

Evolution – Phänomen Leben

Wissenschaftliche Redaktion: GUSENLEITNER F., AUBRECHT G., AESCHT E. & M. PFOSSER

Impressum

- Katalog / Publication: Denisia **20**, zugleich Kataloge der Oberösterreichischen Landesmuseen N.S. **66**
ISSN: 1608-8700 / ISBN: 978-3-85474-178-7
- Erscheinungsdatum / Date of delivery: 12. Oktober 2007
- Medieninhaber und Herausgeber / Copyright: Land Oberösterreich, Biologiezentrum der Oberösterreichische Landesmuseen, J.-W.-Klein-Str. 73,
4040 Linz, Austria, Mag. Dr. P. Assmann, Direktor der Oberösterreichischen Landesmuseen
- Url: <http://www.biologiezentrum.at>
- E-Mail: bio-linz@landesmuseum.at
- Wissenschaftliche Redaktion / Scientific editors: Fritz Gusenleitner, Gerhard Aubrecht, Erna Aescht, Martin Pfosser
- Layout, Druckorganisation
/Layout, printing organisation: Eva Rührnößl
- Umschlag-, Plakatgestaltung / Cover, placard: Eva Rührnößl
- Druck / Printing: Plöchl-Druck, Werndlstraße 2, 4240 Freistadt, Austria
- Bestellung / Ordering: <http://www.biologiezentrum.at/biophp/de/denisia.php> oder / or bio.buch@landesmuseum.at
- Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Medieninhabers unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen sowie die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen. Für den Inhalt der Abhandlungen sind die Verfasser verantwortlich. Schriftentausch erwünscht!
- All rights reserved. No part of this publication may be reproduced or transmitted in any form or by any means without prior permission from the publisher. We are interested on an exchange of publications.
- Umschlagfoto / Cover: Das Perlboot (*Nautilus macromphalus* aus dem SW-Pazifik bei Neukaledonien) gehört zu den klassischen lebenden Fossilien. Foto F. Starmühlner (†), Layout: E. Rührnößl.
- Zitiervorschlag für das Buch /The complete book may be referenced as follows: Gusenleitner F., Aubrecht G., Aescht E. & M. Pfosser (Hrsg.; 2007): Evolution – Phänomen Leben. — Denisia **20**: 759 pp.
- Zitiervorschlag für Einzelarbeiten / Single contributions may be referenced as follows: Klass K.-D. (2007): Die Stammesgeschichte der Hexapoden: eine kritische Diskussion neuerer Daten und Hypothesen. — Denisia **20**: 413-450.
- Ausstellung / Exhibition: Phänomen Leben: Evolution und moderne Genetik
- Ort / Address: Schlossmuseum Linz, Tummelplatz 10, 4010 Linz, Austria
- Zeitraum / Period: 24. Oktober 2007 bis 25. März 2008
- Konzept, Organisation und Gestaltung /
Concept, organization, design: Mag. Stephan Weigl, Dr. Erna Aescht, Dr. Martin Pfosser, Mag. Katharina Schütz, Mag. Gerhard Katzlberger
- Ausstellungstechnik, Mitarbeit /
Exhibition techniques, collaboration: Jürgen Plass, Johannes Rauch (†), Roland Rupp, Josef Schöbinger, Bruno Tumfart, Erwin Kapl, Josef Schmidt, Roland Zarre, Lenka Vanova, Wilma Ofner
- Museumspädagogik / Museum education: Mag. Sandra Kotschwar
- Leihgeber / Lenders: Dr. Fritz Steininger, Eggenburg; Krahuletz-Museum Eggenburg, Dr. Johannes Tuzar; Naturhistorisches Museum Wien, Dr. Matthias Harzhauser; Senckenberg Museum, Frankfurt am Main

Inhalt

Vorwort von G. AUBRECHT & P. ASSMANN	5
Zur Geschichte der biologischen Theorie der Evolution von L. SALVINI-PLAWEN	7
Ana- und Kladogenese, Mikro- und Makroevolution – Einige Ausführungen zum Problem der Benennung von M. GUTMANN, M. GUDO & T. SYED	23
Evolution und Verhalten — von H. WINKLER	37
Von den offenen Grenzen lebender Systeme: Individualität in biologischer Sicht von G.S. LEVIT, J. SCHOLZ, J. KAHLE & G. LIEBEZEIT	49
Populationsgenetik und Mikropaläontologie – Möglichkeiten zur Überprüfung unterschiedlicher Modelle der Artbildung von J. HOHENEGGER	59
„Lebende Fossilien“ im Organismenreich Paläontologie und Molekularbiologie als wichtigste Grundlagen von E. THENIUS	75
Massensterben und Impaktereignisse in der Erdgeschichte: Ein kurzer Überblick von Ch. KOEBERL	97
Paläoklima — von G. SKODA	115
Evolutionäre Paläoökologie mariner Lebensräume — von M. ZUSCHIN	139
Der Artbegriff bei Bakterien, Ein- und Vielzellern — von T. WEISSE	149
Evolution und Stammesgeschichte der Eukaryoten — von M. SCHLEGEL & S.L. SCHMIDT	155
Evolution der Chloroplasten: Endosymbiose führt zu photoautotrophen Eukaryoten von W. LÖFFELHARDT	165
Evolution, Spermienkonkurrenz und Parasiten — von H. HOI	173
Die Parasiten des Menschen aus der Sicht der Koevolution von H. ASPÖCK & J. WALOCHNIK	179
Wie Insekten-Männchen von Orchideenblüten getäuscht werden – Bestäubungstricks und Evolution in der mediterranen Ragwurzgattung Ophrys von H.F. PAULUS	255
Die neue Großphylogenie des Tierreiches: Dilemma oder Fortschritt? von T. SYED, M. GUDO & M. GUTMANN	295
Lebensfähige Halobakterien aus permischem Steinsalz – und im Weltraum? von H. STAN-LOTTER, S. FENDRIHAN, A. LEGAT, M. PFAFFENHUEMER, C. GRUBER & G. WEIDLER	313
Amöben: Paradebeispiele für Probleme der Phylogenetik, Klassifikation und Nomenklatur von J. WALOCHNIK & H. ASPÖCK	323

Phylogenie der Pilze — von I. KRISAI-GREILHUBER	351
Fossile Pflanzen – Puzzlesteine der Evolution — von J. KOVAR-EDER	367
Migration durch Disporenverbreitung und Vikarianz bei Pflanzen – eine Analyse evolutionärer Mechanismen anhand molekularer Daten am Beispiel der Pflanzenfamilie Hyacinthaceae von M. PFOSSER	379
Cephalopod evolution: A new perspective – Implications from two Early Cretaceous ammonoids (Northern Calcareous Alps, Upper Austria) von A. LUKENEDER	395
Auf den Spuren der Evolution in Oberösterreich am Beispiel der Ammoniten aus der Kreide der Gosau Gruppe von H. SUMMESBERGER	405
Die Stammesgeschichte der Hexapoden: eine kritische Diskussion neuerer Daten und Hypothesen von K.-D. KLASS	413
Verbliebene Vielfalt vergangener Blüte. Zur Evolution, Phylogenie und Biodiversität der Neuropterida: (Insecta: Endopterygota) von U. ASPÖCK & H. ASPÖCK	451
Die gondwanischen Aeshniden Australiens (Odonata: Telephlebiidae und Brachytronidae) von G. PETERS & G. THEISCHINGER	517
Ohrwürmer, die unterschätzten Untermieter — von F. HAAS	575
Die Evolution der Schmetterlinge (Lepidoptera) — von M. NUSS	587
Ameisen und ihre Evolution — von J. HEINZE	609
Wege der Mikroevolution und Artbildung bei Bienen (Apoidea, Hymenoptera): Populationsgenetische und empirische Aspekte von K. MAZZUCCO & R. MAZZUCCO	617
Die Fossilgeschichte der Bienen und ihrer nächsten Verwandten (Hymenoptera: Apoidea) von M. OHL & M.S. ENGEL	687
Evolution verschiedener Lebensformtypen innerhalb basaler Teilgruppen der Faltenwespen (Hymenoptera, Vespidae) von V. MAUSS	701
Evolution der Säugetiere (Mammalia): Molekularbiologie versus Paläontologie von E. THENIUS	723
Evolution, Migration und Klimageschichte in den Alpen am Beispiel der Bären (Ursidae, Mammalia) von G. RABEDER	745
Naturwissenschaftliche Forschungssammlungen unersetzbare Ressource der Evolutionsforschung – Naturerbe der Menschheit von FF. STEININGER	753

Vorwort

Unsere Überlegungen zu einer Evolutionsausstellung gehen bis auf das Jahr 1998 zurück, als das Biologiezentrum die Sonderausstellung „Welträtsel und Lebenswunder“ im Linzer Schlossmuseum zeigte. Das Thema „Evolution“ ist deshalb so bestechend, weil es sich geradezu anbietet, nicht nur beständig aktuelle Zeitfragen aufzugreifen, sondern auch die Bedeutung musealer Sammlungen hervorstreichen.

Das Team des Biologiezentrums stand geschlossen hinter dieser Idee und baute die Ausstellungsinhalte weiter aus, was besonders mit der Einrichtung eines DNA-Labors am Biologiezentrum in Zusammenhang stand.

Die Diskussionen über Darwinismus versus Intelligent Design, die international zunehmend um sich griffen, bestärkten uns, die anerkannten Fakten der empirischen Evolutionsforschung verständlich darzustellen.

Seit etwa zwei Jahren verdichtete sich unser Konzept mit drei Ausstellungsschwerpunkten. Vorrangiges Ziel war es, die schwer vorstellbaren zeitlichen Dimensionen, in denen sich Leben auf der Erde entwickelte, einsichtig zu machen. Ein zweites Vorhaben betraf die Darstellung der rezenten Vielfalt, die wir nun anhand der Weichtiere (Collection Fritz Seidl) zeigen und der sich Frau Dr. Erna Aescht widmete. Ein genetisches Schaulabor in die Ausstellung zu integrieren bot sich an, seit der Genetiker D.I. Dr. Martin Pfosser als entsprechender Spezialist am Biologiezentrum zur Verfügung steht. Gemeinsam mit unserem Ausstellungsmacher Mag. Stephan Weigl arbeitete die Paläontologin Mag. Katharina Schütz seit zwei Jahren an diesem umfassenden Konzept. Als besonders erfreulich und zielführend entwickelte sich die Zusammenarbeit mit Univ.-Prof. Dr. Fritz F. Steininger, dem bekannten Paläontologen und ehemaligen Direktor der Senckenberg-Gesellschaft in Frankfurt/Main. Ihm verdanken wir auch die guten Kontakte zu den Leihgebern am Senckenberg-Museum und am Naturhistorischen Museum Wien. Direktor Dr. Mathias Harzhauser unterstützte uns dabei auch fachlich mit Rat und Tat.

Natürlich begannen wir auch schon in einer frühen Phase, uns nach Autoren für Beiträge zu einem Ausstellungskatalog umzuschauen. Das Produkt mit einer Vielfalt von Beiträgen zur aktuellen Evolutionsforschung liegt nun vor und wir danken allen, die dazu beitrugen, ganz herzlich. Die mühsame Redaktionsarbeit bewältigten Mag. Fritz Gusenleitner und Dr. Erna Aescht, die grafische Aufbereitung stammt von Eva Rührnöbl, gedruckt wurde der Katalog von der Druckerei Plöchl in Freistadt.

Dem gesamten Team sei für die gute Zusammenarbeit und zielorientierte Vorgangsweise gedankt.

Als Ankündigung für die Evolutionsausstellung veranstaltete das Biologiezentrum am 12. Februar 2007 erstmals in Österreich den Darwin day mit einem Festvortrag von Frau Univ.-Prof. Dr. Renée Schröder, Biochemikerin an der Universität Wien.

Unser Ziel, das komplexe Thema Evolution verständlich und anschaulich in einer Sonderausstellung zu präsentieren, gestaltete sich zu einer Herausforderung, denn die Diskussionen darüber nehmen an Schärfe zu. Wir wollen zeigen, dass empirisch gewonnene Fakten äußerst spannend sein können und hoffen, von naturwissenschaftlicher Seite her Wissen einzubringen, um Missverständnisse, die meistens auf Unkenntnis basieren, auszuräumen. Mit dem Format einer großen Sonderausstellung und der damit verbundenen Öffentlichkeitswirkung, sollte es hoffentlich gelingen, ein breit gefächertes Publikum für die Themen „Evolution“ und „Phänomen Leben“ anzusprechen und über die Ergebnisse der Evolutionsforschung zum Nachdenken zu bringen.

HR Dr. Gerhard Aubrecht
Bereichsleiter für Naturwissenschaften
an den Oberösterreichischen Landesmuseen

Mag. Dr. Peter Assmann
Direktor der
Oberösterreichischen Landesmuseen

Zur Geschichte der biologischen Theorie der Evolution

L. SALVINI-PLAWEN

Abstract: On the history of the theory of biological evolution. This contribution presents a survey of the development of evolutionary thinking in the natural sciences and, later, in biology. The different approaches to overcoming the idea of a static existence (creation, spontaneous generation, constancy; creationism) are contrasted to the concept of changeableness (transformation, continuous differentiation, evolution). The shift from the former to the latter occurred in the early 19th century within the framework of evolutionary theory (LAMARCK 1809). The assumption of an evolutionary transformation of population variants through selection in a “struggle for life” led to the notion of descent with a common ancestry of all organisms (DARWIN 1859). Subsequently, genetic research was able to demonstrate the mechanisms behind the variability of the genome (mutation, probability, recombination), which initially pointed to mutation-induced saltations in evolution. Population-genetic results led to a “synthesis” of the various positions (DOBZHANSKY 1937) and, ultimately, to agreement on natural selection based on the population concept and on gradual evolution without purpose or design (teleology).

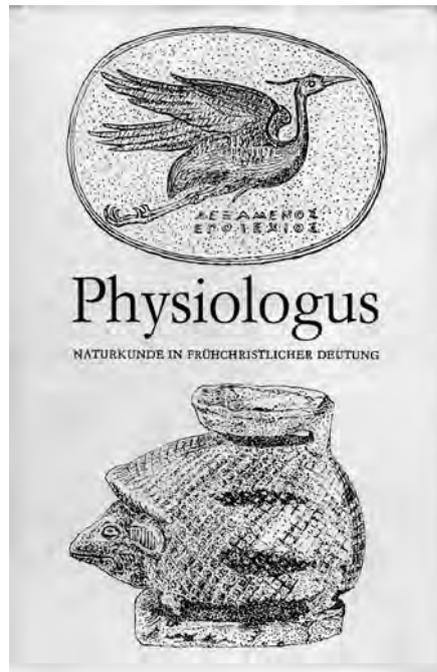
Key words: Organic evolution, biological evolution, history of theory, evolutionary concepts in biology.

Evolution bedeutet heute im allgemeinen Verständnis eine Veränderung oder Entwicklung im Rahmen der (geologischen) Zeit. Die Sinngebung steht daher der Auffassung einer unveränderlichen, statischen Existenz gegenüber (Konstanz-Lehre). Die biologische Evolution hängt hierbei untrennbar mit jenen Organismengruppen zusammen, welche wir – mehr oder minder gut abgrenzbar – als biologische Art (Species) verstehen und sie ist also der Prozess, dass sich im Laufe der Generationenabfolge die Nachfahren dieser Fortpflanzungsgemeinschaft ändern. Diese Vorstellung(en) von der Abwandlung begründet somit die Biologische Theorie der Evolution, welche konkret durch LAMARCK (1809) einsetzt. Obwohl daher also in einem geschichtlichen Abriss allein die vergangenen zwei Jahrhunderte zu berücksichtigen wären, sollen vorhergehende Ansätze und Vorbedingtheiten die Thematik abrunden sowie die kulturellen Abhängigkeiten beleuchten. Es ergeben sich daraus vier inhaltliche Bereiche: (1) Statik (Schöpfung, Urzeugung, Konstanz, Kreationismus) *versus* Entwicklung (Veränderlichkeit, Wandlung, Kontinuität, Evolution), (2) Veränderlichkeit und Wandlung der biologischen Art (biologische Evolutionstheorie), (3) Vielfalt und Art-Umwandlung (Deszendenztheorie), (4) Synthese durch die Populationsgenetik und Konsolidierung.

Das Ringen um die Überwindung der Konstanzlehre

Mit der Bildung der Stadtstaaten in Griechenland (7./6. Jh. v.u.Z.) setzte eine Demokratisierung ein, wodurch die Wissenschaft von einer Geheimsache der Priesterschicht (Entstehungs-Mythologie) zu einer Beschäftigung der freien Bürger werden konnte. In diesem Rahmen differenzierte sich auch eine materialistische, deduktive Philosophie zur Ergründung der *Physis* (Natur, Wesen, Beschaffenheit) der Dinge/Gegenstände. Es entstand eine kosmologische Naturphilosophie, welche das Göttliche als Teil der Materie einbezog und das deren Veränderlichkeit bewirkte (Pantheismus). Biologiehistorisch ergab sich hieraus (soweit es die überlieferten Fragmente ermöglichen) u.a. die Vorstellung, dass die Entstehung der Dinge/Gegenstände durch unterschiedliche Vorgänge aus einem Urstoff gesehen wurde (Urschöpfung). Unter den Ionischen Philosophen ist hierbei Anaximander von Milet (611/610-546 v.u.Z.) hervorzuheben, da er die Herkunft der Lebewesen aus Verdunstungsfeuchtigkeit ableitete und in der Folge von stacheligen Rinden umgeben annahm; mit der Landnahme sei die Hülle weggerissen und die Organismen hätten eine andere Lebensform angenommen. Auch der Mensch sei aus anders gestalteten, nämlich fischähnlichen Lebewesen hervorgegangen. Xenophanes von Kolophon (ca. 575-480 v.u.Z.) deutete daher süditalienische Fossilien als Verdunstungsrückstände derartiger Organismen. Empedokles aus Akragas/Sizi-

Abb. 1: Physiologus.



lien (495-435 v.u.Z.) wiederum vertrat die Lehre, dass aus einer Vermischung der vier Urqualitäten Feuer, Äther/Luft, Wasser und Erde zunächst die verschiedenen Organe entstehen, welche dann durch die Seelenkräfte Liebe und Hass gemäß Zufall zu Lebewesen (einschließlich fehlerhafter, nicht lebensfähiger Missbildungen und von Fabelwesen) zusammenfügt werden. Ungeachtet solch erster Ansätze zu evolutiven Entwicklungsvorstellungen, verhaftete die Mehrheit der sogenannten Vorsokratiker jedoch in der Konzeption der Unveränderlichkeit des Seins. Dies wurde aber materialistisch aus der eigenen Kraft der Natur als geschlossenes System gesehen, ohne zielgerichtete Absicht (Teleologie) von außen, sondern als Ergebnis des Zufalls oder aus einer inneren Bedingtheit der Materie.

Trotz demokratischer Freiheiten geriet die kosmologische Naturphilosophie dennoch in Bedrängnis: Im Jahr 432 v.u.Z. wurde von der Volksversammlung in Athen auf Veranlassung des Orakelpriesters Diopethes das sogenannte Asebie-Gesetz beschlossen: „diejenigen, welche nicht an das Göttliche glauben/die Religion nicht gelten lassen und astronomische Lehren verbreiten, sollen vor Gericht gezogen werden“. Gemäß dieses Gesetzes (*asebie* = Gottesleugnung) wurden u.a. vier prominente Vertreter zur Verbannung oder zum Tode verurteilt: Anaxagoras aus Klazomenae (ca. 400-428 v.u.Z.), der Bildhauer Phidias (ca. 475-425 v.u.Z.), Protagoras aus Abdera (ca. 480-415 v.u.Z.) und Sokrates (470-399 v.u.Z.). Zum Todesurteil für Protagoras erfolgte auch die öffentliche Vernichtung seiner Werke (erste bekannte Bücherverbrennung vor Ks. Diokletian 303 v.u.Z.); Sokrates wurde wegen „Verführung der Jugend zur Asebie“ zum Freitod durch den Schierlingsbecher verurteilt.

Die Unterdrückung der freien Forschung durch die Staatsgewalt in Athen (Asebie-Gesetz) unterlief Aristoteles, genannt Platon (428/427-348/347 v.u.Z.), durch seine Ideenlehre. Mit einer Art „Jenseitsmystik“ überbrückte er die Gegensätze – da alle empirischen Gegenstände/Dinge wandelbar sind – durch das Postulat von unwandelbaren Idealvorstellungen (*eidos* = als vernünftige Ansicht, das Wesen der Sache selbst), wobei die Unterschiede allein auf Variationen beruhen. Zuoberst steht die Idee des Guten, die Platon jenseits der *physis* (materialistische Natur) mit dem Ideal einer vollkommenen, unveränderlichen und selbst genügsamen Gottheit identifizierte („Gott ist das Maß aller Dinge“); sie ist dazu bestimmt, die Brauchbarkeit der anderen Ideen als Urbilder der Dinge/Gegenstände zu gewährleisten, sodass sich die Welt als teleologisches Abbild einer vollkommenen Idee darstellt. Die atomistisch-materialistische Auffassung des Demokrit (welcher ca. 460-371 v.u.Z. außerhalb der Reichweite Athens in Makedonien lebte) wurde hierbei von Platon totgeschwiegen. Platons Schüler und langjähriger Mitarbeiter Aristoteles (384-322 v.u.Z.) löste sich vom Ideengebäude und wurde – allerdings aus politischen Gründen wegen seiner Verbindung (als Erzieher) zu Makedoniens König Alexander – ebenfalls wegen Asebie angeklagt und floh nach Euboea. Aristoteles gliederte die „theoretische“ Wissenschaft (*philosophia*) in drei Bereiche: Die (1.) später als *Metaphysik* benannte, von der Materie unabhängige theoretische Philosophie als erklärende und begründende Erkenntnis; sie beinhaltet auch einerseits im Rahmen einer Kaskade das Göttliche als Erstbeweger einer von jeher bestehenden, ungeschaffenen, statischen Welt, andererseits das Seiende sowie die Ursachen und Prinzipien des Seienden. Die (2.) Physik oder Naturphilosophie (*historia [naturalis]*) als darstellende Kenntnis des Stofflichen und Beweglichen. Ein wesentlicher Beitrag lag hierbei in seinem, im 13. Jh. teils aus dem Arabischen, teils aus dem Griechischen ins Latein übersetzten biologischen Werk („*Historia animalium*“/Tierkunde, „*De partibus animalium*“/Über die Teile der Tiere, „*De generatione animalium*“/Über die Zeugung der Tiere, u.a.), womit er als Begründer der vergleichenden Methode gelten kann. Zudem suchte er auch nach den Ursachen der Gegebenheiten und nahm hierzu das *eidos*, in völlig anderer Bedeutung als bei Platon, als inneres gestaltendes, teleonomes Prinzip an (vgl. genetisches Programm). Die (3.) Mathematik als abstrakt denkbare Kenntnis.

Noch in den antiken Schulen und dann im gesamten mediterranen Raum dominierten nachfolgend die an Platon und Aristoteles orientierte Wissenschaftsauffassung. Weder Lukrez (Titus Lucretius Carus, 98-55 v.u.Z.) mit seinem Lehrgedicht in Hexametern über die Natur („*De rerum natura*“), worin abseits von Göttern die Geschöpfe durch die Natur nach Gebrauch und

Nutzen beurteilt werden, noch Plinius d. Ä. (Gaius Plinius secundus, 23-79 u.Z.) mit seiner kompilatorischen Naturgeschichte („Naturalis historiae“) hatten hierzu Einfluss. Bis zur Anerkennung des Christentums und seiner Annahme als Staatsreligion (380/392) sind verschiedene dem gegenseitigen Verständnis dienende Angleichungen festzustellen; wesentlich war dann, dass einer der bedeutendsten Kirchenväter, Aurelius Augustinus von Hippo (354-430), die „Ideen“ Platons den unveränderlichen, der Schöpfung vorausgegangenen Gedanken Gottes gleichsetzte. Über Vermittlung der islamischen Wissenschaft fand auch im 11. bis 13. Jahrh. über die iberische Halbinsel (Toledo) und Sizilien verstärkt das Werk von Aristoteles im christlichen Abendland direkt Aufmerksamkeit; hier wurde es durch Albert Graf v. Bollstädt aus Lauingen/Bayern, als Albertus Magnus (1207-1280) einer der bedeutendsten geistlichen Gelehrten des Mittelalters, für die Theologie aufbereitet. Danach entsprach z. B. die von Aristoteles vertretene Auffassung von Urschöpfung und statischer Existenz (unter Zurückweisung des nicht-geschaffenen Seins) dem christlichen Schöpfungsgedanken. Es sind aber auch die zoologischen Schriften in Alberts Werk enthalten („De animalibus“, dessen 3. Teil als „Thierbuch“ den unten angeführten „Physiologus“ (Abb. 1) einbezog und bis ins 17. Jahrh. neu aufgelegt wurde), wobei er eine reichende Gruppierung der Organismen nach „Seele-Kräften“(-Zuständen) vornahm. Ebenso vertrat sein einflussreicher Schüler Thomas v. Aquin (1225-1274), welcher eine philosophisch-theologische Synthese der Augustinus-platonischen und Albertus-aristotelischen Darlegungen schuf, eine derartige stufenweise Einteilung. Diese Einbindung der scholastischen Schriften von Albertus Magnus und Thomas v. Aquin in die christliche Lehre (Aristotelismus) und deren tiefgreifende Wirkung spiegelt sich in der Inquisitionsprozessen gegen Giordano Bruno (1548-1600) und gegen Galileo Galilei (1564-1642) wider, welche wegen „Häresie gegen aristotelische Naturlehre & christl. Kosmologie“ (1592-1600) bzw. wegen „Ablehnung der aristotelisch-scholastischen“ Naturlehre (1632/1633) von der Inquisition zur Rechenschaft gezogen wurden.

Die ersten Ansätze zu einer Entwicklungstheorie waren daher vom 3. Jh. v.u.Z. bis zur Aufklärung erstickt und verloren; weit über das Mittelalter hinaus stagnierte der wissenschaftliche Entwicklungsgedanke. Der Öffentlichkeit gegenüber wurden die Natur und ihre einzelnen Erscheinungsformen sowie Prozesse anhand der Bibel und mit Hilfe der symbolhaft-allegorischen, christlich-moralisierenden Deutungen des in 20 Sprachen übersetzten „Physiologus“ (ca. 200-15/16. Jh.) erklärt. Vereinzelte Ansätze zum Hinterfragen der Zusammenhänge blieben ohne nachhaltige Auswirkung – so z. B. wenn etwa Ks. Friedrich II. (1194-1250) an der Medizinischen Schule in

Salerno zur Todesursachen-Erkennung erstmals seit der Antike menschliche Leichen sezieren ließ (Autopsie-Erlaubnis erst ab 1348 durch den Papst/Avignon anlässlich der Pest) oder die Augenlieder von Greifvögeln vernähen ließ um deren Geruchssinn zu prüfen. Erst mit der Renaissance (14./15.Jh.), nicht unwesentlich mitbedingt durch die beginnenden Entdeckungsreisen mit Einblick in fremde Organismen und andere Lebensformen, wurde das Interesse, die Neugier und der Forschergeist dahingehend geweckt, ebenso Abhängigkeiten nach dem Warum und dem Wie aufzuspüren. Auch hier bildeten entsprechende Überlegungen um kausale Zusammenhänge aber zunächst nur vereinzelte Erklärungen ohne Breitenwirkung, so wenn z. B. Leonardo da Vinci (1452-1519) am Medici-Hof (Florenz) anatomische Studien zum kausalen Ablauf von Bewegung durchführte oder Fossilien als durch klimatische Einflüsse veränderte Organismen früherer Epochen deutete. Doch mehrten sich zusehends in verschiedenen Wissenschaftsgebieten Hinweise und Erkenntnisse, welche sich nicht mit den biblischen Berichten in Einklang bringen ließen.

In der Anatomie und ihren funktionellen Bedingungen (Physiologie) erfolgte im Anschluss an das mathematisch-physikalische Verfahren von G. Galilei durch René Descartes (1596-1650) eine Mechanisierung des Weltbildes, welche auch die Organismen nur als physikalisch komplizierte Maschinen sah; die Entstehung der Lebewesen war für ihn ein Ergebnis von zufälligem Zusammentreffen von Partikeln. Während mit diesem mechanistischen „Kartesianismus“ durch Abkehrung von jeglicher Mystik (Scholastik, aristotelische Kosmologie) die wissenschaftliche Methode betont wurde, erzeugte er durch seine extremen Aussagen naturgemäß Widerstand bei vielen Biologen, welche dann den opponierenden, teleologischen „Vitalismus“ vertraten (Entstehung der Lebewesen durch eine „innere Urkraft – „*vis vitalis*“). Die Ausweitung der Einsicht im 17. Jh. anhand der Mikroskopie wiederum brachte eingehende Untersuchungen von Entwicklungsstadien, wobei die Differenzierung der Strukturen und Organe im Rahmen eines Präformismus gesehen wurde. Die Organismen seien danach bereits seit der Erschaffung der Welt vorgebildet vorhanden und ihre Organe würden lediglich ent- oder ausgewickelt, d.h. „*e-volvirt*“; hierbei wurde der Organismus entweder von den „Ovulisten“ im Ei vorgebildet gedacht (z. B. M. Malpighi 1628-1694, J. Swammerdam 1637-1680) oder von den „Animalculisten“ im Spermium (z. B. A. van Leeuwenhoek 1632-1723, H. Boerhaave 1668-1738).

Diese Evolutions-Theorie deckte sich daher bis Ende des 18. Jahrh. mit der Präformations-Theorie und bezog sich auf die Individual-Entwicklung (Ontogenese); erst durch Herbert Spencer (1864) wurde der Begriff

Abb. 2: Portrait G. L. Leclerc, Graf von Buffon (1707-1788).



„Evolution“ auf erdgeschichtliche Entwicklungsvorgänge übertragen (wie er seit ca. 1900 allgemein verstanden wird), welche letztere demgegenüber bis dahin als „Transmutation“ bezeichnet wurden. Dennoch war hiermit ein Entwicklungsvorgang einbezogen, wenn auch allein jener in den unteilbaren Einzel-Organismen, d.h. in jedem *In-dividuum*. Diese Vorstellungen führten 1714 G.W. Leibniz (1646-1716) zur verallgemeinernden „Monaden“-Lehre, wonach sich die Individuen aus durch die Schöpfung entstandenen, ewigen Einheiten zusammensetzen; von diesen wie bei den vorsokratischen Atomisten als unteilbar vorhandenen, unterschiedlichen „Monaden“ ist jeweils eine vorherrschend und bestimmt als Lebensprinzip oder Seele die Entwicklungshöhe des Individuums. Übertragen auf die Gesamtheit der Organismen ergab sich (im Anschluss an Albertus Magnus & Thomas v. Aquin) die gleichzeitige Existenz von kontinuierlichen, graduell immer höher differenzierten Zuständen („*Scala naturae*“), worunter die Fossilien als frühe, umgestaltete Stadien bestehender Organismen einbezogen waren (Leibniz 1691). Diese Gradations-Vorstellung wurde durch Charles Bonnet (1720-1793) als eine alle Körper umfassende Seins-Stufenleiter im Sinne der Präformations-Theorie dargestellt (1745/1764/1779), welche die unveränderliche Vielfalt des Erschaffenen aufzeigte.

Der enorme Zuwachs in der Kenntnis der Organismen-Vielfalt aus fernen Ländern, etc., nährte den Bedarf nach Erklärungen: Sowohl die abgrenzende Gruppierung innerhalb der Mannigfaltigkeit (einschließlich der Fossilien) und ihren Ursprung, wie auch das jeweilige Einfügen der Organismen im Rahmen der Umwelt waren offene Fragen. Die Funde von Fossilien wurden mehr allgemein noch als Zeugen der Sintflut angesehen (vgl. unten, Cuvier). Das Ordnen der Vielfalt der Arten (1686 von John Ray als Fortpflanzungsgemeinschaft definiert) wurde durch Carolus Linnaeus/Carl v. Linné (1707-1778) im „*Systema naturae*“ ab 1735 hierarchisch durchgeführt. In dieser Systemisierung, welche auf der Basis

der Unveränderlichkeit (Konstanz durch Schöpfung) aufbaut, erwies sich besonders die binäre Nomenklatur (Genus/Gattung, Species/Art) stabilisierend und als methodisch weittragend (für Pflanzen in der „*Species plantarum*“ 1753, für Tiere in der 10. Auflage des „*Systema naturae*“ 1758 maßgebend). Die einmalige Unveränderlichkeit der Organismen wurde jedoch in Frankreichs Zeit der Aufklärung zunehmend angezweifelt. So vertrat der französische Diplomat Benoît de Maillet (1659-1738) in seinem 1716 geschriebenen, aber erst ab 1748 in mehreren Auflagen erschienen „*Telliamed*“ eine deutlich anti-biblische Einstellung. Dieses phantasievolle Buch über die Entwicklung der Erde und seiner Organismen brachte nicht nur durch seine Chronologie, sondern ebenso durch die verschiedenen Veränderungen und Übergänge in den Lebensweisen, sowie durch die Umwandlung von Organismen Vorstellungen ein, welche zwar wenig wissenschaftlich fundiert waren, aber in der Aufklärung sicher ihre Breitenwirkung ausübten. In vielen Punkten ähnlich spekulativ, aber von anerkannten Schriften entlehnt, setzte sich ab 1749 der „*Encyclopaedist*“ Denis Diderot (1713-1784) in mehreren Aufsätzen mit den anstehenden Fragen auseinander. Als einer der führenden Köpfe der Aufklärer („*Les Philosophes*“) mit einem materialistischen Weltbild (ohne aber eine Veränderlichkeit anzusprechen) hatte er zweifellos einen großen Einfluss auf die geistige Bevölkerungsschicht. In dieser Gruppe der „*Philosophen*“ ragte als Naturwissenschaftler Georges Louis Leclerc, Graf von Buffon (1707-1788) (Abb. 2), heraus, welcher 1839 in Paris zum Intendanten des Jardin du Roi und Musée Royale bestellt worden war (heute: Jardin des Plantes & Musée d’Histoire naturelle). Als solcher beschäftigte er sich intensiv mit den lebenden Tieren sowie ihren charakteristischen Merkmalen auch in Bezug auf die Umwelt, und brachte die entsprechenden Darstellungen ab 1849 in der Buchserie „*Histoire naturelle générale et particulière*“ heraus. Dieses (vornehmlich die Wirbeltiere behandelnde) Werk bringt beschreibende Abhandlungen über die einzelnen Tierarten, wobei Buffon eine Kontinuität dahingehend sieht, dass es immer verbindende Zwischenstücke zwischen zwei verwandten Gruppen gäbe. Da er der Stufenleiter-Idee mit einer Höherentwicklung anhing, lehnte er das abtrennende Klassifizieren in hierarchische Gruppen der Linné-Schule (der „*Nomenclateurs*“) ab und folgt der praktischen Anordnung gemäß der Nähe zum (mitteleuropäischen) Menschen. Im Rahmen des umfangreichen Werkes (bis zu seinem Tode 35 Bände, insgesamt 44 Bände) nahm Buffon auch verstreut zu den problematischen Themen über evolutive Entwicklung, über Art-Umbildung und Veränderlichkeit, oder über abgrenzbare Verwandtschaftsgruppen im Sinne des Evolutionsgedankens Stellung; er betrachtete jedoch die Arten als durch spontane chemische Verbindungen

entstanden (Urzeugungen) und hielt an deren Konstanz fest (Erschaffung, Schöpfung). Mag sein, dass Buffons zweideutig-verhaltene Endaussagen in den Pro und Contra zu diesen Themen aus Rücksicht auf den kgl. Zensor der Sarbonne Dr. Riballier erfolgten (vor welchem er schon 1851 einen Teil-Widerruf dahingehend machen musste, u.a. dass der Mensch – entgegen Linné – kein spezialisierter Affe sei). Dennoch bewirkten seine gesellschaftliche Stellung (mit guten Beziehungen zur Königin) mit weltmännischem Auftreten und hervorragender Erzählkunst in den Versammlungen und Salons, sowie seine Naturbeobachtungen und Lebensbeschreibungen der Tiere in seinem Werk, dass die Natur und ihre Betrachtung in das breitere Bewusstsein gelangten. Diese „Popularisierung“ des Interesses an der Naturgeschichte bedingte, dass sich die geistigen Köpfe damit auseinandersetzten und Buffon so den Boden für den Durchbruch des evolutiven Entwicklungsgedankens bereitete: Buffon als Wegbereiter oder „Vater des Evolutionismus“.

Auch der englische Arzt Erasmus Darwin (1731-1802), Ch. Darwins Großvater, griff 1796 in seiner „Zoonomia or the laws of organic life“ einige Entwicklungsgedanken auf (z. B. Weitergabe von erworbenen Eigenheiten), ohne sie jedoch zu verfolgen. Dieses Werk war zudem literarisch als eine Art Lehrgedicht verfasst und konnte weder den akademischen Boden erreichen noch inhaltlich besondere Breitenwirkung erzielen.

Die Veränderlichkeit der Art: die unbeachtete Geburt der biologischen Evolutionstheorie

Jean-Baptiste de Monet, Chevalier de Lamarck (1744-1829) (Abb. 3) aus der Picardie lebte seit 1763 in Paris, wo er sich zusehends mit der Flora Frankreichs beschäftigte. Diesbezüglich aufmerksam gemacht, wurde Lamarck 1779 von G.L. Leclerc de Buffon als Hauslehrer wie Reisebegleiter für seinen Sohn eingestellt. 1788 vermittelte ihm Buffon dann eine Anstellung als Assistent für Botanik am Jardin du Roi; dort befasste sich Lamarck ab 1790 auch mit der Reorganisation der Institution. Dadurch konnte er diese, anschließend zu „Jardin des Plantes“ umbenannt, vor Revolutions-Zerstörungen bewahren und sich selbst als Anhänger des Aristokraten und Hofgelehrten Buffon schützen (Buffons Sohn wurde hingegen am 10.6.1794 guillotiniert). So erfolgte auch 1793 die Ernennung zum Professor am Museum, allerdings für die nicht abgedeckten sog. niederen Tiere, für „Insekten und Würmer“ (da er zudem schon 1792 über Muscheln publiziert hatte). So wendete sich Lamarck nun intensiv diesen Tiergruppen zu und übernahm (nach dem Tod von J. G. Bruguière, 1798) auch die Molluskensammlung. Durch seine Studien überzeugte er sich von der Verschiedenheit der Gruppen innerhalb der Everte-



Abb. 3: Portrait J.-B. de Monet, Chevalier de Lamarck (1744-1829) aus 1802/03.

braten und folgte 1896 der Einteilung der Wirbellosen von Cuvier (vgl. unten) in sechs Klassen; in seiner siebenbändigen „Histoire naturelle des animaux sans vertèbres“ (1815-1822) unterschied er schließlich zehn Klassen. Abgesehen von diesem systematischen Fortschritt war jedoch schon 1799/1800 eine wesentliche Änderung von Lamarcks Sichtweise eingetreten (vgl. BURKHARDT 1977): Offenbar durch seine Befunde an den intensiv untersuchten Muscheln und Schnecken, welche anhand chronologischer Reihen einen lückenlosem Übergang von fossilen zu rezenten Arten aufzeigten (u.a. von Miesmuscheln *Mytilus*), kam er zu der Schlussfolgerung, dass es sich um Linien mit allmählichem Wandel handeln musste, d.h. dass die Formenreihen mit jeweils gradueller Ähnlichkeit eine Kontinuität durch kontinuierliche Änderung (Art-Umwandlungen) widerspiegeln. Seine geologischen Studien überzeugten ihn von den Veränderungen der Erde und forderten, dass die Organismen einen entsprechenden anpassenden Wandel durchlaufen mussten oder ausstarben. Auch der zeitliche Aspekt von daher langsam ablaufenden Veränderungen bestärkte Lamarck in seiner Transmutationstheorie, welche den Menschen als Endglied der evolutiven Entwicklung einschloss (diesbezüglich Linné folgte und Darwin vorwegnahm). Die von Linné und in Frankreich durch den Systematiker R.-A. F. de Réaumur (†1757) vertretene unveränderliche Konstanz der Arten war für Lamarck (im Gegensatz zu Cuvier, vgl. unten) damit unvereinbar geworden und mit der zusammenfassenden Veröffentlichung dieser neuen Sichtweise 1809 als „Philosophie zoologique“ wurde J.B. Monet de Lamarck zum Begründer der Evolutionslehre.

Natürlich waren hiermit noch keineswegs alle Probleme gelöst. Im Vordergrund standen besonders zwei Fragen: der Ursprung der Lebewesen und die Ursachen für deren evolutiven Wandel.

Für die Entstehung der Organismen nahm Lamarck schließlich dauernde Urschöpfung für zwei Entwicklungs-Serien (mit Seitenzweigen) an, einerseits von In-

fusorien (für Coelenteraten, Echinodermaten, Tunica-ten, Mollusken), andererseits von Eingeweidewürmern (für Würmer, Arthropoden, Wirbeltiere); es gibt jedoch keine gemeinsamen Vorfahren. Für die Möglichkeit zur Transmutation (evolutiven Veränderung) im Artbereich sah Lamarck zwei kausale Begründungen (Abwandlungsmechanismen): einerseits die Fähigkeit oder den „inneren Trieb“ zur Vervollkommenheit (Perfektions-Trieb) entsprechend einer Stufenleiter; andererseits, besonders für die diesbezüglichen Abweichungen, die Fähigkeit der Organismen sich bei Veränderungen der Umwelt anhand des „inneren Triebes“ durch Verstärkung benötigter Eigenschaften oder durch Funktionswechsel den neuen Bedürfnissen anzupassen, und die Weitergabe dieser Anpassungen durch Fortpflanzung (Vererbung von umweltbedingt erworbenen Eigenschaften). Diese Veränderungen erfolgen nach Lamarck während der Existenz der Welt im Rahmen eines geschlossenen Systems, welches nur innerhalb der Gesamtheit seiner im Gleichgewicht bleibenden Natur Umwälzungen erfährt (vgl. Vorsokratiker).

Lamarck brachte seine Theorie während der napoleonischen Restaurations-Phase heraus, was sich weltanschaulich als ungünstig erwies. Während jedoch die Auffassung über die Weitergabe (Vererbbarkeit) erworbener Eigenschaften schon vordem verschiedentlich vertreten wurde (z. B. von E. Darwin) und kaum mehr berührte, wurde die Evolutionstheorie ansich von der Mehrheit der wissenschaftlichen Gemeinschaft abgelehnt. Mag sein, dass seine ab 1794 veröffentlichten und von der Fachwelt als nicht fundiert und spekulativ abgelehnten, meteorologischen, chemischen und physikalischen Ansichten zur umfassenden Erklärung der Natur hierbei Lamarcks Seriosität und Glaubwürdigkeit belasteten. Jedenfalls zeitigte seine „Philosophie zoologique“ kaum einen Nachhall, auch wenn sie da und dort erwähnt oder diskutiert wurde, – und das Weitere bewirkte Cuvier (vgl. unten).

Im Jahre 1793 wurde neben Lamarck der erst 21jährige Etienne Geoffroy de Saint-Hilaire (1772-1844) am Jardin des Plantes angestellt und zum Professor für Zoologie am Muséum d'Histoire naturelle ernannt; er hatte die Wirbeltiere zu vertreten. Er studierte zunächst Theologie, dann Physik und Medizin, und war durch den Réaumur-Schüler M.-J. Brisson (1723-1806) für die Zoologie gewonnen worden. Er kam somit aus dem zu Buffon gegensätzlichen Kreis und war wohl deshalb bestellt worden. Doch Geoffroy St.-Hilaire bezweifelte ebenfalls die Konstanz der Arten und seine Ausgrabungen während des Ägyptenfeldzuges (1798-1802), seine vergleichenden Wirbeltier-Untersuchungen sowie seine embryologischen Studien zur Kiemendarm-Entwicklung (Rekapitulation) bestärkten ihn anhand der gefunde-

nen „Analogien“ (heute: Homologien) in der Auffassung der ursprünglichen Einheit des Bauplans aller Wirbeltiere (1820). Durch die Generationen hindurch erfuhr dieser Transformationen, wobei Geoffroy St. Hilaire zur Ansicht gelangte, dass das Entstehen dieser Umwandlungsprozesse in der unmittelbaren Einwirkung von Umweltfaktoren zu sehen seien (und nicht wie bei Lamarck vermittelt Anpassungen). Die Ausweitung des Befundes von der Einheit des Vertebraten-Bauplans zur Theorie eines einheitlichen Bauplans für alle Tiere (z. B. von *Octopus*/Krake und *Anas*/Ente) war jedoch zu spekulativ-unglaublich, sodass sie Cuvier (1830) un schwer widerlegen konnte (vgl. unten).

Im Jahr 1794 vermittelte Geoffroy St.-Hilaire mit Einverständnis von Lamarck die Einstellung von G. Cuvier (1769-1832) als Assistent des Anatomen Mertrud am Jardin des Plantes und knapp danach (1795) auch als Lehrer an der Pariser Zentralschule (Collège de France). Georges Cuvier (Georg Leopold Küfer), körperlich durch seinen großen Kopf mit rötlichen Haaren auffallend, war in Mömpelgard/Montbéliard im Elsaß (damals Württemberg) geboren, besuchte bis 1786 die Karlsschule in Stuttgart (wo bis 1880 auch Friedrich Schiller weilte) und wurde Hauslehrer in der Normandie. Dort beschäftigte er sich u.a. mit Meerestieren und kam hierbei zur Auffassung (1795), dass die wirbellosen Tiere mit ihrer Diversität in sechs Klassen zu unterteilen seien. 1798 wurde Cuvier, bereits ein hervorragender vergleichender Anatom, zum Professor am Musée d'Histoire naturelle ernannt. Sein breites Wissen von der Organisation der Tiere brachten ihn in der Folge (1800-1805) zur Erkenntnis, dass im Rahmen der Synorganisation jedes Lebewesens die Organe voneinander abhängig ausgeprägt sind (z. B. Horn- & Geweihträger mit Pflanzenfresser-Gebiss) und dass daher zum Erkennen der Organisation nicht alle Teile notwendig sind (Korrelationsgesetz). Dies führte Cuvier auch zur zielsicheren Rekonstruktion fossiler Wirbeltiere, welche er u.a. 1811 überaus zahlreich im Pariser Becken fand. Diese Fossilfunde gehörten allerdings in unterschiedlichen Formen jeweils einer bestimmten geologischen Schicht an, woraus Cuvier hinsichtlich der Arten-Konstanz mehrere lokale Umwälzungen mit Aussterben und Neu-Zuwanderung postulierte (Katastrophen-Theorie). Auch die Ergebnisse des Bergbau-Ingenieurs William Smith (1769-1839) in England und Wales (1815) über die geologische Schichtung bes. anhand von Leitfossilien (vorwiegend Ammoniten), welcher damit zum Begründer der Stratigraphie wurde und diese auf Schöpfungskatastrophen zurückführte, entsprachen Cuviers Auffassung. Im vierbändigen „Règne animal“ (1817) führte Cuvier dann aus, dass dem Tierreich vier scharf getrennte Baupläne zugrunde liegen (Wirbeltiere, Mollusken, Arthropoden, Strahltiere/Radiata), welche jedoch ebenso wenig wie die enthal-

tenen Klassen untereinander Verbindungen oder Übergänge aufwies; er hob damit und weiterhin die Diskontinuität der Organismen mit ihrer Unverändertheit und Unwandelbarkeit als konstant seit ihrer Erschaffung hervor (Essentialismus). Obwohl er zwar in der Folge selbst feststellte, dass die Fossilien in den stratigraphisch aufeinander folgend jüngeren Schichten der rezenten Fauna immer ähnlicher wurden, verweigerte Cuvier zeitweilig eine Folgerung hinsichtlich Entwicklungsstufen (*Scala naturae*) oder Kontinuität.

Es war klar, dass die unterschiedlichen Auffassungen von Lamarck & Geoffroy St. Hilaire einerseits und Cuvier andererseits nicht ohne Spannungen blieben, und so kam es dann zwischen Cuvier und Geoffroy St. Hilaire (Lamarck war bereits verstorben) ab 15. Febr. 1830 zum Streitgespräch in den Sitzungen der Pariser Akademie, welches sich zwei Jahre lang hinzog. Allerdings ging es hierbei um den methodischen Unterschied der vergleichenden Betrachtung als formbetonender, deduktiver Synthetiker (Geoffroy St. Hilaire) oder als funktionsbetonender, induktiver Analytiker (Cuvier); die von J.W. v. Goethe verfasste, bekannte Stellungnahme zu diesem „Pariser Akademiestreit“ (Jahrb. für wiss. Kritik 1830 & 1832) deutet an, dass Cuvier mehr überzeugen konnte und sie schlägt eine vermittelnde, sich gegenseitig ergänzende Betrachtungsweise vor. Die gegensätzlichen Vorstellungen hinsichtlich Veränderlichkeit oder Konstanz der Organismen wurden nur von Geoffroy St. Hilaire kurz am 11. Oktober 1830 und im März 1831 angesprochen, ohne jedoch in den Vordergrund zu treten. Insgesamt war aber dieser Interpretations-Gegensatz längst zugunsten von Cuvier entschieden. Weder das bedächtige Begründen von Lamarck noch die überzogene Meinung von Geoffroy St. Hilaire konnten gegen die rhetorisch überzeugenden und praxisnahen Darstellungen des Anatomen und Paläontologen Cuvier standhalten; zudem trug dessen sich steigernde Präsenz auch in öffentlichen Funktionen nicht unwesentlich zu seiner Dominanz bei. Daraus ergab sich, dass ebenso Cuviers essentialistische wissenschaftliche Interpretation – noch überspitzter in Frankreich durch H. de Blainville (1771-1830) sowie A.D. d'Orbigny (1802-1857) und in den USA an der Harvard seit 1846 durch Louis Agassiz (1807-1873) vertreten – die Auffassung von Veränderlichkeit, Wandel und Kontinuität (Evolutionslehre) bald überschattete und in die Nicht-Präsenz verdrängte.

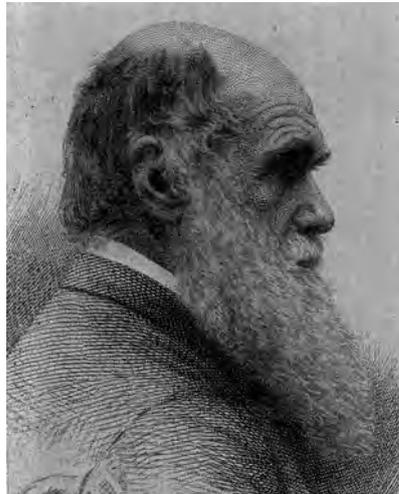
In England vertrat jedoch der Geologe Charles Lyell (1797-1875) in den dreibändigen „Principles of Geology“ (1830-1833) die Auffassung, dass in der Vergangenheit wie heute die gleichen Kräfte und Prozesse bei geologischen Umgestaltungen vorliegen und dass diese zyklisch ablaufen; er lehnte mit dieser Aktualitätstheorie sowohl eine gerichtete Veränderung der Welt

wie auch die Katastrophen-Theorie ab. Hinsichtlich der Organismen hob er für die Ereignisse in der Natur die Bedeutung der Arten hervor, deren (wie bei Lamarck) umweltbezogene Existenz durch Veränderungen jedoch nicht angepasst wurde (wie bei Lamarck), sondern (da konstant) jeweils zum Aussterben führte; hinsichtlich der zyklischen Entstehung neuer Arten berief er sich jedoch auf fortwährende schöpferische Eingriffe. Ch. Lyell blieb daher bei der Konstanz-Lehre ohne Entwicklungsvorstellung und fand sich somit weitgehend im Einklang mit der ihn umgebenden, teleologisch geprägten wissenschaftlichen Gesellschaft.

Damit war auch in England jede evolutive Entwicklungsidee mehr oder minder verdrängt – bis im Jahr 1844 das populärwissenschaftliche Buch „Vestiges of the natural history of creation“ („Spuren der natürlichen Schöpfungsgeschichte“) erschien, welches unverhohlen das Prinzip der fortschreitenden Entwicklung der Tiere vertrat, mit Artbildung durch Änderung während des Fortpflanzungsprozesses. Die hierin vertretene Evolutionstheorie war mit mehreren, gut einsichtigen Argumenten abgestützt, so u.a. durch die stratigraphische Abfolge der Fossilien von niederen zu höheren Organismengruppen, die zeitliche Abfolge der Vervollkommenung der Entwicklungslinien, die ontogenetische Rekapitulationen, die rudimentären Organe. Die empörten, z. T. beschimpfenden Reaktionen hatte der Autor wohl vorausgesehen, da das Buch anonym erschien; sie wirkten aber als Reklame, sodass bis 1860 elf Auflagen erschienen. Wenngleich sachlich zahlreiche Fehler enthalten und fachlich Missinterpretationen festzustellen waren, erreichte der erst viel später eruierte Autor, der autodidaktische schottische Verlagsbuchhändler Robert Chambers (1802-1871), dass durch die Breitenwirkung des Buches nunmehr – 35 Jahre nach Lamarck – der Evolutionsgedanke als solcher präsent war. Es bewog auch Henry Walter Bates (1825-1892) und Alfred Russel Wallace (1823-1913) im Jahr 1848 zu einer mehrjährigen Südamerika-Reise um Tatsachen zur Lösung für den Ursprung von Arten zu sammeln. Während Bates bis 1859 blieb, kehrte Wallace 1852 zurück, verlor jedoch alle Unterlagen durch Brand und Untergang des Schiffes „Helen“ (6.8.1852); er machte sich aber – ungebrochen – 1854-1862 auf eine neue Forschungsreise in den Malayischen Archipel (Indonesien) auf.

Im deutschsprachigen Raum war der evolutive Entwicklungsgedanke unterschwellig offenbar weit verbreitet, wenn er auch nicht hervortretend aufgegriffen wurde; viele hielten sich aber an Cuvier und/oder lehnten die Transformation, wie 1828 der Embryologe Karl Ernst v. Baer (1792-1876) oder ab 1841 der Paläontologe Heinrich Georg Bronn (1800-1862), ausdrücklich ab. Allein der Botaniker Franz Unger (1800-1870) in Wien

Abb. 4: Portrait Charles R. Darwin (1809-1882).



vertrat im „Versuch einer Geschichte der Pflanzenwelt“ (1852) unter Ablehnung der Artkonstanz den gemeinsamen Ursprung der nach und nach hervorgetretenen Pflanzenformen und dass jede neue Pflanzenart aus einer anderen hervorgegangen sein muss.

Die Abstammungslehre (Deszendenztheorie)

Charles Robert Darwin (1809-1882) (Abb. 4) aus Shrewsbury am Severn (Mittelengland), sensibel und schüchtern-gehemmt, war in seiner Jugend ein sehender Naturbeobachter, welcher dem trockenen Unterricht wenig abgewinnen konnte und sich besonders für Käfer interessierte. Ohne Begeisterung widmete er sich auch zwei Jahre dem Medizin- wie Geologie-Studium in Edinburgh, wo er jedoch bei dem universell gebildeten Naturforscher Robert Edmond Grant (1793-1874) wissensvermittelnde Unterstützung erfuhr und u.a. in die Vielfalt der marinen Wirbellosen eingeführt wurde. Anfang 1828 wechselte er für gut zwei Jahre nach Cambridge zum Theologie-Studium, welches er mehr geduldig als freudig bis zum Bakkalaureat im April 1831 absolvierte. Auch hier widmete sich Darwin mehr der Natur und fand in dem Botanikprofessor und breit interessierten Naturbeobachter John Stevens Henslow (1796-1861) einen gleichgesinnten Freund, mit welchem er regelmäßig ausgedehnte Spaziergänge unternahm. Der von Henslow empfohlene Adam Sedgwick (1785-1875) wiederum lehrte ihn die geologischen Verhältnisse einer Gegend zu erkennen. Henslow war es auch, welcher nach Absage seines Schwagers kurzfristig Darwin als Naturforscher für die „Beagle“-Expedition nach Südamerika unter Kapitän Robert Fitzroy (1805-1865) vorschlug. Charles Darwin sah durch eine Teilnahme die Chance fremde Gegenden und deren Natur kennen zu lernen – und sagte zu. Bevor die „Beagle“ am 27. Dezember 1831 in See stach, hatte Darwin noch den gerade erschienenen ersten Band der „Principles of Geology“ von

der Ch. Lyell erworben (den 2. Band erhielt er im Oktober 1832 in Montevideo); soweit es Darwin seine bei schlechtem Wetter obligatorische Seekrankheit ermöglichte, waren Lyells Buch und die Reisebeschreibung von A. v. Humboldt (englisch 1819) zwei wesentliche Lektüren an Bord. Diese Weltreise, welche (statt der geplanten zwei Jahre) bis zum 2. Oktober 1836 dauerte, war zweifellos das entscheidende Ereignis für Darwins weitere wissenschaftliche Entwicklung. Zurückgekehrt, hielt er sich zunächst in Cambridge auf, um das Sammlungsmaterial zu sortieren und an verschiedene Fachleute zu verteilen. Am 7. März 1837 zog er nach London und im Jänner 1839 heiratete er sein Cousine Emma Wedgwood. Darwins litt jedoch zunehmend an Ermüdungserscheinungen, Kopfschmerzen, Magen- und Darmstörungen, welche ihn in der Arbeit beeinträchtigten und behinderten. So zog das Ehepaar im September 1842 aufs Land, nach Down in der Grafschaft Kent, wo Darwin Dank seines ererbten Vermögens und der aufopfernden Sorge seiner Frau bis zu seinem Tode am 19. April 1882 als Privatgelehrter lebte.

In den Folgejahren nach seiner Rückkehr versuchte Darwin die verschiedensten Beobachtungen und Feststellungen wissenschaftlich zu ordnen; hierunter waren die zahlreichen Fossilien in der Pampas Argentiniens, die Vögel der Galápagos-Inseln und die Korallenriffe am eindruckvollsten. Er entwarf in den Notizbüchern aus 1837 und 1838 („notebooks on transmutation of species“) verschiedene Theorien um die Fakten in Einklang zu bringen und fand letztlich, dass nur evolutive Vorgänge eine Beantwortung ermöglichen. Durch Lyells Buch war Darwin auf die Arten als Problem-Schwerpunkt aufmerksam geworden; deren Rolle (Ursprung der Vielfalt) musste dargelegt werden, wobei Darwin kaum zwischen Art und Varietät unterschied, also (im heutigen Sinne) allgemein von Populationen ausging. Im Gegensatz z. B. zur Ansicht von Lyell (Entstehung von konstanten Arten durch „schöpferische Eingriffe“), kam er 1837 nach der Bestimmung der Galápagos-Vögel (durch John Gould, 1804-1881) zur Feststellung, dass die Insel-Arten zum Teil nur unscharf charakterisierbar waren und keine deutlichen Abgrenzungen aufwiesen; dies ließ sich nicht mit der Art-Konstanz vereinen. Andererseits deutete ihre relativ geringe Verschiedenheit zur südamerikanischen Festlandsfauna auf eine geologisch junge Ausformung, wie ebenso die Verteilung nah-verwandter Arten in Südamerika auf junge evolutive Umwandlung von Arten („transmutation of species“) hinwies. Als erklärenden Mechanismus des diesbezüglichen Potentials der Populationen postulierte er eine natürliche Auslese (Selektion) aus ihren Varianten. Angesichts von Zuchtergebnissen bei Haustieren und Kulturpflanzen, bei welchen die Züchter gezielt verschiedene Varianten nutzten, setzte Darwin ab Herbst

1838 anstelle der Züchter den „Kampf ums Leben“ („struggle for life“) als Selektions-Ursache ein. Dieses Prinzip entnahm er nach der Lektüre der „Bevölkerungstheorie“ („Principle of population“, 6. Auflage 1826) von Thomas Robert Malthus (1766-1834) in Anlehnung an das dort ausgeführte „Ringens ums Dasein“ („struggle for existence“). Das Auffinden zahlreicher Rinder- und Pferde-Skelette als Folge einer rezenten Dürreperiode in Patagonien zeigten hierzu auf, dass die Tiere der Pampas-Fossilien ebenfalls durch natürliche (Umwelt-)Ereignisse, und nicht durch Erdkatastrophen (Cuvier), umgekommen sein konnten; d.h. sie fielen dann dem Kampf ums Leben zum Opfer, während verwandte Arten überlebten und ihre Nachkommen heute noch in Südamerika existieren. Als Erklärung zum Entstehen der Variabilität der Arten nahm Darwin jedoch – ähnlich wie Geoffroy St.-Hilaire – veränderte Umweltbedingungen (z. B. des Klimas) an, welche das Gleichgewicht des (perfekten) Angepasstseins aufhoben und dadurch Variabilität hervorriefen.

Darwin hatte dann 1842 seine Theorie von der natürlichen Selektion kurz (als „Sketch“) umrissen und 1844 ein Manuskript mit 230 Seiten (als „Essay“) fertig gestellt; er zögerte aber noch mit einer Veröffentlichung – dies möglicherweise hinsichtlich der Nicht-Übereinstimmung mit der Auffassung des dominierenden Ch. Lyell und nicht zuletzt wohl auch deshalb, dass er mit anderen Arbeiten beschäftigt war. Hierunter erbrachten die Untersuchungen an Cirripediern eine Hinwendung zu einem morphologischen (statt biologischen) Artbegriff. Ein weiterer Grund dürfte in dem Erscheinen des „Vestiges“-Buches von R. Chambers liegen (1844; vgl. oben); Darwin wollte die Einwände und die Kritik an dieser Evolutionstheorie berücksichtigen und seine eigenen Darlegungen diesbezüglich abstimmen und verdeutlichen; er unterschätzte aber offensichtlich die Breitenwirkung des Buches und damit die Möglichkeit, dass auch andere Forscher die Thematik aufgreifen (vgl. Wallace, Bates). Wenig später (1847) unterschied der Morphologe Richard Owen (1804-1892), welcher die fossilen Säuger der Beagle-Expedition bearbeitet hatte (1840), zweierlei Ähnlichkeiten der Merkmale: einerseits jene im Organisations-Gefüge gleich angeordneten und/oder aufgrund gleicher Entwicklungsbasis ähnlichen Merkmale als „Homologien“, welche Owen dem Archetypus zuordnete (und schon von Geoffroy St.-Hilaire als Bauplan-Kriterien herangezogen wurden), und andererseits die Ähnlichkeiten hinsichtlich gleicher Funktion ohne morphologische Übereinstimmung aber als „Analogien“. Obwohl sich Darwin mit diesem morphologischen Thema auseinandersetzte, formulierte er dann (1859) (Abb. 5) nur allgemein, dass die (homologen) Ähnlichkeiten durch den gemeinsamen Vorfahren zu erklären sind. Was ihn aber wahrscheinlich zudem zögern ließ, dürfte darin gelegen sein, dass er noch keine zufriede-

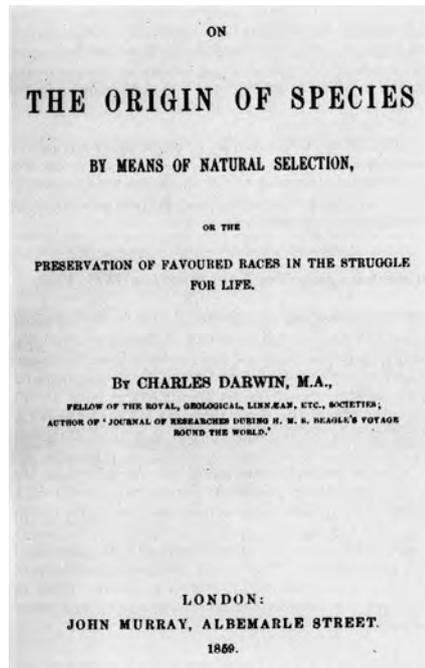


Abb. 5: Titelseite aus Ch. Darwin (1859).

den stellende Antwort auf die Frage nach dem Entstehen der Variabilität (vgl. oben) gefunden hatte. Nun reifte die Ansicht, dass die Mitglieder einer Population von sich aus dazu neigen in ihren Merkmalen zu divergieren und dass diese Verschiedenheit zum Teil vererbbar ist; dadurch sind die Varianten jeweils für verschiedene Bedingungen geeignet und können sich – jeweils vorangepasst – entsprechend vermehren (Divergenz-Prinzip).

Der weltreisende Zoologe und Sammler A. R. Wallace (vgl. oben) studierte inzwischen in Indonesien (Sunda-Inseln, Aru-Inseln) die Vielfalt der Tierwelt, u.a. der Insekten in Farbe und Gestalt, der Paradiesvögel, etc., sowie die Kulturen und Sprachen der einheimischen Bevölkerung. Bereits 1855 veröffentlichte er einen Artikel über die Entstehung neuer Arten (Annals & Magazine of Natural History 16: 184-196) dahingehend, dass er die nächstverwandten Arten mit dem gleichen oder nahe gelegenen geographischen Raum korreliert sah, und dass er – ebenfalls in Anlehnung an Th. R. Malthus – die Artspaltung durch Überleben der jeweils Tüchtigeren in räumlich getrennten Fortpflanzungsgemeinschaften annahm. Darwin reagierte auf die Veröffentlichung erst zwei Jahre später in einem Brief an Wallace, worin er dessen Ausführungen zustimmte. Inzwischen hatte auch Ch. Lyell den Artikel von Wallace kennen gelernt und bedrängte nun Darwin, dass dieser seine Vorstellungen endlich veröffentlichen solle, damit ihm Wallace nicht zuvorkomme; Darwin begann daraufhin im Mai 1856 seinen „Essay“ aktualisierend um- bzw. neu zu schreiben (unter dem Titel „Natural selection“). Im Juni 1858 erhielt Darwin jedoch von Wallace einen Brief samt einem Manuskript zur Begutachtung und Veröffentlichung („On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type“). Darin vertrat Wal-

lace die gleichartige Theorie zur Artbildung wie Darwin, und Darwin kam nun in Bedrängnis. Über Vermittlung von Lyell und des führenden Botanikers Joseph Dalton Hooker (1817-1911) wurde beschlossen den Aufsatz von Wallace zusammen mit Auszügen aus Darwins „Essay“ in der Sitzung am 1. Juli 1858 der Linnean Society in London vorzutragen. Beide Lesungen zogen jedoch weder besondere Aufmerksamkeit noch größeres Interesse nach sich, und ebenso blieb die akademische Fachwelt nach der Veröffentlichung beider Beiträge in den „Proceedings der Linnean Society“ (Zoology III: 45-62, 1858) unbeeindruckt und gelassen – sei es aus fehlendem Verständnis oder sei es aus mangelndem Interesse. Auf Drängen seiner Umgebung arbeitete Darwin fieberhaft an seinem Buch weiter und im November 1859 kam es als „Kurzfassung“ unter dem Titel „On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life“ heraus.

Mit dieser Veröffentlichung „Über die Entstehung der Arten durch natürliche Auslese“ war die Öffentlichkeit aufgerüttelt oder gar provoziert (Kirche) worden und die Fachwelt war angehalten (zustimmend oder ablehnend) Stellung nehmen. Obwohl Darwin keine transmutative (evolutive) Entwicklungsabfolge der Organismengruppen darlegte („Stammbaum“, etc.), sondern sich in seinen Ausführungen auf den Populations- und Artbereich konzentrierte, war die Deszendenz-Aussage von der gemeinsamen Abstammung aller Organismen auf den letzten Seiten des „Origin of species“-Buches deutlich. Als Reaktion zeigte sich nun in der Folge ein differenziertes Bild: Einerseits fand die Abstammungslehre ansich (Veränderlichkeit und Entstehung neuer Arten aus Vorläufer-Arten) weitgehend Zustimmung bzw. wurde zur Kenntnis genommen. Diese allgemeinere Anerkennung beruhte wohl darauf, dass Darwin eine Fülle von Belegen aus den Bereichen Biogeographie, Paläontologie, Morphologie & Entwicklung sowie Systematik brachte und die Abstammungslehre damit eine Denklösung für verschiedene Probleme in diesen unterschiedlichen Teildisziplinen bot; sie fungierte daher als integrierende Theorie. Bestätigung kam z. B. aber auch von H.W. Bates, welcher seine Forschungsergebnisse aus Südamerika bezüglich der Mimikry-Ausbildungen (1861) auf die „natürlichen Auslese“ zurückführte. Andererseits setzte demgegenüber mehr oder minder lautstarke Kritik zu Darwins verschiedenen Einzel-Erklärungen ein und solche Einwände brachten auch eine Reihe von alternativen und/oder ergänzenden Vorstellungen zur Diskussion. Unter diesen wurde die hinsichtlich geographischer Isolation begründete Migrations- oder Separations-Theorie (1868, 1870) von Moritz Wagner (1813-1887) in München der Selektion gegenübergestellt. Zudem blieben einige wesentliche Fragen offen: So war nicht zu übersehen, dass Darwin

den Artbegriff (Konstanz) auflöste, ihn aber dennoch verwendete ohne sein diesbezüglich geändertes Verständnis genauer darzulegen. Auch brachte die durch Züchtung zwar anschauliche Ausbildung von Varianten keinen einzigen Beleg, dass aus einer Variante nun eine neue Art entstanden wäre; hier musste mit der Ähnlichkeit nächstverwandter Arten im gleichen oder nahen geographischen Raum argumentiert werden (vgl. ebenso Wallace). Woraus resultiert die Vererbbarkeit von abweichenden Merkmalen (Varianten), welche ja ohne gezielte Zucht wieder verschwinden? Die Herausbildung eines neuen Merkmals (einer Variante) kann erst dann im Kampf ums Dasein selektiv vorteilhaft sein, wenn das Merkmal schon weitgehend ausgebildet ist; was bestimmt also die Herausbildung eines neuen Merkmals, wenn keine Zielgerichtetheit (Teleologie) vorliegt? Unbeantwortet blieb bis zur Entwicklung der Genetik natürlich die Frage zur Ursache des Divergenz-Prinzips („Neigung“ zur Bildung von Varianten).

Den Einwänden hinsichtlich der Vererbbarkeit von abweichenden Ausprägungen versuchte Darwin schließlich dadurch zu entgehen, dass er die Möglichkeit der Vererbung von umweltbedingt erworbenen Eigenschaften einräumte, welche er 1868 im Rahmen der zweibändigen „Variation of plants and animals“ durch die sog. Pangenesis-Hypothese zu begründen versuchte. Hiernach werden in jeder Zelle Merkmalsträger („gemmules“) produziert, welche verteilt werden und letztlich ebenso in die Keimzellen gelangen, wodurch die erworbenen Merkmale auch erblich werden können. Im Gegensatz zu manch anderen Übereinstimmungen mit der Theorie von Lamarck (Art-Umwandlung, erbliche Variationen) brachte ihm dieser Rückgriff auf Lamarck (vgl. p. 11) Kritik aus den eigenen Reihen ein. 1871 kam dann Darwins drittes einschlägiges Buch „The descent of man, and selection in relation to sex“ heraus („Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl“), dessen Gedankengut wie beim „Origin of species“ teilweise ebenfalls schon bis 1838 zurückreichte.

Mit Ausnahme des pangenetischen Erklärungsversuches (1868) verhielt sich Darwin gegenüber den Einwänden gegen seine Theorie jedoch passiv. Für ihn übernahmen vornehmlich Ch. Wallace und Thomas Henry Huxley (1825-1895) die Aufgaben der Darlegung, Verteidigung und wissenschaftlichen Durchsetzung. Th. Huxley, „Darwins Bulldogge“, welcher schon 1860 in Oxford schlagfertig gegen Bischof Wilberforce in Sache Affen-Ahnen aufgetreten war, brachte in vergleichend-anatomischen und in systematischen Arbeiten stammesgeschichtliche Vorstellungen ein. Wallace, welcher seine zoogeographischen Ergebnisse mit der Selektionstheorie verband und 1876 heraus brachte (vgl. die „Wallace-Linie“ in Indonesien als Faunengren-

ze), veröffentlichte nach Darwins Tod (1882) auch ein Buch mit dem neuen Begriff „Darwinismus“ (1889). Allerdings wurde darin Darwins Werk auf die Selektionstheorie reduziert, sodass sich demgegenüber andere Darwin-Verfechter wie Ernst Haeckel oder Ludwig Plate (1862-1937) als „Alt-Darwinisten“ bezeichneten.

Ernst Haeckel (1834-1919) in Jena brachte in seiner „Generellen Morphologie“ (1866) zunächst nicht nur einen Gesamtentwurf für die Disziplinen der Biologie mit entsprechender Charakterisierung samt teilweise neuer Benennung (Ontogenie, Phylogenie, Ökologie) und gliederte die Organismen neu in genealogische Großgruppen oder „Phyla“, welche nur zum Teil an Cuvier angelehnt waren; besondere Bedeutung maß er hierbei den Entwicklungsstadien als Zuordnungskriterium bei. Er stellte auch das schon bei Geoffroy St.-Hilaire (1822/1825) für die Wirbeltiere anklingende und 1864 von dem in Brasilien lebenden deutschen Zoologen Fritz Müller (1821-1897) vorformulierte „Biogenetische Grundgesetz“ (1866/1872) auf: Die Ontogenie stelle eine geraffte Wiederholung der Phylogenie dar, abzüglich der späteren Abweichungen (Kaenogenesen; 1875); im Zuge dessen entwickelte er auch die Gastraea-Theorie (1872-1877). Zudem setzte Haeckel in graphische Stammbaum-Schemata um, was Darwin als Entwicklungsabfolge der Organismengruppen aus einem gemeinsamen Ursprung nur angedacht haben dürfte; Haeckel unterstrich hiermit optisch wirksam die Aussage der Abstammungslehre.

Der Neodarwinismus und die Synthese

Nach den Befruchtungs-Experimenten (1777-1780) des italienischen Abtes Lazzaro Spallanzani (1729-1799) an Fröschen konnte 1875 erstmals sowohl bei Tieren durch Oscar Hertwig (1849-1922) wie bei Pflanzen durch Eduard Strasburger (1844-1912), beide in Jena, die Befruchtung beobachtet werden, und Eduard van Beneden in Leiden (1846-1910) hatte 1884 auch den Befruchtungsvorgang mit Chromosomenteilung, Gleichwertigkeit der Gameten und Kernverschmelzung festgestellt (wobei die Bezeichnung „Chromosom“ erst 1888 geprägt wurde). Dadurch trat die Bedeutung der Gameten-Zellkerne für die Fortpflanzung verstärkt hervor. Knapp danach (1885) erschien „Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung“ von August Weismann (1834-1914) (Abb. 6) in Freiburg, welche dann im Buch „Das Keimplasma: Eine Theorie der Vererbung“ (1892) erweitert ausgeführt wurde. Weismann unterschied hierbei scharf zwischen Keimzellen und somatischen Zellen, und er negierte den direkten Einfluss vom Soma auf das Keimplasma, d.h. von Umwelt-Einflüssen auf das Erbgut (Ablehnung der Theorien von Lamarck und St.-Hilaire). Erbliche Variabilität entstehe im Rah-



Abb. 6: Portrait August Weismann (1834-1914).

men der Vereinigung (Amphimixis; Rekombination) der elterlichen Keimplasmen, welche kleine und kleinste Partikel enthalten (vgl. Chromosomen), die zum Teil für die Weitergabe bestimmt seien (Erbfolge), zum anderen die Ausdifferenzierung des Organismus durchführen. Weismann spekulierte hierzu mit interzellulären Faktoren, welche auf die Partikel einwirken, wodurch es zu erblichen individuellen Varianten komme, die „unbewusst“ ausgewählt würden (vgl. Selektion durch Zufall). Diese Interpretation wurde von Weismanns Kritikern als Neodarwinismus bezeichnet, welchem parallel dazu der Neolamarckismus gegenüber stand (vgl. auch C. Naegeli, unten). Dieser war zunächst durch den englischen Sozialphilosophen Herbert Spencer (1820-1903) mit Streitschriften gegen Weismann vertreten (1893) und argumentierte mit Telegonie (Einfluss von früheren Begattungen auf die Nachkommenschaft späterer Begattungen). Spencer vertrat vordem selbst Selektions-Ideen und prägte das „survival of the fittest“ (Überleben des Angepasstesten, 1864) statt „natural selection“ (natürliche Auslese), was von Darwin dann übernommen wurde (5. Auflage, 1869); Spencer übertrug dieses Prinzip des Überlebens der Tauglichsten im Kampf ums Dasein auch auf die menschliche Gesellschaft (1884; Sozialdarwinismus). Weismanns Theorie und seine Anerkennung der Auslese als einzigen wesentlichen Faktor brachte mit sich, dass sich die Evolutionsbiologen mit der Frage der Vererbung erworbener Eigenschaften auseinandersetzen mussten und von Weismanns Gegner Belegbarkeit ihrer Ideen abverlangten; dadurch standen in den anschließenden Jahrzehnten verschiedenste genetische Untersuchungen im Vordergrund.

Inzwischen hatte sich in Brünn (Brno) der Augustiner-Mönch Gregor Johann Mendel (1822-1884) (Abb. 7), angeregt durch die väterliche Obstbaum-Kultivierung und den Besuch der Vorlesungen von Prof. Franz Unger (vgl. oben) während des Lehramtsstudiums in Wien, ab 1853 mit dem Fragenkomplex der Hybridisierung beschäftigt. Er züchtete im Kloster zunächst Mäuse

Abb. 7: Portrait Gregor J. Mendel (1822-1884).



und ab 1854 Erbsen um die gezielte Weitergabe von Merkmalen auf die Nachkommen zu entschlüsseln. Nach dem Misserfolg bei der (2.) Lehramtsprüfung (3. Mai 1856), war für Mendel die Berufswahl Gymnasial-Lehrer für Naturgeschichte & Physik zu werden versperrt und so konnte er sich nun intensiv der Erbsenzucht widmen (besonders der Saaterbse *Pisum sativum* LINNAEUS). Bis 1863 führte er aufwändige Kreuzungen von Varietäten durch, wobei Mendel sich – entgegen früheren Züchtern – nicht auf die Gesamtheit der Pflanzen, sondern auf ausgewählte Merkmale der Pflanzen (z. B. hochwüchsig : kurz) und der Samen (z. B. Erbsenrund : runzelig) konzentrierte, welche er anhand der 1855 abgeschlossenen Voruntersuchungen als geeignet festgestellt hatte. Die Anfangskreuzungen betrafen jeweils ein Merkmalspaar (monohybrid), ab 1860 unternahm Mendel Kreuzungen mit zwei Merkmalspaaren (dihybrid), ab 1862 führte er auch Trihybrid-Kreuzungen und Rückkreuzungen durch. Bei der Auswertung der Kreuzungsergebnisse von über 11 000 Pflanzen wendete Mendel nun (erstmalig) ein statistisches Vorgehen an und setzte das Aufscheinen der Merkmale in den Nachkommen in gegenseitige Beziehung (Kombinatorik). Hierbei ergab sich zunächst, dass „dominierende“ und „rezessive“ Merkmale vorhanden waren. Hinsichtlich der sichtbaren Ausprägung der vererbten Merkmale zueinander zeigten sich daraus bei den Nachkommen bestimmte Zahlenverhältnisse, welche als „Mendelsche Erbgeregeln“ bekannt wurden. G. Mendel konnte mit seinen Versuchen hierbei belegen, dass jedes Merkmal = jeder Erbfaktor (seit 1909 als „Gen“ bezeichnet) eines Paares (Allele auf homologen Chromosomen) unabhängig weitergegeben wird (sofern jedes Allel einzeln – und nicht mit einem anderen Erbmerkmal/Gen gekoppelt – auf einem Chromosom liegt); auch wenn das Merkmal äußerlich (im Phänotyp) nicht ausgeprägt ist, liegt es im Erbgut (im Genotyp) vor.

Wie bekannt, blieben Mendels 1865 vorgetragene und 1866 in den „Verhandlungen des Naturforschenden

Vereines Brünn“ veröffentlichten Ergebnisse ohne Beachtung (auch bei Ch. Darwin wurde ein nicht aufgeschnittener Separatdruck gefunden), bzw. stießen gemäß Korrespondenz bei dem bekannten Botaniker Carl Wilhelm v. Naegeli (1817-1891) in München auf Unverständnis. Naegeli hatte sich mit Pflanzen-Embryologie befasst, wobei er den ontogenetischen Ablauf 1844 einem Vervollkommnungs-Trieb zugeschrieben hatte (vgl. Lamarck). Seine anschließenden Untersuchungen und Kreuzungsversuche von Arten (Bastarde, die gegenüber Mendels Varianten kaum Merkmals-Aufspaltungen zeigen) brachten Naegeli schließlich zur ziemlich spekulativen „Idioplasma“-Theorie („Theorie der Abstammungslehre“, 1884), wonach der erbliche Anteil („Idioplasma“) der Molekülgruppen („Micellen“) des Ei-Protoplastas durch eine „innere Kraft“ umgebildet werde. Demgegenüber wies jedoch Wilhelm Olbers Focke (1834-1922), Arzt in Bremen, in dem 1881 veröffentlichtem Buch „Die Pflanzen-Mischlinge“ auf Mendels Experimente hin, wodurch verschiedene Pflanzenzüchter aufmerksam wurden. Hervorzuheben ist hierunter Carl Erich Correns (1864-1933), welcher in den 1890er Jahren in Tübingen Kreuzungsexperimente an Maispflanzen durchführte und seine Ergebnisse in unmittelbarem Zusammenhang mit Mendels Untersuchungen im „Bericht der Deutschen Botanischen Gesellschaft“ Bd. 18 (1900) veröffentlichte. Er ordnete und ergänzte Mendels Befunde, formulierte die „Mendelschen Regeln“, und kann als wahrer „Wiederentdecker“ von Mendels Arbeiten gelten. Carl Correns und der Engländer William Bateson (1861-1926) brachten in der Folge Gregor J. Mendel und seine Kreuzungsversuche auch ins allgemeine Bewusstsein der Wissenschaft (wobei Bateson 1903 etliche Begriffe und 1907 auch die Bezeichnung „Genetik“ einführte). Erich Tschermak v. Seisenegg (1871-1962) in Wien experimentierte wie Mendel an Erbsen und publizierte im gleichen Bericht-Band 18 der Dtsch. Botanischen Gesellschaft (1900). Er erhielt für die zweite Kreuzungs-Generation bei dominantem Erbgang wie Mendel im Phänotyp das Verhältnis von 3 : 1, doch waren die weiteren Ergebnisse unklar. Hugo de Vries (1848-1935) in Amsterdam, ebenfalls als „Wiederentdecker“ genannt, wies in seinem Artikel im selben Band 18 (1900) allein in einer Fußnote auf Mendel hin; obwohl auch de Vries bei Bohnen das 3 : 1 Phänotyp-Verhältnis feststellte, lehnte er wenig später Mendels Erbgeregeln ab. Das Auffinden einer plötzlich gebildeten Varietät bei der Nachtkerze führte de Vries auf eine spontane „Mutation“ zurück und in seiner „Mutationstheorie“ (1901-1903) unterstrich de Vries die Möglichkeit der sprunghaften Artenstehung ohne Selektion. Im zoologischen Bereich brachte einerseits Bateson (1900) Ergebnisse bei Hühnerrassen, wie andererseits bereits Wilhelm Johann Haake (1855-1912) in Darm-

stadt ab 1893 zur Widerlegung der Keimplasma-Theorie von Weismann Mäuse züchtete und die Dominanz der grauen Farbe entsprechend der Spaltungsregel 3 : 1 feststellte (1897). Lucien Cuénot (1866-1951) in Nancy, welcher ab 1898 Kreuzungsversuche an Mäusen zur Widerlegung von Telegonie durchführte (vgl. H. Spencer), konnte Haakes Ergebnis 1902-1905 absichern.

Die anschließende Periode stand daher vornehmlich im Zeichen von verschiedenen Arbeiten zur Tragweite der Erbgelien in Verbindung mit den cytologischen Ergebnissen einerseits (z. B. 1903 die Halbierung des Chromosomensatzes während der Reduktionsteilung durch Theodor Boveri, 1862-1915) und andererseits zur Auswirkung der Mutationstheorie; beides wurde mitunter, so von W. Bateson (1905), als nicht vereinbar mit dem Darwinismus gesehen. In Hinsicht auf Darwins Selektionstheorie war hierbei aber z. B. von Bedeutung, dass in den Keimzellen beider Geschlechter homologe Chromosomen festgestellt wurden, welche durch sexuelle Reproduktion im Rahmen einer Population vielfältige Möglichkeiten der Neukombination ermöglichen (Rekombination). In diesem Sinne schränkte auch William Ernest Castle (1867-1962) in Berkeley/Kalifornien anhand seiner eigenen Züchtungen an Ratten die Gültigkeit der Mutationstheorie ein („Heredity in relation to evolution and animal breeding“, 1911) und hob die Vielfalt der Variationen in einer Fortpflanzungsgemeinschaft hervor, worauf die Selektion einwirken kann. Mit den Experimenten von Thomas Hunt Morgan (1866-1945) an der Columbia Universität in New York begann ab 1907 durch die cytologischen und populationsgenetischen Untersuchungen an der Tau- oder Fruchtfliege *Drosophila melanogaster* MEIGEN der Durchbruch der genetischen Forschung. Nicht nur konnten bereits 1911 Mutationen bestätigt, sondern 1919 zusätzliche Vererbungsregeln aufgestellt werden (lineare Anordnung der Gene, Genkoppelung, Genaustausch durch „crossing over“); hinzu kamen weitere Erkenntnisse wie geschlechtsgebundene Vererbung u.a.m. Schließlich wurde 1925 auch die Vereinbarkeit der Mendelschen Regeln mit der Selektions-Theorie einbezogen („Evolution and Genetics“) und von Morgan eine zusammenfassende Gentheorie aufgestellt („The Theory of the gene“, 1926).

Trotz dieser Annäherung (Morgan 1925) blieben unter den Evolutionisten zwei Richtungen bestehen: Auf der einen Seite die Organismiker, welche die Fragen nach dem Ursprung und der Radiation der Organismen sowie nach den Ursachen der Vielfalt beschäftigten und eine allmähliche Evolution durch Auslese im Rahmen von Populationen und hierarchischen Taxa vertraten. Demgegenüber die von ihrer Objektivität überzeugten, physikalisch-experimentell arbeitenden Genetiker, welche

sich auf Genhäufigkeit, Genmerkmale sowie deren Veränderungen im Rahmen des Genbestandes konzentrierten; sie sahen, allen voran die pragmatischen Mendelisten, in den Rekombinationen wie Mutationen (neue Allele) die wesentlichen Faktoren für Variation und (sprunghafte) Artbildung (Evolution durch Mutationsdruck). Parallel dazu formierten sich experimentell arbeitende Organismiker (Entwicklungs-Physiologen) um den Fragenkomplex der indirekten Vererbung, besonders wenn die Selektionstheorie keine Erklärung bot; hierbei wurde zum Teil auf Darwins Pangenesis-Hypothese, zum anderen direkt auf Lamarck zurückgegriffen (Neo-Lamarckismus). So behandelten die Veröffentlichungen 1918 von Ross Granville Harrison (1870-1959) an der Yale Universität (New Haven/Connecticut), 1907-1925 von Paul Kammerer (1880-1926) in Wien und 1927 vom Engländer William MacDougall (1871-1938) an der Harvard-Universität (Cambridge/ Massachusetts) die Vererbung erworbener Merkmale; allerdings konnten die Ergebnisse späteren Nachprüfungen nicht standhalten. Im Falle Kammerer, welcher u.a. Brunftschwien an der Geburtshelfer-Kröte (*Alytes obstetricans* WAGLER) herauszüchtete und öffentlich der Fälschung bezichtigt wurde (P. Kammerer beging am 23. Sept. 1926 Selbstmord), ist jedoch hervorzuheben, dass er selbst bereits 1918, ebenso 1924 (englisch) bzw. 1925 (deutsch), die genannten Schwien als Atavismus bezeichnete. Inzwischen war in der Sowjetunion von der Akademie 1925 die Genetik als nicht vereinbar mit dem Marxismus erklärt worden; hingegen wurde die lamarckistische „Milieuthese“ betont, welche von dem erfolgreichen Obstzüchter Iwan Wladimirowitsch Mitschurin (1855-1935) breitenwirksam vertreten wurde. In diesem Sinne einen würdigen Nachfolger zu finden hatte daher P. Kammerer Anfang 1926 einen Ruf an den Pawlow-Lehrstuhl in Moskau erhalten. Nun konnte der ukrainisch-russische Botaniker Trofim Denisowitsch Lysenko (1898-1976) aufrücken, welcher als wissenschaftlicher Leiter für Genetik und Züchtung 1929-1938 in Odessa und dann in Moskau als letzter bedeutender (staatsideologisch gestützter) Neo-Lamarckist die führende Rolle übernahm.

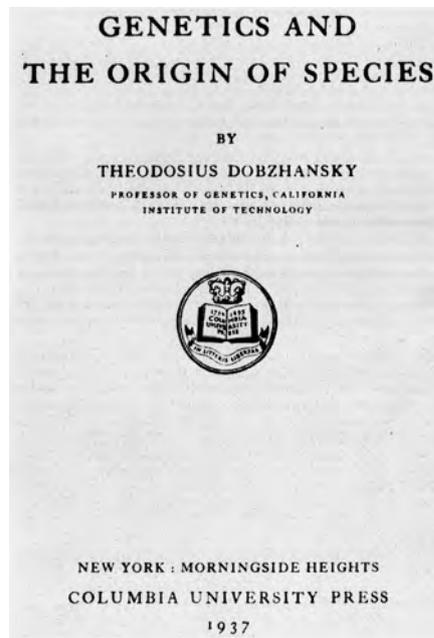
Eine wirkliche Annäherung der beiden Lager unter den Evolutionisten (Genetiker, Organismiker) erfolgte erst unter dem Eindruck der Ergebnisse in der Populationsgenetik. Die mathematisch-statistischen Untersuchungen von Selektions-Auswirkungen durch den U.S. amerikanischen Tierzüchter Sewall Wright (1889-1988) aus 1921 und 1931 mit Darlegung der „genetischen Drift“ und durch den englischen Biometriker Ronald Aylmer Fisher (1890-1962) aus 1928 und 1930 hinsichtlich Dominanz und Ausbreitungsrate von Genen hatten hierzu richtungsgebenden Anteil. Parallel dazu stellte der russische Entomologe Sergei Sergejewitsch Chetverikov (1880-1959) Untersuchungen bei *Droso-*

Abb. 8: Portrait Theodosius Dobzhansky (1900-1975).



phila über Mutanten, Heterozygotie und die Wechselwirkung der Gene an (1926 zusammengefasst); er stellte hierbei auch fest, dass rezessive heterozygote Mutanten lange in der Population verborgen bleiben können (was durch die schon 1908 bzw. 1909 durchgeführten mathematischen Berechnungen, dass rezessive Anlagen im Erbgang nicht verschwinden, bestätigt wurde: Hardy-Weinberg Gesetz, 1943). Auf der Basis dieser Ergebnisse und weiterer populationsgenetischer Untersuchungen vollzog nun 1937 der russische Zoologe und Genetiker Theodosius Dobzhansky (1900-1975) (Abb. 8) einen Brückenschlag zwischen Genetikern und Organismikern und leitete damit eine Synthese ein. Th. Dobzhansky hatte zunächst als Zoologe in Kiew gearbeitet und begann 1924 in Leningrad (St. Petersburg) Studien an *Drosophila*, welche er nach seiner Emigration 1929 in Pasadena/Kalifornien (wo seit 1928 Th. H. Morgan wirkte) fortsetzte; ab 1940 war Dobzhansky Zoologie-Professor in New York. In seinem ausschlaggebenden Buch (Abb. 9) „Genetics and the origin of spe-

Abb. 9: Titelseite Th. Dobzhansky 1937.



cies“ (1937; „Die genetischen Grundlagen der Artbildung“, 1939) verband er die umfangreichen Befunde zur organischen Vielgestaltigkeit mit der Cytogenetik sowie Populationsgenetik, behandelte u.a. die Selektion wie die Isolationsmechanismen (bes. die reproduktive Isolation), und definierte die Arten als natürliche Einheiten. Damit traten wie bei Darwin die Arten wieder in den Mittelpunkt des Evolutionsprozesses, deren biologische Differenzierung und taxonomisch-systematische Abgrenzung 1942 von Ernst Mayr (1904-2005) im Sinne des „biologischen“ Artkonzeptes als fortpflanzungsmäßig isolierte Gruppen von Populationen dargestellt wurde (Systematics and the origin of species“); der deutsche Ornithologe und Systematiker E. Mayr lebte seit 1931 in den USA (ab 1955 Professor an der Harvard University, Cambridge/Mass.) und veröffentlichte 1963 zudem „Animal species and Evolution“ („Artbegriff und Evolution“, 1967). Ebenso 1942 erschien von dem Engländer Julian Huxley (1887-1975) die Abhandlung „Evolution, the modern synthesis“, womit der Begriff „Synthetische Theorie der Evolution“ eingeführt wurde. In die gleiche Richtung zielte die Überbrückung des Gegensatzes der schrittweisen Artbildung (Mikroevolution) zur Saltation (Makroevolution), welche letztere von vielen Paläontologen hinsichtlich der stratigraphischen Befunde vertreten wurde: Der U.S.-amerikanische Paläontologe George Gaylord Simpson (1902-1984) brachte 1944 „Tempo and mode in evolution“ („Zeitmaße und Ablaufformen der Evolution“, 1951) und 1949 „The meaning of evolution“ heraus, der Zoologe Bernhard Rensch (1900-1990) in Münster/Westfalen folgte 1947 und publizierte „Neuere Probleme der Abstammungslehre – die transspezifische Evolution“.

Die „Synthese“ der Standpunkte nach dem 2. Weltkrieg, welche weitgehend erfolgreich angenommen wurde, brachte die Übereinstimmung hinsichtlich der Allmählichkeit der Evolution, der wesentlichen Bedeutung der natürlichen Selektion und des Ursprungs der Vielfalt auf der Basis des Populationskonzeptes. Hinzu kam die mit Annahme der natürlichen Auslese ohnehin obsoletere Vorstellung einer finalistischen Vervollkommnung (Zielgerichtetheit, Teleologie, Orthogenese) und die zusätzliche Widerlegung solcher geradliniger oder orthogenetischer, zweckgerichteter Vorgänge durch G.G. Simpson („The major features of evolution“, 1953); damit erfolgte auch an die 1955 erschienene, teleologische Darstellung „Le phénomène humain“ („Der Mensch im Kosmos“, 1959) des Jesuiten und Paläontologen Pierre Teilhard de Chardin (1881-1955) eine vorweggenommene Absage. Trotz des Erreichten blieben selbstredend jedoch noch weitere offene Fragen und mit der Zunahme der Kenntnisse von Zusammenhängen entstanden neue, erklärungsbedürftige Einzelheiten. Bereits 1953 folgte die systemtheoretische Abhandlung zur organis-

mischen Biologie anhand der „Biophysik des Fließgleichgewichtes“ des ab 1949 in Kanada wirkenden Österreicher Ludwig v. Bertalanffy (1901-1972); dies bezog sich auch auf die selbstregulierenden Ökosysteme, welche in seiner „General systems theory“ (1969) einbezogen sind. Das zufällige In-Existenz-Treten einer Veränderung (einer neuen Organisations- und/oder Funktionsform) durch Wechselwirkung oder Zusammenschluss von Systemen wurde 1973 von Konrad Lorenz (1903-1989) als „Fulguration“ bezeichnet. Dieser Vorgang wird heute in verschiedenen Bereichen einschließlich der biologischen Ebene als „Selbstorganisation komplexer Systeme“ verstanden, als ungerichteter dynamischer Prozess für neue Ordnungszustände.

Die evolutive Tragweite zufälliger Veränderungen im Erbgefüge (Mutationen) war hinsichtlich der Auswirkungen zunächst vorwiegend als schädlich (nachteilig bis letal, „negativ“) oder als günstig (vorteilhaft, „positiv“) beurteilt worden (Mayr 1963/1967). Durch die ab 1968 dargelegten Analysen des japanischen Populationsgenetikers Motoo Kimura (1924-1994) wurde demgegenüber hervorgehoben, dass – wie schon von S. Chetverikov angedeutet (vgl. oben) – häufig sog. neutrale Mutationen erfolgen, welche ohne ersichtliche Auswirkung im Erbgang mitgeschleppt werden („The neutral theory of molecular evolution, 1983). Solche neutrale Mutationen können jedoch Eigenschaften betreffen, welche sich bei Umwelt-Veränderungen günstig = prae-adaptiv/prae-disponiert auswirken (z.B. DDT-Resistenz/Immunität von Malaria übertragenden Mücken in Florida Ende der 1940er Jahre). Die Zufallsverteilung von Erbmerkmalen war ja weitgehend bekannt und bezog sich darauf, wie die Rekombination (mit „Crossing over“) bei der mitotischen 1. Teilung und wie die Weitergabe auf die vier haploiden Tochterzellen während der 2. (Reduktions-)Teilung oder Meiose erfolgt, welches der vier potentiellen Eier sich tatsächlich entwickelt (und nicht zum Richtungkörper wird), welches der zahlreichen Spermien zur Befruchtung gelangt, u.a.m.. Die Relation von Selektion und Zufallsereignissen (stochastische Ergebnisse) für die Variabilität des Lebens ist allerdings noch nicht aufgedeckt. Die Untersuchungen des französischen Molekularbiologen Jacques Monod (1910-1976) am Coli-Bakterium (*Escherichia coli* (MIGULA)) führten bei der Eiweißsynthese zur Aufdeckung von Regulationsmechanismen durch Struktur- und Regulator-Gene (Schalt-Gene), was ihn hinsichtlich der Komplexität der Vorgänge in der Folge (1970) zur besonderen Betonung des Zufalls bei evolutiven Neuerungen führte („Le Hasard et la nécessité“; „Zufall und Notwendigkeit“, 1971). Inzwischen konnte der Biochemiker Manfred Eigen (*1927) aufzeigen, dass Evolution bereits auf molekularer Ebene existiert (1971, 1987). Verschiedene seitdem festgestellte Regulator-

Gene erwiesen sich von übergeordneter Ausprägungsbedeutung, so wie die Hox-Gene für räumliche Anordnungen im Körper-Bauplan. Einerseits wird durch Abfolge mehrerer Regulator-Gene (Kaskade) eine Hierarchie sichtbar, wie andererseits durch pleiotrope Struktur-Gene (für mehrere Merkmale des Phänotyps kodierende Gene) die einengende Kanalisierung („constraints“) verständlich wird, welche Orthogenese vor-täuscht.

Nachwort

Die biologische Theorie der Evolution ist inzwischen zunehmend bestätigt und prinzipiell weitgehend anerkannt. Als diesseitig-materielle wissenschaftliche Theorie ist sie überprüfbar und wird in Teilbereichen laufend verbessert und/oder korrigiert; damit ist sie auch grundsätzlich falsifizierbar. Im frühen Stadium (Lamarck, Darwin) zunächst eine noch umstrittene Theorie gegenüber dem Glauben an Schöpfung (Kreationismus), zeigt der inzwischen umfangreiche, hohe Erklärungswert anhand der Übereinstimmung mit den durch die Forschung vielseitig aufgedeckten Tatsachen auf, dass die Theorie zum biologischen Evolutionsgeschehen weitgehend die Realität widerspiegelt. Biologische Evolution ist also der Prozess, dass im Laufe der Generationenabfolge die Nachfahren einer Fortpflanzungsgemeinschaft andersartiger werden. Dieser Vorgang ist dadurch bedingt, dass sich in Gameten und Knospen durch zufällige Veränderungen (Mutationen) der Erbträger, durch zufällig unterschiedliche Verteilung der Erbanlagen, sowie (bei sexueller Fortpflanzung) durch deren zufällige Rekombination und durch die Zufälligkeit bei der Befruchtung eine genetische Variabilität (Vielfalt) in der Nachkommenschaft ergibt, woraus die Umwelt hinsichtlich Angepasstsein und die geschlechtliche Zuchtwahl durch eine optimierende Auslese (Selektion) Änderungen im Gen-Bestand der Populationen bewirkt.

Diese wissenschaftlichen Ergebnisse sind in ihrer Bedeutung mitunter jedoch schwer nachvollziehbar und die häufigsten Probleme treten im Zusammenhang mit zielgerichtetem (teleologischem, orthogenetischem) Zweckdenken auf: Hinsichtlich beobachteter Eigenschaften oder festgestellter Merkmale ergeben sich aus dem menschlichen Selbstbewusstsein (Anthropozentrismus) entsprechende Fragen nach dem Sinn und Wert der Abläufe in der Natur, nach dem Wozu und dem Warum. Von der Existenzfrage (Sinn des Lebens) bis zu einfachsten Aussagen wie z. B. „Alles in der Natur hat (doch) seinen Sinn“ oder „die lästigen Mücken sind als Nahrung für die Schwalben da“ durchzieht eine zielgerichtete Kausalität weite Bereiche von Lösungsversuchen. Dies erweist sich besonders im religiösen Rahmen

verankert. Widerstand gegen das aufgedeckte Evolutionsgeschehen kommt daher naturgemäß aus diesen Kreisen, welche in Stammesmythen oder in ihrer Glaubenslehre Schöpfungsberichte enthalten. Von den „Zeugen Jehovas“ bis zu den Vertretern der „Intelligent Design“-Bewegung (USA) wird weiterhin der Glaube an einen Schöpfer und/oder göttlichen Lenker bzw. an transzendente Faktoren vertreten (Kreationismus) und die ungerichtete biologische Evolution in Abrede gestellt: *„Die Evolution im Sinn einer gemeinsamen Abstammung (aller Lebewesen) kann wahr sein, aber die Evolution im neodarwinistischen Sinn – ein zielloser, ungeplanter Vorgang zufälliger Veränderung und natürlicher Selektion – ist es nicht.“* – *„Wir glauben, dass Gott die Welt nach seiner Weisheit erschaffen hat. Sie ist nicht das Ergebnis irgendeiner Notwendigkeit, eines blinden Schicksals oder eines Zufalls.“* (Christoph Kardinal Schönborn/Wien vom 7. Juli 2005 in New York, laut „Kathpress“ vom 11.7.05). Die „Intelligent Design“-Bewegung bemüht sich hierbei die Einbindung transzendenter Faktoren als Wissenschaft darzustellen und sie dem wissenschaftlich fundierten Ergebnis der Evolutionsforschung (Vorgang aus Zufälligkeiten und Auslese) gleichberechtigt gegenüber zu stellen.

Zusammenfassung

Der Beitrag bringt einen Abriss zur Entwicklung des Evolutionsdenkens in den Naturwissenschaften bzw. in der Folge in der organismischen Welt (Biologie). Es wird aufgezeigt, dass die verschiedenen Ansätze zur Überwindung von statischer Existenz (Schöpfung, Urzeugung, Konstanz, Kreationismus) gegenüber einer Veränderlichkeit (Umwandlung, kontinuierliche Entwicklung, Evolution) erst zu Beginn des 19. Jahrhunderts zu einer allgemeinen Evolutionstheorie führten (LAMARCK 1809). Die Annahme, dass die evolutive Umwandlung von Populations-Varianten anhand von Auslese (Selektion) im Rahmen des „Kampfes ums Dasein“ erfolgt, führte zur Deszendenz-Vorstellung mit gemeinsamer Abstammung aller Organismen (DARWIN 1859). In der Folge konnte die genetische Forschung die Ursachen für die Variabilität des Erbgutes aufdecken (Mutation, Zufallsverteilung, Rekombination), was jedoch zunächst eine Sprunghaftigkeit der Evolution durch Mutationsdruck hervorheben ließ. Erst populationsgenetische Ergebnisse führten zu einer Überbrückung der verschiedenen Standpunkte (DOBZHANSKY 1937) und letztlich zu einer Übereinstimmung hinsichtlich der natürlichen Selektion im Rahmen des Populationskonzeptes und der Allmählichkeit der Evolution ohne Zielgerichtetheit.

Literatur

- BURKHARDT R.W. (1977): The spirit of system: Lamarck and evolutionary biology. — Harvard Univ. Press, Cambridge (Mass.): 1-285.
- CAPELLE W. (Hrsg.) (1968): Die Vorsokratiker. — Kröners Taschenausgabe 119. A. Kröner, Stuttgart: 1-503.
- DARWIN Ch. (1872): The Origin of Species. — Nachdruck der 6. Auflage (Hrsg. G.G. SIMPSON), Collier-Macmillan, New York; 7. Aufl. 1974: 1-512.
- HOSSFELD U. (1998): Die Entstehung der modernen Synthese im deutschen Sprachraum. — Stapfia **56**: 185-226.
- JAHN I., LÖTHER R. & K. SENGLAUB (1982): Geschichte der Biologie. — VEB G. Fischer-Verlag, Jena: 1-859.
- JAHN I. (1990): Grundzüge der Biologiegeschichte. — UTB-Taschenbücher 1534 (G. Fischer, Jena): 1-507.
- JANNING W. & E. KNUST (2004): Genetik. — Georg Thieme Verlag, Stuttgart: 1-472.
- LAMARCK J.-B. de Monet, Chevalier de (1809): Philosophie zoologique. 2 Vols (422 & 450 pp.), ed. Dentu, Paris. (dtsh: Zoologische Philosophie. Oswalds Klassiker Bd. **277** (2002): 1-628.
- LEFÈVRE W. (1984): Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie. — Ullstein-Buch Nr. 35186. Ullstein, Frankfurt/Main: 1-293.
- LORENZ K. (1973): Die Rückseite des Spiegels. — Piper & Co., München: 1-338.
- MAINZER K. (1997): Komplexität in der Natur. — Nova Acta Leopoldina NF 76 (303): 165-189.
- MAYR E. (1967): Artbegriff und Evolution. — PareyVerlag, Hamburg & Berlin: 1-617.
- MAYR E. (1984): Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. — Springer-Verlag, Berlin: 1-766.
- MEYER S.C. (2004): The origin of biological information and the higher taxonomic categories. — Proceedings of the biological Society of Washington, 117(2): 213-239.
- MÜHLESTEIN H. (1957): Die verhüllten Götter. — Verlag Kurt Desch, Wien/München/Basel: 1-452.
- RENSCH B. (1972): Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. — 3. Aufl.; F. Enke Verlag, Stuttgart: 1-468.
- RIEDL R. (2003): Riedls Kulturgeschichte der Evolutionstheorie. — Springer-Verlag, Berlin Heidelberg: 1-236.
- SALVINI-PLAWEN L. (2003): Gregor Johann Mendel (1822-1884) – ein biographischer Streifzug. — In: ANGETTER D. & J. SEIDL (Hrsg.), Glückliche, wer den Grund der Dinge zu erkennen vermag (Österreichische Mediziner, Naturwissenschaftler und Techniker im 19. und 20. Jahrhundert); Peter Lang GmbH, Frankfurt: 73-98.
- SCHÖNBERGER O. (Hrsg.; 2001): Physiologus. — Universal-Bibliothek Nr. 18124. Philipp Reclam jun. GmbH & Co., Stuttgart: 1-165.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Mag. Dr. Luitfried SALVINI-PLAWEN
 Universität Wien, Zentrum für Zoologie
 Althanstraße 14
 1090 Wien, Austria
 E-Mail: luitfried.salvini-plawen@univie.ac.at

Ana- und Kladogenese, Mikro- und Makroevolution – Einige Ausführungen zum Problem der Benennung

M. GUTMANN, M. GUDO & T. SYED

Vorbemerkung

In diesem Band ist vom gleichen Autorenteam ausgeführt worden, dass sich eine auf den ersten Blick begrüßenswerte Gleichheit konstruktionsmorphologischer und molekular-kladistischer Großphylogenen ergibt (wir verwenden hier nur den Ausdruck „kladistisch“ im Wissen um die Differenziertheit des Methodentypus im einzelnen). Wir deuteten dort bereits an, dass diese „Gleichheit“ der Ergebnisse aus methodologischer Betrachtungsweise heraus nicht ganz so unzweifelhaft sein könnte, wie es auf den ersten Blick scheint – es ergibt sich vielmehr ein eigentümliches Patt:

1. Man könnte die Identität der Ergebnisse als Bestätigung für eine konstruktionsmorphologisch-systematische Einteilung des Tierreiches ansehen, d. h. als repräsentativ für ein „natürliches System“; dann müssen die morphologischen Datensätze der nicht-konstruktionsmorphologischen Positionen (die nicht selten in einem direkten Gegensatz zur Konstruktionsmorphologie standen) als unzureichend oder „unpassend“ verstanden werden. Der Gegensatz liefe dann quer durch die Kladistik, indem die genetischen Merkmale als „passend“ ausgewiesen wären und mit der Alternative zur *kladistisch-morphologischen* Betrachtung, der *konstruktionsmorphologischen* übereinstimmen.

Als Alternative ergibt sich:

2. Die Übereinstimmung der Ergebnisse ist eine rein zufällige und kann damit nicht als Nachweis eines „natürlichen Systems“ angesehen werden. Dann verlief der Gegensatz zwischen Konstruktionsmorphologie und Kladistik und die Übereinstimmung kann von keiner Seite in Anspruch genommen werden.

Wie weit hängt die Molekularsystematik von der Morphologie ab?

Wie auch immer man sich entscheidet, es wird entweder begründet werden müssen, warum im ersten Fall die kladistische Methode, die nun mit einem veränderten Datensatz (nicht mehr mit morphologischen Merkmalen, sondern mit molekularen und genetischen Daten) die „richtigen“ (gemessen an dem dann als Standard gesetzten konstruktionsmorphologischen Vorgehen) Ergebnisse liefert, oder es muss umgekehrt die Frage offen bleiben, welche der beiden Methoden überhaupt dazu in der Lage ist, im Ergebnis das „natürliche System“ zu repräsentieren. These 2, die Annahme einer „zufälligen Übereinstimmung“, ist natürlich nur unter der Voraussetzung vertretbar, dass die Molekularsystematik eine von der morphologischen Evolutionistik unabhängige Methode darstellt. Diese Annahme erscheint angreifbar, wenn man bedenkt, dass die spätestens seit der Studie von FIELD et al. (1988) gebräuchlichen 18S rRNA/DNA-Markersequenzen nur im Zusammenhang mit paläontologischen Daten etabliert werden konnten: Computergenerierte „Gen-Stammbäume“ wurden ursprünglich anhand von Vergleichen mit dem fossil record für stimmig bzw. brauchbar erklärt. Die Interpretation des fossil record beruht wiederum auf auf Morphologie-basierten Theoremen, letztendlich kann also eine Abhängigkeit molekularsystematischer Methoden von morphologischen Methoden nicht von der Hand gewiesen werden.

Andererseits gelten die Ergebnisse der ersten molekularen Großphylogenie von FIELD et al. (1988) mittlerweile als überholt. Die von ADOUTTE et al. (1999) präsentierte „New Animal Phylogeny“ (NAP) baut zwar weiterhin auf vergleichender Auswertung von 18S-Markersequenzen auf, es werden jedoch heutzutage eine Reihe möglicher Fehlerquellen berücksichtigt, die in den Anfängen der Molekularsystematik – laut ADOUTTE et al. (1999: 105) eine „era of naive optimism and great expectations“ – noch nicht ausreichend be-

kannt waren. Zu diesen Fehlerquellen wird insbesondere das sogenannte LBA-Phänomen gezählt (LBA=long branch attraction, d.h. das artifizielle Gruppieren von Taxa mit „langen Ästen“, letztere geben graphisch eine hohe Anzahl von Nukleotid-Substitutionen wieder). Als Konsequenz wurde versucht, schnell evolvierende Sequenzen („fast evolving sequences“) vorab zu ermitteln (durch den sog. relative rate test), um diesen verzerrenden Faktor aus der weiteren Analyse ausschließen zu können. Im Ergebnis änderte sich z.B. die Position der Nematoden, was in letzter Konsequenz zu einer der entscheidenden Neuerungen der NAP, der Ecdysozoa-Hypothese, führte.

Dieser Prozess der Fehlererkennung wiederholte sich während der Einführung eines neuen molekularsystematischen Ansatzes, den sog. „phylogenomics“. Die nachträgliche Erkennung des LBA-Effektes führte hier ebenfalls zur Korrektur vorangegangener Ergebnisse (vgl. TELFORD & COPLEY 2005). Erste phylogenomische Analysen (d.h. Auswertung einer hohen Anzahl von Genen, z.Z. bis zu ca. 800 Sequenzen) konnten die Ecdysozoa-Hypothese nicht bestätigen, nach Erkennung und Ausschaltung des LBA-Faktors hingegen wurden die Ecdysozoa – und damit auch die NAP – untermauert (DOPAZO & DOPAZO 2005).

Die These scheint vertretbar, dass es für die Erkennung und Ausschaltung von Fehlerquellen keiner Kritik von Seiten der Morphologen bedurfte – verzerrende Effekte durch unterschiedliche Mutationsraten wären ohnehin aufgefallen. Für die NAP ist außerdem zu bemerken, dass sie ja ebenfalls *etablierten* morphologischen Theorien widerspricht, so gesehen also weiterhin der Verdacht auf ungeeignete Methoden bestünde (und z.B. in den Lehrbüchern von AX und NIELSEN auch geäußert worden ist). Die Akzeptanz der NAP beruht in hohem Maße auf parallel erhobenen Befunden, welche zentrale, durch 18S/28S-Analysen ermittelte Aussagen unterstützen (z.B. Ecdysozoa-Hypothese durch spezifische immunhistochemische Anfärbung des Nervensystems (HAASE et al. 2001) und genomische Verteilung bestimmter Intronsequenzen (ROY & GILBERT 2005), oder Position der Acoela durch mtDNA-Daten und Hox-Gen-Daten (COOK et al. 2004, RUIZ-TRILLO et al. 2004)). Aus diesen Gründen wird in vorliegender Arbeit davon ausgegangen, dass morphologische und molekularbiologische Methoden, trotz unabstreitbarer Zusammenhänge bei der Etablierung von Markersequenzen, als weitgehend unabhängige Ansätze zur Erforschung phylogenetischer Zusammenhänge betrachtet werden können.

Empirisch wie methodologisch ließe sich gegen die Interpretation der Methoden, die zur Erstellung der Dendro- und Phylogramme verwendet werden einiges

einwenden. Das soll hier jedoch nicht geschehen; wir wollen uns vielmehr dem aufgezeigten Patt selber unter einem methodologischen Gesichtspunkt widmen, unter dem es üblicherweise nicht betrachtet wird; wir nehmen also die Ergebnisse von Konstruktionsmorphologie und Molekularsystematik empirisch als gegeben und akzeptiert an. Es ist dann zu untersuchen, ob und inwieweit der Unterschied von „anagenetischer“ und „kladogenetischer“ Untersuchung überhaupt „dieselben“ Ergebnisse liefern können. In einem weiteren Schritt wollen wir zudem die Frage anschließen, ob die Unterscheidung von Anagenese vs. Kladogenese hinsichtlich der bezeichneten Gegenstände identisch (also referentengleich) der Unterscheidung von mikro- vs. makroevolutionärer Transformation ist.

Benennung und Benamung

Die Benennung von Gegenständen gehört unbestreitbar zu den grundlegenden Funktionen des Sprechens. Durch dieses Benennen gelangen wir nämlich zur situationsinvarianten Bezeichnung von Gegenständen. Die Gleichheit des Namens, so könnten wir etwas vorschnell sagen, verbürgt nachgerade die Gleichheit des Gegenstandes, auf den der jeweilige Ausdruck sich bezieht. Als solches ist der Vorgang so vertraut, dass es kaum lohnenswert scheint, ihn – zumal im Zusammenhang evolutionärer Forschung – zum Gegenstand der Betrachtung zu erheben. Doch so vertraut sie auch erscheint, so irritierend wird Benennung gerade dann, wenn nach der *Eindeutigkeit* der resultierenden Bezeichnungen gefragt wird. Auf den ersten Blick scheint diese Eindeutigkeit bei der evolutionären Beschreibung einfach durch den Referenten festgelegt zu werden: wenn wir etwas als einen Arm bei einem Angehörigen des Bauplanes 1 bezeichnen, so werden wir dies auch bei einem, nach Ähnlichkeitskriterien entsprechenden, Teil eines Angehörigen eines Bauplanes 2 tun. Wissen wir ferner, dass Bauplan 2 aus Bauplan 1 hervorgegangen ist, dann können wir mit Fug die entsprechenden Teile bei den Angehörigen des Bauplanes 1 und 2 als gleich ansprechen. Schon dieses einfache Beispiel zeigt aber, dass wir zwei Fälle grundsätzlich zu unterscheiden haben:

1. Beschreiben wir rezente Formen als Angehörige von Bauplänen, dann werden wir in der Regel einfach abstraktiv verfahren. D.h. wir werden eine Reihe von Merkmalen auszeichnen, bezüglich deren wir die Zugehörigkeit zum Bauplan bestimmen. Wir gelangen kurzum zu dem, was STEWING den „Durchschnitt“ eines Lebewesens bezüglich der übergeordneten Gruppe nannte:

„Hier gemeint ist der »generalisierte Typus Molusca«, wie man ihn etwa in Lehrbüchern dargestellt findet (...); er ist so etwas wie ein Durch-

schnittsmollusk, gleichsam der konzentrierte Habitus der ganzen Klasse Mollusca, etwa die Zusammenfassung dessen, was uns einfällt, wenn man den Begriff »Weichtier« benutzt. Er ist mit keiner Art identisch, es besteht auch keine Aussicht, ihn etwa einmal Fossil oder durch Entdeckung zu finden; es gibt ebenso viele Abweichungen von diesem Typus, wie es Arten gibt.“ (SIEWING 1982:176)

Wir können auf dieser Grundlage eine klassische Taxonomie errichten, wobei wir mehrere unserer Baupläne erster Stufe zu Bauplänen zweiter Stufe zusammenfassen und so fort. Für diese Einteilung ist allerdings keinerlei evolutionäres Wissen notwendig. Bestimmte Teile dieser Lebewesen werden – nach Maßgabe unserer Einteilung und der zur Einteilung benötigten Kriterien – *identisch* sein, sie können mit demselben Namen belegt werden. Allerdings müssten wir genau genommen für korrespondierende Teile von Bauplänen der Stufe A, die wir zum Bauplan der Stufe B zusammengefasst haben, jeweils Indizierungen einführen. Betrachten wir hierzu ein konkretes Beispiel: Der Oberarm eines Hundes entspricht dem Oberarm eines Vogels hinsichtlich eines Kriteriums, bezüglich dessen wir beide zu dem Bauplan der Wirbeltiere zusammengefasst haben. Dieses Kriterium ist der Grundaufbau der Wirbeltiere mit ihren 2 paarigen Extremitäten, die entweder Beine, Arme, Flügel oder Flossen sein können). Wir hätten also nur eine Gleichheit der beiden Teile (Oberarme) hinsichtlich des Kriteriums vorliegen, dass ein in bestimmter Lage in der vorderen Extremität befindlicher Knochen als „Oberarmknochen“ bezeichnet wird. Wir können diese Form der Taxonomie (die üblicherweise als „künstliches System“ bezeichnet wird; s. JAHN et al. 1985) standardisieren, indem wir einen Prototypen definieren, bezüglich dessen wir z.B. Gleichheit der (relativen) Lage eines Teiles, oder des (anatomischen) Aufbaues desselben, oder schließlich dessen Funktion auszeichnen¹.

2. Eine durchaus andere Art der Beschreibung fertigen wir allerdings an, wenn wir die Frage stellen, ob es einen „natürlichen“ Zusammenhang von Bauplan 1 und Bauplan 2 der Stufe A gibt (also einen natürlichen Zusammenhang zwischen Hund und Vogel auf der Stufe der Wirbeltiere). Nehmen wir an, es ließe sich ein generischer Zusammenhang dergestalt aufweisen, dass eine Transformation von Bauplan 1 zu Bauplan 2 gezeigt werden kann, so ließe sich mit Fug der Index, den wir im künstlichen System hinter Teil x anbrachten, streichen. Gemeint ist also das Kriterium der Lage eines Knochens in der vorderen Extremität, hinsichtlich dessen die Zusammenfassung erfolgt ist – wir hätten also in klassischer Redeweise ein „natürliches System“ vorliegen. Es

wäre dann die Bezeichnung nicht **homonym**, sondern **synonym**. SIEWING bezeichnet die aus einem solchen Verfahren resultierenden Einteilungen als „systematischen Typus“:

„Stark verschieden davon ist der »systematische Typus Mollusca« im Sinne REMANES, er entspricht etwa der »Stammform« HENNIGS. Er kann rekonstruiert werden, nachdem die Phylogenie der Mollusca und damit die ihnen phylogenetisch nahestehenden Gruppen bekannt sind. (...) Es besteht Aussicht, ihn einmal real aufzufinden. *Neopilina* ist ein solcher Fall: Von zahlreichen Morphologen ist die Segmentierung des Molluskenkörpers als phylogenetische Ausgangsposition der Gruppe gefordert worden: *Neopilina* repräsentiert sie.“ (SIEWING 1982: 176)

Die Kriterien, die SIEWING zur Identifikation des Transformationszusammenhanges angibt, sind die klassischen Homologiekriterien, also etwa „Gleichheit der Lage, spezifische Qualität, Stetigkeit“ etc. die Teile x können nun als „homolog“ bezeichnet werden, sie sind „transformationsgleich“ wobei noch zu klären bleibt, wie die Transformationsgleichheit festgestellt wird. Denn die genannten Kriterien ließen sich im Prinzip – mit Bezug auf den Prototypen – auch schon im oben gezeigten Fall nutzen, ohne dass wir den Übergang zur Synonymie vollzogen.

Üblicherweise wird „Transformationsgleichheit“ unter Bezug auf explizit evolutionäre Vorgänge festgestellt. D.h. es wird unterstellt, dass die einzige Art von Transformation, die zulässig ist, eine auf evolutionsbiologischer Basis wäre. Diese Einschränkung erscheint aber unbegründet, was sich exemplarisch am geometrisierenden Forschungsprogrammen D’ARCY THOMPSONS und dem strukturalistischen Ansatz WEBSTERS und GOODWINs zeigen lässt. Auf nahezu gleicher Grundlage entwickelt demgegenüber GOULD ein explizit evolutionäres Rekonstruktionsprogramm, das schließlich im Rahmen der Konstruktionsmorphologie konsequent biomechanisch erweitert wird (dazu im Detail WEINGARTEN & GUTMANN 1995, GUTMANN & VOSS 1995, GUTMANN & NEUMANN-HELD 2000). In allen diesen Ansätzen wird der Ausdruck „Form“ und damit die möglichen Transformationen auf je eigene Erklärungszwecke bezogen. Mit der Differenz im Form- bzw. Transformationsbegriff würde aber bei jeder dieser Beschreibungen die Benennung der jeweiligen Teile selber differieren. Wir müssten also bei jedem der benannten Teile die Beschreibung mitangeben, innerhalb der die Bezeichnung verwendet wird; wir laufen mithin Gefahr, grundlegende anatomische oder morphologische Ausdrücke homonym zu verwenden: die Identität der Bezeichnung würde nicht die Identität der Referenten implizieren.

¹ Dazu im Detail GUTMANN (1996).

Evolutionäre Transformation als differenzbildendes Kriterium

Allen Unterschieden in der Theoriestruktur zum Trotz zeigen die angeführten Ansätze einige zentrale Ähnlichkeiten. Zum einen verzichten sie auf den Einbezug genealogischer Daten (im Falle des Strukturalismus wird dies sogar im Rahmen eines explizit anti-Darwinistischen Reflexes als besonderer Vorzug verstanden; s. GUTMANN & VOSS 1995). Zum zweiten wird jeweils explizit auf eine als grundlegend behauptete Taxonomie verzichtet. Das naming-Problem lässt sich also immer unter Angabe des jeweils grundlegenden Beschreibungssystems lösen. Allerdings gilt dies auch im Falle „nicht-evolutionärer“ Beschreibungssysteme, wie dies insbesondere die strukturalistische Position zeigt. Es lässt sich nun einfach durch eine Redevereinbarung herbeiführen, der gemäß Identität von Strukturen durch Klassenbildung über Baupläne als Kladogenese bezeichnet wird, während auf der anderen Seite die Angabe einer Transformationsabfolge die anagenetische Identität der Strukturen anzeigt. Dies führt uns zu der Unterscheidung von Anagenese und Kladogenese, deren systematisches Verhältnis zu klären ist.

Anagenese und Kladogenese

Die Unterscheidung von Anagenese und Kladogenese gehört zum selbstverständlichen Rüstzeug moderner phylogenetischer und evolutionsbiologischer Forschung. Dabei tritt allerdings eine Situation ein, die sich für den Wissenschaftler zur Notwendigkeit einer Entscheidung verdichtet. Um diese erläutern zu können, wollen wir uns zunächst gerade mit den – in anagenetischen Forschungsprogrammen in der Regel nicht berücksichtigten – Merkmalen, nämlich mit genealogischen im Sinne molekulargenetischer Marker beschäftigen. Hier zeigt sich folgende Fallunterscheidung:

1. Wenn Differenzierung als wesentlich genealogisches Geschehen angesehen wird, dann wird nach Kriterien gefragt, die Auskunft über den Grad von Verwandtschaft geben. Eine solche Sortierung gelingt z. B. durch Sequenzvergleiche „guter“ Marker. Es ergibt sich daraus – zunächst für die rezenten Formen – eine Verteilung, wobei die Abstände zwischen den Formen das gesuchte Maß der Verwandtschaft ist. Entscheidend ist für die Nutzung „genealogischer“, Daten, dass sie zunächst nur Auskunft geben über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen „existierenden“ Formen. Die Rede von der Form kann – wie im Falle der Baupläne auch, durchaus taxonomisch orientiert werden. Jedoch wird mit der taxonomischen Sortierung, die eben mit anderen Merkmalen erfolgen kann eine zweite Beschreibung aufgelegt, die nun hinsichtlich der genetischen Merk-

male als Resultat ein gutes Beispiel einer „natürlichen Taxonomie“ abgibt². Interessanterweise ist diese genealogische Sortierung aber rein *rezenter* Natur; d. h. es wird eine Sortierung über nicht rezente Formen ja nur insofern erzeugt, als diese jeweils einen Ort auf den Wegen von einer rezenten zu einer zweiten rezenten Form einnehmen. Die nicht-rezenten Formen erscheinen selber also lediglich im Lichte der Sequenzen der rezenten Formen.³

2. Wird hingegen nach den evolutionären Übergängen von Clades gefragt, dann müssen Kriterien gegeben werden, die es erlauben, diese Übergänge zu rekonstruieren. Diese Kriterien können durchaus als Sequenzänderungen auf der Basis von DNA-Abschnitten angegeben werden; entscheidend ist nun aber, dass sowohl die rezenten Clades, als auch deren Kennmarken (also die DNA-Abschnitte selber) nun ihrerseits im Lichte der nicht-rezenten Formen erscheinen.

Im ersten Fall erhalten wir also eine letztlich nicht-evolutionäre Kladistik, während wir im zweiten Fall eine nicht-kladistische Evolutionsrekonstruktion vor uns haben. Das beunruhigende Ergebnis unserer Betrachtung besteht darin, dass das Patt, von dem wir ausgingen, zu einer Fallunterscheidung führt. Haben wir ein Erkenntnisinteresse formuliert, das auf die Klärung von Ähnlichkeiten nach Verwandtschafts- oder Funktionskriterien zielt, werden wir eine kladus-erzeugende Methode wählen. Dabei zeigt sich, dass eine Klassenerzeugung nach Verwandtschaftsgraden fast selbstverständlich vorgenommen wurde und wird, dasselbe aber mit Blick auf Funktionskriterien weithin fehlt. Historisch finden sich dafür sehr wohl Beispiele, wie das GOULDsche Forschungsprogramm im Ansatz oder ökologische Beiträge zeigen (s. WEINGARTEN & GUTMANN 1995, GUTMANN 1998a, GUTMANN & WEINGARTEN 2004). Wichtig für unser methodologisches Interesse ist aber hier, dass wir nach eben diesen Kriterien etwa der Verwandtschaftsgleichheit abstrahieren. Nehmen wir das, z. B. im mikrobiologischen Zusammenhang pragmatisch gut begründete 70 % DNA-Ähnlichkeitskriterium oder das 3 %-Sequenzhomologie-Kriterium, wonach als einer Art zugehörig diejenigen Lebewesen klassifiziert werden, die bis zu 3 % Sequenz-Gleichheit zeigen (AMANN & ROSSELLO-MORA 2002, ROSSELLO-MORA & AMANN 2000) Betrachten wir die angezeigte Methode als geeignet für die Identifikation der Variantenerzeugung, so

² Wir bleiben hier bei der Benennung als Taxonomie und eben nicht als Systematik (dazu GUTMANN 1996). Der Ausdruck „natürlich“ rechtfertigt sich als Benennung relativ zum investierten Zweck, eine Sortierung von Lebewesen vorzunehmen, die die „Familienverhältnisse“ derselben untereinander wiedergibt. Die Zwecke selber allerdings sind sinnvollerweise nicht als natürliche anzusprechen.

³ Dabei lassen wir hier ganz und gar außer Betracht, inwieweit die Methoden, die zur genealogischen Rekonstruktion nicht-rezenter Formen genutzt werden, ihrerseits nicht ebenfalls kritikbedürftig sind (dazu GUTMANN & JANICH 2002).

könnten wir gerade jenen Vorgang beschreiben, den wir in der biologischen Theoriebildung als Genese von Kladus bezeichnen. Dieser Vorgang lässt sich hinsichtlich zweier Aspekte unter Zugrundelegung unseres Verfahrens charakterisieren:

1. Es werden Varianten bezüglich eines Standards (Gleichheitskriterium) produziert.
2. Bezüglich dieses Kriteriums werden zugleich auch identische Tokens (nämlich die einzelnen rezenten Lebewesen) des Types (re-)produziert.

Wir können beides als „identische“ bzw. „nicht-identische“ Reproduktion reproduktiver Einheiten bezeichnen. Anhand dieser Beschreibung der Kladogenese können wir nun sehr gut die Charakteristik der Anagenese rekonstruieren. Hierbei gehen wir zunächst auch von rezenten Formen aus, und ermitteln in einem zweiten Schritt mögliche Antezedenten. Doch tritt nun hier eine grundsätzliche Differenz zutage: während wir nämlich kladogenetisch auch ohne jedes Wissen über Antezedenten auskommen, gilt dies nicht für anagenetische Betrachtungen. Dies ist zum einen trivial, denn um „Höher-/Weiterentwicklungen“ beschreiben zu können, benötigen wir eine Ausgangsform von der her wir die rezenten Formen als („höher/weiter entwickelte“) Deszendenten begreifen und Anfangsformen bezüglich deren wir die Rekonstruktion selber vornehmen. Zugleich aber wird die rezente Lebewelt als Ergebnis eines Transformationsgeschehens angesehen, dessen Mechanismus unstrittig Reproduktion ist (etwa in Sinne differentieller Reproduktion), über deren Verlauf aber nur hinsichtlich nicht-kladogenetischer Beschreibungen Auskunft erteilt werden kann. Diese Beschreibungen werden an (denselben) Lebewesen vorgenommen, wie die kladogenetischen. Nur sind in diesem Fall die Kriterien der Zusammenstellung zu Gruppen andere. Der intuitiv am leichtesten einsichtige Fall dürfte wieder eine morphologische Beschreibung sein. Hier werden wir „Arten“ unserer Ausgangstaxonomie (d.h. solch Einheiten, von denen möglicherweise gilt, dass sie gemäß bestimmter Kriterien als reproduktive Einheiten definiert sind) zu Konstruktionen und Konstruktionstypen zusammenfassen. Nehmen wir das Beispiel von *Lumbricus terrestris*, dann könnte die resultierende Konstruktion dieser Form identisch sein mit der Konstruktion anderer Oligochaeten – auch Artgrenzen möglicherweise sogar jenseits der Oligochaeten überschreitend. Die resultierenden „annelidenartige“ Konstruktion dient uns nun dazu, mögliche evolutionäre Transformationen so zu ermitteln, dass als Resultat (notwendigerweise) u.a. solche Formen sich ergeben, die wir heute als *Lumbricus terrestris* auffassen. Obwohl also der Referent der Beschreibung identisch ist (*L. terrestris*), werden die Beschreibungsergebnisse nach ihren Zwecken deutlich unterschieden sein. Die Diffe-

renz der Zwecke erlaubt es uns andererseits, die nicht-kladus-bildende Beschreibung zur Kladusbildung zu nutzen. Was wir aber dann erhalten, sind eben keine Verwandtschaftskreise, sondern Formenkreise, die etwa nach Maßgabe der unterschiedlichen Fungibilitäten eines und desselben Konstruktionstypes erstellt werden. Die resultierende Kladistik ist eine im Modus des „allob“: Die rezenten Formen, die im Lichte der nicht-rezenten als deren Resultate anzusehen sind, erscheinen nun als Types, bezüglich deren die nicht-rezenten Formen die Tokens der Transformationsreihe sind. Die Kladusbildung, die sich als Kladogenese der Anagenese ansprechen lässt, ist nun ihrerseits notwendig abhängig von eben dem investierten evolutionären Wissen – im Gegensatz zum obigen Resultat, das die Kladogenese selber lieferte. Wir müssen also die beiden Beschreibungen von *L. terrestris* – obwohl sie denselben Referenten haben, durch einen Index, der die Beschreibungszwecke angibt, voneinander unterscheiden. Wir kommen zu der etwas irritierenden und kontraintuitiven Feststellung, dass *L. terrestris* ein homonymer Ausdruck sein kann.

Methodologisch gilt dies invariant zu den Beschreibungsmitteln; d. h. nicht nur für die noch immer irgendwie intuitiv aufzufassende morphologische Beschreibung, sondern auch für die mit genetischen Datensätzen arbeitende.

Mikro- und Makroevolution

Wir können in einem letzten Schritt eine weitere Unterscheidung aufnehmen, die mit der Unterscheidung von Anagenese und Kladogenese verwechselbar ist, nämlich jene von Mikro- und Makroevolution. Der Referent der Bezeichnungen ist jeweils als ein und derselbe Naturvorgang gedacht, nämlich Evolution. Das hinter dieser Unterscheidung liegende Problem ist allerdings wesentlich älter, als es die – vornehmlich in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts aufkommende – Debatte vermuten lässt; es ist genaugenommen älter als das Evolutionsproblem selber, indem es auf die Frage nach den Referenten der niederen und der höheren Kategorien des enkaptisch-hierarchischen Systems abzielt, das LINNÉ im Sinne in eines natürlichen Systems zu erstellen bestrebt war. Diese Frage wird in ihrer evolutionsbiologischen Relevanz sofort sichtbar, wenn wir die Schwierigkeit der Darstellung paläontologischer Ergebnisse gewärtigen, die schon seit ihren Anfängen bei LYELL und in der Weiterführung bei DARWIN bemerkt worden. Während LYELL am Gradualismus als grundsätzlicher Form der Entwicklung festhält, bietet sich mit DARWIN'S Züchtungsmodell eine mögliche Erklärung an, für den „fossil records“ in der vorgefundenen Form. Es kann nämlich diesem Modell zufolge davon ausgegangen werden, dass die Fossilabfolge tatsächlich unvollständig ist, d. h. dass die in der

Fossilabfolge auszumachenden Brüche und zum Teil radikalen Unterschiede der vorfindlichen Typen nicht Ausdruck einer kataklysmischen Entwicklung sind, wie dies von Seiten CUVIERS nahegelegt wurde, sondern dass hier lediglich die Übergangsformen ausgefallen seien – eben jene seither mit großem Eifer gesuchten „missing links“. Diese Betrachtung fußt im wesentlichen auf der Nutzung der Züchtungsmetapher und des Züchtungsmodells, bei dem die Kontinuität des Vererbungsvorganges notwendige Bedingung von evolutionärer Entwicklung ist. U. a. mit SCHINDEWOLF war im 20. Jahrhundert (wieder) ein Theorietypus aufgetreten, der im Gegensatz zu den DARWINschen Kontinuitätsüberlegungen die Lückenhaftigkeit der Fossilabfolge als Ausdruck einer typenartigen Entwicklung versteht. Dies wurde von SCHINDEWOLF im Rahmen seiner Tyostrophietheorie mit der Dreigliederung von Typogenese, Typostase und Typolyse für verschiedene Stämme gezeigt. Eines der prominentesten Beispiele sind hierbei die Ammoniten. Dieses Konzept der Typogenese nimmt HEBERER⁴ kritisch auf, indem er zunächst die Bestimmungsmerkmale der Typogenesetheorie, nämlich einen mehrstufigen Prozess, identifiziert:

- „1. Eine Phase tiefgreifender Umbildung qualitativer Art, autonom sprunghaft, revolutiv, explosiv, also zeitlich eng begrenzt. Das Ergebnis sei ein neuer „Bauplan“, einer neuer „Typus“ von der Ausgangsform wesentlich verschieden.
2. Eine Phase einer mehr kontinuierlichen, konsekutiven, quantitativen, evolutiven, orthogenetischen Ausgestaltung des neuen Bauplans, vorwiegend durch Anpassung an die Gegebenheiten des Gesamthabitats (...).“ (HEBERER 1943: 552).
3. Eine Phase des Extremwuchses (Gigantismus) und abnormaler Formen, die SCHINDEWOLF auch als „Vergreisungsphase“ bezeichnete und die kennzeichnend für den Niedergang eines Typus (Bauplans) sein soll.

Durch diese Dreistufigkeit des evolutiven Prozesses als eines typogenetischen Prozesses ergibt sich eine sehr scharfe Trennung von Mikro- und Makrophylogenie. Während die Makrophylogenie sprunghaft die großen Bauplanänderungen vollzieht, ist die Mikrophylogenie im wesentlichen mit der Ausgestaltung und Radiation der einzelnen Typen im Sinne von adaptiven Vorgängen erfasst. Sehr genau zeigt HEBERER auf, dass das Typusproblem zunächst rein sprachlich dadurch zustande kommt, dass die einzelnen Taxa innerhalb des hierarchischen Systems als wirklich existierende Einheiten vorgestellt werden, so dass nach Kriterien der Art, Gattungs-, Familien-, Ordnungs-, Klassen- und Stammunterschei-

dung gesucht werden muss. Diesen Unterschieden muss in der Natur etwas entsprechen. HEBERER versucht nun zu zeigen, dass zwischen Makro- und Mikrophylogenie nicht nur *kein* Widerspruch besteht, sondern dass sich letztlich alle makrophylogenetischen Vorgänge in mikrophylogenetische Verschiebungen der Merkmalsysteme, d. h. in kontinuierliche Einzelschritte auflösen lassen. Dabei sucht er insbesondere nach einer genetischen Begründungsmöglichkeit:

„Es ist nun aber undurchführbar, hier etwa Makromutation und Mikromutationen grundsätzlich zu trennen, denn der Übergang ist völlig gleitend. Es kommt hinzu, dass in Folge der für alle Gene anzunehmenden Pleiotropie (phylogenetische Vielseitigkeit) eine Mutation für ein bestimmtes Phän eine große, für ein anderes dagegen nur eine geringfügige Änderung bedeuten kann und manche Wirkungen sich dem direkten Nachweis entziehen. Das Mutationsgeschehen ist in dieser Hinsicht als absolut einheitlich zu betrachten und jene Grenzziehung künstlich.“ (HEBERER 1943: 576).

Damit ist das Problem der Typogenese als Scheinproblem angesprochen, dem ein eigentlich kontinuierlicher, im Sinne der damals aktuellen Genetik interpretierbarer Vorgang zugrunde liegt. Großmutationen werden von HEBERER zurückgewiesen, denn bei diesen trete eine Schwierigkeit auf, die wir als ein Standardargument eigentlich populationsgenetischen Argumentierens kennen:

„Sollte dennoch – wider jeder Erwartung – ein solcher Mechanismus existieren, so würde für die Entstehung eines neuen Typus dieser gerichtete komplex-makromutative Vorgang mindestens zweimal in gleicher oder sehr ähnlicher Weise, nämlich je einmal in jedem Geschlecht, auftreten müssen und die betreffenden Geschlechtspartner müssten überdies noch Gelegenheit zur Paarung haben.“ (HEBERER 1943: 580).

Der entscheidende Gedanke liegt also hier in einem Zusammenschluss von Mikro- und Makroevolution – der auf den ersten Blick gewisse Ähnlichkeiten zur versuchten Synthese von Anagenese und Kladogenese aufweist. Da die höheren Kategorien (also üblicherweise jene an Art und evtl. an die Gattung anschließenden) ausdrücklich als „natürlich“ anerkannt werden müssen, so wie eben auch die niedrigeren (dies wirft dann das Problem der Unterart-Kategorie auf; dazu etwa MAYR 1979 & 1997), stellt sich die Schwierigkeit, wie jene aus diesen durch kleinschrittige Änderungen (dies ist die

⁴Näheres dazu in: GUTMANN (2006).

zentrale DARWINSche und DARWINistische Prämisse) zustandekommen. Makromutationen schließt HEBERER dabei sinnvollerweise – aus den von ihm genannten Gründen – aus. Doch so überzeugend die Idee selber ist, in der Anschauung bereitet sie einige Probleme: während wir nämlich für die Unterscheidung von Arten ein (im übrigen auch nur empirisches; s. GUTMANN 1996) Kriterium besitzen, gilt dies schon nicht mehr für die Gattung oder die Familie. Doch das entscheidende methodologische Problem besteht hier darin, dass möglicherweise eine auf genealogische Verhältnisse zielende Sortierung von Lebewesen zwar etwas mit Mutationen zu tun hat (als Anzeiger nämlich einer genealogischen Differenz⁵), dass aber daraus nicht notwendigerweise Schlüsse für evolutionäre Vorgänge zu ziehen sind. Mit Blick auf unsere Unterscheidung von Anagenese und Kladogenese kommen wir also auch für die Unterscheidung von Mikro- und Makroevolution zu der Vermutung, es könne sich (hier ausgelöst durch die undifferenzierte Verwendung des Ausdrucks „Evolution“) um die Vermischung von, nach Methode und Gegenstand durchaus unterschiedlichen, Beschreibungen handeln. Eine Bestätigung dieser Vermutung mag man in der Mayrschen Forderung nach strikter Trennung zwischen den Ausdrücken Concept, Kategorie und Taxon erblicken:

„The word „species“ is applied to three very different objects or phenomena: (1) the species concept, (2) the species categorie, and (3) species taxa. Endless confusion in the literature has resulted from the failure of some authors to discriminate among these three very different meanings of the word „species“. The species concept is the biological meaning or definition of the word „species“. The species category is a particular rank in the Linnean hierarchy – the traditional hierarchy in which organisms are placed. Each rank in this hierarchy (such as species, genus, order, and so on) is referred to as a category. To determine whether a population belongs in the species category, one tests it against the species definition. Species taxa are particular populations or groups of populations that comply with the species definition; they are particulars („individuals“) and thus cannot be defined, only described and demarcated against each other.“ (MAYR 1997: 133)

Das concept wäre danach die Bedeutung des Ausdrucks „Art“, die Kategorie die Stufe im System und das Taxon eine konkrete Gruppe von biologischen Individuen, die von MAYR allerdings zugleich nicht nur selber

⁵ Als solches ist diese selber durchaus strittig, denn es kann ja regelmäßig aus „Rückmutationen“ geben.

als Individuen angesprochen werden, sondern darüber hinausgehend ausdrücklich als Naturgegenstände (zur Kritik dieser Position s. GUTMANN 1996). Lassen wir die Frage hier ganz außer acht, ob damit nicht der Art eine herausgehobene Stellung zuzuerkennen wäre, was dazu führte, letztlich nur noch in dieser eine „natürliche Einheit“ zu erblicken (MAYR selber äußert diesen Gedanken durch die Betonung der besonderen Rolle der Art für ökologische, evolutionäre und genetische Prozesse; s. MAYR 1979: 236ff.). Als Kriterien der Einordnung kommen dann für die höheren Kategorien nur mehr etwas vage Vorschläge zur Geltung, wie dies MAYR selber konzedieren muss:

„A sound Darwinian classification, thus must be based on a balanced consideration of genealogy and similarity (degree of difference).“ (MAYR 1997: 137)

Denn die hier anzuschließende Frage wäre natürlich gerade jene nach den Kriterien gelungener Balance (diese ist als physikalische oder technische Metapher leicht auszudeuten, als Modell für das Verhältnis von Genealogie und Ähnlichkeit aber schwer umzusetzen). Folgen wir unserer Rekonstruktion des Verhältnisses von Anagenese und Kladogenese, dann handelt es sich ja – der Verwendung desselben Ausdruckes zum Trotz – um zwei wohlunterscheidbare Beschreibungszwecke, nämlich die genealogische Sortierung rezenter Formen zum einen und die Bestimmung der evolutionären Verhältnisse rezenter und nicht-rezenter Formen zu einander. Verzichten wir auf die Identifikation von Mikro- und Makroevolution⁶, so droht nun aber – wie bei Anagenese und Kladogenese auch – das Auseinanderfallen des Referenten zweier Beschreibungen. Wir wollen uns daher in einem letzten Schritt eine Lösung dieses Problems vergegenwärtigen, die aus den Anfängen der wissenschaftlichen (Evolutions-)Biologie selber abgeleitet werden kann, aus den pragmatischen Anfängen der Darwinschen Züchtungsanalogie nämlich als Grundlage evolutions- und entwicklungstheoretischen Forschens⁷.

Grundzüge der konstruktiven Evolutionstheorie⁸

Die angezeigten Methodenprobleme sind nur zu vermeiden, wenn ein geregelter Sprachaufbau erfolgt, wobei die Anfänge dieses Aufbaues durch Rückbezug auf lebensweltliche Praxis eine kulturalistische Grundlegung erfahren. Der methodische Anfang zeigt einige Be-

⁶ Die sich übrigens empirisch möglicherweise einstellen mag; dies wäre dann aber methodologisch nicht mehr auszuweisen, sodass die Übereinstimmung kontingent wäre.

⁷ Zur Rechtfertigung der Unterscheidung von Darwinscher und Darwinistischer Evolutionstheorie s. GUTMANN & WEINGARTEN (1999).

⁸ Die folgende Darstellung ist nach GUTMANN (2002).

sonderheiten gegenüber denen anderer Wissenschaften wie etwa Chemie und Physik. Für diese Wissenschaften konnte der Ausgangspunkt bei poetischen Praxen im engeren Sinne genommen werden, d. h. dass das herstellende Handeln, die Erzeugung von Gegenständen und die dabei entwickelten und angewandten Verfahren als Grundlage der Gegenstandskonstitution auftraten. Dies ist hier insofern anderes, als die Herstellung von Lebewesen wie deren Veränderung und Einsatz nicht ohne weiteres dem poetischen Handeln zugehören. So ist schon bei der einfachen Hälterung von Lebewesen der Erfolg von Handlungen regelmäßig davon abhängig, dass – und wie – sich Verläufe einstellen. Dies ist bei Pflanzen sinnfälliger, wie der Anbau von Getreide oder Gemüse zeigt. Hier muss nämlich mitunter in mehreren, z. T. zeitlich deutlich voneinander getrennten Schritten, die Bereitung des Bodens und schließlich die Aussaat erfolgen. Das Auskeimen und -treiben des Samens ist ein Verlauf, dessen Resultat abzuwarten bleibt. Ist das Austreiben erfolgt, kann die weitere Bearbeitung der Pflanzen direkt oder in ihrer Umgebung vorgenommen werden. Ganz ähnliches findet sich beim Obstanbau oder allgemeiner im Gartenbau⁹. Doch auch für den Umgang mit Tieren spielt die Arbeit mit Verläufen eine wichtige Rolle, denke man nur an Aufzucht- oder Mastverfahren. In diesen Fällen zeigen sich verfahrensrelative Einschränkungen der Verfügbarkeit von Lebewesen hinsichtlich der jeweiligen Zwecke. Diese Einschränkungen dürfen allerdings nicht als ontologische Bestimmung verstanden werden, so als beschrieben sie gleichsam die Residualsphäre des „Natürlichen“. Vielmehr ist die Unverfügbarkeit sinnvoll immer nur in Bezug auf ausgezeichnete Verfahren zu bestimmen¹⁰. Dies zeigt aber auch, dass die Rede über Lebewesen selbst im lebensweltlichen Zusammenhang kultureller (noch nicht wissenschaftlicher) Praxen relativ zu dem mit ihnen gepflegten Umgang strukturiert ist. Genau dieser Aspekt lebensweltlichen Umganges mit Lebewesen bildet den methodischen Anfang zur Grundlegung von Evolutionstheorie. Die wesentlichen Elemente derselben sollen im folgenden kurz zur Darstellung gelangen.

Der Umgang mit Lebewesen als methodischer Anfang

Der Umgang mit Lebewesen ist keinesfalls auf Züchtung beschränkt, wie die Verwendung zu Zwecken der Konsumtion und Arbeitsleistung zeigen. Während sich die konsumptive Verwendung von selbst versteht verdie-

⁹ Man denke nur an das Zurechtschneiden oder Propfen von Obstbäumen, das Stutzen oder Formschneiden von Hecken etc.

¹⁰ Es lässt sich also fraglos mit Lebewesen „nicht alles“ machen. Was jedoch möglich oder unmöglich ist zeigt eben erst die Verfahrensdurchführung. Da nicht alle Zwecke im Rahmen eines bestimmten Verfahrens erreichbar sind können diese eben auch verändert werden, und, wo sich prinzipielle Widerstände zeigen, auch gewechselt werden.

nen aber der Arbeitseinsatz und die Züchtung im engeren Sinne eine genauere Betrachtung. Als Zwecke eines Arbeitseinsatzes lassen sich beispielhaft das Reiten ebenso nennen wie das Ziehen eines Pfluges oder allgemeiner der Transport von Lasten. Regelmäßig sind ferner für die Verwendung von Tieren als Arbeitstiere Kriterien der Eignung zu bestimmten Zwecken anzugeben, die direkt oder indirekt mit dem Körperbau korrelieren¹¹. Eben diese Aspekte können als Kriterien für die Auswahl von Lebewesen zu den je gesetzten Zwecken verstanden werden – unter Hinweis auf die zu erwartende Effizienz. Ist die Hälterung¹² im wesentlichen an der Bereitstellung von Lebewesen (hier Tieren) orientiert (zur Analyse der Hälterung s. GUTMANN 1996), so ist dies bei der Züchtung anders. Züchtung ist das wesentliche lebensweltliche Verfahren zur gezielten Manipulation und Veränderung von Lebewesen¹³, wobei diese zu Zwecken der Erzeugung veränderter Lebewesen erzeugt und gehalten werden. Diese Unterschiede sollten aber die Tatsache nicht verdecken, dass es sich bei Züchtung sowohl als bei Hälterung um Praxen oder Praxisformen handelt, sodass die in ihnen als Edukte oder Produkte verwandten Lebewesen in ihren Eigenschaften jeweils verfahrensrelativ bestimmt sind. Wenn also im weiteren von „Eigenschaften“, „Fähigkeiten“ oder „Merkmalen“ von Lebewesen die Rede ist, gilt dies streng hinsichtlich der in die genannten Praxen eingehenden Unterscheidungszwecke.

Die Züchtung

Da Züchtung eine Praxis¹⁴ ist, lassen sich einschlägige Unterscheidungen treffen, wie etwa die Zwecke von Handlungen, die dazu benötigten Mittel sowie die verwendeten Materialien. In Fortsetzung des bisher nur im Überblick dargestellten können unter Züchtungszielen die Angaben der jeweils gewünschten oder bevorzugten Eigenschaften der zu züchtenden Lebewesen verstanden werden. Handelt es sich um bestimmte Regungen bei Tieren (was im Falle von Rennpferden oder Zugtieren leicht vorzustellen ist) so können zusätzlich Prüfungsverfahren über den jeweiligen Züchtungserfolg Auskunft geben. Die Züchtungsziele werden mithilfe von Züchtungs-

¹¹ Ganz ähnliches lässt sich übrigens auch für Pflanzen zeigen, bedenkt man nur typische Stabilitätsprobleme bei Weizenhalmen im Zusammenhang der Vergrößerung der Tragekapazitäten.

¹² Dies schließt nicht aus, dass es im Verlaufe der Hälterung zur Fortpflanzung kommt. Diese ist aber relativ zum Zweck der Sache beiläufig.

¹³ Das bedeutet nicht, dass es faktisch nicht auch andere gäbe. Verweist man in diesem Zusammenhang auf gentechnische Methoden, so ist das insofern nicht einschlägig, als es hier ja um die Bestimmung der Anfänge geht. Im übrigen ist auch für gentechnische Methoden die (nicht nur historische) Rückbindung an Züchtung zu erinnern (dazu GUTMANN 1998b & 2005).

¹⁴ Auch die Darwinsche Nutzung von Züchtung für evolutionstheoretische Zwecke erfolgt unter Hinweis auf den Handlungscharakter. Allerdings finden sich hier mehrfach empiristische Missverständnisse und Selbstmissverständnisse, was etwa die Abfolge von natürlicher, unbewusster und bewusster Züchtung zeigt (s. DARWIN 1896).

verfahren erreicht, zu welchen z. B. Inzucht im engeren und weiteren Sinne, Reinlinienzucht, Kreuzungszucht, bei Pflanzen schließlich Pfropfung und Selbstung (dazu und weiters SCHÖNMUTH et al. 1986; zur Pflanzenzüchtung SCHEIBE 1951) gehören. Des weiteren lässt sich wie bei der Hälterung von Hälterungsbedingungen so bei der Züchtung von Züchtungsbedingungen sprechen. Diese beeinflussen das Züchtungsergebnis z.T. ganz erheblich, sodass etwa das Wissen um günstige physikalische wie chemische Bedingungen, die Ernährung etc. einen erheblichen Teil züchterischen Erfolges ausmacht¹⁵. Nimmt man zu diesen Bedingungen noch den Grad der Panmixie oder Isolation, sowie den Zustand des Züchtungskollektives selber (damit ist z. B. der Inzuchtgrad, der Dominanzgrad bestimmter Merkmale o.ä. gemeint), welche der Züchter ebenfalls bestimmt, hinzu, so wird deutlich, dass die Züchtung ein Herstellungsverfahren unter Nutzung natürlicher Verläufe ist. Das Züchtungsmaterial wird gemäß den bisherigen Überlegungen in Form von Züchtungssorten zusammengestellt¹⁶.

Die rationale Bestimmung von Züchtungszielen

Bei der Auszeichnung von Züchtungszielen ließen sich zwei Sprachebenen unterscheiden, die lebensweltliche, direkt der Praxis entspringende und eine standardisierte Form die als wissenschaftliche (hier als biologische) bezeichnet wurde. Schon innerhalb der Züchtungspraxis ist eine möglichst genaue Bestimmung von Züchtungszielen für den Erfolg der Züchtung von großer Bedeutung. Sieht man von sinnfälligen Beispielen der Merkmalswahl ab (wie etwa die Blütenfarbe oder die Hautfarbe) und wendet sich den Leistungen (im oben genannten Sinne) von Lebewesen zu, so werden insbesondere jene Merkmale von Bedeutung sein, die direkt oder indirekt mit diesen Leistungen oder Arbeitsrichtungen verbunden sind. Sollen Merkmale dieser Art beschrieben werden können, ist die Nutzung technischen oder physikalischen Wissens notwendig. Das skizzierte Modellierungsverfahren erzeugt dabei einen Sprachübergang, da Teile von Lebewesen für deren Beschreibung lebensweltliche Sprachstücke in L zur Verfügung stehen, unter Verwendung expliziten technischen Wissens als Strukturen beschrieben werden (in S). Damit ist der lebensweltliche Sprachkontext – innerhalb der Züchtung – verlassen. Die Strukturierung von Lebewesen erfolgt durch die Verwendung von Sprachstücken in S allerdings nicht im einfachen Sinne einer Beschreibung, weswegen hier der Terminus der Strukturierung vorgezogen wird. Diese Strukturierung vollzieht sich un-

ter präskriptiver Nutzung des in die Modellierung eingehenden Wissens und bildet den Anfang der präparativen Praxis der Morphologie, also einer biologischen Disziplin. Der methodische Anfang der Morphologie ist damit ebenfalls in Züchtungswissen zu finden; wiewohl nicht ausschließlich oder gar auf dieses zu reduzieren, da technisches Modellwissen hinzukommt. Zusammenfassend lassen sich damit folgende Sprachebenen unterscheiden, die jeweils auf Praxen referieren:

1. Lebensweltliche und technische Beschreibung.

Zu dieser Ebene wurden hier solche Sprachstücke gezählt, die sich auf Praxen des Umganges mit Lebewesen beziehen, wie etwa Merkmale, Bewegung, Fortbewegung¹⁷, Nahrungsaufnahme etc., ohne dass biologisches Wissen zu investieren wäre. Anatomische Beschreibungen, zunächst des Menschen, dann auch von Tieren und Pflanzen können als L zugehörig angesehen werden. Anatomie wäre als „Kunst“ (ars) anzusprechen und nicht als Wissenschaft, sie gehörte eher in den Bereich handwerklicher Praxis.

2. Standardisierte Wissenschaftssprachen.

Zu diesen gehörten Sprachstücke von Wissenschaften, wie Physik, Chemie oder Mathematik und eben auch der Biologie. Unter Nutzung nicht-biologischen, wissenschaftlichen Wissens oder technischen aus L können biologische Beschreibungssprachen konstruiert werden, wie etwa jene der Morphologie.

Entscheidend für das weitere ist bei beiden Sprachebenen der präskriptive Aspekt. Obgleich etwa im Rahmen der Morphologie (in S) Beschreibungen von Lebewesen und deren Anatomie (Beschreibungen in L) vorgenommen werden, handelt es sich bei einer gelungenen Beschreibung eben nicht um die Darstellung eines schon einfach Vorhandenen sondern um die Strukturierung des je untersuchten Lebewesens (zur näheren Durchführung s. GUTMANN 2000). Entsprechend ist auch der Sprachaufbau vorzunehmen. So ist L im wesentlichen an Typenstandards orientiert. Darunter ist die Fixierung der Beschreibungssprachmittel durch exemplarische Redevereinbarungen zu verstehen, wie sich an der Verwendung eines Flusskrebseins zur exemplarischen Einführung der Bezeichnung seiner Teile (Glieder) etwa Coxa oder Basis, klar machen lässt. Von anderer Natur ist der Standard der Strukturierung im Falle von S. Hier ist von einem Funktionsstandard zu sprechen, da die Strukturierung in der aufgezeigten Form durch Modellierung mittels technischen Wissens erfolgt (zur näheren Unterscheidung s. GUTMANN 1996).

¹⁵ Dies kann u.a. zum Zwecke des Aufbaues einer Rationalen Ökologie genutzt werden; dazu GUTMANN & JANICH (2002).

¹⁶ Auch diese sind also „Kulturgegenstände“, wie u.a. eine eingehende Analyse der Mendelschen Kreuzungen zeigt (dazu GUTMANN 1996).

¹⁷ Die Unterscheidung von Bewegung und Fortbewegung ist in der Tat grundlegend, da es ja zahlreiche Lebensformen gibt, die sehr wohl das erste unternehmen und das letzte unterlassen (man denke an Aktinien, oder Balaniden; zu letzteren W.F. GUTMANN 1960).

Die Reihung von Züchtungszielen

In einem letzten Schritt, der wiederum auf die Züchtung und das oben skizzierte Modellierungswissen referiert, muss nun noch die über mehrere Kreuzungsgenerationen hinweg vollzogene Reihung von Züchtungszielen betrachtet werden. Z.T. kann ein Züchtungsziel pragmatische Bedingung zur Etablierung des nächsten Züchtungszieles sein; d.h., dass sich Züchtungsziele bestimmter Art erst erreichen lassen, nachdem andere Züchtungsziele zuvor realisiert wurden. In diesem Fall kann von Vorgängern die Rede sein, die als pragmatische Bedingung der Möglichkeit dadurch bestimmter Nachfolger zu verstehen sind. Die in der Züchtung etablierte zeitliche Reihe von Vorgängern und Nachfolgern wird als Gestaltreihe der Züchtungstiere hinsichtlich der Züchtungsziele dargestellt (in L). In der funktionellen Beschreibung (in L, wenn es sich um Leistungen von Lebewesen handelt) gibt diese Reihe die Verbesserung der ausgezeichneten Leistungen an. Die zeitliche Reihenfolge ist damit eine solche von einem gegebenen (d.h. hier immer im ersten Schritt erzeugten) zu einem erreichten (hier also in einem der Folgeschritte erzeugten) Zustand der beschriebenen Lebewesen. Mit dieser Betrachtung zur Reihung von Züchtungszielen in Bezug auf die funktionelle Strukturierung von Lebewesen sind die Vorarbeiten zur evolutionstheoretischen Rekonstruktion von Lebewesen abgeschlossen. Die Ausführung erfolgt in zwei Schritten, wobei zunächst die Gegenstandseinführung durch die konstruierende Morphologie und dann die eigentliche evolutive Rekonstruktion durch die rekonstruierende Morphologie skizziert wird.

Vom Lebewesen zur Konstruktion

Regelmäßig wird unter Morphologie eine beschreibende Disziplin verstanden, deren Aufgabe in der Darstellung vorhandener Strukturen von Lebewesen zu sehen ist. Lebewesen „bestehen“ dieser Auffassung zur Folge aus Strukturen oder sind aus ihnen „aufgebaut“, diese mithin einfach zu „entdecken“. Dieser Auffassung sind schon früh Überlegungen entgegengesetzt worden, welche die Teile von Lebewesen in einen funktionellen Zusammenhang zu bringen bemüht waren (etwa UEXKÜLL 1973). Entgegen deskriptivistischen Konzepten ist der vorgestellte Ansatz insofern präskriptiv, als Strukturen das Ergebnis von Handlungen im Sinne der präparativen Erstellung sind (dazu näher GUTMANN 1996, 2000). Ausgehend von Beschreibungen von Regungen, Bewegungen, Leistungen etc. von Lebewesen werden funktionelle Strukturierungen (in S) von Teilen dieser Lebewesen (in L) vorgenommen. Die nach ausgezeichnete Kriterien hinreichende Beschreibung der resultierenden Strukturen ist damit immer auf eine bestimmte Regung,

Bewegungsform o.ä. bezogen und zunächst noch funktionsmorphologisch. Werden nun mehrere solcher Strukturierungen vorgenommen und auf die Gestalt des gesamten Lebewesens bezogen, so ist der Übergang zur konstruktionsmorphologischen Strukturierung möglich. Die am Maschinenmodell gewonnene Rede über den „Kraftschluss“ wird nun zur Einführung des Wortes „Kohärenz“ verwendet. Dabei bezeichnet „Kohärenz“ nicht eine Eigenschaft von Lebewesen sondern eine Norm unter der funktionell geschlossene Konstruktionen strukturiert werden sollen. Die bei der präparativen Erstellung erarbeiteten Strukturen werden also in Hinsicht auf die Kohärenz der jeweiligen Leistungen zu einer Konstruktion des Lebewesens zusammengefasst. Selbstverständlich lassen sich auch für dasselbe Teil eines Lebewesens mehrere unterschiedliche Funktionen modellieren. Die resultierenden Beschreibungen liefern letztlich einen „funktionellen“ bzw. biomechanischen „Bauplan“ von Lebewesen¹⁸. Die Nutzung der durch Modelle bereitgestellten Beschreibungssprache führt zu Strukturierungen von Lebewesen, die sich z.T. grundlegend von anderen biologischen Beschreibungen unterscheiden. Dies gilt insbesondere für klassisch taxonomische Beschreibungen, die sich regelmäßig an Typenstandards orientieren (dazu GUTMANN 1996).

Aus der kurzen Skizze des funktions- und konstruktionsmorphologischen Arguments geht der methodologische Status der resultierenden Aussagen hervor. Hierbei handelt es sich nämlich zunächst um Strukturierungen rezenter Formen. Dies ändert sich grundsätzliche beim Übergang zur evolutionstheoretischen Nutzung konstruktionsmorphologischer Beschreibungen im Rahmen der rekonstruierenden Morphologie¹⁹.

Von der Konstruktion zur Rekonstruktion

Stellt die konstruierende Morphologie mögliche Gegenstände evolutiver Rekonstruktion durch bezug auf rezente Lebensformen bereit, so muss die eigentliche Rekonstruktion mit anderen Mitteln vorgenommen werden. Die kritische Rekonstruktion funktionalistischer Modellverständnisse zeigte die resultierenden me-

¹⁸ Die Charakterisierung als „biomechanisch“ resultiert aus der Tatsache, dass das Wort Bauplan ebenfalls von großer Mehrdeutigkeit ist und etwa im genetischen oder entwicklungsbiologischen Zusammenhang grundlegend anderes bedeutet als im taxonomischen, im morphologischen oder im systematischen (dazu GUTMANN 1996).

¹⁹ Als gleichsam beispielhaftes Ergebnis ist eine methodische Reihenfolge auch innerhalb der Morphologie auszumachen, was die Sprach-einführungen anbelangt, nämlich von Anatomie zu Funktions-, Konstruktions- und Rekonstruktionsmorphologie. Konstruktionsmorphologie ist also zu Zwecken der rekonstruktionsmorphologischen Betrachtung immer schon notwendig, wiewohl das Umgekehrte nicht gilt. Desgleichen lässt sich Konstruktionsmorphologie nicht ohne funktionsmorphologische Kenntnisse betreiben, das Umgekehrte ist aber sehr wohl möglich.

thodologischen Schwierigkeiten an, von denen die bekannte Zirkelproblematik nur die auffälligste ist. Geht man wiederum auf die Darstellung der Züchtung zurück, so findet sich in den „Gestaltreihen“ der Züchtungsziele der gesuchte Anfang für evolutive Betrachtungen. Dies gilt jedenfalls für rezentbiologisch anfertigte Beschreibungen, d. h. a fortiori für den genealogischen wie den formentheoretischen Zusammenhang, die beide gleichermaßen schon bei Darwin eine grundlegende Rolle spielten (dazu GUTMANN 1996, GUTMANN & WEINGARTEN 1999). Unter Beschränkung auf den formentheoretischen Aspekt, können zunächst die Gegenstände der evolutiven Rekonstruktion in den durch die konstruierende Morphologie erstellten Konstruktionen gesehen werden. Diese wurden wiederum aus den Gestaltreihen der Züchtung unter funktioneller Modellierung gewonnen und ergaben wie ausgeführt Reihen von Vorläufern und Nachfolgern. Terminologisch wird der Übergang zur morphologischen Beschreibung dadurch vollzogen, dass im weiteren statt von Vorgängern von Antezedenten und statt von Nachfolgern von Postsequenten die Rede ist. Dabei müssen die Konstruktionen rezenter Lebewesen als Endzustände einer Transformationsreihe aus Antezedenten und Postsequenten betrachtet werden, d. h. sie stellen die jeweils aktuellen Postsequenten und in ordinaler Hinsicht einfach die letzten der Reihe dar. Die Aufgabe der Rekonstruktion besteht in der Erstellung von Transformationsreihen. Dabei gehen Begründungs- und Berichtsperspektive in charakteristischer Weise auseinander. Obgleich zwar evolutionäre Transformationen als Übergänge von Antezedenten zu Postsequenten geschildert werden, ist die Rekonstruktionsreihenfolge umgekehrt. Es werden also jeweils „mögliche“ Antezedenten „gegebener“ Konstruktionen gesucht. In den Folgeschritten sind die Antezedenten selber die Postsequenten der Rekonstruktion zu denen die weiteren Antezedenten zu suchen sind etc. Der Übergang von einem Transformationsschritt zum nächsten muss unter Verweis auf explizierbare Transformationsprinzipien geschehen. Nimmt man nun die Verbesserung von Maschinen als Modellgrundlage, so wird der terminologische Übergang zur Optimierung von Konstruktionen möglich. Transformationsreihen sind also Reihen von Konstruktionen deren Reihenfolge sich nach Maßgabe der Optimierung der jeweiligen Postsequenten ergibt²⁰. Bezeichnet man die dabei investierten Transformationsregeln als Rekonstruktionprinzipien (nicht von Lebewesen, sondern von Konstruktionen), so können Transformationsreihen von Konstruktionen erstellt werden. Als Rekonstruktionprinzipien werden die Transformationsregeln deshalb bezeichnet um die

²⁰ Die bedeutet zugleich, dass die oben geforderten Indizierung der jeweils betrachteten Leistungen etc. vorgenommen worden sein müssen.

Umkehrung der Reihenfolge zu markieren; denn wie gesehen war die Verbesserung einer Maschine resp. eines Lebewesens (innerhalb der Züchtung s.o.) das gesetzte Handlungsziel, welche es zu realisieren galt. Doch ist die Optimierung keinesfalls die einzige Möglichkeit der Veränderung von Konstruktionen. Es kann vielmehr auch die ebenfalls am Maschinenmodell diskutierte Erweiterung der Einsatzmöglichkeiten als Grundlage genommen werden. Hierbei wäre für Konstruktionen von Differenzierungen zu sprechen. Die Transformationsreihe würde also in ein Differenzierungs-/Optimierungsfeld umgesetzt:

Ist es möglich mehrere Antezedenten zu einer Konstruktion zu rekonstruieren so können zusätzlich zu den Transformationsreihen Differenzierungen vorgenommen werden, die sich als Differenzierungsfelder zusammenfassen lassen. Für die Antezedenten der End-Konstruktion gilt natürlich ebenfalls die Kohärenz-Norm. D.h. auch für die rekonstruierten Konstruktionen muss die funktionelle Geschlossenheit sichergestellt werden²¹. Nach diesem letzten Schritt ist es nun auch möglich den methodologischen Ort der Rede über Optimierung innerhalb evolutionstheoretischer Ansätze zu bestimmen. Tatsächlich ist Optimierung weder eine Eigenschaft „lebender Systeme“ noch gar der „Evolution“. Auch die Identifikation von Evolution mit Optimierung ist ein schlichtes Missverständnis der Mittel, die benötigt werden, um Aussagen über mögliche evolutive Transformationen von Konstruktionen zu tätigen. Werden nämlich Differenzierung und Optimierung als Rekonstruktionsprinzipien verstanden, so handelt es sich um Begriffe in S und eben nicht in L. Da zudem von Optimierung wie Differenzierung nur rekonstruktiv die Rede war, entfällt jeder Verdacht der Ontologisierung beschreibungssprachlicher Mittel, die für die Darstellung evolutiver Verläufe verwendet wurden.

Struktur der Synthese

Wir können nun im Lichte unserer pragmatischen Lesung der Darwinschen Überlegungen auf die Anfangsfrage zurückkommen, ob es nämlich eine Möglichkeit gibt, die Identität des Referenten unserer beiden, als Klado- und Anagenese, bzw. Mikro- und Makroevolution bezeichneten Vorgänge aufzuzeigen. Eine solche „Synthese“ scheint aus den angeführten Gründen nicht möglich auf der Ebene der je schon erarbeiteten Abstraktionen selber, denn hier erhielten wir entweder eine eingedeutete Kladogenese (also auf der Ebene eines jeweils rekonstruierten Evolutionszustandes) oder umgekehrt eine eingedeutete Anagenese (auf der Ebene ei-

²¹ Daraus ergibt sich ein wichtiges Kriterium für die Unterscheidung von gelungener und misslungener Rekonstruktion (näher dazu GUTMANN 1996).

ner hinsichtlich der Anagenese schon strukturierten Kladogenese). Wir können uns die Situation an der Züchtung verdeutlichen, indem wir fingieren, es wären mehrere Varianten einer Sorte von Tieren (etwa Kälbern) durch Züchtung erzeugt worden, die sich hinsichtlich bestimmter Eigenschaften (etwa der Leistungsfähigkeit für bestimmte Nutzungen) unterscheiden. Diese Differenzen mögen sich ferner in bestimmten morphologischen Details ausdrücken (man denke an die Stellung und Geometrie der Beine, den Muskel- und Sehnenbesatz in Relation zu den jeweiligen Insertionen am Skelett etc.). Den jeweils in der aktuellen Generation vorliegenden Tieren gingen etliche – aus verschiedenen Linien – voraus und es werden etliche – in verschiedene Linien – folgen. Dies geschieht in der Regel dadurch, dass nicht etwa alle Tiere für die weitere Züchtung verwendet werden, sondern nur einige; die jeweilige Komplementärgruppe wird dann z. B. für die „Produktion“ genutzt. Übertragen wir nun diese Beschreibung auf unsere Unterscheidungen von Ana- und Kladogenese, dann entspricht die Auftrennung der Zuchtlinien (inklusive der mitunter vorzunehmenden Einzüchtungen) der „Anagenese“ bezüglich des Zuchtzieles (es können dies mitunter auch mehrere gleichzeitig sein). Die Differenzierung der Population über die Linien hinweg hingegen der Kladogenese. Die entscheidende Asymmetrie – um die es uns hier zu tun ist – besteht darin, dass wir über die Anagenese überhaupt nur unter Kenntnis der Kladogenese etwas wissen können, während umgekehrt die Kladogenese jederzeit als Sortierung nach Verwandtschaftsgraden auch ohne Kenntnis der Anagenese möglich ist. Umgekehrt kann über Kladogenese zu einem anagenetisch früheren als dem gegenwärtigen Zeitpunkt zwar durchaus etwas gesagt werden. Es handelt sich dann aber um ein eingedeutetes Wissen bezüglich weiterer, empirisch sachhaltiger Annahmen (etwa bezüglich der Varianz innerhalb kreuzender Populationen). Der eigentümliche, oben angezeigte Wechsel der Perspektive mit Blick auf ein bestimmtes Individuum besteht nun darin, dieses einmal als z. B. Produktions- oder Reproduktionstier anzusprechen und einmal als Element innerhalb einer Linie von Reproduktionstieren. Der Versuch, anagenetische auf kladogenetische Aussagen abzubilden, bedeutete, mithin die Kenntnis des Züchtungsplanes (denn nichts andere ist die Linie der Reproduktionstiere) aus der Differenzierung des Züchtungskollektive zum gegenwärtigen Zeitpunkt zu ermitteln. Ganz abgesehen von den empirischen Schwierigkeiten, mit Blick etwa auf Einkreuzungstiere, die zum gegebenen Zeitpunkt möglicherweise gar nicht mehr vorhanden sind (etwa weil deren Linie aufgegeben wurde), oder in Abständen immer wieder eingekreuzt werden, zeigt sich aber nun das methodologische Problem der Vermischung zweier Beschreibungen:

1. Im einen Falle haben wir einen Zuchtplan vor uns, der – etwa in Form einer idealisierten Darstellung – die Abfolge der Züchtungsziele angibt. Bezüglich der Züchtungsziele können dann die jeweiligen Abweichung als Leistungsdifferenzen angegeben werden. Wir betrachten hier also die Einheit in der Divergenz und sind somit in der Lage die „Verbesserungen“ einer Linie hinsichtlich der ausgewählten Ziele zu bestimmen.

2. Im anderen Fall aber haben wir die Beschreibung der Streuung einer Population bezüglich eines oder mehrerer Leistungskriterien vor uns. Wir betrachten also die Divergenz in der Einheit und sind mithin in der Lage selbst bei mehr oder minder gleichem Aussehen die „besten Individuen“ für gesetzte Zwecke zu identifizieren .

Während im ersten Fall die Individuen als Reproduktionstiere in der Abfolge der Kreuzungsschritte fungieren (die Produktionstiere erscheinen hier möglicherweise gar nicht, und wenn, dann eben nur in der Nutzung als Reproduktionstiere), sind die Individuen im zweiten Falle Produktionstiere (wobei dann Reproduktion ebenfalls als Produktion gilt). Die Adäquatheit unserer Beschreibungen wird im ersten Fall an der Reproduktion der Abfolge der Zuchtziele bemessen, im zweiten an der Differenzierung über die Leistungskriterien.

Schluss

Wir können uns nun der anfänglichen Frage, wie nämlich das Verhältnis von Anagenese und Kladogenese respektive Mikro- und Makroevolution methodologisch zu bestimmen sei wieder zuwenden. Beziehen wir die beiden Unterscheidungspaare auf je einen und denselben Naturprozess zurück, dann ergeben sich all die hier entwickelten Schwierigkeiten. Wir müssten entweder zu dem Schluss kommen, dass die resultierenden Widersprüche den vermeintlichen Naturprozess selber charakterisierten, oder die Kriterien der Unterscheidung der jeweiligen Teilprozesse genau jener Beliebigkeit preisgeben, wie sie etwa die MAYRSche Untersuchung aufwies. Als Alternative müssen wir eine Vereinheitlichung nicht des abstrakten Beschreibungsergebnisses (also des eigentümlich ungegenwärtigen Naturvorganges „Evolution“) sondern vielmehr des methodischen Beschreibungsanfanges vornehmen – und das ist in diesem Fall, wie unsere Darwinrekonstruktion gezeigt hat, die menschliche Züchtungspraxis. Die Vereinigung der Rede über die genannten vier Prozesse lässt diese also nicht als unterschiedliche Aspekte der Natur erscheinen, sondern als hinsichtlich des methodischen Anfanges identifizierbare Strukturierungen des Züchtungshandelns. Während Kladogenese sich auf die Produktion von Differenzen in einer hinsichtlich der Reproduktion

identischen Züchtungsgruppe bezieht, bezeichnet Anagenese die (nach Leistungskriterien) idealisierte Reihung der Züchtungszielen – zunächst in pragmatischer, dann in zeitlicher Reihe.

Der Ausdruck Mikroevolution bezeichnet solche Vorgänge innerhalb reproduktiver Einheiten, die die Variantengnese, Makroevolution solche Vorgänge, die die Veränderung von Invarianten der (identischen) Reproduktion betreffen. Weder also geht Kladogenese (gleichsam nach vollständiger Beschreibung der Lebewelt) in Anagenese, noch geht Mikroevolution (gleichsam unter Anhäufung von in Summa hinreichenden Differenzen innerhalb einer reproduktiven Einheit) in Makroevolution über. Es handelt sich um, nach Gegenstand wie Methode unterschiedene Beschreibungen zu differenten Erklärungszwecken. Wir würden also die eher an kladogenetischen Fragen orientierten Ergebnisse der NAP als zwar begrüßenswerte, aber hinsichtlich des anagenetischen Gehaltes wenig aussagekräftige Parallele zu den anagenetisch orientierten aber kladogenetisch wenig aussagekräftigen Ergebnissen der konstruktionsmorphologischen Rekonstruktion ansehen müssen. Abweichung wie Kongruenz wären dann hinsichtlich ihres Bezuges auf ein – wie auch immer zu bestimmendes – „natürliches Sortiment“ der Lebewesen geltungsmäßig irrelevant.

Zusammenfassung

Es wird gezeigt, dass die molekularbiologisch ermittelte, als „New Animal Phylogeny“ (NAP) popularisierte Metazoa-Großphylogenie weit besser als bisher vermutet mit morphologiebasierten Vorläufermodellen vereinbar ist. Bei den betreffenden Vorläufermodellen handelt es sich um konstruktionsmorphologisch begründete Bauplanableitungen, die von W.F. GUTMANN und Mitarbeitern zwischen 1966 und 1976 ausgearbeitet und seitdem als „Gallertoid-Hydroskelett-Theorie“ weiterentwickelt wurden. Es handelt sich hierbei um Rekonstruktionen zur Anagenese der Hauptstammlinien des Tierreiches; die Rekonstruktion der Kladogenese ist sekundär. Dementsprechend werden im vorliegenden Artikel zunächst die Übereinstimmungen in den anagenetischen Aussagen von NAP und Gallertoid-Hydroskelett-Theorie dargelegt. Im Anschluss wird gezeigt, dass auch die neuen kladogenetischen Resultate der NAP im Rahmen der Gallertoid-Hydroskelett-Theorie unproblematisch sind, insbesondere die molekularsystematisch ermittelte Genealogie der Deuterostomia sowie der Zerfall der Protostomia in Ecdysozoa und Lophotrochozoa. Da sich die umfassende Vereinbarkeit in anagenetischen und kladogenetischen Aspekten z. Z. anhand der neuen Deuterostomia-Phylogenie am besten demonstrieren lässt, wird diese als Interpretationsrahmen

für eine exemplarische Re-Interpretation zweier umstrittener Fossilformen (Stylophora und Vetulicolia) herangezogen.

Literatur

- ADOUTTE A., BALAVOINE G., LARTILLOT N. & R. DE ROSA (1999): Animal evolution – the end of intermediate taxa? — *Trends Gen.* **15** (3): 104-108.
- AMANN R. & R. ROSSELLO-MORA (2002): Mikrobiologische Aspekte der Biodiversität. — In: JANICH P., GUTMANN M. & K. PRIEB (Hrsg.): Biodiversität. Wissenschaftliche Grundlagen und gesellschaftliche Relevanz. Springer, Berlin, Heidelberg, New York: 161-180.
- COOK C.E., JIMENEZ E., AKAM M. & E. SALO (2004): The Hox gene complement of acoel flatworms, a basal bilaterian clade. — *Evol. Dev.* **6** (3): 154-163.
- DARWIN Ch. (1896): *The Variation of Animals and Plants under Domestication.* — Vol. I & II. New York.
- DOPAZO H. & J. DOPAZO (2005): Genome-scale evidence of the nematode-arthropod clade. — *Genome Biol.* **6** (5): R41.1-R.41.10.
- FIELD K.G., OLSEN G.J., LANE D.J., GIOVANNONI S.J., GHISELIN M.T., RAFF E.C., PACE N.R. & R.E. RAFF (1988): Molecular phylogeny of the animal kingdom. — *Science* **239** (4841): 748-753.
- GUTMANN M. (1996): Die Evolutionstheorie und ihr Gegenstand. – Beitrag der Methodischen Philosophie zu einer konstruktiven Theorie der Evolution. — VWB, Berlin, 1996.
- GUTMANN M. (1998a): Methodologische und normative Aspekte der Umweltbewertung – Elemente einer Rationalen Ökologie. — In: THEOBALD W. (Hrsg.), *Integrative Umweltbewertung. Theorie und Beispiele aus der Praxis.* Springer, Berlin, Heidelberg, New York: 65-92.
- GUTMANN M. (1998b): Zur Ontologie des Genbegriffes: Systematische Rekonstruktionen zur Rationalen Genetik. — In: DALLY A. (Hrsg.), *Wie weit reicht die Macht der Gene? Locumer Protokolle* **22** (98): 27-57.
- GUTMANN M. (2000): The Status of Organism. Towards a constructivist theory of organism. — In: PETERS D.S. & M. WEINGARTEN (Hrsg.), *Organisms, Genes and Evolution.* Steiner Verlag, Wiesbaden: 17-32.
- GUTMANN M. (2002): Funktion und Modell. Zum methodologischen Status der Rede über Funktion und ihre Bedeutung für evolutionäre Rekonstruktionen. — In: SCHLOSSER G. & M. WEINGARTEN (Hrsg.), *Formen der Erklärung in der Biologie.* VWB, Berlin: 17-46.
- GUTMANN M. (2005): Gene und Ethik. Wissenschaftstheoretische Rekonstruktionen zu einem Mißverständnis. — In: DABROCK P. & J. RIED (Hrsg.), *Therapeutisches Klonen als Herausforderung für die Statusbestimmung des menschlichen Embryos.* mentis, Paderborn: 89-108.
- GUTMANN M. (2006): Hugo Dingler und das Problem der Deszendenztheorie. — In: JANICH P. (Hrsg.), *Wissenschaft und Leben.* Transcript, Bielfeld: 113-122.
- GUTMANN M. & P. JANICH (2002): Methodologische Grundlagen der Biodiversität. — In: JANICH P., GUTMANN M. & K. PRIEB (Hrsg.), *Biodiversität. Wissenschaftliche Grundlagen und gesellschaftliche Relevanz.* Springer, Berlin, Heidelberg, New York: 281-353.
- GUTMANN M. & E. NEUMANN-HELD (2000): The Theory of Organism and the Culturalist Foundation of Biology. — *Theor. Biosci.* **119**: 276-317.

- GUTMANN M. & T. VOSS (1995): The disappearance of Darwinism – oder: Kritische Aufhebung des Strukturalismus. — In: RHEINBERGER H.-J. & M. WEINGARTEN (Hrsg.), *Jahrb. Ges. Theor. Gesch. Biol.* **2**/1995: 195-218.
- GUTMANN M. & M. WEINGARTEN (1999): Gibt es eine Darwinsche Theorie? Überlegungen zur Rekonstruktion von Theorie-Typen. — In: BRÖMER R., HÖBFELD U. & N.A. RUPKE (Hrsg.), *Evolutionsbiologie von Darwin bis heute*. VWB, Berlin: 105-130.
- GUTMANN M. & M. WEINGARTEN (2004): Preludes to a Reconstructive „Environmental Science“. — *Poiesis & Praxis* **3** (1-2): 37-61.
- GUTMANN W.F. (1960): Funktionelle Morphologie von *Balanus balanoides*. — *Abh. Senck. Nat. Forsch. Ges.* **500**: 1-43.
- HAASE A., STERB M., WÄCHTER K. & G. BICKER (2001): A tissue-specific marker of Ecdysozoa. — *Dev. Gen. Evol.* **211** (8-9): 428-433.
- HEBERER G. (1943): Das Typenproblem in der Stammesgeschichte. — In: HEBERER G. (Hrsg.), *Die Evolution der Organismen*. Fischer, Jena: 545-585.
- JAHN I., LÖTHER R. & K. SENGLAUB (Hrsg.; 1985): *Geschichte der Biologie*. — Fischer, Jena.
- MAYR E. (1979): *Evolution und die Vielfalt des Lebens*. — Springer, Berlin, Heidelberg.
- MAYR E. (1997): *This is Biology*. — Belknap, Cambridge.
- ROSSELLO-MORA R. & R. AMANN (2000): The species concept in prokaryotic taxonomy. — Graue Reihe Nr. 22, Europäische Akademie zur Erforschung von Folgen wissenschaftlich-technischer Entwicklungen GmbH, Bad-Neuenahr-Ahrweiler.
- ROY S.W. & W. GILBERT (2005): Resolution of a deep animal divergence by the pattern of intron conservation. — *Proc. Nat. Acad. Sci.* **102** (12): 4403-4408.
- RUIZ-TRILLO I., RIUTORT M., FOUCARDE M., BAGUNA J. & J.L. BOORE (2004): Mitochondrial genome data support the basal position of Acoelomorpha and the polyphyly of Plathelminthes. — *Mol. Phyl. Evol.* **33** (2): 321-332.
- SCHIEBE A. (1951): *Einführung in die allgemeine Pflanzenzüchtung*. — Eugen Ulmer, Stuttgart.
- SCHÖHNMUTH G., FLADE D. & G. SEELAND (1986): *Tierproduktion*. — Harri Deutsch, Frankfurt a.M.
- SIEWING R. (1982): *Biologische Evolution – Einführung in die Problematik*. — In: SIEWING R. (Hrsg.), *Evolution*. UTB Stuttgart, New York: 95-118.
- TELFORD M.J. & R.R. COPLEY (2005): Animal phylogeny: fatal attraction. — *Curr. Biol.* **15** (8): R296-R299.
- UEXKÜLL J.V. (1973): *Theoretische Biologie*. — Suhrkamp, Frankfurt a.M.
- WEINGARTEN M. & M. GUTMANN (1995): Ein gescheiterter Bestseller? Bemerkungen zu Gould und seinen Kritikern. — *Nat. u. Mus.* **125** (9): 271-280.

Anschrift der Verfasser:

Jun. Prof. Mathias GUTMANN
 Institut für Philosophie
 Philipps-Universität Marburg
 Wilhelm Röpke Str. 6B
 35032 Marburg
 Germany
 E-Mail: gutmann@mail.uni-marburg.de

Dr. Michael GUDO
 Morphisto-Evolutionsforschung
 und Anwendung GmbH
 Senckenberganlage 25
 60325 Frankfurt am Main
 Germany
 E-Mail: mgudo@morphisto.de

Dipl.-Biol. Tareq SYED
 Morphisto-Evolutionsforschung
 und Anwendung GmbH
 Senckenberganlage 25
 60325 Frankfurt am Main
 Germany
 E-Mail: syed@em.uni-frankfurt.de

Evolution und Verhalten

H. WINKLER

Abstract: Evolution and behavior. As much as behavior is a product of evolution it plays an important role in evolutionary change and diversification. Evolutionary thinking permeates behavioral research particularly since the work of Konrad Lorenz and Niko Tinbergen, and inspires studies in behavioral ecology. Here I address what I think are common misconceptions regarding evolution in general and the evolution of behavior in particular, and outline some basic principles in the evolutionary biology of behavior, especially recognizing that evolutionary problems are actually covered by five independent theories (MAYR 1985). Evolution is gradual and open ended and several behavioral mechanisms exist that together with genetic and environmental ones maintain variation within and among populations. Comparisons in behavioral biology almost exclusively rest on extant organisms, are thus horizontal, and must therefore not be anthropocentric.

Key words: Behavior, selection, gradualism, speciation, phylogeny.

Einleitung

Verhalten ist mit den beiden grundlegenden Prozessen der Evolution, dem zeitlichen Wandel und der Vielfältigung in unabhängige Stammlinien (HUXLEY 1957, MAYR 2004) zumindest in den letzten 15% der langen Geschichte des Lebens auf der Erde eng verwoben. Seit Organismen auf ihre Umwelt reagieren, sich bewegen und fort bewegen sind die Aufnahme von Information, ihre rasche Verarbeitung und Speicherung und vorteilhafte Reaktionen von grundlegender evolutiver Bedeutung.

Evolution und das zugehörige Theoriengebäude lassen sich auf vielfältige Weise definieren und bestimmen. Um diesen Aufsatz nicht ausufern zu lassen und wegen ihrer überzeugenden Logik folge ich hier den von MAYR und BOCK entwickelten Konzepten (MAYR 1985, 2004, BOCK 2007). Die Evolutionstheorie zeichnet sich dadurch aus, dass sie von Biologen wie Nicht-Biologen eifrig diskutiert und fast gleichermaßen oft missverstanden wird. Ein lange unbeachtetes und auch heute noch weit verbreitetes Missverständnis läuft unter dem Titel „Darwins Evolutionstheorie“. Mayr zeigt vor nun schon mehr als zwei Dekaden auf, dass es diese Theorie im Singular gar nicht gibt und Darwin, auch ihm nicht immer klar bewusst, eigentlich fünf untereinander zusammenhängende Theorien verfocht (MAYR 1985, 2004). Ich beginne mit einer sehr generellen Definition von Evolution (BOCK 2007): Veränderungen von Organismen innerhalb der minimalen Zeitspanne einer Generation; diese Veränderungen sind zwischen

den Organismen einer Generation und ihren Nachfahren zu beobachten. Es sollte klar sein, dass damit Änderungen, die ein Individuum im Laufe der Zeit durchmacht ausgeschlossen werden. Außerdem wird von dieser Definition nicht explizit spezifiziert wie die Veränderungen zu messen oder zu beschreiben sind. Biologen werden jedenfalls Maße verwenden, die Kollektive charakterisieren (z. B. statistische Lokationsmaße wie Mittelwert oder Median) und im Allgemeinen Populationen als diese Kollektive verwenden. Daher werden die Unterschiede zwischen einzelnen Eltern und ihren Nachkommen nur in Ausnahmefällen (z. B. wenn nur mehr ein solches Elternpaar existiert) unter die gegebene Definition fallen. Das vom Standpunkt der Verhaltensforschung Bemerkenswerte an der Definition ist ferner, dass sie kulturelle Evolution einschließt. Genetische Evolution muss daher separat behandelt werden und auf jene Veränderungen eingeschränkt werden, die Elemente der Keimbahn (Gene, Plasmide etc.) betreffen. Kulturelle Evolution wurde erstmals von Lorenz angedacht und später speziell in Österreich von Otto Koenig weiter entwickelt (KOENIG 1970) und ist seither fixer, wenn auch teilweise umstrittener Bestandteil der Verhaltens- und Evolutionsforschung (BONNER 1980, CAVALLI-SFORZA & FELDMAN 1981, EHRLICH & FELDMAN 2003). Sie beruht auf dem Transfer von Informationen und Produkten (z. B. Werkzeugen, Behausungen, Nahrungsspeicher) von Individuen einer Generation zu Individuen der nächsten Generation außerhalb der Keimbahn und interagiert in komplexer Weise mit der genetischen Evolution.

Verhalten und sein Hauptorgan, das Nervensystem, unterliegen dem stetigen evolutiven Wandel und bestimmen ihn und die Aufspaltung in verschiedene Formen gleichzeitig mit. Daher steht Evolution niemals still und ist bezüglich ihrer Ergebnisse offen. Ich werde diese Ansicht im Lichte der verschiedenen Evolutionstheorien (MAYR 1985, 2004, BOCK 2007) im Folgenden begründen und auf oft missverständene und kontroversiell diskutierte Aspekte besonders eingehen.

Selektion

Für gewöhnlich produzieren Organismen mehr Nachkommen, als tatsächlich das Fortpflanzungsalter erreichen und die nächste Generation bilden. Sind die Überlebenden eine rein zufällige Auswahl aus der vorherigen Generation, wird die Evolution nur von den Zufallsgesetzen bestimmt. Dann unterliegt eine Population der genetischen Drift, die vor allem bei kleinen Populationen zum tragen kommt und erst in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts als spezieller Evolutionsprozess erkannt und erforscht wurde. Darwin beschäftigte sich nicht mit dieser Art von Zufallsfaktoren. Er war überzeugt, dass die Interaktionen zwischen den einzelnen Individuen mit ihrer Umwelt ausschlaggebend dafür sind, ob sie die nächste Generation erreichen oder nicht. Damit das für die Evolution relevant ist, müssen sich die Individuen allerdings in Merkmalen, die für den Ausgang jener Interaktionen entscheidend sind, unterscheiden und Nachkommen ihren Eltern bezüglich dieser Merkmale ähnlich sein. Schon Darwin ergänzte dieses Konzept um eine weitere Komponente, nämlich den unterschiedlichen Fortpflanzungserfolg aufgrund von Konkurrenz zwischen Geschlechtsgenossen und Präferenzen bei der Partnerwahl. Den Zufallsbegriff braucht man, um den Unterschied zwischen den Generationen bewerten und Selektion von der Drift unterscheiden zu können. Das zu erwartende Gesamtergebnis von zufälligen Prozessen kann man mit Mitteln der Wahrscheinlichkeitstheorie präzise voraussagen. So machen es staatliche Lotterien, Versicherungen, Statistiker und Biologen, die mit Werkzeugen der Statistik die Variabilität von Merkmalen in natürlichen Populationen analysieren oder ihre Konzepte in mathematische Gleichungen gießen. Daher definieren sie Selektion im Sinne Darwins und der Evolutionsbiologie als vom Zufall abweichendes differentielles Überleben und Fortpflanzen von Individuen.

