

identified. In contrast to Harakopio, these species survived the Pliocene cooling and most taxa are known from the Pliocene or Holocene of the Mediterranean.

The ehinoids of Glykovrysi are of major interest. The coarse grained fraction at this locality is frequently inhabited by *Echinolampas*, while *Echinocardium* and *Schizaster* occur in layers of fine sands.

Ostracodes are rather diverse in both localities. However, more taxa are present in Glykovrysi. Characteristic faunal elements include species of *Aurila*, *Candona*, *Cyprideis*, *Cyprina*, and *Tyrrhenocythere*, among others. Most of the taxa recorded are euryhaline and indicate not too deep marine environments for both localities.

The fish fauna of the studied sections is represented only by few selachian teeth and abundant teleostean otoliths. Selachian remains of two species were recovered from the locality of Harakopio. The first species is represented by a single tooth and fin spine of the benthopelagic and euryhaline cownose ray *Rhinoptera*. Modern cownose rays inhabit coastal to deep, warm-temperate to tropical waters, but migrate into more temperate waters during summer. Today, cownose rays are absent from the Mediterranean. This is the first record of *Rhinoptera* from the Pliocene of the eastern Mediterranean.

The other selachian is represented by a single tooth of a butterfly ray (*Gymnura* sp.), which is the second Pliocene record of this batoid. *Gymnura* is a typical demersal and marine ray of tropical and subtropical marine environments.

The diversity and taxonomic composition of teleosts based on otoliths is very similar at both localities. Most common are otoliths of euryhaline and eurythermal gobies (e.g., *Acentrogobius* sp., *Gobius* sp.). Other taxa belong to gadids (e.g., *Micromesistius* sp.), myctophids (e.g., *Diapus* sp.), ophioids (e.g., *Ophiodon* sp.). Surprisingly, no remains of *Bregmaceros* spp. were recovered. Modern gobies are common in the Mediterranean and are represented by 58 species belonging to 25 genera. Generally, they are interpreted as possible relict forms of the Tethys. Unfortunately, the systematics and taxonomy of gobies is far from being resolved and the otolith morphology of most modern forms is still unknown. Therefore, it is not possible to identify potential endemic patterns or faunal exchanges between the eastern Mediterranean basins and the Paratethys.

## EMANZIPATION VON DER UMWELT: PHÄNOTYPISCHE PLASTIZITÄT UNIONOIDER MUSCHELN DES MALAWISEES

Henning SCHOLZ

Institut für Paläontologie, Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, Invalidenstraße 43,  
D-10115 Berlin; e-mail: henning.scholz@museum.hu-berlin.de

Die Süßwassermuscheln der Ordnung Unionoida sind für ihre sehr hohe intraspezifische morphologische Variabilität bekannt. Diese Variabilität wird im Zusammenhang mit einem hohen Maß an phänotypischer Plastizität als Anpassung an die zeitlich und räumlich sehr variablen Umweltbedingungen in Süßwasserökosystemen gesehen. Die Zusammenhänge zwischen der Variabilität speziell der Schalenmorphologie der Muscheln und ihrer Umwelt sind schon seit über 100 Jahren bekannt. So sind viele Arten unionoider Muscheln im Oberlauf eines Flusses wesentlich stromlinienförmiger gestaltet als ihre Artgenossen im Unterlauf des gleichen Flusses. Diesem „Law of Stream Distribution“ folgen im Sinne älterer Konzepte nur primitive Muscheln, während fortschrittliche Muscheln keine geregelten Änderungen der Schalenmorphologie zeigen. Mit dem hier entwickelten Konzept lassen sich unter Nutzung moderner morphometrischer Verfahren die evolutionsbiologischen Konsequenzen des „Law of Stream Distribution“ besser verstehen und ermöglichen dessen

Anwendung auch für paläontologische Fragestellungen. Dieses Konzept unterscheidet nicht zwischen primitiven und fortschrittlichen Muscheln, sondern zwischen zwei Strategien. Danach erreichen alle Muscheln das Ziel einer Emanzipation von den Umweltbedingungen auf zwei unterschiedlichen Wegen. Die erste Strategie nutzt die phänotypische Plastizität, während die zweite Strategie mit morphologischen, anatomischen und reproduktionsbiologischen Innovationen eine höhere Unabhängigkeit von der Umwelt zu erreichen sucht. Um dieses Konzept zu testen, habe ich die phänotypische Plastizität unterschiedlich innovativer Vertreter der Unionoida des Malawisees im Detail analysiert.

