *Heliconius* (MAVARES et al. 2006, JIGGINS et al. 2008), Buntbarsche (SALZBURGER et al. 2002, SCHLIEWEN & KLEE 2004) oder Fliegen der Gattung *Rhagoletis* (SCHWARZ et al. 2005). Allotetraploide Hybriden, die sich auf dem Weg der Artenbildung befinden könnten oder tatsächlich schon solche repräsentieren, sind in der Natur von Weißfischen der Gattung *Squalius* (CUNHA et al. 2008), weiteren Fischen und Amphibien (MABLE et al. 2011), Süßwasserschnecken (ALLENORF 1991, STREIT et al. 1994) und Gespenstschrecken (BULLINI & NASCETTI 1990) bekannt oder werden als solche vermutet und wurden zudem im Labor zwischen Seidenspinnerarten der Gattung *Bombyx* experimentell erzeugt (ASTAUROV 1972).

### Danksagung

Für Unterstützung zur Ausfertigung des vorliegenden Manuskriptes danke ich Niclas Backström (Museum of Comparative Zoology Harvard), Arne Nolte (Max-Planck-Institut Plön) und Jochen Wolf (Universität Uppsala).

### Literatur

- ALLENORF, F. W. (1991): Ecological and genetic effects of fish introductions: synthesis and recommendations. – Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **48**, 1: 178–191
- ARNOLD, M. L. & N. H. MARTIN (2009): Adaptation by introgression. – Journal of Biology **8**: 82
- ASTAUROV, B. L. (1972): Experimental model of the origin of bisexual polyploid species in animals. – Biologisches Zentralblatt **91**: 137–150
- BULLINI, L. & G. NASCETTI (1990): Speciation by hybridization in phasmids and other insects. – Canadian Journal of Zoology **68**: 1747–1760
- CUNHA, C., I. DOADRIO, J. ABRANTES & M. M. COELHO (2011): The evolutionary history of the allopolyploid *Squalius alburnoides* (Cyprinidae) complex in the northern Iberian Peninsula – Heredity **106**, 1: 100–112
- ELGVIN, T. O., J. S. HERMANSEN, A. FIJARCYK, T. BONNET, T. BORGE, S. A. SAETHER, K. L. VOJE & G.-P. SAETRE (2011): Hybrid speciation in sparrows II: a role for sex chromosomes? – Molecular Ecology **18**: 3823–3837
- ERTAN, K. T. (2002): Evolutionary Biology of the Genus *Phoenicurus*: Phylogeography, Natural Hybridisation and Population Dynamics. – Marburg: Tectum Verlag
- (2006): The evolutionary history of Eurasian redstarts, *Phoenicurus*. – Acta Zoologica Sinica **52**: 310–313
- GRANT, P. R. & B. R. GRANT (1994): Phenotypic and genetic effects of hybridization in Darwin's finches. – Evolution **48**: 297–316
- HALDANE, J. B. S. (1922): Sex ratio and unisexual sterility in hybrid animals. – Journal of Genetics **12**: 101–109
- HERMANSEN, J. S., S. A. SAETHER, T. O. ELGVIN, T. BORGE, E. HJELLE & G.-P. SAETRE (2011): Hybrid speciation in sparrows I: phenotypic intermediacy, genetic admixture and barriers to gene flow. – Molecular Ecology **18**: 3812–3822
- HIGDON, J. W., O. BININDA-EMONDS, R. BECK & S. H. FERGUSON (2007): Phylogeny and divergence of the pinnipeds (Carnivora: Mammalia) assessed using a multigene dataset. – BMC Evolutionary Biology **7**: 216
- JIGGINS, C., C. SALAZAR, M. LINARES & J. MAVAREZ (2008): Hybrid speciation in *Heliconius* butterflies. – Philosophical Transactions of the Royal Society B **363**: 3047–3054
- KONDRASHOV, F. A. & A. S. KONDRASHOV (2010): Measurements of spontaneous rates of mutations in the recent past and the near future. – Philosophical Transactions of the Royal Society B **365**: 1169–1176
- KRAUSE, J., T. UNGER, A. NOÇON, A. S. MALASPINAS, S. O. KOLOKOTRONIS, M. STILLER, L. SOIBELZON, H. SPRIGGS, P. H. DEAR, A. W. BRIGGS, S. BRAY, S. J. O'BRIEN, G. RABEDER, P. MATHEUS, A. COOPER, M. SLATKIN, S. PÁÄBO & M. HOFREITER (2008): Mitochondrial genomes reveal an explosive radiation of extinct and extant bears near the Miocene-Pliocene boundary. – BMC Evolutionary Biology **2008**, **8**: 220