Evolutionsbiologen haben für ihre Theorien das Konzept der genetischen Fitness entwickelt, um die im Zuge der Selektion sich ändernde genetische Zusammensetzung einer Population mathematisch behandeln zu können. Fitness misst wie ein Genotyp seine Häufigkeit in einer Population von Generation zu Generation

veränderte. Die höchste Fitness erzielen jene, die im Vergleich zu anderen Genotypen am besten Ihregleichen in nachfolgenden Generationen unterbringen. Ich werde in diesem Aufsatz der Einfachheit halber dieses Ergebnis generell als „Erfolg“ bezeichnen.

Der Selektionsmechanismus kann erklären wie bestimmte Eigenschaften bei bestimmten Populationen oder Arten vorherrschen. Er erklärt nicht die physikalischen, chemischen oder auch nur die genetischen Mechanismen, die diese Eigenschaften hervorbringen. Der Selektionsmechanismus beruht auf den Konsequenzen, die bestimmte Merkmale für ihren Träger haben. Sichern sie den Fortpflanzungserfolg (einschließlich Überleben) werden sie als Anpassungen bezeichnet (BOCK & von WAHLERT 1965). Betrachten wir den eleganten Flügelschlag einer Möwe. Der Ablauf der Bewegung garantiert effizienten Flug. Aus der Selektionstheorie könnte man die Hypothese ableiten, im Laufe der Evolution sei ein Flügelschlag entstanden, der den Gesetzmäßigkeiten der Aerodynamik folgend eine effiziente Fortbewegungsweise der Möwen im Kontext ihrer Lebensumstände hervorbringt. Sorgfältige Analyse des Flügelschlags wird einen zunächst nicht evidenten Umstand aufzeigen nämlich, dass ein Teil des Bewegungsablaufes durch den Bau der Gelenke und des Sehnen-Muskel-Apparates bestimmt wird (VAZQUEZ 1992). Die vom Nervensystem ausgehenden Instruktionen sind also nicht alleine für die Ausprägung dieses Verhaltens zuständig. Warum das so ist, darüber könnte man natürlich weitere evolutionsbiologische Überlegungen anstellen. Aber das will ich hier nicht weiter verfolgen. Das simple Beispiel zeigt vielmehr auf, wie ungeeignet einfache Erklärungen sind, zu denen speziell auch naive Vorstellungen zur Genetik gehören. Eine davon wäre in unserem Beispiel die Annahme eines einzelnen „Flügelschlag-Gens“. So ein Gen wäre vielleicht eine praktische Sache und ein Techniker mit der Aufgabe betraut eine Möwe zu bauen, hätte in seinen Entwürfen vielleicht eines vorgesehen. In der Evolution werden Dinge aber nicht entworfen sondern zusammen geschustert. Und die Vorstellung „ein Gen – ein Merkmal“ ist ein leider selten den Tatsachen entsprechender Wunschtraum mancher Genetiker und Molekularbiologen.

Der einfache Prozess der Darwinschen Selektion lässt sich leicht als Algorithmus formulieren und stellt heute ein mächtiges Werkzeug dar, mit dem Ingenieure zahlreiche Entwicklungsaufgaben bearbeiten. Die „Richtigkeit“ dieses Prozesses braucht man mit empirischen Mitteln nicht zu testen. Die naturwissenschaftliche Frage ist vielmehr, in welchem Umfang dieser Prozess Evolution erklären kann. So einfach das Konzept der Evolution durch Selektion auch zu sein scheint, es hat lange gedauert, bis seine Tragweite und Implikationen voll erkannt wurden.

Speziell Forscher des deutschen Sprachraums hatten große Schwierigkeiten mit dem zentralen Konzept der Variation. Geprägt vom typologischen Denken in der Tradition des Idealismus hat daher auch Lorenz die Konsequenzen für die Verhaltensforschung nicht wirklich gezogen, obwohl Leute wie E. Mayr ihn auf das Problem aufmerksam gemacht hatten, und Abweichungen vom „typischen“ Verhalten eher als „Fehler“ betrachtet, denn als Voraussetzung für die Evolution von Anpassungen im Verhalten zu untersuchen (E. Mayr pers. Mitt., ZIPPELIUS 1992). Ganz unberechtigt ist das „typologische“ Denken allerdings nicht, denn bei näherem Hinsehen tut sich tatsächlich ein Problem auf.

Auch jene Individuen einer Population, die geschlechtsreif geworden sind und sich fortpflanzen, variieren bezüglich von Verhalten und anderen Erfolg bestimmenden Merkmalen. Ein guter Teil dieser Variation rührt besonders beim Verhalten von Einflüssen während der Entwicklung und von den Interaktionen zwischen genetischen Faktoren und der Umwelt her. Dem genetischen Anteil der Variation bereitet der eben erläuterte Selektionsmechanismus rasch den Garaus, da die ungünstigen Varianten verschwinden. Die genetische Evolution müsste daher bald still stehen. Die zahlreichen Formen der genetischen Mutation sind die ultimative Quelle der umweltunabhängigen Variation, die bei sich sexuell fortpflanzenden Organismen durch die Rekombination mütterlichen und väterlichen Erbmaterials besonders wirksam ist. Die Rate, mit der Mutationen entstehen, ist aber viel zu gering, um die Variation gegenüber der Selektion und selbst der von den Zufallsgesetzen folgenden Drift erhalten zu können. Hier liegt offensichtlich ein Problem vor. Zusammenbruch der Vielfalt hieße Stillstand und die Evolutionstheorien über ständigen Wandel und Selektion stünden im gegenseitigen Widerspruch.

Neben der am Besten mit Mitteln der Statistik zu beschreibenden Variation gibt es in natürlichen Populationen häufig ein sich wenig änderndes Nebeneinander von unterschiedlichen Merkmalsausprägungen; Biologen sprechen von Polymorphismen. Bei einem afrikanischen Prachtfinken, dem Purpurastrild (*Pyrenestes ostrinus*), findet man zum Beispiel nebeneinander Individuen beiderlei Geschlechts mit großen und kleinen Schnäbeln. Diese zwei Formen spiegeln die Größenverteilung der Samen, ihrer Hauptnahrung wider (SMITH 1993). Die Evolution von unterschiedlichen Verhaltensweisen, die erfolgreich nebeneinander in einer Population bestehen, ist meist schwieriger zu verstehen, da meist in der Umwelt keine so einfachen Entsprechungen wie beim Beispiel des Finkenschnabels zu finden sind. Der theoretische Durchbruch zur Lösung dieses Problems kam, als die Theorie der Spiele, zunächst für

ökonomische und militärische Fragen aufgestellt, für Biologen erschlossen und weiter entwickelt wurde (MAYNARD SMITH 1982, HOFBAUER & SIGMUND 1984). Die für unser Problem wesentliche Erkenntnis betrifft die so genannten gemischten Strategien. Sie ergeben sich aus dem Umstand, dass der Erfolg eines Verhaltens von seiner Häufigkeit und der anderer Verhaltensweisen in einer Population abhängt (MAYNARD SMITH & PRICE 1973). In solchen Fällen bestimmen die sich von Generation zu Generation ändernden Häufigkeiten von Individuen mit bestimmten Verhaltensweisen die Rahmenbedingungen für ihren weiteren Erfolg und Selektion reduziert die Vielfalt nicht, sondern erhält sie.

Umwelt und genetische Evolution bedingen gleichermaßen Vielfalt von Verhalten in Populationen. Daher überrascht nicht, dass wir selbst bei Kohlmeisen (*Parus major*), die in einem bestimmten Wald leben, unterschiedliche „Persönlichkeiten“ finden, die auf genetischer Basis sich aktiv oder passiv, explorierend oder zurückhaltend mit ihrer Umwelt auseinandersetzen (DRENT et al. 2003). Raum-zeitliche Schwankungen der Selektionsbedingungen und die Bevorzugung von Partnern, die sich ähnlich verhalten wie man selbst, halten die innerartliche Vielfalt an Persönlichkeiten in natürlichen Populationen aufrecht (GROOTHUIS & CARERE 2005). Männliche Kampfläufer (*Philomachus pugnax*) haben sogar drei verschiedene vererbte Strategien an Weibchen heran zu kommen. Die einen balzen auf kleinen Territorien und imponieren so den Weibchen, andere halten sich unterwürdig neben diesen „Grundbesitzern“ auf und passen Weibchen ab, die auf der Suche nach einem Partner sind. Ein dritter Typ ist nicht so prächtig, wie die beiden anderen, sondern sieht eher wie ein Weibchen aus, entgeht damit der Aggression der Konkurrenten, die er wie das Weibchen mit Kopulationen aus dem Hinterhalt überrascht (VAN RHIJN 1983, LANK et al. 1995, WIDEMO & OWENS 1995). Räuber selektieren in manchen Fällen ebenfalls für Vielfalt innerhalb ihrer Beutearten (PUNZALAN et al. 2005).

Auch die Partnerwahl der Weibchen muss nicht unbedingt die Vielfalt reduzieren. Augenscheinlich wird das, wenn man die unterschiedlichen Bevorzugungen von Weibchen beobachtet (BROOKS & ENDLER 2001). Nicht alle fliegen auf denselben Typ. Ein tieferer Grund für die Erhöhung der Vielfalt durch sexuelle Fortpflanzung und Partnerwahl liegt in deren Bedeutung für den ewigen Kampf mit den sich rasch verändernden Krankheitserregern und Parasiten, was im Artikel von HOI in diesem Band ausführlicher diskutiert und zurzeit weltweit intensiv erforscht wird.

Im Experiment kann man oft leicht und rasch besondere Verhaltensweisen herauszuchten, was deren genetische Basis belegt (BERTHOLD et al. 1992, VAN OERS

et al. 2004). Die vielen Umwelteinflüsse auf Verhalten, seine inhärente Flexibilität macht es aber in natürlichen Populationen zu einem kaum greifbaren beweglichen Ziel der Selektion. Auch genetische Mechanismen verdecken die tatsächlich vorhandene genetische Variation, die sich über Millionen von Generationen angesammelt hat. Interaktionen zwischen den Genen erniedrigen die zugängliche Variation und manche Mutationen legen Gene einfach still, einer der Gründe weswegen wir zum Beispiel nicht besonders gut riechen (ROUQUIER et al. 2000). Diese zum Schweigen gebrachten Gene können aber zu einem anderen Zeitpunkt und nach weiteren Mutationen wieder zur Verfügung stehen, möglicherweise für andere Aufgaben. Ähnliche Mechanismen gibt es im Verhalten. Sozial lebende Tiere passen ihr Verhalten unter Umständen ihrer sozialen Umgebung an. Sie gleichen ihre Signale an (PAYNE & PAYNE 1993) und verhalten sich konform zur Gruppe, obwohl sie effizientere Problemlösungen beherrschen (WHITEN et al. 2005). Wegen der Dominanzverhältnisse und anderer Umstände wenden manche Individuen in ihrer Gruppe erworbenes Wissen und eigene Fähigkeiten nicht an (KOTHBAUER-HELLMANN 1990, LEFEBVRE & HELDER 1997). All diese Mechanismen verstecken potenziell erfolgreiche Varianten vor der genetischen und kulturellen Selektion.

Die Fülle von potenziellen Konsequenzen und Eigenschaften, die ein Merkmal haben kann (Funktionen bei BOCK & VON WAHLERT 1965) stellt eine weitere Quelle der Vielfalt dar. Jedes Merkmal hat eine Vielzahl von „Nebenwirkungen“, die unter Umständen selektive Konsequenzen haben können, wenn sich die Umwelt verändert oder das explorative Verhalten von Individuen neue Aspekte von bestimmten Merkmalen erschließt. Verändert das die Häufigkeit des Merkmals in der Population und tun sich dadurch neue Lebensmöglichkeiten für ihre Mitglieder auf, entstehen neue Konsequenzen und der „Beipackzettel“ wird ebenfalls umgeschrieben. Auch aus diesem Grund ist Evolution völlig offen und wird nie zum Stillstand kommen. Genetische Mechanismen und Prägung erzeugen bei Mäusebussard (*Buteo buteo*) immer wieder wenig erfolgreiche Individuen. Bei diesem Greifvogel treten dunkle, helle und intermediäre Typen auf. Letztere sind die erfolgreichsten, und die beiden anderen bleiben wegen der Mendelschen Erbgesetze in der Population. Sexuelle Prägung dürfte zur Folge haben, dass die Vögel gleich aussehende Partner bevorzugen, obwohl „Mischehen“ viel erfolgreicherer Nachwuchs zeitigen würden (KRÜGER et al. 2001).

Verhalten kann bei der Entdeckung neuer Möglichkeiten eine große Rolle spielen. Wie neugierig Individuen sind, unterliegt aber ebenfalls selektiven Einflüssen.

Die ökologische Situation, in der sich eine Art befindet, die Dynamik und Voraussagbarkeit der Ressourcen bestimmen, ob exploratives Verhalten, Neugier, Lernen und Gedächtnis vorteilhaft sind oder nicht. Daher finden wir Zusammenhänge zwischen Ökologie einer Art und wie ihre Mitglieder mit Neuigkeit umgehen (METTKE-HOFMANN et al. 2002, 2004). Selbst das Hirn kann im Laufe der Zeit wieder schrumpfen, wenn es zu kostspielig wird (WINKLER et al. 2004, SAFI et al. 2005).

Verhaltensökologen wissen um diese und ähnliche Probleme und versuchen mit Hilfe von Kosten-Nutzen-Analysen Voraussagen über den Netto-Nutzen einer Verhaltensweise zu machen und diese experimentell zu überprüfen (ALCOCK 2005). Eine kaum noch überschaubare Fülle von Ergebnissen solcher Untersuchungen liegt heute vor. Nach Ansicht von Kritikern dieses adaptionistischen Programms interpretieren Forscher Übereinstimmungen der Beobachtungen mit den selektionistischen Voraussagen zu schnell als Beleg für die Anpasstheit einer Verhaltensweise und der von ihnen ausgedachten evolutiven Geschichten. Nicht ganz unberechtigt ist auch die Kritik an der Praxis, sofort andere adaptionistische Erklärungen zu erfinden, wenn Daten und Hypothesen nicht übereinstimmen (PIGLIUCCI & KAPLAN 2000). Nur recht wenige Studien liegen übrigens vor, die tatsächlich die Stärke der Selektion auf Verhaltensweisen gemessen haben (KINGSOLVER et al. 2001).

Seit Darwins Zeiten bewegt die Biologen das Problem, wie Selektion, die von Konkurrenz und Auslesen von wenig erfolgreichen Genotypen geprägt ist, Phänomene wie unfruchtbare Arbeiterinnen bei Bienen und friedliche Kooperation bei zahlreichen Tieren hervorbringen kann. Der aufmerksame Leser wird bemerkt haben, dass ich bei der Erklärung der Fitness nicht den individuellen Fortpflanzungserfolg in den Vordergrund gerückt habe, sondern den Erfolg seinen Genotyp in die nächste Generation zu bringen. Darwin erläuterte das am Beispiel der Rinderzucht. Wenn ein Züchter nach der Schlachtung entdeckt, dass ein Individuum ein besonders fein marmoriertes Fleisch hat, wird er diese begehrte Eigenschaft züchterisch ausnützen, indem er mit möglichst nahe verwandten Tieren weiter züchtet. Diese Idee wurde von HAMILTON (1964a,b) unter quantitativ-genetischen Aspekten formalisiert und hat als Konzept der inklusiven Fitness Evolutionsbiologie und Verhaltensforschung gleichermaßen revolutioniert. Die schon erwähnte Spieltheorie hat ein Weiteres dazu beigetragen, dass man heute zahlreiche Modelle und empirische Beispiele auflisten kann, die das Bild von der grausamen Selektion wesentlich modifizieren (SIGMUND 1995). Konkurrenz, brutaler Konflikt und der Kampf jeder gegen jeden sind somit keine notwendigen Konsequenzen der Selektion (NOWAK 2006).

Was bringt denn die Selektion hervor? Wenn ein Techniker ein Flugzeug entwickelt, verwendet er den Selektionsalgorithmus, um zu optimalen Lösungen zu kommen. Hat er nach seiner Ansicht eine erreicht, bricht er den Prozess ab und die beste Lösung wird die Grundlage für die Serienproduktion. Evolution läuft im entscheidenden letzten Schritt anders ab. Wie wir gesehen haben, bleibt die Variabilität zu jedem Zeitpunkt mehr oder weniger umfangreich erhalten. Kann man dann wenigstens sagen, in der Evolution entstehen im Durchschnitt der Population perfekte Ergebnisse? Darwin meinte mit gutem Grund, dass dies nicht der Fall sei (BURKHARDT 1985). Auch heutige Evolutionsbiologen nehmen an, gegenwärtig beobachtbare Anpassungen seien nur besser als die verfügbaren Alternativen. Erfolg ist auch einem nicht optimal ausgestatteten Individuum beschieden, solange andere in der Population noch weiter vom theoretisch möglichen Optimum entfernt sind. Evolution wie die Methoden der Ingenieure können in so genannten lokalen Optima hängen bleiben und damit das globale Optimum verpassen. Das Beispiel vom Mäusebussard ist wahrscheinlich eines von vielen, bei denen die Evolution bestimmter Merkmale aufgrund des ungünstigen Zusammentreffens verschiedener Mechanismen eingeschränkt wird. Am wichtigsten für die immerwährende Dynamik der Evolution ist aber der Umstand, dass die Welt sich wegen der physischen, biologischen und kulturellen Evolution laufend ändert und neu Herausforderungen stellt.

Kontinuierliche Veränderung und Gradualismus

Die Theorie, dass sich alle Populationen von Organismen im Laufe der Zeit nicht zyklisch ändern ist für sich genommen für die Verhaltensforschung nur wenig relevant. Erst im Zusammenhang mit der Theorie der gemeinsamen Abstammung gewinnt sie an Bedeutung. Der Gradualismus ist die Theorie, dass evolutive Änderungen in Schritten statt findet, deren Größenordnung jenen der Unterschiede zwischen Eltern und ihren unmittelbaren Nachkommen entspricht (MAYR 1985, 2004). Daher entschlüpfte der erste Vogel nicht einem Reptilienei und sprachbegabte, intelligente Menschen waren nicht die Kinder vollkommen sprachloser und stumpfsinniger Affen. Die Richtigkeit dieser beiden Theorien kann nur mit Fossilfunden überprüft werden. Verhalten hinterlässt naturgemäß nur indirekte Hinweise wie Fußspuren oder das beisammen Liegen eines erwachsenen Tieres mit einem Gelege (NORELL et al. 1995). Jedenfalls widerlegt keiner der bisherigen Funde eine der beiden Theorien.

Evolution in kleinen Schritten und kontinuierlicher Wandel bedeuten keineswegs, dass die Entwicklung be-

stimmter Merkmale bezüglich ihrer Funktion geradlinig erfolgt. Die Vorläufer unser Gehörknöchelchen waren nicht schlechte Hörhilfen und am Beginn der Evolution der komplexen Spechtzunge stand nicht unbedingt eine für ihre „Endfunktion“ eigentlich unbrauchbare einfache Zunge. Flügelschlag und Flügel der Vögel müssen nicht als Form der Lokomotion entstanden sein; sie könnten sich genau so gut aus einem auffälligen Balz- oder Drohverhalten entwickelt haben, mit dem die Ahen der Vögel mit heftigen, von federähnlichen Anhängen optisch unterstützten Winkbewegungen auf sich aufmerksam machten, Angreifer abschreckten oder vielleicht Beute aus Verstecken aufscheuchten. Die feine Kontrolle der Bewegungen, die für den Flug notwendig ist (MAYNARD SMITH 1952) könnte schon vorher in wieder einem anderen Kontext entstanden sein, nämlich im Rahmen von Formen des Nahrungserwerbs, bei denen feine Manipulationen notwendig waren. Ein schönes Beispiel haben EMERSON & KOEHL 1990 analysiert. Sie zeigten an fliegenden Fröschen, dass die Kombination von Zwischenstufen in Verhalten (Position der Gliedmaßen) und Morphologie keinen brauchbaren Gleitflug ergeben. Die Vorfahren der von ihnen untersuchten Flugfrösche (Rhacophoridae) mussten ein ganz anderes Verhalten haben, um mit ihren intermediären Flugorganen (vergrößerte Füße und Hände mit Flughäuten zwischen den Zehen) zu recht zu kommen, als die heute lebenden Frösche. Dieses Verhalten entsprach nicht einer einfachen Interpolation zwischen einem normalen Sprung und dem Gleitfliegen heutiger Frösche. Neukombination von Eigenschaften, die in unterschiedlichen Kontexten langsam und graduell entstanden sind, kann neue hervorragende Anpassungen ergeben, wie das bei der Evolution unserer eigenen geistigen Fähigkeiten wahrscheinlich der Fall war (POVINELLI & CANT 1995, ROTH & DICKE 2005) und von LORENZ (1973) als „Fulguration“ ausführlich diskutiert wurde. Evolution ist also Flickschusterei, beruht auf dynamische Veränderungen im Flechtwerk von Funktion und Anpassung und die von ihr hervorgebrachten Organismen explorieren so die durch die physikalisch-chemischen, geologischen und ökologischen Regeln und Rahmenbedingungen vorgegebenen Chancen und günstigen Gelegenheiten.

Artbildung

Die langsame Änderung innerhalb von Stammlinien erklärt nicht die Entstehung der Artenvielfalt. Darwin behandelte Artbildung als eigenständigen Prozess eher am Rande und erst Dekaden nach dem Erscheinen seiner „Entstehung der Arten“ begann ihre intensive Erforschung (HUXLEY 1957, MAYR 1967, 2004, GAVRILETS 2003). Bei sich sexuell fortpflanzenden Organismen

kann man Arten als Fortpflanzungsgemeinschaften definieren, die voneinander genetisch isoliert sind, während man in anderen Fällen Variation innerhalb und zwischen Gruppen bezüglich ökologisch relevanter Merkmale zur Abgrenzung heranziehen kann (BOCK 1992, WEISSE in diesem Band). Arten können allopatrisch, peripatrisch, parapatrisch oder sympatrisch entstehen (FUTUYMA 1989). Bei all diesen Formen der Artbildung spielt Verhalten eine eminente Rolle. Werden Arten allopatrisch gebildet, unterbrechen geographisch-ökologische Barrieren den durch die sexuelle Fortpflanzung bedingten Genfluss. Klimaänderungen und Plattentektonik sind die treibenden Kräfte, die derartige Barrieren mitten in geschlossenen Verbreitungsgebieten entstehen lassen (Vikarianz). Bereitschaft und Fähigkeit abzuwandern bzw. nach Verdriften im Zuge von Unglücksfällen und Katastrophen zu überleben, erleichtern es Individuen sich hinter bestehenden Hindernissen anzusiedeln und in Isolation weiter zu entwickeln (Dispersal). Umstritten in ihrer Bedeutung ist eine Variante dieses Prozesses die peripatrische Artbildung, bei der ganz kleine Gründerpopulationen zum Beispiel auf Inseln isoliert werden. In kleinen Populationen wirken sich zufällige Ereignisse besonders massiv aus und in der dadurch stattfindenden genetischen Revolution können sich Merkmale, die mit Lebensfähigkeit und Reproduktion zusammen hängen, rasch wandeln (MAYR 1963, TEMPLETON 1981, SLATKIN 1996, VAN BUSKIRK & WILLI 2006). Verhaltensmerkmale scheinen davon weniger betroffen zu sein (MEFFERT 1995, RUNDLE 2003, VAN BUSKIRK & WILLI 2006). Bei der noch heftiger umstrittenen sympatrischen Artbildung sind die Individuen räumlich nicht getrennt. Verhalten ist hier ganz entscheidend, weil übereinstimmende (assortative) Paarung in Kombination mit disruptiver Selektion erforderlich ist (GAVRILETS 2003). Die besten Beispiele bei höheren Tieren involvieren zudem noch einen weiteren Verhaltensmechanismus, die Prägung. Daher kann es kommen, dass Finken, die andere Arten parasitieren und auf deren Gesang geprägt werden, zusammen mit diesen divergieren (NICOLAI 1964, TEN CATE 2000, SORENSON et al. 2003). Parapatrische Artbildung findet entlang ökologischer Gradienten statt, wobei die divergierenden Populationen in geografischem Kontakt bleiben. Die entsprechenden Theorien berufen sich auch hier auf die Effekte von sexueller Selektion und Bevorzugung von Paarungspartnern mit Merkmalen, die mit den eigenen übereinstimmen, oder Prägung (ENDLER 1977, LANDE 1982, DOEBELI & DIECKMANN 2003, BRODIN & HAAS 2006).

Hemmnisse zur Vermischung von Arten treten vor und nach der Paarung auf. Je länger Populationen unabhängig voneinander evolvieren desto wahrscheinlicher treten genetische Unverträglichkeiten auf. Je

komplexer das Paarungsverhalten ist, desto eher wird aber Verhalten für die Trennung verantwortlich sein und die ethologische Trennung meist früher einsetzen als die genetische (PRICE & BOUVIER 2002, MENDELSON 2003). Partnerwahl und sexuelle Selektion, einschließlich der Konflikte innerhalb und zwischen den Geschlechtern, erzeugen bei allen Tiergruppen besonders in Zusammenhang mit Lernen und Prägung potente Mechanismen, die Populationen nach sekundärem Kontakt fortpflanzungsmäßig auseinander halten und damit die Artbildung fördern (LANDE 1981, WEST-EBERHARD 1983, RYAN & RAND 1993, RICE 1996, DALL 1997, CHAPMAN 2003 et al., GAVRILETS 2003, LACHLAN & SERVEDIO 2004). Für sich genommen scheinen sie aber nicht immer auszureichen Artenvielfalt zu erklären (PRICE 1998, GAGE et al. 2002). In der klassischen Vorstellung (MAYR 1967) driften Präferenzen in der Partnerwahl mit der Umwelt korreliert auseinander und Isolationsmechanismen entstehen daraufhin als Nebenprodukt der Anpassung geografisch getrennter Populationen an ihre jeweilige Umwelt (RUNDLE et al. 2005). Verhalten kann aber noch auf andere Weise zur Artbildung beitragen, was wegen der gegenwärtig starken Fixierung der Verhaltensökologen auf sexuelle Selektion und Partnerwahl noch unzureichend untersucht ist.

Interaktionen zwischen Artgenossen und speziell kulturelle Traditionen in der Kommunikation innerhalb sozialer Verbände können schon Vielfalt kreieren, bevor sich noch genetische Unterschiede manifestieren. Das gilt nicht nur in Zusammenhang mit Partnerwahl, wie etwa bei den Gesangsdialekten der Vögel, sondern auch für Fortbewegung, Nahrungserwerb und Gruppenzusammenhalt (ROWLEY & CHAPMAN 1986, FARABAUGH et al. 1994, HIGGINS et al. 2005). Innerhalb der höheren Wirbeltiere mehren sich die Hinweise über einen positiven Zusammenhang zwischen Artbildung und Flexibilität (NICOLAKAKIS et al. 2003, PHILLIMORE et al. 2006), was möglicherweise mit besseren Chancen die dramatischen Ereignisse bei der peripatrischen Artbildung zu überleben oder den großen und daher leicht wieder durch geografische Barrieren teilbaren Verbreitungsgebieten flexibler Arten zu tun hat (WCISLO 1989, WINKLER 1994)

Gemeinsame Abstammung und Vergleichen

Während viele Wissenschaftler, speziell auch Verhaltensforscher beim Stichwort „Evolutionstheorie“ zunächst an die Selektion denken, war es die Idee der gemeinsamen Abstammung, die Darwins Gedanken zur Evolution so revolutionär, und umstritten, erschienen ließen. Was bis dahin von Biologen an Wissen über die Vielfalt der Organismen zusammen getragen wurde, machte plötzlich Sinn. Die Ähnlichkeiten der verschie-

denen Gruppen fanden eine einleuchtende Erklärung und die von Linné erarbeitete hierarchische Klassifikation ließ sich ohne Mühe als Abbild des Stammbaums der Lebewesen interpretieren. Der große Erfolg der biomedizinischen Forschung und der Molekularbiologie beruht letztlich darauf, dass die von ihnen untersuchten Phänomene auf Grund der Abstammungsbeziehungen der Organismen untereinander weite Gültigkeit haben.

Morphologen schlossen aus dem gemeinsamen Besitz eines Merkmals auf gemeinsame Abstammung. Später kamen die Verhaltensforscher hinzu und LORENZ konstruierte 1941 aufgrund seiner Beobachtungen von bestimmten Balzbewegungen einen Stammbaum der Enten. Der kontinuierliche Wandel nach der Aufspaltung von Stammlinien lässt deren Vertreter und ihre Merkmale immer unähnlicher werden. Diesen Umstand machen sich Biologen nicht nur zu Nutze, um Stammbäume zu rekonstruieren, sondern formulieren und testen mit deren Hilfe Hypothesen über Ursprung und mögliche adaptiven Wandel von Merkmalen (HARVEY & PAGEL 1991). Offensichtlich kommt es zu Zirkelschlüssen, wenn mit denselben Merkmale der Stammbaum errichtet und die vergleichenden Analysen durchgeführt werden. Vergleichende Analysen großen Maßstabs wurden daher erst zu einem ernst zu nehmenden und sich rasch entwickelnden Forschungsgebiet, als man Phylogenien direkt aus der in den Genen kodierten Information ableiten konnte und geeignete statistisch-mathematische Werkzeuge für die vergleichende Methode verfügbar waren (HARVEY & PAGEL 1991, MARTINS 1996). Zahlreiche Untersuchungen haben gezeigt, wie wenig Abstammung die weitere Evolution einschränkt, was insbesondere auf Merkmale des Verhaltens zutrifft (LEISLER et al. 2002, BLOMBERG et al. 2003).

Die zahlreichen Stammbäume, die heute mit Methoden der molekularen Phylogenetik erstellt werden, sind zwar auch nur Hypothesen machen es aber Verhaltensforschern dennoch viel leichter ihre eigenen Hypothesen mit Vergleichen zu testen. Aus den bisherigen Ausführungen sollte klar geworden sein, dass man dabei nicht das Verhalten der Graugans (*Anser anser*) oder des Menschen mit Hilfe des Balzverhaltens von Fruchtfliegen (*Drosophilidae*) erklären will. Wenn man aber unabhängig von stammesgeschichtlichen Ähnlichkeiten findet, dass die Unterschiede in der Zahl der Nachkommen, die ein Geschlecht produzieren kann, Richtung und Stärke der sexuellen Selektion bestimmen, bestärkt das Hypothesen, die einen solchen allgemein gültigen Zusammenhang annehmen und daher Gegenteiliges für Fruchtfliegen und Seenadeln (*Syngnathidae*, mit den Seepferdchen verwandte Fische) voraus sagen (JONES et al. 2000).

Stammlinien können wieder ganz oder teilweise verschmelzen und Gene können unter besonderen Umständen aufgrund verschiedener Mechanismen (Transformation, Konjugation, Transduktion) horizontal übertragen werden. Artbildung durch Hybridisierung und den seltenen horizontalen Gentransfer kann man berücksichtigen, indem man evolutionäre Pfade statt als einfache hierarchische Bäume stellenweise als verflochtene Stammlinien darstellt (ROHLF 2000). Man schießt allerdings weit über das Ziel hinaus, wenn man letzteren Prozess überbewertet und die Übertragung einiger weniger Gene den übrigen phylogenetischen Abläufen gleich setzt. Organismen tauschen unentwegt Informationen aus und nutzen die Erfahrungen anderer für eigene Entscheidungen (DANCHIN et al. 2004, SWADDLE et al. 2005). Unklar ist noch wie stark horizontaler Informationsfluss kulturelle Evolution beherrscht und ist selbst im Zusammenhang mit der Dynamik menschlicher Kulturen noch heftig umstritten (BORGERHOFF MULDER et al. 2006).

Horizontaler Informationstransfer macht nicht vor Artgrenzen halt. Das passiert regelmäßig bei den vor allem in den Tropen weit verbreiteten gemischten Artenschwärmen. Enge Nachbarschaft bringt für die beteiligten Arten Vorteile beim Nahrungserwerb und gewährt Schutz vor Fressfeinden. In einigen Fällen wurde sogar nachgewiesen, dass die Signale anderer Arten verstanden werden (z. B. GRIFFIN et al. 2005). Nashornvögel (*Bucerotidae*) verstehen die Signale von Meerkatzen (*Cercopithecus*) und unterscheiden, ob diese vor Adlern oder Leoparden (*Panthera pardus*) warnen (RAINEY et al. 2004). Drongos (*Dicruridae*) imitieren die Laute anderer Vogelarten, um sie zum zwischenartlichen Zusammenschluss zu bewegen (GOODALE & KOTAGAMA 2006).

Diskussion

Ein und derselbe Sachverhalt kann unter verschiedenen Blickwinkeln betrachtet und daher auf unterschiedlichen Ebenen kausal erklärt werden. Schon Aristoteles unterschied vier verschiedene Formen von Ursache-Wirkungs-Beziehungen, die später von den Scholastikern zu einem diversen System ausgebaut wurden. Verhaltensforscher berufen sich in diesem Zusammenhang gerne auf Tinbergen, der anlässlich des sechzigsten Geburtstags von K. Lorenz die Idee von vier verschiedenen Erklärungsebenen für Ethologen entsprechend adaptierte (TINBERGEN 1963; vgl. auch MAYR 1961). Bei Aristoteles geht die Ursache der Wirkung zeitlich voran. Diese Beziehung zwischen Kausalität und Zeit ist auch die Grundlage naturwissenschaftlicher Theorien. Um aus naturwissenschaftlicher Sicht (d.h. ohne Metaphysik) die Evolutionstheorie konsistent zu halten,

kann daher der spätere „Zweck“ einer Mutation nicht ihre Ursache sein. Man sagt daher, die Mutation sei „zufällig“. Das führt leider zu Missverständnissen, die leicht vermeidbar sind, wenn man „zufällig“ als sprachliche Ausdrucksweise für das logisch korrekte „nicht ursächlich für“ interpretiert. TINBERGEN (1963) ging ganz klar und unmissverständlich auf die Problematik von Zeit und Kausalität ein. Physiologische, mechanistische Erklärungen des Verhaltens beziehen sich auf Ereignisse, die vor einer Verhaltensweise stattfinden, während ihr Überlebenswert erst nach ihrem Auftreten gemessen werden kann (TINBERGEN 1963, S. 418). Bemerkenswert ist auch seine weitere Überlegung und Aussage: „Selbst wenn die Tiere erschaffen worden wären so wie sie heute sind, würde die Tatsache, dass sie es bewerkstelligen zu überleben, die Frage auf wie sie das machen.“ Oder anders ausgedrückt, man kann den Anpassungswert von Verhaltensweisen untersuchen ohne die Evolutionstheorie zu bemühen oder auch nur an Evolution zu glauben.

In der Verhaltensforschung hat sich seit einiger Zeit eingebürgert mit MAYR (1961) zwischen proximat und ultimat Ursachen zu unterscheiden (ALCOCK 2005). Zu ersteren rechnen Verhaltensforscher einerseits genetische Mechanismen und solche der Entwicklung, andererseits alles, was mit Sinnesorganen, Nervensystem, Hormonen und anderen physiologischen Prozessen zu tun hat. Zu den ultimat Ursachen zählen sie die historischen Ereignisse, die zu einem bestimmten Verhalten führten und vergangenes Selektionsgeschehen, das gegenwärtig beobachtbares Verhalten geformt hat (ALCOCK 2005). Klarerweise gehören evolutionsbiologische Aspekte in die zweite Kategorie. Leider ist diese Kategorisierung und wie sie gehandhabt wird nicht ganz schlüssig, weil Untersuchungen des gegenwärtigen Nutzwerts von Verhalten ebenso der zweiten Kategorie zugeordnet werden (ALCOCK 2005), obwohl schon TINBERGEN (1963) ganz klar sagte, dass entsprechende Untersuchungen ohne Referenz zu einer Evolutionstheorie durchgeführt werden können. BOCK (2007) schlägt vor „ultimat“ auf rein evolutionäre, genetische Erklärungen zu beschränken. Auch die Vorgänge, die vom Auslesen der Information eines Gens bis ihrer beobachtbaren Manifestation im Verhalten ablaufen, können genau wie Untersuchungen der Konsequenzen eines Verhaltens auf den Fortpflanzungserfolg ohne Bezugnahme auf eine Evolutionstheorie durchgeführt werden.

Evolutionenbiologen und Verhaltensforscher versuchen sich bestimmten Fragen oft mit Annahmen zu nähern, die prinzipiell das hier verteidigte Prinzip der Offenheit der Evolution und der Unvollkommenheit ihrer Produkte verletzen. Dazu gehören das Optimalitätsprinzip

und die Idee der evolutionär stabilen Strategien (MAYNARD SMITH & PRICE 1973, MOORE & BOAKE 1994). Für die theoretische Analyse sind solche Denkmuster äußerst nützlich und motivieren fruchtbare empirische Arbeiten. Sie zeigen etwa auf, dass Kooperation auch unter natürlicher Selektion möglich ist, wenn gleich die konkreten sehr einfachen Gleichungen bestenfalls das „Verhalten“ von Viren abbilden (NOWAK & SIGMUND 1999). Ähnliches gilt für die manchmal skurril anmutenden Versuche für Alles und Jedes adaptionsistische Geschichten zu finden. Ernster muss man die Nachlässigkeit nehmen, mit der Biologen mit Erklärungen im Rahmen evolutionsbiologischer Fragen umgehen. BOCK erläuterte 2007 ausführlich diese Problematik. Meiner Meinung nach ersparte uns sein Vorschlag zwischen nomologisch-deduktiven und historisch-erzählenden Erklärungen zu unterscheiden viel Ärger in der Diskussion untereinander und käme der philosophischen Diskussion der Evolution sehr zu gute.

Unterschiede zwischen einzelnen Stammlinien unterliegen prinzipiell eigenen Gesetzmäßigkeiten, die nicht deckungsgleich mit jenen sein müssen und in den meisten Fällen wohl auch nicht sind, die für die Unterschiede innerhalb von Arten verantwortlich sind. Um Gleiches mit Gleichem zu vergleichen, müssen in erster Linie Kennwerte von Kollektiven heran gezogen werden. Einzelne individuelle Leistungen einer Art solchen einer anderen gegenüber zu stellen birgt einige Gefahren. Genau das passiert meines Erachtens oft, wenn wir menschliche Leistungen von denen anderer Lebewesen abgrenzen. Überspitzt formuliert, wir tendieren dazu Philosophen mit deprivierten Zoonschimpanzen zu vergleichen. Individuelle Variation geht bei solchen Vergleichen ohnehin meist unter. Die Ironie hinter der Aussage, es hätte noch keinen Schimpanzen gegeben, der sich für seine Gene interessiert hätte, geht aus verschiedenen Gründen daneben. Sie basiert auf dem typisch anthropozentrischen Ansatz Leistungen anderer Organismen entlang einer linearen menschlichen Wertskala mit dem Menschen an der Spitze zu bewerten. Ein evolutionsbiologischer Vergleich stellt hingegen Unterschiede fest und versucht sie neutral zu analysieren. So würde ein Evolutionsbiologe sich vielleicht auch bemühen heraus zu finden, worüber Schimpanzen nachdenken, aber Menschen nicht. Abgesehen davon würde ich meinen, dass einige Milliarden Menschen ebenfalls nicht über ihre Gene nachdenken. Etwa 5,9 Milliarden lösen einfache logische Aufgaben falsch und 6,6 Milliarden schätzen Wahrscheinlichkeiten unrichtig ein und treffen täglich zahlreiche irrationale Entscheidungen (vgl. STANOVICH & WEST 2003). Ein idealisiertes Menschenbild ist charakteristisch für viele anthropozentrische Vergleiche und die Latte, die Psychologen legen, um tierische Leistungen zu bewerten, ist manchmal höher als wir selbst im

Alltagsleben springen. In der Debatte, ob Tiere ihr Verhalten nach künftigen Bedürfnissen ausrichten können, wurde zum Beispiel das Kriterium eingeführt, der gegenwärtige Bedürfniszustand müsse vom künftigen abgekoppelt sein (BISCHOF-KÖHLER 2000). Buschhäher (*Aphelocoma*) können genau das, wie neueste Experimente zeigten (RABY et al. 2007). Im Alltag bewerten Menschen hingegen sowohl Vergangenheit als auch Zukunft sehr wohl in Abhängigkeit von ihrem augenblicklichen Motivationszustand und zeigen zum Beispiel je nach Hungerzustand ganz unterschiedliches Einkaufsverhalten in einem Supermarkt (LOEWENSTEIN 1996, GILBERT et al. 2002, NORDGREN et al. 2006).

Sicherlich bewegen sich Menschen in mentalen Bereichen, die Menschenaffen und anderen Tieren verschlossen bleiben. Es gibt trotzdem keinen Grund anzunehmen, dass dies umgekehrt nicht genau so ist. Gemeinsame Abstammung bedeutet einerseits eine lange gemeinsame Geschichte, andererseits auch mehr oder weniger lange getrennte Wege, auf denen keiner der Wanderer eingehalten hat. Ein Graupapagei (*Psittacus erythacus*) oder Rabe (*Corvus corax*) repräsentieren daher nicht das Verhalten eines unserer Vorfahren vor 380 Millionen Jahren, sondern einen ebenso langen getrennten und erfolgreichen Weg in die gemeinsame Gegenwart nach mehr als drei Milliarden Jahren gemeinsamer Vergangenheit.

Evolution generiert unaufhörlich Vielfalt an Formen, Verhaltensweisen und inneren Welten. Die zu einem gegebenen Zeitpunkt lebenden Organismen haben eines gemeinsam: sie sind der vorläufige Endpunkt in einer Kette erfolgreicher Individuen. Naturwissenschaft und Evolutionsbiologie liefern daher keine Argumente eine Gruppe von ihnen als Krone der Schöpfung zu legitimieren. Konrad Lorenz wird oft mit der Aussage zitiert, der heutige Mensch sei nur eine Zwischenstufe zum wahren Menschentum. Vielleicht. In vielen Millionen Jahren könnte es aber auch ein Nachfahre heutiger Graupapageien oder Kapuzineräffchen (*Cebus*) sein, der Ähnliches behauptet, oder Oktopusse (Octopoda) darüber streiten, ob sich in Kalmaren (Teuthida) Vorstufen zu oktopussischem Denken finden.

Zusammenfassung

Verhalten ist nicht nur ein Produkt der Evolution, sondern beeinflusst evolutiven Wandel und das Entstehen biologischer Mannigfaltigkeit. Seit den Arbeiten von Lorenz und Tinbergen durchdringt evolutionäres Denken die Verhaltensforschung und motiviert verhaltensökologische Fragestellungen. In diesem Artikel spreche ich einige Missverständnisse an, die meiner Meinung nach Evolution und im Speziellen die Evolutions-

biologie des Verhaltens betreffen, wobei ich dem Umstand Rechnung trage, dass laut MAYR (1985) fünf unabhängige Theorien zur Evolution existieren. Evolution erfolgt in kleinen Schritten und strebt keinem determinierten Ende zu. Mechanismen des Verhaltens garantieren zusammen mit genetischen und ökologischen Faktoren die Variation innerhalb und zwischen Populationen. Vergleichende Verhaltensforschung bezieht sich fast ausschließlich auf rezente Organismen. Vergleiche sind daher horizontal und dürfen nicht anthropozentrisch sein.

Danksagung

Mein Interesse an evolutionsbiologischen Fragen wäre ohne die zahlreiche Diskussionen mit meinen Freunden Walter J. Bock und Bernd Leisler längst erloschen. Ihnen möchte ich aufrichtig danken und gleichzeitig alle Verantwortung für sachliche und logische Fehler auf mich nehmen. Gerhard Aubrecht danke ich für die Einladung zu diesem Beitrag und die Geduld, die er in der Folge aufbringen musste.

Literatur

- ALCOCK J. (2005): *Animal Behavior. An evolutionary approach*. 8th ed. — Sinauer Ass., Sunderland, Mass.: 1-564.
- BERTHOLD P., HELBIG A.J., MOHR G. & U. QUERNER (1992): Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. — *Nature* **360**: 668-670.
- BISCHOF-KÖHLER D. (2000): *Kinder auf Zeitreise. Theory of Mind, Zeitverständnis und Handlungsorganisation*. — Hans Huber, Bern: 1-286.
- BLOMBERG S.P., GARLAND T. Jr & A.R. IVES (2003): Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. — *Evolution* **57**: 717-745.
- BOCK W.J. (1992): The species concept in theory and practice. — *Zool. Sci.* **9**: 697-712.
- BOCK W.J. (2007): Explanations in evolutionary theory. — *J. Zool. Syst. Evol. Research* **45**: 89-103.
- BOCK W.J. & G. WAHLERT (1965): Adaptation and the form-function complex. — *Evolution* **19**: 269-299.
- BONNER J.T. (1980): *The evolution of culture in animals*. — Princeton University Press, Princeton: 1-204.
- BORGERHOFF MULDER M., NUNN C.L. & M.C. TOWNER (2006): Cultural macroevolution and the transmission of traits. — *Evol. Anthropol.* **15**: 52-64.
- BRODIN A. & F. HAAS (2006): Speciation by perception. — *Anim. Behav.* **72**: 139-146.
- BROOKS R. & J.A. ENDLER (2001): Female guppies agree to differ: phenotypic and genetic variation in mate-choice behavior and the consequences for sexual selection. — *Evolution* **55**: 1644-1655.
- BURKHARDT R.W. Jr (1985): Darwin on animal behavior and evolution. — In: KOHN D. (Ed.), *The Darwinian heritage*. — Princeton University Press, Princeton: 327-365.
- CAVALLI-SFORZA L.L. & M.W. FELDMAN (1981): *Cultural transmission and evolution: a quantitative approach*. — Princeton University Press, Princeton: 1-388.

- CHAPMAN T., ARNQVIST G., BANGHAM J. & L. ROWE (2003): Sexual conflict. — *Trends Ecol. Evol.* **18**: 41-47.
- DALL S.R.X. (1997): Behaviour and speciation. — *Trends Ecol. Evol.* **12**: 209-210.
- DANCHIN É., GIRALDEAU L.A., VALONE T.J. & R.H. WAGNER (2004): Public information: From nosy neighbors to cultural evolution. — *Science* **305**: 487-491.
- DOEBELI M. & U. DIECKMANN (2003): Speciation along environmental gradients. — *Nature* **421**: 259-264.
- DRENT P.J., VAN OERS K. & A.J. VAN NORDWIJK (2003): Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). — *Proc. R. Soc. Lond. B* **270**: 45-51.
- EHRlich P. & M. FELDMAN (2003): Genes and cultures. What creates our behavioral phenome? — *Curr. Anthropol.* **44**: 87-107.
- EMERSON S.B. & M.A.R. KOEHL (1990): The interaction of behavioral and morphological change in the evolution of a novel locomotor type: „flying“ frogs. — *Evolution* **44**: 1931-1946.
- ENDLER J.A. (1977): Geographic variation, speciation, and clines. — Princeton, NJ; Princeton University Press: 1-246.
- FARABAUGH S.M., LINZENBOLD A. & R.J. DOOLING (1994): Vocal plasticity in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): evidence for social factors in the learning of contact calls. — *J. Comp. Psychol.* **108**: 81-92.
- FUTUYMA D.J. (1989): *Evolutionsbiologie*. — Birkhäuser, Basel: 1-679.
- GAGE M.J.G., PARKER G.A., NYLIN S. & C. WIKLUND (2002): Sexual selection and speciation in mammals, butterflies and spiders. — *Proc. R. Soc. Lond. B* **269**: 2309-2316.
- GAVRILETS S. (2003): Models of speciation: what have we learned in 40 years? — *Evolution* **57**: 2197-2215.
- GILBERT D.T., GILL M.J. & T.D. WILSON (2002): The future is now: Temporal correction in affective forecasting. — *Org. Behav. Human Dec. Proces.* **88**: 430-444.
- GOODALE E. & S.W. KOTAGAMA (2006): Vocal mimicry by a passerine bird attracts other species involved in mixed-species flocks. — *Anim. Behav.* **72**: 471-477.
- GRIFFIN A.S., SAVANI R.S., HAUSMANIS K. & L. LEFEBVRE (2005): Mixed-species aggregations in birds: zenaïda doves, *Zenaidura macroura*, respond to the alarm calls of carib grackles, *Quiscalus lugubris*. — *Anim. Behav.* **70**: 507-515.
- GROOTHUIS T.G.G. & C. CARERE (2005): Avian personalities: characterization and epigenesis. — *Neurosci. Biobehav. Rev.* **29**: 137-150.
- HAMILTON W.D. (1964a): The genetical evolution of social behaviour. I. — *J. theoret. Biol.* **7**: 1-16.
- HAMILTON W.D. (1964b): The genetical evolution of social behaviour. II. — *J. Theoret. Biol.* **7**: 17-52.
- HARVEY P.H. & M.D. PAGEL (1991): *The comparative method in evolutionary biology*. — Oxford University Press, Oxford: 1-239.
- HIGGINS L.A., JONES K.M. & M.L. WAYNE (2005): Quantitative genetics of natural variation of behavior in *Drosophila melanogaster*: the possible role of the social environment on creating persistent patterns of group activity. — *Evolution* **59**: 1529-1539.
- HOFBAUER J. & K. SIGMUND (1984): *Evolutionstheorie und dynamische Systeme. Mathematische Aspekte der Selektion*. — Paul Parey, Berlin und Hamburg: 1-213.
- HUXLEY J. (1957): The three types of evolutionary process. — *Nature* **180**: 454-455.
- JONES A.G., ROSENQVIST G., BERGLUND A., ARNOLD S.J. & J.C. AVISE (2000): The Bateman gradient and the cause of sexual selection in a sex-role-reversed pipefish. — *Proc. R. Soc. Lond. B* **267**: 677-680.
- KINGSOLVER J.G., HOEKSTRA H.E., HOEKSTRA J.M., BERRIGAN D., VIGNIERI S.N., HILL C.E., HOANG A., GIBERT P. & P. BEERLI (2001): The strength of phenotypic selection in natural populations. — *Am. Nat.* **157**: 245-261.
- KOENIG O. (1970): *Kultur und Verhaltensforschung. Einführung in die Kulturrethologie*. — dtv Verlag, München: 1-290.
- KOTHBAUER-HELLMANN R. (1990): On the origin of a tradition: milk bottle opening by timice (*Aves, Paridae*). — *Zool. Anz.* **225**: 353-361.
- KRÜGER O., LINDSTRÖM J. & W. AMOS (2001): Maladaptive mate choice maintained by heterozygote advantage. — *Evolution* **55**: 1207-1214.
- LACHLAN R.F. & M.R. SERVEDIO (2004): Song learning accelerates allopatric speciation. — *Evolution* **58**: 2049-2063.
- LANDE R. (1981): Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **78**: 3721-3725.
- LANDE R. (1982): Rapid origination of sexual isolation and character divergence in a cline. — *Evolution* **36**: 213-223.
- LANK D.B., SMITH C.M., HANOTTE O., BURKE T. & F. COOKE (1995): Genetic polymorphism for alternative mating behaviour in lekking male ruff *Philomachus pugnax*. — *Nature* **378**: 59-62.
- LEISLER B., WINKLER H. & M. WINK (2002): Evolution of breeding systems in acrocephaline warblers. — *Auk* **119**: 379-390.
- LEFEBVRE L. & R. HELDER (1997): Scrounger numbers and the inhibition of learning in pigeons. — *Behavioral Processes* **40**: 210-207.
- LOEWENSTEIN G. (1996): Out of control: visceral influences on behavior. — *Org. Behav. Human Dec. Proces.* **65**: 272-292.
- LORENZ K. (1941): *Vergleichende Verhaltensstudien an Enten*. — J. Ornithol. **79** (Sonderheft): 194-294.
- LORENZ K. (1973): *Die Rückseite des Spiegels*. — R. Piper & Co. Verlag, München: 1-353.
- MARTINS E.P. (1996): Phylogenies and the comparative method in animal behavior. — Oxford University Press, Oxford: 1-415.
- MAYNARD SMITH J. (1952): The importance of the nervous system in the evolution of animal flight. — *Evolution* **6**: 127-129.
- MAYNARD SMITH J. (1982): *Evolution and the theory of games*. — Cambridge University Press, Cambridge: 1-viii + 1-224.
- MAYNARD SMITH J. & G.R. PRICE (1973): The logic of animal conflict. — *Nature* **246**: 15-18.
- MAYR E. (1961): Cause and effect in biology: Kinds of causes, predictability, and teleology as viewed by a practicing biologist. — *Science* **134**: 1501-1506.
- MAYR E. (1967): *Artbegriff und Evolution*. — Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin: 1-617.
- MAYR E. (1985): Darwin's five theories of evolution. — In KOHN D. (Ed.), *The Darwinian heritage*. — Princeton University Press, Princeton: 755-772.
- MAYR E. (2004): What makes biology unique? — Cambridge University Press, Cambridge: 1-232.

- MEFFERT L.M. (1995): Bottleneck effects on genetic variance for courtship repertoire. — *Genetics* **139**: 365-374.
- MENDELSON T.C. (2003): Sexual isolation evolves faster than hybrid inviability in a diverse and sexually dimorphic genus of fish (Percidae: *Etheostoma*). — *Evolution* **57**: 317-327.
- METTKE-HOFMANN C., WINKLER H. & B. LEISLER (2002): The significance of ecological factors for exploration and neophobia in parrots. — *Ethology* **108**: 1-23.
- METTKE-HOFMANN C., WINK M., WINKLER H. & B. LEISLER (2004): Exploration of environmental changes relates to lifestyle. — *Behav. Ecol.* **16**: 247-254.
- MOORE A.J. & C.R.B. BOAKE (1994): Optimality and evolutionary genetics: complementary procedures for evolutionary analysis in behavioural ecology. — *Trends Ecol. Evol.* **9**: 69-72.
- NICOLAI J. (1964): Der Brutparasitismus der Viduinae als ethologisches Problem. Prägungsphänomene als Faktoren der Rassen- und Artbildung. — *Z. Tierpsychol.* **21**: 129-204.
- NICOLAKAKIS N., SOL D. & L. LEFEBVRE (2003): Behavioural flexibility predicts species richness in birds, but not extinction risk. — *Anim. Behav.* **65**: 445-452.
- NORDGREN L.F., VAN DER PLIGT J. & F. VAN HARREVELD (2006): Visceral drives in retrospect: Explanations about the inaccessible past. — *Psychol. Sci.* **17**: 635-640.
- NORELL M.A., CLARK J.M., CHIAPPE L.M. & D. DASHZEVEG (1995): A nesting dinosaur. — *Nature* **378**: 774-776.
- NOWAK M. (2006): Five rules for the evolution of cooperation. — *Science* **314**: 1560-1563.
- NOWAK M. & K. SIGMUND (1999): Phage-lift for game theory. — *Nature* **398**: 367-368.
- PAYNE R.B. & L.L. PAYNE (1993): Song copying and cultural transmission in indigo buntings. — *Anim. Behav.* **1993**: 1045-1065.
- PHILLIMORE A.B., FRECKLETON R.P., ORME C.D.L. & I.P.F. OWENS (2006): Ecology predicts large-scale patterns of phylogenetic diversification in birds. — *Am. Nat.* **168**: 220-229.
- PIGLIUCCI M. & J. KAPLAN (2000): The fall and rise of Dr Pangloss: adaptationism and the *Spandrels* paper 20 years later. — *Trends Ecol. Evol.* **15**: 66-69.
- POVINELLI D.J. & J.G.H. CANT (1995): Arboreal clambering and the evolution of self-conception. — *Q. Rev. Biol.* **70**: 393-421.
- PRICE T. (1998): Sexual selection and natural selection in bird speciation. — *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **353**: 251-260.
- PRICE T.D. & M.M. BOUVIER (2002): Evolution of F1 post-zygotic incompatibilities in birds. — *Evolution* **56**: 2083-2089.
- PUNZALAN D., RODD F. & K.A. HUGHES (2005): Perceptual processes and the maintenance of polymorphism through frequency-dependent predation. — *Evol. Ecol.* **19**: 303-320.
- RICE W.R. (1996): Sexually antagonistic male adaptation triggered by experimental arrest of female evolution. — *Nature* **381**: 232-234.
- RABY C.R., ALEXIS D.M., DICKINSON A. & N.S. CLAYTON (2007): Planning for the future by western scrub-jays. — *Nature* **445**: 919-920.
- RAINEY H.J., ZUBERBÜHLER K. & P.J.B. SLATER (2004): Hornbills can distinguish between primate alarm calls. — *Proc. R. Soc. Lond. B* **271**: 755-759.
- ROHLF F.J. (2000): Phylogenetic models and reticulations. — *J. Classification* **17**: 185-189.
- ROTH G. & U. DICKE (2005): Evolution of the brain and intelligence. — *Trends Cogn. Sci.* **9**: 250-257.
- ROUQUIER S., BLANCHER A. & D. GIORGI (2000): The olfactory receptor gene repertoire in primates and mouse: Evidence for reduction of the functional fraction in primates. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **97**: 2870-2874.
- ROWLEY I. & G. CHAPMAN (1986): Cross-fostering, imprinting and learning in two sympatric species of cockatoo. — *Behaviour* **96**: 1-16.
- RUNDLE H.D. (2003): Divergent environments and population bottlenecks fail to generate premating isolation in *Drosophila pseudoobscura*. — *Evolution* **57**: 2557-2565.
- RUNDLE H.D., CHENOWETH S.F., DOUGHTY P. & M.W. BLOWS (2005): Divergent selection and the evolution of signal traits and mating preferences. — *PLoS Biol.* **3** (11): e368.
- RYAN M.J. & A.S. RAND (1993): Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication. — *Evolution* **47**: 647-657.
- SAFI K., SEID M.A. & D.K.N. DECHMANN (2005): Bigger is not always better: when brains get smaller. — *Biol. Lett.* **1**: 283-286.
- SIGMUND K. (1995): Spielpläne, Zufall, Chaos und die Strategien der Evolution. — Knauer, München: 1-368.
- SLATKIN M. (1996): In defense of founder-flush theories of speciation. — *Am. Nat.* **147**: 493-505.
- SMITH T.B. (1993): Disruptive selection and the genetic basis of bill size polymorphism in the African finch *Pyrenestes*. — *Nature* **363**: 618-620.
- SORENSEN M.D., SEFC K.M. & R.B. PAYNE (2003): Speciation by host switch in brood parasitic indigobirds. — *Nature* **424**: 928-931.
- STANOVICH K.E. & R.F. WEST (2003): Evolutionary versus instrumental goals: How evolutionary psychology misconceives human rationality. — In OVER D.E. (Eds), *Evolution and the psychology of thinking: The debate*. Psychology Press, New York: 171-230.
- SWADDLE J.P., CATHEY M.G., CORRELL M. & B.P. HODKINSON (2005): Socially transmitted mate preferences in a monogamous bird: a non-genetic mechanism of sexual selection. — *Proc. R. Soc. B* **272**: 1053-1058.
- TEMPLETON A.R. (1981): Mechanisms of speciation - A population genetic approach. — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **12**: 23-48.
- TEN CATE C. (2000): How learning mechanisms might affect evolutionary processes. — *Trends Ecol. Evol.* **15**: 179-181.
- TINBERGEN N. (1963): On aims and methods of ethology. — *Z. Tierpsychol.* **20**: 410-433.
- VAN BUSKIRK J. & Y. WILLI (2006): The change in quantitative genetic variation with inbreeding. — *Evolution* **60**: 2428-2434.
- VAN OERS K., DE JONG G., DRENT P.J. & A.J. VAN NOORDWIJK (2004): A genetic analysis of avian personality traits: correlated, response to artificial selection. — *Behav. Genet.* **34**: 611-619.
- VAN RHIJN J.G. (1983): On the maintenance and origin of alternative strategies in the Ruff *Philomachus pugnax*. — *Ibis* **125**: 482-498.
- VAZQUEZ R.J. (1992): Functional osteology of the avian wrist and the evolution of flapping flight. — *J. Morphol.* **211**: 259-268.
- WCISLO W.T. (1989): Behavioral environments and evolutionary change. — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **20**: 137-169.

- WEST-EBERHARD M.J. (1983): Sexual selection, social competition, and speciation. — *Quarterly Review Biology* **58**: 155-183.
- WHITEN A., HORNER V. & F.B.M. DE WAAL (2005): Conformity to cultural norms of tool use in chimpanzees. — *Nature* **437**: 737-740.
- WIDEMO F. & I.P.F. OWENS (1995): Lek size, male mating skew and the evolution of lekking. — *Nature* **373**: 148-151.
- WINKLER H. (1994): Tierisches Verhalten - ein Motor der Evolution. — In WIESER W. (Ed.): *Die Evolution der Evolutionstheorie*. — Spektrum Akad. Verlag, Heidelberg, Berlin, Oxford: 194-220.
- WINKLER H., LEISLER B. & G. BERNROIDER (2004): Ecological constraints on the evolution of avian brains. — *J. Ornithol.* **145**: 238-244.
- ZIPPELIUS H.M. (1992): *Die vermessene Theorie. Eine kritische Auseinandersetzung mit der Instinkttheorie von Konrad Lorenz und verhaltenskundlicher Forschungspraxis*. — Vieweg, Braunschweig, Wiesbaden: 1-295.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. Hans WINKLER
 Konrad-Lorenz-Institut für Vergleichende
 Verhaltensforschung der Österreichischen
 Akademie der Wissenschaften
 Savoyenstraße 1A
 1160 Wien
 Austria
 E-Mail: h.winkler@klivv.oeaw.ac.at

Von den offenen Grenzen lebender Systeme: Individualität in biologischer Sicht

G.S. LEVIT, J. SCHOLZ, J. KAHLE & G. LIEBEZEIT

Abstract: Defining the individual is basic to evolutionary biology and selection theory. On the other hand, there is still no universal scientific concept of biological individuality. This is because there are no final answers possible to the question "what is an individual?" For example, the individuality of some colonies can be more pronounced than the individuality of some single "organisms". Bryozoans are a group of colonial animals well suited for the study of individuality either at colony or at colony module level. The degree of individuality determines which biological entity can function as an interactor in selection. Bryozoans may also show that the biological hierarchies of organisms, colonies, or populations are hard to define.

The proper theory of biological individuality should propose the universal criteria of individuality for any given biological object (levels of organisation), and thus provide suitable answers to the question: Which degrees of individuality constitutes the "individual"? In this context, we discuss some advanced concepts in theoretical biology championed by GHISELIN and HULL, suggesting that species are individuals rather than classes consisting of individuals.

Key words: Individuality, coloniality, Bryozoa.

Einleitung

Die Individualität als ein schwer zu fassendes biologisches Problem wurde bereits in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts von einigen führenden Biologen ihrer Zeit wie zum Beispiel Hans DRIESCH (1867-1941), Boris M. KOZO-POLJANSKIJ (1890-1957) und Vladimir BEKLEMISHEV (1890-1962) erkannt und erörtert. Schon damals ging es meistens um die Umformulierung des traditionellen Organismus-Begriffes sowie um eine Revision des klassischen Darwinismus, eine Aufgabe, die durch die Entdeckung der Symbiogenese und des „Grundlegenden Biogenetischen Gesetzes“ erleichtert wurde (LEVIT & KRUMBEIN 2001, 2006). Zu Beginn des 20. Jahrhunderts galt nämlich die darwinistische Selektionstheorie nur als eine der mehr oder weniger plausiblen Vorstellungen über den Mechanismus der Evolution (JUNKER & HÖBFELD 2001). Mit der endgültigen Etablierung der Synthetischen Evolutionstheorie als der modernisierten Form des Darwinismus in den 1930er-40er Jahren traten die Alternativtheorien jedoch zunehmend in den Hintergrund und fristeten schließlich ein Schattendasein. Da dem Versuch, eine widerspruchslose Revision des Darwinismus zu erreichen, zunächst kein dauerhafter Erfolg beschieden war, sind auch die historischen Debatten zur biologischen Individualität weitgehend der Vergessenheit anheim gefallen.

Seit etwa 30 Jahren erlebt die Diskussion des Individualitätsproblems aber eine kleine Renaissance. Es wird allmählich zu einem anerkannten Forschungsgebiet innerhalb der theoretischen Biologie und Wissenschaftsphilosophie. Die derzeitige Debatte lässt sich dabei in drei unterschiedliche Themenbereiche untergliedern. Die wohl größte Aufmerksamkeit kommt dem Thema „Spezies als Individuum“ zu. Die Diskussion hierüber wurde in den 1970er Jahren von Michael GHISELIN und David HULL initiiert. Sie stellten die These auf, dass eine biologische Spezies ein Individuum sei, deren Exemplare nicht als Beispiel für diese Spezies, sondern als deren Teile zu gelten haben. Mit einer zweiten Richtung wird der Versuch unternommen, die Gesetzmäßigkeiten der Individualitätsentwicklung im Laufe der Evolution zu beschreiben. Der dritte Forschungsschwerpunkt geht der Frage nach, ob und wie verschiedene Biosysteme (Individuen, Organismen, Kolonien) auch unterschiedliche Individualitätsgrade aufweisen.

In unserem Beitrag werden wir uns hauptsächlich auf das Problem „Spezies als Individuen“ konzentrieren und dabei den Versuch unternehmen, zu zeigen, dass ohne eine universell anwendbare Individualitätstheorie ein bedeutender Fortschritt in der Individualitätsforschung unmöglich ist. Eine solche Theorie sollte diesen Umstand beheben, auf jedes beliebige Biosystem anwendbar und gegen verschiedene Individualitätsgrade der jeweiligen Biosysteme empfindlich sein. Wir wer-



Abb. 1: Eine abgestorbene Koralle wird von Bryozoen besiedelt. Bei den kleineren Kolonien mit rundlichem Umriss handelt es sich um hochintegrierte (= auf der Ebene der Kolonie individualisierte) Arten der Gattungen *Rhynchozoon* und *Disporella*. Dagegen ist die größere, flächig wachsende Art eine Kolonie der Gattung *Fenestrulina* (rechter Bildrand). Sie ist vergleichsweise schwach integriert (= vergleichsweise stärker auf der Ebene der Koloniemodule/Zooide individualisiert), was auf der Abbildung unter anderem daran kenntlich ist, dass am Wachstumsrand regulär ausgebildete Einzelwesen (Zooide) erscheinen, die stets ein gleiches Äußeres zeigen. Hingegen weisen hochintegrierte Kolonien häufig einen besonders modifizierten, schwach verkalkten Wachstumsrand auf, der in Situationen der Raumkonkurrenz auch aufgestellt werden kann. Dies geschieht durch koordiniertes Wachstum der gesamten Kolonie. Der Wachstumsrand kann also nicht mehr einem einzelnen Mutterzooid zugeordnet werden. Lokalität: Mahalo, Leyte, Philippinen, Foto: Sven Tränkner, Frankfurt.

den Beispiele liefern, die zeigen, dass diese zunächst rein theoretische Annäherung in bestimmten Gebieten der Biologie praktischen Nutzen haben könnte.

Spezies als Individuum

Bei nur flüchtiger Betrachtung mag die Ausdrucksweise „Spezies als Individuum“ etwas seltsam klingen. Schon in der Schulzeit haben wir uns angewöhnt, Spezies als Klassen und Organismen als Mitglieder dieser Klassen aufzufassen. Ein solches Denken ist im Alltag fest verwurzelt. Es gibt Kraftfahrzeuge, mit denen man fährt, und es gibt ‚Autos‘ als abstrakte Bezeichnung für eine Klasse, die Autos auf der ganzen Welt repräsentiert und der alle einzelnen Autos angehören.

Und so ist es trügerisch einfach, in diesem Sinne auch bei biologischen Arten zu argumentieren. So könnten wir, um ein willkürliches Beispiel zu wählen, über Katzen behaupten: Die „Katzen“ (Felidae) reprä-

sentieren eine „Klasse“ im Sprachgebrauch der Philosophie beziehungsweise eine Familie im „natürlichen System“ der Taxonomie und alle Einzelkatzen sind Mitglieder dieser Klasse (Familie).

Eine Parallele zwischen alltäglichem Denken und taxonomischem System ist außerdem dadurch gegeben, dass der Umfang der Gruppen und ihrer Mitglieder in Zeit und Raum schwankt. Es werden immer wieder Autos produziert und sie zerfallen auch wieder. Katzen sterben oder pflanzen sich fort. In geologischen Zeiträumen entstehen neue Arten, deren Einzelwesen sich mehren oder aber im Laufe der Zeit abnehmen, wenn die Sterberate die Reproduktionsrate übersteigt. Kurzum: Das taxonomische System zur Klassifikation der Lebewesen ist der uns alltäglichen Vorstellung entnommen: die Spezies ist eine „Klasse“ und die Organismen, die diese Klasse repräsentieren, sind Individuen. Die biologische Spezies wird im Gegensatz zum Organismus nicht als Individuum betrachtet.

Doch eben diese „Vor“-Urteilung haben GHISELIN und HULL in einer Reihe von Veröffentlichungen (HULL 1976, 1978, GHISELIN 1974, 1987, 1997) zur Disposition gestellt. Sie postulieren, dass biologische Arten keine Klasse, sondern ein Ganzes sind, als dessen Teile Organismen bezeichnet werden können. Folgt man ihrer Wortwahl, so ist die Spezies keine Klasse, sondern ein Individuum. Dabei wird „Individuum“ als eine Entität definiert, die über eine raumzeitliche Kontinuität verfügt und einen Beginn und ein Ende hat, die darüber hinaus gut organisiert und von der Außenwelt abgegrenzt ist. Dabei können nicht nur Lebewesen als Individuen bezeichnet werden, sondern auch Teile der unbelebten Natur wie zum Beispiel Atome und Planeten. Dieser Linie folgend baut GHISELIN (1987: 49) seine Argumentation aus und, basierend auf Analogien (Planeten, Gesellschaften, Personen, Firmen usw.) beschreibt die fünf Hauptmerkmale eines Individuums: (1) „Beispiellosigkeit“ (Klassen haben Beispiele, Individuen dagegen sind einmalig); (2) raum-zeitliche Begrenzung; (3) Gegenständlichkeit (im Gegensatz zum abstrakten Charakter einer Klasse); (4) Gesetze, die auf Klassen anwendbar sind, nicht aber auf die Individuen als solche; (5) Ein Individuum kann nicht durch die Mitgliedschaft in einer Klasse definiert werden oder, in anderen Worten: es hat ontologische Priorität allen möglichen Klassen gegenüber.

HULL (1977) baut seine Argumentation anders auf. Er geht davon aus, dass Organismen als paradigmatische Individuen angesehen werden können, denn keiner bezweifelt, dass Organismen Individuen sind. Wenn man nachweisen kann, dass Spezies den Organismen in ihren Eigenschaften ähneln, dann ist darüber hinaus auch ein Nachweis erfolgt, dass sie als Individuen bezeichnet werden können.

Die Art als solche ist räumlich und zeitlich einheitlich und kontinuierlich. Kontinuität betrifft die Raumzeit, worin die Spezies ihren Platz hat. Sie ist keineswegs eine statische Charakteristik: wie die Zellen eines Organismus unterliegen auch die Organismen einer Spezies dem Erneuerungsprozess. Gleich den Organismen sind die biologischen Arten integriert und können verschiedene Stufen der Integration aufweisen (Abb. 1). Sie unterliegen darüber hinaus auch dem Vererbungsprinzip, welches besagt, dass neu erworbene Qualitäten auch weitergegeben werden. Die Vererbungskette bleibt real und ununterbrochen. Wenn demzufolge Gene die Teile einer Zelle und Zellen die Teile eines Organismus sind und wenn ein Organismus einer Verwandtengruppe (kin group) angehört, warum sollte diese Kette dann unvermittelt ab einem Niveau oberhalb der Population unterbrochen werden?



Abb. 2: Tentakelkränze der Bryozoen-Einzelwesen (Zooide). Der Cilien-generierte und kolonieweit koordinierte Partikelstrom (Wasserpumpe) ist ein wichtiger Gradmesser für die Integration der Bryozoen-Gesamtkolonie. Illustriert ist die Art *Membranipora serrilamella* (OSBURN 1950). Foto: Shunsuke F. Mawatari, Sapporo, Japan.

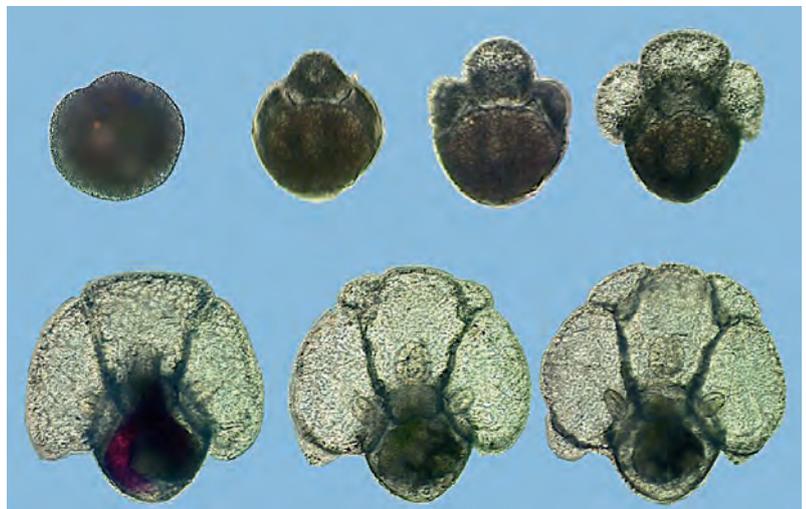


Abb. 3: Eine sich unmittelbar nach der Ansiedlung durch asexuelle Knospung ausbreitende Kolonie von *Flustra foliacea* (LINNAEUS 1758).

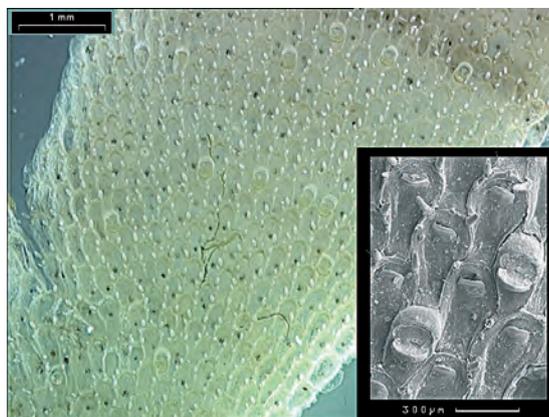


Abb. 4: *Flustra foliacea*: Kolonieoberfläche mit „vikariierenden“ Avicularien

(Avicularien, die ein reguläres Einzelwesen/Zooid räumlich ersetzen). Ihre Funktion für die Kolonie ist noch nicht geklärt. Die wohl geläufigste Erklärung, dass die zangenartigen Mandibeln der Avicularien der Abwehr von Freßfeinden dienen, greift sicher nicht weit genug. Avicularien zeigen, wie sehr die Koloniebausteine in Morphologie und Funktion differenzieren. Ausschnittsvergrößerung: Rasterelektronenmikroskopische Darstellung zweier Avicularien inmitten regulärer Zooide. Letztere tragen meistens zwei kurze, dicke Stacheln.



Abb. 5: Divergierender Wachstumsrand einer *Flustra foliacea*, der zur Verzweigung der Kolonie führen wird. Dies ist ein weiteres Beispiel der hohen Integration, wie sie bei den Kolonien vieler Bryozoen-Arten anhand des koordinierten Wachstums ihrer Einzelwesen zu beobachten ist.

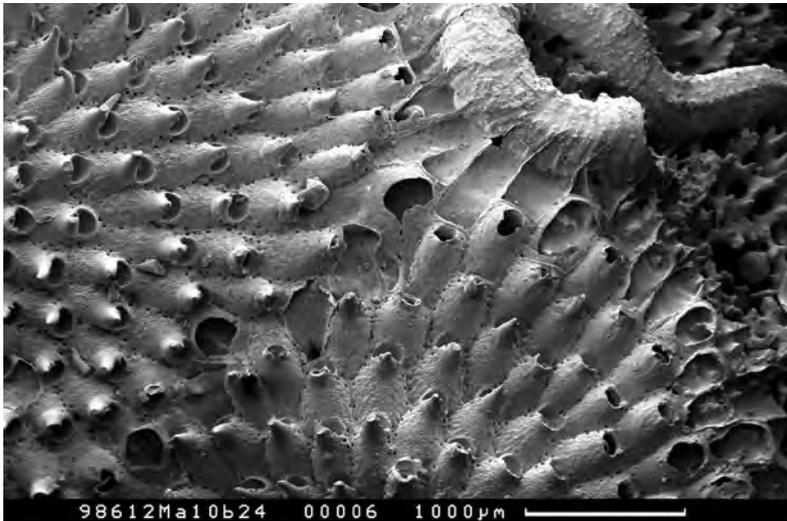


Abb. 6: Bryozoenkolonien spalten sich nicht nur häufig auf (Abbildung 4), sondern können mitunter auch fusionieren. Auf dieser abgestorbenen Koralle aus der Rifffregion Cebu/Philippinen verschmelzen zwei Kolonien der Art *Celleporaria trifurcata* (SCHOLZ 1991). Beim Aufeinandertreffen werden gemeinsame Zooide gebildet, die weder der einen noch der anderen Kolonie zugeordnet werden können. Das gleiche trifft für den gemeinsamen Wachstumsrand beider Kolonien zu. Zwischen den biologischen Hierarchien von Kolonie und Population zu unterscheiden ist in diesem Beispiel unmöglich. Foto: Sven Tränkner, Frankfurt.

Wenn andererseits der Versuch unternommen wird, die Spezies als eine Klasse zu beschreiben, wird man mit unüberwindbaren Schwierigkeiten zu rechnen haben. Schließlich soll eine Klasse Wesenszüge besitzen, die alle Mitglieder an jedem Punkt im Raumzeit-Kontinuum charakterisiert. Doch gerade dies stimmt für Spezies nicht, da sie bekanntlich dem Wandel durch Evolution unterliegen. So wird von HULL (1977) eine Spezies als Individuum definiert und dies soll biologische Arten von höheren Taxa unterscheiden.

Die Publikationen von GHISELIN und HULL erwiesen sich in der Folgezeit als einflussreich. Die Mehrheit der

Theoretiker schloss sich ihrer Auffassung an, Arten seien keine „Klassen“, sondern konkrete „Individuen“ (MAHNER 2005). Was sind die Auswirkungen? Wie fast alle großen Fragen der theoretischen Biologie erfährt auch das Spezies-Problem ihre Relevanz durch die Auswirkungen auf die Evolutionstheorie.

Zum einen hat man damit den von Ernst Mayr vorgeschlagenen Artbegriff, der eine zentrale Rolle in der Synthetischen Theorie der Evolution spielt, ontologisch untermauert (GHISELIN 1997: 98). Zum anderen sind Spezies zugleich auch Evolutions- beziehungsweise Selektionseinheiten, wenn man sie als Individuen auffasst. Mit anderen Worten: das Spezies-als-Individuum-Problem ist in eine Schlüsselposition gerückt, wenn es um die Frage geht, ob eine natürliche Selektion auf höheren als auf populationshierarchischen Ebenen denkbar wäre. Damit ist auch die Frage verbunden, ob man auch die anderen natürlichen und hierarchisch organisierten biologischen Einheiten – also Kolonie, Population, Spezies, Gemeinschaft oder sogar Ökosystem - in einer Individualitätstheorie umfassen kann.

Der heute das Meinungsbild beherrschende synthetische Darwinismus versteht die Evolution als zweistufigen Prozess im Sinne eines Zeitpfeiles. Damit eine Evolution stattfinden kann, müssen sich die evolutionierenden Einheiten zunächst replizieren und danach aufgrund von Interaktionen mit der Umwelt selektiert werden. Die Grundlage für die moderne Theorie einer hierarchischen Selektion wird dadurch geschaffen, dass die klassische Genotyp-Phänotyp-Dichotomie durch eine neue Dichotomie „Replikator-Interaktor“ ersetzt wird. Den Terminus ‚Replikator‘ schlug DAWKINS (1978) vor. „Ein Replikator ist jedes Gebilde im Universum, von dem Kopien hergestellt werden. Ein DNA-Molekül ist ein gutes Beispiel, wir lassen aber die Frage offen, ob die höheren Einheiten ebenfalls als Beispiele dienen können“ (DAWKINS 1988).

HULL hat sich darauf festgelegt, dass die Strukturen, die umfassender als das Genom sind, sich ebenfalls als Replikatoren erweisen können. Beispielsweise können sich insbesondere Koloniebildner, die sich asexuell fortpflanzen, als Ganzes replizieren. Gut integrierte Kolonien können daher auch als Replikatoren dienen: in einigen Fällen haben Kolonien dabei alle wesentlichen Merkmale von Einzelwesen (HULL 1980). Dass Strukturen, die in der Hierarchie höher als Kolonien stehen, ebenfalls als Replikatoren dienen können, bezweifelt HULL. Er stellt also fest, dass die Replikation am unteren Niveau der organisatorischen Hierarchie und hier für gewöhnlich auf der Ebene der Gene stattfindet. Mitunter wird die Ebene der Organismen und möglicherweise wie bereits erwähnt auch noch diejenige der Kolonien erreicht, aber nur sehr selten wird Replikation

bei übergeordneten und komplexeren Organisationsformen festgestellt.

Ganz anders sieht die Situation bei den Interaktoren aus. Interaktoren sind die Entitäten, die für ihr Überleben und für das Überleben der Replikatoren dadurch sorgen, dass sie als Ganzes mit der Umwelt in Wechselwirkung treten (HULL 1980). Die Interaktoren können sicherlich auf der Ebene der Kolonien repräsentiert werden. Aber auch höhere hierarchische Ebenen sind dabei nicht ausgeschlossen. Die Grunddefinition besagt, dass die Interaktoren mit der Umwelt nicht als Teile der größeren Einheiten zusammenwirken, sondern als fest zusammenhängendes Ganzes.

HULL schließt nicht aus, dass Spezies und sogar noch umfangreichere Organisationseinheiten wie Gemeinschaften und Ökosysteme als Interaktoren, wenn auch nicht als Replikatoren funktionieren können.

Ein Ende der durch die Publikationen von GHISELIN und HULL ausgelösten Kontroverse ist nicht zu sehen. Steven Jay GOULD und Elisabeth LLOYD stellen die gleiche Fragen aufs Neue: (a) Sind Arten Individuen im Sinne Darwins?; (b) Erzeugt die Evolution auf der Ebene der Spezies-Interaktoren Anpassungen und wenn ja, wie häufig? (GOULD & LLOYD 1999, GOULD 2002). Die Autoren versuchen, die beiden Fragen zu beantworten und stützen sich dabei auf die revidierte Theorie der biologischen Individualität.

Die erste Frage wird zustimmend beantwortet. Nun hatten aber die meisten Biologen zuvor ihre Schwierigkeiten mit der Akzeptanz dieser Ansicht, weil sie nicht auf die Allometrie des Individualitätskonzepts achteten. Unter Allometrie der Individualität verstehen GOULD und LLOYD, dass die Individualität auf der genetischen, organismischen und Spezies-Ebene jeweils verschiedene Bedeutungen hat. Bei den biologischen Arten ist sowohl eine Außengrenze (boundedness) wie auch eine Integration zu beobachten; diese Qualitäten unterscheiden sich aber in vielfacher Hinsicht von denjenigen, die wir auf der organismischen Ebene beobachten. So hat zwar eine Spezies Grenzen, die sich aber keineswegs in Membranen oder Häuten widerspiegeln.

Ähnliche Unterschiede betreffen die Begriffe von Morphologie und Ontogenie. Die natürliche Allometrie der Individualität auf den verschiedenen hierarchischen Ebenen muss daher bei der Analyse der Spezies-Selektion genauestens berücksichtigt werden.

Die zweite Frage nach den Anpassungen auf der Ebene der Spezies-Interaktoren wird im Gegensatz dazu mit „nicht immer“ beantwortet. Anpassung auf der Ebene der Spezies kann durch die Summe der Anpassungen auf der organismischen Ebene erfolgen, kann aber auch durch die neue konstruktive Veränderungen (enginee-

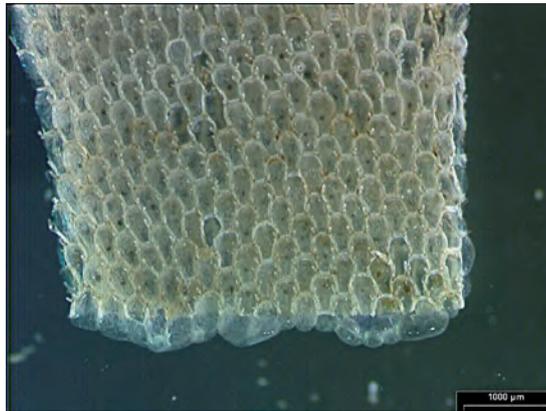


Abb. 7: *Flustra foliacea*: eine experimentell beschnittene Kolonie zeigt sogleich eine randliche regenerative Knospung neuer Zooide. Diese neuen Zooide bilden sich interessanterweise auch an solchen Stellen, wo aufgrund der Besonderheiten der Versuchsanordnung kein Wasser mit Nahrungspartikeln Zutritt hat. Die Kolonie ist also durchaus in der Lage, Einzelwesen zu unterhalten, die nichts zur Ernährung des Gesamtstockes beitragen können.



Abb. 8: Epifauna: Zwei Bryozoenarten der Gattungen *Crisia* und *Disporella*, die auf *Flustra foliacea* siedeln. Die enorme Vielfalt an strauchförmigen und flächigen Wuchsformen, welche dieser Tierstamm auszubilden vermag, stand als Kunstform der Natur (HAECKEL) bei diversen Jugendstil-Dekors Pate.



Abb. 9: Bryozoen (*Flustra foliacea*) und Hydrozoen auf engstem Raum: zwei Kolonien, ein Leistungsgefüge. Die Hydrozoen profitieren vom Partikelstrom, welche die Bryozoe für den Nahrungserwerb erzeugt, und sorgen ihrerseits mit ihren Nesselkapseln für einen gewissen Schutz gegen Freßfeinde.

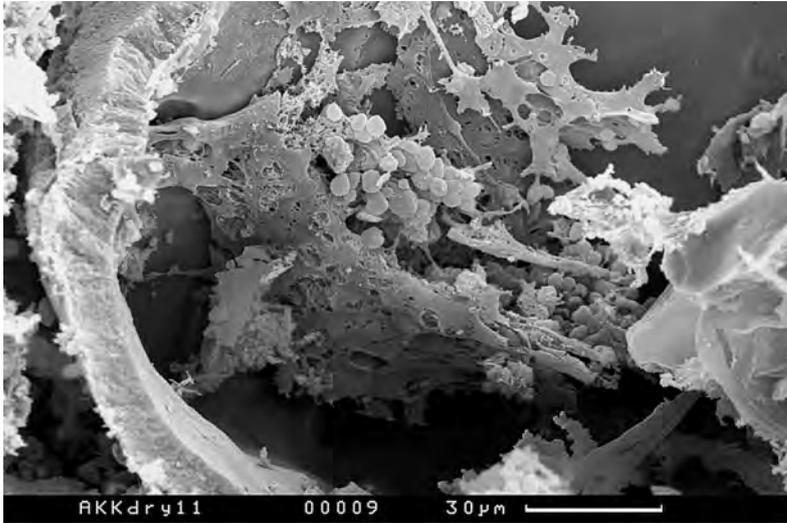


Abb. 10: Bryozoen beherbergen einen vielfältigen mikrobiellen Garten. Das Beispiel zeigt winzige kugelige Strukturen im Coelom-Bereich von *Schizomavella auriculata* (HASSALL 1842) aus Akkeshi, Hokkaido, Japan. Aufgrund der Größe (ca. 3 μm Durchmesser) und des sphärischen Umrisses können die Strukturen als Hefezellen interpretiert werden.



Abb. 11: Eine junge Kolonie von *Flustra foliacea*, die auf der Mutterkolonie gesiedelt hat. Später werden die beiden Kolonien einen einheitlichen Wuchsverbund bilden. Gleiche Strukturen bilden sich auch beim regenerativen Selbstüberwachen einer Kolonie. Dies ist ein weiterer Beleg dessen, dass eine Grenzziehung zwischen den biologischen Hierarchien von Population und Kolonie mitunter unmöglich sein kann.

ring adaptations) auf der Spezies-Ebene zustande kommen. Wichtig dabei ist, die „Allometrie“ der Individualität auf verschiedenen Ebenen im Auge zu behalten. Damit wird ein Kompromiss erreicht: die Idee der Spezies als Individuum sollte nicht aus dem Grund abgelehnt werden, dass die Individualität auf der Spezies-Ebene eine evidente Besonderheit hat.

Als Resümee bleibt festzuhalten, dass die in den 70er Jahren entstandene Hypothese der Spezies als Individuum eine signifikante Evolution erfährt und ihren „Stammkundenplatz“ am Diskussionstisch der theoretischen Biologie erobert hat.

Die Überwindung von Grenzen

Die Hypothese der Spezies-Individualität hat viele Einwände provoziert. Die meisten sind damit verbunden, dass das Integrationsniveau einer Spezies nicht mit dem Integrationsniveau eines Organismus verglichen werden kann. So behauptet KITCHER, dass ein Organismus durch die Desintegration seiner Zellen zerstört werde (KITCHER 1989). Im Gegensatz dazu könnten Organismen, die ja eine Spezies zusammensetzen, leicht voneinander separiert werden, was aber auf die Existenz der Spezies als solche kaum Auswirkungen habe. Den Einwand von KITCHER kann indessen jeder Ökologe widerlegen, da eine Spezies nur in einem bestimmten Habitat und sozialer Struktur existieren kann. Die voneinander isolierten Organismen einer Art werden daher nicht lange fortbestehen können oder aber es kommt unter bestimmten Bedingungen zur Entwicklung neuer Arten durch räumliche Isolation (allopatrische Artbildung).

Es ist äußerst schwierig, eine eindeutige Grenze zwischen den Organismen und höheren hierarchischen Ebenen festzulegen. Die Unterschiede erscheinen uns daher eher graduell und nicht qualitativ. Bei Koloniebildnern erweist sich besonders deutlich, dass das alte hergebrachte Schubladendenken nicht greift.

Bryozoen gelten als eine ideale Gruppe, um über Evolutionsfragen zu arbeiten. Als einziger ausschließlich klonal vorkommender Tierstamm scheiden Bryozoen in der Mehrzahl ihrer Arten ein Kalkskelett ab. Dieses zeigt eine große Fülle an morphologischen Merkmalen sowohl bei den meistens weniger als einen Millimeter großen Einzelwesen (Zooiden) als auch bei den gesamten Kolonien (Zoarien). Lebensprozesse aller Art dokumentieren sich in Strukturen des Skelettes (MCKINNEY & JACKSON 1989, SCHOLZ 2000). Insbesondere können Veränderungen im Einwirken von Umweltfaktoren in einer Weise überliefert werden, dass sich die Lebensgeschichte einer Kolonie in ihren aufeinanderfolgenden Zooidgenerationen wie in einer Abfolge von Buchstaben eines Textes zu einer individuellen Geschichte zusammensetzt.

GOULD hat angenommen, dass die paläontologischen Urkunden eine grundsätzliche Limitierung ihres Informationsgehaltes dadurch erfahren, dass einige Prozesse nicht fossilisierbar seien (GOULD 1995). Dieses Postulat ist für das Wachstum fossiler Bryozoenkolonien sicher nicht zutreffend. Für den rezent-fossilen Vergleich der Bryozoen eröffnet sich hierdurch ein beträchtliches und noch keineswegs ausgeschöpftes Potential. Nicht von ungefähr gelten Bryozoen in der geologischen Literatur seit jeher als exzellente Faziesfossilien (VOIGT 1930). In neuerer Zeit wurden fossile (tertiäre) Bryozoen zu einem Paradebeispiel der Abstammungs-

lehre, indem sie die Entwicklung der sogenannten „Punctuated Equilibrium“-Theorie ganz entscheidend befruchtet haben (JACKSON & CHEETHAM 1994).

Auch für Fragen der biologischen Individualitätsforschung haben Bryozoen einige Antworten parat. So sind manche Kolonien kaum schwächer als einige „paradigmatische“ Organismen integriert: MCKINNEY & JACKSON haben Beispiele bei Kolonien karibischer Riff-Bryozoenarten gefunden, deren Lebenszyklus vollkommen demjenigen von Einzelorganismen gleicht (MCKINNEY & JACKSON 1989). Andere Kolonietypen sind erheblich schlechter integriert. Die funktionellen Attribute der Kolonie sowie das Knospungsmuster werden hier wesentlich durch das biologische Potential der sie aufbauenden Zooide bestimmt. Allein bei flächig wachsenden, laminaren Bryozoen lassen sich auf diese Weise vier morphologisch leicht kenntliche Strukturtypen unterscheiden, die durch unterschiedliche Integrationsmodi definiert werden (SCHOLZ 2000, KASELOWSKI et al. 2005). Das Aufeinandertreffen hoch integrierter und niedrig integrierter Kolonien ist in Abbildung 1 illustriert.

Außerdem verschwimmen die Grenzen zwischen Populationen und Kolonien. Dies kann dadurch geschehen, dass die planktonischen Larven der Bryozoe auf ihrer Mutterkolonie siedeln, wo sie quasi einwachsen, oder dass einander benachbarte Kolonien der gleichen Art miteinander verschmelzen (Abb. 6). In beiden Fällen ist es unmöglich, zwischen den hierarchischen Ebenen einer Kolonie und einer Population zu unterscheiden.

Nicht nur die Grenze zwischen Population und Kolonie innerhalb einer Art, sondern auch kontinuierliche räumliche Übergänge zwischen ganz unterschiedlichen Arten werden immer wieder beobachtet. In terrestrischen Lebensräumen stammen klassische Beispiele aus der Assoziation von Pflanzen und bestimmten Pilzen (Mykorrhizza), die bekanntlich Nährstoffe auch zwischen unterschiedlichen Baumarten transportieren. Ein Versuch, darauf aufzubauen und die Lebewelt an Land als eine mehr oder minder einheitliche, kontinuierliche Flüssigkeit zu definieren, wurde als „Hypersea“-Theorie publik (MCMENAMIN & MCMENAMIN 1994).

Im marinen Bereich könnte man an analoge Vorgänge bei der sogenannten Photosymbiose denken. Heute finden sich wenigstens 250 Arten von Tieren und Protozoen, die mit einem photoautotrophen Mikroorganismus in Symbiose leben (HINDE 1988). Photosymbionten, deren Präsenz in der Regel die Verkalkungsrate beträchtlich erhöht und daher für Riffbildner typisch sind, finden sich bei Cnidariern, Schwämmen, Mollusken, Platyhelminthen und Tunicaten. Der photoauto-

trophe Partner besteht meistens aus Dinoflagellaten, Diatomeen oder Cyanobakterien (ROSS 1979). Derartige Gemeinschaften verschiedener Organismen weisen häufig eine so vollkommene Integration auf, dass sie nach der Definition von KITCHER durchaus als Organismen bezeichnet werden könnten.

Die Abwesenheit klarer Grenzen ist nicht nur für Gegner des Spezies-als-Individuen-Konzeptes problematisch. Sie bereitet in erste Linie Probleme für die Anhänger der Theorie selbst. Ihre Argumente drehen sich mitunter im Kreis. Wie kann zwischen der „paradigmatisch-organismischen“ und „kolonialen“ Ebene in der wissenschaftlichen Praxis unterschieden werden, wenn Unterscheidungskriterien nicht zur Verfügung stehen? Diese Situation führt darüber hinaus zur Vermengung der Begriffe „Individualität“ und „Individuum“ sowie zu Versuchen, die absoluten Kriterien für die Definition eines Individuums aufzuspüren. Dies ist indessen unmöglich, da es keine absoluten Individuen gibt. Es gibt verschiedene Formen der Individualität, wie GOULD zu Recht betonte (GOULD 2002). Sie sind bei sexuell oder nicht sexuell fortpflanzenden Biosystemen sehr unterschiedlich und werden bei Koloniebildnern allein schon durch die Vielzahl an Fortpflanzungsmodi (WASSON & NEWBERRY 1997) hochgradig komplex.

Es ist daher kein Zufall, dass zwei der Begründer der synthetischen Evolutionstheorie (E. Mayr und T. Dobzhansky) der Meinung waren, dass streng asexuelle Organismen keine Spezies bilden können (man spricht in dem Fall von Ökotypen). Es gibt jedoch auch Stufen der Individualität, die verschiedenen Biosystemen, etwa Organismen in verschiedenen Phasen ihrer Entwicklung oder Populationen, zugeordnet werden können. Wir sind der Meinung, dass man auf die Suche nach absoluten Kriterien eines „Individuums“ (gleichwohl ob paradigmatisch oder analogisch definiert) oder „Organismus“ verzichten sollte.

Die Entwicklung einer universellen Individualitätstheorie, die auf jedes beliebige Biosystem anwendbar sein sollte und gegen verschiedene Individualitätsgrade der jeweiligen Biosysteme empfindlich wäre, ist zwingend erforderlich. Es wäre gewissermaßen eine „Relativitätstheorie“ der Individualität, da man keine absoluten Individuen mehr hätte, sondern Biosysteme, die sich in Beziehungen zueinander manifestieren und dabei mehr oder weniger individuell betrachtet werden sollten. Die Universalität bedeutet nicht, dass eine solche Theorie allein am Schreibtisch entstehen kann und soll. Ganz im Gegenteil erscheint umfangreiche sowohl empirische als auch theoretische Arbeit geboten, um die anwendbaren Kriterien der Individualität auszuarbeiten. Auf den universellen Geltungsanspruch einer solchen Theorie kann dabei in keinem Falle verzichtet

werden. Wenn das Bewertungssystem der Individualität nicht universal ist und man entsprechend der Konzeption der Allometrie (siehe oben) für jede Individualitätsebene oder gar für Spezies ein eigenes Bewertungssystem zu schaffen hat (was heutzutage die Regel ist), nutzt es der biologischen Grundlagenforschung wenig. Man erhält dann keine Instrumente für eine Vergleichsanalyse.

Mit einer universellen Theorie wird auch die Frage „Spezies als Individuen?“ neu gestellt werden können. Es wird dabei nicht gefragt werden, ob eine Spezies ein Individuum sei, sondern welchen Grad an Individualität eine beliebige Spezies hat, da verschiedene Spezies sehr wohl unterschiedliche Individualitätsgrade besitzen können.

Dann wird auch ein neues Licht auf das Problem der Selektionseinheiten fallen. Die Frage, ob eine Selektion auf der supraorganismischen Ebene stattfindet, kann nicht pauschal beantwortet werden. Wie unsere Beispiele zeigen, haben solche hierarchiebeschreibenden Begrifflichkeiten der modernen Biologie (Organismus, Kolonie, Population, Spezies, Gemeinschaft, Ökosystem, Biosphäre) keine absolute Bedeutung. Der Individualitätsgrad jedes konkreten Falles ist für die weiteren Bewertungen viel bedeutender als die a priori Diskussion, die sich auf diese traditionellen Begrifflichkeiten stützt.

Zusammenfassung

Die Definition biologischer Individualität ist bis heute eine wesentliche Aufgabe in der Evolutions- und Selektionstheorie geblieben: Die Frage, was denn eigentlich unter einem Individuum zu verstehen sei, kann noch nicht abschließend beantwortet werden. Verschiedene Biosysteme („Organismen“) können nämlich ganz unterschiedliche Individualitätsgrade zeigen. Dies wird am Beispiel der Bryozoen illustriert. Diese Koloniebildner zeichnen sich unter anderem dadurch aus, dass bei bestimmten Formen die Kolonie stärker individualisiert sein kann als ein Einzelwesen. Je nach der untersuchten Gruppe kann sich bei Bryozoen die Individualität stärker auf der Kolonie- oder auf der Koloniemodul-(Zoid)Ebene bemerkbar machen. Dies ist wesentlich dafür, welche Entität schließlich als Interaktor in der Selektion in Erscheinung zu treten vermag. Bryozoen illustrieren außerdem, wie schwierig es werden kann, zwischen den biologischen Hierarchien der Organismen, Kolonien und Populationen eine Grenze zu ziehen.

Welcher Grad an Individualität definiert also ein Individuum – wo fängt es an, wo hört es auf? Eine universelle Individualitätstheorie muss auf jedes beliebige Biosystem und alle Individualitätsgrade anzuwenden sein. In diesem Zusammenhang beteiligen wir uns an einer Dis-

kussion, die von Mike GHISELIN und David HULL initiiert wurde. Sie basiert auf der Annahme, dass die Spezies als Individuum aufzufassen sei, und dass deren Exemplare nicht Beispiele dieser Spezies, sondern nur ihre Teile sind.

Danksagung

Wir bedanken uns bei Herrn Professor Shunsuke F. Mawatari (Hokkaido University, Sapporo), welcher uns die Vorlage für Abbildung 2 zur Verfügung stellte. Herr Jürgen Kaselowky (Heidelberg) hat für uns die Abbildung 10, Herr Sven Tränkner (Frankfurt) die Abbildungen 1 und 6 angefertigt. Frau Brigitte Lotz (Frankfurt) war uns mit dem Manuskript behilflich.

Wir bedanken uns weiterhin bei der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Projektförderungen: Ho 2143/5-2 „Evolution ohne Genetik – Alternativtheorien in der Evolutionsbiologie des 20. Jh.“ und GE 64/8-2 „Bryozoen – Mikrobenmatten“) sowie bei dem Niedersächsischen Forschungsschwerpunkt Meeresbiotechnologie für die großzügige Unterstützung unserer Arbeiten. Die Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft förderte im Jahre 2002 einen Forschungsaufenthalt des Erstautors am Naturmuseum Senckenberg in Frankfurt/Main.

Literatur

- DAWKINS R. (1978): Replicator Selection and the Extended Phenotype. — *Z. Tierpsychol.* **47**: 61-76.
- DAWKINS R. (1988): Auf welche Einheiten richtet sich die natürliche Selektion. — In: MEIER H. (Hrsg.), *Die Herausforderung der Evolutionsbiologie*. Serie Piper, München.
- GHISELIN M.T. (1974): A radical solution to the species problem. — *Syst. Zool.* **23**: 536-544.
- GHISELIN M.T. (1987): Species, concepts, individuality and objectivity. — *Biol. Phil.* **2**: 127-143.
- GHISELIN M.T. (1997): *Metaphysics and the Origin of Species*. — State University of New York Press, New York.
- GOULD S.J. & E. LLOYD (1999): Individuality and adaptation across levels of selection: How shall we name and generalize the unit of Darwinism? — *Proceedings of the National Academy of Sciences* **96** (21): 11904-11909.
- GOULD S.J. (1995): A task for Paleobiology at the threshold of majority. — *Paleobiology* **21** (1): 1-14.
- GOULD S.J. (2002): *The Structure of Evolutionary Theory*. — Harvard University Press, Cambridge (Mass).
- HINDE R. (1988): Symbiotic nutrition and nutrition limitation. — *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Vol. I. Australia, Townsville*: 199-204.
- HULL D. (1976): Are species really individuals? — *Syst. Zool.* **25**: 174-191.
- HULL D. (1977): The Ontological Status of Species as Evolutionary Units. — In: BUTTS R. & J. HINTIKKA (Hrsg.), *Foundational Problems in Special Sciences*. Reidel Publishing Company, Dordrecht: 91-102.

- HULL D. (1978): A matter of individuality. — *Philos. Sci.* **45**: 335-360.
- HULL D. (1980): Individuality and Selection. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **11**: 311-332.
- JACKSON J.B.C. & A.H. CHEETHAM (1994): Phylogeny reconstruction and the tempo of speciation in cheilostome Bryozoa. — *Paleobiology* **20**(4): 407-423.
- JUNKER T. & U. HOBFFELD (2001): Die Entdeckung der Evolution. — WBG, Darmstadt.
- KASELOWSKY J., SCHOLZ J., MAWATARI S. F., PROBERT K., GERDES G., KADAGIES N. & G. HILLMER (2005): Bryozoans and Microbial Communities of Cool-Temperate and Subtropical Latitudes – Paleoeological Implications. I. Growth morphologies of shallow-water bryozoans settling on bivalve shells (Japan and New Zealand). — *FACIES* **50**. Berlin, Heidelberg (Springer): 349-361.
- KITCHER P. (1989): Some Puzzles about Spezies. — In: RUSE M. (Hrsg.), *What the Philosophy of Biology Is*. Kluwer Acad. Pub., Dordrecht: 183-208.
- LEVIT G.S. & W.E. KRUMBEIN (2001): Eine vergessene Seite der Ökologieggeschichte: die Biosphäre als Morphoprozess in der Theorie von V. N. Beklemishev (1890-1962). — *Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie* **7**: 199-214.
- LEVIT G.S. & W.E. KRUMBEIN (2006, im Druck): Zur Diskussion der Symbiogenesetheorie unter sowjetischen Zoologen und Biologietheoretikern der ersten Hälfte des 20. Jh. — In: GEUS A. & E. HÖXTERMANN (Hrsg.), *Evolution durch Kooperation – Zur Entstehung der Endosymbiose-Theorie in der Zellbiologie. Reprints und Kommentare*. Basiliken-Presse, Marburg an der Lahn.
- MAHNER M. (2005): Biologische Klassifikation und Artbegriff. — In: KROHS U. & G. TOEPFER (Hrsg.), *Philosophie der Biologie*. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- McKINNEY F.K. & J.B.C. JACKSON (1989): Bryozoan Evolution. — *Special Topics in Paleontology* **2**. Boston, London, Sydney, Wellington (Unwin Hyman): 1-238.
- McMENAMIN M.A.S. & D.L.S. McMENAMIN (1994): *Hypersea: Life on Land*. — Columbia University Press, New York.
- ROSS C.A. (1979): Ecology of Large, Shallow-Water, Tropical Foraminifera. — *Foraminiferal Ecology and Paleoeology, SEPM Short Course, Houston, Texas, No. 6*. Society of Economic Paleontologists & Mineralogists 54-61.
- SCHOLZ J. (2000): Eine Feldtheorie der Bryozoen, Mikrobenmaten und Sedimentoberflächen. — *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* **552**: 1-193.
- VOIGT E. (1930): Morphologische und stratigraphische Untersuchungen über die Bryozoenfauna der oberen Kreide. I. Teil. Die cheilostomen Bryozoen der jüngeren Oberkreide in Nordwestdeutschland, im Baltikum und in Holland. — Leopoldina. *Berichte der kaiserlich leopoldinischen deutschen Akademie der Naturforscher zu Halle*. Walther-Festschrift. Leipzig (Verlag von Quelle & Meyer): 380-579.
- WASSON K. & A.T. NEWBERRY (1997): Modular Animals: Gonochoric, hermaphroditic, or both at once? — *Invertebrate Reproduction and Development*. **31**: 159-175.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Georgy S. LEVIT
 Ernst-Haeckel-Haus
 Institut für Geschichte der Medizin, Naturwissenschaft
 und Technik
 Friedrich-Schiller-Universität Jena
 Berggasse 7
 07745 Jena
 Germany
 E-Mail: georg.levit@uni-jena.de

Dr. Joachim SCHOLZ
 Sektion Marine Evertabraten III
 Forschungsinstitut Senckenberg
 Senckenberganlage 25
 60325 Frankfurt am Main
 Germany
 E-Mail: joachim.scholz@senckenberg.de

Dr. Jens KAHLE und Prof. Dr. Gerd LIEBEZEIT
 Forschungszentrum Terramare
 Schleusenstraße 1
 26382 Wilhelmshaven
 Germany
 E-Mail: jens.kahle@terramare.de
 gerd.liebezeit@terramare.de

Populationsgenetik und Mikropaläontologie – Möglichkeiten zur Überprüfung unterschiedlicher Modelle der Artbildung

J. HOHENEGGER

Abstract: Population genetics and micropaleontology – Possibilities for testing different speciation models. Investigations on frequency distributions of microfossils in samples, which are taken from a thin horizon in a continuous series of geological outcrops or drill-cores showing undisturbed sedimentation and constant sedimentation rates, allow the equalisation of so-called ‘fossil populations’ with populations consisting of one or a few generations. Therefore, methods of ‘quantitative genetics’ can be used on ‘fossil populations’ to evaluate the evolutionary mechanisms ‘selection’, ‘migration’ and ‘genetic drift’ acting over longer time periods (thousands to millions of years) wherein trans-specific evolution and speciation takes place. Sampling along the section or core in numerous, equally-spaced intervals allows the proof of different speciation models, like ‘phyletic gradualism’, ‘punctuated equilibrium’, ‘punctuated gradualism’, and ‘reticulate speciation’. The population genetic interpretation of lineages in fossil (marine) microorganisms shows that the structure of populations, their size, and subdivision into subpopulations in combination with migration determines the proportion of the above models causing speciation. It can be shown, that the models of speciation are not preclusive and transitions between all are possible depending on the environmental conditions subdividing the distribution area of the species.

Key words: Quantitative genetics, microfossils, trans-specific evolution.

Einleitung

Seit Einführung der Synthetischen Evolutionstheorie (DOBZHANSKY 1937, HUXLEY 1940, JEPSEN et al. 1949), initiiert durch den Neodarwinismus (FISHER 1930, HALDANE 1932, WRIGHT 1932), wurden Modelle der Artbildung aufgestellt, die entweder eine Fortsetzung und Erweiterung der synthetischen Evolutionstheorie brachten (MAYR 1942, SIMPSON 1944), oder andere Mechanismen voraussetzten (GOLDSCHMIDT 1933, 1940), welche die plötzlich auftretenden, tiefgreifenden Veränderungen an Morphotypen zu erklären versuchten (Typostrophentheorie, SCHINDEWOLF 1950; Makroevolution, STANLEY 1979). Belege für die unterschiedlichen Artbildungsmodelle konnten und können allein aus der Paläontologie kommen, da sich die postulierten Zeiträume für Evolutionsmechanismen auf Artenebene grundsätzlich in geologischen und nur spärlich in historischen Dimensionen (z. B. bei Darwin-Finken) bewegen.

Die Wirkung von Evolutionsfaktoren ist nur an Populationen zu erkennen, wobei diese in der Generationen-Folge in den Phänotypen in eine Richtung tendieren. Eine Generationen-Folge von Populationen lässt sich aber in geologischen Zeiträumen nur bei Mikrofos-

silien erfassen, die in marinen Sedimenten bei konstanten oder graduell sich ändernden Umweltbedingungen stets in großer Zahl vorhanden sind. Aber hier werden keine echten Populationen erfasst, sondern eine sogenannte „Fossilpopulation“ resultiert aus einer Summe von Populationen in einer Generationenfolge. Sie stellt somit eine zeitlich gemittelte (time-averaged) Population dar. Trotzdem erlaubt die lückenlose Abfolge in marinen Sedimenten mit konstanten Sedimentationsraten die Feststellung evolutiver Trends in solchen Fossilpopulationen und ermöglicht die Überprüfung der unterschiedlichen Verläufe in der Artbildung, wie sie von den jeweiligen Modellen gefordert werden.

Untersuchungen sogenannter phylogenetischer Reihen wurden zu Beginn der 50er Jahre des vorigen Jahrhunderts an Foraminiferen aus Erdölbohrungen in der nordwestdeutschen Unterkreide durchgeführt. Graduelle Änderungen an einfachen morphometrischen Merkmalen, wie dem Nahtwinkel bei der benthonischen Foraminifere *Vaginulina procera* (ALBERS 1952) oder an Morphotypen-Varianten wie bei *Globorotalites bartensteini* (BETTENSTAEDT 1952), wurden mit dem alleinigen Wirken der Selektion gedeutet. Den wichtigsten Beleg für die Artenstehung erbrachte GRABERT (1959) bei der Untersuchung der Gattungen *Gaudryina*

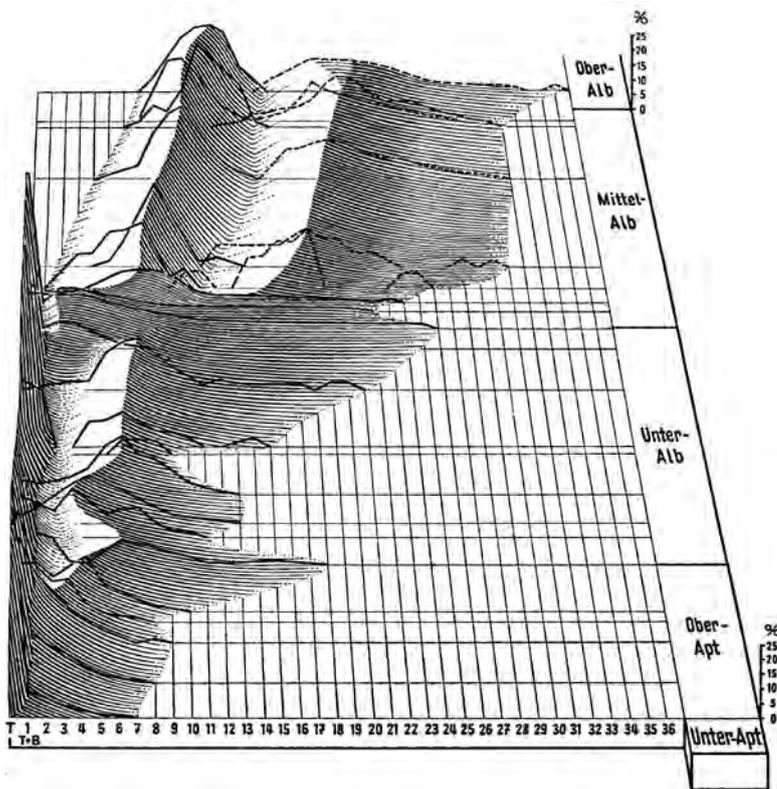


Abb. 1: Raumbild der Variationskurven von *Gaudryina* und *Spiroplectinata* aus der Älteren Kreide basierend auf dem Anteil an biserialen Kammern. Aus einer *Gaudryina*-Stammlinie (rein triserial) zweigte im Jüngeren Apt eine *Spiroplectinata* Art (*Sp. lata*) ab, während sich am Ende des Älteren Alb aus der *Gaudryina*-Stammlinie drei *Spiroplectinata* Arten entwickelten, wobei die Mutterart, *Gaudryina dividens*, erlosch (aus GRABERT 1959).

und *Spiroplectinata* aus der jüngeren Unterkreide (Abb. 1). Hier wurde erstmals in aufeinanderfolgenden Fossilpopulationen die Abspaltung von einer bzw. mehrerer Arten aus einem Grundstock (Mutterart) dokumentiert. Diese Arbeit wurde in vielen Werken über Evolution als Beleg für die Artenentstehung angeführt (z. B. LEVINTON 2001).

Das Einbringen konträrer Ideen über die transspezifische Evolution (Makroevolution; STANLEY 1979) basierte auf einem alternativen Modell zur graduellen Artbildung, dem punktuellen Gleichgewicht (ELDREDGE & GOULD 1972). Dieses Modell, das nur für stark strukturierte Verbreitungsgebiete von Arten mit einer Aufgliederung in Subpopulationen gilt, konnte in der Folge mit Hilfe der Mikropaläontologie kaum bestätigt werden. Dies beruht darauf, dass jüngere Untersuchungen von kontinuierlichen phylogenetischen Reihen bei Mikrofossilien an planktonischen Organismen aus Tiefseebohrungen erfolgten, wie sie seit 1968 mit speziellen Bohrschiffen durchgeführt wurden. Bei planktonischen Organismen ist jedoch die Aufgliederung des Verbreitungsgebietes einer Art in Subpopulationen nicht gegeben, so dass sich das Modell des punktuellen Gleichgewichtes anhand von Tiefseebohrungen nicht beweisen lässt.

Im folgenden Artikel soll gezeigt werden, welche Belege für die unterschiedlichen Artbildungs-Modelle durch die Mikropaläontologie geliefert wurden, bzw. wie sich bekannte phylogenetische Linien neu interpretieren lassen.

Populationen und Arten

Die transspezifische Evolution (Makroevolution) versucht die Entstehung von Arten zu erklären, wobei die Definition der Art ein basales Problem innerhalb der Biologie darstellt. Während die Population als sexuelle Fortpflanzungsgemeinschaft gut definiert ist, verbleibt die klare Abgrenzung einer Gruppe von Populationen, deren Vertreter morphologisch einander ähnlich sind oder die einen gemeinsamen Genpool besitzen, worunter man die Austauschbarkeit der Gene zwischen Individuen versteht, zu anderen Populationen bzw. Gruppen von Populationen, die entweder morphologisch unähnlich sind oder zwischen denen die Austauschbarkeit der Gene nicht gewährleistet ist.

Basierend auf diesen Unterschieden wurden zwei Artbegriffe eingeführt und finden derzeit noch Verwendung: Der **morphologische Artbegriff** beruht auf der Einheitlichkeit im Aussehen bzw. im Erscheinungsbild, das durch den sogenannten **Phänotyp** verkörpert wird. Dieser Phänotyp ist keineswegs stabil, sondern zeigt oftmals hohe Variabilität, die durch unterschiedliche Faktoren hervorgerufen wird. Bei diesen Ursachen unterscheidet man nicht-genetisch bedingte Variationen, die beispielsweise mit der Zeit im Zusammenhang stehen (individuelles Alter, Jahreszeiten), auf sozialen Unterschieden basieren (z. B. Insektenkasten), durch die Umwelt bedingt sind oder die traumatisch bewirkt werden (z. B. Parasiten) von den genetisch bedingten Variationen. Sexualdimorphismus ist ein Beispiel für genetisch bedingte Variation; sie kann aber auch Unterschiede in der Reproduktion (asexuell und sexuell) ausdrücken oder jene Variation darstellen, die auf den unterschiedlichen Genotypen basiert (MAYR & ASHLOCK 1991).

Der morphologische Artbegriff definiert somit nicht die Art, sondern zeigt nur Möglichkeiten auf, wie man die genetisch definierte, d.h. auf Vererbung basierende Art anhand der Morphologie erfassen kann. Besonders die letztgenannte Form der phänotypischen Variation ist sehr wichtig für den praktischen Zugang zum zweiten Artbegriff in der Biologie. Dieser sogenannte **biologische Artbegriff** beruht auf der Austauschbarkeit der Gene im Laufe der sexuellen Fortpflanzung. Die Variabilität innerhalb einer biologischen Art drückt sich in einer Vielzahl von **Genotypen** mit unterschiedlichen Allelkombinationen aus. Unter Allelen versteht man die Zustandsformen eines Gens. Die Austauschbarkeit

der Gene ist während der sexuellen Fortpflanzung gewährleistet. Zwischen unterschiedlichen biologischen Arten ist diese Austauschbarkeit nicht mehr gegeben, da sie durch Reproduktionsschranken voneinander getrennt sind.

Da jegliches Merkmal, somit auch das Erscheinungsbild eines Organismus, das auf vielen Merkmalen basiert, durch Gene bewirkt wird, muss sich die Variabilität in den Allelkombinationen der Genotypen auch in den morphologischen Merkmalen bzw. im Erscheinungsbild, den Phänotypen, ausdrücken. Die Variabilität der Phänotypen kann diskontinuierlich sein, man spricht dann von Polymorphismus. Er beruht meist auf dem Wirken einzelner oder weniger Gene und ist somit ein guter Zeuge für die Mendel'schen Gesetze der Vererbungslehre. Ist die vollständige Austauschbarkeit der Gene innerhalb des Genpools gewährleistet, d.h. dass die Chancen zur Paarung für alle Individuen der Population gleich sind (man spricht von **Panmixie**), so folgen die Häufigkeiten der Genotypen dem Gesetz von Hardy und Weinberg (siehe HARTL 2000, WEBER 1978). Im Falle von zwei Allelen (A und a) an einem Genlocus entspricht die Häufigkeit der drei Genotypen AA , aa (homozygot, da gleiche Allele am selben Genlocus der beiden Chromosomen sitzen) und Aa (heterozygot, da unterschiedliche Allele am selben Genlocus der beiden Chromosomen sitzen) den quadrierten Binomialkoeffizienten der Allelfrequenzen p und q

$$(pA + qa)^2 = p^2AA + 2pqAa + q^2aa \text{ mit } p + q = 1$$

und im Fall von mehreren Allelen $A_1, A_2, A_3, \dots, A_m$, (multiple Allelie) den quadrierten Multinomialkoeffizienten der Allelfrequenzen $p_1, p_2, p_3, \dots, p_m$

$$(p_1A_1 + p_2A_2 + p_3A_3 + \dots + p_mA_m)^2 = p_1^2A_1A_1 + 2p_1p_2A_1A_2 + 2p_1p_3A_1A_3 + \dots + 2p_1p_mA_1A_m + p_2^2A_2A_2 + 2p_2p_3A_2A_3 + \dots + 2p_2p_mA_2A_m + \dots + 2p_3^2A_3A_3 + \dots + 2p_3p_mA_3A_m + \dots + 2p_m^2A_mA_m$$

wobei p_i die relative Häufigkeit des i -ten Allels ist, wodurch $p_1 + p_2 + p_3 + \dots + p_m = 1$ gilt.

Weichen bei vorgegebenen Allelfrequenzen p und q die Genotypenfrequenzen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht ab, dann bewirken Faktoren, die vor, während oder nach der Konjugation der Gameten einwirken, diese Abweichungen. Diese können bei gleichbleibenden Allelfrequenzen den Phänotypenbestand im Laufe von Generationen grundlegend ändern. Ein wesentlicher Faktor, der zu einer Abweichung der Genotypenfrequenzen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht führt, ist die bevorzugte Paarung. Hier führt die **Inzucht** zu einer Dominanz der Homozygoten, was in der Regel die Variabilität der Genotypen, nicht jedoch die der Phänotypen, einschränkt und sich oft nachteilig für die Population auswirkt.

Das Zusammenwirken mehrerer Gene auf ein Merkmal bzw. einen Merkmalskomplex – man spricht dann von Polygenie – kann eine kontinuierliche Variation des Merkmales bewirken. Diese Variabilität lässt sich mit Methoden der **Quantitativen Genetik** behandeln, bei der die Häufigkeitsfunktionen (= wie häufig treten die unterschiedlichen Merkmalsausprägungen in der Population auf) durch Maßzahlen wie Lage- und Streuungsparameter charakterisiert werden (HARTL 2000). Der quantitativen Genetik liegt die Normalverteilung als Häufigkeitsfunktion zu Grunde, die durch das arithmetische Mittel μ als Lageparameter und die Varianz σ^2 als Streuungsparameter vollständig charakterisiert ist.

In der Quantitativen Genetik darf jedoch die phänotypische Variabilität nicht mit der Variabilität des Genotyps gleichgesetzt werden, sondern man muss hier den Einfluss der Umweltsbedingungen auf das Individuum – insbesondere während der Entwicklung (Ontogenese) und des Wachstums – berücksichtigen. Daher muss die Phänotypische Varianz σ_p^2 in zwei Komponenten, die Genotypen-Varianz σ_g^2 und in die durch die Umwelteinflüsse bewirkte Varianz σ_e^2 , zerlegt werden:

$$\sigma_p^2 = \sigma_g^2 + \sigma_e^2$$

Die Bestimmung der Anteile der Genotypen-Varianz und der Umwelt-Varianz ist nicht leicht (FUTUYMA 1998). In zahlreichen Untersuchungen hat sich jedoch herausgestellt, dass die auf Umwelteinflüssen basierenden Varianzanteile meist nur als Korrekturfaktoren eingebracht werden müssen (WEBER 1978).

Bei stetigen metrischen Merkmalen lassen sich die Normalverteilungen modellmäßig auf das Wirken zweier Allele an einem Genlocus reduzieren. Dabei entspricht in einem Hardy-Weinberg-Gleichgewicht das arithmetische Mittel der Position der Heterozygoten Aa und $\mu + a$ der Position der Homozygoten AA sowie $\mu - a$ jener der Homozygoten aa . Somit kann man auch bei kontinuierlicher Variabilität in den Merkmalen alle populationsgenetischen Berechnungen durchführen, die das Wirken von Evolutionsfaktoren bei polymorphen Merkmalen erklären (BULMER 1980).

Quantitative Genetik und Mikropaläontologie

Die Methoden der Quantitativen Genetik lassen sich, da sie auf Häufigkeitsverteilungen von Merkmalen beruhen, auf Fossilien und somit in der geologischen Vorzeit anwenden. Um jedoch Häufigkeitsverteilungen zu erfassen, muss eine genügende Zahl von Individuen (> 100) in der jeweiligen Stichprobe eines stratigraphischen Horizonts, die eine Population repräsentiert, vorhanden sein. Dies ist bei Makrofossilien – hier sind ins-

besondere die Wirbeltiere zu nennen – nur schwer zu erreichen. Mikrofossilien mit Größen $< 1\text{mm}$ sind für Häufigkeitsanalysen viel besser geeignet, da beispielsweise in Proben mariner Sedimente trotz geringen Probenumfanges (100g bis 500g) die notwendige Anzahl von Individuen (oft mehrere hundert Stück pro Art) leicht zu erreichen ist. Mit Ausnahme der randlichen Meeresbereiche, wo grobkörnige Sedimente wie Sand und Kies abgelagert werden, sind Mikrofossilien in allen Meeressedimenten, vom Estuarbereich bis in die Tiefsee, anzutreffen. Der Vorteil von Mikrofossilien wie Foraminiferen (Kammerlinge) und Radiolarien liegt weiters darin, dass vollständige Gehäuse oder Skelette erhalten sind, wobei von Ostracoden (Muschelkrebse) jeweils die komplette rechte oder linke Klappe, manchmal sogar beide Klappen im Verband erhalten bleiben.

Der scheinbare Nachteil, dass bei fossilen Proben keine echten Populationen bzw. Fortpflanzungsgemeinschaften vorliegen, die entweder bei Semelparität (einmalige Fortpflanzung eines Organismus) aus einer Generation besteht, oder bei Iteroparität (wiederholte Fortpflanzung eines Organismus) nur wenige Generationen beinhaltet, verwandelt sich in einen Vorteil, da eine sogenannte „Fossilpopulation“ eine Vielzahl echter Populationen erfasst. Die Häufigkeitsverteilung der Merkmale resultiert aus der Summe zahlreicher aufeinanderfolgender Populationen innerhalb eines (geologischen) Zeitraumes und charakterisiert somit die Verteilung der Merkmale in diesem Zeitabschnitt. In einem varianzanalytischen Ansatz entspricht dies der Gesamtvarianz (vgl. ZAR 1999), wobei die Varianz innerhalb der Stichproben die echten Populationen repräsentiert und die Varianz zwischen den Stichproben die Schwankungen im genetischen Bestand zwischen den Populationen (das sogenannte „Rauschen“ im populationsgenetischen Signal) darstellt.

Wieviele Generationen in einer Sedimentprobe enthalten sind, hängt von den zwei Faktoren **Generationsdauer** und **Sedimentationsrate** ab. Ein einfaches Modell mag dies erläutern: Im Meer wird die Sedimentationsrate von der Topographie bestimmt. Sie ist hoch in den randlichen, seichten Bereichen des Inneren Schelfs, wo durch Meeresspiegelschwankungen (z. B. lag der Meeresspiegel in der Eizeit $\sim 120\text{m}$ tiefer) Sedimentationsunterbrechungen und Erosion stattfinden können, und nimmt mit der Meerestiefe ab. Die Sedimentation ist kontinuierlich vom äußeren Schelf über das Bathyal und Abyssal bis ins Hadal, jedoch mit abnehmender Sedimentationsrate. Für den äußeren Schelf ($\sim 130\text{m}$ Tiefe) kann eine durchschnittliche Sedimentationsrate von $0,1\text{mm}$ pro Jahr angenommen werden (SEIBOLD & BERGER 1993). Wenn nun die Lebensdauer einer benthischen Foraminifere (mit Semelparität) in die-

sen Tiefen $\frac{1}{2}$ Jahr beträgt, dann sind in einer Probe von 5cm Dicke bei ungestörter Sedimentation bereits 1.000 aufeinanderfolgende Generationen enthalten. Noch deutlicher wird das im tieferen Bathyal und im Abyssal oberhalb der CCD (Karbonat-Kompensations-Tiefe). Hier findet man als Sediment den sogenannten „Globigerinen-Schlamm“, der hauptsächlich aus planktonischen Foraminiferen besteht, die aber in den obersten $300\text{--}400\text{m}$ leben. Bei einer Sedimentationsrate von $0,01\text{mm}$ pro Jahr und der extrem kurzen Lebensdauer planktonischer Foraminiferen (meist nur 1 Monat) enthält eine Probe von 5cm Dicke bei ungestörter Sedimentation bereits 60.000 aufeinanderfolgende Generationen.

Die marinen Sedimente sind trotz kontinuierlicher Sedimentationsraten auch in den tiefsten Bereichen nur selten ungestört, was sich dann in einer feinen Schichtung der Sedimente dokumentiert. Eine Schichtung tritt nur dann auf, wenn der Redox-Potential-Diskontinuitäts-Horizont (RPDL) in der Wassersäule oberhalb des Meeresbodens zu liegen kommt. Normalerweise befindet sich der RPDL einige Zentimeter bis Dezimeter im Meeresboden, und der Meeresboden wird von grabenden Organismen durchwühlt (Bioturbation). Diese sogenannte „taphonomische Zone“ kann in den seichteren Meeren bis zu 1m Tiefe reichen und in der Tiefsee noch einige Millimeter bis Zentimeter umfassen (MARTIN 1999). Durch die Bioturbation werden die Individuen einer Generation je nach Intensität und Tiefe der durchwühlenden Organismus mit den Vorläufergenerationen vermischt, was dem oben erwähnten „Rauschen“ in den aufeinanderfolgenden Generationen gleichfalls entgegen wirkt.

Konstante Sedimentationsraten sind bei epikontinentalen Meeren in tieferen Bereichen ($>150\text{m}$) der Beckenzentren zu finden, insbesondere aber in Ozeanen vom oberen Bathyal (200m) bis in das Hadal. Seichtere Bereiche unterliegen den Meeresspiegelschwankungen, was zu erhöhter Erosion oder Sedimentationsunterbrechung führt. Geologische Tagesaufschlüsse aus tieferen Beckenbereichen bzw. Ozeanbereichen mit kontinuierlicher Sedimentation umfassen meist nur geringere geologische Zeitabschnitte, wo oft kein Wechsel in den Fossilpopulationen festzustellen ist. Darum wurden populationsgenetische Untersuchungen an Mikrofossilien aus Bohrkernen durchgeführt, die einerseits von der Erdölindustrie bei Bohrungen in ehemaligen Meeresbecken gewonnen wurden (siehe BETTENSTÄEDT 1958), andererseits aus Bohrungen des weltweiten „Ocean Drilling Program“ (ODP) stammen, wo seit 1983 Tiefbohrungen in allen Ozeanböden zu rein wissenschaftlichen Zwecken durchgeführt wurden. Der Vorläufer, das Deep Sea Drilling Project (DSDP), wurde von 1968 bis

1982 von der „Joint Oceanographic Institution for Deep Earth Sampling“ (JOIDES) durchgeführt.

Probennahmen aus den Bohrkernen in konstanten, nicht zu großen Abständen (10 bis 20cm) ermöglichen die Überprüfung der Konstanz einer Fossilpopulation in ihrer Phänotypen-Zusammensetzung. Wenn die Phänotypen-Zusammensetzung im Laufe der geologischen Zeit einem Wandel unterliegt, lässt sich dieser durch Evolutionsfaktoren erklären. Somit ist die Überprüfbarkeit der Evolutionsvorgänge über größere geologische Zeiträume durch die Mikropaläontologie gegeben, wobei gleichzeitig die Faktoren gefunden werden können, die diese Veränderungen bewirkt haben.

Intraspezifische Evolution (Mikroevolution)

Eine Änderung der Allelfrequenzen innerhalb einer Population bzw. Art führt dazu, dass sich die Frequenzen der Genotypen ändern, was eine Änderung der Phänotypenvariabilität bewirkt. Mehrere Ursachen, sogenannte Evolutionsfaktoren, können eine Änderung dieser Variabilitäten hervorrufen.

An erster Stelle steht hier das Einbringen neuer Allele in eine Population. Dieses Einbringen ist nur für die Zellen der Keimbahn von Bedeutung, da sie den Grundstock der nächsten Generation bilden. Der Begriff **Mutation** wird im weitesten Sinn für alle Änderungen im Genbestand verwendet, seien es Genmutationen, die an den Nukleotidsequenzen ansetzen, oder Chromosomenmutationen, die meist durch Rekombination während der sexuellen Fortpflanzung (Meiose) bewirkt werden, oder Änderungen im gesamten Chromosomensatz, den sogenannten Genommutationen (FUTUYMA 1998). Trotz unterschiedlicher Ursachen für Mutationen, insbesondere den Genmutationen, lassen sich für die einzelnen Loci sogenannte **Mutationsraten** berechnen bzw. der Mutationsdruck von Genen ermitteln (HARTL 2000), auf den die Population reagieren muss. Die Auswirkungen von Mutationen auf den Phänotyp können gering sein, wenn ein Strukturgen betroffen ist, das nur für die Ausbildung eines einzigen Merkmals zuständig ist. Bei Strukturgenen mit pleiotroper Wirkung (beteiligt an der Ausbildung mehrerer Merkmale), wenn sie für die Bildung eines Enzyms innerhalb einer Synthesekette bei polygen bedingten Merkmalen verantwortlich sind, insbesondere aber bei Mutationen von Regulationsgenen kann bereits durch die Genmutation eine große Änderung (Makromutation sensu GOLDSCHMIDT 1940) in den Phänotypen auftreten.

Ob und inwieweit sich ein mutiertes Allel in der Population bzw. Art gegenüber dem Wildtyp-Allel durchzusetzen vermag, hängt von zwei Faktoren ab. Der eine

Faktor ist die Durchsetzungskraft der Genotypen, welche die Träger des mutierten Allels sind, gegenüber den Trägern des Wildtyp-Allels. Diese Durchsetzungskraft wird als **Fitness** (= Maßzahl über den Einbringungsgrad des Allelbestandes eines Genotyps in die Folgegeneration) bezeichnet. Der zweite Faktor ist der Umfang und die räumliche Verteilung der Populationen. Eine Population mit zahlreichen Individuen kann entweder gleichmäßig über einen geographischen Raum verteilt sein oder in viele Teilpopulationen zerfallen, die räumlich voneinander getrennt sind und wo die Individuen zwischen den einzelnen Subpopulationen wandern müssen.

Im Falle einer großen Population, die mehr oder weniger gleichmäßig über den Raum verteilt ist, bestimmt die Fitness der Genotypen mit dem mutierten Allel, ob sich die Frequenz des mutierten Allels in der Population erhöht oder ob es im Laufe der Generationen eliminiert wird. Ist das mutierte Allel gegenüber dem Wildtyp bevorzugt, dann wird es sich in der Population durchsetzen. Diese Form der Frequenzänderung wird **Selektion** bezeichnet. Berechnungen an Genotypen mit 2 Allelen haben ergeben, dass trotz höchster Fitness der Genotypen mit dem mutierten Allel das Wildtyp-Allel aus der Population nicht eliminiert werden kann, da es in den Heterozygoten erhalten bleibt. Die Dauer des Durchsetzens gemessen an der Zahl von Generationen ist bei alleiniger Selektion sehr hoch, auch wenn die Genotypen mit dem mutierten Allel hohe Fitness aufweisen.

In der Quantitativen Genetik lassen sich folgende Formen der Selektion modellmäßig feststellen, wobei der Faktor d in $\mu + d$ den Selektionsvorteil des Allels A und $\mu - d$ den Selektionsvorteil des Allels a im Heterozygoten Aa darstellt (WEBER 1978). Besteht der Selektionsvorteil in einem der beiden Homozygoten (z. B. in AA), dann wird sich die Häufigkeitsverteilung des Merkmales im Laufe der Generationen in Richtung dieses bevorzugten Homozygoten verlagern (vergleiche HARTL 2000); man spricht dann von **gerichteter Selektion** (Abb. 2). Sind die Heterozygoten Aa bevorzugt, werden die beiden Homozygoten unterdrückt. Die Lage der Häufigkeitsverteilung bleibt in diesem Fall konstant, während sich die Varianz im Laufe der Generationen geringfügig verringert. Dies ist die sogenannte **stabilisierende Selektion** (Abb. 2). Die dritte Form der Selektion besteht in der Benachteiligung der Heterozygoten und Bevorzugung der beiden Homozygoten AA und aa , was die Aufteilung der eingipfeligen Normalverteilung in eine bimodale Verteilung bewirkt. In diesem Falle handelt es sich um die **disruptive Selektion** (Abb. 2).

In einer konstanten Umwelt weisen die Genotypen eines Genlokus unterschiedliche Fitnesswerte auf. Anhand der Genotypenhäufigkeiten lässt sich daraus ein mittlerer Fitnesswert für die Gesamtpopulation bestimm-

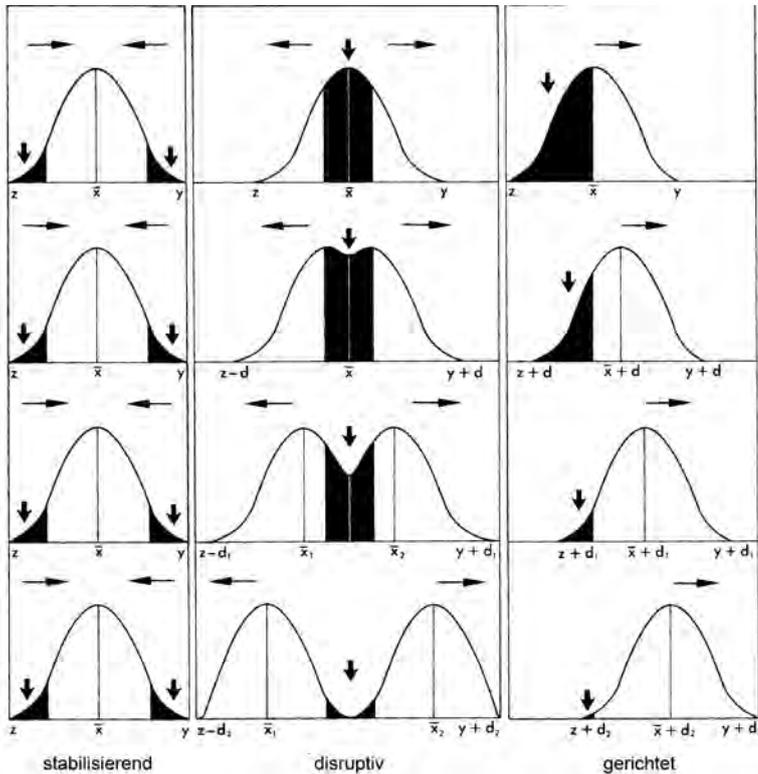


Abb. 2: Die drei Arten der Selektion. Bei der stabilisierenden Selektion werden die Genotypen nahe dem Populationsmittel bevorzugt. Die disruptive Selektion bevorzugt beide Extreme und tendiert zu einer Aufteilung der Population, während die gerichtete Selektion nur ein Extrem bevorzugt. Dadurch wandert das Populationsmittel in Richtung des bevorzugten Extrems (aus SOLBRIG & SOLBRIG 1979).

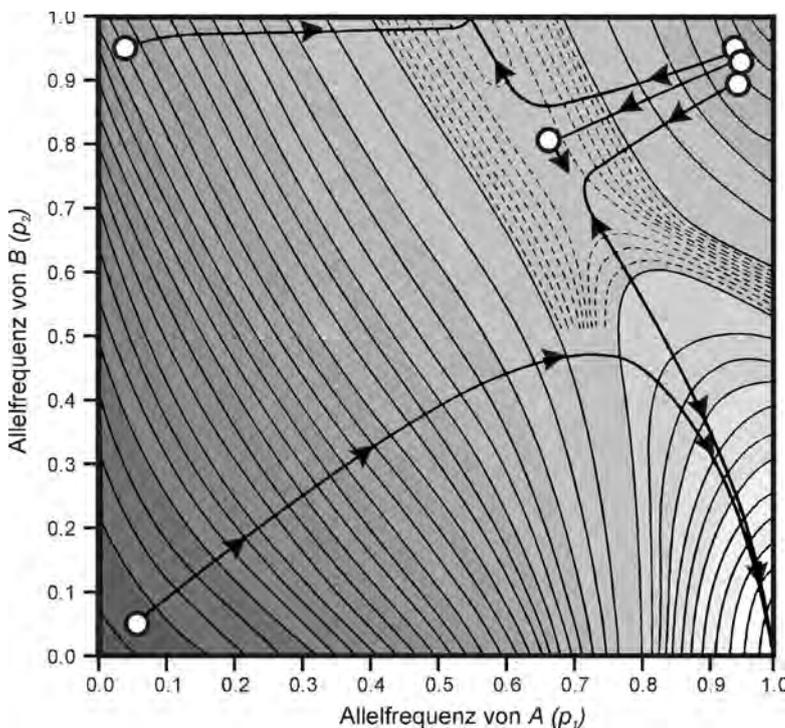


Abb. 3: Hypothetische adaptive Landschaft aus 2 Genloci mit je 2 Allelen. Die Isolinien verbinden gleiche Gesamtfitness-Werte. Jede Population, die in die Landschaft gestellt wird, strebt dem nächst gelegenen adaptiven Gipfel mit hohen Fitnesswerten zu (kombiniert aus HARTL 1980 und KNOLL 1979).

men. Wenn dieser Fitnesswert nicht dem Optimum für die gegebene Umwelt entspricht, wirkt die Selektion und verschiebt die Population in Richtung des Genotypus mit der höchsten Fitness. Beim Zusammenwirken zweier Gene lassen sich die Fitnesswerte mit Isolinien (= Linien gleicher Fitness) in einem zweidimensionalen Koordinatensystem, das die Allelfrequenzen der Genotypen beider Gene repräsentiert, darstellen (Abb. 3). Es entsteht dadurch das Bild einer Landschaft mit Bergen und Tälern, insbesondere bei multipler Allelie. Da die Gipfel dieser Landschaft hohe Fitness bedeuten, ist die Population beim Erreichen eines Gipfels an die spezifischen Umweltbedingungen angepasst; man spricht daher von der **adaptiven Landschaft** (FUTUYMA 1998). Dieser Begriff wurde von WRIGHT (1967) eingeführt. Eine Population, die in eine solche konstante, sich nicht ändernde Umwelt durch Einwanderung von Individuen (Immigranten) oder Mutation von Allelen hineingestellt wird, besitzt meist nur eine geringe mittlere Fitness. Sie strebt mittels der gerichteten Selektion dem nächsten Gipfel dieser Landschaft, der nicht der höchste sein muss, zu (Abb. 3). Ist ein Gipfel erreicht, wirkt die stabilisierende Selektion, da die Genotypen an den beiden Enden der Häufigkeitsverteilung benachteiligt sind. Die Population befindet sich somit in einem Gleichgewicht (**Equilibrium**) mit der Umwelt, ändert nicht mehr ihren Genotypenbestand und die Phänotypen bleiben im Laufe der Zeit konstant.

Durch die Anpassung der Population an die Umwelt ist die Selektion zielgerichtet (Erreichung eines Fitness-Optimums) und galt, begründet auf dem Werk von DARWIN (1859), lange Zeit als der einzige Motor der Evolution. Die statistischen Modelle zur Selektion (FISHER 1930) bildeten oft den Grundstock der mathematischen Statistik.

Innerhalb einer großen Population mit hoher Dichte, die sich kontinuierlich über einen weiten Raum ausbreitet, ist die Zufallspaarung bzw. Panmixie keineswegs gegeben. Die räumliche Nähe von Geschlechtspartnern spielt hier eine große Rolle, da die Wahrscheinlichkeit der Fortpflanzung bei benachbarten Partnern viel höher ist als bei räumlich weit entfernten Partnern. Somit ergibt sich keine einheitliche Verbreitung der unterschiedlichen Genotypen, sondern es kann zu einem Häufigkeitsgefälle der Genotypen kommen. Entlang eines geographischen Gradienten entsteht dann eine sogenannte Kline mit sich kontinuierlich ändernden Phänotypen.

Diese Unterschiede in der Genotypen-Zusammensetzung sind noch deutlicher ausgeprägt, wenn keine kontinuierliche Verteilung der Population vorliegt, sondern diese aus zahlreichen Subpopulationen mit unterschiedlicher, oft nur geringer Individuenzahl besteht.

Zwischen den Subpopulationen, wo innerhalb der Subpopulation durch die Kleinräumigkeit Panmixie gegeben ist, bestehen geographische Barrieren, welche die Austauschbarkeit der Gene, den sogenannten **Genfluss**, behindern. Hier sind die Migrationskanäle, d.h. die Anteile der Einwanderer an der Subpopulation innerhalb einer Generation, von Bedeutung. Bei weiten Migrationskanälen kann das Häufigkeitsgefälle in den Genotypen ausgeglichen werden, während enge Migrationskanäle die Erhaltung der unterschiedlichen Genotypen-Zusammensetzung zwischen den Subpopulationen bewahren. Allgemein kann gesagt werden, dass die **Migration** den Änderungstendenzen in der Genotypenfrequenz entgegenwirkt und den Versuch unternimmt, die Population in das Hardy-Weinberg'sche Gleichgewicht zurückzuführen.

Die Aufteilung einer großen Population in kleinere Subpopulationen führt dazu, dass die Genotypen willkürlich aufgeteilt werden, wobei es zu einer Anreicherung von bestimmten Genotypen in den Subpopulationen kommt. Der Genotypenbestand einer Subpopulation weicht somit signifikant vom Genotypenbestand der Gesamtpopulation ab. Dies führt dazu, dass innerhalb einer kleinen Subpopulation ein bestimmter Genotyp zufällig angereichert wird. Diese Form der Verschiebung in den Genotypenfrequenzen wird als die **Genetische Drift** bezeichnet. Die Geschwindigkeit der Anreicherung von Homozygoten, gemessen in der Anzahl von Generationen, hängt von der Größe der Subpopulation ab. Je kleiner die Subpopulation, desto rascher werden die Homozygoten angereichert und fixiert (KIMURA 1955). Die Genetische Drift ist somit der wesentliche Evolutionsfaktor bei kleinen Populationen, insbesondere bei jenen, die an den geographischen Rändern des Verbreitungsgebietes einer Art gelegen sind, wie beispielsweise Inselformen. Sie gilt als der Zufallsfaktor der Evolution, da sie von den Umweltbedingungen unabhängig ist (CROW & KIMURA 1970). Anbetracht der hohen Geschwindigkeit des Durchsetzungsvermögens homozygoter Genotypen innerhalb weniger Generationen lässt sich die Veränderung durch Genetische Drift in geologischen Zeiträumen nicht erfassen, wo sie dann als sprunghafte, punktuelle Änderung im Phänotypenbestand aufscheint.

Wichtig ist zu bemerken, dass die intraspezifische Evolution durch das Zusammenwirken der Evolutionsfaktoren Mutation, Selektion, Migration und Genetische Drift bewirkt wird. Abgesehen vom Mutationsdruck bestimmt die Größe und Struktur einer Population bzw. Art, welchem der drei Faktoren Selektion, Genetische Drift und Migration die dominierende Rolle in der intraspezifischen Evolution zukommt.

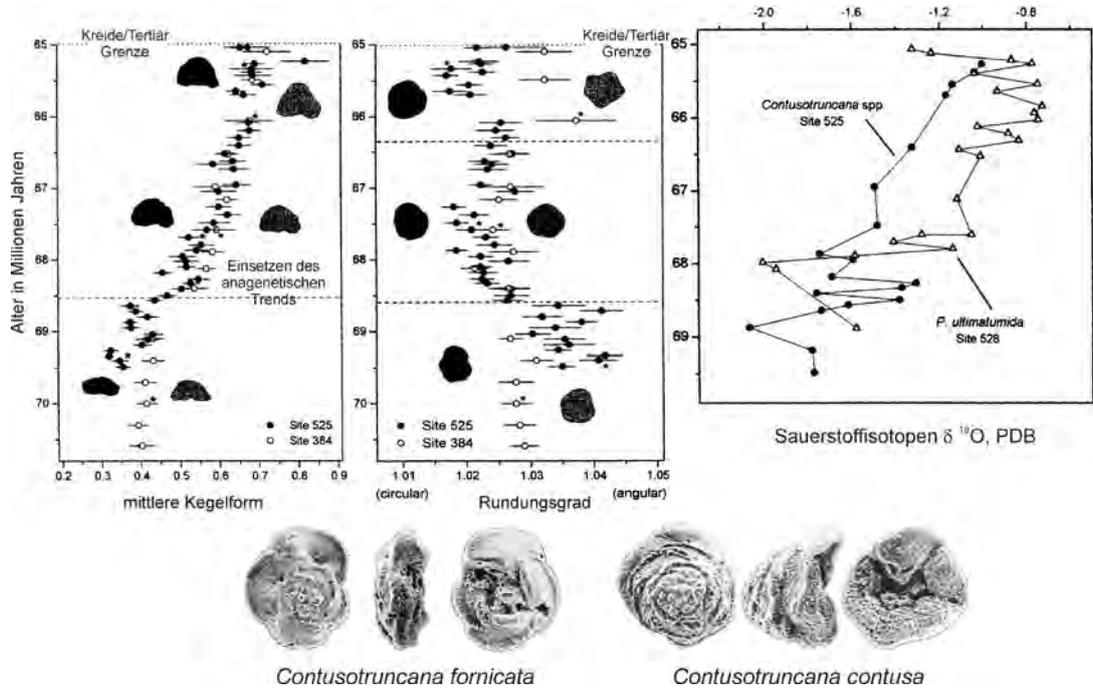
Transspezifische Evolution (Makroevolution)

Wie entstehen die biologischen Arten, wie sind sie zeitlich begrenzt, und welche Veränderung erfahren sie während ihrer „Lebensdauer“? Diese Fragen können nicht allein von der Biologie gelöst werden, da ihr die zeitliche Komponente, die Lebensdauer einer Art, nicht zugänglich ist. Darum ist auch der biologische Artbegriff, der auf der Möglichkeit der sexuellen Fortpflanzung basiert, unvollständig, da er nur für jenen Zeitabschnitt gelten kann, innerhalb dessen die Überprüfbarkeit der Fortpflanzung gewährleistet ist. Auch die Morphologie bzw. Quantitative Genetik ist hier keine echte Hilfe. Völlig getrennte Normalverteilungen können, müssen aber nicht immer auf Reproduktionsbarrieren und somit getrennte Arten hinweisen. Andererseits können stark überlappende Verteilungen sehr wohl unterschiedliche Arten bedeuten, wo Reproduktionsbarrieren bereits vorhanden sind. Solche morphologisch kaum unterscheidbaren Arten werden als **Geschwisterarten** (Sibling Species) bezeichnet.

Wichtig ist jedoch, dass es kein logisches Kriterium gibt, innerhalb einer kontinuierlichen (gradueller) Entwicklungslinie, wie sie intraspezifisch durch die gerichtete Selektion bewirkt wird, willkürlich eine oder mehrere Trennlinien entweder zwischen den Phänotypen (**typologisches Artkonzept**) oder in der Zeitebene (**chronologisches Artkonzept**) zu ziehen und sie dann als unterschiedliche Arten zu definieren (WILLMANN 1985). Eine solche kontinuierliche Änderung der Art, unter dem Begriff **Anagenese** (RENSCH 1947) geführt, wird auch als **Artentransformation** bezeichnet und führt nicht zur Bildung von neuen Arten, sondern zeigt die kontinuierlichen Veränderungen einer einzigen Art in der geologischen Zeit. Vielmehr führt die **Kladogenese** (RENSCH 1947), welche die Aufspaltung einer Art in zwei oder mehrere Arten beschreibt, zu einer Vervielfältigung des Artenspektrums. Daher ist die Geburt einer Art, die **Speziation**, durch die Kladogenese gegeben, während das Ende der Lebensdauer einer Art entweder durch das Aussterben oder eine neuerliche Aufspaltung determiniert wird. Dies führt notgedrungen zu einer Erweiterung des biologischen Artkonzeptes durch das sogenannte **internodale Artkonzept** (KORNET 1993), wo Individuen einer Art als Mitglieder des genealogischen Netzwerkes definiert sind, das sich zwischen zwei aufeinanderfolgenden Kladogenesen oder zwischen einer Kladogenese und dem Aussterben (Artentod) aufspannt.

Welche Modelle der transspezifischen Evolution wurden entwickelt und wie verhält sich die Art nach der Kladogenese?

Abb. 4: Veränderungen in der Kegelform und im Rundungsgrad der planktonischen Foraminifera *Contusotruncana fornicata* und *Contusotruncana contusa* in der höchsten Jüngeren Kreide (Maastricht) im Vergleich zu Messungen der Paläotemperaturen mittels stabiler Isotopen. Horizontale Balken kennzeichnen den 95 % Vertrauensbereich des Mittelwertes (aus KUCERA & MALMGREN 1998).



Der wichtigste Aspekt bei der transspezifischen Evolution ist die adaptive Landschaft. Gemäß der Selektionstheorie zeigt es sich, dass bei konstanter Umwelt, wobei sich sowohl die abiotischen als auch die biotischen Faktoren, wie beispielsweise die Räuber-Beute-Beziehungen oder die zwischenartliche Konkurrenz, nicht ändern, eine Population bzw. Art trachtet, in ein Gleichgewicht mit der Umwelt zu gelangen, in dem die Individuen mit der höchst möglichen Fitness dominieren (stabilisierende Selektion). Ändern sich die Umweltbedingungen, führt dies zu einem Wechsel der adaptiven Landschaft und es setzt erneuter Selektionsdruck ein.

Bei einem kontinuierlichen Wandel der Umwelt, wie beispielsweise ein allmähliches Ansteigen der Temperatur, ändert sich auch die adaptive Landschaft gleichmäßig, so dass keine stabilisierende Selektion auftreten kann und allein die gerichtete Selektion dominiert. Die **Anagenese**, der Artenwandel, ist somit auf eine sich kontinuierlich ändernde Umwelt zurückzuführen (vergleiche SIMPSON 1944).

Einen neueren Beleg für die Anagenese liefert die planktonische Foraminifere *Contusotruncana* aus der Oberkreide (KUCERA & MALMGREN 1998). Der dominierende Evolutionsfaktor bei planktonischen Foraminiferen ist die Selektion, da diese Foraminiferen große Populationen aufweisen, die innerhalb bestimmter geographischer Breiten (somit klimatisch gesteuert) mehr oder minder in gleichen Dichten über den gesamten Ozean verbreitet sind. Aus diesem Grund sind sie auch nicht in Subpopulationen gegliedert, wobei aber Klinen in der Genotypenzusammensetzung vorhanden sein

können (z. B. *Globorotalia truncatulinoides* aus dem jüngsten Neogen; KENNETT 1976). Ein weiterer Vorteil der planktonischen Foraminiferen liegt in der kurzen Generationsdauer von 1 Monat, wodurch sich die hohen Evolutionsraten auch bei alleiniger Selektion erklären lassen.

Die Erfassung der Phänotypen von Gehäusen der kretazischen Foraminifere *Contusotruncana* basiert auf zwei komplexen morphometrischen Methoden, einerseits auf sogenannten „landmarks“ (BOOKSTEIN 1978), welche die Kegelform der Gehäuse beschreibt, andererseits auf einem Maß für den Rundungsgrad des Gehäuseumrisses. Dabei wurden zwei DSDP (Deep Sea Drilling Project) Bohrungen, eine im Nordatlantik aus 2467m Wassertiefe, und eine im Südatlantik aus 3909m Wassertiefe untersucht. In beiden Merkmalen ist das Einsetzen der Anagenese (nach vorangegangener Stasis) bei 68,6 Millionen Jahren (vor heute) zu bemerken (Abb. 4), was paläoozeanographisch mit dem Verschwinden eines ökologischen Gradienten entlang der geographischen Breiten korreliert ist. Das Gleichgewicht mit der Umwelt (Stasis) wird wegen der konstanten Temperaturen innerhalb des Zeitraumes von -69,5 bis -68,6 Millionen Jahren (in der Folge als **Ma** abgekürzt) durch die stabilisierenden Selektion hervorgerufen. Eine anschließende kontinuierliche Abkühlung, die durch Zunahme des stabilen Sauerstoff-Isotopen Verhältnisses ($\delta^{18}\text{O}$) belegt ist, bewirkte den kontinuierlichen Wandel in beiden Merkmalen, wobei das Neuauftreten eines latitudinalen Gradienten im Atlantik am Ende der Oberkreide eine Divergenz der beiden Populationen im Rundungsgrad, die oben erwähnte Kline, nicht aber in der Zunahme der Kegelform bewirkte (Abb. 4).

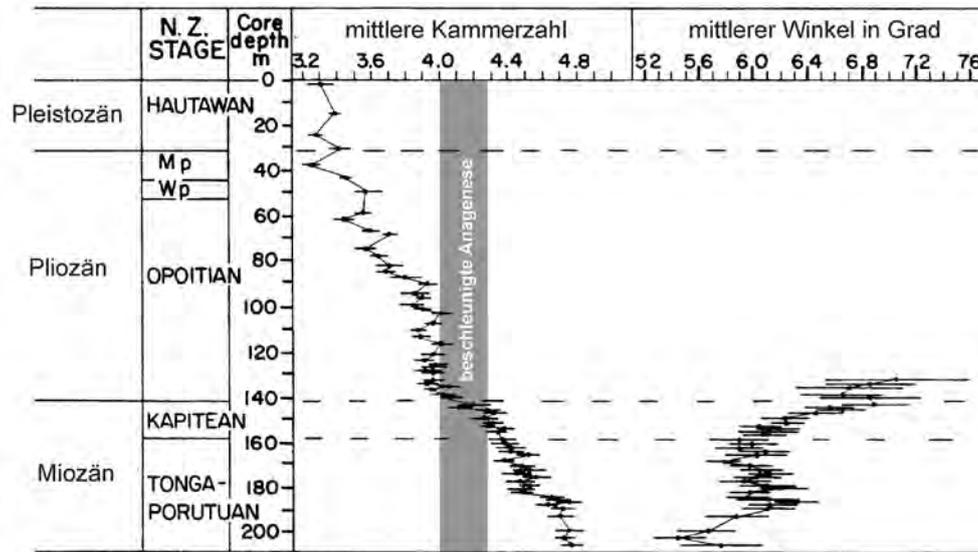


Abb. 5: Veränderungen in der mittleren Kammerzahl und im Kielwinkel der Entwicklungslinie *Globorotalia conoidea* zu *Globorotalia inflata* im Neogen. Die Trennung der beiden Arten sind in der beschleunigten Anagenese bei der mittleren Kammerzahl des letzten Umganges und beim Kielwinkel zu erkennen. Horizontale Balken kennzeichnen den 95 % Vertrauensbereich des Mittelwertes (aus MALMGREN & KENNETT 1981).

Nachdem die graduelle Änderung in einer Entwicklungslinie keine neuen Arten hervorruft, stellt sich die Frage, welche Modelle zur Entstehung neuer Arten entwickelt wurden, und wie sie sich belegen lassen?

1. Punktueller Gradualismus

Ein abrupter Wechsel oder auch nur eine hohe Beschleunigung in der Änderung der Umweltbedingungen, wie beispielsweise die Abkühlung durch einen Impakt, die Einwanderung eines Räubers bzw. Konkurrenten (beide punktuell) oder aber Abkühlung durch Öffnung von Verbindungen gemäßigter Ozeanbereiche zu polaren Meeren (graduell beschleunigt), zwingt eine Population bzw. Art zu einer raschen Reaktion. Da die neue adaptive Landschaft anders strukturiert ist, erfolgt die rasche Änderung der Population nur dann, wenn adaptionsfähige Genotypen vorhanden sind. Diese gleichfalls graduelle, aber kurzzeitigen Änderungen sind in geologischen Zeiträumen, insbesondere in marinen Seichtwasserbereichen, kaum nachvollziehbar und daher nur als punktuelle oder sprunghafte Änderung (**Sal-tation**) zu bemerken.

SIMPSON (1944) hat den Begriff der **Quantenevolution** für jene Form der Evolution eingeführt, wenn, ausgehend von einer sich kontinuierlich ändernden Umwelt, die neue Umwelt nicht konstant bleibt, sondern sich gleichfalls kontinuierlich ändert. Für einen mehr oder minder graduellen Wechsel von einer Population, die im Gleichgewicht mit einer konstanten Umwelt steht, zu einer anderen Population, die sich wiederum durch die stabilisierende Selektion auf ein Gleichgewicht in einer neuen, aber nach dem Wechsel konstanten Umwelt einstellt, wurde der Begriff **punktuelle Gradualismus** eingeführt (MALMGREN et al. 1983). Da sich die beiden Fossilpopulations-Gruppen vor und

nach dem Wechsel stark unterscheiden, die graduelle Kontinuität oder Stasis somit unterbrochen ist, findet sich hier ein natürliches Kriterium, innerhalb der Evolutionslinie die Artengrenze zu legen.

Belege für die beiden oben genannten Evolutionsformen liefern wiederum planktonische Foraminiferen, diesmal aus dem Neogen. Die Foraminifere *Globorotalia conoidea* aus dem Süd-Pazifik zeigt anhand ihrer Kammerzahl in der letzten Windung im Verlaufe des Jüngeren Miozäns (-8,6 bis -5,5 Ma) eine anagenetische Abnahme von $\mu = 4,7$ bis $\mu = 4,3$, was einer Rate von -0,129 Kammern pro Ma entspricht (MALMGREN & KENNETT 1981). Zwischen -5,5 und -5,2 Ma, also an der Miozän/Pliozän-Grenze, erfolgte eine starke Beschleunigung in der Abnahme von 4,3 auf 3,95 Kammern, womit die Abnahmerate von -1,17 Kammern pro Ma bedeutend intensiver ist, nämlich nahezu das 10-fache des ursprünglichen Trends! Im weiteren Verlauf, von -5,2 Ma bis heute, reduzierte sich die Zahl der Kammern in der letzten Windung auf $\mu = 3,3$ Kammern. Die Abnahmerate vom Pliozän bis heute ist mit -0,125 gleich dem Trend im Jüngeren Miozän (Abb. 5). Der Rundungsgrad des Gehäuseumrisses verhält sich ähnlich wie bei der zuvor erwähnten kretazischen *Contusotruncana*. Während im Jüngeren Miozän dieses Merkmal Stasis zeigt, setzte ab der Miozän/Pliozän-Grenze ein deutlich anagenetischer Trend ein (MALMGREN & KENNETT 1981). Somit ist es erlaubt, anhand der markanten Änderungen in den Trends der beiden Merkmale die Formen vom Pliozän bis heute als eigene Art *Globorotalia inflata* zu bezeichnen, noch dazu, wo im Kiel gleichfalls ein anagenetischer Trend im Jüngeren Miozän von spitzwinkeligen zu weniger spitzwinkeligen Kielen festzustellen ist, wobei die Formen ab dem Pliozän konstant runde Kiele aufweisen (Abb. 5).

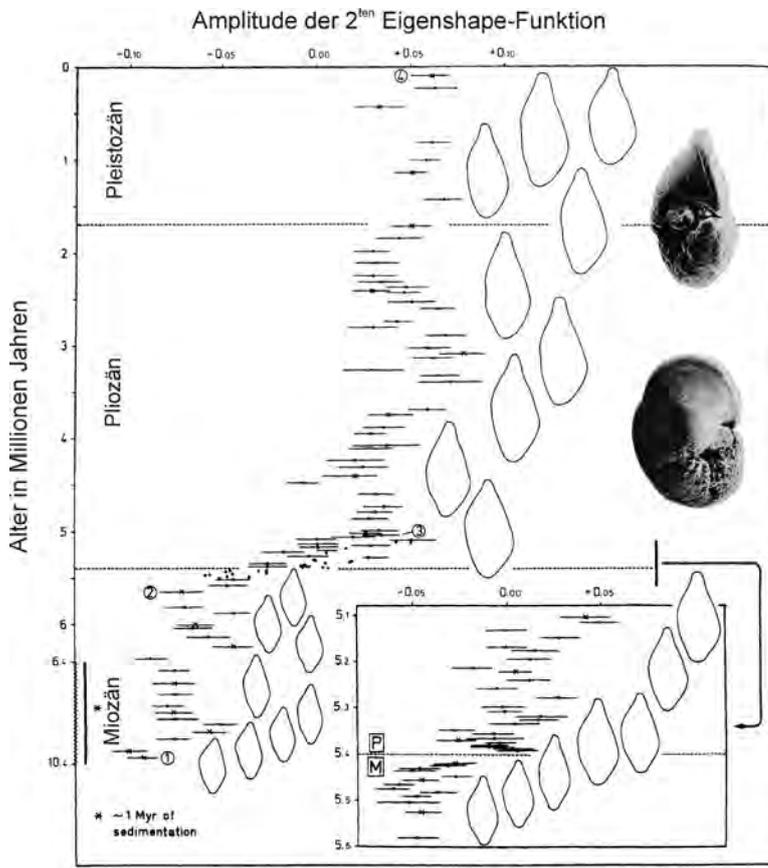
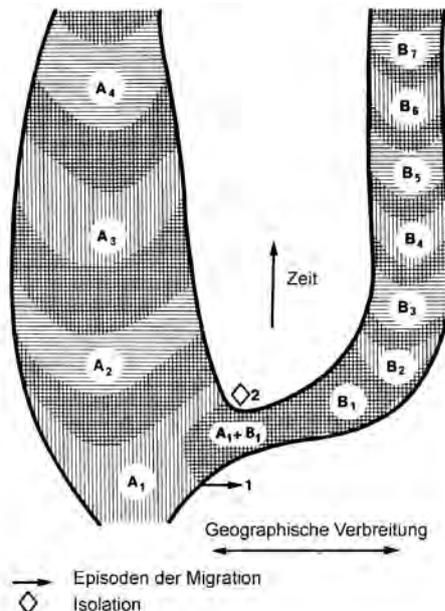


Abb. 6: Variation in der Seitenansicht von Gehäusen der *Globorotalia plesiotumida*-*Globorotalia tumida* Linie im Neogen. Horizontale Balken kennzeichnen den 95 % Vertrauensbereich des Mittelwertes (aus MALMGREN et al. 1983).

Ein schönes Beispiel für den punktuellen Gradualismus erbrachten MALMGREN et al. (1983) bei der Untersuchung von *Globorotalia tumida* aus der DSDP Bohrung Site 214 im Indischen Ozean (Tiefe 1.665m). Als komplexes Merkmal wurde die Form des Gehäuseprofils (in

Abb. 7: Speziation nach dem Modell des Phyletischen Gradualismus: Sowohl Anagenese als auch Kladogenese sind vorhanden. Migration tritt in der Zeitebene 1 auf, geographische Separation erscheint in der Zeitebene 2. Beim Auftreten von Reproduktionsschranken entstehen zwei Arten, ohne Reproduktionsschranken handelt es sich um zwei Unter-Arten (aus SILVESTER-BRADLEY 1977).



Seitenansicht) genommen und mittels eines multivariaten Verfahrens, der sogenannten „Eigenshape“-Analyse, untersucht (LOHMANN 1983). Die Analyse der 2. Eigenshape-Funktion zeigt im Jüngeren Miozän (–10,4 bis –5,5 Ma) eine Konstanz (Stasis). Von –5,5 bis –5,1 Ma, in diesem Abschnitt ist die Miozän/Pliozän-Grenze bei –5,33 Ma gelegen, folgt ein rapider gradueller Trend, der in einer anschließenden Stasis mündet, die bis heute anhält (Abb. 6). Durch diese eindeutige Diskontinuität in der Stasis lässt sich die miozäne Art *Globorotalia plesiotumida* von der jüngeren *Globorotalia tumida* trennen.

Erklärungen für Stasis, dem rapiden Wechsel an der Miozän/Pliozän-Grenze und den anagenetischen Trends sind in der Paläoozeanographie zu suchen (MALMGREN & BERGGREN 1987). Die Temperaturkurven, gemessen mit stabilen Sauerstoffisotopen, zeigen anfänglich konstante Werte im Jüngeren Miozän, was die Stasis in den Merkmalen bei den planktonischen Foraminiferen erklärt. Nahe der Wende zum Pliozän (ab –6,2 Ma) ist eine leichte Abkühlung zu bemerken, die mit dem Abschließen des Mittelmeeres (Messinianische Salinitäts-Krise) gekoppelt ist. Durch die Öffnung des Mittelmeeres an der Miozän/Pliozän-Grenze (–5,33 Ma) und anschließenden Transgression erfolgte eine leichte Erwärmung der Ozeane, was die rasche (punktuelle) Umstellung notwendig machte. Im Verlauf des Pliozäns setzte eine kontinuierliche Abnahme der Oberflächen-Temperaturen ein, die zuerst nur leicht war, ab –3,5 Millionen Jahren jedoch stärker wurde. Dies führte sowohl zu einer graduellen horizontalen, als auch vertikalen Schichtung der Ozeane und erklärt die evolutiven Trends in *Globorotalia inflata*, nicht jedoch die Stasis in *Globorotalia tumida*. Bei letzterer Art ist jedoch anzumerken, dass die Tiefsee-Bohrung aus tropischen Bereichen des Indischen Ozean (11°20'S) stammt, wo die Abkühlung durch antarktische Kaltwasser und die Ausbildung von Tiefengradienten eine geringere Rolle als im Südpazifik spielten (MALMGREN & BERGGREN 1987).

2. Phyletischer Gradualismus

Dies ist das grundlegende Modell der Speziation, wie es von vielen Vertretern der Synthetischen Evolutionstheorie vertreten wird, bei DARWIN (1859) selbst aber nie so gefordert wurde (vgl. LEVINTON 2001). Nach diesem Modell (Abb. 7) beginnt sich in einer ersten Phase die Art geographisch auszubreiten, wobei keine Einteilung in Subpopulationen mit engen Migrationskanälen aufsteht. Danach gliedert eine geographische Barriere die Art in zwei Populationen, die unterschiedliche Größe besitzen können. Der Genfluss zwischen den beiden Gruppen ist durch die Separation unterbrochen, was bei unterschiedlicher Entwicklung der Umweltbedingungen in beiden Regionen Barrieren in der Fortpflanzung bewirken kann und somit zwei

neue Arten entstehen, oder sich eine neue Art neben der unveränderten Stammmart bzw. Mutterart bildet (Abb. 7; vgl. SYLVESTER-BRADLEY 1977). Da es sich in beiden Gruppen wieder um große Populationen mit hoher Dichte handelt, ist der wesentliche Faktor dieser Artbildung die gerichtete Selektion. Auch wenn die abiotischen Umweltfaktoren in beiden Regionen gleich bleiben, kann das Auftreten von Räubern oder Konkurrenten in einer der beiden Regionen die Umweltbedingungen dermaßen ändern, dass es zu einer gerichteten Selektion und Artbildung kommt, die aber meist von einer Stasis abgeschlossen wird.

Beispiele für den phyletischen Gradualismus liefern wiederum planktonische Organismen aus Tiefseebohrungen. Multivariate Untersuchungen (Diskriminanzanalysen basierend auf 32 Merkmalen) an der Radiolarie *Pterocanium charybdeum* des tropischen Pazifik (0°30'N) erbrachten einen leichten graduellen Wandel vom Jüngeren Miozän bis ins ältere Pliozän (-8 bis -4,4 Ma; LAZARUS 1986). Im Zeitraum zwischen -4,4 und -3,6 Ma erfolgte die Kladogenese, wobei der evolutive Trend in *Pterocanium charybdeum* beibehalten wurde, während der andere Zweig eine stärkere Evolutionsrate zeigte (Abb. 8) und als neue Art *Pterocanium prismatium* definiert wurde. Im weiteren Zeitabschnitt von -3,6 bis -1,8 Ma blieben die beiden Arten in ihrer Morphologie konstant, zeigten also ein Gleichgewicht gegenüber ihrer Umwelt. Die Gründe für diese Artbildung in einer einheitlichen Region (**sympatrische Artbildung**) wurden noch nicht gefunden, doch könnte es sich um Unterschiede in den Meerestiefen während der Reproduktion handeln, wie es von LAZARUS et al. (1995) bei der planktonischen Foraminifere *Globorotalia truncatulinoides* postuliert wurde. Hier führte die Abkühlung der Ozeane im Mittleren Pliozän (ab -3,5 Ma) zu einer Schichtung des Wassers und Ausprägung einer Thermokline. Sobald sich die Arten auf die Abkühlung eingestellt hatten, verblieben sie in der Stasis. Die weitere kontinuierliche Abkühlung wurde mit einer Verschiebung und Verengung des Verbreitungsgebietes in Richtung zum Äquator beantwortet.

Untersuchungen an der Gattung *Globocinella* aus 4 Tiefseebohrungen des Südpazifiks entlang eines Breitengradienten erbrachten ein weiteres Beispiel für den phyletischen Gradualismus (WEI & KENNETT 1988). Im jüngsten Miozän (Messinian: -7,25 bis -5,33 Ma) entwickelte sich eine Kline von der gemäßigten zur tropischen Zone, wobei die gekielten, höher konischen Gehäuse gegen die Tropen zu flacher wurden. Die gemäßigste Zone war der zentrale Verbreitungsbereich, während die tropischen Warmwässer einen randlichen Bereich darstellten. Mit dem Beginn des Pliozäns lieferte die Verstärkung der Tasman Front durch den Tasmanstrom

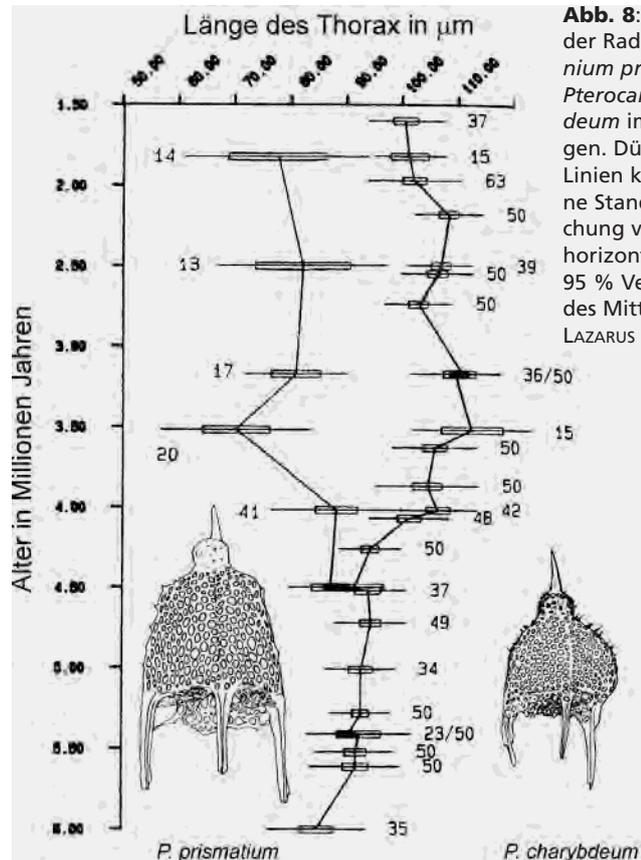
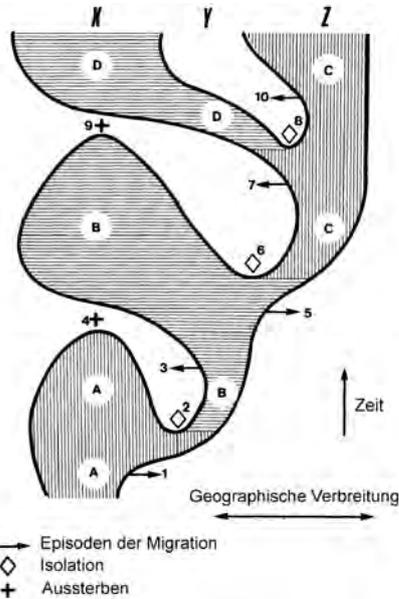


Abb. 8: Entwicklung der Radiolarien *Pterocanium prismatium* und *Pterocanium charybdeum* im jüngeren Neogen. Dünne horizontale Linien kennzeichnen eine Standardabweichung vom Mittelwert, horizontale Balken den 95 % Vertrauensbereich des Mittelwertes (aus LAZARUS 1986).

eine geographische Barriere und trennte die Hauptregion vom randlichen Bereich. Während die Art *Globocinella sphericomiozea* durch die spürbare Abkühlung der Oberflächenwässer im gemäßigten Südpazifik einen langsamen, graduellen Wandel zu ungekielten, hochkonischen Formen erfuhr (*Globocinella punctulata*), erfolgte eine etwas beschleunigte Evolution in den tropischen Bereichen zur flachen, gekielten Art *Globocinella pliozea*, die ab -5,05 Ma bis zu ihrem Aussterben um -3,5 Ma im Gleichgewicht mit der Umwelt blieb. Nach dem Zusammenbruch der Tasman Front um -4,85 Ma begannen die beiden Arten in das Verbreitungsgebiet der jeweils anderen Art einzudringen. Es fand aber, da bereits Reproduktionsbarrieren bestanden, keine Vermischung (Hybridisierung) statt. Mit Beginn der Abkühlung der Ozeane um -3,5 Ma begann die oben erwähnte Ausprägung der Thermokline. Während *Globocinella pliozea* diesen Umweltwandel nicht überlebte, begann sich aus *Globocinella punctulata* sympatrisch und graduell eine weitere Art - *Globocinella inflata* - zu entwickeln (WEI 1994a). *Globocinella punctulata* verblieb bis zu ihrem Aussterben bei -2,0 Ma in Stasis, während *Globocinella inflata* unterschiedliche Tendenzen zeigte, die mit den paläo-ozeanographischen Ereignissen korreliert waren (WEI 1994b).

Abb. 9: Speziation nach dem Modell des Punktuellen Gleichgewichtes: In der Zeitebene 1 wandert eine Subpopulation von A in die Region Y aus, wo sie in der Zeitebene 2 separiert wird und sich in die Subpopulation B entwickelt. Diese Population kann, wenn Reproduktionsbarrieren zu A entstehen, in die ursprüngliche Region X einwandern und die Stammart verdrängen (aus SILVESTER-BRADLEY 1977).



3.

- Episoden der Migration
- ◇ Isolation
- + Aussterben

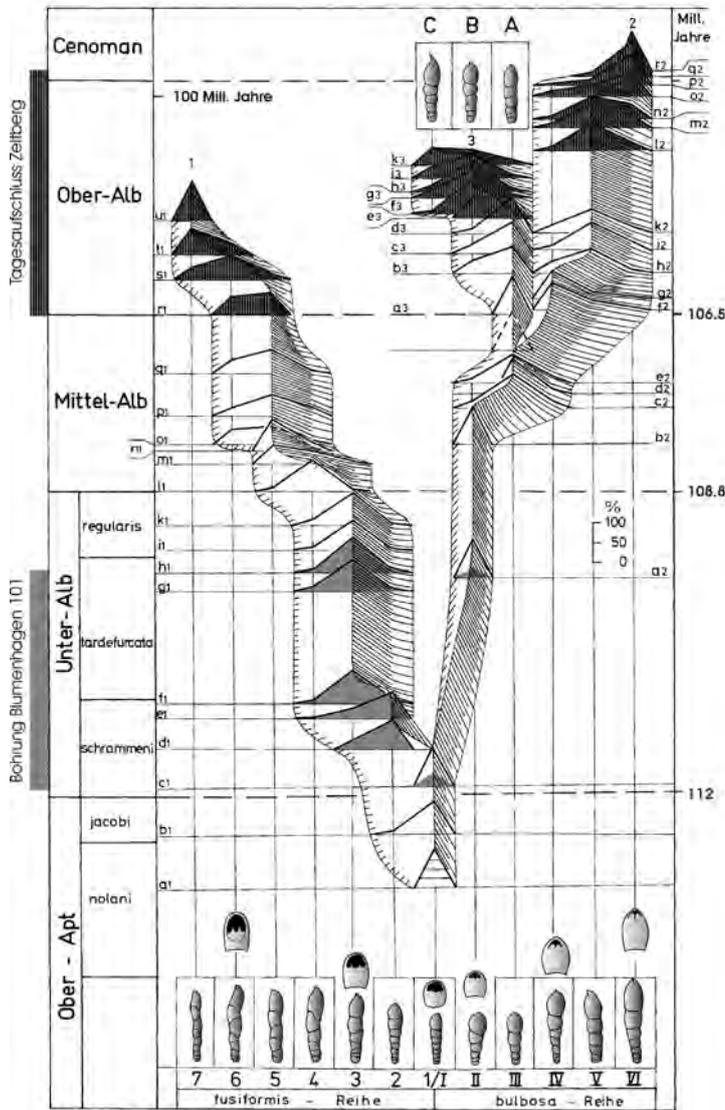


Abb. 10: Evolution von *Pleurostomella* anhand von Morphotypen in der höheren Älteren Kreide Nordwestdeutschlands (aus BETTENSTAEDT & SPIEGLER 1982, verändert).

3. Punktuell Gleichgewicht

Dieses Modell der Artenstehung wurde von den Paläontologen ELDREDGE & GOULD (1972) als Gegensatz zum phyletischen Gradualismus eingeführt (Abb. 9). Als Grundlage dient die Annahme, dass eine Art über ein geographisches Areal in Subpopulationen mit unterschiedlichem Genotypenbestand aufgeteilt ist. Im Zentrum des Verbreitungsgebietes sind die Migrationskanäle breit und es kommt zum Genaustausch, was eine Tendenz der Genotypenfrequenzen in Richtung des Hardy-Weinberg Gleichgewichtes bewirkt. Zu den Rändern des Verbreitungsgebietes hin werden die Migrationskanäle immer enger, wobei auch die Dichten in den Subpopulationen abnehmen. Dies führt hier zu einer zufälligen Anreicherung von Genotypen durch die Genetische Drift (**Gründer Effekt**; MAYR 1963). Gelangen diese Subpopulationen in eine andere adaptive Landschaft, z. B. benachbarte geographische Areale, und besitzt eine solche Population zufällig jene Genotypen, die für diese neue Landschaft günstig sind, dann erfolgt eine Reorganisation jener Allele, die in einem funktionellen Zusammenhang stehen (**Koadaptation**), und es vergrößert sich die Population mit Hilfe der stabilisierenden Selektion (**Genetische Revolution**; MAYR 1963). Da die Genetische Drift als der dominierende Faktor in kleinen Populationen wirkt, umfasst sie nur wenige Generationen (siehe oben) und ist in geologischen Zeiträumen überhaupt nicht zu erfassen. Daher wird dieser Prozess als punktuell Ereignis beschrieben und lässt sich auch paläontologisch, bei noch so hoher zeitlicher Auflösung, nicht belegen. Ändern sich die Umweltbedingungen der Stammart dermaßen, dass die punktuell entstandene Tochterart besser adaptiert ist, dann verdrängt sie die Mutterart gleichfalls in geologisch extrem kurzen Zeiträumen (innerhalb einer oder nur weniger Generationen). Ein Indiz für diese Form der Artbildung ist dann gegeben, wenn in einem Profil mit kontinuierlicher Sedimentation und gleicher Sedimentationsrate eine sich in Stasis befindende Art plötzlich durch eine nahe verwandte Art, ohne Übergangsformen, ersetzt wird (Abb. 9).

Dieses Modell verlangt somit eine Gliederung der Populationsareale, wie sie besonders in den terrestrischen und fluviatil-lakustrinen Bereichen der Kontinente, aber auch für benthische Organismen in den marginalen Arealen der Ozeane oder in epikontinentalen Randmeeren mit ihren Aufteilungen in unterschiedliche Becken anzutreffen ist.

In der Mikropaläontologie lassen sich nur wenige Belege für diese Form der Artbildung finden, da phylogenetische Untersuchungen an benthischen Organismen in Epikontinentalbereichen seit den Arbeiten der Gruppe um BETTENSTAEDT fehlen. Bei genauerer Analy-

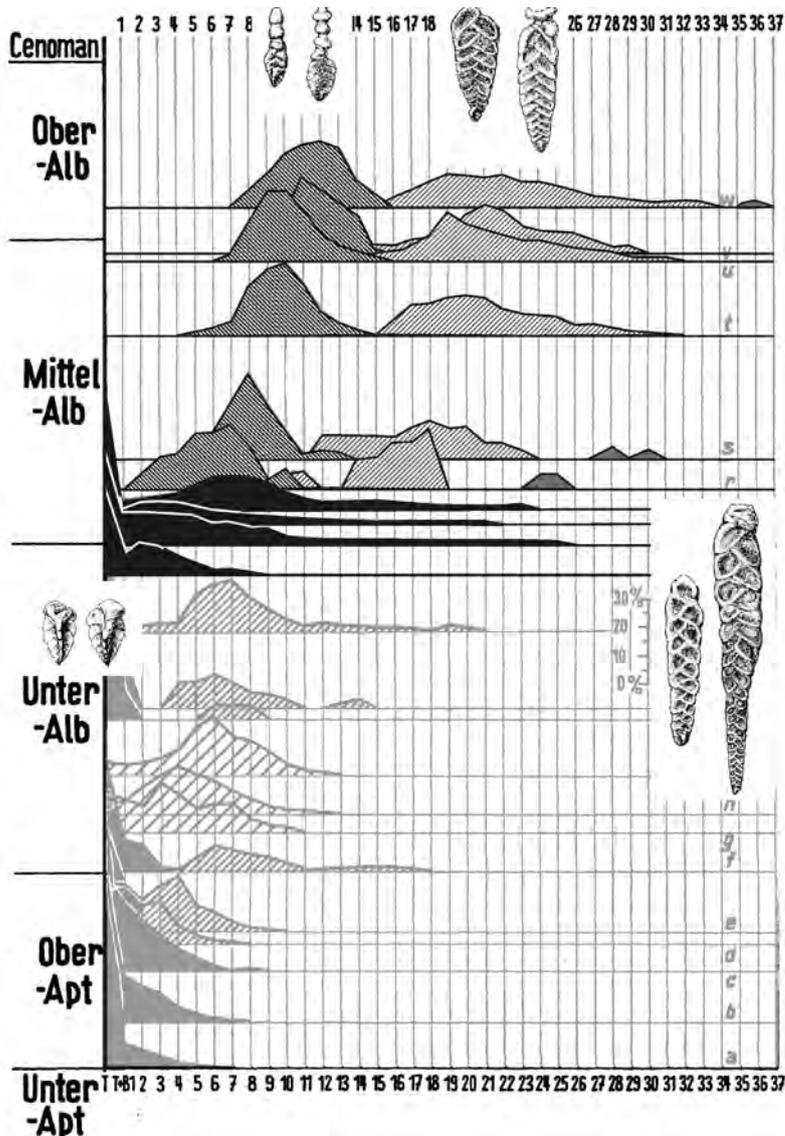


Abb. 12: Variationskurven von *Gaudryina* und *Spiroplectinata* der Abb. 1 im Bereich vom Älteren bis zu Jüngeren Alb. Aus der *Gaudryina dividens*-Stammlinie (rein triserial) zweigte im höchsten Älteren Alb eine *Spiroplectinata* Gruppe mit breiter Variation ab, woraus sich im tieferen Mittleren Alb schlagartig die drei Arten *Spiroplectinata annectens*, *Sp. complanata* und *Sp. bettenstaedti* entwickelten, wobei die Mutterart *Gaudryina dividens* unmittelbar nach der Basis des Mittleren Alb erlosch (aus GRABERT 1959, verändert).

damit die Artenbildung und Verbreitung rezenter Scleractinia zu erklären versucht (VERON 1995). Das reticulate Modell geht, ähnlich dem Modell des punktuellen Gleichgewichtes, davon aus, dass eine Art in zahlreiche Subpopulationen gegliedert ist, zwischen denen Migrationskanäle bestehen (Abb. 11). Der Unterschied zum vorigen Modell besteht jedoch darin, dass die Migrationskanäle zwischen allen Subpopulationen relativ eng sind, der Genfluss somit auch im Zentrum des Verbreitungsgebiets stark eingeschränkt ist. Dies führt zu einer zufälligen Aufteilung der Genotypen, wobei bestimmte Genotypen durch Drift und Selektion, je nach Größe

der Subpopulation, angereichert werden. Die Enge der Migrationskanäle verhindert ein Hardy-Weinberg Gleichgewicht durch Migration, und es können sich Reproduktionsbarrieren zwischen einzelnen Subpopulationen bilden, wobei aber Konnekte über andere Subpopulationen erhalten bleiben können (z. B. Ring-Arten), bzw. Hybridisierungen aufscheinen. Beginnen sich die Umweltsbedingungen für die einzelnen Subpopulationen erheblich zu ändern, wird jede dieser Populationen trachten, einem adaptiven Gipfel zuzustreben, auf dem sie dann in der weitem Folge bei konstanten Bedingungen in Stasis verharren (Abb. 11). Das Resultat ist dann das punktuelle Erscheinen mehrerer Arten aus einer homogenen Verteilung.

Mikropaläontologische Belege für diese Form der Artbildung sind nur schwer zu finden, da sie, ähnlich dem punktuellen Gleichgewicht, ein stark gegliedertes Verbreitungsareal mit unterschiedlichen Umweltbedingungen voraussetzen. Dies würde eine netzförmige Beprobung innerhalb eines bestimmten Bereiches und Zeitabschnittes erfordern, wie es früher nur bei Erdölbohrungen in Bereichen ehemaliger epikontinentaler Meere möglich war. Gerade die grundlegenden Untersuchungen von GRABERT (1959) an der *Gaudryina-Spiroplectinata* Reihe (Abb. 1) aus dem nordwestdeutschen Apt und Alb lässt sich aber am besten mit der netzförmigen Artbildung erklären. Als Merkmal wurde bei dieser Modelluntersuchung ein einzelnes Merkmal, die Anzahl der biserialen Kammerreihen nach einem triserialen Anfangsstadium, genommen. Insbesondere die Abspaltung von *Spiroplectinata*-Formen aus der in Stasis verharrenden *Gaudryina*-Reihe an der Grenze vom Älteren zum Mittleren Alb (-108,8 Ma) zeigt eine große, homogene Variationsbreite, wo sich keine Differenzierung in morphologische Gruppen erkennen lässt. Innerhalb eines Zeitraumes von 400.000 Jahren verschob sich diese breite, homogene Variation leicht in Richtung zu Typen mit höherer Zahl an biserialen Kammern, um dann – fast schlagartig – in drei in sich homogene Verteilungen (*Spiroplectinata annectens*, *Sp. complanata* und *Sp. bettenstaedti*) zu zerfallen (Abb. 12). Bis hin zum basalen Jüngeren Alb (-106 Ma) zeigt jede dieser Gruppen den selben Änderungsgrad, so dass man von paralleler Anagenese sprechen kann. Betrachtet man die gesamte Morphologie der drei Arten und bezieht sich nicht nur auf ein Merkmal, lässt sich eine stärkere Differenzierung zwischen den Arten erkennen, was ein noch deutlicher Hinweis auf die netzförmige Artbildung ist. Eine Neubearbeitung dieses Materials mit komplexeren morphometrischen Methoden sollte eine Verdeutlichung der Artbildungsprozesse bringen.

Anhand der oben angeführten Beispiele zeigt sich, dass es keine streng getrennten Modelle der Artbildung

gibt, sondern dass es von der Strukturierung des Verbreitungsareals von Subpopulationen abhängt, welches dieser Modelle dominiert, wobei Übergangsformen zwischen allen Modellen existieren. Trotzdem lassen sich mikropaläontologische Belege für jedes Modell der Artbildung finden, die unumstößliche Belege für die komplexen Vorgänge der Evolution und Phylogenese liefern.

Zusammenfassung

In einer Probe eines geologischen Profils oder einer Bohrung in marinen Sedimenten und Sedimentgesteinen sind Mikrofossilien oft in hoher Zahl anzutreffen, so dass sich Häufigkeitsfunktionen von Arten erstellen lassen. Solche „Fossilpopulationen“ können mit Populationen gleichgesetzt werden, die mehrere Generationen innerhalb eines kurzen geologischen Zeitabschnittes beinhalten. Aus diesem Grund lassen sich populationsgenetische Verfahren, insbesondere Methoden der Quantitativen Genetik, auch bei fossilen Organismen anwenden. Probennahmen in Profilen oder Bohrungen mit kontinuierlicher Sedimentation, die in geringen Abständen genommen werden, ermöglichen eine Erfassung des Wandels von Fossilpopulationen im Laufe der Erdgeschichte. Dieser Wandel lässt sich durch die Evolutionsmechanismen Selektion, Migration und Genetische Drift erklären. Da die Profile bis zu einige Millionen Jahre umfassen können, lassen sich Artbildungsprozesse, die meist in geologischen Zeiträumen stattfinden, nachvollziehen und ermöglichen die Überprüfung der Speziationsmodelle „Phyletischer Gradualismus“, „Punktuelles Gleichgewicht“, „Punktueler Gradualismus“ und „Netzförmige Artbildung“. Die populationsgenetische Interpretation von Entwicklungslinien fossiler Mikroorganismen zeigt, dass die Struktur einer Population, ihre Aufteilung in Subpopulationen und deren Grössen zusammen mit der Möglichkeit zur Migration bestimmt, welche der Evolutionsfaktoren – abgesehen von der Mutation – beim Artbildungsprozess wirken. Anhand der Mikropaläontologie kann gezeigt werden, dass es kein ausschliessliches Modell der Artbildung gibt, sondern dass alle Modelle Gültigkeit besitzen, wobei die Umweltsbedingungen und der Aufteilungsgrad einer Population bestimmen, welches Modell bei der Entstehung von Arten Gültigkeit besitzt.