Der Malawisee im ostafrikanischen Grabensystem bietet ein hohes Maß an zeitlichen und räumlichen Schwankungen der Umweltbedingungen bei gleichzeitig geringer Komplexität der Umwelt. Insgesamt leben drei Arten unionoider Süßwassermuscheln mit unterschiedlicher Innovationsfähigkeit in dem See. *Mutela alata* (LEA, 1864) ist die innovativste der drei Arten: die großen Schalen klaffen anteroventral und posterior, die Mantelränder sind über weite Strecken verschmolzen, am Hinterende sind Siphonen entwickelt. *Chambardia nyassaensis* (LEA, 1864) ist auch durch große Schalen und verschmolzene Mantelränder gekennzeichnet. Im Gegensatz zu *M. alata* klaffen die Schalen nicht und es sind auch keine Siphonen ausgebildet. Die Schalen von *Coelatura nyassaensis* (LEA, 1864) zeigen keine der genannten Innovationen.

In der vorliegenden Arbeit habe ich untersucht, ob die beiden innovativeren Arten unter wechselnden Umweltbedingungen morphologisch weniger variabel und damit weniger plastisch sind als *Coelatura nyassaensis*. Dazu habe ich etwa 3.000 Muscheln an 30 verschiedenen Lokalitäten des Malawisees gesammelt und die ökologischen Rahmenbedingungen an den einzelnen Probenpunkten dokumentiert. Zur Erfassung der morphometrischen Daten kamen zwei Verfahren zur Anwendung: 1) Vermessung aller Schalen und 2) elliptische Fourieranalyse der Schalenumrisse. Insgesamt habe ich mehrere Hypothesen formuliert, die mit verschiedenen graphischen, bivariaten und multivariaten Verfahren unter Nutzung des morphologischen und ökologischen Datensatzes getestet wurden. Dabei habe ich v.a. darauf geachtet, dass die verwendeten morphometrischen Verfahren für Untersuchungen fossiler Unionoida geeignet sind, um die Ergebnisse für paläontologische Fragestellungen nutzen zu können.

Die statistischen Analysen haben ergeben, dass *Coelatura nyassaensis* tatsächlich phänotypisch sehr plastisch ist, während die beiden anderen Arten weniger plastisch sind. Diese nutzen ihre Innovationen, um auf Änderungen der Umweltbedingungen zu reagieren. Das Konzept der zwei Strategien zur Emanzipation von der Umwelt ist also auf die Unionoida des Malawisees anwendbar. Weitere Untersuchungen müssen nun zeigen, ob das auch auf weitere Vertreter der Unionoida zutrifft. Erst dann ist eine Anwendung auch für paläontologische Fragestellungen möglich. Mit Kenntnis des Zusammenhangs zwischen phänotypischer Plastizität bzw. morphologischer Variabilität und Umweltbedingungen bei verschiedenen Muscheltypen lassen sich z.B. morphologische Unterschiede zwischen einzelnen Muscheln auch taxonomisch bewerten. Eine weitere Anwendungsmöglichkeit des Konzepts bietet die Frage nach den Gründen für das selektive Aussterben der unionoiden Muscheln an der Kreide-Tertiär Grenze in Nordamerika: querovale und glattschalige Morphotypen gibt es sowohl in der Kreide als auch im Tertiär, während trigonale und ornamentierte Morphotypen am Ende der Kreide aussterben und erst in der jüngsten Vergangenheit wieder nachzuweisen sind.