- KULMUNI, J., B. SEIFERT & P. PAMILO (2010): Segregation distortion causes large-scale differences between male and female genomes in hybrid ants. – PNAS **107**, 16: 7371–7376
- KUMAR, S. & S. SUBRAMANIAN (2002): Mutation rates in mammalian genomes. – PNAS **99**, 2: 803–808.
- MABLE, B. K., M. A. ALEXANDROU & M. I. TAYLOR (2011): Genome duplications in amphibians and fish: an extended synthesis. – Journal of Zoology **284**: 151–182
- MALLET, J. (2005): Hybridization as an invasion of the genome. – Trends in Ecology and Evolution **20**: 229–237
- MAVÁREZ J., C. SALAZAR, E. BERMINGHAM, C. SALCEDO, C. JIGGINS & M. LINARES M. (2006): Speciation by hybridization in *Heliconius* butterflies. – Nature **441**, 868–871
- MAYR, E. (1970): Populations, Species, and Evolution. – Harvard University Press, Cambridge, MA, 472 S.
- PHILLIPS, J. C. (1915): Experimental studies of hybridization among ducks and pheasants. – Journal of Experimental Zoology **18**: 69–112
- (1921): A further report on species crosses in birds. – Genetics **6**: 366–383
- PRICE, T. D. & M. M. BOUVIER (2002): The evolution of F1 postzygotic incompatibilities in birds. – Evolution **56**: 2083–2089
- SALZBURGER, W., S. BARIC & C. STURMBAUER (2002): Speciation via introgressive hybridization in East African cichlids? – Molecular Ecology **11**: 619–625
- SCHLIEWEN, U. K. & B. KLEE (2004): Reticulate sympatric speciation in Cameroonian crater lakes. – BMC Frontiers in Zoology **1**: 5
- SCHWARZ, D., B. M. MATTA, N. L. SHAKIR-BOTTERI & B. A. McPHERON (2005): Host shift to an invasive plant triggers rapid animal hybrid speciation. – Nature, **436**: 546–549
- SAETHER, S. A., G. P. SAETRE, T. BERGE, C. WILEY, N. SVEDIN, A. G. C. ANDERSSON, T. VEEN, J. HAAVIE, M. R. SERVEDIO, S. BURES, M. KRAL, M. B. HIERNQUIST, L. GUSTAFSSON, J. TRAFF & A. QVARNSTRÖM (2007): Sex chromosome-linked species recognition and evolution of reproductive isolation in flycatchers. – Science **318**: 95–97
- SEIFERT, B. (1999): Interspecific hybridisations in natural populations of ants by example of a regional fauna (Hymenoptera: Formicidae). – Insectes Sociaux **46**: 45–52
- (2006): Social Cleptogamy in the ant subgenus *Chthonolasius* - survival as a minority. – Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz **77**: 251–276
- J. KULMUNI & P. PAMILO (2010): Independent hybrid populations of *Formica polyctena X rufa* wood ants (Hymenoptera: Formicidae) abound under conditions of forest fragmentation. – Evolutionary Ecology **24/5**: 1219–1237
- STEINER, F. M., B. SEIFERT, D. A. GRASSO, F. LE MOLI, W. ARTHOFER, C. STAUFFER, R. H. CROZIER & B. C. SCHLICK-STEINER (2011): Mixed colonies and hybridisation of *Messor* harvester ant species (Hymenoptera: Formicidae). – Organisms, Diversity & Evolution **11**: 107–134
- STREIT, B., T. STÄDLER, K. SCHWENK, A. ENDER, K. KUHN & B. SCHIERWATER (1994): Natural hybridization in freshwater animals: Ecological implications and molecular approaches. – Naturwissenschaften **81**: 65–73
- SVEDIN, N., C. WILEY, T. VEEN, L. GUSTAFSSON & A. QVARNSTRÖM (2008): Natural and sexual selection against hybrid flycatchers. – Proceedings of the Royal Society B **275**: 735–44
- WALKER, A. E. & P. D. KEIGHTLEY (2007): The distribution of fitness effects of new mutations. – Nature Reviews, Genetics **8**: 610–618
- WAYNE, R. K., B. VAN VALKENBURGH & S. J. O'BRIEN (1991): Molecular distance and divergence times in Carnivores and Primates. – Molecular Biology and Evolution **8**: 297–319
- WILEY, C., A. QVARNSTRÖM, A. G. C. ANDERSSON, T. BERGE & G.-P. SAETRE (2009): Postzygotic isolation over multiple generation of hybrid descendants in a natural hybrid zone: How well do single-generation estimates reflect reproductive isolation? – Evolution **63**: 1731–1739

Anschrift des Verfassers:

Dr. Bernhard Seifert

Senckenberg Museum für Naturkunde Görlitz

PF 300154

02806 Görlitz

E-Mail: bernhard.seifert@senckenberg.de