Literatur

- ALBERS J. (1952): Taxonomie und Entstehung einiger Arten von *Vaginulina* d'Orb. aus dem Barrême bei Hannover (Foram.). — Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg **21**: 1-75.
- BETTENSTAEDT F. (1952): Stratigraphisch wichtige Foraminiferen-Arten aus dem Barrême vorwiegend Nordwest-Deutschlands. — Senckenbergiana **33**: 1-263.
- BETTENSTAEDT F. (1958): Phylogenetische Beobachtungen in der Mikropaläontologie. — Paläont. Z. **32**: 115-140.
- BETTENSTAEDT F. & D. SPIEGLER (1975): Populationsgenetische Untersuchungen an *Bolivinooides strigillatus* (Foram.) aus dem Ober-Santon und Unter-Campan im Raum Mísburg-Lehrte östlich Hannover. — Ber. Naturhist. Ges. Hannover **119**: 221-233.
- BETTENSTAEDT F. & D. SPIEGLER (1982): *Pleurostomella* (Foram.) in der Unterkreide Norwestdeutschlands. — Geol. Jb. **A 65**: 445-479.
- BOOKSTEIN F.L. (1978): The Measurement of Biological Shape and Shape Change. Lecture Notes in Biomathematics 24. — Springer Verlag, Berlin: 1-191.
- BULMER M.G. (1980): The Mathematical Theory of Quantitative Genetics. — Clarendon Press, Oxford, UK: 1-255.
- CROW J.F. & M. KIMURA (1970): An Introduction to Population Genetics Theory. — Harper & Row, New York: 1-591.
- DARWIN C. (1859): The Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. — Modern Library, New York, NY: 1-659.
- DOBZHANSKY T. (1937): Genetics and the Origin of Species. — Columbia University Press, New York, NY: 1-446.
- ELDRIDGE N. & S.J. GOULD (1972): Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. — In: SCHOPF H.T.M. (Ed.), Models in Paleobiology. Freeman, Cooper and Company, San Francisco, CA: 82-115.
- FISHER R.A. (1930): The Genetical Theory of Natural Selection. — Clarendon Press, Oxford, UK: 1-318.
- FUTUYMA D.J. (1998): Evolutionary Biology (3rd Edition). — Sinauer Associates, Sunderland, MA: 1-763.
- GOLDSCHMIDT R. (1933): Some aspects of evolution. — Science **78**: 539-547.
- GOLDSCHMIDT R. (1940): The Material Basis for Evolution. — Yale University Press, New Haven, CT: 1-463.
- GRABERT B. (1959): Phylogenetische Untersuchungen an *Gaudryina* und *Spiroplectinata* (Foram.), besonders aus dem nordwestdeutschen Apt und Alb. — Abh. senckenb. naturf. Ges. **498**: 1-71.
- HALDANE J.B.S. (1932): The Forces of Evolution. — Longmans Green & Co, London & New York: 1-234.
- HARTL D.L. (1980): Principles of Population Genetics. — Sinauer Associates, Sunderland, MA: 1-488.
- HARTL D.L. (2000): A Primer of Population Genetics (2nd Edition). — Sinauer Associates, Sunderland, MA: 1-221.
- HUXLEY J.S. (1940): Evolution: The Modern Synthesis. — Allen & Unwin, London, UK: 1-646.
- JEPSEN G.L., MAYR, E. & G.G. SIMPSON (1949): Genetics, Paleontology, and Evolution. — Princeton University Press, Princeton, NJ: 1-474.
- KENNETT J.P. (1976): Phenotypic variation in some Recent and late Cenozoic planktonic foraminifera. — In: HEDLEY R.H. &

- C.G. ADAMS (Eds), Foraminifera, Vol. 2. Academic Press, London: 111-170.
- KIMURA M. (1955): Solution of a process of random genetic drift with a continuous model. — Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. **41**: 144-150.
- KNOLL U. (1979): Evolution. — J.B. Metzler, Stuttgart: 1-304.
- KORNET D.J. (1993): Permanent splits as speciation events: A formal reconstruction of the internodal species concept. — J. Theor. Biol. **164**: 407-435.
- KUCERA M. & B.A. MALMGREN (1998): Differences between evolution of mean form and evolution of new morphotypes: an example from the Late Cretaceous planktonic foraminifera. — Paleobiology **24**: 49-63.
- LAZARUS D. (1986): Tempo and mode of morphologic evolution near the origin of the radiolarian lineage *Pterocanium prismaticum*. — Paleobiology **12**: 175-189.
- LAZARUS D., HILBRECHT H., SPENCER-CERVATO C. & H. THIERSTEIN (1995): Sympatric speciation and phyletic change in *Globorotalia truncatulinoides*. — Paleobiology **21**: 28-51.
- LEVINTON J.S. (2001): Genetics, Paleontology and Macroevolution (2nd Edition). — Cambridge University Press, Cambridge, UK: 1-617.
- LOHMANN G.P. (1983): Eigenshape analysis of microfossils: a general morphometric procedure for describing changes in shape. — J. Int. Assoc. Math. Geol. **15**: 659-672.
- MALMGREN B.A. & W.A. BERGGREN (1987): Evolutionary changes in some Late Neogene planktonic foraminiferal lineages and their relationship to paleoceanographic changes. — Paleocceanography **2**: 445-456.
- MALMGREN B.A. & J.P. KENNETT (1981): Phyletic gradualism in a Late Cenozoic planktonic foraminiferal lineage; DSDP Site 284, southwest Pacific. — Paleobiology **74**: 230-240.
- MALMGREN B.A., BERGGREN W.A. & G.P. LOHMANN (1983): Evidence of punctuated gradualism in the late Neogene *Globorotalia tumida* lineage of planktonic foraminifera. — Paleobiology **9**: 377-389.
- MARTIN R.E. (1999): Taphonomy and temporal resolution of foraminiferal assemblages. — In: SEN GUPTA B.K. (Ed.), Modern Foraminifera. — Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 281-298.
- MAYR E. (1942): Systematics and the Origin of Species. — Columbia University Press, New York, NY: 1-334.
- MAYR E. (1963): Animal Species and Evolution. — Harvard University Press, Cambridge, MA: 1-797.
- MAYR E. & P.D. ASHLOCK (1991): Principles of Systematic Zoology (3rd Edition). — McGraw-Hill, New York: 1-475.
- RENSCH B. (1947): Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. — Enke Verlag, Stuttgart: 1-407.
- SCHINDEWOLF O.H. (1950): Grundfragen der Paläontologie. — Schweizerbart, Stuttgart: 1-506.
- SEIBOLD E. & W.H. BERGER (1993): The Sea Floor. An Introduction to Marine Geology. — Springer Verlag, Berlin: 1-356.
- SILVESTER-BRADLEY P.C. (1977): Biostratigraphical Tests of Evolutionary Theory. — In: KAUFFMAN E.G. & J.E. HAZEL (Eds), Concepts and Methods in Biostratigraphy. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, PA: 41-63.
- SIMPSON G.G. (1944): Tempo and Mode in Evolution. — Columbia University Press, New York, NY: 1-237.
- SOLBRIG O.T. & D.J. SOLBRIG (1979): The Introduction to Population Biology and Evolution. — Addison-Wesley Publishing Company, Reading, MA: 1-468.
- STANLEY S.M. (1979): Macroevolution: Pattern and Process. — W.H. Freeman, San Francisco, CA: 1-332.
- VERON J.E.N. (1995): Corals in Space and Time. The Biogeography & Evolution of the Scleractinia. — Comstock/Cornell, Ithaca, NY: 1-321.
- WEBER E. (1978): Mathematische Grundlagen der Genetik (2. Auflage). — Fischer Verlag, Jena: 1-515.
- WEI K.-Y. (1994a): Stratophenetic tracing of phylogeny using SIMCA pattern recognition technique: a case study of the late Neogene planktic foraminifera *Globoconella* clade. — Paleobiology **20**: 52-65.
- WEI K.-Y. (1994b): Allometric heterochrony in the Plio-Pleistocene planktic foraminiferal clade *Globoconella*. — Paleobiology **20**: 66-84.
- WEI K.-Y. & J.P. KENNETT (1988): Phyletic gradualism and punctuated equilibrium in the late Neogene planktonic foraminiferal clade *Globoconella*. — Paleobiology **14**: 345-363.
- WILLMANN R. (1985): Die Art in Raum und Zeit. — Parey, Berlin: 1-207.
- WRIGHT S. (1932): The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. — Proc. 6th Int. Congr. Genet. **1**: 356-366.
- WRIGHT S. (1967): „Surfaces“ of selective value. — Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. **58**: 165-172.
- ZAR J.E. (1999): Biostatistical Analysis (4th Edition). — Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ: 1-663.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. Johann HOHENEGGER
 Department für Paläontologie
 Universität Wien
 Althanstraße 14
 1090 Wien
 Austria
 E-Mail: johann.hohenegger@univie.ac.at

„Lebende Fossilien“ im Organismenreich Paläontologie und Molekularbiologie als wichtigste Grundlagen

E. THENIUS

Abstract: At first a definition of the conception “living fossil” is given. Further there is a review of the well-known “living fossils” within the Archaea (for example: *Pyrolobus fumarii*), Bacteria (Cyanobacteria) and Eukarya (f. ex. *Ginkgo biloba*, *Metasequoia glyptostroboides*“, *Dipteris conjugata* and *Amborella trichopoda* as plants; *Limulus*, *Triops*, *Lingula*, *Nautilus*, *Latimeria*, *Neoceratodus*, *Andrias*, *Sphenodon*, *Mekosuchus*, *Didelphis*, *Dromiciops*, *Hypsiprymnodon* and *Echinosorex* as animals) with a discussion over the importance of “living fossils” for the evolution.

Data for the judgement of the phylogenetic affinities of the „living fossils“ are on the one hand age-dating fossils, on the other side molecularbiological findings.

Key words: “Living fossils“, Lazarus-effect, molecular clock, reading path.

Einleitung

Nach dem „Paläontologischen Wörterbuch“ von LEHMANN (1996: 130) sind es „stammesgeschichtliche Dauertypen, die sich als einzelne Arten mehr oder weniger unverändert“ bis in die Gegenwart „erhalten haben“. Eine exakte Definition für diese Lebewesen gibt es nicht, dennoch sei an Hand einiger Beispiele eine Definition versucht und gleichzeitig ihre Bedeutung für die Evolutionsbiologie aufgezeigt. Der Begriff geht auf Ch. DARWIN zurück. Er verwendete ihn erstmalig in seinem grundlegenden Werk „Über den Ursprung der Arten“ („On the origin of species“) (1859: 107). DARWIN verstand unter diesem Begriff, der als Widerspruch in sich, hier unter Anführungszeichen verwendet sei, rezente, d.h. in der geologischen Jetztzeit (Holozän mit einer Dauer von etwa 10.000 Jahren) lebende Organismen, die nach den von ihm angeführten Beispielen eine Art Mittelstellung zwischen zwei heute völlig getrennten systematischen (Groß-) Einheiten einnehmen. Als Beispiele dafür nannte Darwin das australische Schnabeltier (*Ornithorhynchus* [„*Platybus*“] *anatinus*) und den südamerikanischen Schuppenmolch (*Lepidosiren paradoxus*), einen Lungenfisch.

Das amphibisch lebende Schnabeltier (Abb. 1) „vermittelt“ durch seine „Schlüsselmerkmale“ (z. B. Eierleger und Kloake wie ein Reptil, Behaarung und drei Gehörknöchelchen wie ein Säugetier) zwischen Kriechtieren, also Reptilien, und Säugetieren, der südamerikanische Lungenfisch als Kiemen- und Lungenat-

mer zwischen Fischen („Pisces“) und Lurchen (Amphibia). Beide Arten würden heute wohl eher als „connecting links“ denn als „lebende Fossilien“ bezeichnet werden (Abb. 2).

Welche Lebewesen kann man nun wirklich als „lebende Fossilien“ bezeichnen? Wie bereits erwähnt, sind es stammesgeschichtliche Dauertypen, eine Definition, die durch gewisse Kriterien ergänzt werden kann, soweit man von morphologisch-anatomischen und physiologischen Merkmalen ausgeht, wie sie üblicherweise bei den Eukarya (= Eukaryota) beurteilt werden können. Zusätzlich lassen sich auch verbreitungsgeschichtliche Aspekte heranziehen. Hier seien diese Kriterien an Hand der rezenten Lungenfische aufgezeigt und damit zugleich eine Definition des Begriffes „lebendes Fossil“ gegeben. Dies erscheint auch deshalb wichtig, weil Untersuchungen in den letzten Jahren neue Erkenntnisse für die „klassischen lebenden Fossilien“, wie Perlboote (Gattung *Nautilus*), Quastenflosser (*Latimeria*) und die Brückenechsen (*Sphenodon*) erbracht haben (vgl. THENIUS 2000).

Versuch einer Definition des Begriffes „lebendes Fossil“

Die rezenten Lungenfische (Dipnoi = Doppelatmer) stehen im System der Knochenfische (Osteichthyes = Osteognathomorpha) ziemlich isoliert (Abb. 3) und sind nur durch drei Gattungen vertreten. Meist



Abb. 1: Das australische Schnabeltier (*Ornithorhynchus anatinus*). Beachte Hornschnabel, Behaarung, Schwimmhäute an den Vorder- und Hinterfüßen und den „Biber“-Schwanz. Foto A. Root, OKAPIA Frankfurt /M.

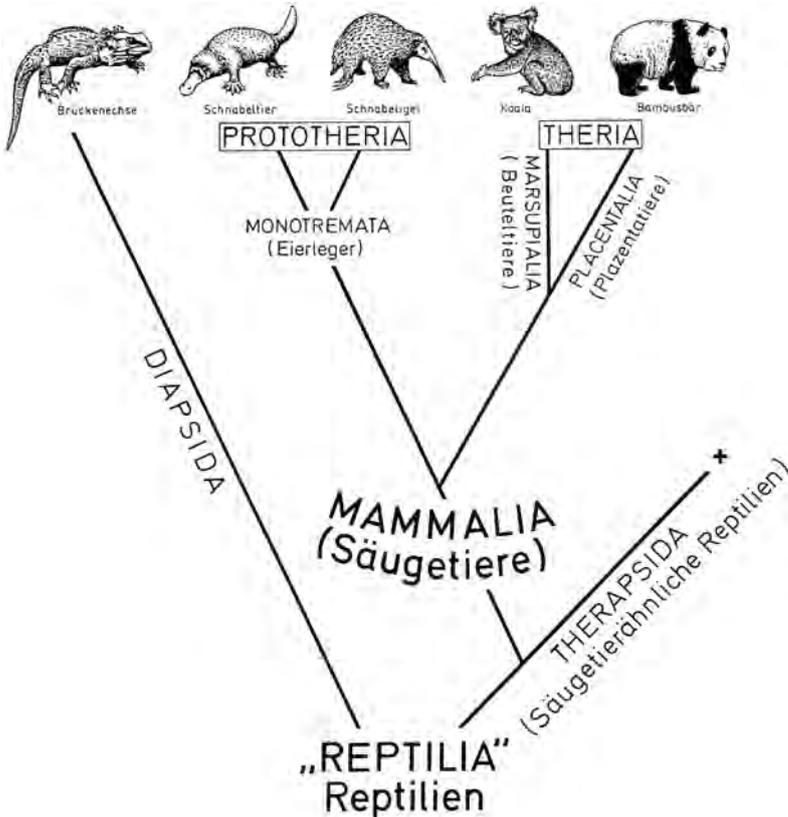


Abb. 2: Das Schnabeltier als „lebendes Fossil“ im Sinne von Charles Darwin 1859. Beachte Mittelstellung der Eierleger zwischen Reptilien und „höheren“ Säugetieren (Theria). Nach THIENUS 2000.

werden sie zusammen mit den Quastenflossern auf Grund des Flossenbaues als Sarcopterygii (= Fleischflosser) den Actinopterygii (= Strahlenflosser) gegenübergestellt. Die drei Gattungen (*Lepidosiren* – Südamerika, *Protopterus* – Afrika und *Neoceratodus* – Australien

(Abb. 4) zeigen mit insgesamt sechs Arten eine sogenannte Gondwana-Verbreitung, d.h. sie sind (als Süßwasserfische) auf die Südkontinente beschränkt, wobei es sich bei *Neoceratodus forsteri* um ein echtes Reliktareal handelt. Einst waren Lungenfische, wie Fossilfunde belegen, weltweit verbreitet und zeitweise auch im Meer heimisch. Im Aussehen unterscheidet sich der australische Lungenfisch praktisch nicht von Fossilformen aus dem jüngeren Erdaltertum (z. B. *Uronemus* im Perm; Abb. 5).

Während die Entdeckung des südamerikanischen Schuppenmolches (*Lepidosiren paradoxus*) durch den österreichischen Forschungsreisenden Johann Natterer im Jahr 1833 und die spätere Beschreibung durch den Ichthyologen L. J. Fitzinger vom Naturhistorischen Museum Wien im Jahr 1836 kein besonderes Echo in Zoologenkreisen auslöste, war die Entdeckung des australischen Lungenfisches (*Neoceratodus forsteri*) durch Gerard Krefft vom Sydney-Museum im Jahr 1870 eine richtige wissenschaftliche Sensation. Besitzt doch dieser Fisch ein Gebiss aus Zahnplatten, wie sie bis damals nur fossil bekannt waren. Hatte doch der berühmte Schweizer Ichthyologe Louis Agassiz derartige isolierte Zahnplatten, wie sie für Süßwasserablagerungen der germanischen Trias Mitteldeutschlands charakteristisch sind, im Jahr 1838 unter dem Namen *Ceratodus* beschrieben, diese allerdings den Haien (Cestraciones) zugeordnet. Und nun tauchte ein lebender Fisch mit einem derartigen Gebiss auf! *Neoceratodus forsteri* zeigt durch die typischen Quastenflossen (Archipterygien), die Beschuppung des Körpers mit Kosmoidechuppen, die knorpelige Chorda dorsalis, das Gebiss und dem allgemeinen Habitus altertümliche Merkmale, wie sie von körperlich erhaltenen Lungenfischen aus der Perm- und Triaszeit bekannt sind (Abb. 6). Demgegenüber ist bei *Lepidosiren* und *Protopterus* der Körper aalförmig verlängert, die Schuppen sind weitgehend rückgebildet und die paarigen, fast nur fadenförmig entwickelten Flossen sowie die stark reduzierten Zahnplatten weichen völlig vom *Ceratodus*-Typ ab. Die Lungensäcke sind paarig ausgebildet, während *Neoceratodus forsteri* durch Reduktion nur einen Lungensack besitzt.

Diese unterschiedlichen Merkmale werfen für den Wissenschaftler die Frage auf, was ist in stammesgeschichtlicher Hinsicht als ursprünglich, also primitiv, und was ist als abgeleitet oder spezialisiert zu bewerten. Für die rezenten Lungenfische kann an Hand von Fossilfunden diese Frage und damit die sogenannte Lesrichtung der Evolution eindeutig beantwortet werden, indem etwa die kräftigen Schuppen, die Archipterygien und die massiven Zähne als ursprünglich gelten können. Meist ist dies nicht so einfach, vor allem dann, wenn sich der Mosaikmodus der Evolution (= Heterobathmie

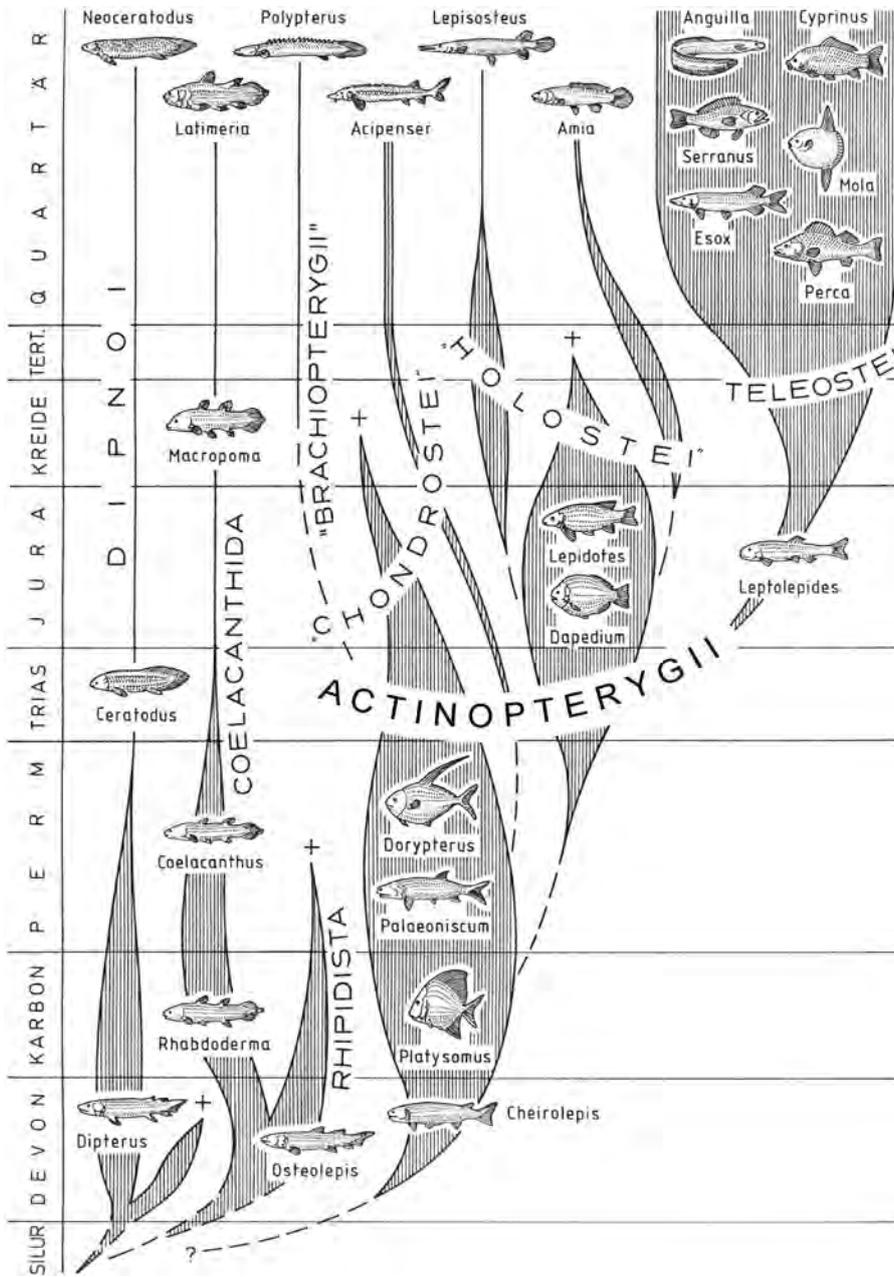


Abb. 3: „Stammbaum“ der Knochenfische (Osteichthyes). Fleischflosser (Sarcopterygii) mit den Lungenfischen (Dipnoi) und Quastenflossern (Coelacanthida und Rhipidistia) sowie die Strahlenflosser (Actinopterygii) mit den „Ganoidfischen“ („Brachiopterygii“, „Chondrostei“ und „Holostei“) und den „echten“ Knochenfischen (Teleostei). Ausführung L. Leitner.

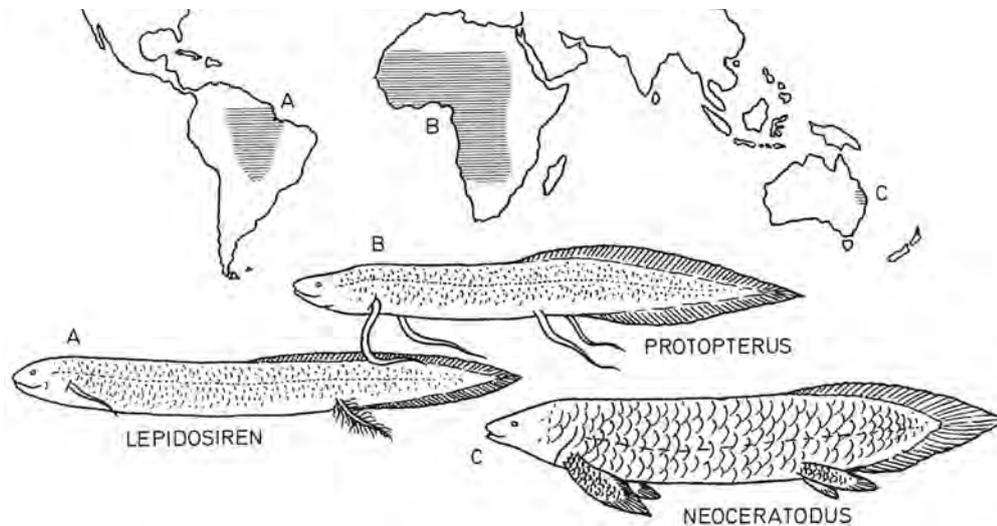
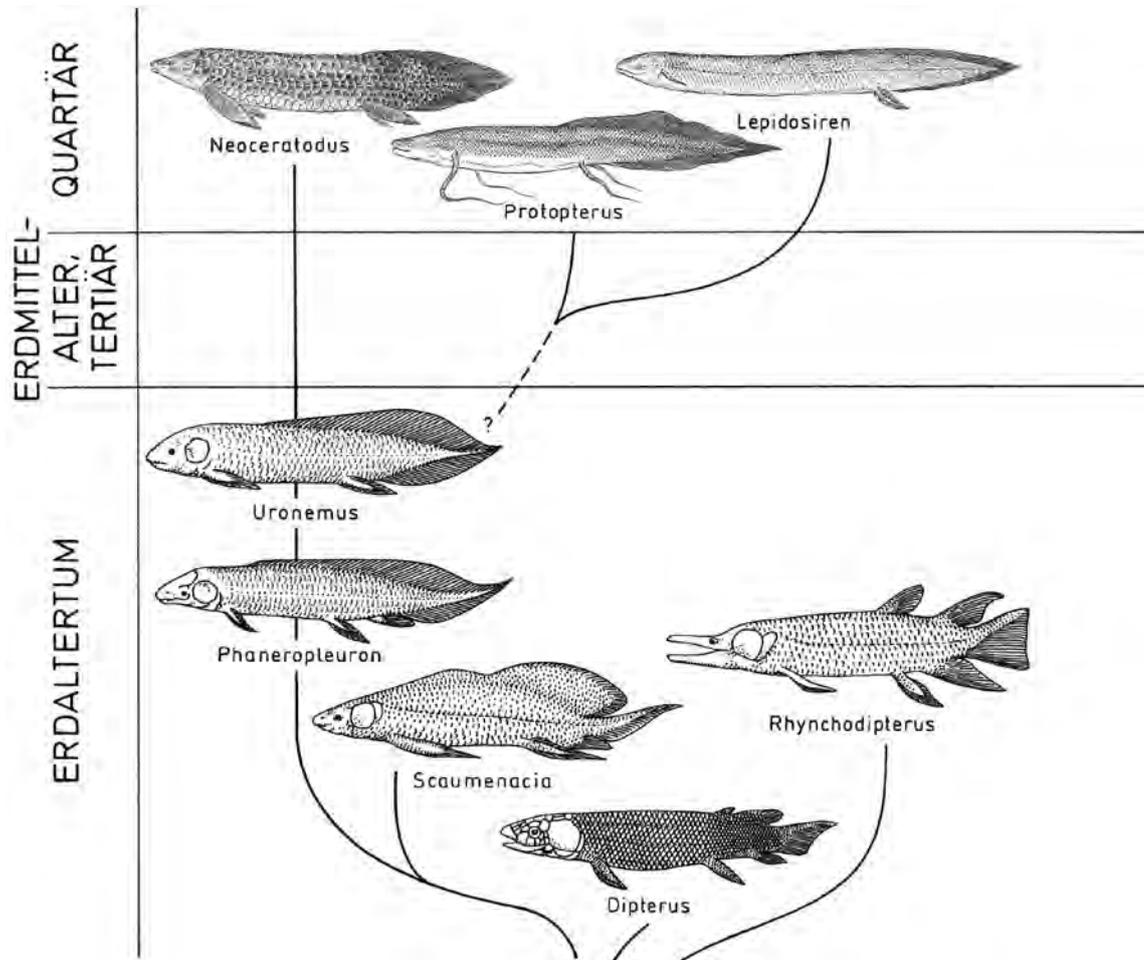


Abb. 4: Die gegenwärtige disjunkte Verbreitung der Lungenfische auf den Südkontinenten (sog. Gondwana-Verbreitung). *Lepidosiren* und *Protopterus* als Schwestergattungen als Hinweis auf den einstigen Doppelkontinent (Südamerika-Afrika) im Erdmittelalter. Nach THENIUS 1984.

Abb. 5:
„Stammbaum“ der Lungenfische. Beachte Formenfülle im Erdaltertum. Von den drei rezenten Gattungen ist nur der australische Lungenfisch (*Neoceratodus forsteri*) als „lebendes Fossil“ zu bezeichnen. Die afrikanischen und südamerikanischen Lungenfische sind gegenüber ihren Stammformen stark abgeleitet. Der Ceratodus-Typ ist seit der Permzeit (z. B. *Uronemus*) unverändert. Nach THENIUS 1984.



der Merkmale) durch die unterschiedliche Evolutionsgeschwindigkeit einzelner Merkmale auswirkt und die Unterscheidung im Sinne von ABEL (1914) sog. Orienten und Rudimenten erschwert. So sind etwa beim Schnabeltier als Eierleger eine echte Kloake, d.h. eine gemeinsame Öffnung für den Darm- und Urogenitaltrakt, keine äußeren Ohrmuscheln, das Hörorgan mit

einer Lagena anstelle einer echten Cochlea (= Schnecke) im Innenohr, freie Halsrippen und der Bau des Schultergürtels als „Reptil“-Merkmale, Haare, Milchdrüsen (allerdings keine Zitzen), ein sekundäres Kiefergelenk (= Squamoso-Dentalgelenk), drei Gehörknöchelchen im Mittelohr und der Bau des Gehirns als „Säugetier“-Merkmale entwickelt.



Abb. 6: *Neoceratodus forsteri* der australische Lungenfisch aus Queensland. Steinhart Aquarium. – Foto: NAS/T. McHugh, OKAPIA Frankfurt/M.

Nun aber wieder zurück zu den rezenten Lungenfischen. Bei den südamerikanischen und afrikanischen Dipnoi ist ein Trockenschlaf in Schleimkokons bzw. -röhren ausgebildet, in denen diese Fische dank ihrer Lungen monatelange Trockenzeiten überdauern können, was übrigens auch für fossile Lungenfische (z. B. *Gnathorhiza* aus dem Perm) nachgewiesen werden konnte. Der australische Lungenfisch hat diese Eigenschaft nicht entwickelt, verhält sich demnach auch in dieser Hinsicht ursprünglicher als seine südamerikanischen und afrikanischen Verwandten. Damit ist auch die taxonomische Bewertung angesprochen. Wie aus der Merkmalskombination und der Lebensweise hervorgeht, stehen *Lepidosiren* und *Protopterus* einander näher, weshalb sie auch als Angehörige einer eigenen Familie (Lepidosirenidae) klassifiziert werden, während *Neoceratodus* der einzige Vertreter der Ceratodidae (= Neoceratodontidae) ist. Die Gattung *Neoceratodus* selbst ist durch Fossilfunde seit der Unterkreide

nachgewiesen. Die nähere Verwandtschaft von *Lepidosiren* und *Protopterus* wird aus ihrer erdgeschichtlichen Vergangenheit verständlich. Südamerika und Afrika trennten sich nach Befunden der Paläontologie als Teile vom einstigen Südkontinent Gondwana erst zur mittleren Kreidezeit voneinander, während Australien und Indien über die Antarktis nach Befunden der Plattentektonik noch länger miteinander verbunden waren. Damit ist auch der bereits oben erwähnte verbreitungsgeschichtliche Aspekt genannt, der zusammen mit stammesgeschichtlichen Hinweisen durch Fossilfunde als einzig realhistorische Belege samt zeitlicher Dimension im Idealfall zur Beurteilung „lebender Fossilien“ entscheidend beitragen kann (vgl. Abb. 5).

Für die rezenten Lungenfische bedeutet dies, dass lediglich der australische Lungenfisch *Neoceratodus forsteri* als „lebendes Fossil“ bezeichnet werden kann, die übrigen lebenden Dipnoi mit den Gattungen *Lepidosiren* und *Protopterus* hingegen nicht. Es ist daher nicht zutreffend, die rezenten Lungenfische in ihrer Gesamtheit als „lebende Fossilien“ zu bezeichnen.

Mit dem Beispiel der Lungenfische ist die Bedeutung der Paläontologie als historische Erdwissenschaft hinlänglich unterstrichen. Lungenfische sind seit dem Unter-Devon (*Diabolepis* aus China) als Meeresbewohner bekannt. Ihr Aussehen und damit vor allem der unpaaren Flossen hat sich im Lauf von Jahrtausenden gewandelt, indem die ursprünglich getrennten Rücken- und Analflossen samt Schwanzflosse zu einem durchgehendem Flossensaum umgestaltet wurden. Lungenfische waren einst weltweit verbreitet und erlebten ihre stammesgeschichtlichen Blütezeiten, im Jung-Paläozoikum (Devon) und in der Trias. Mit dem Auftreten der „Chondrostei“, „Holosteie“ und der Teleostei unter dem Actinopterygii werden Lungenfische seit der Trias immer seltener. Während sich die afrikanischen Lungenfische dank ihrer „Trockenschlaf-Strategie“ mit mehreren Arten behaupten konnten, überlebte *Neoceratodus forsteri* lediglich in einem Reliktareal in Queensland, wo es im Bereich der Regenwälder um den Burnett und St. Mary River anscheinend nicht zur völligen Austrocknung der Flüsse gekommen ist, auf dem Jahrtausenden hindurch isolierten Kontinent Australien.

Nun aber zur stammesgeschichtlichen Bedeutung der Lungenfische. Sind es, wie verschiedentlich auch heute noch angenommen wird (MICKOLEIT 2004) die sog. Schwestergruppe der Tetrapoden, also der Landwirbeltiere, oder ist unter ihnen gar die Stammform der Tetrapoden zu suchen, wie auf Grund eines vermeintlichen Nasenrachenganges (sog. Choanen) bei den Lungenfischen immer wieder behauptet wurde? Die sog. Choanen der Dipnoer sind, wie zuletzt SCHULTZE (2004) betonte, keine echten Choanen, die Dipnoi sind daher

auch nicht als Choanata zu bezeichnen. Gegen eine Abstammung der Tetrapoden von Lungenfischen sprechen nicht nur das Fehlen echter Choanen, sondern auch das Quetschgebiss aus wenigen Zahnplatten, die Auto-[syn]styli (feste Verbindung des Neurocraniums mit dem Palatoquadratum) und die große Zahl der Schädelknochen bei den erdgeschichtlich ältesten Lungenfischen.

Die bisherigen molekularbiologischen Analysen ermöglichen keine eindeutige Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse, indem sowohl Hinweise für eine nähere Verwandtschaft zwischen Lungenfischen und Tetrapoden, als auch eine solche zwischen Lungenfischen und bestimmten „Quastenflossern“ (Actinistia) bestehen. Von den Actinistia und ihrer Bedeutung für die Abstammung der Tetrapoden wird noch im Abschnitt über *Latimeria* die Rede sein.

Damit dürfte nicht nur die Definition des Begriffes „lebendes Fossil“ abgeklärt sein, sondern auch deren eventuelle stammesgeschichtliche Bedeutung. Dass „lebende Fossilien“ Auskunft über fossil nicht erhaltene Weichteile geben können sei hier grundsätzlich festgehalten.

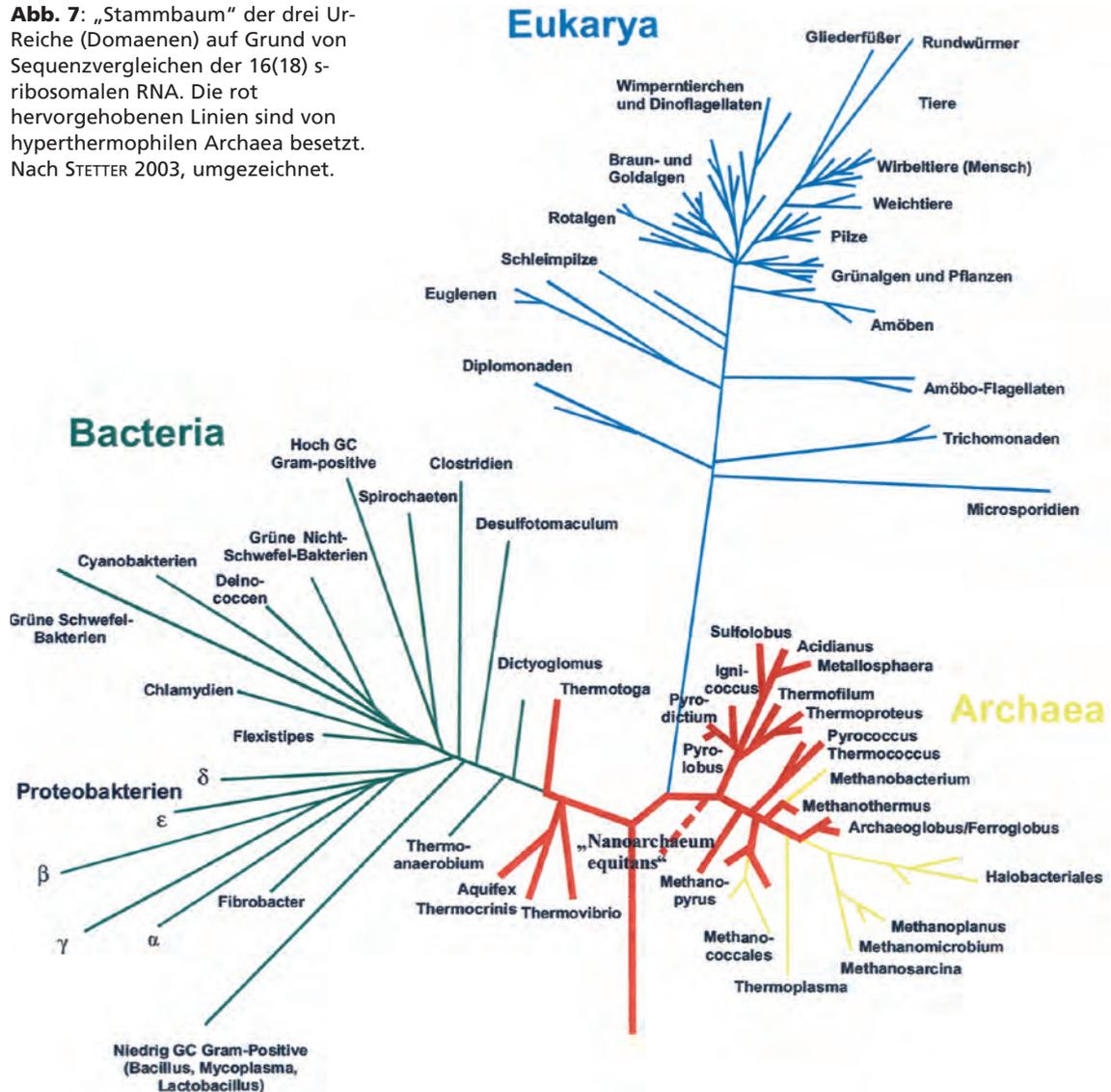
„Lebende Fossilien“ unter den Prokaryota

Das obige Beispiel (*Neoceratodus forsteri*) betrifft einen Vertreter der Wirbeltiere und damit der Eukarya (Tiere, Pilze und Pflanzen). Nach den neuersten Erkenntnissen gibt es etliche „lebende Fossilien“ auch unter den sog. Prokarya (= Prokaryota), also Organismen ohne echten, membran-ummantelten Zellkern, deren phänotypische Differenzierung (= Biodiversität) nicht nach morphologischen Aspekten beurteilt werden kann, sondern nur hinsichtlich der Erbsubstanz (RNA) an Hand molekularbiologischer Analysen. Ihre molekularbiologische Vielfalt übertrifft jene der Eukaryota deutlich.

Damit ist die grundsätzliche Wichtigkeit molekularbiologischer Analysen für die Molekularphylogenetik aufgezeigt. Zugleich muss jedoch auch darauf hingewiesen werden, dass eine Kalibrierung (= Eichung) der sog. „molekularen Uhren“ (vgl. LEWIN 1998) nur über altersdatierte Fossilien möglich ist, wenn es darum geht Aussagen über den Zeitpunkt von Aufspaltungen in zwei Gruppen (z. B. Menschenaffe [Schimpansen] und Mensch) zu machen.

Die molekulare Uhr der Evolution, die Emile Zuckerkandl und Linus Pauling vom California Institute of Technology erstmals 1962 publizierten, entspricht im Prinzip eigentlich der sog. Orthogenese mit einer konstanten Evolutionsgeschwindigkeit bei der Annahme einer konstanten Rate von Genmutationen. Gleiches

Abb. 7: „Stammbaum“ der drei Ur-Reiche (Domaenen) auf Grund von Sequenzvergleichen der 16(18) s-ribosomalen RNA. Die rot hervorgehobenen Linien sind von hyperthermophilen Archaea besetzt. Nach STETTER 2003, umgezeichnet.



gilt für die Neutralitätstheorie von KIMURA (1968) und damit das Konzept der neutralen Evolution.

Die Neutralitätstheorie betrifft einen alten Konflikt innerhalb der Evolutionsbiologen, da die Änderung adaptiver Merkmale keiner konstanten Rate unterliegen (STORCH et al. 2001). Die Neutralitätstheorie wird heute zwar von der Mehrzahl der Genetiker anerkannt, wengleich nicht nur die Annahme von der natürlichen Selektion zu anderen Ergebnissen führt. So ist die Mutationsrate der Mitochondrien-DNA ca. 10x schneller als jene der Kern-DNA, auch die der Chloroplasten-DNA ist viel langsamer.

Damit aber wieder zurück zu den Prokaryota. Der Molekularbiologe Carl R. Woese von der University of Illinois in Urbana (USA) hat in jahrzehntelangen Studien über die vergleichende Sequenzierung der ribosomalen RNA (= rRNA) von Archaeobakterien die Grundlagen für die systematische Gliederung dieser Prokaryota geschaffen und zugleich aufgezeigt, dass in-

nerhalb der Prokaryota zwei „gleichwertige“ Gruppen (Archaea und Bacteria) zu unterscheiden sind, sodass innerhalb aller Organismen drei Großreiche oder „Domaenen“ (Archaea, Bacteria und Eukarya) auseinanderzuhalten sind (WOESE et al. 1990).

Nach den von diesen Autoren an Hand von Sequenzvergleichen der 16 (18) s-ribosomalen RNA erstellten „Stammbaum“ zählen jene zu den ältesten Archaea, die von STETTER (2003) nach ihrem Lebensraum als hyperthermophile Mikroorganismen bezeichnet werden (Abb. 7). Derartige Hyperthermophile leben gegenwärtig in terrestrischen (Solfatargebiete) und submarinen Vulkangebieten (Hydrothermalschlote, wie sie als Erzkamine, aus denen meist dunkle Mineralpartikel durch Abkühlung im Meerwasser [Schwarze Raucher = „black smokers“] im Bereich von mittelozeanischen Rücken der Tiefsee vorkommen) bei Temperaturen zwischen 80 und 113° Celsius. Derartige heiße Tiefseequellen wurden erstmalig 1977 im Ostpazifik entdeckt. Nach STET-

TER (2003) sind es Angehörige der Archaea (Crenarchaeota), wie etwa *Pyrolobus fumarii*, *Ignicoccus islandicus*, *Pyrodicticum occultum*, *Aciduloprofundum boonei* und *Pyrococcus furiosus*, die meist unter anaeroben Bedingungen leben. Die Energiegewinnung erfolgt ausschließlich chemoautotroph über schwefelhaltige Lösungen. Es erhebt sich die Frage, existieren diese Organismen seit der Frühzeit der Erde oder handelt es sich – wie etwa der französische Wissenschaftler Patrick Forterre annimmt – um eine viel spätere, sekundäre Anpassung?

Diese hyperthermophilen Archaea treten wie erwähnt durchwegs an der Basis des „Stammbaumes“ auf, was bedeuten würde, dass es sich tatsächlich um Mikroorganismen handelt, die einst in der „Ur-Suppe“ der Erde bei einer reduzierenden Atmosphäre existierten und aus denen letztlich die Bakterien und die Eukarya hervorgegangen sind. Sie sind, wie STETTER betont, Zeugen der Urzeit und damit durchaus als „lebende Fossilien“ zu bezeichnen.

Neben diesen Hyperthermophilen zählen auch methanogene Archaea (z. B. *Methanococcus*, *Methanosarcina*, *Methanobacterium*) zu den ursprünglichsten heute lebenden Mikroorganismen (THAUER 2003). Das Endprodukt ihres Stoffwechsels ist Methan, das auch unter dem Namen Sumpf- oder Grubengas bekannt ist, ein brennbares Gas, das in der Atmosphäre treibhauswirksam ist. Heute leben sie als anaerobe Methanbildner im Faulschlamm ebenso wie im Pansen der Wiederkäuer. Wie THAUER (2003) betont, sind die meist riesigen Methanlagerstätten in der Tiefsee über viele Millionen Jahre durch den Stoffwechsel methanogener Archaea entstanden. Auch die Methanogenen werden als „lebende Fossilien“ bezeichnet.

Massenentwicklungen von solchen Archaeobakterien haben zu verschiedenen Zeiten (z. B. „black shales“ der Kreidezeit mit dem sog. OAE [= „ocean anoxic event“], Schwarzschiefer, wie etwa die Posidonienschiefer des Lias) zur Entstehung von Ölschiefen geführt, die in Form von Chemofossilien (also nicht körperlich erhaltenen Resten) dokumentiert werden konnten.

Ob auch die Mitochondrien als Organellen in den Zellen der Eukaryota als „lebende Fossilien“ zu bezeichnen sind, wird kontrovers diskutiert (HORN 2005). Es sind keine eigenständigen Organismen (mehr), sondern völlig von der Wirtszelle abhängig. Für die aus Cyanobakterien hervorgegangenen Chloroplasten als weitere Organellen gilt ähnliches. Nach KOWALLIK (1997) ist auf Grund molekularbiologischer Befunde bei der primären Endosymbiose keine mehrfache Entstehung als Endosymbionten anzunehmen.

Damit wollen wir uns den eigentlichen Bakterien (Eubacteria) zuwenden. Von ihnen sind, wenn meist

auch nur indirekt, aus dem Präkambrium zahlreiche Reste in Form von sog. Stromatolithen überliefert. Es sind knollige oder lagenförmig im Millimeterbereich ausgebildete Kalkniederschläge, die durch die Tätigkeit von „Blau-(grün-)algen“ (Cyanophyceae oder Cyanophyten), die verschiedentlich, entsprechend ihres erdgeschichtlichen Alters, auch als „Ur-Algen“ bezeichnet werden, entstehen. Derartige Cyanophyten haben im Präkambrium den evolutionsbiologisch wichtigsten Schritt der Photosynthese vollzogen, indem sie mit Hilfe des Sonnenlichtes und von Chlorophyll (Blattgrün) einfache organische Stoffe unter Freisetzung von freiem Sauerstoff produzierten, bei gleichzeitigem Abbau von CO₂. Erst dadurch entstand die Sauerstoffatmosphäre, welche die ursprüngliche reduzierende vor etwas mehr als drei Milliarden Jahren abzulösen begann. Der freie Sauerstoff wirkte ursprünglich als Gift für die damaligen Mikroorganismen und bedeutete für diese eine richtige Katastrophe. Zeugen für den nunmehrigen freien Sauerstoff sind die Itabirite oder „banded iron formation“ (BIF = gebänderte-Eisenerze), die zeigen, dass im Ozean Eisenpartikelchen oxidiert und sedimentiert wurden. Für die Entstehung der Sauerstoff-Atmosphäre zeugen kontinentale Rotsedimente mit einem Alter von 2,6 bis 1,9 Milliarden Jahren.

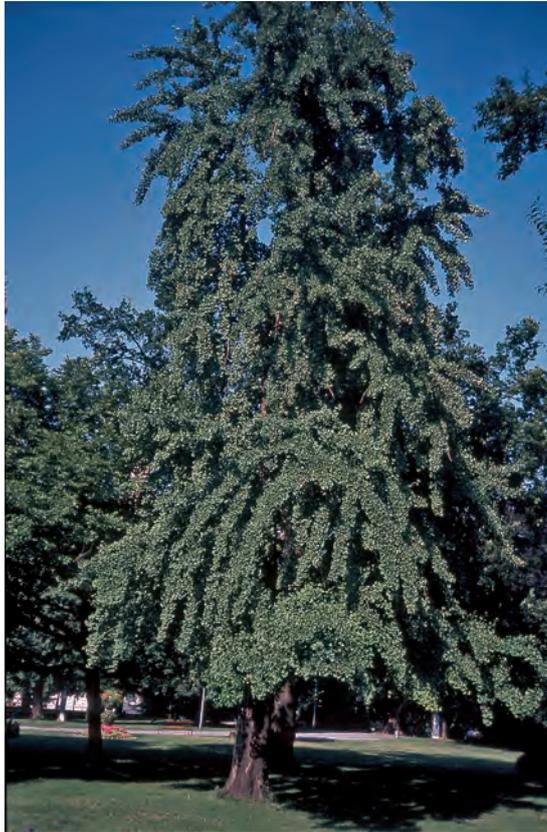
Für die Entstehung älterer „gebänderter Eisenerze“ (3,8 bis 2,6 Milliarden Jahre) werden neuerdings anoxygene, phototrophe Bakterien in den einstigen Ozeanen verantwortlich gemacht (KAPPLE 2006). Sie wandeln zweiwertiges in dreiwertiges Eisen um. Gegenwärtig sind sie durch *Rhodobacter ferrooxidans* vertreten.

Die ältesten Stromatolithen sind etwa 3,5 Milliarden Jahre alt. Sie waren gegenüber großen Salzgehaltsschwankungen unempfindlich. Zu den bekanntesten



Abb. 8: Quartärzeitliche Stromatolithen aus der Gezeitenzone der Shark Bay in Westaustralien. Diese Kalkgebilde sind als Tätigkeit von „Blaugrünalgen“ (Cyanophyten) im Meer entstanden. Fossile Gegenstücke sind bereits aus dem Präkambrium bekannt. Foto D. Meischner.

Abb. 9: Der ostasiatische Tempelbaum (*Ginkgo biloba*) als einziger rezenter Vertreter der Ginkgophyten – ein „lebendes Fossil“. Foto E. Thenius.



fossilen Gattungen zählen *Cryptozoon*, *Collenia* und *Jacutophyton*. Die bekanntesten „rezenten“ (= quartärzeitlichen) Stromatolithen sind jene aus der Gezeitenzone einer Lagune (Hamlin Pool, wo der Salzgehalt am höchsten ist) der Shark Bay in Westaustralien (Abb. 8). Bei den rezenten Stromatolithen sind hauptsächlich Arten der Gattung *Aphanocapsa*, *Oscillatoria*, *Rivularia* und *Schizothrix* am Aufbau beteiligt. Cyanobakterien spielen auch heute noch eine wichtige Rolle. So ist gegenwärtig etwa *Prochlorococcus marinus* der weitestverbreitete photosynthetische Organismus der Erde, der für 30 bis 80 % der O₂-Produktion im Meer verantwortlich ist, zu nennen (SCHMETTERER 2002).

Das wohl bekannteste „lebende Fossil“ unter den Pflanzen ist der ostasiatische Tempelbaum (*Ginkgo biloba*, Abb. 9). Es ist der einzige rezente Vertreter der Ginkgogewächse (Ginkgophyta), einer im Mesozoikum fast weltweit verbreiteten Pflanzengruppe innerhalb der sog. Nacktsamer („Gymnospermae“).

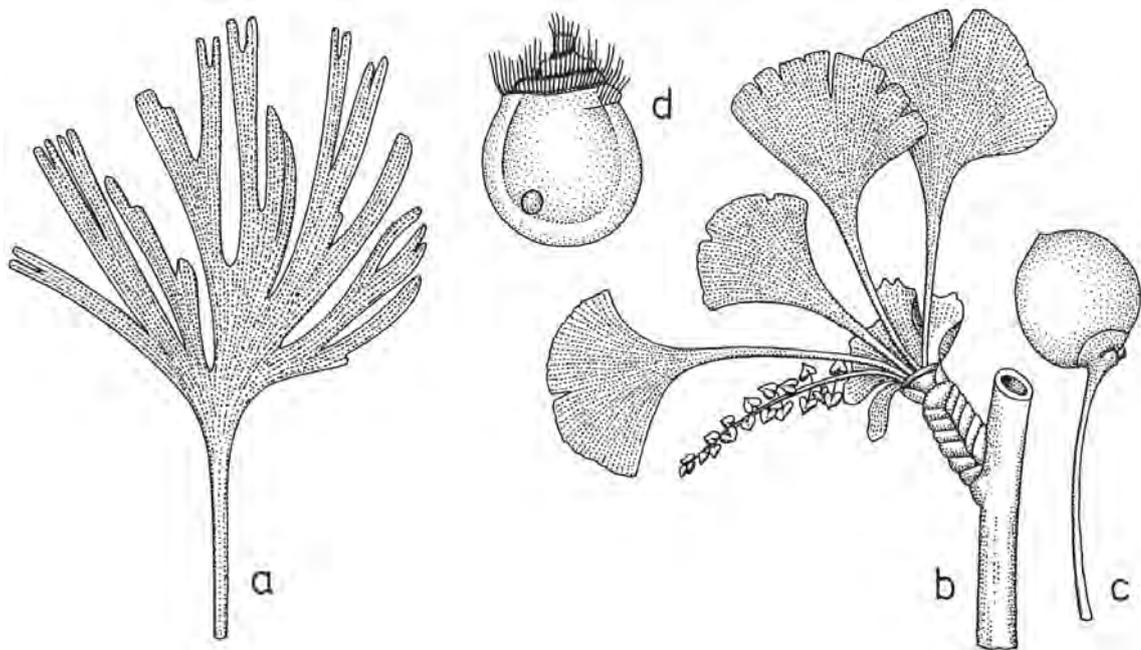
„Lebende Fossilien“ unter den Pflanzen (Plantae)

Ginkgophyten sind seit der Permzeit mit dem „Ur-Ginkgo“ *Sphenobaiera digitata* und mit (?) *Trichopitys* nachgewiesen. Sie sind damit älter als die Angiospermen (Bedecktsamer) als gegenwärtig dominierende Pflanzengruppe.

Ginkgo biloba ist zweifellos ein „lebendes Fossil“, was durch die isolierte Stellung im System, durch die Beschränkung auf ein Reliktareal (zur Zeit seiner Entdeckung), die einst weltweite Verbreitung der Ginkgogewächse und durch altertümliche Merkmale (z. B. Belüftung, Befruchtung durch Spermatozoide) bestätigt wird (Abb. 10).

Unter den übrigen Nacktsamern sind die Cycadeen als Cycadophyta, die Araucarien (Araucariaceen) und die Mammutbäume (Taxodiaceen) als altertümliche Elemente zu erwähnen, die ihre stammesgeschichtliche Blütezeit im Mesophytikum bzw. zur Tertiärzeit erlebten. Verglichen mit den Bedecktsamern (Angiospermae) sind es relativ artenarme, vielfach diskontinuierlich, al-

Abb. 10: a *Baiera muensteriana*, Blatt, (Jura), b *Ginkgo biloba*, rezent mit Kurztrieb und männlicher Blüte, c Samen, d Spermatozoid. Nach EHRENDORFER 1998, umgezeichnet.



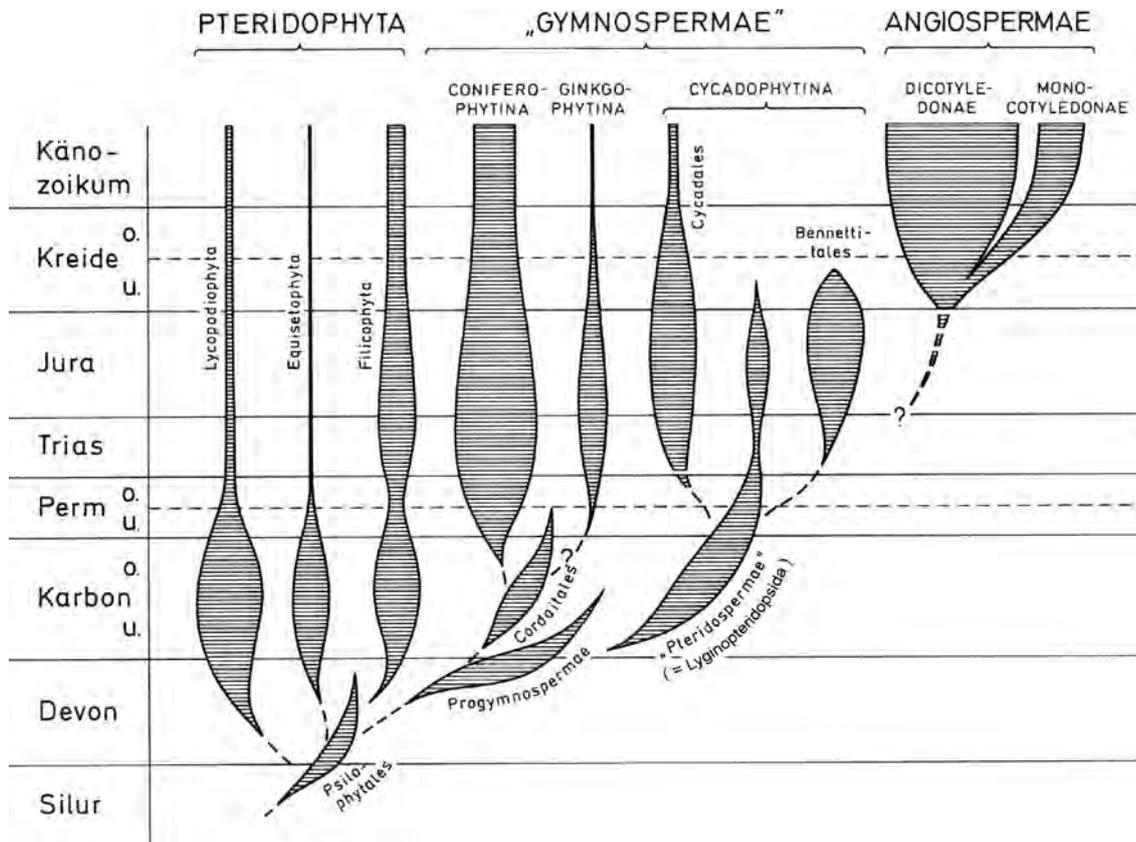


Abb. 11: Die Kormophyten (Sprosspflanzen), ihre zeitliche Verbreitung und die mutmaßlichen stammesgeschichtlichen Zusammenhänge. Die Psilophyten als älteste Landpflanzen und Wurzelgruppe der Gefäßsporenpflanzen (Pteridophyta), Nacktsamer („Gymnospermae“) und der Bedecktsamer (Angiospermae). Nach THENIUS 2000, verändert.

so nicht zusammenhängend verbreitete Baumgewächse mit Tendenz zum Endemismus.

Die rezenten Palmfarne (Cycadales) mit Gattungen wie *Cycas*, *Zamia*, *Encephalartos* und *Dioon*, um nur die bekanntesten von den 10 Gattungen zu nennen, sind die einzigen Überlebenden der in Mesophytikum formenreich verbreiteten Cycadophyta (Abb. 11). Die Bezeichnung Palmfarne ist irreführend, das es sich weder um Farne noch um Palmen, sondern um palmähnliche, jedoch nacktsamige Holzgewächse handelt. Der kräftige, meist unverzweigte Stamm trägt einen Schopf schraubig gestellter, gefiedeter farnwedelartiger Blätter (Abb. 12). Die Cycadales selbst sind seit dem Perm bekannt. Unter den nur fossil nachgewiesenen Cycadophytina sind die sog. Bennettiteen oder Bennettitopsida des Mesophytikums besonders bemerkenswert, da sie erstmals echte, vermutlich von Insekten bestäubte Zwitterblüten hervorgebracht haben.

Beide Gruppen (Palmfarne und Bennettiteen) werden auf sog. Farnsamer („Pteridospermae“ oder Lyginopteridopsida) des Jung-Paläozoikum zurückgeführt. Diese Farnsamer besitzen noch keine Blüten. Sie starben in der älteren Kreidezeit aus.

Die gegenwärtig mit über 30 Arten bei drei Gattungen (*Araucaria*, *Agathis* und *Wollemia*) auf der Südhemisphäre lebenden Araucarien sind in Südamerika (*Araucaria araucana*, *A. angustifolia*), Australien, Neuguinea,

Neukaledonien, Norfolk-Insel und Neuseeland heimisch (Abb. 13). Besonders Bemerkenswert ist ihre Artenfülle auf Neukaledonien mit 13 *Araucaria*- und mehreren *Agathis*-Arten (SCHNECKENBERGER 1991).

Fossil waren Araukarien auch auf der Nordhemisphäre verbreitet. Allerdings sind nicht alle als *Araucarioxylon* bezeichneten fossilen (Kiesel-) Hölzer tatsächlich auf Araukarien zu beziehen. Sie besitzen zwar die „araucarioide“ Tüpfelung des Holzes, was aber lediglich ein altertümliches Merkmal bei ursprünglichen Nadelbäumen bedeutet.



Abb. 12: *Cycas revoluta*, ein typischer Vertreter der Palmfarne (Cycadales), von den Ryukyu-Inseln, Japan. Foto G. Grabherr.

Abb. 13: *Araucaria araucana* als Angehörige der Araukarien aus Chile. Foto G. Grabherr.



Die Taxodiaceen zählen mit den Mammutbäumen (*Sequoiadendron*, *Sequoia* und *Metasequoia*) und Sumpfyypressen (*Taxodium* und *Glyptostrobus*) zu den häufigsten und bekanntesten Elementen der tertiärzeitlichen Braunkohlenflora der Nordhemisphäre. Ihre lebenden Verwandten sind auf Reliktareale in China (*Metase-*

quoia und *Glyptostrobus*) und Nordamerika (*Sequoiadendron giganteum*, der Mammutbaum und *Sequoia sempervirens*, das „Redwood“ in Kalifornien sowie die Sumpfyypresse *Taxodium distichum* in den südöstlichen USA) beschränkt (Abb. 14). *Metasequoia* ist nach molekularbiologischen Befunden als „sister taxon“ von *Sequoia* und *Sequoiadendron* anzusehen (LEPAGE et al. 2005).

Taxodiaceen sind seit dem Jura bekannt (z. B. *Elatides*). Aus der Kreidezeit sind neben *Geinitzia* auch *Sequoia* und *Metasequoia* nachgewiesen. Die rezenten Taxodiaceen können mit ihren wenigen Arten durchaus als „lebende Fossilien“ gelten. Einzelne Mammutbäume erreichen ein Lebensalter von mehreren tausend Jahren.

Die Farne (Filicophyta) als Gefäßsporenpflanzen (Pteridophyta) zählen zu den erdgeschichtlich ältesten Landpflanzen. Sie erscheinen mit den sog. „Ur-Farnen“ (Psilophyten) erstmalig im Ober-Silur (z. B. *Cooksonia*). Aus der Devon-Zeit sind zahlreiche Gattungen (z. B. *Rhynia*, *Psilophyton*, *Zosterophyllum* und *Horneophyton*) beschrieben worden. Sie besitzen keine echten Blätter, primitive Leitbündel und einfache Spaltöffnungen an der Kutikula der Sprosse, wie durch verkieselte Funde aus dem Devon-Moor von Rhynie in Schottland dokumentiert wird. Es sind nach ihrer Organisation (Stützgewebe, Leitbündel, Spaltöffnungen) echte Landpflanzen, auch wenn manche von ihnen zumindest zeitweise noch Wasserbewohner waren.

Aus den (Sub-)Tropen der Neuen und Alten Welt ist eine artenarme Gruppe von Pflanzen mit zwei Gattungen (*Pilotum* und *Tmesipteris*) bekannt, die äußerlich den Psilophyten ähneln und daher auch als Nacktfarne (Psilotales oder Psilopsida = Gabelfarne oder „Spaltbärlappe“) bezeichnet werden. Es sind wurzellose (die unterirdischen Sprossterteile sind als Rhizome oder Rhizoide ausgebildet), dichotom verzweigte krautige Pflanzen mit kleinen Schuppen (Mikrophylle) als Blätter. Fossilfunde von diesen Nacktfarnen fehlen. Sie stehen im System isoliert und dürften nach ihren morphologischen und anatomischen Merkmalen und ihrer Lebensweise als meist epiphytische Pflanzen eher als stark abgeleitete Reduktionsformen, denn als überlebende „Ur-Farne“ bzw. Bärlappgewächse zu bezeichnen sein. Es wären demnach keine „lebenden Fossilien“, auch wenn sie nach molekularbiologischen Befunden (mit DNA) doch eher als basale „Pteridophyten“ anzusehen wären (KNOOP 2005).

Als solche sind wohl altertümliche Farne zu bezeichnen, deren Verwandte bereits im Paläo- und Mesozoikum existierten. Die Farne selbst als Vertreter der Filicopsida oder Pteridopsida, besitzen große Wedel (Makrophylle) mit den meist auf der Blattunterseite befindlichen Sporangien. Unter den heute lebenden Formen

Abb. 14: Mammutbaum (*Sequoiadendron giganteum*) aus Kalifornien. Foto G. Grabherr.



werden die als ursprünglicher geltenden eusporangiaten Farne mit einer mehrschichtigen Sporenbewältigerwand und die leptosporangiaten Arten (mit nur einer Zellschicht) unterschieden.

Unter den ersteren sind vor allem die Marattiales zu erwahnen, die meist growuchsig, baumformige Arten hervorgebracht haben, deren Wedel eine Lange bis zu sechs Meter erreichen konnen. Die Marattiaceen sind eine alte Farngruppe, die im Ober-Karbon und zur Permzeit einen groen Formen- und Artenreichtum hervorgebracht hatten (z. B. *Megaphyton* und *Caulopteris* als Baumfarne, *Pecopteris* und *Asterotheca* als Formgattungen fur Blattwedel; fossile Stammreste sind unter dem Sammelnamen *Psaronius* [= „Starsteine“] bekannt). Nach einem Massenaussterben am Ende der Permzeit kam es zu einer neuerlichen stammesgeschichtlichen Blutezeit, die von der Ober-Trias bis zur alteren Kreidezeit andauerte. Seither ist ein starker Ruckgang festzustellen.

Von den wenigen rezenten Gattungen zahlen *Angiopteris*, *Marattia* und *Danaea* zu den wichtigsten (Abb. 15). Diese Gattungen sind allerdings mit etwas 200 Arten auf den Tropengurten der Neuen (*Danaea*) und der Alten Welt (*Angiopteris* und *Marattia* in der Palaotropis, Madagaskar, NE-Australien und Polynesien) beschrankt. Im Mesozoikum waren sie auch auf der Nordhemisphare (z. B. *Marattiopsis*, *Danaeopsis*) und in Sudamerika (*Nathorstia*) verbreitet.

Unter den formen- und artenreich weltweit verbreiteten leptosporangiaten Formen sind zwar auch richtige Baumfarne (z. B. *Cyathea*) in den Tropen und Subtropen heimisch, doch sind dies keine Reliktformen. Als solche gelten hingegen die Gattungen *Matonia* (Matoniaceen) und *Dipteris* (Polypodiaceen) mit nur wenigen Arten, die auf Schrupf- oder Reliktareale in Sudostasien (einschlielich Neukaledonien) verbreitet sind (Abb. 16). Sie unterscheiden sich kaum von ihren in Mesophytikum weltweit vorkommenden Verwandten (z. B. *Phlebopteris* bzw. *Thaumatopteris* und *Hausmannia*). Fur die erst in jungerer Zeit in Neuguinea entdeckte Art *Dipteris novoguineensis* wird sogar diskutiert, ob sie nicht zur Gattung *Hausmannia* zu stellen sei (FUKAREK 1992: 198). Sie ware gleichfalls ein richtiges „lebendes Fossil“.

Die Bedecktsamer (Angiospermae = Magnoliophytina) zahlen – entsprechend ihrer Fortpflanzungsbiologie – zu den hochstentwickelten Pflanzen. Dadurch erhebt sich die Frage, gibt es uberhaupt „lebende Fossilien“ unter den rezenten Vertretern? Als ursprungliche Angiospermen gelten die Magnolienartigen oder „Alt-Angiospermen“ (Magnoliales) unter den zweikeimblattigen Bedecktsamern (Dicotyledonae = Magnoliopsida). Daneben gibt es etliche andere Arten die durch altertumliche Merkmale, wie etwa das Fehlen echter Tra-

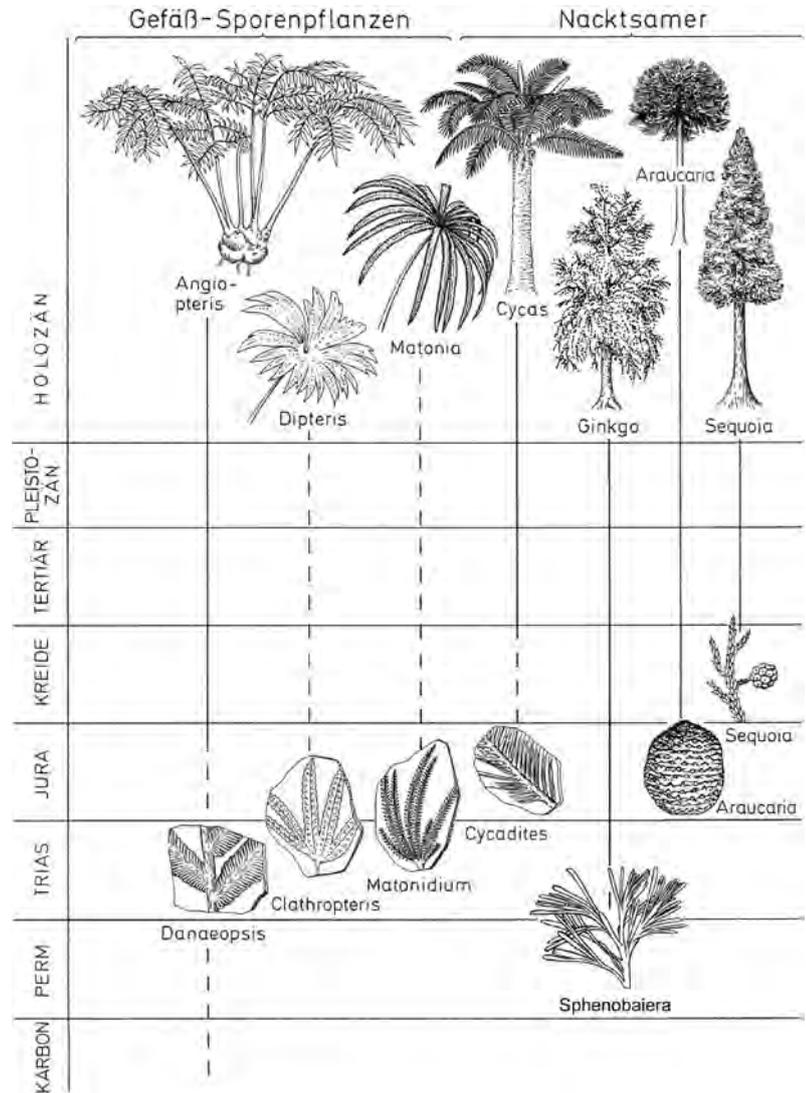


Abb. 15: „Lebende Fossilien“ unter den Kormophyten (Gefasporenpflanzen und Nacktsamer). Nach THENIUS 2000, verandert.



Abb. 16: *Dipteris conjugata* als altertumlicher rezenter Vertreter der Tupelfarnartigen (Polypodiales) aus Neukaledonien. Foto F. Ehrendorfer.



Abb. 17: Das Perlboot (*Nautilus macromphalus*) aus dem SW-Pazifik bei Neukaledonien. Aquarium von Nouméa. Foto F. Starmühlner (†).

cheen im Sekundärholz (= Xylem; es sind lediglich Tracheiden wie bei den Nacktsamern vorhanden) gekennzeichnet sind. Es sind einerseits Vertreter der Winteraceen (z. B. *Drimys*), andererseits der monotypischen Familie der Amborellaceen (mit *Amborella trichopoda* von Neukaledonien) sowie die für Nordostaustralien endemische Gattung *Austrobaileya* (Austrobaileyaaceae). Es sind endemische Holzgewächse, von denen die Winteraceen in subtropischen und tropischen Gebieten von Mexiko bis Patagonien, Südostasien bis Australien, Neuseeland und Madagaskar (*Takhtajania*) sowie Polynesien vorkommen.

In jüngster Zeit wird besonders *Amborella trichopoda*, ein Strauch aus Neukaledonien, auf Grund molekularbiologischer Befunde als ursprünglichster Vertreter der Angiospermen bzw. als Schwestertaxon der übrigen rezenten Bedecktsamer angesehen (KULL 2000, HESSE 2001, BORSCH & al. 2005). Damit ist abermals die Insel Neukaledonien erwähnt, die neben Neuseeland von manchen Biologen als Insel der „lebenden Fossilien“ bezeichnet wird (FUKAREK & al. 1992). Weltweit besitzt die Insel die größte Diversität an Gymnospermen (15 Gattungen mit 44 Arten davon 43 endemisch) (SCHNECKENBERGER 1991).

„Lebende Fossilien“ unter den Tieren (Animalia)

Unter den tierischen Organismen wurden traditionsgemäß die „Wirbellosen“ (Vertebrata), eine paraphyletische taxonomische Einheit, und die Wirbeltiere (Vertebrata) unterschieden. In diesem Rahmen kann jeweils nur eine Auswahl dargestellt werden.

Ähnlich wie bei den Pflanzen gelten etliche Arten als klassische „lebende Fossilien“: Das Perlboot (*Nautilus pompilius*) als Angehöriger der Kopffüßer (Cephalopoda) unter den Weichtieren (Mollusca), die „Zungenmuschel“ (*Lingula anatina = inunguis*) als Vertreter der Armfüßer (Brachiopoda), der Schwertschwanz (*Limulus polyphemus*) und die „Urzeit-Krebse“ wie etwa *Triops cancriformis* als Angehörige der Gliederfüßer (Arthropoda), aber auch die Stromatoporoidea als Schwämme (Porifera) unter den „Wirbellosen“, der Quastenflosser *Latimeria chalumnae* als Vertreter der Hohlstachler (Coelacanthida = Actinista) unter den Fleischflossern (Sarcopterygii), der Schlammfisch (*Amia calva*) und die Flösselhechte (*Lepisosteus*) als solche der Actinopterygii (Strahlenflosser). Weiters sind zu erwähnen die Riesensalamander (z. B. *Andrias japonicus*) und der „Ur-Frosch“ (*Leiopelma hochstetteri*) als Angehörige der Lurche (Amphibia), die Brückenechse (*Sphenodon punctatus*) und das Neukaledonienkrokodil (*Mekosuchus inexpectatus*) als solche der Kriechtiere (Reptilia). Dazu kommen als „lebende Fossilien“ unter den Säugetieren die Beutelratten mit *Didelphis virginiana* und *Dromiciops gliroides* (= *australis*), Spitzmausopossums (z. B. *Caenolestes fuliginosus*) und das Moschusrattenkänguruh (*Hypsiprymnodon moschatus*) als Angehörige der Beuteltiere (Marsupialia), Rattenigel (*Echinosorex gymnura*) als urümlicher Igel unter den Insektenfressern, das Katzenfrett (*Bassariscus astutus*) als ursprüngliches Raubtier (Carnivora), Hirschferkel (*Hyemoschus aquaticus*) und Muntjaks (*Muntiacus muntjak*) als altertümliche Paarhufer (Artiodactyla), Tapire (z. B. *Tapirus indicus*) und das Sumatranashorn (*Dicerorhinus sumatrensis*) als primitive Unpaarzeher (Perisodactyla).

Zunächst aber zu den bekanntesten Vertretern der Perlboote (Nautilidae), nämlich zu *Nautilus pompilius* und *N. macromphalus* (Abb. 17) als Angehörige der Kopffüßer (Cephalopoda), die gegenwärtig artenreich durch die Tintenfische mit den Kalmaren, Sepien und den Kraken vertreten sind. Die Perlboote besitzen als einzige rezente Kopffüßer ein planspiral aufgerolltes, gekammertes Außenskelett, wie es in ähnlicher Weise für die ausgestorbenen Ammoniten (Ammonoidea) des Paläo- und Mesozoikums kennzeichnend ist. Unterschiede im Bau des planspiralen Gehäuses betreffen vor allem die Scheidewände (Septen) zwischen den Gaskammern. Diese und andere Merkmale (Lage des Siphos) zeigen, dass es sich um zwei getrennte Gruppen unter den Kopffüßern handelt, von denen die Ammonoidea den Tintenfischen als sog. Neocephalopoda näherstehen als den Perlbooten (Palcephalopoda; Abb. 18). Diese zeigen etliche altertümliche Merkmale, wie Lochkameraaugen, Trichter kein Rohr, einfaches Blutgefäßsystem und vier Kiemen.

Während die Ammoniten am Ende der Kreidezeit völlig ausstarben, überlebten die Nautiliden die Kreide-Tertiärgrenze bis zur Gegenwart. Heute sind sie mit einigen wenigen Arten (von denen zwei, wie etwa „*N. scrobiculatus*“ in jüngster Zeit als Angehörige einer eigenen Gattung *Allonautilus* von *Nautilus* abgetrennt werden; WARD & SAUNDERS 1997) im westlichen Pazifik von SüdJapan über die Philippinen, Neuguinea und Neukaledonien (*N. macromphalus*) bis zu den Fidschi-Inseln sowie bis zur tropischen Küste Australiens verbreitet.

Die Perlboote leben nach SAUNDERS & LANDMANN (1987) in einer Meerestiefe von 50 bis 500 Metern (häufig zwischen 300 und 400m). Sie können bis zu einer Tiefe von 700 Metern tauchen und unternehmen dank des über den sog. Siphon steuerbaren Drucks in den Gaskammern vertikale nächtliche Wanderungen bis knapp unter die Meeresoberfläche.

Nautiloidea sind seit dem Ober-Kambrium nachgewiesen. Ihre größte Arten und Formenfülle sowie die weltweite Verbreitung erreichten sie im Altpaläozoikum. Der Nautilus-Typ existierte bereits im jüngeren Erdaltertum. Das heutige Verbreitungsgebiet ist ein Schrumpfareal. Nautiliden waren noch im Jungtertiär auch in Europa heimisch.

Die rezenten Perlboote produzieren jährlich nur einige wenige, sehr große dotterreiche Eier (K-Strategie), die benthonisch im tieferen Wasser leben. Bei den Ammoniten hingegen waren es massenhaft winzige Eier (r-Strategie) aus denen sich planktonische Schlüpflinge (Ammonitellen) entwickelten. Das Massensterben am Ende der Kreidezeit betraf hauptsächlich Planktonorganismen unter den Meerestieren und damit letztlich die Ammoniten, während die Perlboote dank ihrer Fortpflanzungsstrategie überlebten.

Unter den Armfüßern (Brachiopoda), die durch ihr zweiklappiges Gehäuse mit Rücken- und Bauchschild äußerlich an Muscheln (Bivalvia) erinnern, zählen die „Zungenmuscheln“ (Lingulidae) mit *Lingula anatina* zu den ursprünglichsten Vertretern (Abb. 19). Diese leben im Gegensatz zu den übrigen rezenten Armfüßern nicht in der Tiefsee, sondern in küstennahen Flachmeeren des Indopazifik im sandigen Schlamm, in den sie sich mittels eines kontrahierbaren Stieles, der zwischen den beiden Schilden austritt, in einer selbstgegrabenen senkrechten „Röhre“ bewegen können. Es sind Nahrungsstrudler mit Tentakeln an den Armen (Lophophore).

Brachiopoden sind seit dem ältesten Erdaltertum (Kambrium) bekannt. Eindeutig der Gattung *Lingula* zuzuordnende Schalen sind bereits aus dem Silur, also vor mehr als 400 Millionen Jahren, nachgewiesen, weshalb *Lingula* auch als älteste Gattung unter den Tieren gilt,

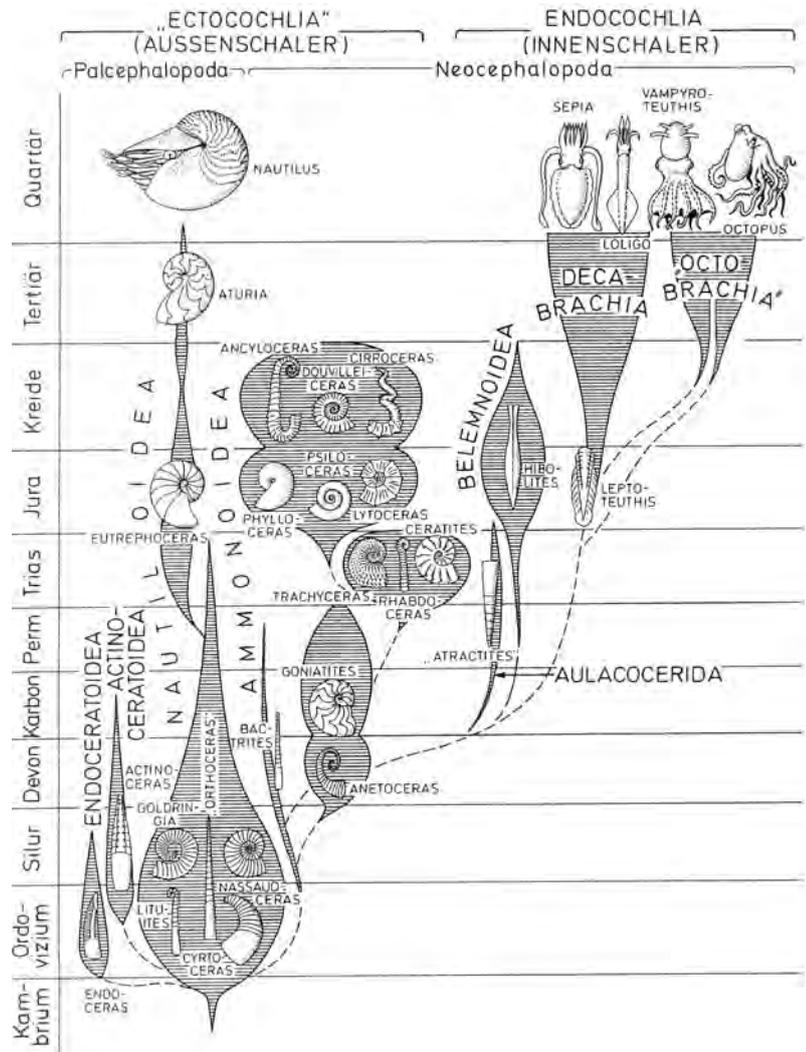


Abb. 18: „Stammbaum“ der Kopffüßer (Cephalopoda). Schema. Perlboote (Nautiloidea) als einzige Überlebende der „Ectocochlia“ bzw. Palcephalopoda. Die ausgestorbenen Ammonoidea stehen den Endocochlia näher und werden mit diesen als Neocephalopoda zusammengefasst. Nach THENIUS 2000.

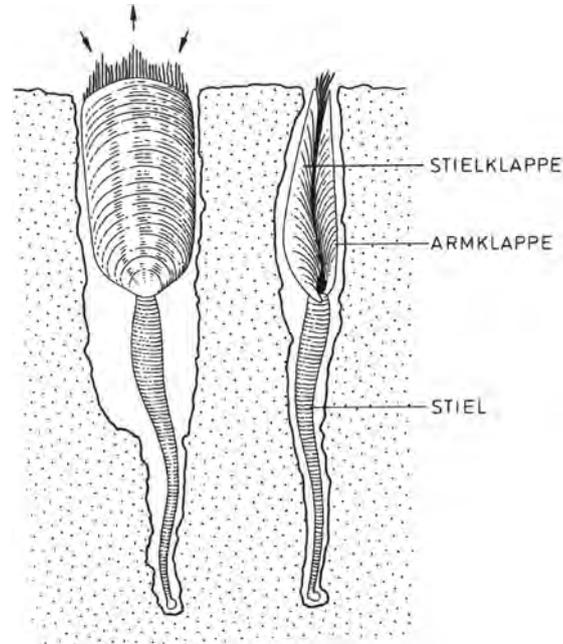


Abb. 19: Die „Zungenmuschel“ (*Lingula anatina*) in Lebensstellung im Lockersubstrat mit kontrahierbarem Stiel. Pfeile = Wasserstrom. Nach THENIUS 2000.

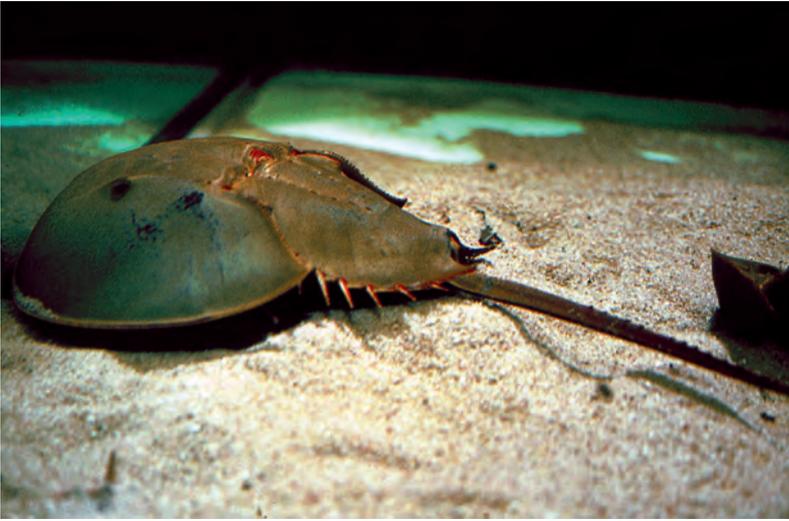


Abb. 20: Der Schwertschwanz (*Limulus polyphemus*) von der Atlantikküste Nordamerikas als rezenter Vertreter der Xiphosura. Aquarium des Jura-Museums Eichstätt. Foto P. Völkl, Jura-Museum Eichstätt.

logen W. D. Hartmann & Th. F. Goreau in „Riff“-Höhlen von Jamaika in 70m Tiefe entdeckten Stromatoporen (*Ceratoporella nicholsoni*) erwähnt. Mit diesen und anderen Arten (z. B. *Astrosclera willeyana*) ist rezent nicht nur eine seit mehr als 60 Millionen Jahren ausgestorben gewählte Tiergruppe lebend nachgewiesen, sondern auch der Nachweis gelungen, dass diese Stromatoporen keine Hydrozoa, sondern Angehörige der Porifera sind.

Mit dem Schwertschwanz (*Limulus polyphemus*; Abb. 20) ist ein Vertreter der artenreichsten Gruppe unter den „Wirbellosen“ genannt, der zweifellos die Bezeichnung „lebendes Fossil“ verdient. Wie der Name „horseshoe crabs“ (Hufeisenkrabben) bzw. Pfeilschwanzkrebse zeigt, wurden die Schwertschwänze (Xiphosura) ursprünglich als Angehörige der Krebse (Crustacea) angesehen. Einzelne „Schlüsselmerkmale“, wie etwa die sog. Cheliceren („Scherenbeine“) zeigten jedoch, dass es keine Krebstiere, sondern Gliederfüßer aus der Verwandtschaft der Spinnenartigen i.w.S. (Chelicerata) sind. *Limulus polyphemus* ist die bekannteste rezente Art, die von der Atlantikküste Nordamerikas, von der Fundy-Bay im Norden bis in den Golf von Mexiko (Halbinsel Yucatan) vorkommt. Diese Art tritt zu bestimmten Jahreszeiten massenhaft im Flachwasser der Delaware- und der Chesapeake-Bay der USA auf und ist gegenüber Salzgehaltsschwankungen unempfindlich. Die übrigen rezenten Schwertschwänze leben einerseits im Golf von Bengalen bis zu den Philippinen (*Carcinoscorpius rotundi*), andererseits an den Küsten von China, Südjapan und Neuguinea (*Tachypleus tridentatus* und *T. gigas*). D.h., die Schwertschwänze (Limulida) sind gegenwärtig disjunkt verbreitet, sie haben somit kein zusammenhängendes Verbreitungsgebiet.

Fossile Xiphosuren sind seit dem Ordovizium (*Leimoineites*) bekannt (ANDERSEN & SELDEN 1997). Die Zugehörigkeit von *Paleomerus* und *Eolimulus* aus dem Kambrium zu den Xiphosuren ist fraglich.

Schwertschwänze waren im Paläozoikum artenreich in den Wattmeeren verbreitet und dokumentieren zugleich, dass die Cheliceraten ursprünglich Meeresbewohner waren, was auch durch die Asselspinnen (Pycnogonida) als Schwestertaxon bestätigt wird. Etliche Xiphosuren sind aus Süßwasserablagerungen bekannt und einige von ihnen (*Euproops*) haben im Jungpaläozoikum das Festland besiedelt. In der Permzeit entsteht die kennzeichnende Dreigliederung des Panzers in Kopf- und Rumpfschild sowie Telson (Schwanzstachel) durch teilweise Verschmelzung ursprünglich beweglich miteinander verbundene Körpersegmente. Es ist der sog. *Limulus*-Typ, der erstmals durch *Paleolimulus* zur ältesten Permzeit vor mehr als 250 Millionen Jahren belegt ist. Seit dieser Zeit hat sich das Aussehen der Schwert-



Abb. 21: Der „Ur-Zeit-Krebs“ *Triops cancriformis* als Angehöriger der Rückenschaler (Notostraca) unter den Crustacea. Foto W. Hödl.

eine Feststellung, die bereits Charles Darwin 1859 machte. *Lingula anatina* ist ein typischer Flachwasserbewohner, der im Gezeitenbereich bis etwa 40m Tiefe lebt und gegenüber Salzgehaltsschwankungen sehr tolerant ist. Dies dürfte entscheidend zum Überleben beigetragen haben. Die übrigen rezenten Armfüßer sind durchwegs „echte“ Meeresbewohner, die in Meeren mit normalem Salzgehalt vorkommen. Mit etwas über 300 Arten bei bis zu 30.000 fossilen Arten, spielen die Brachiopoden heute keine wichtige Rolle mehr gegenüber den seit dem Ende des Paläozoikum immer häufiger werdenden Muscheln.

Als „lebende Fossilien“ unter den Schwämmen (Porifera) seien hier nur die erst 1970 von den Meeresbio-

schwänze nicht grundsätzlich verändert (z. B. *Psammolimus* – Trias, *Mesolimulus* – Jura). Das heutige Verbreitungsgebiet der Schwertschwänze ist demnach ein typisches Schrumpfareal.

Die meist als „Urzeit-Krebse“ bezeichneten Rückenschaler (Notostraca) unter den Krebstieren (z. B. *Triops cancrivormis*) zählen gleichfalls zu jenen Organismen, die sich im Aussehen seit Jahrmillionen kaum verändert haben (HÖDL & al. 1996) (Abb. 21). So wurden die aus der Ober-Trias (Keuper) Deutschlands bekannt gewordenen *Triops*-Formen sogar als Unterart der heutigen Spezies, nämlich als *Triops cancrivormis minor*, beschrieben. Die Richtigkeit dieser taxonomischen Bewertung vorausgesetzt, würde bedeuten, dass ein „lebendes Fossil“ als Art bereits seit mehr als 200 Millionen Jahren existiert (vgl. KELBER 1999).

Diese Kleinkrebse haben eine eigene Fortpflanzungsstrategie zum Überleben entwickelt, indem sie nach Regenfällen in ephemeren Gewässern aus sog. „Dauereiern“ entstehen und sich bereits in wenigen Tagen fortpflanzen. Die neuerlich produzierten Dauerstadien können extrem lange Trockenzeiten überdauern. Die Gattung *Triops* ist gegenwärtig weltweit verbreitet. Demgegenüber sind die Kamelhalsfliegen (Raphidioptera) als Angehörige der Netzflügler (Neuropteroidea) unter den Insekten gegenwärtig auf die Nordhemisphäre beschränkt. Es sind Angehörige einer Insektengruppe, die im Mesozoikum auch durch tropische Vertreter auf der Südhemisphäre artenreich vertreten war. Die Kreide-Tertiärgrenze haben nach H. & U. ASPÖCK (2007) nur Arten der gemäßigten Zone überlebt. Wie die Abb. 21a zeigt, sind Formen aus dem Mesozoikum praktisch kaum von rezenten Arten zu unterscheiden, weshalb letztere durchaus als „lebende Fossilien“ bezeichnet werden können.

Nun zurück zu den Wirbeltieren. Vom australischen Lungenfisch (*Neoceratodus forsteri*) als Angehöriger der Knochenfische (Osteichthyes) war bereits die Rede. Mit *Latimeria chalumnae* ist vermutlich das bekannteste „lebende Fossil“ aus dem Tierreich genannt (Abb. 22). Die Entdeckungsgeschichte dieses Knochenfisches kann hier aus Platzgründen nicht geschildert werden (vgl. THENIUS 2000). Bis zum Jahr 1938, als die *Latimeria chalumnae* entdeckt wurde, waren Quastenflosser aus der Gruppe der Hohlstachler (Actinistia) nur fossil bekannt. Die jüngsten Actinistia sind aus der jüngeren Kreidezeit nachgewiesen und sie galten mangels Funde aus der Erdneuzeit als vor mehr als 65 Millionen Jahren ausgestorben. Die Entdeckung eines rezenten Quastenflossers bedeutete daher eine wissenschaftliche Sensation ersten Ranges. Dazu kam noch die – sich allerdings nicht bestätigte – Vermutung, in einem derartigen Quastenflosser einen rezenten Vertreter jener Fischgruppe entdeckt zu haben, aus der einst – zur mittleren oder



Abb. 21a: Oben: Raphidioptere aus dem Ober-Jura von Liaoning (China). (Foto H. Aspöck). Unten: *Dichrostigma flavipes* aus Dürnstein (Niederösterreich) bei der Eiablage (Foto H. Rausch).



Abb. 22: *Latimeria chalumnae* als rezenter Vertreter der Hohlstachler (Coelacanthida) aus 200m Tiefe am Abhang von Grande Comore (Komoren). Aufgenommen vom Tauchboot Geo vom Tauchteam Hans Fricke. Beachte paarige Quastenflosser. Foto J. Schauer.



Abb. 23: *Sphenodon punctatus*, die neuseeländische Brückenechse oder Tuatara als Überlebende der Sphenodontia. Foto H. Reinhard, OKAPIA Frankfurt/M.

jüngeren Devonzeit – die Landwirbeltiere (Tetrapoda) hervorgegangen sind. Wie wir heute wissen, ist die Stammform der Tetrapoden nicht unter den Hohlstachlern, sondern unter einer anderen Gruppe von Quastenflossern, nämlich den Rhipidistia (i.w.S.) zu suchen, die bereits im Jungpaläozoikum ausgestorben sind.

Hohlstachler sind – wie FOREY (1998) gezeigt hat – vom Devon bis zur Kreidezeit aus marinen und vorübergehend auch aus Süßwasserablagerungen nachgewiesen. Der Latimeria-Typ erscheint bereits zur Permzeit mit der Gattung *Coelacanthus*. Eine Situation, wie wir sie bereits bei *Neoceratodus forsteri* und *Uronemus* in ähnlicher Weise kennengelernt haben. Hohlstachler zählen wie die Lungenfische zu den erdgeschichtlich ältesten Knochenfischen (s. Abb. 3). Zur Jura- und Kreidezeit nahm die Artenfülle stetig ab, was mit der Entstehung der echten Knochenfische (Teleostei) zur jüngsten Triaszeit als Konkurrenz in Zusammenhang stehen dürfte. *Holophagus* (= „*Undina*„) zur Jura- und *Macropoma* zur Kreidezeit zählen als Flachmeerbewohner zu den bekanntesten Hohlstachlern.

Latimeria chalumnae ist kein Flachmeerbewohner, sondern lebt in Höhlen in den Abhängen der vulkanischen Inseln der Komoren in einer Tiefe von 120 bis 200 Metern, wie FRICKE vom Max-Planck-Institut für Verhaltensforschung durch Tauchboote nachweisen konnte (FRICKE 1988). In den letzten Jahren wurde ein weiterer rezenter Hohlstachler in Indonesien (von der Insel Manado Tua vor Sulawesi) entdeckt. Nach molekularbiologischen Befunden handelt es sich um eine eigene Art (*Latimeria menadoensis*) (vgl. WEINBERG 1999).

Der Nachweis von lebenden Quastenflossern in Indonesien ist deswegen bemerkenswert, weil es sich hier um das eigentliche Reliktareal der heute lebenden Quastenflosser handeln dürfte. Durch Meeresströmungen wurden die Hohlstachler vor etlichen Jahrtausenden zu den Komoren „verdriftet“.

Unter den Tetrapoden galt die Brückenechse Neuseelands (*Sphenodon punctatus*) als das klassische „lebende Fossil“ unter den Reptilien schlechthin (Abb. 23). Sie wurde ursprünglich – entsprechend ihres Aussehens – als Agame und damit als Angehörige der Eidechsen (Lacertilia) angesehen. Anatomische Befunde zeigten jedoch, dass die Brückenechse im Bau des Schädels durch den Besitz eines unteren knöchernen Schläfenbogens völlig von dem der Eidechsen abweicht. Bis vor wenigen Jahren wurde *Sphenodon* als Angehörige der Schnabelköpfe (Rhynchocephalia) angesehen, die durch Fossilfunde nur aus der Triaszeit bekannt geworden sind. Untersuchungen durch den US-Paläontologen CARROLL (1985) ergaben jedoch, dass die Brückenechse kein Angehöriger der Rhynchocephalia ist, sondern einer eigenen taxonomischen Kategorie, nämlich den Keilzählern (Sphenodontia) zuzuordnen ist, einer im Mesozoikum formenreich verbreiteten Reptilgruppe, von denen sich die Sphenodontinae seither kaum verändert haben. Gegenwärtig ist die Brückenechse auf einige Inseln vor der Nordküste Neuseelands beschränkt. Es ist auch, wenn man die einstige Verbreitung in Neuseeland selbst berücksichtigt, ein typisches Reliktareal. Neueste molekularbiologische Befunde haben gezeigt, dass noch eine weitere Art, nämlich *Sphenodon guentheri*, zu unterscheiden ist.

Sphenodon punctatus besitzt ein Scheitelauge (Parietalorgan) mit Spuren von Netzhaut und Linse, was zweifellos ein altertümliches Merkmal ist, was auch für die Zahnreihen am Gaumen gilt. Ein Tympanicum (Deckknochen im Ohrbereich) und eine Mittelohrröhle fehlen jedoch. Gleiches gilt für ein äußeres Kopulationsorgan. Wie embryologische Untersuchungen durch WHITESIDE (1986) gezeigt haben, ist der untere Schläfenbogen kein ursprüngliches Merkmal in der ontogenetischen Entwicklung, sondern dürfte eher funktionell durch das Gebiss bedingt sein. Die Stoffwechselvorgänge verlaufen bei der Tuatara, wie die Brückenechse von den Maoris genannt wird, sehr langsam, die Lebenserwartung ist dementsprechend groß.

Die Brückenechse ist entgegen den meisten rezenten Reptilien ein Dämmerungs- und Nachttier mit großen Augen. Bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts war sie noch auf dem Festland Neuseelands heimisch. Durch eingeschleppte bzw. eingeführte Feinde oder Konkurrenten (z. B. Ratten, Katzen, Füchse) ist sie auf Neuseeland selbst ausgerottet worden. Der Rückgang der einst

auch auf der Nordhemisphäre vorkommenden Brückenechsen dürfte durch die Konkurrenz durch Eidechsen (Lacertilia), die sich seit der Kreidezeit arten- und formenreich entwickelt haben, bedingt sein.

Auch wenn *Sphenodon punctatus* hinsichtlich ihrer taxonomischen Position und auch wegen ihrer anatomischen Besonderheiten einige Änderungen erfahren hat, kann sie dennoch als klassisches „lebendes Fossil“ gelten.

Ein weiteres ist erst vor wenigen Jahrzehnten in Neukaledonien entdeckt worden. Es ist oder besser gesagt, war ein landbewohnender Vertreter der Krokodile (Crocodylia), der erst in historischer Zeit ausgerottet wurde. Reste dieses Krokodils wurden erstmalig 1980 entdeckt und 1987 als *Mekosuchus inexpectatus* beschrieben (BALONET & BUFFETAUT 1987). Diese Art besitzt etliche primitive Merkmale und vereint Eigenschaften von Krokodilen, Alligatoren und Gavialen, weshalb *Mekosuchus inexpectatus* auch einer eigenen Familie (Mekosuchidae) zugeordnet wird (Abb. 24). Als landbewohnendes Krokodil war diese endemische Art ein Weichtierfresser, wie das Gebiss erkennen lässt. *Mekosuchus inexpectatus* ist als Endemit auf ein Reliktareal beschränkt und kann – obwohl ausgestorben – als „lebendes Fossil“ gelten.

Neuseeland ist nicht nur durch die Brückenechse als „lebendes Fossil“ unter den Evolutionsbiologen in den Blickpunkt gerückt worden, sondern auch durch das Vorkommen der sog. „Ur-Frösche“ (Leiopelmatidae) für den Zoologen bemerkenswert. Im Jahr 1861 beschrieb der österreichische Zoologe L.J. Fitzinger, der bereits als Erstbeschreiber des südamerikanischen Lungenfisches *Lepidosiren paradoxa* erwähnt wurde, erstmals einen Urfrosch als *Leiopelma hochstetteri* (nach dem Entdecker Ferdinand von Hochstetter vom Naturhistorischen Museum Wien). Auf Grund etlicher morphologisch-anatomischer altertümlicher Besonderheiten (amphicoele Wirbel, freie Rippen bei den erwachsenen Tieren, neun Rumpfwirbel, ein kurzer knöcherner Schwanz aus einzelnen Wirbeln mit Schwanzmuskulatur, Fehlen von Schwimmhäuten zwischen den Zehen) handelt es sich bei diesen „Ur-Fröschen“ um die ursprünglichsten rezenten Froschlurche (Anura). Neben *Leiopelma hochstetteri* sind noch zwei weitere Arten beschrieben worden. Sie werden zusammen mit etlichen anderen Froschfamilien als Archaeobatrachia zusammengefasst.

Der in den letzten Jahren in Südindien entdeckte und als „lebendes Fossil“ bezeichnete Nasenfrosch *Nasikabatrachus sahyadrensis* ist zwar durch seine nähere Verwandtschaft mit den Sooglossiden von den Seychellen tiergeographisch interessant, jedoch als Angehöriger der Neobatrachia kein „lebendes Fossil“.

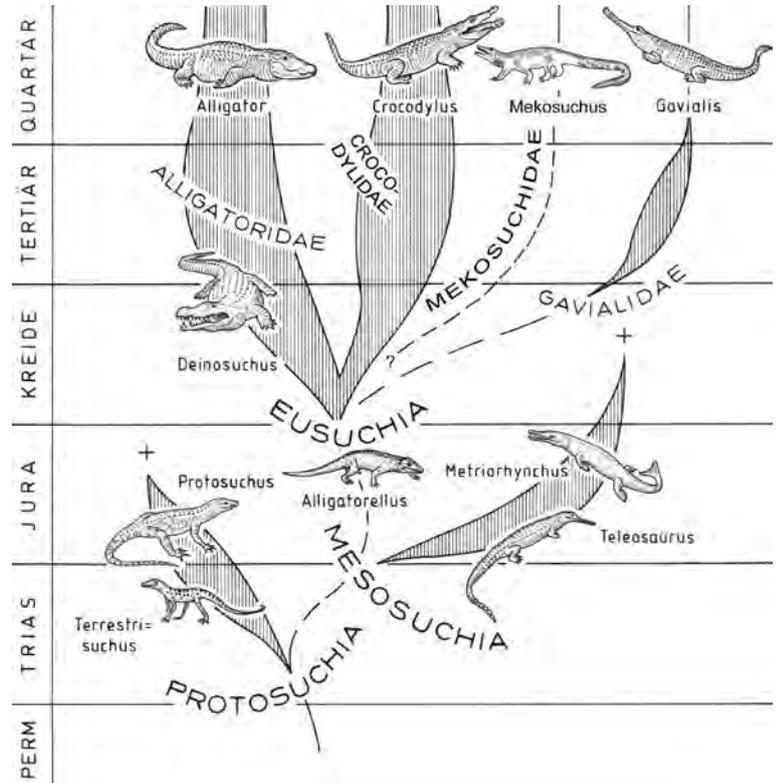


Abb. 24: „Stammbaum“ der Panzerechsen (Crocodylia). Die rezenten Krokodile sind durchwegs Angehörige der „modernen“ Crocodylia (Eusuchia). *Mekosuchus inexpectatus* aus Neukaledonien nimmt eine Sonderstellung ein. Nach THENIUS 2000, verändert.

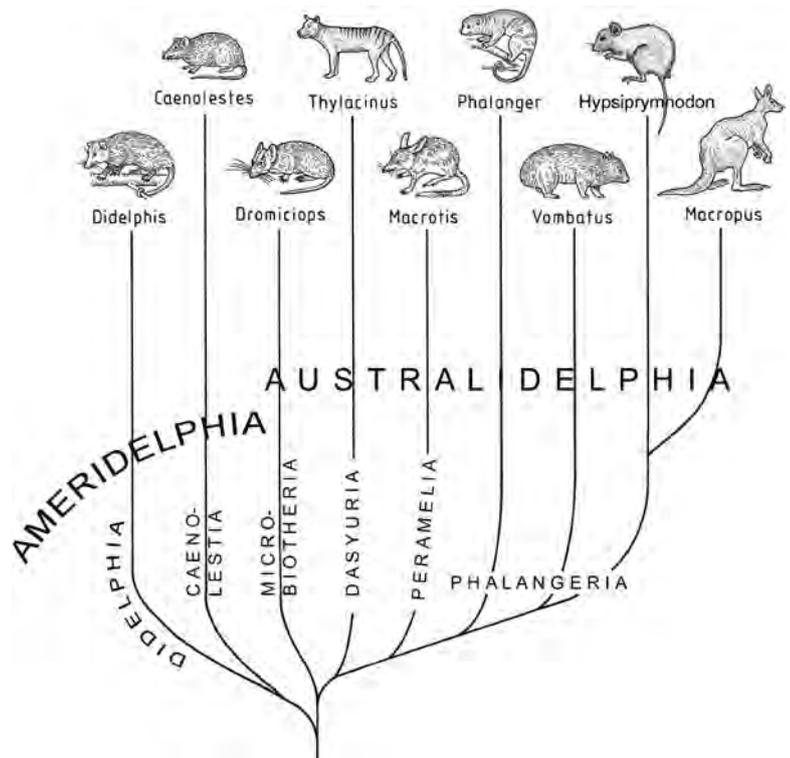


Abb. 25: Die Großgliederung der Beuteltiere (Marsupialia) und ihre vermutlichen verwandschaftlichen Beziehungen. Beachte *Dromiciops* als Angehörige der Australidelphia und *Caenolestes* als Vertreter der Ameridelphia. Ausführung: Johannes Rauch, OÖ. Landesmuseum.

Abb. 26: Die nordamerikanische Beutelratte (*Didelphis virginiana* = American opossum). Als altertümliches Beuteltier seit der Oberkreide kaum verändert. Foto T. Vezo/Wildlife, OKAPIA Frankfurt/M.



Als zweifellos altertümlichste Schwanzlurche (Urodela) gelten die Riesensalamander (Cryptobranchoidea) Ostasiens (*Andrias japonicus* und *A. davidianus*) und Nordamerikas (*Cryptobranchus alleganiensis*). Riesensalamander waren zur Tertiärzeit in ganz Eurasien und Nordamerika heimisch. Besonders bekannt ist das Ske-

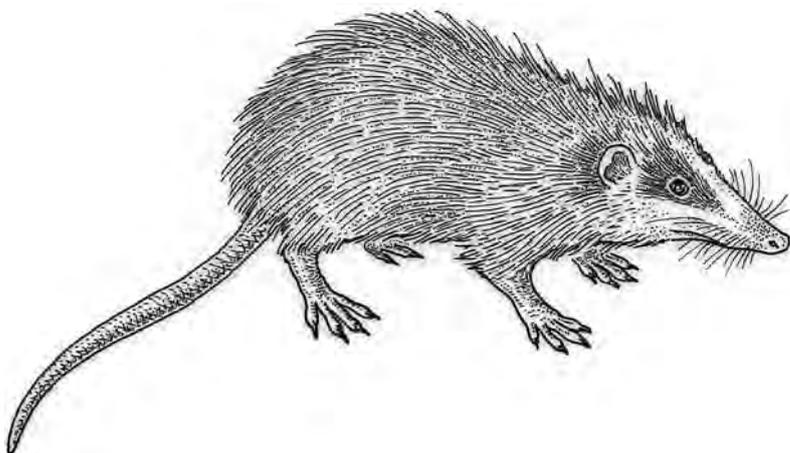


Abb. 27: Der Rattenigel (*Echinosorex gymnura*) Südostasiens als altertümlicher Igel ohne Stacheln und mit einem „Rattenschwanz“. Nach THENIUS 2000.

lett eines Riesensalamanders (*Andrias scheuchzeri*) aus dem Miozän von Öhningen am Bodensee geworden, das im Jahr 1726 durch den Zürcher Arzt und Naturforscher Johann Jakob Scheuchzer ursprünglich als das Skelett eines in der Sintflut ertrunkenen armen Sünders, also eines Menschen, gedeutet wurde. Erst der berühmte Zoologe und Begründer der Wirbeltierpaläontologie, Georges Cuvier, vom Naturhistorischen Museum in Paris, erkannte die wahre Natur dieses Fossilfundes.

Damit zu den Säugetieren (Mammalia), von denen bereits das Schnabeltier erwähnt wurde. Während das Schnabeltier (*Ornithorhynchus anatinus*; s. Abb. 1) als Angehöriger der Prototheria allerdings nicht als „lebendes Fossil“ bezeichnet werden kann, sondern nur als Säugetier mit etlichen bereits genannten altertümlichen Merkmalen neben zahlreichen Besonderheiten, wie „Entenschnabel“ mit Elektrozeporen, Schwimmhäute zwischen den Zehen, Giftstachel bei den männlichen Individuen, Eizahn bei den schlüpfenden Jungtieren, gelten etliche Arten sowohl unter den Beuteltieren als auch unter den Plazentatieren als „lebende Fossilien“.

Wie bereits oben angedeutet, zählen unter den Beuteltieren (Marsupialia) Beutelratten mit der Gattung *Didelphis* unter den Didelphia, ferner die Spitzmausopossums mit *Caenolestes* als als Angehörige der Caenolestia und *Dromiciops* als Vertreter der Microbiotheria zu „lebenden Fossilien“ in der Neuen Welt (Abb. 25). Besonders bemerkenswert ist letztere mit der einzigen rezenten Art *Dromiciops gliroides* (= *australis*) als Chiloe-Beutelratte. Diese nur lokal aus feuchten Nothofagus- und Bambuswäldern der chilenischen und argentinischen Anden bekannte, nächtlich lebende Beutelrattenart ist die einzige, in einem Refugialgebiet Überlebende der in der Tertiärzeit häufigen Microbiotheriiden. Diese waren einst in weiten Teilen Südamerikas verbreitet. Die ältesten Microbiotheriiden sind bereits aus dem Paleozän bekannt. Gewisse Merkmale im Bau des Fußes hat *Dromiciops* mit australischen Beutlern gemeinsam, weshalb die Microbiotheriiden vom US-Paläontologen F.S. SZALAY (1982) auch als Angehörige der sog. Australidelphia bezeichnet werden.

Beutelratten (Didelphidae) sind bereits aus der jüngereren Kreidezeit bekannt (z. B. *Alphadon*, *Eodelphis*) und waren zur Tertiärzeit auch in Eurasien heimisch. Die nordamerikanische Beutelratte (= „American opossum“) *Didelphis virginiana* (Abb. 26) ist ein erdgeschichtlich junger Einwanderer aus Südamerika.

Unter den australischen Beuteltieren ist das Moschusrattenkänguruh (*Hypsiprymnodon moschatus*) aus den Regenwäldern von Queensland in Nordostaustralien das altertümlichste Känguruh überhaupt. Ursprünglich war man sogar im Zweifel ob es sich um einen Klet-

terbeutler (Phalangeridae) oder um ein primitives Känguruh (Macropodidae) handelt. Im Gegensatz zu den übrigen, rein pflanzenfressenden Känguruhs ist es ein Allesfresser ohne entsprechend spezialisierten Magen-Darmtrakt, die Hintergliedmaßen sind nicht so stark verlängert wie bei diesen und außerdem sind noch alle fünf Zehen am Fuß vorhanden (GANSLOBER 1988). Besonderheiten, die zusammen mit dem Reliktorkommen Voraussetzungen für ein „lebendes Fossil“ sind.

Unter den Insektenfressern (Insectivora = Lipotyphla) sind die Haar- oder Rattenigel (z. B. *Echinosorex* = „*Gymnura*“, *Hylomys*) Südasiens als Angehörige der Igelartigen (Erinaceidae) die altertümlichsten Erinaceomorpha und damit als Modelle der einstigen Stammformen der heutigen Stacheligel (z. B. *Erinaceus*, *Hemiechinus*) mit einem kennzeichnenden Stachelkleid samt Einrollreflex mit entsprechender Muskulatur anzusehen (Abb. 27). Es sind meist nachtaktive Urwaldbewohner, deren tertiärzeitliche Verwandte einst auf der gesamten Nordhemisphäre verbreitet waren. Das gegenwärtige Verbreitungsgebiet ist ein Schrumpfbzw. Reliktareal. Die Rattenigel sind nicht nur stachellose Igel mit einem „Rattenschwanz“, sondern auch „lebende Fossilien“.

Von den Nagetieren (Rodentia) sei hier lediglich die „Felsenratte“ (*Laonastes aenigmamus*) aus Laos als Angehörige der seit elf Millionen Jahren für ausgestorben gehaltenen Diatomyiden erwähnt, als Beispiel für den sog. „Lazarus-Effekt“ (JENKINS & al. 2004).

Die Raubtiere (Carnivora) sind gegenwärtig durch verschieden hoch spezialisierte Arten als Landraubtiere (Fissipedia) und Robben (Pinnipedia) vertreten. Altertümliche Formen sind sowohl unter den Arctoidea (mit Marder- und Bärenartigen) als auch unter den Feloida (mit Schleichkatzen, Katzen und Hyänen) bekannt. Unter den Arctoidea sind es innerhalb der sog. Kleinbären (Procyonidae und Ailuridae) die nachtaktiven Katzenfretts, die mit zwei Arten (*Bassariscus astutus* in Nord- und *B. sumichrasti* in Mittelamerika) heimisch sind. Die rezenten Arten unterscheiden sich kaum von jungtertiären Formen (*Bassariscus antiquus*) aus Nordamerika. Sie erinnern im Habitus entfernt zwar an Marder, unterscheiden sich aber von diesen auch durch das eher katzenartige Verhalten. Die Katzenfretts verzehren tierische und pflanzliche Nahrung. Sie sind die ursprünglichste Gattung unter den sonst durchwegs abgeleiteten Kleinbären (z. B. Waschbär, Nasen- und Wickelbär).

Unter den Schleichkatzen (Viverridae und Herpestidae) gelten die Gattungen *Herpestes*, *Nandinia* und *Mungos* als relativ ursprünglichste Formen.

Als Paarhufer (Artiodactyla) zählen zwar die Schweineartigen (Suiformes oder Suina) in vieler Hin-

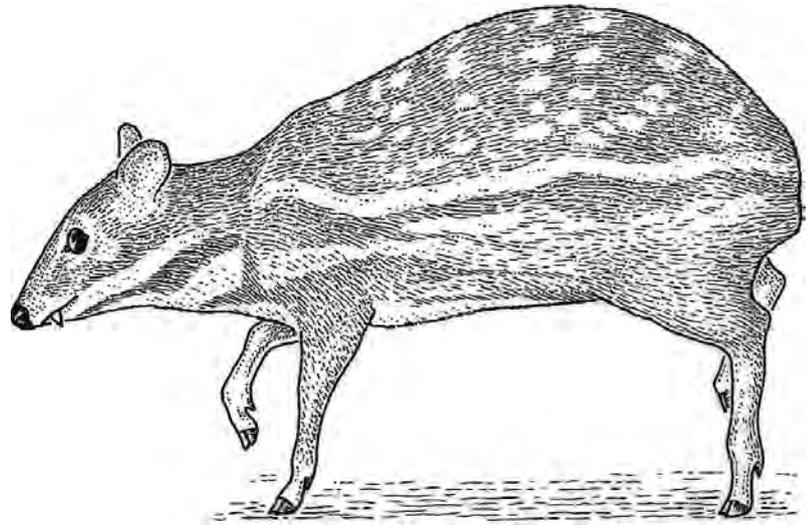


Abb. 28: Das afrikanische Wassermoschustier oder Hirschferkel (*Hyemoschus aquaticus*) als ursprünglichster Angehöriger der geweihlosen Zwergghirsche (Tragulidae) und damit der Wiederkäuer. Skizze L. Leitner. Nach THENIUS 2000.

sicht zu den ursprünglichsten Formen, ohne dass sie als „lebende Fossilien“ bezeichnet werden können. Unter den höchst entwickelten Paarhufern, den Wiederkäuern (Ruminantia) bilden die geweihlosen Zwergghirsche oder Hirschferkel (Tragulidae) richtige Basalformen. Die primitivste Art ist das Wassermoschustier oder Hirschferkel (*Hyemoschus aquaticus*, Abb. 28) aus den afrikanischen Regenwäldern. Nach morphologisch-anatomischen Merkmalen unterscheidet es sich kaum von seinen jungtertiären Vorfahren (*Dorcatherium*) und es vereint Eigenschaften von Schweinen und Wiederkäuern.

Unter den eigentlichen Hirschen (Cervidae) zählen die Muntjaks oder Schopfhirsche (*Muntiacus*, *Megamuntiacus* und *Elaphodus*) Süd- und Südasiens zu den ursprünglichsten geweihtragenden Hirschen. Die Muntjaks sind Gabelhirsche mit langen Rosenstöcken und ähnlich den Zwergghirschen stark verlängerten Oberkieferzähnen bei den männlichen Individuen (Abb. 29). Es sind richtige Buschschlüpfer.

Nun aber zu den Unpaarhufern. Die Einhufer (Equidae) sind zweifellos die spezialisiertesten Unpaarhufer (Perissodactyla) der Gegenwart. Die heutigen Tapire (Tapiridae) zählen hingegen zu den altertümlichen heutigen Formen. Tapirartige waren im Alttertiär durch zahlreiche Arten als Angehörige mehrerer Familien auf der nördlichen Hemisphäre heimisch. Lediglich die Familie der Tapiridae überlebte die Oligo-Miozängrenze mit *Protapirus*, *Tapiravus* und *Tapirus*. Tapire waren im Jungtertiär in Nordamerika und Eurasien noch weit verbreitet. Sie gelangten erst im Pleistozän nach Südamerika. Die rezenten Arten sind auf Mittel- (*Tapirus bairdi*) und Südamerika (*T. terrestris* und *T. pinchaque*) sowie Südostasien (*T. [Acrocodia] indicus*) beschränkt. Das



Abb. 29: Männlicher Muntjak- oder Gabelhirsch (*Muntiacus muntjak*) von Java, Indonesien, als ursprünglichster Vertreter der Hirsche (Cervidae). Beachte lange Rosenstöcke, Gabelgeweih und verlängerten Oberkiefereckzahn. Foto G. Cubitt. OKAPIA Frankfurt/M.

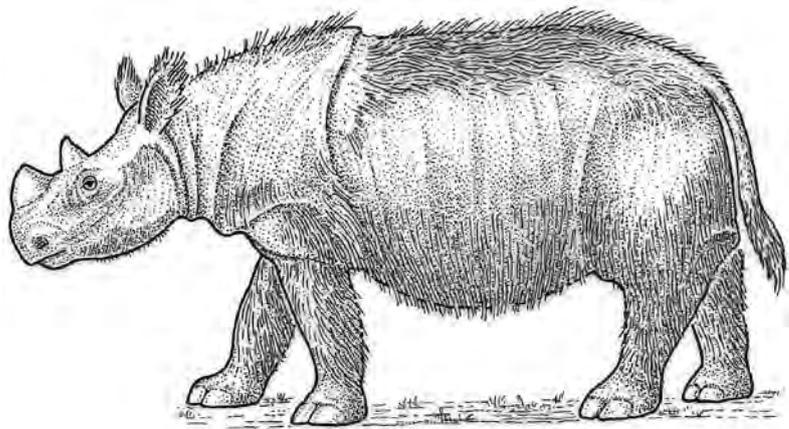


Abb. 30: Das Sumatranashorn (*Dicerorhinus sumatrensis*) als altertümlichste Art unter den rezenten Nashörnern (Rhinocerotidae). Skizze L. Leitner. Nach THENIUS 2000.

heutige Verbreitungsgebiet ist ein typisches disjunktes Schrumpfareal (wenn man von Südamerika absieht). Abgesehen von dem kurzen Rüssel mit den endständigen Nasenöffnungen und einem ausgezeichneten Geruchssinn sowie knorpeligen Kehlsäcken als Ausstülpungen der Ohrtrompete, sind die Tapire tatsächlich die altertümlichsten Unpaarhufer der Gegenwart. Ihre Vorderfüße sind vier-, die Hinterfüße dreizehig. Die niedrigkronigen Backenzähne weisen die Tapire als Blatt- und Zweigäser aus. Der Magen-Darmtrakt ist einfach gebaut und besitzt nur einen kurzen Blinddarm.

Unter den gegenwärtig nur mehr durch fünf Arten vertretenen Nashörnern (Rhinocerotidae) zählt das Sumatranashorn (*Dicerorhinus sumatrensis*) zu den altertümlichsten (Abb. 30). Es ist das einzige Nashorn mit einem dichten Haarkleid und ein Bewohner tropischer Regenwälder Sumatras, Borneos (Kalimantan) und Malaysias. Die Art ist heute in ihrer Verbreitung stark eingeschränkt und vom Aussterben bedroht. *Dicerorhinus* ist seit dem Jung-Oligozän nachgewiesen. Sie zählt damit zur ältesten Gattung unter den heutigen Rhinocerotiden, deren älteste Vorfahren aus der Eozänzeit bekannt sind. Diese waren kleine hornlose, schlankbeinige Formen, die sich nur wenig von den übrigen damaligen Unpaarhufern unterschieden haben. Im Alttertiär existierten auch flusspferdähnliche, plump gebaute Rhinocerotiden (Amyndontiden) sowie richtige Riesenformen (Indricotherien). Zur jüngeren Eiszeit (Jungpleistozän) entwickelte sich mit dem Wohlnashorn (*Coelodonta antiquitatis*) eine echte Kaltsteppenform als Zeitgenosse von Mammut (*Mammuthus primigenius*) und Moschusochse (*Ovibos moschatus*). *Dicerorhinus* war im Miozän nicht nur in Eurasien, sondern auch in Afrika heimisch. Die übrigen Nashörner sind zwar auch alle Überlebende aus dem Jungtertiär, doch nur das Sumatranashorn als altertümlichste Art kann als „lebendes Fossil“ bezeichnet werden.

Zusammenfassung

Nach einer Definition des Begriffes „lebendes Fossil“ an Hand des australischen Lungenfisches *Neoceratodus forsteri* wird ein Überblick über derartige „lebende Fossilien“ unter den Prokaryota (hyperthermophile und methanogene Archaea; Cyanobakterien als Bacteria) und den Eukarya mit den wichtigsten „lebenden Fossilien“, wie etwa *Dipteris conjugata*, *Ginkgo biloba*, *Metasequoia* „*glyptostroboides*“, und *Amborella trichopoda* als Pflanzen, *Nautilus*, *Limulus*, *Triops* und *Lingula* als „Vertebraten“, *Latimeria*, *Neoceratodus*, *Andrias*, *Sphenodon*, *Mekosuchus*, *Didelphis*, *Dromiciops*, *Hypsiprymnodon* und *Echinosorex* als Wirbeltiere, gegeben.

Vermutliche Ursachen für das Überleben derartiger Konservativtypen werden im Text diskutiert und ihre Bedeutung für die Evolutionsbiologie aufgezeigt.

Auf die Wichtigkeit von Fossilfunden und molekularbiologischen Befunden für die Beurteilung des erdgeschichtlichen Alters bzw. der stammesgeschichtlichen Beziehungen wird hingewiesen.

Danksagung

Für den Arbeitsplatz am Institut für Paläontologie der Universität Wien sei deren jeweiligen Vorständen mein verbindlichster Dank ausgesprochen.

Für die Umsetzung des handschriftlichen Manuskriptes in den druckfertigen Text (Diskette) möchte ich Frau Karin Lippert vom og. Institut herzlich danken. Für die oft mühevollen Beschaffung von Literatur sei hier stellvertretend für alle Bibliothekar/innen Herrn Prof. Mag. Dr. Karl Rauscher bestens gedankt.

Für die Anfertigung von Fotos bzw. Zeichnungen bin ich den Herren R. Gold, Institut für Paläontologie, und Herrn Leo Leitner †, einstmals Institut für Geologie der Universität Wien, zu Dank verpflichtet.

Für die Überlassung von Abbildungsvorlagen bzw. für wertvolle Hinweise danke ich folgenden Damen und Herren: Prof. Dr. H. Aspöck, Medizin. Universität Wien, und Prof. Dr. U. Aspöck, Naturhist. Museum Wien; Prof. Dr. B. Blaszkiewicz, Tierpark Berlin-Friedrichsfelde; Prof. Dr. F. Ehrendorfer, Institut für Botanik, Universität Wien; Prof. Dr. D. K. Ferguson, Institut für Paläontologie, Universität Wien; Prof. Dr. G. Grabherr, Institut für Naturschutz und Ökologie, Universität Wien; Prof. Dr. M. Hesse, Institut für Botanik, Universität Wien; Karen Hissmann, JFM-GEOMAR, Kiel; Ass. Prof. Dr. W. Hödl, Institut für Zoologie, Universität Wien; Prof. Dr. H. Löffler, Institut für Zoologie, Universität Wien; Dr. D. Meischner, Institut für Geologie und Paläontologie, Universität Göttingen; Dr. F. Pfeil, München; Prof. Dr. et Mag. G. Rabeder, Institut für Paläontologie, Universität Wien; Prof. Dr. J. Reitner, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Universität Göttingen; Dr. Edith Starmühlner, Wien; Prof. Dr. K. O. Stetter, Universität Regensburg; Dr. G. Viohl, Jura-Museum Eichstätt; Prof. Dr. R. Zetter, Institut für Paläontologie, Universität Wien.

Literatur

ABEL O. (1914): Orimonte und Rudimente. — Mitt. naturw. Ver. Univ. Wien **12**: 79-82.

AGASSIZ L. (1838): Recherches sur les poissons fossiles. Tom **3**, Neuchâtel.

ASPÖCK H. (2003): Kamelhalsfliegen – lebende Fossilien: Eine der Endkreide-Katastrophe entkommene Tiergruppe. — Verh. Westd. Entomol. Tag 2002, Düsseldorf: 1-6.

ANDERSEN L.J. & P.A. SELDEN (1997): Opisthosomal fusion and phylogeny of Paleozoic Xiphosura. — Lethaia **30**: 19-31.

BALONET J.G. & E. BUFFETAUT (1987): *Mekosuchus inexpectatus* u.g.n.sp. Crocodilien nouveau de l'holocène de Nouvelle Calédonie. — C.R. Acad. Sci. Paris **2** (14): 853-856.

BORSCH T. & al. (2005): Towards understanding basal angiosperm diversification. — Nova Acta Leopold. N.F. **92** (342): 85-110.

CARROLL R.L. (1985): A pleurosaure from the Lower Jurassic and the taxonomic position of Sphenodontida. — Palaeontographica **A 189**: 1-28.

DARWIN Ch. (1859): On the origin of species by means of natural selection. — Murray, London: ix + 1-502.

EHRENDORFER F. (1998): Strasburger Lehrbuch der Botanik. — Stuttgart (G. Fischer).

FOREY P.L. (1998): History of the coelacanth fishes. — Chapman & Hall, London: xiii + 1-419.

FRICKE H. (1988): Coelacanths. The fish that time forgot. — National Geogr. Magaz. **173**: 824-838.

FRISCH W. & M. MESCHÉDE (2005): Plattentektonik. Kontinentverschiebung und Gebirgsbildung. — Wiss. Buchges., Darmstadt: 1-196.

FUKAREK F. (1992): Pteridophyta. — Urania Pflanzenreich **1**: 78-244.

FUKAREK F., SCHULTZE-MOTEL J. & M. SIEGEL (1992): Moose – Farne – Nacktsamer. — Urania Pflanzenreich, **1**: 1-390.

GANSLOBER U. (1988): Rattenkänguruhs. — In: Grzimeks Enzyklopädie Säugetiere, Vol. **1**. Kindler, München: 355-359.

HAFFER J. (1982): General aspects of the refuge theory. — In: PRANCE G.T. (Ed.), Biological diversification in the tropics. Columbia-Univ., New York: 6-24.

HESE M. (2001): Pollen characters of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae): A reinvestigation. — Intern. J. Plant Sci.: 201-208.

HÖDL W. & al. (1996): Urzeitkrebse Österreichs. Lebende Fossilien in kurzlebigen Gewässern. — Stapfia **42**: 1-169.

HORN M. (2005): Lebende mikrobielle Fossilien – wie Bakterien gelernt haben, den Menschen zu infizieren. — Vortrag Zool.-Botan. Ges. Österr., 15.06.05.

JENKINS P.D., KILPATRICK C.W., ROBINSON M.F. & R.J. TIMMINS (2004): Morphological and molecular investigations of a new family, genus and species of rodent (Mammalia: Rodentia: Hystricognatha) from Lao PDR. — System. & Biodivers. **2**: 419-454.

KAPPLER A. (2006): Bildung eisenhaltiger Gesteinsformationen durch Bakterien im Präkambrium. — Naturw. Rdsch. **59** (2): 93-94.

KELBER K.-P. (1999): *Triops cancriformis* (Crustacea, Notostraca): Ein bemerkenswertes Fossil aus der Trias Mitteleuropas. — In: HAUSCHKE N. & V. WILDE (Hrsg.), Trias. Eine ganz andere Welt. Mitteleuropa im frühen Erdmittelalter. Verlag Dr. F. Pfeil, München: 383-394.

KIMURA M. (1968): Evolutionary rate at the molecular level. — Nature **217**: 624-626.

KNOOP V. (2005): Mitochondrial insights for land plant phylogeny and a comparative case study in ferns. — Nova Acta Leopold. N.F. **92**: (342).

KOWALLIK K.V. (1997): Chloroplasten – Evolution eines Endosymbionten. — Schr. Ver. Verbr. naturw. Kenntn. **135/136**, Wien.

KREFFT G. (1870): Description of a giant amphibian allied to the genus *Lepidosiren* from the Wide Bay district, Queensland. — Proc. Zool. Soc. London **1870**: 221-224.

KULL U. (2000): Neue Erkenntnisse zur Evolution der Pflanzen. — Naturw. Rdsch **53** (9): 464-466.

LEHMANN U. (2003): Paläontologisches Wörterbuch. 5. Aufl. — Spektrum, Heidelberg: 1-325.

- LEPAGE B.A., WILLIAMS C.J. & H. YANG (Eds) (2005): The Geobiology and Ecology of Metasequoia. — Topics in Geobiology **22**: xvii + 1-434.
- LEPAGE B.A., YANG H. & M. MATSUMOTO (2005): The evolution and biogeographic history of Metasequoia. — In: LEPAGE B.A., WILLIAMS C.J. & H. YANG (Ed.), The geobiology and Ecology of Metasequoia. Topics in Geobiology **22** Springer, Dordrecht: 3-114.
- LEWIN R. (1998): Die molekulare Uhr der Evolution. Gene und Stammbäume. — Spektrum Akad. Verlag, Heidelberg: viii + 1-243.
- LOBOS G., CHARRIER A., CARRASCO G. & R.E. PALMA (2005): Presence of *Dromiciops gliroides* (Microbiotheria: Microbiotheriidae) in the deciduous forests of Central Chile. — Mammalian Biol. (Z. f. Säugetierkunde) **70**: 376-380.
- MICKOLEIT G. (2004): Phylogenetische Systematik der Wirbeltiere. — F. Pfeil-Verlag, München: 1-671.
- SAUNDERS W.B. & N.H. LANDMAN (Ed.) (1987): *Nautilus*. The Biology and Paleobiology of a living fossil. — Topics in Geobiology **6**: xxiii + 1-632.
- SCHMETTERER G. (2002): Die Bedeutung der Cyanobakterien in unserer Umwelt. — Zool.-Botan. Ges. Österr. Vortrag, 24.04.2002, Wien.
- SCHNECKENBERGER S. (1991): Neukaledonien – Pflanzenwelt einer Pazifik-Insel. — Palmengarten, Frankfurt/M., Sd.-Heft **16**: 1-78.
- SCHULTZE H.-P. (2004): Evolution der Actinopterygii und der Sarcopterygii: Zur Frage der Schwestergruppe der Tetrapoda. — Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin N.F. **43**: 175-199.
- SCHULTZE H.-P. (2004b): Sarcopterygii, Fleischflosser. 1. Dipnoi, Lungenfische. — In: WESTHEIDE W. & R. RIEGER (Hrsg.), Spezielle Zoologie – Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere. Elsevier GmbH., München: 288-295.
- STETTER K.O. (2003): Feuerzwerge – Zeugen der Urzeit. — Verh. Ges. Dtsch. Naturf. Ärzte, **122**: 119-129.
- STORCH V., WELSCH U. & M. WINK (2001): Evolutionsbiologie. — Springer, Berlin: xv + 1-449.
- SZALAY F.S. (1982): A new appraisal of marsupial phylogeny and classification. — In: ARCHER M. (Ed.), Carnivorous Marsupials. Roy. Zool. Soc. New South Wales: 621-640.
- THAUER R. (2003): Methanogene Archaea: Vom Treibhauseffekt zum Feuerdrachen. — Verh. Ges. dtsch. Naturf. Ärzte **122**: 131-135.
- THENIUS E. (1984): Die Plattentektonik und ihre Bedeutung für die Geo- und Biowissenschaften. — Verh. naturw. Ver. Hamburg N.F. **27**: 5-42.
- THENIUS E. (2000): Lebende Fossilien. Oldtimer der Tier- und Pflanzenwelt. Zeugen der Vorzeit. 2. Aufl. — Verlag Dr. F. Pfeil, München: 1-228.
- WARD P.D. (1984): Is Nautilus a living fossil? — In: ELDREDGE N. & S.M. STANLEY (Ed.), Living fossils. Springer, New York: 247-256.
- WARD P.D. (1987): The natural history of *Nautilus*. — Allen & Unwin, Boston: xiv + 1-267.
- WARD P.D. & W.B. SAUNDERS (1997): *Allonautilus*: a new genus of living nautiloid cephalopod an its bearing on phylogeny of the Nautilida. — J. Paleont. **71**: 1054-1064.
- WEINBERG S. (1999): Der Quastenflosser. — Argon Verlag, Berlin: 1-271.
- WHITESIDE D.J. (1986): The head skeleton of the Rhaetian sphenodontid *Diphyodontosaurus avonensis* gen. et sp. nov. and the modernising of a living fossil. — Philos. Trans. Roy. Soc. (B) **312**: 379-430.
- WOESE C.R. & G.J. OLSEN (1986): Archaeobacterial phylogeny: Perspectives on the Ur kingdoms. — System. Applic. Microbiol. **7**: 161-177.
- WOESE C.R., KANDLER O. & M.L. WHEELIS (1990): Towards a natural system of organisms. Proposal for the domains Archaea, Bacteria and Eucarya. — Proc. Nation. Acad. Sci. USA **87**: 4576-4579.
- ZUCKERKANDL E. & L. PAULING (1962): Molecular disease, evolution, and genetic heterogeneity. — In: KASHA M. & B. PULLMAN (eds.): Horizons in Biochemistry. New York (Acad. Press): 189-225.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. Erich THENIUS
 Institut für Paläontologie der Universität
 Geozentrum
 Althanstrasse 14
 1090 Wien
 Austria

Massensterben und Impaktereignisse in der Erdgeschichte: Ein kurzer Überblick

Ch. KOEBERL

Abstract: Impacts of asteroids and comets represent the most energetic and spectacular geologic process currently known. The study of impact craters on Earth and on the Moon, as well as astronomical investigations of the orbits of asteroids and other solar system bodies, have allowed the determination of the cratering rate for Earth (how many craters of which size form). The present publication gives a description of impact craters on the Earth and elsewhere in the solar system, the nature and origin of the impacting bodies (asteroids and comets), and a short summary on how impact craters can be recognized (mainly on the basis of shock metamorphic effects in rocks and minerals, and/or the search for remnants of the extraterrestrial body that are mixed in with the terrestrial target rocks). The physical effects of large-scale impact events are severe, ranging from burning due to the expanding fireball, seismic effects, possible tsunamis, and ejection and deposition of large amounts of rock and dust from the impact site. In very large events, these effects are global. An example of an impact event that had global implication is the formation of the about 200-km-diameter Chicxulub impact structure in Mexico, 65 million years ago, at the end of the Cretaceous. This event led to a severe mass extinction, in which more than half of all of the then living species (fauna and flora) became extinct. Despite the well-documented link between the impact and the mass extinction in this case, there is – so far – no clear link between other mass extinctions (e.g., the end-Permian or end-Triassic extinctions) and impact events. Nevertheless, the importance of impact events of the geological and biological evolution of the Earth is undeniable.

Key words: Impacts, mass extinctions, craters, Cretaceous-Tertiary boundary.

Impaktereignisse im Sonnensystem und auf der Erde

Obwohl „Krater“ auf verschiedenen Himmelskörpern (vor allem auf dem Erdmond) seit der Erfindung des Fernrohres und den darauf folgenden Untersuchungen durch GALILEI (1610) und Nachfolger bekannt waren, gab es verschiedene Hypothesen zur Erklärung der Bildung dieser Strukturen. Die bis in das 20. Jahrhundert vorherrschende Meinung war, dass praktisch alle Mondkrater durch Vulkanismus gebildet wurden. Weiters wurde bis vor nur wenigen Jahren die Untersuchung von Meteoritenkratern als ein Thema für die Astronomie, und nicht für die Erdwissenschaften, angesehen. Die Vorgänge, die die Gestalt unserer Erde bestimmten, wurden als langsame und endogene Prozesse gesehen, in der Tradition von James Hutton und Charles Lyell. Bekannte Impaktstrukturen, wie etwa das Nördlinger Ries in Süddeutschland, oder der Meteor Crater in Arizona, wurden als Ausnahmen betrachtet. Bis zur Mitte unseres Jahrhunderts noch waren viele Geologen – dem Beispiel von Lyell folgend – der Meinung, Einschlagskrater gäbe es auf der Erde nicht wirklich, denn die Entstehung eines solchen Kraters wurde ja von Menschen bisher noch beobachtet. In dieser Ar-

beit, die Überblicksarbeiten von KOEBERL (1998a, 2007) folgt, wird ein Überblick über die Entstehung, Erkennung, und geologische und biologische Bedeutung von Einschlagskratern gegeben, besonders im Hinblick auf die bekannten Massensterben in der Erdgeschichte.

Erst seit etwa 1980 hat die Diskussion von Meteoriteneinschlägen und deren geologischer Bedeutung auch Eingang in den „geologischen Alltag“ gefunden. Dies war vor allem die Folge von Untersuchungen der Gesteine an der Kreide-Tertiär-Grenze, wobei aus chemischen Anomalien auf ein gigantisches Einschlagsereignis vor 65 Millionen Jahren geschlossen wurde, das mit dem schon lange bekannten Aussterben der Dinosaurier und anderer Lebewesen in Verbindung gebracht wurde. Bei diesem Einschlagsereignis wurde der erst 1991 entdeckte – knapp 200 km durchmessende – Chicxulub-Krater in Mexiko gebildet, und die mit diesem Impaktereignis verbundenen Umweltkatastrophen markieren das Ende der Kreidezeit und führten zum Aussterben einer Vielzahl von Lebewesen auf der Erde (siehe unten).

Durch genaue geologische, geophysikalische, mineralogische, geochemische, und petrologische Untersu-

chungen wurden mittlerweile über 170 Impaktkrater auf der Erde bestätigt (für den aktuellen Stand siehe Earth Impact Database, 2007). Während der letzten zwei oder drei Jahrzehnte ist die Planetologie außerdem zu der Erkenntnis gelangt, dass Einschlagsereignisse während der Entwicklung unseres Sonnensystems viel wichtiger waren, als früher angenommen. Impakte waren schon von Anbeginn an wichtig: die Planeten wurden durch Zusammenstöße kleiner Körper, der sogenannten Planetesimale, gebildet. Und die momentan am besten mit den Beobachtungen übereinstimmende Hypothese der Entstehung unseres Erdmondes besagt, dass vor etwa 4,45-4,50 Milliarden Jahren ein etwa Mars-großer Körper mit der Protoerde kollidierte, und aus den Überresten dieser Katastrophe entstand der Mond. Die Oberflächen aller Planeten, Satelliten, Kleinplaneten (etc.), die eine feste Oberfläche besitzen, sind von Einschlagskratern übersät. Das größte bekannte Einschlagsbecken im gesamten Sonnensystem ist auf dem Erdmond: das sogenannte Südpol-Aitken Basin umfaßt die gesamte Südpolgegend des Erdmondes, hat einen Durchmesser von knapp 2500 Kilometern und eine maximale Tiefe von 18 Kilometern. Impaktkrater gibt es im gesamten Sonnensystem. Mars hat zwar auch Rift-Systeme und Vulkane, aber seine Oberfläche ist doch von Impaktkratern dominiert. Auch der Merkur, der innerste Planet im Sonnensystem, ist mit Impaktkratern übersät. Und so setzt sich diese Beobachtung im ganzen Sonnensystem fort: Einschlagskrater sind meist die dominante Oberflächenformation.

Ein besonders schönes Beispiel bietet die Oberfläche unseres Erdmondes, die vollkommen von Kratern bedeckt ist. Durch die Untersuchung der Häufigkeit und Verteilung von Einschlagskratern auf dem Erdmond kann man die Impakthäufigkeit im inneren Sonnensystem (also in Erdnähe) bestimmen. Der Mond hat keine Atmosphäre und ist auch nicht (mehr) geologisch aktiv, so dass seine Oberfläche alle Einschlagsereignisse, die über mehrere Milliarden Jahre erfolgt sind, aufgezeichnet hat. Auf Grund ihrer größeren Anziehungskraft wurde die Erde im Laufe der Jahrtausende von einer noch größeren Zahl an kosmischen Projektilen getroffen als der Mond. Die Oberfläche der Erde sollte also mit Einschlagskratern bedeckt sein (vor allem im Vergleich mit der Mondoberfläche). Die Erklärung, warum man auf der Erdoberfläche eher selten Einschlagskrater sieht, hängt mit aktiven geologischen Vorgängen, wie etwa Erosion, Subduktion, Sedimentation, Vulkanismus, etc., zusammen. Dadurch werden Einschlagskrater auf der Erdoberfläche entweder abgetragen und zerstört, oder durch spätere Gesteinsbildungen verdeckt.

Aus astronomischen Untersuchungen, sowie aus geochronologischen Untersuchungen der bekannten Meteoritenkrater, kann die Frequenz der Einschläge von

kosmischen Körpern untersucht werden (siehe dazu auch unten, und CHAPMAN & MORRISON 1994). Daraus findet man etwa, dass Körper mit etwa 1 km Durchmesser, die Krater von etwa 20-40 km Durchmesser schlagen (wie zum Beispiel das Nördlinger Ries), etwa einmal pro Million Jahre auf der Erde auftreffen. Kleine Einschläge (Krater mit etwa 1 km Durchmesser, wie z. B. der Meteor Crater in Arizona) sind wesentlich häufiger – einmal pro etwa 10,000 Jahre. Wirklich große Einschläge, die zur Bildung von Kratern im Bereich von mehr als 100 km Durchmesser führen, sind seltener und treten wahrscheinlich etwa einmal in 50-100 Millionen Jahren auf. Solche gigantischen Einschlagsereignisse sind es dann auch, die zu globalen Katastrophen – und möglicherweise zu Massensterben – führen können.

Wie erkennt man Einschlagskrater?

Zur detaillierten Erklärung der Erscheinungsformen von Einschlagskratern und ihrer Charakteristika muss auf die Fachliteratur verwiesen werden (z. B. MELOSH 1989; FRENCH 1998; KOEBERL 1998b, 2002). Hier soll nur eine kurze Zusammenfassung zu diesem Thema gegeben werden. Morphologisch gesehen unterscheidet man auf Grund der unterschiedlichen Durchmesser und Strukturen zwei grundsätzlich unterschiedliche Formen von Einschlagskratern: die einfachen und die komplexen Krater (z. B. MELOSH 1989). Auf der Erde sind alle Krater, die kleiner als etwa 2 km im Durchmesser sind, einfache, schüsselförmige Krater; alle anderen Krater sind komplexe Krater, die einen Zentralberg oder ein zentrales Ringsystem aufweisen. Diese beiden wesentlichen Kraterarten sind auch in der Abb. 1 im Querschnitt gezeigt. In Abb. 2 sind dann einige Beispiele relativ junger schüsselförmiger Krater auf der Erdoberfläche zu sehen, z. B. der Meteor Crater in Arizona, der Tswaing Krater in Südafrika, oder Lonar in Indien. Diese Strukturen werden als „einfache Krater“ bezeichnet. Abb. 2 zeigt auch komplizierter aufgebaute Krater mit einem Zentralberg, beziehungsweise einer Gruppe von Bergen oder Hügeln, die das Ergebnis von Kollaps und späterer partieller Erosion eines Zentralbergs sind. Diese Strukturen werden als „komplexe Krater“ bezeichnet.

Einfache Krater haben eine etwas andere Morphologie als komplexe Krater – sie sind wesentlich tiefer im Verhältnis zu ihrem Durchmesser als komplexe Krater. In beiden Fällen ist der Kraterboden mit Brekzien und Impaktschmelzen bedeckt; dieses Material ist bei der Kraterbildung wieder in den Krater zurückgefallen. Unter der „Brekzienlinse“ befindet sich dann durch den Einschlag zerrüttetes und zerbrochenes Gestein, das allerdings seinen ursprünglichen Ort nicht verlassen hat. Ein weiterer Teil des ausgeworfenen Materials (Ejekta) ist um den Krater verteilt – je näher am Kraterrand, desto dicker ist diese Auswurfdecke. Im Zentrum von

komplexen Kratern findet man meist einen Zentralberg oder eine Ringstruktur aus Hügeln. Diese zentralen Strukturen sind aus Gesteinen aufgebaut, die nicht von oberflächennahen, sondern von tieferen Gesteinsformationen stammen. Darin hat man ein gutes Unterscheidungsmerkmal zwischen Vulkan- und Einschlagskratern: bei komplexen Impaktkratern findet man im Zentrum Gesteine, die aus größerer Tiefe stammen. Komplexe Krater besitzen deutlich mehr Schmelzgestein (bis zu etwa 5 % des gesamten Kratervolumens), das in Form von großen Schmelzkörpern, Linsen, Schichten oder Gängen auftreten kann. Bei sehr stark durch Erosion zerstörten Kratern ist der Zentralberg oft der einzige Teil des Kraters, der noch übrig ist, wenn der Rest schon bis auf den unteren Teil des mit Brekzien gefüllten Kratergrabens abgetragen ist.

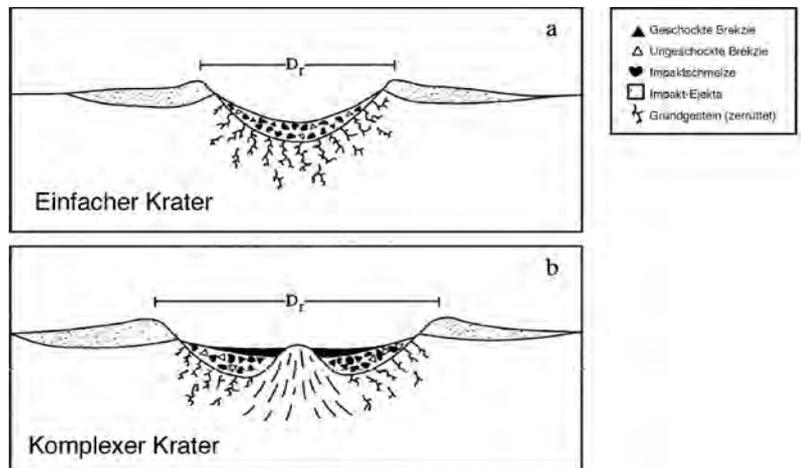


Abb. 1: Schematischer Querschnitt durch einfache und komplexe Einschlagskrater.

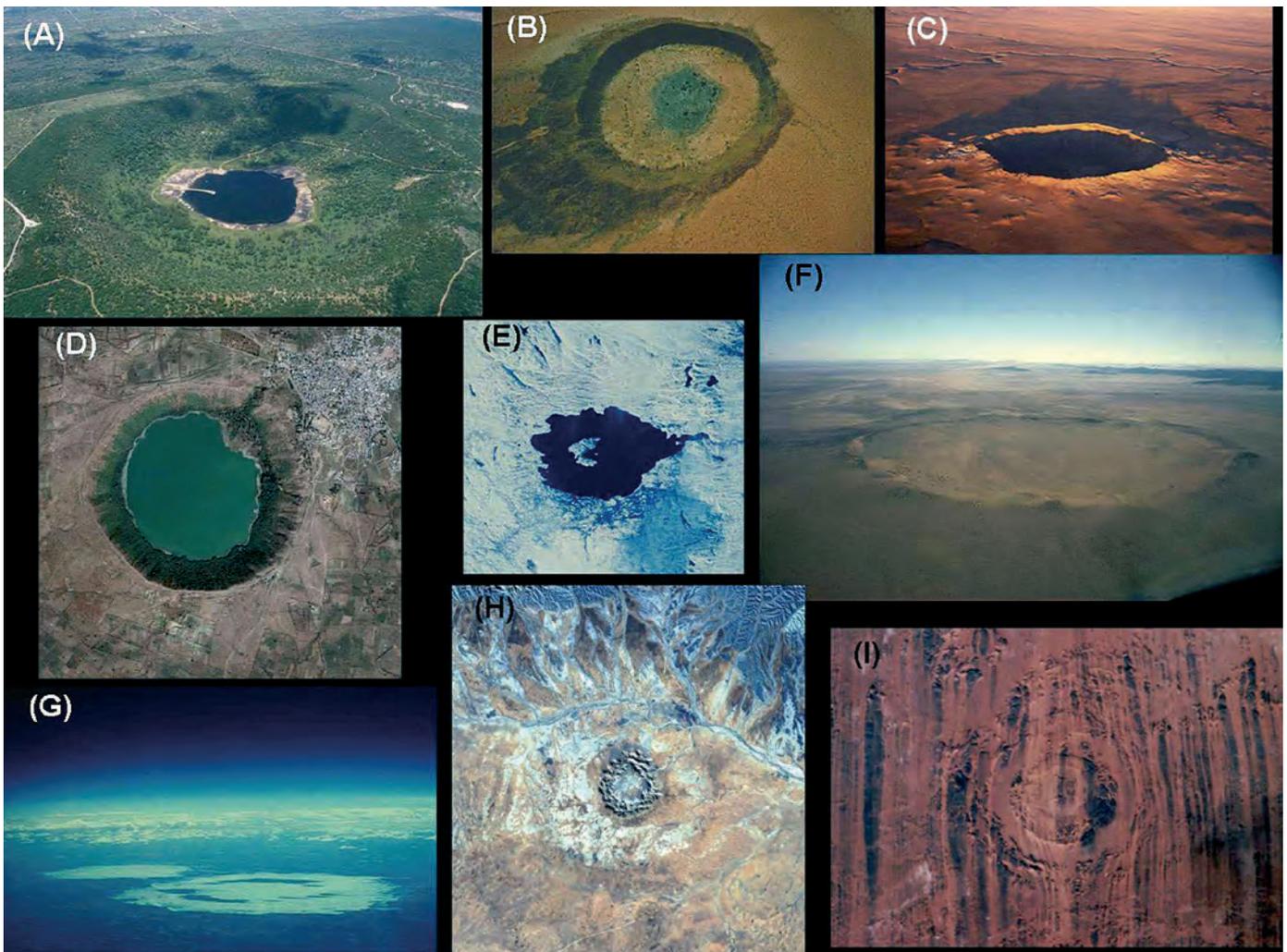


Abb. 2: Beispiele von einfachen und komplexen Impaktkratern auf der Erde. Die Krater in der oberen Reihe, und jener in der Mitte rechts, sind einfache Krater, die anderen sind komplexe Krater. Jeweils von links nach rechts; Oben: (A) Tswaing (Saltpan)-Krater in Südafrika (1.2 km Durchmesser, 250,000 Jahre alt); (B) Wolfe Creek Krater in Australien (1 km Durchmesser, 1 Million Jahre alt); (C) Meteor Krater in Arizona, USA (1.2 km Durchmesser, 50,000 Jahre alt); Mitte: (D) Lonar Krater, Indien (1.8 km Durchmesser, Alter ca. 50,000 Jahre), (E) Mistastin Krater in Kanada (28 km Durchmesser, Alter ca. 38 Millionen Jahre), (F) Roter Kamm Krater in Namibien (2.5 km Durchmesser, Alter ca. 4 Millionen Jahre); Unten: (G) Clearwater-Doppelkrater in Kanada (24 und 32 km Durchmesser, Alter ca. 250 Millionen Jahre); (H) Gosses Bluff Krater in Australien (24 km Durchmesser, Alter 143 Millionen Jahre), und (I) Aorounga Krater im Tschad (18 km Durchmesser, Alter unbekannt aber jünger als ca. 300 Millionen Jahre).



Abb. 3: Typischer Suevit vom Bosumtwi-Krater in Ghana (Westafrika). Das Stück ist etwa 25 cm breit. Suevit ist eine glasführende polymikte Brekzie, dominiert von Kristallingesteinen, die einer sehr hohen Temperatur ausgesetzt war (daher die Schmelzeinschlüsse). In dem Bild sind Schmelzeinschlüsse (Glas) markiert; es handelt sich um die helleren blasenreichen Einschlüsse.

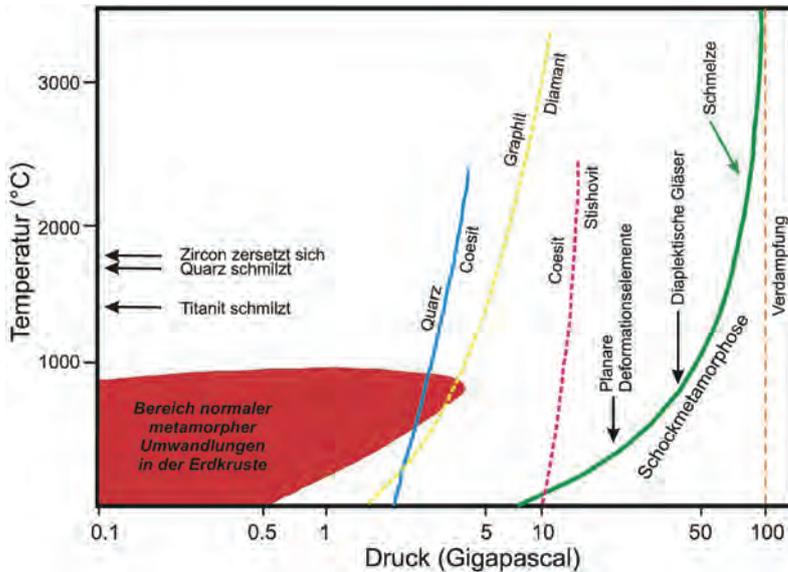


Abb. 4: Druck und Temperaturdiagramm für Gesteine, die einem Einschlagsereignis ausgesetzt sind. Der Druck, der bei so einem Ereignis in Form einer Schockwelle in den Boden läuft und zu irreversiblen Änderungen in der Kristallstruktur der Gesteine, sowie zum Aufschmelzen und Verdampfen der Gesteine führt, ist um mehrere Größenordnungen höher als der höchste Druck, der bei endogenen Prozessen (z. B. Vulkaneruptionen) entstehen kann.

Für Geologen stellt sich die Frage, wie man man nachweisen kann, ob eine bestimmte geologische Struktur durch einen Einschlag entstanden ist. Luftbilder und Satellitenaufnahmen sind zur Enddiagnose ungeeignet (KOEBERL 2004). Geophysikalische Beobachtungen können wertvolle Hinweise liefern (z. B. PILKINGTON & GRIEVE 1992), aber die Bestätigung erfolgt durch petrographische und mineralogische, sowie geochemische Untersuchungen an Gesteinsproben der jeweiligen Struktur. Die geochemische Untersuchung von Impakt-

produkten – wie zum Beispiel Impaktgläser, Impakt-schmelze und andere Impakt-Brekzien – kann Hinweise auf die Entstehungsgeschichte sowie auf das Alter der jeweiligen Meteoritenkrater geben. Anreicherungen an Elementen, die in Meteoriten häufig vorkommen (wie zum Beispiel die Platinmetalle), können gute Hinweise auf die Impaktentstehung einer Struktur geben (siehe KOEBERL 1998b 2002). Besonders wichtig für die Bestimmung der Impaktnatur eines Kraters sind Impaktbrekzien (siehe FRENCH 1998). Durch die hohe Impaktenergie beim Einschlag wird eine Schockwelle gebildet, die durch das Gestein läuft und zu unumkehrbaren Änderungen der Kristallstruktur der gesteinsbildenden Minerale führt. Die Schockwellen laufen sowohl in das Target, als auch in das Projektil, hinein. Die enorm hohen Drücke, die mit den Schockwellen verbunden sind, übersteigen bei weitem die Materialstärke der Gesteine, die bei der Entlastung nach der Kompression schlagartig aufschmelzen oder verdampfen. Die dabei auftretenden Drücke sind im Bereich von Megabar (Millionen Bar, also millionenmal höhere Drücke als der Luftdruck auf der Erdoberfläche).

Bei diesen Prozessen werden die Gesteine sowohl lokal and also im weiteren Umfeld zerrüttet – es entsteht eine sogenannte Brekzie. Im konkreten Fall spricht man von Impakt-Brekzien, wobei hier verschiedene Typen unterschieden werden. Oft werden Gesteine zerbrochen und während Kraterbildung viele Kilometer am Boden oder durch die Luft bewegt, wobei dann verschiedene Gesteinstypen zusammengemischt und zementiert werden; das Resultat nennt man eine polymikte Brekzie. Wenn eine solche Brekzie Überreste von geschmolzenem Gestein enthält (da der Druck und die Temperatur so hoch waren, dass Targetgestein aufgeschmolzen wurde), nennt man ein solches Gestein einen „Suevit“ (nach dem lateinischen Namen für die Region Schwaben in Süddeutschland, wo die Typenformation für diese Brekzienart im Nördlinger Ries auftritt). Ein Beispiel eines Suevites – mit Glaseinschlüssen – ist in Abb. 3 gezeigt. Die Temperatur, der einige Komponenten dieses Gesteins ausgesetzt waren, betrug bis zu 2000 °C.

Bei Einschlagsereignissen kommt es also innerhalb kürzester Zeiträume zu sehr hohen Drücken und Temperaturen, die um Größenordnungen höher sind als jene, die bei normalen endogenen (internen) geologischen Prozessen, wie zum Beispiel Metamorphose, Gebirgsbildung, oder Vulkanausbrüchen, auftreten – siehe Abb. 4. Dabei kommt es zu unumkehrbaren Veränderungen in den Gesteinen und Mineralen des Gesteins, in das der Impakt erfolgt. Insbesondere die Kristallstruktur der Minerale wird durch die hohen Drücke gestört. Es kann auch zur Bildung von Hochdruckphasen einiger Minerale (z. B. Coesit aus Quarz, oder Stishovit aus Coesit,

oder Diamant aus Graphit) kommen. Kristallographische Veränderungen, die typisch für die Schock-Metamorphose (auch „Stoßwellenmetamorphose“ genannt) sind, werden als „planare Deformationsstrukturen“ (PDF) bezeichnet (siehe STÖFFLER & LANGENHORST 1994; FRENCH 1998). Diese sind auf Änderungen im Kristallgitter von Mineralen (zum Beispiel Quarz oder Feldspat) zurückzuführen, die nur mit dem Mikroskop gesehen werden können. Dabei handelt es sich um regelmäßige, parallele und generell zueinander im gleichen Abstand stehende, extrem gerade (planare) Lamellen, die einen Quarzkristall durchziehen (daher auch der oft informell verwendete Begriff „Schocklamellen“). Diese Lamellen sind sehr dünn (ca. 1 µm), parallel und regelmäßig, und treten in Form von einem oder mehreren einander schneidenden Systemen mit genau definierten kristallographischen Orientierungen auf. Ein Beispiel für eine Mikroskopaufnahme eines geschockten Quarzkristalls ist in Abb. 5 gezeigt. Die Form und Art der planaren Deformationsstrukturen ist charakteristisch und kommt in dieser Art in der Natur ausschließlich in Gesteinen von Einschlagskratern vor. Das Vorhandensein solcher Schockstrukturen ist daher ein eindeutiger Beweis für die Impaktentstehung eines Kraters. Außerdem ist es möglich, außer den petrographischen Kriterien zur Krateridentifikation auch geochemische Charakteristika, nämlich die Anreicherung typischer extraterrestrischer Elemente in Impakt-Brekzien, vor allem in Impaktschmelzgestein, heranzuziehen (KOEBERL 1998b; siehe auch unten – Kreide-Tertiär-Grenze).

Die Bestätigung einer geologisch interessanten und auffälligen Struktur als Impaktkrater bedarf also relativ langwieriger und oft auch technisch aufwendiger geologischer, geophysikalischer, petrographischer und geochemischer Untersuchungen. Im Zeitalter der einfach zu beschaffenden Satellitenbilder wird oft und unkritisch eine annähernd kreisähnliche Struktur unbekannter (oder nicht nachgeprüfter) geologischer Natur als Impaktkrater bezeichnet. Einfache, sogar wellige Linien in Quarzkristallen werden als Schocklamellen bezeichnet, und chemische Anomalien – aus dem Zusammenhang gerissen – werden als Beweis für eine Impaktnatur zitiert. Leider häufen sich solche oberflächlichen Untersuchungen in der jüngeren Vergangenheit.

Häufigkeit der Einschlagsereignisse auf der Erde

Die Häufigkeit, mit der Krater auf der Erde gebildet werden, ist von großer Bedeutung für die Gefahren- und Auswirkungsabschätzung (siehe auch GEHRELS 1994, und ATKINSON et al. 2000). Als einschlagende Körper kommen im inneren Sonnensystem zwei verschiedene Quellen in Frage: die Asteroiden (Kleinplaneten) und

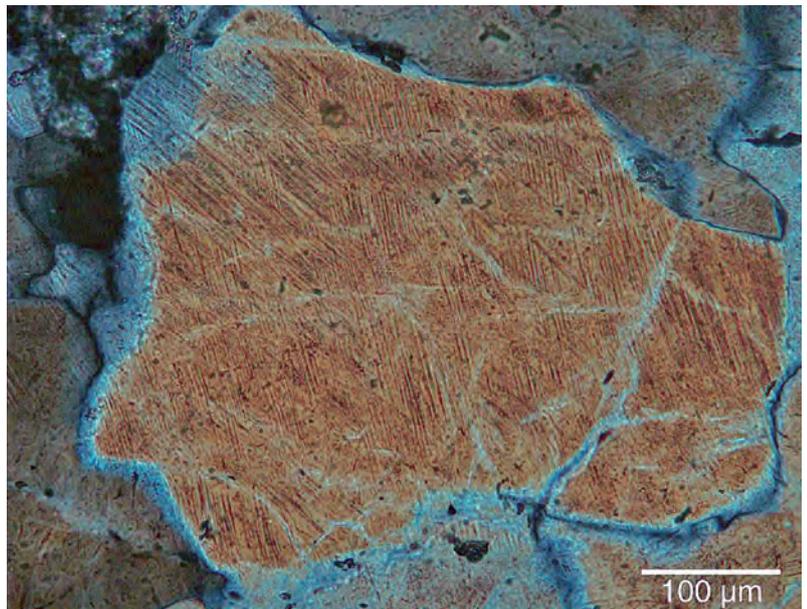


Abb. 5: Geschockter Quarzkristall im optischen Mikroskop. Besonders deutlich sind die sogenannten planaren Deformationselemente („Schocklamellen“) zu sehen, die planar (gerade) sind, den ganzen Kristall durchsetzen, parallel zueinander sind, und in mehr als einer Orientierung (mehr als ein „Set“) vorkommen. Das Bild zeigt einen Quarzkristall aus den suevitischen Brekzien in Kern LB-08A im Zentrum des Bosumtwi-Kraters in Ghana (Photo: L. Ferriere, Univ. Wien).

die Kometen. Kleinplaneten ziehen hauptsächlich zwischen Mars und Jupiter um die Sonne. Es handelt sich um Steinbrocken von bis zu 1000 km Durchmesser, von denen einige auch einen metallischen Kern besitzen (der bei Zusammenstößen freigesetzt werden kann). Heute kennt man von etwa 15.000 Kleinplaneten relativ genaue Bahnen. Mit der Erde und anderen Körpern im inneren Sonnensystem kollidieren können allerdings nur Kleinplaneten, die sich nicht auf „normalen“ Bahnen im Asteroidengürtel bewegen, sondern lediglich jene, die sich auf exzentrischen Bahnen befinden, die sie in Erdnähe bringen oder die sogar die Erdbahn kreuzen. Diese Objekte werden im Englischen als „Near-Earth Objects“, erdnahe Objekte, bezeichnet. Die Abkürzung NEOs ist mittlerweile auch international gebräuchlich. Die Bahnen der Kleinplaneten sind nicht für längere Zeit stabil. Auf Grund der Wechselwirkung mit der Anziehungskraft der Planeten ändern sich die Bahnelemente relativ rasch.

Dies bedeutet, dass die Verweilzeit der Asteroiden in den erdbahnkreuzenden Bahnen relativ kurz ist. Einige wenige Millionen Jahre sind zwar für Menschen eine lange Zeit, aber im Rahmen geologischer und astronomischer Zeitskalen sehr kurz, verglichen mit dem Alter des Planetensystems. Die NEOs müssen daher ständig nachgeliefert werden. Eine gute Quelle stellt der Asteroidengürtel zwischen Mars und Jupiter dar. Durch ständige Störungen der Bahnen untereinander und durch die großen Planeten, sowie durch Zusammenstöße un-

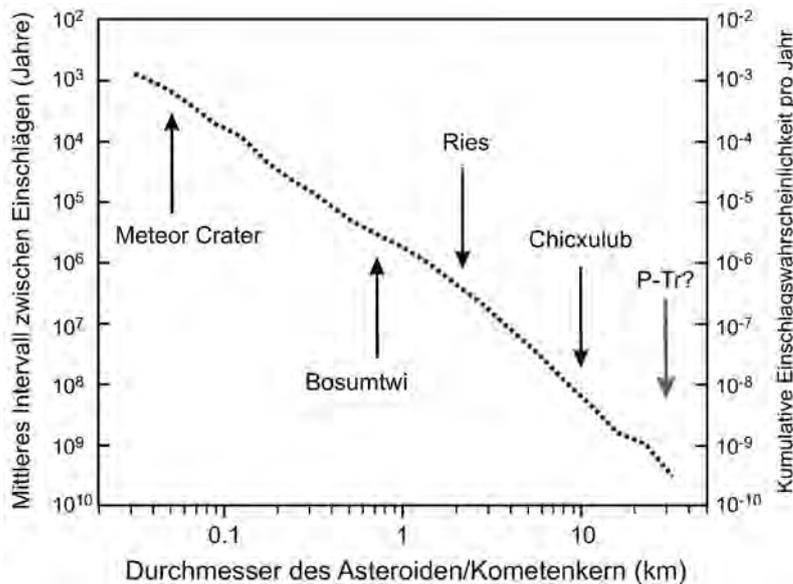


Abb. 6: Zusammenhang zwischen Einschlagshäufigkeit und Durchmesser des einschlagenden Körpers (dargestellt für die mittlere Dichte von Steinmeteoriten/Asteroiden bzw. Kometenkern). Die Einschlagshäufigkeit ist in Form des mittleren Intervalls in Jahren zwischen den einzelnen Ereignissen, sowie als kumulative Wahrscheinlichkeit pro Jahr, gegeben. Diagramm teilweise nach STUART & BINZEL (2004). Die Größe des kleinsten postulierten hypothetischen Körpers für einen Einschlag an der Perm-Trias-Grenze ist eingezeichnet.

tereinander, werden immer wieder Kleinplaneten aus dem Asteroidengürtel in Bahnen gebracht, die sie ins innere Sonnensystem führen. Die momentan größten bekannten NEOs haben einen Durchmesser von knapp über 8 km. Der Einschlag eines solchen Körpers auf der Erde kann, je nach Geschwindigkeit, einen Krater von etwa 100 bis knapp über 200 km Durchmesser bilden. Obwohl heute mehrere tausend NEOs bekannt sind (vor allem auf Grund der automatisierten astronomischen Suchprogramme in den USA), ist das nur ein Bruchteil der Körper, die tatsächlich in die Nähe der Erde kommen können. Aus den bisher vorhandenen Beobachtungsdaten sowie aus theoretischen Überlegungen weiß man, dass es eine Korrelation zwischen der Größe und der Häufigkeit der NEOs gibt: je kleiner, desto häufiger (z. B. STUART & BINZEL 2004).

Die zweite große Gruppe der möglichen „Impaktoren“ auf der Erde sind die Kometen, die nicht auf so regelmäßigen Bahnen im inneren Sonnensystem wie die Kleinplaneten laufen. Kurzperiodische Kometen laufen auf wenig exzentrischen Ellipsenbahnen, die sie mit Umlaufperioden von weniger als 200 Jahren immer wieder in Sonnennähe bringen (z. B. Komet Halley, der zuletzt 1986 der Erde nahe kam). Im Gegensatz dazu bewegen sich langperiodische Kometen auf sehr exzentrischen Ellipsen oder sogar Parabelbahnen und haben Umlaufperioden von mehreren hundert bis zu Millionen Jahren. Interessante Sonderfälle sind Kometenkern, die in mehrere Teile brachen – etwa Komet Shoemaker-Levy 9,

von dem im Jahr 1994 etwa 20 Bruchstücke auf den Planeten Jupiter stürzten und „Impaktwolken“ mit Durchmessern ähnlich jener der Erde bildeten (SPENCER & MITTON 1995).

Es gibt also zwei wichtige Klassen von „Impaktoren“, die der Erde gefährlich werden können, die Kleinplaneten (NEOs) und die Kometen, wobei letztere laut verschiedener Berechnungen für einen geringeren Prozentsatz der Einschläge verantwortlich sind. Wie oft kommt es aber im Durchschnitt zu derartigen Einschlagereignissen auf der Erde? Natürlich ist zu erwarten, dass kleinere Körper – weil es viel mehr von ihnen gibt – wesentlich häufiger mit der Erde zusammenstoßen können, als größere Körper. Abb. 6 zeigt den Zusammenhang zwischen dem Durchmesser des einschlagenden Objektes und der Häufigkeit mit der ein solcher Körper mit der Erde kollidiert, gezeichnet als das mittlere Intervall zwischen Einschlägen. Zusätzlich ist noch die addierte (kumulative) Einschlagswahrscheinlichkeit pro Jahr angegeben. Aus diesem Diagramm erkennt man, dass zum Beispiel Einschläge von Körpern mit ca. 50-100 m Durchmesser, die Krater mit einigen hundert Metern bis ca. 1,5 km Durchmesser schlagen können, alle paar tausend Jahre einmal auf der Erde vorkommen. Vor allem bei kleineren Kratern ist die Art des Impaktors – ob ein Stein- oder Eisen“meteorit“ – wichtig. Krater von der Größe des Rieskraters in Süddeutschland (24 km Durchmesser) werden nur etwa alle Million Jahre gebildet, und Ereignisse von Chicxulub-Größe, die Massensterben auslösen können, nur etwa einmal pro 100 Millionen Jahre.

Tab. 1 führt alle heute (2007) bekannten irdischen Impaktkrater an, die größer als 30 km sind. Sowohl Lokalisationen als auch Alter sind angegeben. Dabei fällt auf, dass zwar kleine Krater meist durch Erosion zerstört werden, aber die Situation bei größeren Strukturen anders ist. Die meisten großen Impaktstrukturen auf der Erde sind auch relativ alt – die beiden ältesten bekannten Krater sind auch gleichzeitig die größten bekannten Strukturen – Vredefort und Sudbury (obwohl deren heutige Durchmesser und Oberflächenaufschlüsse wesentlich kleiner sind als ihre rekonstruierten Durchmesser). Von manchen Kratern sind keine oder fast keine Spuren auf der Erdoberfläche vorhanden (z. B. Chicxulub), trotz ihres nicht allzu hohen Alters. Die Entdeckungsgeschichte der letzten Jahre zeigt, dass es offensichtlich noch eine beträchtliche Zahl an großen Impaktkratern auf der Erde gibt – nur viele von ihnen sind durch Sedimentgesteine verdeckt und daher unseren Blicken verborgen. Diese Einschläge waren es aber, die große Umweltveränderungen hervorgerufen haben.

Der Impaktprozess und seine Folgen

Um die Auswirkungen, vor allem bezüglich der Umwelteinflüsse von Einschlagsereignissen, diskutieren zu können, ist es zuerst notwendig, kurz zu beschreiben, was bei einem solchen Einschlag vor sich geht. Aus Platzgründen ist diese Beschreibung kurz gehalten. Interessierte Leser werden für Details auf die Bücher von MELOSH (1989) und KOEBERL (1998a), sowie die Arbeiten von TOON et al. (1997), KRING (1997) und COLLINS et al. (2005) (und Zitate in diesen Publikationen), verwiesen. Der Begriff „Impakt“ charakterisiert einen kontinuierlichen Vorgang, der mit der Berührung der Oberfläche durch den „Boliden“ oder das „Projektile“ beginnt und mit den letzten Setzungenbewegungen der Gesteine im fertigen Krater endet. Zum besseren Verständnis der Vorgänge unterteilt man jedoch diesen kontinuierlichen Prozess in drei Phasen, die Kontakt- und Kompressionsphase, die Auswurfphase, und die Modifikationsphase (siehe MELOSH 1989). Nachdem der Kleinplanet oder Komet die Erdoberfläche trifft (mit Geschwindigkeiten, die aus himmelsmechanischen Gründen zwischen 11 und 72 km/s liegen), beginnt die Kontakt- und Kompressionsphase. Das sich rasch bewegende „Projektile“ dringt vorerst in die (Erd)Oberfläche ein, beginnt diese zu komprimieren, und beschleunigt einen Teil dieses Materials bis auf einen signifikanten Teil der Einschlagsgeschwindigkeit. Danach bremst der Widerstand des getroffenen Gesteins (oder Wasser im Fall des Ozeans) das Projektile rasch ab und es bilden sich Schockwellen, die vom Berührungspunkt zwischen Projektile und Target ausgehen. Die Schockwellen laufen sowohl in das Target, als auch in das Projektile, hinein. Die enorm hohen Drucke, die mit den Schockwellen verbunden sind, übersteigen bei weitem die Materialstärke der Gesteine, die bei der Entlastung nach der Kompression schlagartig aufschmelzen oder verdampfen. Die dabei auftretenden Drucke liegen, wie erwähnt, im Bereich von einigen Megabar. Dabei wird das Projektile (und ein viel größeres Volumen an Targetgestein) aufgeschmolzen und teilweise verdampft.

In der sofort darauf folgenden Phase, der Auswurfphase, dringt die mehr oder weniger kugelschalenförmige Schockwelle weiter in den Boden ein. Je weiter sich diese Schockwelle vom Impaktpunkt entfernt, desto geringer wird ihre Energie und der damit verbundene Druck. Die höchsten Drucke sind daher in unmittelbarer Nähe des Einschlagspunktes zu erwarten. Das Material, das sich unter hohen Temperatur- und Druckbedingungen befindet, dehnt sich explosionsartig aus – hier ist die Analogie mit Bombenexplosionen zu sehen. Über dem Einschlagspunkt befindet sich auch ein sich rasch ausdehnender glutheisser Feuerball, der aus verdampftem Projektile- und Targetmaterial besteht und der die

Tab. 1: Liste aller im Jahre 2006 bekannten Impaktstrukturen auf der Erde, deren Durchmesser größer als 30 km ist. Nach POAG et al. (2004) und Earth Impact Database (2007), mit Zusatzinformationen.

Name	Land	Breite	Länge	Durchmesser (km)	Alter (Myr)
Vredefort	South Africa	-27.00	27.50	300	2023
Sudbury	Canada	46.60	-81.18	240	1850
Chicxulub	Mexiko	21.33	-89.50	180	65
Manicouagan	Canada	51.38	-68.70	100	214
Popigai	Russia	71.50	111.00	100	35
Acraman	Australia	-32.02	135.45	90	580
Chesapeake Bay	USA	37.25	-76.00	85	35.3
Puchezh-Katunki	Russia	57.10	43.58	80	220
Morokweng	South Africa	-26.47	23.53	70	145
Kara	Russia	69.08	64.30	65	73
Beaverhead	USA	44.60	-113.00	60	600
Siljan	Sweden	61.03	14.87	60	377
Tookoonooka	Australia	-27.00	143.00	55	128
Charlevoix	Canada	47.53	-70.30	54	357
Montagnais	Canada	42.88	-64.22	45	51
Araguainha Dome	Brazil	-16.77	-52.98	40	249
Mjølnir	Norway	73.80	29.66	40	143
Saint Martin	Canada	51.78	-98.53	40	220
Carswell	Canada	58.45	-109.50	39	115
Manson	USA	42.58	-94.52	38	74
Clearwater Lake West	Canada	56.22	-74.50	36	290
Kara-Kul	Tajikistan	39.02	73.45	30	<50
Slate Islands	Canada	48.67	-87.00	30	436
Teague	Australia	-25.87	120.88	30	1685

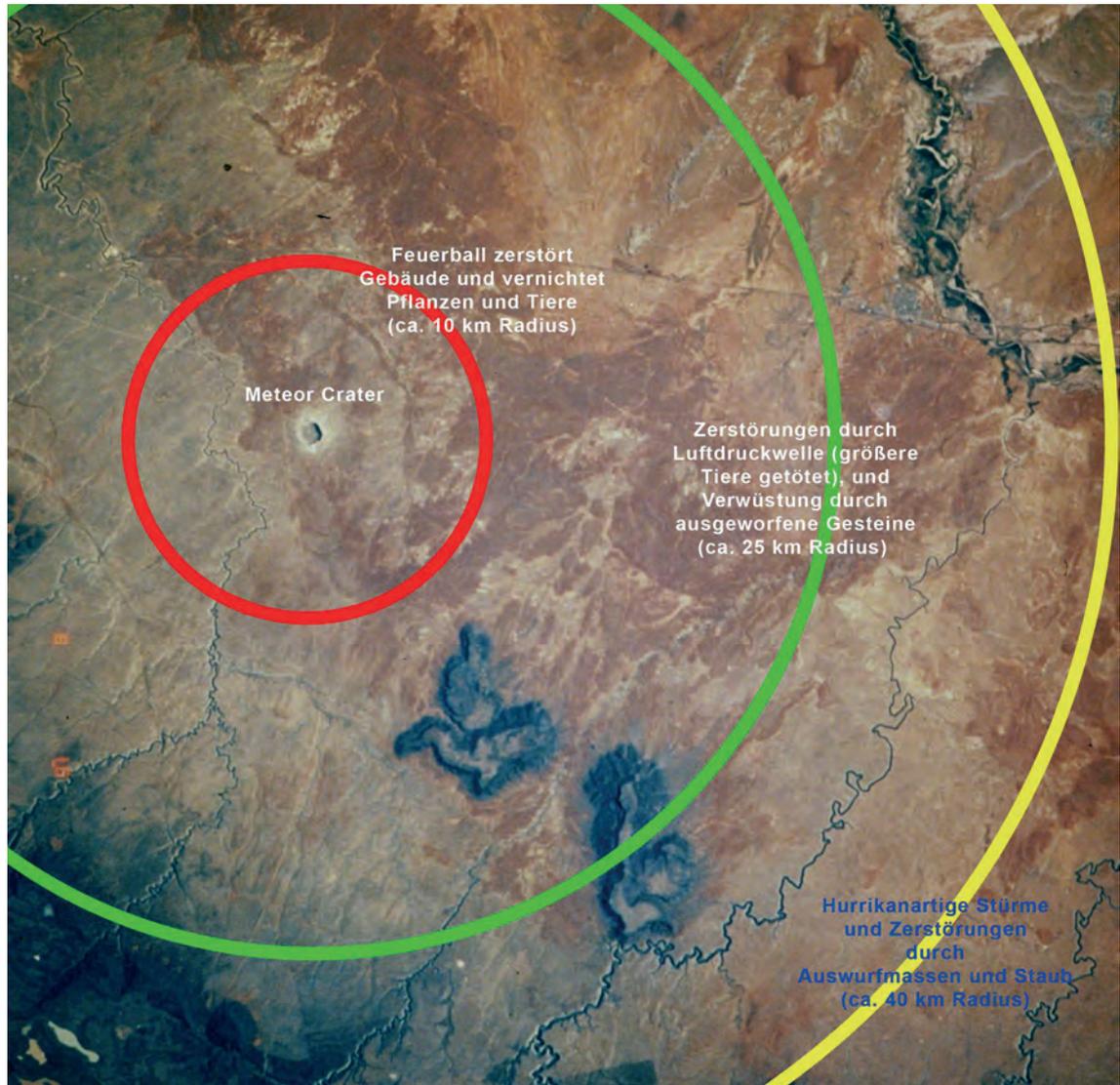
Atmosphäre verdrängt. Hinter der Schockwelle (Kompression) folgt eine Entlastung, die man als Unterdruckwelle verstehen könnte. Dadurch wird zertrümmertes, geschmolzenes, oder verdampftes Material in Bewegung gesetzt, was zur eigentlichen Kraterbildung führt.

Ausgeworfenes Material wird als Ejekta bezeichnet (siehe MONTANARI & KOEBERL 2000). Ein Teil wird mit dem sich nach wie vor ausbreitenden Feuerball mitgenommen. Dieses Material kann sehr weit von der Einschlagsstelle entfernt wieder fallen. Manche distale Ejekta bestehen aus Glas und werden als Tektite bezeichnet (z. B. KOEBERL 1986). Bei sehr großen Einschlägen, die zu Kratern von etwa 100 Kilometern Durchmesser führen, kann ein Teil des ausgeworfenen Materials sogar in die Stratosphäre und in eine Erdumlaufbahn gelangen, um dann über lange Zeit (sogar über einen Zeitraum von mehreren Jahren hinweg) wieder auf die Erde zu fallen (siehe nächstes Kapitel). In geringerem Ausmaß kennt man diesen Effekt auch von Vulkaneruptionen, wo Asche in die Stratosphäre gelangt. Im Krater selbst fließt das Material aus der Tiefe des sich öffnenden Kraters am immer weiter zurückweichenden Kraterand vorbei und bildet eine Art Vorhang – wie ein umgekehrter Kegel – aus Auswurfmaterial. Dieser



Abb. 7: Der Wiener Stephansdom als Größenvergleich im „Meteor Crater“ in Arizona (Durchmesser 1.2 km); Blick vom Norden (Kratermuseum im Vordergrund am Kratertrand). Die Größe des einschlagenden Objektes, der einen Krater dieser Dimension bildet, hat einen Durchmesser von etwa einem Drittel der Höhe des Stephansdoms.

Abb. 8: Einige der direkten Folgen eines Einschlages der Größe des „Meteor Crater“ in Abhängigkeit von der Entfernung vom Einschlagsort (nach Daten in KRING 1997).



Vorhang bewegt sich vom Krater weg, wobei Material ausregnet. Dieses Material besteht aus zerbrochenem, geschocktem, oder aufgeschmolzenem Gestein.

Der frisch gebildete Krater ist nicht stabil, und der Kraterand, der teilweise aus geschockten, zerrütteten, und aufgeschobenen Gesteinen besteht, beginnt in den Krater zu rutschen. Außerdem fällt das senkrecht ausgeworfene Material nun wieder in den Krater zurück und beginnt ihn anzufüllen. Bei kleineren Kratern rutscht der Rand wie bei einem Bergsturz ab, bei größeren Kratern kann sich der eingestürzte Rand – auf Grund des schon vorher etwas flacheren Kraterbodens – terrassenförmig ausbilden, und im Zentrum des Kraters, wo sich Material von allen Seiten trifft, zusammen mit dem sich hebenden Kraterboden zur Bildung eines Zentralberges führen. Diese Phase – die Modifikationsphase – dauert je nach Kratergröße Minuten bis Stunden, und am Ende steht ein Krater, dessen Enddurchmesser ein Vielfaches der Dimensionen des ursprünglichen Projektils ausmacht (für eine Illustration siehe Abb. 7).

Bei einem Meteoriteneinschlag werden also ungeheure Energiemengen freiwerden, wobei es große Unterschiede zwischen Einschlägen kleiner und großer Körper gibt. Bei kleinen Körpern ist auch deren Zusammensetzung besonders wichtig. Kleinere Steinmeteorite verhalten sich in der Erdatmosphäre anders als Eisenmeteorite, vor allem auf Grund der viel höheren inneren Festigkeit der Eisenmeteorite. Kleinere Objekte werden in der Erdatmosphäre abgebremst und können dabei, auf Grund der inneren Spannungen, zerbrechen. Der Meteor Crater wurde zum Beispiel durch den Einschlag eines Eisenmeteoriten mit etwa 50 Meter Durchmesser gebildet (wobei ein Teil des meteoritischen Materials in Folge der deutlichen Abbremsung in der Atmosphäre „überlebt“ hat und nun im Form von Meteoriten um den Krater gefunden wurde). Die dabei freigeordnete Energie kann mit der einer Explosion mit 10 Megatonnen TNT verglichen werden. Relativ dazu war die Explosionsstärke der Atombombe von Hiroshima nur etwa 20 Kilotonnen TNT äquivalent, also 500-mal weniger Energie! Das Schicksal von Steinmeteoriten vergleichbarer Größe (die aber geringere Masse besitzen) ist anders. Berechnungen zeigen, dass diese Objekte während des Abbremsens in der Atmosphäre auf Grund der inneren Spannungen explodieren. Ein Beispiel einer solchen Explosion ist das sogenannte „Tunguska-Ereignis“, wobei am 30. Juni 1908 über den Wäldern Zentral-sibiriens eine gewaltige Explosion erfolgte, die eine Waldfläche von zirka 2000 Quadratkilometern zerstörte; die Explosion war bis in 1500 km Entfernung zu hören, und die Luftdruckwelle wurde Stunden später sogar in Europa registriert. Dabei ist ein Steinmeteorit mit einem Durchmesser von etwa 20 bis 50 Metern (je nach Eindringgeschwindigkeit und Winkel) in einer Höhe von etwa 10 Kilometern mit einer Explosionsstärke von etwa 5-10 Megatonnen TNT explodiert (z. B. CHYBA et al. 1993). Kleinere derartige Explosionen in der Atmosphäre sind sogar relativ häufig (siehe auch LEWIS 1997). Obwohl Explosionen von Tunguska-Größe etwa alle hundert Jahre einmal vorkommen (Abb. 6), können solche Ereignisse durchaus lokale Zerstörungen anrichten. Tunguska hat 2000 km² verwüstet – im Vergleich: die Fläche Wiens liegt bei knapp über 400 km².

Die Bildung auch von kleinen Meteoritenkratern hat ebenfalls drastische Konsequenzen, zumindest für die nähere Umgebung. Die Verwüstungen solcher Einschläge sind schematisch in Abb. 8 dargestellt. Bei etwas größeren Einschlägen sind die Auswirkungen noch drastischer. Im Fall des mittelgroßen Einschlages reicht zum Beispiel noch in einer Entfernung von etwa 200 km die Wärmestrahlung des Feuerballs zur Selbstentzündung von Kleidung ausreicht; neben der thermischen Strahlung und einem starken Erdbeben würden noch Winde mit mindestens 150 km/h Stärke drastische

Schäden anrichten. Impakte können also schon bei nur mittelgroßen Einschlägen zu Effekten führen, die man sonst nur von Supervulkanen erwarten darf; dies führt mit großer Sicherheit zum regionalen bis kontinentalen Zusammenbruch von Ackerbau und Viehzucht und einer starken Beeinträchtigung der Wasserversorgung.

Die Folgen von Einschlägen sind also mannigfaltig. Bei Impakten in das Meer kann zusätzlich noch Schaden durch Wasser entstehen. Das beinhaltet sowohl impaktinduzierte Tsunamis (deren Effekte auf Grund der Amplitude der Wellen am Ursprungsort möglicherweise weniger gefährlich sind als seismisch induzierte Tsunamis – z. B. WARD & ASPHAUG 2000), als auch enorme Wassermassen die bei der enormen Hitze eines Einschlages verdampfen und im Form von treibhausaktivem Wasserdampf (und anderer Gase) das Klima der Erde kurz- bis langfristig beeinflussen können (z. B. TOON et al. 1997). Im Meerwasser finden sich auch große Mengen an Chlor und Brom, und Evaporitgesteine unter flachem Meerwasser enthalten Sulfat. Bei raschem Ausregnen dieser Verbindungen kommt es zu saurem Regen. In gasförmigem Zustand sind diese Elemente entweder Treibhausgase oder führen zur Zerstörung der Ozonschicht der Erde, mit allen damit verbundenen negativen Auswirkungen (z. B. Erhöhung der Mutationsrate in Lebewesen durch mehrfach verstärkte Bestrahlungsrate mit ultraviolettem Licht der Sonne; siehe COCKELL & BLAUSTEIN 2000).

Impakte und Massensterben in der Erdgeschichte

Allgemeine Bemerkungen

Die biologischen Konsequenzen solcher Ereignisse hängen stark von der Größe und damit der Energie des Einschlages ab. Kleine Ereignisse können lokal katastrophale Auswirkungen haben, aber sollte ein solcher Einschlag aber in einem dicht bewohnten Ballungszentrum erfolgen, kann die Opferzahl bereits in die Millionen reichen. Trotzdem handelt es sich auch dann um eine regional begrenzte Katastrophe, ohne weitreichende Auswirkungen auf die regionale oder globale Landwirtschaft, die Infrastruktur, oder auf das Klima. Große (und damit seltenere) Einschläge können daher durchaus Auswirkungen auf die biologische Entwicklung der Erde haben können. Die Frage der Auswirkungen kann durch das am besten dokumentierte Beispiel diskutiert werden – die Ereignisse an der Kreide-Tertiär-Grenze.

Das Massensterben an der Kreide-Tertiär-Grenze

Die Geschichte der Erforschung dieses Ereignisses ist interessant, da es sich – wie so oft – um eine zufällige Entdeckung gehandelt hat. Ende der 1970er Jahre unter-

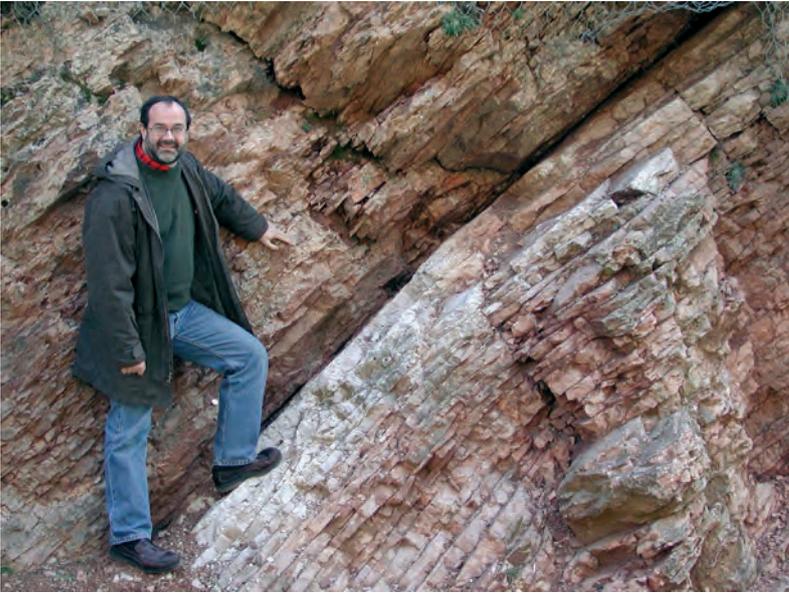


Abb. 9: Die „klassische“ Kreide-Tertiär (K-T)-Grenze in Gubbio, Italien. An diesem Ort wurde Ende der 1970er Jahre mit geochemischen Methoden die Entdeckung der Spuren eines Asteroideneinschlages am Ende der Kreidezeit gemacht. Links im Bild der Autor (Photo: J. Morrow, San Diego State University, 2007).

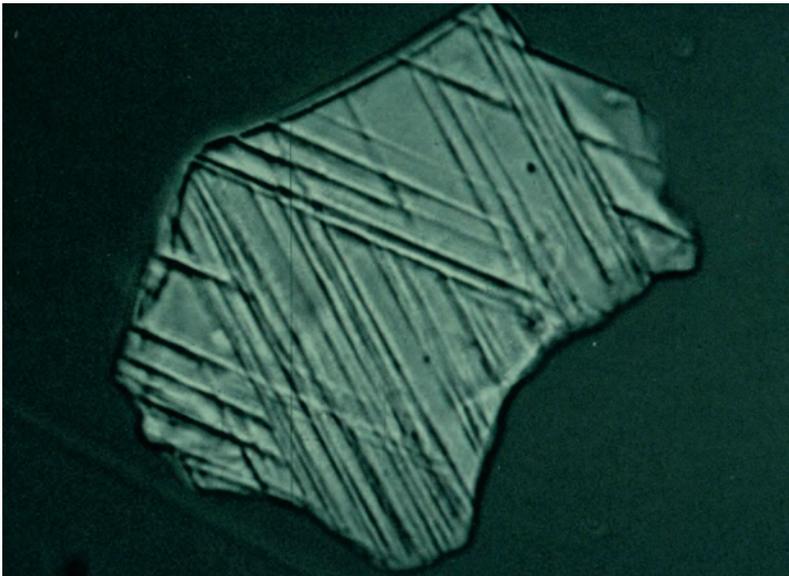


Abb. 10: Geschockter Quarzkristall (Durchmesser etwa 80 Mikrometer) von der Kreide-Tertiär-Grenze bei Teapot Dome, Wyoming, USA (Mikrophoto: B. Bohor, persönl. Mitteilung).

suchte der Geologe Walter Alvarez in Italien Sedimentgesteine aus der Kreidezeit und aus dem darauffolgenden Tertiär, um Aufschlüsse über die tektonische Entwicklung Italiens zu bekommen. Dabei interessierte ihn, wie lange die Ablage dieser Sedimente gedauert hat. Er bat seinen Vater, Physik-Nobelpreisträger Luis Alvarez, um Hilfe. Alvarez Senior schlug vor, die Häufigkeit des Elements Iridium (Ir) in den Gesteinen zu messen, denn dieses Element (wie auch andere Elemente der Platingruppe) sind in irdischen Gesteinen sehr selten, aber in extraterrestrischem Material etwa eine Million mal häu-

figer. Da auf die Erde ein steter und konstanter Regen an kosmischem Staub niedergeht (etwa 40,000 Tonnen pro Jahr), meinte Alvarez, aus der Menge an Iridium in den Gesteinen die Sedimentationsgeschwindigkeit ableiten zu können – viel Iridium bedeutete eine langsame Sedimentationsrate, wenig Iridium eine schnellere, da das Iridium dabei durch irdische Gesteine stark verdünnt wird. Zufällig haben Alvarez und Kollegen dann aber auch eine dünne Schicht an Tonmineralen, die die paläontologische Kreide-Tertiärgrenze markiert, analysiert. Die überraschenden Ergebnisse zeigten, dass in den Gesteinen der Grenzschrift bei Gubbio, Italien (Abb. 9) derart hohe Gehalte an Iridium (tausende Male höher als normal) – und dann auch der anderen Platinmetalle – dass eine unmöglich langsame Sedimentationsrate resultieren würde.

Die einzige Erklärung war, dass diese Tonschicht das Resultat eines gigantischen Einschlags eines extraterrestrischen Körpers war. Die daraus folgende Publikation von ALVAREZ et al. (1980) hat Wissenschaftsgeschichte geschrieben, denn zum ersten Mal seit der Mitte des 19. Jahrhunderts wurden Katastrophen als wichtige Prozesse in der Geologie vorgeschlagen. Anfangs gab es viel Widerstand aus den Kreisen der über extraterrestrische Ereignisse nicht informierten Geologen und Paläontologen. Nach und nach wurden allerdings weitere Indizien dafür gefunden, dass tatsächlich ein Riesen-Impakt stattgefunden haben muss, vor allem die Entdeckung von geschockten Mineralen in der Grenzschrift (BOHOR et al. 1984, 1987). Abb. 10 zeigt ein Beispiel eines geschockten Quarzkristalls von der Kreide-Tertiär-Grenze. Die hohen Konzentrationen extraterrestrischer Metalle in diesen Gesteinen wurden an Kreide-Tertiär-Grenzen rund um die Erde bestätigt (Abb. 11).

Ein unerwartetes Ergebnis war die Auffindung einer relativ dicken Rußschicht, die in den Gesteinen der K-T Grenze auf der ganzen Welt gefunden wurde (Abb. 11). Geochemikern gelang die Isolierung von Spurenbestandteilen in der Rußschicht, und man konnte aus der Rußmenge und der chemischen und Isotopen-Zusammensetzung nachweisen, dass gigantische Waldbrände und auch verbrannte Kohlenwasserstoffe für die Rußschicht verantwortlich waren (siehe GILMOUR 1998; GILMOUR et al. 1990; WOLBACH et al. 1990). Die Rußmenge zeigt, dass damals mehr Wälder (oder äquivalente Kohlenstoffmengen in Form von Kohlenwasserstoffen) gebrannt haben als heutzutage auf der ganzen Erde vorhanden sind. Dies paßt gut, denn am Ende der Kreidezeit war das Klima deutlich wärmer als heute, und daher gab es auch eine wesentlich dichtere Vegetation als heute. Berechnungen zeigten, dass die glühenden Impaktgesteine bei einem Rieseneinschlag fast um die gesamte Welt verteilt auf die Erde stürzten und dabei Waldbrände auslösen konnten.

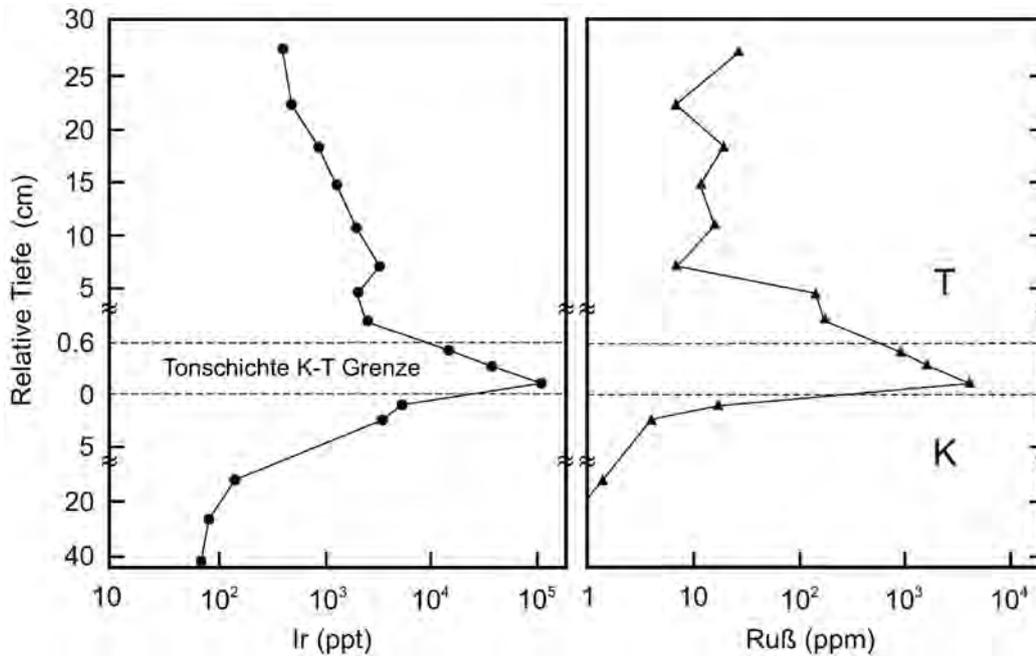


Abb. 11: Iridium- und Rußkonzentrationen in den Gesteinen der Kreide-Tertiär-Grenze, am Beispiel einer Lokalität in Neuseeland (siehe z. B. KOEBERL 1996, und KOEBERL & MARTINEZ-RUIZ 2003). Die relative Tiefe in Zentimetern ist gemessen ab der K-T Grenze. Die Rußmenge (Daten in ppm = parts per million oder 10^{-6} g/g) erreicht etwa ein halbes Gewichtsprozent, während die Iridiumkonzentration (Daten in ppt = parts per trillion oder 10^{-12} g/g) bis fast 100 ppb erreicht – 20 % einer typischen meteoritischen Konzentration.

Im Laufe der 1980er Jahre wurden dann noch viele Anzeichen dafür gefunden, dass es einen Einschlag zu dieser Zeit gegeben hatte (siehe z. B. Arbeiten in SHARPTON & WARD 1990; KOEBERL 1996). Anfang der 1990er Jahre wurde dann endlich auch der Ursprungskrater gefunden – der Chicxulub-Krater wurde unter einer jüngeren, ihn versteckenden Gesteinsschicht auf der mexikanischen Halbinsel Yucatan entdeckt (z. B. HILDEBRAND et al. 1991). Der Krater, von dem an der Oberfläche so gut wie nichts zu sehen ist, wurde mit geophysikalischen Methoden gefunden und vermessen (Abb. 12); sein Durchmesser beträgt 200 km. Untersuchungen an Bohrkernen zeigten, dass die Schmelzgesteine genau das richtige Alter von 65 Millionen Jahre haben, und die geochemische Zusammensetzung der Kratergesteine ist auch gut vergleichbar mit der Zusammensetzung der Auswurfmaterialien in den Gesteinen der K-T Grenze rund um die Welt. Vor kurzer Zeit wurde eine wissenschaftliche Tiefbohrung durch das International Continental Scientific Drilling Program (ICDP) am Außenrand des Chicxulub-Kraters niedergebracht (Abb. 12)

Wichtiger als die Entdeckungsgeschichte ist es aber, zu wissen, welche Prozesse beim Einschlag eines Körpers mit 10 Kilometern Durchmesser auf der Erde ablaufen. Der Asteroid ist mit einer Geschwindigkeit von vielleicht 20, 30, oder sogar 40 Kilometern pro Sekunde auf die Erde aufgeschlagen. Bei dieser Geschwindigkeit dringt der Körper in nur ein oder zwei Sekunden durch den Großteil der Erdatmosphäre. Nachdem der Körper auf den Boden getroffen ist, beginnt der Vorgang der Kraterbildung wie bereits oben beschrieben. Nach etwa einer Sekunde war der Körper fast vollständig verdampft. Kurze Zeit später hatte der Krater seine größte

Tiefe erreicht, von etwa 40 Kilometern (ein Teil davon ist echter „Auswurf“, ein Teil nur plastische Verformung des Untergrundes). Danach begann sich der Kraterboden wieder zu heben, um den Zentralberg zu bilden, während der Kraterand abrutschte.

Der Einschlagsort war mit einigen hundert Metern Meerwasser und einer kilometerdicken Schicht von Carbonat- und Sulfat-reichem Gestein (Kalkstein/Do-

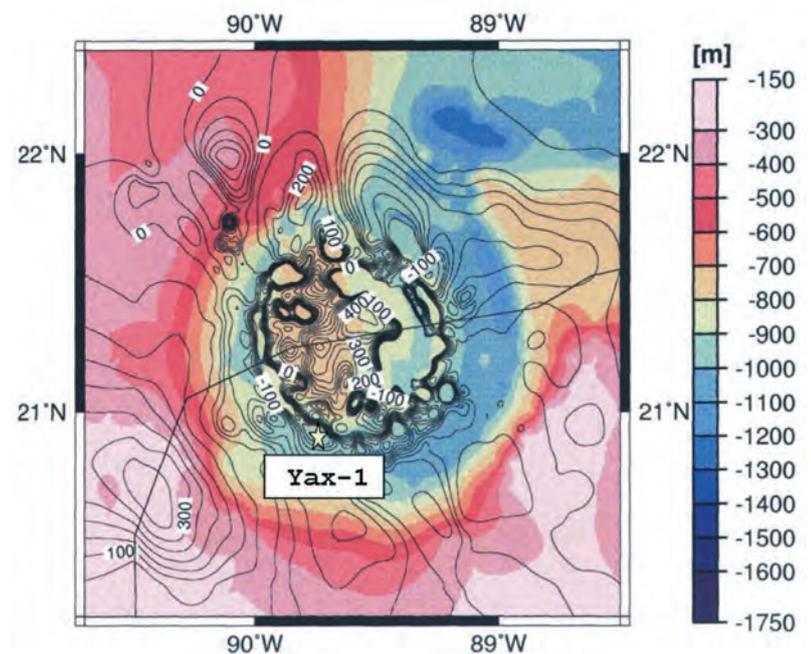


Abb. 12: Rekonstruktion der Paläo-Topographie des Chicxulub-Kraters in Mexiko (durch Subtraktion der Mächtigkeit der Tertiären (post-impakten) Gesteine, auf der Basis von geophysikalischen Daten (nach KOEBERL & MILKEREIT 2007). Das ICDP Bohrloch Yax-1 ist außerhalb der zentralen magnetischen Anomalien und des Schmelzkörpers innerhalb des Kraters.



Abb. 13: Rekonstruktion des Chicxulub-Einschlages im flachen Meerwasser, das damals einen Teil der heutigen Halbinsel Yukatan (Mexiko) bedeckte. Einige Sekunden nach dem Einschlag beginnt gerade die Auswurfphase, und Material aus dem Krater, dessen Bildung gerade beginnt, wird ausgeworfen. (Ölbild, D. Jalufka, Wien, 1994/2005).

lomit und Anhydrit) bedeckt. Unter Schockeinfluss setzen diese Gesteine eine große Menge an Kohlendioxid und Schwefeldi- und -trioxid frei – viele tausend Kubikmeter davon (z. B. CHEN et al. 1994; GUPTA et al. 2001; SIGURDSSON et al. 1992; YANG & AHRENS 1998). Mittlerweile laufen aber Erdbebenwellen mit einer Stärke von etwa 11 bis 12 auf der Richter-Skala vom Einschlagsort weg. Da der Einschlag in flachem Meerwasser erfolgte, bilden sich Tsunamis, die in Küstennähe viele hundert Meter Höhe erreichen können. Glühende Gesteinsbrocken, die beim Einschlag ausgeworfen wurden, fallen nun wieder auf die Erde zurück – noch Zehntau-

Tab. 2: Effekte und deren Zeitskala nach einem Einschlag in der Größenordnung des Kreide-Tertiär-Grenze-Einschlages (ca. 10 km großer Asteroid in flaches Meerwasser).

Umweltfaktor	Zeitskala
Plasma des glühenden Feuerballs	Minuten
Hitze von glühenden Auswurfmassen	Minuten – Stunden
„Hypercanes“ – Winde mit mehr als Hurrikan-Stärke	Stunden
Tsunamis und Erdbeben	Stunden
Impaktinduzierte Brände	Wochen bis Monate
Staubmassen um den Globus – Dunkelheit und Kälte	Monate bis Jahre
Saurer Regen (Salzsäure, Salpetersäure....)	Monate bis Jahre
Aerosole in der Stratosphäre (Abkühlung)	Jahre bis Jahrzehnte
Vernichtung der Ozonschicht (Mutationen)	Jahrzehnte bis Jahrhunderte
Glashauseffekt – atmosphär. Wasser (Erwärmung)	Jahrzehnte bis Jahrhunderte
Giftstoffe und Mutagene	Jahrhunderte
Glashauseffekt durch Kohlendioxid (Erwärmung)	Jahrtausende
Störung des Klimas	Jahrmillionen

sende von Kilometern vom Einschlagsort entfernt – und setzen die Wälder in Brand. Die in die Atmosphäre gelangten Schwefel-Gase regneten teilweise in Form von saurem Regen wieder aus (z. B. MARUOKA & KOEBERL 2003; LYONS & AHRENS 2003). Auch die Ozonschicht wurde zerstört.

Nachdem die Erdbebenwellen um die Welt gelaufen und die Waldbrände verlöscht waren, war das Schlimmste noch nicht vorbei. Viele tausend Kubikkilometer Staub waren in die Stratosphäre geschleudert worden, und diese Staubmassen, die erst im Lauf von einigen Jahren wieder langsam zur Erde zurückfielen, verhinderten, dass das Sonnenlicht mit seiner vollen Intensität auf die Erde gelangte. Die Staubmassen, die bei dem Chicxulub-Impakt bis in die Stratosphäre gelangten, hatten eine Verweilzeit – je nach der Teilchengröße – in der Atmosphäre von wenigen Stunden bis zu etwa 1-2 Jahren. Ein Temperatursturz war die Folge, die Photosynthese kam zum Erliegen, und die durch die Brände sowieso schon stark geschädigte Nahrungskette brach zusammen. Die Biosphäre der Erde war stark gestört. Nun aber kam es – nach dem Absinken des Staubes auf die Erde – zum umgekehrten Effekt. Die enormen Kohlendioxidmengen, die durch die Schock-Entgasung in die Atmosphäre gelangten, riefen nun – in viel stärkerem Ausmaß als heutzutage – eine Art Treibhauseffekt und damit eine starke globale Erwärmung hervor (TOON et al. 1997). Dieser Effekt dauerte viele tausend Jahre, wahrscheinlich zehntausende Jahre. Am Ende dieser Ereignisse waren nicht nur die Saurier oder die Ammoniten unwiederbringlich verschwunden, sondern auch viele andere Tier- und Pflanzenarten. Etwa die Hälfte aller damals lebenden Tier- und Pflanzenarten starben aus – und die Umweltbedingungen für die Überlebenden waren ebenfalls denkbar schlecht. Eine Zusammenfassung der Effekte eines solchen Einschlages ist in Tabelle 2 gegeben.

Diese Auswirkungen, und der Zusammenhang zwischen Chicxulub und dem Massensterben an der K-T Grenze, wurden sowohl aus geochemischen, petrographischen, und mikropaläontologischen Beobachtungen, Impaktexperimenten, wie auch aus numerischen Simulationsberechnungen abgeleitet, und sind ziemlich gut etabliert und unter Geowissenschaftlern auch mehrheitlich akzeptiert (z. B. SMIT 1999), obwohl es nach wie vor einige wenige – dafür aber umso vokalere – Proponenten einer Hypothese gibt, in der Chicxulub einige hunderttausend Jahre älter als der eigentliche K-T Impakt sei (z. B. KELLER et al. 2004). Keller und Kollegen argumentieren zum Beispiel damit, dass in der Kraterfüllung des Chicxulub-Kraters über den Impaktbrekzien (Sueviten) noch kretazische Gesteine vorhanden seien, bevor tertiäre Schichten nachweisbar sind. Abgesehen

von Problemen bei der Bestimmung der vorgeblich kreatazischen Fossilien ist es nur logisch, dass bei einem so großen Krater im flachen Meerwasser die Tsunamiwellen Umgebungsmaterial (klarerweise aus der Kreide) in den Krater zurückschülen, und auch ein Kraterstrand aus Ejekta die Sedimentation verlangsamt und daher durchaus eine ruhigere Sedimentationsumgebung vorhanden war. Außerdem ignoriert diese Interpretation die geochemischen Indizien, die ja Anfang der 1990er Jahre zur Identifikation des Chicxulub Kraters – durch Vergleich der geochemischen Charakteristika der Auswurfmaterialien an der K-T Grenze und jener der Kraterbrekzien und Schmelzen – geführt hat (z. B. BLUM & CHAMBERLAIN 1992; BLUM et al. 1993; KAMO & KROGH 1995). Die eher einseitige Interpretation von Keller und Kollegen wird ausführlich in der detaillierten Arbeit von SCHULTE et al. (2006) diskutiert und widerlegt.

Die Daten belegen also relativ deutlich, dass am Ende der Kreidezeit der größte bekannte Impakt erfolgte, der innerhalb der letzten mehreren hundert Millionen Jahre auf der Erde nachweisbar ist. Abb. 13 zeigt eine künstlerisch-schematische Darstellung der ersten Sekunden des Chicxulub-Impaktes. Dieser Einschlag hat einen Ort getroffen, der reich an Carbonat- und Evaporitgestein war. Dadurch kam es zu einem starken Eintrag von großen Mengen klimaaktiver Gase in die Atmosphäre, die zusammen mit den enormen Staubmengen zu kurz- und langfristigen drastischen Änderungen der Umweltbedingungen führten – zusätzlich zu den direkt mit dem Einschlag verbundenen katastrophalen Auswirkungen wie Feuerball, Brände, Erdbeben, Tsunami, Ejekta-Ablagerungen, saurer Regen, etc. Die Summe dieser Umwelteinflüsse, zusammen mit einigen der Auswirkungen des zu dieser Zeit möglicherweise noch aktiven Dekkan-Vulkanismus (SELF et al. 2006), sind für ein Massensterben mehr als ausreichend.

Das Massensterben an der Perm-Trias-Grenze

Auf Grund der drückenden Beweislage im Falle des Massensterbens am Ende der Kreidezeit begann sofort die Suche nach weiteren/ähnlichen Korrelationen zwischen Einschlägen und Massensterben, zum Beispiel an der Perm-Trias-Grenze vor 251 Millionen Jahren, oder der Trias-Jura-Grenze vor 200 Millionen Jahren, an. Einen guten Überblick über diese frühe Diskussion geben RAMPINO & HAGGERTY (1996). Im Gegensatz zu den Ereignissen an der Kreide-Tertiär-Grenze, wo es ganz deutliche Hinweise auf einen großen Impakt gibt, ist die Situation für die Perm-Trias-Grenze weit weniger klar. Die Suche nach Hinweisen auf einen großen Impakt, der mit der P-Tr Grenze zeitgleich wäre, hat bisher wenige bis keine, und eher widersprüchliche, Resultate gebracht. Da an der P-Tr Grenze mehr Arten ausgestorben sind als an der K-T Grenze (und zu dieser Zeit sind etwa

die Hälfte aller damals lebenden Tier- und Pflanzenarten verschwunden), müßte ein damaliger Impakt noch größer gewesen sein als jener an der K-T Grenze. Rein statistisch wird ein Einschlag dieser Größenordnung nur etwa alle 0.5–1 Milliarde Jahre einmal erwartet (Abb. 6). Von größerer Bedeutung ist allerdings, dass keine eindeutigen Anzeichen eines Einschlages in den Gesteinen der Perm-Trias-Grenze vorhanden sind.

Eine der am besten untersuchten Lokalitäten der P-Tr Grenze ist in Österreich in den Karnischen Alpen an der Grenze zwischen Kärnten und Norditalien, am Gartnerkofel. Zum Zeitpunkt der Ablagerung der Grenzgesteine war die Gegend der heutigen Karnischen Alpen unter Wasser; es handelte sich dabei um eine marine Grenze. HOLSER et al. (1989) und HOLSER & SCHÖNLAUB (1991) beschreiben Untersuchungen an einem Bohrkern, der die Perm-Trias-Grenze erfasst. So zeigte sich zum Beispiel eine Iridium-Anomalie von einigen hundert ppt an der P-Tr Grenze (sowie in einer anderen Tiefe). Dies könnte als Hinweis auf ein Impakt ereignis verstanden werden – ähnliche Anomalien wurden auch an anderen Lokalitäten auf der Welt gefunden (siehe Zusammenfassung in RAMPINO & HAGGERTY 1996). Auch Berichte über einige mögliche geschockte Quarze an P-Tr Grenzen in Australien und der Antarktis (RESTALLACK et al. 1998), Schwefelisotope, die von einem großen Einschlag herkommen sollten (KAIHO et al. 2001), mögliche extraterrestrische Fullerene (PORDA & BECKER 2003), und sogar ein riesiger Krater vor der Westküste Australiens (BECKER et al. 2004) wurden publiziert. Gibt es also doch Hinweise auf ein großes Einschlagereignis vor 251 Millionen Jahren?

Bei genauerer Überprüfung der Beobachtungen lösen sich die sogenannten „Beweise“ sehr rasch in falsche Interpretationen und Wunschdenken auf. Die Iridiumanomalien gibt es sehr wohl – nur sind die absoluten Mengen an Iridium um mehrere Größenordnungen geringer als jene an der K-T Grenze (Abb. 14). Die angeblichen geschockten Quarze sind sehr höchst selten. Nicht gerade, was man von einem Einschlag, der größer gewesen sein soll als jener bei Chicxulub, erwarten würde. Im Detail verpuffen dann alle Indizien. Die Interelementverhältnisse der Platinmetalle in den P-Tr Schichten, die erhöhte Iridiumgehalte haben, sind nicht meteoritisch, sondern typisch irdisch (diagenetisch) (KOEBERL et al. 2004), und die Signatur der Osmiumisotope – die an der K-T Grenze wunderbare meteoritische Werte ergeben – sind an der P-Tr Grenze rein irdisch – kristal (KOEBERL et al. 2004). Fullerene und die damit verbundenen extraterrestrischen Helium-3 Anomalien konnten nicht bestätigt werden (FARLEY & MUKHOPADHYAY 2001; FARLEY et al. 2005). Die Schwefelisotopen-Hypothese ist geochemisch, himmelsmechanisch und

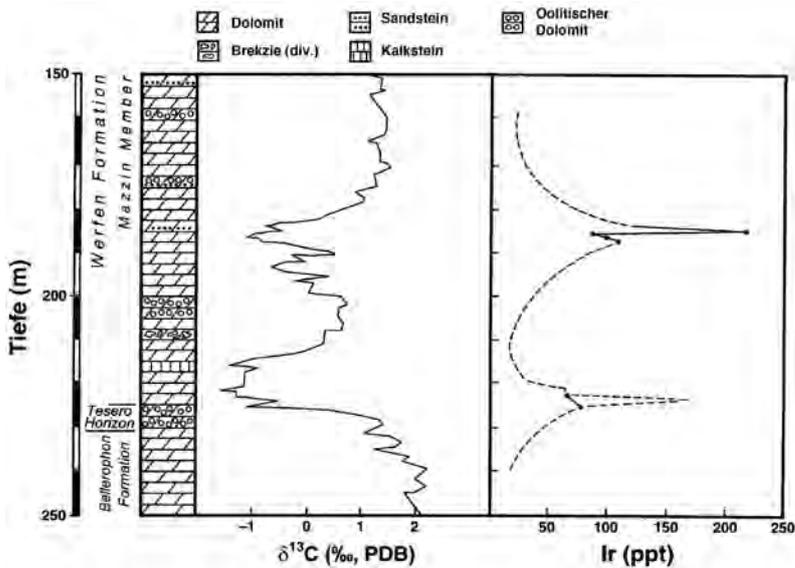


Abb. 14: Iridium-Anomalien und Kohlenstoffisotope an der Perm-Trias-Grenze am Gartnerkofel, Österreich. Die Untersuchungen von KOEBERL et al. (2004) haben gezeigt, dass es sich hierbei um rein terrestrische Signaturen handelt und es keine Anzeichen eines Impaktereignisses gibt.

impakt-physikalisch unmöglich (KOEBERL et al. 2002), und genaue transmissions-elektronenmikroskopische Nachuntersuchungen der angeblich geschockten Quarze haben nachgewiesen, dass es sich um rein tektonische Deformationen handelt – keine Spur von Schock (LANGENHORST et al. 2005). Der angebliche Krater vor der Küste von Westaustralien ist besonders problematisch – die Altersbestimmung ist nicht nachvollziehbar (RENNE et al. 2004), die Gesteine sind vulkanisch, und die detaillierten geophysikalischen Daten zeigen kein Anzeichen einer kraterähnlichen Struktur (MÜLLER et al. 2005).

Im Gegensatz zur Situation an der K-T Grenze, wo die Eruption der Deccan-Flutbasalte, die in der Tat wenigstens 1-2 Millionen Jahre vor dem Chicxulub Impaktereignis begann, eine eher untergeordnete Rolle gespielt zu haben scheint, dürfte die Eruption der viel voluminöseren Sibirischen Flutbasalte katastrophale globale Auswirkungen ausgelöst haben (siehe z. B. MARUOKA et al. 2003, GRARD et al. 2005). Allerdings ist der exakte Zusammenhang zwischen dem Flutbasalt-Vulkanismus und dem Massensterben noch nicht geklärt. Eines ist allerdings sicher: Anzeichen für einen gigantischen Impakt gibt es an der Perm-Trias-Grenze nicht.

Jura-Kreide-Grenze

Das Massensterben am Übergang von der Jura zur Kreide vor 145 Millionen Jahren ist von kleinerem Ausmaß als jene an den K-T oder P-Tr Grenzen, und es ist nicht sicher, ob die paläontologischen Signaturen synchron im borealen und australen Bereich sind. Es gibt drei Meteoritenkrater, deren Alter mit jenem der J-K

Grenze innerhalb der Fehlergrenzen übereinstimmen, und zwar der 25-km-Durchmesser Gosses Bluff Krater in Australien (143 Ma), der 40 km große Mjøltnir-Krater in der Barent-See nördlich von Norwegen (143 Ma), und die ca. 70 km große Morokweng-Impaktstruktur in Südafrika (145 Ma). Letztere Impaktstruktur hat zwar das „richtige“ Alter (KOEBERL et al. 1997), ist aber mit ziemlicher Sicherheit nicht groß genug (REIMOLD et al. 1999), um globale Auswirkungen gehabt zu haben. Es ist natürlich möglich, dass all diese – und vielleicht noch andere, bisher nicht entdeckte – Einschlagsereignisse zu einer Umweltveränderung beigetragen haben; dies klar nachzuweisen ist allerdings bisher nicht möglich gewesen.

Trias-Jura-Grenze

Die Trias-Jura-Grenze (ca. 200 Ma) markiert eines der 5 großen Massensterben, und auch hier ist eine Verbindung mit einem Impaktereignis nicht klar nachzuweisen. Es gibt zwar Hinweise auf geschockte Quarze an Tr-J Grenzen sowohl in Italien wie in Österreich, aber diese Untersuchungen konnten bisher nicht bestätigt werden. An verschiedenen Lokalitäten in den USA konnten OLSEN et al. (2002) eine geringe Iridium-Anomalie nachweisen; diese Messungen wurden an anderen Lokalitäten von TANNER & KYTE (2005) bestätigt. Allerdings ist nicht klar, ob es sich um ein extraterrestrisches oder terrestrisch-diagenetisches Signal handelt; diese Untersuchungen sind noch im Gange. Sollte es eine extraterrestrische Signatur sein, fehlt bisher der dazugehörige Einschlagskrater. Es gibt zwar einen großen Krater (Manicouagan, 100 km Durchmesser, in Kanada), aber der ist mit 214 Millionen Jahren zu alt, und steht vermutlich mit einer Ejektagale, die in England in Gesteinen der späten Trias gefunden wurde (WALKDEN et al. 2002), in Verbindung. Mit anderen Worten, für die Tr-J Grenze ist ein Impaktereignis nicht unwahrscheinlich, aber die Daten-Lage ist unklar, und heute kann noch keine eindeutige Aussage über einen möglichen Zusammenhang gemacht werden.

Eozän-Oligozän-Grenze

Eine andere wichtige Zäsur ist die Eozän-Oligozän-Grenze vor etwas über 33 Millionen Jahren. Messungen von extraterrestrischem Helium-3 zeigen hier eine erhöhte Akkretionsrate extraterrestrischen Materials (FARLEY et al. 1998; MUKHOPADHYAY et al. 2001), und es gibt auch einige recht große Einschlagskrater – wie den 100 km großen Popigai-Krater in Sibirien oder den 85 km großen Chesapeake-Bay-Krater an der Ostküste der USA (POAG et al. 2004) – aber beide Krater, und die mit ihnen verbundenen globalen Ejekta-Horizonte sind etwas älter als die E-O Grenze, mit ca. 35 Millionen Jahren. Zu diesem Zeitpunkt sind zwar Auswirkungen

auf das Klima nachweisbar (BODISELITSCH et al. 2004), aber diese waren nicht besonders stark und scheinen kein Massensterben verursacht zu haben. Auch zu keinen anderen Zeiten in der Erdgeschichte ist es bisher gelungen, eindeutige Hinweise für einen Zusammenhang zwischen Impakten und Massensterben zu finden.

Ausblick

Die Literatur zur Impaktforschung hat in jüngerer Zeit an Umfang zugenommen. Dies betrifft vor allem Artikel in Fachzeitschriften und populäre Bücher (vornehmlich in englischer Sprache; es wird aber auf ein deutschsprachiges Buch des Autors hingewiesen: KOEBERL 1998a). Es gibt bisher nur drei Fachbücher, die verschiedene Themen der Impaktforschung behandeln: MELOSH (1989), FRENCH (1998), und MONTANARI & KOEBERL (2000). Der interessierte Leser sei für weiterreichende Literatur auf diese Bücher verwiesen. Die Gefahr von Impaktereignissen und deren Einfluss auf die Geo- und Biosphäre wird nunmehr intensiver denn je diskutiert (siehe z. B. GEHRELS 1994; CHAPMAN & MORRISON 1994; LEWIS 1996; TOON et al. 1997; ATKINSON et al. 2000; COLLINS et al. 2005).

Die Untersuchungen der letzten Jahre – vor allem nach dem Anstoß, den die Entdeckung des Impaktes am Ende der Kreidezeit gegeben hat – haben gezeigt, dass Impaktereignisse in der Geschichte der Erde wesentlich wichtiger waren als von Geologen noch vor wenigen Jahren angenommen. Erst als unwiderlegbare Beweise für den gigantischen Einschlag am Ende der Kreidezeit als Ursache des K-T Massensterbens gefunden wurden, hat sich – beginnend vor etwa 15 Jahren – das Bild gewandelt. Derart apokalyptische Vorgänge wie am Ende der Kreidezeit, die zu einem der größten Massensterben in der Erdgeschichte geführt haben (z. B. Arbeiten in RYDER et al. 1996, und KOEBERL & MACLEOD 2002), sind aber in der geologischen Vergangenheit unseres Planeten nicht besonders häufig. Mit heutigem Wissensstand ist nur eines der bekannten großen Massensterben, eben jenes am Ende der Kreidezeit, ziemlich eindeutig einem Impaktereignis zuzuschreiben. Der Beitrag der Eruption der Deccan-Flutbasalte war zwar vorhanden, wird aber als nicht besonders bedeutend für das altersmäßig sehr rasche Massensterben gesehen (z. B. RAVIZZA & PEUKER-EHRENBRINK 2003). Im Fall der P-Tr Grenze scheint es umgekehrt zu sein – die Auswirkungen der viel stärkeren Sibirischen Flutbasalt-Eruptionen scheinen zu dominieren, während bisher keine eindeutigen Spuren eines großen Impaktes nachgewiesen werden konnten. Auch im späten Eozän kennt man eine weltweite Ejektaschicht, die vermutlich von den Popigai und/oder Chesapeake Bay-Kratern stammt. Bei dieser Lage sind aber keine direkten biologischen Konsequenzen nachzuwei-

sen. Von einem der ältesten bekannten Krater – Sudbury – wurde mit ziemlicher Sicherheit Auswurf gefunden (ADDISON et al. 2005), und CHADWICK et al. (2001) vermuteten, dass eine ungewöhnliche Gesteinsschicht in Süd-Grönland entweder mit Sudbury oder sogar Vredefort zu korrelieren sei. Aber auf Grund des hohen Alters (ca. 2 Milliarden Jahre) und der Einfachheit der damaligen Biosphäre sind heute keine biologischen Auswirkungen mehr nachweisbar.

In anderen Fällen sind die Verbindungen zwischen Massensterben und Impaktereignissen nicht genau nachweisbar, und zwar auf Grund entweder der Differenzen zwischen radiometrischer und biostratigraphischer Datierung, oder auf Grund der anhaftenden Unsicherheiten physikalischer Altersbestimmungsmethoden, oder weil die Signale einfach nicht eindeutig genug sind. Es mag zwar biologische Auswirkungen eines Einschlages gegeben haben, aber nach vielen Millionen oder hunderten Millionen Jahren sind diese eben nicht mehr genau nachweisbar. Einschlagsereignisse können sehr wohl lokal, regional, oder sogar kontinental Verwüstungen anrichten, und für viele Todesfälle in der Pflanzen und Tierwelt (oder sogar Menschen) verantwortlich sein, aber wenn auch nur einige wenige Exemplare einer Gattung überleben, ist der biologische Effekt eines Impaktereignisses paläontologisch und chemostratigraphisch nicht mehr nachweisbar. Man sollte daher die Gefahr von Impakten nicht überschätzen, aber diese Ereignisse mit anderen „Geohazards“ vergleichen. Aus der Untersuchung von Impaktkratern und deren Effekten auf der Erde kann man viel über die Konsequenzen zukünftiger Ereignisse lernen.

Zusammenfassung

Einschläge außerirdischer Körper (Kleinplaneten; Kometenkerne) auf der Erde zählen zu den spektakulärsten und energiereichsten geologischen Prozessen, die wir kennen. Auf Grund von geologischen Untersuchungen, zusammen mit astronomischen Erkenntnissen, kann man die Häufigkeit und die Auswirkungen solcher Einschläge in der Erdgeschichte ableiten. Hier werden nach einer kurzen Einführung zum Thema Einschläge und Einschlagskrater der Ursprung der einschlagenden Körper im Sonnensystem (Kleinplaneten und Kometen) besprochen, gefolgt von einer Diskussion der physikalischen Parameter von typischen Einschlägen und deren Folgen auf die Umwelt. Auch die Charakteristika und Auswirkungen von Meteoriteneinschlägen werden diskutiert. Danach folgt eine ausführliche Beschreibung der Ereignisse an der Kreide-Tertiär-Grenze. Zu dieser Zeit, vor 65 Millionen Jahren, ist der größte Einschlag eines außerirdischen Körpers, der im Laufe der letzten hundert Millionen Jahren auf der Erde nachweisbar ist, er-

folgt, mit katastrophalen Auswirkungen auf die Biosphäre. Bei anderen Massensterben in der Erdgeschichte (z.B. der Perm-Trias-Grenze oder Trias-Jura-Grenze) sind allerdings solche Einschlüsse nicht mit Sicherheit nachweisbar, und es gibt Anzeichen für verschiedene Mechanismen, die zu Massensterben führen können.

Danksagung

Viele Kollegen haben im Laufe der Jahre mit mir an relevanten Arbeiten kooperiert, und mit Diskussionen geholfen. Die Arbeiten des Autors werden seit Jahren dankenswerterweise vom Österreichischen Forschungsfonds FWF finanziell unterstützt.

Literatur

- ADDISON A.D., BRUMPTON G.R., VALLINI D.A., McNAUGHTON N.J., DAVIS D.W., KISSIN S.A., FRALICK P.W. & A.L. HAMMOND (2005): Discovery of distal ejecta from the 1850 Ma Sudbury impact event. — *Geology* **33**: 193-196.
- ALVAREZ L.W., ALVAREZ W., ASARO F. & H.V. MICHEL (1980): Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. — *Science* **208**: 1095-1108.
- ATKINSON H., TICKELL C. & D. WILLIAMS (2000): Report of the Task Force on Potentially Hazardous Near Earth Objects. — UK Government, September 2000, British National Space Center, London: 1-56.
- BECKER L., POREDA R.J., BASU A.R., POPE K.O., HARRISON T.M., NICHOLSON C. & R. IASKY (2004): Bedout: a possible end-Permian impact crater offshore of Northwestern Australia. — *Science* **304**: 1469-1476.
- BLUM J.D. & C.P. CHAMBERLAIN (1992): Oxygen isotope constraints on the origin of impact glasses from the Cretaceous-Tertiary boundary. — *Science* **257**: 1104-1107.
- BLUM J.D., CHAMBERLAIN C.P., HINGSTON M.P., KOEBERL C., MARIN L.E., SCHURAYTZ B.C. & V.L. SHARPTON (1993): Isotopic comparison of K-T boundary impact glass with melt rock from the Chicxulub and Manson impact structures. — *Nature* **364**: 325-327.
- BODISELTSCH B., MONTANARI A., KOEBERL C. & R. COCCIONI (2004): Delayed climate cooling in the Late Eocene caused by multiple impacts: high-resolution geochemical studies at Massignano, Italy. — *Earth and Planetary Science Letters* **223**: 283-302.
- BOHOR B.F., FOORD E.E., MODRESKI P.J. & D.M. TRIPLEHORN (1984): Mineralogical evidence for an impact event at the Cretaceous/Tertiary boundary. — *Science* **224**: 867-869.
- BOHOR B.F., MODRESKI P.J., E.E. FOORD & (1987): Shocked quartz in the Cretaceous/Tertiary boundary clays: Evidence for global distribution. — *Science* **236**: 705-708.
- CHADWICK B., CLAEYS P. & B.M. SIMONSON (2001): New evidence for a large Palaeoproterozoic impact: spherules in a dolomite layer in the Ketilidian orogen, South Greenland. — *Journal of the Geological Society of London* **158**: 331-340.
- CHAPMAN C.R. & D. MORRISON (1994): Impacts on the Earth by asteroids and comets: assessing the hazard. — *Nature* **367**: 33-40.
- CHEN G., TYBURCZY J.A. & T.J. AHRENS (1994): Shock-induced devolatilization of calcium sulfate and implications for K-T extinctions. — *Earth and Planetary Science Letters* **128**: 615-628.
- CHYBA C.F., THOMAS P.J. & K.J. ZAHNLE (1993): The 1908 Tunguska explosion: Atmospheric disruption of a stony asteroid. — *Nature* **361**: 40-44.
- COCKELL C.S. & A.R. BLAUSTEIN (2000): "Ultraviolet spring" and the ecological consequences of catastrophic impacts. — *Ecology Letters* **3**: 77-81.
- COLLINS G.S., MELOSH H.J. & R.A. MARCUS (2005): Earth impact effects program: A web-based computer program for calculating the regional environmental consequences of a meteoroid impact on Earth. — *Meteoritics and Planetary Science* **40**: 817-840.
- Earth Impact Database (2007): Online-Datenbank auf: <http://www.unb.ca/passc/ImpactDatabase/>.
- FARLEY K.A. & S. MUKHOPADHYAY (2001): An extraterrestrial impact at the Permian-Triassic Boundary? — *Science* **293**: 2343a.
- FARLEY K.A., MONTANARI A., SHOEMAKER E.M. & C.S. SHOEMAKER (1998): Geochemical evidence for a comet shower in the late Eocene. — *Science* **280**: 1250-1253.
- FARLEY K.A., WARD P., GARRISON G. & S. MUKHOPADHYAY (2005): Absence of extraterrestrial ³He in Permian-Triassic age sedimentary rocks. — *Earth and Planetary Science Letters* **240**: 265-275.
- FRENCH B.M. (1998): Traces of catastrophe: A handbook of shock-metamorphic effects in terrestrial meteorite impact structures. — *LPI Contribution* **954**, Lunar and Planetary Institute, Houston: 1-120.
- GEHRELS T. (Ed.) (1994): Hazards Due to Comets & Asteroids. — Univ. of Arizona Press, Tucson: 1-1300.
- GILMOUR I. (1998): Geochemistry of carbon in terrestrial impact processes. — In: GRADY M.M., HUTCHISON R., McCALL G.J.H. & D.A. ROTHERY (Eds), *Meteorites: Flux with Time and Impact Effects*. Geological Society of London, Special Publication **140**: 205-216.
- GILMOUR I., WOLBACH W.S. & E. ANDERS (1990): Early environmental effects of the terminal Cretaceous impact. In: SHARPTON V.L., WARD P.D. (Eds) *Global Catastrophes in Earth History*. — Geological Society of America, Special Paper **247**: 383-390.
- GRARD A., FRANCOIS L.M., DESSERT C., DUPRE B. & Y. GODDERIS (2005): Basaltic volcanism and mass extinction at the Permo-Triassic boundary: Environmental impact and modeling of the global carbon cycle. — *Earth and Planetary Science Letters* **234**: 207-221.
- GUPTA S.C., AHRENS T.J. & W. YANG (2001): Shock-induced vaporization of anhydrite and global cooling from the K/T impact. — *Earth Planet. Sci. Lett.* **188**: 399-412.
- HILDEBRAND A.R., PENFIELD G.T., KRING D.A., PILKINGTON M., CARMARCO Z.A., JACOBSEN S.B. & W.V. BOYNTON (1991): Chicxulub crater: A possible Cretaceous-Tertiary boundary impact crater on the Yucatan Peninsula, Mexico. — *Geology* **19**: 867-871.
- HOLSER W.T. & H.P. SCHÖNLAUB (eds) (1991): The Permian-Triassic boundary in the Carnic Alps of Austria (Gartnerkofel Region). — *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt, Wien, Band* **45**: 1-232.
- HOLSER W.T., SCHÖNLAUB H.P., ATTREP M. Jr., BOECKELMANN K., KLEIN P., MAGARITZ M., ORTH C.J., FENNINGER A., JENNY C., KRALK M., MAURITSCH H., PAK E., SCHRAMM J.M., STATTEGGER K. & R.

- SCHMÖLLER (1989): A unique geochemical record at the Permian-Triassic boundary. — *Nature* **337**: 39-44.
- KAIHO K., KAJIWARA Y., NAKANO T., MIURA Y., KAWAHATA H., TAZIKI K., UESHIMA M., CHEN Z. & G.R. SHI (2001): End-Permian catastrophe by bolide impact: Evidence of a gigantic release of sulfur from the mantle. — *Geology* **29**: 815-818.
- KAMO S.L. & T.E. KROGH (1995): Chicxulub crater source for shocked zircons from the Cretaceous-Tertiary boundary layer, Saskatchewan: Evidence from new U-Pb data. — *Geology* **23**: 281-284.
- KELLER G., ADATTE T., STINNESBECK W., REBOLLEDO-VIEIRA M., FUCUGAUCHI J.U., KRAMAR U. & D. STÜBEN (2004): Chicxulub impact predates the K-T boundary mass extinction. — *Proceedings of the National Academy of Science* **97** (1): 1-6.
- KOEBERL C. (1986): Geochemistry of tektites and impact glasses. — *Annual Reviews of Earth and Planetary Science* **14**: 323-350.
- KOEBERL C. (1996): Chicxulub – The K-T boundary impact crater: A review of the evidence, and an introduction to impact crater studies. — *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt (Wien)* **53**: 23-50.
- KOEBERL C. (1998a): *Impakt: Gefahr aus dem All*. — Verlag VaBene, Wien-Klosterneuburg. (ISBN 3-85167-074-4): 1-184.
- KOEBERL C. (1998b): Identification of meteoritical components in impactites. — In: GRADY M.M., HUTCHISON R., McCALL G.J.H. & D.A. ROTHERY (Eds), *Meteorites: Flux with Time and Impact Effects*. Geological Society of London, Special Publication **140**: 133-152.
- KOEBERL C. (2002): Mineralogical and geochemical aspects of impact craters. — *Mineralogical Magazine* **66**: 745-768.
- KOEBERL C. (2004): Remote sensing studies of impact craters: how to be sure? — *Comptes Rendus Geoscience* **336**: 959-961.
- KOEBERL C. (2007): *Impakt und Massensterben – Ein Überblick über den aktuellen Forschungsstand*. — *Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt, Wien* **147**: 169-191.
- KOEBERL C. & K. MACLEOD (eds) (2002): *Catastrophic Events and Mass Extinctions: Impacts and Beyond*. — Geological Society of America, Special Paper **356**, 746 pp.
- KOEBERL C. & F. MARTINEZ-RUIZ (2003): The stratigraphic record of impact events: A short overview. In: KOEBERL C. & F. MARTINEZ-RUIZ (Eds), *Impact Markers in the Stratigraphic Record*. *Impact Studies*, vol. **3**, Springer, Heidelberg: 1-40.
- KOEBERL C. & B. MILKEREIT (2007): Continental drilling and the study of impact craters and processes – an ICDP perspective. — In: HARMS U., KOEBERL C. & M.D. ZOBACK (Eds), *Continental Scientific Drilling*. Springer, Heidelberg: 95-161.
- KOEBERL C., ARMSTRONG R.A. & W.U. REIMOLD (1997): Morokweng, South Africa: A large impact structure of Jurassic-Cretaceous boundary age. — *Geology* **25**: 731-734.
- KOEBERL C., GILMOUR I., REIMOLD W.U., CLAEYS P. & B.A. IVANOV (2002): Comment on "End-Permian catastrophe by bolide impact: Evidence of a gigantic release of sulfur from the mantle" by KAIHO et al. — *Geology* **30**: 855-856.
- KOEBERL C., FARLEY K.A., PEUCKER-EHRENBRINK B. & M.A. SEPHTON (2004): Geochemistry of the end-Permian extinction event in Austria and Italy: No evidence for an extraterrestrial component. — *Geology* **32**: 1053-1056.
- KRING D.A. (1997): Air blast produced by the Meteor Crater impact event and a reconstruction of the affected environment. — *Meteoritics and Planetary Science* **32**: 517-530.
- LANGENHORST F., KYTE F.T. & G.J. RETALLACK (2005): Reexamination of quartz grains from the Permian-Triassic boundary section at Graphite Peak, Antarctica. — *Lunar and Planetary Science* **36**, abs. # 2358.
- LEWIS J.S. (1997): *Rain of iron and ice: The very real threat of comet and asteroid bombardment*. — Addison-Wesley Publishing Comp.: 1-240.
- LYONS J.R. & T.J. AHRENS (2003): Terrestrial acidification at the K/T boundary. — In: DAVISON L. et al. (Eds), *High-pressure shock composition of solid V: Shock chemistry with applications to meteorite impacts*: New York, Springer-Verlag: 181-197.
- MARUOKA T. & C. KOEBERL (2003): Acid-neutralizing scenario after the K-T impact event. — *Geology* **31**: 489-492.
- MARUOKA T., KOEBERL C., HANCOX P.J. & W.U. REIMOLD (2003): Sulfur geochemistry across a terrestrial Permian-Triassic boundary section in the Karoo Basin, South Africa. — *Earth and Planetary Science Letters* **206**: 101-117.
- MELOSH H.J. (1989): *Impact cratering – A geologic process*. — Oxford University Press, New York: 1-245.
- MONTANARI A. & C. KOEBERL (2000): *Impact Stratigraphy: The Italian Record*. — *Lecture Notes in Earth Sciences*, Vol. **93**, Springer Verlag, Heidelberg: 1-364.
- MUKHOPADHYAY S., FARLEY K. & A. MONTANARI (2001): A 35 Myr record of helium in pelagic limestones: implications for interplanetary dust accretion from the early Maastrichtian to the Middle Eocene. — *Geochimica et Cosmochimica Acta* **65**: 653-669.
- MÜLLER R.D., GONCHAROV A. & A. KRITSKI (2005): Geophysical evaluation of the enigmatic Bedout basement high, offshore northwestern Australia. — *Earth and Planetary Science Letters* **237**: 264-284.
- OLSEN P.E., KENT D.V., SUES H.-D., KOEBERL C., HUBER H., MONTANARI A., RAINFORTH E.C., FOWELL S.J., SZAJNA M.J. & B.W. HARTLINE (2002): Ascent of dinosaurs linked to Ir anomaly at Triassic-Jurassic boundary. — *Science* **296**: 1305-1307.
- PIERAZZO E., KRING D.A. & H.J. MELOSH (1998): Hydrocode simulation of the Chicxulub impact event and the production of climatically active gases. — *Journal of Geophysical Research* **103**: 28607-28625.
- PILKINGTON M. & R.A.F. GRIEVE (1992): The geophysical signature of terrestrial impact craters. — *Reviews of Geophysics* **30**: 161-181.
- POAG C.W., KOEBERL C. & W.U. REIMOLD (2004): Chesapeake Bay Crater: Geology and Geophysics of a Late Eocene Submarine Impact Structure. — *Impact Studies*, vol. **4**, Springer Verlag, Heidelberg (+ CD-ROM): 1-522.
- POREDA R.J. & L. BECKER (2003): Fullerenes and interplanetary dust at the Permian-Triassic boundary. — *Astrobiology* **3**: 75-90.
- RAMPINO M.R. & B.M. HAGGERTY (1996): Impact crises and mass extinctions: A working hypothesis. — In: RYDER G., FASTOVSKY D. & S. GARTNER (Eds), *New Developments Regarding the KT Event and Other Catastrophes in Earth History*. Geological Society of America, Special Paper **307**: 11-30.
- RAVIZZA G. & B. PEUCKER-EHRENBRINK (2003): Chemostratigraphic evidence of Deccan Volcanism from the marine osmium isotope record. — *Science* **302**: 1392-1395.
- REIMOLD W.U., KOEBERL C., BRANDSTÄTTER F., KRUGER F.J., ARMSTRONG R.A. & C. BOOTSMAN (1999): The Morokweng impact structure, South Africa: Geologic, petrographic, and isotopic results, and implications for the size of the structure. — In:

- DRESSLER B.O. & V.L. SHARPTON (Eds), Large Meteorite Impacts and Planetary Evolution II, Geological Society of America Special Paper **339**: 61-90.
- RENNE P.R., FARLEY K.A., REIMOLD W.U., KOEBERL C., RAMPINO M.R., KELLEY S.P. & B.A. IVANOV (2004): Is Bedout an impact crater? Take 2. — *Science* **306**: 610-612.
- RESTALLACK G.J., SEYEDOLALI A., KRULL E.S., HOLSER W.T., AMBERS C.P. & F.T. KYTE (1998): Search for evidence of impact at the Permian-Triassic boundary in Antarctica and Australia. — *Geology* **26**: 979-982.
- RYDER G., FASTOVSKY D. & S. GARTNER (eds) (1996): The Cretaceous-Tertiary Event and other Catastrophes in Earth History. — Geological Society of America Special Paper **307**: Boulder, CO, Geological Society of America: 1-576.
- SCHULTE P., SPEIJER R., MAI H. & A. KONTNY (2006): The Cretaceous-Paleogene (K-P) boundary at Brazos, Texas: Sequence stratigraphy, depositional events and the Chicxulub impact. — *Sedimentary Geology* **184**: 77-109.
- SELF S., WIDDOWSON M., THORDARSON T. & A.E. JAY (2006): Volatile fluxes during flood basalt eruptions and potential effects on the global environment: A Deccan perspective. — *Earth and Planetary Science Letters* **248**: 518-532.
- SHARPTON V.L. & P.D. WARD (Eds) (1990): Global Catastrophes in Earth History. — Geological Society of America Special Paper **247**: Boulder, CO, Geological Society of America: 1-631.
- SIGURDSSON H., D'HONDT S. & S. CAREY (1992): The impact of the Cretaceous/Tertiary bolide on evaporite terrane and generation of major sulfuric acid aerosol. — *Earth and Planetary Science Letters* **109**: 543-559.
- SMIT J. (1999): The global stratigraphy of the Cretaceous-Tertiary boundary impact ejecta. — *Annual Reviews of Earth and Planetary Science* **27**: 75-113.
- SPENCER J.R. & J. MITTON (1995): The great comet crash. — Cambridge University Press, Cambridge: 1-118.
- STÖFFLER D. & F. LANGENHORST (1994): Shock metamorphism of quartz in nature and experiment: I. Basic observations and theory. — *Meteoritics* **29**: 155-181.
- STUART J.S. & R.P. BINZEL (2004): Bias-corrected population, size distribution, and impact hazard for the near-Earth objects. — *Icarus* **170**: 295-311.
- TANNER L.H. & F.T. KYTE (2005): Anomalous iridium enrichment at the Triassic-Jurassic boundary, Blomidon Formation, Fundy Basin, Canada. — *Earth and Planetary Science Letters* **240**: 634-641.
- TAYLOR S.R. & S.M. McLENNAN (1985): The Continental Crust: Its Composition and Evolution. — Blackwell Scientific Publications, Oxford: 1-312.
- TOON O.B., ZAHNLE K., MORRISON D., TURCO R.P. & C. COVEY (1997): Environmental perturbations caused by the impacts of asteroids and comets. — *Reviews of Geophysics* **35**: 41-78.
- WALKDEN G., PARKER J. & S. KELLEY (2002): A late Triassic impact ejecta layer in southwestern Britain. — *Science* **298**: 2185-2188.
- WARD S.N. & E. ASPHAUG (2000): Asteroid impact tsunami: a probabilistic hazard assessment. — *Icarus* **145**: 64-78.
- WOLBACH W.S., GILMOUR I. & E. ANDERS (1990): Major wildfires at the Cretaceous/Tertiary boundary. — In: SHARPTON V.L. & P.D. WARD (eds), *Global Catastrophes in Earth History*, Geological Society of America Special Paper **247**: Boulder, CO, Geological Society of America: 391-400.
- YANG W. & T.J. AHRENS (1998): Shock vaporization of anhydrite and global effects of the K/T bolide. — *Earth and Planetary Science Letters* **156**: 125-140.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. Christian KOEBERL
 Center for Earth Sciences, Universität Wien
 Althanstraße 14
 1090 Wien
 Austria
 E-Mail: christian.koerberl@univie.ac.at

Paläoklima

G. SKODA

Abstract: Paleoclimate. The global climate is a result of constant interaction between the radiation from the sun with our gaseous atmosphere, land-masses, and oceans. Since the origin of earth about 4.5 billion years ago, the climate has changed again and again in irregular intervals, there have been warm and cold, dry and humid periods. Facing a possible climate change, the question arises: „What consequences does human interference have for the climate?“ It is very difficult to predict the long term consequences in any detail.

The further we go back in time, the more imprecise the climate history information gets, and scientists have to resort to more imprecise methods such as geological procedures, sediment analysis or studies of annual tree-rings. More precise records, especially systematic measurements, have only been available for about 200 years, and these usually come from densely populated areas. This lack of data creates a problem for climate research – to find out whether the climate change that has been observed since the begin of the industrialised period is caused by natural fluctuation or is partly the result of human activity. Improved climate models brought considerable progress in this field. There are clear indications that the global warming, the start of which we currently experience, is partly caused by humans (usage of fossil fuels).

Paleoclimate research can help to better predict the probability of disasters occurring (e.g. draughts, floodings, storms...).

Key words: Paleoclimate, climate models, global warming.

Bedeutung des Klimas für das Leben auf der Erde

Auf der Erde hat sich höheres Leben nur deshalb entwickeln können, weil unser Planet eine Atmosphäre besitzt, die wegen ihrer spezifischen Zusammensetzung einen natürlichen Treibhauseffekt bewirkt. Die globale Strahlungs-Gleichgewichtstemperatur (das ist jene Temperatur an der Erdoberfläche, welche sich als Bilanz aller von der Sonne einkommenden und in den Weltraum abstrahlenden Wärmeflüsse einstellt) wird dadurch nämlich von 255K (-18 °C) auf 288K (+15 °C) erhöht und damit in einen lebensfreundlichen Bereich oberhalb des Gefrierpunktes von Wasser gebracht. Höheres Leben in den uns bekannten Formen ist aber erst möglich geworden, seit sich der Sauerstoffanteil der Atmosphäre in der uns heute verfügbaren Größenordnung eingestellt hatte und die Biosphäre durch den Aufbau einer stratosphärischen Ozonschicht vor den zerstörerischen Anteilen der ultravioletten Sonnenstrahlung geschützt wurde.

Die Prozesse, die sich als Folge der ständigen Interaktion der Sonnenstrahlung mit der lebensspendenden und schützenden irdischen Atmosphäre und den Landmassen und Ozeanen abspielen, machen insgesamt das globale Klimasystem aus. Dessen überaus komplexes dynamisches Wirkungsgefüge, mit seiner Vernetzung der vielfältigsten extraterrestrischen und irdischen Einflüs-

se, wird bereits bei der Betrachtung der Temperatur als nur einem der zahlreichen Klimaelemente deutlich. Das Klimasystem bewirkt intensive Wechselbeziehungen unter anderem zwischen der Litho-, Hydro- bzw. Kryosphäre sowie mit der Bio- und Atmosphäre und hält die miteinander vernetzten Kreisläufe zwischen diesen Sphären in Gang. So versorgt der Kreislauf des Wassers die Biosphäre mit dem lebensnotwendigen Nass und trägt gleichzeitig entscheidend zur Verwitterung und Abtragung von Gesteinen an der Erdoberfläche und zur Bodenbildung bei. Die Pflanzendecke wiederum beeinflusst das Rückhaltevermögen des Bodens für Wasser, den Strahlungshaushalt der Erdoberfläche und der Atmosphäre, und mit ihren Stoffwechselprozessen greift sie entscheidend in den globalen Kohlenstoffkreislauf ein. Für den Kreislauf des Treibhausgases Kohlendioxid spielen wiederum die Ozeane und die darin lebenden Organismen als Senken eine wichtige Rolle.

Das globale Klimasystem setzt sich aus unzähligen regionalen Systemen unterschiedlichster räumlicher und zeitlicher Skalen zusammen, die auf das übergeordnete System rückwirken. Für die räumlichen oder geographischen Verteilungsmuster der Klimate ist neben der grundlegenden geo- und astrophysikalischen Gegebenheiten (wie etwa Kugelgestalt und Rotation der Erde, Neigung der Erdachse, Erdbahnparameter etc.) vor allem die Land-See-Verteilung von großer Bedeutung.

Tab. 1: Klima-Archive und Methoden zu ihrer Datierung.

Klima-Archive	Biostratigraphie	Warven-chronologie	Dendro-chronologie	Tephro-chronologie	Radiometrische Daten	Sauerstoff-isotopendaten	(Zeitreihen) Magnetoanalysen	Luminiszenz-stratigraphie
marin								
Meersedimente	x			x	x		x	
Fossilien	x				x	x		
Korallenriffe	x				x	x		
Evaporite					x	x		
terrestrisch								
Seessedimente (Warven)	x	x		x	x	x		x
(Paläo)Böden					x	x	x	x
Flusssedimente								x
Moore			x					
Höhlensedimente, -sinter		x			x	x		
Holz (Baumringe)			x		x			
Kryosphäre								
Festlandeis (Eisbohrkerne)				x		x		
Schelfeis				(x)		x		
alpine Gletscher				x		x		

Erstere sind zunächst einmal für die generelle Breitenabhängigkeit der Strahlungsbilanz, insbesondere für den daraus folgenden Wärmeüberschuss in den Tropen und das Wärmedefizit in den Polargebieten, verantwortlich. Die dadurch angetriebenen, miteinander gekoppelten atmosphärischen und ozeanischen (thermohalinen, d.h. von Temperatur und Salzgehalts- bzw. Dichteunterschieden des Meerwassers abhängigen) Ausgleichsströmungen sind erdumspannend und nehmen einen entscheidenden Einfluss auf die Ausprägung des Klimas auf der Erde. Durch die Land-Meer-Verteilung werden sowohl die atmosphärische Zirkulation als auch die ozeanischen Oberflächen- und Tiefenströmungen erheblich modifiziert.

Das Klimasystem, wie es auf der Erde unter den heute gegebenen terrestrischen und extraterrestrischen Rahmenbedingungen wirksam ist, ist also in erster Linie für die an der Erdoberfläche herrschenden Verhältnisse und damit für die Existenz und Verbreitung von tierischem und pflanzlichen Leben oder nutzbarer Böden verantwortlich. Während der geologischen Vergangenheit kam es immer wieder zu dramatischen und auch katastrophalen, aber eben „natürlichen“ Veränderungen der Lebensbedingungen, die von Klimaänderungen begleitet oder verursacht wurden (Abb. 1). Angesichts eines möglichen globalen Klimawandels stellt sich insbesondere die Frage: „Welche Konsequenzen haben geänderte Rahmenbedingungen für das globale Klimaregime und damit auch für die Verbreitung des Lebens auf der Erde?“ Unser eigener anthropogener Eingriff in die Zusammensetzung der Atmosphäre und die daraus resultierenden Klimaveränderungen sind in ihren Konsequenzen bisher noch kaum abzusehen.

Klimageschichte

Die Erde ist vor etwa 4,6 Milliarden Jahren zusammen mit dem gesamten Sonnensystem aus einem rotierenden Gas entstanden, welches zu 90 % aus Wasserstoff und zu 9 % aus Helium bestand. Das restliche Prozent bestand aus den schweren Elementen, die durch die Zentrifugalkräfte nach außen getrieben wurden und die heutigen Planeten bilden, von denen die größeren auch noch eine eigene Atmosphäre halten konnten. Die Uratmosphäre der Erde ist jedoch wahrscheinlich nicht nur durch dieses „Festhalten des Urnebels“ entstanden, sondern auch durch intensive Vulkantätigkeit.

Mit verschiedenen geologischen Indikatoren kann der allgemeine Kurvenverlauf der Temperaturänderungen auf der Erde seit ihrem Ursprung vor etwa 4.6 Milliarden Jahren verfolgt werden.

Aus den Abb. 2 bis 4 können wir entnehmen, dass das Klima im Allgemeinen wärmer war als das der letz-

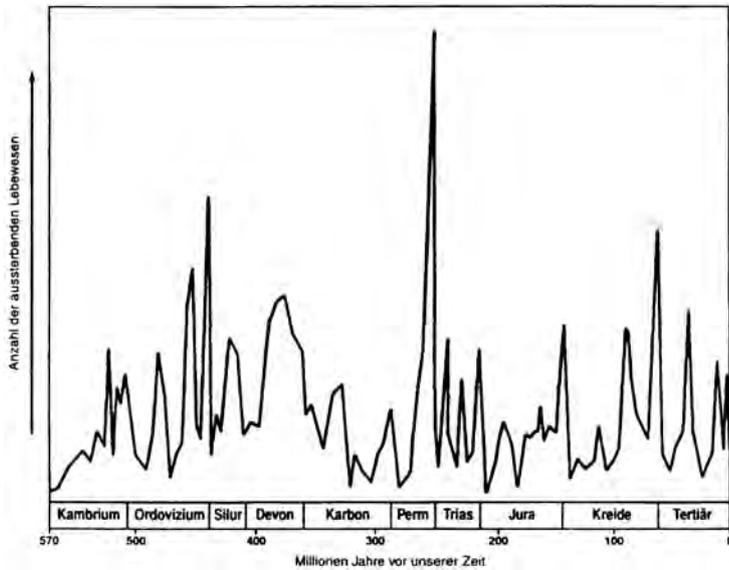


Abb. 1: Die Schwankungen der Aussterberate (= Zahl der aussterbenden Lebewesen pro Zeiteinheit) im Laufe der Erdgeschichte. Die Spitzen der Kurve markieren Massenaussterbe-Ereignisse. Seit dem Kambrium haben mehrere gravierende derartige Ereignisse stattgefunden.

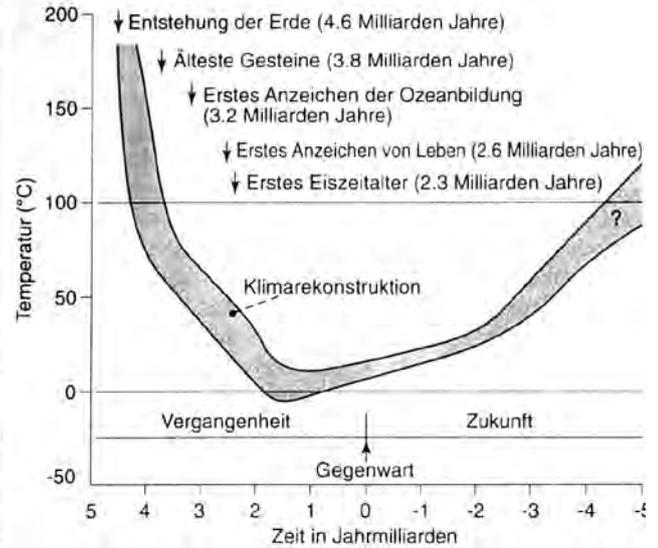


Abb. 2: Mutmaßlicher Verlauf des bodennahen Temperaturbandes in der irdischen Atmosphäre in Vergangenheit, Gegenwart und Zukunft.

ten 1 Million Jahren. Mit Hilfe von mathematisch-physikalischen Modellen lassen sich Klimarekonstruktionen von der Gegenwart bis etwa 2 Milliarden Jahre in die Vergangenheit durchführen. Diese Ergebnisse sind nützlich, den zukünftigen Klimaverlauf zu „erahnen“.

Diese „Erste“ Atmosphäre bestand hauptsächlich aus den Wasserstoffverbindungen von Kohlenstoff, Stickstoff und Sauerstoff, also aus Methan, CH_4 , Ammoniak, NH_3 und Wasserdampf H_2O . Der Wasserstoff-Helium-Ball der Sonne zog sich immer mehr zusammen und erhitze sich zunehmend. Dabei entstand eine Strahlung, welche die oben genannten Gase der Ur-Erdatmosphäre wieder in ihre Bestandteile zerlegte. Den dabei entstehenden atomaren Wasserstoff konnte die Erde mit ihrer Schwerkraft nicht halten, und aus dem atomaren Kohlenstoff, Stickstoff und Sauerstoff entstanden CO_2 und N_2 als Hauptbestandteile der „Zweiten“ Erdatmosphäre. Allerdings war diese Erde bereits feucht, denn das verloren gegangene H_2O wurde vom Vulkanismus nachgeliefert. Die heutige „Dritte“ Atmosphäre wurde erst nach der Entstehung des Lebens gebildet. Sie unterscheidet sich von der „Zweiten Atmosphäre“ dadurch, dass in ihr nur noch wenig CO_2 enthalten ist, stattdessen aber ein hoher Anteil von molekularem Sauerstoff O_2 . Dieser Umbau der atmosphärischen Zusammensetzung durch die Photosynthese begann vor etwa drei Milliarden Jahren und dauerte über zwei Milliarden Jahre an.

Parallel zu diesen chemischen atmosphärischen Prozessen war die Erde in der Hälfte ihrer bisherigen Existenzzeit einem permanenten Abkühlungsprozess unterworfen, bis es vor etwa 2.5 Milliarden Jahren zu einem

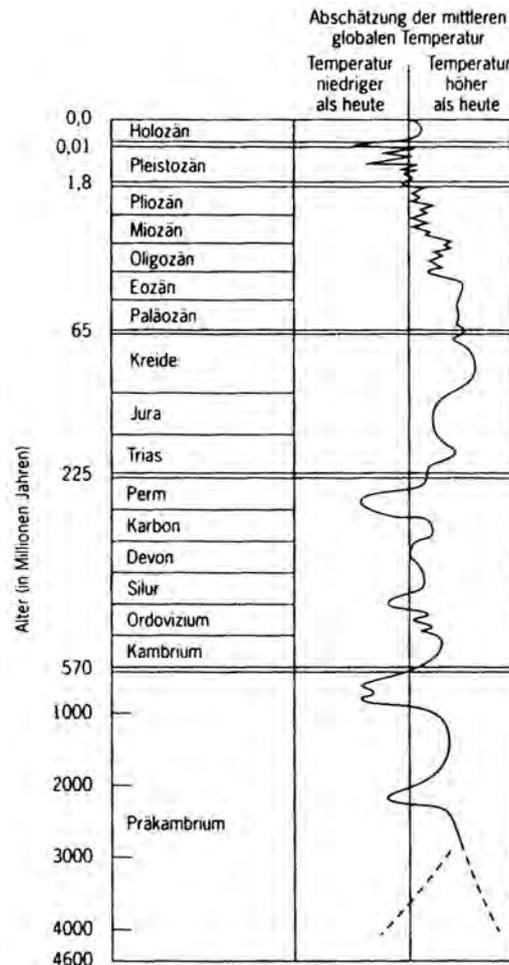


Abb. 3: Mit verschiedenen geologischen Indikatoren kann der allgemeine Kurvenverlauf der globalen Temperatur seit dem Ursprung der Erde vor etwa 4.6 Milliarden Jahren verfolgt werden. Derartige Rekonstruktionen lassen darauf schließen, dass das Erd-Klima im Allgemeinen wärmer war als das während der letzten 1 Million Jahre.

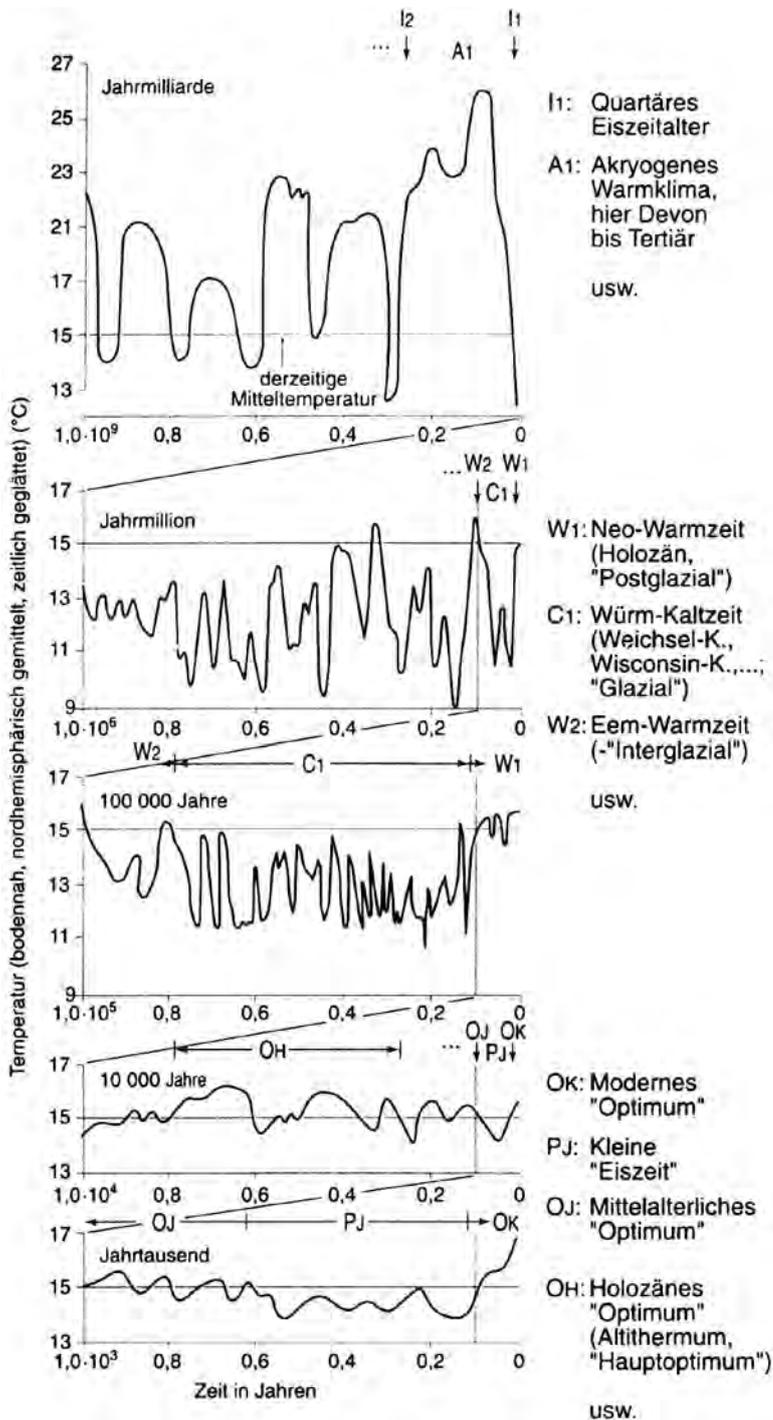


Abb. 4: Temperaturvariationen während der letzten 1 Milliarde Jahre in der Nordhemisphäre in verschiedenen zeitlichen Auflösungen bis heute.

ersten Eiszeitalter kam. Nach Modellen der Sonnenphysik wurde durch den „Lebenslauf“ der Sonne der Abkühlungsprozess etwas später beendet. Er ging dann im Rahmen einer solaren Halbwellen sogar in einen Erwärmungsprozess über: Sonnenmodelle sagen für zukünftige erdgeschichtliche Zeiträume eine Zunahme dieser Erwärmung voraus bis zur Vernichtung alles Lebens (Abb. 2). Trotz der Erwärmung während der letzten 1,5-2 Milliarden

Jahre kam es noch zu weiten Eiszeitaltern, und zwar vor etwa 960, 750, 680, 450, 280 Millionen Jahren. Ein weiteres Eiszeitalter, die so genannte Pleistozäne Vereisung, auch Quartär- oder Diluvium-Eiszeitalter genannt, begann auf der Nordhalbkugel „erst“ vor etwa 2 Millionen Jahren und dauert bis zur Gegenwart an. (Die Südhalbkugel ist schon seit etwa 25 Millionen Jahren vereist). Zwar dauern alle diese Eiszeitalter jeweils mehrere Millionen Jahre an, sie machen jedoch insgesamt nur einen kleineren Anteil des gesamten erdgeschichtlichen Zeitraums aus. Der weitaus häufigste Klimazustand der Erde enthält keine Kryosphäre, sondern nur Land- und Ozeanoberflächen. Die Akyrogenphasen dauerten jeweils hunderte von Millionen Jahren an (siehe Abb. 3).

Begriffe wie Pleistozän, Quartär oder Diluvium stammen aus der Geologie. Hier werden die zeitlich aufeinander folgenden Gesteinsformationen in ihrer vertikalen Lage nach Gesteinsart und nach der Art der eingeschlossenen Fossilien voneinander unterschieden. Diese Schichten spiegeln erdgeschichtliche Zeitabschnitte wieder, die oftmals anstelle von Jahreszahlen verwendet werden. In der folgenden Übersetzungstabelle zwischen den geologischen Formationen und den zugehörigen erdgeschichtlichen Zeiten kennzeichnen alle Zahlenangaben den Beginn der jeweiligen Formation, und zwar in Jahrmillionen vor der Gegenwart. Diese Zahlen stellen gerundete Mittelwerte aus verschiedenen Quellen dar:

Präkambrium als Zusammenfassung von

- Archaikum, auch Azoikum oder Alt-Präkambrium genannt (4600)
- Proterozoikum, auch Algonkium oder Neu-Präkambrium genannt (2600)

Der Name Azoikum zur Bezeichnung einer leblosen Formation ist inzwischen veraltet, da man auch hier älteste Organismen gefunden hat. Das erste der bekannten Eiszeitalter nennt man nicht mehr ganz folgerichtig das archaische, es fand nämlich erst im frühen Proterozoikum statt. Das zweite bekannte Eiszeitalter ist das so genannte algonkische. Im Neu-Präkambrium fanden noch zwei weitere Eiszeitalter statt, die man eokambisch I und eokambisch II nennt.

Die moderne Klimaforschung kann den bodennahen Temperaturverlauf etwa eine Milliarde Jahre in die Vergangenheit zurückverfolgen. In Abb. 4 findet man eine Auswahl derartiger Ergebnisse, gegliedert in fünf Zeitabschnitte. Bei Annäherung an die Gegenwart umfassen die Graphiken jeweils einen kürzeren Zeitraum und weisen damit eine höhere Genauigkeit auf.

Paläozoikum als Zusammenfassung von

- Kambrium (580)
- Ordovizium (500)
- Silur (430)
- Devon (400)
- Karbon (350)
- Perm (280)

Im Kambrium entwickelten sich erste Fische, im Devon Landwirbeltiere. Ins Paläozoikum fallen das fünfte und das sechste bekannte Eiszeitalter. Entsprechend ihrer oben genannten Zeiten nennt man sie silur-ordovizisch bzw. perm-karbonisch.

Mesozoikum als Zusammenfassung von

- Trias (225)
- Jura (190)
- Kreide (135)

Aus dem Mesozoikum sind keine Eiszeitalter bekannt. Es entwickelten sich kleine Säugetiere, Vögel und Blütenpflanzen. Das Mesozoikum war auch das Zeitalter der Dinosaurier.

Känozoikum als Zusammenfassung von

- Tertiär (65), noch einmal unterteilt in Paläozän (65), Eozän (55), Oligozän (38), Miozän (25) und Pliozän (10)
- Quartär (2), noch einmal unterteilt in Pleistozän (2), auch Diluvium genannt, und Holozän (0.01) auch Alluvium genannt.

Im Tertiär entwickelten sich die großen Säugetiere, im Quartär der Mensch. Wie bereits oben erwähnt, begann das letzte bekannte Eiszeitalter vor zwei Millionen Jahren, also zu Beginn des Quartärs. Obwohl es noch heute anhält, also auch ins Holozän (Alluvium) hineinreicht, nennt man es wie erwähnt Pleistozäne Vereisung oder Diluvium-Eiszeitalter.

Zusammengefasst etablieren die sieben bekanntesten Eiszeitalter klimatologische Zeitskalen von mehreren hundert Millionen Jahren! – Während der Eiszeitalter kommt es zu häufigen Wechseln zwischen relativ kälteren und relativ wärmeren Perioden. Diese von den oben genannten Eiszeitaltern zu unterscheidenden Klimaschwankungen haben im Allgemeinen eine Zeitskala von einigen zehntausend Jahren. Man nennt diese Schwankungen Glaziale und Interglaziale, auch „Kaltzeiten“ und „Warmzeiten“. Der Begriff Eiszeit sorgt oft für Verwirrung, weil er von einigen Autoren als Synonym für die Eiszeitalter selbst, häufiger jedoch für die Glaziale (Kaltzeiten) während der Eiszeitalter verwendet wird. Die bekanntesten dieser Glaziale und Intergla-

ziale des gegenwärtig anhaltenden Quartären Eiszeitalters sind:

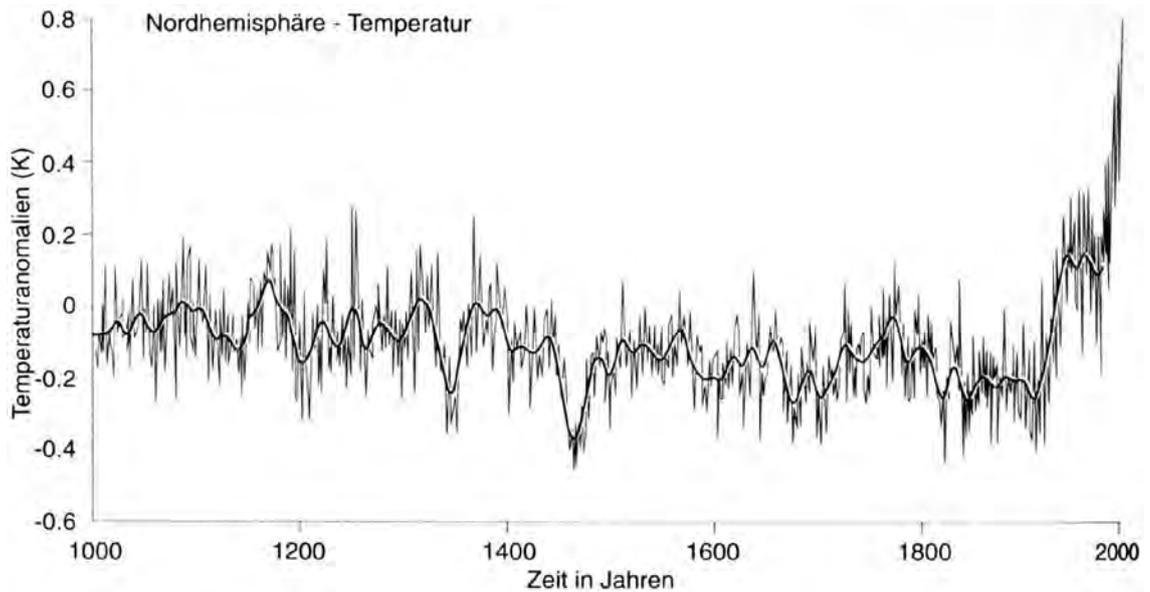
Glazial/Interglazial	Beginn
Günz-Eiszeit	vor 400.000 Jahren
Mindel-Eiszeit	vor 300.000 Jahren
Riß-Eiszeit	vor 180.000 Jahren
Eem-Warmzeit	vor 120.000 Jahren
Würm-Eiszeit	vor 70.000 Jahren
Neo-Warmzeit	vor 12.000 Jahren (auch Postglazial genannt)

Tendenziell entstanden die Glaziale allmählich durch „langsame“ Abkühlung, während die Interglaziale tendenziell durch „plötzliche Erwärmung“ entstanden, d.h. die Schwankungen während des quartären Eiszeitalters geben ein „sägezahnähnliches“ Bild ab. Die Würm-Eiszeit als letztes Glazial umfasst die gute zweite Hälfte des Holozäns (Alluviums). Letzterer Abschnitt ist nahezu identisch mit der Epoche der menschlichen Kulturgeschichte. Während der Glaziale waren wegen der viel niedrigeren globalen Mitteltemperatur die heutigen Wüsten bewohnbar. Da während der Höhepunkte der Glaziale sehr viel Wasser „gebunden“ war, lag der Meeresspiegel etwa 130 m tiefer als heute, so dass während der Glaziale auch die Kontinentalschelfe bewohnbar waren. Umgekehrt hat der Meeresspiegel zwischen den Eiszeitaltern, also bei vollständiger Eisschmelze, noch etwa 60 m höher gelegen als heute.

Neben dem Wechsel zwischen Eiszeitaltern und Akryogenphasen sowie dem Wechsel zwischen Glazialen und Interglazialen gibt es weitere Klimaschwankungen mit noch einmal geringeren Amplituden und mit noch einmal kleineren Zeitskalen. Wir nennen sie säkulare Klimaschwankungen im weiteren Sinne, d.h. ihre Zeitskala liegt in der Größenordnung von etwas weniger als hundert Jahren bis einigen hundert Jahren. Hier nennt man die wärmeren Phasen oftmals Optima, und kältere Phasen Pessima. Diese Begriffe werden allerdings von einigen Autoren auch in einem weiteren Sinne verwendet, nämlich als skalenunabhängige Bezeichnung von irgendwelchen relativ wärmeren bzw. kälteren Klimaabschnitten. Ferner verwenden einige Autoren den Begriff säkular auch im engeren, wörtlichen Sinne für Zeitskalen von 100 Jahren. Für deutlich längere Zeitskalen werden dann Begriffe wie intersäkulare oder supersäkulare verwendet, und für Zeitskalen von deutlich weniger als 100 Jahren Begriffe wie intrasäkulare oder subsäkulare.

Im Folgenden richten wir unser Augenmerk auf die Klimageschichte der letzten 10.000 Jahre. Dieser Zeitraum ist einerseits gut dokumentiert und er hilft andererseits den heutigen Klimatrend zu deuten.

Abb. 5: Temperaturschwankungen während der letzten eintausend Jahre in der Nordhemisphäre, einschließlich geglättetem Kurvenverlauf. Seit etwa 1900 fällt ein deutlicher zu beobachtender positiver Trend auf.



Klimaschwankungen im Holozän

Das Holozän folgt nach der letzten bedeutenden Vergletscherung – begann also vor rund 12.000 bis 10.000 Jahren – und endete bevor nennenswerte anthropogene Kräfte auf das Klima einwirkten. Es gibt zahlreiche Hinweise aus hochgelegenen Regionen, dass am Beginn des Holozän die Temperaturen im Allgemeinen eher (wieder) abnahmen. Beispielsweise ergaben Rekonstruktionen der Meeresoberflächentemperatur rund um Grönland und Norwegen, dass die Temperaturen vor etwa 9000 bis 4000 Jahren höher waren. In Mittelschweden wuchsen weit über der heutigen Baumgrenze vor etwa 9000 bis 2000 Jahren Bäume, und auf der Kola-Halbinsel wuchsen vor etwa 7600 bis 4000 Kalenderjahren etwa 20 Kilometer nördlich der heutigen polaren Vegetationsgrenze Kiefern. Auch im Großteil Sibiriens und des Mackenzie-Flussdeltas wuchsen im frühen Holozän (vor über 8000 Jahren) Bäume nördlich der heutigen Baumgrenze. Darüber hinaus gibt es im frühen Holozän zahlreiche Hinweise auf weit reichende eisfreie Gewässer in der Beaufort-See und um die kanadischen arktischen Inseln, was durch Funde zahlreicher Skelette von Buckelwalen und anderen Seesäugetieren, die zum Überleben eisfreie Bedingungen benötigen, belegt wird. Damals wurde Treibholz weit in die arktischen Fjorde getragen, die damals jahreszeitenabhängig eisfrei waren. Im späten Holozän verhinderte durchgehendes Eis auf dem Meer solche Treibholz-Bewegungen jedoch. Darüber hinaus bildeten sich während der letzten Jahrtausende des Holozäns entlang der Küste des Arktischen Ozeans auf Ellesmere Island am Land festhängende Eisbänke, die dort heute noch existieren.

Diese Abkühlung während des Holozäns war nicht auf große Höhen beschränkt. Die Baumgrenze in den

Weißen Bergen in Ostkalifornien ($37^{\circ}18'N$) lag von vor etwa 6000 Jahren bis etwa 2200 Jahren um 100 bis 150 Meter höher als heute. Nach dem Jahr 1000 nach Christus sank sie besonders stark. Zwar sollte man Vorsicht walten lassen, in solch trockenen Gegenden Baumgrenzen-Bewegungen zu interpretieren, dennoch bestärkt ein Großteil der Hinweise eine Temperatur-Abkühlung um $2^{\circ}C$ in den warmen Jahreszeiten.

Aufzeichnungen des Eiskern-Deuteriums aus der Antarktis deuten auch auf eine generelle Temperaturabnahme während des späten Holozäns hin, die wärmsten Bedingungen gab es in den ersten Jahrtausenden. Studien über den Deuterium-Überschuss in vier antarktischen Eiskernen zeigen einen Anstieg während des gesamten Holozän. Man nimmt an, dass dies mit den höheren Wasseroberflächentemperaturen in den Regionen des Niederschlagsursprungs zu tun hat, den Ozeanen niedriger geographischer Breite in der südlichen Hemisphäre.

In der nördlichen Hemisphäre wurde die Abkühlung im späten Holozän von der Ausbreitung von Gletschern (nach den Minima im frühen und mittleren Holozän) und der erneuten Bildung von Eisdecken begleitet. Wann diese Periode begann ist umstritten, aber es gibt zahlreiche Hinweise darauf, dass der Beginn dieser erneuten Vergletscherung vor etwa 4000 bis 5000 Jahren stattgefunden hat. Eine Serie von Schwankungen in der Eismenge im Gebirge auf der ganzen Welt hat die letzten paar tausend Jahre charakterisiert, aber die Schwankungen in den letzten Jahrhunderten waren im allgemeinen am deutlichsten, was die Strenge des Klimas in jenem Zeitraum deutlich macht. Der Oberbegriff Kleine Eiszeit wird verbreitet verwendet um diese Periode zu beschreiben, die wie allgemein angenommen zwischen etwa 1300 und 1880 stattgefunden hat, mit der bedeutendsten Phase nach 1550.

Die Temperaturen während des letzten Jahrtausends

Die meisten Paläoklima-Aufzeichnungen mit hoher Auflösung (also jene mit jährlicher Datendichte und einem starken Klimasignal) gehen nur einige Jahrhunderte zurück. Daher gibt es zwar seit dem 17. Jahrhundert bis heute zahlreiche Rekonstruktionen des Paläoklimas, davor gibt es jedoch wenige Aufzeichnungen mit hoher Auflösung. Durchgehende Aufzeichnungen beschränken sich auf Eiskerne und schichtförmige Seesedimente, wo das Klimasignal oft nur schwach kalibriert wird, und auf einige Aufzeichnungen zu Jahresringen bei Bäumen, meist aus hohen Breiten. Das führt zwangsläufig zu großer Unsicherheit bei der langfristigen Klima-Rekonstruktion, die versucht eine globale oder hemisphärische Perspektive herzustellen. Wenn man diese Problematik bedenkt, was verraten die derzeitigen Rekonstruktionen uns nun über das letzte Jahrtausend?

Abb. 5 zeigt uns eine Rekonstruktion der durchschnittlichen Abweichung von der Jahresmitteltemperatur (Temperaturanomalie) aus der Klima-Normalperiode 1961-1990 in der Nördlichen Hemisphäre während der letzten 1.000 Jahre. Diese Darstellung basiert auf einem Netzwerk gut verteilter paläoklimatischer Aufzeichnungen. Je weiter man zurückgeht, desto weniger Aufzeichnungen gibt es. Für die Zeitspanne seit 1400 wurden 397 Aufzeichnungen verwendet, vor 1400 gab es jedoch nur 14 (davon sind 11 Einzelaufzeichnungen, und drei Teile von Baumringaufzeichnungen von Bäumen im Westen der Vereinigten Staaten). Man beachte den steigenden Trend des Temperaturverlaufes während der letzten einhundert Jahre.

Unsicherheiten bei Temperatur-Rekonstruktionen im großen Rahmen

Alle Rekonstruktionen von Paläotemperaturen leiden unter einem Datenmangel in den niedrigen Breiten. Die meisten Rekonstruktionen von der nördlichen Hemisphäre enthalten überhaupt keine Daten von der südlichen Hälfte der Region (d.h. Gegenden südlich von 30° N). Darüber hinaus gibt es so wenig Datensätze von der südlichen Hemisphäre, dass es derzeit noch nicht möglich ist, sinnvolle „globale“ Aufzeichnungen der Temperaturschwankungen über instrumentelle Aufzeichnungen hinaus zu rekonstruieren. Die statistischen Fehlerbandbreiten können durch die Verwendung zusätzlicher Daten, die deutlichere Temperatursignale verwenden (durch bessere räumliche Vertretung), verringert werden. Allerdings wird es immer zusätzliche Fehlerbandbreiten geben, die etwa mit der Konstanz der Platzhalter-Klimafunktion im Zeitablauf zu tun haben und damit, inwieweit moderne Klimamodi (also jene,

die während des Kalibrierungsintervalls aufgetreten sind) das volle Ausmaß der Klimaschwankungen in der Vergangenheit repräsentieren. Es gibt Hinweise darauf, dass in den letzten Jahrzehnten einige Bäume auf hohen Breiten die langperiodischen Schwankungen nicht mehr so gut erfassen wie in den früheren Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts. Das erregt Besorgnis darüber, inwieweit das schon in der weiteren Vergangenheit der Fall gewesen sein könnte. Wenn dies ein Problem darstellte (und darüber gehen die Meinungen derzeit noch auseinander), könnte es zu ungenauer Repräsentation der langperiodischen Temperaturschwankungen in der Vergangenheit führen. Wenn frühere Klimabedingungen durch Schwankungsmodi charakterisiert wurden, die im Kalibrierungszeitraum nicht erkannt wurden, ist es unwahrscheinlich, dass die derzeit verwendeten Methoden diese Zeitspannen akkurat rekonstruieren würden.

Die mittelalterliche Warmzeit und die kleine Eiszeit

Wenn man Unsicherheiten, die die Rekonstruktion von Paläotemperaturen umgeben, bedenkt, welche Beweise gibt es dann für eine Mittelalterliche Warmzeit und eine Kleine Eiszeit im vergangenen Jahrtausend?

Das ursprüngliche Argument für eine mittelalterliche Warmzeit basiert zum großen Teil auf Beweisen aus Westeuropa. Viele der zitierten Beweise beruhten auf Anekdoten, und man kann bei LAMB (1965) lesen, dass die Temperaturen zwischen 1000 und 1200 um etwa 1 bis 2 °C „über den heutigen Temperaturwerten“ gelegen hätten (gemeint war damit das Mittel 1931-1960). HUGHES & DIAZ beschäftigten sich 1996 wieder mit dem Konzept einer mittelalterlichen Warmzeit und überprüften nochmals die Bandbreite der paläoklimatischen Daten, von denen viele aus der Zeit nach LAMBS „klassischer“ Arbeit stammten. Sie zogen folgende Schlussfolgerung:

„Zu diesem Zeitpunkt ist es nicht möglich, von den hier gesammelten Beweisen auf etwas bedeutenderes zu schließen, als dass in einigen Gebieten der Erde zu manchen Jahreszeiten warme Wetterbedingungen vorherrschen könnten.“

Also fanden sie keine deutlichen Hinweise darauf, dass es in der mittelalterlichen Warmzeit oder in einem weiteren Zeitintervall vom 9. bis zum frühen 15. Jahrhundert tatsächlich eine globale weit reichende Warmzeit gegeben hätte. Aufgrund eines Mangels an hoch auflösenden Aufzeichnungen aus jener Zeit (besonders von den Ozeanen und der südlichen Hemisphäre) können wir die Möglichkeit einer globalen weit reichenden Warmzeit (oder Warmzeiten) für zumindest Teile des Zeitintervalls 1000 bis 1200 aber nicht völlig ausschließen.

Hochauflösende Temperaturmessungen in Bohrlöchern auf der höchsten Stelle einer Eisschicht an einer Bohrstelle in Grönland deuten auf Bedingungen hin, die 0.5 °C bis 1 °C über der Durchschnittstemperatur am selben Ort um das Jahr 1000 lagen. Ähnliche Daten aus Law Dome in der Antarktis zeigen allerdings ein Temperaturminimum im Jahr 1250, gefolgt von wärmeren Bedingungen in darauf folgenden Jahrhunderten.

Baum-Jahresringdaten aus hohen Breiten aus Teilen der nördlichen Hemisphäre liefern ebenfalls Beweise, dass Temperaturen im Mittelalter, zumindest in den Sommermonaten, deutlich über dem Mittel im 20. Jahrhundert lagen. Darauf deuten auch Meeresspiegelaufzeichnungen aus dem Nordatlantik hin, allerdings kann der Zeitrahmen nicht genau festgelegt werden. Außerdem gibt es aus frühen europäischen Dokumentaraufzeichnungen deutliche Hinweise darauf, dass die Wintertemperaturen in Westeuropa zwischen 750 und 1300 zumindest teilweise recht mild waren. Andererseits zeichnen Baumringdaten aus der südlichen Hemisphäre ein anderes Bild – dort gibt es keine deutlichen Hinweise auf eine mittelalterliche Warmzeit, selbst wenn man sich bemüht, hundertjährige Schwankungen bei Messgeräten zu berücksichtigen. Folglich bleibt die Frage, ob es im Mittelalter wirklich weltweite warme Episoden gegeben hat und wie man diese mit dem Temperaturniveau im späten 20. Jahrhundert vergleichen kann (besonders jenem der letzten 20 Jahre des 20. Jahrhunderts), faszinierend und verdient weiter untersucht zu werden.

Möglicherweise ist es von größerer Bedeutung, dass es besonders während der mittelalterlichen Warmzeit definitiv bedeutende Niederschlags-Anomalien gab. In vielen Gegenden gab es Trockenperioden die sich lange hinzogen. Diese waren deutlicher ausgeprägt als alles, was seitdem es instrumentelle Aufzeichnungen gab aufgezeichnet wurde. Beispielsweise liefert STINE (1994) zwingende Beweise dafür, dass eine lang anhaltende Dürre von (spätestens) 910-1110 und von 1210-1350 große Teile der westlichen Vereinigten Staaten (besonders Ostkalifornien und das westliche Great Basin) betraf. So führte er das Argument an, dass ein besserer Begriff für die Mittelalterliche Warmzeit eigentlich Mittelalterliche Klima-Anomalie wäre, um so den Fokus von der Temperatur als beschreibenden Faktor zu verschieben. Die weite Verbreitung der hydrologischen Anomalien während der Mittelalterlichen Klima-Anomalie deutet darauf hin, dass Veränderungen in der Frequenz oder Hartnäckigkeit gewisser Zirkulationssysteme die ungewöhnlichen Bedingungen jener Zeit erklären könnten, und das könnte auch zu der ungewöhnlichen Wärme in manchen (aber nicht allen) Regionen geführt haben.

Zahlreiche Studien liefern deutliche Beweise dafür, dass die folgenden Jahrhunderte durch kühlere Bedingungen charakterisiert wurden. Für diese Zeit wird im Allgemeinen der Begriff Kleine Eiszeit verwendet. Da es in dieser Zeit der Abkühlung regionale Unterschiede gab, ist es schwierig, allgemeingültige Daten für Beginn und Ende dieser Periode festzulegen, aber im Allgemeinen wird der Zeitraum 1550-1880 angenommen. Allerdings gibt es auch Hinweise darauf, dass es früher schon kalte Episoden gab, und Gletschervorstöße waren bis zum 13. Jahrhundert in vielen alpinen Gegenden rund um den Nordatlantik und im westlichen Kanada keine Seltenheit. Das Problem der Definition wird verdeutlicht, wenn man bedenkt, dass die Temperaturen in der ersten Hälfte des letzten Jahrhunderts nach und nach abnahmen, und es keinen plötzlichen Beginn einer Kleinen Eiszeit gab. Wenn diese Rekonstruktion genau ist, könnte das erklären, warum in unterschiedlichen Gebirgsregionen der Beginn dieser neoglazialen Periode zu verschiedenen Zeiten registriert wird. Während die Temperaturen sanken wurde die Schwellentemperatur für eine positive Massenbilanz und Gletschervorstöße in manchen Gegenden früher erreicht als in anderen, was zu vermeintlich heterogenen regionalen Reaktionen geführt hat. Allerdings wurden bis zum späten 16. Jahrhundert in fast allen Regionen Gletschervorstöße beobachtet. Diese Bedingungen hielten im Allgemeinen bis zum mittleren und späten 19. Jahrhundert an und machten den Begriff Kleine Eiszeit so allgegenwärtig und bedeutsam für jene Zeit. Dennoch gab es selbst im Zeitraum zwischen 1550 und 1850 sowohl zeitlich als auch räumlich große Temperaturschwankungen. In manchen Gegenden war es zu einer Zeit, wo es in anderen Gegenden kalt war warm und umgekehrt, und manche Jahreszeiten waren wohl relativ warm, während andere Jahreszeiten in derselben Gegend relativ kalt waren. Aber egal welches Datum man für den Beginn der Kleinen Eiszeit wählt, es gibt wenig Zweifel daran, dass sie definitiv zu Beginn des 20. Jahrhunderts geendet hat. Die Verringerung der Eismasse, die sich in den vergangenen Jahrhunderten angesammelt hat geht bis heute in fast allen Regionen der Welt weiter (und hat sich zuletzt sogar beschleunigt).

Zweifelsohne ist die Komplexität oder die Struktur, die wir im Klima der Kleinen Eiszeit sehen, auf den (relativen) Reichtum an Informationen, die es zum Paläoklima aus den Archiven für diesen Zeitraum gibt zurückzuführen. Dennoch war dieser Zeitraum wenn man langfristig zurückblickt ohne Zweifel einer der kältesten im gesamten Holozän. Wenn es für die gesamten letzten 1000 Jahre ähnliche Daten gäbe, müsste man die eher simplen Vorstellungen der mittelalterlichen Klimabedingungen sicher revidieren, und man sollte sich bemühen, einen umfassenden paläoklimatischen Blickwinkel

über diesen Zeitraum zu schaffen. Nur mit solchen Daten wird es möglich sein, die wahrscheinlichen Gründe für Klimaschwankungen im letzten Jahrtausend zu erklären.

Die Bedeutung von Klimarekonstruktionen

Während der letzten 200 Jahre begannen Rekonstruktionen des Klimas in vielen Fachbereichen eine immer wichtigere Rolle zu spielen: Sie unterstützen beispielsweise die Geschichtswissenschaften, da viele historische Entwicklungen nicht losgelöst vom Wandel der natürlichen Umwelt verstanden werden können. Folgerichtig setzt sich in zunehmendem Maße die Umweltgeschichte als eigenständiger Forschungsbereich durch. Die Rekonstruktion früher Umwelten ist ein Verschnittbereich verschiedener Disziplinen, an dem unterschiedliche Forschergruppen fachübergreifend mitwirken. Im Zusammenwirken von Klimatologie und Geschichte liefert die historische Wissenschaft vielfältige Arbeitsmethoden, die der Datenerhebung und Darstellung auf klimatischer Ebene zugute kommen. Die inhaltliche Analyse und Interpretation sollte jedoch von Klimatologen geleistet werden.

Die zunehmende Bedeutung der Historischen Klimatologie hat sich auch in der Literatur niedergeschlagen, zum Beispiel in etablierten Reihen wie der Paläoklimaforschung. Auch in renommierten Fachzeitschriften wie „Climatic Change“ gibt es immer wieder einschlägige Themenhefte.

Es lässt sich nicht eindeutig bestimmen, wann die Forschungsrichtung „Historische Klimatologie“ begründet wurde. Bereits die antiken Naturbetrachtungen können als historisch-klimatologische Darstellungen gelten, beinhalten sie doch in vielen Fällen Sammlungen großer Naturereignisse mit entsprechenden klimatologischen Ausführungen. Immer wieder wurden Kompilationen erstellt, wobei die Intention von erbaulichen Schriften bis zu wissenschaftlichen Abhandlungen reichte. Vor allem in den großen historiographischen Kompilationen trugen Bearbeiter bemerkenswerte Klimaereignisse zusammen. Auch wenn sich die Mehrzahl der Veröffentlichungen auf wenig verwertbare Informationen beschränkt, soll nicht vergessen werden, dass beispielsweise in Frankreich bereits im 16. Jahrhundert die Veränderlichkeit des Klimas Gegenstand wissenschaftlicher Überlegungen war. Wissenschaftler wie Bricé untersuchten Änderungen des Abflussverhaltens und auch der Wasserbilanz, wobei sich Gegner und Befürworter der aus dieser Diskussion hervorgegangenen „Austrocknungstheorien“ zum Teil erbittert gegenüberstanden. Der Kreis derer, die sich mit Klimaänderungen

auseinander setzten, wuchs. Vor allem mit dem Aufkommen von Messinstrumenten waren die Voraussetzungen für weiterführende meteorologische Betrachtungen geschaffen.

Besonders reichhaltige Zusammenstellungen aus zum Teil zweifelhaften Quellen liegen seit dem 18. Jahrhundert vor. Oft waren es große Klimakatastrophen wie das Überschwemmungsdesaster vom Februar 1784, die Autoren veranlassten, historische Nachforschungen anzustellen: Starke Regenfälle nördlich der Alpen im Zusammenhang mit Schneeschmelze sowie den Effekten von Eisstau in vielen Flüssen Mitteleuropas wurden bereits als Ursachen erkannt. Überschwemmungen waren nicht mehr nur Gegenstand religiöser Deutung (Zornrute Gottes), sondern auch wissenschaftlicher Analysen. Die „Chronologische Geschichte der großen Wasserfluthen des Elbstroms seit tausend und mehr Jahren“ zählt nicht zuletzt deshalb zu den verwertbaren Publikationen. Überhaupt entwickelte sich die Hydrographie insgesamt zu einem besonders sammelfreudigen Zweig dieser Forschungsrichtung.

Wie weit die wissenschaftlichen Erklärungen schon damals gingen, zeigt sich in der Weltbeschreibung von BERGMANN (1769). Er führt unter anderen aus:

„Wenn einige Jahre nacheinander kalte Sommer einfallen, so geschiehet es, dass das Treibeis, welches sich an gewisse Küsten gesetzt hat, ungeschmolzen liegen bleibt... Auf solche Art werden Grönlands und James östliche Küsten, Frobishers Meerenge und mehrere Stellen in neuern Zeiten unzugänglich geworden seyn... Die höchsten Berggipfel sammeln gleichfalls jährlich Eis und Schnee zusammen. Vor diesem war über die Bergkette Mont Maudit von Frankreich nach Piedmont ein Weg, aber er ist jetzt durch ein beständiges Eis von zwo Meilen lang, und eine halbe Meile breit, unbrauchbar. Es nimmt jährlich zu und gleichet den Eisbergen um den Polen, bis auf die blaue Farbe. Bey Grindelwald im Canton Bern, kommt der merkwürdige Gletscherberg vor... Diese Eisberge vergrößern sich viele Jahre, aber zuweilen werden sie auch ansehnlich verkleinert, als 1540 und 1719.“

Wenige Jahre später erschien von PILGRAM (1788) „Untersuchungen über das Wahrscheinliche der Wetterkunde durch vieljährige Beobachtungen mit statistischen Analysen, Wirkungsaspekten und weiteren, durchaus inspirierenden Ansätzen“. Neben diesen wissenschaftlichen Publikationen lebte die Reihe illustrierter Kompilationen fort. Unklare und verfremdete Quellenbezüge sowie immer wiederkehrende Abschriften und Neukompositionen älterer Werke kennzeichnen die meisten dieser Zusammenstellungen, die im folgenden Jahrhundert mit zum Teil kommerziellen Interessen auf

den Markt gebracht wurden. Um nur einige Beispiele zu nennen, sei auf die von CANTOR (1805) herausgegebene „Geschichte der merkwürdigsten Naturgegebenheiten auf unserer Erde seit Christi Geburt“ oder die Zusammenstellung „Ueber die strengen Winter“ von PFAFF (1809) sowie – mit einem größeren wissenschaftlichen Anspruch – auf die „Fünfhundertjährige Witterungsgeschichte“ von MÜLLER (1823) verwiesen. Diese Reihe ließe sich beliebig fortsetzen. Ihr heutiger Wert beruht vor allem darauf, dass mitunter Anhaltspunkte für die Quellenrecherche gegeben werden.

Erste nachhaltige wissenschaftliche Ansätze kamen in Europa mit der Begründung meteorologischer Gesellschaften bzw. mit der Einrichtung der amtlichen Meteorologie Mitte des 19. Jahrhunderts auf. Man war bemüht, die bis dato unter verschiedenen Gesichtspunkten gemessenen Datenreihen zusammenzuführen. In einigen Fällen wurden die Materialsammlungen auch auf nichtinstrumentelle Klimainformationen erweitert. Um nur ein Beispiel zu nennen, sei die „Allgemeine Länder- und Völkerkunde“ von BERGHAUS (1837) erwähnt, in der er sich der Frage widmet, „ob die Temperatur der Luft seit den historischen Zeiten Veränderungen erlitten habe oder nicht.“ Ein weiteres Beispiel für die Sammelleidenschaft dieser Zeit sind die Arbeiten von HELLMANN (1883). Sein „Repertorium zur Meteorologie“ ist bis heute eine einzigartige Suchhilfe für den deutschsprachigen Raum, wenn auch durch Kriegsverluste oft beträchtliche Lücken aufgetreten sind. POLLUGE (1881) verfasste einen der ersten deutschsprachigen Aufsätze „Klimaänderungen in historischen Zeiten“, der die historische Dimension explizit erwähnt. Abnehmende Pegelstände und sinkende Grundwasserspiegel interpretiert er als Reaktion auf die Kulturtätigkeit des Menschen, wobei er insbesondere auf die Entwaldung und den dadurch implizierten Klimawandel eingeht.

Einen neuen Impuls erfuhr das „historische“ Bewusstsein in der Klimatologie durch die umfassenden Kompilationen, die zu Anfang des letzten Jahrhunderts von Autoren wie HENNING (1904) veröffentlicht wurden. Sicherlich standen diese Ansätze zunächst im Schatten der neuen Erkenntnisse auf dem Gebiet Paläoklimatologie mit dem innovativen Konzept der Eiszeiten durch PENCK & BRÜCKNER (1901-1909).

Durch die Komplikationen zu Anfang des Jahrhunderts, die wegen der unkritischen Verwendung von Quellen zu Recht in der Kritik stehen, wurde trotzdem eine Leitlinie in der Historischen Klimatologie geschaffen, die auch heute eine große Rolle spielt: die Sammlung und Publikation von Daten- und Datenquellmaterial. Die Notwendigkeit der Quellenkritik wurde schnell erkannt. So legte NORLIND (1914) eine Arbeit über „Das Klima in historischer Zeit“ vor, in der bereits eine

quellenkritische Diskussion geführt wird. Auch weiterführende methodologische Gedanken und Zeitströmungen wurden von diesem Autor aufgegriffen. Beispielsweise setzt er sich mit Aspekten der „modernen Erdkunde“ in seiner Zeit auseinander und wechselt im vorgelegten Beitrag von der traditionellen „beschreibenden“ zur neuen „erklärenden Methode“, was sich darin äußert, dass erste großräumige witterungsklimatische Interpretationen zu historischen Klimasituationen ange stellt werden. Die schon in der Frühphase begründete Arbeitsrichtung umfassender Text- und Zitatsammlungen historischer Witterungsangaben setzt sich bis heute fort, wobei die Arbeiten von WEIKINN (1968-1973) oder die wertenden Datensammlungen von ALEXANDRE (1987) inzwischen zu viel zitierten Standardwerken wurden. Den Wert und die Bedeutung derartiger Sammlungen und biographischer Zusammenstellungen kann wahrscheinlich nur derjenige errahnen, der selbst in akribischer Kleinarbeit Archive durchforstet hat. Archivarbeit muss als elementare Grundlagenforschung gewertet werden. Ihre Handhabung wurde durch den Einsatz von EDV und Datenbanken vereinfacht.

Bereits NORLIND (1914), vor allem aber EASTON (1928) bemüht sich, in ihren Ausführungen über reine Textsammlungen hinaus zu gehen. Sie begannen, die Beschreibungen in Werte, so genannte Indizes, umzusetzen und in Zeitreihen zusammenzustellen. Damit lösten sie sich von der deskriptiven Betrachtung und begründeten die quantitative Analyse, deren Grundprinzipien noch heute Gültigkeit haben. Bis in die Gegenwart zählt es zu den ambitionierten Zielen, lange Indexreihen abzuleiten und diese zu quantifizieren.

Der Versuch, quantitative historische Klimaaussagen treffen zu können, führte schließlich zur Auseinandersetzung mit den so genannten Proxydaten. Man trifft dabei auf ein breites Spektrum, das von der Analyse von Ertragsdaten bis hin zur Auswertung von Dendro-Reihen reicht. Der Wert derartiger Daten beruht auf der nahezu flächenhaften Verfügbarkeit, der vergleichsweise einfachen Akquisition und vor allem auf den weiterführenden statistischen Möglichkeiten, da ein Großteil dieser Daten in metrischen Einheiten zu fassen ist. Gerade die letzte Eigenschaft führte dazu, dass zum Teil komplexe statistische Verfahren verwendet wurden. Breite Beachtung schenkte man stets den ökologischen Parametern (LAUER & FRANKENBERG 1986). Eine lange Forschungstradition findet sich auch in dem Bereich der Baumringanalysen (SCHWEINGRUBER 1993 oder BRIFFA et al. 1999). Auch andere Aufgaben wie Hochwassermarken oder Vereisungsangaben wurden immer wieder für historische Untersuchungen herangezogen (CAMUFFO 1987, CATCHPOLE 1992).

Neue methodische Impulse vermittelten die von LAMB seit Mitte der 60er-Jahre verfolgten Forschungsarbeiten. Neben einer Weiterführung der Indexbildungen beruht die wesentliche Novität auf der synoptischen Interpretation. Diesem Aspekt kommt in neuerer Zeit besonders Augenmerk zu (JACOBET et al. 1999). Synoptische Betrachtungen lassen sich erst auf der Grundlage räumlich übergreifender Datensätze realisieren.

Schon mit Le Roy LADURIE (1983) begann eine Phase zusammenschauender Arbeitsweisen, in der nicht nur das Klima selbst, sondern auch die Folgewirkungen und Rückkopplungen auf Umwelt und Gesellschaft in die Analysen mit einbezogen wurden. Durch die Integration von Proxydaten kam es zu einer ständigen Ausweitung der methodischen Ansätze, da ohne Kenntnis der vielfältigen Einflussfaktoren eine Interpretation nicht mehr möglich war. Neben den erwähnten Arbeiten waren es Untersuchungen von PARRY (1978) über die Auswirkungen der Kleinen Eiszeit auf Umwelt und Gesellschaft im westlichen Norwegen und vor allem zwei unter dem gleichen Titel und im gleichen Jahr erschienene Bände von WIGLEY et al. (1981) sowie ROTBERG & RAPP (1981), mit denen der bisherige Forschungsstand umfassend beschrieben wurde. Auch die Arbeiten von PFISTER (1985) können als Beispiel gesamtheitlicher, systemorientierter Ansätze gelten. Gleichzeitig sind nicht zuletzt durch die entsprechenden Vorschläge von geographischer Seite Tendenzen zu einer regionalen Betrachtung erkennbar.

In diesen Ansätzen wurden nach und nach auch die historischen Instrumentenmessungen einbezogen. Ihre Kalibrierung und Quantifizierung stellt den wesentlichen Brückenschlag zur modernen Klimabetrachtung dar. Anfänglich waren es meist thermische Anomalien, die summarisch aufgelistet und miteinander verglichen wurden, wie bei GAUTIER (1911) „Hivers chauds, années très humides et très sèches“. Als besonders ergiebig zeigten sich jedoch die langen kontinuierlichen Reihen. Die von MANLEY (1974) für Zentralengland rekonstruierte Instrumentenmessreihe hat beispielhaft das Vorstellungsbild der Kleinen Eiszeit geprägt. Keine Messreihe wurde öfter zitiert und für Kalibrierungen herangezogen, mit dem Effekt, dass sich zum Teil unsinnige Fernkorrelationen ergaben. Bereits 1967 hatte RUDLOFF die damals bekannten langen europäischen Reihen zusammengefasst. Sein Werk über „Schwankungen und Pendelungen des Klimas in Europa seit dem Beginn der regelmäßigen Instrumentenbeobachtungen (1670)“ zählt unzweifelhaft zu den Klassikern. Zwischenzeitlich liegt eine fast unüberschaubare Zahl von Arbeiten zu diesem Themenkreis vor (u.a. DEMAREE et al. 1994). Historische Instrumentenmessdaten bildeten auch die Grundlage der von KINGTON 1988 ausgearbeiteten historischen Klimakarten.

Tab. 2: Klimaabschnitte nach der bislang letzten Eiszeit.

Name (Optimum/Pessimum)	Beginn	Bemerkung
Ältere Dryas (P)	-16000	Rückfall im späten Würm-Glazial
Alleröd (O)	-12000	Ankündigung des endgültigen Glazial-Endes
Jüngere Dryas (P)	-9000	Letzter Temperatur – Rückfall („Tundrenzeit“)
Präboreal (P)	-7500	Erste Unterbrechung der Erwärmungsphase
Boreal (P)	-6500	Zweite Unterbrechung der Erwärmungsphase
Atlantikum (O)	-6000	Sehr lang anhaltende, schwankende Warmperiode, umfasst auch das „Hauptoptimum“ (-4500, wärmste Epoche der Neo-Warmzeit, Sesshaftwerden des Menschen, Beginn der historischen Zeit bis zu den ersten Hochkulturen in Ägypten, Mesopotamien, Asien)
Piora-Oszillation (P)	-2500	Allmählicher Temperaturrückgang („Sägezahn“), Erste indogermanische Völkerwanderung
O. (unbenannt)	-1400	Neues Reich der Ägypter
Hauptpessimum (P)	-500	Kälteste Klimaepoche der Neo-Warmzeit gegen Ende einer allmählichen Abkühlung ab -1000. Zweite indogermanische Völkerwanderung
O. der Römerzeit	-220	Ermöglichte Hannibals Alpenüberquerung
Frühmittelalterliches P.	450	Germanische Völkerwanderung
Hochmittelalterliches O.	850	Normannische Seefahrten im Nordatlantik, Grönland = „Grünes Land“
„Klimawende“	1250	
Kleine Eiszeit (P)	1600	Dreißigjähriger Krieg
Modernes O.	1900 + ?	Anthropogen beeinflusst

Einen neuen Impuls erfuhr diese Forschungsrichtung durch die Kopplung historischer Erkenntnisse mit zirkulationsdynamischen Modellansätzen. Herausragendes Ergebnis solcher Untersuchungen sind rekonstruierte monatliche und teilweise tägliche Bodenluftdruckkarten.

Zieht man eine Bilanz, dann kann der heutige Stand der Historischen Klimatologie als eine Summation der diskutierten Strömungen beschrieben werden. Neuere Sammelbände, wie die von BRADLEY & JONES (1992) oder OBRÉBSKA et al. (1996), vermitteln einen Eindruck von der methodischen Vielfalt und inhaltlichen Tiefe. Viele Leitlinien wurden früh begründet und ihrem Wesensgehalt nach beibehalten, wenn auch mit ständig verbesserten Verfahren und zahlreichen Neuerungen. Spätestens seit der Weltklimakonferenz 1979 und dem daraus hervorgegangenen Weltklimaprogramm mit seiner ausdrücklichen Betonung der Historischen Klimanalyse war auch die Akzeptanz gegeben. Schließlich mündet die immer wieder aufkeimende Diskussion um die Wertigkeit dieser Forschungsrichtung in der Frage nach der Übertragbarkeit der historischen Klimaaussagen („Kann die klimatische Vergangenheit ein Modell für die Zukunft sein?“) und der Bewertung dieser Erkenntnisse als Grundlage für Modellierungen.

Die jüngsten säkularen Schwankungen (im weitesten Sinne) während der seit 12.000 Jahren anhaltenden Neo-Warmzeit sind das Optimum der Römerzeit, das Pessimum des Frühmittelalters, das Optimum des Hochmittelalters, die „Klimawende“ des Spätmittelalters als Übergang zum Pessimum im 17. Jahrhundert, auch Kleine Eiszeit genannt sowie das gegenwärtige Moderne Optimum, das etwa ab 1900 eingeleitet wurde.

Die wichtigsten säkularen Klimaphasen vor der Zeitwende sind die folgenden (gerundet aus verschiedenen Quellen): Vor etwa 2500 Jahren, also „unmittelbar“ vor dem Optimum der Römerzeit, gab es das Hauptpessimum, so genannt weil es die kälteste Klimaepoche seit dem Ende des Würm-Glazials darstellt. Dieses Kältemaximum entwickelte sich quasi-kontinuierlich aus einem Optimum vor etwa 3400 Jahren, in dem sich das neue Reich der Ägypter entwickelte. Ebenso, wie sich das Optimum der Römerzeit nach einem langsamen Temperaturabfall relativ schnell einstellte, hat sich das eben angesprochene „Optimum der Ägypterzeit“ relativ schnell aus einem Pessimum entwickelt, welches den Höhepunkt der ebenfalls sägezahnartig abfallenden Ploara-Oszillation bildet, auch Subboreal genannt. (Sägezahnartige Schwankungsstrukturen findet man auch in der viel größeren Skala der Glaziale und Interglaziale, s.o.).

Der subboreale Temperaturabfall begann vor etwa 5000 Jahren, ausgehend von einem sehr lang anhaltenden Optimum, genannt Atlantikum, welches vor etwa 8000 Jahren begann, und welches auch vor etwa 6500 Jahren die wärmste Epoche seit dem Glazial umfasst und daher Hauptoptimum genannt wird.

Das ausgehende Atlantikum mit dem sich anschließenden nur langsamen subborealen Temperaturabfall markiert die Zeit der ersten Hochkulturen in Ägypten, Mesopotamien, Indien und China und damit den Beginn der historisch belegten Zeit der menschlichen Kulturgeschichte. Wie auch schon vorher angedeutet, gibt es einen großen Einfluss der postglazialen Optima und Pessima auf die Weltgeschichte. So gab es oftmals während der Pessima Völkerwanderungen, und die Optima begünstigten das Sesshaftwerden der Völker.

Das Holozän ist klimatologisch geprägt von den späteren (wärmeren) Abschnitten einer Übergangsphase zwischen Würm-Glazial und Neo-Warmzeit. Diese Erwärmungsphase wurde selbst wieder durch Pessima unterbrochen und gewann neue Antriebe durch Optima. Dies geht auch aus der tabellarischen Gesamt-Zusammenfassung hervor (Tab. 2).

Das Moderne Optimum weist in den letzten 100 Jahren einen globalen Anstieg der Mitteltemperatur um ca. 0,6 °C auf. Der Unterschied zum Temperaturmini-

um der Kleinen Eiszeit beträgt etwas mehr als einen °C. Die sonstigen Optima und Pessima während der Neo-Warmzeit unterscheiden sich um höchstens 2 °C. Der Unterschied zwischen den Optima der Neo-Warmzeit und den niedrigsten Temperaturwerten der Würm-Eiszeit beträgt etwa sechs °C. Das ist auch die Größenordnung der Schwankungsamplituden aller Glaziale und Interglaziale des quartären Eiszeitalters. Die Größenordnung der Schwankungsamplituden zwischen den Eiszeitaltern und den jeweils mehrere hundert Millionen Jahren andauernden völlig eisfreien Perioden betragen vermutlich mehr als 10 °C.

Neben den bisher besprochenen eiszeitalterlichen, glazialen und säkularen Schwankungen gibt es noch mannigfache kürzere, subsäkulare Klimaschwankungen.

Wir richten nun unseren Blick im Detail auf Mitteleuropa:

1000-1899

Das mitteleuropäische Klima des zu Ende gehenden ersten Jahrtausends kann in drei Hauptabschnitte unterteilt werden. Zu Beginn des Millenniums herrschte zunächst eine von etwa 800 vor Christus her andauernde wärmere Phase, die oft als das mittelalterliche Optimum bezeichnet wird (9. bis 12. Jahrhundert). Die Alpengletscher waren ähnlich klein, evt. noch etwas kleiner als heute.

Ab dem 13. Jahrhundert kam es zu einer Abkühlung, die bereits zu einzelnen Gletschervorstößen führte (Übergossene Alm am Hochkönig). Zur vollen Entwicklung kam die zweite Hauptphase des Millenniums, die Kleine Eiszeit, mit dem markanten Temperatursturz in der zweiten Hälfte des 16. Jahrhunderts. Gleichzeitig ansteigende Sommerniederschläge ließen die Alpengletscher stark vorstoßen. Die Gletscherzungen erreichten dabei Gebiete, die seit dem Ende der letzten Eiszeit nicht mehr überschritten worden waren. Im 17., 18. und der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts kam es zwar auch zu kürzeren wärmeren Phasen, insgesamt jedoch sorgten die meist höheren Niederschläge dafür, dass sich die Gletscher während der gesamten Kernphase der kleinen Eiszeit nur wenig von dem Maximalstand um 1600 zurückzogen. Über eine dieser kürzeren Phasen mit höheren (Sommer-) Temperaturen um 1800 sind wir in Österreich bereits durch direkte Messreihen informiert. Die längste österreichische Temperaturreihe (Stift Kremsmünster) reicht bis 1767 zurück. Alle weiter zurückreichenden Zeiten sind nur durch indirekte Klimadaten abgedeckt, wie Gletscherstände, Baumringanalysen und historische Quellen. Die Sommertemperaturen lagen um 1800 etwa auf dem hohen Niveau der beiden letzten Jahrzehnte des 20. Jahrhunderts, die Winter wa-

ren damals allerdings deutlich kälter als heute. Das Zusammentreffen von Temperaturrückgang und Niederschlagsanstieg sorgte in den folgenden Dezennien vor 1850 zum letzten großen Gletschervorstoß der kleinen Eiszeit, der in Österreich wieder etwa bis zu den Endmoränen des 1600er Vorstoßes führte. Heute noch erkennen wir bei alpinen Wanderungen die markante Vegetationsgrenze, die auch noch nach 150 Jahren den Gletscherhochstand um 1850 markiert. Die schütterere bis gar nicht vorhandene Vegetation innerhalb der 1850er-Moränen zeigt, wie lange es dauert, bis sich im Hochgebirgsklima die durch einen Gletschervorstoß vernichtete Vegetationsdecke wieder erholt.

Nach 1850 kündigt ein erster Schub an Sommerwärme und Trockenheit das Ende der Kleinen Eiszeit und den Übergang zum aktuellen Warmklima des 20. Jahrhunderts an. Die Gletscher gehen 20 bis 30 Jahre hindurch rasch zurück und lassen einen Saum von Endmoränen zurück, der ihren Maximalstand anzeigt. Zweimal noch meldet sich kurzzeitig die Kleine Eiszeit zurück mit den strengen Wintern um 1890 und den sehr kühlen Sommern der 1910er Jahre, bevor die Erwärmung des 20. Jahrhunderts voll einsetzte. Unterbrochen durch geringfügige Gletschervorstöße in den Jahren vor 1920 und 1980 zogen sich die Gletscher stark zurück und bewegen sich in Richtung des Minimalstandes zu Beginn des Millenniums, zur Zeit des mittelalterlichen Klimaoptimums.

Leider gibt es etwa vor dem Jahr 700 keine durchgehenden Aufzeichnungen über klimatische Verhältnisse. Allerdings finden sich in Chroniken und historischen Aufzeichnungen immer wieder Hinweise auf Temperatur- und Witterungsverhältnisse der damaligen Zeit. Grundsätzlich liegt nach LAUSCHER (1980) die Schlussfolgerung nahe, dass es „Naturkatastrophen schon immer gab und dass wir uns glücklich schätzen sollten, in einer relativ warmen Klimaperiode zu leben. Im Klima ist wohl der Wechsel das einzig beständige...“.

Einzelne Beispiele aus der Vergangenheit erhärten diese These. So gab es im Jahr 763/764 im Österreich einen besonders kalten und schneereichen Winter mit bis zu 10 Meter Schnee. In regelmäßigen Abständen kam es immer wieder zu solchen extremen Wintern, deren Folge auch Ernte- und Vegetationsschäden waren.

Im Jahr 1135 wird erstmals über große Sommerhitze berichtet.

Oberösterreichspezifische Daten sind leider rar, aber es gibt doch immer wieder aufschlussreiche Aufzeichnungen. Im Folgenden eine kurze Übersicht:

Vom Traunsee wurden im Jahr 1624, 1684, 1830, 1890 und 1963 Eisdecken gemeldet, besondere Hoch-

stände aus 1594, 1598, 1705, 1787, 1821, 1848, 1862, 1880, 1897, 1899, 1920, 1959 und 1977. Vom Hechtsee wird berichtet, dass das Erdbeben in Lissabon vom 1. November 1755 beträchtliche Seespiegelschwankungen verursachte.

Zur vereinfachten Darstellung werden Abkürzungen verwendet: K bedeutet große Kälte, S = viel Schnee, Fg = Flüsse gefroren, H = Hitze, D = Dürre, Hu = Hungersnot, Veg = Vegetationsschäden, Ft = Flüsse fast ausgetrocknet.

Wilhering, Oberösterreich

1340		Heuschrecken
1342	22.7.	Hochwasser
1348	25.1.	schweres Erdbeben
	2.11.	Erdbeben
1349		Pest
1356	18.10.	Erdbeben

Moosbach, Oberösterreich

1412	25.-27.11.	Schwerer Sturm
1473		D, aber gute Ernte
1474	29.6.	Schwerer Sturm
1480/81	25.12.-25.3.	K
1501	15.8.	Großes Hochwasser
1505	16.11.	Schwerer Sturm
1506	7.3.	Schwerer Sturm
1508/09		Große Trockenheit
1511	26.3.	Erdbeben
1515	ab 13.7.	Hochwasser
1516		Frühe Ernte

Wels, Oberösterreich

1491		D stark
1499		Guter Wein
1501		Hochwasser, Veg
1503		D, Fr
1507	6.7.	Schwerstes Hagelwetter, Eisbrocken bis 2 1/2 kg
1512/13		K stark, Fg, auch Grundwasserquellen
1514		D stark, Missernte
1511		große Regenfälle

Linz, Oberösterreich

1492	16.6.	Sturm
	25.6.	Schwerer Sturm
	26.6.	Unwetter, Hagel „eigroß“
	5.7.	Großes Unwetter mit Sturm

Machland, Oberösterreich

1540		sehr schlechte Ernte, auch 1545, 1566, 1590, 1614, 1625, 1626
1548		Hochwasser im Frühjahr
1549		viel Schnee und Regen
1560		Hagel, Veg
1566		Hagel, Veg
1584		zweimal Hagel
1590		S, H, Erdbeben
1593		Hagel, auch 1603 und 1614
1626		K, auch 1643

Steyr, Oberösterreich

1567	29.-30.7.	Hochwasser, auch schon 1538 und 1539
1570		Hu
1572	Juli	Hochwasser
1586/87	23.10.-Feb.	K stark
1590	Juni	Erdbeben, im Sommer H, D
1598	16.-25.8.	Hochwasser

1599	Jänner	bei Starkregen in Salzburg Domdach eingestürzt, gutes Weinjahr
1601		wenig Wein, auch 1602
1605	Juli	Hochwasser
1606/07		K, S 25.12.-vor Ostern, Ft, Bäume brechen zusammen
1614/15		K stark und lang, Missernte, Erdbeben
1616	14.2.1615	H, D

Linz, Oberösterreich

1589	4.-8.7.	Dauerregen
	29.6.	großes Erdbeben
1590	15.9.	fünf starke Erdbeben
1593	11.7.	Sturm
	12.7.	faustgroßer Hagel
1594	8.7.	Gewitter mit Blitzschäden
1595	25.6.	schwerer Sturm, viele Schäden, Veg.
1598	14.-25.8.	Dauerregen, Hochwasser
1603	1.12.	schon Erdbeeren reif
1604	16.1.	Unwetter, Hagel

Steyr, Oberösterreich

1603		K im Jänner, dann mild
1603/04		K, S, Frühwinter, am 24.2. Sturm
	13.5., 6.7.	Hochwasser
1605		K im Jänner
	6.-12.7.	Dauerregen, Hochwasser
1606		K Jänner-März
	27.7.	Hochwasser, bei großer Kälte Heizen wie im Winter, aber im Dezember warm wie im Juni.
1607	25.-31.3.	K, S, Eis, Bäume brechen zusammen, trotzdem am
	7.4.	Baumblüte, aber wieder Reif
	am 13.4.	kalt und windig, im Juli H, am
	27.7.	Unwetter, Sturm mit großen Schäden, auch in Bayern und Böhmen
	August	Hochwasser
1608		K Jänner bis März
1609		Missernte
1610	Jänner	Hochwasser
	23.1.	Sturm mit Schäden, K Februar bis März
	7.8.	Hochwasser
1611	10.1.	Hochwasser, April Frostschäden, H im Juli, Missernte
	3. August	Hagel „eigroß“.
1611/12		K Ende Dezember bis März, weiterhin Jahr kalt.
1613		Winter warm, aber im März K, Sturm
1614	11.11.	K, S Jänner bis März
1615		K Jänner und Februar
	20.2.	Erdbeben
	23.2.	Sturmschäden
	16.3.,	Reif Veg., Sommer H.
1616		Wechselwetter, gute Ernte
1617		wenig Schnee, erst am 22.4.
1618		K, Fg Jänner und Februar, S Ende April, Veg.
1619	Jänner	Hochwasser
		dann Wechselwetter, K 5. bis 6.5., auch 23.5., Veg.
1620	16.5.	Reif
	18.5.	„Schwefelregen“, K 5.-6.5., auch 23.5., Veg
1621		Wechselwetter, Fg
	12.9.	Nordlicht
1621/22		K Dezember bis Februar, Fg, auch Rhein
	Ende Feb.	Hochwasser

1623		K, S bis Mitte April
1626	18.9.	Sturm
1627	10.9.	Hochwasser
1629	23.4.	S, Veg
1630		viel Wein
1634/35		K

Linz, Oberösterreich

1693-95		Missernten, auch 1699, Sommer 1693 verregnet
1900-1999		Die Jahresmittel der Lufttemperatur lagen in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts eher unter dem Durchschnitt. Erst 1934 bis 1939 war es einige Jahre lang deutlich wärmer als zuvor, unmittelbar darauf folgte aber das extrem kühle Jahr 1940. Mitte der Vierzigerjahre begann wieder eine mehrjährige warme Periode, danach eine Abkühlung mit dem Tiefpunkt 1956. Von den späten Fünfzigerjahren bis Mitte der Achtziger wechselten einander kältere und wärmere Jahre ab wie gewohnt, wenn auch auf etwas höherem Niveau als 50 Jahre zuvor. Gegen Ende des Jahrhunderts setzte dann die heute viel diskutierte Erwärmung ein.

Die Differenz zwischen den höchsten und tiefsten Jahresmitteln beträgt drei bis fünf °C. Wärmstes Jahr war verbreitet 1994, das an vielen Orten den wärmsten Sommer dieser hundert Jahre aufwies und auch in den übrigen Jahreszeiten sehr mild war. Demgegenüber steht als kältestes Jahr 1940, in dem ein sehr strenger Kriegswinter und ein sehr kühler Sommer zusammenkamen.

Der einfacheren Berechnung wegen werden in der Klimatologie die Jahreszeiten aus kompletten Monaten errechnet (Frühling sind die Monate März bis Mai usw...). Die jeweils wärmsten und kältesten Jahreszeiten fallen nur teilweise österreichweit in ein und dasselbe Jahr. So wurde der kühlfte Sommer verbreitet im Jahr 1913 festgestellt, ein Jahr zuvor war allgemein der kälteste Herbst verzeichnet worden. Je nach Region waren die Winter 1928/29, 1939/40 oder 1962/63 die kältesten. Frösteln in einem besonders kalten Frühling mussten unsere Vorfahren im Norden und Osten Österreichs schon im Jahr 1900, die West- und Südösterreicher erlebten den kältesten Frühling 1970. Die wärmsten Jahreszeiten fallen keineswegs nur in die „treibhausverdächtigen“ Neunzigerjahre. Zwar brachte der Winter 1997/98 verbreitet die höchsten Mitteltemperaturen, in Oberösterreich war aber der Winter 1915/16 der wärmste. (Etwa dasselbe Spitzenniveau erreichte der Winter 2006/07.) Die mildesten Frühlinge (1920, 1934 und 1946) lagen durchwegs in der ersten Hälfte des Jahrhunderts. Verbreitet erfreuten wir uns 1992 oder 1994 an den wärmsten Sommern, außer im Süden, wo der Sommer 1952 noch etwas wärmer gewesen war. Und der wärmste Herbst wurde meist 1961, 1982 oder 1987 beobachtet. Der höchste Einzelwert der Temperatur wurde am 27.7.1983 in Dellach im Drautal mit 39.7 °C gemessen, der tiefste am 11.2.1929 in Zwettl mit minus 36.6

°C. Der Februar 1929 brachte noch zahlreichen Orten in Niederösterreich von Laa a.d. Thaya über Orth a.d. Donau bis Wr. Neustadt Temperaturen unter minus 30 °C. Vereinzelt (Tamsweg, St. Paul im Lavanttal, Reutte) wurden derartige Werte damals auch in anderen Bundesländern gemessen. Noch kälter war es nur im arktischen Klima des Sonnblicks: dort las der Wetterwart am 1.1.1905 minus 37.2 °C ab. Temperaturen von 39 °C oder knapp darüber traten in diesen hundert Jahren mehrmals auf: 1950 in Andau und Leibnitz, 1957 in Enns, Horn und St. Pölten sowie 1992 in Mistelbach. Damals wurden 39.0 °C am 29. August, also ungewöhnlich spät im Jahr, gemessen.

Die Entwicklung der Niederschlagsmengen in den jüngsten hundert Jahren kann nicht anhand weniger Stationen gültig für ganz Österreich beschrieben werden, weil selbst auf geringe Entfernung schon ganz unterschiedliche Trends feststellbar sind. Dennoch werden auch hier die Messdaten der bereits zuvor verwendeten Orte angeführt.

Insgesamt weisen Wien-Hohe Warte und Klagenfurt einen fallenden Trend auf, in Kremsmünster dagegen steigt er. In Innsbruck verläuft der Trend nahezu gleichbleibend. Gemeinsam ist den hier betrachteten vier Messorten ein Niederschlagsmaximum um 1910-1915. Danach entwickelten sich die Niederschlagsmengen aber sehr unterschiedlich. In Wien-Hohe Warte zeigt sich ein beinahe stetiger Rückgang, nur in den Vierzigerjahren kurz unterbrochen, bis Mitte der Achtziger. Klagenfurt weist eine Unterbrechung des fallenden Trends von etwa 1950-1970 auf, während in Innsbruck nur der deutliche Anstieg von den Vierziger- zu den Fünfzigerjahren auffällt. In Kremsmünster wurde der generelle Anstieg jeweils in den Dreißigern und Siebziger durch Rückgänge unterbrochen. In den letzten zehn bis fünfzehn Jahren ist ein dort mehr oder weniger ausgeprägter Anstieg zu bemerken.

Beim Betrachten der extremen Monats- und Jahressummen erkennt man den Mangel an Übereinstimmung unter den verschiedenen Regionen. Einzig die minimalen Monatssummen fallen an drei Orten in den Oktober, wenn auch in verschiedenen Jahren. In Klagenfurt hat es dagegen in diesen hundert Jahren sieben praktisch niederschlagsfreie Monate gegeben, aber keinen davon im Oktober (zweimal im Jänner, viermal im Februar und einmal im November). Erwähnt sei noch, dass in einem verregneten Sommer annähernd gleich viel Niederschlag fallen kann wie im jeweils trockensten Jahr. In Wien brachte der Sommer 1959 mit 406 mm Niederschlag sogar etwas mehr als das gesamte Jahr 1932.

Insgesamt war das 20. Jahrhundert in Österreich um 0.35 °C wärmer als das 19., besonders stark war dieser

Tab. 3: Dezennienmittel der Lufttemperatur (°C) einiger österreichischer Orte.

	Wien/ Hohe Warte	Innsbruck	Klagenfurt	Kremsmünster
1900-1909	9.0	8.1	7.6	8.1
1910-1919	9.1	8.2	7.8	8.3
1920-1929	9.1	8.5	7.9	8.4
1930-1939	9.4	8.4	8.0	8.5
1940-1949	9.1	8.6	8.0	8.5
1950-1959	9.5	8.5	8.1	8.6
1960-1969	9.4	8.6	8.0	8.5
1970-1979	9.7	8.6	8.1	8.6
1980-1989	9.8	8.9	8.1	8.8
1990-1999	10.5	9.6	8.8	9.5

Tab. 4: Maximale und minimale Temperatur-Jahresmittel (°C).

	Wien/ Hohe Warte	Innsbruck	Klagenfurt	Kremsmünster
1940	7.2	7.1	6.8	6.8
1994	11.8	10.8	9.9	10.7
langjähriges Mittel	9.5	8.6	8.1	8.6

Tab. 5: Maximale und minimale Temperatur-Einzelwerte (°C).

	Wien/ Hohe Warte	Innsbruck	Klagenfurt	Kremsmünster
Max. Temp.	38.3	37.7	37.4	34.3
Datum	8.7.1957	11.7.1984	5.7.1950	27.7.1983
Min. Temp	-25.8	-30.6	-27.8	-25.4
Datum	11.2.1929	3.2.1956	22.1.1963	7.1.1985

Tab. 6: Dezennienmittel der Niederschlagsjahressummen (mm).

	Wien/ Hohe Warte	Innsbruck	Klagenfurt	Kremsmünster
1900-1909	673	819	1011	861
1910-1919	748	951	1056	929
1920-1929	657	879	1004	895
1930-1939	658	855	1020	924
1940-1949	683	837	900	978
1950-1959	663	936	938	1000
1960-1969	616	893	958	951
1970-1979	617	863	915	909
1980-1989	590	852	846	977
1990-1999	668	862	867	986

Tab. 7: Maximale und minimale Niederschlagsmonats- und Jahressummen (mm).

	Wien/ Hohe Warte	Innsbruck	Klagenfurt	Kremsmünster
Max. Jahressumme	988	1247	1390	1294
Jahr	1941	1966	1937	1944
Min. Jahressumme	404	649	681	684
Jahr	1932	1938	1971	1908
Max. Monatssumme	244	246	299	293
	Jul. 97	Aug. 70	Okt. 33	Jul. 57
Min. Monatssumme	0,0	0,0	0,0	0,0
	Okt. 65	Okt. 43	mehrmals	Okt. 51

Trend im Winter (20. Jahrhundert um 0.7 °C wärmer), während die durchschnittlichen Sommer in beiden Jahrhunderten im Mittel gleiches Temperaturniveau hatten. Es ist damit etwa mit dem 11. und 12. Jahrhundert vergleichbar, alle anderen Jahrhunderte des Jahrtausends waren kühler.

Tab. 8: Klimaereignisse in Österreich.

Jahr	Beschreibung des Ereignisses
1111	Lienz wird vom Schleinitzbach und Grafenbach fast zur Gänze zerstört.
1322	Mai: Starke Kälte lässt Weinstöcke erfrieren.
1328	Winter: 17 Wochen lang anhaltender Eisstoß auf der Donau.
1338-40	Österreich wird von einer verheerenden Heuschreckenplage heimgesucht.
1342	Donauüberschwemmung mit 6000 Toten.
1347	Matrei in Osttirol wird vom hochwasserführendem Bretterwandbach vollständig zerstört – zahlreiche Tote.
1425	Sommer: Außergewöhnlich heiß.
1426	20 Wochen lang anhaltende große Hitze zu Martini (11. Nov.) 8 Tage lang bestehender Eisstoß auf der Donau.
1427	Winter: Sehr kalter und schneereicher Winter (in den Kellern gefriert der Wein) – allgemeine Hungersnot. Der Sommer ist sehr heiß und trocken.
1458/59	Missernten führen 1458 und 1459 zu Notlagen in Wien; allgemein herrscht eine Hungersnot.
1501	Die Donau überschwemmt im August für 10 Tage Wien.
1572/73	Extrem kalter Winter: der Bodensee ist für 60 Tage bis zum 1. April vollständig zugefroren.
1580-90	Feucht-kalte Sommer lassen in Österreich den Weinbau zusammenbrechen.
1658	Die einzige Donaubrücke Wiens (Brigittenau) wird im Februar durch einen Eisstoß völlig zerstört.
1669	Der größte bekannte Ausbruch des Lahnbaches zerstört im Juni in Schwaz 14 Häuser, 152 Häuser sind bis zum 1. Stock vermurt, 42 Tote.
1680-85	Sehr kalte Winter in Mitteleuropa, am kältesten ist es im Jänner 1684.
1689	Bei Lawinenabgängen im Montafon 120 Tote, 119 Häuser zerstört; im Tiroler Paznaun 29 Tote und 800 Häuser zerstört.
1712	Überschwemmung und Verschlammung von Kirchschatz (Bucklige Welt) am 2. August mit nahezu völliger Zerstörung und 42 Toten.
1737	Juli: Der hochwasserführende Schmitzenbach verwüstet am 3. Juli Zell am See.
1787	Allerheiligen – Hochwasser mit verheerenden Folgen in Wien.
1804	Große Murschübe am Schesatobel (Vorarlberg) riegeln die Ill ab und verwüsten den Talboden.
1817	Höchster bekannter Wasserstand des Bodensees – ab Juli 89 Tage lang mehr als zwei Meter über dem Normalpegel.
1829/30	Winter: Lang andauernder Frost: die Donau und Nebenflüsse frieren zu. Mit dem einsetzenden Tauwetter überschwemmt die Donau Ende Februar die Vorstädte Wiens, 74 Menschen ertrinken. Es ist der kälteste Winter seit Beginn der Messungen 1767.
1862	Feber: mit einem Wasserstand von 3 bis 4 Meter über dem Normalstand werden vom 2. bis zum 10. Februar weite Teile Wiens überflutet – die Donauregulierung wird beschlossen.
1880	Jänner: nach einem starken Eisstoß werden am 4. Jänner die südlich von Wien gelegenen Donaugemeinden überschwemmt.
1882	Sept./Okt.: vom 16. bis zum 20. September und am 27. Oktober ereignen sich in Kärnten und in Tirol zwei Hochwasserkatastrophen gigantischen Ausmaßes.
1884	Zell am See ist nach Ausbrüchen des Schmitzenbaches zweimal von katastrophalen Hochwassern betroffen.

1899	September: zwischen dem 8. und 18. September größte Donau-Hochwasserkatastrophe des 19. Jahrhunderts. Überschwemmungen auch bei allen Zubringern, besonders im Traun- und Ennstal, wo am 12.9. in Mühlau bei Admont mit 287,5 mm die größte Tagesniederschlagsmenge dieses Ereignisses registriert wird. Bei der Wr. Reichsbrücke wird der absolut höchste Pegelstand mit 862 cm gemessen.
1910	August, September: Hochwasserkatastrophe im gesamten Einzugsgebiet des Rhein verwüstet das ganze Land; im Montafon werden alle Brücken weggerissen – Vandans wird völlig zerstört und unbewohnbar. In Dornbirn wird am 31.8. mit 336 l/m ² bis dahin die absolut größte österreichische Tagesniederschlagsmenge gemessen.
1915	August: Am 10. August meldet Schauereggen am Wechsel mit 650 l/m ² den höchsten je beobachteten Eintagesniederschlag Österreichs.
1916	Juli: Am 10. Juli wird in Wiener Neustadt die bisher stärkste Windhose beobachtet: 32 Tote, 116 Verletzte und 150 beschädigte Gebäude sind die Bilanz.
1916	Dezember: Am 13. Dezember ereignet sich die größte Lawinenkatastrophe im Frontbereich mit Italien mit weit mehr als 3000 Toten.
1917	Kärnten verzeichnet den schneereichsten überlieferten Winter. In Kornat wird am 30.1. mit 363 cm die absolut größte österreichische Schneehöhe in Tallagen gemessen (neben der Station am Sonnblick auf 3105 m mit 11,9 m am 9. Mai 1944).
1921	Verheerendes Traisenhochwasser: schwer betroffen ist Lilienfeld (Särge werden aus den Friedhofsgräbern gespült).
1925/26	Jeweils im August zwei Murenkatastrophen im Raum Bodensdorf am Ossiacher See: 1925 sind vier Orte 2 m hoch vermurt – 1926 wird die Kirche schwer beschädigt, der Friedhof fortgeschwemmt.
1929	Jänner, Feber: Ganz Österreich erlebt ab dem Jänner einen katastrophalen Winter – im Februar bildet sich auf der Donau ein Eisstoß. Stift Zwettl verzeichnet am 11.2. mit -36,6°C die absolut tiefste in Österreich gemessene Temperatur (neben dem Sonnblick, Seehöhe 3105 m, mit -37,2°C am 1. Jänner 1905).
1946	Feber: In Wien Hohe Warte wird am 18. Februar mit 139 km/h die größte Böenspitze seit Beginn der Messungen registriert.
1947	Juni: In der Semmering-Wechselregion fallen am 5. Juni innerhalb von 7 Stunden 325 l/m ² Niederschlag.
1948	Juni: Aus der Umgebung von Innsbruck wird am 17. Juni der stärkste Hagelschlag seit über 30 Jahren gemeldet.
1948	August: Ab dem 10. August werden in Tirol die größten Hochwasserstände seit 1776 verzeichnet: es kommt zum Bruch des neuen Inndamms bei Zirl.
1950/51	Winter: Katastrophenwinter, im Jänner sterben in Österreich bei 37 Lawinenabgängen 135 Menschen, 79 Häuser werden zerstört; schwere Schneelastschäden an Stromleitungen und Brücken, und in den Wäldern fallen 350.000 Festmeter Holz an, davon die Hälfte in Tirol.
1954	Jänner: Am 10. Jänner ereignet sich die größte zivile Lawinenkatastrophe der Ostalpen, mit Blons im Großen Walsertal als Schwerpunkt. Mit den Lawinenabgängen am 11. gibt es im Bereich Blons alleine 57 Tote.
1954	Sommer: Ab dem 10. Juni kommt es bis zum 13. Juli zum Jahrhunderthochwasser im Einzugsbereich Donau – Inn: Linz ist schwer betroffen – in Wien lautet der Pegelstand 790 cm.
1956	Jänner: Der extrem kalte Winter 1955/1956 erfordert im Jänner die Einstellung der Donauschiffahrt.

1958	August: Unwetterkatastrophe größten Ausmaßes in den Fischbacher Alpen: am 12. und 13. 8. fallen innerhalb von 8 Stunden 500 l/m ² . Bilanz: 5 Tote und 200 Millionen Schilling Schaden; auf 280 ha fallen 22.000 Festmeter Schadh Holz an. Innerhalb von 20 Minuten Zerstörung tausender Fenster, auf den Straßen liegen „Hagelbrei“, eingestürzte Bäume, hunderte erschlagene Vögel.	1970	November: Mit 21,7°C in Wien ist der 3.11. der wärmste Novembertag seit Beginn der Temperaturmessungen anno 1775.
1961	Dezember: Von 11.-14. Dezember: Überschwemmungen katastrophalen Umfangs in Tirol, Salzburg und Oberösterreich.	1971	Im Juli und August 1971 kommt es zu großen Hitzewellen / am 7. ist St. Pölten mit 38,2°C „Hitzepol Europas“.
1964	Juni: Am 20. Juni kommt es zu enormen Hagelschäden, an einem der längsten Hagelstriche von Salzburg bis Wien.	1972	Wasserknappheit nach trockenem Sommer und Herbst in Wien – ab Februar nächsten Jahres wird die Trinkwasserversorgung eingeschränkt – der Bodensee erreicht am 17.3. den tiefsten Wasserstand seit 1815.
1965	April: Starkschneefälle bewirken in Tirol und Salzburg am 21.4. den Abgang mehrerer Katastrophenlawinen. Mit der Schneeschmelze kommt es ab dem 28.4. in Niederösterreich zu extremen Überschwemmungen, auch im Burgenland und in der Steiermark stehen Orte unter Wasser.	1975	Vom 23. Juni bis zum 5. Juli bestehen katastrophale Hochwassersituationen in Salzburg, Kärnten und in Niederösterreich: 13 Menschen sterben – in Wien ist mit einem Pegelstand von 8 Meter der Handelskai überflutet.
1965	Mai: Ab dem 11. Mai herrscht die zweite Hochwassersituation in der Steiermark, in Niederösterreich und im Burgenland, ab dem 21. Mai Hochwasser in Wien und rund um den Neusiedler See.	1975	August: Am 22. 8. schwerste Hagelschäden in Salzburg (in der Stadt Salzburg fallen 5 cm große Hagelschlossen).
1965	Juni: In Wien fällt am 5. Juni eine Monatsniederschlagsmenge an einem Tag (60,9 l/m ² in 12 Std., 70,6 l/m ² in 24 Stunden). Im Marchfeld stehen 80 % des Ackerlandes drei Wochen lang, bis zum 24.6. unter Wasser. In Tirol stehen mit der Schneeschmelze gleichzeitig 10.000 ha unter Wasser.	1976	Jänner: 2.-7. Jänner: Sturmkatastrophe mit schweren Schäden im Osten Österreichs: Wien verzeichnet im Jänner an 20 Tagen Sturm – erstmals an 5 Tagen in Folge Böenspitzen über 100 km/h, am 4. den Maximalwert mit 135 km/h, und mit 21,6 km/h wird für Wien das absolut höchste Jännermittel der Windgeschwindigkeit verzeichnet.
1965	Am 27.6. sind Stadtteile von Bregenz überflutet; mit 325 cm Pegelstand am 29.6. ist dieser der höchste seit 1890 (374 cm). In Tirol und Salzburg herrscht Hochwasser, anhaltend bis zum 2. Juli: in Tirol ist Wattens am schwersten betroffen.	1976	Vom 6. Juni bis zum 20. Juli kommt es in Österreich zu einer 6-wöchigen Trockenperiode mit Dürreschäden.
1965	Juli: Am 16. Juli kommt es zu einer Flutkatastrophe in Niederösterreich.	1978	August: Ein Genuatief bewirkt mit starken Niederschlägen vom 8. bis zum 10. August Katastrophensituationen in Vorarlberg und in Tirol: Gaschurn wird vermurt – das obere Rheintal ist unter Wasser – in Innsbruck ist der Innpegel 1 m über der Hochwassermark: das Stubaial ist am stärksten von Hochwasserschäden betroffen.
1965	Ab dem 31.8. führen ergiebige Niederschläge landesweit in Kärnten und in Osttirol bis zum 4. September zur größten Hochwasserkatastrophe in dieser Region seit 1882; am 1. und 2. September fallen in Lienz innerhalb von 48 Stunden 181 l/m ² ; ab dem 4.9. stehen Teile von Villach unter Wasser.	1978	Am 31.5. und am 1.6.: schwere Hagelgewitter in Niederösterreich und in Wien: Randegg registriert 100 l/m ² innerhalb von 3 Stunden – das Hochwasser der Kleinen Erlauf wird als 100-jähriges Ereignis eingestuft.
1966	August: Vom 15. bis zum 19.8. kommt es zu einer neuen Hochwasserkatastrophe in Osttirol und in Kärnten, mit noch ärgeren Schäden als 1965.	1982	Juni: Am 26. Juni extreme Hagelkatastrophe mit Totalschäden im südlichen Niederösterreich, angrenzendem Burgenland und in der Steiermark zwischen Kapfenberg und Fürstfeld.
1966	November: Vom 3. bis zum 4. 11. fallen in Lienz innerhalb von 24 Stunden 232 l/m ² – es kommt zur dritten Hochwasserkatastrophe innerhalb von 16 Monaten; bis zum 5.11. fallen in Osttirol und Kärnten noch größere Niederschlagsmengen als in den Zeiträumen 30.8.-3.9.1965, 15.-19.8.1966.	1983	Außerordentlich warmes Jahr: Wien erlebt den wärmsten Winter seit 1775, trotz Schneechaos im Februar.
1967	Juni: Nach einer Hitzewelle kommt es am 27. und am 28. Juni in allen Bundesländern zu Unwettern mit extremen Schäden: alleine in Oberösterreich und in der Steiermark besteht nach Hagelschlägen 32 Milliarden Schilling Schaden.	1983	Juli: In Österreich gibt es einen Jahrhundert-Sommer, mit dem wärmsten Juli seit 1859, und dem neuen absoluten österreichischem Temperaturmaximum, 39,7°C am 27. 7. in Dellach im Drautal.
1967	Dezember: Ein Warmlufteinbruch am 24.12. bewirkt in Österreich die wärmsten Weihnachten dieses Jahrhunderts (das Tagesmaximum in Wien Hohe Warte beträgt 13,3°C).	1983	November: Die Donau erreicht am 15.11. mit 70 cm den tiefsten Pegelstand seit 100 Jahren, wobei der Schiffsverkehr eingestellt werden muss.
1968	Von Februar bis Juni herrscht die trockenste Periode seit 1856 – ab April bestehen bereits schwere Trockenschäden, auf der Hohen Wand (NÖ) kommt es zu Waldbränden – im Mai müssen 10.000 ha Zuckerrüben umgebrochen werden – schließlich müssen 20 % der österreichischen Ackerfläche neu bestellt werden- ab Mitte Juni wird 50 % Ernteausfall erkennbar – ein 40 % schlechterer Heuertrag zwingt Viehbauern ab dem Juli zu Notverkäufen. Mit der Hitzewelle in Wien zwischen dem 16.6. und dem 4.7. zahlreiche hitzekollabierende Personen – Wasser wird rationiert.	1984	August: Am 1. August zerstört extremer Hagelschlag Obstanlagen in der Oststeiermark total – dabei fallen 40 Minuten lang hühnereigroße Schlossen.
1969	Dezember: 5.-9. Dezember: ergiebige Schneefälle, verbunden mit Sturm, führen im Osten Österreichs zu einer Schneekatastrophe: die Schneehöhe in Wien beträgt am 9.12. 45 cm – neben aperi Stellen bestehen 3 m hohe Wächten.	1985	Die Kälteperioden 6. bis 10.1. und 12. bis 23.2. fordern bei Tiefsttemperaturen um -28°C 34 Todesopfer.
1970	August: Vom 7. bis zum 9. August bewirkt eine Serie schwerster Unwetter Katastrophenschäden in ganz Österreich.	1985	August: Von 3.-8. August: außerordentliche Regenfälle in ganz Österreich führen zu den schwersten Hochwässern seit 1975 und 1954.
		1986	Schneefälle von 9. bis zum 16. Februar führen im Osten und Südosten Österreichs zur extremsten Schneesituation seit 1963: In Wien kommt praktisch der gesamte Verkehr zum Erliegen – Straßen in den Tieflagen sind verweht, tagelang unpassierbar. In Sillian, Osttirol wird am 31. 1. mit 170 cm die absolut größte österreichische Tagesneuschneemenge gemessen.
		1987	Juli: 1.-19. Juli: eine Serie von Unwettern bewirkt katastrophale Folgeschäden : Saalbach wird am 2. und 9. zweimal verwüstet. Am 19. bricht bei Fussach der Rheindamm und das Mündungsgebiet wird völlig überflutet – der Bodensee hat den höchsten Pegelstand seit 1965.
		1987	August: Am 25. August sind nach Unwettern das Ötztal, das Wipptal und das Salzbachtal Katastrophenregion, mit 8 Toten und 3 Milliarden Schilling Schaden.

1990	26.2.-1.3.: Sturmtief „Vivian“ richtet in Österreich rund 3 Milliarden Schilling Schäden an; maximale Böenspitzen sind in Hörsching 147 km/h, in Wien 130 km/h. Es entstehen besonders enorme Forstschäden.
1990	Mai: Extremster Hagel verwüstet am 22. Mai rund um Langenlois weite Weinflächen. In der Gemeinde liegt der Hagel 50 cm hoch; alleine im Weinbau entstehen 300 Millionen Schilling Schaden auf 400 km ² Rebfläche.
1991	Seit dem 20. Juli anhaltende Niederschläge führen vom 28.7.-5.8. zur schwersten Hochwasserlage seit 1954: am 28. Juli wird die Stadt Steyr von der Enns 60 cm hoch überflutet, (mit dem höchsten Wasserstand seit 18 Jahren); am 2. August fallen in der Stadt Salzburg in 24 Stunden 130 l/m ² , die Salzach tritt aus den Ufern – gleichzeitig ist Steyr das zweite Mal unter Wasser; Am 4. August steigt in Wien der Pegel von 5 auf 7 Meter (Durchflussmenge 9000 m ³ /Sekunde – 1954 waren es 9600 m ³ /Sekunde); alle Donaugemeinden unter Linz sind vom Hochwasser betroffen – Stadtteile von Krems – Stein stehen zwei Meter unter Wasser.
1995/96	In Wien herrscht ein sehr kalter Winter mit 85 Tagen mit Schneedecke („normal“: 44 Tage).
1996	November: Nach Starkregen am 14. und 15. November schwerste Vermurungen im Gailtal: Reisach registriert 110 l/m ² in 12 Stunden und 170 l/m ² in 24 Stunden.
1997	Juli: Vom 4. bis zum 8. Juli fallen extreme Niederschlagsmengen und bewirken weite Überschwemmungen in Niederösterreich: am schwersten betroffen ist der Raum um Lilienfeld – von 15.-18. Juli folgt eine zweite Niederschlagsperiode, wobei die Hochwasserregionen wieder betroffen sind. Lunz am See registriert vom 4. bis zum 21.7. 407 l/m ² (vom 4. bis zum 8.7. 243 l/m ²) – Wien registriert im Juli mit 244 l/m ² die größte Monatsniederschlagssumme, von 4.-8.7. mit 184 l/m ² die größte 5-Tagesmenge seit Beginn der Messungen.
1999	Mai: 20.-22. Mai „Jahrhunderthochwasser“ in Vorarlberg und Tirol, höchster Wasserstand des Bodensees seit mehr als 100 Jahren
2000	April/Mai: Die von Mitte April bis Ende Mai anhaltende Trockenheit führt im Osten Österreichs in der Landwirtschaft zu Dürreschäden und schweren Ernteverlusten. Im Raum Schwechat-Eisenstadt-Wr. Neustadt war noch nie zuvor das 2. Quartal eines Jahres so niederschlagsarm.
2002	August: Niederschläge zwischen dem 6. und dem 13. August lösen in Salzburg, Ober- und Niederösterreich eine katastrophale Hochwasserlage aus. Gemeinden des Bezirkes Perg, entlang des Kamp und der Donau erleiden verheerende Hochwasserschäden.
2003	13. Mai: In Wien geht ein außergewöhnliches Gewitter nieder, mit einem bis zu 20 Minuten andauerndem Hagelschlag. Gleichzeitig entwickelt sich ein Tornado, welcher besonders im Bereich Kaisermühlen schwere Schäden an Bäumen und Gebäuden anrichtet.
2003	Sommer: Österreich erlebt den wärmsten Sommer seit Beginn meteorologischer Messungen. Damit wird der bisherige Rekord aus dem Jahr 1811 um mehr als 0,5 °C übertroffen. Die im Osten Österreichs von Januar bis August längste Trockenphase führt besonders im Südosten zu großen Ernteaussfällen.
2003	24. Oktober: Im Osten Österreichs treten die frühesten und ergiebigsten Oktober- Schneefälle seit 1940 auf.
2004	Juli: Hagelschläge zerstören am 6. und am 22. im Süden der Steiermark Kulturen im Wert von 16 Millionen Euro.
2005	August: „Jahrhundert-Hochwasser“ in Vorarlberg infolge von Dauerniederschlägen am 22. und 23.
2006	Juni: In der zweiten Junihälfte vielenorts Schäden durch – meist kurz-dauernde -gewittrige Starkniederschläge. Juli: Höchste Monatsmittel der Temperatur an mehreren Orten wie nie zuvor in den Messreihen: Abweichungen gegenüber den Normalwerten um +3,5 bis +4,5 °C.
2007	Jänner: Höchste Temperaturmonatsmittel seit Beginn der Messungen: Österreichweit Abweichungen gegenüber den Normalwerten um +3 bis +5°C

Auswahl einiger bedeutender Wetter- und Klimaereignisse in Österreich

Die Zusammenstellung in Tabelle 8 erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Entsprechend des stetig besser werdenden Informationsflusses können Ereignisse aus der jüngsten Vergangenheit vollständiger erfasst werden.

Klimavariabilität und Vorhersage

Der Begriff der natürlichen Klimavariabilität umfasst Schwankungen im Klimasystem, die aus zufälligen Fluktuationen physikalischer und chemischer Faktoren, Wechselwirkungen innerhalb des Systems und äußeren Einflüssen resultieren. Es greifen also interne Effekte (die so genannte Klimadrift, wobei das simulierte Klima sich langsam von der realistischen Klimatologie entfernt) und externe Einflüsse (wie z. B. Vulkanausbrüche, Sonnenaktivität, Änderungen der Erdbahnelemente, usw.) ineinander.

Natürliche Klimavariabilität spielt auf dem Gebiet der Klimaforschung eine wichtige Rolle. Einerseits ist die realistische Simulation des vorindustriellen bzw. heutigen Klimas mit seinen natürlichen Schwankungen eine Grundvoraussetzung für die Brauchbarkeit und Glaubwürdigkeit von Klimamodellen in der Untersuchung und Vorhersage des menschlichen Einflusses auf das Klima. Bevor nicht die Dynamik und Wechselwirkungen im ungestörten Klimasystem verstanden werden, kann man z. B. auch die Auswirkungen von Störfaktoren wie erhöhter Treibgaskonzentration in der Vergangenheit nicht nachbilden und in die Zukunft projizieren. Andererseits erfordert die Beantwortung der Frage, ob der Mensch das Klima verändert oder schon verändert hat, den Nachweis, dass die in die Zukunft projizierten bzw. schon in der jüngeren Vergangenheit beobachteten Änderungen im Klima größer sind, als dies in einem ungestörten System der Fall wäre. Zur Abschätzung der natürlichen Klimavariabilität werden in der Regel sehr lange ungestörte Simulationen mit Klimamodellen benutzt.

Eine wichtige Informationsquelle zur Beschreibung der natürlichen Klimavariabilität sind Paläo-Rekonstruktionen. Zum Teil werden solche Rekonstruktionen aus langen historischen Messreihen (in Oberösterreich: Kremsmünster) oder aus phänologischen Aufzeichnungen über Wetterbeobachtungen oder Blütezeiten (z. B. aus China oder Japan) gewonnen. Weitere indirekte Daten beruhen auf der Breite oder Dichte von Baumringen oder auf geochemischen Messungen von Korallen- oder Eisbohrkernen. Aus solchen Daten werden Rekonstruktionen der Temperaturentwicklung über der nördlichen Hemisphäre entwickelt. Ein Problem dabei ist

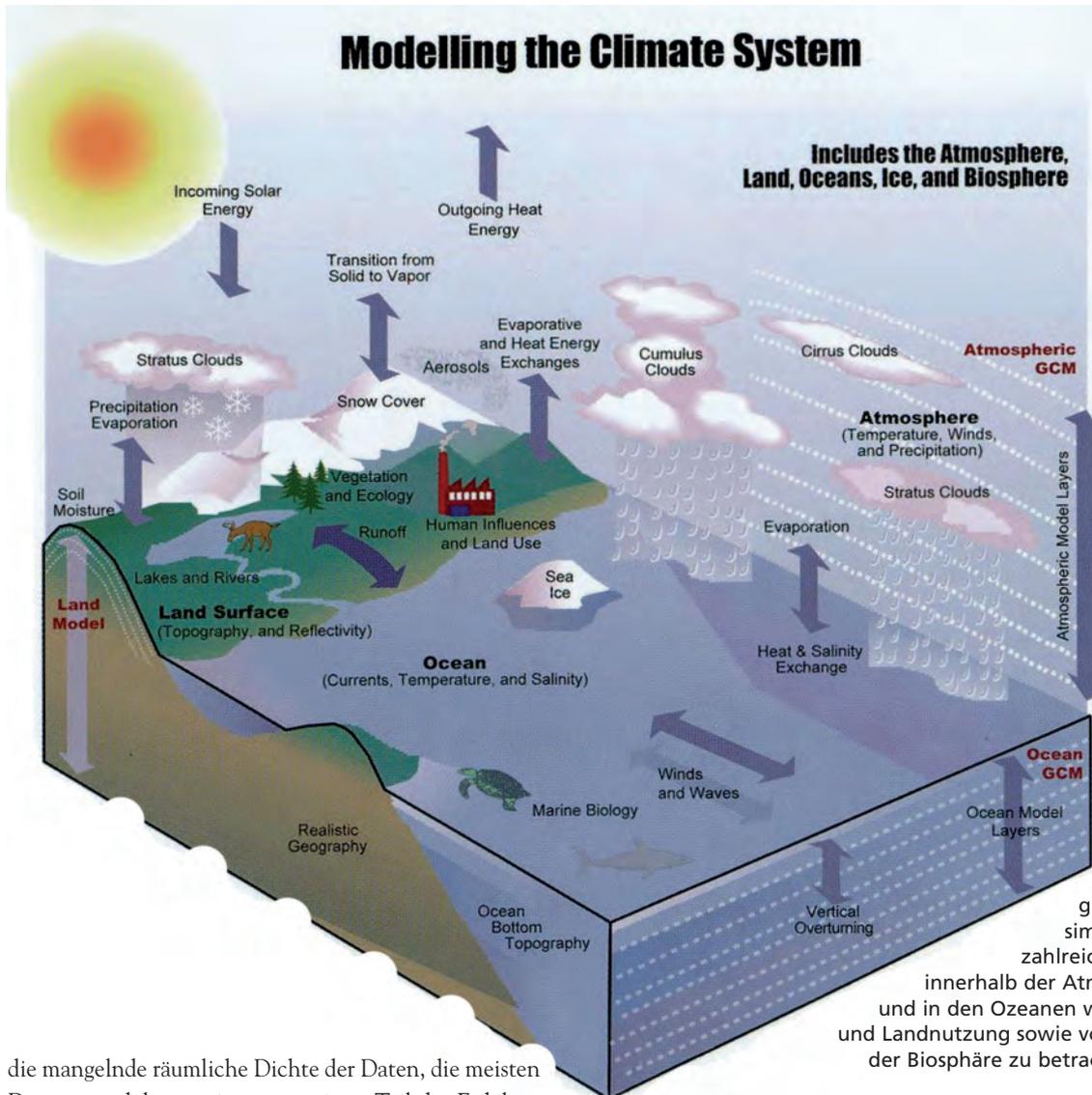


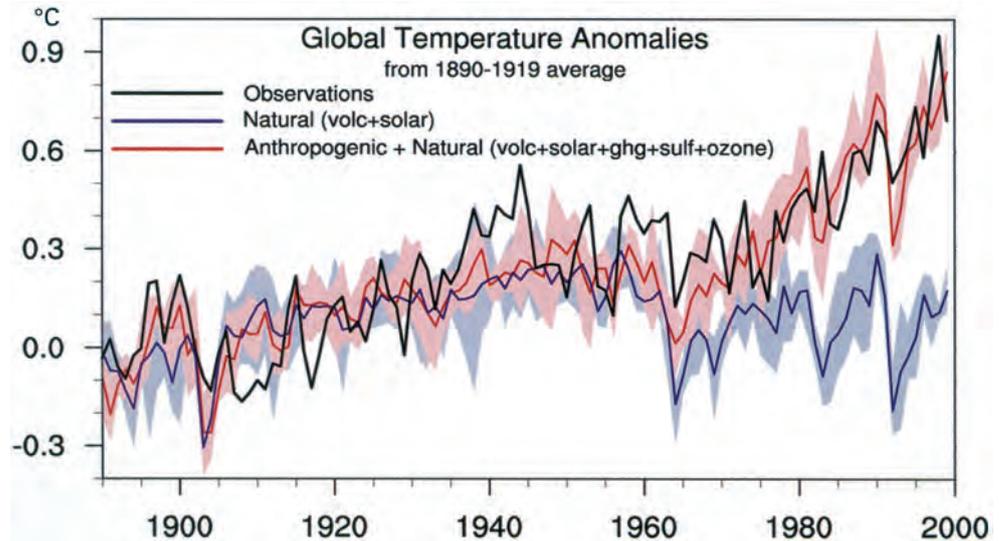
Abb. 6: Um unser Klimasystem durch ein globales Modell sinnvoll zu simulieren, ist es notwendig, zahlreiche Prozess-Komponenten innerhalb der Atmosphäre über Land, über und in den Ozeanen wechselnder Eisbedeckung und Landnutzung sowie von Wechselwirkungen mit der Biosphäre zu betrachten und miteinander zu verknüpfen.

die mangelnde räumliche Dichte der Daten, die meisten Datensätze dokumentieren nur einen Teil der Erdoberfläche. Daten für die Südhemisphäre sind bisher zu spärlich, um eine Rekonstruktion der südhemisphärischen Mitteltemperatur zu erlauben.

In den letzten Jahren gab es wesentliche Fortschritte in der Fähigkeit der Modelle, die Klimavariabilität realistisch zu simulieren. Es gibt keine Hinweise darauf, dass die simulierten globalen Muster der Temperaturvariabilität grob falsch sind. Allerdings wird die Unsicherheit umso größer, je länger die beobachteten Zeiträume werden und je höher die räumliche Auflösung ist, bezüglich der verglichen wird. Wenn die Temperaturvariabilität in der mittleren und oberen Atmosphäre mit Beobachtungen verglichen wird, sind die Ergebnisse etwas problematischer. Es ist vor allem nicht klar, inwieweit die stratosphärische Variabilität von den derzeitigen Klimamodellen gut simuliert wird. Hier ist der Vergleich zwischen Beobachtungen und Modellsimulationen noch schwieriger, da Beobachtungen höchstens seit 50 Jahren zur Verfügung stehen und nicht sehr genau sind.

Ein weiteres Problem sowohl bei der Ableitung der natürlichen Variabilität aus langen Kontrollsimulationen als auch deren Vergleich mit Paläodaten besteht darin, dass die Simulationen die Auswirkungen der natürlichen, aber extern angetriebenen Variabilität (durch Solarstrahlung, Vulkane, Landnutzung, etc.) nicht berücksichtigen, diese jedoch in den Paläodaten enthalten sind. Änderungen in der Solareinstrahlung unterliegen einem elfjährigen Zyklus, der seit Beginn der Satellitenmessungen aufgezeichnet wurde. Es wird vermutet, dass es auch längerfristige Schwankungen in der Stärke der Sonneneinstrahlung gab. Vulkanausbrüche führen zu einer Klimaabkühlung über mehrere Jahre, möglicherweise im Winter auch zu lokaler Erwärmung durch ihren Einfluss auf die obere Troposphäre. Es wird vermutet, dass mehrere Vulkanausbrüche in einem relativ kurzen Zeitraum auch längerfristige Abkühlung hervorrufen könnten.

Abb. 7: Abweichungen der globalen Mitteltemperatur (°C) vom Mittel aus 1890 bis 2000
 Schwarz: Beobachtungen, Rot: Modellrechnung unter Berücksichtigung natürlicher Einflüsse (Änderung solarer Strahlung, Vulkantätigkeit) und anthropogener Eingriffe (Treibhausgase, Schwefel-Aerosole, Ozonproduktion in Bodennähe, Ozonzerstörung in der Stratosphäre).



Man vermutet, dass für sich allein genommen die kombinierte Auswirkung von Schwankungen in der Solareinstrahlung und Vulkanausbrüchen in den letzten 30 Jahren zu einer Abkühlung hätte führen müssen. Kritiker einer anthropogen verursachten Klimaerwärmung haben z. B. immer argumentiert, dass die Klimaerwärmung im frühen 20. Jahrhundert (gefolgt von einer Abkühlung zwischen 1945 und 1975), vor der massiven Akkumulation von Treibhausgasen in der Atmosphäre passierte und daher Ausdruck natürlicher Variabilität sei. Die Unfähigkeit früherer Klimamodelle, diese Entwicklung korrekt zu simulieren, erzeugte weiteren Zweifel an der These einer menschlichen Mitwirkung an der in den letzten Jahrzehnten erneut beobachteten Erwärmung und an den Modellprojektionen einer zukünftigen Klimaänderung.

Das Beispiel zeigt, wie wichtig es ist, sowohl die intern als auch die extern angeregte natürliche Klimavariabilität zu verstehen und mit Modellen zu simulieren.

Auch hier sind weiterhin Verbesserungen bei der Rekonstruktion der Schwankungen der Solarstrahlung und Vulkanaktivität zu erwarten.

Das wichtigste Ergebnis zahlreicher derartiger Studien ist, dass erst bei der Kombination der anthropogenen und natürlichen Antriebsmechanismen alle vier Simulationen eines Ensembles von Experimenten mit nur leicht veränderten Anfangsbedingungen sehr gut mit dem zeitlichen Verlauf über das gesamte Jahrhundert übereinstimmen, sowohl die globalen Temperaturmittel als auch die groß-skalige räumliche Struktur betreffend.

Aus Abb. 6 erkennt man, welche vielfältigen, komplexen Zusammenhänge bei der Klima-Modellierung zu beachten sind!

Klimamodelle, die nur „natürliche“ Einflüsse mit einbeziehen (vulkanischer und solarer Natur) ergeben für das Ende des 20. Jahrhunderts keine Erwärmung. Wenn man jedoch die vom Menschen verursachten Treibhausgase und Sulphat-Aerosole mit einbezieht, ergeben die Modelle die beobachtete Erwärmung (siehe Abb. 7).

So lässt sich sagen, dass trotz verbleibender Unsicherheiten die Modelle inzwischen recht brauchbar sind. Der starke Anstieg der globalen Temperatur gegen Ende des 20. Jahrhunderts ist mit ziemlich großer statistischer Sicherheit weder mit interner Klimavariabilität allein, noch mit rein natürlich angetriebener Variabilität zu erklären.

In einem Punkt stimmen alle Rekonstruktionen deutlich überein: Die Durchschnittstemperatur im 20. Jahrhundert in der nördlichen Hemisphäre ist einzigartig

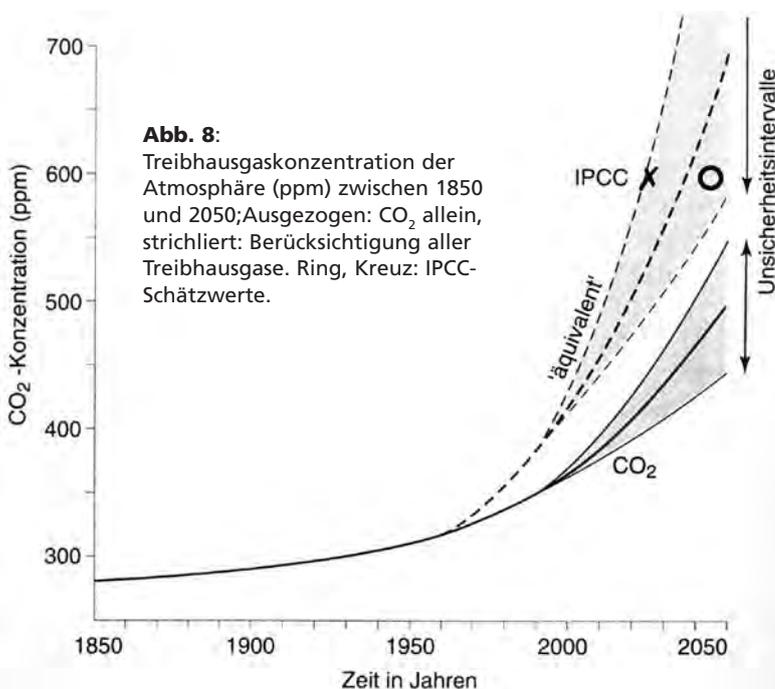


Abb. 8: Treibhausgaskonzentration der Atmosphäre (ppm) zwischen 1850 und 2050; Ausgezogen: CO₂ allein, strichliert: Berücksichtigung aller Treibhausgase. Ring, Kreuz: IPCC-Schätzwerte.

tig, sowohl was den allgemeinen Durchschnitt als auch die Geschwindigkeit des Temperaturanstiegs betrifft. Insbesondere die 90er Jahre waren außergewöhnlich warm – möglicherweise war es das wärmste Jahrzehnt seit mindestens 1000 Jahren (selbst wenn man die geschätzten Unsicherheiten früherer Jahre mit einbezieht). Diese Aussage gilt insbesondere auch für ganz Mitteleuropa und – besonders deutlich – für das Alpengebiet: Die folgende Tabelle aus ZAMG (2002) gibt einen Überblick über die im Jahresmittel erfolgten Veränderungen verschiedener Klimaelemente am Hohen Sonnblick (3.106 m) der Dekade 1991-2000 gegenüber der Normalperiode 1961-1990. Der hier beobachtete Temperaturanstieg während der letzten Jahre liegt deutlich über den großräumig festgestellten Durchschnittswerten.

Das Weltklima-Forschungsprogramm (WCRP) – und das Bewusstsein für die Klimaveränderung

Die internationale Gemeinde der physikalischen Klimawissenschaftler hat die Welt zuerst auf die globale Erwärmung, die Aussicht auf vom Menschen verursachte Klimaveränderungen und deren Konsequenzen aufmerksam gemacht: Die wahrscheinlichsten Gründe für die globale Klimaveränderung wurden aufgezeigt (Wachsender Energieverbrauch und Freisetzung von Treibhausgasen, darunter als bekannteste Komponente das CO₂). Abb. 8 stellt die mutmaßliche (äquivalente) Treibhausgaskonzentration der Atmosphäre zwischen 1850 und 2050 dar. Ihre Zunahme ist verantwortlich für den steilen Temperaturanstieg während des Zeitraums 2000 bis 2100, wie die Berechnungen einer großen Zahl von Klimamodellen zeigen (siehe Abb. 9, rechter Teil).

In neuester Zeit hat man gelernt, mehr und mehr verlässliche Klimaveränderungs-Szenarios zu erstellen. Diese sind entscheidend für die Planung einer nachhaltigen Entwicklung. Entscheidend für ein besseres Verstehen des Klimasystems war die Zusammenarbeit von unterschiedlichen wissenschaftlichen Disziplinen, die bis jetzt wenig miteinander zu tun hatten.

Einer der wichtigsten Punkte der Klimawissenschaft ist es zu verstehen, in wie weit man die beobachteten Klimaveränderungen natürlichen Schwankungen zuschreiben kann, und wie viel davon auf menschliche Aktivität zurückzuführen ist. Das internationale WCRP nähert sich der Problematik von zwei Seiten. Es unterstützt Klimabeobachtungssysteme, um quantitativ die Veränderungen die in der Vergangenheit aufgetreten sind zu bestimmen (Paläo-Beobachtungen) und jene, die zur Zeit auftreten. Außerdem wird die Entwicklung und Verwendung von physikalisch-mathematischen

Tab. 9: Differenz der Jahresmittel verschiedener Klimaelemente zwischen 1991-2000 und 1961-1990 auf dem Hohen Sonnblick.

Sonnblick, 1991-2000 minus 1961-1990			
Lufttemperatur (°C)		Dampfdruck (hPa)	
Mittel	+0.8	Mittel	+0.2
Mittleres Tagesmaximum	+0.9		
Mittleres Tagesminimum	+0.8	Relative Feuchte (%)	
Mittlere Tagesschwankung	+0.1	Mittel	-2.2
Mittleres Jahresmaximum	+0.5		
Mittleres Jahresminimum	+1.2	Niederschlag (mm)	
Mittlere Zahl von Eistagen	-15.2	Summe (mm)	+105
Mittlere Zahl von Frosttagen	-12.0	Tage mit zumindest 1 mm (Tage)	+0.6
Mittlere Zahl von strengen Frosttagen	-16.7	Intensität (mm pro Niederschlagstag)	+0.4
		Fester Anteil des Niederschlags (%)	-3.6
Luftdruck (hPa)			
Mittel	+1.4	Schneehöhe (cm)	
		Erster Mai (Ende der Winterakkumulation)	+23
Sonnenscheindauer (Stunden)		Erster Oktober (Ende der Sommerablation)	-33
Mittel	+55		
Windgeschwindigkeit (m/s)			
Bewölkung (%)		Mittel	+0.6
Mittel	+1.0		
Zahl der heiteren Tage	-0.6	Gewitter	
Zahl der trüben Tage	+1.7	Zahl der Gewittertage (Tage)	-0.1
Zahl der Nebeltage	-3.3		

Modellen und Analysemitteln gefördert, die die beobachteten Veränderungen ergeben und wo es möglich ist, auch ihre Ursachen aufzeigen.

Durch das bessere Verständnis klimatologischer Schlüsselprozesse wurden die Klimamodelle sowie einsetzsfähige Wetter- und Ozeanvorhersagemodelle deutlich verbessert. Die Basis für unser Verständnis der natürlichen Klimavariabilität bilden koordinierte Datenanalysen und Klimamodellsimulationen. Insbesondere liefern verbesserte Modelle der jüngsten Generation des gekoppelten physikalischen Klimasystems mit systematischen Modelldiagnosen und internen Vergleichen immer genauere Simulationen und Vorhersagen natürlicher Klimaschwankungen. Solche Ergebnisse fließen direkt in die wissenschaftliche Beurteilung des IPCC (International Panel) ein und trugen entscheidend zur Schlussfolgerung des dritten IPCC-Beurteilungsberichts bei, welcher besagt, dass „es neue und deutlichere Hinweise als bisher darauf gibt, dass ein Großteil der in den letzten 50 Jahren beobachteten Erwärmung auf menschliche Aktivität zurückzuführen ist“. Die jährlich aktualisierten IPCC-Berichte stellen die aktuellste wissenschaftliche Informationsquelle des heutigen Wissensstandes zu diesem Thema dar: Die Modellvorhersagen bis zum Jahre 2100 zeigen einen weiteren Anstieg der globalen Mitteltemperatur zwischen +2 und +4°C (siehe auch Abb. 9). Eine Temperaturerhöhung von derar-

Abb. 9: Wie Abb. 5. Man beachte den ansteigenden Trend während der letzten einhundert Jahre. Zeitraum 2000 bis 2100: Modellvorhersagen bis zum Jahre 2100 zeigen je nach gewählttem Szenario einen weiteren Anstieg der globalen Mitteltemperatur zwischen etwa +2 und +4 °C.

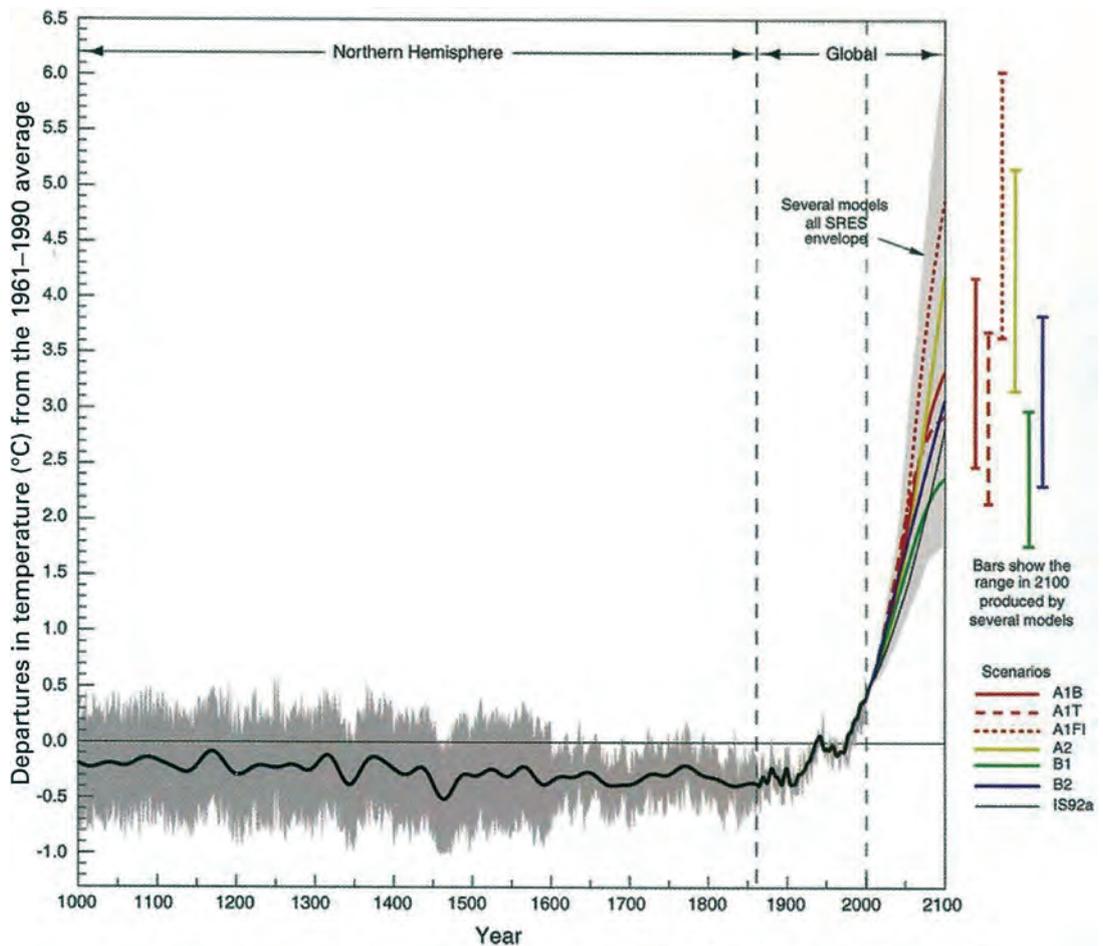
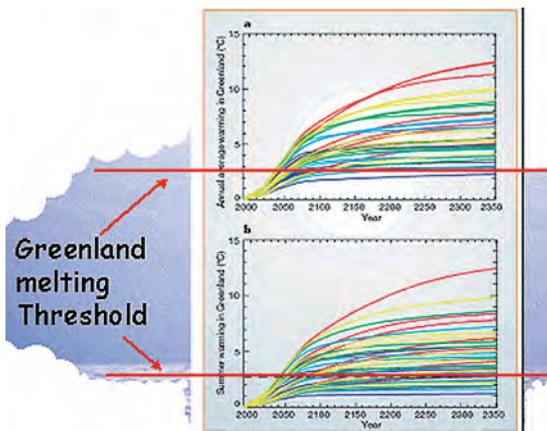


Abb. 10: Bei der Mehrzahl der heute verfügbaren Klimamodelle wird Grönland nach 2100 eisfrei. Die dafür notwendige Temperaturerhöhung von etwa +3°C wird überschritten.



tiger Größenordnung bringt alle alpinen Gletscher und sogar die Eisbedeckung Grönlands zum Verschwinden (Abb. 10). Dieser abgeschmolzene Eisvorrat führt im gleichen Zeitraum zum weltweiten Anstieg des Meeresspiegels zwischen 20 und 70 cm. Der wahrscheinlichste Wert für 2100 liegt aus heutiger Sicht bei +50 cm.

Beitrag zur Risikobeurteilung

Bei der Vorhersagbarkeit von Wetter und Klima gibt es inhärente Grenzen. Die Forschungen zum Paläoklima können die Unsicherheit, die es bei jeder Vorhersage

gibt, nicht immer verringern, aber sie können dazu beitragen, die Wahrscheinlichkeit mit der eine bestimmte Situation eintritt (bzw. eintreten wird!) zu klären. Diese Art von Informationen kann bei einer großräumigen Risikomanagement-Strategie äußerst hilfreich sein. Vor kurzem konnten durch den Einsatz von Vorhersagesystemen, die mehrere Klima-Modelle verwenden, Risikoprognosen für bestimmte klimatische Ereignisse und daran gebundene Phänomene, wie etwa der Ausbruch von Seuchen, Hitzewellen, erhöhter Niederschlag oder Dürre erstellt werden.

Zusammenfassung

Das globale Klimasystem ist das Ergebnis ständiger Wechselwirkungen zwischen der Wärmestrahlung von der Sonne, (mit den Gasen) der Atmosphäre, den Landmassen und den Ozeanen. Seit der Entstehung der Erde vor etwa 4,6 Milliarden Jahren hat sich das Klima in unregelmäßiger Folge geändert, es gab warme und kalte, trockene und feuchte Perioden. Angesichts eines möglichen Klimawandels stellt sich die Frage: „Welche Konsequenzen haben die Eingriffe des Menschen auf das Klima?“ In ihren langfristigen Konsequenzen sind sie heute im Detail kaum abzusehen.

Je weiter man zurückgeht, desto ungenauer werden die Informationen zur Klimageschichte, man muss auf ungenaue Methoden wie geologische Verfahren, Sediment- oder Baumringanalysen zurückgreifen. Genauere Aufzeichnungen, insbesondere systematische Messungen, gibt es erst seit etwa 200 Jahren, und diese meist auch nur aus dicht besiedelten Gebieten. Diese mangelhafte Dateninformation stellt die Klimaforschung vor das Problem, festzustellen, ob es sich bei den seit Beginn der Industrialisierung beobachteten Klimaveränderungen um natürliche Schwankungen oder vom Menschen mit-verursachte Schwankungen handelt. Durch Verbesserung von Klimamodellen kann in den letzten Jahren ein deutlicher Fortschritt erzielt werden. Es deutet viel darauf hin, dass die Erwärmung, deren Beginn wir zur Zeit erleben, auf den Menschen (Verbrauch fossiler Brennstoffe) zurückzuführen ist.

Forschungen zum Paläoklima können dazu beitragen, dass die Wahrscheinlichkeit mit der Katastrophen (z. B. Dürren, Überflutungen, Stürme,...) in Zukunft auftreten, besser vorausgesagt werden können.

Literatur

(Autoren, welche nachfolgend nicht angeführt werden, findet man in GLASER (2001).)

- ALEXANDRE P. (1987): Le climat en Europe au Moyen Age. — Paris: 1-827.
- ALVERSON K.D., BRADLEY R.S. & Th.F. PEDERSEN (Eds) (2003): Paleoclimate, Global Change and the Future. — The IGBP Series – Global Change. Springer-Verlag, Berlin.
- BERGHAUS (1837): Allgemeine Länder- und Völkerkunde. Ein Lehr- und Arbeitsbuch für alle Stände. Bd. 2. — Stuttgart: 1-347.
- BERGMANN (1769): Physikalische Beschreibung der Erdkugel auf Veranlassung der cosmographischen Gesellschaft. Greifswald: 1-489.
- BRADLEY & JONES (1992): Climate since A.D. 1500. — London-New York: 1-679.
- BRIFFA K.R., JONES P.D., VOGEL R.B., SCHWEINGRUBER F.H., BAILLIE M.G.L., SHIYATOV S.G. & E.A. VAGANOV (1999): European Tree Rings and Climate in the 16th Century. — Climatic Change, Special Volume 43 (1): 151-168.
- CAMUFFO (1987): Freezing of the Venetian Lagoon since the 9th Century A. D. in Comparison to the Climate of Western Europe and England. — In: Climatic Change 10: 43-66.
- CANTOR (1805): Geschichte der denkwürdigen Naturbegebenheiten auf unserer Erde von Christi Geburt bis auf unsere Zeit. 3 Bde.
- CATCHPOLE A.J.W. (1992): Hudson's Bay Company ships' log-books as sources of sea ice data, 1751-1870. — In: BRADLEY & JONES (1992): 17-39.
- DEMAREE G.R., VAN ENGELEN A.F.V. & H.A.M. GEURTS (1994): Les observations météorologiques de Théodore-Augustin Mann effectuées à Nieupoort en 1775, 1776 et 1777. — Ciel et Terre 110: 41-48.
- Deutscher Wetterdienst (2003): Numerische Klimamodelle – Was können sie, wo müssen sie verbessert werden? Teil II: Modellierung natürlicher Klimaschwankungen. — Promet 29 (1-4): 1-60.
- EASTON C. (1928): Les hivers dans l'Europe occidentale. — Leyden: 1-210.
- GAUTIER R. (1911): Hivers chauds, années très humides et très sèches. — Extrait du Globe 33-58, Genf.
- GLASER R. (2001): Klimageschichte Mitteleuropas. 1000 Jahre Wetter, Klima, Katastrophen. — Wiss. Buchgesellschaft, Darmstadt.
- HELLMANN G. (1883): Repertorium der deutschen Meteorologie. — Leipzig.
- HENNIG R. (1904): Katalog bemerkenswerter Witterungsereignisse von den ältesten Zeiten bis zum Jahre 1800. — Abh. d. Preuss. Meteor. Inst. 2 (4): 1-93.
- HUCH M., WARNECKE G. & K. GERMAN (2001): Klimazeugnisse der Erdgeschichte. Perspektiven für die Zukunft. — Springer-Verlag, Berlin.
- HUGHES & DIAZ (1996): Was there a "Medieval Warm Period" and if so, where and when? — Climatic Change 26: 109-142.
- JACOBET M.J., WANNER H., KOSLOWSKI G. & M. GUDD (1999): European Surface Pressure Patterns for Months with Outstanding Climatic Anomalies during the Sixteenth Century. — Climatic Change 43 (1): 201-221.
- KINGTON (1988): The weather of the 1780's over Europe. — Cambridge: 1-176.
- LADURIE Le Roy E. (1983): Histoire du climat depuis l'an mil. — Vol. 1, 2. Paris: 1-287, 1-254.
- LAMB (1965): Climate: Present, past and future. — Methuen, London. Vol. 1, 1-800; (1977): Vol. 2, 1-835.
- LANGHE H.-J. (2002): Klima und Klimatheorien. Kap. 8 aus: Die Physik des Wetters und des Klimas. — Verlag Reimer, Berlin: 427-488.
- LAUER W. & P. FRANKENBERG (1986): Zur Rekonstruktion des Klimas im Bereich der Rheinpfalz seit Mitte des 16. Jahrhunderts mit Hilfe von Zeitreihen der Weinquantität und Weinqualität. Stuttgart – New York: 1-54.
- LAUSCHER (1980): (1980-1992): Wetter u. Leben 32. Jg. und fortlaufende Jge., Insbesondere (1992): Streifzüge durch die Wetterchronik Europas. — Eigenverlag, Wien.
- MANLEY (1974): Central England temperatures: Monthly means 1659 to 1973. — Quart. Journ. R. Met. Soc. 100: 389-405.
- MÜLLER (1823): Fünfhundertjährige Witterungs-Geschichte, besonders der außerordentlichen Kälte; nebst Beobachtungen ihrer Perioden und Einwirkungen auf die Menschheit. Bremen: 1-184.
- NORLIND A. (1914): Einige Bemerkungen über das Klima der historischen Zeit nebst einem Verzeichnis mittelalterlicher Witterungserscheinungen. — Lunds Universitets Arsskrift, N. F. AFD. 1, Bd. 10 Nr. 1.
- OBREBSKA-STARKEL B. & T. NIEDZWIEDZ (1996): Proceedings of the International Conference on Climate Dynamics and the Global Change Perspective. — Krakau: 1-546.
- PARRY (1978): Climatic Change and Settlement. — Dawson: 1-214.
- PENCK A.R. & E. BRÜCKNER (1901-1909): Die Alpen im Eiszeitalter. 3 Bände: 1-1199.
- PFÄFF C.H. (1809): Über die strengen Winter vorzüglich des achtzehnten Jahrhunderts und über den letzt verfloßenen Winter von 1808-1809. Kiel.

- PFISTER Chr. (1985): Klimageschichte der Schweiz 1525-1860. Bde. **1** und **2**, 2. Aufl. Bern.
- PILGRAM A. (1788): Untersuchungen über das Wahrscheinliche der Wetterkunde durch vieljährige Beobachtungen. Wien.
- POLLUGE L. (1881): Klimaänderungen in historischen Zeiten. — Berlin.
- ROTBURG R.I. & T.K. RAPP (Eds) (1981): Climate and history. Studies in interdisciplinary history. — Princeton: 1-280.
- RUDLOFF H. v. (1967): Die Schwankungen und Pendelungen des Klimas in Europa seit dem Beginn der regelmäßigen Instrumenten-Beobachtungen. — Vieweg-Verlag, Braunschweig.
- SCHÖNWIESE C. (1995): Klimaänderungen. — Springer-Verlag, Berlin.
- SCHWARZBACH M. (1993): Das Klima der Vorzeit. Eine Einführung in die Paläoklimatologie (Nachdruck). — Enke-Verlag, Stuttgart.
- SCHWEINGRUBER F. (1993): Jahrringe und Umwelt – Dendroökologie. — Eidgenöss. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft. Birmensdorf: 1-474.
- STINE S. (1994): Extreme and persistent drought in California and Patagonia during Medieval time. — *Nature* **269**: 546-549.
- WEIKINN C. (1958-1963): Quellentexte zur Witterungsgeschichte Europas von der Zeitwende bis zum Jahre 1850. — Bd. **I-IV**, Berlin.
- WIGLEY T.M.L., INGRAM M. & G. FARMER (Eds.; 1981): Climate and History: Studies in Past Climate and their Impact on Man. — Cambridge University Press, Cambridge. WMO (World Meteorological Organization, Geneva 2005): WCRP (World Climate Research Programme). The World Climate Research Programme Strategic Framework WCRP-123, WMO/TD-No. 1291, Geneva.
- WMO (World Meteorological Organization, Geneva): World Climate News. Weather – Climate – Water. — Series Nos. 1-30 (2006), Geneva.
- ZAMG (Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik, 2002): Das Klima des Sonnblicks. — Österreichische Beiträge zu Meteorologie und Geophysik, Heft **28**, Wien.
- Über die Meteorologische Weltorganisation und das Welt-Klima-Forschungs-Programm: <http://www.wmo.ch/index-en.html>; <http://www.wmo.int>
- Über IPCC-Berichte: http://www-pcmdi.llnl.gov/ipcc/about_ipcc.php; <http://www.ipcc.ch>
- Über Klimamodelle: <http://www-pcmdi.llnl.gov>
- Über Klimavariabilität: <http://www.clivar.org>

Anschrift des Verfassers:
 Univ.-Prof. Dr. Georg SKODA
 Institut für Meteorologie und
 Geophysik der Universität Wien
 Althanstraße 14
 1090 Wien
 Austria
 E-Mail: georg.skoda@univie.ac.at

Evolutionäre Paläoökologie mariner Lebensräume

M. ZUSCHIN

Abstract: The acquisition of evolutionary novelties in the history of life enabled the invasion of new ecological niches. The subsequent adaptive radiations and diversifications (i.e., the generation and rapid spreading of new life habits) led to increasingly finer division of the adaptive zones. In the marine biosphere of the Phanerozoic Eon (i.e., the past 540 million years of earth history, which are well documented by fossils) this can be recognized in the succession of three major evolutionary faunas, in the distinctive pattern of changing vertical structure above and below the sediment-water interface (tiering), in the increasing displacement and mixing of sediment particles by benthic fauna (bioturbation), and in the Mesozoic escalation between predators and prey. These processes are not independent from each other, but are integrated and should be viewed against the background of an increasing food supply in the oceans of the Phanerozoic. Major interruptions in this dynamic development were caused by periodically recurring extinction events, particularly the five major mass extinctions in the history of life. These emptied the ecosystems and provided space for new adaptive radiations.

Key words: Macroevolution, history of life, evolutionary palaeoecology, diversity, predation, mass extinctions.

Deskriptive und evolutionäre Paläoökologie

Die Paläoökologie ist die Wissenschaft von den Wechselbeziehungen zwischen Organismen und ihrer Umwelt in der geologischen Vergangenheit. Seit ihrer Gründung im 19. Jahrhundert beschäftigt sie sich mit den Umweltansprüchen der fossilen Arten oder höherer taxonomischer Einheiten (etwa Gattungen, Familien oder Ordnungen), mit der Rekonstruktion von fossilen Lebensräumen und mit dem Artenreichtum und der Nahrungskette von Lebensgemeinschaften der Vorzeit (DODD & STANTON 1990). Unterstützt wird dieser Wissenschaftszweig vor allem durch die sogenannte Aktuo-Paläontologie, also die Paläontologie des Rezenten, welche die historische Sicht der Paläoökologie um das naturwissenschaftliche Experiment erweitert. Eingebettet in die Rahmenbedingungen der Allgemeinen Geologie ist sie funktionell-morphologisch und ökologisch-ethologisch ausgerichtet, und mit den Worten von Wilhelm SCHÄFER (1962, p. 3) fehlt der Aktuo-Paläontologie jegliches phylogenetische Element. Für die deskriptive Paläoökologie lässt sich zumindest annähernd das Gleiche behaupten.

Im Gegensatz dazu geht es in der sogenannten evolutionären Paläoökologie um den ökologischen Kontext von Langzeitveränderungen in der Zusammensetzung des Fossilbefundes (VALENTINE 1973). Sie ist daher in engem Zusammenhang mit der Makroevolution zu sehen, jener Evolution, welche oberhalb des Art-Ni-

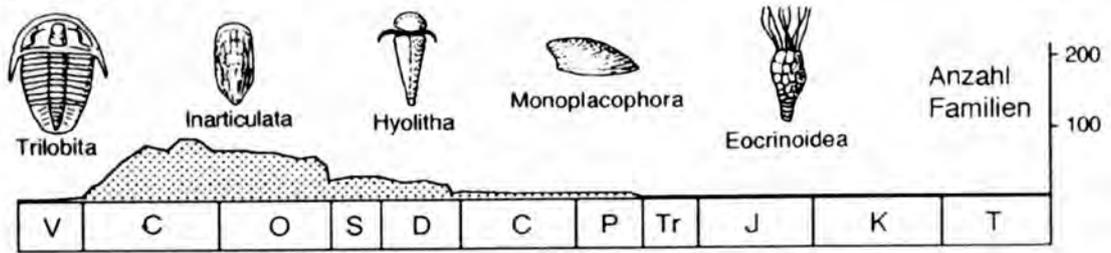
veaus stattfindet (JABLONSKI et al. 1996, ALLMON & BOTTJER 2001). Durch makroevolutionäre Prozesse entstehen Taxa (also systematische Einheiten), welche in der Linnéschen Systematik vor allem als Familien, Ordnungen, Klassen oder Stämme zusammengefasst werden. Diese sogenannten höheren Taxa besiedeln typischerweise neue Anpassungszonen und sind häufig durch innovative anatomische oder physiologische Neubildungen gekennzeichnet (MAYR 2001). Als prominentes Beispiel darf die kambrische Radiation der marinen Metazoen (vielzellige Tiere) vor rund 540 Millionen Jahren ebenso gelten, wie die spätere Landnahme durch Pflanzen (Silur) und Tiere (Devon) oder die Besiedelung des Luftraumes durch Insekten (spätestens im Karbon), Flugsaurier (Trias), durch Vögel (Jura) und Fledermäuse (Eozän). Untrennbar mit diesen Schlüsselereignissen sind die Entwicklung schützender und stützender Skelette, physiologischer und anatomischer Präadaptationen und Anpassungen an das Leben an Land (etwa Schutz vor Austrocknung bei Pflanzen und Tieren, Beine bei Wirbeltieren) und die voneinander unabhängige Entwicklung von Flügeln bei verschiedenen terrestrischen Taxa verbunden.

Die evolutionären Faunen des marinen Phanerozoikums

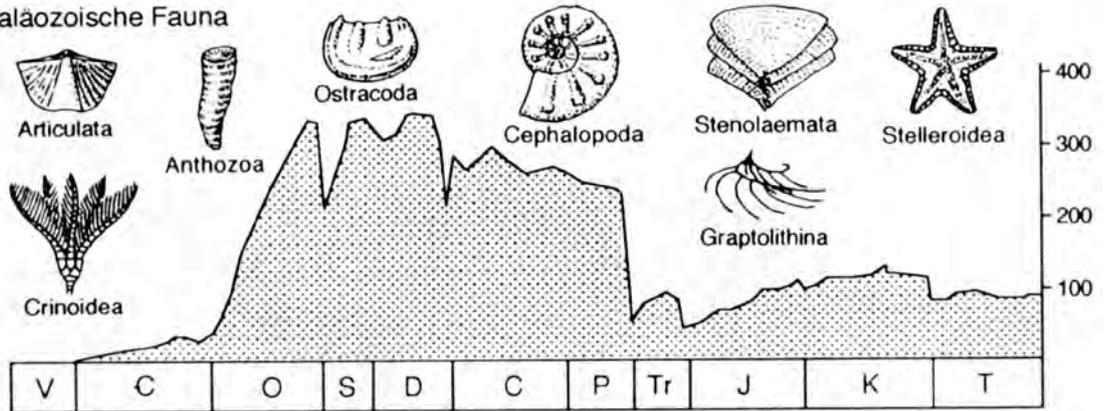
Die Diversifikation der drei großen evolutionären Faunen des Phanerozoikums wurde durch eine statistische Analyse (Faktorenanalyse) des zeitlichen Auftre-

Abb. 1: Die drei evolutionären Faunen mariner Lebensräume mit charakteristischen Vertretern (aus ETTER 1994)

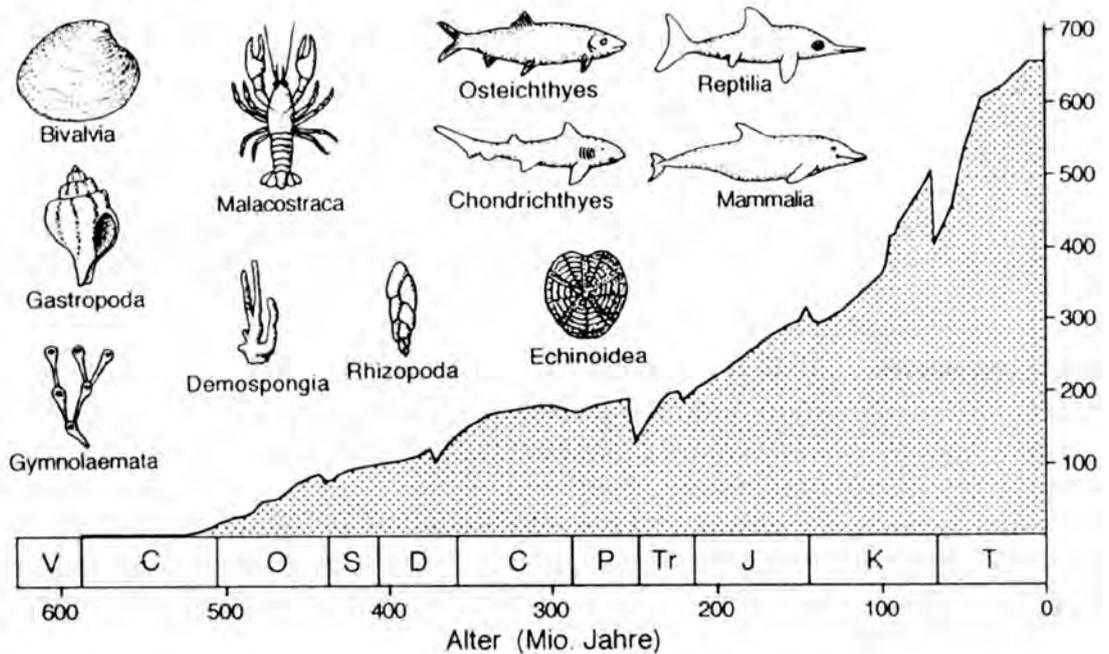
Kambrische Fauna



Paläozoische Fauna



Moderne Fauna



tens der Metazoenfamilien ermittelt (SEPKOSKI 1981). Die kambrische, paläozoische und moderne Fauna werden jeweils durch Familien repräsentiert, die in diesen Zeitabschnitten die höchste Diversität hatten (Abb. 1). Die Abfolge der drei evolutionären Faunen erfolgt aus der zunehmend geringeren anfänglichen Diversifikati-

onsrate und den zunehmend höheren Plateaus der Diversität in den aufeinanderfolgenden Faunen. Die ökologischen Unterschiede zwischen den drei evolutionären Faunen zeigen, dass die taxonomischen Veränderungen mit ökologischen Umstrukturierungen einhergehen. Die kambrische Fauna ist das Resultat der bereits

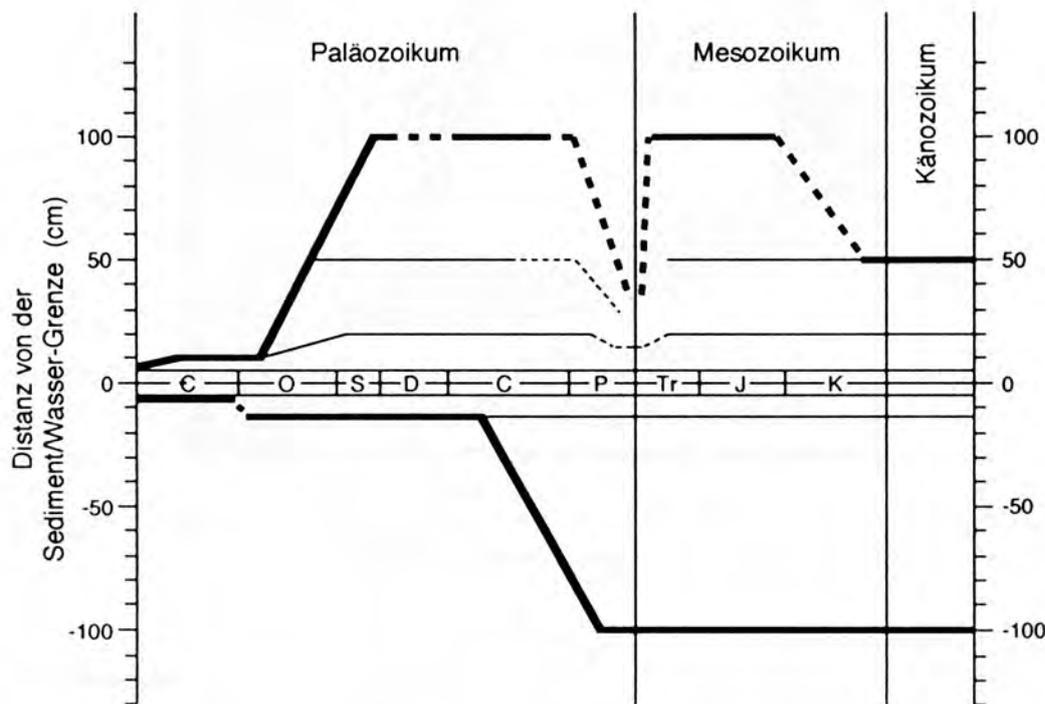


Abb. 2: Veränderungen im Stockwerksaufbau von marinen Weichbodengemeinschaften des Phanerozoikums. Dicke Linien repräsentieren höchstes und tiefstes Stockwerk, unterbrochene Linien geben vermutete Werte an (aus ETTER 1994).

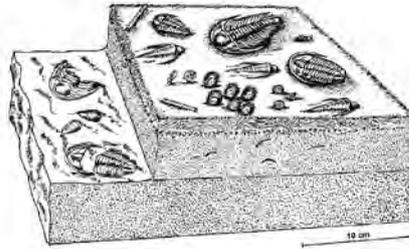
erwähnten kambrischen Radiation, in deren Zuge fast alle grundlegenden sogenannten Körperbaupläne der vielzelligen Organismen, manifestiert in den Stämmen des Tierreiches, entstanden sind (VALENTINE 2004). Ökologisch war die kambrische evolutionäre Fauna von sedentären oder kriechenden epifaunalen Sedimentfressern, Weidegängern und Suspensionsfressern dominiert. Die ordovizische Diversifikation brachte zwar kaum neue Baupläne, führte aber zu einer einzigartigen, später nie wieder erreichten Zunahme auf Familien-, Gattungs- und Artniveau und wurde von einer ebenso eindrucksvollen Zunahme in der Komplexität der marinen Ökosysteme begleitet (HARPER 2006). Die sogenannte paläozoische evolutionäre Fauna nimmt ihren Ausgang in der ordovizischen Radiation und zeigt eine ökologische Dominanz von epifaunalen Suspensionsfressern. Die moderne Fauna reicht mit ihren Wurzeln bis ins Kambrium zurück und zeigt eine nur relativ geringe Diversitätszunahme während der ordovizischen Radiation. Sie wird im Laufe des Silurs immer bedeutender und erfährt schließlich eine große Diversitätszunahme nach dem Massensterben am Ende des Paläozoikums (also des Erdaltertums). Sie zeigt eine große Vielfalt an Lebensweisen. Vertreter dieser evolutionären Fauna leben tief infaunal bis epifaunal, sind sedentär (festsitzend) bis nektonisch (freischwimmend) und weisen die ganze Bandbreite an Ernährungsweisen auf (insbesondere handelt es sich um Sedimentfresser, Weidegänger, Suspensionsfresser, Räuber und Parasiten).

Stockwerksbau und Diversität im Phanerozoikum

Die Zunahme des Artenreichtums in den marinen Ökosystemen des Phanerozoikums resultiert auch aus Veränderungen in der Organisation von Lebensgemeinschaften und ist in der Zunahme an Gilden, also funktionellen Gruppen mit ähnlichen Nahrungsansprüchen und Substratbeziehungen manifestiert (BAMBACH 1983). Somit steuert die ökologische Komplexität in gewissem Ausmaß die evolutionäre Diversifikation. Die vertikale räumliche Trennung in In- und Epifauna auf marinen Weichböden wird als Stockwerksbau (Tiering) bezeichnet und dient vor allem zur besseren Nutzung der ökologischen Ressourcen, insbesondere des partikulären organischen Materials, welches an der Sediment/Wasser – Grenzfläche konzentriert vorkommt (BOTTJER & AUSICH 1986). Dieser Stockwerksbau spiegelt für die Weichböden der flachen Schelfmeere eine interessante phanerozoische Geschichte zunehmender Komplexität wider und ist somit ein Beispiel für die Besiedelung neuer ökologischer Nischen im Zuge adaptiver Radiationen und deren immer feinere Aufteilung über evolutionäre Zeiträume (Abb. 2). Im Kambrium gab es nur eine geringfügige vertikale Differenzierung der Faunenvergesellschaftungen, denn es wurden nur wenige Zentimeter über und unter der Sediment/Wasser – Grenzfläche von den Organismen genutzt und damit auch nur ein geringer Anteil des potentiellen Lebensraumes (Abb. 3). Im Verlaufe des Ordoviziums wurden vor allem die epifaunalen Vergesellschaftungen komplexer und erreichten

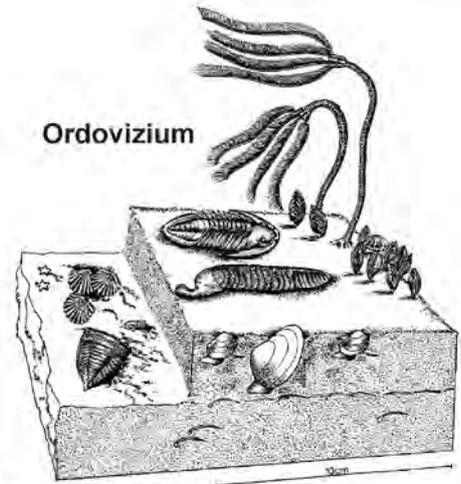
Abb. 3: Lebensbilder von marinen Weichbodengemeinschaften des Paläozoikums (Kambrium, Ordovizium, Silur), des Mesozoikums (Jura) und des Känozoikums (Neogen) (zusammengestellt und stark vereinfacht nach MacKerrow 1992).

Kambrium



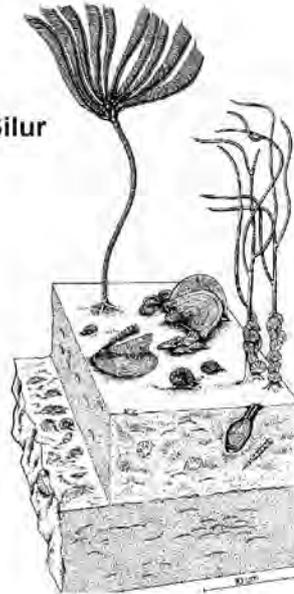
Mit Dreilappern, Armfüßern und enigmatischen Weichtieren

Ordovizium



Mit Seelilien, Dreilappern, Armfüßern und Muscheln

Silur



Mit Seelilien, Seetang, Armfüßern, Muscheln, Schnecken

Jura



Mit Kopffüßern, Seelilien, Armfüßern, Muscheln, Schnecken, Röhrenwürmern und Lebensspuren

Neogen



Mit Kabeljau, Muscheln, Schnecken, Seeigeln, Seepocken, Weichkorallen, Hornkorallen, Moostierchen, Schwämmen und Einsiedlerkrebse

im Silur eine stabile Struktur mit einer Gesamthöhe von etwa 1m, wobei die höchsten Stockwerke von Seelilien eingenommen wurden (Abb. 3). Diese Struktur wurde, abgesehen von einer Unterbrechung an der Perm-Trias-Grenze, bis in die Kreidezeit beibehalten (Abb. 2). Ebenfalls im M-Paläozoikum begann die langsame Ausdehnung in Nischen des Pelagials (also des freien Wasserkörpers) und des Meeresbodens. Im Verlaufe der Kreidezeit verschwanden insbesondere die Crinoiden (Seelilien) aus den epifaunalen Vergesellschaftungen der Schelfmeere. Damit wurde für das Känozoikum (Erdneuzeit) die Struktur der Epifauna etwas vereinfacht und in ihrer maximalen Höhe auf 50 cm reduziert (Abb. 3). Der infaunale Stockwerksbau hat sich langsamer entwickelt als der epifaunale, ist aber dafür robuster gegenüber Störungen. Die maximale Tiefe von 1 m wurde erst im Karbon erreicht, blieb dafür aber über den gesamten weiteren Verlauf des Phanerozoikums erhalten und wurde durch eine fortschreitende Nischenaufteilung immer intensiver genutzt. Die Zunahme infaunaler Adaptationen ist ebenso wie die Zunahme räuberischer Lebensweisen ein typisches Merkmal der modernen, mesozoisch-känozoischen Fauna (BAMBACH 1983).

Der Einfluss von Raubdruck auf Evolution und Ökologie

Die zunehmende Infaunalisierung im Phanerozoikum und die Reduktion des epifaunalen Stockwerksbaus seit der Kreide kann als Folge des zunehmenden Raubdruckes im Phanerozoikum interpretiert werden. Raub ist eines der wichtigsten Werkzeuge der natürlichen Selektion (DARWIN 1859, DAWKINS 1995, VERMEIJ 1987) und verschiedene Typen von Spuren an fossilen Skeletten und Schalen sind indikativ für Räuber-Beute Interaktionen im Verlaufe der Geschichte des Lebens (VERMEIJ 1983, KOWALEWSKI & KELLEY 2002, KELLEY et al. 2003, ZUSCHIN et al. 2003). Dies soll am Beispiel durophager (schalenknackender und bohrender) Räuber verdeutlicht werden. Bohrspuren sind eindeutige Hinweise auf räuberische Tätigkeit, die quantitativ erfasst werden können. Die wichtigsten Verursacher von Bohrspuren an marinen wirbellosen Tieren sind räuberische Gastropoden, nämlich Nabelschnecken (Naticidae) und Stachelnschnecken (Muricidae) (KOWALEWSKI & KELLEY 2002, KELLEY et al. 2003). Diese beiden Gruppen sind für einen Großteil der räuberischen Bohrspuren an Muscheln und Schnecken seit der Kreide verantwortlich (Abb. 4). Die Verursacher älterer Bohrspuren sind hingegen weitgehend unbekannt. Bis ins Karbon kennt man seltene bis moderat häufige Bohrspuren, bevorzugt an Armfüßern (Brachiopoden) und sessilen Stachelhäutern (Echinodermaten). Vom Perm bis in die Unterkreide sind Bohrspuren sehr selten, und bohrende Räuber

haben die marinen benthischen Lebensgemeinschaften in dieser Zeit wahrscheinlich kaum beeinflusst. Seit der Oberkreide gibt es eine drastische Zunahme räuberischer Bohrspuren an den Schalen von Weichtieren (Mollusken) (Abb. 5) (KOWALEWSKI et al. 1998).

Bruchspuren sind leider keine eindeutigen Beweise für räuberische Tätigkeit, weil viele Räuber ihre Beute komplett zerbrechen, sodass nicht mehr als ein Haufen von indistinkten Fragmenten übrigbleibt; außerdem können auch durch Hochenergie-Ereignisse Schalen zerbrochen werden. Eine Zunahme von charakteristischen reparierten Schalen deutet aber ebenso auf zunehmenden Raubdruck hin, wie eine Zunahme jener Familien, welche auf eine durophage Ernährungsweise, also das Aufbrechen oder Anbohren von schalentragender oder gepanzerter Beute spezialisiert ist (Abb. 6, 7) (VERMEIJ 1987). Schalenknackende Räuber gab es auch schon im Altpaläozoikum, aber die erste Radiation durophager Räuber setzt im Mitteldevon ein und umfasst unter den Fischen die Placodermi (Plattenhäuter) und Chondrichthyes (Knorpelfische) und unter den Arthropoda die Phyllocarida (Blattfußkrebse) und Eumalacostraca („höhere Krebse“) (SIGNOR & BRETT 1984). In der Trias besetzten Placodontier (Pflasterzahnrechen) und Kopffüßer (Cephalopoden) mit verkalkten Kieferapparaten diese ökologische Nische. Im Jura setzte schließlich eine rapide Diversifikation schalenbrechender Räuber ein, die bis ins Paläogen (=Alttertiär) andauerte. Im Zuge dieser Diversifikation entstanden moderne Krabben, Hummer, Fangschreckenkrebe, Rochen, heterodontide Haie, Vögel, Fische, Mosasaurier (Maas-Echsen) und moderne Knochenfische (VERMEIJ 1983, 1987). Damit sind dramatische morphologische Veränderungen an Beuteorganismen, aber auch Veränderungen im Ökosystem verbunden. Die morphologischen Veränderungen können sehr gut an Schnecken demonstriert werden, wo eine zunehmend engere Aufrollung, das Verschwinden eines offenen Nabels, dickere Schalen, schmälere Mündungen und externe Skulpturen (vor allem Stacheln) geeignet sind, vor schalenknackenden Räufern zu schützen. Veränderungen im Ökosystem betreffen vor allem den Wechsel von Epifauna-dominierten Vergesellschaftungen des Paläozoikums zu Infauna-dominierten Vergesellschaftungen der Kreide und des Känozoikums (Abbildung 2). Insbesondere jene Epifauna-Vergesellschaftungen, die von gestielten Seelilien, Armfüßern und Schlangensterne dominiert werden, verschwanden unter zunehmendem Raubdruck zugunsten von infaunalen Muscheln und irregulären Seeigeln (VERMEIJ 1987). Dieser Effekt wurde vermutlich durch die mit der Infaunalisierung einhergehende Instabilisierung der Sedimentböden („bulldozing“) verstärkt, welche zur Verdrängung der alttertiären epifaunalen Suspensionsfresser-Gemeinschaften beitrug (THAYER 1983).

Abb. 4: Eine Muschel (*Dosinia*) vom Roten Meer mit räuberischer Bohrspur einer Nabelschnecke (aus ZUSCHIN et al. 2003).

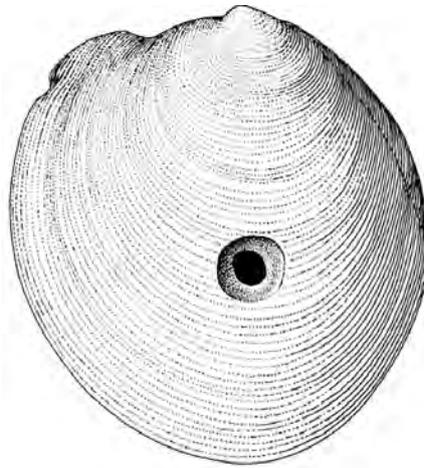
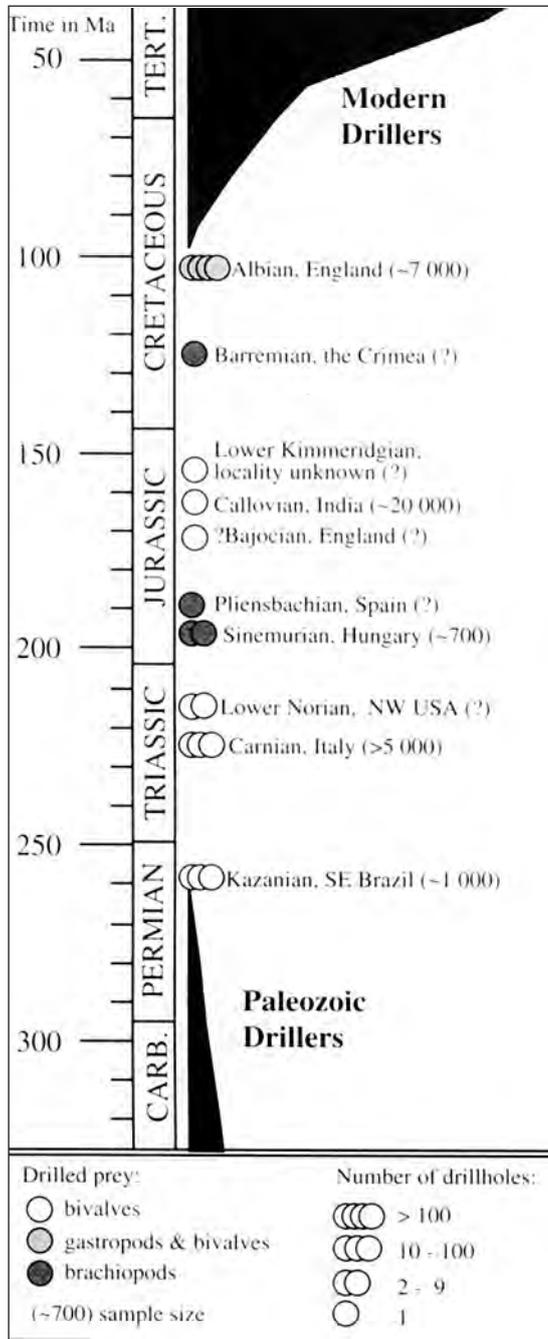


Abb. 5: Die stratigraphische Verteilung bebohrter Schalen vom Jungpaläozoikum bis heute (aus KOWALEWSKI et al. 1998).



Die Nahrungszufuhr in den Ozeanen des Phanerozoikums

Die Verfügbarkeit von Nahrung für Metazoen (vielzellige Tiere) in den Ozeanen hat im Verlaufe des Phanerozoikums durch vermehrte Nährstoffzufuhr und steigende Primärproduktion zugenommen (VERMEIJ 2004). Die steigende Primärproduktion ist durch die Diversifikation des Phytoplanktons belegt, welches im Paläozoikum (Erdaltertum) vor allem aus Acritarchen (algenartige, einzellige Mikrofossilien) bestand, während im Mesozoikum (Erdmittelalter) verschiedene, in den heutigen Meeren sehr wichtige Algen (Dinoflagellaten, Coccolithophoriden und Kieselalgen) immer bedeutender wurden (MARTIN 2003). Vermehrte Zufuhr von gelösten Nährstoffen erfolgt durch steigende Verwitterungsraten an Land (BAMBACH 1993) und vermehrte tektonische und vulkanische Aktivität (VERMEIJ 1995). Große Faunenwechsel im Devon und in der Kreide, insbesondere die Radiation räuberischer Organismen mit hoher Biomasse und hohen metabolischen Ansprüchen, legen eine Zunahme in der Produktivität der Ozeane in diesen Zeitabschnitten nahe (BAMBACH 1999). Auch die größere Dichte und Mächtigkeit von Schillakkumulationen mariner Wirbelloser (insbesondere von Armfüßern, Muscheln und Schnecken) im Verlaufe des Phanerozoikums wird mit der zunehmenden benthischen Produktivität in Verbindung gebracht (KIDWELL & BRENCHLEY 2004). Diese Veränderungen stimmen gut überein mit den Diversifikationen von Landpflanzen im Devon und in der Kreide, in deren Zuge demnach vermehrte Zufuhr von organischem Detritus (das sind organische Schwebstoffe in Gewässern, die von abgestorbenen Organismen stammen) und gelöstem organischem Material vom Land die küstennahe Produktivität gesteigert hat. Huminsäuren und tiefere Wurzelbildungen steigern ebenfalls die Verwitterungsrate und verstärken die Zufuhr anorganischer Nährstoffe (BAMBACH 1999).

Massensterben und ihre Bedeutung für Evolution und Ökosysteme

Die Geschichte der Biosphäre im Allgemeinen und der marinen Lebensräume im Besonderen umfasst aus ökologischer Sicht nicht nur die Nutzung unbesiedelter Environments durch evolutionäre Innovationen, die Füllung dieser Regionen im Zuge periodischer Diversifikationen und adaptiver Radiationen, sondern auch das Entleeren einiger dieser Lebensräume in Zeiten von Massensterben (RAUP & SEPKOSKI 1982). Üblicherweise sterben Metazoenarten innerhalb von zehn Millionen Jahren nach ihrer Entstehung aus, und viele überleben weniger als eine Million Jahre. Aus der Lebensdauer fossiler Arten wird geschätzt, dass mehr als 99 %

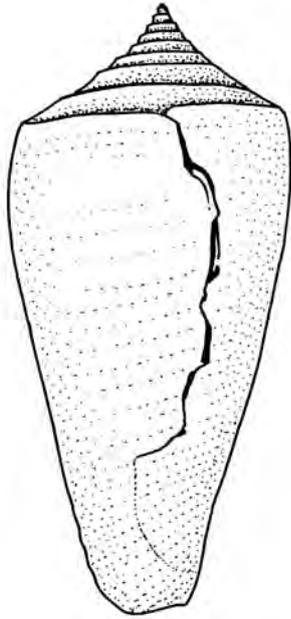


Abb. 6: Kegelschnecke mit verheiliter Bruchspur, die vermutlich von der erfolglosen Attacke durch einen schalenknackenden Räuber stammt (aus ZUSCHIN et al. 2003).

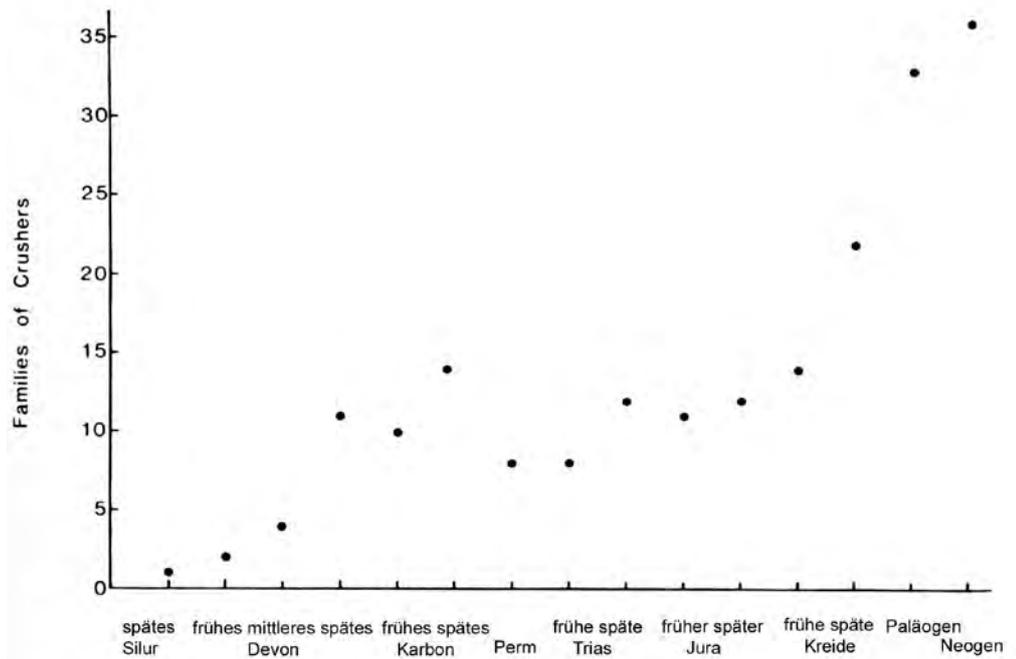


Abb. 7: Anzahl der Familien mariner schalenknackender Räuber (z. B. Seeskorpione, Krebse, Kopffüßer, Wirbeltiere) vom Silur bis heute (aus VERMEIJ 1987).

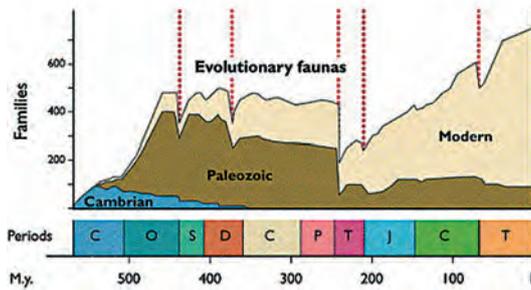
aller Arten, die jemals auf der Erde gelebt haben, jetzt ausgestorben sind. Während des normalen sogenannten Hintergrundausterbens verschwinden, meist aufgrund biologischer Ursachen (vor allem Konkurrenz um Lebensraum und Futter), ständig biologische Arten und werden auf der Basis natürlicher Selektion von besser angepassten Arten ersetzt. Während vom Hintergrundausterben nur einzelne Arten betroffen sind, werden bei Massensterben viele Arten und auch höhere systematische Einheiten in geologisch kurzen Zeiträumen ausgelöscht (RAUP 1991). Im Gegensatz zum Hintergrundausterben werden die Ursachen für Massensterben meist in außergewöhnlich starken Störungen des Environments (Meeresspiegelschwankungen, Klimaveränderungen, Ozeanographische Veränderungen, Meteoriteneinschläge, Vulkanismus) gesucht (HALLAM 2004). Biologische Ursachen für Massensterben sind nicht auszuschließen, aber schwierig nachzuweisen (TAYLOR 2004). Es gibt im Mesozoikum (Erdmittelalter) und Känozoikum (Erdneuzeit) eine Periodizität von Auslöschungsgipfeln, welche in Abständen von rund 26 Millionen Jahren wiederkehren (RAUP & SEPKOSKI 1984). Obwohl diese Periodizität sehr umstritten ist, gilt als gesichert, dass die meisten größeren Aussterbeereignisse regionale Ökosysteme betrafen und weltweit gesehen etwa 15-40 % der marinen Arten vernichteten. Fünf Massensterben waren allerdings von globalem Ausmaß (jeweils am Ende des Ordoviziums, des Devons, des Perms, der Trias und der Kreide) und

von großer phylogenetischer Bedeutung, da jeweils mindestens 79 % der Arten betroffen waren und zahlreiche höhere Taxa (Familien, Ordnungen) ausgelöscht wurden (Abb. 8) (JABLONSKI 1995). Das größte Massensterben war jenes am Ende des Perm, bei dem vermutlich 96 % aller Arten vernichtet wurden (RAUP 1991, BENTON 2003, ERWIN 2005).

Die taxonomischen und ökologischen Effekte von Massensterben sind aber nicht aneinander gekoppelt. So haben das Massensterben am Ende des Ordoviziums und am Ende des Devons zur Auslöschung von jeweils knapp über 20 % der Familien geführt, doch während das erstere ohne große ökologische Konsequenzen blieb, resultierte das letztere in einer großen Umstrukturierung der marinen Ökosysteme (DROSER et al. 2000). Auffällig ist auf jeden Fall, dass die Erholung von Massensterben nur langsam voranschreitet und es meist einige Millionen Jahre dauert, bis Ökosysteme wieder etabliert und ihre Nischen gefüllt sind (JABLONSKI 2004).

Massensterben haben aber nicht nur negative Effekte. Über geologische Zeiträume können sie die evolutionären Landschaften in kreativer Art und Weise, aufgrund des Niederganges dominanter und der daraus resultierenden adaptiven Möglichkeiten für überlebende Gruppen umformen (TAYLOR 2004). Sie stellen aber die evolutionäre Uhr niemals ganz zurück. Daher hat es im Anschluss an Massensterben auch nie die Etablierung neuer Baupläne gegeben, wie etwa im Zuge der kambri-

Abb. 8: Die fünf wichtigsten Massensterben und ihre Beziehung zu den drei evolutionären Faunen des Phanerozoikums (aus BRENCHLEY & HARPER 1998).



schen Radiation. Ein Grund dafür ist wahrscheinlich, dass auch nach Massensterben die überlebenden Taxa keine ökologisch leere Welt vorgefunden haben (JABLONSKI 2004).

Ob diese Massensterben nur bestehende evolutionäre Trends beschleunigen oder ob sie eine eigenständige Selektivität ausüben, gehört zu den großen Fragen der evolutionären Paläoökologie (RAUP 1991). In Bezug auf die drei großen evolutionären Faunen werden Massensterben vielfach als Faktoren gesehen, die den unvermeidlichen Wechsel von einer Fauna zur nächsten nur beschleunigt haben, die aber nicht für eine ökologische Umstrukturierung verantwortlich sind (SEPKOSKI 1984). So begann die Diversität der kambrischen Fauna bereits im oberen Kambrium zu sinken und dieser Trend wurde durch die Massensterben am Ende des Ordoviziums und am Ende des Devons nur verstärkt (Abb. 1, 8). Ganz ähnlich beginnt die langsame Diversitätsabnahme der paläozoischen Fauna bereits im O-Devon. Das Massensterben am Ende des Perms hat den Übergang zur modernen Fauna nur beschleunigt, indem 79 % der Familien der paläozoischen evolutionären Fauna ausgelöscht wurden, aber nur 27 % der Familien der modernen evolutionären Fauna (Abb. 1, 8). Ohne dieses Massensterben wäre demnach der gleiche Übergang nur etwas langsamer vonstatten gegangen. Konsequenterweise wurde die folgende kontinuierliche Diversitätszunahme der modernen Fauna durch das große Massensterben am Ende der Kreide nur kurzfristig unterbrochen (Abb. 1, 8). Eine gewisse Selektion durch Massensterben ist allerdings feststellbar. So haben große und weit verbreitete Populationen eine größere Chancen zu überleben als solche, die klein und geographisch isoliert sind. Ganz ähnlich haben jene Arten, welche von vornherein unter Stressbedingungen leben können, tendenziell eher geringe Körpergrößen haben, aber hohe Fortpflanzungsraten aufweisen (sogenannte r-Strategen oder Generalisten) bessere Überlebenschancen als jene Arten, die stärker spezialisiert sind, engere ökologische Nischen haben, tendenziell größer sind und geringe Fortpflanzungsraten aufweisen (K-Strategen oder Spezialisten) (MCKINNEY 2001).

Zusammenfassung

Evolutionäre Innovationen ermöglichten in der Geschichte des Lebens die Besiedelung neuer ökologischer Nischen, die darauf folgenden adaptiven Radiationen und Diversifikationen (also die Entwicklungen neuer ökologischer Lebensformen und deren rasche Verbreitung) führten zur immer feineren Aufteilung der Anpassungszonen. In marinen Lebensräumen des Phanerozoikums (dabei handelt es sich um die letzten rund 540 Millionen Jahre der Erdgeschichte, welche durch Fossilbefunde gut belegt sind) wird dies ersichtlich an der Aufeinanderfolge von drei großen evolutionären Faunen, an der Veränderung der vertikalen Struktur benthischer (bodenlebender) mariner Faunen über und unter der Sediment/Wasser – Grenzfläche (Stockwerksbau), an der zunehmenden Durchwühlung und Durchmischung von Sedimenten durch Lebewesen (Bioturbation) und an der mesozoischen Eskalation zwischen Räubern und deren Beute. Diese Prozesse können nicht unabhängig voneinander betrachtet werden, sondern sind miteinander vernetzt und vor dem Hintergrund einer kontinuierlichen Steigerung der Nahrungszufuhr in den Ozeanen des Phanerozoikums zu sehen. Einschnitte in dieser dynamischen Entwicklung wurden durch periodisch wiederkehrende Aussterbeereignisse gesetzt, insbesondere die fünf großen Massensterben der Erdgeschichte, welche die Ökosysteme entleerten und Platz für neue adaptive Radiationen machten.

Danksagung

Ich danke Dr. Christian Baal und Mag. Hans Zuchin für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Literatur

- ALLMON W.D. & D.J. BOTTJER (eds) (2001): Evolutionary paleoecology. The ecological context of macroevolutionary change. — New York, Columbia University Press: 1-357.
- BAMBACH R.K. (1983): Ecospace utilization and guilds in marine communities through the Phanerozoic. — In: TEVESZ J.S. & P. MCCALL (Eds), Biotic interactions in recent and fossil benthic communities. New York and London, Plenum Press: 719-746.
- BAMBACH R.K. (1993): Seafood through time: changes in biomass, energetics, and productivity in the marine ecosystem. — *Paleobiology* **19**: 372-397.
- BAMBACH R.K. (1999): Energetics in the global marine fauna: A connection between terrestrial diversification and change in the marine biosphere. — *Geobios* **32**: 131-144.
- BENTON M.J. (2003): When life nearly died. The greatest mass extinction of all time. — London, Thames and Hudson: 1-336.
- BOTTJER D.J. & W.I. AUSICH (1986): Phanerozoic development of tiering in soft substrata suspension-feeding communities. — *Paleobiology* **12**: 400-420.
- BRENCHLEY P.J. & D.A.T. HARPER (1998): Palaeoecology: ecosys-

- tems, environments and evolution. — Chapman & Hall, London: 1-402.
- DARWIN C. (1859): On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. — London, John Murrey.
- DAWKINS R. (1995): River out of eden: A Darwinian view of life. — New York, Basic.
- DODD R.J. & R.J. STANTON Jr. (1981): Paleoecology, concepts and applications. — New York, John Wiley & Sons: 1-559.
- DROSER M.L., BOTTJER D.J., SHEEHAN P.M. & G.J. Jr. MCGHEE (2000): Decoupling of taxonomic and ecologic severity of Phanerozoic marine mass extinctions. — *Geology* **26**: 675-678.
- ERWIN D.H. (2006): Extinction: how life on earth nearly ended 250 million years ago. — Princeton, Princeton University Press: 1-264.
- ETTER W. (1994): Paläoökologie. Eine methodische Einführung. — Birkhäuser, Basel: 1-294.
- HALLAM A. (2004): Catastrophes and lesser calamities. — Oxford, Oxford University Press: 1-226.
- HARPER D.A.T. (2006): The Ordovician biodiversification: Setting an agenda for marine life. — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **232**: 148-166.
- JABLONSKI D. (1995): Extinctions in the fossil record. — In: LAWTON J.H. & R.M. MAY, Extinction rates. Oxford, Oxford University Press: 25-44.
- JABLONSKI D., ERWIN D.H. & J.H. LIPPS (Eds) (1996): Evolutionary Paleobiology. — Chicago, University of Chicago Press: 1-484.
- KELLEY P.H., KOWALEWSKI M. & T.A. HANSEN (Eds) (2003): Predator-Prey Interactions in the Fossil Record. — New York, Plenum Press/Kluwer: 1-464.
- KIDWELL S.M. & P.J. BRENCHELY (1994): Patterns in bioclastic accumulation through the Phanerozoic: changes in input or in destruction. — *Geology* **22**: 1139-1143.
- KOWALEWSKI M., DULAI A. & F.T. FÜRSICH (1999): A fossil record full of holes: the Phanerozoic history of drilling predation. — *Geology* **26**: 1091-1094.
- KOWALEWSKI M. & P.H. KELLEY (Eds) (2002): The Fossil Record of Predation: New Haven, CT, Paleontological Society, Yale Printing Service: 1-398.
- MACKERROW W.S. (Ed.) (1992): Ökologie der Fossilien. Stuttgart, Franckh-Kosmos: 1-248.
- MARTIN R.E. (2003): The fossil record of biodiversity: nutrients, productivity, habitat area and differential preservation. — *Lethaia* **36**: 179-194.
- MAYR E. (2001): What evolution is. — New York, Basic Books: 1-336.
- MCKINNEY M.L. (2001): Selectivity during extinctions. — In: BRIGGS D.E.G. & P.R. CROWTHER, *Palaeobiology I*. Oxford, Blackwell: 198-202.
- RAUP D.M. (1991): Extinction: Bad genes or bad luck. — New York, Norton: 1-210.
- RAUP D.M. & J.J. Jr. SEPKOSKI (1982): Mass extinctions in the marine fossil record. — *Science* **215**: 1501-1503.
- RAUP D.M. & J.J. Jr. SEPKOSKI (1984): Periodicity of extinctions in the geological past. — *Proceedings of the National Academy of Sciences* **81**: 801-805.
- SCHÄFER W. (1962): Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee. — Frankfurt am Main, Waldemar Kramer: 1-666.
- SEPKOSKI J.J. Jr. (1981): A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. — *Paleobiology*, **7**: 36-53.
- SEPKOSKI, J.J. Jr. (1990): Evolutionary Faunas. — In: BRIGGS, D.E.G. & CROWTHER, P.R. (Eds), *Palaeobiology: a Synthesis*, Oxford, Blackwell Scientific Publications: 37-41.
- TAYLOR P.D. (2004): Extinctions in the history of life. — Cambridge, Cambridge University Press: 1-191.
- THAYER C.W. (1983): Sediment-mediated biological disturbance and the evolution of marine benthos. — In: TEVESZ M.J.S. & P.L. MCCALL. *Biotic interactions in recent and fossil benthic communities*. New York, Plenum Press: 479-625.
- VALENTINE J.W. (1973): Evolutionary Paleocology of the marine biosphere. — Englewood Cliffs, NJ, Prentice-Hall.
- VALENTINE J.W. (2004): On the origin of phyla. — Chicago and London, The University of Chicago: 1-614.
- VERMEIJ G.J. (1983): Shell-breaking predation through time. — In: TEVESZ J.S. & P. MCCALL, *Biotic interactions in recent and fossil benthic communities*. New York and London, Plenum Press: 649-669.
- VERMEIJ G.J. (1987): Evolution and escalation: an ecological history of life. — Princeton, Princeton University Press: 1-527.
- VERMEIJ G.J. (1995): Economics, volcanoes, and Phanerozoic revolutions. — *Paleobiology* **21**: 125-152.
- VERMEIJ G.J. (2004): Nature, an economic history. — Princeton, Princeton University Press: 1-445.
- ZUSCHIN M., STACHOWITSCH M. & R.J. Jr. STANTON (2003): Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments. — *Earth-Science Reviews* **63**: 33-82.

Anschrift des Verfassers:

Ao. Univ.-Prof. Dr. Martin ZUSCHIN
 Department für Paläontologie
 Universität Wien
 Althanstrasse 14
 1090 Wien
 Austria
 E-Mail: martin.zuschin@univie.ac.at

Der Artbegriff bei Bakterien, Ein- und Vielzellern

T. WEISSE

Abstract: The species concept of bacteria, protists and metazoa. This article reviews the state of the art of the species concepts currently used for bacteria (prokaryotes), protists and metazoa. The species concept is of utmost importance in the context of the ongoing biodiversity debate. Depending on the species concept used, estimates of the 'true' number of, mainly bacterial and protist, species differ by several orders of magnitude. The processes leading to speciation are fundamentally different between prokaryotes and eukaryotes, and it is at present unknown if there are bacterial species that are comparable to the species of multicellular organisms. The quest for an ideal species concept will continue, although it is not clear if there is a universal unit of evolution termed species.

Key words: Prokaryotes, eukaryotes, ecotypes, operational taxonomic units (OTU), biodiversity.

Einleitung

Auch fast 150 Jahre nach der Veröffentlichung von DARWINs klassischem Werk über den Ursprung der Arten (DARWIN 1859) sehen sich die Evolutionsbiologen und Taxonomen mit einem ungelösten Problem konfrontiert: es ist nach wie vor nicht eindeutig, was eine Art ist. Diese lang andauernde Problematik ist gegenwärtig von erneuter Aktualität, weil die durch anthropogene Eingriffe bedrohte Biodiversität auf der Erde in einer gemeinsamen „Währung“ erfasst werden muss und hierfür zumeist die Artenzahl verwendet wird (CLARIDGE et al. 1997b, TORSVIK et al. 2002). Es gibt gegenwärtig über 20 konkurrierende Artkonzepte (MAYDEN 1997), die in fünf oder sechs Hauptkategorien eingeteilt werden können (KING 1993, ROSSELLÓ-MORA & AMANN 2001). Schlimmer noch, die Biologen stimmen nicht einmal in der Frage überein, ob die Art nur eine taxonomische Kategorie ist, d. h. ein abstraktes Konzept, oder eine evolutionäre Einheit (CLARIDGE et al. 1997a, BACHMANN 1998). Dieses „grundlegendste aller biologischen Probleme“ (KING 1993) wurde in vielen biologischen Fachgebieten weitgehend ignoriert, teils aus praktischen Gründen, und auch weil viele Biologen sich mit geschlechtlich fortpflanzenden Organismen mit eindeutigen Artgrenzen gemäß dem Biologischen Artkonzept (MAYR 1942, MAYR 1963) beschäftigen. Das „Konzept der Biologischen Art“ (Biological Species Concept, BSC) besagt, dass Arten nicht primär durch morphologische Merkmale voneinander getrennt sind, sondern durch Barrieren in der Fortpflanzung. Aus historischen, ethnischen, methodischen und ökonomischen Gründen haben die Wirbeltiere in der Biologie erheblich mehr Aufmerksamkeit erfahren

als die Wirbellosen im allgemeinen, und die Mikroorganismen im besonderen. Dies gilt für wesentliche biologische Fachgebiete, wie z. B. die Physiologie, Ökologie oder auch den Naturschutz. Rückblickend scheint diese anthropozentrische Sichtweise die Suche nach einem universellen Artkonzept behindert zu haben.

Das BSC wurde weitgehend angenommen, weil es eine solide theoretische Grundlage hat, leicht in der Praxis angewendet werden kann, und, nicht zuletzt, auf Grund der langjährigen und überragenden Autorität seines hauptsächlichen Verfechters, Ernst MAYR (1904-2005). Selbst als Hundertjähriger verfasste er noch Fachartikel und Bücher zu wesentlichen Fragen der Evolutionstheorie (MAYR 2004). Das BSC ist bei vielen Anlässen, und aus unterschiedlichen Gründen, angegriffen worden, z. B., weil es das Ausmaß der reproduktiven Isolation bei gekreuzten (Hybrid-)Arten nur unzureichend erklären kann (SIMPSON 1961). Eine eigenartige Folgerung des BSC ist, dass es zumindest in der ersten Hälfte der Zeit, für die Leben auf der Erde nachgewiesen ist, keine Arten gegeben haben kann, da sich die geschlechtliche Fortpflanzung erst relativ spät in der Evolutionsgeschichte entwickelt hat (HULL 1997). Für Botaniker und Mikrobiologen hat das Biologische Artkonzept wenig Bedeutung, da es nicht auf sich ungeschlechtlich fortpflanzende Taxa angewendet werden kann, zu denen die Bakterien, viele Pflanzen und viele Einzeller gehören.

Das Artkonzept der Bakterien

Die Mikrobiologen verfügen auch heute noch über kein eindeutiges Artkonzept. Das Konzept der morphologisch definierten Art (Morphospecies-Konzept, MSC), das von den meisten, mit eukaryontischen (=kernhaltigen) Ein- und Vielzellern arbeitenden Taxonomen bevorzugt wird, hat keine befriedigende theoretische Grundlage, und zudem unterscheiden sich sehr viele, nicht miteinander verwandte Bakterien, morphologisch kaum voneinander bzw. ist die Morphologie der meisten Bakterien in Abhängigkeit von den Umweltfaktoren sehr variabel. Weiters gibt es für die meisten Bakterien keine fossilen Funde, über die Entwicklungslinien über einen längeren evolutiven Zeitraum rekonstruiert werden könnten. Selbst wenn diese vorhanden wären, wäre ihre Aussagekraft im Vergleich zu den Vielzellern eingeschränkt, weil Bakterien ihre Erbinformation nicht nur ‚vertikal‘ von der Mutter- auf die Tochterzelle weiter geben, sondern auch ‚horizontal‘ Erbinformation aus der Umwelt aufnehmen können. Diese Erbinformationen können von Organismen stammen, die mit den Bakterien überhaupt nicht verwandt sind. Einige, vom theoretischen Ansatz her hoch entwickelte Artkonzepte, können daher in der Praxis für die Artbeschreibung von Bakterien kaum angewendet werden, weil sie zu viele unbeweisbare Annahmen enthalten.

Die großen Fortschritte der Molekularbiologie haben in den letzten beiden Jahrzehnten zu einer Modifikation des bakteriellen Artbegriffs geführt. Mit den heutigen technischen Möglichkeiten kann eine bakterielle Art auf Grund der Ähnlichkeit der in den Nukleinsäuren gespeicherten Erbinformation bestimmt werden. Dabei gehören zwei Bakterienisolate einer Art an, wenn ihre gesamte DNA (Desoxyribonukleinsäure, engl. desoxyribonucleic acid) zu >70 % hybridisiert und die Temperaturen, bei der jeweils 50% ihrer doppelsträngigen DNA denaturiert sind, um ≤ 5 °C divergieren. Weitere Kennzeichen der bakteriellen DNA werden ebenso wie klassische, chemotaxonomische Merkmale wie Pigmente und Lipide sowie die Substratabhängigkeit des bakteriellen Wachstums zur Artdefinition verwendet. Dieses polythetische, pragmatische Artkonzept berücksichtigt damit Verwandtschaftsverhältnisse ebenso wie phänotypische Eigenschaften und kann als „phylo-phänetisches Artkonzept“ (ROSSELLÓ-MORA & AMANN 2001) bezeichnet werden. Andere Autoren betonen stärker die ökologischen Aspekte der Artbildung und bevorzugen den Begriff „Ökotyp“ für eine Gruppe von bakteriellen Populationen, die alle die gleiche ökologische Nische besitzen (COHAN 2001). Diese Definition hat den Vorteil, dass sie Parallelen zum Biologischen Artkonzept aufweist, weil auch hierbei eine Art durch eine ökologische Nische gekennzeichnet ist (MAYR

1963). Doch auch die ökologische Definition einer Art bleibt letztlich unbefriedigend, weil es in der Praxis, und auch grundsätzlich, unmöglich ist, die ökologische Nische einer Art vollständig zu charakterisieren. Dementsprechend sind die Artgrenzen bei den Bakterien und sonstigen Prokaryonten (kernlosen Organismen) gegenwärtig fließend, und es erscheint fraglich, ob die Prokaryonten überhaupt Artgrenzen entwickelt haben, die jenen der Eukaryonten entsprechen.

Die Artbeschreibung von Bakterien wird von dem Internationalen Komitee der Systematischen Bakteriologie gemäß den Regeln des „International Code of Nomenclature of Bacteria“ (ICNB), der den jeweiligen Internationalen Namen-Codes für Pflanzen und Tiere entspricht, festgelegt und von Zeit zu Zeit aktualisiert (STACKEBRANDT et al. 2002). Die Regeln des ICNB erfordern, dass vor einer Neubeschreibung einer Bakterien-Art der Typusstamm in einer öffentlichen Stammsammlung hinterlegt werden muss. Da die Kultivierung der meisten natürlichen Bakterienstämme bisher nicht gelungen ist, sind gegenwärtig <6000 bakterielle Arten gültig beschrieben. Es ist heute jedoch möglich, mit Kultivierungs-unabhängigen Methoden direkt die Diversität der bakteriellen DNA aus Umweltproben zu messen. Die Schätzungen über die tatsächlich vorhandene bakterielle (Arten-)Vielfalt liegen um Größenordnungen über der gültig beschriebenen Artenzahl und gehen im Extremfall von bis zu 10^9 Arten aus (DYKHUIZEN 1998, WEISSE 2006b). Die höchsten Artenschätzungen beruhen dabei auf einer Analyse der Diversität der bakteriellen DNA aus Bodenproben, die unter verschiedenen Annahmen auf die globale Diversität hochgerechnet wurde. Derartige Abschätzungen sind sehr unsicher, und es ist gegenwärtig unklar, in wie weit aus der Diversität der Nukleinsäuren auf die Artenvielfalt der Prokaryonten geschlossen werden kann.

Das Artkonzept der Einzeller

Das Artkonzept beeinflusst, wie oben am Beispiel der Bakterien ausgeführt, die in einer Umweltprobe oder in einem Gebiet geschätzte oder tatsächlich vorhandene Artenzahl. Die zu den kernhaltigen Organismen (Eukaryonten) gehörenden Einzeller (Protisten) besitzen wesentlich mehr morphologische und ultrastrukturelle Merkmale als die Bakterien, die zu einer Unterscheidung der Arten genutzt werden können. Die meisten Protisten sind jedoch so klein (<0.5 mm), dass sie mit dem bloßen Auge nicht mehr erkannt werden können.

Die Entwicklung der Lichtmikroskopie ermöglichte es den Pionieren der Protozoologie vom Ende des 17. bis ins 19. Jahrhundert, zahlreiche morphologische Feinheiten zu erkennen und viele neue Arten zu beschreiben. Seit

der Anwendung der Elektronenmikroskopie können weitere, vor allem intrazelluläre Details bei Protisten erkannt werden, so dass die Anzahl der beschriebenen Arten in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts erneut stark angestiegen ist und, proportional zum Sammelaufwand und der taxonomischen Expertise des Beobachters, noch immer ansteigt (FOISSNER 2006).

Die große morphologische und ultrastrukturelle Diversität der Protisten führte dazu, dass das Morphospecies-Konzept (MSC) für über 200 Jahre das dominierende Artkonzept für die Einzeller war (FINLAY 2004). Ein Problem bei der Anwendung des MSC sind die sog. „kryptischen“ Arten, die vor allem bei den Ciliaten seit langem bekannt sind (SONNEBORN 1937, SONNEBORN 1957). Dabei handelt es sich um morphologisch nicht unterscheidbare Ciliaten, die sich jedoch physiologisch und verhaltensbiologisch eindeutig trennen lassen und häufig sogar auf Grund ihres Fortpflanzungsverhaltens nach dem biologischen Artkonzept als verschiedene Arten identifiziert werden können. Kürzlich konnten für mehrere Ciliaten- und Flagellatenarten große interspezifische ökophysiologische Unterschiede nachgewiesen werden, die mit dem MSC unvereinbar sind (WEISSE 2002, LOWE et al. 2005, WEISSE & RAMMER 2006). Das BSC ist für die Artabgrenzung der Protisten im Allgemeinen weniger geeignet, weil die Bedeutung und das Ausmaß der geschlechtlichen Fortpflanzung bei den meisten natürlich vorkommenden Einzellern unbekannt sind.

Die Fortschritte der Molekularbiologie ermöglichen es, ähnlich wie bei den Bakterien, in zunehmendem Maße, die Artabgrenzung der Protisten und ihre stammesgeschichtliche Verwandtschaft auf Grund ihrer Nukleinsäureausstattung zu beurteilen. Ähnlich wie bei den Bakterien wird gegenwärtig davon ausgegangen, dass die innerartliche Divergenz der kleinen ribosomalen Untereinheit der DNA (SSU rDNA) 1-2 % nicht übersteigt (JEROME et al. 1996, SNOEYENBOS-WEST et al. 2002). Das bedeutet, dass sich die Basensequenz der SSU rDNA innerhalb einer Protistenart bei einer Länge von z. B. 1800 Nukleotiden um nicht mehr als 36 Basenpaare unterscheiden darf. Neueste Untersuchungen zeigten jedoch, dass Protistenstämme mit völlig identer SSU rDNA sich physiologisch und in anderen Genen stark voneinander unterscheiden können (BOENIGK et al. 2004, BARTH et al. 2006). Eine ausgeprägte innerartliche Diversität ist für die Ciliaten bereits nachgewiesen und für andere Einzeller wahrscheinlich (DINI & NYBERG 1993, WEISSE 2006a, WEISSE 2006b).

Im Allgemeinen ist die Übereinstimmung bei der Artabgrenzung und phylogenetischen Gruppierung der Einzeller zwischen den mit konventionellen Methoden (morphologische und Ultrastrukturuntersuchungen)

und den molekularen Techniken erzielten Ergebnissen heute hoch. Es gibt jedoch nach wie vor Fälle, in denen die morphologische und die molekulare Taxonomie und Phylogenie zu unterschiedlichen Ergebnissen kommen (WALOCHNIK et al. 2002, FOISSNER et al. 2003, WEISSE 2006b).

Auf Grund der vorherigen Überlegungen mögen das sog. „Kohäsions-Artenkonzept“ (TEMPLETON 1989), das Phylogenetische Artkonzept (CRACRAFT 1983), das in mehreren Modifikationen vorliegt, oder das Ökologische Artkonzept (VAN VALEN 1976) geeigneter als das Morphospecies-Konzept erscheinen, die „wahre“ Artenvielfalt der Einzeller zu erkennen. Das Ökologische Artkonzept betont die ökologischen Besonderheiten der Arten, wobei eine Art aus einer Gemeinschaft von Organismen besteht, die dieselbe ökologische Nische bilden oder besetzen. Ähnlich wie oben für die Bakterien ausgeführt, sind diese Konzepte jedoch in der Praxis nicht leicht anwendbar. Das Kohäsionsartkonzept (CSC) z. B. definiert Arten als evolutionäre Stammlinien, deren artdefinierende Grenzen auf die Kräfte zurückzuführen sind, die reproduktive Gemeinschaften begründen (Kohäsionsmechanismen). Das können z. B. Isolationsmechanismen oder Sexualpartnererkennung sein. Der Nachteil des CSC liegt in dem großen Informationsbedarf in Form von molekularbiologischen, fortpflanzungsbiologischen, und morphologischen Daten, die für die Überprüfung einer Folge von inhärenten Nullhypothesen benötigt werden (WEBER 2003). Ähnliche Einwände gelten für die phylogenetischen und ökologischen Artkonzepte.

Für die aktuelle Forschung zu den Mechanismen der Artbildung und Artabgrenzung der Einzeller besteht die Herausforderung, den Zusammenhang zwischen DNA-Sequenzmustern (Genen), der Genexpression und dem Phänotyp im Hinblick auf die Fitness der Organismen herzustellen. Die Fitness bezeichnet den Fortpflanzungserfolg, der sich als Beitrag eines bestimmten Genotyps zur folgenden Generation (Tochtergeneration), relativ zu den anderen Genotypen innerhalb der Population, messen lässt. Ein wesentlicher Schritt zu diesem Fernziel sind die gegenwärtigen Genomprojekte, wobei auch das Erbgut (Genom) mehrerer Einzeller vollständig sequenziert wird. Im Idealfall sollten Voraussagen über den selektiven Vorteil bestimmter Genotypen unter definierten Umweltbedingungen in einigen Jahren möglich werden.

Das Artkonzept der Vielzeller

Die phylogenetische Abgrenzung zwischen Ein- und Vielzellern ist weitaus weniger ausgeprägt als zwischen Pro- und Eukaryonten, zu denen die Einzeller zählen. Die Vielzelligkeit ist in der Evolutionsgeschichte der Organismen ein relativ junges Ereignis. Carl Linnaeus (Carl von Linné, 1707-1778) gilt als Begründer der modernen Taxonomie, der in seinem erstmals 1735 erschienenen Hauptwerk „Systema naturae“ (LINNAEUS 1756) die drei Naturreiche Steine, Pflanzen und Tiere unterschied und die noch heute gültige binäre Nomenklatur für die Beschreibung von Arten vor allem mit seiner „Philosophia Botanica“ (1751; im Internet frei verfügbar unter <http://botanicallatin.org/philbot/philbot.html>) einführte. Das Artkonzept von Linnaeus war ein typologisches, das die vielzelligen Organismen auf Grund ihrer äußeren Ähnlichkeit gruppierte. Während kein Biologe heute mehr LINNAEUS' Ansicht von der Unveränderbarkeit der Arten teilt, ist das typologische (oder phänetische) Artkonzept in seiner modernen Form, dem Morphospecieskonzept, auch heute noch das für alle Organismen insgesamt am weitesten verbreitete Artkonzept.

Bezüglich des Artbegriffs der Vielzeller wurde im 20. Jahrhundert das Biologische Artkonzept dominierend, das jedoch nicht nur das eindeutigste, sondern auch das umstrittenste aller Artkonzepte ist. Nach dem BSC besteht eine Art aus einer „Gruppe von tatsächlich oder potenziell sich geschlechtlich fortpflanzenden Populationen, die reproduktiv von anderen derartigen Gruppen isoliert sind“ (MAYR 1942). Dieses Buch (Systematics and the Origin of Species) von MAYR war nicht nur für die Definition des Artbegriffs der Vielzeller entscheidend, sondern es wurde zu einem Eckpfeiler der Synthetischen Evolutionstheorie, die ein klares Verständnis der Artbildung vermittelt. Die fehlende Möglichkeit der sexuellen Fortpflanzung und die daraus resultierende Isolierung stellt nach dem BSC einen wesentlichen Mechanismus der Artbildung dar. Nach MAYR erfolgt die Isolierung nahezu ausschließlich durch geografische Isolation (allopatrische Artbildung, z. B. MAYR 1947). Diese Betonung der allopatrischen Artbildung als im Grunde einzigen Mechanismus der Artbildung ist in den letzten Jahrzehnten zunehmend kritisiert worden, und nach heutigem Verständnis spielt die sympatrische Artbildung (ohne geografische Isolierung) eine wesentlich größere Rolle für die Artbildung der Vielzeller als MAYR annahm (TREGENZA & BUTLIN 1999, DIECKMANN & DOEBELI 1999).

Das BSC betont die Artbildung der rezenten Organismen, ist jedoch für die phylogenetische Rekonstruktion von Entwicklungslinien wenig geeignet. Weitere wesentliche Einwände gegenüber dem BSC, wie seine

Unfähigkeit, die bei Pflanzen weit verbreitete Hybridisierung und Polyploidie als Artbildungsmechanismen zu berücksichtigen, wurden in der Einleitung angedeutet. In den letzten 60 Jahren hat das BSC zahlreiche Modifikationen erfahren, nicht zuletzt durch Ernst MAYR selbst (zusammengefasst von PROVINE 2004, MAYR 2004). So kann die gemeinsame ökologische Nische als weiteres Kriterium der Artdefinition hinzugefügt werden, um die Anwendung des BSC auf ungeschlechtliche Arten zu erweitern und eine gewisse Synthese mit dem ökologischen Artkonzept zu erzielen (WIENS 2004). Die Klarheit und theoretische Begründung des BSC schränken seine (universelle) Anwendbarkeit zweifellos ein. Von den zahlreichen anderen Artkonzepten, die gegenwärtig für die Artbeschreibung und die Artbildungsmechanismen der Vielzeller verwendet werden, sind das Morphospecieskonzept (v. a. in der Botanik), das Evolutionäre Artkonzept (ESC) und das Ökologische Artkonzept die wichtigsten. Nach dem ESC besteht eine Art aus einer Entwicklungslinie von Populationen, die sich unabhängig von anderen Entwicklungslinien in der Evolution entwickelt haben und eigenständige evolutionäre Rollen und Charakteristika haben (SIMPSON 1961). So plausibel dieses Artkonzept auch sein mag, es ist in der Praxis für den Artbegriff nur bedingt anwendbar. Ebenso, wie es prinzipiell unmöglich ist, die ökologische Nische einer Art in all ihren Facetten zu charakterisieren, können die Entwicklungslinien der Organismen mit ihren jeweiligen Besonderheiten in der Regel nicht lückenlos nachvollzogen werden. Im Ergebnis verwenden Taxonomen häufig eine nicht eindeutig definierte Kombination für die Beschreibung neuer Arten („bio-morpho-öko-Species“, KUTSCHERA 2004). Für die Vielzeller geht die Suche nach einem umfassenden Artkonzept daher auch im 21. Jahrhundert unverändert weiter.

Diskussion

Es ist bisher nicht gelungen, ein universelles Artkonzept zu entwickeln, das auch in der Praxis, z. B. im Naturschutz, leicht anwendbar ist. Ein geeignetes Artkonzept muss nicht nur die eindeutige Beschreibung neuer Arten und die Messbarkeit der Artenvielfalt ermöglichen, sondern es muss auch die Prozesse der Artentstehung erklären können. Letzteres ist vor allem im Zusammenhang mit der Diskussion um den Erhalt der Biodiversität auf der Erde bedeutsam. Es ist aus grundsätzlichen Überlegungen fraglich, ob es ein „ideales Artkonzept“ überhaupt geben kann (HULL 1997). Die Prozesse, die zur Artbildung der Bakterien, Einzeller, Pflanzen und Tiere beitragen sind z. T. so unterschiedlich, dass eine Vereinheitlichung über alle Organismenreiche derzeit unmöglich erscheint. Der Versuch, die Ökoty-

pen der Bakterien mit den Arten der Eukaryonten gleich zu setzen (COHAN 2002), ist hilfreich, wenn die Diversität über die Organismenreiche hinweg verglichen werden soll. Dieser Ansatz verbessert primär die taxonomische Auflösung, die bisher bei den Prokaryonten viel zu gering war; er erklärt jedoch nicht befriedigend die Artentstehung der Bakterien.

Hinsichtlich der Frage der Artenvielfalt ist nicht nur die unterschiedliche taxonomische Auflösung innerhalb der verschiedenen Organismenreiche ein Problem, sondern auch der unterschiedliche Aufwand, der für die Artentdeckung und -beschreibung aufgewendet werden muss. Säugetiere sind so auffällig, dass, mit wenigen möglichen Ausnahmen, alle Arten bekannt sind. Mikroorganismen (Prokaryonten und Einzeller) können nur mit technischen Hilfsmitteln erkannt werden. Außerdem nimmt die Individuenzahl proportional zur Größe der Organismen ab. Ein Gramm einer Bodenprobe kann 2×10^{10} Bakterien enthalten (TORSVIK, ØVREÅS & THINGSTAD 2002), in einem ml einer Wasserprobe eines natürlichen Gewässers finden sich zumeist 1-10 Millionen Bakterien. Die Chance, seltene Arten mit den üblichen Probennahmetechniken zu erfassen, ist äußerst gering. Niemand ist derzeit in der Lage, die tatsächliche Vielfalt der Prokaryonten in einem m² Boden oder auch nur in einem kleinen See annähernd genau zu erfassen. Weiters sind nicht nur viele mögliche Habitate (sww. „Wohnorte“), sondern ganze Kontinente für taxonomische Großgruppen, wie die Ciliaten (Wimpertierchen), bisher nur unzureichend beprobt (FOISSNER 1999). Wir sind daher weit davon entfernt, die tatsächliche Artenzahl und die Biodiversität der Mikroorganismen, im Vergleich zu jener der Makroorganismen, hinreichend genau beurteilen zu können. Die Biodiversitätsforschung wird sich daher in den kommenden Jahren auf die Mikroorganismen konzentrieren müssen, weil die Mikroorganismen für die meisten biogeochemischen Prozesse auf der Erde wesentlich bedeutsamer als die Makroorganismen sind. Eine pragmatische Lösung des Artproblems der Mikroorganismen ist daher nicht nur von akademischer, sondern von erheblicher praktischer Bedeutung für die künftige, nachhaltige Nutzung der natürlichen Ressourcen auf der Erde.

Zusammenfassung

Die wesentlichen, heute gültigen Artkonzepte für die Bakterien, Ein- und Vielzeller werden vorgestellt und im Hinblick auf ihre Eignung, die Biodiversität der Organismen zu messen, diskutiert. Die Artkonzepte, die gegenwärtig für die Mikroorganismen (Bakterien i.w.S. und Einzeller) verwendet werden, sind uneinheitlich, und die Schätzungen über die tatsächlich vorhandenen Artenzahlen dieser Gruppen differieren daher um Grö-

ßenordnungen. Die Artbildungsprozesse sind bei den Bakterien und den höher entwickelten Organismen derart unterschiedlich, dass es gegenwärtig unklar ist, ob es überhaupt bakterielle Arten gibt, die jenen der Vielzeller entsprechen. Die Weiterentwicklung des Artkonzeptes der Bakterien und Einzeller ist von großer praktischer Bedeutung, weil die Mikroorganismen für die biogeochemischen Prozesse auf der Erde ungleich wichtiger als die Vielzeller sind.

Literatur

- BACHMANN K. (1998): Species as units of diversity: an outdated concept. — *Theory Biosci.* **117**: 213-230.
- BARTH D., KRENEK S., FOKIN S.I. & T.U. BERENDONK (2006): Intraspecific genetic variation in *Paramecium*, revealed by mitochondrial COI sequences. — *J. Eukaryot. Microbiol.* **53**: 20-25.
- BOENIGK J., STADLER P., WIEDLROITHER A. & M.W. HAHN (2004): Strain-specific differences in the grazing sensitivities of closely related ultramicrobacteria affiliated with the Polynucleobacter cluster. — *Appl. Environ. Microbiol.* **70**: 5787-5793.
- CLARIDGE M.F., DAWAH H.A. & M.R. WILSON (1997a): Practical approaches to species concepts for living organisms.— In: CLARIDGE M.F., DAWAH H.A. & M.R. WILSON, *Species – The units of biodiversity*, Chapman & Hall, London: 1-15.
- CLARIDGE M.F., DAWAH H.A. & M.R. WILSON (1997b): Species - The units of biodiversity. — In: CLARIDGE M.F., DAWAH H.A. & M.R. WILSON, *The Systematics Association Special Volume Series*, Chapman & Hall, London: 1-439.
- COHAN F.M. (2001): Bacterial species and speciation. — *Syst. Biol.* **50**: 513-524.
- COHAN F.M. (2002): What are bacterial species? — *Annu. Rev. Microbiol.* **56**: 457-487.
- CRACRAFT J. (1983): Species concepts and speciation analysis. — *Current Ornithology* **1**: 159-187.
- DARWIN C. (1859): *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life.* — John Murray, London: 1-502.
- DIECKMANN U. & M. DOEBELI (1999): On the origin of species by sympatric speciation. — *Nature* **400**: 354-357.
- DINI F. & D. NYBERG (1993): Sex in ciliates. — In: DINI F. & D. NYBERG, *Advances in Microbial Ecology*, Plenum Press, New York, London: 129-144.
- DYKHUIZEN D.E. (1998): Santa Rosalia revisited: Why are there so many species in bacteria? — *Antonie van Leeuwenhoek* **73**: 25-33.
- FINLAY B.J. (2004): Protist taxonomy: an ecological perspective. — *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **B 359**: 599-610.
- FOISSNER W. (1999): Protist diversity: estimates of the near-imponderable. — *Protist* **150**: 363-368.
- FOISSNER W. (2006): Biogeography and dispersal of microorganisms: a review emphasizing protists. — *Acta Protozool.* **45**: 111-136.
- FOISSNER W., STRÜDER-KYPKE M., STAAY G.W.M. van der, MOON-van der STAAY S.-Y. & J.H.P. HACKSTEIN (2003): Endemic ciliates (Protozoa, Ciliophora) from tank bromeliads (Bromeliaceae): a combined morphological, molecular, and ecological study. — *Europ. J. Protistol.* **39**: 365-372.

- HULL D.L. (1997): The ideal species concept - and why we can't get it. — In: HULL D.L., Species – The units of biodiversity, Chapman & Hall, London: 357-380.
- JEROME C.A., SIMON E.M. & D.H. LYNN (1996): Description of *Tetrahymena empidokyrea* n. sp., a new species in the *Tetrahymena pyriformis* sibling species complex (Ciliophora, Oligohymenophorea), and an assessment of its phylogenetic position using small-subunit rRNA sequences. — Can. J. Zool. (Rev. Can. Zool.) **74**: 1989-1906.
- KING M. (1993): Species Evolution: the role of chromosome change. — Cambridge University Press, Cambridge, U.K.: 1-336.
- KUTSCHERA U. (2004): Species concepts: leeches versus bacteria. — *Lauterbornia* **52**: 171-175.
- LINNAEUS C. (1756): Systema Naturae. — Theodor Haak, Leiden: 8 Abbildungstafeln.
- LOWE C.D., DAY A., KEMP S.J. & D.J.S. MONTAGNES (2005): There are high levels of functional and genetic diversity in *Oxyrrhis marina*. — J. Eukaryot. Microbiol. **52**: 250-257.
- MAYDEN R.L. (1997): A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. — In: MAYDEN R.L., Species – The units of biodiversity, Chapman & Hall, London: 381-424.
- MAYR E. (1942): Systematics and the origin of species. — Columbia Univ. Press, New York: 1-334.
- MAYR E. (1947): Ecological factors in speciation. — *Evolution* **1**: 263-288.
- MAYR E. (1963): Animal species and evolution. — Harvard Univ. Press, Cambridge: 797.
- MAYR E. (2004): 80 years of watching the evolutionary scenery. — *Science* **305**: 46-47.
- PROVINE W.B. (2004): Ernst Mayr: Genetics and Speciation. — *Genetics* **167**: 1041-1046.
- ROSSELLÓ-MORA R. & R. AMANN (2001): The species concept for prokaryotes. — *FEMS Microbiol. Rev.* **25**: 39-67.
- SIMPSON G.G. (1961): Principles of animal taxonomy. — Columbia Univ. Press, New York: 1-247.
- SONOYENBOS-WEST O.L.O., SALCEDO T., MCMANUS G.B. & L.A. KATZ (2002): Insights into the diversity of choreotrich and oligotrich ciliates (Class: Spirotrichea) based on genealogical analyses of multiple loci. — *Int. J. Syst. Evol. Micro.* **52**: 1901-1913.
- SONNEBORN T.M. (1937): Sex, sex inheritance and sex determination in *Paramecium aurelia*. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **23**: 378-385.
- SONNEBORN T.M. (1957): Breeding systems, reproductive methods, and species problems in protozoa. — In: SONNEBORN T.M., The species problem, American Association for the Advancement of Science, Washington: 155-324.
- STACKEBRANDT E. et al. (12 Koautoren) (2002): Report of the ad hoc committee for the re-evaluation of the species definition in bacteriology. — *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* **52**: 1043-1047.
- TEMPLETON A.T. (1989): The meaning of species and speciation: a genetic perspective. — In: TEMPLETON A.T., Speciation and its consequences, Sinauer Associates, Sunderland, MA: 3-27.
- TORSVIK V., ØVREÅS L. & T.F. THINGSTAD (2002): Prokaryotic diversity - magnitude, dynamics, and controlling factors. — *Science* **296**: 1064-1066.
- TREGENZA T. & R.K. BUTLIN (1999): Speciation without isolation. — *Nature* **400**: 311-312.
- van VALEN L. (1976): Ecological species, multispecies, and oaks. — *Taxon* **25**: 233-239.
- WALOCHNIK J., MICHEL R. & H. ASPÖCK (2002): Discrepancy between morphological and molecular biological characters in a strain of *Hartmannella vermiformis* Page 1967 (Lobosea, Gymnamoebia). — *Protistology* **2**: 185-188.
- WEBER A. (2003): Taxonomie und Artstatus höhlenbewohnender und oberirdischer Welse der Gattung *Rhamdia* (Pimelodidae, Teleostei) in Mexiko. — Dissertation, Fachbereich Biologie, Universität Hamburg: 1-112.
- WEISSE T. (2002): The significance of inter- and intraspecific variation in bacterivorous and herbivorous protists. — *Antonie van Leeuwenhoek* **81**: 327-341.
- WEISSE T. (2006a): Freshwater ciliates as ecophysiological model organisms – lessons from *Daphnia*, major achievements, and future perspectives. — *Arch. Hydrobiol.* (in press).
- WEISSE T. (2006b): Biodiversity of freshwater microorganisms – achievements, problems, and perspectives. — In: WEISSE T., Reviewing European Freshwater Sciences, 2005. — *Pol. J. Ecol.*, (in press).
- WEISSE T. & S. RAMMER (2006): Pronounced ecophysiological clonal differences of two common freshwater ciliates, *Coleps spetai* (Prostomatida) and *Rimostrombidium lacustris* (Oligotrichida), challenge the morphospecies concept. — *J. Plankton Res.* **27**: 55-63.
- WIENS J.J. (2004): Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. — *Evolution* **58**: 193-197.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. Thomas WEISSE
 Institut für Limnologie der
 Österreichischen Akademie der Wissenschaften
 Mondseestr. 9
 5310 Mondsee
 Austria
 E-Mail: thomas.weisse@oeaw.ac.at

Evolution und Stammesgeschichte der Eukaryoten

M. SCHLEGEL & S. L. SCHMIDT

Abstract: The eukaryotic genome is a mosaic of archaea- und eubacteria-related genes. This led to numerous hypotheses on the evolution of the eukaryotic cell, such as the Endokaryon-, Hydrogen-, "you are what you eat" -, the Phagotrophy- and the Chronocyte-Hypothesis. Besides the uptake of an alpha-proteobacterium, which developed into the mitochondrium, and of a cyanobacterium, which became the plastid, several fusions of plastid containing unicellular eukaryotes with heterotrophic protists occurred. Nevertheless, an increasingly consistent picture of eukaryote phylogeny is emerging on the basis of morphological, biochemical, and molecular evidence. Five major lineages can be discerned: the Excavata, Rhizaria, "Unikonta", Chromalveolata, and Planetae. Two radically different scenarios are discussed with respect to the phylogenetic ramification of these groups. In multigene sequence comparisons using archaeobacteria as out-group, excavates branch off first in the tree of eukaryotes. Alternatively, the „Unikonta“ are regarded as the first branch since they lack an apomorphic gene fusion which is present in (almost) all other groups. Dissenting evidence from molecular data is highlighted and possible explanations are discussed.

Key words: Protists, molecular phylogeny, evolution, eukaryotic cell, intertaxonic recombination.

Einleitung

Viele spannende und zum guten Teil noch ungelöste Fragen der biologischen Evolution beschäftigen Wissenschaft und Öffentlichkeit gleichermaßen. Diese reichen von der Entstehung der ersten Stoffwechsel-treibenden und sich reproduzierenden Mikroorganismen bis hin zur Eroberung des Planeten Erde durch den modernen Menschen. Ein zentrales Problem ist die Entstehung der eukaryoten Zelle und ihre anschließende Diversifikation. Detaillierte biochemische und ultrastrukturelle Untersuchungen deckten eine ungeheure Vielfalt eukaryotischer Einzeller oder Protisten und ihre Divergenz in verschiedene Evolutionslinien auf (PATTERSON 1999). Ihre exakte Abgrenzung und die Rekonstruktion ihrer Stammesgeschichte war jedoch mit diesen Merkmalen allein nur in beschränktem Umfang erfolgreich. Hilfe kommt in verstärktem Maß von den Trägern der Erbinformation selbst. Vergleichende Analysen von DNA-Sequenzen und Genstrukturen helfen zunehmend, plausible Hypothesen zur Evolution und Stammesgeschichte der Eukaryoten zu erarbeiten, ohne dass hierbei die Befunde anderer Merkmale an Wert verlieren. Im Gegenteil, in der Zusammenschau verschiedener Ansätze liegt oft der fruchtbarste Ansatz, ein evolutionsbiologisches Problem zu lösen, wie der folgende Abschnitt zeigen soll.

Evolution der eukaryoten Zelle

Unsere Vorstellungen über die Entstehung der eukaryotischen Zelle und die Natur der Stammart der Protisten sind noch sehr lückenhaft und noch immer Gegenstand heftiger Debatten. Gensequenzvergleiche zwischen Prokaryoten und Eukaryoten ergaben ein verwirrendes Bild. Viele untersuchte Gene der Protisten, wie z.B. der Elongationsfaktor 1-alpha, die ATPase oder ribosomale RNA, sind mit den Archäobakterien näher verwandt als mit den Eubakterien. Andere, beispielsweise sogenannte „Haushaltsgene“ wie die Aldolase und die Superoxid-Dismutase, zeigen eine höhere Übereinstimmung zwischen Eukaryoten und Eubakterien (LAKE & RIVERA 1994, SMITH et al. 1992, DOOLITTLE 1998). Das Genom der Eukaryoten weist offensichtlich eine Mosaikstruktur auf (HORIIE et al. 2001). Diese Befunde führten zu einer Reihe verschiedener Hypothesen zur Evolution der eukaryoten Zelle, von denen hier einige kurz vorgestellt werden sollen.

Die Endokaryon-Hypothese postuliert die Entstehung der Eukaryoten durch die Verschmelzung eines Gram-negativen Bakteriums (Wirt) und eines Archäobakteriums (Symbiont), welches zum Zellkern wurde. Ein Argument hierfür ist eine 23 Aminosäuren umfassende Insertion im hsp70-Hitzeschockprotein, die sowohl bei Gram-negativen Bakterien als auch bei Eukaryoten bekannt ist. Die chimäre Struktur des Eukaryotengenoms wurde ebenfalls durch eine solche Symbiose erklärt (HORIIE et al. 2001).

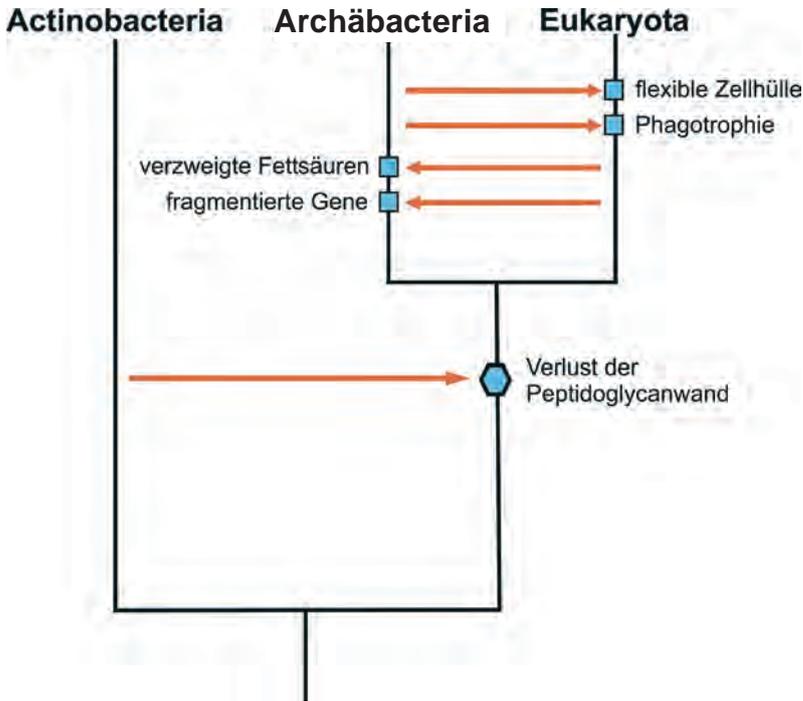


Abb. 1: Phagotrophie-Hypothese zur Evolution der Eukaryoten. Archäbakterien und Eukaryoten haben in ihrer gemeinsamen Stammlinie die Peptidoglycanwand verloren und entwickelten N-verbundene Glycoproteine („Neomura“). Verzweigte Fettsäuren und Fragmentierung der RNA-Polymerase und Glutamat Synthetase werden als abgeleitete Merkmale der Archäbakterien interpretiert, die Entwicklung einer flexiblen Zellhülle und der Phagotrophie dagegen als Apomorphien der Eukaryoten (nach SCHLEGEL & HÜLSMANN 2007).

In ähnlicher Weise geht die Hydrogen-Hypothese von einer Symbiose eines Wasserstoff-abhängigen, autotrophen, methanogenen Archäbakteriums (Wirt) mit einem heterotrophen, aeroben Eubakterium (Symbiont) aus, welches zum Mitochondrium evolvierte (MARTIN & MÜLLER 1998).

In der so genannten „du-bist-was-du-isst“-Hypothese postulierte DOOLITTLE (1998, 1999) eine Gemeinschaft primitiver Zellen in der frühen biologischen Evolution, zwischen denen es intensiven horizontalen Gentransfer gab. Dieser Gentransfer würde sich in die Richtung der Eukaryoten verstärkt haben, nachdem diese die Phagozytose erfunden hatten. Auch spielte lateraler Gentransfer nach Ansicht einiger Autoren eine wichtige Rolle in der frühen Evolution (WOESE 1998, 2002). So existierten nach WOESE in einer frühen Phase Nicht-Darwinistischer Evolution einfache Zellen, deren Komponenten verändert oder durch lateralen Transfer ausgetauscht werden konnten. In dieser Phase gab es noch keine stabile organismische Genealogie. Erst mit zunehmender Komplexität der Zellen wurde ein kritischer Punkt der zellulären Organisationshöhe und damit der zunehmenden Bedeutung der vertikalen Vererbung erreicht. Dieser Punkt des Beginns Darwinscher Evolution, als Darwinscher Schwellenwert (Darwinian Thres-

hold) bezeichnet, würde auch den Beginn der Existenz von Spezies markieren.

Ein gänzlich anderes Szenario wurde in der Phagotrophie-Hypothese vorgestellt (CAVALIER-SMITH 2002, Abb. 1). Nach dieser bilden die Archäbakterien die Schwestergruppe der Eukaryoten. Als gemeinsame, abgeleitete Merkmale (Synapomorphien) werden der Verlust der Peptidoglycanwand und die Entstehung N-vernetzter Glycoproteine angeführt. CAVALIER-SMITH gab ihnen den Namen „Neomura“, was soviel heißt wie „neue Wand“. Die neuen Glycoproteine dienten den Archäbakterien als „Exoskelett“. In Anpassung an die Hyperthermophilie wurden in der Linie zu den Archäbakterien Acylesterlipide durch Isoprenoidetherlipide ersetzt. Eine weitere Autapomorphie stellt die Fragmentierung der RNA-Polymerase und der Glutamat I-Gene dar (CAVALIER-SMITH 1987, 1998). Die Eukaryoten evolvierten hingegen eine flexible Oberfläche und die Fähigkeit zur Phagozytose mit anschließender Evolution von Cytoskelett, Endomembransystem, Kernhülle, Mitose, Meiose und Syngamie. Für diese Hypothese spricht die geringe Wahrscheinlichkeit der Fusion fragmentierter Gene bei den Eukaryoten, was man annehmen muss, wenn man die Endokaryon-Hypothese favorisiert. Eubakterielle Gene in Eukaryoten hingegen können als ursprüngliche, vom „neomuren“ Vorfahren geerbte Merkmale interpretiert werden. Allerdings ist es schwierig sich vorzustellen, wie sich die Phagozytose evolviert haben könnte, bevor ein Cytoskelett existierte, welches für die Invaginationsvorgänge an der Zelloberfläche und zur Bildung von Nahrungsvakuolen notwendig ist.

Letztlich soll noch die Chronozyten-Hypothese (HARTMAN & FEDOROV 2002) vorgestellt werden (Abb. 2). Die Autoren identifizierten ca. 350 Eukaryoten-typische Proteine (eukaryote signature proteins, ESPs) mit Hilfe von Genomvergleichen, die Vertreter der Eubakterien, der Archäbakterien und der Eukaryoten beinhalten. Auch der Protist *Giardia lamblia*, von dem man annimmt, dass er früh in der Stammesgeschichte abgezweigt sei (siehe unten), wurde in diese Analysen einbezogen. Die ESPs haben ihre Funktionen im Cytoplasma und im Membransystem (Cytoskelett und Kalzium-Ionen-Kontrolle in der Signal-Transduktion), im Endoplasmatischen Reticulum sowie im Cyclin-Zyklus (ein Kontrollzyklus des Zellzyklus). Die Chronozyten-Hypothese besagt nun, dass zeitweise ein weiterer Zelltyp, die Chronozyte, existierte. Diese besaß ESPs, einen von einem Eubakterium abstammenden Zellkern und zusätzliche genetische Information von Archäbakterien. Diese Chronozyte war der Vorläufer der Eukaryoten, aber auch ein Überbleibsel der so genannten RNA-Welt mit RNA als Speicher der Erbinformation. Der Kern der Chronozyte, ein Abkömmling eines Eubakteriums, nutzte hin-

gegen DNA als Informationsspeicher. Damit liefert diese Hypothese zumindest eine sinnfällige Erklärung für die eukaryotische Trennung nukleärer Transkription und cytoplasmatischer Translation.

Primäre, sekundäre und tertiäre Zellfusionen komplizieren die Stammesgeschichte der Eukaryoten

Egal wie das Mitochondrium entstand, ob durch ein Fusionsereignis oder durch Endocytobiose kurz nach der Evolution der eukaryoten Zelle, der nächstverwandte lebende Vertreter wurde mit Hilfe molekulargenetischer Vergleiche als alpha-Proteobakterium identifiziert (LANG et al. 1999). Der weiter anhaltende laterale Gentransfer im Laufe der Evolution der Eukaryoten erschwert jedoch die Rekonstruktion der Stammesgeschichte der Protisten. Dies gilt insbesondere für die autotrophen Organismen. Es ist insbesondere aufgrund molekularer Analysen weitgehend akzeptiert, dass Plastiden ebenso wie die Mitochondrien im Verlauf der

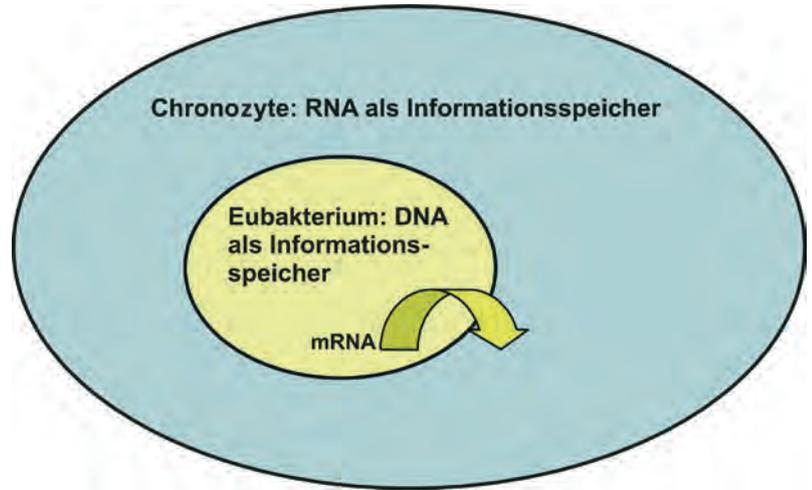


Abb. 2: Chronozyten-Hypothese zur Evolution der Eukaryoten. Die Chronozyte war ein zeitweilig existierender Zelltyp mit RNA als Informationsträger. Der Kern entwickelte sich von einem Eubakterium mit DNA als Informationsspeicher (nach SCHLEGEL & HÜLSMANN 2007).

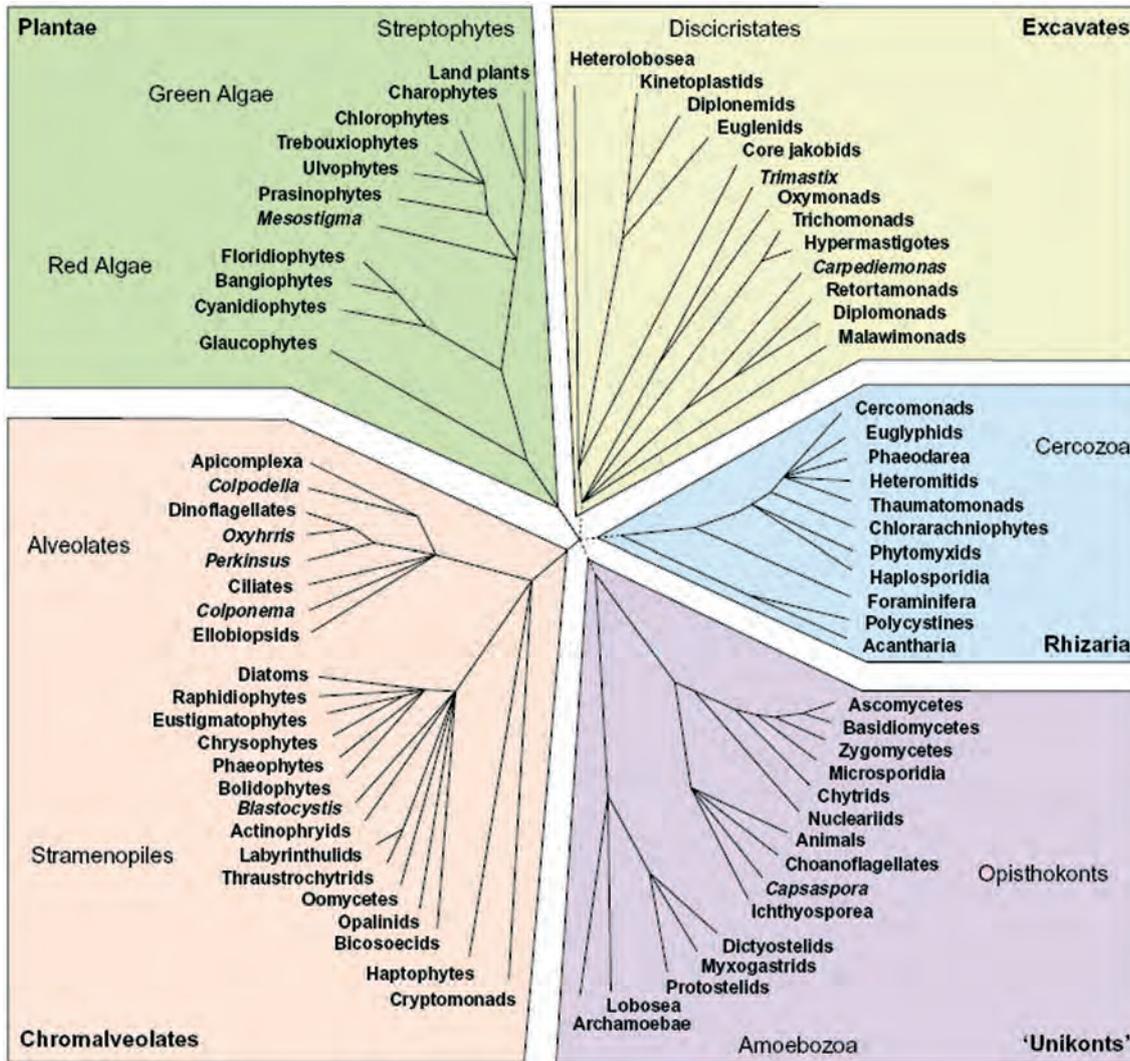


Abb. 3: Stammbaum der Eukaryoten. Dieser Stammbaum wurde anhand morphologischer, biochemischer und molekularer Merkmale erstellt (aus KEELING et al. 2005).

Evolution nur einmal entstanden. Diese Stammlinie spaltete sich dann in die Linien der heutigen Glaucocystophyten, Rotalgen, Grünalgen und Landpflanzen auf (DELWICHE 1999, KEELING 2004). Die Aufnahme eines Cyanobakteriums, das nachfolgend zum Plastiden wurde, nannte Peter SITTE eine „primäre intertaxonische Rekombination“ (SITTE 1991). Darüber hinaus kam es in der Protistenevolution mehrfach zu so genannten sekundären intertaxonischen Rekombinationen. Einzellige Grünalgen wurden von Vertretern der Eugleniden, Dinoflagellaten und Cercozoen „domestiziert“. Einzellige Rotalgen fanden Aufnahme in Cryptomonaden, heterokonten Algen, Haptomonaden, Dinoflagellaten und Apikomplexen. Sogar tertiäre Rekombinationen fanden statt, indem Haptomonaden von Dinoflagellaten domestiziert wurden (DELWICHE 1999).

Dennoch erscheint die Lage nicht ganz aussichtslos, phylogenetische Muster in der Evolution der Protisten rekonstruieren zu können. Vor allem der Vergleich von Multigen-Sequenzen sowie von Genstrukturen ergibt ein überschaubares Bild der Ereignisse solcher intertaxonischer Rekombinationen. So wird zum Beispiel das Konzept der Chromalveolata (CAVALIER-SMITH 2004a) durch Multigen-Sequenzvergleiche (BALDAUF et al. 2000, HARPER et al. 2005) unterstützt. Dies reduziert die Zahl notwendig anzunehmender sekundärer Rekombinationen erheblich. Das „Supertaxon“ Chromalveolata umfasst die heterokonten Algen, Cryptomonaden und Haptomonaden (Chromista sensu CAVALIER-SMITH) sowie die Alveolata mit den Dinoflagellata, Apikomplexa, Ciliophora und zwei kleineren Taxa, den Perkinsozoa und Haplosporidien. Es ist mittlerweile bekannt, dass die rein parasitischen Vertreter der Apikomplexa (zu denen u.a. auch die Erreger der Malaria gehören) einen Rest eines Plastiden aufweisen. Das Konzept der Chromalveolata sagt jedoch auch voraus, dass Ciliaten ebenfalls Plastiden gehabt haben müssen, obwohl man in diesen, sehr intensiv untersuchten Protisten bislang keine Hinweise dafür gefunden hat. Daher wäre es sicher eine spannende Aufgabe, nach (genetischen) Resten eines Plastiden bei Vertretern der Ciliophora zu forschen.

Intertaxonische Rekombinationen wären somit in der Protistenevolution relativ selten. Hingegen gibt es zahlreiche rezente Beispiele für das Vorkommen endosymbiotischer Algen in heterotrophen Protisten, wie *Cyanophora paradoxa* oder *Paramecium bursaria*. Daher bleibt die Frage, warum bei relativer Häufigkeit rezenter Symbiosen zwischen autotrophen einzelligen Algen und heterotrophen Protisten die (fast) vollständige Reduktion des Symbionten zum Plastiden ein anscheinend doch relativ seltenes evolutionäres Ereignis darstellt. Eine teilweise Begründung lässt sich sicher in der Schwierigkeit der Orchestrierung der, durch die intertaxo-

nischen Rekombinationen rasch ansteigenden Zahl der Genome und ihrer Expressionskontrolle finden. So sind in einer heterotrophen Eukaryotenzelle zwei Genome (Kern- und mitochondriales Genom) enthalten, in einem autotrophen Eukaryoten sind es sogar drei. Dadurch werden bei einer sekundären intertaxonischen Rekombination bereits fünf verschiedene Genome in einer einzelnen Zelle vereinigt. Im Falle einer tertiären Verbindung zwischen einer Haptomonade und einem Dinoflagellaten sind es bereits zehn! Wie stark auf eine koordinierte Genexpression selektiert wird, zeigt die Anhäufung sowohl mitochondrialer als auch plastidärer Gene im Zellkern (MARTIN et al. 2002).

Als Fazit lässt sich festhalten, dass wir derzeit keinen Grund zur Annahme haben, dass die Frequenz von lateralem Gentransfer (einschließlich intertaxonischer Rekombinationen) die grundlegenden Prozesse der Aufspaltung in der Eukaryotenphylogenie zur Unkenntlichkeit hin auslöscht (KEELING et al. 2005).

Ordnung mit Hilfe der vergleichenden Analyse der Erbsubstanz – der „molekulare“ Stammbaum

In der ersten Phase der Rekonstruktion von Stammbäumen mit Hilfe molekularer Marker wurden Einzelgene, vorwiegend die kodierende Region der kleinen ribosomalen RNA (small subunit ribosomal RNA, ssu rRNA), miteinander verglichen. Diese ergaben erstmals ein umfassendes Bild eines Eukaryoten-Stammbaumes. Er war gegliedert u.a. in einen basalen Teil, an dem mitochondrienlose Taxa, wie die Mikrosporidien, Parabasalien und Diplomonaden abzweigten und eine so genannte „Krone“, in der sich mehr oder weniger buschartig viele zum Teil neu erkannte Gruppen aufspalteten. Als Beispiel seien hier die nahe Verwandtschaft der Pilze und der vielzelligen Tiere, die wie vermutet, mit den Choanoflagellaten gruppierten, oder aber die Gruppierung der Dinoflagellaten, Apikomplexa und Ciliaten genannt. Auch die nähere Verwandtschaft euglyphider Amöben, Sarcomonaden, Chlorarachniophyten und der parasitischen Phytomyxen wurde mit Hilfe von Sequenzvergleichen der ssu rRNA erkannt. Etliche der Verwandtschaftshypothesen hielten jedoch späteren Überprüfungen mit verbesserten Stammbaumrekonstruktionsmethoden und weiteren molekularen Markern nicht stand (PHILIPPE et al. 2000, BALDAUF & DOOLITTLE 1997, KEELING & DOOLITTLE 1996). So erwiesen sich die amitochondriaten, basal abzweigenden Taxa als sekundär mitochondrienlos, da mitochondriale, proteinkodierende Gene in deren Kernen gefunden wurden (EMBLEY & HIRT 1998, BUI et al. 1996). Die Mikrosporidien erwiesen sich aufgrund von Sequenzanalysen proteinkodierender Gene als hoch abgeleitete Pilze (KEE-

LING 2003) und waren im rRNA-Stammbaum völlig verkehrt platziert (EDLUND et al. 1996, Übersicht in KEELING & FAST 2002).

Allerdings erwiesen sich Vergleiche einzelner proteinkodierender Gene keineswegs a priori informativer oder verlässlicher in der Stammbaumrekonstruktion. Der phylogenetische Informationsgehalt von Aktin-, Tubulin- und Elongationsfaktor 1-alpha-Genen scheint zumindest in einigen Evolutionslinien durch multiple Substitutionen reduziert bis verloren zu sein (PHILIPPE & ADOUTTE 1998, ROGER et al. 1999). So lässt sich mit Sequenzanalysen des Elongationsfaktors 1-alpha noch nicht einmal die Monophylie der Ciliaten bestätigen (MOREIRA et al. 1999).

Derzeit befinden wir uns in einer Periode des Wiederaufbaus des Eukaryoten-Stammbaumes. Besondere Fortschritte wurden hierbei durch den simultanen Vergleich möglichst vieler Gensequenzen und diskreter molekularer Strukturen, wie konservierte Insertionen oder Deletionen, Genfusionen oder Brüche, Intronpositionen und Austausch von Genen erzielt (Übersicht in KEELING et al. 2005, SCHLEGEL 2003).

Gegenwärtig werden fünf große Evolutionslinien oder „Supertaxa“ (KEELING et al. 2005, BURKI & PAWLOWSKI 2006) diskutiert (Abb. 3 aus KEELING et al. 2005). Eine etwas abweichende Nomenklatur findet sich bei CAVALIER-SMITH (2004b).

Die Excavata stellen eine sehr diverse Gruppe von Protisten dar, die viele anaerobe und parasitische Spezies enthält. In diesem Taxon werden u.a. die Diplomonadea, Retortamonada, Parabasalea, Oxymonada, Jacobida, Kinetoplastida und die Heterolobosea (Amoeboflagellaten) vereint. Zurzeit gibt es kein alle Excavata vereinendes Merkmal im Sinne einer Autapomorphie. Insgesamt sprechen jedoch Übereinstimmungen in der Cytoskelett-Ultrastruktur und molekulare Daten für ein Taxon Excavata (SIMPSON 2003, SIMPSON & PATTERSON 2001, SIMPSON et al. 2002). Insbesondere Diplomonadea und Parabasalea wurden früher als primär mitochondrienlose Eukaryoten aufgefasst, die sich im Stammbaum vor der Entstehung der Mitochondrien abgespalten hatten. Mit Ausnahme von Oxymonaden und Retortamonaden wurden jedoch mittlerweile mitochondrielle Gene und sogar Reste von Mitochondrien in allen Taxa gefunden (BUI et al. 1996, ROGER et al. 1998, TOVAR et al. 2003). Ob die Excavata dennoch die früheste Eukaryotenlinie darstellen (KEELING & PALMER 2000) bleibt abzuwarten, da neuere Hypothesen (STECHMANN & CAVALIER-SMITH 2002) eher dagegen sprechen.

Rhizaria sind die jüngst abgegrenzte „Supergruppe“. Für sie gibt es bislang, allerdings in zunehmendem Um-

fang, nur Unterstützung von molekularen Daten. Die Foraminifera und die Cercozoa stellen wesentliche Taxa dar, wobei es sich bei den Cercozoa (CAVALIER-SMITH 1998) um einen Teil der früheren „Amöben“ handelt (andere Teile finden sich in den Heterolobosea bei den Excavata und als Amöbozoa bei den Opisthokonta wieder). Die Cercozoa umfassen die filösen Schalenamöben, die Chlorarachniophyta und die pflanzenparasitischen Plasmidiophorea (BHATTACHARYA et al. 1995, WYLEZICH et al. 2002). Unterstützt werden die Rhizaria durch Aktin-, RNA-Polymerase II- und ribosomale Gensequenzvergleiche (KEELING 2001, LONGET et al. 2003, CAVALIER-SMITH 2003, NIKOLAEV et al. 2004) sowie durch einen Multigen-Sequenzvergleich von 85 proteinkodierenden Genen (BURKI & PAWLOWSKI 2006). Als abgeleitetes Merkmal im Sinne einer Synapomorphie kann die besondere Struktur des Ubiquitin-Genes gewertet werden. Gewöhnlich sind Ubiquitin-Gene als „Kopf-an-Schwanz“-Wiederholungen organisiert. Der polycistronische Messenger wird posttranslational in Monomere zerschnitten. Cercozoa und Foraminifera weichen von dieser kanonischen Ubiquitinstruktur ab, indem sie gerade an der „Kopf-Schwanz-Schnittstelle“ eine zusätzliche Aminosäure aufweisen. Dies deutet darauf hin, dass hier die Prozessierung des Ubiquitins gänzlich anders funktionieren muss als bei anderen Eukaryoten (ARCHIBALD et al. 2003).

Zwei jeweils gut unterstützte Taxa, die Opisthokonta und Amöbozoa werden als „Unikonta“ zusammengefasst. Dieser Begriff ist jedoch problematisch, da diese zwar nur eine Geißel, aber zwei Basalkörper aufweisen, also nicht primär unikont sein können. Hinweise für eine nähere Verwandtschaft dieser beiden Taxa kommen bislang von Multigen-Sequenzvergleichen (BALDAUF et al. 2000, BAPTESTE et al. 2002, PHILIPPE et al. 2004, STEENKAMP et al. 2006, BURKI & PAWLOWSKI 2006). Die Amöbozoa enthalten die Mehrzahl amöboider Formen (nackte und beschaltete loböse Amöben, nackte filöse Amöben sowie die ehemals als ursprünglich betrachteten Mastigamöben) sowie zelluläre und azelluläre Schleimpilze. Für die Monophylie der Amöbozoa spricht neben den Sequenzvergleichen auch eine Fusion der mitochondrialen COX I- und COX II-Gene zu einem gemeinsamen offenen Leseraster, das für ein zusammenhängendes COX I-COX II-Protein kodieren könnte. Die Opisthokonta umfassen die Metazoa und ihre einzelligen Verwandten, die Ichthyosporea und Choanoflagellata, die „höheren Pilze“ oder Fungi (Chytridiomyceten, Mikrosporidier, Zygomyceten, Ascomyceten und Basidiomyceten). Auch hier sprechen neben zahlreichen Sequenzvergleichen strukturelle Daten für die Monophylie der Opisthokonta. Zum einen sind dies Insertionen im Elongationsfaktor 1-alpha und im Enolase-Gen, einem Enzym des Glykolyse-Stoffwechselweges. Zum anderen besitzen sie eine abwei-

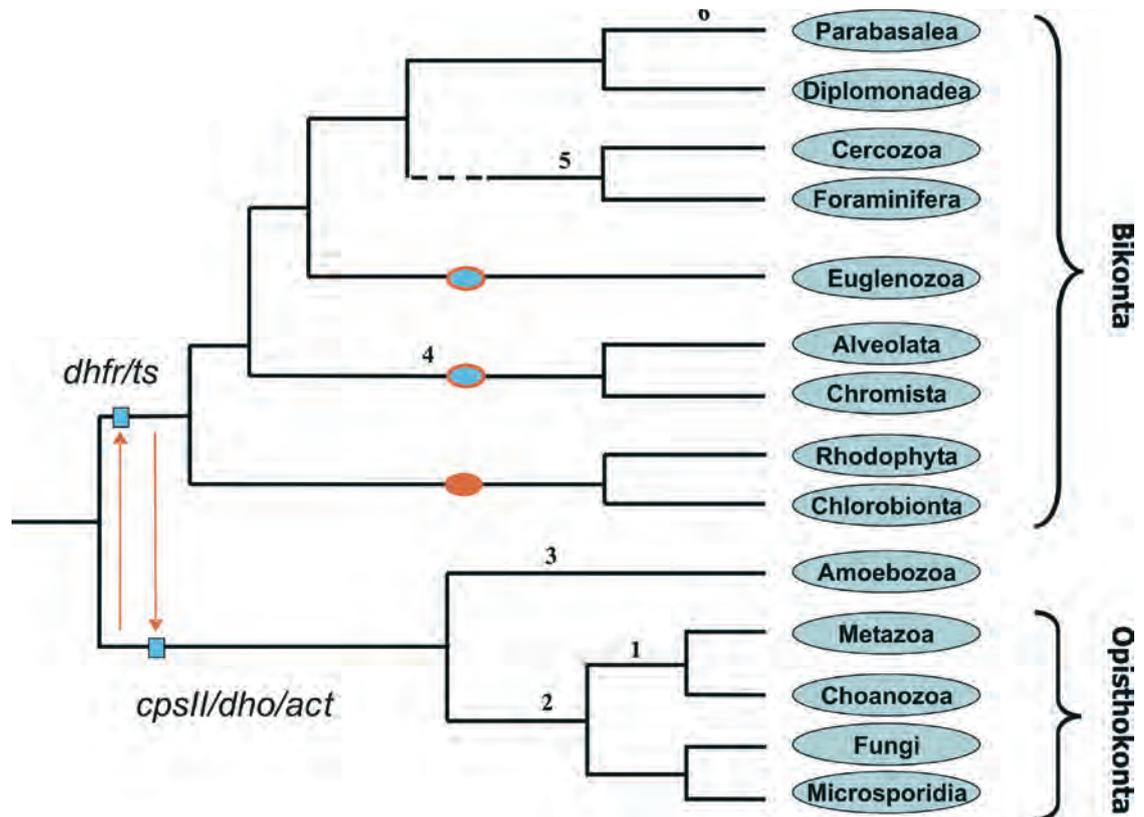


Abb. 4: Phylogenetischer Stammbaum erstellt mit einem Multigen-Datensatz (BALDAUF et al. 2000, BAPTESTE et al. 2002). Die Wurzel wurde mit Hilfe zweier Genfusionen in den Stammbaum gelegt (STECHMANN & CAVALIER SMITH 2002, 2003). *dhfr/ts*: Dihydrofolat-Reduktase/Thymidylat-Synthase. *cpsII/dho/act*: Carbamoyl-Phosphat-SynthaseII/Dihydroorotase/Aspartat-Carboamyl-Transferase. Die Zahlen symbolisieren evolutionäre Ereignisse, die als abgeleitete Merkmale interpretiert werden: (1) Fusion des Epidermalen Wachstumsfaktor-Gens mit der Tyrosin-Kinase zu einer Rezeptor-Tyrosin Kinase; (2) 12-17 Aminosäuren-Insertion im Elongationsfaktor 1-alpha Gen; (3) Fusion der COX I und COX II Gene; (4) Duplikation und Transfer in den Plastiden des nukleären Glyceraldehyd-3-Phosphat-Dehydrogenase-Gens; (5): Serin und/oder Alanin-Insertion in der funktionell wichtigen Monomer-Monomer-Verknüpfung des Ubiquitin-Gens; (6): Deletion von zwei Aminosäuren im Enolase-Gen. Orangefarbene Ellipse: einmalige Aufnahme eines Cyanobakteriums und Entwicklung zum Plastiden. Umrandete Ellipsen: Fusion eines plastidenhaltigen Eukaryoten mit einem heterotrophen Protisten.

chende, womöglich durch lateralen Genstransfer von einem Archäobakterium in ihre Stammlinie eingeführte Tyrosyl-tRNA-Synthetase (HUANG et al. 2005). Für eine Schwestergruppenbeziehung zwischen den Metazoen und den Choanoflagellaten spricht weiterhin die Rezeptor-Tyrosin-Kinase. Es handelt sich hierbei um den ersten, außerhalb der Metazoen gefundenen Enzymkomplex mit zahlreichen membranständigen Domänen, was darauf hindeutet, dass Choanoflagellaten ähnliche Signaltransduktionswege wie vielzellige Tiere benutzen könnten (KING & CARROLL 2001). Allerdings gibt es auch Autoren, die die Monophylie der Opisthokonta infragestellen (PHILIP et al. 2005).

Die Chromalveolaten umfassen die bereits angeführten und gut begründeten Alveolata (FAST et al. 2001) und die Chromista (die Heterokonten, Phäophyceen, Diatomeen, Coccolithophoren sowie Haptophyceen und Cryptomonaden). Als Autapomorphie wurden zunächst ihre sekundären, von einer Rotalge stam-

menden Plastiden angeführt (CAVALIER-SMITH 1998). Analysen plastidärer Gene unterstützen die Monophylie der Chromista (YOON et al. 2002, 2004) während eine Analyse von 14 Genen, die für Proteine des Photosystems kodieren, lediglich die Cryptomonaden zu den Heterokonten stellt (HAGOPIAN et al. 2004). Somit erscheinen die Chromista in ihrer Monophylie noch nicht gesichert, was auch ein Vergleich von sechs kernkodierten Genen ergab (HARPER et al. 2005). Auch hier wurde die Monophylie der Chromalveolata unterstützt, die Chromista jedoch eher schwach, d.h. die Stellung der Haptomonaden und Cryptomonaden war aus den Daten nicht überzeugend abzuleiten. Weitere Evidenz für die Chromalveolata kommt von strukturellen Daten. Zwei kernkodierte Proteine, die Glyceraldehyd-3-Phosphat-Dehydrogenase (GAPDH) und die Fructose-1,6-Bisphosphat-Aldolase (FBA) scheinen in der Evolution dupliziert worden zu sein, wobei jeweils eines der Paralogen die ursprüngliche plastidäre Kopie ersetzt hat.

Dies sind seltene evolutionäre Ereignisse. Zudem sind diese, in die Plastiden exportierten Proteine in ihrer Sequenz näher miteinander verwandt als mit irgendwelchen anderen Homologen und werden deshalb als Autapomorphien der Chromalveolata interpretiert (FAST et al. 2002, PATRON et al. 2004).

Die fünfte „Supergruppe“ umfasst die Plantae, die durch primäre Plastiden charakterisiert sind. Obwohl einige Ungereimtheiten über die Aufspaltung der Glaucophyten, Rotalgen und Grünalgen plus Landpflanzen (deren Schwestergruppenbeziehung als gesichert gelten darf) bestehen, gewinnen wir zunehmend ein Bild der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb dieser Gruppe und eine zunehmende Unterstützung für ihre Monophylie. Zahlreiche Multigen-Sequenzvergleiche plastidärer und kernkodierter Gene unterstützen diese Hypothese (TURNER et al. 1999, MOREIRA et al. 2000, RODRIGUÉZ-EZPELETA et al. 2005). Auch vergleichende Analysen mitochondrialer Genome unterstützen eine Gruppierung von Rotalgen mit Grünalgen und Landpflanzen. Derzeit wird dieses Taxon durch die molekularen und ultrastrukturellen Daten wohl von allen fünf „Supertaxa“ am besten unterstützt.

Wo liegt die Wurzel des Stammbaumes?

Im Hinblick auf die mögliche Abfolge der Aufzweigungen der vorgestellten Großgruppen und der Position der Stammlinie werden zwei Szenarien diskutiert, die sich grundlegend voneinander unterscheiden. Eine ausführliche Analyse verschiedener Hypothesen wurde von ARISUE et al. (2005) veröffentlicht, in der jedoch leider die Rhizaria nicht enthalten sind. Legt man die Wurzel an den Eukaryoten-Stammbaum mit Hilfe eines Vergleichs der Archäobakterien als Außengruppenvertreter, zweigen die Excavata als erste Linie im Stammbaum ab (KEELING & PALMER 2000, BAPTESTE et al. 2002). Es wurde jedoch argumentiert, dass diese frühe Abspaltung ein durch hohe Substitutionsraten bedingtes Artefakt sein könnte (BAPTESTE et al. 2002). Alternativ wurde eine Aufzweigung vorgeschlagen, die zwischen den einkeißligen Unikonten und allen anderen, zweikeißligen Taxa (Bikonta) liegt (STECHEMANN & CAVALIER-SMITH 2002, 2003). Als Apomorphie für letztere wird eine Fusion des Dihydroxyfolat-Oxidase-Gens (*dhfr*) mit dem Thymidylat-Synthase-Gen (*ts*) gewertet. Für die Unikonten wird eine Fusion von Genen, die in der Pyrimidinsynthese involviert sind, als Argument angeführt. Es handelt sich hierbei um die Carboamyl-Phosphat-Synthase, die Dihydroorotase und die Aspartat-Carboamyl-Transferase. Allerdings wird gerade diese Apomorphie jüngst in Zweifel gezogen, da diese Genfusion auch bei einem Vertreter der Bikonten, nämlich einer Rotalge gefunden wurde (MATSUZAKI et al. 2004). Es fehlen derzeit umfassende Datensätze, um diese Fusionen in ihrer

Bedeutung als Autapomorphien richtig beurteilen zu können. So muss angenommen werden, dass die *dhfr/ts*-Fusion in den Parasiten der Diplomonadea und Parabasalea verloren ging. Denn weder in *Giardia intestinalis* und *Trichomonas vaginalis* noch in *Tritrichomonas foetus* wurden entsprechende Enzymaktivitäten nachgewiesen. Auch wurde in der Genomanalyse von *Giardia lamblia* kein verwandtes Gen gefunden. Der Nachweis der Genfusion vor allem bei freilebenden Vertretern der Excavata wird notwendig sein, um das späte Abzweigen im Eukaryoten-Stammbaum glaubhaft zu machen. Dennoch scheint die frühe Abzweigung der Unikonten und somit eine viel spätere Entstehung der Excavata derzeit favorisiert zu werden. Eine hieraus abgeleitete Stammbaumhypothese der fünf Großgruppen (Abb. 4), wie sie bereits 2003 postuliert wurde (SCHLEGEL 2003, SCHLEGEL & HÜLSMANN 2007), deckt sich weitgehend mit den jüngsten Analysen eines auf 85 Proteingenen basierenden Sequenzvergleichs (BURKI & PAWLOWSKI 2006).

Widersprüche in den Datensätzen

Derzeit diskutierte Hypothesen zur Evolution und Phylogenie der Eukaryoten und die hierfür angeführten Daten wurden hier zusammengefasst. In vielen Fällen mehrte sich die Zahl der Argumente für ein Taxon. Es gibt jedoch auch Beobachtungen, die diesen widersprechen. Sogar eine der am besten unterstützten Gruppen, die Opisthokonta, wurde durch neue Analysen infragegestellt (PHILIP et al. 2005). In der Tat gibt es für fast jede der Großgruppen auch Argumente für alternative Hypothesen. Dies sollte aber nicht zu dem Schluss führen, dass sie alle falsch seien. Zunächst muss zwischen den Daten unterschieden werden, die eine Hypothese nicht stützen (negative Evidenz) und solchen, die eine alternative Hypothese stützen (positive Evidenz). Oft hilft eine detaillierte Analyse des Datensatzes weiter. Bei Multigen-Sequenzvergleichen führt die Entfernung schnell evolvierender Gene aus dem Datensatz zur Auflösung von Widersprüchen (HAGOPIAN et al. 2004). So wurde die Monophylie der Chromalveolaten aufgrund eines Vergleichs von 42 plastidären Sequenzen infragegestellt, weil jeweils ein Vertreter der Diatomeen und Cryptomonaden mit einer Rotalge gruppierten (MARTIN et al. 2002). In einer Reanalyse, in der schnell evolvierende Gene (meist ribosomale Proteine) aus dem Datensatz entfernt wurden, gruppierten die Chromalveolaten wieder zusammen. Darüber hinaus ließ sich durch entsprechende Topologie-Tests (HKY-Tests) in Maximum-Likelihood-Analysen nachweisen, dass eine Trennung der Chromalveolaten im kompletten Datensatz nicht signifikant besser war als eine (im Berechnungsverfahren der Stammbaumrekonstruktion mögliche) Vereinigung der Chromalveolaten-Sequenzen. Hingegen war im Datensatz ohne die schnell evolvierenden Sequenzen die Mo-

nophylie der Chromalveolaten signifikant wahrscheinlicher als ihre Trennung (HAGOPIAN et al. 2004).

Mit der Zeit werden die Datensätze vollständiger werden, sowohl im Hinblick auf noch fehlende Taxa, wie z. B. die Heliozoen (NIKOLAEV et al. 2004) als auch durch die zunehmende Zahl der Bestimmung kompletter Genome. Damit werden sich auch die phylogenetisch (mit Vorsicht!) interpretierbaren strukturellen Daten, nach denen nicht systematisch wie nach Gensequenzen gesucht werden kann, erhöhen. Auch werden sich analytische Methoden ebenso wie unser theoretisches und empirisches Verständnis mit Hilfe der Methoden der Bioinformatik, insbesondere der Modellierung von Prozessen der Sequenz-, Gen- und Genomevolution verbessern. Dennoch werden wir auch in Zukunft nicht ausschließen können, dass unterschiedliche Datensätze zu unterschiedlichen Stammbaumhypothesen führen. Ein Grund hierfür liegt in dem bereits zu Beginn angeführten lateralen Gentransfer. Zum anderen verlief die Stammesgeschichte mitnichten immer unserem phylogenetischen Ordnungssinn folgend nur in Bifurkationen. Zahlreiche Beispiele für retikuläre Evolution gibt es genug. Dennoch, solche Ereignisse können die Rekonstruktion der Stammesgeschichte nicht nur komplizieren, sondern, wenn sie richtig erkannt werden, auch bei deren Aufklärung hilfreich sein.

Zusammenfassung

Die Eukaryoten weisen in ihrem Genom ein Mosaik aus Archä- und Eubakterien verwandten Genen auf. Dies führte zu zahlreichen Hypothesen zur Evolution der eukaryoten Zelle, wie der Endokaryon-, Hydrogen-, „du-bist-was-du-isst“- , der Phagotrophie- und der Chronozysten-Hypothese. Neben der Aufnahme eines alpha-Proteobakteriums, das sich zum Mitochondrium entwickelte und eines Cyanobakteriums, das zum Plastiden wurde, kam es im Lauf der Eukaryotenevolution zu mehreren Verschmelzungen bereits plastidenhaltiger Einzeller mit heterotrophen einzelligen Eukaryoten. Dennoch entsteht mit Hilfe morphologischer, biochemischer und molekularer Merkmale ein zunehmend konsistentes Bild der Eukaryotenphylogenie in dem sich fünf Großgruppen erkennen lassen, die Excavata, Rhizaria, „Unikonta“, Chromalveolata und Plantae. Über die Aufspaltungsabfolge in der Eukaryotenphylogenie werden zwei sehr unterschiedliche Szenarien diskutiert. In Multigen-Sequenzvergleichen mit Archäobakterien als Außengruppenvertreter zweigen die Excavata als erste im Stammbaum ab. Alternativ werden als erste Abspaltung die „Unikonta“ betrachtet, da ihnen eine, in (fast) allen anderen Gruppen entdeckte und als abgeleitetes Merkmal gewertete, Genfusion fehlt. Widersprüche in den molekularen Datensätzen werden aufgezeigt und mögliche Ursachen hierfür werden diskutiert.

Literatur

- ARISUE N., HASEGAWA M. & T. HASHIMOTO (2005): Root of the Eukaryota tree as inferred from combined maximum likelihood analyses of multiple molecular sequence data. — *Mol. Biol. Evol.* **22** (3): 409-420.
- ARCHIBALD J.M., LONGET D., PAWLOWSKI J. & P.J. KEELING (2003): A novel polyubiquitin structure in Cercozoa and Foraminifera: evidence for a new eukaryotic supergroup. — *Mol. Biol. Evol.* **20** (1): 62-66.
- BALDAUF S.L. & W.F. DOOLITTLE (1997): Origin and evolution of the slime molds (Mycetozoa). — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **94** (22): 12007-12012.
- BALDAUF S.L., ROGER A.J., WENK-SIEFERT I. & W.F. DOOLITTLE (2000): A kingdom-level phylogeny of eukaryotes based on combined protein data. — *Science* **290** (5493): 972-977.
- BAPTESTE E., BRINKMANN H., LEE J.A., MOORE D.V., SENSEN C.W., GORDEN P., DURUFLÉ L., GAASTERLAND T., LOPEZ P., MÜLLER M. & H. PHILIPPE (2002): The analysis of 100 genes support the grouping of highly divergent amoebae: *Dictyostelium*, *Entamoeba*, and *Mastigamoeba*. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **99** (3): 1414-1419.
- BHATTACHARYA D., HELMCHEN T. & M. MELKONIAN (1995): Molecular evolutionary analysis of nuclear-encoded small subunit ribosomal RNA identify an independent rhizopod lineage containing the Euglyphina and the Chlorarachniophyta. — *J. Eukaryot. Microbiol.* **42** (1): 65-69.
- BUI E.T., BRADLEY P.J. & P.J. JOHANSSON (1996): A common evolutionary origin for mitochondria and hydrogenosomes. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **93** (18): 9651-9656.
- BURKI F. & J. PAWLOWSKI (2006): Monophyly of Rhizaria and multi-gene phylogeny of unicellular bikonts. — *Mol. Biol. Evol.* **23** (10): 1922-1930.
- CAVALIER-SMITH T. (1987): The origin of eukaryotic and archaeobacterial cells. — *Ann. NY Acad. Sci.* **503**: 17-54.
- CAVALIER-SMITH T. (1998): A revised six-kingdom system of life. — *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **73** (3): 203-266.
- CAVALIER-SMITH T. (2002): The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa. — *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* **52** (Pt 2): 297-354.
- CAVALIER-SMITH T. (2003): Protist phylogeny and the high-level classification of Protozoa. — *Europ. J. Protistol.* **39** (4): 338-348.
- CAVALIER-SMITH T. (2004a): Chromalveolate diversity and cell megaevolution: interplay of membranes, genomes and cytoskeleton. — In: HIRT E.P. & D.S. HORNER (Eds): *Organelles, genomes and eukaryote phylogeny: an evolutionary synthesis in the age of genomics*. CRC Press Boca Raton: 75-108.
- CAVALIER-SMITH T. (2004b): Only six kingdoms of life. — *Proc. Biol. Sci.* **271**(1545): 1251-1262.
- DELWICHE C.F. (1999): Tracing the thread of plastid diversity through the tapestry of life. — *Am. Nat.* **154** (S4): 164-177.
- DOOLITTLE W.F. (1998): You are what you eat: a gene transfer ratchet could account for bacterial genes in eukaryotic nuclear genomes. — *Trends Genet.* **14** (8): 307-311.
- DOOLITTLE W.F. (1999): Rethinking the origin of eukaryotes. — *Biol. Bull.* **196** (3): 378-380.
- EDLUND T.D., LI J., VISVESVARA G.S., VODKIN M.H., McLAUGHLIN G.L. & S.K. KATIYAR (1996): Phylogenetic analysis of beta-tubulin sequences from amitochondrial protozoa. — *Mol. Phyl. Evol.* **5** (2): 359-367.

- EMBLEY T.M. & R.P. HIRT (1998): Early branching eukaryotes? — *Curr. Opin. Genet. Dev.* **8** (6): 624-629.
- FAST N.M., KISSINGER J.C., ROOS D.S. & P.J. KEELING (2001): Nuclear-encoded, plastid-targeted genes suggest a single common origin for apicomplexan and dinoflagellate plastids. — *Mol. Biol. Evol.* **18** (3): 418-426.
- HAGOPIAN J.C., REIS M., KITAJIMA J.P., BHATTACHARYA D. & M.C. DE OLIVEIRA (2004): Comparative analysis of the complete plastid genome sequence of the red alga *Gracilaria tenuistipitata* var. *liui* provides insights into the evolution of rhodoplasts and their relationship to other plastids. — *J. Mol. Evol.* **59** (4): 464-477.
- HARPER J.T., WAANDERS E. & P.J. KEELING (2005): On the monophyly of chromalveolates using a six-protein phylogeny of eukaryotes. — *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* **55** (Pt 1): 487-496.
- HARTMAN H. & A. FEDOROV (2002): The origin of the eukaryotic cell: a genomic investigation. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **99** (3): 1420-1425.
- HORIIKE T., HAMADA K., KANAYA S. & T. SHINOZAWA (2001): Origin of eukaryotic cell nuclei by symbiosis of Archaea in Bacteria is revealed by homology-hit analysis. — *Nat. Cell Biol.* **3** (2): 210-214.
- HUANG J., XU Y. & J.P. GOGARTEN (2005): The presence of a haloarchaeal type tyrosyl-tRNA synthetase marks the ophisthokonts as monophyletic. — *Mol. Biol. Evol.* **22** (11): 2142-2146.
- KEELING P.J. (2001): Foraminifera and Cercozoa are related in actin phylogeny: two orphans find a home? — *Mol. Biol. Evol.* **18** (8): 1551-1557.
- KEELING P.J. (2003): Congruent evidence from alpha-tubulin and beta-tubulin gene phylogenies for a zygomycete origin of Microsporidia. — *Fungal Genet. Biol.* **38** (3): 298-309.
- KEELING P.J. (2004): A brief history of plastids and their hosts. — *Protist* **155** (1): 3-7.
- KEELING P.J. & W.F. DOOLITTLE (1996): Alpha-tubulin from early-diverging lineages and the evolution of the tubulin family. — *Mol. Biol. Evol.* **13** (10): 1297-1305.
- KEELING P.J. & J.D. PALMER (2000): Parabasalian flagellates are ancient eukaryotes. — *Nature* **405** (6787): 635-637.
- KEELING P.J. & N.M. FAST (2002): Microsporidia: biology and evolution of highly reduced intracellular parasites. — *Ann. Rev. Microbiol.* **56**: 93-116.
- KEELING P.J., BURGER G., DURNFORD D.G., LANG B.F., LEE, R.W., PEARLMAN R.E., ROGER A.J. & M.W. GRAY (2005): The tree of eukaryotes. — *Trends Ecol. Evol.* **20** (12): 670-676.
- KING N. & S.B. CARROLL (2001): A receptor tyrosine kinase from choanoflagellates: molecular insights into early animal evolution. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **98** (26): 15032-15037.
- LANG B.F., SEIF E., GRAY M.W., O'KELLY C.J. & G. BURGER (1999): A comparative genomics approach to the evolution of eukaryotes and their mitochondria. — *J. Eukaryot. Microbiol.* **46** (4): 320-326.
- LAKE J.A. & M.C. RIVERA (1994): Was the nucleus the first endosymbiont? — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **91** (8): 2880-2881.
- LONGET D., ARCHIBALD J.M., KEELING P.J. & J. PAWLOWSKI (2003): Foraminifera and Cercozoa share a common origin according to RNA polymerase II phylogenies. — *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* **53** (Pt 6): 1735-1739.
- MARTIN W. & M. MÜLLER (1998): The hydrogen hypothesis for the first eukaryote. — *Nature* **392** (6671): 37-41.
- MARTIN W., RUJAN T., RICHLY E., HANSEN A., CORNELSEN S., LINS T., LEISTER D., STOEBE B., HASEGAWA M. & D. PENNY (2002): Evolutionary analysis of *Arabidopsis*, cyanobacterial, and chloroplast genomes reveals plastid phylogeny and thousands of cyanobacterial genes in the nucleus. — *Proc. Natl. Acad. Sci.* **99** (19): 12246-12251.
- MATSUZAKI M., MISUMI O., SHIN-I T. et al. (42 Autoren) (2004): Genome sequence of the ultrasmall unicellular red alga *Cyanidioschyzon merolae* 10D. — *Nature* **428** (6983): 653-657.
- MOREIRA D., LE GUYADER H. & H. PHILIPPE (1999): Unusually high evolutionary rate of elongation factor 1 alpha genes from the Ciliophora and its impact on the phylogeny of eukaryotes. — *Mol. Biol. Evol.* **16** (2): 234-245.
- MOREIRA D., LE GUYADER H. & H. PHILIPPE (2000): The origin of red algae and the evolution of chloroplasts. — *Nature* **405** (6782): 69-72.
- NIKOLAIEV S.I., BERNEY C., FAHRNI J.F., BOLIVAR I., POLET S., MYLNIKOV A.P., ALESHIN V.V., PETROV N.B. & J. PAWLOWSKI (2004): The twilight of Heliozoa and rise of Rhizaria, an emerging supergroup of amoeboid eukaryotes. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **101** (21): 8066-8071.
- PATTERSON D.J. (1999): The diversity of eukaryotes. — *Am. Nat.* **154** (54): 96-124.
- PATRON N.J., ROGERS M.B. & P.J. KEELING (2004): Gene replacement of fructose-1,6-bisphosphate aldolase supports the hypothesis of a single photosynthetic ancestor of chromalveolates. — *Eukaryot. Cell* **3** (5): 1169-1175.
- PHILIP G.K., CREEVEY C.J. & J.O. MCINERNEY (2005): The Opisthokonta and the Ecdysozoa may not be clades: stronger support for the grouping of plant and animal than for animal and fungi and stronger support for the Coelomata than Ecdysozoa. — *Mol. Biol. Evol.* **22** (5): 1175-1184.
- PHILIPPE H. & A. ADOUTTE (1998): The molecular phylogeny of Eukaryota: solid facts and uncertainties. — In: VICKERMAN K., SLEIGH M. & M. WARREN (Eds): *Evolutionary relationships among Protozoa*. Chapman & Hall, London: 25-56.
- PHILIPPE H., GERMOT A. & D. MOREIRA (2000): The new phylogeny of eukaryotes. — *Curr. Opin. Genet. Dev.* **10** (6): 596-601.
- PHILIPPE H., SNELL E.A., BAPTESTE E., LOPEZ P., HOLLAND P.W. & D. CASANE (2004): Phylogenomics of eukaryotes: impact of missing data on large alignments. — *Mol. Biol. Evol.* **21** (9): 1740-1752.
- ROGER A.J., SVÄRD S.G., TOVAR J., CLARK C.G., SMITH M.W., GILLIN F.D. & M.L. SOGIN (1998): A mitochondrial-like chaperonin 60 gene in *Giardia lamblia*: evidence that diplomonads once harbored an endosymbiont related to the progenitor of mitochondria. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **95** (1): 229-234.
- ROGER A.J., SANDBLOM O., DOOLITTLE W.F. & H. PHILIPPE (1999): An evaluation of elongation factor1 alpha as a phylogenetic marker for eukaryotes. — *Mol. Biol. Evol.* **16** (2): 218-233.
- RODRIGUÉZ-EZPELETA N., BRINKMANN H., BUREY S.C., ROURE B., BURGER G., LOFFELHARDT W., BOHNERT H.J., PHILIPPE H. & B.F. LANG (2005): Monophyly of primary photosynthetic eukaryotes: green plants, red algae and glaucophytes. — *Curr. Biol.* **15** (14): 1325-1330.
- SCHLEGEL M. (2003): Phylogeny of Eukaryotes recovered with molecular data: highlights and pitfalls. — *Europ. J. Protistol.* **39** (2): 113-122.

- SCHLEGEL M. & N. HÜLSMANN (2007): Protists – A textbook example for a paraphyletic taxon. — ODE, im Druck.
- SIMPSON A.G. (2003): Cytoskeletal organization, phylogenetic affinities and systematics in the contentious taxon Excavata (Eukaryota). — Int. J. Syst. Evol. Microbiol. **53** (Pt 6): 1759-1777.
- SIMPSON A.G. & D.J. PATTERSON (2001): On core jakobids and excavate taxa: the ultrastructure of *Jakoba incarcerata*. — J. Eukaryot. Microbiol. **48** (4): 480-492.
- SIMPSON A.G., ROGER A.J., SILBERMAN J.D., LEIPE D.D., EDGCOMB V.P., JERMIIN L.S., PATTERSON D.J., & M.L. SOGIN (2002): Evolutionary history of "early-diverging" eukaryotes: the excavate taxon *Carpodiemonas* is a close relative of *Giardia*. — Mol. Biol. Evol. **19** (10): 1782-1791.
- SITTE P. (1991): Die Zelle in der Evolution des Lebens. — Biologie in unserer Zeit **21** (2): 85-92.
- SMITH M.W., FENG, D.F. & R.F. DOOLITTLE (1992): Evolution by acquisition: the case for horizontal gene transfers. — Trends Biochem. Sci. **17** (12): 489-493.
- STECHMANN A. & T. CAVALIER-SMITH (2002): Rooting the eukaryote tree by using a derived gene fusion. — Science **297** (5578): 89-91.
- STECHMANN A. & T. CAVALIER-SMITH (2003): The root of the eukaryote tree pinpointed. — Curr. Biol. **13** (17): R665-R666.
- STEENKAMP E.T., WRIGHT J. & S.L. BALDAUF (2006): The protistan origins of animals and fungi. — Mol. Biol. Evol. **23** (1): 93-106.
- TOVAR J., LEÓN-AVILA G., SÁNCHEZ L.B., SUTAK R., TACHEZY J., VAN DER GIEZEN M., HERNÁNDEZ M., MÜLLER M. & J.M. LUCOCQ (2003): Mitochondrial remnant organelles of *Giardia* function in iron-sulphur protein maturation. — Nature **426** (6963): 172-176.
- TURNER S., PRYER K.M., MIAO V.P. & J.D. PALMER (1999): Investigating deep phylogenetic relationships among cyanobacteria and plastids by small subunit rRNA sequence analysis. — J. Eukaryot. Microbiol. **46** (4): 327-338.
- WOESE C. (1998): The universal ancestor. — Proc. Natl. Acad. Sci. USA **95** (12): 6854-6959.
- WOESE C. (2002): On the evolution of cells. — Proc. Natl. Acad. Sci. USA **99** (13): 8742-8747.
- WYLEZICH C., MEISTERFELD R., MEISTERFELD S. & M. SCHLEGEL (2002): Phylogenetic analyses of small subunit ribosomal RNA coding regions reveal a monophyletic lineage of euglyphid testate amoebae (order Euglyphida). — J. Eukaryot. Microbiol. **49** (2):108-118.
- YOON H.S., HACKETT J.D., PINTO G. & D. BHATTACHARYA (2002): The single, ancient origin of chromist plastids. — Proc. Natl. Acad. Sci. USA **99** (24): 15507-15512.
- YOON H.S., HACKETT J.D., CINIGLIA C., PINTO G. & D. BHATTACHARYA (2004): A molecular timeline for the origin of photosynthetic eukaryotes. — Mol. Biol. Evol. **21** (5): 809-818.

Anschrift der Verfasser:

Univ.-Prof. Dr. Martin SCHLEGEL
 Stephanie L. SCHMIDT
 Molekulare Evolution und Systematik der Tiere
 Universität Leipzig
 Talstraße 3
 04103 Leipzig
 Germany
 E-Mail: schlegel@rz.uni-leipzig.de

Evolution der Chloroplasten: Endosymbiose führt zu photoautotrophen Eukaryonten

W. LÖFFELHARDT

Abstract: Plastid evolution: Endosymbiosis gave rise to phototrophic eukaryotes. The glaucocystophyte alga *Cyanophora paradoxa*, a living fossil whose plastids (cyanelles) are surrounded by a peptidoglycan wall, constitutes the missing link in plastid evolution. Phylogenetic analyses of chloroplast and nuclear genes reveal glaucocystophyte algae as the first phototrophic eukaryotes and support a single primary endosymbiotic event, i.e. the monophyly of the kingdom "Plantae". This is corroborated by the demonstration of homologous protein import apparatus in the three primary plastid types: cyanelles, rhodoplasts, and chloroplasts. A hypothesis for the evolution of the carbon-concentrating mechanism in aquatic microorganisms is presented.

Key words: *Cyanophora paradoxa*, glaucocystophytes, plastid evolution, single primary endosymbiosis.

Einleitung

Die serielle Endosymbiontentheorie ist am klarsten und überzeugendsten dargestellt durch jenes (singuläre!) Ereignis, bei dem ein heterotropher, zur Phagozytose befähigter Protist, also ein Eukaryont mit Zellkern und Mitochondrien, einen photosynthetischen Prokaryonten aufgenommen hat, der heutigen filamentösen Cyanobakterien verwandt war. Diese Beuteorganismen brachten den offensichtlichen metabolischen Vorteil der Photosynthese in die „Wirtszelle“ ein, die daher darauf verzichtete, sie vollständig abzubauen. Über obligate Endosymbionten, die vermutlich frei nicht mehr lebensfähig sind, wie im Falle der Thekamöbe *Paulinella chromatophora* (MARIN et al. 2005), entstanden schließlich die Plastiden, die Zellorganellen, die in Eukaryonten den Photosyntheseapparat beherbergen (Abb. 1). Es gibt aber auch Fälle, wo nicht die Photoassimilation sondern die Stickstoff-Fixierung des cyanobakteriellen Endosymbionten für die Wirtszelle interessant ist, wie bei der Diatomee *Rhopalodia gibba* (PRECHTL et al. 2004). Hier kann man die Entstehung einer neuartigen Organelle („Nitrogenosom“) verfolgen.

Die ältesten bisher nachgewiesenen phototrophen Eukaryonten wurden als Rotalgen-ähnliche Mikrofossilien ins Praekambrium, d.h. vor ca. 1,2 Milliarden Jahren datiert (BUTTERFIELD 2000). Plastiden als Überbegriff umfassen die Cyanellen der Glaucocystophyten, die freilebenden Cyanobakterien am nächsten kommen, die Rhodoplasten der Rotalgen, beide mit Chlorophyll a und Phycobilisomen als Antennensystem, und die Chloroplasten *sensu stricto* der Grünalgen und

Pflanzen mit einem Antennensystem aus Chlorophyll a/b-Proteinkomplexen. Aufschlüsse über die Evolution der Plastiden sind von Untersuchungen an den (primitiven) Plastiden von Rotalgen und insbesondere Glaucocystophyten zu erwarten. Die Cyanellen von *Cyanophora paradoxa* und allen anderen Glaucocystophyten sind von einer Bakterienzellwand umgeben, einzigartig unter Eukaryonten und ein klarer Beweis für die Richtigkeit der Endosymbiontentheorie (LÖFFELHARDT & BOHNERT 2001). 50 Jahre lang wurden sie als endosymbiontische Cyanobakterien angesehen und erhielten sogar einen Namen als eigene Spezies: *Cyanocyta korschikoffiana*. Sobald eine exakte Untersuchung des Cyanellengenoms möglich war (LÖFFELHARDT et al. 1997), wurde aber klar, dass die Genomgröße von 136 kb im Bereich von Chloroplastengenomen liegt und um einen Faktor 20-30 geringer ist als die von einzelligen Cyanobakterien.

Primäre Plastiden und sekundäre Plastiden

Die Morphologie und Pigmentierung (grün, blaugrün, rot, gelblich) der Algenplastiden sind so unterschiedlich, dass in den 70er und 80er Jahren durchaus ein polyphyletischer Ursprung der Plastiden diskutiert wurde (RAVEN 1970). Heute unterscheidet man bei den Algen zwischen primären Plastiden, die vom primären endosymbiontischen Ereignis herrühren und von zwei Envelope-Membranen (bei Cyanellen mit einer dazwischenliegenden Peptidoglykanschicht) begrenzt werden (Abb. 2), und sekundären oder komplexen Plastiden.

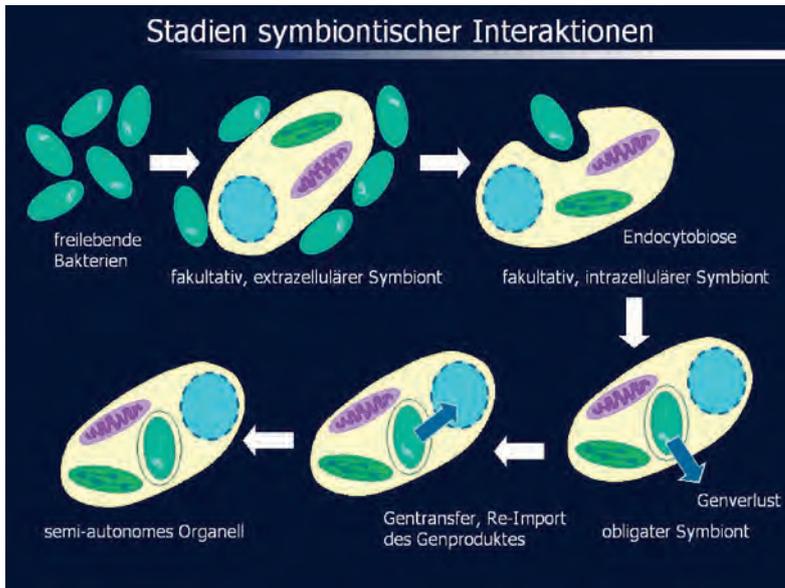
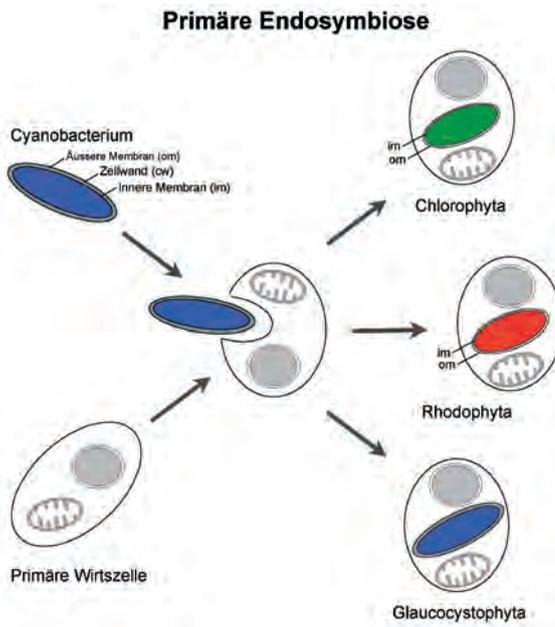


Abb. 1: Stadien symbiontischer Interaktionen. Die Schritte vom obligaten Symbionten zur Organelle sind besonders kompliziert und langwierig: Der Gentransfer zum Kern ist auch heute noch nicht abgeschlossen.

Abb. 2: Primäre Endosymbiose (singulär). Die Zellwand des Cyanobakteriums blieb nur in den Cyanellen der Glaucocystophyten erhalten. Nach STOEBE & MAIER 2002.



Komplexe Plastiden entstanden durch sekundäre Endosymbiosen, wobei heterotrophe Protisten Rotalgen oder Grünalgen aufgenommen hatten. Die jeweiligen Endosymbionten waren also Eukaryonten, die bereits mit Rhodoplasten bzw. Chloroplasten ausgestattet waren. Je nach Typus der so entstandenen neuen Algenformen wurde die primäre Wirtszelle mehr oder weniger reduziert. In jedem Fall sind die entsprechenden Plastiden aber von mehr als zwei Hüllmembranen umgeben: drei bei Euglenoiden und manchen Dinoflagellaten, vier bei Chromophyten, Cryptomonaden etc. (Abb. 3). Bei Chorarachniden bzw. Cryptomonaden sind im periplastidären Raum zwischen den beiden inneren und den

beiden äußeren Membranen der komplexen Plastiden nicht nur die 80S Ribosomen sondern auch der rudimentäre Kern der primären Wirtszelle (Nukleomorph) erhalten geblieben. Die Kodierungskapazität dieser kleinsten bekannten eukaryontischen („Bonsai“-) Genome liegt bei ca. 300 bis 500 Genen, die auf drei Minichromosomen verteilt sind: Bei den Genprodukten handelt es sich hauptsächlich um Ribonukleinsäuren und Proteine des periplasmatischen Raumes mit Funktionen in der Replikation und Expression der Nukleomorph-DNA, sowie um 17 bis 30 Plastidenproteine (CAVALIER-SMITH 2006). Manche Autoren favorisieren die Entstehung der Heterokontophyta, Cryptophyta, Apicomplexa, etc. (Chromalveolaten) aus einer einzigen sekundären Endosymbiose mit einer Rotalge (CAVALIER-SMITH 2002). Die Apicoplasten der heterotrophen Apicomplexa wurden (unter starker Reduktion des Plastidengenoms) beibehalten, obwohl diese Organismen die Fähigkeit zur Photosynthese wieder verloren haben. Der Grund dafür liegt in wichtigen Biosynthesewegen z. B. für Fettsäuren, Häm und Isoprenoidlipide, die dort kompartimentiert sind. Der Transport kernkodierter Plastidenproteine zu den sekundären Plastiden und der anschließende Import („Targeting“) ist ein komplizierter Prozess, an dem auch andere Zellorganellen wie ER und Golgi-Apparat beteiligt sein können (van DOOREN et al. 2001) und der über zusammengesetzte Praesequenzen (Signalpeptid + Transitpeptid) mediiert wird. Ein Umstoßen dieser Kompartimentierung, z. B. Deletion der „nutzlosen“ photosynthetisch inaktiven Plastiden und Transferierung der entsprechenden Stoffwechselwege ins Cytosol wäre viel zu aufwendig. Inhibitoren der entsprechenden Schlüsselenzyme können letal für den Organismus sein. So trat die unerwartete Situation ein, dass neue Medikamente gegen Malaria aus einer Kenntnis des Plastidenstoffwechsels heraus entwickelt werden konnten (FICHERA & ROOS 1997). Die metabolische Energie kommt von Kohlehydraten die über spezielle Transporter aus dem Cytosol in die Apicoplasten importiert werden (MULLIN et al. 2006).

Tertiäre Endosymbiosen

Wenn nicht-photosynthetische Dinoflagellaten Algen mit sekundären Plastiden als Endosymbionten aufnehmen, kommt es zu tertiären Endosymbiosen (Abb. 4). Im Falle der Peridinin-haltigen Dinoflagellaten wird auch eine Einteilung unter die sekundären Endosymbiosen diskutiert (STOEBE & MAIER 2002).

Eine Symbiose zwischen Tier und Pflanze wird für die Meeresschnecke *Elysia chlorotica* beschrieben, die die Plastiden von *Vaucheria litorea* (Heterokonta) aus den Zellen „aussaugt“ und mit deren Hilfe autotroph le-

ben kann. Diese sekundären Plastiden sind nicht vererbbar („Kleptochloroplasten“) doch ihre ungewöhnliche Stabilität über die ganzen Lebensspanne (ca. 1 Jahr) von *E. chlorotica* legt horizontalen Gentransfer zum Kern der Wirtszellen nahe, der für prk (Phosphoribulokinase) und psbO (Protein des O₂-entwickelnden Komplexes aus Photosystem II) demonstriert werden konnte. Auch für den Import dieser Proteine in die Plastiden gibt es erste Hinweise (RUMPHO et al. 2006).

Primäre Endosymbiose: Monophylie der Plastiden

Phylogenien basierend auf der 16S ribosomalen RNA von Chloroplasten und Cyanobakterien zeigten zweierlei: 1. Das Phylum Prochlorophyta (phototrophe Prokaryonten mit zwei Photosystemen und Chlorophyll a/b-Proteinkomplexen als Haupt-Antennensystem) war nicht zu halten und wurde in die Cyanobakterien eingereiht. 2. Alle Plastiden leiten sich von Cyanobakterien ab.

Damit ergab sich die nächste Frage: Wurden Cyanobakterien mehrmals unabhängig von (verschiedenen) Protisten aufgenommen oder erfolgte das primäre endosymbiontische Ereignis nur einmal? Vergleiche der Genorganisation zeigten folgenden Gencluster bei primitiven Plastiden und hochentwickelten Chloroplasten, der aus Komponenten besteht, die in cyanobakteriellen Genomen weit voneinander entfernt liegen:

5'-*rpoB-rpoC1-rpoC2-rps2-atpI-atpH-atpG-atpF-atpD-atpA*-3'

Die Genreihenfolge wird immer beibehalten, fettgedruckte Gene sind bei höheren Pflanzen in den Kern verlagert. Da die betreffende Gene ganz unterschiedlichen Plastidenstrukturen wie Ribosomen (*rps2*), RNA-Polymerase (*rpoB,C1,C2*) und ATP-Synthase (*atpA,D,F,G,H,I*) zugeordnet sind, kann auch kein Selektionsdruck auf stöchiometrische Expression vorliegen. Die Aufrechterhaltung dieses Genclusters ist auch nicht essentiell. Dies zeigt das Beispiel von *Chlamydomonas reinhardtii*, wo aufgrund der hohen Rekombinationsaktivität in den Chloroplasten auch diese Transkriptionseinheit (neben einer Reihe anderer) aufgelöst ist. Konvergente Evolution ist also in diesem Fall äußerst unwahrscheinlich. Viel eher wird die Erklärung zutreffen, dass alle Plastiden von einer Urform („Protoplastid“) abstammen. Dieser Protoplastid erfuhr eine Reduktion des Genoms auf etwa 5 % (verglichen mit dem Endosymbionten). Dabei wurden offenbar beibehaltene cyanobakterielle Operons zusammengeschoben und auch neue Transkriptionseinheiten kreiert (REITH & MUNHOLLAND 1993, KOWALLIK 1994, LÖFFELHARDT 1995).

Sekundäre Endosymbiosen

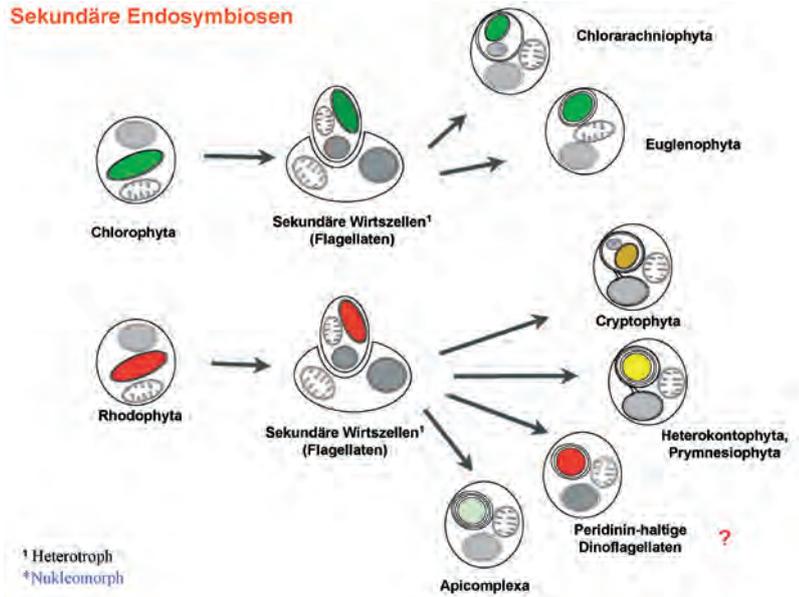


Abb. 3: Sekundäre Endosymbiosen. Unterschiedliche Reduktion der primären Wirtszelle in den einzelnen Phyla. Nach STOEBE & MAIER 2002.

Tertiäre Endosymbiosen

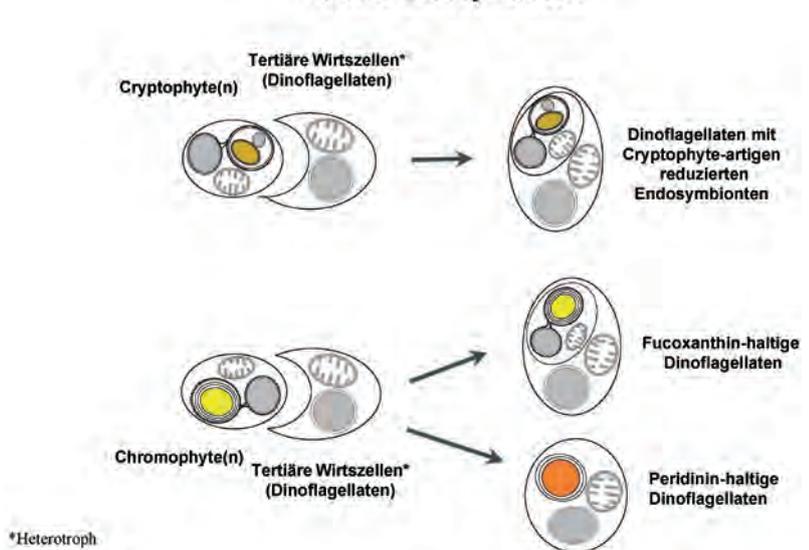


Abb. 4: Tertiäre Symbiosen. Die Endosymbionten enthalten bereits komplexe Plastiden. Nach STOEBE & MAIER 2002.

Primäre Endosymbiose: Monophylie des Pflanzenreiches

Dieser enorm komplizierte Prozess beinhaltete den Transfer von mehr als 4500 Genen vom Genom des cyanobakteriellen Endosymbionten zum Kern der Wirtszelle (MARTIN et al. 2002). Diese Gene waren prokaryontisch und mussten nach ihrer Insertion einen eukaryontischen Promotor „finden“, um transkribiert zu werden, und, darüber hinaus in etwa 50 % der Fälle, eine 5'-seitig gelegene DNA-Region, die nach Transkription und Translation eine sogenannte Transitsequenz ausbildet,

Phylogenie basierend auf 143 konkatenierten Kern-kodierten Proteinen:

Monophylie der Pflanzen

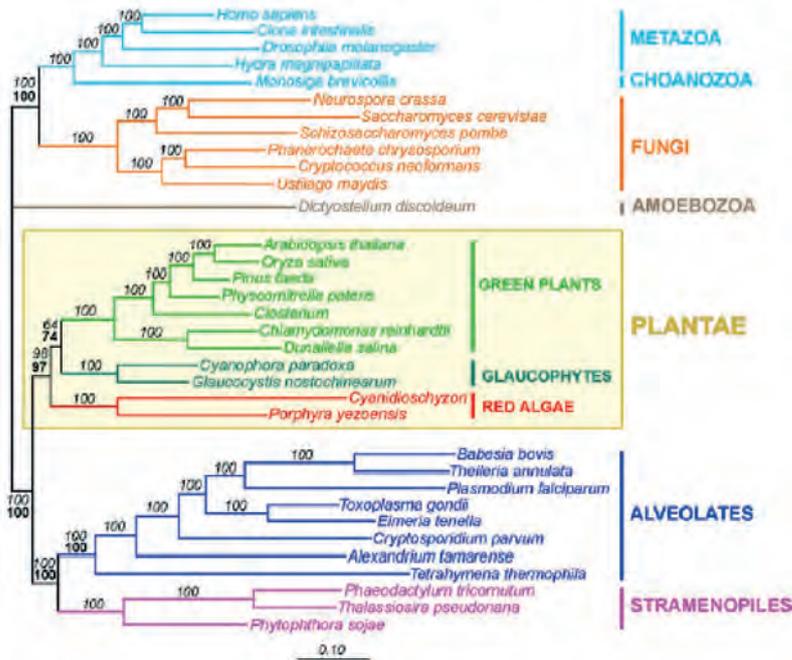
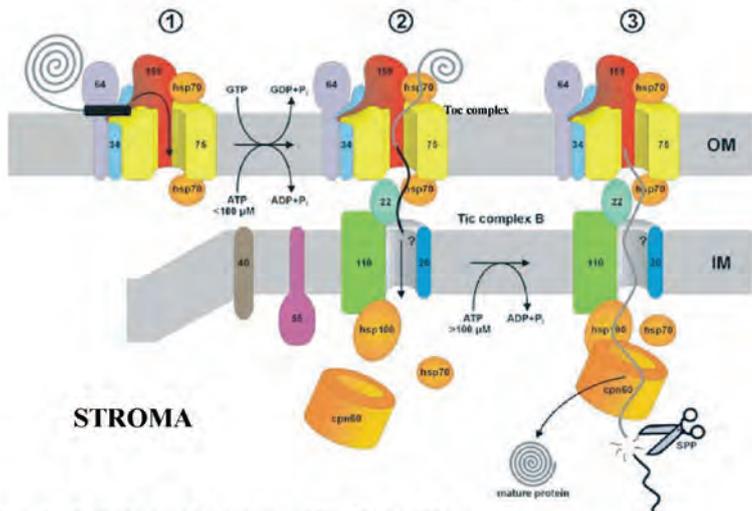


Abb. 5: Phylogenetische Analyse zum Nachweis einer singulären primären Endosymbiose. Die Bootstrap-Werte sind jeweils angegeben. Aussagekräftige Ergebnisse wurden erst erhalten, als die Anzahl der konkatenierten Gene über 130 und die Anzahl der inkludierten Spezies über 30 lag.

der cyanobakteriellen Peptidoglykanschicht umgeben war. 90 % des gesamten Gentransfers zum Kern haben während der Ausbildung dieses „Protoplastiden“ stattgefunden. Nach diesem ersten großen Schritt erfolgte der weitere Gentransfer vom Plastidengenom zum Kerngenom – ein Prozess, der immer noch andauert – in den einzelnen Phyla der phototrophen Eukaryoten mit unterschiedlicher Geschwindigkeit: dementsprechend enthalten die Genome primitiver Plastiden mehr Proteingene als die Chloroplastengenome von Grünalgen und höheren Pflanzen. Es gibt jedoch einen Satz von 46 Proteingenen, die in allen sequenzierten Plastidengenomen vorkommen. Diese wurden konkateniert und einer umfassenden phylogenetischen Analyse zu Grunde gelegt. Als Ergebnis wurde ein singuläres primäres endosymbiontisches Ereignis postuliert und die Glaucocystophyten auf der ersten Abzweigung danach, d.h. als die ersten phototrophen Eukaryoten positioniert (MARTIN et al. 1998). Wenn also eine bestimmte Spezies filamentöser Cyanobakterien, wie z. B. *Nostoc*, das auch für rezente Symbiosen bekannt ist, mit einem bestimmten Typ von heterotrophen phagozytierenden Protisten diese Endosymbiose eingegangen hatte, so müsste sich dies durch phylogenetische Analyse von Kerngenen erhärten lassen. Abb. 5 zeigt, dass bei 143 konkatenierten Kern-kodierten Genen von phototrophen und nicht-phototrophen Eukaryoten (insgesamt 34 Spezies) die Organismen mit primären Plastiden – Glaucocystophyta, Rhodophyta, Chlorophyta und Streptophyta – eine gut gestützte Gruppe bilden, unter Ausschluss aller anderen Eukaryoten, auch der phototrophen Diatomeen, die ja das Resultat einer sekundären Endosymbiose sind (RODRIGUEZ-EZPELETA et al. 2005). Natürlich wäre es wünschenswert, Sequenzinformation aus allen eukaryontischen Bereichen, z.B. den Excavata, zu haben. Beim gegenwärtigen Wissens- und Datenstand weist dieses Ergebnis jedenfalls klar auf die Monophylie des Pflanzenreiches hin.

CYTOSOL



P. Jarvis, J. Soll / *Biochimica et Biophysica Acta* 1590 (2002) 177-189

Abb. 6: Der Proteinimportapparat der Chloroplasten höherer Pflanzen.

die die im Cytoplasma gebildeten Vorläufer-Proteine wieder in die aus dem Endosymbionten hervorgegangene Organelle dirigiert. Dafür musste dieser Plastid einen selektiven Importapparat entwickeln, der nur die für ihn bestimmten Proteine aufnimmt. Die Existenz der Cyanellen und andere Befunde weisen darauf hin, dass dies erfolgt ist, während der primitive Plastid noch von

Zentrale Stoffwechselwege wie die Biosynthese von Fettsäuren und Aminosäuren waren zum Zeitpunkt des primären endosymbiontischen Ereignisses natürlich in beiden Partnern vorhanden. Nach erfolgreichem Gentransfer und Reimport der Produkte eines Teils der zuvor an den Kern abgegebenen Gene ergab sich eine gewisse Redundanz: sollen duale Stoffwechselwege in „Wirtszelle“ und Endosymbionten (Organelle) beibehalten werden oder soll der vom Protisten bzw. der vom Cyanobakterium stammende Stoffwechselweg deletiert werden? Im Falle der Fettsäurebiosynthese und eines Großteils der Aminosäure-Biosynthesewege fiel die Entscheidung zugunsten der prokaryontischen Version und einer Kompartimentierung in den Chloroplasten aus (NEUHAUS & EMES 2000). Dementsprechend besteht die pflanzliche Fettsäuresynthase aus einem Multien-

zymkomplex in den Chloroplasten und nicht wie die tierische aus einem multifunktionellen Enzym (Polyprotein) im Cytosol. Ein naheliegender Grund dafür ist der, dass die Chloroplasten die für anabole Reaktionen notwendige Redoxenergie (in Form von NADPH) und chemische Energie (in Form von ATP) durch photosynthetischen Elektronentransport und Photophosphorylierung „unbegrenzt“ bereitstellen können.

Konsequenzen eines singulären primären endosymbiontischen Ereignisses

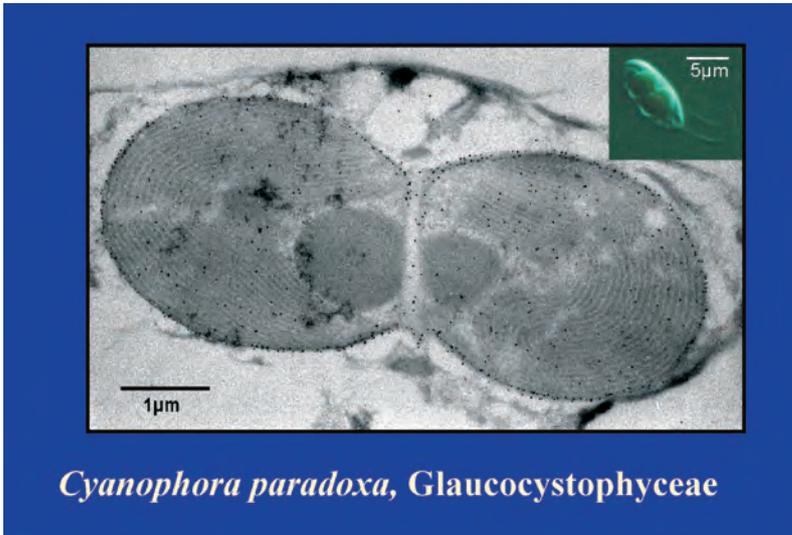
Wenn alle primären Plastiden inklusive der Cyanellen, von einer gemeinsamen Vorläuferorganelle, dem Protoplastiden abstammen, müssen ihre Importapparate homolog sein. Dies bedeutet nicht, dass ihre Proteinzusammensetzung identisch ist: am Anfang war der Prototyp, eine minimalistische Lösung, die offenbar auch heute noch bei primitiven Plastiden, wie Cyanellen und Rhodoplasten funktioniert (MCFADDEN & van DOOREN 2004) während die Chloroplasten im Laufe der Evolution zusätzliche Rezeptoren dazugewonnen haben. Zwei Translocons an der äußeren (Toc) und inneren (Tic) Envelope-Membran der Chloroplasten (Abb. 6) wirken beim Import zusammen (JARVIS & SOLL 2002, SOLL & SCHLEIFF 2004).

Erfolgreich durchgeführte heterologe in vitro Importexperimente mit den verschiedenen primären Plastiden können die postulierte Monophylie des Pflanzenreiches unterstützen. Das in vitro System mit isolierten Erbsenchloroplasten ist gut etabliert, in gleicher Weise das in vitro System mit isolierten Cyanellen von *C. paradoxa* (STEINER & LÖFFELHARDT 2005). Precursor-Proteine von *C. paradoxa* werden effizient in isolierte Erbsen-Chloroplasten importiert. Der umgekehrte Prozess – Import von Precursor-Proteinen aus höheren Pflanzen in isolierte Cyanellen – konnte jedoch nicht beobachtet werden. Damit war die Homologie der Importapparate in Frage gestellt. Schliesslich stellte sich heraus, dass eine einzige Aminosäure, Phenylalanin, im aminoterminalen Bereich der Transitsequenz absolut essentiell für den Import in Cyanellen ist. Der primitive Importapparat erfordert also diese Spezifität, da offenbar ein einziges Protein (Toc75) als Rezeptor und zugleich Pore an der äußeren Membran wirkt. Das Vorliegen mehrerer Rezeptoren mit überlappenden und weniger stringenten Spezifitäten in Chloroplasten führte zum Wegfall der Phenylalanin-Erfordernis in den Transitsequenzen von Precursor-Proteinen aus Grünalgen und Pflanzen. Wird nun in einen derartigen Precursor gentechnisch ein Phenylalaninrest eingeführt, so ist Import in Cyanellen gewährleistet (STEINER et al. 2005). Der Importapparat der Plastiden ist als Syntheseleistung der eukaryonti-

schen Zelle anzusehen, seine Entwicklung ein finaler Schritt zur „Versklavung“ des Endosymbionten. Dies schließt aber nicht aus, dass einige geeignete Membranproteine des Cyanobakteriums dafür rekrutiert wurden (bei geänderter Funktion). Am überzeugendsten kann dies für ein Protein der äusseren Membran gezeigt werden, das zur Omp85-Familie gehört. Bei Gram-negativen Bakterien haben diese Proteine die Funktion von Chaperonen, die den Einbau anderer Proteine, z.B. der Porine, in die äußere Membran unterstützen. Diese von innen (d.h. vom Periplasma) her kommenden Porine besitzen einen C-terminalen Phenylalaninrest, der von Omp85 erkannt wird. Cyanobakterielle Omp85-Proteine besitzen zusätzlich Ionenkanalaktivität (BREDEMEIER et al. 2007) und zeigen Sequenzähnlichkeit zu der Toc75-Pore der Chloroplasten. Nach ihrer Umfunktionalisierung zu Komponenten des Importapparates erkannten die Omp85/Toc75-Proteine nun Phenylalanin-haltige (Transit)Peptide von Precursors die von außen (Cytosol!) kamen. Dieser primitive Importapparat an der Envelopemembran von Cyanellen und Rhodoplasten scheint auch an den beiden innersten Membranen komplexer Plastiden, die von Rotalgen abgeleitet sind, vorzuliegen: Auch hier ist ein Phenylalaninrest am Beginn der Transitsequenz essentiell für Import in das Stroma der Plastiden von Chromalveolaten (KILIAN et al. 2005, GOULD et al. 2006).

Das Peptidoglykan der Cyanellen: rudimentär oder nicht?

Die Biosynthese dieser Organellenwand verläuft fast völlig analog zu den cytosolischen, membrangebundenen und periplasmatischen Schritten bei *Escherichia coli* (PLAIMAUER et al. 1991; PFANZAGL & LÖFFELHARDT 1999). Die Cyanellenwand ist sogar dicker als bei diesem Modell-Bakterium und stärker vernetzt (Abb. 7). Charakteristisch ist eine Modifikation des Cyanellenpeptidoglykans, die bei Bakterien nicht auftritt: Die 1-Carboxylgruppe des D-Isoglutamylrestes ist häufig mit N-Acetylputrescin amidiert (PFANZAGL et al. 1996). Dadurch wird jeweils eine negative Ladung aus den Peptid-Seitenketten bzw. -Brücken entfernt, was vermutlich von Bedeutung für den Proteinimport ist und auch für die Cyanellen von *Glaucocystis nostochinearum* und *Cyanoptyche gloeocystis* demonstriert wurde. Vergleicht man jedoch die Dicke der Cyanellenwand mit der der Zellwand der unmittelbar ancestralen Cyanobakterien so ergibt sich eine beträchtliche Reduktion von 6-7 Schichten auf 2-3 Schichten, wieder verständlich im Hinblick auf die notwendige Translokation von mehr als 2000 Cyanellenproteinen. Die Teilung der Cyanellen ist wie bei Bakterien von der Bildung eines Peptidoglykan-Septums abhängig. Cyanellen besitzen an der in-

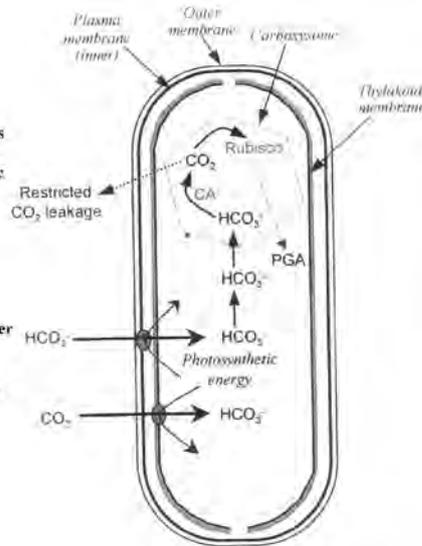


Cyanophora paradoxa, Glaucocystophyceae

Abb. 7: *Cyanophora paradoxa*. Insert: Interferenzkontrast-Aufnahme des Flagellaten im Zwei-Cyanellen-Stadium (frühe logarithmische Wachstumsphase). Immuno-Elektronenmikroskopie einer Cyanelle im Endstadium der Teilung. Primäre Antikörper gegen Peptidoglykan von *E. coli* gerichtet. Sekundäre Antikörper Gold-markiert.

• Das wichtigste Merkmal des CCM der Cyanobakterien ist das Carboxysom, ein kompaktes, polyedrisches Mikrokompartiment das von einer Proteinhülle* umgeben ist und die zelluläre Rubisco and die carboxysomale Carbonic Anhydrase (CA) enthält.

• Die Carboxysomen (Durchmesser 100-200nm, hier stark vergrößert), halten eine erhöhte CO_2 -Konzentration am Ort der Rubisco aufrecht. Sie befinden sich im zentralen Nucleoplasma, das von konzentrischen Thylakoidmembranen eingeschlossen ist.



Nach: Badger & Price 2003

Abb. 8: Der cyanobakterielle CCM. Bicarbonat wird im Cytosol um einen Faktor > 1000 angereichert, durch Induktion hoch-affiner Transporter, von Carbonic Anhydrasen, etc.

neren Envelope-Membran sieben s.g. Penicillin-bindende Proteine, Carboxypeptidasen bzw. Transglycosylasen-Transpeptidasen, die die letzten Schritte der Peptidoglykan-Biogenese katalysieren. Dementsprechend wird die Cyanellenteilung durch β -Lactam Antibiotika gehemmt, etwa in vergleichbaren Konzentrationen wie bei *E. coli*. Da aber alle anderen Plastiden sehr wohl prokaryontische Proteine wie FtsZ zur Einleitung der Organellenteilung verwenden, ohne aber ein Peptidoglykan-Septum auszubilden, kann die Beibehaltung der einzigartigen Cyanellenwand nicht allein in der Cyanellenteilung begründet sein...

Carboxysomen: das zweite einzigartige cyanobakterielle Relikt der Cyanellen?

Photosynthese stellt die unverzichtbare Grundlage für alle höheren Lebensformen auf unserer Erde dar. Zu der enormen Menge von mehr als 200 Milliarden Tonnen CO_2 , die pro Jahr in Biomasse umgewandelt werden, tragen aquatische Mikroorganismen, wie Cyanobakterien und Algen etwa 50 % bei. Ermöglicht wird dies durch CO_2 -Konzentrierungsmechanismen (CCM, KAPLAN & REINHOLD 1999) die darauf abzielen, die krassen Konzentrationsunterschiede (21 % O_2 gegenüber 0,037 % CO_2 , dazu kommt hier noch das Problem der Wasserlöslichkeit) der beiden konkurrierenden Substrate der Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase/Oxygenase (Rubisco) auszugleichen. Anhand des „lebenden Fossils“ *Cyanophora paradoxa* kann auch die Evolution des CCM untersucht werden. Glaucocystophyten haben eine einzigartige Brückenstellung zwischen Cyanobakterien und Algen inne. Nur in diesem Algenphylum findet man Plastiden (Cyanellen), die noch von einer Peptidoglykanwand umgeben sind, und – möglicherweise – das Schlüsselenzym Rubisco in der (quasikristallinen) Form eines Carboxysoms kompartimentiert (Abb. 8). Beides ist sonst auf prokaryontische Organismen beschränkt.

Bei Algen liegt Rubisco oft in Form eines funktionell ähnlichen Mikrokompartiments, des Pyrenoids, vor. Nach BADGER & PRICE (2003) sind die CCM's in Cyanobakterien und Algen unabhängig voneinander erst vor ca. 400 Millionen Jahren entstanden. Während der phanerozoischen Periode kam es zu einem starken Anstieg der Sauerstoffkonzentration in der Atmosphäre bei gleichzeitigem Absinken der CO_2 -Konzentration, was nach Meinung der Autoren den Druck auf Rubisco so stark erhöhte, dass die (gleichzeitige) Entwicklung carboxysomaler und pyrenoidaler CCM's unumgänglich war (Abb. 9). Die andere Theorie zur Entstehung des CCM (RAVEN 2003) setzt diese sehr früh an, vor mehr als 1,2 Milliarden Jahren und damit vor dem primären endosymbiotischen Ereignis, das die Chloroplasten von Algen und Pflanzen von in heterotrophe Zellen aufgenommenen Cyanobakterien ableitet. In diesem Fall hätten sich die Pyrenoide der Algen aus den Carboxysomen der Endosymbionten entwickelt und *Cyanophora paradoxa* könnte einen carboxysomalen CCM besitzen. RAVEN (2003) postuliert auch einen funktionellen Zusammenhang zwischen dem Peptidoglykan der Cyanellen und dem Vorliegen eines Carboxysoms: die Anreicherung von Bicarbonat in den Cyanellen ist so hoch, dass diese infolge des osmotischen Überdrucks gegenüber dem Cytoplasma platzen würden, wenn nicht die stabilisierende Organellenwand beibehalten worden wäre. Bei allen anderen Algentypen ging mit dem Verlust der Peptidoglykanwand eine Umstellung auf einen pyrenoidalen CCM einher, der nicht mehr mit derart starker Akkumulation von Bicarbonat in den Plastiden verbunden ist.

Entscheidend ist die Lokalisierung der Carbonic Anhydrase (CA), die die Gleichgewichtseinstellung zwischen CO_2 und Bicarbonat katalysiert. In Carboxysomen ist sie mit Rubisco zusammen verpackt (Abb. 8), bei Pyrenoiden befindet sie sich im Lumen der das Mikrokompartment durchziehenden Thylakoidmembranen (KAPLAN & REINHOLD 1999). In der Literatur wird der elektronendichte Zentralkörper der Cyanellen als Carboxysom geföhrt. Dafür spricht einiges, doch sind wichtige Befunde noch ausständig. In Größe (500-1000nm) und Zahl entsprechen sie eher Pyrenoiden. Auch die abgerundete Form (Abb. 7) bei *C. paradoxa* scheint verschieden von den cyanobakteriellen Mikrokompartmenten. Doch findet man bei *Gloeochaete wittrockiana* und *Cyanoptyche gloeocystis* polyedrische „Carboxysomen“ mit einer deutlich hervortretenden Begrenzungs-„Membran“ (Abb. 10). Massenspektrometrie der Proteinbanden nach Elektrophorese isolierter Zentralkörper und heterologe Westerns konnten Rubisco-Activase erstmals in einer Carboxysomen-artigen Struktur nachweisen. Wird der radioaktiv markierte Precursor in vitro in Cyanellen importiert kann Einbau des reifen Proteins in das „Carboxysom“ (30 % innerhalb von 30 Minuten) beobachtet werden (BUREY et al. 2005). Microarrays mit 2300 Genen von *C. paradoxa* wurden im Hinblick auf den Effekte von niedrigen CO_2 -Konzentrationen auf die Genexpression untersucht. In 58 Fällen wurde ein erhöhter Transkript-Pool festgestellt: Gene für drei Formen der Carbonic Anhydrase (leider ist das Cyanellen-Enzym nicht dabei), Rubisco-Activase, einen putativen Bicarbonat-Transporter etc. gehören dazu (BUREY et al. 2007). Derzeit kann über die exakte Natur des Zentralkörpers noch nicht entschieden werden. Auch eine Übergangsform von den Carboxysomen zu den Pyrenoiden hin kommt in Frage.

Zusammenfassung

Die Evolution der Plastiden durch eine singuläre primäre Endosymbiose zwischen einem Cyanobakterium und einem heterotrophen Protisten wurde anhand neuerer Arbeiten mit dem Brücken-Organismus *Cyanophora paradoxa* dargestellt: Monophylie des Pflanzenreiches! Die Ableitung des pyrenoidalen CO_2 -Konzentrationsmechanismus (CCM) aus einem carboxysomalen CCM wird postuliert.

Danksagung

Unsere eigenen Forschungen an *C. paradoxa* wurden durch die langjährige Unterstützung des Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung ermöglicht, zuletzt durch die Projekte P14573, P15438 und P19683. Für Abbildung 1 danke ich Christine Voß (Marburg).

Evolution des CCM

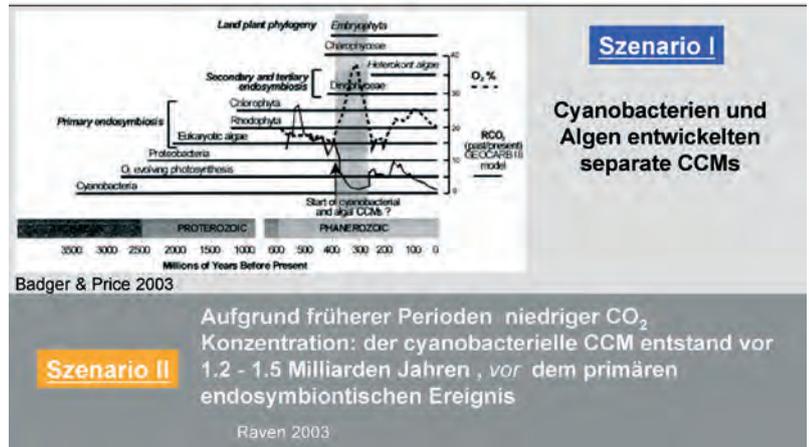
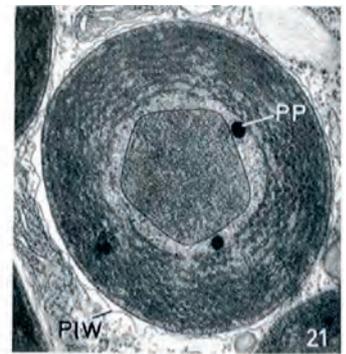


Abb. 9: Mögliche Szenarien der Evolution der CCM's von Cyanobakterien und Algen.



Cyanoptyche gloeocystis

Aufnahmen von L. Kies, Hamburg



Gloeochaete wittrockiana

Abb. 10: Cyanellen mit polyedrischen „Carboxysomen“, die von einer deutlich sichtbaren Hülle begrenzt werden (*siehe Abb. 8).

Literatur

- BADGER M.R. & G.D. PRICE (2003): CO_2 concentrating mechanisms in cyanobacteria: molecular components, their diversity and evolution. — J. Exp. Botany **54**: 609-622.
- BREDEMEIER R, SCHLEGEL T., ETEL F., VOJTA A., BORISSENKO L., BOHNSACK M.T., GROLL M., von HAESLER A. & E. SCHLEIFF (2006): Functional and phylogenetic properties of the pore forming β -barrel transporter of the Omp85 family. — J. Biol. Chem., in Druck.
- BUREY S.C., FATHI-NEJAD S., POROYKO V., STEINER J.M., LÖFFELHARDT W. & H.J. BOHNERT (2005): The central body of the cyanelles of *Cyanophora paradoxa*: a eukaryotic carboxysome? — Can J. Bot. **83**: 758-764.
- BUREY S.C., POROYKO V., ÖZTURK Z.N., FATHINEJAD S., SCHÖLLER C., BOHNERT H.J. & W. LÖFFELHARDT (2007): Acclimation to low $[\text{CO}_2]$ by an inorganic carbon concentrating mechanism in *Cyanophora paradoxa*. — Plant Cell Environ., in Druck.
- BUTTERFIELD N.J. (2000): *Bangiomorpha pubescens* n.gen., n.sp.: implications for the evolution of sex, multicellularity, and the Mesoproterozoic/Neoproterozoic radiation of eukaryotes. — Paleobiology **26**: 386-404.

- CAVALIER-SMITH T. (2002): Chloroplast evolution: secondary symbiogenesis and multiple losses. — *Curr. Biol.* **12**: R62-R64.
- CAVALIER-SMITH T. (2006): The tiny enslaved genome of a rhizarian alga. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **103**: 9379-9380.
- FICHERA M.E. & D.S. ROOS (1997): A plastid organelle as a drug target in apicomplexan parasites. — *Nature* **390**: 407-409.
- GOULD S., SOMMER M.S., HADFI K., ZAUNER S., KROTH P.G. & U.G. MAIER (2006): Protein targeting into the complex plastid of cryptophytes. — *J. mol. Evol.* **62**: 674-681.
- KAPLAN A. & L. REINHOLD (1999): CO₂ concentrating mechanisms in photosynthetic microorganisms. — *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **50**: 539-570.
- KILIAN O. & P.G. KROTH (2005): Identification and characterization of a new conserved motif within the presequence of proteins targeted into complex diatom plastids. — *Plant J.* **41**: 175-183.
- KOWALLIK K.V. (1994): From endosymbionts to chloroplasts: evidence for a single prokaryotic/eukaryotic endocytobiosis. — *Endocyt. Cell Res.* **10**: 137-149.
- JARVIS P. & J. SOLL (2002): Toc, Tic and chloroplast protein import. — *Biochim. Biophys. Acta-Mol. Cell Res.* **1590**: 177-189.
- LÖFFELHARDT W. (1995): Molecular Analysis of Plastid Evolution. — In: JOINT I. (Ed.), *Molecular Ecology of Aquatic Microbes*. NATO ASI Series G. Vol. **138**. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg: 265-278.
- LÖFFELHARDT W., BOHNERT H.J. & D.A. BRYANT (1997): The complete sequence of the *Cyanophora paradoxa* cyanelle genome (*Glaucozystophyceae*). — *Pl. Syst. Evol. [Suppl.]* **11**: 149-162.
- LÖFFELHARDT W. & H.J. BOHNERT (2001): The cyanelle (muoplast) of *Cyanophora paradoxa*: a paradigm for endosymbiotic organelle evolution. — In: SECKBACH J. (Ed.), *Symbiosis*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 111-130.
- MARIN B., NOWACK E.C.M. & M. MELKONIAN (2005): A plastid in the making: Primary endosymbiosis. — *Protist* **156**: 425-432.
- MARTIN W., STOEBE B., GOREMYKIN V., HANSMANN S., HASEGAWA M. & K. KOWALLIK (1998): Gene transfer to the nucleus and the evolution of chloroplasts. — *Nature* **393**: 162-165.
- MARTIN W., RUJAN T., RICHLY E., HANSEN A., CORNELSEN S., LINS T., LEISTER D., STOEBE B., HASEGAWA M. & D. PENNY (2002): Evolutionary analysis of *Arabidopsis*, cyanobacterial, and chloroplast genomes reveals plastid phylogeny and thousands of cyanobacterial genes in the nucleus. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **99**: 12246-12251.
- McFADDEN G.A. & G.G. van DOOREN (2004): Evolution: Red algal genome affirms a common origin of all plastid types. — *Curr. Biol.* **14**: R514-R516.
- MULLIN K.A., LIM L., RALPH S.A., SPURCK T.P., HANDMAN E. & G.I. McFADDEN (2006): Membrane transporters in the relict plastid of malaria parasites. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **103**: 9572-9577.
- NEUHAUS H.E. & M.J. EMES (2000): Nonphotosynthetic metabolism in plastids. — *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **51**: 111-140.
- PFANZAGL B., ZENKER A., PITTENAUER E., ALLMAIER G., MARTINEZ-TORRECUIADRADA J., SCHMID E.R., de PEDRO M.A. & W. LÖFFELHARDT (1996): Primary structure of cyanelle peptidoglycan of *Cyanophora paradoxa*: a prokaryotic cell wall as part of an organelle envelope. — *J. Bacteriol.* **178**: 332-339.
- PFANZAGL B. & W. LÖFFELHARDT (1999): In vitro synthesis of peptidoglycan precursors modified with N-acetylputrescine by *Cyanophora paradoxa* cyanelle envelope membranes. — *J. Bacteriol.* **181**: 2643-2647.
- PLAUMAUER B., PFANZAGL B., BERENQUER J., de PEDRO M.A. & W. LÖFFELHARDT (2001): Sub-cellular distribution of enzymes involved in the biosynthesis of cyanelle murein in the protest *Cyanophora paradoxa*. — *FEBS Lett.* **284**: 169-172.
- PRECHTL J., KNEIP C., LOCKHART P., WENDEROTH K. & U.G. MAIER (2004): Intracellular spheroid bodies of *Rhopalodia gibba* have nitrogen-fixing apparatus of cyanobacterial origin — *Mol. Biol. Evol.* **21**: 1477-1481.
- RAVEN P. (1970): A multiple origin of plastids and mitochondria. — *Science* **169**: 641-646.
- RAVEN J.A. (2003): Carboxysomes and peptidoglycan walls of cyanelles: possible physiological functions. — *Europ. J. Phycol.* **38**: 47-53.
- REITH M. & J. MULHOLLAND: (1993) A high resolution gene map of the chloroplast genome of the red alga *Porphyra purpurea*. — *Plant Cell* **5**: 465-476.
- RODRÍGUEZ-EZPELETA N., BRINKMANN H., BUREY S.C., ROURE B., BURGER G., LÖFFELHARDT W., BOHNERT H.J., PHILIPPE H. & B.F. LANG (2005): Monophyly of primary photosynthetic eukaryotes: green plants, red algae and glaucophytes. — *Curr. Biol.* **15**: 1325-1330.
- RUMPHO M.E., WORFUL J., POCHAREDDY S., TYLER M. & F. DASTOOR (2006): Sea slug kleptoplasty and other unusual symbioses. — 5th International Congress on Symbiosis, Vienna: 43 (abstr.).
- SOLL J. & E. SCHLEIFF (2004): Protein import into chloroplasts. — *Nature Rev. Mol. Cell. Biol.* **5**: 198-208.
- STEINER J.M. & W. LÖFFELHARDT (2005): Protein translocation into and within cyanelles. — *Mol. Membrane Biol.* **22**: 123-132.
- STEINER J.M., YUSA F., POMPE J.A. & W. LÖFFELHARDT (2005): Homologous protein import machineries in chloroplasts and cyanelles. — *Plant J.* **44**: 646-652.
- STOEBE B. & U.-G. MAIER (2002): One, two, three: nature's toolbox for building plastids. — *Protoplasma* **219**: 123-130.
- van DOOREN G.G., SCHWARTZBACH S.D., OSAFUNE T. & G.A. McFADDEN (2001): Translocation of proteins across the multiple membranes of complex plastids. — *Biochim. Biophys. Acta* **1541**: 34-53.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Wolfgang LÖFFELHARDT
 Max F. Perutz Laboratories, Universität Wien
 Department für Biochemie
 Dr. Bohrgasse 9
 1030 Wien
 Austria
 E-Mail: wolfgang.loeffelhardt@univie.ac.at

Evolution, Spermienkonkurrenz und Parasiten

H. HOI

Abstract: Already Darwin realized that besides “natural selection“ there is a second driving force in evolution, he identified as “sexual selection“. Mate choice and competition for mates are the two important forces of “sexual selection“ and important to explain extravagant ornaments like the enormous antlers of red deer or the peacocks tail. Also extreme behavioural performances in relation to mate choice can be explained by “sexual selection“. The importance of mate choice in evolution has been ignored for a long time. Some decades ago the significance of “sexual selection“ to explain evolution grew, especially with the discovery of what is called “sperm competition“. “Sperm competition“ is a part of the “sexual selection“ theory and includes all processes in the female reproductive tract namely sperm selection by the female and sperm competition by sperm of rival males. Sperm competition is a frequent phenomenon in many animal taxa and special adaptations are described. Furthermore, the importance of pathogens and parasites for mate choice is discussed. In particular, why are parasites and consequently the immune system of the host such important in “sexual selection“.

Key words: Sperm competition, mate choice, extravagant ornaments, parasite resistance, immunocompetence.

Mutation und Selektion sind die zwei bedeutendsten Mechanismen der Evolution. Was man unter Mutation und Selektion genau versteht wird im Kapitel Evolution und Verhalten von Hans Winkler im Detail beschrieben. – Ein Pfau schlägt ein Rad, mit zitternden aufgestellten Federn präsentiert er die schillernden Augen an den Enden der oft über einen Meter langen Federn um seine Weibchen zu beeindrucken. Je mehr Augen umso attraktiver ist der Pfauenmann für die Weibchen (PETRIE & WILLIAMS 1993, PIKE & PETRIE 2005). Ein Teichrohrsängermännchen, ein kleiner unscheinbarer brauner Vogel sitzt auf einem Schilfhalm im Schilfwald des Neusiedler Sees und trällert sein kompliziertes Lied. Unablässig, Tag und Nacht, mit nur kurzen Pausen produziert er eine Silbe nach der anderen und selten gleicht eine der anderen. 100erte von verschiedenen Silben in einer Minute. 30 m weiter sitzt sein Rivale und gibt sein Bestes. Sobald er mit seiner Leistung ein Weibchen für sich gewinnt hört er auf zu singen.

Die bunten Federn des Pfaus und die „akustischen Pfauenfedern“ des Rohrsängermännchens sollen durch Kopierfehler (zufällige Mutationen) bei der Reproduktion entstanden sein? DARWIN (1871) wusste bereits, dass neben der natürlichen Selektion auch noch eine sexuelle Selektion existiert. Die treibende Kraft ist die Partnerwahl und der Konkurrenzkampf der Männchen um Weibchen. Weibchen bevorzugen Männchen mit komplizierten Gesängen (CATCHPOLE 1980, 1986, LAMPE & ESPMARK 1994, LAMPE & SAETRE 1995) oder „schillernden Augen“ auf langen Federn (PETRIE &

WILLIAMS 1993). D.h., wenn ein Männchen noch besser singt oder noch längere Federn hat wird es von Weibchen bevorzugt. So sind meist die Weibchen die Designer der oft unglaublichsten Ornamente die man im Tierreich findet (Abb. 1).

Trotzdem ist der Weibchenwahl, als treibende Kraft in der Evolution, über sehr lange Zeit relativ wenig Bedeutung beigemessen worden. Heute, wo man die Vaterschaft genetisch feststellen kann, werden diese genetischen Vaterschaftstests auch in der Verhaltensforschung eingesetzt und Vaterschaftsuntersuchungen, vor allem an Vögeln, haben überraschende Ergebnisse erbracht (z. B. PETRIE & KEMPENAERS 1998). Bei 75 % aller Singvogelarten bei dem ein Männchen und ein Weibchen sich gemeinsam um die Jungen kümmern, gehen die Weibchen fremd. Ein oder mehrere Junge im Nest sind nicht vom Männchen, das die Jungen füttert. Bartmeisenmännchen *Panurus biarmicus* (Abb. 2), liebevolle Väter, die sich oft mehr als das Weibchen um die Jungen kümmern, sind oft nicht die Väter dieser Jungen (HOI & HOI-LEITNER 1997). Oft findet man in einer Brutgruppe in mehr als der Hälfte der Nester fremde Nachkommen (HOI & HOI-LEITNER 1997). Die Ergebnisse von Vaterschaftsuntersuchungen, vor allem bei Singvögeln, führen uns vor Augen, dass Weibchen entscheidend in die Partnerwahl eingreifen (GOWATY 1994, PETRIE & KEMPENAERS 1998). Ein beunruhigendes Ergebnis für das männliche Geschlecht generell? Schlussfolgerungen dieser Ergebnisse sind jedenfalls:



Abb. 1: Männlicher Kronentyrann *Onychorhynchus coronatus*. Weibchen sind die Designer des eleganten Kopfschmuckes der Männchen. Foto: Hans Winkler.

Monogame Weibchen (solche die im Prinzip mit einem Männchen über längere Zeit zusammenleben) sind häufig untreu, anders als von DARWIN (1871) und bis vor kurzem auch von ANDERSSON (1994) traditionell angenommen wurde.

Paarbindungen zum Zwecke der gemeinsamen Fortpflanzung sind oft voller Konflikte bei dem die Interessen der beiden Geschlechtspartner nicht übereinstimmen (LIFJELD et al. 1994, GOWATY 1996).

Sexuelle Selektion ist nicht mit der Paarung zu Ende, da sich Weibchen häufig mit mehreren Männchen paaren. Der Konkurrenzkampf der Männchen und die Partnerwahl setzen sich im Genitaltrakt des Weibchens fort. Man fasst diese Prozesse unter dem Begriff „Spermienkonkurrenz“ zusammen (BIRKHEAD & MØLLER 1992, 1998). Im engeren Sinn meint man damit alle physiologischen Vorgänge im weiblichen Genitaltrakt die nach der Paarung mit mehreren Männchen ablaufen

Abb. 2:

Bartmeisenmännchen *Panurus biarmicus*. Die Männchen haben schwarze Bartstreifen und eine gelbe Schnabelfärbung. Foto: Herbert Hoi.



(BIRKHEAD & MØLLER 1992, 1998). In weiterem Sinn meint man damit verschiedenste morphologische, physiologische und Verhaltensaspekte: z. B. Größe, Menge und Struktur der Spermien, Morphologie männlicher und weiblicher Sexualorgane, Spermien-speicherorgane, Balzrituale und Kopulationsverhaltenweisen (z. B. GOWATY 1994). Während der Verpaarung gibt es mehrere Momente wo Weibchen in die Entscheidung, wer letztendlich der Vater ist, eingreifen.

(a) Vor der Kopulation: Der Zeitpunkt der Kopulation ist ausschlaggebend für die Sicherung der Vaterschaft. Je näher Kopulation und Ovulation zusammenfallen, umso wahrscheinlicher die Paternität. Weibchen haben also über die Wahl des Kopulationszeitpunktes Einfluss auf den tatsächlichen Vater. „Mann“ könnte diesen Mechanismus mit dem Sprichwort „Die Letzten werden die Ersten sein“ umschreiben (BIRKHEAD & MØLLER 1992, 1998). Entscheidend ist die Menge an Spermien, die von einem Männchen zur Verfügung stehen. Weibchen vieler Tierarten können zwar Spermien speichern, verlieren aber mit der Zeit konstant eine gewisse Menge an Spermien. Bei Vögeln stellen solche Spermien-speicher Ausbuchtungen am Übergang zwischen dem Vaginal und Uterusbereich dar (Fig. 3a). Insekten haben meist eine eigene Speicherkammer für Spermien (Fig. 3b).

Bei Vogelarten ist die Verlustrate artspezifisch und bei manchen Arten wie z. B. Bartmeisen sehr hoch (SAX et al. 1998). Daher stehen immer von dem Männchen das zuletzt kopuliert am meisten Spermien zur Verfügung. Auch die Kopulationshäufigkeit hängt teilweise von der Höhe der Verlustrate ab.

(b) Während der Kopulation: Weibchen können manchmal beeinflussen, ob es zu einer Ejakulation kommt oder nicht. Sie können zum Teil auch die Menge der Spermien regulieren, die bei der Kopulation in den Genitaltrakt gelangen. Der Spermientransfer wird auch durch die Größenunterschiede der Paarungspartner beeinflusst.

(c) Nach der Kopulation aber vor der Befruchtung: Weibchen können Spermien nach dem Transfer wieder ausscheiden (ca. 80%). Haushühner pressen nach der Kopulation mit einem rangniederen Hahn möglichst alle Spermien wieder aus. Selektion der Spermien findet dann im Vaginalbereich statt. Die dabei ablaufenden physiologischen Vorgänge sind noch relativ unklar. Ausgewählte Spermien werden in den Spermien-speichern eingelagert. Von einem Ejakulat mit ca. 5 Mill. Spermien sind dann nur mehr wenige 10tausende übrig. Damit ist es aber noch nicht genug. Weibchen verschiedener Tierarten können unterschiedlich selektiv auf bestimmte Spermien-speicher und sogar Sper-

mien zugreifen. Die Spermien treten dann den letzten Weg an – zum Ei! Auch hier gibt es physiologische Hindernisse der Weibchen um sicherzustellen, dass nur die besten und gesündesten Spermien das Ei erreichen. Auch der Weg kann unterschiedlich lang sein. Nur wenige (einige Hunderte bis Tausende) erreichen das Ei und nur ein Spermium kann das Ei befruchten.

(d) Nach der Befruchtung: Selbst nach der Befruchtung kann das Weibchen noch Einfluss auf die Vaterschaft nehmen. Selektiver Schwangerschaftsabbruch (Bruceeffekt) kommt bei verschiedenen Tierarten vor.

Angesicht dieser Vielzahl an Möglichkeiten, die Weibchen zur Verfügung stehen, scheint die Situation für das männliche Geschlecht eher trist. Männchen haben natürlich Strategien entwickelt, um ihre Chancen auf die Vaterschaft der Jungen eines Weibchens zu erhöhen. Im morphologischen Bereich gibt es unterschiedlichste Penisstrukturen (Fig. 4).

Bei Wild- und Hausschweinen ist der Penis der Eber extrem lang und hat eine korkenzieherartige Spitze. Die passt ideal zu der spiralgigen Cervix der weiblichen Schweine. Der Eber kann so sein Ejakulat direkt in den Uterus abgeben. Eber geben bei der Befruchtung außerdem riesige Mengen an Spermien und Spermienflüssigkeit ab. Die Anpassungen der genitalen Strukturen der beiden Geschlechter bei vielen Tierarten legt den Schluss nahe, dass sie sich in Koevolution miteinander entwickelt haben. Auch die Morphologie der Spermien oder Menge der Spermien können variiert werden. Männchen können weiters mit Hilfe verschiedener Verhaltensmaßnahmen versuchen, die Sicherheit über die Vaterschaft zu erhöhen (BIRKHEAD & MØLLER 1992). Partnerbewachung ist eine Möglichkeit. Bei vielen Vogelarten weichen die Männchen ihren Weibchen während ihrer rezeptiven Phase nicht von der Seite. Partnerbewachung rund um die Uhr ist aber nicht immer möglich. Mann muss oft Nahrung herbeischaffen, das Territorium und Nest vor Konkurrenten bewachen. Damit ist eine lückenlose Bewachung der Partnerin nicht mehr möglich. In diesem Fall versuchen Männchen so oft wie möglich mit dem Weibchen zu kopulieren. Vogelarten mit Partnerbewachungen kopulieren ca. 10 bis 20mal pro Gelege. Im Vergleich dazu kopulieren Paare ohne Partnerbewachung 200mal z.B. Haussperlinge, oder 600mal manche Greifvogelarten. Bei Tieren die in Kolonien brüten ist z.B. eine effiziente Partnerbewachung nicht möglich. Bei vielen Insekten, Amphibien und Reptilien bleiben die Männchen nach der Kopulation einfach auf dem Weibchen hängen. Kopulationen die mehrere Tage dauern wie z.B. bei Stabheuschrecken, ist eine andere Alternative. Den berühmten Keuschheitsgürtel gibt es im Tierreich wirklich. Zementdrüsen helfen oft Stöpsel zu produzieren, mit de-

nen die Männchen die Genitalöffnung der Weibchen verschließen (z. B. bei vielen Insekten, Reptilien und Säugetieren wie Meerschweinchen).

Auch Vergewaltigungen (Abb. 5) oder den Partner durch aggressives Verhalten einzuschüchtern ist eine Möglichkeit, um die Vaterschaft zu sichern (VALERA et. al. 2003). Warum ist die Partnerwahl der Weibchen so bedeutend für die Evolution? Warum ist die Wahl eines Partners so wichtig? Warum sind die Interessen der Geschlechter oft so gegensätzlich? Warum gehen Weibchen fremd?

Männchen können ihren Fortpflanzungserfolg erhöhen, wenn sie mit mehreren Weibchen kopulieren. Können Weibchen ihren Fortpflanzungserfolg erhöhen wenn sie sich mit mehreren Männchen verpaaren? Ja, ein Weibchen kann zwar nicht mehr Junge bekommen, aber sie kann das Risiko eines unfruchtbaren Männchens reduzieren, sie kann Nahrung oder andere Ressourcen von mehreren Männchen bekommen, die ihr auch bei der Jungenaufzucht helfen. Bei manchen Tierarten, vor allem Insekten, sind sogar die Spermien selbst eine wichtige Nahrungsressource, die sich dann auf die Zahl der Nachkommen auswirkt. Nachkommen von mehreren Männchen sind genetisch unterschiedlich, Weibchen streuen damit die Möglichkeit, dass wenigstens einige Junge resistent gegenüber neuen Krankheiten oder Parasiten sind. Weibchen gehen oft mit attraktiveren Männchen fremd und damit sind auch ihre Söhne attraktiver und werden erfolgreicher sein. Auch die genetische Qualität der Paarungspartner kann eine Rolle spielen. Qualitäten wie ein gutes Immunsystem zur Abwehr von Krankheiten und Parasiten können entscheidend bei der Partnerwahl sein. Neue Parasiten entstehen, Viren mutieren mit unglaublicher Geschwindigkeit. Parasiten und Krankheitserreger sind vielleicht sogar eine der bedeutendsten treibenden Kräfte in der Evolution. Warum? W.D. Hamilton entwickelte in den 80 Jahren des letzten Jahrhunderts die Idee, dass Fitnessunterschiede – Unterschiede in der Qualität von Individuen – einer Population über lange Zeiträume aufrecht bleiben können, indem sie sich mit ihren Parasiten interaktiv entwickeln (z. B. HAMILTON & ZUK 1982). Jedes Tier, groß genug, dass man es sieht, hat Parasiten. Parasiten, weil kleiner, vermehren sich auch schneller und haben auch kürzere Generationszyklen.

Von Generation zu Generation vergehen beim Menschen ca. 25 Jahre, bei Bakterien oft nur 20 Minuten. D. h., 100e Generationen von Parasiten können sich an ihren Wirt anpassen bis schließlich der Wirt einmal die Möglichkeit hat, auf die Parasiten zu reagieren. Für Parasiten sind die Wirte ihre Umwelt, an die sie sich anpassen müssen und der Körper des Wirtes beeinflusst das Wohlergehen der Parasiten. Umgekehrt, für

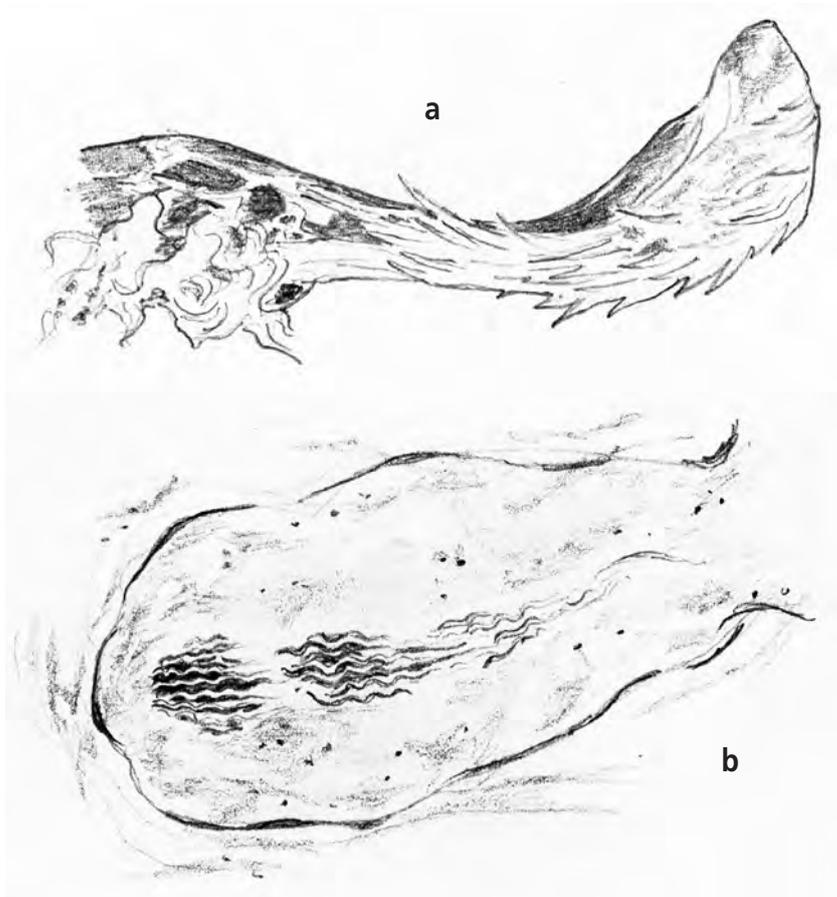


Abb. 3: (a) Spermienspeicher eines Bartmeisenweibchens. Das sind Aussackungen am Übergang zwischen Vagina und Uterus (hier gefüllt mit Spermien) und, (b) Ovarium, Spermathek (Blase über dem Ovarium wird mit Spermien gefüllt) und die verzweigte Anhangsdrüse (nahe der Genitalöffnung) eines Insekts. Skizzen: Christine Hoi.

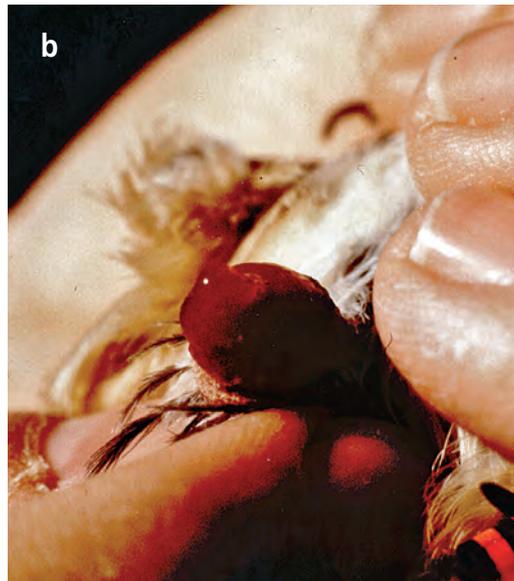
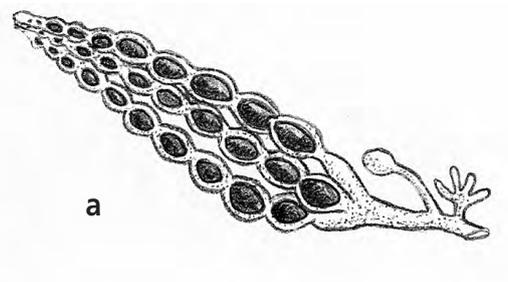


Abb. 4: (a) Genitalien einer männlichen Kleinlibelle. Das Horn dringt in die Spermathek des Weibchens und dient zur Entfernung bereits vorhandener Spermien. (b) Kopulationsorgan eines Bartmeisenmännchens. Skizze: Christine Hoi, Foto: Herbert Hoi.

die großen Tiere (Wirte) sind die Parasiten ein Teil ihrer biologischen Umwelt und ihre Eigenschaften beeinflussen ihre Lebensqualität. Da sich die Parasiten dauernd ändern, sind Gene, die heute vorteilhaft sind um Parasiten abzuwehren, vielleicht morgen schon nutzlos. Dadurch, dass sich Parasiten dauernd verändern können, sich nie alle Wirte auf sie einstellen und es werden daher nie alle Individuen gleich gut sein. Da die Abwehrkräfte zwischen Individuen variieren, haben manche Tiere weniger, andere mehr Probleme mit Krankheitserregern und Parasiten. Hier kommt die Sexuelle Selektion ins Spiel. Die Partnerwahl sollte bei solchen Merkmalen ansetzen, die Indikatoren für Parasitenresistenz und Immunabwehr darstellen (PENN & POTTS 1998). Bei Menschen z. B. ist dieses Organ, das über den Körper verteilt ist, eines der größten und wiegt ca. 2 kg. MHC-Moleküle, Gewebemarker auf allen Körperzellen, stellen sozusagen das immunologische Passbild dar. Mäuse, Ratten und wahrscheinlich auch der Mensch können diese Molekülstruktur riechen und sie spielt auch eine Rolle bei Sympathie, Antipathie und Part-

nerwahl. Ornamente, die dem Weibchen sagen, dass der Träger resistent gegen Bakterien, Viren oder irgendwelche Darmparasiten ist (z. B. MÖLLER & PETRIE 2002). Lange schillernde Federn eines Pfauenmännchens oder der virtuose Gesang des Teichrohrsängers verspricht „Ich hab meine Parasiten und Krankheitserreger besiegt, sonst würde ich nicht so ausschauen (Pfau) und ich nicht so toll singen (Teichrohrsänger).“ „Werde meine Partnerin, dann werden deine Nachkommen meine Eigenschaften erben.“

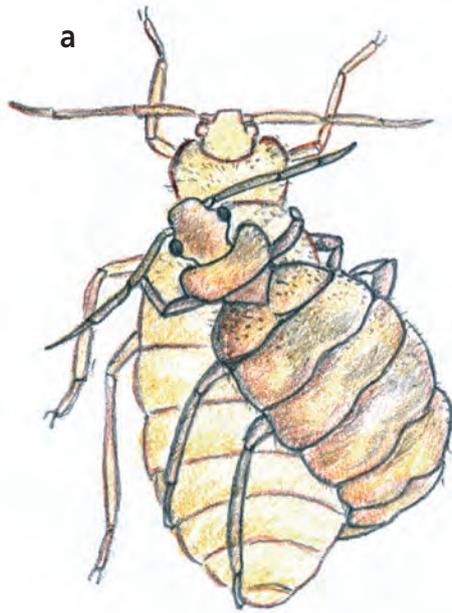


Abb. 5: (a) Bettwanze *Cimex lectularius*. Bettwanzenmännchen befruchten die Weibchen brutal durch die Körperwand. (b) Mehrere Erdkrötenmännchen (*Bufo bufo*) hängen sich bei ihren Paarungsversuchen rücksichtslos auf ein Weibchen. Solche Vergewaltigungen führen sogar zum Tod des Weibchens. Skizze: Christine Hoi, Foto: H. Bellmann.

Zusammenfassung

Bereits Darwin erkannte, dass es neben der „Natürlichen Selektion“ auch noch eine zweite nämlich die „Sexuelle Selektion“ gibt. Die treibende Kraft dahinter ist die Partnerwahl und die Konkurrenz um Paarungspartner. Außergewöhnliche Körpermerkmale wie z. B. das Geweih der Hirsche oder die langen Federn eines Pfauhahns, aber auch rekordverdächtige Verhaltensleistungen, die der Balz dienen, können damit erklärt werden. Erst vor ca. 30 Jahren hat man entdeckt, dass die Prozesse „Sexueller Selektion“ sich nach der Verpaarung fortsetzen. In diesem Zusammenhang werden alle Prozesse, die sich im weiblichen Genitaltrakt abspielen, als „Spermienkonkurrenz“ zusammengefasst. Selektion der Spermien durch Weibchen und Konkurrenzkampf der Spermien im Genitaltrakt der Weibchen sind ein häufiges Phänomen und Anpassungen daran werden im Detail besprochen. Eine große Rolle bei der Partnerwahl spielen Krankheitserreger und Parasiten. Warum gerade Parasiten und als Konsequenz auch das Immunsystem der Wirte so bedeutend bei der „Sexuellen Selektion“ sind wird erläutert.

Literatur

- ANDERSSON M. (1994): Sexual selection. — Princeton, Princeton University Press.
- BIRHEAD T.R. & A.P. MÖLLER (1992): Sperm competition in birds: Evolutionary causes and consequences. — Academic Press, London, San Diego.
- BIRHEAD T.R. & A.P. MÖLLER (1998): Sperm competition and sexual selection. — Academic Press, London, San Diego.
- CATCHPOLE C.K. (1980): Sexual selection and the evolution of complex songs among European warblers of the genus *Acrocephalus*. — *Behaviour* **74**: 149-166.
- CATCHPOLE C.K. (1986): Song repertoires and reproductive success in the Great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* **19**: 439-445.
- DARWIN C. (1871): The descent of man and selection in relation to sex. — London, John Murray.
- GOWATY P.A. (1994): Architects of sperm competition. — *Trends Ecol. Evol.* **9**: 160-162.
- GOWATY P.A. (1996): Battles of the sexes and origins of monogamy. — In: BLACK J.L. (Ed.), Partnerships in Birds, Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford: Oxford University Press: 21-52.
- HAMILTON W.D. & M. ZUK (1982): Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? — *Science* **218**: 384-387.
- HOI H. & M. HOI-LEITNER (1997): An alternative route to coloniality in bearded tits. — *Behav. Ecol.* **8**: 113-119.
- LAMPE H.M. & Y.O. ESPMARK (1994): Song structure reflects male quality in pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. — *Anim. Behav.* **47**: 869-876.
- LAMPE H.M. & G.P. SAETRE (1995): Female pied flycatcher prefer males with larger song repertoires. — *Proc. Roy. Soc. B* **262**: 163-167.
- LIFFIELD J.T., DUNN P.O. & D.F. WESTNEAT (1994): Sexual selection by sperm competition in birds – male-male competition or female choice. — *J. Avian Biol.* **25**: 244-250.
- MÖLLER A.P. & M. PETRIE (2002): Condition dependence, multiple sexual signals, and immunocompetence in peacocks. — *Behav. Ecol.* **13**: 248-253.
- PENN D. & W.K. POTTS (1998): Chemical signals and parasite-mediated sexual selection. — *Trends Ecol. Evol.* **13**: 391-396.
- PETRIE M. & A. WILLIAMS (1993): Peahens lay more eggs for Peacocks with larger trains. — *Proc. Roy. Soc. London B* **251**: 127-131.

- PETRIE M & B. KEMPENAERS (1998): Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and populations. — Trends Ecol. Evol. **13**: 52-58.
- PIKE T.W. & M. PETRIE (2005). Offspring sex ratio is related to paternal train elaboration and yolk corticosterone in peafowl. — Biology Letters **1**: 204-207
- SAX A., HOI H. & T.R. BIRKHEAD (1998): Copulation rate and sperm utilization by female bearded tits *Panurus biarmicus*. — Anim. Behav. **56**: 1199-1204.
- VALERA F., HOI H. & A. KRISTIN (2003): Male shrikes punish unfaithful females. — Behav. Ecol. **14**: 403-408.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Herbert HOI
Konrad Lorenz-Institut für
Verhaltensforschung der
Österreichischen Akademie der Wissenschaften
Savoyenstr. 1a
1160 Wien
Austria
E-Mail: h.hoi@klivv.oeaw.ac.at

Die Parasiten des Menschen aus der Sicht der Koevolution

H. ASPÖCK & J. WALOCHNIK

Abstract: The parasites of humans in the light of co-evolution. — Parasites in the broad sense are all causative agents of infections and infectious diseases, and of infestations and their corresponding diseases: viruses, bacteria, fungi, protozoa, and animals. In medicine, for reasons of tradition, the term parasite refers to any protozoan, helminth and arthropod causing or transmitting infections or infestations. This is an extremely heterogeneous omnium-gatherum of biologically entirely different organisms with a huge variety of host-parasite interrelations.

Co-evolution in the strict sense is the mutual evolutive adaptation of two (usually strongly) interactive species for optimization or even stabilization of the existence of both. Show-horses of co-evolution are – besides the various forms of endosymbiosis – angiosperms and their pollinators on one hand and parasites and their hosts on the other hand. The conditions and strategies of evolution are, however, very different. In the first case an interaction, which is advantageous a priori or at least at a very early stage, becomes improved continuously until such phenomena are developed like the 30 cm long proboscis and the correlative nectary calcars of the flowers involved. In the case of parasites and their hosts it is, however, an armed conflict from the very beginning, which is frequently called an evolutionary armed race. This catchword meets, however, the complexity of the situation, which changes permanently in the course of the evolutionary process, only in part. In the conflict between a parasite (or parasites) and its (their) host(s) not only are strategies of aggression, but also (and even more) those of protection, of essential significance. Both – parasites as well as their hosts – have developed a fantastic variety of protective measures, the parasites have evolved many evasion mechanisms by which they try to escape the unspecific and specific mechanisms of defence (immune system in the broad sense) of the host. After all, optimally, all these strategies lead to a balance in which the parasite may survive and develop in the host without major impairments, may continue its life cycle and may reproduce in the host (or elsewhere) and spread without being hindered (on the contrary: achieving even more effective ways of dissemination), on one hand, and in which the host (in this special case: *Homo sapiens*) is not affected by a reduction of reproduction capacity, on the other hand. (A reduction of life quality, even of life expectancy, due to a parasitic disease is of minor importance – if these events happen after the reproduction period.) Possibly certain mechanisms have been developed in the course of co-evolution of humans and their parasites which have even led to advantages for the host: There is some evidence which supports the hypothesis that allergies on one hand and autoimmune diseases on the other hand, may be reduced due to immune modulation by certain parasites.

There are about 70 species of Protozoa, more than 350 of helminths and several hundreds of arthropods, which may parasitize in or on humans. We are the organism with by far the highest number of parasites. This is due to the fact that this euryoecious and extremely successful species *Homo sapiens* has intruded – directly or indirectly – into almost all ecosystems of this planet, which has led to a more or less close contact with many parasites of other Metazoa. Thus, by far most parasites of humans are the result of more or less incidental encounters. Viewed from the aspect of co-evolution, as a rule (but with exceptions!), these parasites are of no particular interest. However, there remains a surprisingly high number of anthropostenoxene parasites – altogether about 35 species: 12 Protozoa, 17 helminths, and 6 arthropods – which depend on humans thus demonstrating a long co-evolution. Parameters which are of essential importance for an understanding of these evolutive interactions are:

- the bifurcation of Hominini – Panini in Africa about 6-7 mio. years BP,
- the development of the upright gait (probably in close connection with a life of the early hominins at the water)
- herbivory and piscivory of the early hominins and the development of carnivory perhaps 2.5 mio. years BP,
- the loss of pelage and (much later) the invention of clothing,
- the many migrations of hominins and from certain points of view also much younger events, like domestication of animals, development of settlements and of agriculture, which have led to new intensive interactions of zoonotic parasites (*Toxoplasma gondii*, *Toxocara* spp., *Echinococcus granulosus*) and also of anthropostenoxene parasites (e.g. *Plasmodium falciparum*) with humans.

Particularly impressive examples of co-evolution are the *Plasmodium* spp., *Taenia* spp., *Schistosoma* spp., *Echinococcus* spp., and the lice.

Key words: Parasites, Protozoa, helminths, arthropods, evolution, co-evolution, hominisation, herbivory, piscivory, carnivory, upright gait, water-associated parasites, *Plasmodium*, malaria, *Trypanosoma cruzi*, Chagas disease, *Schistosoma*, *Taenia*, *Echinococcus*, *Pediculus*, *Phthirus*, hygiene hypothesis, allergies, autoimmune diseases.

Inhaltsübersicht

Abstract	179
Vorbemerkung	181
1. Parasiten und Parasitismus	181
1.1. Parasitismus: Begriffsbestimmung	181
1.2. Formen des Parasitismus	184
1.3. Parasiten als Ursache von Krankheiten des Menschen	186
1.4. Die Parasiten des Menschen im Überblick	186
2. Koevolution	197
2.1. Formen der Koevolution	197
2.2. Sonderfall Parasitismus	200
3. Formen der Schädigung des Wirts durch Parasiten	201
4. Abwehrstrategien des Menschen gegen Parasiten	205
4.1. Physikalische und chemische Barrieren	206
4.2. Immunabwehr	206
4.2.1. Erkennen eines Erregers	207
4.2.2. Angeborene (= Unspezifische) Immunabwehr	208
4.2.3. Adaptive (= Spezifische) Immunabwehr	209
4.2.3.1. Adaptive Immunabwehr gegen Parasiten: Protozoen	211
4.2.3.2. Adaptive Immunabwehr gegen Parasiten: Helminthen	212
4.2.4. Immundefizienz	213
4.3. „Gezielte Mutationen“	213
5. Strategien der Parasiten gegen die Abwehrstrategien des Wirts	214
5.1. Überwindung der physikalischen und chemischen Barrieren	214
5.2. Befall immunprivilegierter Organe	214
5.3. Intrazelluläre Lebensweise	215
5.4. Überproduktion und Abscheiden von Antigenen	215
5.5. Antigenvariation	216
5.6. Molekulare Maskierung und Molekulare Mimikry	216
5.7. Immunmodulation und Immunsuppression	217
6. Basale Fakten und Hypothesen zur Evolution (und Geschichte) des Menschen aus der Sicht der Medizinischen Parasitologie	217
6.1. Chronologie der Hominisation	217
6.2. Entstehung des aufrechten Ganges	220
6.3. Wandel des Nahrungsspektrums: Herbivorie, Piszivorie und die Entstehung der Karnivorie	225
6.4. Frühe Migrationen der Hominini	226
6.5. Verlust des Haarkleids	227
6.6. Erfindung der Kleidung	228
6.7. Domestikation von Tieren	228
6.8. Die Sesshaftwerdung und die Entwicklung des Ackerbaus	229
6.9. Migrationen des <i>Homo sapiens</i>	229
7. Spezielle Phänomene der Koevolution des Menschen und seiner Parasiten	231
7.1. Überblick	231
7.2. Malaria	236
7.3. Bandwürmer der Gattung <i>Taenia</i>	239
7.4. <i>Echinococcus</i> -Arten	241
7.5. Läuse	245
7.6. Parasiten und Allergien und Autoimmunerkrankungen	245
8. Zusammenfassung	248
9. Dank	249
10. Zitierte und weiterführende Literatur	250

Vorbemerkung

Parasitismus und Koevolution sind Phänomene, die durch einen so hohen Grad an komplexem Zusammenwirken auf allen Ebenen – auf jener der Zelle, der Organe und letztlich der ganzen Organismen – und durch so verblüffende Meisterleistungen der Evolution geprägt sind, dass man bei der Erläuterung Mühe hat, sich einer Sprache zu befleißigen, die frei von unzulässigen Finalsätzen, Kausalsätzen und von der Verwendung von teleologisch gefärbten Begriffen und anthropomorphen Ausdrucksweisen ist, sondern *sine ira et studio* sachlich und nüchtern über Fakten zu berichten, allenfalls Hypothesen zu entwickeln.

Wir beide sind – unseren unterschiedlichen Lebensaltern entsprechend zwar unterschiedlich lang, aber jedenfalls intensiv – in der universitären Lehre für die Studierenden der Medizin einerseits und der Biologie andererseits ebenso wie als Vortragende nicht nur bei Kongressen, sondern auch in der ärztlichen Fortbildung tätig. Wir wissen daher um den enormen didaktischen Wert einer lebendigen Sprache, die sich auch Anthropomorphismen und einprägsame bildhafte Vergleiche erlaubt. Darauf wollen wir nicht verzichten, wenn es darum geht, irgendein erstaunliches Phänomen plakativ darzustellen.

Um aber jeglichen Verdacht kategorisch auszuschließen, wollen wir in aller Deutlichkeit festhalten, dass wir beide blüten- und astreine Vertreter der Synthetischen Evolutionstheorie sind.

1. Parasiten und Parasitismus

1.1. Parasitismus: Begriffsbestimmung

In der Biologie versteht man unter Parasiten Organismen, die anderen Organismen – salopp gesagt – irgendetwas wegnehmen („rauben“), ohne sie dabei zu töten. Der Akt des Parasitismus ist vielmehr an das Leben des Beraubten, den man treffend als Wirt bezeichnet, gebunden. In den meisten Fällen raubt der Parasit dem Wirt etwas, das er selbst als Nahrungsenergie verwendet. Ein Bandwurm z.B., der im Darm seines Wirts lebt, entzieht ihm Darminhalt, den er selbst, der Parasit, als Nahrung verwendet; eine Stechmücke, die an einem Menschen Blut saugt, holt sich Nahrung. In beiden Fällen kann der Wirt das Geraubte leicht abgeben, ohne dass er wirklichen Schaden nimmt – solange sich die Zahl der Parasiten in Grenzen hält.

Man kann also definieren „Parasitismus ist Leben oder Vermehrung durch Energieraub in oder an einem anderen lebenden Organismus, dem Wirt“. Das entspricht etwa und doch nicht ganz der alten Definition: „Ein Parasit ist ein Organismus, der ganz oder teilweise,

Infektion und Infestation

Kriterien der Infektion:

- Der Erreger dringt in den Wirt ein (Invasion); diese Invasion kann ein Hohlorgan (z.B. den Darm), ein Gefäßsystem (Blut- oder Lymphgefäßsystem), ein Gewebe oder eine Zelle betreffen
- Der Erreger vermehrt sich in seinem Wirt
- Das Immunsystem des Wirts reagiert auf diesen Erreger

Erreger von Infektionen: Alle Viren, die meisten Bakterien, alle Protozoen, aber nur wenige Helminthen (z.B. *Strongyloides*, *Echinococcus*) und wenige parasitische Arthropoden. Die Vermehrung von Infektionserregern wird in der Regel nach unterschiedlich langer Zeit durch die Wirkung des Immunsystems zum Stillstand gebracht. Bei Beeinträchtigung des Immunsystems können sich manche beim Immungesunden harmlose Erreger schrankenlos vermehren und zu einer lebensbedrohlichen Gefahr werden (Beispiel: *Toxoplasma gondii* beim AIDS-Patienten).

Kriterien der Infestation (deutsch: Befall):

- Mindestens eines der Kriterien der Infektion trifft nicht zu

Erreger von Infestationen: Fast alle Helminthen und parasitischen Arthropoden (alle Ektoparasiten). Die meisten Helminthen und Arthropoden vermehren sich nicht im oder am Menschen, daher wird auch der medizinische Stellenwert durch eine Immunsuppression nicht (oder jedenfalls nicht wesentlich) verändert; Beispiel: Ein Spulwurm-Befall läuft beim AIDS-Patienten nicht anders ab als bei einem Menschen mit intaktem Immunsystem. Manche Ektoparasiten (Läuse) vermehren sich zwar am Menschen, dringen aber nicht ein.

Infektion ist keinesfalls identisch mit Infektionskrankheit, und auch viele Infestationen führen nicht zu einer Erkrankung. Jeder, der diesen Satz liest, ist mit irgendwelchen Erregern infiziert (z.B. mit Herpes-Viren oder mit *Toxoplasma gondii*), aber die meisten haben zu diesem Zeitpunkt keine Infektionskrankheit.

1

Erreger von Infektionen und Infestationen des Menschen

- Prionen [Kasten 3]: Proteine ohne Nukleinsäuren
- Viroide [Kasten 4]: „Nackte“ Nukleinsäuren
- Viren [Kasten 4]: Von Proteinen umschlossene DNS oder RNS
- Bakterien [Kasten 5]: Prokaryote (primär) mit Zellwand
- Pilze [Kasten 6]: Eukaryote mit Zellwand
- Protozoen [Kasten 7]: Eukaryote Einzeller ohne Zellwand
- Helminthen [Kasten 8]: Eingeweidewürmer
- Parasitische Arthropoden [Kasten 9]: Gliederfüßer
- Andere Metazoen, z.B. Hirudinea (Blutegel)

2

dauernd oder zeitweise, auf Kosten eines anderen lebenden Organismus, den man als Wirt bezeichnet, existiert“.

Es muss grundsätzlich im Interesse des Parasiten liegen, seinen Wirt nicht (zumindest nicht zu früh) zu töten, weil er sich damit seiner Lebensgrundlage beraubt. Das unterscheidet ihn von Räubern (Prädatoren), die ein Beutetier (oder eine Beutepflanze) töten, teilweise oder zur Gänze auffressen und sich dies auch leisten können, weil die Populationsdichten der Beuteorganismen groß genug sind und weil ihr Leben ja nicht von der Assoziation mit einem anderen lebenden Organismus abhängt. Räuber sind in der Regel freilebende Organismen.

Parasitismus ist eine überaus verbreitete Lebensform. Man schätzt, dass jedenfalls mehr als die Hälfte aller Organismen-Arten Parasiten sind. Alle größeren systematischen Taxa – von den Bakterien über die Protisten bis zu den Wirbeltieren – haben parasitische Formen hervorgebracht haben und jede Organismen-Spezies kann irgendeinen, meist mehrere, Parasiten beherbergen.

Parasiten im weiten Sinn sind natürlich alle Organismen, die auf Kosten eines anderen lebenden Organismus

Erreger von Infektionen und Infestationen des Menschen

Prionen (Proteine ohne Nukleinsäuren)

= Proteine ohne DNS oder RNS. Streng genommen, entsprechen sie nicht den Kriterien einer Infektion (siehe Kasten 1), da sie nicht eine Vermehrung i. e. S., sondern nur eine Anhäufung des Erregers der Krankheit induzieren, indem – quasi in einem Dominoeffekt – ein normales und regelmäßig exprimiertes Protein (= Prionprotein = PrP^C) strukturell so verändert wird, dass es nicht mehr abgebaut werden kann. Dieses veränderte Protein ist das Prion (PrP^{Sc}); wenn es mit normalem Protein in Kontakt kommt, transformiert es dieses zu einem Prion, daraus ergibt sich eine Kettenreaktion. Das normale Prion-Protein tritt als Membran-Protein in den verschiedenen Zellen des Körpers in unterschiedlichem Ausmaß auf, besonders gehäuft in Zellen des Zentralnervensystems. Im gesunden Organismus wird das Prion-Protein zwar dauernd synthetisiert, aber ebenso dauernd auch wieder abgebaut, so dass es stets nur in einer mehr oder weniger konstanten Menge vorliegt. Die kontinuierliche Anhäufung von PrP^{Sc} führt zur Entstehung der Krankheit und nach zumeist jahrelanger Inkubationszeit zur klinischen Manifestation; sie betrifft stets das Zentralnervensystems, indem das sich in den Zellen anhäufende Protein

diese zerstört und damit letztlich zur Bildung von „Löchern“ im Gewebe führt (spongiformes = schwammartiges Aussehen).

Prionen können nicht nur von Individuum zu Individuum einer Art, sondern auch über Spezies-Grenzen hinweg übertragen werden (Beispiel: BSE). Außerdem können Prionen nicht nur durch Transmission, sondern auch durch eine genetisch veränderte, also vererbare, auf dem Chromosom 20 lokalisierte Information entstehen, und schließlich kann es auch durch spontane (somatische) Mutationen des das Prionprotein kodierenden Gens auf dem Chromosom 20 in Zellen des ZNS zur Entstehung von Prionen kommen. Dieses Phänomen – Entstehung ein- und derselben Krankheit durch Übertragung oder genetisch bedingt – ist in dieser Form in der gesamten Biologie und Medizin einmalig.

Die durch Prionen hervorgerufenen Erkrankungen werden auch als Transmissible, spongiforme Enzephalopathien (TSE) bezeichnet. Beispiele: Creutzfeld-Jakob-Krankheit, Kuru, Familiäre fatale Insomnie, Bovine spongiforme Enzephalopathie (BSE) = „Rinderwahnsinn“.

3

Viroide („Nackte“ Nukleinsäuren)

Viroide unterscheiden sich von Viren dadurch, dass ihre Nukleinsäure – es handelt sich um zirkulär geschlossene RNA – nicht von einem Kapsid eingeschlossen ist, sondern frei in der befallenen Zelle liegt. Zahlreiche Krankheiten von Pflanzen werden durch Viroide ausgelöst. Beim Menschen gibt es – soweit bisher bekannt – keine wirklichen Viroide, allenfalls

nur einen Erreger, der Viroiden zumindest ähnlich ist. Es handelt sich dabei um das Hepatitis-D-Virus (= HDV = Delta-Agens), das selbst über zu wenig genetische Information verfügt, um ein Kapsid zu bilden, ja mehr noch, das allein nicht existieren kann, sondern auf eine Assoziation mit dem Hepatitis-B-Virus angewiesen ist, dessen Genom das HDV-Kapsid kodiert.

Viren (Von Proteinen umschlossene DNS oder RNS)

= DNA oder RNA, umgeben von einem Kapsid, das in komplizierter Struktur aus Proteinen zusammengesetzt ist; manche Viren verfügen zudem über eine Hülle, die vor allem aus Elementen der Zellmembran der Wirtszelle besteht.

Viren sind keine Lebewesen, weil ihnen wesentliche Merkmale lebender Organismen fehlen. Sie besitzen keinen eigenen Stoffwechsel, sie verfügen nicht über die Fähigkeit der Eigenbewegung, und sie können sich nicht selbst vermehren, sondern werden durch die Wirtszelle vermehrt. Sie besitzen jedoch genetische Information einschließlich der Fähigkeit zur Mutation und damit gewichtige Kriterien des Lebens. Manche Viren können sogar vorübergehend – für lange Zeit oder dauernd – in das Genom ihres Wirts eingebaut werden. Viren stammen (zum Teil als „wild gewordene Gene“) von Lebewesen ab; vermutlich kennt man bisher etwa 5.000 Viren (von denen nur ein Bruchteil als Erreger von Infektionen des Menschen bekannt ist), möglicherweise gibt es aber eine halbe Million „Virus-Arten“ (GROOMBRIDGE 1992) oder noch mehr, wie man aus Entdeckungen der jüngsten Zeit (z.B. in marinen Organismen) extrapolieren kann. Viren

erfüllen alle Kriterien einer Infektion. Viele sind Erreger bekannter, z.T. schwerer und häufig lebensbedrohlicher Erkrankungen; Beispiele: Krankheiten durch DNA-Viren: Windpocken, Gürtelrose, Herpes simplex, Adenovirusinfektionen, virusbedingte Warzen und Papillome, Zervix-Karzinom, Hepatitis B.

Krankheiten durch RNA-Viren: Poliomyelitis, Coxsackie-Infektionen, Hepatitis A, Rhinovirus-Infektionen (Schnupfen), Hepatitis E, Röteln, Dengue, Gelbfieber, Japanische Enzephalitis, West-Nile-Fieber, Frühsommer-Meningoenzephalitis, Hepatitis C, AIDS, Influenza, Tollwut, Ebola.

Viele Viruskrankheiten werden durch Erreger hervorgerufen, die durch parasitische Arthropoden (in denen sie sich ebenfalls vermehren) beim Blutsaugen übertragen werden. Diese – systematisch zum Teil voneinander weit entfernt stehenden Viren – bezeichnet man mit einem Sammelbegriff als „Arboviren“ (= ARthropode-BORne Viruses); die wichtigsten Überträger sind einerseits Zecken (z.B. FSME, CCHF), andererseits Stechmücken (z.B. Gelbfieber, Dengue, mehrere, sehr verschiedene Enzephalitis-erregende Arboviren) sowie Sandmücken.

4

Bakterien (Prokaryote (primär) mit Zellwand)

sind prokaryote Organismen. Ihre genetische Information ist in einem frei im Zytoplasma liegenden, ringförmig geschlossenen DNA-Faden mit einer Länge von ca. 1 mm (und oft vielen zusätzlichen kleinen, ebenfalls ringförmig geschlossenen Elementen im Zytoplasma, den Plasmiden) lokalisiert. Prokaryote haben keinen Zellkern, keine Mitochondrien oder Plastiden, kein endoplasmatisches Reticulum, keinen Golgi-Apparat, keine Lysosomen, und ihre Ribosomen unterscheiden sich von jenen der Eukaryoten durch Größe und Struktur. Auch eine Meiose gibt es bei Bakterien selbstverständlich nicht. Die meisten Bakterien haben eine Größe von rund 1 µm (0,5-2 µm), die kleinsten (z.B. Rickettsien) sind ca. 0,2 µm, die größten mehrere µm. Der größere Teil der Bakterien besitzt über ihrer Zellmembran (= zytoplasmatische Membran = „unit membrane“), die das Zytoplasma nach außen begrenzt und die grundsätzlich allen Lebewesen eigen ist, eine Zellwand, der ein Murein-Skelett zugrunde liegt und durch die die Zelle eine rigide Form (z.B. Stäbchen, Kokken...) erhält. Einige Gruppen der Bakterien haben offenbar im Verlauf der Evolution die Zellwand verloren und zeigen auch andere Reduktionen. Beispiel: Mykoplasmen.

Bakterien vermehren sich in der Regel durch einfache Teilung, doch sind verschiedene parasexuelle Vorgänge mit verschiedenen Mechanismen des Gentransfers bekannt.

Zahlreiche Krankheiten von hohem medizinischen Stellenwert werden von Bakterien hervorgerufen: Syphilis, Lyme-Borreliose, Rückfallfieber, Leptospirose, Legionärskrankheit, Gonorrhöe, Bruzellose, Keuchhusten, Tularämie, Typhus, Paratyphus, bakterielle Ruhr, Pest, Cholera, Fleckfieber, Trachom, Ornithose, Scharlach, Milzbrand, Wundstarrkrampf (Tetanus), Gasbrand, Listeriose, Diphtherie, Tuberkulose, Lepra...

Erkrankungen durch Bakterien zeigen in der Regel alle klassischen Kriterien der Infektion. Einige wenige durch Bakterien hervorgerufene Krankheiten werden jedoch durch Intoxikationen bedingt. Beispiel: Botulismus. Bisher sind etwa 4.000 Bakterien-Spezies beschrieben (von denen nur ein paar 100 erwiesenermaßen humanmedizinische Relevanz besitzen). Insgesamt gibt es möglicherweise 3 Millionen Bakterien-„Spezies“ (GROOMBRIDGE 1992). (Der Begriff „Spezies“ ist bei prokaryoten Organismen – und mutatis mutandis übrigens ebenso bei Eukaryoten ohne sexuelle Vermehrung und ohne Meiose – nur mit Einschränkungen und mit dem Wissen, dass man eigentlich andere Begriffe dafür braucht, zu verwenden!) Einige bakterielle Krankheiten des Menschen (darunter so bedeutsame wie Fleckfieber und Pest) werden durch parasitische Arthropoden beim Blutsaugen übertragen. Als Vektoren fungieren vor allem Zecken (Rickettsiosen, Borreliosen u. a.), Läuse (Fleckfieber, Rückfallfieber) und Flöhe (Pest).

5

Erreger von Infektionen und Infestationen des Menschen

Pilze (Eukaryote mit Zellwand)

Pilze sind eukaryote, ein- oder vielzellige Organismen mit einer Zellwand, die bei den meisten Gruppen aus Chitin besteht. Sie sind hochorganisiert und besitzen alle Organellen eukaryoter Zellen – mit Ausnahme der Plastiden. Daher sind sie nicht zur Fotosynthese befähigt, sondern heterotroph. Pilze vermehren sich sexuell durch Ausbildung von Gameten, die zu einer Zygote verschmelzen (was eine Meiose erfordert) oder asexuell durch Sprossung. Durch Teilung entstehen lange fadenartige Gebilde, sogenannte Myzelien, die im Extremfall (im Waldboden) mehrere Kilometer Länge erreichen können. Damit stellen die Pilze die längsten Organismen der Erde überhaupt dar. Die kleinsten Pilze sind einzellig und überschreiten 1 µm nur geringfügig.

Die weitaus meisten Pilze sind medizinisch ohne jede Bedeutung, manche dienen als Nahrung, andere sind giftig, manche stellen die Lieferanten

von Antibiotika dar. Insgesamt sind bisher etwa 70.000 Pilz-Arten beschrieben, man schätzt jedoch die Gesamtzahl der tatsächlich existierenden Spezies auf mehr als eine Million (GROOMBRIDGE 1992), nur wenige Arten haben als Erreger von Krankheiten Bedeutung.

Ein großer Teil der Krankheiten durch Pilze betrifft die Haut (Dermatomykosen), wenige sind in inneren Organen lokalisiert und rufen teils harmlose Infektionen (z.B. *Candida* in der Vagina), teils aber lebensbedrohliche Krankheiten durch systemische und (besonders bei AIDS-Patienten) oft auch generalisierte Infektionen hervor.

Einige heute als Pilze erkannte Organismen, die beim Menschen Krankheiten hervorrufen, hat man früher den Protozoen zugeordnet (Mikrosporidien, *Pneumocystis jiroveci*, vielleicht auch *Blastocystis hominis*); sie werden nach wie vor von der Parasitologie „betreut“.

6

Protozoen

„Protozoen“ ist ein Kollektivname für ein polyphyletisches Sammelsurium sehr unterschiedlich organisierter einzelliger, zellwandloser Eukaryoten. Die Zellmembran der Trophozoiten – das sind die durch Bewegung, Nahrungsaufnahme und Bewegung ausgezeichneten Stadien – weisen nach außen hin zwar häufig eine unterschiedlich dicke Glykokalyx mit Lipiden, Lipoproteinen, Polysacchariden u.a. Substanzen verschiedener Funktionen auf, eine Zellwand (wie sie in unterschiedlicher Ausbildung Bakterien, Pilzen und Pflanzen eigen ist) besitzen sie jedoch nicht; lediglich die äußere, starre Begrenzung der Zysten und anderer Dauerformen, die an das Überleben unter Stress-Bedingungen (besonders im Freien) adaptiert sind, kann zu Recht als Wand bezeichnet werden.

Bisher sind über 100.000 rezente Protozoen beschrieben worden, von denen ca. 14.000 parasitisch leben (HAUSMANN et al. 2003). Die Schätzungen

über die Gesamtzahl der Protozoen gehen bis 20 Millionen (!) (LEVINE 1987).

Ungefähr 70 Protozoen-Arten (einschließlich der im Kasten 6 erwähnten Organismen, die heute als Pilze „entlarvt“ sind) kommen beim Menschen vor, etwa die Hälfte davon hat als Krankheitserreger Bedeutung. Manche von ihnen sind intrazelluläre Parasiten (z.B. Leishmanien, Plasmodien, Toxoplasmen), andere leben extrazellulär (z.B. *Trichomonas*, *Trypanosoma brucei gambiense*, *Entamoeba*, *Balantidium*). Die kleinsten beim Menschen parasitierenden Protozoen sind nur wenig größer als 1 µm, die größten mehr als 150 µm.

Beispiele für Krankheiten durch Protozoen: Giardiose, Amöben-Ruhr und extraintestinale Amöbose, Trichomonose, Leishmaniosen, Schlafkrankheit, Morbus Chagas, Toxoplasmose, Malaria, Balantidien-Ruhr.

7

Helminthen

Helminthen (deutsch: Eingeweidewürmer) ist ein ausschließlich funktionell-ökologischer Begriff für alle jene wirbellosen Metazoen – ausgenommen Arthropoden –, die als Endoparasiten in anderen Metazoen, insbesondere in Wirbeltieren, leben. In den Helminthen sind daher die endoparasitischen Arten so unterschiedlicher Gruppen wie der Trematoda (Saugwürmer), Cestoda (Bandwürmer), Nematoda (Fadenwürmer) und Acanthocephala (Kratzer) und allenfalls noch anderer Taxa vereinigt. Trematoden, Zestoden und Acanthozephalen umfassen ausschließlich parasitische Formen, die weitaus meisten Nematoden sind hingegen freilebend. Man kennt bisher etwa 8.000 Trematoden, etwa 5.000 Zestoden und etwa 500 Acanthozephalen-Arten, jedoch ca. 15.000 Nematoden-Arten. Vor allem von den Nematoden ist noch ein großer Teil unentdeckt, man schätzt die Gesamtzahl der rezenten Spezies auf mindestens 50.000, möglicherweise eine halbe Million.

Beim Menschen hat man bisher ca. 120 Trematoden-, ca. 60 Zestoden-, ca. 140 Nematoden- und 7 Acanthozephalen-Arten sowie einige wenige Spezies aus anderen Gruppen, die eher durch Zufall in den Darmtrakt gelangt und als Pseudoparasiten wieder ausgeschieden worden sind, gefunden. Insgesamt hat man beim Menschen bisher etwa 350 Helminthen nachgewiesen. Allerdings werden mehr als 99% aller Helminthosen insgesamt durch weniger als 30 Arten und mehr als 90% durch 15 Spezies hervorgerufen.

Die beim Menschen vorkommenden Helminthen sind entsprechend ihrer systematischen Heterogenität morphologisch und anatomisch außerordentlich verschieden, die kleinsten sind kleiner als 1 mm (Larven) oder wenige Millimeter (z.B. *Echinococcus*-Arten), die längsten sind über 10 m lang, in Ausnahmefällen sogar bis nahe 15 m (Fischbandwurm), die dicksten Helminthen (bis über 10 mm) des Menschen sind der Spulwurm und der seltene Nierenwurm; sie sind gut bleistift dick.

8

Parasitische Arthropoden

Die Arthropoden (Gliederfüßer) stellen ein gut begründetes Monophylum dar, das u.a. die Crustacea (Krebstiere), die Chelicerata (zu denen z.B. die Skorpione, Spinnen und Milben gehören), die Myriapoden (Tausendfüßer) und die Insekten umfasst. In früheren Systemen bildeten die Arthropoden mit den Annelida (Ringelwürmer) den Stamm der Articulata (Gliedertiere). Molekularbiologische Untersuchungen haben indes ergeben, dass die Arthropoden die Schwestergruppen der Nematoden sind; sie bilden mit diesen das Superphylum Ecdysozoa.

Mit weitaus mehr als 1 Million beschriebener Arten stellen die Arthropoden die mit Abstand artenreichste Tiergruppe dar. Nach vielen realistischen Schätzungen ist erst etwa 1/10 aller Arthropoden entdeckt und be-

schrieben; die tatsächliche Zahl rezenter Spezies liegt vermutlich bei etwa 10 Millionen, manche (allerdings nicht gut und überzeugend fundierte) Schätzungen gehen von 100 Millionen rezenten Arthropoden-Arten aus. Arthropoden sind unter mehreren Aspekten, nicht nur als Parasiten, medizinisch von Bedeutung, insgesamt sind es einige tausend Arten, die in irgendeiner Weise die Gesundheit des Menschen betreffen können. Die durch Parasitismus unmittelbar hervorgerufenen Erkrankungen (z.B. Krätze oder Myiasis) sind eine verschwindend geringe Minderheit im Vergleich mit jenen Krankheiten, deren Erreger von Arthropoden übertragen werden: Frühsommer-Meningoenzephalitis, Gelbfieber, Fleckfieber, Rückfallfieber, Schlafkrankheit, Malaria, Filariosen u.v.a.

9

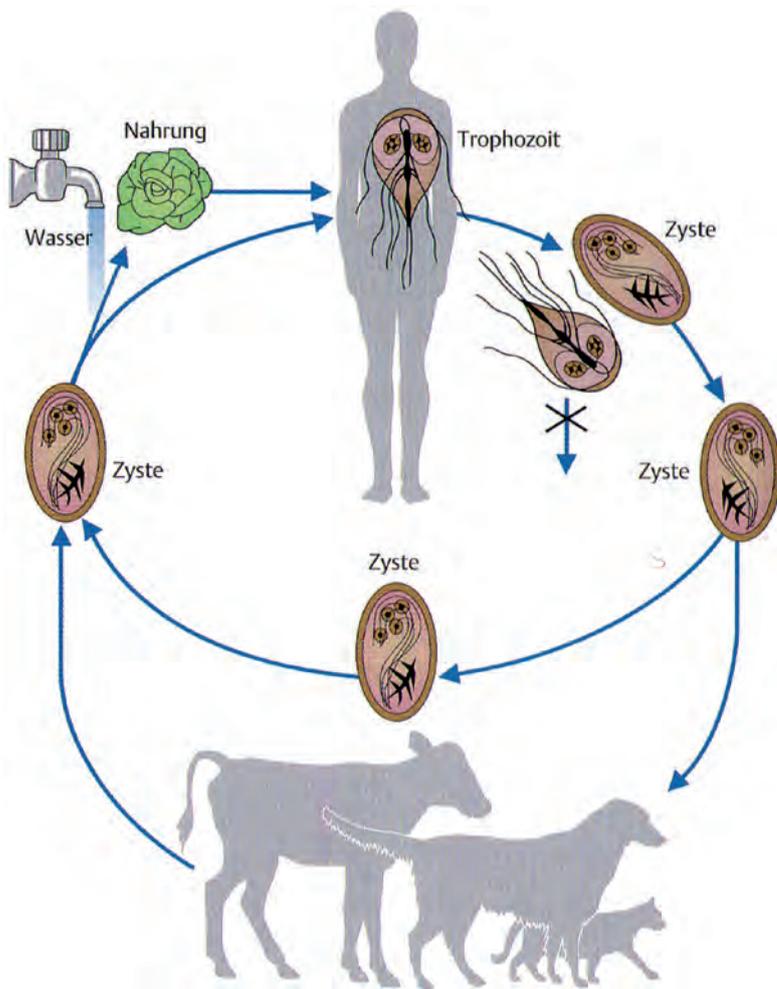


Abb. 1: Entwicklungszyklus von *Giardia intestinalis*. – Die vegetativen Formen (Trophozoiten) leben epizellulär im oberen Dünndarm (Duodenum) und können zu schweren Durchfällen führen. Ausgeschiedene Trophozoiten gehen zugrunde, hingegen sind die mit dem Stuhl ausgeschiedenen Zysten sehr widerstandsfähig und können, vorwiegend auf dem Weg über Wasser oder Nahrung, den Menschen infizieren. Manche Stämme scheinen auf den Menschen beschränkt zu sein, andere vermehren sich auch in Tieren. *G. intestinalis* ist ein Beispiel für einen monoxenen (Kasten 12) Parasiten mit (zumindest bei manchen Stämmen) ausgeprägter Anthroponoxenie. Aus ECKERT & DEPLAZES 2005, mit freundlicher Genehmigung des Georg Thieme Verlags.

existieren. Daher sind auch alle Viren Parasiten. Ebenso sind definitionsgemäß alle jene Bakterien, die in oder an anderen Organismen leben – zumindest in dieser Zeit – Parasiten, und dies gilt natürlich auch für alle anderen Erreger von Infektionen oder Infestationen (Kasten 1-9).

1.2. Formen des Parasitismus

Geraubte Energie muss also nicht notwendigerweise Nahrung sein: Viren sind keine Lebewesen und nehmen auch keine Nahrung auf, sie haben auch keinen Stoffwechsel, aber sie vermehren sich, richtiger: sie werden vermehrt; sie „zwingen“ nämlich die Zelle, in die sie eindringen, einen Teil ihrer Energie zur Vermehrung des Virus abzuzweigen. Das kann so maßvoll geschehen, dass die Zelle selbst trotzdem (allenfalls weniger lange)

überlebt, es kann aber – oft genug geschieht es – bald zum Zelltod kommen, und wenn dieses Schicksal vielen Zellen zustößt, dann kommt das Leben des Wirts in Gefahr. Dieses Beispiel zeigt sehr deutlich, dass es verschiedene Arten, Grade, Stufen von Parasitismus gibt – von solchen, die für den Wirt geradezu bedeutungslos sind, die er fast nicht registriert, bis zu solchen, die ihn in Lebensgefahr bringen.

Außer dieser in der Natur dominierenden Form, durch Energie- und besonders Nahrungsraub zu parasitieren, gibt es zahlreiche andere Formen: Raumparasitismus (der Parasit benützt Teile des Körpers des Wirts als Aufenthaltsort); Raubparasitismus (der Parasit „hängt“ sich an einen Räuber „an“ und zweigt von dessen Beute für sich etwas ab), Brutparasitismus (der Parasit nützt das Brutpflegeverhalten des Wirts für sich selbst; Beispiel: Kuckuck); Nestparasitismus (der Parasit benützt das Nest des Wirts für sich selbst, dabei gibt es solche, bei denen nur der Schutz des Milieus und allenfalls Abfälle, z.B. Exkremente des Wirts, genützt werden bis zu solchen, bei denen der Wirt sogar einen Teil seiner Nachkommenschaft dem Parasiten „opfert“, um selbst von diesem irgendeinen Vorteil, z.B. in Form irgendwelcher Sekrete des Parasiten, die der Wirt aufnimmt, zu gewinnen). Diese wenigen Beispiele, die nur einen winzigen Teil der vielen Facetten des Phänomens zeigen, lassen unschwer erkennen, dass es Parasitismus in zahllosen Ausprägungen gibt und dass alle Abstufungen von einem einseitigen und mit akuter Gefahr für den Wirt gekoppelten Vorteil für den Parasiten bis zu einem wechselseitigen Nutzen existieren können. Das kann so weit gehen, dass die von den beiden Beteiligten – Parasit und Wirt – durch das Zusammenleben erzielten Vorteile einen Grad erreichen, der für beide lebensnotwendig ist. Dies nennt man Symbiose.

Beim Menschen gibt es zwar keinen Organismus, der mit ihm eine Symbiose eingegangen ist (wenn man von den Endosymbionten absieht), jedoch Formen des Parasitismus, bei denen der Wirt, also der Mensch, gewisse Vorteile bezieht. Man bezeichnet diese Form des Parasitismus als Mutualismus. Manche Bakterien, die in unserem Darm leben und ihren Energie- und Nahrungsbedarf aus dem Darminhalt decken, dabei aber Vitamine produzieren, die wir immerhin verwenden können, oder die Zellulase (ein Enzym, mit dem man Holz „verdauen“ kann) abgeben, sind Beispiele für solche Parasiten. All dies hält sich indes in so bescheidenem Rahmen, dass es für uns letztlich keine wirkliche Bedeutung hat. Denn unser Vitaminbedarf ist viel zu groß und viel zu komplex, als dass Darmbakterien einen wesentlichen Anteil decken könnten (abgesehen davon, dass diese Darmbakterien die Vitamine in einem Abschnitt des Darms produzieren, in dem die Resorptionsfähigkeit ge-

ring ist), und Zellulase brauchen wir eigentlich nicht, weil wir uns schließlich nicht von Holz ernähren und weil es bedeutungslos ist, ob der verholzte Teil irgendeiner Pflanze, die wir als Gemüse aufgenommen haben, verdaut wird oder uns per vias naturales wieder mehr oder weniger unverdaut verlässt.

Eine Gruppe von Parasiten lebt quasi nur von dem für uns Unbrauchbaren oder nährt sich „bescheiden“ ausschließlich von dem, was wir ohne die geringste Beeinträchtigung abgeben können. Dieses Phänomen nennt man Kommensalismus. (Eigentlich ist dies die lateinische Form des Wortes Parasitismus, aber sie hat eine etwas andere Bedeutung.) Manche Protozoen des Darmtrakts (apathogene Amöben und Parabasalea) zählen zu dieser Gruppe, und obwohl sie völlig harmlos sind, muss man sie als Parasitologie dennoch kennen, um sie nicht mit anderen morphologisch ähnlichen, aber als Krankheitserreger auftretenden und daher gefährlichen Mikroorganismen zu verwechseln.

Jene Parasiten, die ihrem Wirt, z.B. eben dem Menschen, nur gerade so viel „wegnehmen“, wie er ertragen kann, und dabei nicht Stoffwechselprodukte abgeben, die ihm gefährlich werden können, oder ihn auf irgendeine andere Weise gefährlich schädigen, sind letztlich die erfolgreichsten. Wir bezeichnen diese Form als „balancierten Parasitismus“. Der Parasit „vergreift sich“ an seinem Wirt nicht so, dass er sich seinen eigenen Ast absägt. Wenn ein Parasit seinen Wirt umbringt, macht er ihn zu seinem eigenen Grab, denn die überwältigende Mehrzahl aller Parasiten kann nur den lebenden Wirt gebrauchen, der tote Wirt ist für sie nutzlos.

So ein „balancierter Parasitismus“ ist zumeist – nicht immer – das Ergebnis einer langen Evolution eines (manchmal sogar gegenseitigen) Anpassungsprozesses, also einer Koevolution, wodurch schließlich gewährleistet wird, dass der Parasit lange – oft Jahre und Jahrzehnte – ungestört parasitieren kann, weil er Maß hält. Man kann nicht umhin, Vergleiche mit manchen oft praktizierten Strategien in der menschlichen Gesellschaft zu ziehen.

Nicht wenige Parasiten haben es (noch) nicht geschafft, sich mit ihrem Wirt zu arrangieren (oder haben es wieder verlernt) – sie fügen dem Wirt jedenfalls solchen Schaden zu, dass er ernstlich erkrankt (und dabei als Energiequelle für den Parasiten an Leistungsfähigkeit einbüßt) oder sogar zugrunde geht. Diese Form wird als „pathologischer Parasitismus“ bezeichnet. Leider gibt es eine ansehnliche Zahl von Parasiten des Menschen, die dieser Kategorie angehören – neben zahlreichen Viren und Bakterien auch eine beachtliche Liste von Protozoen und sogar Helminthen: *Plasmodium falciparum* (der Erreger der Malaria tropica), *Entamoeba histolytica* (der

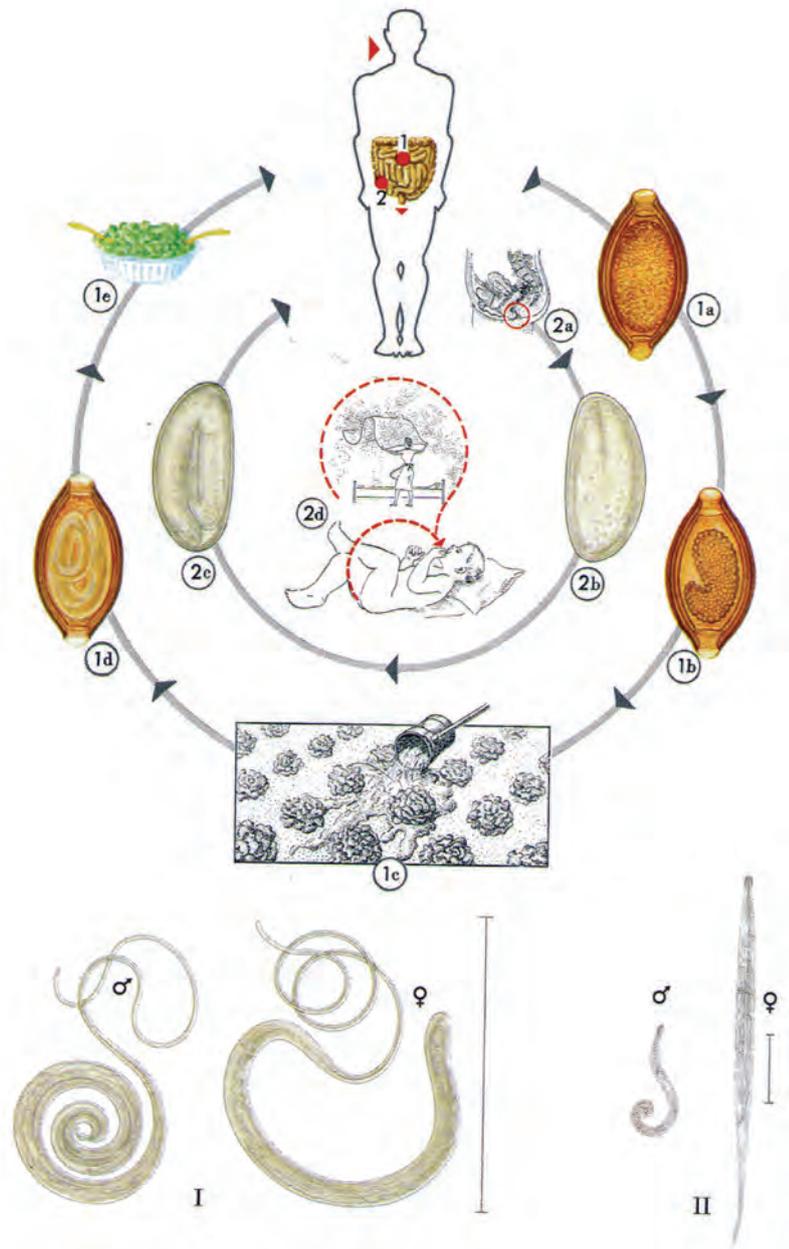


Abb. 2: Zyklen von *Trichuris trichiura* (Peitschenwurm) (außen) und von *Enterobius vermicularis* (Madenwurm) (innen). – *Trichuris trichiura*: Der Mensch fungiert als Endwirt, die geschlechtsreifen Peitschenwürmer (I) leben im Dickdarm (1). Die nicht embryonierten Eier (1a) gelangen mit den Fäzes nach außen, innerhalb von einigen Tagen bis wenigen Wochen (je nach Temperatur) entwickeln sich die invasionstüchtigen Larven (1b, 1d), die, wenn sie oral (z.B. mit gedüngtem Salat, 1c, 1e) aufgenommen werden, zur Infestation des Menschen führen. *Enterobius vermicularis*: Auch bei diesem Parasiten fungiert der Mensch als (einziger) Endwirt, die geschlechtsreifen Madenwürmer (II) leben im Dickdarm (2). Die Weibchen kriechen, vorwiegend nachts, aus dem Anus und legen perianal die Eier (2b) ab (2a), in denen sich die Larve sogleich zum invasionsfähigen Stadium (2c) entwickelt. Wenn ein Mensch die Eier oral aufnimmt (2d), ist der Zyklus geschlossen. Beide Würmer sind monoxene (Kasten 12) Parasiten. *E. vermicularis* ist streng anthropostenoxen und ein langer Begleiter der Evolution des Menschen. Aus PIEKARSKI 1987, mit freundlicher Genehmigung von Springer Science+Business Media.

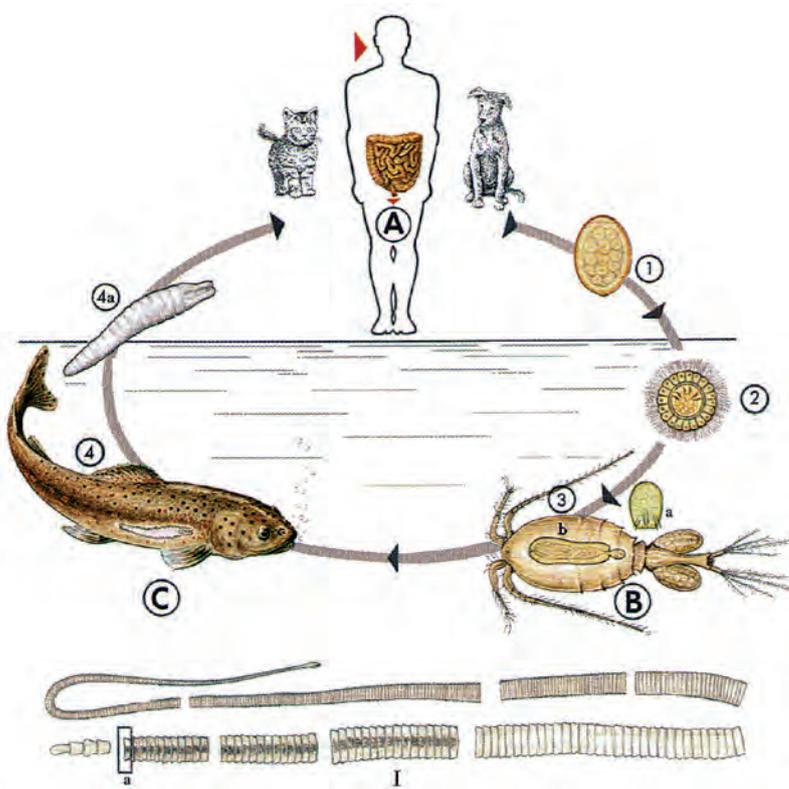


Abb. 3: Entwicklungszyklus von *Diphyllobothrium latum* (Fischbandwurm). – Als Endwirte (A) fungieren neben dem Menschen zahlreiche Fisch fressende Säugetiere. Der geschlechtsreife (bis 15m lange) Bandwurm (I) lebt im Dünndarm und produziert befruchtete Eier (1), die ins Wasser gelangen müssen. Dort schlüpft eine Wimperlarve (Coracidium) (2), die die Onkosphäre (3a) enthält. Die Wimperlarve muss von einem Kleinkrebs (*Cyclops*), dem 1. Zwischenwirt (B), aufgenommen werden, in dem sich das nächste Larvenstadium (Prozerkoid) (3b) entwickelt. Wird der Kleinkrebs von einem Plankton fressenden Fisch, dem 2. Zwischenwirt (C), gefressen, dann entwickelt sich in dessen Muskulatur das nächste Larvenstadium (Plerozerkoid) (4a). Wenn der Plankton fressende Fisch von einem Raubfisch gefressen wird, überleben die Plerozerkoiden in ihm und können zu einer Infestation des Endwirts führen. Wenn ein Mensch ungenügend erhitzte Fische mit lebenden Plerozerkoiden aufnimmt, entwickeln sich diese im Dünndarm zum geschlechtsreifen Wurm. *D. latum* ist ein Beispiel für einen triheteroxenen und fakultativ tetraheteroxenen (Kasten 12) Parasiten mit hoher, aber nicht ausschließlicher Bindung an den Menschen. Aus PIEKARSKI 1987, mit freundlicher Genehmigung von Springer Science+Business Media.

Erreger der Amöbenruhr und anderer klinischer Manifestationen), *Schistosoma*-Arten (Erreger der Bilharziosen) und nicht wenige andere.

1.3. Parasiten als Ursache von Krankheiten des Menschen

Streng genommen und aus der Sicht der Biologie sind alle Erreger von Infektionen und Infestationen des Menschen (Kasten 1) – wenn man von den Prionen (Kasten 3) absieht – Parasiten, denn sie alle rauben Energie (Kasten 2). Viren tun dies, indem sie die von ihnen infizierten Zellen zwingen, den Zellstoffwechsel in den Dienst der Produktion von Viruspartikeln zu stellen (Kasten 4), alle anderen Erreger – Bakterien, Pilze, Protozoen, Helminthen, Blutegel, Arthropoden – brau-

chen, da sie einen eigenen Stoffwechsel haben, Nahrung, die sie in irgendeiner Form ihrem Wirt Mensch entziehen (Kasten 5-9). Viele dieser Parasiten im weitesten Sinn sind an diesen ihren Wirt Mensch sehr schlecht angepasst; wir brauchen nur an die vielen Erreger gefährlicher viraler und bakterieller Erkrankungen zu denken, denen alljährlich viele Millionen von Menschen zum Opfer fallen; traurige eindrucksvolle Beispiele sind AIDS, Hepatitis B und Tuberkulose. Bis spät ins 19. Jahrhundert bezeichnete man auch tatsächlich alle diese in oder am Menschen lebenden Mikroorganismen als Parasiten, aber das war in einer Zeit, in der man die infektiöse Natur vieler Krankheiten noch nicht erkannt hatte, in der die Viren noch gar nicht entdeckt waren und in der die Erforschung der Bakterien erst zaghafte erste Schritte tat. Die stürmische Entwicklung neuer und sehr spezifischer, erregerbezogener Methoden in der Erforschung der Infektionskrankheiten zu Ende des 19. und zu Beginn des 20. Jahrhunderts führte zu einer Ver selbständigung und zur Etablierung abgegrenzter Disziplinen: Virologie, Bakteriologie und schließlich Mykologie (deren Forschungsgegenstand die Pilze sind); der Rest verblieb der Parasitologie. Und so ist es bis heute geblieben.

1.4. Die Parasiten des Menschen im Überblick

In der Medizin – sowohl in der Human- als auch in der Veterinärmedizin – beschränken wir den Begriff Parasiten (s. str.) auf die Protozoen, die Helminthen und die Arthropoden; und selbst die Blutegel (und allenfalls andere vielzellige parasitische Organismen) fallen in das Gebiet der Medizinischen Parasitologie. Aus der Sicht der biologischen Systematik präsentiert sich die Medizinische Parasitologie geradezu als systematische Müllhalde, tatsächlich stellen diese Erreger ein wahres Sammelsurium ganz unterschiedlicher Organismen dar, die miteinander nichts anderes gemeinsam haben, als dass es sich dabei durchwegs um eukaryote, heterotrophe Organismen ohne Zellwand handelt. Viele von Ihnen – aber nicht alle – erregen Krankheiten, viele andere übertragen im Zusammenhang mit dem Parasitismus Krankheitserreger.

Die Protozoen (einst als Einzeller, einzellige Tiere oder Urtiere bezeichnet)¹ sind – wie wir heute, vor allem auf Grund von Ergebnissen molekularbiologischer Untersuchungen wissen, ein geradezu unüberbietbares heterogenes Sammelsurium von – teils freilebenden, teils parasitischen – Organismen, von denen manche mit Sicherheit sehr ursprünglich, andere indes hochent-

¹ Einen sinnvollen, akzeptablen deutschen Namen für Protozoen gibt es nicht (vgl. AESCHT 2002); vermutlich erübrigt es sich aber, nach einem passenden Namen zu suchen, weil der Terminus Protozoa wegen der Heterogenität der darin enthaltenen Taxa früher oder später aus dem wissenschaftlichen Sprachgebrauch verschwinden wird.

wickelt sind. Wie die einzelnen Gruppen miteinander verwandt sind, entzieht sich derzeit zum größten Teil noch immer weitgehend unserer Kenntnis, obwohl laufend Fortschritte in der Analyse der phylogenetischen Beziehungen erzielt werden. Dass man den Begriff „Protozoen“ weiter benützt (und durchaus benutzen soll), hat ausschließlich praktische Gründe, tatsächlich ist aber der Erreger der Schlafkrankheit mit dem Erreger der Malaria weitaus weniger nahe verwandt als der Mensch mit einem Laubfrosch; dazu kommt, dass wir vergleichsweise genau wissen, wie alt die Abzweigung jener Entwicklungslinien ist, die zum Laubfrosch einerseits und zum Menschen andererseits geführt haben. Im Falle der Erreger von Schlafkrankheit und von Malaria haben wir keine Ahnung, wann der letzte gemeinsame Vorfahr gelebt hat.

Auch die „Helminthen“ (deutsch: Eingeweidewürmer) sind nur ein Kollektivname für nicht näher miteinander verwandte vielzellige Tiere. Immerhin handelt es sich dabei um einen funktionellen Begriff, der so sinnvoll ist wie die Begriffe Alleebäume, Haustiere oder Zimmerpflanzen. Helminthen kann man definieren als „alle endoparasitischen Tiere (also Metazoen), die nicht zu den Arthropoden gehören“. Diese Helminthen des Menschen umfassen viele Trematoden (Saugwürmer), Zestoden (Bandwürmer), Nematoden (Fadenwürmer) und einige wenige Acanthocephala (Kratzer). Und immerhin stellen alle diese Eingeweidewürmer eben Metazoen dar und gehören damit – zum Unterschied von den Protozoen – einem gesicherten Monophylum (das v.a. alle Tiere umfasst) an. Das Wort Würmer (lat. Vermes) hat zoologisch gar keine Bedeutung und ist eigentlich ein Unsinn. Trotzdem verwendet man es im saloppen human- und veterinärmedizinischen Jargon nach wie vor, und wenn man weiß und zur Kenntnis nimmt, dass es eigentlich keine Würmer gibt, dann kann man damit ruhig die Helminthen, also die Eingeweidewürmer bezeichnen.

Wir kennen etwa 70 Protozoen-Arten (richtiger: einzellige Eukaryote, die man bisher den Protozoen zugeordnet hat), die beim Menschen nachgewiesen worden sind. Von diesen sind aber nur etwa 50 pathogen, manche davon sogar nur, wenn der Wirt durch eine Immunsuppression (z.B. HIV-Infektion) so verletzlich und wehrlos geworden ist, dass ihm diese Opportunisten etwas anhaben können. Weltweit haben *Plasmodium falciparum*, *Entamoeba histolytica*, *Trypanosoma brucei gambiense* und *T. b. rhodesiense*, die Erreger der Afrikanischen Schlafkrankheit, *T. cruzi* und die vielen *Leishmania*-Arten als Erreger lebensgefährlicher Krankheiten den größten Stellenwert.

Weltweit sind bisher rund 350 Helminthen-Spezies beim Menschen nachgewiesen worden, viele davon al-

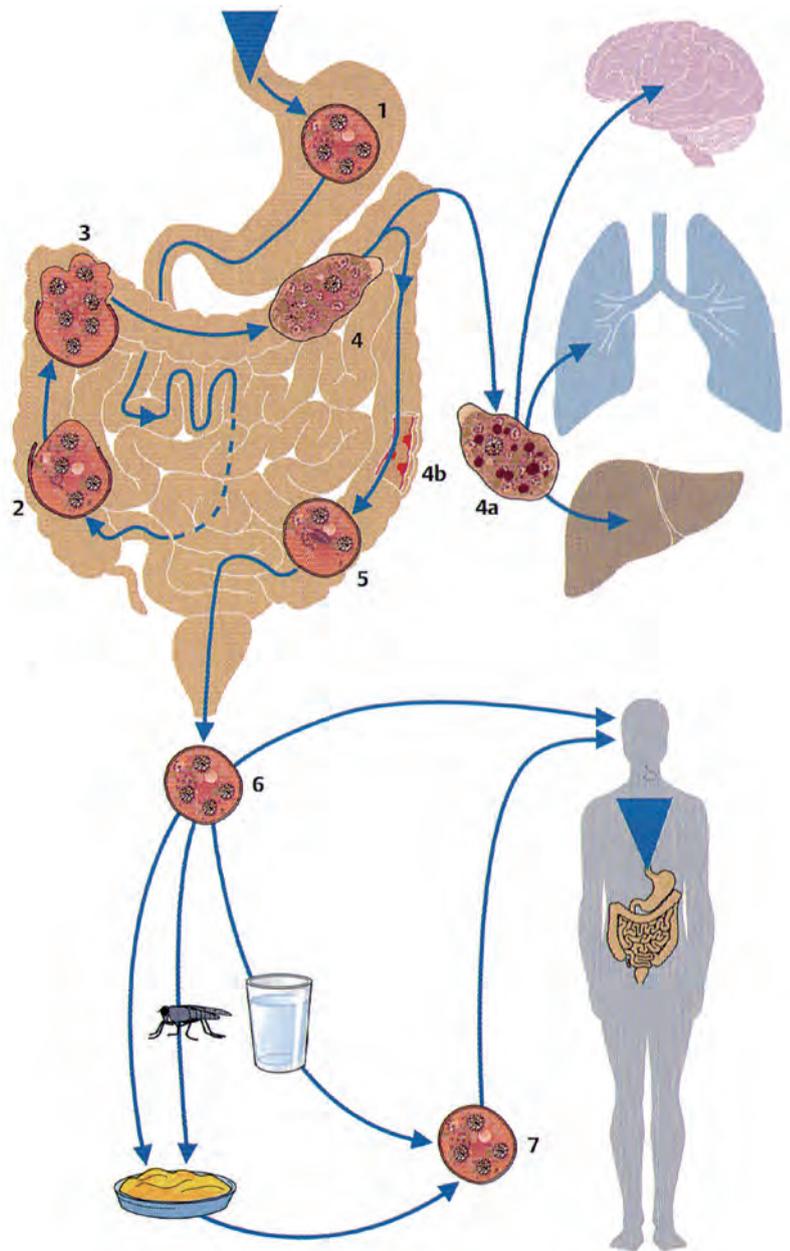


Abb. 4: Entwicklungszyklus von *Entamoeba histolytica*. – Der Mensch (als einziger Wirt) infiziert sich durch orale Aufnahme der Zysten (1), die in den Dickdarm gelangen, sich dort enzystieren (2-4), vermehren und zur Amöbenruhr mit Läsionen der Darmwand (4b) führen können. Invasive Trophozoiten (4a) gelangen mit dem Blutkreislauf in andere Organe, wo sie zu einer extraintestinalen Amöbose führen können. Im Dickdarm enzystieren sich vegetative Formen (5), gelangen mit den Fäzes nach außen (6) und können durch verunreinigte Nahrung oder Trinkwasser oder durch Fliegen in den nächsten Menschen gelangen (7). Aus ECKERT & DEPLAZES 2005, mit freundlicher Genehmigung des Georg Thieme Verlags.

erdings nur ganz sporadisch oder gar nur ein einziges Mal, bei manchen hat es sich nicht einmal um echte Parasiten, sondern um Pseudoparasiten gehandelt. Man kann davon ausgehen, dass mehr als 99% der Wurmlast der Menschheit von weniger als 30 Helminthen-Spezies getragen werden. An vorderster Stelle stehen *Ascaris lumbricoides*, *Trichuris trichiura*, die Hakenwürmer (*An-*

Zwei Grundformen der Parasiten des Menschen

Endoparasiten

= Parasiten, die zur Gänze in den Körper eindringen und in Hohlorganen (Darm, Urogenitaltrakt...), Gefäßsystemen (Blut, Lymphe) oder in Organen und Geweben (extrazellulär oder intrazellulär) parasitieren.

Beispiele: *Ascaris* im Dünndarm; Fliegenmaden in der Vagina; Plasmodien in Erythrozyten; Filarien im Lymphsystem; Metazestoden von *Echinococcus*-Arten in der Leber; *Toxoplasma gondii* in Zellen des Zentralnervensystems.

Auch die zur Gänze in der Haut lebenden Krätzmilben-Weibchen sind per definitionem Endoparasiten.

Ektoparasiten

= Parasiten, die nicht in den Körper eindringen, sondern nur ihre Mundwerkzeuge einführen, um Blut zu saugen oder die oberflächlich auf der Haut parasitieren. Beispiele: Zecken, Läuse, Wanzen, Flöhe, Stechmücken, Sandmücken, Bremsen, auf (nicht in!) der Haut lebende Milben. **10**

Wirte von Parasiten

Wirt = jeder lebende Organismus, in oder an dem ein anderer Organismus (= Parasit) lebt und dabei Energie (in der Regel in der Form von Nahrung) für sich raubt. Bei Parasiten, die sich nicht sexuell fortpflanzen, kann nicht zwischen Endwirt und Zwischenwirt unterschieden werden. Beispiel: *Giardia lamblia* (Abb. 1).

Endwirt = jener Wirt, in dem der Parasit seine Geschlechtsreife erreicht und Nachkommen produziert, d.h. Gameten und letztlich Teilungsprodukte der Zygote, befruchtete oder zumindest zur Entwicklung befähigte Eier bildet. Beispiele: Spulwurm und Madenwurm (Abb. 2), zwei Helminthen, für die der Mensch Endwirt und zugleich einziger Wirt ist; Rinderbandwurm und Schweinebandwurm (Abb. 33), zwei Bandwürmer, bei denen der Mensch Endwirt ist, andere Säugetiere Zwischenwirte sind.

Zwischenwirt = jener Wirt, in dem der Parasit seine Entwicklung fortsetzt, jedoch nicht die Geschlechtsreife erreicht. Beispiel: Feldmaus als Zwischenwirt des Fuchsbandwurms (Abb. 9).

Paratenischer Wirt = Sammelwirt = Stapelwirt = Wirt, in dem der Parasit in jenem Stadium „arretiert“ ist, das er im vorhergehenden Wirt erreicht hat. Der Parasit erfährt also zwar keine Weiterentwicklung, bleibt aber für die Fortsetzung der Entwicklung voll funktionstüchtig. Beispiel: Plankton fressende Fische beherbergen das 2. Larvenstadium (Plerozerkoid) des Fischbandwurms; werden sie von Raubfischen gefressen, „übersiedeln“ die Plerozerkoide von der Muskulatur des Plankton fressenden Fisches in jene des Raubfisches. Wird einer dieser Fische von einem geeigneten Säugetier gefressen, entwickelt sich gleichermaßen aus dem Plerozerkoid der Bandwurm (Abb. 3).

Fehlwirt = ein Wirt (Zwischenwirt oder Endwirt), in dem sich der Parasit nicht weiterentwickelt und auch nicht unter Beibehaltung seiner vollen Funktionen existieren kann. Beispiel: Mensch als Fehl(end- und Zwischen-)wirt von *Toxocara*-Larven.

Akzidenteller (falscher) Zwischenwirt = ein Wirt, der zwar physiologisch als Zwischenwirt fungieren kann, jedoch de facto auf Grund seiner Stellung im Ökosystem eine Sackgasse repräsentiert. Beispiel: Mensch als akzidenteller Zwischenwirt des Fuchsbandwurms (Abb. 9); eine Fortsetzung des Zyklus würde erfordern, dass der infizierte Mensch von einem Fuchs gefressen wird.

Transportwirt = ein Wirt, der eigentlich nur als Vehikel dient. Die Parasiten können an den Extremitäten haften oder unverändert den Darmtrakt passieren. In der Regel trifft dieser Terminus nur für Arthropoden zu. Beispiel: Fliegen übertragen an den Beinen haftende Zysten von *Entamoeba histolytica* von Exkrementen, an denen sie gesessen sind (Abb. 4).

Vektor = Überträger. Auch dieser Terminus wird im wesentlichen nur für Arthropoden verwendet; diese können Erreger zyklisch oder azyklisch übertragen und dabei als Endwirt oder Zwischenwirt fungieren. Beispiele für zyklische Übertragung: *Plasmodium* durch *Anopheles* (Abb. 29), *Trypanosoma brucei gambiense* durch Tsetse-Fliegen.

Hauptwirt = jener Wirt, der für ein bestimmtes Stadium eines Parasiten (also als Endwirt oder als Zwischenwirt) die den Zyklus erhaltende Rolle spielt. Beispiele: Der Fuchs ist der Haupt(end)wirt von *Echinococcus multilocularis* (Abb. 9).

Nebenwirt = jener Wirt, der funktionell die Rolle des Hauptwirts übernehmen kann, aber für die Aufrechterhaltung des Zyklus letztlich bedeutungslos ist. Beispiel: Die Katze kann als Endwirt des Fuchsbandwurms fungieren, ist aber für den Zyklus ohne Bedeutung.

Akzidenteller Wirt = ein funktionell geeigneter Wirt, in (oder an) den der Parasit durch „Zufall“ und jedenfalls nicht irgendeiner biologischen Gesetzmäßigkeit folgend gelangt, sich dabei aber normal entwickelt oder vermehrt. Beispiel: Mensch als Wirt primär freilebender Protozoen (*Acanthamoeba* spp., *Naegleria fowleri* u.a.), die fakultativ parasitisch leben. **11**

Charakterisierung von Parasiten unter dem Gesichtspunkt des Wirtswechsels im biologischen Zyklus

Monoxene Parasiten haben keinen Wirtswechsel, sondern benötigen für den Ablauf des gesamten Zyklus nur einen einzigen Wirt (der nicht notwendigerweise einer einzigen Spezies angehören muss), unbeschadet, ob sie in allen Stadien parasitieren oder zum Teil freilebend sind. Beispiele: *Ascaris lumbricoides* benützt ein- und denselben Wirt für das 3. und 4. Larvenstadium und für den adulten Wurm, Embryogenese und weitere Entwicklung im Ei bis zum 3. (!) Larvenstadium laufen im Freien ab (Abb. 37). *Trichinella spiralis* durchläuft ihren gesamten Lebenszyklus in einem Wirt (Abb. 5).

Heteroxene Parasiten müssen, um ihren biologischen Zyklus zu durchlaufen, einen Wirtswechsel (manchmal gekoppelt mit Generationswechsel, Kasten 13) durchmachen.

Diheteroxene Parasiten benötigen zwei Wirte. Beispiel: *Taenia saginata* (Abb. 33) zirkuliert zwischen Mensch und Rind.

Triheteroxene Parasiten benötigen drei Wirte. Beispiele: *Diphyllobothrium latum* (Abb. 3) lebt als Prozerkoid in einem Kopepoden (Kleinkrebs), als Plerozerkoid in einem Plankton fressenden Fisch und gelangt in den Endwirt, seinen 3. Wirt (dies kann auch der Mensch sein); *Dicrocoelium dendriticum* mit Schnecken als 1. Zwischenwirt und Ameisen als 2. Zwischenwirt (Abb. 6).

(Fakultativ) tetraheteroxene Parasiten können einen 4. Wirt in ihren biologischen Zyklus einschalten. Beispiel: Plerozerkoide von *Diphyllobothrium latum* besiedeln die Muskulatur eines Raubfisches, der einen infestierten Fisch gefressen hat. **12**

Generationswechsel = die alternierende Abfolge von morphologisch unterschiedlichen Generationen mit unterschiedlichen Vermehrungsformen

Metagenese ist der Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Generation. Beispiele: *Toxoplasma gondii* bildet in katzenartigen Raubtieren Gameten aus, die sich zu einer Zygote vereinigen, die letztlich zur Oozyste wird; in allen anderen Säugetieren (so auch in den Beutetieren von Katzen) vermehrt sich der Erreger nur ungeschlechtlich (Abb. 7). Bei *Plasmodium vivax* kommt es in der *Anopheles*-Mücke zur Bildung von Gameten mit nachfolgender geschlechtlicher Vermehrung, im Menschen vermehren sich die Plasmodien nur ungeschlechtlich (Abb. 29). Die Arten der Gattung *Echinococcus* leben als protandrische Zwitter (also zweigeschlechtlich) in Karnivoren und produzieren Eier (geschlechtliche Ver-

mehrung), in ihren Zwischenwirten bilden sie Metazestoden aus, die sich ungeschlechtlich vermehren (Abb. 9).

Heterogonie ist der Wechsel von zweigeschlechtlicher und eingeschlechtlicher (parthenogenetischer) Generation. Beispiel: *Strongyloides stercoralis* lebt im Dünndarm des Menschen und tritt nur als Weibchen auf, die unbefruchtete Eier mit verschiedenen Chromosomensätzen legen. Aus diesen entwickeln sich noch im Darm (je nach Chromosomensatz) männliche oder weibliche Larven, die im Freien zu adulten getrenntgeschlechtlichen Fadenwürmern werden, die sich geschlechtlich vermehren (Abb. 8). **13**

Charakterisierung von Parasiten unter dem Gesichtspunkt der Wirtsspezifität

Stenoxene Parasiten können in einem bestimmten Stadium ihrer Entwicklung nur wenige Wirtsspezies, im Extremfall sogar nur eine einzige Wirtsspezies nützen. Beispiele: Für *Taenia saginata* kann ausschließlich der Mensch als Endwirt fungieren; für *Plasmodium malariae* sind nur Mensch und Schimpanse als Zwischenwirt geeignet, für *P. vivax* und *P. falciparum* sogar nur der Mensch (Abb. 29, 33).

Euryxene Parasiten sind – zumindest in einem bestimmten Stadium – durch ein breites Wirtsspektrum ausgezeichnet. Beispiele: *Trichinella spiralis* kann zumindest in zahlreichen Arten vieler Familien vieler Säugetierordnungen den gesamten Entwicklungszyklus durchlaufen (Abb. 5); *Toxoplasma gondii* ist wahrscheinlich für alle Säugetiere und zumindest

viele Vögel infektiös, allerdings nur in der Phase der ungeschlechtlichen Vermehrung (in Bezug auf den Endwirt ist *Toxoplasma gondii* stenoxen) (Abb. 7). Euryxene Parasiten sind naturgemäß in ihrer Entwicklung nicht auf den Menschen angewiesen, er hat stets nur die Rolle eines **Nebenwirts** (siehe Kasten 11). Die Tierart(en), in der (denen) sich der Großteil eines Parasiten entwickelt (also die **Hauptwirte**) und von denen aus (direkt oder indirekt) andere Wirte (so auch der Mensch) befallen werden, werden als **Reservoirwirte** bezeichnet. Infektionen oder Infestationen, die primär in Tieren zirkulieren und nur sekundär auch den Menschen betreffen, heißen **Anthropozoonosen** oder (vereinfacht) **Zoonosen**.

14

Charakterisierung von Parasiten auf Grund der Phasen parasitischer Lebensweise im biologischen Zyklus

Permanente Parasiten Alle Stadien sind – zumindest zu bestimmten Zeiten – parasitisch; Beispiele: Die Malariaerreger des Menschen befinden sich stets in einem Wirt, entweder in den *Anopheles*-Mücken oder im infizierten Menschen (Abb. 29); Trichinen durchlaufen ihren gesamten Entwicklungszyklus in einem einzigen Wirt (Abb. 5); Kopfläuse legen ihre Eier an den Haaren des Wirts ab und auch alle Larvenstadien und die geschlechtsreifen Tiere bleiben auf dem Wirt (Abb. 35).

Periodische Parasiten Manche Stadien sind freilebend; Beispiele: Die Zysten von *Entamoeba histolytica* verlassen mit den Exkrementen den Wirt und verbleiben im Freien, bis sie durch orale Aufnahme in einen neuen Wirt gelangen (Abb. 4); die Lungenegel leben in den Lungen krabbenfressender Säugetiere, die Eier, das 1. Larvenstadium (Mirazidien), und die Zerkarien sind freilebend (Abb. 22); die Weibchen der Stechmücken sind Blutsauger, die übrigen Stadien leben hingegen frei.

Stationäre Parasiten Die parasitischen Stadien sind während ihres gesamten Lebens parasitisch; *Entamoeba histolytica* kann im Trophozoitenstadium nur als Parasit existieren, außerhalb des Körpers sterben Trophozoiten sogleich ab; geschlechtsreife Bandwürmer können nur in ihren Wirten persistieren; Läuse sind auf Körperwärme und regelmäßiges Blutsaugen angewiesen und daher ohne Wirt nicht lebensfähig.

Temporäre Parasiten Der eigentliche Akt des Parasitismus ist auch in dem Stadium, in dem parasitische Lebensweise auftritt, auf kurze Zeit (Sekunden, Minuten) beschränkt; Beispiele: Stechmücken sind als Adulte zwar grundsätzlich Parasiten, tatsächlich nur für die kurze Zeit des Blutsaugens.

15

Charakterisierung von Parasiten unter dem Gesichtspunkt der Notwendigkeit der parasitischen Lebensweise

Obligate Parasiten Organismen, die zumindest in einem Abschnitt ihres Lebenszyklus parasitieren müssen. Fast alle Parasiten des Menschen gehören dieser Gruppe an.

Fakultative Parasiten Organismen, die grundsätzlich freilebend sind, unter bestimmten Bedingungen jedoch zu Parasiten werden können. Beispiel: Akanthamoeben sind Protozoen, die im Wasser oder Boden leben, sie sind den Zoologen seit etwa 100 Jahren bekannt, aber erst vor wenigen Jahrzehnten wurde ihre medizinische Bedeutung erkannt, als man entdeckte, dass sie gelegentlich auch zu Parasiten des Menschen werden können, wenn sie z.B., besonders bei Kontaktlinsenträgern, in die Hornhaut des Auges eindringen und diese zerstören oder bei Immunsupprimierten zu einer lebensbedrohlichen Enzephalitis führen.

Opportunisten Organismen, die entweder frei und fakultativ parasitisch oder obligatorisch parasitisch leben, jedenfalls für einen gesunden Organismus, der im Vollbesitz seiner Abwehr ist, keine Gefahr bedeuten, auch

wenn sie sich als Parasiten etablieren. Meist wird ihre Vermehrung durch das Immunsystem des Wirts schnell beendet oder zumindest so weit unter Kontrolle gebracht, dass der Wirt keinen Schaden nimmt. Tritt hingegen eine Beeinträchtigung der Abwehr – z.B. durch Krankheit, manchmal einfach auch hohes Alter, medikamentös bedingt durch immunsuppressive Therapie oder durch bestimmte Infektionen, die das Immunsystem schädigen (an erster Stelle durch eine HIV-Infektion) – ein, dann kann es zu schrankenloser Vermehrung und Ausbreitung des Parasiten im ganzen Körper (Generalisation) mit Schädigung kommen, die das Leben unmittelbar bedrohen können. Beispiele unter den Parasiten sind: *Toxoplasma gondii*, *Cryptosporidium hominis*, Akanthamoeben als Erreger einer GAE, Leishmanien, Mikrosporidien, *Pneumocystis jiroveci*, *Strongyloides stercoralis*, *Sarcoptes scabiei*. Helminthen haben in der Regel für den AIDS-Patienten keine besondere Bedeutung, weil sie sich im Menschen (von wenigen Ausnahmen abgesehen) nicht vermehren.

16

cylostoma duodenale und *Necator americanus*), die Bilharziose-Erreger, *Taenia*-Arten, *Hymenolepis nana* und einige *Paragonimus*-Arten (PETERS & GILLES 1995, CROMPTON 1999, ASPÖCK 2006).

Unter den Arthropoden gibt es viele hundert Arten, die den Menschen als Parasiten – vor allem als blutsaugende Ektoparasiten – befallen können. Man braucht nur an die vielen Spezies von Zecken, Stechmücken, Flöhen... zu denken. Einen hohen medizinischen Stellenwert hat nur ein kleiner Teil von diesen, aber insgesamt können weit mehr als 200 Erreger – Viren, Bakterien, Protozoen, Helminthen – durch Arthropoden, vor allem Stechmücken einerseits und Zecken andererseits, auf den Menschen übertragen werden.

Der Mensch kann also als Wirt von ca. 70 Protozoen, 350 Helminthen und vielen hundert Arthropoden fungieren. Er ist damit übrigens der Organismus mit den meisten Parasiten. Das ist darauf zurückzuführen, dass diese euryöke, außerordentlich erfolgreiche Spezies *Homo sapiens* in geradezu alle Ökosysteme der Erde – direkt oder auf dem Weg über die Nahrung indirekt – massiv eingedrungen und daher mit Parasiten zahlreicher anderer Metazoen in Kontakt gekommen ist.

Die Rolle des Menschen im Lebenszyklus dieser Parasiten ist außerordentlich unterschiedlich. Für das Verständnis von Phänomenen der Koevolution sind Art, Dauer, Form und Wirkung dieser Beziehungen zwischen

Tab. 1: Die häufigsten und/oder gefährlichsten Parasiten des Menschen.

Parasit*	Krankheit**	(vorwiegend) befallene Organe	Infektions- (Infestations-) modus	Infektiöses Stadium	Verbreitung	Wirtsspektrum***
„Protozoa“						
Eukaryota: Bikonta: Excavata: Fornicata: Diplomonadida: Diplomonadidae****						
<i>Giardia lamblia</i> *****	Giardiose**	Dünndarm	fäko-oral	Zyste	weltweit	AS***
Eukaryota: Bikonta: Excavata: Parabasalia: Trichomonadida: Trichomonadidae						
<i>Trichomonas vaginalis</i>	Trichomonose	Urogenitaltrakt	per coitum	vegetative Form	weltweit	SAS***
Eukaryota: Bikonta: Excavata: Heterolobosea: Schizopyrenida: Vahlkampfiidae						
<i>Naegleria fowleri</i>	Primäre Amöbenmeningoenzephalitis (PAME)	Nasenraum, Zentralnervensystem (ZNS)	intranasal	vegetative Form	vermutlich weltweit	primär freilebend, fakultativer Parasit
Eukaryota: Bikonta: Excavata: Euglenozoa: Kinetoplastea: Trypanosomatida: Trypanosomatidae						
<i>Leishmania</i> spp. *****	lokalisiert-limitierte Hautleishmaniose, Orientbeule, Aleppo-Beule, Jericho-Beule, Bagdad-Beule, Biskra-Zeichen, Salek, Al Okht, Uta; lokalisiert-progrediente Hautleishmaniose, diffuse kutane Leishmaniose	Haut	durch Phlebotominae beim Blutsaugen	promastigote Form	Mittelmeerraum, Subtropen und Tropen der Alten und Neuen Welt	E*** (manche Stämme: AS)
<i>Leishmania</i> spp. *****	lokalisiert-diffus-progrediente kutane Leishmaniose, mukokutane Leishmaniose, Chiclero, Espundia	Haut, Schleimhaut, Knorpel- und Knorpelgewebe des Nasen-Rachen-Raumes	durch Phlebotominae beim Blutsaugen	promastigote Form	Mittel- und Südamerika	E
<i>Leishmania</i> spp. *****	viszerale Leishmaniose, Kala-Azar, Dum-Dum-Fieber	Knochenmark, Milz, Leber und andere Organe	durch Phlebotominae beim Blutsaugen	promastigote Form	Mittelmeerraum, Tropen und Subtropen der Alten und Neuen Welt	E
<i>Trypanosoma brucei gambiense</i>	Afrikanische Schlafkrankheit	Blut, ZNS	durch Tsetse-Fliegen (<i>Glossina</i> spp.) beim Blutsaugen	metazyklische Form	vorwiegend westliche Teile des subsaharischen Afrika	SAS (AS)
<i>Trypanosoma brucei rhodesiense</i>	Afrikanische Schlafkrankheit	Blut, ZNS	durch Tsetse-Fliegen (<i>Glossina</i> spp.) beim Blutsaugen	metazyklische Form	vorwiegend östliche Teile des subsaharischen Afrika	E
<i>Trypanosoma cruzi</i>	Morbus Chagas	Muskulatur, besonders Herz, vegetatives Nervensystem	durch erregerehaltigen Wanzenkot unmittelbar nach dem Blutsaugen durch Eindringen in Stichkanal	metazyklische Form	südliches Nordamerika, Mittel- und Südamerika	E (manche Stämme: AS?)
Eukaryota: Bikonta: Chromalveolata: Alveolata: Apicomplexa: Coccidia: Adeleida: Cryptosporididae						
<i>Cryptosporidium hominis</i>	Kryptosporidiose	Dünndarm	fäko-oral	Oozyste	weltweit	SAS (AS)
Eukaryota: Bikonta: Chromalveolata: Alveolata: Apicomplexa: Coccidia: Eimeriida: Sarcocystidae						
<i>Sarcocystis suis hominis</i>	Sarkozystose	Darm	oral mit ungenügend erhitztem Schweinefleisch	Zyste	weltweit	SAS
<i>Sarcocystis bovis hominis</i>	Sarkozystose	Dünndarm	oral mit ungenügend erhitztem Rindfleisch	Zyste	weltweit	SAS
<i>Toxoplasma gondii</i>	Toxoplasmose	alle Organe, bes. ZNS, Auge, Lymphknoten	oral mit ungenügend erhitztem Fleisch (bes. Schwein, Schaf)	Zyste	weltweit	E
		oral	sporulierte Oozyste (aus Katzenkot)			

<i>Toxoplasma gondii</i>	diaplazentar	Tachyzoiten
Eukaryota: Chromalveolata: Alveolata: Apicomplexa: Coccidia: Eimeriida: Eimeriidae		
<i>Isospora belli</i>	Darm	sporulierte Oozyste weltweit?
<i>Cyclospora cayentanensis</i>	Dünndarm	sporulierte Oozyste weltweit
Eukaryota: Chromalveolata: Alveolata: Apicomplexa: Haemosporida: Plasmodiidae		
<i>Plasmodium falciparum</i>	Leber, Erythrozyten, Mikrothromben in allen Organen	Sporozoiten
<i>Plasmodium malariae</i>	Leber, Erythrozyten	Sporozoiten
<i>Plasmodium ovale</i>	Leber, Erythrozyten	Sporozoiten
<i>Plasmodium vivax</i>	Leber, Erythrozyten	Sporozoiten
Eukaryota: Bikonta: Chromalveolata: Alveolata: Apicomplexa: Haematozoa: Piroplasmida: Babesiidae		
<i>Babesia divergens</i> u.a. spp.	Erythrozyten	Sporozoiten
Eukaryota: Bikonta: Chromalveolata: Alveolata: Ciliophora: Litostomatida: Balantidiidae		
<i>Balantidium coli</i>	Dickdarm	Zysten
Eukaryota: Unikonta: Amoebozoa: Archamoebae: Entamoebidae		
<i>Entamoeba histolytica</i>	Dickdarm; Leber, Lunge, Gehirn und andere Organe	Zysten
<i>Entamoeba dispar</i>	Dickdarm	Zysten
<i>Entamoeba coli</i>	Dickdarm	Zysten
Eukaryota: Unikonta: Amoebozoa: Lobosea: Acanthopodida: Acanthamoebidae		
<i>Acanthamoeba</i> spp.	Granulomatöse Amöben-Enzephalitis (= GAE) bei Immunsupprimierten; Acanthamöben-Keratitis (bes. bei Kontaktlinsenträgern)	Zysten
„Helminthen“		
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Platyhelminthes: Trematoda: Digenea: Schistosomatidae		
<i>Schistosoma haematobium</i> (Pärchenegel, Aderegel)	Blutgefäße in Leber und Urogenitalbereich	Zerkarien (im Wasser)
<i>Schistosoma intercalatum</i> (Pärchenegel, Aderegel)	Blutgefäße in Leber und Darm (Mesenterialgefäße)	Zerkarien (im Wasser)
<i>Schistosoma mansoni</i> (Pärchenegel, Aderegel)	Blutgefäße in Leber und Darm (Mesenterialgefäße)	Zerkarien (im Wasser)
<i>Schistosoma japonicum</i> (Pärchenegel, Aderegel)	Blutgefäße in Leber und Darm (Mesenterialgefäße)	Zerkarien (im Wasser)

Parasit*	Krankheit**	(vorwiegend) befallene Organe	Infektions- (Infestations-) modus	Infektiöses Stadium	Verbreitung	Wirtsspektrum***
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Platyhelminthes: Trematoda: Digenea: Echinostomatida: Echinostomatidae						
<i>Echinostoma</i> spp.	Echinostomatose	Dünndarm	oral mit ungenügend erhitztem Fleisch von Schnecken, Fröschen, Fischen	Metazerkarien	Ost- und Südostasien	E
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Platyhelminthes: Trematoda: Digenea: Echinostomatida: Fasciolidae						
<i>Fasciola hepatica</i> (Großer Leberegel)	Fasziolose (Leberegelkrankung)	Gallenwege	oral mit Pflanzen aus feuchtem Milieu (z.B. Brunnenkresse)	Metazerkarien (an Pflanzen enzystiert)	weltweit	E
<i>Fasciolopsis buski</i> (Großer Darmegel)	Faszioloplose	Dünndarm	oral mit Wasserpflanzen	Metazerkarien (an Pflanzen enzystiert)	Ost- und Südostasien	E, z. T. AS
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Platyhelminthes: Trematoda: Digenea: Plagiorchiida: Dicrocoelidae						
<i>Dicrocoelium dendriticum</i> (Lanzettegel, Kleiner Leberegel)	Dikrozebiliose	Gallenwege	oral mit an Pflanzen festgebissenen Ameisen	Metazerkarien	weltweit	E
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Platyhelminthes: Trematoda: Digenea: Opisthorchiida: Opisthorchiidae						
<i>Clonorchis sinensis</i> (Chinesischer Leberegel)	Clonorchose	Gallenwege	oral mit ungenügend erhitztem Fisch	Metazerkarien	Ost- und Südostasien	E
<i>Opisthorchis felineus</i> (Katzenleberegel)	Opisthorchose	Gallenwege	oral mit ungenügend erhitztem Fisch	Metazerkarien	Europa, Asien	E
<i>Opisthorchis viverrini</i>	Opisthorchose	Gallenwege	oral mit ungenügend erhitztem Fisch	Metazerkarien	Südostasien	E
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Platyhelminthes: Trematoda: Digenea: Plagiorchiida: Paragonimidae						
<i>Paragonimus</i> spp. (Lungenegel)	Paragonimose (Lungenegel-erkrankung)	Lunge	oral mit ungenügend erhitzten Süßwasserkrabben	Metazerkarien	je nach Spezies Afrika, Nord-, Mittel- und Südamerika, Ost- und Südostasien	E
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Platyhelminthes: Cestoda: Pseudophyllidea: Diphyllbothriidae						
<i>Diphyllbothrium latum</i> (Fischbandwurm, (Fischbandwurmbefall) Grubenkopf)	Diphyllbothriose (Fischbandwurmbefall)	Dünndarm	oral mit ungenügend erhitztem Fisch	Plerozerkoid	Europa, Asien, Nordamerika	E
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Platyhelminthes: Cestoda: Cyclophyllidea: Hymenolepididae						
<i>Hymenolepis nana</i> (Zwergbandwurm)	Hymenolepse (Zwergbandwurmbefall)	Dünndarm	fäko-oral	Ei	weltweit	AS
<i>Hymenolepis diminuta</i> (Rattenbandwurm)	Hymenolepse (Rattenbandwurmbefall)	Dünndarm	oral	Zystizerkoid in Insekten	weltweit	E
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Platyhelminthes: Cestoda: Cyclophyllidea: Dipylidae						
<i>Dipylidium caninum</i> (Gurkenkernbandwurm)	Dipylidiose, Gurkenkernbandwurm-erkrankung	Dünndarm	oral	Zystizerkoid in Flöhen	Europa, Asien, Afrika, Amerika	E
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Platyhelminthes: Cestoda: Cyclophyllidea: Taeniidae						
<i>Echinococcus granulosus</i> (Hundebandwurm)	Zystische Echinokokkose, Hundebandwurmerkrankung	Leber, Lunge und andere Organe	oral	Ei aus Exkrementen von Hunden	weltweit	E

<i>Echinococcus multilocularis</i> (Fuchsbandwurm)	Alveoläre Echinokokkose, Fuchsbandwurmerkrankung	Leber (selten in anderen Organen)	oral	Ei aus Exkrementen von Füchsen (selten Hunden, Katzen)	Europa, Asien, Nordamerika	E
<i>Taenia solium</i> (Schweinebandwurm)	Täniöse, Schweinebandwurmerkrankung	Dünndarm	oral mit ungenügend erhitztem Schweinefleisch	Metazestode (<i>Cysticercus suis</i>) = Finne	weltweit	SAS
	Zystizerkose	Haut, Gehirn, Auge	fäko-oral	Ei		
<i>Taenia saginata</i> (Rinderbandwurm)	Täniöse, Rinderbandwurmerkrankung	Dünndarm	oral mit ungenügend erhitztem Rindfleisch	Metazestode (<i>Cysticercus bovis</i>) = Finne	weltweit	SAS
<i>Taenia asiatica</i>	Täniöse	Dünndarm	oral	Metazestode (= Finne) in Schwein, Rind	Ost- und Südostasien	SAS (AS)
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Ecdysozoa: Nematoda: Nematoda: Ecnephorea: Ecnephorida: Trichuridae						
<i>Trichuris trichiura</i> (Peitschenwurm)	Trichurose, Peitschenwurmbefall	Dickdarm	fäko-oral	Ei (nach Embryonierung im Freien)	weltweit	AS (E)
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Ecdysozoa: Nematoda: Nematoda: Adenophorea: Ecnephorida: Trichinellidae						
<i>Trichinella spiralis</i> u.a. spp. (Trichinen)	Trichinellose, Trichinose	Darm; Muskulatur	oral mit ungenügend erhitztem Fleisch	enzystierte Larve (Muskeltrichine)	weltweit	E
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Ecdysozoa: Nematoda: Nematoda: Secernentea: Rhabditida: Strongyloidea						
<i>Strongyloides stercoralis</i> (Zwergfadenwurm)	Strongyloidose (Zwergfadenwurmbefall)	Dünndarm, bei Immunsupprimierten auch andere Organe	perkutan (auch Autoinvasion und im Dünndarm)	filariiforme Larve	weltweit	SAS (AS?)
<i>Strongyloides fuelleborni fuelleborni</i>	Strongyloidose	Dünndarm	perkutan	filariiforme Larve	subsaharisches Afrika	AS
<i>Strongyloides fuelleborni kellyi</i>	Strongyloidose	Dünndarm	perkutan	filariiforme Larve	Papua-Neuguinea	SAS
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Ecdysozoa: Nematoda: Nematoda: Secernentea: Strongyloidea: Ancylostomatidae						
<i>Ancylostoma duodenale</i> (Hakenwurm)	Ancylostomose, Hakenwurmerkrankung	Dünndarm	perkutan	filariiforme Larve im Erdboden	warm-gemäßigte Gebiete, Subtropen und Tropen aller Kontinente	SAS
<i>Necator americanus</i> (Hakenwurm)	Nekatorose, Hakenwurmerkrankung	Dünndarm	perkutan	filariiforme Larve im Erdboden	warm-gemäßigte Gebiete, Subtropen und Tropen aller Kontinente	SAS
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Ecdysozoa: Nematoda: Nematoda: Secernentea: Oxyuridae						
<i>Enterobius vermicularis</i> („Oxyuren“, Madenwurm, Springwurm, Pfriemenschwanz)	Enterobiose, Madenwurmbefall	Dickdarm	fäko-oral (bes. auch Autoinfektion)	Ei	weltweit	SAS
<i>Enterobius gregorii</i> (Madenwurm)	Enterobiose, Madenwurmbefall	Dickdarm	fäko-oral (bes. auch Autoinfektion)	Ei	weltweit	SAS
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Ecdysozoa: Nematoda: Nematoda: Secernentea: Ascarididae: Anisakidae						
<i>Anisakis simplex</i> (Heringwurm)	Anisakose, Heringwurmbefall	Magen, Darm	oral mit ungenügend erhitztem Fisch	Larve	Europa, Ostasien, Nordamerika	E
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Ecdysozoa: Nematoda: Nematoda: Secernentea: Ascarididae: Ascarididae						
<i>Ascaris lumbricoides</i> (Spulwurm)	Askariose, Spulwurmbefall	Lunge (Larven); Dünndarm (Adulte)	fäko-oral	Ei (nach Embryonierung im Freien)	weltweit	SAS
<i>Toxocara canis</i> (Hundespulwurm)	Toxocarose, Hundespulwurmerkrankung	Leber, Lunge, Muskulatur, Auge, Gehirn	oral	Ei aus Hunde-Exkrementen (nach Embryonierung im Freien)	weltweit	E

Parasit*	Krankheit**	(vorwiegend) befallene Organe	Infektions- (Infestations-) modus	Infektiöses Stadium	Verbreitung	Wirtsspektrum***
<i>Toxocara cati</i> (Katzenspulwurm)	Toxokarose, Katzenspulwurmkrankheit	Leber, Lunge, Muskulatur, Auge, Gehirn	oral	Ei aus Katzen-Exkrementen (nach Embryonierung im Freien)	weltweit	E
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Ecdysozoa: Nematoda: Secernentea: Filarioidea: Onchocercidae						
<i>Wuchereria bancrofti</i>	Lymphatische Filariose, Elephantiasis	Lymphsystem	perkutan durch Stich von Culicidae	Larve III	Ost- und Südostasien, Australien, Südamerika	SAS (AS)
<i>Brugia malayi</i>	Lymphatische Filariose, Elephantiasis	Lymphsystem	perkutan durch Stich von Culicidae	Larve III	Süd- und Südostasien	AS
<i>Brugia timori</i>	Lymphatische Filariose, Elephantiasis	Lymphsystem	perkutan durch Stich von Culicidae	Larve III	Südostasien	SAS (AS)
<i>Onchocerca volvulus</i>	Onchoserkose, Flussblindheit	Haut, Auge	perkutan durch Stich von Simuliidae	Larve III	Afrika, Südamerika	AS
<i>Mansonella ozzardi</i>	Mansonellose	Mesenterien	perkutan durch Stich von Ceratopogonidae und Simuliidae	Larve III	Südamerika, Karibik	SAS
<i>Mansonella perstans</i>	Mansonellose	Peritonealraum	perkutan durch Stich von Ceratopogonidae	Larve III	subsaharisches Afrika, Südamerika, Karibik	AS
<i>Mansonella streptocera</i>	Mansonellose	Subkutis	perkutan durch Stich von Ceratopogonidae	Larve III	subsaharisches Afrika	AS
<i>Loa loa</i> (Augenwurm)	Loose	Subkutis, Auge	perkutan durch Stich von Tabanidae	Larve III	tropisches Afrika	SAS (AS)
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Ecdysozoa: Nematoda: Secernentea: Camallania: Dracunculidae						
<i>Dracunculus medinensis</i> (Medinawurm, Guineawurm)	Drakunkulose	Subkutis	oral mit infestierten Kopenpoden im Trinkwasser	Larve in Kleinkrebsen	Nordafrika, Westafrika, Sudan (Vorderer Orient, Indien – vermutlich bereits ausgerottet)	SAS (AS)
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Acanthocephala: Acanthocephalea: Archiacanthorhynchidae						
<i>Macracanthorhynchus hirudinaceus</i> (Riesenkratzer, Schweinekratzer)	Kratzerbefall	Dünndarm	oral	Larve (mit Insekten)	Ost-, Südostasien, Russland, Madagaskar	E
Arthropoda						
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Ecdysozoa: Arthropoda: Arachnida: Acari: Acariformes: Astigmata: Sarcoptoidea: Sarcoptidae						
<i>Sarcoptes scabiei</i> (Krätzmilbe)	Krätze	Haut	Kontakt von Mensch zu Mensch	adulte Krätzmilben	weltweit	SAS
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Ecdysozoa: Arthropoda: Arachnida: Acari: Acariformes: Prostigmata: Cheyletoidea: Demodicidae						
<i>Demodex folliculorum</i> (Haarbalgmilbe)	Demodikose	Haarfollikel	Kontakt von Mensch zu Mensch	adulte Milben	weltweit	SAS
<i>Demodex brevis</i> (Talgdrüsenmilbe)	Demodikose	Talgdrüsen	Kontakt von Mensch zu Mensch	adulte Milben	weltweit	SAS
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Ecdysozoa: Arthropoda: Arachnida: Acari						
zahlreiche Spezies der Ixodidae (Schlitzzecken), Argasidae (Lederzecken) als Überträger pathogener Mikroorganismen	Stichreaktionen; zahlreiche durch übertragene Erreger hervorgerufene Erkrankungen	Haut	Befall im Freien	Nymphen oder Adulte	im Wesentlichen weltweit	E
mehrere Spezies der	Stichreaktionen	Haut	Befall im Freien	Larven oder Adulte	verschiedene Gebiete	E

Familien Dermatomyssidae, Trombiculidae, Pyemotidae und Cheyletiellidae	oder von Tieren	der Erde
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Ecdysozoa: Arthropoda: Insecta: Anoplura: Pediculidae	Kopfhaare	Larven und Adulte weltweit SAS
<i>Pediculus capitis</i> (Kopflaus)	Pedikulose	Kontakt von Mensch zu Mensch
<i>Pediculus humanus</i> (Kleiderlaus)	Haut	Kontakt von Mensch zu Mensch weltweit SAS
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Ecdysozoa: Arthropoda: Insecta: Anoplura: Phthiridae	Filzlausbefall	Larven und Adulte weltweit SAS
<i>Phthirus pubis</i> (Schamlaus, Filzlaus)	Schamhaare, Achselhaare, Augenbrauen	Kontakt von Mensch zu Mensch
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Ecdysozoa: Arthropoda: Insecta: Diptera: Brachycera: Cyclorhapha		
mehrere Spezies mehrerer Genera der Familien Fanniidae, Muscidae, Sarcophagidae, Calliphoridae, Oestridae, u.a.	Myiasis verschiedener Körperhöhlen und Organe (Wundmyiasis, Hautmyiasis, Okuläre Myiasis, Rektalmyiasis, Urethralmyiasis, Vaginalmyiasis u.a.)	Erstlarven weltweit E (meist fakultative Parasiten)
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Ecdysozoa: Arthropoda: Insecta: Siphonaptera: Tungidae		
<i>Tunga penetrans</i> (Sandfloh)	Tungose	Verankerung in Haut Adulte Südamerika, Afrika, Südasien E
Eukaryota: Unikonta: Opisthokonta: Metazoa: Ecdysozoa: Arthropoda: Insecta: zahlreich Spezies der Heteroptera (Wanzen) (Familien Cimicidae und Reduviidae), Diptera (Zweiflügler, Fliegen und Mücken) (Familien Culicidae, Simuliidae, Ceratopogonidae, Psychodidae/Phlebotominae, Tabanidae) und Siphonaptera (Flöhe) als Blutsauger und Überträger pathogener Mikroorganismen	Stichreaktionen; zahlreiche durch übertragene Erreger hervorgerufene Erkrankungen	Adulte verschiedene Gebiete der Erde E

- * Sowie gebräuchlich, wurden auch die deutschen Namen für Parasiten in diese Liste aufgenommen. Für Helminthen gibt es eine Reihe von deutschen Trivialnamen, die z.T. auch im medizinisch-parasitologischen Alltagsjargon verwendet werden. Noch mehr gilt dies für parasitische Arthropoden. Hingegen existieren für parasitische Protozoen keine deutschen Namen und vermutlich auch keine in anderen lebenden Sprachen. (Eine überaus lesenswerte Arbeit zu dem Thema wurde von AESSCH (2002) veröffentlicht.)
- ** Nach internationaler Übereinkunft (KASSAI & BURT 1994, KASSAI et al. 1988) werden die Namen der Parasiten dadurch gebildet, dass man an den Stamm des Gattungsnamens die Endung -osis anhängt (z.B. Giardiosis, Trichomonosis etc.). Allerdings sind auch Bezeichnungen mit der Endung -iasis (Giardiasis, Trichomoniasis etc.), besonders im englischsprachigen Schrifttum, gebräuchlich. Früher hat man mit der auf -osis endenden Bezeichnung den chronischen Verlauf, mit der auf -iasis endenden Bezeichnung den akuten Verlauf charakterisiert (besser charakterisieren wollen). Da eine solche Differenzierung nicht möglich ist, ist man davon gänzlich abgekomen; es besteht kein Unterschied zwischen den Bezeichnungen mit den unterschiedlichen Endungen.
- *** SAS = Zumindest in einem bestimmten Entwicklungsstadium streng anthropostenoxen, Zyklus kann also ohne Einschaltung des Menschen nicht ablaufen.
- AS = Der Mensch ist – zumindest in vielen Teilen des Verbreitungsgebiets oder für bestimmte Stämme (Populationen) – ein für den Zyklus essenzieller, aber nicht ausschließlicher Wirt. E = Euryxener Parasit, in dessen Zyklus der Mensch keine essenzielle Rolle spielt.
- **** Bei der Klassifizierung der Wirtsspektren waren u.a. die Publikationen von COOMBS & CROMPTON (1991) und ASHFORD & CREWE (2003) sehr hilfreich.
- ***** Wir wissen, dass die Bezeichnung *Giardia lamblia* nomenklatrisch nicht korrekt ist, verwenden sie aber trotzdem, weil sie bei weitem die gebräuchlichste ist und weil vor allem noch immer nicht definitiv geklärt ist, wie dieser Erreger wirklich heißen muss. Verwendet werden vor allem auch die Namen *Lambdia intestinalis*, *Giardia intestinalis*, *Giardia duodenalis* (siehe hierzu auch THOMPSON et al. 2000).
- ***** Im Genus *Leishmania* wurden zahlreiche Arten beschrieben und mit bestimmten Krankheitsbildern oder geografisch definierten Gebieten assoziiert. Molekularbiologische Untersuchungen haben ergeben, dass eine scharfe Abgrenzung dieser Arten bzw. Stämme nicht möglich ist und dass die Ausprägung der klinischen Symptomatik in erheblichem Maße vom Immunstatus des Patienten abhängt. Leishmanien vermehren sich, soweit wir wissen, nur asexuell, weshalb der Artbegriff im eigentlichen Sinn für diese Organismen nicht zutrifft. Trotzdem verwendet man nach wie vor die binäre Nomenklatur, manchmal mit dem Zusatz „Komplex“, um die hohe genetische Variabilität anzudeuten. Als Erreger der Hautleishmaniosen gelten vorwiegend: *L. tropica*, *L. major*, *L. aethiopica* und die im Subgenus *Vannia* vereinten Taxa *L. panamensis*, *L. guyanensis*, *L. peruviana*. Die lokalisiert-diffus-progrediente kutane Leishmaniose, früher als mukokutane Leishmaniose bezeichnet, wird vorwiegend auf Infektionen mit Stämmen des *L. (V.) brasiliensis*-Komplexes oder mit Stämmen des *L. mexicana*-Komplexes assoziiert. Die Erreger der viszeralen Leishmaniose werden fast durchwegs durch Stämme des *L. donovani / infantum*-Komplexes und (in der Neuen Welt) durch Stämme (*L. mexicana*-Komplexes repräsentiert.

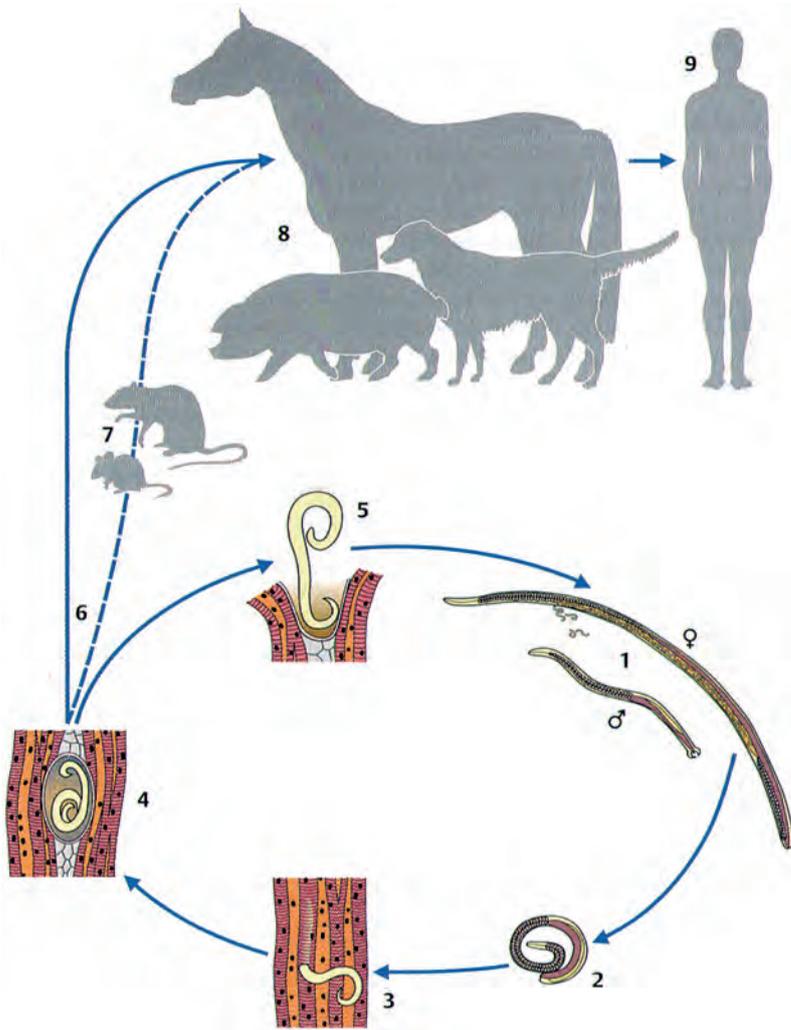


Abb. 5: Entwicklungszyklus von *Trichinella spiralis*. – Neben zahlreichen Säugetieren (7, 8) kann auch der Mensch (9) als Wirt fungieren, der sich durch die Aufnahme von ungenügend erhitztem trichinösem Fleisch (4), das die Muskeltrichinen enthält, infiziert (6). Diese Muskeltrichinen werden im Darm des Wirts frei (5) und häuten sich zu den geschlechtsreifen Tieren (1), die kopulieren. Das Weibchen produziert eine große Zahl von Larven (2), die kurzfristig im Darm und dann im Blutgefäßsystem sind und schließlich in die Muskulatur gelangen (3), wo sie sich einkapseln (4). Dieser Nematode ist ein Beispiel für einen extrem euryxenen permanenten Parasiten. Aus ECKERT & DEPLAZES 2005, mit freundlicher Genehmigung des Georg Thieme Verlags.

den Parasiten und dem Wirt „Mensch“ von grundlegender Bedeutung.

Unter dem Gesichtspunkt der Lokalisation kann man zwischen Endoparasiten und Ektoparasiten unterscheiden: Kasten 10. Die Protozoen einerseits und die Helminthen des Menschen andererseits sind durchwegs Endoparasiten, sie leben in Geweben oder Hohlräumen von Organen und können damit unmittelbar als Erreger von – zum Teil schweren und lebensgefährlichen Krankheiten – fungieren. Die Arthropoden sind hingegen – von wenigen endoparasitisch lebenden Arten (z.B. Fliegenmaden) abgesehen – Ektoparasiten, deren medizinische Bedeutung vorwiegend daraus resultiert, dass sie als Blutsauger Krankheitserreger übertragen können.

Im Kasten 11 sind die verschiedenen Formen, die ein Wirt im Lebenszyklus eines Parasiten einnehmen kann, zusammenfassend dargestellt. Von Endwirt und Zwischenwirt kann man natürlich nur dort sprechen, wo der Zyklus über mindestens zwei Wirte abläuft (Kasten 12). Weiters ist diese Spezifizierung nur sinnvoll, wenn der Parasit tatsächlich in einem der Wirte Gameten ausbildet, im anderen sich aber ungeschlechtlich vermehrt oder nur weiterentwickelt. Bei vielen Protozoen (z.B. *Giardia lamblia*, *Trichomonas vaginalis*, Näglerien, Trypanosomen, Leishmanien, Entamoeben, Acanthamoeben) kennen wir keine sexuelle Vermehrung. Manche (Trypanosomen, Leishmanien) sind diheteroxene Parasiten mit einem Arthropodenwirt, der als Überträger (Vektor) fungiert, und einem Wirbeltierwirt (der auch der Mensch sein kann und in dem sich die Krankheit entwickelt). In beiden Wirten vermehren sich die Parasiten – soweit wir wissen – nur ungeschlechtlich. Bei jenen Parasiten, die sich in den im Zyklus aufeinanderfolgenden Wirten unterschiedlich – d.h. zweigeschlechtlich oder parthenogenetisch oder ungeschlechtlich – vermehren, liegt dadurch ein Generationswechsel vor: Kasten 13.

Von besonderer Bedeutung für die Frage einer möglichen Koevolution eines Parasiten und seines/seiner Wirts/Wirte ist das Wirtsspektrum: Kasten 14. Bei Parasiten mit einem einzigen Wirt (oder einem einzigen Wirt in einem bestimmten Stadium des Entwicklungszyklus) ist der Verdacht groß, dass es sich um einen sehr alten Parasiten handelt und dass bei der Assoziation von Parasit und Wirt Phänomene einer Koevolution eine Rolle gespielt haben.

Für eine Koevolution ebenso von Bedeutung ist die Intensität der Bindung der einzelnen Stadien eines Parasiten: Kasten 15.

Und schließlich spielt eine Rolle, ob ein Parasit nur in dieser Lebensform auftritt oder primär eigentlich freilebend ist: Kasten 16. An dieser Stelle muss auch der Begriff der Opportunisten in Erinnerung gebracht werden. Sie zeigen, dass auch Parasiten, die sich im Laufe der Evolution mit ihrem Wirt „arrangiert haben“ oder mit denen sich der Wirt durch seine normale Abwehrmechanismen „arrangiert“ hat, unter bestimmten Umständen zu schwerwiegenden Erkrankungen führen können.

Tabelle 1 gibt einen Überblick über die wichtigsten, das heißt: die häufigsten und/oder gefährlichsten, Parasiten des Menschen unter Angabe der Bedeutung des Menschen im Lebenszyklus des Parasiten.

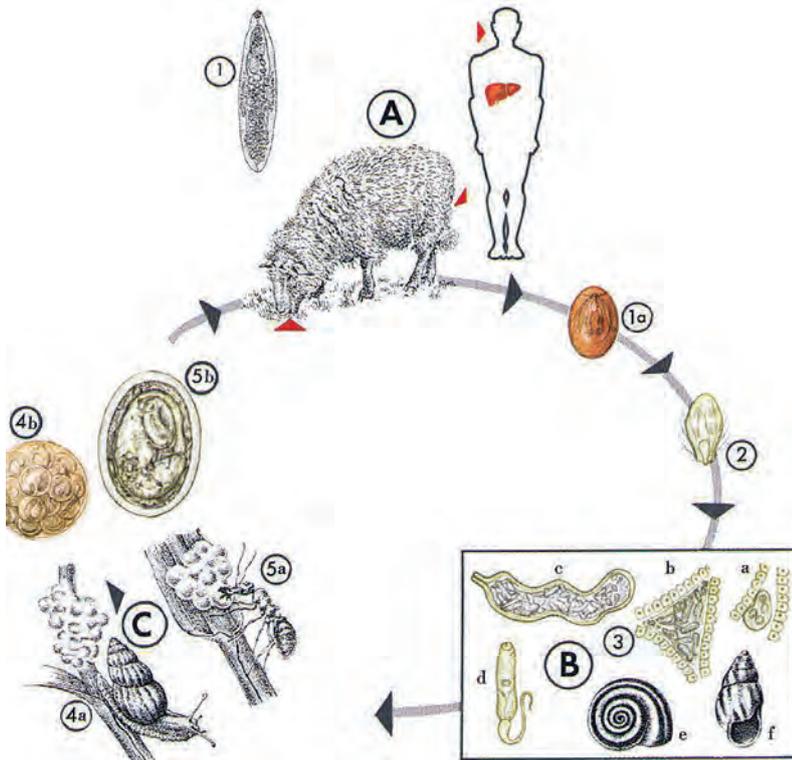


Abb. 6: Entwicklungszyklus von *Dicrocoelium dendriticum* (Kleiner Leberegel, Lanzettegel). Schafe und andere Wiederkäuer sowie auch der Mensch fungieren als Endwirte (A) des in den Gallenwegen parasitierenden Trematoden (1). Die ausgeschiedenen Eier (1a) gelangen mit den Fäzes ins Freie und müssen von bestimmten Schnecken (*Helicella*: 3e, *Zebrina*: 3f) aufgenommen werden. In den Schnecken, dem 1. Zwischenwirt (B), schlüpfen die Mirazidien (2), die sich über Sporozysten (3a, 3b, 3c) zu Zerkarien (3d) entwickeln, die aus der Kiemenhöhle der Schnecke ausbrechen. Die Schnecke setzt sie in einen Schleimballen (4b) eingehüllt an der Vegetation ab (4a). Diese Schleimballen der Schnecke weisen eine hohe Appetenz für Ameisen, den 2. Zwischenwirt (C), auf, die den von den Schnecken abgegebenen Schleim und die damit abgegebenen Zerkarien fressen (5a). Die Zerkarien durchbrechen die Darmwand und gelangen in die Leibeshöhle. Dies geschieht unter weitgehender Schonung des Wirts. Jede Zerkarie bohrt nur ein kleines Loch in die Darmwand, durch das sie sich durch schraubenartige Bewegungen durchpresst. Dabei gibt sie ein Sekret ab, das sogleich erhärtet und das Loch verschließt, wodurch Infektionen des Hämatozoels verhindert werden. Eine der aus dem Darm ausgebrochenen Zerkarien wandert in das Subösophagealganglion, wo sie sich zum so genannten Hirnwurm enzystiert. Die übrigen Zerkarien wandeln sich in der Leibeshöhle zu Metazerkarien (5b) um.

dem Schleimballen einer Schnecke werden übrigens nur bis zu etwa 200 Zerkarien abgegeben, das ist eine Zahl, die von der Ameise ertragen wird, mehr Zerkarien würden die Ameise töten. Der Hirnwurm (der letztlich dem Tod geweiht ist und „sich für die übrigen Zerkarien, die sich in der Leibeshöhle enzystieren, opfert“) löst bei kühleren Temperaturen – am Abend und am Morgen – in der Ameise einen tetanischen Mandibelkrampf aus, der dazu führt, dass die Ameise sich an den Spitzen der Vegetation festbeißt und so lange verharrt, bis sich die Temperatur durch die Sonnenbestrahlung erwärmt. Dann lösen sich die Mandibel, und die Ameise zeigt ein gänzlich unauffälliges Verhalten. Diese Korrelation mit der Temperatur ist deshalb von großer Bedeutung, weil eine direkte Sonnenbestrahlung der festgebissenen Ameise sehr bald zu deren Tod führen würde und weil sie außerdem von den präsumptiven Endwirten (z.B. Schafen) gefressen werden soll. Die Schafe fressen vorwiegend in den Morgen- und Abendstunden. Bemerkenswert ist weiters, dass die Ameisen nicht gleichermaßen an allen Pflanzen hochlaufen und sich festbeißen, sondern bevorzugt an solchen, die besonders gerne von Schafen gefressen werden. Die vom Schaf aufgenommenen Ameisen werden verdaut, aus den Metazerkarien schlüpfen die jungen Würmer, die in die Gallenwege einwandern und dort geschlechtsreif werden (1). Auch der Mensch kann als Endwirt fungieren, wenn er unabsichtlich (z.B. mit Kräutern, die er zu Salat verarbeitet) festgebissene Ameisen aufnimmt. Dieses Zyklus stellt ein besonders eindrucksvolles Beispiel von Koevolution von Parasiten und ihren Wirten dar. *D. dendriticum* ist ein Beispiel für einen triheteroxenen (Kasten 12), euryxenen (Kasten 14) Parasiten. Aus PIEKARSKI 1987, mit freundlicher Genehmigung von Springer Science+Business Media.

2. Koevolution

2.1. Formen der Koevolution

Koevolution im strengen Sinn ist die Interaktion zweier Arten mit reziproker Selektion zur Optimierung oder gar Sicherung der Existenzgrundlagen. Das bedeutet, anders ausgedrückt, dass sich die Genome (die Genpools) der beiden Spezies allmählich eben durch den gegenseitigen Selektionsdruck verändern.

Das klingt zunächst ganz einfach und plausibel: Es gibt kein wirklich stabiles Genom (Kasten 17). Die Genome aller Organismen sind dauernd Mutationen unterworfen, die sich im Phänotypus durch irgendwelche

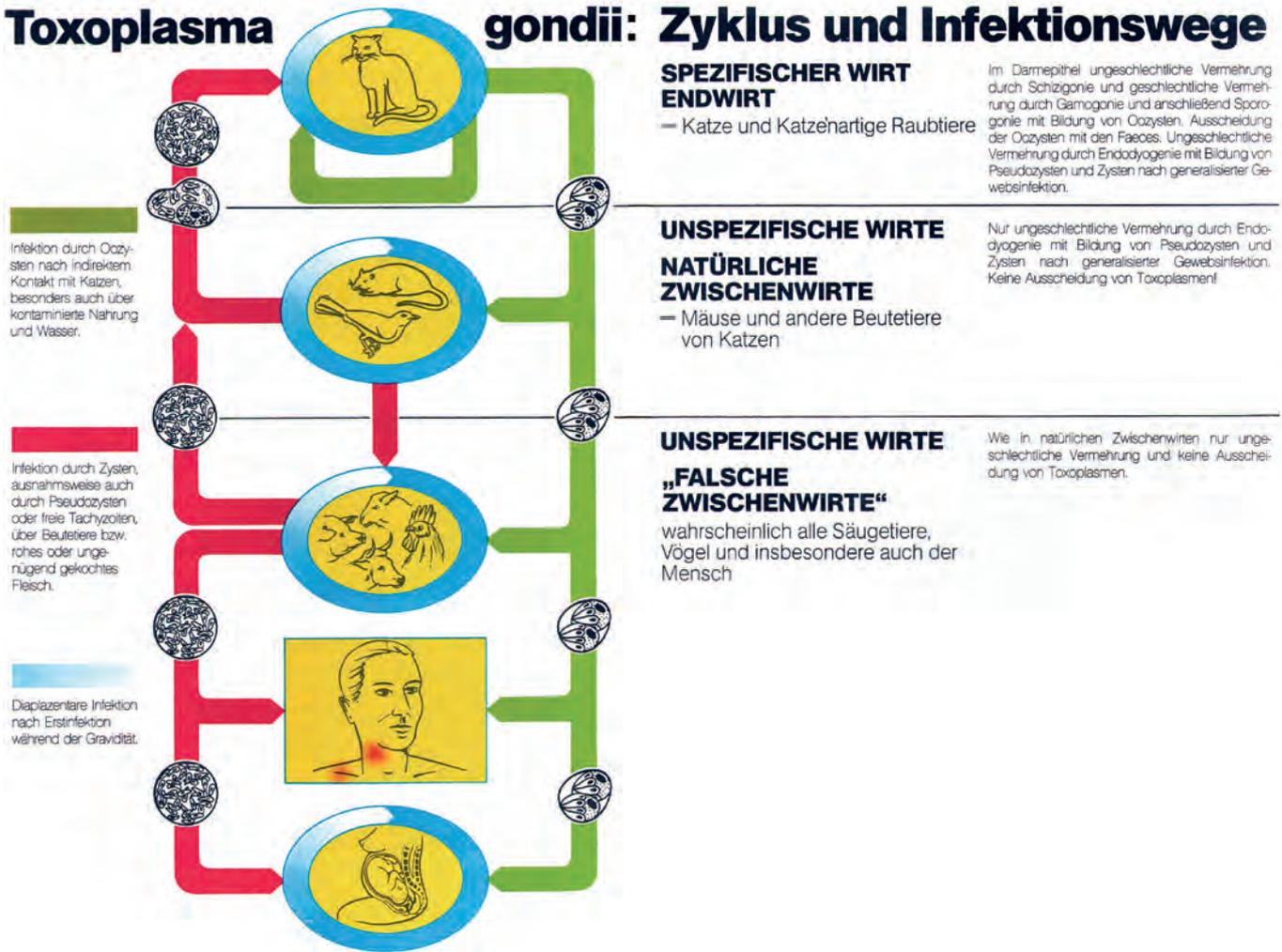
Veränderungen irgendwelcher Eigenschaften manifestieren können, aber nicht müssen. Und wenn diese neuen Eigenschaften für die Beziehung der beiden interagierenden Spezies – unter welchem Aspekt immer auch – vorteilhaft sind, dann werden die Träger dieser Eigenschaften eine größere Chance haben sich zu vermehren.

Es erheben sich natürlich sofort ein paar Fragen: Die gegenseitig provozierte Veränderung der Genome macht diese Koevolution aus – aber wie hoch muss sie in jeder der beiden involvierten Spezies sein, und wie gering darf sie vergleichsweise in einem der beiden „Partner“ oder „Kontrahenten“ sein, um noch den Begriff „Koevolution“ zuzulassen. Gewiss kann man nicht von Koevolution sprechen, wenn sich eine Art (A) immer besser an eine andere Art (B) anpasst, wenn aber die Spezies B im Wesentlichen unverändert bleibt oder – richtiger – wenn die Veränderungen, die sie im Laufe ihrer Evolution erfährt, nichts mit der Beziehung zur

² Aus grundsätzlichen Überlegungen kann eine Art nicht in eine andere übergehen (wodurch könnte eine Grenze gezogen werden?), sie besteht entweder kontinuierlich (auch wenn sich ihr Genom im Laufe der Zeit erheblich verändert, was auch im Phänotypus einen manchmal eindrucksvollen Niederschlag findet), oder sie hört auf zu existieren, indem sie entweder ausstirbt oder sich in zwei Arten aufspaltet.

Abb. 7: Entwicklungszyklus von *Toxoplasma gondii*. Aus ASPÖCK 1982.

Toxoplasma gondii: Zyklus und Infektionswege



Spezies A zu tun hat. Dann hat im Verlauf der Evolution der beiden Spezies eben einfach bei der einen Art eine Anpassung an die andere stattgefunden. In Wirklichkeit sind die Verhältnisse natürlich viel komplizierter und lassen sich schwer oder gar nicht nachvollziehen und analysieren, und gewiss lassen sich viele Phänomene von Koevolution einfach nicht erkennen. Wir sehen in einer Beziehung von Organismen ja nur den Status praesens, und der kann so unauffällig sein, dass man gar nicht an Koevolution denkt.

Dass das Ausmaß der gegenseitigen Selektion sehr unterschiedlich sein kann, liegt auf der Hand. Indes: Auch wenn es bei der Spezies A enorm und sofort ersichtlich ist, bei der Spezies B hingegen vergleichsweise sehr geringfügig, liegt immer noch Koevolution vor.

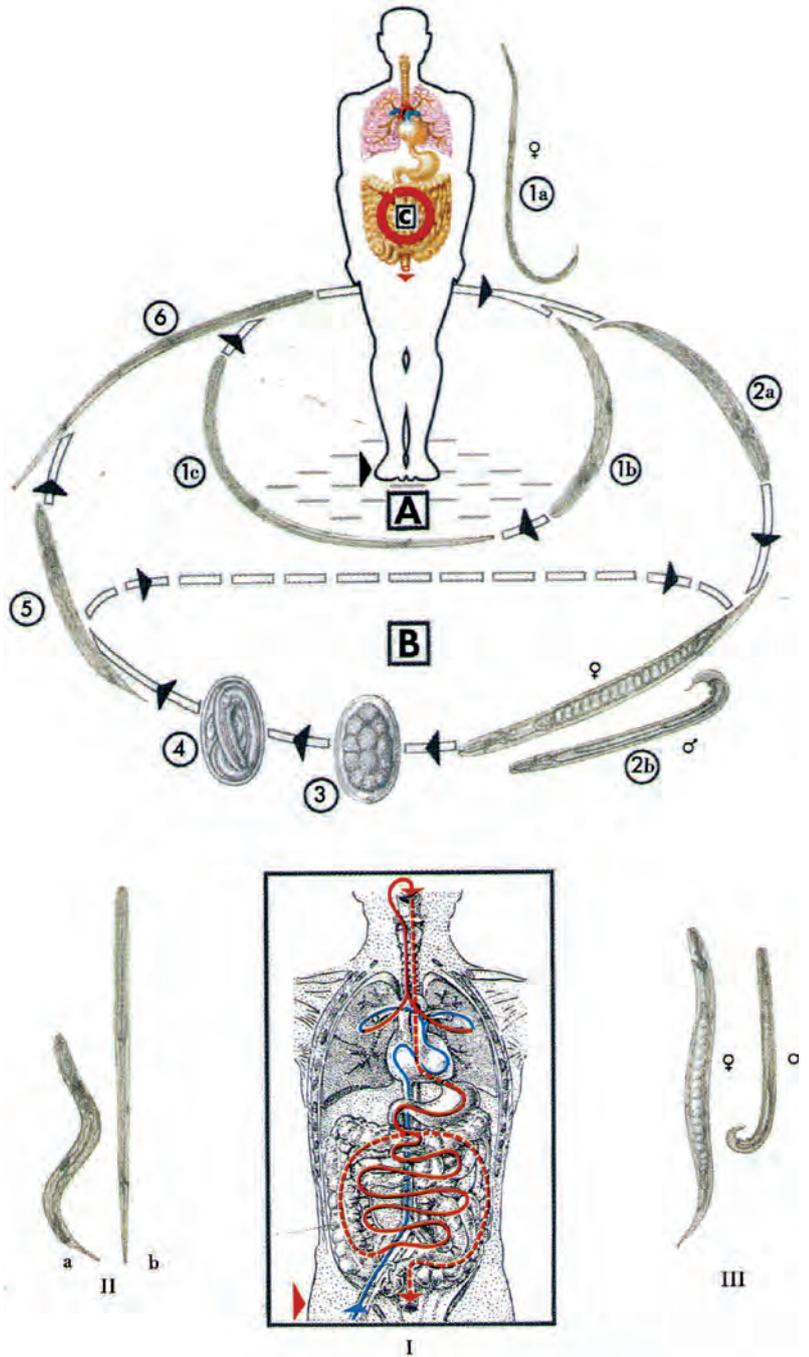
Eine weitere Frage ist, warum das Phänomen der Koevolution auf zwei Arten beschränkt sein soll. Und die nächste Frage ist, wie sehr die Veränderung eines oder beider Genome dazu führt, dass bei einer langen Koevolution längst nicht mehr die zwei Arten vorliegen, von denen aus die koevolutiven Prozesse ihren

Ausgang genommen haben mögen, sondern zwei ganz andere Spezies oder auch ein ganzes Bündel anderer Spezies². Tatsächlich erscheint es auch nicht nur zulässig, sondern eher sinnvoll, den Begriff auch dort anzuwenden, wo mehrere Arten, ja auch höhere Taxa, in ein Phänomen von Interaktion involviert sind, bei dem – wenn auch in unterschiedlichem Ausmaß – reziproke Selektion eine Rolle spielt. Man spricht in solchen Fällen von „diffuser Koevolution“ oder (wohl besser) „Netzwerk-Koevolution“. Möglicherweise besteht so eine Netzwerk-Koevolution bei den Interaktionen zwischen dem Menschen und seinen Parasiten (namentlich unter den Helminthen), die für die Bedeutung der Unterdrückung von Allergien oder Autoimmunerkrankungen eine Rolle spielen mögen.

Koevolution hat in der Evolution der höheren Lebensformen mit Sicherheit eine entscheidende Rolle gespielt, und letztlich ist es nicht abwegig festzustellen, dass dieser Satz ohne Koevolution weder gedacht noch geschrieben noch gelesen und verstanden werden könnte. Die Evolution des Menschen ist ohne die Entstehung

Abb. 8: Entwicklungszyklus von *Strongyloides stercoralis* (Zwergfadenwurm). – Im Dünndarm des Menschen, der als Endwirt (A) fungiert, leben die parasitischen Weibchen (1a), die parthenogenetisch Eier produzieren, aus denen sogleich Larven schlüpfen, die mit den Fäzes nach außen gelangen. Diese rhabditiformen Larven (2a) entwickeln sich zu männlichen oder weiblichen Adultwürmern (B, 2b, III). Nach der Kopulation legen die Weibchen Eier (3,4), aus denen wiederum rhabditiforme Larven (5, IIa) schlüpfen, aus denen sich filariforme Larven (6, IIb) entwickeln, die sich – wenn sie z.B. bei einem bloßfüßigen Menschen Hautkontakt haben – perkutan einbohren und nach einem Wanderweg vom Darm über das Herz in die Lunge gelangen, wo sie in die Alveolen eindringen (I, blau). Aus den Alveolen wandern sie über den Ösophagus in den Pharynx, werden abgeschluckt und erreichen den Dünndarm, wo sie zu den geschlechtsreifen parthenogenetischen Weibchen werden (I, rot). Der Zyklus kann jedoch drei Modifikationen erfahren: Die mit den Fäzes abgegangenen rhabditiformen Larven (1b) können sich im Freien direkt zu filariformen (1c) Larven entwickeln, die den Menschen perkutan infizieren können. Es ist jedoch auch möglich, dass aus den freilebenden rhabditiformen Larven der freilebenden getrenntgeschlechtlichen Generation erneut männliche und weibliche Zwergfadenwürmer werden (B), sodass es eine weitere freilebende Generation gibt. Es ist schließlich aber auch möglich, dass sich aus den im Dünndarm produzierten rhabditiformen filariformen Larven entwickeln, die noch im Darm (Endoautoinvasion: C) oder, wenn sie mit den Fäzes nach außen gelangen, perianal in die Haut eindringen können (Exoautoinvasion) und nach dem üblichen Wanderweg zu parthenogenetischen Weibchen werden.

S. stercoralis ist ein Beispiel für einen monoxenen (Kasten 12) Helminthen mit einem Generationswechsel, und zwar einer Heterogonie (Kasten 13). Er ist weiters einer der ganz wenigen Helminthen, die sich im Menschen (über die Endoautoinvasion vermehren können, weshalb der Parasit bei Immunsuppression eine Massenvermehrung erfahren kann, die zu einer lebensgefährlichen Erkrankung führt. Aus PIEKARSKI 1987, mit freundlicher Genehmigung von Springer Science+Business Media.



der Eukaryoten und Mitochondrien nicht denkbar. Mitochondrien sind das Ergebnis einer intrazellulären Symbiose zwischen zwei einzelligen Organismen, von denen zumindest einer ein Prokaryot war, der vom anderen „gefressen“, „aber nicht aufgeessen“, d.h. aufgenommen und integriert wurde, der sich eben nicht auffressen ließ, sondern am Leben blieb, sich häuslich einrichtete, das Genom seines Wirts, aber auch sein eigenes veränderte. Das ist gewiss nicht von heute auf morgen passiert, da war mit Sicherheit reziproke Selektion – also Koevolution – im Spiel. Endosymbiosen – auch andere intrazelluläre und viele andere Formen – sind unter den Lebensformen reich vertreten. Bei den meisten, wenn nicht in irgendeiner Weise bei allen, haben Phänomene der Koevolution eine Rolle gespielt. Das mag spitzfindig erscheinen, und das sind auch nicht die Beispiele, an die man

denkt, wenn von Koevolution die Rede ist. Aber ein Beispiel, eigentlich ein ganzes Bündel von Beispielen, ist jedem Biologen und auch vielen Nicht-Biologen geläufig: intrazelluläre und extrazelluläre Symbionten (Bakterien, Pilze, Protozoen) vieler Organismen – von blutsaugenden Insekten bis zu den Wiederkäuern –, die bei der Verdauung der Nahrung eine essenzielle Rolle spielen. Und letztlich ist auch unsere Darmflora ein gutes Beispiel. All das – abermals sei es mit Nachdruck vermerkt – entsteht, entwickelt sich, evolviert nicht von heute auf morgen, sondern kann nur als Ergebnis einer langen Koevolution verstanden werden.

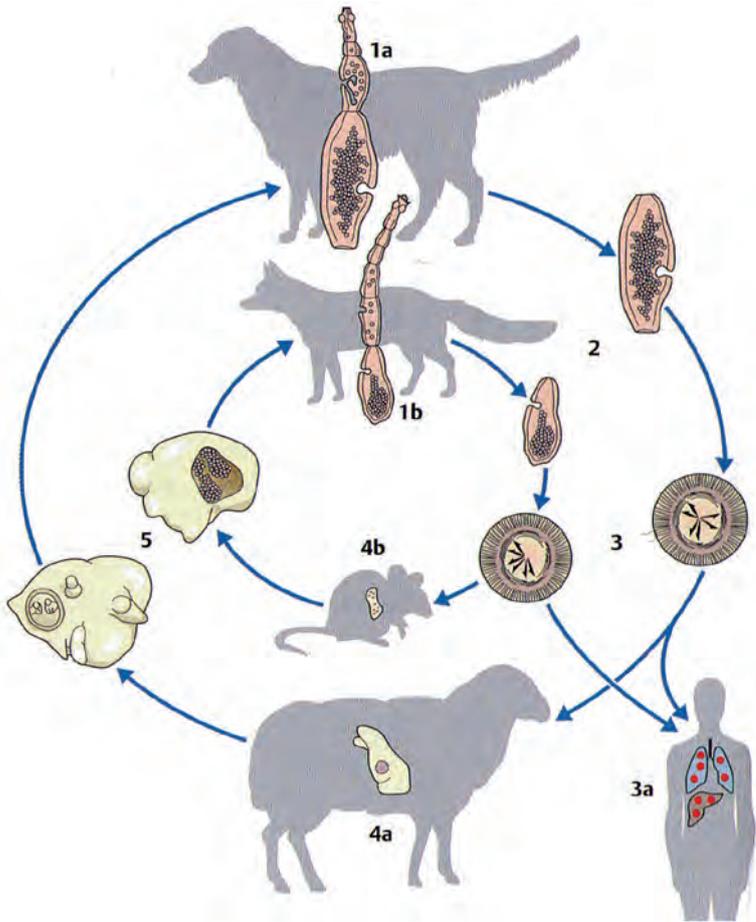


Abb. 9: Zyklen von *Echinococcus granulosus* (Hundebandwurm) (außen) und *E. multilocularis* (Fuchsbandwurm) (innen). – Hund (1a) bzw. Fuchs (1b) sind die Endwirte, Schaf (4a) und andere Haustiere bzw. Kleinsäugetiere (4b) sind die Zwischenwirte dieser beiden Bandwürmer, die auch für den Menschen gefährlich werden können, wenn er als akzidenteller (falscher) Zwischenwirt die Eier (3) aufnimmt (3a). Die Endwirte erleiden durch den Parasiten keine Beeinträchtigung ihrer Gesundheit, die Zwischenwirte erkranken hingegen sehr, was auch ganz im Sinn des biologischen Zyklus des Parasiten ist: Sie sollen eine leichtere Beute der Endwirte werden. Die Endwirte scheiden die reifen Bandwurmglieder (2) aus, die die Eier (3) enthalten. Die in ihnen enthaltene Onkosphäre wächst im Zwischenwirt zum Metazestoden (5) heran. Siehe auch Abb. 34. AUS ECKERT & DEPLAZES 2005, mit freundlicher Genehmigung des Georg Thieme Verlags.

Paradebeispiele von Koevolution sind natürlich die Blütenpflanzen und ihre Bestäuber – ohne diese Koevolution sähe die Erde ganz anders aus; wir brauchen uns nur vor Augen zu halten, wie die Wälder im Paläozoiikum ausgesehen haben, als es noch keine Insekten gab, die Blüten bestäuben hätten können. Ein Partner hat in reziproker Selektion die Evolution des anderen in eine bestimmte Richtung erst ermöglicht. Dabei sind eindrucksvolle Spitzenleistungen der Koevolution, wie die 30 cm langen Sphingiden-Rüssel und die entsprechend langen Nektarsporne der besuchten Blüten entstanden.

Auch Parasitismus gilt als Paradebeispiel von Koevolution, und ist es ohne Zweifel auch. Aber die Situation und Strategien sind grundverschieden. Bei den Blütenpflanzen und ihren Bestäubern wird eine für bei-

de Seiten a priori oder zumindest sehr früh vorteilhafte Interaktion immer weiter verbessert. Bei den Parasiten und ihren Wirten geht es hingegen um eine Auseinandersetzung unter primär negativen Vorzeichen.

2.2. Sonderfall Parasitismus

Das Verhältnis zwischen Parasit und Wirt unterscheidet sich von dem vieler anderer interagierender Spezies – einfach ausgedrückt – dadurch, dass der eine (der Parasit) dem anderen (dem Wirt) etwas nehmen will, während eben jener Wirt in der Regel versucht, den Parasiten zu eliminieren. Es ist also tatsächlich eine permanente Auseinandersetzung, die man häufig als Wettrüsten bezeichnet (siehe Kasten 17). Dieses Schlagwort trifft ohne Zweifel plakativ den Kern der Interaktion und nimmt implizit auf die Koevolution Bezug, wengleich wesentliche Facetten, nämlich die Entwicklung von Schutzmechanismen dabei nicht ausreichend hervorgehoben werden. Primär ist der Parasit der Angreifer, der Wirt wehrt sich durch Gegenangriff, wofür er das ganze Arsenal der unspezifischen und spezifischen, humoralen und zellulären Immunabwehr einsetzt.

Der Parasit antwortet darauf nicht so sehr durch Entwicklung neuer Waffen, sondern „erfindet“ alle möglichen Strategien, um sich vor dieser seine Existenz bedrohenden Abwehr zu schützen. Er versucht seinerseits, der Abwehr zu entkommen, weshalb alle diese Mechanismen treffend als Evasionsmechanismen (engl. auch escape mechanisms) bezeichnet werden. Immerhin umfassen diese Evasionsmechanismen auch Strategien, die einen Angriff auf das Immunsystem darstellen, indem durch Produktion immunsuppressiver Substanzen von Seiten des Parasiten einzelne zelluläre und/oder humorale Komponenten des Immunsystems blockiert werden.

Sowohl aus der Sicht der medizinischen Bedeutung als auch jener der Koevolution ist es wichtig, Art, Grad, Ausmaß und Konsequenzen der Schädigung des Wirts, in unserem Fall des Menschen, zu analysieren und beurteilen.

Die häufig zu findende Feststellung, dass der Parasit seinen Wirt möglichst wenig zu schädigen sucht, um sich seiner Vermehrungsgrundlage nicht zu berauben, hat zwar einen wahren Kern, ist aber unter verschiedenen Gesichtspunkten unzutreffend. Es ist natürlich auch nicht richtig, dass jedes Parasit-Wirt-Verhältnis in der Evolution einer friedlichen Koexistenz zustrebt.

Erstens kann Parasitismus von ganz verschiedenen Seiten aus entstehen, keinesfalls muss die Beziehung der beiden Partner mit einem massiven und für den Wirt le-

³ Bei *Echinococcus multilocularis* (ebenso wie bei *E. granulosus*) liegt ein Generationswechsel vor, in der Form einer Metagenese mit geschlechtlicher Vermehrung im Endwirt und ungeschlechtlicher Vermehrung im Zwischenwirt.

Red Queen Principle

Der Begriff wurde ursprünglich (1973) von Leigh VAN VALEN vorgeschlagen, später (1982) von Graham BELL evolutionsbiologisch weiter gefasst. Man versteht darunter eine Hypothese, die besagt, dass nur die dauernde Veränderung des Genoms das Bestehen eines biologischen Systems gewährleisten kann. Voraussetzung dafür ist die sexuelle Fortpflanzung (die ja für die Vermehrung an sich nicht notwendig wäre) mit der Möglichkeit der dauernden Neukombination der Gene, so dass sich permanent neue Wege der Anpassung eröffnen. Das „Wettrüsten“ zwischen Parasit und Wirt entspricht diesem Prinzip. Könnte sich nicht der eine dem anderen im Verlauf der Evolution immer irgendwie anpassen, um den Attacken seines Widersparts gegenzusteuern, würde das System, das durch die beiden, den Wirt und den Parasiten, besteht, bald aufhören zu bestehen, weil der eine („der Stärkere“) den anderen vereinnahmt und letztlich auslöschen würde.

Der Begriff wurde einer Geschichte in einem Buch des englischen Mathematikers und Schriftstellers Lewis CARROLL (Pseudonym für Charles Lutwidge Dodgson, 1832-1898) entlehnt. Ch. L. Dodgson schrieb für die Tochter seines Dekans, Alice Pleasance Liddell, anspruchsvolle Kinderbücher, darunter – neben dem wohl berühmtesten Buch „Alice im Wunderland“ – eines mit dem englischen Originaltitel „Through the Looking-Glass, and What Alice Found There“, deutsch „Alice hinter den Spiegeln“, in dem die Schwarze Königin (im englischen Originaltext die Rote Königin) der verwunderten Alice, die nach einem rasenden Lauf mit der Königin überrascht feststellt, dass sie ja unter demselben Baum geblieben sind, von dem sie losgerannt sind, erklärt: „Hierzulande musst du so schnell rennen, wie du kannst, wenn du am gleichen Fleck bleiben willst. Und um woanders hin zu kommen, muss man noch mindestens doppelt so schnell laufen.“ Im Deutschen hat sich der Begriff Red-Queen-Hypothese (oder Rote-Königin-Hypothese) eingebürgert.

17

bensbedrohenden Angriff beginnen, der Parasitismus kann auch von der anderen Seite seinen Anfang nehmen, und aus einem Kommensalen kann ein gefährlicher Parasit werden. Und zwischen diesen Extremen liegen viele andere Möglichkeiten dadurch, dass durch Veränderungen der Pathogenität und/oder Virulenz des Parasiten und/oder der Empfänglichkeit und/oder Empfindlichkeit des Wirts die Parasit-Wirt-Beziehung erheblich verändert wird. Meist liegt dabei Koevolution vor.

Zweitens ist es entscheidend, welche Position der Wirt im Zyklus hat. Das lässt sich gut am Beispiel des Fuchsbandwurms (Abb. 9) erläutern (um nur eines unter vielen herauszugreifen). *Echinococcus multilocularis*, der Fünfgliedrige Fuchsbandwurm, lebt als geschlechtsreifer, sich sexuell vermehrender Bandwurm im Dünndarm von Fuchs (allenfalls Hund oder Katze). Der adulte Wurm erreicht eine Länge von 1,5 bis 4 mm, der Fuchs kann 1000e Würmer in seinem Darm beherbergen. Er nimmt dabei offensichtlich keinen Schaden, seine Gesundheit ist nicht beeinträchtigt. Mit den Exkrementen des Fuchses gelangen die Eier oder die abgeschnürten Endglieder der Bandwürmer, deren jedes ca. 200 Eier enthält, nach außen. Werden die Eier von einer Wühlmaus (oder einem anderen geeigneten Kleinsäuger) oral aufgenommen, so schlüpft aus ihnen eine

Larve (die Onkosphäre), die aus dem Darm ins Blutgefäßsystem und von dort in die Leber gelangt, wo sie sich zum nächsten Larvenstadium, dem Metazestoden entwickelt. Der Metazestode, auch Finne genannt, durchwuchert die Leber durch wurzelartiges Wachstum wie ein Tumor. In dem Metazestoden und seinen röhrenartigen Fortsätzen schnüren sich in Form einer ungeschlechtlichen Vermehrung³ zahlreiche Protoscolecen ab, die so genannten Kopfanlagen des Bandwurms, aus denen, wenn sie in den Darm des Fuchses gelangen, die adulten Bandwürmer auswachsen. Der Parasit tötet die Maus nicht, jedenfalls nicht sogleich, er schädigt sie aber zunehmend, ihr Verhalten ändert sich, sie ist krank und wird bald – und jedenfalls leichter – eine Beute des Fuchses. Die Schädigung des Wirts – dieses Wirts, des Zwischenwirts von *E. multilocularis* – ist für den Zyklus bedeutsam. Die Maus muss ja vom Fuchs gefressen werden, und die Chance wird erheblich erhöht, wenn sie geschwächt ist, weniger aufmerksam ist, langsamer läuft. Wäre kein Unterschied zwischen infizierten und nicht infizierten Mäusen, bestünde die Gefahr, dass sich der Zyklus totläuft und zu wenig infizierte Mäuse gefressen werden. Diese Strategie gilt für alle Parasitenzyklen, bei denen ein Zwischenwirt gefressen werden muss. Es ist verständlich, dass der Mensch bei keinem Parasiten die Rolle dieses Zwischenwirts, der gefressen werden muss, einnimmt, weil sich die Natur nicht darauf einlassen kann, dass regelmäßig jemand gefressen werden soll, der so intelligent wie *Homo sapiens* (und wohl schon dessen Vorfahren) ist.

3. Formen der Schädigung des Wirts durch Parasiten

Vorweg eine grundsätzliche und wesentliche Feststellung: Der Parasit hat nicht das geringste Interesse daran, seinem Wirt einen Schaden zuzufügen, der dessen basale Lebensfunktionen beeinträchtigt. Parasiten, die ihre Wirte in lebensbedrohlichem Ausmaß schädigen, berauben sich selbst ihrer Lebensgrundlage. Das gilt in ganz besonderem Maße für die Endwirte. Im Endwirt erreicht der Parasit seine Geschlechtsreife, er produziert männliche und weibliche Geschlechtszellen, die sich zu einer Zygote vereinigen und dann in geeigneter Form – z.B. als Oozysten oder Sporozysten bei Protozoen oder als Eier bei Helminthen – den Endwirt verlassen. Je weniger der Endwirt durch den Parasiten Schaden nimmt, umso ungestörter und länger kann der Parasit Nachkommen produzieren, die er für den nächsten Zyklus „in die Welt schickt“ – in der Regel, indem sie vom Wirt (vor allem mit den Fäzes, mit dem Urin oder etwa durch Aushusten) ausgeschieden werden. Dem Überleben des Parasiten und damit der Reproduktion und der Dauer der Ausscheidung sind durch die Immun-

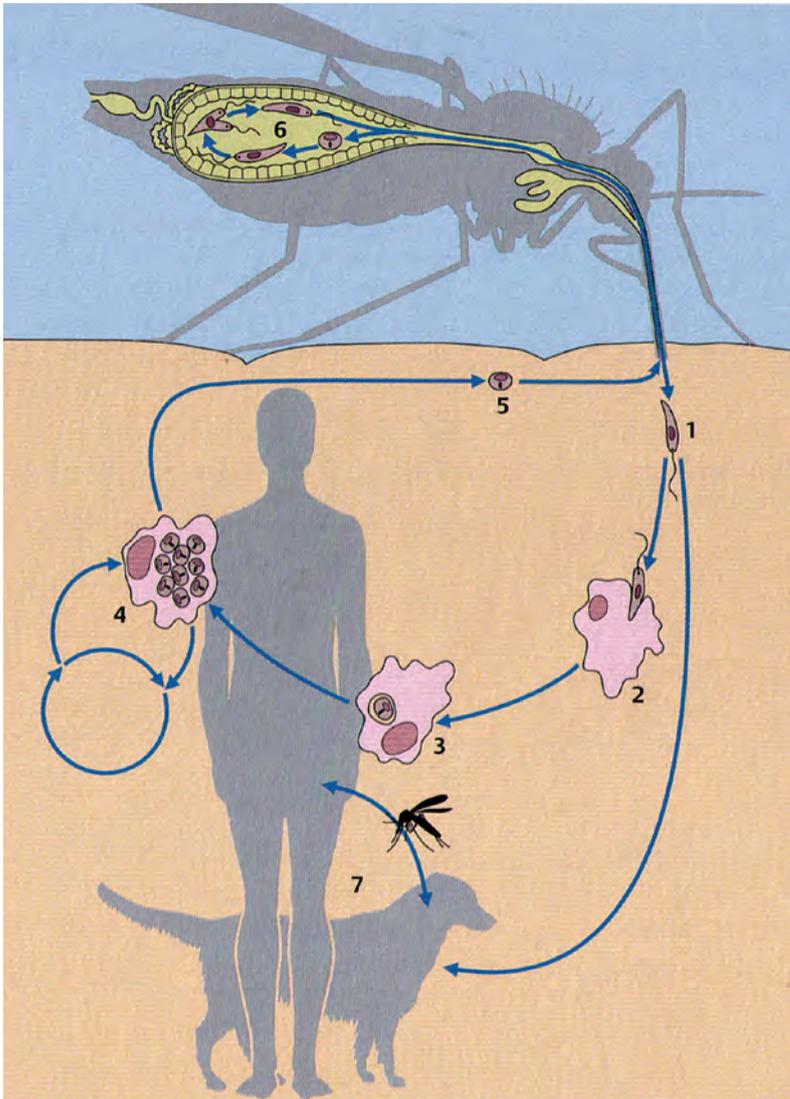


Abb. 10: Entwicklungszyklus von *Leishmania infantum*. – Die promastigoten Stadien (1) werden während des Blutsaugens durch Sandmücken auf den Menschen oder andere Säugetiere (besonders Hund, 7) übertragen. Diese befallen Makrophagen (2) und andere Zellen, in denen sie sich vermehren (3, 4). Ein Teil von ihnen gelangt als amastigote Formen (5) ins Blut, von wo sie von Sandmücken aufgenommen werden und nach einer Entwicklung im Darm der Sandmücke (6) und Umwandlung zu promastigoten Formen auf einen anderen Menschen übertragen werden können. *L. infantum* ist ein Beispiel eines diheteroxenen Parasiten (Kasten 12), manche Stämme weisen eine hohe Bindung an den Menschen auf. Grundsätzlich sind die Leishmanien jedoch Erreger von Zoonosen. AUS ECKERT & DEPLAZES 2005, mit freundlicher Genehmigung des Georg Thieme Verlags.

antwort des Wirts in der Regel Grenzen gesetzt, aber wenn es der Parasit schafft, diese Immunantwort in irgendeiner Weise zu umgehen, dann kann die Produktion von Nachkommen, z.B. bei Helminthosen die von Eiern oder Larven, Jahre und Jahrzehnte andauern. Mutatis mutandis gilt dies aber ebenso für Parasiten, die sich nur ungeschlechtlich vermehren und zu chronischer Infektion führen (*Giardia*, *Trichomonas*). Im Dünndarm des Menschen parasitierende Bandwürmer, *Diphyllobothrium latum*, *Taenia saginata*, *T. solium* u.a.,

die sich durch einen hohen Grad an Anpassung auszeichnen und ihrem Wirt kaum Schaden zufügen, leben viele Jahre (*D. latum* bis 50 Jahre!) und produzieren in dieser Periode laufend Eier. Auch die weitaus weniger harmlosen Hakenwürmer (die, da sie den Darm häufig in großer Zahl besiedeln, als Blutsauger zu schweren und auch lebensgefährlichen Schädigungen führen) können, zumindest wenn nur wenige Individuen parasitieren, bis etwa 20 Jahre alt werden. Und sogar *Schistosoma*-Arten, die in den Blutgefäßen leben und durch die Art ihrer Eiablage⁴ einen hohen Grad an Pathogenität bedingen, haben es im Verlauf der Evolution geschafft, die Schädigungen und zugleich die Abwehrmechanismen des Wirts so weit in Grenzen zu halten, dass sie jahrzehntelang parasitieren können.

Für die Zwischenwirte gilt dieses Bemühen des Parasiten, den Schaden möglichst gering zu halten, nur in eingeschränkter Form. Im Zwischenwirt muss der Parasit ja nur einen bestimmten Abschnitt seiner Entwicklung hinter sich bringen, und sobald das geschehen ist, hat es für den Parasiten keine Bedeutung, ob der parasitierte Zwischenwirt weiterlebt oder nicht. Im Kapitel 2.2 wurde der Zyklus des Fuchsbandwurms geschildert und dabei betont, wie wichtig es ist, dass der Zwischenwirt eine Schädigung erleidet, um von dem präsumptiven Endwirt leichter erbeutet und gefressen zu werden. Ein anderes Beispiel ist der Zyklus von *Toxoplasma gondii* (Abb. 7). Die Endwirte sind katzenartige Raubtiere, bei uns die Katze. In den Zellen des Darmepithels entwickeln sich die Gameten, und nach deren Vereinigung entstehen die Oozysten, die bei einer erstmals mit *Toxoplasma* infizierten Katze etwa drei Wochen lang in einer Gesamtzahl von ca. 100 Millionen ausgeschieden werden. Die Katze erkrankt dabei nicht gravierend, in der Regel leidet sie in dieser Zeit an Diarrhöen, ohne andere Zeichen einer Erkrankung. Die im Freien (z.B. im Erdboden) liegenden Oozysten sporulieren innerhalb von zwei bis drei Tagen und werden damit infektiös. Mäuse, die diese Oozysten oral aufnehmen, erkranken zwar nicht durch Entwicklung einer auffällenden Symptomatik, aber aufgenommene Erreger, die sich schließlich im Gehirn der Maus als Zystenform etablieren, bedingen Verhaltensänderungen der Maus: Sie verliert das Fluchtverhalten gegenüber Katzengeruch (der Geruch von Katzenurin wirkt für Mäuse abstoßend), wird im Gegenteil davon angezogen. So bewirkt der Parasit letztlich, dass die Maus in den Tod rennt, wenn sie leichter, früher, schneller von einer Katze gefressen wird als nicht mit *Toxoplasma gondii* infizierte Artgenossen.

⁴Die Eier werden in den Kapillaren um Harnblase bzw. Darm abgelegt, sie verstopfen die Gefäße, und die thrombosierte und nekrotisierte Gefäße führen zu kleinen Ulcera, über die die Eier in die Hohlorgane gelangen und mit Harn bzw. Fäzes den Weg nach außen finden.

Für die meisten anthroponen oder beim Menschen häufig auftretenden Parasiten ist der Mensch Endwirt (Tab. 1) – soweit diese Differenzierung zutreffend ist, und sie kann nur bei sich (zumindest auch) sexuell fortpflanzenden Parasiten zutreffen. Tatsächlich führen diese Parasiten nicht zu einer akuten und so gleich tödlich verlaufenden Erkrankung, häufig entwickelt sich erst allmählich eine Erkrankung, die durchaus auch schwer und letztlich tödlich sein kann, aber genügend lange dauert, um dem Parasiten die Produktion von Nachkommen zu ermöglichen. Und auch bei jenen anthropostenoxenen Parasiten, bei denen von End- und Zwischenwirt nicht gesprochen werden kann, dauert die Krankheit genügend lange – häufig ist sie chronisch –, um den Parasiten die Möglichkeit zu geben, die Produkte der ungeschlechtlichen Vermehrung weiter zu verbreiten (Beispiele: *Giardia*, *Trichomonas*, *Trypanosoma*, *Leishmania*, *Entamoeba*). Als natürlicher Zwischenwirt fungiert der Mensch nur ausnahmsweise, niemals in einer Form, dass er vom Endwirt gefressen werden müsste (wie in Kap. 2.2 erwähnt, schließt die Intelligenz der Hominini solche Zyklen aus).

Natürlicher Zwischenwirt ist der Mensch bei den Malaria-Parasiten (Abb. 29): Die im Menschen in den Erythrozyten sich entwickelnden Gametozyten werden von *Anopheles*-Stechmücken mit dem Blut aufgenommen, in ihnen findet die Reifung zu Gameten mit nachfolgender Vereinigung, Bildung der Zygote und anschließender Meiose statt. Die Infektionen mit *Plasmodium vivax*, *P. ovale* und *P. malariae* bedrohen in der Regel das Leben in keiner Weise (wie schwer auch die Krankheit vom Betroffenen empfunden werden mag), und die Erreger halten sich lange Zeit (Jahre, Jahrzehnte) im Blut auf, und zwar in Form von Schizogonien „auf Sparflamme“ (*P. malariae*) oder durch Rezidive aus Hypnozoiten aus Hepatozyten (*P. vivax*, *P. ovale*). Selbst bei der durch *P. falciparum* hervorgerufenen Malaria tropica bleiben genügend Infizierte am Leben und stellen ein dauerndes Reservoir für die Anophelen dar. (In vielen Teilen Afrikas ist nahezu die gesamte Bevölkerung infiziert; die tödlichen Verläufe betreffen vor allem Kleinkinder.)

Parasiten können in ganz unterschiedlicher Weise ihren Wirt schädigen. Insgesamt begegnen wir in der Natur einer geradezu unglaublichen Vielfalt pathogener Wirkungen von Parasiten auf ihre Wirte, auf die hier – da sie den Menschen nicht betreffen – nicht eingegangen zu werden braucht. Aber selbst die Formen schädigender Wirkung von Parasiten des Menschen umfassen immer noch ein enormes Spektrum von Mechanismen, durch die Zellen, Gewebe, Organe, Funktionen und auf diesen Umwegen sogar das Verhalten gestört werden können.

Intrazelluläre Parasiten (*Leishmania* spp., *Trypanosoma cruzi*, *Plasmodium* spp., *Toxoplasma gondii* – wie

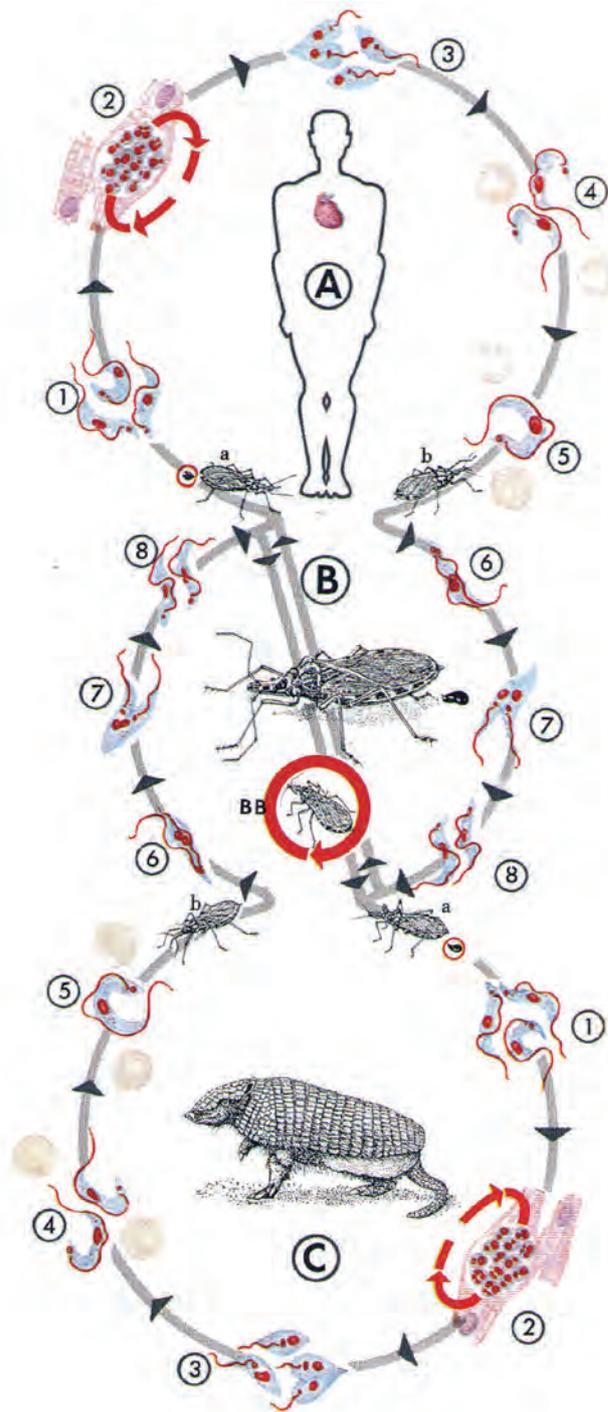


Abb. 11: Entwicklungszyklus von *Trypanosoma cruzi*. – Neben vielen anderen Säugetieren (z.B. Gürteltier: C) kann auch der Mensch (A) als Wirt des Parasiten fungieren. *T. cruzi* lebt intrazellulär (2) z.B. in Muskelzellen, jedoch nach Umwandlung – in begeißelten Formen – auch im Blut (3-5). Diese müssen von einer Raubwanze (B) beim Blutsaugen aufgenommen werden, in deren Darm findet eine neuerliche Gestaltsumwandlung statt (6-8). Wenn eine Wanze Blut saugt, gibt sie Exkremente ab, die die Trypanosomen enthalten. Wenn der gestochene Mensch die juckende Stichwunde kratzt, schmiert er die Trypanosomen in den Stichkanal. Von dort gelangen sie ins Blut und weiter in verschiedene Organe, womit der Kreislauf geschlossen ist. *T. cruzi* ist ein Beispiel für einen diheteroxenen (Kasten 12), euryxenen (Kasten 14) Parasiten. Er ist Erreger einer Zoonose, allerdings gibt es offensichtlich Stämme, die vorwiegend oder ausschließlich im Menschen parasitieren. AUS PIEKARSKI 1987, mit freundlicher Genehmigung von Springer Science+Business Media.

überhaupt alle Apicomplexa; *Trichinella* spp.) führen letztlich zu einer Zerstörung der befallenen Zelle. Das kann nahezu bedeutungslos sein, wenn nur eine relativ kleine Zahl von Zellen betroffen ist. *Plasmodium malariae*, der Erreger der Malaria quartana, tritt in so niedriger Befallsdichte auf (nur etwa 1% oder noch weniger der Erythrozyten sind parasitiert), dass dies vom Wirt ohne weiteres ertragen wird, das Immunsystem hat die Infektion unter Kontrolle. Ähnlich ist die Situation bei *P. vivax* und *P. ovale*, wenn auch in der Regel ein etwas höherer Prozentsatz der Erythrozyten befallen ist. Bei *P. falciparum* hingegen ist das Immunsystem häufig nicht in der Lage, der exorbitanten Vermehrung der Parasiten Einhalt zu gebieten: 20, 30, 49, ja bis zu 50% der Erythrozyten können von den Parasiten befallen sein und gehen zugrunde. Das führt zu Anämie, Hypoxämie, wobei als weitere Pathomechanismen die Sequestrierung der Erythrozyten, d. i. das Anheften an den Wänden der Kapillaren, die Verklumpung und damit die Thrombusbildung von großer Bedeutung sind. Dies ist mit dem Leben nicht mehr vereinbar.

Ein anderes Beispiel ist *Toxoplasma gondii* – ein Parasit, der beim postnatal infizierten Immungesunden fast bedeutungslos ist, der aber bei diaplazentarer Übertragung das Ungeborene schwer schädigen kann. Vor allem in der Frühschwangerschaft kann dies zum Absterben der Frucht führen. Der intrazelluläre Parasit zerstört so viele Zellen, dass der Embryo nicht mehr lebensfähig ist.

Extrazelluläre Protozoen können auf vielfältige Weise – je nach Lokalisation und Art der parthenogenetisch wirksamen Faktoren – den Wirt schädigen. Der Entzug der Nahrung spielt auch bei den Darmprotozoen eine völlig untergeordnete Rolle, aber die Schädigung des Darmepithels ist von großer Bedeutung. Bei *Giardia*, einem epizellulären Parasiten des oberen Dünndarms, liegen die Parasiten mit Saugnäpfen auf den Zellen und zerstören den Mikrovillus-Saum, wodurch die Funktion der Zellen wesentlich beeinträchtigt wird, wenn sie nicht überhaupt absterben; z.B. treten massive Resorptionsstörungen auf, was sich in wässrigen Durchfällen manifestiert.

Entamoeba histolytica – und zwar die Forma magna, also die großen Trophoziten, sind imstande, die Zellen des Dickdarm-Epithels durch lytische Enzyme zu zerstören und zu Ulzerationen der Darmwand zu führen. Die Entamoeben fressen tatsächlich auch Erythrozyten. In der Folge treten blutige Diarrhöen auf, in einer Häufigkeit, die – wenn nicht ausreichend Flüssigkeit zugeführt wird – zu Exsikkation und zum Tod führen kann. Eine weitere große Gefahr besteht dadurch, dass die Ulcera in die Gefäße des Darms durchbrechen, sodass die Amöben in das Blutgefäßsystem gelangen, hämatogen ver-

breitet werden und sich in andere Organe – in erster Linie Leber, jedoch auch Lunge, Gehirn und andere Stellen im Körper – absiedeln können, wo sie wiederum Zellen zerstören und zu Nekrosen führen. Solche nekrotische, rasch größer werdende Herde (Amöben-Abszesse, extraintestinale Amöbose) stellen lebensgefährliche Erkrankungen dar.

Auch *Trypanosoma brucei gambiense* und *T. b. rhodesiense*, die Erreger der Afrikanischen Schlafkrankheit, sind extrazelluläre Protozoen, die zumindest im Blut und in den Lymphgefäßen, später im Liquor auftreten und eine tödliche Krankheit hervorrufen, die vor allem das Zentralnervensystem betrifft und bei der das Phänomen der Antigen-Variation (Kapitel 5.5) eine große Rolle spielt.

Trichomonas vaginalis, ein weiteres extrazelluläres Protozoon, das im Genitaltrakt lebt, führt besonders bei der Frau zu einer klinisch manifesten Infektion (Kolpitis, Vulvitis, manchmal sogar reversible Infertilität), die zudem massiv Immunzellen anlockt, wodurch die Empfänglichkeit für eine HIV-Infektion deutlich erhöht wird.

Protozoen geben natürlich Stoffwechselprodukte ab, und beim Zerfall von Protozoen werden ebenfalls Substanzen frei, von denen manche toxisch wirken können, vor allem aber sind alle diese von lebenden oder toten Protozoen stammenden Stoffe immunologisch wirksam und führen zu unterschiedlichen Reaktionen des Immunsystems, in manchen Fällen auch zu Autoimmunreaktionen.

Andere Pathomechanismen liegen den Erkrankungen durch Helminthen zu Grunde. Da ist einmal die mechanische Schädigung, die durch diese zum Teil sehr großen Parasiten bewirkt wird: Larven des Leberegels durchwandern das Leberparenchym, um in die Gallenwege zu gelangen, die Adultwürmer von *Fasciola* schädigen (nicht nur) mechanisch das Epithel der Gallenänge, im Gehirn lokalisierte Zystizerken von *Taenia solium* führen zu Verdrängungsprozessen und damit – je nach Lokalisation – zu verschiedenen Symptomen von Seiten des ZNS.

Ascaris lumbricoides, der häufigste Wurmparasit des Menschen (vermutlich leiden ca. 1,5 Milliarden Menschen an Spulwurmbefall) hat die verhängnisvolle Neigung, in enge Gänge zu kriechen. Da er im Dünndarm lebt, kommt es nicht so selten vor, dass Spulwürmer sich in den Ductus choledochus oder – noch gefährlicher – in den Ductus pancreaticus zwängen, was zu einer hämorrhagischen, nekrotisierenden Pankreatitis mit akuter Lebensgefahr führen kann. Wesentlich harmloser ist es, wenn sich ein Spulwurm über den Pylorus in den Magen zwängt und von dort in den Ösophagus aufsteigt

und schließlich erbrochen wird. (Ein solches Ereignis mit allen Konsequenzen hat Heimito von DODERER in der sehr lesenswerten Geschichte „Ein Sommertag“ parasitologisch völlig korrekt in amüsanter und psychologisch feinsinniger Weise geschildert.) Es gibt allerdings noch eine andere Möglichkeit der mechanischen Schädigung durch *Ascaris*: Bei starkem Befall kann ein Mensch hunderte (angeblich auch mehr als tausende) Spulwürmer (sie sind immerhin 20-40 cm lang und haben Bleistiftstärke) beherbergen. Durch Medikamente oder bestimmte Nahrungsmittel können die Würmer so irritiert werden, dass sie sich verknäueln und zu einem Darmverschluss (Ileus verminosus) führen können, der ebenfalls tödlich enden kann.

Grundsätzlich können alle großen Helminthen oder auch Larven, die in Gewebe eindringen (z.B. *Toxocara canis*, *Anisakis*) zu mechanisch bedingten Schädigungen führen. In allen Fällen kommen jedoch auch Irritationen durch Stoffwechselprodukte dazu, bei denen sowohl toxische als auch immunmodulatorische Komponenten von Bedeutung sind oder zumindest sein können. Mutatis mutandis spielen Stoffwechselprodukte oder Zerfallsprodukte selbstverständlich auch in der Pathogenese der Krankheiten durch Protozoen eine Rolle.

Primär sucht der Parasit seinen Wirt auf, um sich Nahrung für seine Weiterentwicklung zu holen. Dieser Nahrungszug ist häufig ohne besondere Bedeutung, wenn er ein gewisses, für den Wirt erträgliches Maß nicht überschreitet. Beispiel: Was ein Bandwurm oder Spulwurm aus dem Darminhalt entnimmt, ist in der Regel für die Entwicklung einer Krankheit bedeutungslos. Anders ist die Situation, wenn sich der Darmparasit am Körpergewebe des Wirts selbst vergräbt.

Hakenwürmer (*Ancylostoma*, *Necator*) haften sich mit speziellen Strukturen ihrer Mundöffnungen an der Darmschleimhaut fest, verletzen dabei Blutgefäße und nehmen Schleimhautteilchen und Blut auf, was bei Massenbefall zu schwerwiegenden Anämien führen kann. Der Blutverlust wird dadurch verstärkt, dass Hakenwürmer gerinnungshemmende Substanzen abgeben, sodass die mit der Mundöffnung geätzten Wunden nachbluten, wenn der Parasit den Ort der Nahrungsaufnahme wechselt.

Die Malariaparasiten wurden bereits oben erwähnt; die befallenen und schließlich zerstörten Erythrozyten sind letztlich ebenso ein Ergebnis der Nahrungsaufnahme des Parasiten. Er braucht das Zytoplasma, wobei das Hämoglobin der Erythrozyten als Aminosäurequelle dient.

Ektoparasiten sind zum größten Teil Blutsauger und zu erheblichem Teil Vektoren von Mikroorganismen, wobei die Übertragung mit dem Blutsaugen verknüpft

ist. Die meisten Erreger werden mit dem Speichel übertragen, gelangen also durch den Speicheldrüsenangang in den Stichkanal, manche (Leishmanien durch Sandmücken: Abb. 10, Pestbakterien durch Flöhe) werden aus dem Darminhalt erbrochen, manche gelangen mit den Exkrementen des Blutsaugers auf die Haut und von da in den Stichkanal (*Trypanosoma cruzi* aus Wanzenkot: Abb. 11) oder in andere Mikroläsionen (*Rickettsia prowazekii* aus Kleiderläusen). Wiederum ist der Nahrungsraub der Parasiten, also der Blutverlust, so gut wie immer völlig bedeutungslos (seltene Ausnahmen können hier ausgeklammert werden), aber das Blutsaugen ist stets mit dem Einspritzen von Speichel verknüpft, und dieser enthält zahlreiche hochwirksame Substanzen z.B. zur Verhinderung der Blutgerinnung, zur Ausschaltung der Schmerzempfindung während des Saugakts, zur Erweiterung der Blutgefäße, zur Histolyse. Alle diese Substanzen haben natürlich antigene Eigenschaften, das Immunsystem reagiert in vielfältiger Weise – was jeder, der von Stechmücken gestochen wird, an den manchmal erheblichen Reaktionen auf den Stich an seiner Haut feststellen kann.

4. Abwehrstrategien des Menschen gegen Parasiten

Organismen waren immer – vermutlich vom Beginn der Entstehung des Lebens – von anderen Organismen bedroht. Schon früh mussten daher geeignete Abwehr- (Schutz-, Verteidigungs-) Mechanismen entwickelt werden. Wer dazu nicht in der Lage war, war zum Aussterben verurteilt, und wir wissen gar nicht, welche – jedenfalls ungeheuer große – Zahl von eukaryoten (und wohl auch prokaryoten) Organismen von dieser Erde (oft schnell wieder) verschwanden, weil sie Angriffen anderer Organismen nicht standhalten konnten. Der Mensch hat selbstverständlich ein umfangreiches und mannigfaltiges Arsenal von „Waffen und Schilden“, um gegen Angriffe von Parasiten gerüstet zu sein. Und der Mensch war natürlich durch seine ganze Evolution hindurch immer hervorragend ausgerüstet, sonst wäre er nicht das geworden, was er heute ist – ja noch viel deutlicher, denn hätte es überhaupt keine Hominisation gegeben.

Manche Parasiten, wie Läuse oder Flöhe zum Beispiel, geben sich damit zufrieden, außen am Mensch zu parasitieren, und obwohl der Mensch natürlich auch hier Wege hervorgebracht hat, um sich von diesen Lästlingen zu befreien (der Verlust des Haarkleids ist ja möglicherweise eine durch Ektoparasiten induzierte Veränderung des Phänotyps des Menschen), soll in diesem Kapitel vor allem auf Abwehrstrategien gegen jene Parasiten eingegangen werden, welche **im** menschlichen Körper parasitieren. Zunächst verfügt der Mensch über physikalische und chemische Barrieren, um das Eindrin-

Tab. 2: Vergleich der angeborenen mit der adaptiven Immunabwehr (modifiziert nach KINDT et al. 2007).

	Angeborene Immunabwehr	Adaptive Immunabwehr
Zeit bis zur Immunantwort	wenige Stunden	Tage
Wichtige Immunzellen	Fresszellen (v.a. Makrophagen), „Natural Killer“-Zellen	B- und T-Lymphozyten
Wichtige Moleküle	Lysozyme, Komplementfaktoren	Antikörper
Spezifität	limitiert	ausgeprägt
Immunologisches Gedächtnis („Memory“)	nein	ja
Antwort auf wiederholte Konfrontation mit demselben Erreger	ident wie beim ersten Mal	wesentlich schneller und effektiver als beim ersten Mal

gen eines Parasiten zu verhindern. Wenn der Parasit es aber schafft, diese zu überwinden, so setzt die aktive Abwehr, die Arbeit des Immunsystems, ein, um den Parasiten wieder zu eliminieren (oder zumindest zu neutralisieren). Und schließlich, wenn ein Parasit auf eine Population einen hohen Selektionsdruck ausübt, so werden sich irgendwann Mutationen durchsetzen, welche einen gewissen Schutz vor diesen Parasiten gewährleisten, wie etwa die Sichelzellenanämie bei der Malaria tropica – ein Paradebeispiel der Koevolution.

Im Prinzip sind alle diese Waffen – ob Magensäure oder Tränenflüssigkeit, ob Makrophagen oder Immunoglobuline – von der Evolution lange, bevor sie die Säugtiere hervorgebracht hat, erfunden worden. Wir finden die meisten in irgendeiner Form nicht nur bei primitiven Wirbeltieren, sondern zu einem guten Teil schon bei Wirbellosen und manche schon bei einfachsten Metazoen. Das ist auch nicht verwunderlich, denn nicht nur Schnecken und Schmetterlinge, sondern auch Strudelwürmer und Korallen haben sich mit den Angriffen anderer Organismen und Parasiten auseinandersetzen. Es ist nun einfach so, dass die Lebewesen auf diesem Planeten direkt (als Räuber oder Parasiten) oder indirekt (durch Konkurrenz um Nahrung oder Raum) in dauernde Auseinandersetzungen verwickelt sind. Das bedingt den Selektionsdruck, und das führt auch zu Koevolution.

Was im Folgenden dargelegt ist, ist – dem Anliegen dieses Artikels entsprechend – auf den Menschen bezo-

⁵ Selbstverständlich hat der *Homo sapiens* durch seine intellektuellen Fähigkeiten auch Abwehrmechanismen gegen Parasiten, wie beispielsweise imprägnierte Moskitonetze oder gegen Parasiten wirksame Medikamente, hervorgebracht, die seinen Vorfahren in dieser Form nicht zur Verfügung standen, aber die Erfindung dieser technischen Hilfsmittel (und die Erfindungen der Parasiten, sich diesen zu entziehen, wie zum Beispiel die Resistenzen, die verschiedene Malaria-Erreger gegen gängige Malariamittel hervorgebracht haben) sind ein Kapitel für sich und sollen hier nicht abgehandelt werden. Außerdem ist selbst bei der Erfindung von Medikamenten die Grenze nicht scharf: Auch der *Homo erectus* hat mit Sicherheit bereits verschiedene Pflanzen als „Medikamente“, also als Gegenmittel bei irgendwelchen Leiden benutzt – dieses Phänomen ist ja auch von Schimpansen und sogar von viel ursprünglicheren Primaten bekannt.

gen, aber mutatis mutandis gilt es für alle seine Vorfahren bis weit ins Paläozoikum zurück⁵.

4.1. Physikalische und chemische Barrieren

Der menschliche Körper ist mit einer ganzen Reihe physikalischer Barrieren ausgerüstet, um das Eindringen eines Parasiten (und natürlich auch aller anderen unerwünschten Fremdorganismen) möglichst von vornherein zu verhindern: die menschliche Haut ist für Mikroorganismen eine geradezu unüberwindbares Hindernis und dort, wo sich Körperöffnungen befinden, wirken verschiedene „Einrichtungen“, wie das Flimmerepithel im Respirationstrakt, der Tränenfluss im Auge und die Schleimabsonderung an allen Schleimhäuten, dem Eindringen von Parasiten massiv entgegen. In der Tränenflüssigkeit und im Speichel finden sich darüber hinaus lytische Proteine (Lysozyme), die bereits einen Teil der Eindringlinge abtöten können. Nach dem Speichel im Mund, wartet dann im Magen schon die Magensäure, durch welche nun ein Großteil der Eindringlinge endgültig abgetötet wird. Eine besonders effektive Barriere ist auch die sogenannte Blut-Hirn-Schranke, denn ein Eindringen von Erregern ins Gehirn muss natürlich möglichst verhindert werden.

Wenn ein Parasit es aber schafft, alle ihm entgegengestellten Barrieren zu überwinden, so reagiert der Mensch mit Abwehr: das Immunsystem wird eingeschaltet

4.2. Immunabwehr

Das Immunsystem hat die Aufgabe, jeden unerwünschten Eindringling so schnell wie möglich zu eliminieren (lat.: immunis = befreit) oder zumindest unschädlich zu machen. Bevor aber die aktive Abwehr einsetzt, muss es zunächst einmal einen Eindringling auch als solchen erkennen – vereinfacht gesagt, es muss zwischen „eigen“ und „fremd“ unterscheiden können.

Wenn dann ein Eindringling als solcher erkannt worden ist, so fangen, parallel zueinander, die beiden Arme des Immunsystems, die sogenannte „Angeborene Immunabwehr“ und die „Adaptive Immunabwehr“, an zu arbeiten. Während die angeborene Immunabwehr (in einer gewissen Variationsbreite) prinzipiell bei allen Angehörigen einer Art identisch ist und also jedem Menschen von Geburt an gleichermaßen zur Verfügung steht, ist die adaptive Immunabwehr bei jedem Menschen anders. Dies liegt daran, dass sie „lernfähig“ ist, d. h. immer, wenn sie mit einem neuen Erreger konfrontiert wird, merkt sie sich diesen genau, damit sie im Falle einer erneuten Konfrontation rasch und vor allem **spezifisch** reagieren kann – sie wird deshalb auch als spezifische Immunabwehr bezeichnet. Die adaptive Immunabwehr ist auf jene Erreger abgestimmt, mit denen

der jeweilige Mensch in seinem bisherigen Leben Kontakt hatte. Außerdem kommt mit jedem neuen Tag, ja geradezu ununterbrochen, ein neuer Erreger und damit (sofern der Mensch die Infektion überlebt) eine neue spezifische Immunabwehr hinzu. Es liegt auf der Hand, dass ein Mensch in Alaska mit anderen Erregern konfrontiert wird, als ein Mensch im tropischen Afrika. Und dies ist auch der Grund, warum also beispielsweise ein Mensch, der sein gesamtes Leben in einem Malaria-Endemiegebiet verbracht hat und hunderte, ja tausende Male infiziert worden ist (es gibt Regionen in Afrika, wo mit einem Malaria-Infektionsereignis pro Tag zu rechnen ist), inzwischen über eine gute spezifische Immunabwehr gegen Malaria verfügt – und deshalb bei erneuter Infektion nur mild oder gar nicht erkrankt, während ein Mensch, der sein gesamtes Leben in Alaska oder in Mitteleuropa verbracht hat und dann während einer Tropenreise zum ersten Mal mit Malaria konfrontiert wird, über keine effektive Immunabwehr gegen die Erreger der Malaria verfügt, und deshalb schwer, in vielen Fällen sogar tödlich erkrankt.⁶

Ein Vergleich der zwei Arme des Immunsystems ist in Tabelle 2 dargestellt. Beide verfügen jeweils über zelluläre und über humorale (= molekulare)⁷ Komponenten. Während aber die angeborene Immunabwehr schon innerhalb weniger Stunden alle ihre „Waffen“ auf den Plan gerufen hat – und im besten Fall den Eindringling eliminiert hat, braucht die adaptive Immunabwehr zumindest einige Tage, bis sie effektiv arbeiten kann. Dafür ist die Wirkung der adaptiven Immunabwehr dann ganz genau auf den jeweiligen Eindringling abgestimmt.

Man darf sich jedoch die angeborene und die adaptive Immunabwehr nicht als voneinander isolierte Mechanismen vorstellen – es findet eine dauernde Kommunikation zwischen den verschiedenen Komponenten des Immunsystems (und natürlich auch mit vielen anderen Zellen des Körpers) statt. Hierbei spielt eine riesige Anzahl an löslichen Faktoren, die als Botenstoffe fun-

⁶ Auch ein Mensch, der im tropischen Afrika auf die Welt kommt, macht natürlich irgendwann seine allererste Malaria-Infektion durch, doch in der Regel ist dies schon bald nach der Geburt, und in den ersten Wochen nach der Geburt verfügt das Neugeborene noch über mütterliche Antikörper im Blut und ist so während der Zeit, in der es nun selbst eine spezifische Immunität (man spricht in diesem Fall von „Semiimmunität“, da dieser Immunschutz bei längerem Ausbleiben einer Konfrontation mit dem Erreger, beispielsweise während eines mehrjährigen Studienaufenthaltes in einem Gebiet, wo es keine Malaria gibt, wieder verloren geht) aufbauen muss, einigermaßen geschützt. Trotzdem stellen die ersten 5 Lebensjahre für jeden Menschen, der in einem Malaria-Endemiegebiet aufwächst die, was die Malaria betrifft, gefährlichste Zeit dar – in Afrika sterben alljährlich mindestens 1,5 Millionen Kinder (vorwiegend Kleinkinder) an Malaria tropica.

⁷ Als „humores“ wurden früher die Körperflüssigkeiten bezeichnet. Da die molekularen (also nicht-zellulären) Bestandteile des Immunsystems entdeckt wurden, als man Serum (also Blut ohne die zellulären Bestandteile) von einem Individuum auf ein anderes übertrug, nennt man sie auch die humoralen Bestandteile.

Tab. 3: Wichtige Zytokine und einige ihrer Funktionen, vereinfacht dargestellt (modifiziert nach KINDT et al. 2007).

Zytokin	abgegeben von	Wirkung
Angeborene Immunabwehr		
IL-1	Monozyten, Makrophagen, Endo- und Epithel-Zellen	Entzündungsreaktion, Fieber, Induktion der Akut-Phase-Proteine
IL-6	Makrophagen	B-Zell-Vermehrung, Antikörper-Ausschüttung
IL-12	Makrophagen	Verstärkung der TH1-Antwort
IFN- α	Makrophagen	Verstärkung der MHC-I-Expression, Aktivierung von NK-Zellen
TNF- α	Makrophagen	Entzündungsreaktion, Induktion der Akut-Phase-Proteine, Zell-Tod bei verschiedenen Zellen, Aktivierung von Neutrophilen
Adaptive Immunabwehr		
IL-2	T-Zellen	T-Zell-Vermehrung, B-Zell-Vermehrung
IL-4	TH2-Zellen, Mast-Zellen	Entzündungshemmung, Stimulierung der B-Zell-Aktivierung, Switch auf IgE
IL-5	TH2-Zellen	Aktivierung von Eosinophilen
IFN- γ	TH1-Zellen, CD8+-Zellen, NK-Zellen	Aktivierung von Makrophagen, Verstärkung der Expression der MHC-Moleküle, Verstärkung der Antigen-Präsentation
TGF- β	T-Zellen, Makrophagen, etc.	Inhibierung der T-Zell-Vermehrung, Inhibierung der B-Zell-Vermehrung, Switch auf IgA, Inhibierung der Makrophagen

gieren, eine ganz wesentliche Rolle. Diese Botenstoffe des Immunsystems werden als **Zytokine** zusammengefaßt. Die wichtigsten sind die Interleukine (IL), die Interferone (IFN), die Tumor-Nekrose-Faktoren (TNF) und Tumor-Growth-Faktor beta (TGF- β) (Tab. 3).

4.2.1. Erkennen eines Erregers

Um diese Unterscheidung zwischen **eigen** und **fremd** und somit das Erkennen eines Erregers zu ermöglichen, gibt es eine eigene Molekülgruppe, die sogenannten Histokompatibilitätsantigene. Es gibt relativ unwichtige, so genannte „minor“ Histokompatibilitätsantigene und solche mit vielfältigen, außerordentlich wichtigen Funktionen, die „major“ Histokompatibilitätsantigene. Da die Gene für die „major“ Antigene gebündelt an einem bestimmten Platz im Genom, beim Menschen auf Chromosom 6, liegen, spricht man vom Major Histocompatibility Complex (MHC).

Die verschiedenen Moleküle des MHC werden in drei verschiedene Klassen unterteilt, die zwei wichtigsten sind MHC-Klasse I und MHC-Klasse II. Während die Klasse I-Moleküle auf allen Zellen des Körpers zu finden sind, kommen Klasse II-Moleküle hauptsächlich auf Immunzellen, wie Makrophagen, dendritischen Zellen, Langerhans-Zellen und B- und T-Lymphozyten vor.

Wenn also beispielsweise eine gewöhnliche Körperzelle mit einem intrazellulären Parasiten infiziert ist, so verbindet sie Parasiten-Moleküle mit den oben be-

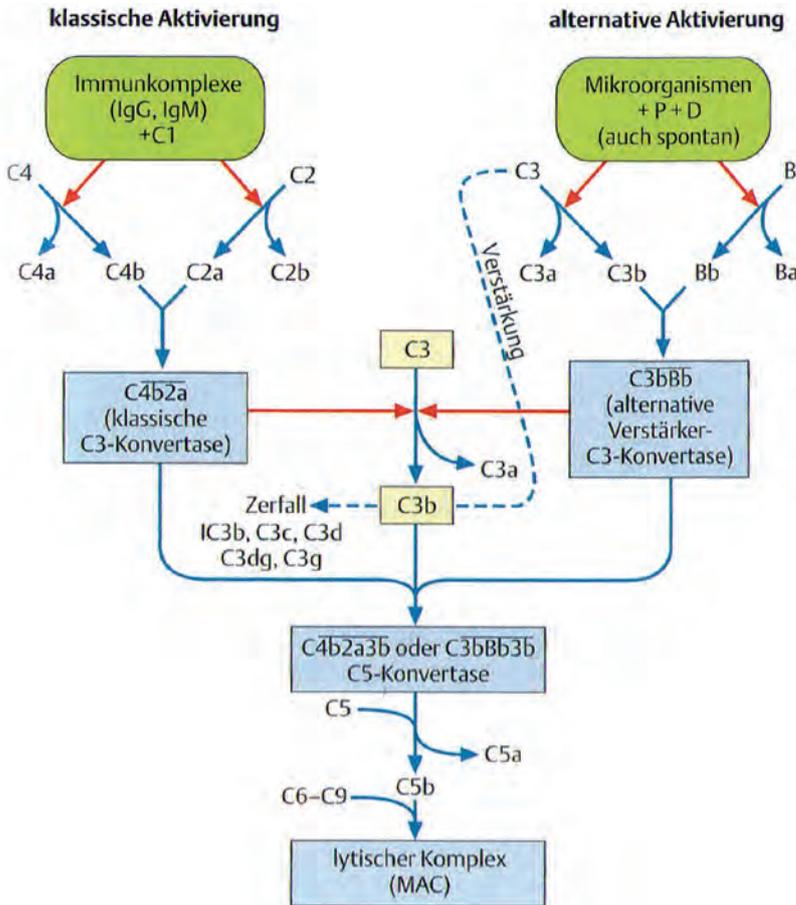


Abb. 12: Die klassische und die alternative Aktivierung des Komplementsystems: Der klassische Weg wird von Antigen-Antikörper-Komplexen initiiert, der alternative Weg durch Antigen, also durch den Erreger selbst. C3 ist der zentrale Komplement-Faktor, hier laufen beide Aktivierungswege zusammen, und ab hier laufen sie dann bis zur Bildung des lytischen Komplexes und der dadurch verursachten Zerstörung der angegriffenen Erreger-Zelle ident ab. Der genaue Ablauf ist im Text erklärt. IgG: Immunglobulin G, IgM: Immunglobulin M, P: Properdin, MAC: „Membrane Attack Complex“. Aus ZINKERNAGEL 2005, mit freundlicher Genehmigung des Georg Thieme Verlags.

schriebenen MHC Klasse I-Molekülen und schleust sie an ihre Zelloberfläche. Damit ist sie selbst quasi als infiziert „abgestempelt“.

Professionelle Fresszellen, wie Makrophagen, können hingegen alle Parasiten (oder auch nur Teile davon), die frei im Körper „herumschwimmen“ (wenn sie klein genug sind sogar als Ganzes aufnehmen), sie dann mit Hilfe von Enzymen fragmentieren, und einzelne Antigene, verbunden mit MHC-Klasse II-Molekülen an ihre Oberfläche schleusen. Damit wird allen anderen Zellen im Körper gezeigt, welche Fremd-Moleküle sich gerade im Körper befinden. Man nennt alle Zellen, die hierzu in der Lage sind, „Antigen-präsentierende Zellen“ (APZ).

4.2.2. Angeborene (= Unspezifische) Immunabwehr

Die angeborene Immunabwehr umfasst, so wie auch die adaptive, zelluläre und humorale Bestandteile und kann in vielen Fällen den Eindringling innerhalb weni-

ger Stunden wieder eliminieren, weshalb wir die allermeisten der Erreger, mit denen wir tagtäglich konfrontiert werden, gar nicht bemerken.

Vereinfacht lässt sich die Aktivität der angeborenen Immunabwehr folgendermaßen darstellen: Extrazelluläre Mikroorganismen werden durch humorale Faktoren angegriffen und von professionellen **Fresszellen**⁸ „aufgefressen“, intrazelluläre Pathogene, also Erreger, die eine wirtseigene Zelle befallen haben, werden vernichtet, indem gleich die ganze Wirtszelle von so genannten „**Natürlichen Killerzellen (NK)**“ in den Zelltod geschickt wird. Zusätzlich werden physikalische Faktoren, wie beispielsweise eine Steigerung der Körpertemperatur, also Fieber, eingeschaltet, um es dem Eindringling möglichst ungemütlich zu machen.

Die wichtigsten Fresszellen sind die **Makrophagen** und die polymorphkernigen Granulozyten. Makrophagen werden als Promonozyten im Knochenmark gebildet und entwickeln sich in der Folge zu Monozyten, welche zunächst im Blut zirkulieren und anschließend in die Organe gelangen, wo sie schließlich zu Makrophagen heranreifen. Große Mengen an Makrophagen finden sich in der Lunge, der Leber (Kupffer-Zellen), den Lymphknoten und der Milz. Makrophagen sind relativ langlebig und haben Mitochondrien (d. h. sie betreiben Zellatmung zur Energiegewinnung). Polymorphkernige Granulozyten sind kurzlebig und haben keine Mitochondrien, dafür aber Glykogenspeicher (= Energiespeicher). Diese Speicher ermöglichen ihnen auch unter anaeroben (= sauerstofffreien) Bedingungen, wie sie in einem Infektionsherd herrschen, zu arbeiten. Eindringlinge, also als „fremd“ erkannte Zellen, beispielsweise extrazelluläre einzellige Parasiten, werden von den Fresszellen über Phagozytose (gr.: phagein = fressen) aufgenommen und verdaut. Dieser Verdau findet in der so genannten parasitophoren Vakuole statt, indem bestimmte Vesikel, welche Lysozyme oder andere für die Mikroorganismen toxische Substanzen enthalten, mit der parasitophoren Vakuole verschmelzen.

Damit aber die Fresszellen überhaupt angelockt werden und schließlich mit einem Mikroorganismus in Interaktion treten können, bedarf es einer Signalkette, und zwar der so genannten **Komplementkaskade** (Abb. 12). Das Komplementsystem spielt sowohl für die angeborene als auch für die adaptive Immunabwehr eine wichtige Rolle und setzt sich aus einer Reihe verschiedener Proteine, die auch als Komplement-Faktoren bezeichnet werden, zusammen. Diese Proteine zirkulieren als inaktive Formen ununterbrochen im Körper und „warten“ darauf, dass sie aktiviert werden. Das „Schlüs-

⁸ Professionelle Fresszellen können grundsätzlich alle Partikel, die „kleiner“ sind als sie selbst über Phagozytose aufnehmen, „gewöhnliche“ Zellen brauchen hierzu die Vermittlung eines Rezeptors.

selmolekül“ der Komplementkaskade ist C3, welches in relativ hoher Konzentration im Blut vorkommt. C3 kann sowohl von der angeborenen Immunabwehr aktiviert werden (diesen Weg der Aktivierung der Komplementkaskade bezeichnet man als alternativen Komplement-Weg, auch wenn dieser Weg mit Sicherheit der phylogenetisch ältere ist – er wurde nur später entdeckt) als auch von der adaptiven Immunabwehr, und zwar über Antikörper (diesen Weg bezeichnet man als klassischen Weg). Wenn nun ein Parasit in den menschlichen Körper gelangt, so bindet sich C3b kovalent an Oberflächenmoleküle (z.B. an Kohlenhydrate) des Eindringlings, wodurch die Komplementkaskade initiiert wird. Diese Bindung von C3b an den Eindringling ist ganz unspezifisch, weshalb diese Form der Aktivierung der Komplementkaskade auch der angeborenen Immunabwehr zugerechnet wird (die Komplementfaktoren an sich sind natürlich alle unspezifisch). C3b wird von der C3-Konvertase, welche selbst ein Reaktionsprodukt der Komplementkaskade ist, hergestellt, indem sie C3 in C3a und C3b aufgespaltet. Wenn C3b nun an die Oberfläche eines Eindringlings gebunden ist, wirkt es als Opsonin – fördert also die Bindung von zur Phagozytose befähigten Zellen – so werden die Fresszellen zum Parasiten gebracht. Außerdem wirkt C3b gemeinsam mit der C3-Konvertase als Aktivator für C5, welches daraufhin C5a abspaltet. Dieses wiederum bewirkt gemeinsam mit C3a die Degranulation von Mast-Zellen, sodass diese bestimmte Moleküle (z.B. Histamin) ausschütten, welche die Durchlässigkeit von Blutgefäßen erhöhen und polymorphkernige Granulozyten (weitere Fresszellen) anlocken. Letztere haben einen Rezeptor für C3b an ihrer Oberfläche, wodurch sie die mit C3b ummantelten Mikroorganismen fest an sich binden können. Das größere Fragment, das übrig bleibt, wenn C5a entsteht, nennt man C5b. Dieses wiederum kann an die Oberfläche von Eindringlingen gebunden werden und bindet selbst C6, C7 und C8 an sich. Durch diesen Komplex wird die terminale Komplement-Komponente, C9, aufgefaltet, welche dann in den Lipid-Bilayer der Parasiten-Zelle inseriert und dort einen ringförmigen Kanal durch die Zellmembran, einen so genannten „Membrane Attack Complex (MAC)“, bildet. Der MAC macht die Membran des Parasiten durchlässig für Wasser und Elektrolyte, was schließlich zur Lyse (Auflösung) der attackierten Zelle führt.

Da mehrzellige, große Parasiten, wie beispielsweise Würmer, natürlich nicht so einfach aus dem Weg geräumt werden können, gibt es eine weitere Strategie, um Erreger unspezifisch zu bekämpfen – die **Eosinophilen**. Auch diese Zellen verfügen über mit zytolytischen Proteinen gefüllte Granula. Außerdem haben sie an ihrer Zelloberfläche einen C3b-Rezeptor, und wenn sie durch Bindung von C3b aktiviert werden, entlassen sie große Mengen an Sauerstoff-Radikalen, wie etwa Stickoxid

(NO). Die Produktion NO durch die „Inducible Nitric Oxide Synthase (iNOS)“ spielt vor allem in der Kontrolle von persistierenden Infektionen eine wichtige Rolle.

Eine weitere Herausforderung für das Immunsystem sind intrazelluläre Parasiten. Bei intrazellulären Parasiten kommt die zweite wichtige Schiene der unspezifischen Immunabwehr, die „Natürlichen Killerzellen (NK)“, zum Einsatz. Bei den NK handelt es sich um große granuläre Lymphozyten, die sich an Glykoproteine an der Oberfläche von infizierten Zellen heften, den Inhalt ihrer Granula ausschütten und die infizierte Zelle schließlich abtöten. Wichtig sind hier die Perforine, welche ähnlich den MAC Löcher in die Zellmembran machen. Dadurch kann ein weiteres Protein, Granzym B, in die infizierte Zelle eindiffundieren. Granzym B ist ein Apoptose-Auslöser und bedingt das Ablaufen des programmierten Zelltods.

Auch die so genannten Defensine gehören zur angeborenen Immunabwehr, und zwar stellen sie vermutlich sogar eine besonders frühe „Erfindung“ der Evolution dar. Der Mensch verfügt über eine ganze Anzahl verschiedener Defensine. Es handelt sich hierbei um antimikrobielle Peptide, die viele Eindringlinge (vor allem zahlreiche Bakterien und Pilze) schon innerhalb kürzester Zeit abtöten können, indem sie deren Zellmembran zerstören.

4.2.3. Adaptive (= Spezifische) Immunabwehr

Wenn ein Parasit (oder irgendein anderer Mikroorganismus) in den menschlichen Körper eindringt, wird neben der angeborenen Immunabwehr auch die adaptive Immunabwehr aktiviert – welche gezielt auf diesen Mikroorganismus maßgeschneidert wird (also spezifisch ist) und welche dann abgespeichert wird, damit der Mensch bei erneuter Konfrontation mit diesem Erreger schneller und wirksamer reagieren kann (= **immunologisches Gedächtnis**).

Auch die adaptive Immunabwehr verfügt über zelluläre und über humorale Bestandteile. Die wichtigsten Immunzellen der adaptiven Abwehr sind die **Lymphozyten** (B- und T-Lymphozyten) und die wichtigsten humoralen Komponenten sind die **Antikörper**. Die Antikörper sind für die hohe Spezifität der adaptiven Immunabwehr zuständig, so können Antikörper zwischen Proteinen differenzieren, welche sich nur durch eine einzige Aminosäure unterscheiden. Für das immunologische Gedächtnis („Memory“), also die Fähigkeit, sich einen Erreger zu merken, sind die so genannten Memory-Zellen zuständig. Der Erreger, oder vielmehr der immunologisch reaktive Teil des Erregers (z.B. ein Protein) wird als **Antigen** bezeichnet (schon einzellige Parasiten bestehen aus Hunderten verschiedener Antigene), und jenen Teil des Antigens, mit dem dann der Antikörper

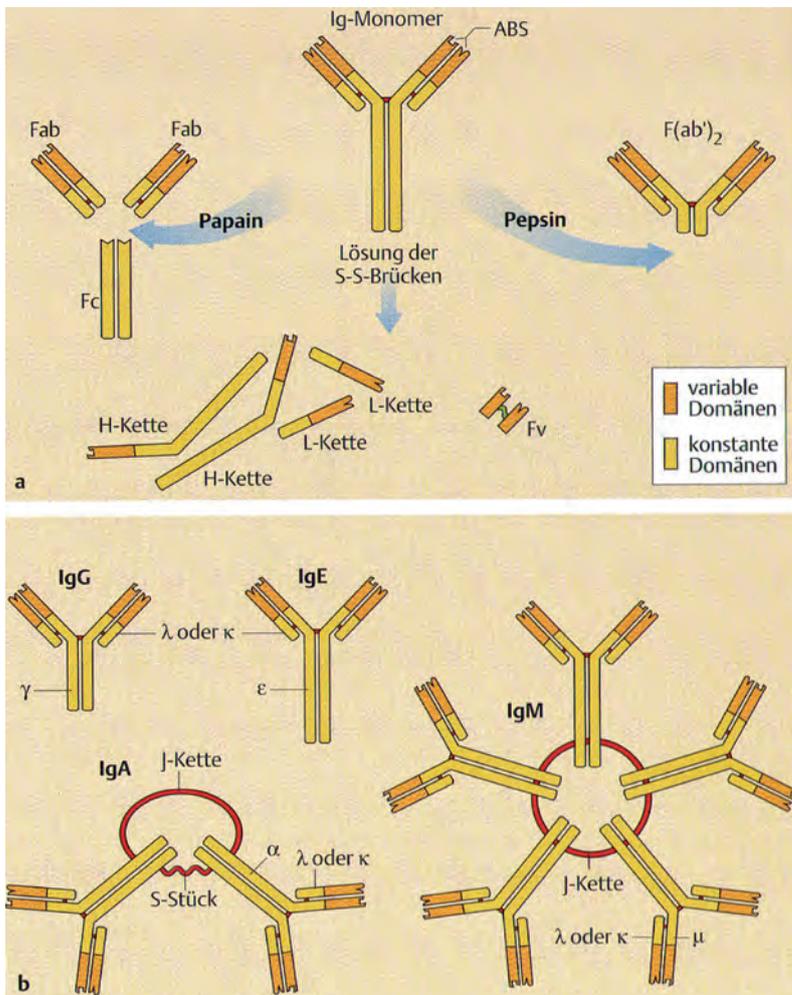


Abb. 13: Die Grundstruktur der Immunglobuline. Immunglobulinmonomer (a): In der Mitte das intakte Monomer aus 2 L (Light)- und 2 H (Heavy)-Ketten mit angedeuteten S-S-Brücken. Der Fab-Teil ist jener Teil des Antikörpers, der das Antigen bindet, der Fc-Teil ist jener Teil, der sich an die wirtseigenen Zellen (z.B. an Fresszellen) bindet. Durch Papain oder Pepsin kann der Antikörper gespalten werden. Die verschiedenen Immunglobulinklassen (b): IgA, IgD, IgE, IgG und IgM unterscheiden sich durch die schwere Kette α , γ , δ , ϵ bzw. μ . Die leichten Ketten (κ und λ) werden von allen Klassen genutzt. Während IgG und IgE als einzelne Antikörper vorliegen, bildet IgA Dimere und IgM Pentamere. AUS ZINKERNAGEL 2005, mit freundlicher Genehmigung des Georg Thieme Verlags.

reagiert, bezeichnet man als **Epitop**.

Die Lymphozyten, man unterscheidet zwischen B- und T-Lymphozyten, werden im Knochenmark gebildet, reifen entweder im Knochenmark (**B-Lymphozyten**) oder im Thymus (**T-Lymphozyten**) heran und patrouillieren dann im Körper. Während B-Zellen gelöstes, also „frei herumschwimmendes“ Antigen erkennen, können T-Zellen nur auf membrangebundenes (und zwar MHC-gebundenes, siehe oben) Antigen reagieren.

Jede B-Zelle hat an ihrer Oberfläche einen Typus einzigartiger (nach einem Zufalls-Prinzip ausgewählte) Rezeptoren – die nur zu einem ganz bestimmten Molekül passen (siehe dazu auch Kapitel 7.1). Wenn sie jetzt auf ihrem Weg durch den Körper zufälligerweise auf ge-

nau dieses Molekül trifft (weil es sich beispielsweise auf der Oberfläche eines Parasiten befindet, der gerade in den Körper eingedrungen ist), dann bindet sich der Rezeptor an das Parasiten-Molekül (= Antigen), was bewirkt, dass die B-Zelle anfängt sich zu teilen (und zwar oftmals hintereinander). Aus den zahlreichen Tochterzellen der ursprünglichen B-Zelle entstehen sodann zwei verschiedene B-Zelltypen: die Gedächtnis-Zellen (= **Memory-B-Zellen**), welche dafür zuständig sind, sich jenes bestimmte Antigen zu merken, und die **Plasmazellen** (= Effektor-B-Zellen), welche nun anfangen, Antikörper zu produzieren – und zwar ganz gezielt solche Antikörper, die zu diesem einen Antigen passen.

Es gibt (bei Säugetieren) insgesamt fünf **Antikörper (= Immunglobulin)-Klassen**, IgG, IgA, IgM, IgD und IgE; (Abb. 13). Nach Erstkontakt mit einem Eindringling werden typischerweise zunächst und zwar sehr rasch IgA und IgM gebildet. IgM-Antikörper sind nach etwa sieben Tagen im Serum nachweisbar und erreichen bereits nach wenigen Wochen ihr Maximum. Der IgG-Antikörper-Titer steigt langsamer an, bleibt dafür aber (in der Regel) ein Leben lang erhalten. Während im Auge, aber auch im Darm, wie grundsätzlich an allen Schleimhäuten v.a. IgA eine Rolle spielt, sind im Blut IgG und IgM die wichtigsten Immunglobuline. Antikörper opsonieren, agglutinieren und immobilisieren die Eindringlinge. Jeder Antikörper hat, je nach Immunglobulin-Klasse, zwei (IgG, IgE), vier (IgA) oder zehn (IgM) Erkennungsstellen (= **Paratope**), die genau zu einem Antigen (oder vielmehr zu einem Epitop des jeweiligen Antigens) eines Erregers passen. Die andere Seite des Antikörpers, der so genannte Fc-Teil, hingegen bindet sich an Fresszellen, wie Makrophagen oder polymorphkernige Granulozyten (und führt den Parasiten somit den Mechanismen der angeborenen Immunabwehr zu) oder aktiviert die Komplementkaskade. Diese durch Antikörper vermittelte Aktivierung der Komplementkaskade nennt man den klassischen Komplement-Weg (allerdings können durchaus nicht alle Antikörper-Klassen die Komplementkaskade initiieren).

Beim klassischen Komplement-Weg beginnt die Komplementkaskade mit C1, welches durch den Immunkomplex, der entsteht, wenn sich ein Antikörper an ein Antigen bindet, aktiviert wird. Dieses wiederum spaltet von C2 und C4 kleine Peptide ab, aus welchen dann der C4b2b-Komplex entsteht, der als C3-Konvertase wirkt. Dadurch wird C3 in C3a und C3b gespalten, und von hier an läuft die Komplementkaskade ab wie im alternativen Weg (siehe oben). C3 fungiert also als Bindeglied zwischen dem klassischen, dem alternativen (und auch dem Lektin-medierten) Weg der Komplement-Aktivierung und ist somit die zentrale Komplement-Komponente.

T-Lymphozyten können Antigen (und damit Fremdorganismen) nur erkennen, wenn es an MHC-Moleküle gebunden ist (Abb. 14). Es gibt unterschiedliche T-Zell-Typen, die beiden wesentlichen sind die T-Helferzellen (TH-Zellen) und die zytotoxischen T-Zellen (TC-Zellen). TH-Zellen sind auf MHC-Klasse II-Moleküle spezialisiert und TC-Zellen auf MHC-Klasse I-Moleküle. Auch bei den T-Lymphozyten wird eine naive T-Zelle durch ihr Treffen auf MHC-gebundenes Antigen zur Teilung stimuliert – und auch hier wird ein Teil der Tochterzellen dieser einen T-Zelle zu Memory-Zellen und der andere Teil zu Effektor-Zellen. T-Zellen können eine große Anzahl verschiedener Zytokine produzieren und auf diese Weise andere Immunzellen stimulieren oder auch inhibieren (siehe oben). TH-Zellen helfen anderen Immunzellen, wie z.B. Makrophagen, Eindringlinge zu vernichten, sie sind aber auch für die Stimulierung von B-Zellen und somit für die Initiierung der Antikörper-Produktion verantwortlich. Man unterscheidet wiederum zwischen **TH1- und TH2-Zellen**. Vereinfacht kann man sagen, dass TH1-Zellen auf intrazelluläre Erreger spezialisiert sind, während TH2-Zellen extrazelluläre Erreger bekämpfen. TC-Zellen können, ähnlich wie NK-Zellen, andere Zellen abtöten, nur sind sie hierbei noch wesentlich effizienter als diese. Allerdings können sowohl TH-Zellen, als auch TC-Zellen Interferone abgeben, welche die Effizienz der NK-Zellen verstärken. Schließlich gibt es auch noch die **regulatorischen T-Zellen** (Treg-Zellen), deren Hauptfunktion es ist, selbst-reaktive und andere unerwünschte Immunangriffe zu unterdrücken. Die außerordentliche Bedeutung für die Balance der vielen im Immunsystem wirksamen Komponenten ist erst in der jüngsten Zeit in der ganzen Tragweite erkannt worden (siehe auch Kapitel 7.6).

Die zahlreichen verschiedenen Rezeptoren auf der Oberfläche von B- und T-Zellen werden als „Cluster Determinant“-Marker (CD-Marker) bezeichnet. So heißen die T-Zell-Rezeptoren für MHC-Klasse II-Moleküle CD4-Marker und jene für MHC-Klasse I-Moleküle CD8-Marker. T-Lymphozyten, welche den CD4-Marker tragen, also CD4+-T-Zellen, fungieren im Wesentlichen als Helferzellen, während CD8+-T-Zellen als zytotoxische Zellen zum Einsatz kommen.

4.2.3.1. Adaptive Immunabwehr gegen Parasiten: Protozoen

Ein klassisches Beispiel für erworbene Immunität gegen einen Parasiten begegnet uns bei jener Form der Hautleishmaniose, welche durch *Leishmania tropica* oder *L. major* hervorgerufen wird. Hier hinterlässt eine durchgemachte Infektion, welche in der Regel auch ohne Therapie innerhalb von 3-18 Monaten spontan abheilt, eine lebenslange, vor Reinfektion schützende Immunität. Interessanterweise schützt eine durchgemachte

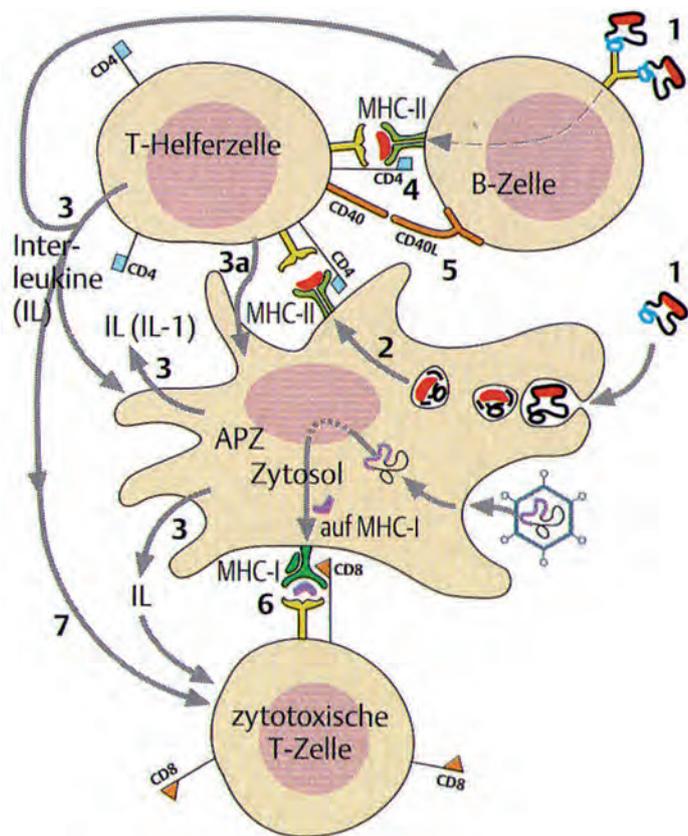


Abb. 14: Die Interaktion zwischen Lymphozyten und Antigen-präsentierenden Zellen (APZ): Erläuterungen im Text. Aus ZINKERNAGEL 2005, mit freundlicher Genehmigung des Georg Thieme Verlags.

L. major-Infektion auch gegen eine *L. tropica*-Infektion, während das Umgekehrte nicht der Fall ist. Diese Immunität basiert im Wesentlichen auf CD4+-T-Helferzellen (TH1), welche $IFN\gamma$ abgeben und dadurch die Fresszellen dazu bringen, die in den Fresszellen selbst intrazellulär lebenden Leishmanien abzutöten. Antikörper sind für diese Immunität nur von geringer Bedeutung – die Leishmanien als intrazelluläre Parasiten kommen ja mit Antikörpern nicht wirklich in Kontakt.

Auch bei der Immunabwehr gegen Toxoplasmen spielen T-Zellen die maßgebliche Rolle, allerdings sind hier vor allem CD8+-T-Zellen involviert, und die Toxoplasmen werden auch nicht effektiv abgetötet, sondern nur in den Zellen „stillgelegt“.

Ein anderes Phänomen finden wir bei der Malaria tropica. Wie oben bereits erwähnt, kommt es bei dieser schweren Erkrankung, wenn man sie unbehandelt überlebt (was für einen großen Teil der Bevölkerung des subsaharischen Afrika zutrifft) zu sogenannter Semi-Immunität, die einen bei der nächsten Infektion zumindest davor bewahrt, tödlich zu erkranken. Der Erreger der Malaria tropica ist *P. falciparum*. *P. falciparum* lebt im Menschen grundsätzlich intrazellulär, nur zwei Stadien

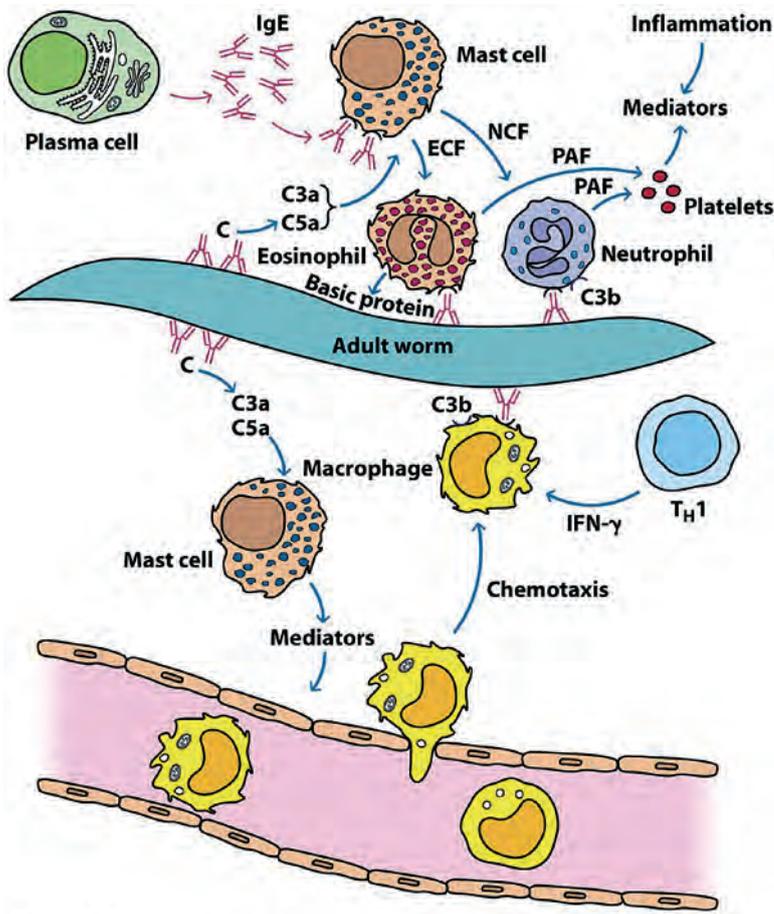


Abb. 15: Die Immunantwort des Menschen gegen *Schistosoma mansoni*: Die Adaptive Immunabwehr setzt sich aus einer humoralen Komponente, vor allem IgE, und einer Zell-medierten Komponente, insbesondere CD4⁺-T-Zellen, zusammen. Außerdem kommen natürlich Makrophagen und das Komplementsystem zum Einsatz. Auch wenn die Immunantwort von den adulten Würmern initiiert wird, so ist sie nur gegen die Larven tatsächlich effektiv. C: Komplement-Faktoren; ECF: „Eosinophil Chemotactic Factor“, NCF: „Neutrophil Chemotactic Factor“, PAF: „Platelet-Activating Factor“; Adult worm = adulter Wurm, Inflammation = Entzündung, Mediators = Botenstoffe; Platelet = Blutplättchen. (© 2007 by W.H. Freeman and Company. Mit freundlicher Genehmigung.)

sind extrazellulär dem Immunsystem exponiert: und zwar zunächst, unmittelbar nach der Infektion, die Sporozysten und später dann, während der Blutphase, die Merozoiten. Während die Immunantwort auf die Sporozysten offenbar eher zellvermittelt ist, ist jene gegen die Merozoiten hauptsächlich durch die Produktion von z.T. stammspezifischen Antikörpern gekennzeichnet. Diese Antikörper können das Eindringen der Plasmodien in die Erythrozyten verhindern, und zwar indem sie entweder zu einer Agglutination (also einem Verkleben) der Merozoiten führen, oder indem sie sich an jene Oberflächen-Rezeptoren binden, welche für die Kontaktaufnahme mit den Erythrozyten gebraucht werden. Hier spielen insbesondere IgG-Antikörper eine Rolle – und auch ein passiver Antikörper-Transfer von

„immunem“ Individuen auf Patienten, die eine akute Malaria durchmachen, führt rasch zu einer erheblichen Abnahme der Parasitämie.

4.2.3.2. Adaptive Immunabwehr gegen Parasiten: Helminthen

Bei Wurmbefall ist die Immunantwort typischerweise durch Eosinophilie, erhöhte IgE- und IgG4-Spiegel im Serum und eine Mast-Zell-Hyperplasie gekennzeichnet und wird v.a. von den Typ 2-Zytokinen IL-4 und IL-5 kontrolliert. Allerdings hängt die Zusammensetzung der jeweiligen Immunantwort selbstverständlich ganz erheblich von der Lokalisation des Wurms im Körper ab. Die wichtigste Unterscheidung ist jene zwischen intestinalen Helminthen, also im Darmtrakt lebenden Würmern, und extraintestinalen Helminthen, also irgendwo in den Organen parasitierenden Würmern. Jedoch spielt bei beiden die TH2-Antwort eine ganz entscheidende Rolle. Eosinophile sind in der Lage unter Mitwirkung von Antikörpern und Komplement gewebsinvasive Larven von Würmern effektiv abzutöten.

Bei der Bilharziose ist der Aufbau einer vor Reinfektion schützenden Immunität ein langer Prozess, der über zehn Jahre dauern kann und voraussetzt, dass der Mensch während dieser Zeit mehrmals infiziert wird und unbehandelt bleibt. Bei Schistosomen wirkt der Immunschutz interessanterweise, obwohl er von den adulten, im Blut lebenden Würmern ausgelöst wird, nur gegen die Larven. Er basiert im Wesentlichen auf Eosinophilen, IgE, CD4⁺-T-Zellen und Makrophagen (Abb. 15). Die Eosinophilen verfügen über Fc II-Rezeptoren und können über diese IgE-Antikörper an sich binden und sich dann über diese fest an die Larven anheften. IgE-Antikörper sind bei der Bilharziose, wie bei vielen anderen, v.a. extraintestinalen Wurmerkrankungen, schon relativ bald nach der Infektion die vorherrschende Antikörper-Klasse. Die Eosinophilen entlassen dann den „tödlichen“ Inhalt ihrer Vakuolen, ein Gemisch aus Enzymen, wie Peroxidasen und Phospholipasen auf die Larve und zerstören auf diese Weise deren Tegument. Sie können sogar aktiv zwischen das Tegument einwandern und es von der darunterliegenden Muskulatur herunterlösen. Die Makrophagen gehen ähnlich vor und entlassen toxische Metabolite, wie Stickoxid (NO). Während die Eosinophilen v.a. in der Haut-Phase der Larven aktiv sind, spielen während der Lungen-Phase der Larven die Makrophagen die wesentliche Rolle. Durch diese erworbene Immunität wird ein Mensch seine „alten“, bereits persistierenden Würmer zwar nicht los, er bekommt dafür aber nicht laufend „neue“ dazu – dieses Phänomen, die sogenannte „Concomitant Immunity“, ermöglicht es den Menschen, trotz wiederholter, regelmäßiger Infektion in Endemiegebieten zu überle-

ben, und ermöglicht gleichzeitig den Parasiten, trotz Immunabwehr des Menschen und Abwesenheit anderer Wirte, ihren Zyklus aufrechtzuerhalten.

Auch bei Trichinen entsteht durch eine Primär-Infektion ein ziemlich wirksamer Schutz gegen eine Reinfektion, und auch hier wird der Parasit noch während seiner Larval-Phase im Darmtrakt eliminiert. Dies ist insofern erstaunlich, als man ja lange angenommen hatte, dass der menschliche Darm immunologisch zur „Außenwelt“ gehört und deshalb hier keine effektive Immunantwort zustande kommt. Inzwischen weiß man aber, dass auch im Darm eine Reihe immunologischer Prozesse ablaufen, und dass diese z.T. sogar hocheffektiv sind. Auch bei der Trichinellose spielt IgE eine ganz wesentliche Rolle. Im Tierversuch können die Trichinen während der intestinalen Phase durch IgE-Antikörperttransfer „abgetrieben“ werden.

4.2.4 Immundefizienz

Eine funktionierende Immunabwehr führt im besten Fall zu einer Elimination des Erregers oder zumindest zu einem Eindämmen der Vermehrung des Parasiten oder der Weiterentwicklung des Parasiten – die Infektion wechselt nach einiger Zeit in die chronische Phase. Wenn allerdings diese „Knote“ des Immunsystems entfällt, kann eine solche latente Infektion reaktiviert werden, und in der Folge zu einer lebensbedrohenden Erkrankung führen. Menschen mit einem beeinträchtigten Immunsystem (beispielsweise durch eine HIV-Infektion oder auch durch Organtransplantation, chronische Erkrankungen, Alkoholismus etc.) sind also für viele Parasiten (und natürlich auch für andere Erreger) ein besonders leichtes „Opfer“. Solche Erreger, die bei Immunsupprimierten zu einer deutlich schwereren Erkrankung führen als beim Immungesunden, bezeichnet man als Opportunisten (Kasten 16). Manche Opportunisten können für einen Menschen mit beeinträchtigtem Immunsystem lebensbedrohend sein, während sie für einen Immungesunden vollkommen harmlos sind. Beim AIDS-Patienten werden Opportunisten ab jenem Zeitpunkt gefährlich, wenn die Zahl der CD4+-Zellen auf unter 200/µl abfällt.

4.3. „Gezielte Mutationen“

Mutationen passieren im Wesentlichen natürlich vollkommen ungerichtet. Wenn eine Mutation aber den Träger dieser Mutation zufälligerweise (und aus welchem Grund auch immer) weniger anfällig gegenüber einem bestimmten Erreger macht, und zwar insbesondere dann, wenn es sich um einen lebensbedrohenden Erreger handelt (wenn also der Selektionsdruck sehr hoch ist), besteht eine hohe Wahrscheinlichkeit, dass sich diese Mutation rasch in der jeweiligen Bevölkerungsgruppe durchsetzt. Die parasitologischen Paradebeispiele

le der als Ergebnis koevolutiver Prozesse entstandenen Mutationen des Menschen sind jene, die vor Malaria tropica schützen. Das verwundert nicht, ist doch die Malaria tropica eine lebensgefährliche Krankheit, an der jedes Jahr vielleicht sogar an die drei Millionen Menschen sterben.

Die wohl bekannteste Mutation, die wir Menschen einem Parasiten „verdanken“, ist die Punktmutation, welche für die **Sichelzellenanämie** verantwortlich ist, und welche sich letztlich wegen der Virulenz von *P. falciparum* im Erbgut der betroffenen Bevölkerung durchsetzen konnte (siehe Kapitel 7.2).

Noch eine andere Form von Hämoglobin ist „durch“ die Malaria entstanden, das Hämoglobin C (HbC), welches v.a. in Westafrika verbreitet ist. In manchen Regionen sind 25% der Bevölkerung Träger von HbC. Auch Träger von HbC, und zwar sowohl homozygote Träger (CC), als auch, allerdings etwas weniger, heterozygote Träger (AC) sind gegen einen tödlichen Verlauf der Malaria tropica geschützt. Der Schutz basiert hier vermutlich darauf, dass parasitierte HbC-Erythrozyten nicht verklumpen, wie normale von Malaria-Erregern parasitierte Erythrozyten das tun. Das Verklumpen wird von dem Oberflächenmolekül PfEMP-1 (*Plasmodium falciparum* erythrocyte membrane protein-1) mediiert, und dieses wird bei HbC-Erythrozyten deutlich weniger exprimiert und an der Oberfläche präsentiert.

Neben diesen Mutationen gibt es auch noch eine ganze Reihe anderer Mutationen, die mit der Malaria in Zusammenhang stehen. Auch die α - und β -Thalassämie und die Glukose-6-Phosphat-Dehydrogenase (G6PD) schützen ihre Träger vor der Malaria. Und es konnte gezeigt werden, dass das in Westafrika häufige MHC Klasse I-Allel HLA-B53 (das Gen für HLA-B ist ausgesprochen polymorph – derzeit sind weltweit an die 300 verschiedenen Allele beschrieben)⁹ mit einem 40% Schutz gegen zerebrale Malaria und gegen Malaria-bedingte Anämie gekoppelt ist. Naturgemäß ist die Häufigkeit dieser Allele in Endemiegebieten wesentlich höher als in Malaria-freien Gegenden.

Plasmodium vivax, einer der drei anderen beim Menschen vorkommenden Malaria-Erreger, hat vermutlich eine Mutation herausselektioniert, die zu dem Fehlen der so genannten Duffy-Antigene führt. Da in Westafrika ein Großteil der Bevölkerung Duffy-negativ ist, gibt es dort keine *P. vivax*-Malaria (siehe Kapitel 7.2).

⁹ Die drei Haupt-HLA (human leukocyte antigen) MHC-Klasse I-Allele sind: HLA-A, HLA-B und HLA-C.

5. Strategien der Parasiten gegen die Abwehrstrategien des Wirts

Wenn ein Parasit in einen Menschen eindringen will, so sind die ersten Hindernisse, die es für ihn zu überwinden gilt, die physikalischen und chemischen Barrieren, die der Mensch hervorgebracht hat, damit kein unerwünschter Eindringling in ihn hineinkommt. All jene Organismen, die wir heute als Parasiten des Menschen kennen, haben natürlich inzwischen Wege gefunden, diese Barrieren zu überwinden oder zu umgehen. Kaum hat der Parasit diese aber überwunden, so wird er schon mit dem Immunsystem konfrontiert und muss nun Wege finden, mit dem Immunsystem zurechtzukommen. Die verschiedenen Strategien, die Parasiten (und natürlich auch andere Krankheitserreger) anwenden, um dem Immunsystem zu entkommen, nennt man Evasionsmechanismen.

Viele Würmer verfügen über ein relativ dickes Tegument, also eine Hülle, sodass sie zunächst schon einmal mechanisch vor dem Angriff des Immunsystems geschützt sind. Dies betrifft nicht nur die Nematoden mit ihrer ausgesprochen festen, fast undurchlässigen Cuticula. Auch beispielsweise die Schistosomen, die ja jahrelang im Blut des Menschen überleben können, verfügen über ein andauernd und sehr schnell nachwachsendes Tegument, welches sie außerdem außen noch mit wirtseigenen Proteinen umhüllen (siehe Kapitel 5.6). Die Metazestoden von *Taenia solium* oder auch *Echinococcus granulosus* kapseln sich ab und leben dann in einer sie vom Immunsystem abschirmenden „Zyste“. Wer mechanisch nicht ausreichend geschützt ist, wird versuchen, dem Immunsystem auszuweichen oder es irgendwie zu überlisten. Wohl die einfachste Strategie ist es, dem Immunsystem „örtlich“ auszuweichen, sich also entweder an Orten anzusiedeln, wo man möglichst wenig mit dem Immunsystem konfrontiert wird (wie dem Gehirn), oder aber sich durch intrazelluläre Lebensweise dem Hauptangriff des Immunsystems zu entziehen. Eine andere Strategie ist, das Immunsystem des Menschen zu überfordern, entweder durch eine Überproduktion an Antigenen oder aber durch variable Oberflächenantigene. Außerdem können viele Parasiten gezielt in die Immunabwehr ihres Wirts eingreifen oder sogar dessen Immunsystem für sich „instrumentalisieren“. Eine solche Modulation der Immunantwort wirkt sich selbstverständlich in der Regel auch auf die anderen Mikroorganismen, mit denen der Wirt konfrontiert ist, aus.

In der Regel nutzen Parasiten natürlich parallel verschiedene Wege der Immunevasion – so wie auch der Wirt mit verschiedenen Mitteln versucht, den Parasiten loszuwerden. Ein wichtiger Unterschied besteht zwischen einzelligen Parasiten, also Protozoen, und den um vieles größeren Würmern. Denn letztere können sich im

Wirt in der Regel nicht vermehren, und so muss jedes Individuum für sich relativ lange Zeitspannen mit dem Immunsystem zurechtkommen.

5.1. Überwindung der physikalischen und chemischen Barrieren

Für einen Parasiten, der in den menschlichen Körper gelangen will, ist der Mensch eine große Burg mit einigen wenigen, und noch dazu gut geschützten Toren, den Körperöffnungen. Der Parasit muss also entweder durch die relativ dicke Haut des Menschen eindringen – viele Parasiten lösen dieses Problem, indem sie sich von einem **blutsaugenden Arthropoden** in den Wirt einschleusen lassen –, oder aber gegen **Tränenfluss** (Auge), **Flimmerepithel** (Respirationstrakt), **Schleimabsonderung** (Lunge und Gastrointestinaltrakt) und **Magensäure** ankämpfen. Jene Parasiten, welche auf oralem Weg in den Menschen gelangen, haben deshalb zunächst einmal Strategien entwickelt, um die Magenpassage zu überstehen. Oft ist dies einfach ein mechanischer Schutz, also eine dicke Hülle, wie sie die meisten Wurmeier und Protozoenzysten aufweisen. Manche Parasiten aber haben ganz ausgeklügelte Maßnahmen entwickelt. So haben etwa Echinokokken-Larven kleine Kalkkugeln im Gepäck, mit denen sie (beim Hund, der ja der Endwirt ist) die Magensäure neutralisieren. Einige Parasiten „brauchen“ die Magenpassage sogar, um richtig aktiviert zu werden, oder auch nur, um aus ihrer widerstandsfähigen Hülle herauszukommen. Im Darm angekommen, muss der Parasit dann verhindern, dass er mit dem Darminhalt „davongespült“ wird. Er muss es schaffen, trotz der massiven Schleimabsonderung der Darmoberfläche irgendwo „anzudocken“. Viele Eingeweidewürmer verfügen deshalb über **Saugnäpfe** oder **Haken** (Abb. 33), mit denen sie sich im Darm verankern. Auch einige Protozoen, wie etwa die Giardien, haben eine Saugscheibe an ihrer Ventralseite, um sich an das Darmepithel anzuheften. Entamoeben wiederum haben an ihrer Oberfläche Lektine, mit denen sie sich fest an die Wirtszellen binden.

5.2. Befall immunprivilegierter Organe

Zahlreiche Parasiten ziehen sich nach einer oft relativ kurzen Akutphase in jene Organe zurück, in denen sie dem Immunsystem weniger stark ausgesetzt sind. *Toxoplasma gondii*, *Trypanosoma brucei gambiense* und *T. b. rhodesiense*, aber auch beispielsweise Akanthamoeben siedeln sich im **Gehirn** an und entgehen damit zumindest einem großen Teil der Immunabwehr. Auch das **Auge** ist ein „immunprivilegierter“ Ort, wo Antikörper mit Ausnahme von IgA weitgehend fehlen. Parasiten können sowohl von innen als auch von außen in das Auge gelangen. Während *Loa loa* oder die Larven von *Onchocerca volvulus* oder auch jene von *Toxocara* spp.

von innen in das Auge gelangen, dringen die Larven von *Spirometra* oder beispielsweise auch die Akanthamöben von außen in das Auge ein. Akanthamöben finden zwischen Hornhaut und Kontaktlinse ein geradezu ideales, warmes, feuchtes und nährstoffreiches Milieu für eine rasche Vermehrung und können dann, trotz Tränenfluss, die Hornhaut (die bei Kontaktlinsträgern häufig Mikroläsionen aufweist) penetrieren.

5.3. Intrazelluläre Lebensweise

Viele Parasiten, natürlich eher kleine Parasiten, wie zahlreiche Protozoen, aber sogar einige Würmer haben sich für eine intrazelluläre Lebensweise „entschieden“, um dem Immunsystem zu entgehen. Oft werden Muskelzellen befallen, wie z.B. bei den Trichinen, bei *Trypanosoma cruzi* oder bei *Toxoplasma gondii*, aber im Grunde gibt es fast keinen Zelltyp der nicht von irgendeinem Mikroorganismus als Habitat genutzt werden kann. Eine ganze Reihe von Parasiten hat sich paradoxerweise sogar professionelle Fresszellen als Wirtszellen ausgesucht, so zum Beispiel die Leishmanien, welche die Aufnahme in die Fresszellen sogar aktiv initiieren, indem sie sich an Rezeptoren auf der Makrophagen-Oberfläche binden. Interessanterweise nutzen sie für diese Bindung Komplement-Faktoren, v.a. C3b, die sie über Komplement-Rezeptoren effektiv an ihre eigene Oberfläche binden, damit sie sich über diese dann an die Makrophagen binden können. Während also Leishmanien ihre passive Aufnahme durch Phagozytose immerhin aktiv stimulieren, gibt es auch Parasiten, die aktiv in die Wirtszelle eindringen, so etwa die ganze Gruppe der Apicomplexa, zu denen die Malaria-Erreger, aber auch beispielsweise die Toxoplasmen gehören. Alle verfügen über einen sogenannten Apikal-Apparat, welcher aus Konoid, Rhoptrien, Mikroporen und Mikronemen besteht und eine aktive Penetration der Wirtszelle ermöglicht. Das Konoid kann sich drehen, neigen, ausdehnen und zusammenziehen. Bei den Rhoptrien handelt es sich um sackförmige Gebilde, welche proteolytische Enzyme beinhalten, die dann beim Eindringen in die Wirtszelle ausgestoßen werden.

Obwohl ein intrazellulär lebender Parasit bereits durch das „Verstecken“ in der Wirtszelle einem Teil des Immunsystems entkommt, ist natürlich durch die intrazelluläre Lebensweise allein das Überleben noch nicht gesichert. Der Parasit muss verhindern, dass er als gemeinsames Nahrungspartikel „verdaut“ wird, er muss selbst an Nährstoffe herankommen, und, wenn er nicht nur überdauern, sondern sich auch vermehren will, geeignete Wege finden. Außerdem hat natürlich auch der Wirt „Mensch“ im Laufe der Evolution längst Strategien gefunden, um „befallene“ wirtseigene Zellen von „gesunden“ zu unterscheiden und gezielt zu vernichten (siehe Kapitel 4.2.1).

Eine weit verbreitete Strategie, um in der Zelle nicht verdaut zu werden, ist es, die Phagosom-Lysosom-Verschmelzung¹⁰ zu verhindern. So schützt sich z.B. *Toxoplasma gondii* vor den lytischen Substanzen der Zelle. Andere Parasiten hingegen, wie etwa *Trypanosoma cruzi*, weichen in das Zytoplasma der Wirtszelle aus (wo natürlich keine Verdauungsenzyme sind, sonst würde die Wirtszelle sich ja selbst verdauen). Eine weitere Strategie ist die Neutralisation der toxischen Metabolite der Wirtszelle – hierzu sind beispielsweise Leishmanien in der Lage. Einerseits sind die Leishmanien von Lipophosphoglykan umhüllt, und dieses schützt sie vor den lytischen Enzymen der Wirtszelle. Außerdem sind sowohl das Lipophosphoglycan als auch ihr Haupt-Glykoprotein, gp63, welches als Protease fungiert, befähigt, die Enzyme der Wirtszelle zu inaktivieren. Und schließlich, wenn der Wirt dann als letzte Konsequenz die gesamte befallene Zelle „opfert“ und in den Zelltod (Apoptose) schickt, so haben Parasiten auch hier wieder Mechanismen entwickelt, um dies zu verhindern.

5.4. Überproduktion und Abscheiden von Antigenen

Einige Parasiten versuchen, eine Immuntoleranz zu induzieren, indem sie das Immunsystem des Wirts mit soviel Antigen konfrontieren, dass ein Gewöhnungseffekt eintritt. Diese Strategie nutzen beispielsweise die Leishmanien.

Eine andere Art der Überproduktion von Antigenen betreiben Entamoeben, sie „sammeln“ alle ihre Oberflächen-Antigene, die bereits mit Antikörpern besetzt sind, an einem Ende ihrer Zelle und schnüren dieses dann einfach ab – so werden sie die Antikörper wieder los, und der Mensch muss mit der Bekämpfung des Eindringlings quasi noch einmal von vorne anfangen. Die Zellmembran ist ja eine fließende Membran und die Antigene sind dort nicht fix verankert, sondern sind beweglich. Dieses Abschnüren von mit Antikörpern besetzter Zellmembran nennt man „Capping“. Auch einige Würmer, wie etwa die Larven von Schistosomen oder von *Toxocara canis*, verfügen über einen ähnlichen Mechanismus: Sobald die Antigene an ihrer Oberfläche mit Antikörpern besetzt sind, streifen sie diese Antigen-Antikörper-Komplexe als Ganzes ab und produzieren neue Antigene.

¹⁰ Als Phagosom (oder auch parasitophore Vakuole) bezeichnet man jene Vakuole, in die der Parasit gelangt, wenn er durch Phagozytose von der Wirtszelle aufgenommen wird. Die Zelle versucht dann, das vermeintliche Nahrungspartikel, also den Parasiten, zu verdauen, indem sie andere kleine Vakuolen, in denen sie ihre Verdauungsenzyme speichert, mit dem Phagosom fusioniert.

5.5. Antigenvariation

Eine noch elegantere Art, das Immunsystem zu überfordern, ist der permanente Wechsel der Oberflächenantigene. So hinkt das Immunsystem immer einen Schritt hinter dem Parasiten nach und hält Antikörper gegen das alte, vom Parasiten bereits abgelegte Antigen parat, während der Parasit bereits wieder in „neuem Kleid“ im Körper zirkuliert. Das berühmteste Beispiel dieser Antigenvariation sind die Erreger der Schlafkrankheit, *Trypanosoma brucei gambiense* und *T. b. rhodesiense* und ihre **variablen Oberflächenantigene (VSG: variable surface glycoprotein)**. Sie verbringen ihre gesamte Lebensdauer im Menschen extrazellulär (erst im Blut, später im Liquor) und sind deshalb ununterbrochen dem Immunsystem ausgesetzt – nur können sie eben durch Gen-Switch andauernd andere Antigene hervorbringen. Sie tragen auf ihrer Oberfläche einen 12-15 nm dicken Mantel aus etwa 10^7 Molekülen ein und desselben Glykoproteins. Bei diesen Glykoproteinen handelt es sich um Homodimere, die aus 400-500 Aminosäuren bestehen und über einen Glykosylphosphatidylinositol (GPI)-Anker in der Parasiten-Membran verankert sind. Dieser Mantel schützt den Parasiten nicht nur vor Komplement-medierter Lyse und vor Phagozytose – sondern er stellt auch die Angriffsfläche – und zwar die einzige Angriffsfläche! – für die Antikörper des Wirts dar. Sobald der Wirt Antikörper gegen dieses eine Glykoprotein hergestellt hat und die Lage deshalb für den Parasiten kritisch wird, produzieren die Trypanosomen ein neues Antigen. Sie haben in ihrem Genom etwa 1700 verschiedene VSGs kodiert, was zwar immerhin ungefähr 10% des gesamten Genoms ausmacht, aber trotzdem nur dadurch möglich wird, dass es nicht für jedes VSG ein „eigenes“ Gen gibt, sondern bei der Expression eines VSG „Genstücke“ miteinander kombiniert werden (ganz ähnlich jenem Mechanismus, der die unbegrenzte Vielfalt an B-Zell-Rezeptoren ermöglicht). Antikörper, welche hocheffektiv gegen ein VSG und damit durchaus tödlich für eine „Population“ von Trypanosomen sind (wobei hier v.a. IgM eine wesentliche Rolle spielt), sind vollkommen machtlos gegen die nächste „Population“. Das Umschalten auf einen neuen Antigen-Typ wird allerdings nicht von der Immunantwort des Wirts induziert, sondern läuft nach einem ganz bestimmten Muster ab, wobei auch die Reihenfolge der exprimierten Antigene nicht zufällig ist. Zu jedem Zeitpunkt der Infektion exprimiert der Großteil der Parasiten-Population synchron jeweils dasselbe Antigen, während ein kleiner Teil der Population andere Antigene produziert. *T. brucei* wechselt seine VSG spontan mit einer Rate von 10^3 – 10^7 pro Teilung (CROSS et al. 1998).

Auch *Plasmodium falciparum* verfügt über variable Oberflächenantigene, und diese sind auch ein Grund da-

für, warum ein neugeborenes Kind mehrere Jahre braucht, um eine wirksame Semi-Immunität gegen *P. falciparum* zu erlangen. Bei *P. falciparum* spielt hier vor allem das Protein PfEMP1, ein großes, hochvariables Protein mit etwa 200-350 kD eine wichtige Rolle, welches von der so genannten *var*-Genfamilie (insgesamt ungefähr 60 *var*-Gene) kodiert wird und auf die Erythrozytenoberfläche geschleust wird. Durch Rekombination der *var*-Gene kommt es zur Expression verschiedener Varianten dieses Proteins und somit zur Präsentation immer anderer Antigene auf der Erythrozytenoberfläche.

5.6. Molekulare Maskierung und Molekulare Mimikry

Andere Parasiten, wie etwa die Bilharziose-Erreger, *Schistosoma* spp., ummanteln (= **maskieren**) sich mit wirtseigenen Proteinen und machen sich so für das Immunsystem unkenntlich. Sie nützen hierfür nicht nur Glykolipide und MHC-Antigene, sondern auch Immunglobuline des Wirts, die sie aus dem Plasma aufnehmen und an ihre eigene Oberfläche anheften. Um dies zu bewerkstelligen, haben sie Fc-Rezeptoren und Rezeptoren für Komplement-Komponenten, wie z.B. C1q, auf ihrem Tegument. Der Schutz durch diese Ummantelung ist erheblich, denn Schistosomen können viele Jahre im Blut des Menschen überleben. Wenn der Schutz allerdings zerstört wird, wie etwa durch das Medikament Praziquantel, so werden diese Würmer relativ schnell vom Immunsystem abgetötet.

Und *Trypanosoma cruzi*, der Erreger der Chagas-Krankheit, kann Proteine exprimieren, welche menschlichen Proteinen sehr ähnlich sind – sie betreiben also echte **molekulare Mimikry**. Dadurch entwickelt der Wirt eine Immunantwort, die gegen seine eigenen Zellen gerichtet ist (Autoimmunität). Auf diese Weise zerstört der Wirt beispielsweise seine eigene Herzmuskulatur (auch wenn dies nicht der einzige Mechanismus ist, der zur Zerstörung der Herzmuskulatur führt – v.a. auch die Persistenz des Erregers über Jahre und Jahrzehnte ist ein immunpathologisch ganz wichtiger Faktor). Das immundominante B13-Oberflächenantigen von *T. cruzi* stimuliert über die Vermittlung von CD8⁺-T-Zellen die Produktion von Antikörpern, welche gegen die schwere Kette des Herz-Myosins, des wichtigsten Herz-Proteins (es macht 50% der Gesamt-Protein-Masse im Herzen aus) gerichtet sind (DE MIRANDA-SANTOS & COMPOSTO NETO 1981, 1995). Auch bei der Zerstörung des vegetativen Nervensystem bei chronischer Chagas-Krankheit spielt Autoimmunität vermutlich eine Rolle. Insbesondere die Neuronen des Ösophagus und des Kolons werden durch Chagas stark geschädigt, wodurch es zu Störungen der Peristaltik und zur Ausdehnung dieser Organe kommt.

5.7. Immunmodulation und Immunsuppression

Ein bei Mikroorganismen insgesamt weit verbreitetes Phänomen ist das „Wegbinden“ von menschlichen Antikörpern und anderen Proteinen der Immunabwehr, um deren immunogene Wirkung zu blockieren. Zahlreiche Parasiten verfügen über Fc-Rezeptoren, mit denen sie Antikörper mit jener Seite an sich binden, mit der diese sich eigentlich an die Zellen des Immunsystems binden sollten, um immunologisch wirksam zu werden. Wichtige Beispiele sind hier *Toxoplasma gondii* (VILLAVEDRA et al. 2001) und, wie schon oben erwähnt, die Trypanosomen. Auch zahlreiche Würmer können Antikörper über Fc-Rezeptoren wegbinden, beispielsweise exprimiert *Schistosoma mansoni* einen Rezeptor für den Fc-Teil von humanem IgG (TORPIER et al. 1979), und auch Taenien haben die Fähigkeit, Wirts-IgG an sich zu binden, und sie können das gebundene wirtseigene IgG sogar anschließend abbauen (WHITE et al. 1997).

Neben Antikörpern können auch Komplement-Faktoren auf diese Weise, also „falsch herum“ gebunden, aus dem Verkehr gezogen werden. Beispielsweise sind die Erreger der Viszeralen Leishmaniose Komplement-resistent, weshalb sie sich im Körper verbreiten können, während die Erreger der harmlosen Form der Hautleishmaniose dies nicht sind und deshalb auf lokale Hautläsionen beschränkt sind. *Schistosoma mansoni* und auch *Necator americanus* interagieren mit C1q, dem ersten Komplement-Faktor des klassischen Komplement-Wegs (VAN DAM et al. 1993, KASPER et al. 2001). Echinokokken blockieren die C3-Konvertase (FERREIRA et al. 2000) und *Trichomonas vaginalis* verfügt über die Fähigkeit, C3 zu degradieren (ALDERETE et al. 1995). *Onchocerca volvulus* bindet Faktor H an sich und greift somit in den alternativen Weg der Komplement-Aktivierung ein (MORGAN et al. 2000).

Und schließlich haben viele Parasiten auch Proteine, die andere Faktoren der Immunabwehr **neutralisieren**. So haben einige Würmer anti-oxidante Enzyme, wie Glutathion-Peroxidase oder Superoxid-Dismutase, um den Sauerstoffradikalen zu entkommen, oder Protease-Inhibitoren, um nicht „aufgelöst“ zu werden.

Erreger können aber auch über lösliche Faktoren die Immunantwort ihres Wirts aktiv modulieren. Beispielsweise gibt *Trypanosoma cruzi* Moleküle ab, welche mit Zytokinen, wie IL-2, IFN **interferieren**.

Manche Erreger können diese Immunmodulation sogar auf genetischer Ebene betreiben. Toxoplasmen etwa, und zwar v.a. hochvirulente Stämme, geben eine Protein-Kinase ab (ROP16), welche aktiv in die Genregulation der Wirtszelle eingreift (SAEIJ et al. 2007). Dieses Protein stammt aus den Rhoptrien der Toxoplasmen, und da auch andere Apicomplexa, wie beispielsweise die Plasmodien, solche Rhoptrien besitzen, nimmt man an,

dass die Fähigkeit zur Genregulation auch bei anderen Vertretern der Apicomplexa gegeben ist.

Ein langfristig noch wirksamerer Weg als die Immunmodulation ist, die Immunantwort des Wirts einfach insgesamt zu unterdrücken – man spricht von **Immunsuppression**. Bekannt ist die Fähigkeit zur Immunsuppression vor allem von vielen Helminthen, die es auf diese Weise schaffen, über Jahre und sogar Jahrzehnte in ihrem Wirt zu überleben. Sie können beispielsweise Zytokin-artige Moleküle, wie Homologe zu TGF β und IFN γ , produzieren und damit die Immunantwort des Wirts „regulieren“. Man geht heute davon aus, dass diese Fähigkeit von Würmern, die Immunantwort ihres Wirts herunterzuregulieren, auch dafür verantwortlich ist, dass Menschen, die in ihrem Leben früh viel und anhaltend Kontakt mit Würmern haben, sehr wahrscheinlich deutlich weniger zur Ausbildung von Allergien neigen (siehe Kapitel 7.6).

6. Basale Fakten und Hypothesen zur Evolution (und Geschichte) des Menschen aus der Sicht der Medizinischen Parasitologie

6.1. Chronologie der Hominisation

Anthropologie, Paläoanthropologie, Primatologie, Paläontologie, Genetik, Molekularbiologie, Paläogeographie und andere Wissenschaften haben in beeindruckender interdisziplinärer Kooperation in den vergangenen zwei, drei Jahrzehnten gewichtige überzeugende Fakten zur Hominisation erarbeitet und einige schon früher entwickelte Hypothesen gut abgesichert. Der Stand des Wissens kann demnach folgendermaßen umrissen werden:

Die Schwestergruppe des *Homo sapiens*, der einzigen derzeit auf der Erde lebenden Spezies der Hominini, wird durch die Schimpansen-Arten – *Pan troglodytes* (Gemeiner Schimpanse) und *Pan paniscus* (Zwergschimpanse, Bonobo) – gebildet. Die Unterschiede im Genom zwischen Mensch und Schimpansen, ausgedrückt durch die Anzahl unterschiedlicher Nukleotide in der DNS, betragen nur etwa 1%. Dies ist eine Größenordnung, die man bei anderen eukaryoten Organismen als innerhalb der Variationsbreite einer Art liegend betrachtet. Dies ist auch der Grund, weshalb von manchen Forschern postuliert wird, Mensch und Schimpansen in eine einzige Gattung – *Homo* – zu stellen. Dieser Vorschlag schießt gewiss übers Ziel. Man braucht sich nur die enormen Unterschiede in den intellektuellen Fähigkeiten vor Augen zu führen. Und letztlich bedeutet eine Dissimilarität von 1% unterschiedliche Nukleotide an mehr als 30 Millionen Positionen des Genoms (das Gesamtgenom umfasst etwa 3.300 Mb).

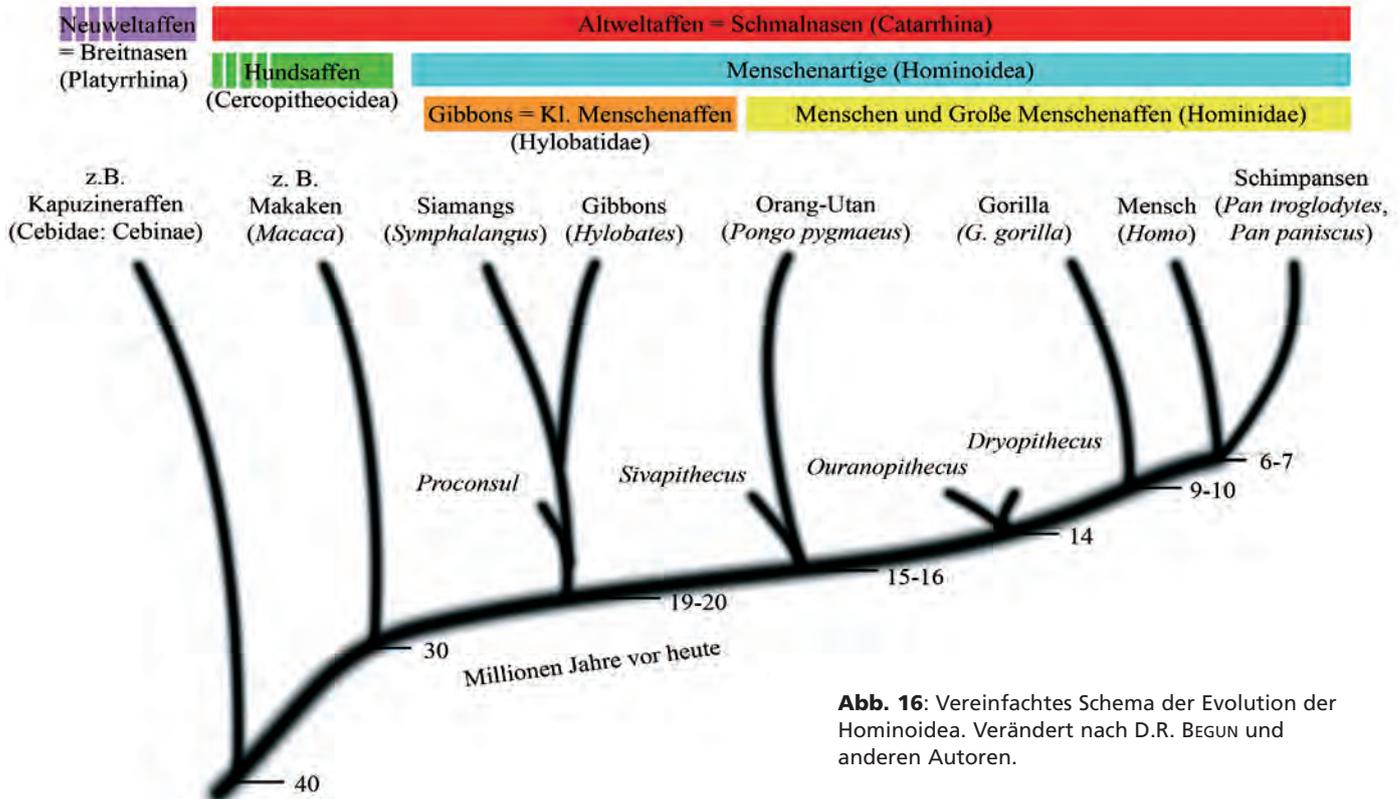


Abb. 16: Vereinfachtes Schema der Evolution der Hominoidea. Verändert nach D.R. BEGUN und anderen Autoren.

Dass Mensch, Schimpansen und Gorilla in einer Familie – Hominidae – zu vereinen sind, ist heute allgemein anerkannt. Dabei billigt man dem Menschen den Rang einer Subfamilie (Homininae) oder – zunehmend und die enge Verwandtschaft zu den Schimpansen demonstrierend – den einer Tribus (Hominini) zu, während man die Schimpansen der Tribus Panini zuordnet.

Die Bifurkation, von der aus die eine Linie zu den Panini, die andere zu den Hominini führte, erfolgte vor etwa 6-7 Millionen Jahren, also im ausgehenden Miozän. Die Abspaltung der Linie zum Gorilla erfolgte vor 7-10, eher 9-10 Millionen Jahren, jene zum Orang-Utan vor 14-16, eher 15-16 Millionen Jahren, die zu den Gibbons vor 18-20 Millionen Jahren. Weder zu den Schimpansen noch zum Menschen führt eine gerade Linie. In der langen Zeit von rund sechs Millionen Jahren hat es sowohl in der Linie der Panini, wie auch bei den Hominini mehrere Abzweigungen und Arten gegeben, die wieder ausgestorben sind (Abb. 16).

Abb. 17 und 18 zeigen, was wir heute (vorwiegend auf Grund von Fossilfunden) über die Spezies (Taxa)

¹¹ Nach heutiger Lehrmeinung entstanden auch die Menschenaffen (also schwanzlose Primaten mit besonders gelenkigen Extremitäten und verlängerten Armen) im frühen Miozän, also vor etwa 20 Millionen Jahren, in Afrika, sie verbreiteten sich jedoch bald über Eurasien, wo eine reiche evolutive Entfaltung mit der Entstehung der „Großen Menschenaffen“ eintrat. Ein Zweig der „Großen Menschenaffen“ verbreitete sich wiederum nach Afrika. Aus ihm gingen letztlich Gorilla, Schimpanse, Bonobo und der Mensch hervor.

wissen, die die Hominini-Linie hervorgebracht hat. Es steht heute außer Zweifel, dass die Hominisation (damit ist die Gabelung Panini-Hominini gemeint) in Afrika begann und zunächst etwa vier Millionen Jahre auf diesen Kontinent beschränkt blieb (*Sahelanthropus*, *Orrorin*, *Ardipithecus*, *Australopithecus*, *Kenyanthropus*)¹¹.

Erst vor ca. zwei Millionen Jahren wanderten Populationen des früheren *Homo erectus* (oder dessen unmittelbarer Vorfahren) aus Afrika nach Asien (und wahrscheinlich bald nach Europa) aus und erreichten einige Jahrtausende später Ostasien (China, Java). Diese Migration wird als das „Erste Out-of-Africa“ bezeichnet. *Homo erectus* gilt als der unmittelbare Vorfahre des *H. sapiens*, ob dieser polytop oder (vor 150.000 bis 200.000 Jahren) nur in Afrika entstanden ist und sich – wie fast zwei Millionen Jahre vorher der *H. erectus* – über Asien und Europa ausgebreitet hat, ist noch nicht endgültig erklärt. Die ganz überwiegende Mehrzahl der Paläoanthropologen neigt zu der zweiten („Out-of-Africa“-)Hypothese.

Der Neanderthaler (*H. neanderthalensis*) entstand vor ca. 300.000 Jahren (möglicherweise schon ca. 500.000 Jahren) wahrscheinlich in Europa aus *H. erectus*-Populationen; seine Blütezeit war vor etwa 200.000 bis vor etwa 30.000 Jahren. Ob die erst vor wenigen Jahren auf der Insel Flores entdeckte kleinwüchsige *Homo*-Art (sie wurde *H. floresiensis* genannt), die noch vor weniger als 15.000 Jahren auf Flores gelebt hat, einem *H. erectus*-Zweig entstammt, ist noch nicht

völlig entschieden. Jedenfalls gab es eine Periode von vielleicht 100.000 Jahren, in der auf der Erde gleichzeitig (mindestens) drei oder vier *Homo*-Arten lebten (noch *H. erectus*, *H. neanderthalensis* und *H. floresiensis* und schon *H. sapiens*) (Abb. 18).

Es besteht natürlich absolut kein Zweifel, dass sowohl die Stammart der Panini+Hominini Parasiten beherbergt hat ebenso wie alle anderen Arten beider Linien bis auf die Gegenwart. Ebenso unzweifelhaft ist, dass das Parasitenspektrum jener frühen Homininae von jenem der heute lebenden Homininae-Arten völlig verschieden war – und trotzdem leitet sich die Parasitenfauna der heute lebenden Schimpansen und des Menschen zu erheblichem Teil von dem der frühen Arten ab.

Es verwundert nicht, dass die Schimpansen und der Mensch recht unterschiedliche Parasitenspektren besitzen. Zwei Arten verdienen besondere Beachtung: *Plasmodium falciparum*, der Erreger der Malaria tropica, und *Pediculus capitis* (und *P. humanus*), die Kopflaus (und Kleiderlaus).

Die mit *Plasmodium* zunächst verwandte Art ist *P. reichenowi*; für diese beiden, von den übrigen Plasmodien-Arten morphologisch und biologisch erheblich abweichenden Spezies, wurde das Subgenus *Laverania* errichtet; andere *Laverania*-Arten sind nicht bekannt.

Plasmodium falciparum ist ein streng anthropostener Parasit, das heißt, dass der Mensch der einzige Wirbeltierwirt ist. *Laverania reichenowi* ist hingegen ein spezifischer Schimpansen-Parasit. Die Tatsache, dass von zwei Schwesterarten die eine auf den Menschen, die andere auf Schimpansen spezialisiert ist, legt die Annahme nahe, dass *Plasmodium falciparum* und *P. reichenowi* das Ergebnis der Gabelung in der Schimpansen-Linie und in der Menschen-Linie ist. Diese Annahme ist nicht neu, sie wurde später in Zweifel gestellt, heute aber gibt man ihr wieder – aufgrund molekularbiologischer Untersuchungen – den Vorzug vor anderen Erklärungsmöglichkeiten. Die Feststellung, dass sich *P. falciparum* und *P. reichenowi* vor etwa sechs Millionen Jahren getrennt haben, ist indes eine grobe und unzulässige Vereinfachung. Es mag schon sein, dass sie auf eine Differenzierung einer Stammart vor ca. sechs Millionen Jahren zurückzuführen sind, aber mit Sicherheit waren sie damals nicht das, was sie heute sind (siehe Kapitel 7.3).

Eine in gewissem Sinn ähnliche Situation begegnet uns bei den Läusen des Genus *Pediculus*. Beim Menschen gibt es zwei *Pediculus*-Arten: Kopflaus (*P. capitis*) und Kleiderlaus (*P. humanus*)¹². Es gibt nur eine weitere Spe-

¹² Manche Wissenschaftler betrachten Kopf- und Kleiderlaus als zwei Subspezies (*P. humanus capitis* und *P. humanus humanus*) einer einzigen Art. Tatsache ist, dass die beiden sehr eng verwandt sind, wobei die Kleiderlaus wesentlich jünger als die Kopflaus ist (siehe Kapitel 7.5), und eine weitere wesentliche Tatsache ist, dass sie streng wirtsspezifisch sind und ausschließlich an Menschen parasitieren.

zies des Genus *Pediculus*: *P. schaeffi*, sie lebt ausschließlich an Schimpansen. Auch in diesem Fall führt man die Differenzierung auf die Trennung der Panini von den Hominini vor ca. sechs Millionen Jahren zurück.

Schwesterarten von Parasiten, von denen eine bei Schimpansen, die andere beim Menschen parasitiert, lassen grundsätzlich eine mit der Hominini/Panini-Bifurkation in Zusammenhang stehende, also sehr lange zurückliegende Differenzierung annehmen. Man sollte aber nicht vergessen, dass grundsätzlich natürlich ein viel später erfolgter Wirtswechsel von Schimpansen auf Menschen oder umgekehrt mit nachfolgender Differenzierung möglich ist. Für solche Ereignisse gibt es derzeit allerdings keine substantiellen Hinweise.

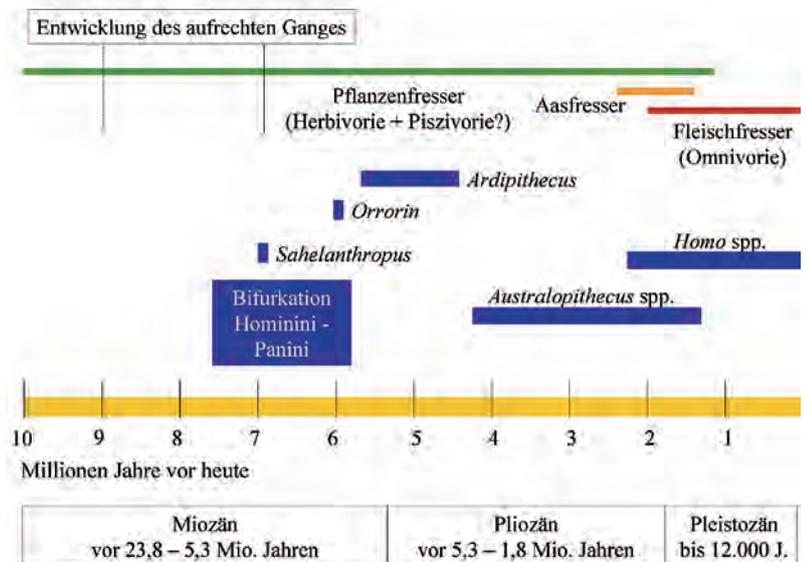


Abb. 17: Aufrechter Gang und Nahrungsspektren in der Evolution der Hominini.

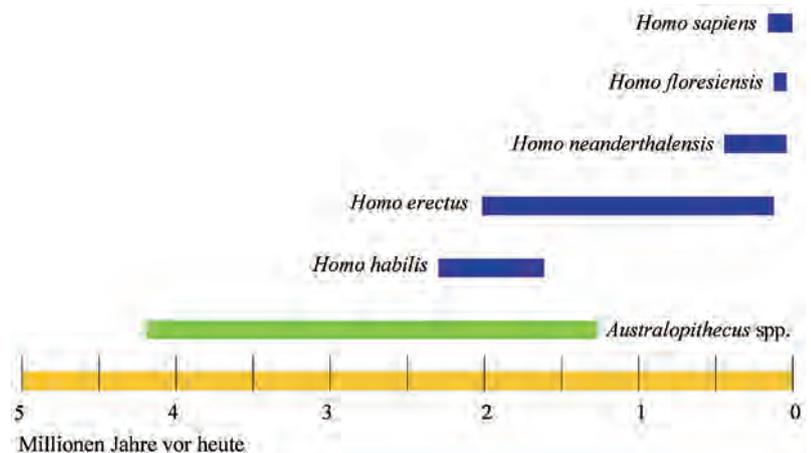


Abb. 18: Auftreten der *Homo*-Arten auf Grund der vorliegenden Fossilfunde. Man kann davon ausgehen, dass *H. neanderthalensis*, *H. sapiens* und – vermutlich vor ihnen – *H. floresiensis* aus dem weit über die Alte Welt verbreiteten und stark heterogenen *Homo erectus*-Pool gekommen sind.

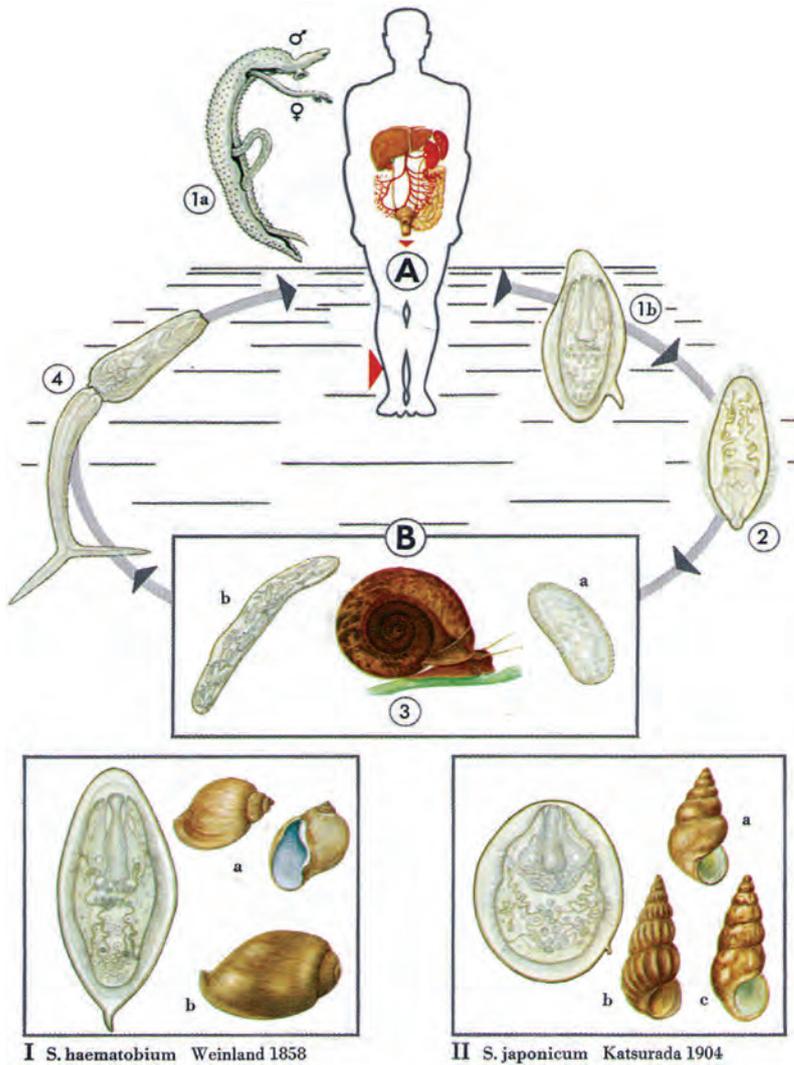


Abb. 19: Entwicklungszyklus von *Schistosoma mansoni* (Pärchenegel, Aderegel). (Der Zyklus von *S. haematobium*, dem Erreger der Blasenbilharziose, verläuft grundsätzlich ebenso.) – Der Mensch fungiert als Endwirt (A), in den Gefäßen der Leber leben die geschlechtsreifen Würmer, zu einem Pärchen vereinigt (1a). Regelmäßig verlässt das fadenförmige Weibchen das Männchen und legt in Kapillaren der Mesenterialgefäße (bei *S. haematobium* in Gefäßen der Blase) Eier (1b) ab, die die Blutgefäße verstopfen. Aus solchen Thromben entstehen Nekrosen und aus diesen Ulcera, die in das Hohlorgan (bei *S. mansoni* in den Darm, bei *S. haematobium* in die Blase) durchbrechen. Dadurch gelangen die Eier in Darm oder Blase und mit den Fäzes bzw. dem Harn nach außen. Die weitere Entwicklung erfolgt im Wasser. Aus den Eiern schlüpfen Miracidien (2), die in Wasserschnecken (bei *S. mansoni*: *Biomphalaria*, bei *S. haematobium*: *Bulinus*, I) eindringen, welche als Zwischenwirte (B) fungieren. Nach dem Eindringen in die Schnecke findet über zwei Sporozysten-Generationen (3a, 3b) die Vermehrung und Entwicklung zu Zerkarien (4) statt. Diese verlassen die Schnecke, leben frei im Wasser und können perkutan in den Menschen, und zwar über die Haut in Blutgefäße eindringen, von wo sie mit dem Blutstrom in die Leber gelangen. Bei *S. intercalatum* und *S. japonicum* verläuft der Zyklus ganz analog, als Zwischenwirte fungieren allerdings bei *S. intercalatum* Schnecken des Genus *Bulinus*, bei *S. japonicum* Schnecken des Genus *Oncomelania* (II). Die Eier der Parasiten weisen charakteristische Unterschiede auf. *Schistosoma*-Arten sind Beispiele für diheteroxene Parasiten (Kasten 12). *S. haematobium* und *S. intercalatum* sind ausgeprägt anthropostenoxen, *S. mansoni* zeigt zumindest eine sehr hohe Bindung an den Menschen, doch können auch andere Säugetiere als Endwirte fungieren. *S. japonicum* ist ein euryxener Parasit, bei dem der Mensch nur einer unter vielen Wirten ist. Aus PIEKARSKI 1987, mit freundlicher Genehmigung von Springer Science+Business Media.

6.2. Entstehung des aufrechten Ganges

Wir wissen nicht, wann der aufrechte Gang in der Linie der Homininae entstanden ist, und wir wissen auch nicht sicher, warum er überhaupt entstanden ist. Aus den Fossilfunden bzw. den daraus abgeleiteten Rekonstruktionen und anatomischen Überlegungen kann jedoch geschlossen werden, dass Bipedie ein frühes Merkmal der Hominini war und bereits vor mindestens fünf Millionen Jahren (*Ardipithecus*) bestand. Jedenfalls kann man davon ausgehen, dass alle Angehörigen der Australopithecinen aufrecht gegangen ist. Die Frage der Entstehung des aufrechten Ganges scheint zunächst etwas zu sein, was für den Parasitologen nicht so wichtig ist. Und doch ist sie möglicherweise aus der Sicht der Koevolution des Menschen und seiner Parasiten von außerordentlicher Bedeutung.

Der Mensch ist das einzige Säugetier, das aufrecht steht, geht und läuft. Warum geht, steht und läuft der Mensch überhaupt aufrecht? Dass seine Vorfahren noch vor vielleicht sieben oder acht Millionen Jahren auf vier Füßen liefen, gingen und standen – auch wenn sie sich zu bestimmten Zwecken aufrichteten (wie das auch heute viele Tiere tun) – steht außer Zweifel. Es liegt auf der Hand, dass die Übergangsphase von der Vierfüßigkeit zur Zweifüßigkeit eine Menge Gefahren mit sich bringt und dass der evolutive Schritt nur verständlich wird, wenn man gewichtige Vorteile ins Treffen führen kann.

Eine ganze Reihe von Argumenten gibt es, deren jedes für sich allein oder zusammen mit anderen den Anspruch erhebt erklären zu können, warum sich die Primaten der Hominini-Linie aufgerichtet haben und biped geworden sind (NIEMITZ 2004):

- Freiwerden der Hände zum Werkzeuggebrauch
- Pflücken von Früchten und anderer Nahrung
- Transport von Werkzeug oder Nahrung
- Spähertheorie: Aufrichten, um weiter sehen zu können
- Erhöhung der Laufgeschwindigkeit
- Sexuelles Imponiergehabe
- Verbesserung der Energiebilanz
- Verbesserung der Bilanzen der Wärmestrahlung und Thermoregulation
- Verbesserte Voraussetzungen für lange Wanderungen
- Entstehung des aufrechten Ganges zeitgleich mit dem Verlassen des Waldes
- Anpassung an das Werfen.

Bei jeder dieser Überlegungen gibt es allerdings gewichtige Gegenargumente (detaillierte Argumentation siehe NIEMITZ 2004, 2007).

In der jüngsten Vergangenheit wurde die Reihe der Überlegungen zur Entstehung des aufrechten Ganges um eine Hypothese bereichert, die uns außerordentlich plausibel erscheint und die – wenn sie zutrifft – erhebli-

che Konsequenzen für die Formierung des Parasiten-spektrums zumindest der frühen Hominini, insgesamt jedoch der Menschen überhaupt hat.

NIEMITZ (2004, 2007) hat die Idee entwickelt, dass frühe Homininae zur Nahrungssuche das Wasser (z.B. von Seen) aufsuchten. Wenn ein vierfüßiges Säugetier ins seichte Wasser geht, um dort Nahrung zu suchen, nimmt es häufig eine aufrechte Körperhaltung ein. NIEMITZ vertritt die Meinung, dass die frühen Homininae (aber auch die späteren) Uferbewohner waren und regelmäßig ins Wasser gingen, um von dort einen erheblichen Teil ihres Nahrungsbedarfs durch Fische, Krabben und Mollusken, möglicherweise auch Wasserpflanzen zu decken. Vielleicht hat dieses Leben am Wasser für die Hominisation, d.h. die Zerebralisation, durch die permanente Aufnahme großer Mengen mehrfach ungesättigter Fettsäuren enorme Bedeutung gehabt. Anders gesagt: Vielleicht hätten diese Zeilen niemals geschrieben oder gelesen werden können, wenn sich nicht unsere Vorfahren für Wassertiere als Nahrung entschieden hätten.

Der dauernde oder jedenfalls regelmäßige, häufige Aufenthalt im Wasser führte allmählich selektiv zu einem Aufrechtstehen und Aufrechtgehen, und Hand in Hand damit wurden die Beine länger. Die sich auf allen Vieren fortbewegenden Tiere haben etwa gleich lange Vorder- und Hinterextremitäten oder längere Vorderextremitäten, das ist der schnellen Fortbewegung am zuträglichsten. Ein Tier, das im Wasser wadet und Nahrung sucht, hat einen Vorteil, wenn es lange Beine hat. Längere Beine bedingen, dass weniger Wasser gegen den Körper fließt, wodurch Energie gespart wird. Auch ist das Gehen leichter, wenn ein größerer Teil des Körpers über Wasser ist. Wichtig ist, dass für einen watenden Primaten durchaus Selektionsfaktoren für einen aufrechten Gang und für längere Beine bestanden (NIEMITZ 2005), vorausgesetzt, dass das Ufer von Bäumen gesäumt war, die zum Schlafen benützt werden konnten. Als im Verlauf des Lebens am Wasser und im Verlaufe der Evolution die Beine so lang geworden waren, dass ein vierfüßiger Gang zunehmend erschwert wurde, blieb der frühe Mensch schließlich aufrecht und die Evolution setzte an einer Optimierung der Bipedie des auf zwei Beinen stehenden, gehenden und laufenden Menschen ein.

Der Humanparasitologe, der diese Hypothese zum ersten Male hört, denkt natürlich sogleich an die mit Wasser assoziierten Parasiten des Menschen und findet eine erstaunlich lange Liste von Parasiten, für die der Mensch der einzige oder jedenfalls der den Zyklus erhaltende Wirt ist (Tab. 4, 5).

Gerade die Parasiten, für deren Existenz der Mensch als Wirt absolut notwendig ist, müssen eine lange gemeinsame Evolution hinter sich haben.

Tab. 4: Mit Wasser assoziierte anthropostenoxene Parasiten.

Parasit	Art der Bindung an Wasser	Infektionsmodus
<i>Plasmodium vivax</i> <i>Plasmodium ovale</i> <i>Plasmodium falciparum</i>	Überträger (Culicidae: Anophelinae) entwickeln sich im Wasser	Anophelinae übertragen beim Blutsaugen Sporozysten (Abb. 29)
<i>Schistosoma haematobium</i> <i>Schistosoma intercalatum</i>	Zwischenwirte sind aquatisch lebende Schnecken	Zerkarien (aus Schnecken) dringen im Wasser perkutan ein (Abb. 19)
<i>Wuchereria bancrofti</i> <i>Brugia timori</i>	Überträger (Culicidae) entwickeln sich im Wasser	Larven III dringen während des Blutsaugens der Stechmücken aus Stechrüssel aktiv in Stichkanal (Abb. 20)
<i>Onchocerca volvulus</i>	Überträger (Simuliidae) entwickeln sich in fließenden Gewässern	Larven III dringen während des Blutsaugens der Kriebelmücken aktiv in Stichkanal
(<i>Mansonella ozzardi</i> , <i>M. perstans</i>)	Entwicklung der Überträger (Ceratopogonidae) in feuchtem Erdboden bzw. (Simuliidae) in Fließgewässern	Larven III dringen während des Blutsaugens der Gnitzen bzw. Kriebelmücken aktiv in Stichkanal
<i>Dracunculus medinensis</i>	Zwischenwirte sind Kopepoden (Ruderfußkrebse)	mit Larven infestierten Kopepoden werden mit Trinkwasser oral aufgenommen (Abb. 21)

Tab. 5: Mit Wasser assoziierte Parasiten mit enger, aber nicht ausschließlicher Beziehung zum Menschen.

Parasit	Art der Bindung an Wasser	Infektionsmodus
<i>Plasmodium malariae</i>	Überträger (Culicidae: Anophelinae) entwickeln sich im Wasser	Anophelinae übertragen beim Blutsaugen Sporozysten (Abb. 29)
<i>Schistosoma mansoni</i> <i>Schistosoma japonicum</i>	Zwischenwirte sind aquatisch lebende Schnecken	Zerkarien (aus Schnecken) dringen im Wasser perkutan ein (Abb. 19)
<i>Fasciolopsis buski</i>	Zwischenwirte sind aquatisch lebende Schnecken, Zerkarien enzystieren sich zu Metazerkarien an Wasserpflanzen	oral durch Aufnahme der Metazerkarien mit Wasserpflanzen (z.B. Wassernuss als Salat verwendet)
<i>Clonorchis sinensis</i> <i>Opisthorchis felineus</i>	1. Zwischenwirt: aquatische Schnecken; 2. Zwischenwirt: Süßwasserfische (Cyprinidae)	oral durch Aufnahme der Metazerkarien mit ungenügend erhitztem Fischfleisch
<i>Paragonimus westermani</i>	1. Zwischenwirt: aquatische Schnecken; 2. Zwischenwirt: Süßwasserkrabben	oral durch Aufnahme der Metazerkarien mit ungenügend erhitztem Krabbenfleisch (Abb. 22)
<i>Diphyllobothrium latum</i>	1. Zwischenwirt: Kopepoden; 2. (und 3.) Zwischenwirt: Süßwasserfische	oral durch Aufnahme der Plerozerkoide mit ungenügend erhitztem Fischfleisch (Abb. 3)
<i>Brugia malayi</i>	Überträger (Culicidae) entwickeln sich im Wasser	Larven III dringen während des Blutsaugens der Stechmücken aus Stechrüssel aktiv in Stichkanal
(<i>Loa loa</i>)	Überträger (Tabanidae) entwickeln sich in feuchtem Boden	Larven III dringen während des Blutsaugens der Bremsen aus Stechrüssel aktiv in Stichkanal (Abb. 20)
(<i>Mansonella streptocerca</i>)	Entwicklung der Überträger (Ceratopogonidae) in feuchtem Erdboden	Larven III dringen während des Blutsaugens der Gnitzen aktiv in Stichkanal

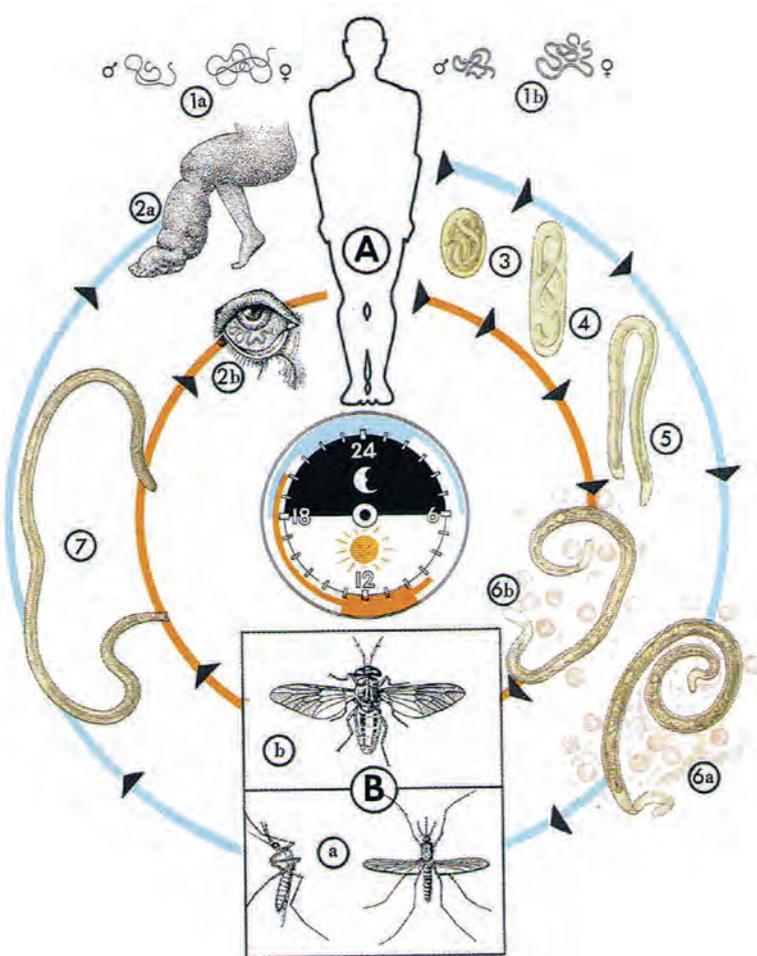


Abb. 20: Zyklen von *Wuchereria bancrofti* und *Brugia malayi* (außen) und *Loa loa* (innen). – *W. bancrofti* und *B. malayi*: Der Mensch fungiert als Endwirt (A). Die getrenntgeschlechtlichen Würmer (1a) leben im Lymphgefäßsystem und führen zu spektakulären Krankheiten (Elephantiasis, Lymphatische Filariose) (2a). Sie produzieren große Zahlen von Mikrofilarien (3-6a), die periodisch im Blut kreisen. Von dort werden sie von Stechmücken (Culicidae: *Aedes*, *Culex* u.a.), die als Zwischenwirte (Ba) fungieren, aufgenommen, in ihnen findet die Entwicklung zur Larve III (7) statt, die beim nächsten Saugakt auf einen anderen Menschen übertragen wird, wo sie sich zum adulten Wurm häutet. *Loa loa*: Der Mensch fungiert als Endwirt (A). Die Würmer leben im Unterhautbindegewebe und gelangen manchmal ins Auge (2b). Die von den adulten Weibchen (1b) produzierten Mikrofilarien (3-6b) kreisen im Blut und werden von Bremsen (Tabanidae: *Chrysops*), dem Zwischenwirt (Bb), aufgenommen, in dem sie sich zur Larve III (7) entwickeln, die beim nächsten Saugakt auf einen anderen Menschen übertragen wird, wo sie sich zum adulten Wurm häutet. Die Mikrofilarien zeigen eine bemerkenswerte Anpassung an die Überträger, indem sie nur zu jenen Tageszeiten im Blut kreisen, in denen die Überträger aktiv sind (bei *Wuchereria* nachts, bei *Loa loa* bei Tag). Diese Filarien sind Beispiele für diheteroxene (Kasten 12), anthroprostenoxene bzw. in enger Bindung zum Menschen stehende Parasiten. Aus PIEKARSKI 1987, mit freundlicher Genehmigung von Springer Science+Business Media.

Schistosoma haematobium ist ein gutes Beispiel. Die geschlechtsreifen bisexuellen Pärchenegel leben vorwiegend in den Venengeflechten des kleinen Beckens. Das ♀ ist – zum Unterschiede von dem breiten ♂ – spindelförmig und kriecht zur Eiablage in die Blutgefäße der Blasenwand. In den Kapillaren legt das ♀ die Eier ab, die so groß (ca. 160µm) sind, dass sie – zumal sie in der

Regel auch kettenartig hintereinander liegen – die kleinen Gefäße verstopfen und schließlich zu deren Nekrose führen. Rundherum entstehen granulomatöse Wucherungen, die in das Lumen der Blase ragen. Es können sich aber auch kleine Ulcera bilden, aus denen die Eier in das Lumen der Blase fallen. Mit dem Harn gelangen sie nach außen; eine Weiterentwicklung ist nur im Wasser (Süßwasser) möglich. Dann schlüpfen aus den Eiern Wimperlarven (Mirazidien), die sich in eine geeignete Schnecke (*Bulinus* spp.) einbohren, sich zu Muttersporozysten entwickeln, die Tochtorsporozysten produzieren, in denen zahlreiche Furkocerarien (Gabelschwanzlarven) entstehen, die die Schnecke verlassen und im Wasser frei schwimmen. Bei Kontakt mit der menschlichen Haut bohren sie sich, nachdem sie den Schwanz abgeworfen haben, ein, sie bilden ein neues Integument und werden zum Schistosomulum (dem noch unreifen Wurm), das in venöse Kapillaren eindringt, von dort über Herz und Lunge hämatogen in die intrahepatischen Pfortaderverzweigungen gelangt und sich dort zum geschlechtsreifen Wurm (er ist getrenntgeschlechtlich) entwickelt. Die zu Paaren vereinigten geschlechtsreifen Würmer wandern in die Venengeflechte des kleinen Beckens, womit der Kreislauf geschlossen ist (Abb. 19).

Die plausibelste Erklärung für die Bindung von *Schistosoma haematobium* an den Menschen ist die Annahme einer langen Koevolution, die aber einen frühen, intensiven Kontakt mit dem Wasser voraussetzt. Ist also *Schistosoma haematobium* auch ein Preis, den der Mensch für die Entwicklung des aufrechten Ganges bezahlen musste?

Mannigfaltige Formen der Interaktion zwischen Wirt und Parasit im Sinne eines Schutzes des einen vor dem anderen weisen auch auf eine lange Koevolution hin. Im Verlauf der Reifung der Schistosomula sind diese imstande, Antigene des Wirts (Blutgruppen-, Histokompatibilitätsantigene) aufzunehmen und in ihr Integument einzulagern (= Antigen-Maskierung); darüber hinaus können sie wirtsähnliche Moleküle synthetisieren (= molekulare Mimikry). Durch diese Mechanismen entkommen sie der Immunabwehr. Andere bei Bilhar-

¹³ Zwar können Hund und andere karnivore und herbivore Säugetiere durch Aufnahme infestierter Kopenpoden-Larven befallen werden (COOMBS & CROMPTON 1991), als der den Zyklus erhaltende Wirt gilt jedoch der Mensch (ASHFORD & CREWE 2003). Dies und die Tatsache, dass die Parasitose mit Medikamenten (Metronidazol, Mebendazol) behandelt werden kann, eröffnet vermutlich die Möglichkeit einer Ausrottung von *Dracunculus medinensis*. (Sie wird im Rahmen einer von der WHO initiierten Kampagne für 2009 prognostiziert.) Durch Aufklärung (unsauberes Wasser vor dem Trinken kochen oder filtern!) ist die Zahl der jährlichen Neuerkrankungen von mehreren Millionen vor 20 Jahren auf einige tausend zurückgegangen. In vielen Gebieten Nordafrikas und Vorderasiens ist der Parasit offenbar schon ausgerottet. Asien gilt offiziell als *Dracunculus*-frei. In Afrika wird das Vorkommen von *Dracunculus* noch in 9 Ländern bestätigt, 95% der Fälle treten im Sudan und in Ghana auf. Man sollte allenfalls geeignete Maßnahmen überlegen, um das Genom dieses Organismus zumindest in vitro zu erhalten.

zien beschriebene Formen der Immunevasion sind z.B. die Produktion immunsuppressiver Substanzen oder Abstreifen des Integuments (siehe Kapitel 4.2.3.2 und 5.6).

Ein wahrscheinlich ebenso langer Begleiter der Hominini ist *Dracunculus medinensis*, der Medinawurm. Der Mensch fungiert als Endwirt¹³, der Wurm lebt im subkutanen Bindegewebe, die geschlechtsreifen ♀♀ (sie werden bis zu einem Meter lang) wandern (etwa ein Jahr nach der Infestation) unter die Hautoberfläche, es entsteht eine Blase, die bald platzt. Wenn die Hautstelle mit Wasser in Berührung kommt, streckt das larvipare Medinawurm-♀ sein Vorderende mit der Geschlechtsöffnung heraus und entlässt zahlreiche Larven. Diese werden von Flohkrebse (Copepoda: *Cyclops*) aufgenommen, in denen sich die Larven weiter zu infektiösen Stadien entwickeln. Wenn ein Mensch mit dem Trinkwasser die winzigen Flohkrebse aufnimmt, schließt sich der Zyklus. Es ist erstaunlich, dass der Mensch in überraschend geringem Maß durch den Parasiten beeinträchtigt wird, was für eine lange Koevolution spricht¹⁴. Auch ASHFORD (2000) hat auf die erstaunliche Tatsache hingewiesen, dass die biologischen Zyklen einiger Parasiten davon abhängen, dass sich der Mensch im Wasser aufhält.

Ein Beispiel für die an Wasser gebundenen Parasiten ganz anderer Art sind die Plasmodien. Die Vektoren (Stechmücken der Subfamilie Anophelinae) entwickeln sich in stehendem Süßwasser. Für *Plasmodium vivax*, *P. ovale* und *P. falciparum* ist der Mensch der einzige Wirbeltierwirt, für *P. malariae* in den weitaus größten Teilen von dessen Verbreitungsgebiet. Man darf annehmen, dass die Plasmodien (wenn auch in wechselnder Virulenz) ständige Begleiter der Hominini-Linie waren.

Schließlich verdient noch ein Aspekt zur Thematik „Entstehung des aufrechten Ganges und Parasiten“ besondere Beachtung. Fast alle anthropostenoxenen Parasiten, deren Auftreten an Wasser gebunden ist, stammen aus Afrika – also aus jenem Teil der Erde, in dem die Hominisation ihren Anfang genommen hat und der aufrechte Gang der Hominini entstanden ist.

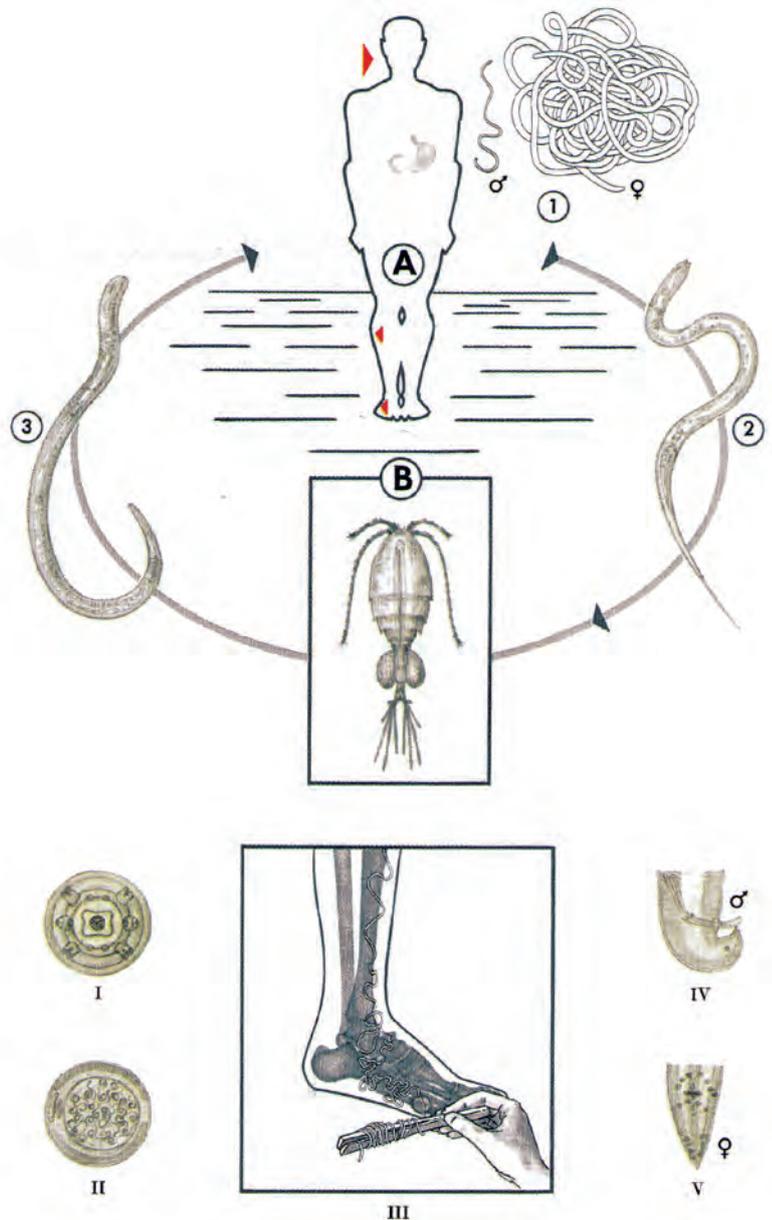


Abb. 21: Entwicklungszyklus von *Dracunculus medinensis* (Medinawurm). – Als Endwirt (A) fungiert (möglicherweise ausschließlich) der Mensch, in dessen Unterhautbindegewebe die geschlechtsreifen Medinawürmer (1) leben. Bei Berührung der Haut mit Wasser (Temperaturreiz!) bricht das Vorderende des Weibchens mit der Geschlechtsöffnung durch, aus der zahlreiche Larven (2) entlassen werden. Gelangen diese Larven in Ruderfußkrebse (*Cyclops*), die als Zwischenwirte (B) fungieren, entwickeln sich die Larven weiter zu einer metazyklischen Larve (3), die zur Invasion befähigt ist, wenn sie mit dem Kleinkrebs von einem Menschen oral aufgenommen wird. *D. medinensis* ist ein Beispiel für einen diheteroxenen (Kasten 12), anthropostenoxenen (Kasten 14) Parasiten. Bei der Entfernung des Weibchens aus dem Unterhautbindegewebe durch Aufrollen auf einem Stäbchen (III) handelt es sich um eine der ältesten chirurgischen Maßnahmen, die vermutlich als Vorbild für das medizinische Emblem – die Äskulapnatter, die sich um einen Stab windet – gedient hat. I = Aufsicht des Kopfendes des Weibchens, II = Querschnitt durch ein Weibchen, IV = Schwanzende des Männchens, V = Schwanzende des Weibchens. Aus PIEKARSKI 1987, mit freundlicher Genehmigung von Springer Science+Business Media.

¹⁴ Eine wirkliche Gesundheitsgefährdung geht eigentlich nur von bakteriellen Sekundärinfektionen an den Stellen aus, an denen das Medinawurm- durchbricht, die zumal dann entstehen, wenn an der Hautläsion manipuliert und das Vorderende des abgerissen wird. Eine gefahrlose Entfernung des Wurms erfolgt, indem man den Wurm – jeden Tag ein Stück weit, so weit er sich herausziehen lässt – auf einem Stäbchen aufrollt. Diese Methode wird seit Jahrtausenden praktiziert und gehört zu den ältesten „chirurgischen“ Handlungen. Wahrscheinlich hat sich aus dem Stab mit dem aufgewickelten Wurm später das ärztliche Emblem – die sich um einen senkrechten Stab windende Äskulapnatter – entwickelt.

Tab. 6: Parasiten des Menschen mit Infektion (Infestation) durch orale Aufnahme von Larven mit Nahrung aus dem Süßwasser (Schnecken, Muscheln, Krebse, Fische).

Parasit	Zwischenwirt (ZW)	Endwirt	Verbreitung
Trematoda			
<i>Echinostoma</i> spp.	1. ZW: Schnecken, Muscheln; 2. ZW: (andere) Schnecken, Muscheln	viele Säugetiere (Hund, Katze, Schwein, Affen, Mensch)	Süd-, Ost-, Südostasien, Brasilien
<i>Opisthorchis felineus</i>	1. ZW: Schnecken; 2. ZW: Fische	Katze, Hund, Schwein u.a., Mensch	Mittel-, Ost-, Südeuropa, Nordasien
<i>Opisthorchis viverrini</i>			Südostasien
<i>Clonorchis sinensis</i>		Mensch, pizivore Säugetiere (Marder, Wiesel, Dachs), Katze, Hund, Schwein	Ost-, Südostasien
<i>Heterophyes heterophyes</i>	1. ZW: Schnecken; 2. ZW: Brackwasserfische	pizivore Säugetiere, Katze, Hund, Fuchs	Ägypten, Frankreich, Ostasien
<i>Metagonimus yokogawai</i> und weitere Trematoda	1. ZW: Schnecken; 2. ZW: Fische	Katze, Hund, Ratte und andere Säuger	Westeuropa, Nord-, Ost-, Südostasien, Vorderer Orient
<i>Paragonimus</i> spp. (Abb. 22)	1. ZW: Schnecken; 2. ZW: Krabben	zahlreiche Krabben fressende Säugetiere, Mensch	verschiedene Gebiete in Asien, Afrika und Amerika
Cestoda			
<i>Diphyllobothrium latum</i> (Abb. 3)	1. ZW: Kopenpoden; 2. (und 3.) ZW: Fische	zahlreiche pizivore Säugetiere, Hund, Bär, Mensch	Europa, Asien, Nordamerika
Nematoda			
<i>Dracunculus medinensis</i> (Abb. 21)	Copepoda	Mensch	Nordafrika, Sudan, Vorderer Orient, Indien

Tab. 7: Parasiten des Menschen mit Infektion (Infestation) durch orale Aufnahme von Larven in marinen Fischen.

Parasit	Zwischenwirt (ZW)	Endwirt	Verbreitung
Cestoda			
<i>Diphyllobothrium pacificum</i>	1. ZW: unbekannt; 2. ZW: Fische	pizivore marine Säugetiere (Seehund, Seelöwe)	Asien (Japan), Südamerika (Peru)
Nematoda			
<i>Anisakis simplex</i>	1. ZW: Krebse (Euphausiidae); 2. ZW: Fische, Tintenfische	pizivore marine Säugetiere (bes. Wale, Delfine)	Europa, Asien, Amerika
<i>Phocanema decipiens</i>	1. ZW: Copepoda; 2. ZW: Fische, Cephalopoda	zahlreiche pizivore marine Säugetiere, Mensch	Ostasien, Nordamerika
<i>Contracaecum osculatum</i>	1. ZW: Krebse (Euphausiidae); 2. ZW: Fische	marine Säugetiere, Vögel, Mensch	Europa,

Tab. 8: Parasiten, für die der Mensch nach Aufnahme von infiziertem (infestiertem) Fleisch von Säugetier-Zwischenwirten als Endwirt fungiert.

Parasit	Zwischenwirt (ZW)	Endwirt	Verbreitung
Apicomplexa			
<i>Sarcocystis suis hominis</i>	Schwein	Mensch	weltweit
<i>Sarcocystis bovis hominis</i>	Rind	Mensch	weltweit
<i>Toxoplasma gondii</i> (Abb. 7)	natürliche ZW: Beutetiere (Säuger und Vögel) von Katzen und (vermutlich allen) anderen Feliden; akzidentelle, falsche ZW: vermutlich alle Säugetiere und viele Vögel	Katze und (vermutlich alle anderen) Feliden	weltweit
Cestoda			
<i>Taenia solium</i> (Abb. 33)	Schwein; falscher ZW: Mensch	Mensch	weltweit
<i>Taenia saginata</i> (Abb. 33)	Bovidae, Cervidae	Mensch	weltweit
<i>Taenia asiatica</i>	Schwein, Rind	Mensch	weltweit

6.3. Wandel des Nahrungsspektrums: Herbivorie, Piszivorie und die Entstehung der Karnivorie

Die meisten Paläoanthropologen vertreten die Meinung, dass die *Australopithecus*- und *Paranthropus*-Arten und die noch frühen Hominini Pflanzenfresser und jedenfalls nicht Fleischfresser waren. Zu diesem Schluss gelangt man aufgrund charakteristischer Merkmale des Baues der gefundenen Kiefer und Zähne. Dass indes zunehmend Insekten und andere Arthropoden stets als Nahrung der Hominini dienten, wird aus verschiedenen Gründen (vor allem aber in Zusammenhang mit der Notwendigkeit der Aufnahme von Proteinen) angenommen. Im Kapitel 6.2 ist die hohe Plausibilität der Entstehung des aufrechten Ganges der frühen Hominini im Zusammenhang mit der Nahrungssuche im relativ seichten Wasser dargestellt worden. Diese Hypothese ist also mit der Hypothese verknüpft, dass die frühen Hominini nicht nur Pflanzen, sondern auch Tiere, die sie im seichten Wasser fanden, aufgenommen haben. Dabei ist an Krebstiere ebenso wie an Fische zu denken (Tab. 6, 7).

Die Anthropologen sind übereinstimmend der – durchaus überzeugenden – Meinung, dass in der Evolution des Menschen die Aufnahme von großen Mengen von Proteinen für die Entwicklung des Gehirns von entscheidender Bedeutung war. In welcher (oder welchen) Phase(n) dieser „Proteinstoß“ erfolgte, weiß man nicht. War vielleicht schon der regelmäßige Verzehr von Fischen von den im Wasser watenden frühen Menschen von essenzieller Bedeutung für die Hominisation? Es gibt allerdings keine anthropostenoxenen Parasiten, für die Fische die natürlichen Zwischenwirte sind. Für *Diphyllobothrium latum*, den Fischbandwurm, ist der Mensch ein hervorragend geeigneter Endwirt; die Infestation erfolgt durch Genuss von rohem Fisch. Aber für die Aufrechterhaltung des Zyklus ist der Mensch bedeutungslos. Zahlreiche andere fischfressende Säugetiere unterhalten den Zyklus. Wahrscheinlich sind die Hominini uralte Wirte von *Diphyllobothrium*-Arten und vermutlich haben sich Wirte und Parasiten im Verlauf einer Koevolution von ein paar Millionen Jahren noch miteinander zu einer „friedlichen Koexistenz“ arrangiert. (Der Fischbandwurm kann im Menschen jahrzehntelang parasitieren, und der Mensch erfährt keine wesentliche Beeinträchtigung seiner Gesundheit.)

Häufig wird für die massiv gesteigerte Aufnahme proteinreicher Nahrung jene Zeit genannt, in der in der Evolution jene Menschen auftauchten, die wir dem Genus *Homo* zuordnen. Zweifellos ist in der Größenzunahme des Gehirns geradezu ein Sprung zu verzeichnen, und tatsächlich nimmt man wiederum auf Grund der fossilen Kiefer und Zähne an, dass sich zu dieser Zeit – also vor etwa 2,5 Millionen Jahren – die Karnivorie ent-

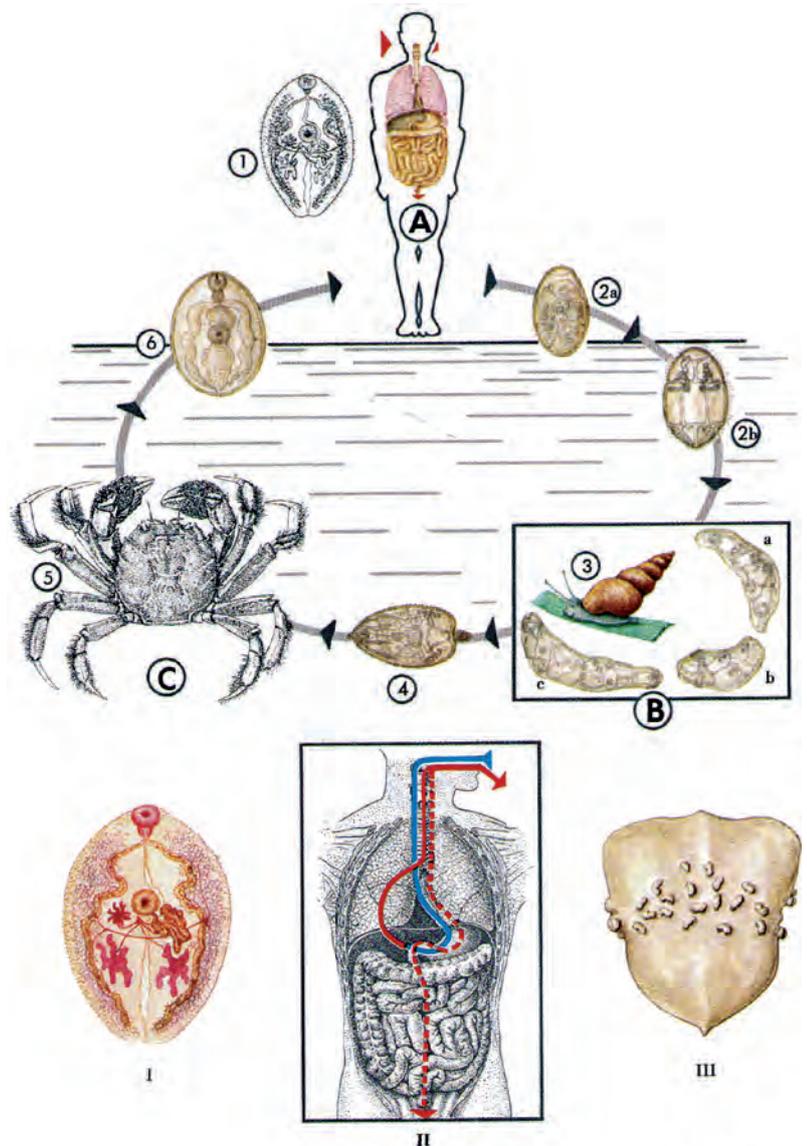


Abb. 22: Entwicklungszyklus von *Paragonimus* spp. (Lungenegel). – Der Mensch (A) ist – neben verschiedenen Krabben fressenden Säugetieren – Endwirt. Die geschlechtsreifen Egel (1, I) sitzen in der Lunge, wo sie Eier legen. Die Eier (2a) werden ausgehustet und müssen in geeignete Gewässer gelangen. Dort schlüpft die Erstarve (Miracidium) (2b), die in den 1. Zwischenwirt (B) – Wasserschnecken (3) der Genera *Melania*, *Semisulcospira* u.a. – eindringen. In ihnen findet über Sporozyste und zwei Redien-Generierungen eine Vermehrung statt, die letztlich zur Bildung zahlreicher Zerkarien (4) führt. Diese verlassen die Schnecke und müssen in eine Krabbe (5), die als 2. Zwischenwirt (C) fungiert, gelangen. In der Muskulatur (z.B. Herzmuskulatur: III) der Krabbe enzystieren sich die Zerkarien zu Metazerkarien (6), die – wenn sie von einem potenziellen Endwirt aufgenommen werden – ihre Entwicklung nach einem Weg über den Darm (II, blau) und das Zwerchfell in die Lunge (II, rot) abschließen. AUS PIEKARSKI 1987, mit freundlicher Genehmigung von Springer Science+Business Media.

wickelt hat. Welche Faktoren dafür bestimmend waren, weiß man nicht, aber sehr wahrscheinlich gab es zwischen der Herbivorie und der obligaten Karnivorie eine längere Phase der fakultativen Aufnahme von Fleisch, und zwar von Aas. Man kann sich sehr gut vorstellen, dass frühe Menschen (vermutlich *Homo*, nicht *Australo-*

pithecus) begonnen haben, übrig gelassenes Fleisch von Raubtieren aufzunehmen begonnen haben und „auf den Geschmack“ gekommen sind.

TAKEHISA-SILVESTRI (2001) hat die Überlegung angestellt, dass das Fressen von Aas seinen Ausgang nahm, als die frühen herbivoren (und insektivoren) Hominini die im Aas lebenden Fliegenmaden als Nahrung entdeckten. Wahrscheinlich haben diese Hominini irgendwann gelernt, durch Kooperation Raubtiere von deren Beutetieren zu verjagen und sich der zurückgelassenen Beute zu bemächtigen, um sie zu essen.

Wie immer auch, die zunächst fakultative und dann obligatorische Einbeziehung von Fleisch in das Nahrungsspektrum hatte für das Parasitenspektrum des Menschen enorme Konsequenzen. All jene Parasiten, als deren Zwischenwirte Beutetiere von Raubtieren – den Endwirten – fungieren, konnten die karnivoren Hominini nun in ihr Wirtsspektrum einbeziehen. Tabelle 8 gibt eine Übersicht über die wichtigsten (und/oder häufigsten) Parasiten, die der Mensch durch Verzehr von Fleisch von Säugetieren, die als Zwischenwirte Larvenstadien beherbergen, aufnimmt.

In diesen 2-2,5 Millionen Jahren einer Koevolution der Hominini und solcher Parasiten ist es zumindest fünf Spezies (*Sarcocystis sui hominis*, *S. bovi hominis*, *Toxoplasma gondii*, *Taenia solium*, *T. saginata*, *T. asiatica*) gelungen, sich mit dem Menschen so zu arrangieren, dass die Zyklen ohne ihn nicht mehr ablaufen können. Es nimmt nicht wunder, dass in allen diesen Fällen die gesundheitliche Gefährdung des Menschen gering ist (Ausnahme: *Taenia solium* und die Zystizerkose, siehe Kapitel 7.3), ist er doch Endwirt, in dem der Parasit sich möglichst ungestört der sexuellen Reproduktion von Sporozysten bzw. Eiern widmen soll. Diese Parasiten sind Beweis dafür, dass die Karnivorie, nachdem sie einmal bei den Hominini aufgetreten war, ohne Unterbrechung persistiert hat.

Auf der anderen Seite ist die geringe Zahl von streng humanspezifischen Parasiten, die der Mensch mit Fleisch von Zwischenwirten aufnimmt, auch ein Beweis dafür, dass die Karnivorie nicht schon zu Beginn der Hominisation bestand. Wäre das der Fall gewesen, dann hätten in dem langen Zeitraum von vielleicht sechs Millionen Jahren sehr wahrscheinlich erheblich mehr Parasiten diese ökologische Möglichkeit genutzt. Gegen die Etablierung solcher Zyklen wirkt im übrigen auch die Tatsache, dass der Mensch nicht auf bestimmte Tiere als Nahrung spezialisiert ist – dauernde Veränderung des Nahrungsspektrums bewirkt eine Verlangsamung, wenn nicht Stillstand in der evolutiven Entwicklung von stabilen Zyklen mit ausgeprägter Wirtsspezifität.

In diesem Zusammenhang verdient aus der Sicht der Evolution die Tatsache Beachtung, dass der Mensch für

keinen einzigen Parasiten einen natürlichen Zwischenwirt darstellt, der vom präsumptiven Endwirt gefressen werden muss. Der Mensch ist (und auch die Hominiden vor zwei Millionen Jahren und wohl noch früher waren) viel zu intelligent, um eine „Gesetzmäßigkeit im Gefressenwerden“ entstehen zu lassen; jeder Angriff eines Raubtiers auf den Menschen war ein durch besondere Umstände geprägtes Ereignis, dessen Ausgang nicht nur heute, sondern auch im Pliozän und Pleistozän durchaus ungewiss war.

6.4. Frühe Migrationen der Hominini

Es gilt als gesichert, dass die ersten Hominini vor mindestens 1,8 Millionen Jahren Afrika verließen; es waren Populationen des frühen *Homo erectus*, vielleicht sollte man besser sagen: der Superspezies *H. erectus*. Innerhalb weniger Jahrtausende bis Jahrzehntausende erreichten diese Menschen Ostasien (China, Java) und vermutlich auch Europa (Abb. 22a). Gäbe es nicht chronometrisch gesicherte Fossilfunde in Ostasien, könnte die Parasitologie den Beweis für diese frühe Ausbreitung des *H. erectus* nach Ostasien erbringen. Es gibt einen Bandwurm, *Taenia asiatica*, dessen Verbreitung auf Ostasien (China, Taiwan....) beschränkt und dessen einziger Endwirt der Mensch ist. So ein Zyklus entsteht nicht von heute auf morgen.

Natürlich haben die aus Afrika ausgewanderten *Homo erectus*-Populationen „ihre Parasiten“ mitgenommen: Darmparasiten, Blutparasiten, Ektoparasiten. Wir können zwar nur spekulieren, welche Parasiten das waren –, aber mit durchaus plausiblen Argumenten. Die spezifischen Parasiten des *H. sapiens* haben mit Sicherheit eine lange Evolution hinter sich, unter diesen sind daher auch jene zu finden, für die schon *H. erectus* (und darüber hinaus Hominini vor diesem) als Wirte fungierten. Manche dieser Parasiten (natürlich besonders solche, die von Mensch zu Mensch übertragen werden: *Trichomonas vaginalis*, *Giardia intestinalis*, *Entamoeba* spp., *Enterobius vermicularis*, Läuse) haben sich mit Sicherheit auch in neuer Umgebung etabliert. Die Taenien zeigen, dass dieser Ausbreitungsmechanismus auch bei Parasiten mit komplexen Entwicklungszyklen funktioniert. In welchem Ausmaß sich jene Stämme der in Frage kommenden Parasiten-Spezies von den rezenten unterschieden, lässt sich natürlich nicht feststellen. Arten haben eine sehr unterschiedliche Existenzdauer; die manchmal zu hörende Feststellung, Spezies existierten ca. eine Million Jahre, ist allenfalls als grober Hinweis akzeptabel, ansonsten reichlich naiv. Es gibt gewiss Arten, die weitaus länger als eine Million Jahre die Erde bevölkern, andere verschwinden geradezu, noch ehe sie wirklich „Arten“ geworden sind. Die Frage, ob *Homo erectus* im Genitaltrakt dieselbe *Trichomonas*-Spezies wie der *Homo sapiens* der Gegenwart gehabt hat, erscheint weder wichtig noch

zulässig. Dass die Homines vor zwei Millionen Jahren Trichomonaden im Genitaltrakt beherbergt haben und diese durch Geschlechtsverkehr übertragen haben, kann zwar nicht bewiesen werden, kann aber auch kaum bezweifelt werden. Dass das Genom jener Trichomonaden, mit dem von *Trichomonas vaginalis* nicht identisch gewesen ist, steht außer Zweifel. Aber wie hoch der Grad der Dissimilarität war, bleibt unerforschbar und ist auch nicht besonders wichtig. Diese Feststellungen gelten mutatis mutandi für alle an den Menschen gut angepassten, das heißt: seine Gesundheit nicht ernsthaft gefährdenden und – was aus der Sicht der Evolution noch viel wichtiger ist – seine Fortpflanzungskapazität nicht reduzierenden Parasiten, z.B. für *Giardia* und *Enterobius*. Jedenfalls ist diese Koexistenz ohne dramatische Begleitumstände das Ergebnis einer langen Koevolution, auch wenn im Einzelnen (noch) nicht bekannt ist, warum welche Strategien durch den Wirt oder durch den Parasiten entwickelt wurden.

6.5. Verlust des Haarkleids

Wann und wie schnell der Mensch seine Körperbehaarung (weitestgehend) verloren hat, ist bis heute nicht geklärt (das spiegelt sich auch in recht unterschiedlichen Rekonstruktionen ausgestorbener Hominini wider); die Schätzungen liegen zwischen 500.000 und zwei Millionen Jahren. Tatsache ist, dass der weitestgehende Verlust der Körperbehaarung für die Parasitenfauna mit Sicherheit von Bedeutung war, und dies lässt Schlussfolgerungen über den Selektionsvorteil, der letztlich zur äußersten Reduktion der Körperbehaarung auf ein (notwendiges?) Mindestmaß geführt hat. Er ist, wie Desmond MORRIS 1967 unter Hinweis auf die Tatsache, dass alle übrigen Primaten eine Ganzkörperbehaarung besitzen, festgestellt hat, ein „nackter Affe“ geworden – allerdings erst, nachdem er bereits auf dem geraden Weg der Hominisation war. Ob und wie weit jene Homines behaart waren, die vor zwei Millionen Jahren Afrika verließen, wissen wir allerdings nicht.

Es gibt eine ganze Reihe von Überlegungen, warum die Hominini (wohl erst *Homo*) die Behaarung verloren haben: Wärmehaushalt, Kühleffekt, Phase des Lebens im Wasser, soziale, Faktoren, Verstärkung sexueller Signale, Reduktion der Ektoparasiten... Eine wirklich befriedigende Erklärung gibt es bis heute nicht, wahrscheinlich haben mehrere Faktoren eine Rolle gespielt. Aus der Sicht des hier behandelten Themas interessieren uns natürlich die Zusammenhänge mit den Parasiten.

Es ist keine Frage, dass die unbehaarte Haut viel weniger durch Parasiten, vor allem durch stationäre Ektoparasiten, gefährdet ist als die behaarte (PAGEL & BODMER 2003). Dazu kommt aber ein wichtiger Aspekt: Das Entfernen der Parasiten bedeutet – wie jeder weiß, der

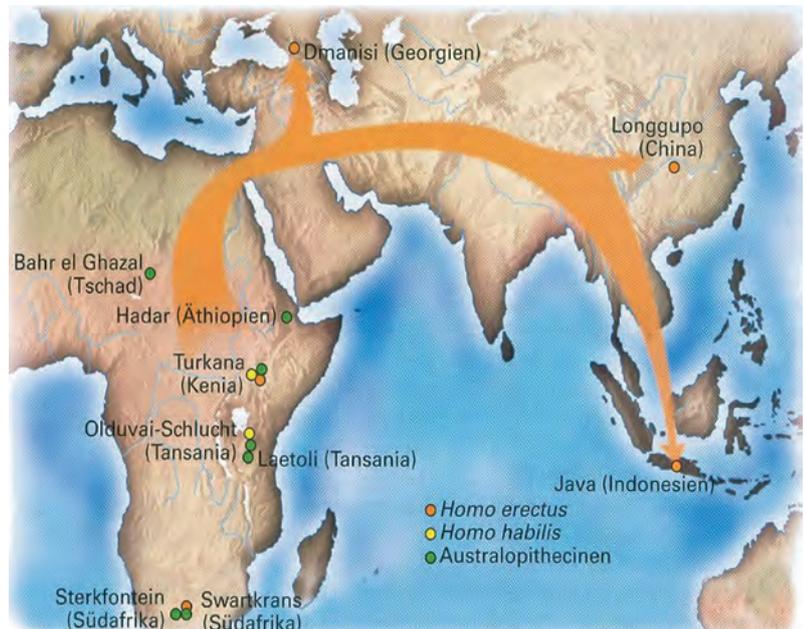


Abb. 22a: Das erste Out-of-Africa der Menschen. Vor mindestens 1,8 Millionen Jahren wanderte *Homo (erectus)* aus Afrika bis nach Ost- und Südostasien einerseits und nach Norden in den Kaukasus andererseits. Die farbigen Scheiben zeigen Fossilfunde an. Aus Leonard, Spektrum der Wissenschaft 5/2003, mit freundlicher Genehmigung von Laurie Grace.

schon einmal den Affen beim Lausen zugesehen hat – einen enormen Zeitaufwand. Wer weniger Parasiten hat, muss viel weniger Zeit für diese Art der Körperpflege aufwenden und kann die gewonnene Zeit für andere – z.B. intellektuell stimulierende – Tätigkeiten aufwenden, die ihrerseits wieder selektiv wirken und einen evolutiven Trend verstärken können. Man kann natürlich die Frage aufwerfen, warum der Mensch seine Haare nicht zur Gänze verloren hat, denn tatsächlich sind überall dort, wo Haare geblieben sind – und nur dort – stationäre Parasiten geblieben. Vermutlich hat das die Evolution in Kauf nehmen müssen: die Kopfhare brauchen wir zum Schutz vor zu starker Sonneneinstrahlung – und zahlen dafür den Preis der Kopfläuse. Die Schamhaare (und die Achselbehaarung) sind wahrscheinlich geblieben, weil sie funktionell für die Verteilung von Pheromonen und daher für die olfaktorisch gesteuerte sexuelle Attraktivität von Bedeutung sind – der Preis dafür sind die Schamläuse. Und auch die Augenbrauen werden von Läusen aufgesucht – aber offensichtlich muss das in Kauf genommen werden.

Erstaunlich und bemerkenswert ist, dass sowohl Kopflaus als auch Kleiderlaus in der Regel so wenig subjektive Irritation verursachen, dass sie in ihren „Rückzugsgebieten“ weitgehend ungestört überleben können – wohl auch ein Resultat von Koevolution.

6.6. Erfindung der Kleidung

Wir wissen natürlich nicht, wann der Mensch begonnen hat, seinen Körper zu bedecken. Die Frage ist bei weitem nicht nur kulturhistorisch von Interesse, sondern ganz besonders auch aus der Sicht der Parasitologie, bietet doch die Kleidung Parasiten einen „Ersatz“ für die verlorene Behaarung des Körpers des Wirts. Und gerade aus der Parasitologie ist eine originelle Idee zu einem Zugang zur Klärung des Zeitpunkts der Erfindung der Kleidung gekommen: Die Kleiderlaus (*Pediculus humanus*) ist an Kleidung gebunden, ein nackter Körper ist als Aufenthaltsort für Kleiderläuse ungeeignet, ihr Temperaturtoleranzspektrum erlaubt ihnen nicht, an den behaarten Stellen unseres Körpers zu persistieren, sie suchen den Körper des Wirts nur zum Blutsaugen auf. Daraus ergibt sich, dass die Evolution die Kleiderlaus erst hervorbringen konnte, nachdem der Mensch seinen Körper mit Fellen, Häuten und später Textilien zu bedecken begann. Auf molekularbiologischer Basis kann man das Alter der Kleiderlaus und damit den Beginn der Kleidung zu ermitteln versuchen (Kapitel 7.5).

6.7. Domestikation von Tieren

Als der Mensch begann, Tiere zu domestizieren, war dies zugleich der Anfang einer „Neustrukturierung“ seines Parasitenspektrums. Sowohl die als Begleiter oder Heimtiere gehaltenen Tiere (Hund, Katze u.a.), die Trag- und Reittiere (Pferd, Esel) als auch die zum Gewinn von Fleisch gezüchteten Tiere (Rind, Schaf, Ziege, Schwein) haben – die einen mehr, die anderen weniger – zum Parasitenspektrum des Menschen beigetragen (Abb. 23). Das erste Haustier war der Hund, er konnte als Haustier fungieren, lange bevor es Häuser und Siedlungen gab, weil er sich wie kein anderes Tier auf den Menschen prägen lässt und dem wandernden Menschen ebenso gefolgt ist, wie er sich später in den Siedlungen zurechtgefunden hat. Zumindest seit 15.000 Jahren kann vom Hund als Haustier gesprochen werden, doch sollen die ersten Wölfe wesentlich früher (vielleicht sogar schon vor 30.000 Jahren) gelegentlich domestiziert, richtiger gezähmt worden sein. Der Hund ist für einige Parasiten, die beim Menschen zu schweren Krankheiten führen können, Endwirt. Der Mensch kann für diese Parasiten akzidenteller (Fehl-)Zwischenwirt (*Echinococcus granulosus*) oder einfach Fehlwirt sein (*Toxocara canis*). Beide Helminthen haben den Menschen vor der Domestikation des Hundes so gut wie nicht betroffen. Für die endgültige Integration von *Echinococcus granulosus* unter die pathogenen Parasiten des Menschen war indes die Domestikation auch natürlicher Zwischenwirte erforderlich, in erster Linie Schaf, jedoch auch kurz darauf Schwein, später Ziege, und schließlich auch Rind, Kamel, Pferd. Anders gesagt: *Toxocara canis* ist mit Sicherheit ein weitaus älterer Parasit des Menschen als *Echinococcus granulosus*.

Aus der Sicht der Koevolution hat die Domestikation von Tieren (noch) keine große Bedeutung. Die Interaktionen zwischen Mensch und Haustieren sind zwar groß und intensiv und mit ihnen der Kontakt des Menschen mit den Parasiten seiner Haustiere, aber die Zeit war einfach noch zu kurz, als dass durch selektiv wirksame Faktoren diese Interaktionen in den Genomen Niederschlag gefunden hätten. Man kann wohl ausschließen, dass irgendwelche Parasiten von irgendwelchen Haustieren irgendwelche Änderungen im Genom der betroffenen menschlichen Populationen bedingen oder bewirkt haben, aber umgekehrt hat der Mensch selbstverständlich sehr wohl Selektion bei Parasiten bedingt. Ein überzeugendes Beispiel bietet *Echinococcus granulosus* s.l. *Echinococcus granulosus*, der Hundebandwurm, war primär vermutlich auf Teile Eurasiens beschränkt und zirkulierte zwischen Wolf (dem Endwirt) und kleinen Wiederkäuern (den Zwischenwirten), Beutetieren des Wolfs. Heute ist der Hundebandwurm ein durch den Menschen weltweit verbreiteter Parasit von Hunden (den Endwirten) einerseits und Ziege, Schaf, Rind, Pferd und anderen Säugern (den Zwischenwirten) und potenziellen Beutetieren des Hundes, de facto – anthropogen bedingt – Fleischlieferanten für den Hund. Man kennt mehrere nur zum Teil auch morphologisch, jedoch durchwegs molekularbiologisch differenzierte Stämme von *E. granulosus* (Tab. 11); dieses Szenario ist zum größten Teil auf die Aktivität des Menschen zurückzuführen, der seine Haustiere in die ganze Welt gebracht hat und sie (heute auch gentechnisch) manipuliert. Dieses Phänomen gilt grundsätzlich für viele andere Parasiten der Haustiere, so z.B. auch für *Toxoplasma gondii* (Abb. 7). Von diesem Apicomplexon sind verschiedene Stämme bekannt, die sich molekularbiologisch gut differenzieren und charakterisieren lassen; sie bilden drei monophyletische Gruppen, die sich durch unterschiedliche Virulenz auszeichnen. Obwohl *T. gondii* aufgrund seines außerordentlich hohen Wirtsspektrums auch in natürlichen Biotopen zirkuliert, spielen Haustiere eine entscheidende Rolle: Die Katze ist (neben anderen Feliden) der Endwirt, natürliche Zwischenwirte sind vor allem Kleinsäuger. Aber auch in fast allen anderen Säugetieren kommt es zur vegetativen Vermehrung und Ausbildung von Zysten, die sowohl für die Katze als auch für andere Säuger infektiös sind. Der Mensch hat zweifellos auf dem Weg über seine Haustiere erheblichen Einfluss auf die Selektion von Toxoplasmen, umgekehrt ist es kaum vorstellbar, wenngleich in der jüngsten Vergangenheit auf die Möglichkeit des Verhaltens von mit Toxoplasmen latent infizierten Menschen hingewiesen wurde. Wenn das richtig ist, kann ein gewisser Selektionsdruck (vielleicht durch Partnerwahl) nicht ausgeschlossen werden.

6.8. Die Sesshaftwerdung und die Entwicklung des Ackerbaus

Der Übergang vom Nomadenleben zur Sesshaftigkeit mit der Errichtung von Siedlungen, der Entwicklung von Ackerbau und der Intensivierung der Viehzucht hatte abermals erheblichen Einfluss auf die Zusammensetzung des Parasitenspektrums des Menschen (Abb. 24). Das Entstehen der Dörfer mit rundum liegenden Feldern und Äckern machten es notwendig, Speicher für die geernteten, zur Nahrung bestimmten Pflanzen zu errichten. Solche Speicher mit einem Überfluss an Nahrung lockten Kleinsäuger an, denen kleine Raubtiere, vermutlich besonders Wildkatzen, folgten. Wahrscheinlich haben die Menschen damals – das war in der Zeit vor etwa 10.000 bis 7.000 Jahren und nahm seinen Ausgang von Vorderasien – erkannt, dass diese Raubtiere von Nutzen waren und haben sie toleriert. Dann und wann wird es auch zur Aufzucht und zum Versuch der Zähmung von Wildkatzenjungen gekommen sein, aber erst im zweiten vorchristlichen Jahrtausend taucht die Katze in Ägypten als Haustier auf. Mit dem intensiven Kontakt mit Katzen kam der Mensch massiv mit den auf ihn übertragbaren Katzenparasiten (vor allem *Toxoplasma gondii* und *Toxocara cati*) in Kontakt (Kapitel 6.7).

6.9. Migrationen des *Homo sapiens*

Dass die ersten transkontinentalen Wanderungen der Hominini – das erste Out-of-Africa des *Homo erectus* – auch für das Parasitenspektrum und auch unter dem Gesichtspunkt der Koevolution bedeutsam war, wird in Kapitel 7.3 aufgezeigt. Wie oft und in welchem Umfang diesen ersten Migrationen im Verlauf der folgenden zwei Millionen Jahren weitere folgten, ist nicht bekannt; aber wann immer Menschen auswanderten, nahmen sie ihre Parasiten mit, das gilt bis heute.

Die meisten Paläoanthropologen halten die Out-of-Africa-Hypothese für den *H. sapiens* am plausibelsten. Sie besagt, dass alle außerhalb Afrikas lebenden Menschen einer einzigen Population entstammen, die sich vor vielleicht 200.000 bis 150.000 Jahren entwickelt hatte und von der einige tausend Jahre später möglicherweise gar nicht so viele Individuen über Vorderasien nach Asien und Europa wanderten und sich innerhalb weniger tausend Jahre über beide Kontinente verbreiten (Abb. 25).

Von Südostasien wurde vor vielleicht 60.000 Jahren Australien besiedelt und später – erstmals vielleicht vor 40.000 Jahren, in größerem Umfang jedoch erst vor ca. 10.000 bis 15.000 Jahren – von Nordostasien über die Beringstraße Nordamerika (Abb. 24). Der Mensch hat nach Amerika (wo er sich innerhalb weniger tausend Jahre bis zur Südspitze von Südamerika ausbreitete:

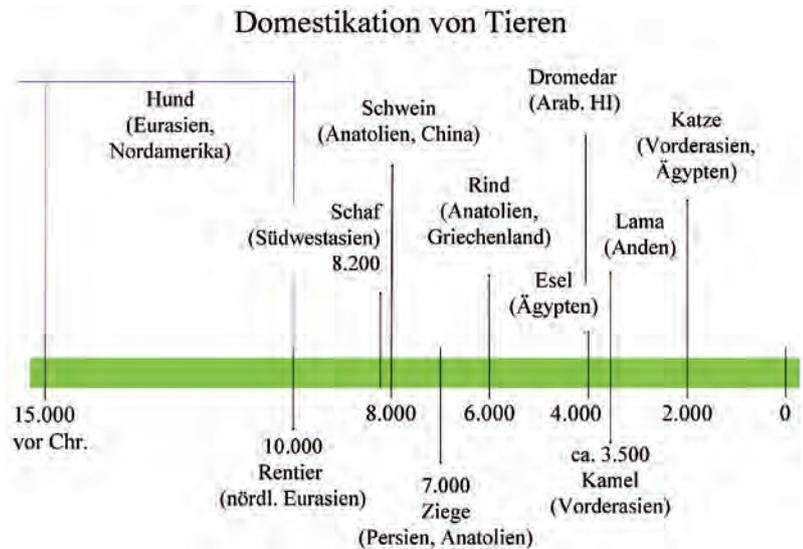


Abb. 23: Domestikation von Tieren.

Pleistozän („Eiszeit“) seit 1,8 Mill. J.

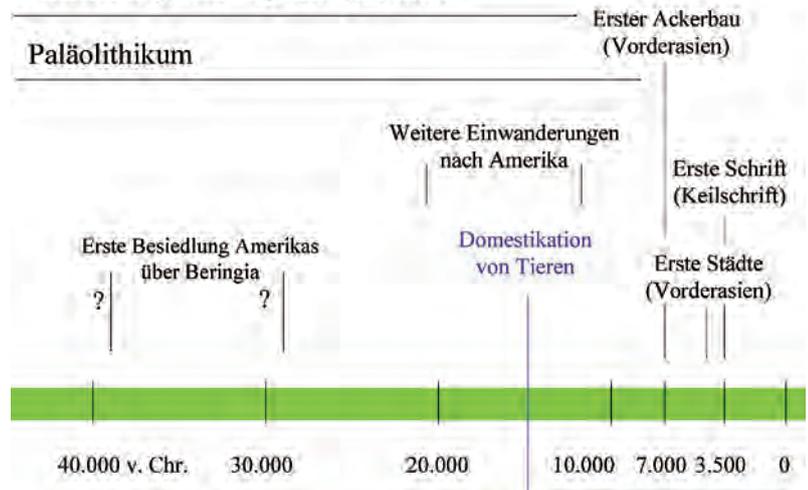


Abb. 24: Wichtige Ereignisse in der Geschichte des *Homo sapiens*.

Abb. 26) natürlich wiederum „seine Parasiten“ mitgenommen (HINZ 1991, 1998, ASPÖCK 2000, 2005), aber er wurde in Amerika auch mit zahlreichen Parasiten von anderen Säugetieren konfrontiert. Später, besonders im 16., 17. und 18. Jahrhundert, gelangten viele hunderttausend Sklaven von Afrika nach Amerika (Abb. 27). Dies führte zur Einschleppung vieler Erreger, darunter auch mehrerer Parasiten, so z.B. *Schistosoma mansoni*, *Onchocerca volvulus* und *Plasmodium falciparum* (das allerdings vielleicht auch schon in präkolumbianischer Zeit nach Amerika eingeschleppt worden ist).

Die Zeit, die nach dem Auftauchen des *Homo sapiens* in der Evolution der Hominini vergangen ist – seien es 100.000, 150.000 oder noch etwas mehr Jahre – ist zu kurz, als dass neue Parasiten-Arten und neue Parasiten-Zyklen entstehen hätten können. Wir finden also keine spektakulären Produkte einer Koevolution und



Abb. 25: Wanderungen des frühen *Homo sapiens* in der Alten Welt. Verändert nach S. OLSON 2003.



Abb. 26: Frühe Besiedelung Amerikas durch *Homo sapiens*. Verändert nach S. OLSON 2003

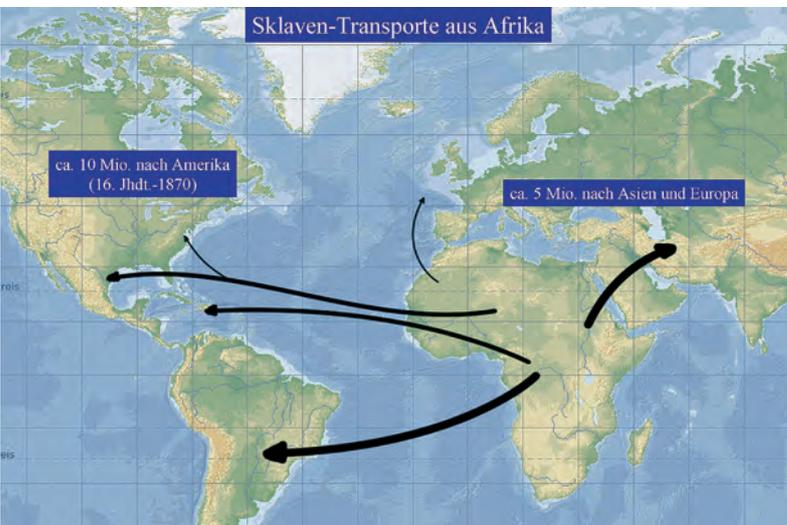


Abb. 27: Die dunkle Periode der Sklaventransporte im 16., 17., 18. und 19. Jahrhundert.

dennoch laufen ununterbrochen nach jedem anhaltenden Kontakt zwischen dem Menschen und seinen Parasiten koevolutive Prozesse ab. Unter den humanspezifischen Parasiten bietet *Plasmodium falciparum* ein gutes Beispiel (siehe Kapitel 7.2).

Unter den euryxenen Parasiten, mit denen der Mensch erst spät in Kontakt gekommen ist, demonstriert *Trypanosoma cruzi*, der Erreger der Chagas-Krankheit, bemerkenswerte Facetten möglicher Koevolution. *Trypanosoma cruzi* ist ein über große Teile Süd-, Mittel- und des südlichen Nordamerikas verbreiteter Parasit von zahlreichen Säugetieren; für den Zyklus wichtige Reserviertiere sind neben in Amerika autochthonen Säugern – Gürteltier, Opossum, Nagetiere – auch mit dem Menschen nach Amerika gelangte Tiere, vor allem der Hund. *Trypanosoma cruzi* wird durch Raubwanzen übertragen, übrigens durch einen ungewöhnlichen Mechanismus. Die Erreger, trypomastigote Formen, werden mit dem Kot der Wanze ausgeschieden und zwar während oder unmittelbar nach dem Saugakt. Der eingespritzte Speichel wirkt kurzfristig anästhesierend, aber nach dem Stich beginnt die Haut zu jucken, der Gestochene kratzt und schmiert den Kot der Wanze und mit diesem die Trypanosomen in den Stichkanal. Diese Anpassungen sind natürlich uralte und haben mit dem vielleicht vor 20.000 Jahren aufgetauchten neuen Wirt *Homo sapiens* nichts zu tun, aber andere Facetten der Koevolution sind bemerkenswert: *Trypanosoma cruzi* tritt in Stämmen unterschiedlicher Virulenz auf. In Südamerika findet man vorwiegend Stämme, deren Hauptreservoir durch Marsupialia gestellt wird und die sich durch eine hohe Pathogenität für den Menschen auszeichnen. In Südamerika sind derzeit ca. 18 Millionen Menschen infiziert. Etwa ein Drittel aller Infektionen endet tödlich. Noch immer kommt es jährlich zu über 6.000 bis 7.000 (registrierten) Todesfällen, vor wenigen Jahren waren es noch über 4.000. Die meisten Infizierten zeigen klinische Erscheinungen, und viele müssen als schwer krank bezeichnet werden, das Leiden dauert Jahre und Jahrzehnte. Allein schon durch diese hohe Zahl an Todesfällen hat der Erreger den Genpool und die Strukturen mancher menschlicher Populationen beeinflusst und tut es weiter. Es gibt allerdings Stämme, die für Plazentalia weitaus weniger pathogen sind und vertikal übertragen werden können (WALOCHNIK & ASPÖCK 2005). Es sind Fälle bekannt, bei denen das in Europa geborene Enkelkind einer in Südamerika aufgewachsenen Frau sich als mit *T. cruzi* infiziert erwies, was nur durch diaplazentare Übertragung über drei Generationen hinweg erklärt werden konnte. Experimentell konnte an Mäusen die Hypothese bestätigt werden, dass manche Stämme durch Reduktion ihrer Pathogenität für Plazentalia vertikal übertragen werden können. Diese Fähigkeit haben die Parasiten wahrscheinlich nicht erst bei ihrem Zusammentreffen mit dem Menschen entwickelt, aber sie setzt sich in

ihm fort – ein Ergebnis einer Koevolution vermutlich zwischen *T. cruzi* und irgendwelchen anderen Plazentalia, zu denen sich nun der Mensch gesellt.

7. Spezielle Phänomene der Koevolution des Menschen und seiner Parasiten

7.1. Überblick

Fast alle Phänomene von Koevolution, die wir heute in der Beziehung zwischen *Homo sapiens* und seinen Parasiten auf dem Niveau der gesamten Spezies finden, die wir unterstellen oder die wir vermuten, haben eine lange Vergangenheit, gehen weit zurück in die Evolution des Menschen und sind zum großen Teil natürlich auch mit anderen Hominini verquickt. Natürlich wissen wir nicht, welche Parasiten der *H. erectus* oder der frühe *H. habilis* oder gar die *Australopithecus*-Arten gehabt haben, aber es steht außer Zweifel, dass sie unter Parasiten zu leiden hatten oder mit ihnen jedenfalls in irgendeiner Form zurechtkamen, und wir können gut begründet postulieren, dass ein Teil der Parasiten des *Homo sapiens* schon Begleiter früher Hominini waren. Und gerade bei diesen sind aufgrund der langen Zeit – zwei, drei, vier Millionen Jahre und darüber hinaus – Phänomene der Koevolution zu erwarten.

Eingangs wurde umrissen, dass der Mensch der Gegenwart als Wirt von ca. 70 Protozoen-, 350 Helminthen-Spezies und vielen hundert, wenn nicht einigen tausend Arthropoden-Arten fungieren kann. Diese hohe Zahl ist nur durch das Eindringen des Menschen in geradezu alle Ökosysteme der Erde mit einem daraus resultierenden Kontakt mit den Parasiten vieler anderer Wirbeltiere und vieler Teile dieses Planeten, die erst im Laufe der Zeit und zum Teil erst spät vom Menschen besiedelt worden sind, verständlich. Vor 50.000 Jahren etwa hatte die Spezies *H. sapiens* noch viel weniger Parasiten als heute, weil einfach große Teile dieses Planeten (z.B. ganz Amerika) noch ohne Menschen waren und die dort existierenden Parasiten anderer Wirbeltiere den Menschen gar nicht befallen konnten.

Bei der Suche nach Phänomenen von Koevolution müssen wir uns auf jene Parasiten konzentrieren, die entweder ausschließlich im oder am Menschen parasitieren oder für die der Mensch ein für die Aufrechterhaltung des Zyklus (zumindest in bestimmten geographischen Gebieten) essenziell notwendiger Wirt ist.

Tabelle 9 gibt eine Übersicht über die streng anthroponoxenen Parasiten, das sind jene, die – soweit wir heute wissen – kein tierisches Reservoir haben, also in ihrer Existenz auf den Menschen angewiesen sind, oder zumindest nur gelegentlich in Tieren parasitieren (z.B. *Trypanosoma brucei gambiense*), ohne dass dies eine Be-

deutung für die Aufrechterhaltung des Zyklus hat. Bei manchen ist nicht sicher geklärt, wie intensiv und ausschließlich die Bindung mancher Stämme ist, was durch ein (?) angezeigt ist.

Tabelle 10 gibt eine Übersicht über jene Parasiten des Menschen, die eng an ihn gebunden sind und von denen manche in manchen Gebieten vorwiegend oder ausschließlich durch den Wirt Mensch in ihren Zyklen bestehen, die aber grundsätzlich auch tierische Reservoir besitzen. Bei manchen ist – analog zu Tabelle 9 – nicht gesichert, ob alle Stämme ein tierisches Reservoir haben; dies ist durch ein (?) angezeigt.

Manche Fragen der Wirtsspezifität sind aufgrund ungeklärter taxonomischer Probleme derzeit noch nicht sicher zu entscheiden. Dazu kommt bei jenen Protozoen, die sich asexuell vermehren, die alte leidige Frage, auf welchem Niveau bestimmte Stämme abgegrenzt werden können.

Aus Tabelle 9 ist ersichtlich, dass es mindestens 12 Protozoen-, 2 Trematoden-, 3 Zestoden-, 12 Nematoden- und 6 Arthropoden-Spezies gibt – also insgesamt 35 Parasiten-Arten –, deren Existenz von der Verfügbarkeit des *Homo sapiens* als Wirt abhängt. Bei (fast) allen Arten kann man eine lange – sich über 100.000e bis Millionen Jahre erstreckende – Assoziation mit dem Menschen annehmen. Dass es in diesen langen Zeiträumen zu Interaktionen mit reziproker Selektion – also Koevolution – gekommen ist, lässt sich zwar nur in wenigen Fällen wirklich beweisen, kann aber gefolgert werden. Die Art der Assoziation dieser 35 Parasiten mit dem Menschen birgt eine enorme biologische Vielfalt, so auch unter dem Gesichtspunkt der Übertragungswege und der Pathogenität. 5 Protozoen und 4 Helminthen werden fäko-oral übertragen, eine Art durch oralen Kontakt, eine Spezies per coitum; 2 Protozoen und 3 Zestoden werden oral durch Aufnahme von Fleisch von infizierten (infestierten) Zwischenwirten übertragen; 3 Trematoden-Spezies dringen perkutan im Wasser in den Menschen, 4 Nematoden-Spezies vom Erdboden aus. 2 Helminthen-Spezies gelangen über infestierte Arthropoden oral in den Menschen, und schließlich werden 4 Protozoen durch Vektoren (Blut-saugen) übertragen. Die sechs humanspezifischen Ektoparasiten akquiriert man durch engen körperlichen Kontakt.

Von den 45 in Tabelle 9 aufgelisteten Parasiten sind 9 apathogen, 30 bewirken Krankheiten, die aber so gut wie nie lebensbedrohlich sind (wenn nicht andere Krankheiten, insbesondere auch Immunsuppression dazukommen) und nur sechs Parasiten rufen schwere Krankheiten hervor, die in manchen Fällen zum Tod führen. Es handelt sich um Afrikanische Schlafkrankheit, Malaria tropica, Blasenbilharziose und – bei hoher Parasitenlast – Hakenwurmkrankheit (Ankylostomose, Nekatorose) und Onchozerkose.

Tab. 9: Streng anthropostenoxene Parasiten: Überblick, Übertragungswege und Pathogenität.

Parasit	Übertragungswege								Grad der Pathogenität*	
	fäko-oral	Kontakt von Mensch zu Mensch	per coitum	oral mit Fleisch von ZW	per-kutan im Wasser	perkutan vom Erdboden	oral mit infestierten Arthropoden	durch blut-saugende Insekten		
Protozoen										
<i>Chilomastix mesnili</i> (?)**	●									1 (-2)
<i>Giardia lamblia</i> (?)	●									2 (-3)
<i>Dientamoeba fragilis</i>	●									1
<i>Pentatrichomonas hominis</i> (?)	●									1
<i>Trichomonas tenax</i> (?)		● (oral)								1
<i>Trichomonas vaginalis</i>			●							3
<i>Trypanosoma brucei gambiense</i>								●		5
<i>Cryptosporidium hominis</i>	●									1 (bei Immunsupprimierten bis 5)
<i>Sarcocystis bovi-hominis</i>				●						3
<i>Sarcocystis sui-hominis</i>				●						3
<i>Iso-spora belli</i>	●									3
<i>Plasmodium falciparum</i>								●		5
<i>Plasmodium ovale</i>								●		4
<i>Plasmodium vivax</i>								●		4
<i>Entamoeba histolytica</i>	●									4 (-5)
<i>Entamoeba dispar</i>	●									1
<i>Entamoeba gingivalis</i> (?)		● (oral)								1
Trematoda										
<i>Schistosoma haematobium</i>					●					4 (-5)
<i>Schistosoma intercalatum</i>					●					4 (-5)
<i>Schistosoma mansoni</i> (?)					●					4 (-5)
Cestoda										
<i>Hymenolepis nana</i> (?)	●						●			3
<i>Taenia solium</i>				●						2
<i>Taenia saginata</i>				●						2
<i>Taenia asiatica</i>				●						2
Nematoda										
<i>Strongyloides stercoralis</i>						●				3 (bei Immunsupprimierten bis 5)
<i>Strongyloides fuelleborni kellyi</i>						●				3
<i>Ancylostoma duodenale</i>						●				4 (-5)
<i>Necator americanus</i>						●				4 (-5)
<i>Enterobius vermicularis</i>	●									(1-) 2
<i>Enterobius grigorii</i>	●									(1-) 2
<i>Ascaris lumbricoides</i>	●									3 (bei Komplikationen bis 5)
<i>Wuchereria bancrofti</i>								●		3 (-4)
<i>Brugia timori</i>								●		3 (-4)
<i>Mansonella ozzardi</i>								●		2
<i>Mansonella perstans</i> (?)								●		2
<i>Mansonella streptocerca</i> (?)								●		2
<i>Loa loa</i> (?)								●		3
<i>Onchocerca volvulus</i>								●		4 (-5)
<i>Dracunculus medinensis</i>							●			3
Arthropoda										
<i>Sarcoptes scabiei</i>		●								2 (-3) (bei Immunsupprimierten bis 4)
<i>Demodex folliculorum</i>		●								1
<i>Demodex brevis</i>		●								1
<i>Pediculus capitis</i>		●								2
<i>Pediculus humanus</i>		●								2
<i>Phthirus pubis</i>		●								2

* 1 = apathogen; 2 = gering pathogen; 3 = mäßig pathogen; 4 = oft hochpathogen, mit auffälliger klinischer Symptomatik, aber nicht lebensgefährlich; 5 = hochpathogen, lebensgefährlich
 ** (?) = Es ist nicht sicher, ob tatsächlich – wie von manchen Autoren vermutet – Stämme existieren, die nur beim Menschen vorkommen; zumindest andere Stämme treten bei Tieren auf.

Tab. 10: Parasiten mit hoher Bindung an Menschen, jedoch auch mit tierischem Reservoir.

Parasit	Übertragungswege								Grad der Pathogenität*	
	fäko-oral	Kontakt von Mensch zu Mensch	per coitum	oral mit Fleisch von ZW	per-kutan im Wasser	perkutan vom Erdboden	oral mit infestierten Arthropoden	durch blut-saugende Insekten		
Protozoen										
<i>Chilomastix mesnili</i> (?)**	●									1 (-2)
<i>Giardia intestinalis</i> (?)	●									2 (-3)
<i>Pentatrichomonas hominis</i> (?)	●									1
<i>Trichomonas tenax</i> (?)		● (oral)								1
<i>Leishmania</i> spp. (manche Stämme)								●		1-5 (bei Immunsupprimierten stets 5)
<i>Endolimax nana</i>	●									1
<i>Cryptosporidium hominis</i>	●									1 (bei Immunsupprimierten bis 5)
<i>Entamoeba coli</i>	●									1
<i>Entamoeba hartmanni</i>	●									1
<i>Entamoeba gingivalis</i> (?)		● (oral)								1
<i>Iodamoeba buetschlii</i>	●									1
<i>Cyclospora cayetanensis</i>	●									2 (-3) (bei Immunsupprimierten bis 5)
<i>Plasmodium malariae</i>								●		4
Trematoda										
<i>Schistosoma mansoni</i> (?)					●					4 (-5)
<i>Schistosoma japonicum</i>					●					4 (-5)
<i>Clonorchis sinensis</i>				●						3 (bei Komplikationen bis 5)
<i>Paragonimus westermanii</i>				●						3 (-4)
Cestoda										
<i>Diphyllobothrium latum</i>				●						2
<i>Hymenolepis nana</i> (?)	●							●		3
Nematoda										
<i>Strongyloides fuelleborni fuelleborni</i>						●				3 (bei Immunsupprimierten bis 5)
<i>Trichostrongylus colubriformis</i>							oral durch Larven III			2
<i>Trichostrongylus orientalis</i>										2
<i>Loa loa</i> (?)								●		3
<i>Mansonella perstans</i> (?)								●		2
<i>Mansonella streptocerca</i> (?)								●		2
<i>Brugia malayi</i>								●		3 (-4)
<i>Trichuris trichiura</i>	●									2 (-3) (selten bis 5)
Arthropoda										
<i>Tunga penetrans</i>								●		2 (-3)

* 1 = apathogen; 2 = gering pathogen; 3 = mäßig pathogen; 4 = oft hochpathogen, mit auffallender klinischer Symptomatik, aber nicht lebensgefährlich; 5 = hochpathogen, lebensgefährlich

** (?) = Es ist nicht sicher, ob tatsächlich Stämme existieren, die nur beim Menschen vorkommen; zumindest andere Stämme treten bei Tieren auf.

Mit Recht mag man fragen, warum die Koevolution, wenn man sie auch bei diesen Parasitosen unterstellt, nicht eine friedliche Koexistenz zuwege gebracht hat. Niemand kann – zumindest heute – eine wirklich befriedigende und überzeugende Antwort darauf geben, aber man kann natürlich spekulieren. Auf jeden Fall muss man jede dieser Parasitosen differenziert betrachten. Zunächst sei in Erinnerung gebracht, dass Afrikanische Schlafkrankheit und Malaria tropica akut verlaufende Erkrankungen sind, die auch und gerade junge Menschen innerhalb von wenigen Monaten oder ein

oder zwei Jahren zu töten vermögen. Wenn sie genügend häufig auftreten – und das tun sie –, beeinträchtigen sie selbstverständlich die Reproduktionskapazität der Population, und das kann die Evolution nicht Jahrhunderttausende oder noch länger hinnehmen. Mit anderen Worten: Entweder die Erreger sind doch nicht alte Parasiten, oder sie haben diese hohe Virulenz erst vor nicht allzu langer Zeit erworben. Für *Plasmodium falciparum* wird das von verschiedenen Autoren angenommen (siehe Kapitel 7.2). Die Erreger der Afrikanischen Schlafkrankheit gehören einem Genus an, das zahlreiche bei Tieren vorkommende und für diese zum Teil

apathogene, zum Teil hochpathogene Erreger umfasst. Möglicherweise ist die Einbeziehung des Menschen in das Wirtsspektrum von Stämmen des *Trypanosoma brucei*-Komplexes (die man heute mit trinärer Nomenklatur als Subspezies klassifiziert) etwas, was erst in jüngerer Zeit (aber wann wirklich? vor tausenden Jahren?) passiert ist. Es fällt jedenfalls schwer zu glauben, dass Erreger so schwerer und schnell zum Tode führender Erkrankungen seit Jahrmillionen dem Menschen zugesetzt haben – gerade in jenem Teil, in dem die Wiege der Menschheit liegt, nämlich im tropischen Afrika.

Anders ist die Situation bei den drei übrigen Krankheiten. Sie sind zwar schwer und können auch letal enden, aber es handelt sich nicht um akute Krankheiten, sondern um chronisch verlaufende, die wohl für den Betroffenen eine zunehmende Minderung der Lebensqualität bedeuten, aber – zum Unterschied von Malaria und Schlafkrankheit – in der Regel die Reproduktionsrate nicht beeinträchtigen. Immer wieder muss man sich vor Augen halten: Für die Evolution ist der Fortpflanzungserfolg das Entscheidende, und wenn der nicht geschmälert ist, kann eine Krankheit toleriert werden. So kann man sich durchaus vorstellen, dass die Bilharzias – und im Besonderen *Schistosoma haematobium* – uralte Begleiter der Evolution des Menschen sind, und eben möglicherweise von jener Frühzeit an, in der sich die frühen Hominini im Wasser zur Bipedie aufrichteten. Dass zwischen *Schistosoma* und *Homo* Koevolution stattgefunden hat, ist so gut wie sicher, wenngleich dies nicht für beide Teile – Pärchenegel und Mensch – gleich überzeugend nachvollziehbar ist. Von den Schistosomen kennen wir etliche Strategien, die diese Saugwürmer in den verschiedenen Stadien auf verschiedene Weise einsetzen, um der Abwehr des Wirts zu entkommen. Diese gehören geradezu zu den Paradebeispielen der Evasionsmechanismen (Kapitel 5.6).

Es gibt natürlich noch einige andere Parasiten, die eine Krankheit mit tödlichem Verlauf erregen können. Das sind einmal jene, die beim Immunkompetenten zu meist völlig harmlosen Infektionen führen und die nur beim Immunsupprimierten eine schwere, lebensgefährliche Krankheit auslösen können. Beispiele unter den streng anthropostenoxenen Parasiten: *Cryptosporidium hominis*, *Strongyloides stercoralis*; unter jenen mit hoher Bindung an den Menschen: *Leishmania* spp., *Cyclospora cayatanensis*, *Strongyloides fuelleborni fuelleborni*; unter den euryxenen Parasiten: *Toxoplasma gondii*. Dass die Koevolution nicht regulierend eingegriffen hat – selbst nicht in den Fällen, in denen eine uralte Bindung zwischen Mensch und Parasit besteht –, darf nicht verwundern. Immunsuppression (jedenfalls in dieser Form und in diesem Ausmaß) ist etwas, was primär nicht eingeplant ist, was ein Unglücksfall ist, der insgesamt in der

Spezies *Homo sapiens* selten auftritt (und auch bei seinen Vorfahren selten aufgetreten ist). Die Evolution kann nicht alle Eventualitäten berücksichtigen, das wäre ein unökonomisches Haushalten mit dem Genom und letztlich auch gar nicht möglich: Wir haben ein Genom von 3.300 Mb – das ist viel, aber doch viel wenig, um alles zu kodieren, was vielleicht gelegentlich einzelne Individuen der Spezies benötigen¹⁵. Dann gibt es etliche Parasitosen, die durch besondere Umstände (zusätzliche andere Krankheiten, außergewöhnlich hohe Parasitendichte, untypische Lokalisation u.a.) einen außergewöhnlich schweren und manchmal eben tödlichen Verlauf nehmen. Beispiele: *Entamoeba histolytica*, *Ascaris lumbricoides* unter den streng anthropostenoxenen Parasiten, *Clonorchis sinensis* unter jenen mit hoher Bindung an den Menschen und eine ganze Reihe euryxener Parasiten. Wiederum gilt: So tragisch es für den einzelnen Betroffenen ist – für die Existenz der Spezies sind diese Ereignisse ohne wirkliche Bedeutung, der Selektionsdruck ist zu gering.

Wir können annehmen, ja geradezu postulieren, dass die Parasiten, die sich als gesamte Spezies mit dem Menschen in einer für ihn akzeptablen Weise arrangiert haben und mit denen sich der Mensch als ganze Spezies in einer für den Parasiten akzeptablen Weise arrangiert hat, lange Begleiter der Evolution des Menschen sind. Diese gegenseitige Toleranz, die – und das ist das Entscheidende – weder die Fortpflanzungskapazität noch die Ausbreitungsfähigkeit der beiden Kontrahenten, die längst schon in gewisser Weise zu (wenn auch zwielichtigen) Partnern geworden sind, beeinträchtigt und bei der auch das Wohlbefinden (das wir natürlich nur für unseren, den humanen Teil beurteilen können [Wie fühlt sich wohl ein Bandwurm, wenn ihm Antikörper

¹⁵ Im Übrigen gibt es ein geradezu verblüffendes Beispiel für eine Strategie, bei der es die Evolution der Wirbeltiere geschafft hat, tatsächlich etwas hervorbringen, das alle Eventualitäten berücksichtigt: die spezifische Immunität. Wir verfügen über Lymphozyten, die eine viel, viel größere Zahl von Spezifitäten repräsentieren, als wir jemals benötigen. Anders gesagt, wir haben von vornherein so viele verschiedene B-Lymphozyten, dass im Falle einer Infektion mit irgendeinem – und sei es ein noch so ausgefallener – Erreger sogleich (innerhalb von wenigen Tagen) die passenden Antikörper produziert werden können. Das hat man lange Zeit nicht für möglich gehalten und daher ganz andere Theorien der Bildung von Antikörpern vorgeschlagen, bei der die Erreger (genauer deren Antigene) als Vorlagen, Matrizen für die Bildung jener Antikörper fungieren sollten, die eben gerade benötigt werden. Heute wissen wir, dass das nicht so sein kann, weil es keinen Mechanismus gibt, durch den ein Protein (und Antikörper sind Glykoproteine) in der erforderlichen kurzen Zeit umgeformt werden könnte. Wir haben also, vereinfacht gesagt, Lymphozyten mit allen denkbaren Spezifitäten, so dass Antikörper mit allen denkbaren Paratopen gegen alle denkbaren Epitope gebildet werden können. Theoretisch sind das 10¹² Spezifitäten (so viele Lymphozyten hat das Immunsystem, das beim Menschen ca. 1 kg wiegt), de facto genügen aber weitaus weniger Spezifitäten, und für jede Spezifität gibt es viele Lymphozyten. Diese große Zahl an Spezifitäten ist nicht von vornherein im Genom kodiert, sondern ergibt sich erst durch Neukombination von Genabschnitten während der Reifung der Lymphozyten. Das ist der Trick, um diese Vielfalt hervorbringen!

zusetzen?]) nicht wesentlich und nachhaltig reduziert ist, kann nur das Ergebnis lange wirkender reziproker Selektion sein. *Trichomonas vaginalis*, *Entamoeba dispar*, die *Enterobius*-Arten, die *Demodex*-Arten und die Kopfläuse (besser vielleicht: die an den Kopfhaaren lebenden Läuse) und auch die Schamlaus sind gute Beispiele.

Dass aber Koevolution auch ganz junge Phänomene betreffen kann, dass sie quasi vor unseren Augen abläuft, demonstrieren anschaulich die Malaria-Erreger, insbesondere *Plasmodium falciparum*. Die Waffen und Schilde, mit denen sich der Mensch erfolgreich gegen diese tödlichen Angreifer zu wehren vermag, sind junge, ein paar tausend, in einigen Fällen sogar nur ein paar hundert Jahre alte Erwerbungen – sie sind das Ergebnis quasi erst kürzlich erfolgter Mutationen und nachfolgender Selektion (siehe Kapitel 7.2). Aber sie sind manchmal – gerade das Beispiel der Malaria tropica zeigt es – teuer erkaufte, um den Preis möglicher schwerer Erkrankungen (Sichelzellenanämie!) von einzelnen Populationen in bestimmten biologischen Situationen erworbene Waffen. Sie sind nicht ein Merkmal der Spezies *Homo sapiens*, und sie werden auch nicht zu einem solchen werden, aber sie sind wirksam und – wieder ein bildhafter Vergleich – ein Notkauf, der über einen gewissen Zeitraum hilft, eine Feuerwehr, die schnell einen Brand löscht, aber nicht den Brandstifter kaltzustellen vermag. Solche Phänomene der Koevolution treten – das dürfen wir durchaus annehmen – dauernd, bei allen durch pathogene Erreger, ob durch Viren, Bakterien oder durch Parasiten im strengen Sinn, hervorgerufenen Erkrankungen, auf, auch wenn viele von ihnen nicht oder erst irgendwann mehr oder weniger zufällig entdeckt werden.

Die ganze Thematik der Korrelation genetischer Faktoren (z.B. HLA-Typen, aber noch viele andere) mit Infektionskrankheiten und eben auch mit Parasitosen ist ein noch weithin offenes Forschungsfeld auf dem Gebiet der Koevolution. Wir wissen, dass manche Menschen gegen manche Infektionskrankheiten weitgehend oder vollkommen geschützt, geradezu resistent sind, andere besonders anfällig. Warum ist das so? In wenigen Fällen weiß man es, in den meisten nicht. Ein eindrucksvolles Beispiel aus der Virologie: Das Fehlen des CCR5-Korezeptors für R5-Stämme des HIV-1 auf den CD4-Helferzellen schützt weitgehend vor AIDS. Ungefähr 10% der Europäer und der weißen Amerikaner sind Träger dieser Mutation, etwa 1% sind homozygot. Die homozygoten Träger des Gendefekts sind fast vollkommen gegen die Infektion geschützt, bei den Heterozygoten kommt es zwar zu einer Infektion der Zelle mit dem HIV-1, aber der weitere Verlauf der Infektion ist verzögert, es sind jene Menschen, die viele Jahre, obwohl HIV-positiv, keine Krankheitserscheinungen haben. Es wird spekuliert, dass das Fehlen des CCR5-Korezeptors

mit einem gewissen Schutz gegen *Yersinia pestis*, den Erreger der Pest, korreliert ist; dazu würde auch passen, dass mittels molekularer Uhr berechnet wurde, dass die Mutation vor ca. 700 Jahren entstanden sein mag, das ist die Zeit der großen Pestepidemie in Europa in der zweiten Hälfte des 14. Jahrhunderts. Der Selektionsvorteil, den die CCR5-losen Menschen damals gegenüber der Pest gehabt haben mögen, kommt nun 700 Jahre später jenen Ur-ur-ur-... enkeln als Schutz gegen einen Erreger zugute, der damals nicht nur nicht in Europa, sondern wohl sicher noch gar nicht im Menschen existierte. War der Liebe Augustin, der in die Pestgrube fiel, fröhlich sein Lied sang und in völliger Gesundheit sein Lotterleben fortsetzte, vielleicht ein CCR5-Negativer? Und wäre er womöglich auch heute gegen AIDS geschützt? Bemerkenswert ist auch, dass diese Mutation in der subsaharischen afrikanischen Bevölkerung offenbar nicht vorkommt. Aus dem tropischen Afrika ist keine Pestepidemie überliefert, die der (den) großen europäischen vergleichbar wäre.

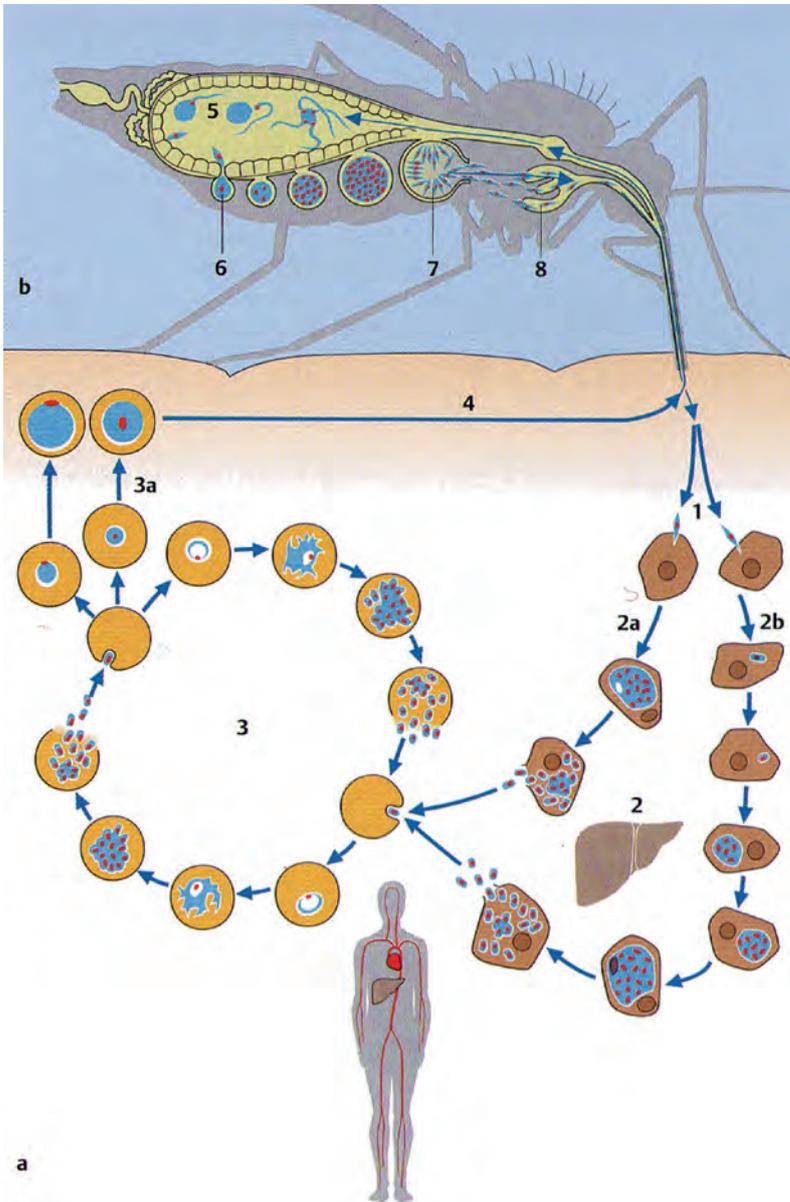
Wir wissen natürlich in den meisten Fällen nicht, womit die Selektion solcher schützender Mutationen erkaufte ist. In manchen Fällen (wie bei Fehlen des CCR5-Korezeptors) besteht anscheinend (oder doch nur scheinbar?) kein Nachteil. Bei den vor Malaria tropica schützenden Mutationen ist er hingegen evident und schwer.

An dieser Stelle sollte nochmals (siehe auch Fußnote 4, Kapitel 4) ein ganz besonders anthropogen induziertes Phänomen von Evolution und Koevolution kurz hervorgehoben werden: Die Beeinflussung der Evolution des Parasiten durch intellektuell gesteuerte Handlungen des Menschen. Paradebeispiel dafür ist der Einsatz von Medikamenten und die dadurch ausgelöste Selektion durch Entwicklung von Resistenzen gegen diese Medikamente. Damit ändert sich im Verlauf der Zeit der Genpool des Parasiten nicht unerheblich, und dies kann wiederum zu Selektion bestimmter Mutationen beim Wirt, in unserem Fall beim Menschen, führen. Das Phänomen der Resistenzenentwicklung ist natürlich in ganz besonders dramatischer Weise bei bakteriellen Infektionen manifest geworden: Viele Bakterien sind gegen viele Antibiotika resistent, und das Problem wächst weiterhin. Dass es aber auch bei Parasiten besteht, wird in Kapitel 7.2 gezeigt.

Auch die Domestikation von Tieren und damit einhergehende parasitologische Phänomene (siehe Kapitel 7.4) müssen an dieser Stelle nochmals Erwähnung finden. Durch diesen Eingriff des Menschen in den Genpool von Tieren werden bei Parasiten Mutationen herausselektioniert, die ihrerseits wieder nicht nur auf ihre eigentlichen Wirte, die Haustiere, sondern auch auf den Menschen, wenn er als Wirt dieser Parasiten fungieren kann (und tatsächlich wird er auch häufig genug in diese Rolle gedrängt), zurückwirken können.



Abb. 28: Zwei saugende Weibchen von *Anopheles maculipennis* (Fiebertmücke). Originalfoto Dr. Heiko Bellmann.



Im Folgenden werden einige Phänomene von Koevolution am Beispiel bestimmter Parasiten des Menschen erläutert.

7.2. Malaria

Malaria gehört zu jenen Infektionskrankheiten, die die meisten Todesopfer fordern. Mindestens 1,5 Millionen, möglicherweise aber fast drei Millionen Menschen sterben alljährlich an Malaria. Nur AIDS und Tuberkulose sind Infektionskrankheiten, die noch mehr Menschen – drei Millionen oder mehr im Jahr – töten¹⁶.

Malaria ist ein Sammelbegriff für Krankheiten, die durch (im Wesentlichen) vier¹⁷ Erreger des Genus *Plasmodium* (Apicomplexa: Haematozoa: Haemosporida: Plasmodiidae) hervorgerufen werden: *Plasmodium* (*P.*) *vivax*, *P.* (*P.*) *ovale*, *P.* (*P.*) *malariae* und *P.* (*Laverania*) *falciparum*.

Plasmodium vivax und *P. ovale* rufen die benigne Malaria tertiana mit Fieberanfällen in Intervallen von 48

¹⁶ AIDS führt in der Regel nicht durch die unmittelbare Wirkung des HIV (Human Immunodeficiency Virus) zum Tode, sondern in Folge der durch die Immunsuppression auftretenden zahlreichen Sekundärinfektionen, letztlich also durch foudroyant verlaufende virale, bakterielle, parasitäre oder Pilz-Infektionen. So gesehen, steht die Malaria unter den monokausalen Infektionskrankheiten mit den meisten tödlichen Verläufen nach der Tuberkulose an zweiter Stelle.

¹⁷ Seltene Fälle von Malariaformen, die durch primär bei Affen vorkommende Plasmodien-Arten hervorgerufen werden, brauchen in diesem Zusammenhang nicht berücksichtigt zu werden.

Abb. 29: Entwicklungszyklus von *Plasmodium* spp. – Der Mensch (er fungiert bei diesen Parasiten als Zwischenwirt) wird mit den Sporozoiten, die die *Anopheles*-Mücke beim Blutsaugen mit dem Speichel überträgt, infiziert. Die Sporozoiten (1) gelangen mit dem Blut an Leberparenchymzellen, wo eine präerythrozytäre Schizogonie (2) stattfindet. Bei *Plasmodium falciparum* und bei *P. malariae* folgt stets nach der Infektion durch die Sporozoiten die Schizogonie in den Hepatozyten (2a) und unmittelbar darauf (nach einigen Tagen) der Befall des Blutes. Bei *P. vivax* und *P. ovale* können sich die eingedrungenen Sporozoiten abrunden und als Hypnozoiten (2b) in eine Ruhephase gehen; eine Aktivierung kann nach mehreren Monaten oder wenigen Jahren erfolgen. Sie führt zu einer Schizogonie in den Hepatozyten mit anschließendem Befall des Blutes. Die aus den Leberparenchymzellen frei werdenden Merozoiten befallen Erythrozyten, in denen eine erythrozytäre Schizogonie (3) abläuft. Nach 48 Stunden (*P. vivax*, *P. ovale*, *P. falciparum*) bzw. 72 Stunden (*P. malariae*) platzen die Erythrozyten und entlassen Merozoiten, die wiederum Erythrozyten befallen können. Solche Zyklen wiederholen sich mehrmals. Früh schon können aus Merozoiten aber Gametozyten (Geschlechtstadien) (3a) werden, die von der *Anopheles*-Mücke mit dem Blut aufgenommen werden (4). In der Stechmücke findet eine Reifung der Geschlechtszellen (5) mit nachfolgender Bildung einer Zygote statt (6), aus der sich eine Sporozyste entwickelt, in der sich zahlreiche Sporozoiten bilden (7), die in die Speicheldrüsen einwandern (8). Aus ECKERT & DEPLAZES 2005, mit freundlicher Genehmigung des Georg Thieme Verlags.

Stunden hervor, *P. malariae* die Malaria quartana, eine ebenfalls benigne Malariaform mit Fieberattacken in Intervallen von 72 Stunden, und schließlich *P. falciparum* ist der Erreger der Malaria tropica (oder malignen Malaria tertiana), die durch ein mehr oder weniger kontinuierliches (allenfalls intermittierendes) Fieber ausgeprägt ist. Mehr als 99,9% aller Malaria-Toten geht auf das Konto der Malaria tropica.

Die Malaria-Erreger werden durch Stechmücken des Genus *Anopheles* (Culicidae: Anophelinae, Abb. 28) – insgesamt kommen ca. 70 Spezies als Vektoren in Frage – übertragen (Zyklus siehe Abb. 29).

Die *Anopheles*-Weibchen spritzen mit dem Speichel während des Blutsaugens die Sporoziten ins Blut, diese gelangen innerhalb von Minuten ins Leberparenchym, vermehren sich dort intrazellulär in Leberparenchymzellen, die frei werdenden Produkte dieser ungeschlechtlichen Vermehrung (präerythrozytäre Schizogonie), die Merozoiten (bei *Plasmodium vivax* ca. 10.000, bei *P. malariae* und *P. ovale* ca. 15.000, bei *P. falciparum* bis 40.000), gelangen nach wenigen Tagen ins Blut und befallen die Erythrozyten. In diesen findet abermals eine ungeschlechtliche Vermehrung (erythrozytäre Schizogonie) statt. Die eingedrungenen Merozoiten wandeln sich in einen Schizonten um, aus dem je nach Spezies 6-24 Merozoiten hervorgehen. Die erythrozytäre Schizogonie dauert bei *P. vivax*, *P. ovale* und *P. falciparum* 48 Stunden, bei *P. malariae* 72 Stunden. Beim Ausbrechen der Merozoiten aus den zerfallenden Erythrozyten werden pyrogene Substanzen frei, durch die die Fieberattacken ausgelöst werden. Bei *P. vivax*, *P. ovale* und *P. malariae* ist die Entwicklung der ganzen Parasiten-Population (in der Regel) synchronisiert, weshalb die Fieberanfälle in regelmäßigen Anfällen erfolgen; bei *P. falciparum* fehlt die Synchronisation, weshalb gerade die gefährlichste Malaria-Form nicht durch regelmäßige Fieberattacken charakterisiert ist. In der Regel enden die Fieberattacken bei *P. vivax* nach 12-15, bei *P. ovale* bei 5-7, bei *P. malariae* nach ca. 20 und bei *P. falciparum* nach 90-120 Zyklen. Bei *P. falciparum* kann es allerdings (bei etwa einem Drittel der Infizierten, wenn nicht behandelt wird) schon früher zum Tod kommen, bei den übrigen drei Plasmodien verschwinden die klinischen Symptome in der Regel spontan. Es kann allerdings bei allen Malaria-Formen zu einem Wiederaufflackern der Krankheit kommen, bei *P. vivax* und *P. ovale* in Form von Rezidiven, nach Aktivierung sogenannter Hypnozoiten, das sind im Leberparenchym abgekugelte Sporoziten, die dort bis zu fünf Jahre überdauern können, bei *P. malariae* und *P. falciparum* in Form von Rekrudescen-

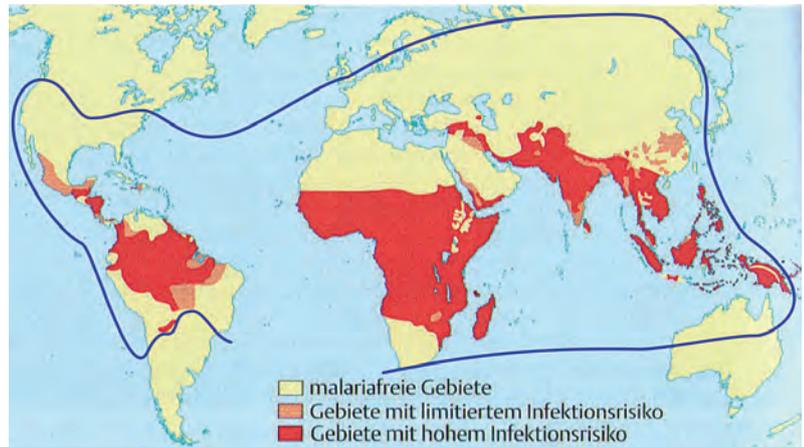


Abb. 30: Gegenwärtige und maximale frühere Verbreitung der Malaria auf der Erde. Verändert nach ECKERT & DEPLAZES 2005.

ten durch Minderung der (Semi-) Immunität und stärkere Vermehrung der Blutformen. Früh schon wandeln sich in Erythrozyten eingedrungene Merozoiten nicht in Schizonten, sondern in Gametozyten um, die zur Weiterentwicklung und zur Fortsetzung des Zyklus von einem *Anopheles*-Weibchen aufgenommen werden müssen. Diese von der Umgebungstemperatur abhängige Entwicklung in der Stechmücke führt letztlich dazu, dass das *Anopheles*-Weibchen beim nächsten Stich eines Menschen die Sporoziten der Plasmodien überträgt. Die Temperatur ist also der entscheidende Faktor für die Verbreitung der Malaria. Wenn die Temperatur zu niedrig ist, erreicht der Malaria-Parasit in der Stechmücke nicht das Stadium der Sporoziten, weshalb keine Übertragung stattfinden kann. Die Verbreitung ist bei den vier Arten unterschiedlich, die Schwerpunkte liegen in den Tropen und Subtropen, aber früher war vor allem *Plasmodium vivax*, zum Teil jedoch auch *P. falciparum* viel weiter verbreitet (Abb. 30). Es gilt heute als gesichert, dass Amerika vor der Besiedlung durch den Menschen frei von Plasmodien war. Es gibt bei Affen zwei Spezies, die mit großer Wahrscheinlichkeit von vor

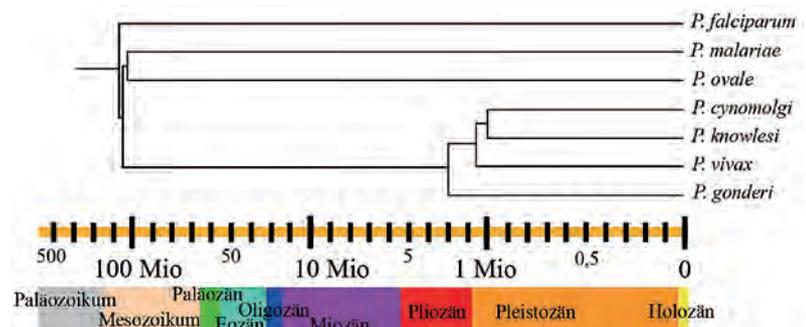


Abb. 31: Phylogenie der Plasmodien des Menschen unter Einbeziehung von *P. cynomolgi* und *P. knowlesi*, zwei in Südostasien vorkommenden Erregern von Affenmalaria, die auch beim Menschen gelegentlich als Erreger einer Malaria tertiana (*P. cynomolgi*) oder eine Malaria quotidiana (*P. knowlesi*) auftreten, sowie von *P. gonderi*, einem in Afrika bei Cercopithecinae vorkommenden Erreger einer Malaria tertiana. Grafik vorwiegend unter Zugrundelegung von Daten aus CARTER 2003 und ESCALANTE & al. 2005.

¹⁸ ESCALANTE et al. (1995) vertraten die Auffassung, dass *P. malariae* und *P. vivax* aus der Neuen Welt stammen. Diese – von ASHFORD & CREWE (2003) mit Recht als „strange notion“ apostrophierte Meinung gilt heute allgemein als obsolet.

Duffy-Faktor und *Plasmodium vivax*

Neben den allgemein bekannten Blutgruppen-Systemen ABO und Rhesus-Faktor gibt es noch einige weitere Blutgruppen-Systeme, die deshalb weniger bekannt sind, weil Zwischenfälle (nach Bluttransfusionen oder bei der Geburt) äußerst selten auftreten. Eines dieser Systeme ist das Duffy-System. Es beruht auf dem Duffy-Faktor, das ist ein in die Erythrozyten-Membran eingelagertes Glykoprotein (FY^a oder FY^b – die beiden sind kodominant; es gibt noch seltene weitere: FY3, FY4, FY5), das nicht nur ein Antigen repräsentiert, sondern auch als Chemokin-Rezeptor fungiert und die Voraussetzung für das Eindringen von *Plasmodium vivax* in die Erythrozyten darstellt.

Durch eine Mutation in der Promotor-Region des Duffy-Faktor-Gens (FY0) geht die Fähigkeit zur Expression des Duffy-Proteins verloren. Die Erythrozyten von Menschen, die in Bezug auf FY0 homozygot sind – die Duffy-Negativen – besitzen keinen Duffy-Faktor und können daher von *Plasmodium vivax* nicht befallen werden. Soweit man weiß, ist der Verlust des Duffy-Faktors mit keinem biologischen Nachteil verbunden.

Während in den meisten Teilen der Welt die Bevölkerung nahezu 100% Duffy-positiv ist (in vielen Populationen gibt es überhaupt keine Duffy-Negativität), ist die west- und zentralafrikanische Bevölkerung zu 95%, in manchen Gebieten sogar über 99% Duffy-negativ. In anderen Gebieten Afrikas beträgt die Häufigkeit der Duffy-Negativität etwa 70%, in Teilen der Arabischen Halbinsel noch immer 50-60%. Der Verlust des Duffy-Faktors und die damit gekoppelte Resistenz gegen die durch *P. vivax* ausgelöste Malaria tertiana wird auf den Selektionsdruck zurückgeführt, den *P. vivax* ausübt. Obwohl *P. vivax* nicht zu einer tödlichen Krankheit führt, sind die Gesundheit und letztlich auch die Fitness im Sinne der Reproduktionskapazität reduziert.

Molekularbiologische Untersuchungen haben zu dem Schluss geführt, dass Mutationen, die zur Duffy-Negativität geführt haben, vor 70.000 bis 20.000 Jahren eingetreten sind. Der Verlust des Duffy-Faktors stellt ein Paradebeispiel von Koevolution dar.

18

Sichelzellenanämie

ist eine autosomal-dominante Erbkrankheit, bei der durch eine Mutation ein verändertes Hämoglobin (an einer Stelle ist die Aminosäure Glutaminsäure durch Valin ersetzt) gebildet wird. Dieses veränderte Hämoglobin HbS führt – besonders auch durch äußere Faktoren, z.B. erhöhter Sauerstoffbedarf bei Anstrengung – zur Bildung gestreckter, „sichelförmig“ verformter Erythrozyten. Dadurch ändert sich die Viskosität des Blutes, es kommt zu Störungen der Blutzirkulation in den Kapillaren und zu Infarkten, zu chronischer Hämolyse und zu Anämie. Die Sichelzellenanämie stellt eine schwere Belastung des Betroffenen dar, und die Lebenserwartung ist erheblich gemindert. Allerdings erkranken nur homozygote Merkmalsträger. Heterozygote sind in der Regel klinisch unauffällig und zeigen nur gelegentlich (z.B. durch vorübergehende Episoden von Hämaturie) eine klinische Symptomatik. Hingegen haben diese heterozygoten Merkmalsträger einen gewaltigen Vorteil, wenn sie mit *P. falciparum* infiziert werden. Die Infektion verläuft wesentlich leichter, dauert kürzer und führt jedenfalls nicht zum Tod. Der genaue Mechanismus des Schutzes vor schwerer Malaria bei heterozygoten Trägern des Sichelzellenanämie-Gens ist nicht genau bekannt, es gibt mehrere unterschiedliche Erklärungsversuche. Tatsache ist, dass die Erreger in die Erythrozyten eindringen, sich aber nicht entwickeln und vermehren können.

Aufgrund molekularbiologischer Untersuchungen weiß man, dass die Mutation unabhängig voneinander an mehreren Stellen innerhalb des Verbreitungsgebietes der Malaria aufgetreten ist (Abb. 32), und zwar vor nur etwa 2.000 bis 3.000 Jahren. Die Häufigkeit der Träger des mutierten Gens beträgt in manchen Populationen innerhalb des Verbreitungsgebietes von *P. falciparum* bis 40%. In anderen Teilen der Erde hat sich die Mutation, wenn sie aufgetreten ist, nicht gehalten und hat sich jedenfalls nicht durchgesetzt. Man trifft allerdings durch die vielen Bevölkerungsbewegungen heute überall Träger des Gens. Sichelzellenanämie ist ein Paradebeispiel von Koevolution zwischen dem Menschen und einem seiner Parasiten.

19

langer Zeit durch den Menschen eingeschleppten Plasmodien stammen: *P. brasilianum* von *P. malariae* und *P. simium* von *P. vivax*¹⁸. Natürlich kommt auch *P. falciparum* in Amerika vor, wahrscheinlich ist es in kolumbianischer Zeit mit den Eroberern eingeschleppt worden. Mehrere molekularbiologisch-genetische Untersuchungen der jüngsten Vergangenheit haben entscheidende Kenntnisse über die Phylogenie der Plasmodien gebracht. Die im Zusammenhang mit dieser Übersicht wichtigen Daten sind in Abbildung 31 dargestellt. *Plasmodium falciparum* entstammt einer alten – bis weit ins

Mesozoikum reichenden – Abzweigung von jenen Linien, die zu den anderen *Plasmodium*-Arten des Menschen geführt haben. Aber auch *P. malariae* und *P. ovale* repräsentieren eine sehr alte Linie, die ebenfalls noch im Mesozoikum (in der späten Kreide) sich von jener Linie getrennt hat, aus der unter anderem *P. vivax* hervorgegangen ist. Die Aufspaltung jener Linien, die zu den rezenten Spezies *P. vivax* und den bei Affen in Südostasien vorkommenden Spezies *P. knowlesi*, *P. cynomolgi* und anderen Arten (*P. fragile*, *P. inui*, *P. semiovale*, *P. fieldi*) geführt hat, erfolgte später, irgendwann im Miozän, vielleicht vor 20 Millionen Jahren. Diese Aufspaltungsergebnisse liegen also lange zurück, und man kann sich kaum vorstellen, welche Plasmodien in welchen Wirten damals parasitierten, besonders gilt dies natürlich für die Abspaltung des Zweiges, der zu der rezenten Art *P. falciparum* geführt hat und jenes Zweiges, aus dem schließlich *P. malariae* und *P. ovale* hervorgegangen sind.

Die Schwestergruppe des *Laverania*-Zweiges (*P. falciparum* und *P. reichenowi*) ist übrigens ein Cluster, dem u.a. zwei in Vögeln parasitierende Plasmodien (*P. gallinaceum* und *P. lophurae*) und eine in Eidechsen parasitierende Spezies (*P. mexicanum*) angehören. Diese Erkenntnis hat dazu geführt, dass manchmal in Betracht gezogen wurde, dass *P. falciparum* erst in jüngerer Zeit aus Vogelparasiten hervorgegangen sei. Das ist natürlich nicht richtig, die Trennung der *P. falciparum*-Linie von der, die zu den Vogel- und Eidechsen-Parasiten geführt hat, liegt irgendwann im Mesozoikum. Es kann eigentlich kein Zweifel daran bestehen, dass auch die Dinosaurier von Plasmodien parasitiert wurden.

Die molekularbiologischen Untersuchungen der letzten Jahre haben aber nicht nur das hohe Alter der Plasmodien ebenso wie der einzelnen Linien aufgedeckt, sondern sie haben auch gezeigt und zumindest durch überzeugende Argumente glaubhaft gemacht, dass die rezenten Spezies oder besser die Populationen der rezenten Spezies erstaunlich jung sind. Dies sei nun für die zwei häufigsten Spezies – *P. vivax* und *P. falciparum* – unter den Aspekten der Koevolution umrissen:

Plasmodium vivax wurde lange Zeit und bis in die jüngste Vergangenheit für einen sehr alten Parasiten des Menschen gehalten. Für diese Annahme ins Treffen geführt wurde einmal die vergleichsweise geringe Pathogenität (also hohe wechselseitige Anpassung von Parasit und Wirt) und im Besonderen das Phänomen der Duffy-Negativität des überwiegenden Teils der afrikanischen Bevölkerung (Kasten 18).

Molekularbiologische Untersuchungen haben überzeugend ergeben, dass *P. vivax* das Schwestertaxon zu einigen *Plasmodium*-Spezies darstellt, die in südostasiatischen Affen parasitieren und dass die Abspaltung von jenem Zweig von Affenmalaria-Arten erst vor etwa zwei

Millionen Jahren möglicherweise in Asien erfolgt ist (CARTER 2003). Das ist jene Zeit, in der sich das Klima drastisch verschlechterte und zu den pleistozänen Eiszeiten führte. Dadurch starben viele Organismen aus – oder überdauerten in südlichen wärmeren Gebieten. Dies trat vermutlich auch im Falle von *P. vivax* ein. Wenn ein Großteil der *P. vivax*-Population während des Glazials in Afrika und insbesondere in subsaharischen Gebieten Afrikas überdauert hat, dann ist auch die Ausbreitung der hohen Duffy-Negativität plausibel. Die jüngsten Analysen haben ergeben, dass die Duffy-Negativität in Afrika vor 70.000 bis 20.000 Jahren – also in der Zeit, in der die Nordhemisphäre durch die letzte Eiszeit geprägt war – begonnen hat. Das ist eine im Vergleich zum Entstehen der Sichelzellenanämie, die einen Schutz vor *P. falciparum* darstellt (siehe unten), eine weit zurückliegende Zeit, aber die Situation ist grundverschieden. Bei der Sichelzellenanämie erreichen die heterozygoten Merkmalsträger einen Schutz, die Homozygoten erkranken lebensgefährlich an der durch diese Mutation ausgelösten Krankheit. Bei *P. vivax* sind nur die Homozygoten geschützt. Mit Recht wurde und wird diskutiert, wie es möglich war, dass eine Mutation dieser Art sich in einer Population durchsetzt. Wahrscheinlich erfordert dies das Zusammentreffen mehrerer Faktoren: kleine Ausgangspopulation mit einem gewissen Maß an Inzucht, gewisse positive Eigenschaften auch der heterozygoten Duffy-Positiven und eine genügend lange Zeit, eben mehrere 10.000 Jahre. ESCALANTE et al. (2005) kommen auf Grund ihrer Untersuchungen zu dem Schluss, dass die rezenten Populationen von *P. vivax* durchwegs von einem Vorfahren stammen, der vor ca. 81.000 bis 45.000 Jahren existiert hat. Das würde bedeuten, dass alle anderen älteren Populationen von *P. vivax* (Wie viele mögen es gewesen sein? Und welche Teile Asiens, Europas und Afrikas mag die Verbreitung umfasst haben?) ausgestorben sind, dass also *P. vivax* vor etwa 100.000 Jahren ein Flaschenhalsphänomen¹⁹ durchgemacht hat. Das könnte vielleicht in Zusammenhang damit stehen, dass der Mensch in der Zeit vor etwa 100.000 bis 60.000 Jahren in Asien zu fehlen scheint. (Es gibt eine Theorie, nach der der gigantische Ausbruch des Vulkans Toba auf Sumatra vor ca. 74.000 Jahren zu einer so starken Kälteperiode führte, dass ein erheblicher Teil der Populationen des *Homo sapiens* ausstarb.)

Zusammenfassend ist zu *Plasmodium vivax* zu sagen: Die frühen Vorfahren sind von Afrika nach Asien gelangt und haben dort in Affen parasitiert. Vor etwa zwei Millionen Jahren hat sich von diesen *P. vivax* als Parasit des Menschen abgespalten. Dieses „alte *P. vivax*“ hat sich

¹⁹ Unter einem genetischen Flaschenhals versteht man die außerordentliche Reduktion der Populationsgröße einer Art, wodurch eine Verdünnung der genetischen Vielfalt mit der Gefahr des Aussterbens eintritt.

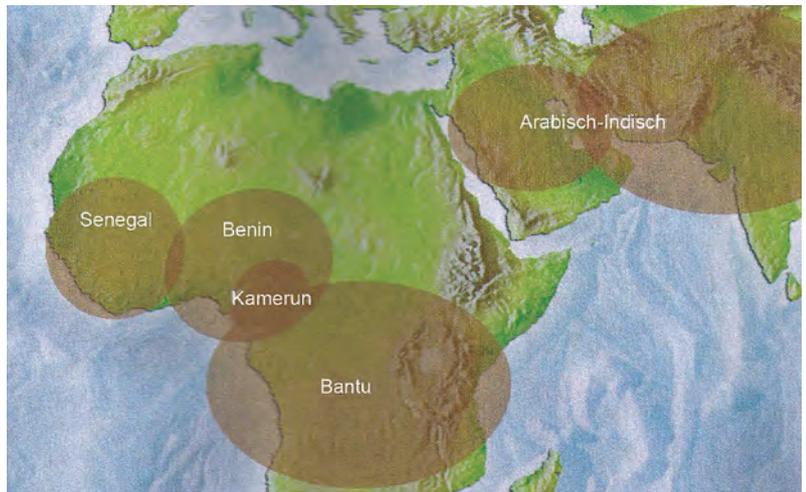


Abb. 32: Unabhängige Entstehung der Sichelzellenanämie (Drepanozytose) in verschiedenen Teilen der Alten Welt innerhalb des Verbreitungsgebiets von *Plasmodium falciparum*. Aufgrund unterschiedlicher Haplotypen lässt sich schließen, dass die Mutation, die zur Sichelzellenanämie führt, zumindest fünfmal an verschiedenen Orten aufgetreten ist. Man bezeichnet sie als Senegal-, Benin-, Bantu-, Kamerun- bzw. Arabisch-Indischen Haplotyp. Von Afrika aus hat die Sichelzellenanämie – vermutlich schon in der dunklen Zeit der Sklaventransporte – ihren Weg nach Amerika genommen. Aus DRAYNA, Spektrum der Wissenschaft 1/2006, mit freundlicher Erlaubnis von Alison Kendall.

nach Westen ausgebreitet und ist später (mit dem Menschen) in Südostasien ausgestorben. Auch die westlichen Populationen wurden stark reduziert, überdauerten in Afrika, haben dort zur Duffy-Negativität geführt, und von diesen afrikanischen und mediterranen Populationen stammen alle rezenten Populationen ab.

Im Vergleich zu *P. vivax* ist *P. falciparum* einerseits viel, viel älter, andererseits auch viel jünger. Wie ist das zu verstehen? Der letzte gemeinsame Vorfahre von *P. vivax* und *P. falciparum* hat – man kann es kaum glauben, aber die Molekularbiologie glaubt, es ans Licht gebracht zu haben – irgendwann im Mesozoikum, vielleicht in der mittleren oder gar frühen Kreide existiert, und die Bifurkation der beiden Spezies des Subgenus *Laverania* fällt vermutlich etwa in die Zeit der Bifurkation Hominini-Paninini, liegt also vielleicht sechs Millionen Jahre zurück. Auch molekularbiologisch-genetische Untersuchungen stützen die Annahme einer vor der Hominini/Paninini-Bifurkation (allenfalls etwa zeitgleich mit ihr) erfolgten Trennung von *P. falciparum* und *P. reichenowi* (ESCALANTE & AYALA 1994). Aber die außerordentliche Pathogenität von *P. falciparum* lässt es unmöglich erscheinen, dass ein Erreger mit diesen Eigenschaften die Hominini durch sechs oder sieben Millionen Jahre begleitet hat. Plakatativ, aber dennoch ohne Übertreibung kann man feststellen: Hätte es zu Beginn der Menschwerdung *P. falciparum* mit den biologischen Eigenschaften, die wir heute kennen – darunter vor allem erstens die Anthropostenoxie und zweitens die hohe Pathogenität – gegeben, dann hätte diese Menschwerdung nicht stattgefunden, weil die frühen Hominini durch

den Parasiten ausgerottet worden wären. Also muss irgendetwas passiert sein. Diese Frage ist in jüngerer Vergangenheit mehrmals diskutiert worden. Die von der Mehrzahl der damit befassten Wissenschaftler vertretene Meinung lässt sich so umreißen:

Plasmodium falciparum ist zwar ein alter Parasit der Hominini, war aber bis vor wenigen tausend Jahren von geringer Pathogenität. Dann muss der Erreger aber plötzlich aus irgendwelchen Gründen aggressiv geworden sein. Es ist bemerkenswert, dass die Malaria tropica zu Beginn des ersten vorchristlichen Jahrtausend in Südeuropa (und vermutlich im übrigen Mittelmeerraum) (noch) nicht aufgetreten ist, weil z.B. die Griechen noch im 6. Jahrhundert v. Chr. zahlreiche Städte in Süditalien gründeten, während später große Gebiete durch Malaria tropica entvölkert wurden. Hippokrates (ca. 460-370 v. Chr.), der auf der Insel Kos lebte, kannte und beschrieb sowohl die Malaria tertiana als auch die Malaria quartana sehr genau; möglicherweise kannte er auch die Malaria tropica.

Auf Grund des Fehlens von Polymorphismen von Genen, die nicht in die Auseinandersetzung mit dem Wirt oder in Resistenz-Phänomene involviert sind, wird auf ein junges Alter der rezenten *P. falciparum*-Populationen (letzter gemeinsamer Vorfahre vor 50.000 bis 5.000 Jahren) geschlossen (RICH & AYALA 2000). Wann *P. falciparum* plötzlich eine solche Pathogenität entwickelt hat, ist nicht eindeutig geklärt. PAGANOTTI et al. (2004) sehen den Schlüssel in der Entstehung von Siedlungen, Rodung von Urwaldgebieten und Ackerbau mancher Volksstämme (Populationen) im tropischen und subtropischen Afrika im ersten vorchristlichen Jahrtausend. Die Autoren meinen, dass sich dadurch besonders potente Vektoren des *Anopheles gambiae*-Komplexes mit dem Menschen verbreitet und auf Grund neuer, durch den Menschen geschaffener optimaler Lebensbedingungen sich so veränderten, dass sich auch die von ihnen übertragenen Erreger in ihrer Pathogenität verändert hätten. Das kann so gewesen sein, es ist indes kaum zu erklären und noch weniger zu beweisen. Es ist schon möglich (und vielleicht sogar wahrscheinlich), dass sich der Mensch durch veränderte Lebensweise „seine Stechmücken herangezüchtet hat“, dass also eine Selektion bestimmter Stämme von Spezies (oder Subspezies) des *Anopheles gambiae*-Komplexes zu extremer Anthropophilie mancher Stechmücken geführt hat. Aber abermals muss man fragen, weshalb sich deshalb *Plasmodium falciparum* verändert haben sollte.

Wie immer auch, Evolution und Koevolution von Vektor, Erreger und Mensch haben zu der heute bestehenden Situation geführt. Der Mensch hat prompt auf die neue Bedrohung durch eine lebensgefährliche Erkrankung reagiert. Es gibt mehrere Mutationen, die zwar in homozygotem Zustand zu schweren Erkrankungen

führen (können), die aber bei Heterozygoten vor Malaria tropica schützen, ohne dass die Lebensqualität und Lebenserwartung des Merkmalsträgers eingeschränkt sind: Sichelzellenanämie (Kasten 19), verschiedene Formen von Thalassämie und Glukose-6-Phosphatdehydrogenase-Mangel.

Der Mensch hat allerdings nicht nur durch seine Mutationen – und daher ohne es zu wissen – auf die Bedrohung durch Malaria reagiert, er hat auch – und das wird wohl insgesamt bei Phänomenen der Koevolution zu wenig bedacht – mit seinem Intellekt eingegriffen und durch die Entwicklung und den massiven Einsatz mehrerer gegen Plasmodien hochwirksamer Medikamente in vielen Teilen des Verbreitungsgebiets der Plasmodien massiv in das Genom dieser Parasiten eingegriffen. Gegen fast alle in der Chemoprophylaxe der Malaria eingesetzten Substanzen haben verschiedene Stämme in verschiedenen Gebieten der Erde Resistenzen entwickelt – das heißt, dass bestimmte Mutationen durch den Selektionsdruck des Medikaments herausselektioniert wurden (W.H. WERNSDORFER & G. WERNSDORFER 2004). Damit wird der Mensch mit genetisch veränderten Erregern konfrontiert, was letztlich wiederum auf sein Genom zurückwirken kann.

7.3. Bandwürmer der Gattung *Taenia*

Der Mensch kann für insgesamt ca. 60 Bandwürmer als Wirt fungieren. In den weitaus meisten Fällen ist er nur akzidenteller Wirt, der ohne Bedeutung für den Zyklus ist. Für einige wenige Spezies (*Diphyllobothrium latum*, *Dipylidium caninum*, *Hymenolepis diminuta*, *H. nana*) stellt er – neben anderen Säugetieren – einen mehr oder weniger wichtigen, jedenfalls voll geeigneten Endwirt dar, und für drei Spezies fungiert er als einziger natürlicher Endwirt, nämlich für *Taenia solium*, *T. saginata* und *T. asiatica* (Abb. 33)²⁰. Als Zwischenwirte fungieren je nach Spezies Schwein oder Rind. Der Mensch akquiriert die Parasiten, indem er ungenügend erhitztes Fleisch der

²⁰ Für einige anderen Arten der Familie Taeniidae ist der Mensch falscher Zwischenwirt, nämlich für die Arten des Genus *Echinococcus* (*E. granulosus*, *E. multilocularis*, *E. oligarthus*, *E. vogeli*), die zu schweren und lebensgefährlichen Krankheiten führen können. Ebenso kann er falscher Zwischenwirt des Quesenbandwurms (*Multiceps multiceps*) mit Lokalisation der Finne im Gehirn und Auslöser einer das Leben bedrohenden Krankheit sein. Eine weitere *Taenia*-Art, *T. crassiceps* (die natürlichen Endwirt sind Hund, Fuchs, Luchs u.a., die natürlichen Zwischenwirte Mäuse), wurde gelegentlich, besonders bei AIDS-Patienten, gefunden; auch in diesem Fall ist der Mensch falscher Zwischenwirt und erkrankt schwer.

²¹ Dass der Mensch im Falle von *Taenia solium* durch orale Aufnahme der Eier als falscher Zwischenwirt quasi die Rolle des Schweines einnehmen und dabei schwer und lebensgefährlich an Zystizerkose erkranken kann, sei nur erwähnt, ist aber in diesem Zusammenhang ohne Bedeutung.

²² Infestationen mit *Taenia*-Arten sind erstaunlich häufig. CROMPTON (1999) gibt für *T. saginata* weltweit 77 Millionen an, für *T. solium* 10 Millionen Menschen. Alle diese müssen rohes oder ungenügend erhitztes finniges Fleisch von Rind bzw. Schwein gegessen haben.

Zwischenwirte mit noch lebenden Finnen aufnimmt²¹. Von keiner dieser drei Spezies sind andere Endwirte bekannt. Die Existenz dieser drei Bandwurm-Arten hängt also absolut von der Verfügbarkeit dieses Endwirts Mensch ab, der die entsprechenden Zwischenwirte verzehren muss²². Das ist erstaunlich, bedeutet es doch, dass die Zyklen erst zustande gekommen sein können, als die Hominini von der Herbivorie zum Aasfressen und schließlich zur Karnivorie, eigentlich Omnivorie, übergegangen sind (ASPÖCK 2000). Das mag vor etwas mehr als zwei Millionen Jahren gewesen sein.

Der Ursprung der *Taenia*-Arten des Menschen liegt mit Sicherheit in Afrika. Das lässt sich aus den molekularbiologischen Untersuchungen zur Phylogenie der Spezies des Genus *Taenia* überzeugend schließen (HOBBERG et al. 2001). Die Schwesterart von *T. solium* ist *T. hyenae*, eine Art, deren Endwirte Hyaeniden und deren Zwischenwirte Boviden sind. *Taenia hyenae* ebenso wie die anderen drei Spezies (auch sie haben Boviden als Zwischenwirte), mit denen *T. solium* insgesamt einen Kladus bildet, sind auf Afrika beschränkt. *Taenia saginata* und *T. asiatica* sind Schwesterspezies und gehören einem ganz anderen Kladus als *T. solium* an, er umfasst nur noch eine weitere Art, *T. simbiae*, die das Adelphotaxon zu den beiden beim Menschen vorkommenden Arten dieses Kladus bildet. Auch *T. simbiae* kommt in Afrika vor, die Endwirte sind Feliden, die Zwischenwirte Boviden. Irgendwann muss also ein Switch – wohl richtiger ein allmählicher Wirtstransfer – mit einem Wechsel des Endwirts stattgefunden haben. Vor nicht allzu langer Zeit wurde die Meinung vertreten, dass die Vergesellschaftung der *Taenia*-Arten mit dem Menschen ein Ergebnis der Domestikation von Schwein und Rind gewesen sei. Diese Überlegung scheint heute geradezu unverständlich. Das Schwein wurde vor etwa 10.000 Jahren domestiziert, das Rind vor etwa 8.000 Jahren. In dieser Zeit kann gewiss eine Menge passieren, aber nicht ein so grundsätzlicher Umbau des Zyklus, bei dem die ursprünglichen Endwirte (bei dem Kladus, dem *T. solium* angehört, Hyanidae, Canidae oder Felidae; bei dem *T. saginata*-*T. asiatica*-*T. simbiae*-Kladus vermutlich Felidae) vollkommen ausgeschieden sind. Der Prozess dieses Transfers des Parasiten vom Endwirt „Raubtiere“ zum Endwirt „Mensch“ ist gewiss nicht von heute auf morgen passiert, hat vielmehr wahrscheinlich zigtausend Jahre in Anspruch genommen.

Am plausibelsten ist das folgende Szenario: Als die frühen *Homo*-Populationen Aasfresser wurden, nahmen sie erstmals und in der folgenden Zeit mit dem Fleisch der von Raubtieren gerissenen und verlassenen Beutetiere (besonders Boviden) zunehmend Finnen von *Taenia*-Arten auf. Das war natürlich irgendwo im nördlichen subsaharischen Afrika vor vielleicht 2,5 Millionen

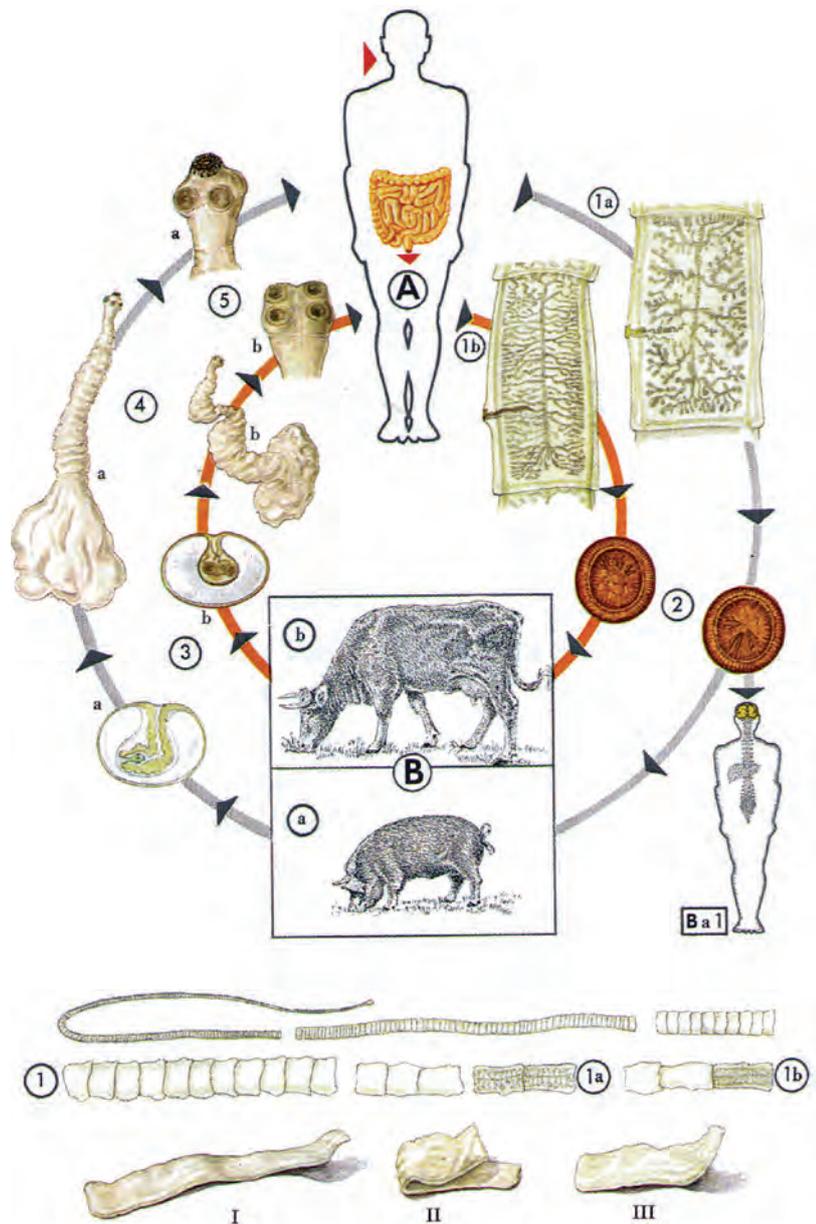


Abb. 33: Zyklen von *Taenia solium* (Schweinebandwurm) (außen) und *Taenia saginata* (Rinderbandwurm) (innen). – Als Endwirt (A) fungiert bei beiden Bandwürmern ausschließlich der Mensch. In seinem Dünndarm leben die mehrere Meter langen geschlechtsreifen Würmer (1), deren letzte Glieder (1a, 1b) täglich abgestoßen werden (sie enthalten ca. 100.000 Eier) und sich am Boden oder an der Vegetation fortbewegen können (I-III). Werden die Bandwurmglieder oder die freigewordenen Eier, die die Erstlarven (=Onkosphären) enthalten (2), von einem geeigneten Zwischenwirt (B) – einem Rind (bei *T. saginata*) oder einem Schwein (bei *T. solium*) – gefressen, dann entwickelt sich in deren Muskulatur (allenfalls anderen Organen) der Metazestode (= Finne = Zystizerkus; *Cysticercus bovis* bei *T. saginata*, *Cysticercus suis* bei *T. solium*) (3). Nimmt der Mensch mit rohem oder ungenügend erhitztem Fleisch die Finnen (4) auf, so stülpen diese den Scolex (5) aus, setzen sich im Dünndarm fest und werden zu den geschlechtsreifen Bandwürmern. Bei *Taenia solium* kann der Mensch als akzidenteller Zwischenwirt fungieren (Ba1), die Onkosphären gelangen in Gehirn, Auge, Haut oder andere Organe, wachsen zu Metazestoden heran und können eine lebensgefährliche Krankheit hervorrufen. *T. solium* und *T. saginata* sind Beispiele für diheteroxene (Kasten 12), anthropostenoxene (Kasten 14) Parasiten. AUS PIEKARSKI 1987, mit freundlicher Genehmigung von Springer Science+Business Media.

Jahren. Im Laufe der Zeit lernten die Hominini gezielt, durch organisiertes Vertreiben der Raubtiere an Aas heranzukommen, und die Häufigkeit der Aufnahme von Fischen mit dem Fleisch z.B. von Büffeln oder Antilopen stieg weiter. Schließlich wurden diese frühen Hominini Fleisch- bzw. Allesfresser, indem sie lernten zu jagen. Niemand weiß, wie lange diese Periode wirklich gedauert hat, sie wird natürlich auch nicht zeitgleich in allen Populationen stattgefunden haben, aber man kann gewiss 100.000 Jahre oder mehr für diesen Wirts-Transfer annehmen. Es erscheint weiters plausibel, dass die aus Afrika erstmals ausgewanderten *Homo ergaster/erectus*-Populationen die bereits an ihn adaptierten Taenien – zumindest eine Spezies aus dem *Taenia saginata*-*T. asiatica*-*T. simbiae*-Kladus mitgenommen und bis nach Ostasien gebracht haben. Dort muss irgendwann später die Aufspaltung in *T. saginata* und *T. asiatica* erfolgt sein. Gäbe es nicht mindestens 1,7 Millionen Jahre alte Fossilfunde von *Homo* aus Ostasien, könnte man geradezu aufgrund der Existenz der auf Ostasien beschränkten *Taenia asiatica* – wenn auch in aller Vorsicht – den Schluss ziehen, dass es vor sehr langer Zeit in der Größenordnung von 1-1,7 Millionen Jahren dort Menschen gegeben haben muss. HOBERG et al. (2001) haben auf Grund molekularbiologischer Berechnungen die Bifur-

²³ Mit Recht kann man die drei *Taenia*-Arten mit dem Endwirt Mensch als Beweis dafür ins Treffen führen, dass Fleisch in das Nahrungsspektrum von *Homo sapiens* gehört. Dieser Schluss wird gelegentlich zu dem Schluss erweitert, dass Fleischessen daher gesund sein muss. Dem muss entgegengehalten werden, dass nicht alles, was natürlich ist, unbedingt (vor allem nicht zu jeder Zeit und uneingeschränkt) gesund sein muss. Dass die Steigerung der Proteinaufnahme durch den Übergang von der Herbivorie zur Karnivorie (Omnivorie) vermutlich die Voraussetzung dafür war, dass zwei Millionen Jahre später dieser Satz gedacht und geschrieben werden kann, ist so gut wie sicher. Es ist heute ebenso gesichert und bedarf keiner weiteren Diskussion, dass die übermäßige Aufnahme von Fleisch und daher von tierischem Fett mit der Entwicklung kardiovaskulärer (und anderer) Erkrankungen verknüpft ist. Es ist durchaus wahrscheinlich, dass der *H. ergaster* physiologisch auf solche pathogenetischen Faktoren ähnlich reagiert hat – besser hätte. Denn in mindestens zwei Punkten gibt es da einen wesentlichen Unterschied. Erstens: Kardiovaskuläre Erkrankungen auf Grund von übermäßiger Aufnahme von tierischem Fett treten erst in einem Lebensalter jenseits der Fortpflanzungsperiode auf, das heißt, dass sie (im Wesentlichen) keinen Einfluss auf die Reproduktionsraten der Spezies haben und daher von der Evolution toleriert werden können. Die Lebenserwartung der frühen Homines war natürlich so gering, dass nur die wenigsten in ein Alter kamen, in denen diese Erkrankungen manifest werden hätten können. Zweitens: Diese Menschen vor zwei Millionen und bis hinauf in die jüngste Vergangenheit, vielleicht bis der Mensch begann, Tiere für die Fleischgewinnung zu domestizieren, waren intensiv mit der Nahrungsmittelbeschaffung und der Bewältigung der Unbillen der Lebensumstände beschäftigt und körperlich so gefordert, dass sie kaum unnötig viel Fleisch und daher tierisches Fett aufnehmen konnten, weil es ihnen gar nicht zur Verfügung stand und weil sie das, was sie aufnahmen, zur Gänze in Energie umsetzten. Es fällt – bei aller Fantasie, die man entwickelt, wenn man über die Evolution des Menschen nachdenkt – schwer, sich einen 50 oder gar 60-jährigen, übergewichtigen *H. erectus* vorzustellen, der stundenlang vor dem Fernsehapparat sitzt, abwechselnd raucht, Whisky trinkt und Chips isst. Man sollte – das ist die Botschaft dieser Fußnote – die Bandwürmer nicht für unmäßigen Fleischkonsum herhalten lassen, weil das ja so natürlich sei.

kation *T. saginata*/*T. asiatica* auf eine Periode von 0,78-1,71 Millionen Jahre geschätzt.

Der Mensch hat also die Evolution der *Taenia*-Arten massiv beeinflusst. Haben die *Taenia*-Arten auch die Evolution der Hominini beeinflusst? Wir kennen (noch) keine genetische Veränderung, die das beweisen würde, aber sie ist sehr wahrscheinlich. Und Hand in Hand mit der Änderung der Biologie der Taenien ging eine Änderung der Biologie der Hominini einher. Der sprunghafte Anstieg der intellektuellen Fähigkeiten der Hominini durch gesteigerte Aufnahme von Proteinen durch Fleischverzehr steht jedenfalls in Zusammenhang mit der Evolution der *Taenia*-Arten. Oder, anders gesagt, Taenien, für die der Mensch als Endwirt fungiert, waren vermutlich der Preis für einen der entscheidendsten Schritte in der Hominisation²³.

7.4. *Echinococcus*-Arten

Auch die Echinokokken gehören zu der Familie der Taeniidae und haben, wie alle Vertreter der Taeniidae, einen Zyklus mit 2 Säugetierwirten. Die Gattung *Echinococcus* umfasst derzeit sieben Arten²⁴ (THOMPSON & MCMANUS 2002, XIAO et al. 2006). Verschiedene Vertreter, im Wesentlichen *E. granulosus* und *E. multilocularis*, können beim Menschen schwere, ja lebensbedrohende Erkrankungen hervorrufen. *Echinococcus granulosus*, der Hundebandwurm, ist der Erreger der Zystischen Echinokokkose und *E. multilocularis*, der Fuchsbandwurm, ist der Erreger der Alveolären Echinokokkose. In beiden Fällen infiziert sich der Mensch, wenn er die Eier des jeweiligen Wurms oral aufnimmt, und in beiden Fällen siedelt sich der Parasit dann im Menschen primär (meist) in der Leber an, stört deren Funktionen wesentlich und zerstört häufig (vor allem bei *E. multilocularis*) das Organ. Der Mensch ist allerdings in jedem Fall akzidenteller (falscher) Zwischenwirt, weil das Fortlaufen des Zyklus voraussetzen würde, dass der Mensch vom Endwirt (im Wesentlichen: Hund oder Fuchs) gefressen wird. Der Zyklus ist in Abbildung 34 dargestellt.

Alle *Echinococcus*-Arten haben sich also in Tieren – ohne den Menschen – entwickelt. Trotzdem hat der Mensch ganz massiv auf die Evolution von *Echinococcus* spp. und zwar insbesondere von *E. granulosus*, eingewirkt, und zwar zunächst dadurch, dass er vor mehr als 15.000 Jahren (möglicherweise sogar wesentlich früher) begonnen hat, Tiere zu domestizieren. Der erste und für sehr lange Zeit auch der einzige Begleiter des Menschen war der Hund, vor etwa 12.000 Jahren folgte das Ren-

²⁴ Insgesamt wurden bereits 17 Arten beschrieben (hauptsächlich aufgrund unterschiedlicher Wirtsspezifität), molekulare Untersuchungen haben aber gezeigt, dass viele dieser Arten nicht valide sind und dass fast alle Arten in zahlreichen verschiedenen Zwischen- und zum Teil sogar in mehreren Endwirten parasitieren können (siehe dazu auch Tab. 11).

Tab. 11: *Echinococcus*-Spezies und -Stämme und deren Vorkommen und Wirtsspezifitäten.

Designierte Spezies	ursprüngliche Bezeichnung	Vorkommen	Bekannte Endwirte	Bekannte Zwischenwirte	Mensch	Genotyp
<i>E. granulosus</i>	Schaf-Stamm	Europa, Asien, N- und S-Amerika, Australien, Neuseeland	Hund, Fuchs, Dingo, Schakal, Hyäne	Schaf, Rind, Schwein, Kamel, Ziege, Büffel, Känguru, Wallaby	+	G1
<i>E. granulosus</i>	Tasman. Schaf-Stamm	Tasmanien, Argentinien	Hund, Fuchs	Tasmanisches Schaf, Schaf, Rind, Büffel	+	G2
<i>E. granulosus</i>	Büffel-Stamm	Asien	Hund, Fuchs?	Büffel, Rind?	?	G3
<i>E. equinus</i>	Pferd-Stamm	Europa, Mittlerer Osten, Süd-Afrika, Neuseeland?, USA?	Hund	Pferd, andere Equinae	-	G4
<i>E. ortleppi</i>	Rind-Stamm	Europa, Asien, S-Afrika, S-Amerika?	Hund	Rind, Büffel, Zebra	+	G5
<i>E. canadensis</i> *	Kamel-Stamm	Mittlerer Osten, China, Afrika, Argentinien	Hund	Kamel, Ziege, Rind?	+	G6
<i>E. canadensis</i> *	Schwein-Stamm	Europa, N-Asien, S-Amerika	Hund	Schwein	+	G7
<i>E. canadensis</i> *	Zerviden-Stamm	Europa, Asien, N-Amerika	Wolf, Hund	Hirschartige	+	G8
<i>E. canadensis</i> *	Löwen-Stamm	Afrika	Löwe	Zebra, Gnu, Schwein, Warzenschwein, Büffel, Buschschwein, Antilope, Giraffe?, Nilpferd	+	G9
<i>E. canadensis</i> *	Fennoskand. Zerviden-Stamm	Finnland, Skandinavien	Wolf	Hirschartige	?	G10
<i>E. oligarthrus</i>		Mittel- und Südamerika	Katzenartige	Nagetiere	+	
<i>E. vogeli</i>		Mittel- und Südamerika	Waldhund	Nagetiere	+	
<i>E. shiquicus</i>		China (Tibetisches Hochplateau)	Fuchs	<i>Ochotona curzoniae</i> (Schwarzlippiger Pfeifhase)	-	
<i>E. multilocularis</i>		N-Hemisphere	Fuchs, Hund, Wolf, Kojote, Waschbär, Katze	Nagetiere, Schwein, Hund, Affe, Pferd	+	

* von LAVIKAINEN et al. (2005) und NAKAO et al. (2007) vorgeschlagener Artname.

tier, vor über 10.000 Jahren Schaf und Schwein und später dann Ziege, Rind, Esel, Dromedar, Kamel und Katze.

Nun fällt sofort auf, dass *E. granulosus* den Hund als Endwirt hat und dass alle der später vom Menschen domestizierten Tiere zu seinen potenziellen Zwischenwirten zählen: es gibt einen „Zerviden“-Stamm, einen „Schaf-Stamm“, einen „Schwein-Stamm“ usw. (siehe Tab. 11). Bereits Hippokrates (ca. 460-370 v.Chr.) hat festgehalten, dass sowohl beim Menschen als auch bei all seinen Haustieren dieselben „Wasser“-gefüllten Blasen in Leber und Lunge auftreten können – bei seinen detaillierten Beschreibung dieser Krankheit handelt es sich also vermutlich um die erste schriftliche Erwähnung der Zystischen Echinokokkose.

Für die Evolution der Echinokokken werden heute folgende zwei Szenarien vorgeschlagen (NAKAO et al. 2007): Entweder die Gattung *Echinococcus* ist tatsächlich in einem Kaniden²⁵ entstanden, und zwar in Nordamerika, oder aber der Vorfahre der heutigen *Echinococcus*-Arten ist in Feliden und damit in Asien entstanden. Jedenfalls ist dies im Miozän geschehen, und im späten Miozän kam es dann zu einer Ausbreitung der Kaniden nach Asien und der Feliden nach N-Amerika. Im Pleis-

zän erreichten beide über die Panama-Landbrücke nun auch S-Amerika – und dort sind ja auch beide bekannte Wirte von Echinokokken: In den Kaniden hat sich die Art *E. vogeli* herausgebildet und in den Feliden die Art *E. oligarthrus*. Alle anderen *Echinococcus*-Arten haben heute Vertreter der Kaniden als Endwirte. Über die Kaniden ist auch der Mensch mit den Echinokokken in Kontakt gekommen, und zwar erstmals vermutlich ebenfalls im Pleistozän. Mensch und Wolf „bewohnten“ im späten Pleistozän in weiten Teilen der Nordhemisphäre denselben Lebensraum – und als der Mensch dann begann, sich gezähmte Wölfe (also Hunde) als Haustiere zu halten, holte er mit dem Hund den *Echinococcus* in seine unmittelbare Nähe. Und als der Mensch dann auch noch eine ganze Reihe anderer Tiere, zunächst wohl im

²⁵ Die Familie der Canidae hat sich vor ungefähr 50 Millionen Jahren von den anderen Karnivoren getrennt und stammt ursprünglich aus N-Amerika; alle heutigen Canidae sind sehr nah miteinander verwandt und leiten sich von einem gemeinsamen Vorfahren, der vor etwa zehn Millionen Jahren gelebt hat, ab. Der „Hund“ hat mehrere, voneinander unabhängige Ursprünge – und zwar entweder, weil er mehrmals (zu unterschiedlichen Zeiten und/oder an unterschiedlichen Orten) aus dem Wolf gezüchtet wurde, oder weil sich später Hunde mit Wölfen gekreuzt haben – dazu muss man wissen, dass alle Vertreter der Gattung *Canis*, also alle Hunde, Wölfe, Schakale, etc., miteinander fruchtbar kreuzbar sind, und es sich deshalb im strengen Sinne nur um eine einzige Art handelt (VILA et al. 1997).

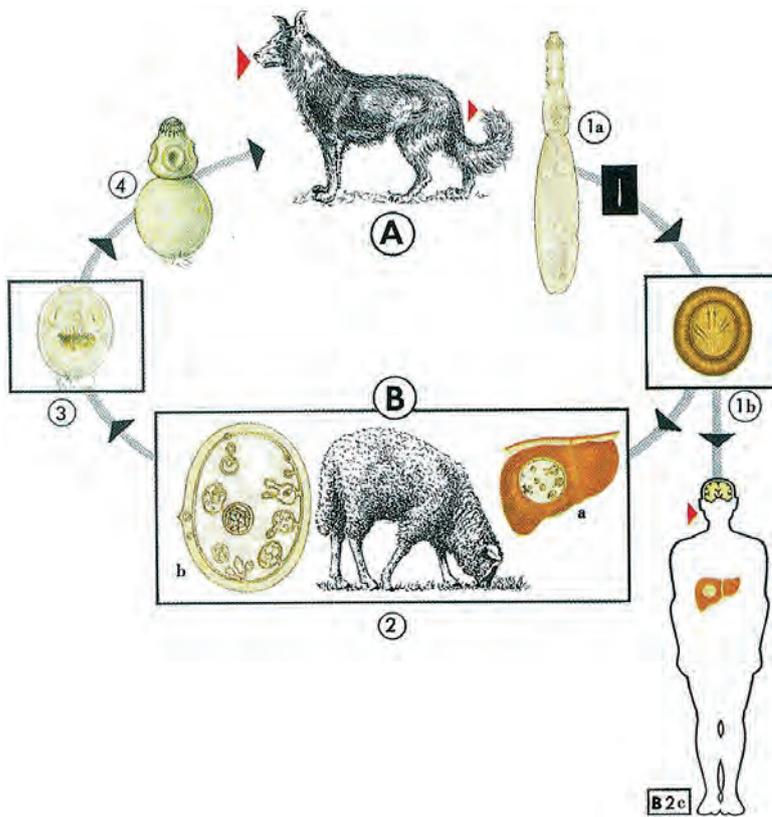


Abb. 34: Entwicklungszyklus von *Echinococcus granulosus* (Hundebandwurm). – Als Endwirte (A) fungieren Hunde und andere Kaniden, in deren Dünndarm die geschlechtsreifen Bandwürmer (natürliche Größe: ca. 4-7 mm) (1a) leben. Sie produzieren Eier, die mit dem jeweils letzten abgestoßenen Glied (ca. 200 pro Proglottide) des Bandwurms nach außen gelangen. Die Eier (1b) enthalten die Erstlarve, die Onkosphäre (1b), die, wenn sie in einen potenziellen Zwischenwirt (B) (z.B. Schaf) gelangt, sich vorwiegend in der Leber, jedoch auch in anderen Organen, zu einem Metazestoden (= Finne = Hydatide = Zyste = *Echinococcus*-Blase) (2a) entwickelt, in dem sich auf ungeschlechtlichem Wege durch Sprossung, also vegetative Vermehrung, zahlreiche Tochterzysten entwickeln, in denen Protoscolex (eingestülpt: 3, ausgestülpt: 4), das sind die Kopfanlagen der Bandwürmer, entstehen (2b). Wenn ein Hund oder ein anderer präsumptiver Endwirt einen infizierten Zwischenwirt frisst, nimmt er die Protoscolex auf, aus denen die geschlechtsreifen Bandwürmer werden. Bedauerlicherweise kann auch der Mensch als akzidenteller Zwischenwirt fungieren (B2c), die Infektion führt zu einer schweren und lebensgefährlichen Krankheit. *E. granulosus* ist ein Beispiel für einen diheteroxenen (Kasten 12) Parasiten mit einem Generationswechsel, und zwar einer Metagenese (Kasten 13). AUS PIEKARSKI 1987, mit freundlicher Genehmigung von Springer Science+Business Media.

nördlichen Teil von Asien das Rentier und im südlichen Teil von Asien das Schaf, aber bald auch mehrere Tiere gleichzeitig um sich und damit auch um den Hund „scharfe“, so standen diesem auf einmal ganz neue Beutetiere (eigentlich nur Fleischlieferanten) – und dem *Echinococcus* dadurch neue Zwischenwirte zur Verfügung. Der Mensch hat also das Wirtsspektrum von *Echinococcus* ganz dramatisch erweitert.

Er hat aber noch auf andere Weise in die Evolution von *Echinococcus*-Arten eingegriffen, er ist nämlich auf Reisen gegangen und hat auf diese Reisen entweder seinen Hund oder sein Vieh oder auch beide mitgenommen. Auf diese Weise hat er zumindest *E. granulosus* über die ganze Welt verbreitet – und auf den verschiedenen Kontinenten bzw. zwischen den unterschiedlichen Wirtstieren haben sich dann über die Jahrhunderte (viel länger kann es nicht gedauert haben!) neue Stämme herausgebildet (siehe Tab. 11). Der am weitesten verbreitete Stamm ist der Schaf-Stamm (G1), und dies ist auch jener Stamm, der für die meisten klinischen Echinokokkose-Fälle beim Menschen verantwortlich ist. Die wichtigsten Endemiegebiete der Zystischen Echinokokkose sind heute China²⁶, Turkana (Kenia), Peru und Tunesien, aber auch beispielsweise in Israel und in Kuwait gibt es auffallend viele Fälle beim

²⁶ In 87% von China kommt zumindest entweder *E. granulosus* oder *E. multilocularis*, in vielen Gegenden kommen beide syntop vor.

Menschen. In Österreich werden pro Jahr etwa 10-15 Fälle diagnostiziert, allerdings handelt es sich hier größtenteils um importierte Fälle.

Nach Australien wurde der *Echinococcus*, und zwar der so genannte Schaf-Stamm, eingeschleppt, als die Europäer das Land kolonialisierten und Schafe zur Viehzucht mitbrachten (vor der Kolonialisierung hat es in Australien keine Schafe gegeben). Durch die in den ersten Jahrzehnten schlechten Haltungsbedingungen der Schafe konnte sich die Echinokokkose sehr rasch über weite Teile des Kontinents ausbreiten. Bald wurden auch wilde Tiere in den Zyklus integriert, sodass heute auch Känguru und Wallaby wichtige Zwischenwirte von *E. granulosus* in Australien darstellen.

Dadurch, dass für den Schaf-Stamm auch der Fuchs als Endwirt fungieren kann, hat sich inzwischen sogar ein urbaner Zyklus etabliert. Die Einwanderung von Füchsen in den städtischen Bereich, die auch in Europa in den letzten Jahren zu beobachten ist, ist auch wiederum auf den Menschen zurückzuführen. Durch die groß angelegten Tollwut-Bekämpfungsprogramme der letzten Jahrzehnte ist die Fuchspopulation so massiv angewachsen, dass der natürliche Lebensraum der Füchse für sie zu klein wird und sie auf der Suche nach Nahrung in die Städte vordringen. Auf diese Weise hat der Mensch übrigens inzwischen auch in die Evolution von *E. multilocularis*, der ja den Fuchs als Endwirt hat, eingegriffen.

Ein besonders dramatisches Beispiel der „Verschleppung“ des *Echinococcus* ist seine Einführung nach Turkana (Kenia). Dies geschah vermutlich zunächst durch die Araber und später durch die Europäer, welche Hund und Schaf dorthin mitbrachten. Durch die in dieser Region übliche Form der Bestattung (die Toten werden nicht begraben, sondern quasi in den Sand gelegt – und sind somit den ausgehungerten Hunden als Nahrung zugänglich) und den durch Armut bedingten niedrigen Hygienestandard (Hunde werden mit menschlichen Fäkalien und Menstrualblut „gefüttert“ – leben also in dauerndem Körperkontakt mit den Menschen, v.a. den Frauen) konnte sich sogar ein Hund-Mensch-Hund-Zyklus etablieren. Inzwischen ist die Echinokokkose in Turkana so weit verbreitet (und verschuldet eine so hohe Morbidität und auch Mortalität), dass theoretisch sogar die Möglichkeit besteht, dass nun auch der Wurm in die Evolution des Menschen eingreift: Eine Mutation, die bewirkt, dass ihr Träger unempfindlich für *E. granulosus* ist, würde sich vermutlich sehr rasch in der Bevölkerung durchsetzen, da sie das Leben dieser Menschen deutlich verlängern und damit die Anzahl der Nachkommen erhöhen würde. Zwar konnten die Infektionsraten beim Menschen durch ein seit etwa 20 Jahren bestehendes intensives *E. granulosus*-Bekämpfungsprogramm bereits deutlich gesenkt werden, sie sind aber immer noch die höchsten weltweit. Durch Therapie der infizierten Patienten, Kontrolle der Hundepopulation (Tötung der streunenden Hunde und Sterilisation und Entwurmung der Hunde in menschlichem Besitz) und Aufklärungsarbeit konnten die Befallsraten in Turkana bei Hunden von etwa 70% auf 30% und die Prävalenz der Echinokokkose beim Menschen von etwa 7% auf 2,5% gesenkt werden (BUISHI et al. 2006, MAGAMBO et al. 2006).

Echinococcus granulosus kommt also heute – durch die massive Einwirkung des Menschen – weltweit vor²⁷, in vielen Regionen kommen mehrere *E. granulosus*-Stämme parallel vor, z.T. auch mit überlappenden Zyklen. Hunde können sogar nachweislich zwei Stämme gleichzeitig beherbergen (*E. granulosus* ist ja nur wenige Millimeter groß, es können also mehrere Tausend Individuen im Darm eines Hundes leben). Die Wirtsspezifität und die Humanpathogenität der verschiedenen Stämme sind allerdings sehr unterschiedlich. Beispielsweise kommen in Turkana der Schaf- und der Kamelstamm parallel vor, für die zahlreichen und schwer verlaufenden Infektionen beim Menschen ist allerdings fast ausschließlich der Schafstamm verantwortlich, denn der Kamelstamm hat für den Menschen eine wesentlich geringere Pathogenität. Der Schafstamm (G1) ist insgesamt der beim Menschen am häufigsten vorkommende Stamm – und er ist vermutlich auch der phylogenetisch älteste Stamm. Der Tasmanische Schaf-

Stamm (G2) und der Büffelstamm (G3) sind nah mit dem Schafstamm verwandt und werden heute als *E. granulosus* im strengen Sinne angesehen. Der Kamelstamm (G6), der Schweinestamm (G7), der Zervidenstamm (G8), der Löwenstamm (G9) und der Fennoskandinavische Zervidenstamm (G10) sind ganz eng miteinander verwandt und sind vermutlich erst in jüngerer Zeit entstanden (NAKAO et al. 2007, OBWALLER et al. 2004).

7.5. Läuse

Drei Spezies²⁸ der Unterordnung Anoplura (Echte Läuse) der Ordnung Phthiraptera (Tierläuse) parasitieren als stationäre Ektoparasiten (Kasten 10, 15) am Menschen: *Pediculus capitis* (Kopflaus, Abb. 35), *Pediculus humanus* (Kleiderlaus) und *Phthirus pubis* (Schamlaus, Filzlaus). Alle drei Läuse sind streng anthropostenoxen.

Die Tatsache, dass die Läuse des Menschen keinen anderen Wirt haben, führt zu dem Schluss, dass sie uralte Begleiter der Evolution der Hominini sein müssen. Es ist naheliegend, Nachschau zu halten, von welchen Läusen unsere nächsten Verwandten – Schimpansen und Gorilla – parasitiert sind. Schimpansen beherbergen eine andere Spezies des Genus *Pediculus*, *P. schaeffi*, sie ist die Schwesterart von Kopflaus und Kleiderlaus. Der Gorilla hingegen beherbergt eine andere Spezies des Genus *Phthirus*, *P. gorillae* (weitere *Phthirus*-Arten sind nicht bekannt). Molekularbiologische Untersuchungen der jüngeren Zeit haben bestätigt und präzisiert, was man schon früher vermutet hatte: Die Bifurkation *Phthirus/Pediculus* ist vor 11,5 (zumindest vor mehr als 10) Millionen Jahren erfolgt (die Bifurkation Hominini+Panini/Gorilla liegt 9-10 Millionen Jahre zurück) (Abb. 36), die Bifurkation Kopflaus/*Pediculus schaeffi* vor etwa 5,6 Millionen Jahren – etwa die Zeit der Bifurkation Hominini/Panini. Aber wie sieht der Stammbaum für Kopflaus und Kleiderlaus aus? Schon früher wurde die Kleiderlaus als die viel jüngere der beiden be-

²⁷ Im Gegensatz dazu ist *E. multilocularis* auf die N-Hemisphäre beschränkt geblieben – nicht zuletzt deshalb, weil weder Fuchs noch Nagetiere besonders beliebte Haustiere des Menschen sind und somit auch nicht von diesem gezüchtet und weltweit verbreitet wurden.

²⁸ Kopflaus und Kleiderlaus werden von manchen Autoren als Subspezies einer Art (*Pediculus humanus*) betrachtet: *P. h. humanus* und *P. h. capitis*. Es ist bemerkenswert, dass die Frage des taxonomischen Status von Kopf- und Kleiderlaus bis heute nicht geklärt ist und durchaus unterschiedlich beantwortet wird (MAIER & HABEDANK 2002). Auch mehrere molekularbiologischen Untersuchungen der jüngsten Zeit (LEO et al. 2002, 2005, KITTLER et al. 2003, REED et al. 2004, LEO & BARKER 2005) konnten die Frage nicht endgültig klären. LEO et al. (2002) veröffentlichten eine Arbeit mit dem Titel „Evidence from mitochondrial DNA that head lice and body lice of humans (Phthiraptera: Pediculidae) are conspecific“. Aber drei Jahre später schrieben LEO et al. (2005) „our results indicate that head and body lice are separate species“. Aus Gründen der Einfachheit werden Kopflaus und Kleiderlaus in dieser Arbeit als (oder wie) Spezies behandelt, obwohl tatsächlich vieles für eine Konspezifität spricht.



Abb. 35: *Pediculus capitis* (Kopflaus), nach der Blutmahlzeit. Foto: Dr. Heiko Bellmann.

trachtet; dies hat sich nun auch molekularbiologisch bestätigen lassen²⁹.

Einige der Arbeiten der jüngsten Zeit (z.B. KITTLER et al. 2003, REED et al. 2004) haben gezeigt, dass die *Pediculus*-Populationen des Menschen insgesamt, also Kopflaus und Kleiderlaus, in zwei Cluster zerfallen, die sich vor mehreren 100.000 Jahren (KITTLER et al. 2003: 525.000

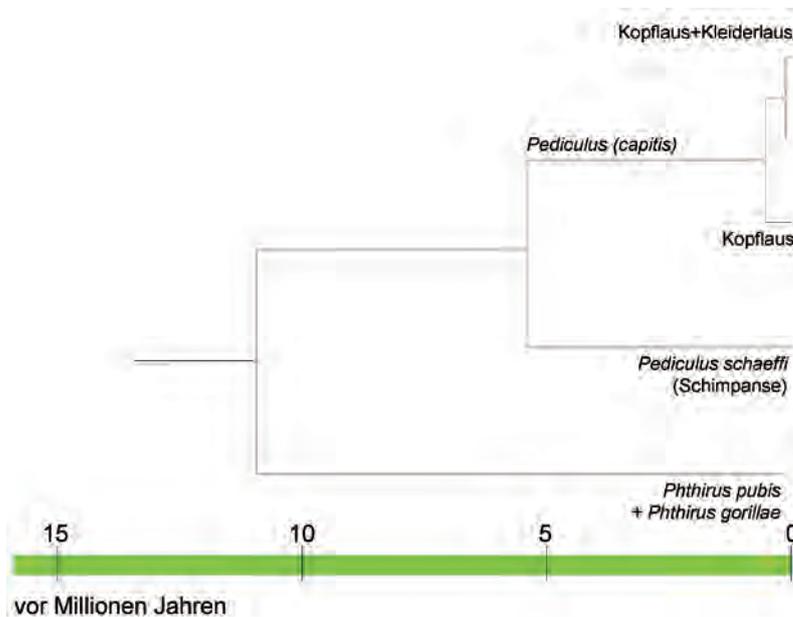


Abb. 36: Stammbaum der Läuse des Menschen. Wenn die derzeitigen Vorstellungen richtig sind, dass es (wie hier gezeigt) einen alten, von den übrigen Populationen von Kopflaus und Kleiderlaus getrennten Kopflaus-Zweig gibt, stellt die Kopflaus im gegenwärtigen Sinn ein Paraphylum dar, der taxonomische Status müsste neu überdacht werden.

Jahre; REED et al. 2004: 1,8 Millionen Jahre) getrennt haben und von denen einer nur Kopfläuse, der andere Kopf- und Kleiderlaus enthält. Der letztere Zweig hat viele nahe beisammen liegende Cluster, und in mehreren finden sich Kopf- und Kleiderläuse. Wenn das richtig ist, beweist es, dass Kopf- und Kleiderlaus nicht auf dem Niveau von Spezies differenziert werden können.

Läuse sind als stationäre Parasiten an die behaarten Stellen des Körpers gebunden. Ihre Körperform und die Beine mit den die Haare umklammernden Klauen sind hervorragende Anpassungen an dieses Habitat. Aber der Mensch ist inzwischen ein „nackter Affe“ geworden und bietet daher nur wenige Stellen, eben die behaarten, an denen die Läuse leben können. Es gibt durchaus Gründe für die Überlegung, dass die Hominini die Haare verloren haben, um ihre Ektoparasiten zu reduzieren, um Zeit für intellektuell anspruchsvollere Tätigkeiten zu gewinnen, als es das Lausen darstellt (siehe Kapitel 6.5). Mindestens ein zweites Mal hat es in der Evolution des Menschen im Zusammenhang mit der Körperbedeckung eine Einflussnahme auf die Evolution der Läuse gegeben, nämlich als der Mensch begann, seinen nackten Körper in Felle und Textilien zu hüllen und so ein neues Habitat für Läuse zu schaffen (Kap. 6.6). Das war der Zeitpunkt, in dem die Evolution die Kleiderläuse hervorbringen konnte. KITTLER et al. (2003) haben bei ihren molekularbiologischen Untersuchungen errechnet, dass dieses Ereignis vor 72.000 ± 42.000 Jahren stattgefunden hat. Andere Autoren (REED et al. 2004) setzen diesen Zeitpunkt früher (bei etwa 500.000 Jahren) an. Wie oft, wo und innerhalb welcher Zeit dieser Übergang einzelner Populationen der (damaligen) Kopfläuse in die Kleidung erfolgt ist, lässt sich noch nicht beantworten. Die Entstehung der Kleiderläuse hatte ihrerseits wieder weitreichende Konsequenzen für den Menschen. Kleiderläuse (und nur diese!) übertragen *Rickettsia prowazekii*, den Erreger des Fleckfiebers, durch das im Verlauf der Menschheitsgeschichte Millionen Menschen getötet worden sind. Schon dadurch, dass der Genpool vieler humaner Populationen durch so gewichtige Aderlässe verdünnt wurde, hat sich zwangsläufig eine Koevolution ergeben.

7.6. Parasiten und Allergien und Autoimmunerkrankungen

Diese Thematik hat in der jüngeren Vergangenheit viel Beachtung nicht allein von Allergologen, Immunologen, Infektiologen und Parasitologen, sondern auch

²⁹ Natürlich ist dies eine sehr saloppe und eigentlich unzulässige Formulierung. Die *Pediculus*-Spezies, die am Menschen vor der Bifurkation Kopflaus/Kleiderlaus existierte, muss definitionsgemäß eine andere Spezies gewesen sein. Im Übrigen ergibt sich aus den neueren molekularbiologischen Untersuchungen, dass die Kopflaus ein Paraphylum repräsentiert.

vielen – vor allem betroffenen – Menschen aus allen Schichten der Bevölkerung gefunden. Der Grund dafür sind die Zunahme von Typ1-Allergien (Kasten 20) in den reichen Industrienationen mit hohem Lebensstandard und die (behauptete, manchmal belegte, aber letztlich nicht durchwegs überzeugend bewiesene) niedrige Prävalenz von Allergien in den Ländern der Dritten Welt. Mutatis mutandis ist die Situation bei Autoimmunerkrankungen (Kasten 21) ähnlich. Auch sie sind in den Entwicklungsländern und namentlich in den Tropen und Subtropen zu erheblichem Teil weitaus seltener als etwa in Europa und den USA. (Literatur zu dem Thema: GORE & CUSTOVIC 2004, DUNNE & COOKE 2005, WILSON et al. 2005, CARVALHO et al. 2006, LEONARDI-BEE et al. 2006, MCKAY 2006, MONCAYO & COOPER 2006, ZACCONE et al. 2006, TRUJILLO-VARGAS et al. 2007.)

In vielen Gebieten der Tropen und Subtropen ist der Helminthen-Index der Bevölkerung mehr als 100, d. h. dass im Durchschnitt jeder Mensch mehr als eine Wurmpezies (und diese oft zu hunderten) beherbergt. Besonders häufige Helminthen sind *Ascaris lumbricoides*, der Spulwurm, und *Trichuris trichiura*, der Peitschenwurm (Abb. 37). Man schätzt, dass etwa 1.5 Milliarden Menschen an Spulwurm-Befall und über eine Milliarde an Peitschenwurm-Befall leiden (ASPÖCK 2006).

Bei der Typ1-Allergie (Soforttyp-Reaktion, weil sie innerhalb von wenigen Minuten eintritt) schütten Mastzellen nach Verbindung der in ihnen lokalisierten IgE-Antikörper mit dem Allergen (z.B. Pollen, Hausstaubmilben, Insektengift...) biogene Amine (Histamin u.a.) aus, wodurch Mediatoren freigesetzt werden, die zu Vasodilatation, Ödemen, Bronchialobstruktion und anderen Erscheinungen führen können. Es handelt sich dabei um eine überschießende TH2-Immunantwort (siehe Kapitel 4.2.3). Die TH2-Antwort ist gekennzeichnet durch die Ausschüttung bestimmter Zytokine (IL-4, IL-5, IL-9, IL-11, IL-13); IL-4 und IL-13 stimulieren die IgE-Synthese und die Produktion von Mastzellen; IL-5 ist für die Eosinophilie von Bedeutung.

Auf dem Boden der Zunahme der Allergien in den Ländern mit hohem Lebensstandard und der geringen Prävalenz von Allergien in den Entwicklungsländern der Tropen wurde die sogenannte Hygiene-Hypothese entwickelt, die besagt, dass die überschießende TH2-Immunantwort bei Typ1-Allergien durch das Fehlen früherer und/oder permanenter Kontakte mit Antigenen (nicht nur von Parasiten s.str., sondern auch von anderen Erregern) bedingt wird. Wer also in einer parasitenarmen Umgebung aufwächst, wer z.B. vor Helminthosen bewahrt wird, entwickelt – bei entsprechender genetischer Prädisposition – eine weitaus höhere Bereitschaft zur Entwicklung von Allergien als jemand, der perma-

nent mit Helminthen infestiert ist. Das erscheint zunächst paradox, denn auch die Helminthosen sind durch eine überschießende TH2-Immunantwort gekennzeichnet. Die Erklärung dafür ist die, dass eine in früherem Lebensalter einsetzende Dauerinfektion mit Helminthen früh und wirksam die T-Regulatorzellen auf den Plan ruft, die die TH2-Immunantwort herunterregulieren und bei chronischer Infektion auf niedrigem Niveau und in Balance mit einer TH1-Immunantwort halten. Dies bedingt, dass auch bei Kontakt mit Allergenen die dadurch ausgelöste TH2-Immunantwort gedrosselt wird und gedrosselt bleibt. Ob das wirklich so ist, können wir heute nicht sicher beantworten. Die Meinungen gehen auch unter Allergologen auseinander, so wird auch darauf aufmerksam gemacht, dass in den Entwicklungsländern vielleicht und deshalb (scheinbar und nicht nur anscheinend) so wenige Allergien auftreten, weil man sich dort mit so vielen noch gewichtigeren Problemen zu befassen hat, dass man nicht entsprechend sorgfältig die Allergien unter die Lupe genommen hat, und dass dort, wo gründliche Studien durchgeführt wurde, die Prävalenz von Allergien erstaunlich hoch sein kann und jedenfalls höher als gemeinhin angenommen ist. Endgültig entschieden wird die Frage noch lange nicht sein, aber irgendein Zusammenhang existiert vermutlich. Entscheidend dabei sind mit Sicherheit die von frühester Kindheit an permanent bestehenden Helminthosen. Das kann man gerne in Kauf nehmen, wenn es wenige Würmer sind (wahrscheinlich genügen auch tatsächlich wenige) und wenn es nicht zu Komplikationen kommt. Aus heutiger Sicht erscheint es hingegen sinnlos und geradezu absurd, bei einem von Allergien geplagten erwachsenen Menschen die absichtlich herbeigeführte Infestati-

Typ 1-Allergien (Soforttyp-Reaktion)

- Allergische Rhinitis
- Rhinokonjunktivitis
- Asthma bronchiale
- Insektengiftallergien
- Hausstaub (Milben)-Allergie
- Nahrungsmittel-Allergie
- Urticaria, Angioödem
- Anaphylaktischer Schock

20

Autoimmunerkrankungen

- Typ-1-Diabetes
- Thyreotoxikose
- Myasthenia gravis
- Colitis ulcerosa
- Morbus Crohn
- Lupus erythematodes
- Multiple Sklerose
- Rheumatoide Arthritis
- Psoriasis
- u.v.a.

21

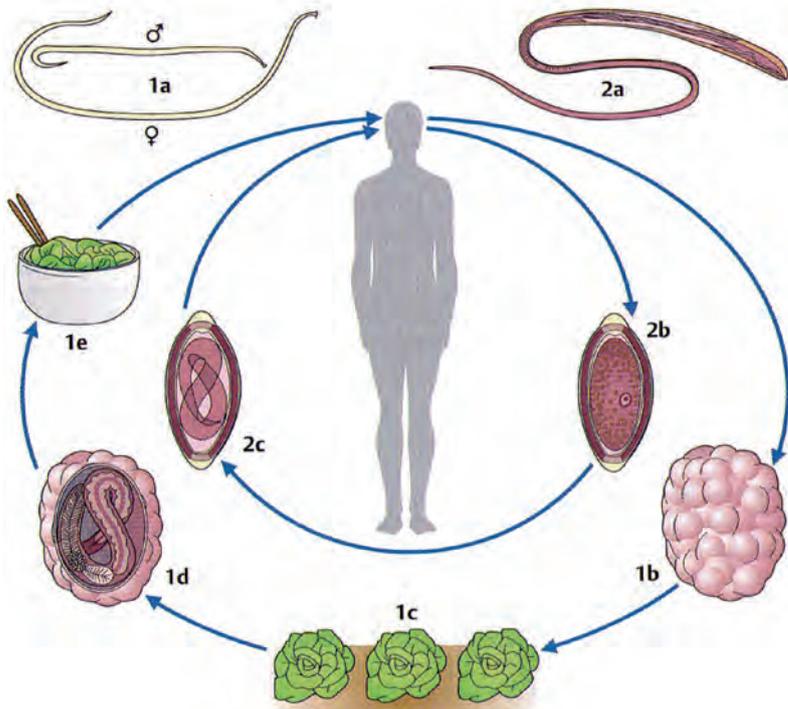


Abb. 37: Entwicklungszyklen von *Ascaris lumbricoides* (Spulwurm) (außen) und *Trichurus trichiura* (Peitschenwurm) (innen). – Der Mensch beherbergt diese Nematoden (1a, 2a) in seinem Dünndarm (*Ascaris*) bzw. Dickdarm (*Trichuris*). Die mit den Fäzes ausgeschiedenen Eier (1b, 2b) müssen im Freien reifen (1c); es entwickelt sich, je nach Temperatur, nach einer bis mehreren Wochen die infektionstüchtige Larve im Ei (1d, 2c), die der Mensch z.B. mit kontaminiertem Salat aufnehmen kann. Möglicherweise schützen gerade diese beiden außerordentlich häufigen Würmer unter bestimmten Umständen zum Teil vor Allergien und Autoimmunerkrankungen. Aus ECKERT & DEPLAZES 2005, mit freundlicher Genehmigung des Georg Thieme Verlags.

on mit einem Helminthen (oder gar Infektion: z.B. *Strongyloides*) als Therapie gegen Allergien einzusetzen. Das ist so gut wie sicher nutzlos und bringt im Gegenteil Gefahren, die jene, die durch die Allergie bedingt sind, übersteigen können. Als Parasitologen können wir jedenfalls nur vor dem Verschlucken irgendwelcher Helminthen-Eier warnen, um Allergien oder Autoimmunerkrankungen zu verhindern. Das kann – in des Wortes verwegenster Bedeutung – ins Auge gehen. Auch können wir keinesfalls empfehlen, Kleinkinder bewusst möglichem Helminthen-Befall auszusetzen; auch dies kann zu schweren Krankheiten (z.B. Toxokarose des Auge oder des Gehirns) führen. Dass wir uns von jeder übertriebenen Glassturz-Mentalität distanzieren, durch die alle Beteiligten nur neurotisiert werden, sei auf der anderen Seite aber auch klar ausgesprochen.

Dass man auch einen Kausalkonnex zwischen geringer Prävalenz von Autoimmunerkrankungen und hoher Prävalenz von Helminthosen herstellt, zumindest in Erwägung zieht, erscheint abermals paradox, da Autoimmunerkrankungen mit TH1-Immunreaktionen einhergehen. Diese TH1-Immunantwort ist u.a. durch Produktion von Interferon (IFN)- γ , von Interleukin 12,

durch die Aktivierung von Makrophagen und von B-Zellen (und damit durch Induktion der Antikörper-Bildung) gekennzeichnet. Die Erklärung ist, dass die überschießende TH1-Immunreaktion eine Folge zu geringer Antigen-Exposition darstellt und dass durch früh erfolgten und anhaltenden Wurmbefall der TH1-Antwort entgegengewirkt wird, so dass es auch hier zu einer Balance zwischen TH1- und TH2-Immunantwort kommt, wobei den T-Regulatorzellen eine Schlüsselrolle zukommt. Auch diese Frage kann heute nicht wirklich beantwortet werden, aber auch in diesem Fall scheint „etwas Wahres dran“ zu sein. Wahrscheinlich liegt bei diesem ganzen Komplex der möglichen Unterdrückung von Allergien oder von Autoimmunerkrankungen durch Parasiten, insbesondere durch Helminthen, eine besonders komplexe Form von Koevolution – und zwar von Netzwerk-Koevolution – vor, bei der im idealen Fall der Parasit die Fortpflanzungsfähigkeit des Wirts nicht beeinträchtigt, die Immunantwort des Wirts begrenzt und ihn womöglich vor anderen Krankheiten schützt. Dann kann der Wirt den Parasiten nicht nur tolerieren, sondern womöglich mit Gewinn halten und ihm seinerseits das gewähren, was der Parasit durch die immanenten Mechanismen der Evolution anstreben muss: optimale Entwicklung und dadurch optimale Fortpflanzung mit uneingeschränkter Möglichkeit der Ausbreitung. Die Mechanismen im Einzelnen aufzuklären, ist eine enorme Herausforderung, die noch viele Wissenschaftler vieler Disziplinen beschäftigen wird.

8. Zusammenfassung

Parasiten im weiten Sinn sind alle Erreger von Infektionen und Infektionskrankheiten: Viren, Bakterien, Pilze, Protozoen und Tiere. In der Medizin versteht man allerdings (aus Gründen der Tradition) unter Parasiten alle jene Erreger und Überträger, die nicht zu den Viren, Bakterien oder Pilzen zählen, also alle im oder am Menschen parasitierenden Protozoen, Helminthen und Arthropoden. Das ist ein außerordentliches systematisches Sammelsurium biologisch völlig unterschiedlicher Organismen mit den entsprechend vollkommen verschiedenen Formen der Wirt-Parasit-Beziehung.

Koevolution im strengen Sinn ist die wechselseitige Anpassung zweier miteinander (meist stark) interagierender Spezies zur Optimierung oder gar Sicherung ihrer Existenzgrundlagen. Als Paradebeispiele für Koevolution gelten Blütenpflanzen und deren Bestäuber und Parasiten und deren Wirte. Die Situationen und Strategien der Evolution sind dabei aber außerordentlich verschieden. Im ersten Fall wird eine für beide Seiten a priori oder zumindest sehr früh vorteilhafte Interaktion immer weiter verbessert, bis solche Phänomene wie die 30 cm langen Sporangien-Rüssel und die entsprechend

langen Nektarsporne der besuchten Blüten entstehen. Bei den Parasiten und ihren Wirten geht es hingegen um eine Auseinandersetzung unter primär negativen Vorzeichen, die gelegentlich als „evolutionäres Wettrüsten“ bezeichnet wird. Dieses Schlagwort wird indes der sehr komplexen und sich im Verlauf der Evolution eines Wirt-Parasit-Verhältnisses ändernden Situation nur zum Teil gerecht, weil in der Auseinandersetzung zwischen Parasit und Wirt nicht nur die Strategien des Angriffs, sondern noch mehr die des Schutzes, letztlich – bemerkenswerter Weise – vor allem (aber nicht nur) des Parasiten vor dem Wirt (Evasionsmechanismen), mit denen er den Abwehrmechanismen unspezifischer und spezifischer Art (Immunsystem) zu entkommen sucht, von essentieller Bedeutung sind. Letztlich „zielt alles darauf ab“ (richtiger natürlich: führt im optimalen Fall dazu), dass einerseits der Parasit im Wirt möglichst wenig beeinträchtigt seine Entwicklung fortsetzen, sich (in diesem Wirt oder anderswo) vermehren kann und durch den Wirt in seiner Verbreitung nicht behindert wird, sondern im Gegenteil möglichst eine Verstärkung der Ausbreitung erfährt, und dass auf der anderen Seite der Wirt (in diesem Fall also der Mensch) keine Minderung seiner Reproduktionskapazität erfährt. (Wenn er eine Beeinträchtigung seiner Lebensqualität durch eine parasitäre Erkrankung erleidet und/oder früher stirbt, als es seiner Lebenserwartung entspricht, ist dies aus der Sicht der Evolution von durchaus untergeordneter Bedeutung – wenn nur solche Ereignisse erst nach der Fortpflanzungsperiode eintreten.) Ein Mechanismus hat sich möglicherweise aus der Koevolution der Parasiten und des Menschen ergeben, der zu Vorteilen für den Wirt geführt hat: die Reduktion von Allergien und bestimmten Autoimmunerkrankungen durch Immunmodulation.

Es gibt ungefähr 70 Protozoen, mehr als 350 Helminthen und viele 100 Arthropoden, die als Parasiten des Menschen fungieren können. Der Mensch ist der Organismus mit den meisten Parasiten, was darauf zurückzuführen ist, dass diese euryöke, außerordentlich erfolgreiche Spezies *Homo sapiens* in geradezu alle Ökosysteme der Erde direkt oder indirekt eingedrungen und daher mit Parasiten zahlreicher anderer Metazoen in Kontakt gekommen ist. Daher sind auch die weitaus meisten beim Menschen nachgewiesenen Parasiten-Spezies das Resultat mehr oder weniger zufälliger Begegnungen, die selbstverständlich von jeglichen Überlegungen von Koevolution ausgeklammert werden können.

Immerhin verbleibt eine erstaunlich hohe Zahl von anthropostenoxenen Parasiten, ca. 35 – 12 Protozoen-, 17 Helminthen- und 6 Arthropoden-Spezies –, die in ihrer Existenz auf den Menschen angewiesen sind, mit dem sie durch eine lange gemeinsame Evolution, also

Koevolution, verbunden sind. Faktoren, die für das Verständnis der Interaktionen bedeutsam sind, sind die Bifurkation Hominini-Panini vor 6-7 Millionen Jahren in Afrika, die Entstehung des aufrechten Ganges (wahrscheinlich in engem Zusammenhang mit dem Leben der frühen Hominini am Wasser), die Herbivorie und Piszivorie der frühen Hominini und die Entwicklung der Karnivorie vor vielleicht 2,5 Millionen Jahren, der Verlust des Haarkleids und (viel später) die Erfindung der Bekleidung, die zahlreichen Migrationen und schließlich unter bestimmten Gesichtspunkten auch relativ junge Ereignisse wie Domestikation von Tieren, Sesshaftwerdung und Entwicklung des Ackerbaus.

Auf der Grundlage dieser Faktoren wird die Koevolution des Menschen mit seinen Parasiten an verschiedenen Beispielen (Plasmodien, *Trypanosoma cruzi*, Taenien, Echinokokken, Läusen u.a.) erläutert.

9. Dank

Wir danken folgenden Damen und Herren für die Erlaubnis (bzw. für die Hilfe zur Erlangung dieser Erlaubnis), Abbildungen aus anderen Publikationen in dieser Arbeit abzudrucken: den Herren Prof. DDR. Johannes Eckert (Zürich) und Prof. Dr. Peter Deplazes (Zürich), Frau Heike Schwabenthan sowie dem Georg Thieme Verlag (Stuttgart); Herrn Dr. Dieter Czeschlik, Frau Rosita Sturm und Frau Alice Essenpreis (alle Heidelberg) und dem Springer Verlag (Berlin, Heidelberg); Frau Kathrin Lilienthal (Frankfurt a.M.) und dem Verlag W.H.Freeman and Company (New York); Frau Laurie Grace (USA, Connecticut), Frau Alison Kendall (USA) und Frau Dipl. Math. Alice Krüßmann (Spektrum der Wissenschaft Verlagsges.m.b.H., Heidelberg);

Herrn Dr. Heiko Bellmann (Universität Ulm) sind wir zu großem Dank für die Erlaubnis, zwei seiner meisterhaften Insektenfotos wiederum abdrucken zu dürfen, verpflichtet. Herrn Dr. John Plant (Wien) danken wir für die kritische Durchsicht des Abstracts.

Frau Mag. Franziska Anderle hat den Großteil der Erstellung des Manuskripts und der Grafiken besorgt; wir möchten ihr auch an dieser Stelle unseren aufrichtigen Dank für ihre sorgfältige, gewissenhafte und hilfreich kritische Arbeit aussprechen.

10. Zitierte und weiterführende Literatur

*Deutschsprachige Lehrbücher der Parasitologie

- ADL M.S., SIMPSON A.G., FARMER M.A., ANDERSEN R.A., ANDERSON O.R., BARTA J.R., BOWSER S.S., BRUGEROLLE G., FENSOME R.A., FREDERICQ S., JAMES T.Y., KARPOV S., KUGRENS P., KRUG J., LANE C.E., LEWIS L.A., LODGE J., LYNN D.H., MANN D.G., MCCOURT R.M., MENDOZA L., MOESTRUP S., MOZLEY-STANDRIDGE S.E., NERAD T.A., SHEARER C.A., SMIRNOV A.V., SPIEGEL F.W. & F.J.R. TAYLOR (2005): The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. — *The Journal of Eukaryotic Microbiology* **52**: 399-451.
- ASECHT E. (2002): Lust und Last des Bezeichnens – Über Namen aus der mikroskopischen Welt. — In U. ASPÖCK (wiss. Red.): *Entomologie und Parasitologie. Festschrift zum 65. Geburtstag von Horst Aspöck*. Denisia **13**: 383-402.
- AKUFFO H., LINDER E., LJUNGSTRÖM I. & M. WAHLGREN (Eds.; 2003): *Parasites of the Colder Climates*. — Taylor & Francis, London, New York: 1-359.
- ALDERETE J.F., PROVENZANO D. & M.W. LEHKER (1995): Iron mediates *Trichomonas vaginalis* resistance to complement lysis. — *Microbial Pathogenesis* **19**: 93-103.
- ARAÚJO A., FERREIRA L.F., GUIDON N., MAUES DA SERRA FREIRE N., REINHARD K.J. & K. DITTMAR (2000): Ten thousand years of head lice infection. — *Parasitology Today* **16** (7): 269.
- ASHFORD R.W. (2000): Parasites as indicators of human biology and evolution. — *Journal of Medical Microbiology* **49**: 771-772.
- ASHFORD R.W. & W. CREWE (2003): *The Parasites of Homo sapiens. An annotated checklist of the Protozoa, Helminths and Arthropods for which we are home*. 2nd ed. — Taylor & Francis, London and New York: 1-142.
- ASPÖCK H. (1982): *Toxoplasmose*. — Hoffmann-La Roche Wien: 1-43.
- ASPÖCK H. (2000): Paläoparasitologie: Zeugen der Vergangenheit. — *Nova Acta Leopoldina NF* **83**, Nr. 316: 159-181.
- *ASPÖCK H. (wiss. Red.; 2002): *Amöben, Bandwürmer, Zecken... Parasiten und parasitäre Erkrankungen des Menschen in Mitteleuropa*. — Denisia **6**: 1-600.
- ASPÖCK H. (2005a): Current and future challenges in palaeoparasitology: the genesis of the present spectrum of human parasites. — In MAS-COMA S. (Ed.): *Multidisciplinarity for Parasites, Vectors and Parasitic Diseases. Proceedings IX European Multicolloquium of Parasitology*. Vol. 1. Articles of Keynote Speakers. Valencia (Spain), July 18-24, 2004: 313-318.
- ASPÖCK H. (2005b): Paläoparasitologie. — In HIEPE Th., LUCIUS R. & B. GOTSTEIN (Hrsg.): *Allgemeine Parasitologie mit den Grundzügen der Immunbiologie, Diagnostik und Bekämpfung*. Parey, MVS Medizinverlage Stuttgart: 39-48 und 448-449.
- ASPÖCK H. (2006): Wie viele Würmer hat der Mensch? — *Helminthologische Fachgespräche 2006 „Von Würmern und Wirten“*. Wien, 24. Mai 2006. Österreichische Gesellschaft für Tropenmedizin und Parasitologie. Programm und Kurzfassungen: 13-15.
- ASPÖCK H., AUER H. & J. WALOCHNIK (2002): Parasitenzyklen: Die (manchmal) verschlungenen Wege von Wirt zu Wirt. — In H. ASPÖCK (wiss. Red.): *Amöben, Bandwürmer, Zecken... Parasiten und parasitäre Erkrankungen des Menschen in Mitteleuropa*. Denisia **6**: 13-32.
- ASPÖCK H., AUER H. & J. WALOCHNIK (2002): Parasiten und parasitäre Erkrankungen des Menschen in Mitteleuropa im Überblick. — In H. ASPÖCK (wiss. Red.): *Amöben, Bandwürmer, Zecken... Parasiten und parasitäre Erkrankungen des Menschen in Mitteleuropa*. Denisia **6**: 33-74.
- ASPÖCK H., AUER H. & J. WALOCHNIK (2005): Die Prävention der pränatalen Toxoplasmose: Strategien, Stand der Kenntnis, aktuelle Probleme. — In ASPÖCK H., HIEPE Th. & W. KÖHLER unter Mitarbeit von WALOCHNIK J. (wiss. Hrsg.): *Pränatale, perinatale und neonatale Infektionen*. *Nova Acta Leopoldina NF* **89** (334): 229-268 (2004).
- ASPÖCK H. & J. WALOCHNIK (2002): Was sind Parasiten? — In H. ASPÖCK (wiss. Red.): *Amöben, Bandwürmer, Zecken... Parasiten und parasitäre Erkrankungen des Menschen in Mitteleuropa*. Denisia **6**: 1-12.
- AUER H. & H. ASPÖCK (2002): Die zystische und die alveoläre Echinokokkose – Die gefährlichsten Helminthosen Mitteleuropas. — In H. ASPÖCK (wiss. Red.): *Amöben, Bandwürmer, Zecken... Parasiten und parasitäre Erkrankungen des Menschen in Mitteleuropa*. Denisia **6**: 333-353.
- AYALA F.J., ESCALANTE A.A. & S.M. RICH (1999): Evolution of *Plasmodium* and the recent origin of the world populations of *Plasmodium falciparum*. — *Parassitologia* **41**: 55-68.
- BEGUN D.R. (2003): Das Zeitalter der Menschenaffen. — *Spektrum der Wissenschaft* **12/2003**: 58-66.
- BELL G. (1982): *The Masterpiece Of Nature: The Evolution and Genetics of Sexuality*. — University of California Press, Berkeley: 1-635.
- BENECKE N. (1994): *Der Mensch und seine Haustiere – Die Geschichte einer jahrtausendealten Beziehung*. — Theiss, Stuttgart: 1-470.
- BORTOLETTI G., GABRIELE F. & M. CONCHEDDA (2004): Natural history of cystic echinococcosis in humans. *Parassitologia* **46** (4): 363-366.
- BRENTJES B. (1986): *Die Erfindung des Haustieres*. 3. Aufl. — Urania-Verlag, Leipzig Jena Berlin: 1-128.
- BUSHI I., NJOROGI E., ZEYHLE E., ROGAN M.T. & P.S. CRAIG (2006): Canine echinococcosis in Turkana (north-western Kenya): a coproantigen survey in the previous hydatid-control area and an analysis of risk factors. — *Annals of Tropical Medicine and Parasitology* **100** (7): 601-610.
- CARROL L. (1981): *Alice hinter den Spiegeln*. Übersetzt von C. Enzensberger. 5. Aufl. — Insel Verlag, Frankfurt am Main: 1-145.
- CARTER R. (2003): Speculations on the origins of *Plasmodium vivax* malaria. — *Trends in Parasitology* **19** (5): 214-219.
- CARVALHO E.M., BASTOS L.S. & M.I. ARAÚJO (2006): Worms and allergy. — *Parasite Immunology* **28** (10): 525-534.
- CONWAY D.J. (2003): Tracing the dawn of *Plasmodium falciparum* with mitochondrial genome sequences. — *Trends in Genetics* **19**: 671-674.
- CONWAY D.J. & J. BAUM (2002): In the blood – the remarkable ancestry of *Plasmodium falciparum*. — *Trends in Parasitology* **18** (88): 351-355.
- CONWAY D.J., FANELLO C., LLOYD J., AL-JOUBORI B.M.A.-S., BALOCH A.H., SOMANATH S.D., ROPER C., ODUOLA A.M.J., MULDER B., POVOA M., SINGH B. & A.W. THOMAS (2000): Origin of *Plasmodium falciparum* malaria is traced by mitochondrial DNA. — *Molecular and Biochemical Parasitology* **111**: 163-171.

- COOMBS I. & D.W.T. CROMPTON (1991): A Guide to Human Helminths. — Taylor & Francis, London and New York: vii + 1-196.
- CROMPTON D.W.T. (1999): How much human helminthiasis is there in the world? — *The Journal of Parasitology* **85** (3): 397-403.
- CROSS G.A., WIRTZ L.E. & M. NAVARRO (1998): Regulation of vsg expression site transcription and switching in *Trypanosoma brucei*. — *Molecular and Biochemical Parasitology* **91**(1): 77-91.
- CURNOE D. & A. THORNE (2003): Number of ancestral human species: a molecular perspective. — *Homo—Journal of Comparative Human Biology* **53**: 201-224.
- DE MIRANDA-SANTOS I.K. & A. CAMPOS-NETO (1981): Receptor for immunoglobulin Fc on pathogenic but not on nonpathogenic protozoa of the Trypanosomatidae. — *Journal of Experimental Medicine* **154**: 1732-1742.
- DE MIRANDA-SANTOS I.K. & A. CAMPOS-NETO (1995): Immune evasion by Trypanosomatidae: normal aggregated immunoglobulin protects against lysis by the alternative complement pathway. — *Brazilian Journal of Medical and Biological Research* **28**: 585-589.
- DRAYNA D. (2006): Genspuren der Menschheitsgeschichte. — *Spektrum der Wissenschaft* **1/2006**: 30-39.
- DUNNE D.W. & A. COOKE (2005): A worm's eye view of the immune system: consequences for evolution of human autoimmune disease. — *Nature reviews. Immunology* **5**: 420-426.
- DURAND P.M., OELOFSE A.J. & T.L. COETZER (2006): An analysis of mobile genetic elements in three *Plasmodium* species and their potential impact on the nucleotide composition of the *P. falciparum* genome. — *BMC Genomics* **7** (1): 282.
- *ECKERT J., FRIEDHOFF K.Th., ZAHNER H. & P. DEPLAZES (2005): Lehrbuch der Parasitologie für die Tiermedizin. — Enke Verlag, Stuttgart: 1-575.
- ECKERT J. & P. DEPLAZES (2005): V. Parasitologie. — In KAYSER F.H. et al.: *Medizinische Mikrobiologie*, 11. Aufl. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York: 555-679.
- ESCALANTE A.A. & F.J. AYALA (1994): Phylogeny of the malarial genus *Plasmodium*, derived from rRNA gene sequences. — *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **91**: 11373-11377.
- ESCALANTE A.A., BARRIO E. & F.J. AYALA (1995): Evolutionary origin of human and primate malarial parasites: evidence from the circumsporozoite protein gene. — *Molecular Biology and Evolution* **12**: 616-626.
- ESCALANTE A.A., CORNEJO O.E., FREELAND D.E., POE A.C., DURREGO E., COLLINS W.E. & A.A. LAL (2005): A monkey's tale: The origin of *Plasmodium vivax* as a human malaria parasite. — *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **102**: 1980-1985.
- FERREIRA A.M., IRIGOIN F., BREIJO M., SIM R.B. & A. DIAZ (2000): How *Echinococcus granulosus* deals with complement. — *Parasitology Today* **16**: 168-172.
- GORE C. & A. CUSTOVIC (2004): Protective parasites and medicinal microbes? The case for the hygiene hypothesis. — *Primary Care Respiratory Journal* **13**: 68-75.
- GROOMBRIDGE B. (Ed.; 1992): *Global Biodiversity. Status of the Earth's Living Resources. A Report Compiled by the World Conservation Monitoring Centre.* — Chapman & Hall, London etc.: 1-585.
- HARDER B. (2001): The Seeds of Malaria. — *Science News* **160**: 296-297.
- HARTL D.L., VOLKMAN S.K., NIELSEN K.M., BARRY A.E., DAY K.P., WIRTH D.F. & E.A. WINZELER (2002): The paradoxical population genetics of *Plasmodium falciparum*. — *Trends in Parasitology* **18** (6): 266-272.
- HAUSMANN K., HÜLSMANN N. & R. RADEK (2003): *Protistology*. 3rd completely revised ed. — E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), Stuttgart: 1-379.
- *HIEPE Th., LUCIUS R. & B. GOTTSTEIN (Hrsg.; 2005): *Allgemeine Parasitologie mit den Grundzügen der Immunbiologie, Diagnostik und Bekämpfung.* — Parey, MVS Medizinverlage Stuttgart: 1-480.
- HINZ E. (1991): Zur Herkunft der Helminthen des Menschen in Amerika. — In HINZ E. (Hrsg.): *Geomedizinische und biogeographische Aspekte der Krankheitsverbreitung und Gesundheitsversorgung in Industrie- und Entwicklungsländern*. 6. Symposium des Arbeitskreises Geomedizin im Zentralverband der Deutschen Geographen zugleich 4. Symposium des Arbeitskreises interdisziplinärer tropenmedizinischer Forschung Heidelberg. Heidelberg, 8. bis 10. Oktober 1989. Peter Lang, Frankfurt am Main: 359-397.
- HINZ E. (1998): *Homo sapiens* migrans: Sein Beitrag zur Ausbreitung von Parasitosen. — *Mitteilungen der Österreichischen Gesellschaft für Tropenmedizin und Parasitologie* **20**: 1-16.
- HOBERG E.P., ALKIRE N.L., DE QUEROZ A. & A. JONES (2001): Out of Africa: origins of the *Taenia* tapeworms in humans. — *Proceedings of the Royal Society of London B* **268**: 781-787.
- HOBERG E.P., JONES A., RAUSCH R.L., EOM K.S. & S.L. GARDNER (2000): A phylogenetic hypothesis for species of the genus *Taenia* (Eucestoda: Taeniidae). — *The Journal of Parasitology* **86** (1): 89-98.
- HUME J.C., LYONS E.J. & K.P. DAY (2003): Human migration, mosquitoes and the evolution of *Plasmodium falciparum*. — *Trends in Parasitology* **19**: 144.
- HUNT N.H. & G.E. GRAU (2003): Cytokines: accelerators and brakes in the pathogenesis of cerebral malaria. — *Trends in Immunology* **24** (9): 491-499.
- JONGWUTIWES S., PUTAPORN TIP C., IWASAKI T., FERREIRA M.U., KANBARA H. & A.L. HUGHES (2005): Mitochondrial genome sequences support ancient population expansion in *Plasmodium vivax*. — *Molecular Biology and Evolution* **22** (8): 1733-1739.
- JOY D.A., FENG X., MU J., FURUYA T., CHOTIVANICH K., KRETTLI A.U., HO M., WANG A., WHITE N.J., SUH E., BEERLI P. & X.Z. SU (2003): Early Origin and Recent Expansion of *Plasmodium falciparum*. — *Science* **300**: 318-321.
- KASPER G., BROWN A., EBERL M., VALLAR L., KIEFFER N., BERRY C., GIRDWOOD K., EGGLETON P., QUINNELL R. & D.I. PRITCHARD (2001): A calreticulin-like molecule from the human hookworm *Necator americanus* interacts with C1q and the cytoplasmic signalling domains of some integrins. — *Parasite Immunology* **23**: 141-152.
- KASSAI T. & M.D.B. BURT (1994): A plea for consistency. — *Parasitology Today* **10**: 127-128.
- KASSAI T., CORDERO DEL CAMPILLO M., EUZEBY J., GAAFAAR S., HIEPE Th. & C.A. HIMONAS (1998): Standardized nomenclature of animal parasitic diseases (SNOAPAD). — *Veterinary Parasitology* **29**: 299-326.
- *KAYSER F.H., BÖTTGER E.C., ZINKERNAGEL R.M., HALLER O., ECKERT J. & P. DEPLAZES (2005): *Medizinische Mikrobiologie*, 11. überar-

- beitete und erweiterte Aufl. — Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York: 1-765.
- KITTLER R., KAYSER M. & STONEKING M. (2003): Molecular evolution of *Pediculus humanus* and the origin of clothing. — *Current Biology* **13**: 1414-1417.
- *KRAUSS H., WEBER A., ENDERS B., SCHIEFER H.G., SLECZKA W. & H. ZAHNER (1997): Zoonosen. — Von Tier zu Mensch übertragbare Infektionskrankheiten. 2. überarbeitete und erweiterte Aufl. — Deutscher Ärzte-Verlag, Köln: 1-400.
- KINDT T.J., GOLDSBY R.A. & B.A. OSBORNE (2007): Kuby Immunology. 6th ed. — W.H. Freeman and Company, New York: 1-608.
- KWIATKOWSKI D.P. (2005): How malaria has affected the human genome and what human genetics can teach us about malaria. — *American Journal of human genetics* **77** (2): 171-192.
- LACROIX R., MUKABANA W.R., GOUAGNA L.C. & J.C. KOELLA (2005): Malaria infection increases attractiveness of humans to mosquitoes. — *PLoS Biol* **3** (9): 1590-1593.
- LAMM M.E. (1997): Interaction of antigens and antibodies at mucosal surfaces. — *Annual Reviews in Microbiology* **51**: 311-340.
- LAVIKAINEN A., LEHTINEN M.J., AGREN E. & S. MERI (2005): Phylogeny of the Fennoscandinavian cervid strain of *Echinococcus granulosus*. — *Bulletin of the Scandinavian-Baltic Society of Parasitology* **14**: 92.
- LEHER H., ALIZADEH H., TAYLOR W.M., SHEA A.S., SILVANY R.S., VAN KLING F., JAGER M.J. & J.Y. NIEDERKORN (1998): Role of mucosal IgA in the resistance to *Acanthamoeba keratitis*. — *Investigative Ophthalmology & Visual Science* **39**: 2666-2673.
- LEO N.P. & S.C. BARKER (2005): Unravelling the evolution of the head lice and body lice of humans. — *Parasitology research* **98**: 44-47.
- LEO N.P., CAMPBELL N.J.H., YANG X., MUMCUOGLU K. & S.C. BARKER (2002): Evidence from mitochondrial DNA that head lice and body lice of humans (Phthiraptera: Pediculidae) are conspecific. — *Journal of Medical Entomology* **39** (4): 662-666.
- LEO N.P., HUGHES J.M., YANG X., POUDEL S.K.S., BROGDON W.G. & S.C. BARKER (2005): The head and body lice of humans are genetically distinct (Insecta: Phthiraptera, Pediculidae): evidence from double infestations. — *Heredity* **95** (1): 34-40.
- LEONARD W.R. (2003): Menschwerdung durch Kraftnahrung. — *Spektrum der Wissenschaft* 5/2003: 30-38.
- LEONARDI-BEE J., PRITCHARD D. & J. BRITTON (2006): Asthma and current intestinal parasite infection: systematic review and meta-analysis. — *American Journal of Respiratory and Critical Care Medicine* **174**: 514-523.
- LEVINE N.D. (1987): The number of species of rodent coccidia and of other Protozoa. — *The Journal of Eukaryotic Microbiology* **34** (4): 362-363.
- LI J., COLLINS W.E., WIRTZ R.A., RATHORE D., LAL A. & T.F. MCCUTCHAN (2001): Geographic subdivision of the range of the malaria parasite *Plasmodium vivax*. — *Emerging Infectious Diseases* **7** (1): 35-42.
- LINDOVA J., NOVOTNA M., HAVLICEK J., JOZIFKOVA E., SKALLOVA A., KOLBEKOVA P., HODNY Z., KODYM P. & J. FLEGR (2006): Gender differences in behavioural changes induced by latent toxoplasmosis. — *International Journal for Parasitology* **36** (14): 1485-1492.
- *LUCIUS R. & B. LOOS-FRANK (1997): Parasitologie. Grundlagen für Biologen, Mediziner und Veterinärmediziner. — Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin: 1-370.
- MAGAMBO J., NJOROGE E. & E. ZEYHLE (2006): Epidemiology and control of echinococcosis in sub-Saharan Africa. — *Parasitology International* **55** (Suppl.): 193-195.
- MAI L.L., OWL M.Y. & M.P. KERSTING (2005): The Cambridge dictionary of human biology and evolution. — Cambridge University Press, Cambridge: 1-648.
- MAIER W.A. & B. HABEDANK (2002): Läuse. — In H. ASPÖCK (wiss. Red.): Amöben, Bandwürmer, Zecken... Parasiten und parasitäre Erkrankungen des Menschen in Mitteleuropa. *Denisia* **6**: 497-506.
- MARKELL E.K., JOHN D.T. & W.A. KROTOSKI (1999): Markell and Voge's Medical Parasitology. Eighth edition. — W.B. Saunders Company, Philadelphia: 1-501.
- MARSHALL J.C., POWELL J.R. & A. CACCONE (2005): Short report: Phylogenetic relationships of the anthropophilic *Plasmodium falciparum* malaria vectors in Africa. — *The American Society of Tropical Medicine and Hygiene* **73** (4): 749-752.
- MARTIN M.J., RAYNER J.C., GAGNEUX P., BARNWELL J.W. & A. VARKI (2005): Evolution of human-chimpanzee differences in malaria susceptibility: Relationship to human genetic loss of N-glycolylneuraminic acid. — *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **102** (36): 12819-12824.
- McKAY D.M. (2006): The beneficial helminth parasite? — *Parasitology* **132**: 1-12.
- MEHLHORN H. (Ed.; 2001): Encyclopedic Reference of Parasitology. Biology, Structure, Function. Second ed. — Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg: 1-673.
- MEHLHORN H. (Ed.; 2001): Encyclopedic Reference of Parasitology. Diseases, Treatment, Therapy. Second ed. — Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg: 1-678.
- *MEHLHORN H. & G. PIEKARSKI (2002): Grundriß der Parasitenkunde. 6. Aufl. — Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena. Lübeck, Ulm: 1-516.
- MESTECKY J. & J.R. MCGHEE (1987): Immunoglobulin A (IgA): molecular and cellular interactions involved in IgA biosynthesis and immune response. — *Advances in Immunology* **40**: 153-245.
- MONCAYO A.L. & COOPER P.J. (2006): Geohelminth infections: impact on allergic diseases. — *International Journal of Biochemistry & Cell Biology* **38** (7): 1031-1035.
- MORGAN B.P., DAHA M., MERI S. & A. NICHOLSON-WELLER (2000): Into the third century of complement research. — *Immunology Today* **21**: 603-605.
- MORRIS D. (1967): The Naked Ape. A Zoologist's Study of the Human Animal. — McGraw-Hill Book Company, Inc., New York: 1-252+[4].
- MU J., JOY D.A., DUAN J., HUANG Y., CARLTON J., WALKER J., BARNWELL J., BEERLI P., CHARLESTON M.A., PYBUS O.G. & X.Z. SU (2005): Host switch leads to emergence of *Plasmodium vivax* malaria in humans. — *Molecular Biology and Evolution* **22**: 1686-1693.
- NA B.K., CHO J.H., SONG C.Y. & T.S. KIM (2002): Degradation of immunoglobulins, protease inhibitors and interleukin-1 by a secretory proteinase of *Acanthamoeba castellanii*. — *Korean Journal of Parasitology* **40**: 93-99.
- NAKAO M., McMANUS D.P., SCHANTZ P.M., CRAIG P.S. & A.A. ITO (2007): A molecular phylogeny of the genus *Echinococcus*

- inferred from complete mitochondrial genomes. — *Parasitology* **134** (5): 713-722.
- NDUNGU F.M., URBAN B.C., MARSH K. & J. LANGHORNE (2005): Regulation of immune response by *Plasmodium*-infected red blood cells. — *Parasite Immunology* **27**: 373-384.
- NICHOLSON-WELLER A. & L.B. KLICKSTEIN (1999): C1q-binding proteins and C1q receptors. — *Current Opinion in Immunology* **11**: 42-46.
- NIEDERKORN J.Y., ALIZADEH H., LEHER H. & J.P. McCULLEY (1999): The pathogenesis of *Acanthamoeba* keratitis. — *Microbes and Infection* **1**: 437-443.
- NIEMITZ C. (2004): Das Geheimnis des aufrechten Gangs. Unsere Evolution verlief anders. — C.H. Beck oHG, München: 1-256.
- NIEMITZ C. (2005): Warum geht der Mensch auf zwei Beinen? — In GROLLE J. (Hrsg.): *Evolution – Wege des Lebens*. Deutsche Verlagsanstalt, München: 110-118.
- NIEMITZ C. (2007): Labil und langsam – Unsere fast unmögliche Evolutionsgeschichte zum aufrechten Gang. — *Naturwissenschaftliche Rundschau* **60** (2): 71-78.
- NOVOTNA M., HANUSOVA J., KLOSE J., PREISS M., HAVLICEK J., ROUBALOVA K. & J. FLEGR (2005): Probable neuroimmunological link between *Toxoplasma* and cytomegalovirus infections and personality changes in the human host. — *BMC Infectious Diseases* **5**: 54.
- OBWALLER A., SCHNEIDER R., WALOCHNIK J., GOLLACKNER B., DEUTZ A., JANITSCHKE K., ASPÖCK H. & H. AUER (2004): *Echinococcus granulosus* strain differentiation based on sequence heterogeneity in mitochondrial genes of cytochrome c oxidase-1 and NADH dehydrogenase-1. — *Parasitology* **128** (5): 569-575.
- OLSON S. (2003): Herkunft und Geschichte des Menschen. Was die Gene über unsere Vergangenheit verraten. Übersetzt von Ulrike Bischoff. — Berlin Verlag, Berlin: 1-422.
- PAGANOTTI G.M., PALLADINO C. & M. COLUZZI (2004): Der Ursprung der Malaria. — *Spektrum der Wissenschaft* **03/2004**: 82-89.
- PAGEL M. & W. BODMER (2003): A naked ape would have fewer parasites. — *Proceedings of The Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **270/1**: 117-119.
- PEARLMAN E. (1997): Immunopathology of onchocerciasis: a role for eosinophils in onchocercal dermatitis and keratitis. — *Chemical Immunology* **66**: 26-40.
- PEARSON O.M. (2001): Human evolution: radiations in the last 300,000 years. — *Encyclopaedia of Life Sciences*, London: Macmillan Reference Limited.
- PENN D.J. (2001): Coevolution: Host-Parasite. — *Encyclopaedia of Life Sciences*, London: Macmillan Reference Limited.
- PENNISI E. (2004): Louse DNA suggests close contact between early humans. — *Science* **306**: 210.
- PETERS W. & H.M. GILLES (1995): *Tropical Medicine and Parasitology*. Fourth edition. — Mosby-Wolfe, London etc.: 1-248.
- *PIEKARSKI G. (1987): *Medizinische Parasitologie in Tafeln*. Dritte, vollständig überarbeitete Aufl. — Springer Verlag Berlin, Heidelberg: 1-364.
- PLEASS R.J. & J.M. WOOF (2000): Fc receptors and immunity to parasites. — *Trends in Parasitology* **17**: 545-551.
- REED D.L., SMITH V.S., HAMMOND S.L., ROGERS A.R. & D.H. CLAYTON (2004): Genetic analysis of lice supports direct contact between modern and archaic humans. — *PLoS Biol* **2** (11): 1972-1983.
- RETANA SALAZAR A.P. (1996): Evidencia parasitológica sobre la filogenia de los homínidos y los cébidos. [Parasitological evidence on the phylogeny of hominids and cebids]. — *Revista de biología tropical* **44** (2A): 391-394.
- RICH S.M. & F.J. AYALA (1998): The recent origin of allelic variation in antigenic determinants of *Plasmodium falciparum*. — *Genetics* **150**: 515-517.
- RICH S.M. & F.J. AYALA (2000): Population structure and recent evolution of *Plasmodium falciparum*. — *Proceedings of the Natural Academy of Sciences USA* **97** (13): 6994-7001.
- RICH S. M., LICHT M.C., HUDSON R.R. & F.J. AYALA (1998): Malaria's eve: evidence of a recent population bottleneck throughout the world populations of *Plasmodium falciparum*. — *Proceedings of the Natural Academy of Sciences USA* **95**: 4425-4430.
- SAEIJ J.P., COLLIER S., BOYLE J.P., JEROME M.E., WHITE M.W. & J.C. BOOTHROYD (2007): *Toxoplasma* co-opts host gene expression by injection of a polymorphic kinase homologue. — *Nature* **445** (7125): 324-327.
- SALLARES R., BOUWMAN A. & C. ANDERUNG (2004): The spread of malaria to Southern Europe in antiquity: new approaches to old problems. — *Medical History* **48** (3): 311-328.
- *SCHNIEDER Th. (Hrsg.; 2006): *Veterinärmedizinische Parasitologie*. 6., vollständig überarbeitete und erweiterte Aufl. — Parey in MVS Medizinverlag, Stuttgart: 1-785.
- SHIPMAN P. (2004): Bandwürmer – Zeugen der Menschwerdung. — *Spektrum der Wissenschaft* **10/2004**: 110-112.
- TAKEHISA-SILVESTRI G. (2001): A new model for an ecological niche for early hominids in respect to diet. — *Diplomarbeit an der Formal- und Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Wien*: 1-126.
- THOMAS H.V., THOMAS D.RH., SALMON R.L., LEWIS G. & A.P. SMITH (2004): *Toxoplasma* and *Coxiella* infection and psychiatric morbidity: A retrospective cohort analysis. — *BMC Psychiatry* **4**: 32.
- THOMPSON R.C. & D.P. McMANUS (2002): Towards a taxonomic revision of the genus *Echinococcus*. — *Trends in Parasitology* **18** (10): 452-457.
- THOMPSON R.C.A., HOPKINS R.M. & W.L. HOMAN (2000): Nomenclature and genetic groupings of *Giardia* infecting mammals. — *Parasitology Today* **16** (5): 210-213.
- TONEY D.M. & F. MARCIANO-CABRAL (1998): Resistance of *Acanthamoeba* species to complement lysis. — *Journal of Parasitology* **84**: 338-344.
- TORPIER G., CAPRON A. & M.A. OUAISSI (1979): Receptor for IgG(Fc) and human beta2-microglobulin on *S. mansoni* schistosomula. — *Nature* **278**: 447-449.
- TRUJILLO-VARGAS C.M., WERNER-KLEIN M., WOHLLEBEN G., POLTE T., HANSEN G., EHLERS S. & K.J. ERB (2007): Helminth derived products inhibit the development of allergic responses in mice. — *American Journal of Respiratory and Critical Care Medicine* **175**: 336-344.
- VAN DAM G.J., SEINO J., ROTMANS J.P., DAHA M.R. & A.M. DEELDER (1993): *Schistosoma mansoni* circulating anodic antigen but not circulating cathodic antigen interacts with complement component C1q. — *European Journal of Immunology* **23**: 2807-2812.
- VAN VALEN L. (1973): A new evolutionary law. — *Evolutionary Theory* **1**: 1-30.
- VILA C., SAVOLAINEN P., MALDONADO J.E., AMORIM I.R., RICE J.E., HONEYCUTT R.L., CRANDALL K.A., LUNDEBERG J. & R.K. WAYNE (1997):

- Multiple and ancient origins of the domestic dog. — *Science* **276** (5319): 1687-1689.
- VILLAVEDRA M., RAMPOLDI C., CAROL H., BAZ A., BATTISTONI J. & A. NIETO (2001): Identification of circulating antigens, including an immunoglobulin binding protein, from *Toxoplasma gondii* tissue cyst and tachyzoites in murine toxoplasmosis. — *International Journal for Parasitology* **31**: 21-28.
- VOLKMAN S.K., BARRY A.E., LYONS E.J., NIELSEN K.M., THOMAS S.M., CHOI M., THAKORE S.S., DAY K.P., WIRTH D.F. & D.L. HARTL (2001): Recent origin of *Plasmodium falciparum* from a single progenitor. — *Science* **293**: 482-484.
- WALOCHNIK J., OBWALLER A., HALLER-SCHOBER E.M. & H. ASPÖCK (2001): Differences in immunoreactivities and capacities to bind human complement subcomponent C1q between a pathogenic and a nonpathogenic *Acanthamoeba* strain. — IXth International Meeting on the Biology and Pathogenicity of Free-Living Amoebae Proceedings 59-65.
- WALOCHNIK J. & H. ASPÖCK (2002): *Giardia lamblia* – der häufigste parasitäre Erreger von Durchfallerkrankungen. — In H. ASPÖCK (wiss. Red.): Amöben, Bandwürmer, Zecken... Parasiten und parasitäre Erkrankungen des Menschen in Mitteleuropa. *Denisia* **6**: 133-143.
- WALOCHNIK J. & H. ASPÖCK (2002): *Trichomonas vaginalis* – ein parasitärer Erreger einer Geschlechtskrankheit. — In H. ASPÖCK (wiss. Red.): Amöben, Bandwürmer, Zecken... Parasiten und parasitäre Erkrankungen des Menschen in Mitteleuropa. *Denisia* **6**: 145-161.
- WALOCHNIK J. & H. ASPÖCK (2005): Pränatale, perinatale und neonatale Protozoen-Infektionen des Menschen: Überblick und aktuelle Probleme. — In ASPÖCK H., HIEPE Th. & W. KÖHLER unter Mitarbeit von WALOCHNIK J. (wiss. Hrsg.): Pränatale, perinatale und neonatale Infektionen. *Nova Acta Leopoldina NF* **89** (334): 187-207 (2004).
- WALOCHNIK J. & H. ASPÖCK (2007): Amöben: Paradebeispiele für Probleme der Phylogenetik, Klassifikation und Nomenklatur. — *Denisia* **20**: 323-350.
- WEBSTER J.P., LAMBERTON P.H.L., DONNELLY C.A. & E.F. TORREY (2006): Parasites as causative agents of human affective disorders? The impact of anti-psychotic, mood-stabilizer and anti-parasite medication on *Toxoplasma gondii*'s ability to alter host behaviour. — *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **273** (1589): 1023-1030.
- *WENK P. & A. RENZ (2003): *Parasitologie. Biologie der Humanparasiten*. — Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York: 1-348.
- WERNSDORFER W.H. & G. WERNSDORFER (2004): Aspekte der Arzneimittelempfindlichkeit von Malariaerregern. — In U. ASPÖCK (wiss. Red.): *Entomologie und Parasitologie. Festschrift zum 65. Geburtstag von Horst Aspöck*. *Denisia* **13**: 423-434.
- WHITE A.C. Jr., BAIG S. & C.L. CHAPPELL (1997): Characterization of a cysteine proteinase from *Taenia crassiceps* cysts. — *Molecular and Biochemical Parasitology* **85**: 243-253.
- *WIEDERMANN G. & H. AUER (2006): *Pathophysiologie, Immunologie, Klinik und Therapie von Wurmkrankheiten*. — Facultas Verlags- und Buchhandels AG, Wien: 1-268.
- *WIEDERMANN-SCHMIDT U. & O. SCHEINER (Hrsg.; 2004): *Pathophysiologie von Protozoenerkrankungen. Mit Beiträgen von ASPÖCK H., DUCHÈNE M., KOLLARITSCH H., WALOCHNIK J., WERNSDORFER W.H. & G. WIEDERMANN*. — Facultas Universitätsverlag, Wien: 1-310.
- WILLIAMS T.N., MWANGI T.W., ROBERTS D.J., ALEXANDER N.D., WEATHERALL D.J., WAMBUA S., KORTOK M., SNOW R.W. & K. MARSH (2005): An immune basis for malaria protection by the sickle cell trait. — *PLoS Medicine* **2** (5): 0441-0445.
- WILSON M.S., TAYLOR M.D., BALIC A., FINNEY C.A.M., LAMB J.R. & R.M. MAIZELS (2005): Suppression of allergic airway inflammation by helminth-induced regulatory T cells. — *The Journal of Experimental Medicine* **202** (9): 1199-1212.
- WONG K. (2005): Die Zwerge von Flores. — *Spektrum der Wissenschaft* **3**: 30-39.
- XIAO N., QIU J., NAKAO M., LI T., YANG W., CHEN X., SCHANTZ P.M., CRAIG P.S. & ITO A (2006): *Echinococcus shiquicus* n. sp., a taeniid cestode from Tibetan fox and plateau pika in China. — *International Journal for Parasitology* **35** (6): 693-701.
- ZACCONE P., FEHERVARI Z., PHILLIPS J.M., DUNNE D.W. & A. COOKE (2006): Parasitic worms and inflammatory diseases. — *Parasite Immunology* **28**: 515-523.
- ZINKERNAGEL R.M. (2005): III. Grundlagen der Immunologie. — In KAYSER F.H., BIENZ K.A., ECKERT J. & R.M. ZINKERNAGEL: *Medizinische Mikrobiologie*, 11. Aufl. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York: 75-160.

Anschrift der Verfasser:

Univ.-Prof. Dr. Horst ASPÖCK
 Univ.-Doz. Mag. Dr. Julia WALOCHNIK
 Abteilung für Medizinische Parasitologie
 Klinisches Institut für Hygiene und
 Medizinische Mikrobiologie
 Medizinische Universität Wien (MUW)
 Kinderspitalgasse 15
 1095 Wien
 Austria
 E-Mail: horst.aspoeck@meduniwien.ac.at
 julia.walochnik@meduniwien.ac.at

Wie Insekten-Männchen von Orchideenblüten getäuscht werden – Bestäubungstricks und Evolution in der mediterranen Ragwurzgattung *Ophrys*

H.F. PAULUS

Abstract: The flowers of the Mediterranean orchid genus *Ophrys* imitate important specific sexual releasing factors of aculeate hymenopteran females. They attract female-seeking males in a species-specific way. The males attempt to copulate with the labellum. During the pseudocopulation the males remove the pollinia. If sexual mimicry is again successful, the next flower of the same *Ophrys* species can be pollinated.

- As the relationship is species-specific, the pollinators serve as pre-pollinating isolation factors. The flowers use the premating isolation factors of their pollinator species for their own genetic isolation from similar *Ophrys* species. Each *Ophrys* species has its own pollinator species.
- This is illustrated by numerous examples in many experimental choice tests in the field under natural conditions.
- Evolution of new species is always a consequence of a change in pollinator. The new pollinator-species selects those individual flowers for pollination which come nearest to its own female's releasing stimuli and consequently selects for the stimuli.
- If the systematic status of an *Ophrys* type is unclear, discovering its own pollinator is proof for its biospecies status.
- Identical pollinator species in different *Ophrys* species are possible only in those cases where the questionable plants are distributed allopatrically, or if syntopically distributed, if they are visited by bees with head- or abdominal pollinia. Examples for both types are given.
- When different *Ophrys* species have identical pollinator species, then the appearance of the flowers can become very similar. This convergence or parallelism occurs as a result of identical selection.

Key words: Pollination biology, *Ophrys*, pseudocopulation, female mimicry, signal evolution, olfactory communication, biospecies concept, self pollination avoidance strategies, pollinia hypothesis.

1. Einleitung

Die Arten der mediterranen Orchideengattung *Ophrys* sind schon lange als besonders fremdartig aussehend bekannt. Ihre Blüten zeigen eine gewisse Insektenähnlichkeit, die ihnen Bezeichnungen wie Bienen-, Hummel- oder Fliegenragwurz eingebracht haben, um nur die in Mitteleuropa bekanntesten Arten zu nennen. Welche biologische Bedeutung hinter diesen Blütenformen steckt, war lange Zeit gänzlich unbekannt. Selbst der versierte Kenner der Bestäubungsbiologie der Orchideen, der Evolutionsbiologe Charles DARWIN (1877), widmet in seinem Buch: „On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects and ...“ kaum mehr als wenige Zeilen der Gattung *Ophrys*. Er zitiert einige eher merkwürdig klingende Beobachtungen eines Mr. Price, nach denen Bienen die Blüten „angegriffen“ hätten und sie wie einen „Teufel“ behandelt hätten, den man „bekämpfen“ müsse. Darwin schrieb zurück, dass er sich außerstande sehe, in diesem Verhalten irgendeinen Sinn zu sehen.

Dass in den vermeintlichen Angriffen ein Stückchen Wahrheit steckt, konnte Darwin noch nicht ahnen. So ist sein damaliger Kommentar, dass „er sich darauf keinen Reim machen könne“. Tatsächlich hat erst der Franzose Pouyanne in Algerien als erster erkannt, welches Geheimnis hinter den Blüten der Gattung *Ophrys* steckt. Im Jahre 1916 erschien in der Zeitschrift der französischen Gesellschaft für Gartenkunde ein Artikel in französischer Sprache mit dem Titel: „Un curieux cas de mimétisme chez les Ophrydées (*Ophrys*)“. Er beobachtete, dass als einzige Besucher der Blüten der Spiegelragwurz *Ophrys speculum*¹ (= *vernixia*) die sehr bienenähnlichen Dolchwespen *Dasyscolia ciliata* (= *Campsoscolia*) (Hymenoptera, Scoliidae) auftraten. Da es sich bei den Besuchern ausschließlich um Männchen handelte, die auf der Blüte ganz offensichtlich Paarungsversuche ausführten und nicht etwa nach Nahrung suchten, schloss er daraus folgerichtig, dass diese Männchen die *Ophrys*-Blüte für ihr Weibchen halten. Auch wenn

¹ nomen conservandum!

ihm dies natürlich zunächst niemand geglaubt hatte, so hatte Pouyanne ein neues Bestäubungsprinzip entdeckt, das ihm zu Ehren gelegentlich „Pouyanne'sche Mimikry“ genannt wird (PASTEUR 1982), häufiger aber als „Pseudokopulation“ bezeichnet wird (CORREVON & POUYANNE 1916, 1923, POUYANNE 1917; GODFERY 1925, 1929). KULLENBERG (1949, 1956, 1961) hat schließlich in umfangreichen Studien das Phänomen im Prinzip geklärt und bekannt gemacht. Alle *Ophrys*-Arten erlangen Bestäubungen über diesen Mechanismus der Sexualtäuschung, das Verhalten der Männchen ist als Pseudokopulation bekannt. Nur zwei Arten haben sich sozusagen etwas anderes einfallen lassen: *O. apifera* macht obligatorische Selbstbestäubung und *O. helenae* betreibt eine besonders ausgefallene Art der Bestäuberanlockung, nämlich Schlafplatzmimikry für Männchen der Langhornbienen-Gattung *Tetralonia* und *Eucera* (PAULUS & GACK 1993), bei der wahrscheinlich ähnlich wie bei der japanischen Orchidee *Cymbidium pumilum* für Dronen der asiatischen Honigbiene *Apis cerana japonica* (SASAKI et al. 1991) Aggregationspheromone den olfaktorischen Stimulus darstellen. Es ist interessant zu erwähnen, dass Sexualtäuschung auch bei 11 Orchideengattungen in Australien (COLEMAN 1927, STOUTAMIRE 1975, BEARDSELL & BERNHARDT 1982, SCHIESTL et al. 2003), in Südamerika bei einigen Arten der Gattungen *Trigonidia* und *Mormolyca* (Maxillariinae), die von stachellosen Bienenmännchen (Meliponinae) bestäubt werden (van der PIJL & DODSON 1966, SINGER 2002, SINGER et al. 2004). Arten der Gattung *Lepanthes* (Pleurothallidinae) werden dagegen von Pilzmücken (Sciariidae) besucht (BLANCO & BARBOZA 2005). Auch in Südafrika wurden Orchideen mit Pseudokopulation als Bestäubungsmethode gefunden (STEINER et al. 1994).

Pseudokopulation wurde nach der Entdeckung durch Pouyanne und einigen weiteren Beobachtungen durch GODFERY (1922-1930) vor allem von KULLENBERG (1961) bearbeitet, der klar aufzeigen konnte, dass *Ophrys*-Blüten Bestäuberweibchen imitieren. Ein wichtiger Stimulus ist hierbei das Einsetzen eines Duftbouquets, das die Bestäubermännchen für das Sexualpheromon ihrer Weibchen halten.

Demnach stellte sich eine Reihe von weiteren Fragen:

Auf welchem Weg erreichen die Blüten diese Sexualtäuschung? Die plausible Annahme bestand darin, dass eine Blüte die wichtigen paarungsauslösenden Signale imitieren muss, damit die Bestäubermännchen die Blüte für ihr Weibchen halten und demnach mit Paarungsverhalten antwortet. Die hierfür notwendigen Signale sollten, wie bei einer Reihe Insekten bekannt, optische, olfaktorische und taktile sein. Für alle diese Signale muss eine entsprechende sensorische Ausstattung

beim Empfänger (hier den zu täuschenden Männchen) ausgebildet sein. Worin die artspezifische Auslösung auf der Rezeptor- und der neuronalen Ebene besteht, ist in nur sehr wenigen Fällen bekannt. Darüber hinaus musste in Freilandtests aufgezeigt werden, dass die vermutete Artspezifität der Anlockung bei den vielen Arten der Gattung *Ophrys* tatsächlich besteht.

In langjährigen und aufwendigen Freilandstudien konnten PAULUS und Mitarbeiter in zahlreichen Wahltests zeigen, dass jede *Ophrys*-Art nur einen einzigen effektiven Bestäuber hat. Gelegentlich fanden sich auch weitere Blütenbesucher, die aber entweder nächst verwandte Arten waren (und offenbar ähnliche Duftbouquets haben) oder aus nicht bekannten Gründen von den Blütensignalen ebenfalls angelockt wurden. Die kleine Liste der zunächst bekannten Bestäuber bei KULLENBERG (1961) konnte beträchtlich vergrößert werden (PAULUS & GACK 1990a, 1994). Dabei konnten auch zahlreiche noch unbekannt neue Arten entdeckt und ihr eigenständiger Artstatus über den Biotest eines eigenen Bestäubers gezeigt werden (z.B. PAULUS 1998, 2001b). Daraus konnte ein Biospezieskonzept entwickelt werden, dass bei diesen Pflanzen bedeutet, dass jede Artbildung stets über das Erschließen eines neuen Bestäuber abgelaufen sein muss (PAULUS & GACK 1983, 1990a). Durch konsequente Anwendung dieses Konzeptes konnte erkannt werden, dass die Gattung statt der ursprünglich 30-40 inzwischen weit über 260 Arten enthält (DELFORGE 2005). Dasselbe Konzept konnte inzwischen auch bei australischen Sexualtäuschblumen angewendet werden (BOWER & BROWN 1997).

Ich werde im Folgenden unsere bisher vorliegenden Daten präsentieren,

- wie *Ophrys*-Blüten diese Sexualtäuschung erreichen,
- wie sich die einzelnen Arten darin unterscheiden und
- welchen Einfluss dies alles auf die Evolution und Artbildung der Gattung gehabt hat.

Ein weiter interessanter Punkt ist, dass wir inzwischen auch einiges über die Methoden der Bestäubungsmaximierung im Zusammenhang mit sexueller Selektion wissen.

2. Das Prinzip der Bestäubung über Sexualtäuschung

Als reguläre Bestäuber der Gattung *Ophrys* sind bislang Männchen der aculeaten Hymenopteren (Stechimmen) und zwei Arten der Käfer-Gattung *Blitopertha* der Scarabaeidae (*Blitopertha lineolata* auf *Ophrys blitopertha* im Bereich der südöstlichen Ägäis und *B. majuscula* auf *O. urteae* in der Südtürkei, PAULUS & GACK 1990c und unpubl.) beobachtet worden. Als Ausnahme

treten aber auch sogenannte Nebenbestäuber auf, die offenbar von Teilen des Duftbouquets der *Ophrys*-Blüte mitangelockt werden (BORG-KARLSON 1989). Bei uns sind dies vor allem der Gartenlaubkäfer *Phyllopertha horticola* (Scarabaeidae) (viele eigene Beobachtungen) und die Schwebfliege *Microdon* (ENGEL 1985, eigene Beob.) bei der Hummelragwurz *Ophrys holoserica* (Mitteleuropa). Ihr normaler Bestäuber ist bei uns vor allem die Langhornbiene *Eucera longicornis* (siehe Abb. 15). Ansonsten sind aber in erster Linie Arten verschiedener Bienenfamilien (Apoidea) Pollinarienüberträger. Lediglich *Ophrys speculum* wird von der Dolchwespe *Dasyscolia* (= *Campsoscolia* auct.) *ciliata* (Scoliidae) (POUYANNE 1917, KULLENBERG 1949, 1961; GÖLZ & REINHARD 1977, PAULUS 1978) und *O. insectifera* von der Grabwespe *Argogorytes mystaceus* (siehe Abb. 11), seltener auch *A. fargei* (Sphecidae) (WOLF 1950, KULLENBERG 1956) besucht. Wahrscheinlich wird auch *O. ciliata* in SO-Anatolien ebenfalls von *Argogorytes* bestäubt (PAULUS & GACK 1990a). Unter den Bienen sind es vor allem die Andrenidae mit vielen Arten der Gattung *Andrena* (*O. fusci-lutea* aggr., *O. sphaerodes* aggr.), drei Arten der Seidenbienen (*Colletes*, Colletidae) (*Ophrys arachnitiformis-exaltata*-Gruppe, *O. algarvensis* aus Südspanien, *Ophrys gortynia* in Kreta und *Ophrys murbeckii* (= *aspea* aus Nord-Tunesien²), Pelzbienen der Gattung *Anthophora*, Kuckucksbienen der Gattungen *Melecta* und *Eupavlovskia*, Langhornbienen der Gattungen *Eucera* (s.lat.) und *Tetraloniella*³ (*O. holoserica* s.lat. aggr.), die Holzbienen *Xylocopa iris* (*O. sipontensis*, *O. spruneri*) und *X. violacea* (*O. grigoriana*) (PAULUS 2006) sowie die Schmarotzerhummel *Psithyrus vestalis* (*O. chestermanii* und *O. normanii*, Sardinien, PAULUS & GACK 1995). Aktuelle Zusammenfassungen der Bestäuberbefunde findet sich bei PAULUS & GACK (1986, 1990a, b, c, d, 1995) oder PAULUS (2005, 2006).

Der Blütenbesuch selbst läuft fast immer nach einem bestimmten Schema ab. Gerät ein auf Weibchensuche befindliches Bestäubermännchen in die Duftfahne einer auf ihn passenden *Ophrys*-Blüte (nach meinen Freilandbeobachtungen ab ca 5-10 m), so beginnt ein Suchflug in Richtung Duftquelle. Dieser ist meist mehr oder weniger zickzackförmig, um dann ab etwa 1-2 m vor der Blüte immer enger zu werden. Schließlich sieht das Männchen das vermeintliche Weibchen und stürzt sich blitzschnell auf die Blüte, landet, sucht nach der richtigen Sitzposition und beginnt mit heftigen Kopulationsbewegungen. Dazu wurde der Begattungsapparat meist schon vor der Landung weit ausgestülpt. Das getäuschte Männ-

chen versucht immer und immer wieder mit stechenden Hinterleibsbewegungen verbunden mit lautem Thorax-Summen, die Geschlechtsöffnung des Pseudoweibchens zu finden. Dann sitzt das Tier oft ganz ruhig, um mit heftigem Flügelschwirren eine erneute Stimulation zu versuchen. Bei diesen heftigen Bewegungen kommt das Männchen sehr schnell mit den Klebscheiben der Pollinarien in Berührung, die dann aus den Fächern herausgezogen werden. Meist fliegt das Tier nach 10-30 sec ab, um dann aber sehr oft auf einer weiteren Blüte zu landen. Dann wiederholt sich das Spiel wieder, wird aber in der Regel schneller abgebrochen.

Welche Bedeutung die einzelnen Verhaltenskomponenten haben, ist auch im normalen Paarungsverhalten der Bestäuberbienen wenig untersucht. Das zickzackförmige Anfliegen mit enger werdenden Amplituden entspricht der Auffassung, dass nicht einem Konzentrationsgefälle, sondern dass die Männchen versuchen, in einer Art Dufttunnel zu bleiben, um so die Duftquelle zu finden. BALKOVSKY & SHRAIMAN (2002) haben kürzlich von einer chemo-physikalischen Seite gezeigt, dass solche Duftfahnen aus Molekülwolken bestehen, die in unterschiedlicher Dichte und Packung mehr zufällig verteilt in eine Hauptrichtung driften. Dadurch kann auch kein Insekt einem Duftkonzentrationsgradienten folgen, wie oft angegeben, sondern kann lediglich versuchen, in dieser Duftfahne zu verbleiben. Das machen die Männchen so, dass sie mehr oder weniger im Zickzackflug dem Duftkanal folgen. Immer wenn sie ihn verlassen, fliegen sie wieder solange suchend umher bis sie diese erneut gefunden haben. Das heftige Flügelschwirren und periodische Thoraxbrummen kommt bei allen bestäubenden Bienenarten vor. Soweit bekannt, treten dieselben Verhaltenskomponenten weit verbreitet auch bei den richtigen Paarungen auf (ALCOCK et al. 1978, EICKWORT & GINSBERG 1980). Bei *Osmia rufa*, die in Sardinien als Bestäuber von *Ophrys panattensis* auftritt (PAULUS & GACK 1995), ist dies sehr auffällig (RAW 1976, MADDOCKS & PAULUS 1987). Hier wird vermutet, dass Weibchen aus den Vibrationssignalen auf die Körpergröße des Männchens schließen können und diese im Zusammenhang der sexuellen Selektion als Fitness-Indikator ansehen (LARSEN et al. 1986, SEIDELMANN 1999). Beweiskräftige Untersuchungen liegen dazu allerdings nicht vor. Sehr oft kann man sehen, dass die Männchen während der Pseudokopulationen immer und immer wieder mit heftigem Flügelschwirren verbunden mit Kopulationsbewegungen das vermeintliche Weibchen zu Reaktionen veranlassen wollen oder eben einfach nur zeigen wollen, wie kräftig sie sind.

Da nach einer Landung auf der *Ophrys*-Lippe oft die Pollinarien sofort entnommen worden sind, haben die Blüten einen einfachen Trick erfunden, um während

² *Colletes formosanus* konnte ich erstmals Ende März 1998, ausgiebiger dann Ende Februar 1999 bei der Pseudokopulation mit *O. murbeckii* (sensu *O. aspea*) studieren.

³ Im südwestlichen Mitteleuropa wird die spät blühende (August) *Ophrys elatior* von *Tetraloniella salicariae* bestäubt.

Tab. 1: Bestäubergruppen in der Gattung *Ophrys*.

Bestäuber	<i>Ophrys</i> -Arten-Gruppe	Zahl <i>Ophrys</i> -Arten	Verbreitung
Scoliidae	<i>speculum</i>	1	Mittelmeerraum
Sphecidae	<i>insectifera</i>	1	Zentral-Europa
Argidae	<i>subinsectifera</i>	1	NO-Spanien
Apoidea, Colletidae			
<i>Colletes</i>	<i>exaltata-arachniti formis-cephalonica</i>	2-7	Zentr. Mittelmeergebiet: NO-Spanien bis N-Dalmatien und NW-Griechenland, Ionische Inseln
<i>Colletes</i>	* <i>murbeckii</i> (=aspea)	1	Tunesien, O-Algerien
<i>Colletes</i>	* <i>algarvensis</i>	1	S-Spanien, S-Portugal
<i>Colletes</i>	<i>gortynia</i>	1	Kreta
Apoidea, Andrenidae			
<i>Andrena</i>	<i>sphegodes</i> -Gruppe	ca. 65	Europa, Mittelmeergebiet bis Turkmenistan
<i>Andrena</i>	* <i>fusca-lutea</i> -aggr.	ca. 65	Mittelmeergebiet
<i>Andrena</i>	<i>aymoninii</i>	1	S-Frankreich
Apoidea, Anthophoridae			
<i>Anthophora</i>	* <i>omegafera-dyris</i> -Gruppe	4-6	Disjunkt westl./öst. Mittelmeergebiet
<i>Anthophora</i>	<i>argolica-crabronifera</i> -Gruppe	9	zentrales/östl. Mittelmeergebiet
Melectini	<i>cretica-reinholdii</i>	6	Griechenland, Türkei, N-Iran
<i>Xylocopa</i>	<i>spruneri, grigorianasipontensis</i>	2 1	Griechenland, Kreta S-Italien
<i>Eucera/Tetraloniella</i>	<i>holoserica-scolopaxoestrifera</i> -Gruppe	ca. 70	Mittelmeergebiet, Zentral-Europa
Apoidea, Megachilidae			
<i>Osmia</i>	<i>lunulata-promontoriantarentina</i> -Gruppe	3	Italien, Sardinien, Sizilien
<i>Chalicodoma</i>	<i>bertolonii-bertolonii-formis-melitensis</i> -Gruppe	7-11	S-Frankreich, N-Spanien, Italien, Balearen, Kroatien, Malta
<i>Chalicodoma</i>	<i>ferrum-equinum</i>	1-2	Griechenland, Türkei
<i>Chalicodoma</i>	<i>gottfriediana</i>	1	Kephallonia
<i>Chalicodoma</i>	* <i>atlantica</i>	1	S-Spanien, N-Afrika
Coleoptera, Scarabaeidae			
<i>Blitopertha</i>	* <i>blitopertha-urteae</i>	2	SO-Griechenland, Türkei

*Abdomenpollination

weiterer Kopulationsversuche auf derselben Blüte Selbstbestäubungen zu vermeiden. Die entnommenen Pollinien stehen zunächst noch ca. 1-2 Minute senkrecht in die Höhe, bevor sie sich nach einem Trocknungsprozess der Stielchen nach vorne senken. Erst dann sind sie für eine Pollination einsatzbereit. In dieser Zeit kann sich also ein Männchen ohne Gefahr der Selbstbestäubung auf derselben Blüte oder Pflanze zu schaffen machen oder zu ihr zurückkehren. Schon DARWIN (1862) hat die Pollinienabsenkung bei verschiedenen Orchideen genau untersucht und erkannt, dass die Zeit, die bis zur völligen Absenkung benötigt wird, genau der durchschnittlichen Zeit entspricht, die z. B. eine Hummel bis zum Besuch eines nächsten Blütenstandes von *Orchis mascula* braucht.

Diese Pollinien kleben im Übrigen so fest am Kopf oder Hinterleib, dass sie diese trotz heftiger Putzbewegungen nicht mehr entfernen können. Solche Männchen sind dann viele Tage oder auch einige Wochen regelrecht markiert. Vor dem letzten Abflug streifen viele Männchen mit ihrem Vorderbein-Putzkamm über die Fühler. Danach können besonders die Lanhornbienen noch sekundenlang im Schwirrflug vor der Blüte stehen. Regelrecht „ungläubig“ scheinen sie sich die Blüte noch einmal genau anzuschauen und zu riechen, um sich diese einzuprägen. Sie kehren dann fast nie wieder zu derselben Blüte zurück, da sie diese offenbar individuell wiedererkennen können, sondern besuchen anschließend neue Blüten. Tatsächlich konnten wir zeigen, dass die getäuschten Bestäubermännchen nach kurzer Zeit sogar den Blütenschwindel durchschauen und auf die Attrappe nicht mehr hereinfallen (PAULUS et al. 1983, PAULUS & GACK 1984, PAULUS 1988a). Zunächst vermeiden sie individuell diejenigen Pflanzen, die sie schon einmal besucht haben, um später überhaupt keine *Ophrys*-Blüten mehr zu besuchen. Neue Anflüge erhalten *Ophrys*-Blüten daher meist nur von noch Blüten unerfahrenen anderen Männchen. Dies erklärt auch, warum man das Phänomen der Pseudokopulation bisher so selten beobachtet hat. Die Wahrscheinlichkeit, bei der Pseudokopulation gerade dabei zu sein, ist sehr gering, da sie in der Blühzeit einer Pflanze mit viel Glück gerade ein einziges Mal passiert. Ein bestimmtes Pflanzenindividuum blüht ca. 3-4 Wochen lang. Die Bestäubungsrate in einer *Ophrys*-Population ist kaum je höher als 5-10%! Dennoch reicht diese Rate bei weitem aus, um den Fortbestand der Population zu sichern. Wenn Bestäubungen auch selten sind, so sind sie doch sehr effektiv. Jede bestäubte Blüte kann über 30000 Samen liefern (NAZAROV & GERLACH 1997)! Die zentraleuropäischen Arten *Ophrys holoserica* und *O. sphegodes* haben ca. 12000-14000 Samen/Blüte (Paulus, unpubl.).

Doch mit welchen Tricks ist eine *Ophrys*-Blüte in der Lage, die Bestäubermännchen zu täuschen und sogar nur solcher ganz bestimmter Arten?

2.1. Methoden der Signalfälschung

Die Arten der Orchideengattung *Ophrys* müssen, um angefliegen und bestäubt zu werden, mit ihren Blüten die wichtigen paarungsauslösenden Signale imitieren (KULLENBERG 1961, KULLENBERG 1973 a, b, PAULUS & GACK 1980, 1990b, PAULUS 1988, 2006). Diese Signale sind primär von den Bestäuberinsekten in ihrer eigenen sexuellen Evolution entwickelt worden. Sie dienen ihnen als gut funktionierende Mechanismen zur spezifischen Arterkennung und damit zur Verhinderung von Hybridisierungen. Darüber hinaus dürften sie eine wichtige Rolle im Rahmen der sexuellen Selektion spie-



Abb. 1: Beispiele von artspezifischen Bestäubern in der Gattung *Ophrys*.

len. Drei Grundtypen von Signalen oder Reizen spielen hierbei eine wichtige Rolle:

- Duft- oder olfaktorische,
- optische und
- taktile Reize,

die jeweils als mehr oder wenige komplexe Muster den Charakter von Schlüsselreizen haben und daher in angeborener Weise von einem sogenannten AAM (angeborener Auslösemechanismus) im Gehirn der Männchen erkannt werden.

Aus der Fortpflanzungsbiologie vieler Insekten weiß man, dass zur Anlockung des Geschlechtspartners chemische Lockstoffe (Sexualpheromone) eingesetzt werden, die von den Männchen in artspezifischer Weise mit Hilfe ihrer Geruchsrezeptoren auf den Fühlern erkannt und mit Suchflügen nach ihren Weibchen beantwortet werden. Die Männchen besitzen einen in ihrer Evolution erworbenen artspezifischen AAM, der ihnen ermöglicht, unter tausenden von Duftstoffreizen genau diejenige Duftstoffmischung zu erkennen, die von ihren Weibchen als Arterkennungsabzeichen eingesetzt wird.

In der Nähe der Weibchen angekommen, können dann vom Männchen optische Signale ihrer Weibchen wahrgenommen und wiederum in artspezifischer Weise erkannt werden. Auf dem Weibchen niedergelassen, treten eine dritte Sorte von Reizen in Aktion, nämlich taktile, mit deren Hilfe die Männchen Information darüber erhalten, wo bei dem Weibchenkörper hinten und vorne ist. Dazu wird sehr schnell der „Strich“ der Körperbehaarung registriert (KULLENBERG 1961, PIRSTINGER 1996). Sie müssen auch hierbei sehr schnell sein, weil auch andere Männchen identische Absichten verfolgen und es dann letztlich darauf ankommt, wer der Schnellste ist (scramble competition, sexuelle Selektion). Der Schnellste ist der, der ein Weibchen schneller findet, erkennt und schließlich dank der richtigen Orientierung auf dem Weibchen selbst die Kopulation erlangt. Nicht untersucht ist, wieweit auch die taktilen Reize eine gewisse Spezifität enthalten. Bislang vorliegende vergleichende SEM-Untersuchungen der Lippenbehaarungen und vor allem Experimente haben noch keine ausreichenden Hinweise bringen können (PIRSTINGER 1996). Es ist zu vermuten, dass sie nur im Zusammenhang mit kontakt-chemischen Reizen erfolgen wird.

Wir werden sehen, dass *Ophrys*-Blüten alle diese Signale imitieren, um erfolgreich spezifische Bestäubermännchen anzulocken, sie zu täuschen und für ihre Pollinienübertragung zu benutzen.

2.1.1. Duftsignale

Eine *Ophrys*-Blüte produziert über das Labellum verteilt in vielen Drüsenzellen hunderte verschiedener

Duftkomponenten, deren jeweilige Mischungsverhältnisse und Konzentrationen ein für die *Ophrys*-Arten spezifisches Duftbouquet („Parfüm“) ergibt. Die Stoffe selbst sind vor allem Terpene, langkettige aliphatische Kohlenwasserstoffe, Aldehyde, Ketone und 1-, 2-Alkohole sowie cyclische (aromatische) Verbindungen, also Stoffe, die auch sonst im Tier- und Pflanzenreich häufig als Duftstoffe eingesetzt werden. Erst ab 1978 hatten Bergström, Hefetz, Borg-Karlson u. a. mit Duftstoffanalysen bei Blüten und Bienen, um die olfaktorische chemische Anlockung zu dokumentieren. Zusammenfassungen für Insekten im Allgemeinen finden sich bei FRANCKE & SCHULZ (1999), für Bienen bei DUFFIELD et al. (1984), FREE (1987), ENGEL et al. (1997), eine neue in AYASSE et al. (2001). Doch mit den erstaunlich langen Listen von vorkommenden Duftmolekülen aus den *Ophrys*-Blüten konnte man lange Zeit nichts anfangen, zumal sie zumindest im qualitativen Bereich einzeln getestet, nicht mit den Duftstoffen der parallel analysierten Bestäuber übereinstimmen (BORG-KARLSON 1987, 1990). Verhaltenstests mit verschiedenen künstlich dargebotenen Duftkomponenten erbrachten lediglich, dass bestimmte Komponenten zwar in der Lage sind, Reaktionen bei den Männchen auszulösen, darin aber keinerlei Artspezifität gefunden werden konnte (KULLENBERG & BERGSTRÖM 1976, PRIESNER 1973). BORG-KARLSON (1990) schloss sogar daraus, dass *Ophrys*-Blüten lediglich Gruppen von nur beiläufig wirksamen Duftkomponenten produzieren, auf die nur ein kleiner Teil der Bestäubermännchen hereinfallen. Dies tun sie auch nur deshalb, weil sie, solange ihre richtigen Weibchen noch nicht geschlüpft sind, eine sehr niedrige Schwelle haben, auf alles zu reagieren, was irgendwie Weibchen ähnlich ist. Daraus resultierte lange die Annahme einer Duftstoffmimikry, in der aber die Blüten chemisch anders operieren als die Bienen.

Die langen Listen der gefundenen Duftstoffe aus *Ophrys*-Blüten (BERGSTRÖM 1978, BORG-KARLSON 1987, 1990; BORG-KARLSON et al. 1985, 1987) haben immerhin gezeigt, dass bei Beachtung der korrekten Systematik alle Arten tatsächlich ein jeweils hochspezifisches Duftstoffgemisch besitzen. Bemerkenswert daran ist, dass diese Mischungen höchstens in einzelnen Komponenten mit den entsprechenden Duftstoffmischungen der Bestäuberweibchen übereinstimmen. Dazu muss allerdings angemerkt werden, dass in diesen Untersuchungen merkwürdiger Weise nie adäquate Objekte, nämlich noch unbegattete (virginelle) Bestäuberweibchen in vergleichbarer Weise untersucht worden sind, wir also über die für die Männchen reizwirksamen Komponenten bis vor kurzem nicht unterrichtet waren (BERGSTRÖM & TENGÖ 1978, BERGSTRÖM et al. 1982, FRANCKE et al. 1981, 1984, TENGÖ & BERGSTRÖM 1976, 1977, BORG-KARLSON 1990 u. v. a.). Aus den langen Listen von gefundenen Duftmolekülen konnte nicht auf

die für die Männchen artspezifisch anlockenden Komponenten geschlossen werden.

Eine erste Untersuchung der Reaktionen über Elektroantennogramm-Techniken wurde von PRIESNER (1973) vorgenommen. Er konnte zeigen, dass *Andrena*-Männchen tatsächlich auf diese Duftgemische antworten. Doch war bei seinen Objekten keine einzige als Bestäuber auftretende Art dabei, so dass aus diesen Resultaten keine weiteren Schlüsse gezogen werden konnten. Bislang ging man daher davon aus, dass die *Ophrys*-Arten daher Duftmimikry betreiben, indem sie mit chemisch anderen Stoffgemischen dieselbe physiologischen und verhaltensbiologischen Reaktionen bei den Männchen auslösen, wie dies ihre arteigenen Weibchen tun (KULLENBERG 1973a) und dabei nur bedingt spezifisch reagieren. Wie aus den zahlreichen Freilandbeobachtungen später ersichtlich war, sprechen die Männchen auf diese gefälschten bzw. signalkopierten Düfte mit ihren angeborenen Auslösermechanismen (AAM's) so spezifisch an, als wären es die echten Auslösersignale ihrer Weibchen. Im Übrigen konnten wir in zahlreichen Freilandtests auch zeigen, dass die alte These nicht zutrifft, nach der die *Ophrys*-Blüten nur reizwirksam wären, wenn die Bestäuberweibchen noch nicht aktiv sind. Nach meinen Erfahrungen sind die *Ophrys*-Blüten für Männchen immer reizwirksam, auch lange nachdem die Weibchen schon geschlüpft sind (PAULUS 1988, PAULUS & GACK 1990 a-d).

Das Duftbouquet ist eine perfekte Signalkopie

Da nach bisherigen Duftstoffuntersuchungen gänzlich unklar war, welche der Substanzen die reizwirksamen sind, mussten wir ein neues Verfahren einsetzen, um aus dem Gesamtbouquet von weit über 100 Molekülen diejenigen herauszufinden, die für die Männchen das Signalbouquet für ihr noch unbegattetes Weibchen darstellt. Dazu musste allerdings vorher das Sexuallockstoffbouquet des Bestäuberweibchen geklärt werden, da sonst nicht klar ist, wonach gesucht werden soll (SCHIESTL et al. 1999a). Erschwerend kam hinzu, dass bis vor kurzem von keiner einzigen Wildbiene ein Sexualpheromon bekannt war. Die Extraktion der Weibchen erbrachte nämlich ebenfalls nur eine ungewöhnliche große Ansammlung von vor allem langkettigen Kohlenwasserstoffen, von denen ihrerseits nicht bekannt war, welche Moleküle davon in welcher Mischung als Sexuallockstoff fungieren.

Die Methode, dies herauszufinden bestand darin, die gaschromatografische Analysetechnik (im Verband einer Massenspektrometrie, um die Moleküle zu identifizieren) für die vielen Duftmoleküle mit einer Elektroantennogramm-Technik (gas chromatography-electroantennography = GC-EAD) zu koppeln. Das funktioniert im Prinzip so, indem die Duftbouquets der *Ophrys*-Blü-

ten zur Analyse in die Gaschromatographie-Säule eingespritzt werden. Dort werden sie in der Reihenfolge ihrer Molekülgrößen verdampft und als chromatographisches Pik-Muster sichtbar gemacht. Jeder Pik entspricht einem einzelnen Molekül in diesem Gemisch. Als erstes verdampfen natürlich die leicht flüchtigen, später die schwerer flüchtigen Moleküle. Die Kopplung mit einer Elektroantennogramm-Analyse besteht darin, dass man nun im Verband der chemischen Analyse gleichzeitig jedes dieser Moleküle einzeln über die Nase der Bienenmännchen bläst und diese „befragt“, ob sie den Stoff riechen oder nicht. Diese Befragung erfolgt so, dass man zwei Elektroden an die Basis und an die Spitze der Antenne einsticht, die einen Strom dann messen, wenn eine oder viele der zahlreichen Geruchsrezeptoren auf dieser Antenne antworten. Sie antworten dann, wenn sie mit ihren Sinneszellen das Molekül wahrnehmen. Diese Antworten können als Elektrodenstrom sichtbar gemacht werden. Genau mit diesen Methoden identifizierten wir die spezifischen Duftstoffgemische der Spinnenragwurz (*Ophrys sphegodes*) und den Weibchen seiner Bestäuberbiene *Andrena nigroaenea* (SCHIESTL et al. 1999a, b, 2000). Das gleiche taten wir auch mit *Ophrys speculum* (= *vernixia*) und ihrer Bestäuberdolchwespe *Dasyscolia* (= *Campsoscolia*) *ciliata* (AYASSE et al. 2003). Natürlich wurden hier zum ersten Mal virginelle Weibchen untersucht. Zunächst wurden alle von der Lippe emittierten Duftmoleküle charakterisiert und diese mit Cuticula-Abwaschen noch unbegatteter *Andrena nigroaenea*- und *Dasyscolia ciliata*-Weibchen verglichen. Jeweils beide Duftstoffgemische wurden über die Gaschromatographie in ihre Komponenten zerlegt und jeder Molekültyp einzeln über die Antenne von Männchen geblasen. An ihnen wurden auf elektrophysiologischem Weg über Summenpotentiale Reaktionen gemessen. Dabei stellte sich heraus, dass Rezeptoren auf den Antennen der *Andrena nigroaenea*-Männchen in beiden Duftbouquets genau auf dieselben Gruppen von etwa 16-18 Molekülen reagierten. In anschließenden Verhaltenstest (Biotests) wurden wiederum genau diese 16 Moleküle als Bouquet frei fliegenden Männchen geboten. Auch sie reagierten nur auf diese Mischung mit spezifischen Kopulationsreaktionen (SCHIESTL et al. 1999b, 2000). Damit war zum ersten Mal gezeigt worden, mit welchen Komponenten gelockt wird und dass diese bei der Blüte und dem unbegatteten Bestäuberweibchen völlig identisch sind. Die bisher angenommene Mimikry in Form von Duft-Äquivalenz bzw. die These, dass *Ophrys*-Blüten lediglich sekundär wirksame Stoffe emittieren (BORG-KARLSON 1990), stimmt also nicht. Das artspezifisch reizwirksame Duftbouquet wird sogar ziemlich genau imitiert. Offenbar operieren viele der nah verwandten *Ophrys*-Arten in der Weise, dass sie mit einem Komponenten reichen Set an langkettigen Kohlenwasserstoffmolekülen einen jeweils artspezifisches

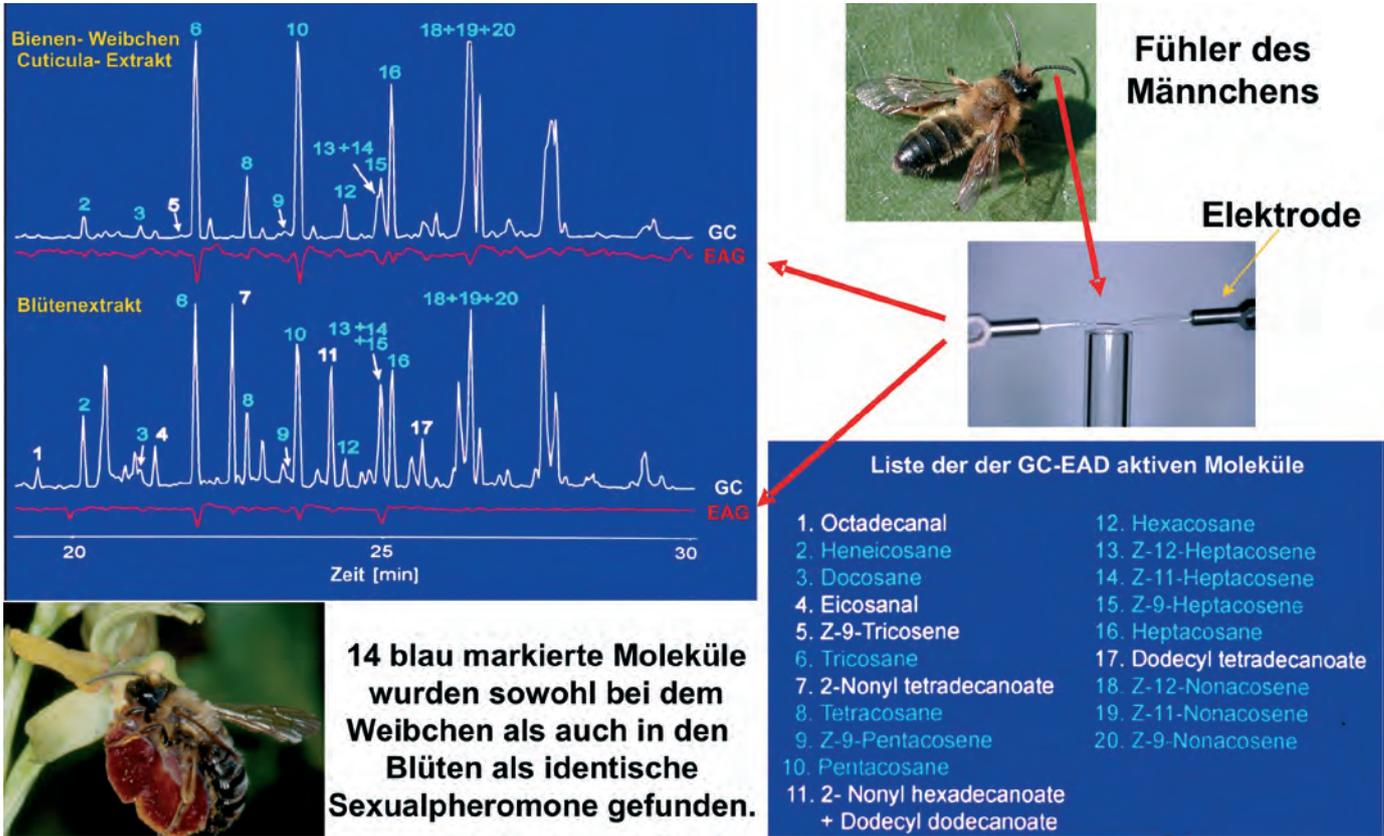


Abb. 2: Gas-Chromatogramme (GC: weiße Linien) der Duftbouquets und simultane Elektroantennogramme (EAG = EAD: rote Linien) von bei *Andrena nigroaenea* und *Ophrys sphegodes*. Jeder Pik im Chromatogramm stellt ein Duftmolekül dar. Jeder Ausschlag im EAD stellt eine Reaktion auf der männlichen Antenne dar. Das bedeutet, dass dieses Molekül von dem Männchen wahrgenommen wurde. Die Männchen reagierten auf dieselben 14 blau markierten Moleküle, nämlich die aus den Weibchenextrakten als auch auf die der *Ophrys*-Blüten (verändert und ergänzt nach SCHIESTL et al. 1999b, 2000).

Bouquet erzeugen (Abb. 2). Dasselbe Prinzip, jedoch mit lediglich 2-4 Komponenten, ist bei einer Reihe von Nachtfaltern bekannt (ROELOFFS 1995). Wie bei diesen Nachtfaltern werden bei nah verwandten *Ophrys*-Arten, insbesondere solchen, die zusammen wachsen, verschiedene Mischungen lediglich dadurch erzeugt, dass mit den relativen Anteilen derselben Komponenten „gespielt“ wird (SCHIESTL & AYASSE 2002). Im Unterschied zu den Nachtfaltern sind die *Ophrys*-Bienenweibchen-Duftmischungen wesentlich komplexer.

Weitere vergleichbare Untersuchungen laufen zur Zeit in solchen Orchideen-Arten-Gruppen (*Ophrys fusca* s.lat. und *O. sphegodes* s.lat.), bei denen allopatrisch verbreitete, aufgrund deutlich divergierender Blütenmorphologie als Arten interpretierte Formen vorkommen, die alle von derselben Bienenart bestäubt werden. Die Hypothese ist, dass alle diese Morphospezies-Typen in der Evolution unabhängig denselben Bestäuber erschlossen haben (PAULUS 1998, 2001b) und dann natürlich alle mit denselben Duftbouquets operieren müssen. Es handelt sich um Arten, die von *Andrena flavipes* einerseits und *A. nigroaenea* andererseits bestäubt werden. Letztere Bienenart bestäubt *Ophrys fusca* s.str.

(Mallorca), *O. sitiaca* (Kreta) per Abdomenpollination sowie *Ophrys sphegodes* (SW-Deutschland, Ost-Österreich, Süditalien) und *O. grammica* (= cf. *herae* auct.) (aus Kreta) per Kopfpollination. *Andrena flavipes* pseudokopuliert dagegen mit den jeweils allopatrisch verbreiteten *Ophrys bilunulata* (Südwesteuropa), *O. funerea* (= *zonata*) (Sardinien), *O. obaesa* (Sizilien), *O. caesiella* (Malta, S-Sizilien), *O. leucadica* (S-Griechenland, Ionische Inseln, Inseln der Ägäis außer Kreta), *O. africana* (N-Tunesien) und *O. israelitica* (Israel) (PAULUS & GACK 1990a, b, c; PAULUS 2001a). Bislang vorliegende Resultate zeigen, dass alle diese Arten tatsächlich mit denselben Duftbouquets anlocken (STÖKL et al. 2005).

Sie bestätigen, dass auch bei anderen *Ophrys*-Arten und ihren Bienen offenbar nicht nur mit einzelnen wenigen Duftmolekülen gearbeitet wird, sondern ein artspezifisches Duftmuster durch die Mischung bestimmter Stoffklassen wie etwa Alkene und Alkane erzeugt wird. Spezifisch scheint hier neben den Molekültypen selbst, das Mischungs- und Mengenverhältnis von Alkanen zu Alkenen zu sein.

Ein gänzlich anderer Fall findet sich bei dem Artenpaar *Dasycolia ciliata* (Scoliidae) und *Ophrys speculum*

(= *vernixia*). Nach den bisher vorliegenden Daten wird hier nur mit wenigen Molekültypen, nämlich (α -1)-Hydroxy und (β -1)-oxo Säuren, insbesondere 9-Hydroxy-decanoid Säure operiert. Es handelt sich um eine Molekülgruppe, mit der auch die Honigbienenkönigin ihre Männchen anlockt (AYASSE et al. 2003).

Daraus ergibt sich die interessante Frage, welche kanalisierenden Zwänge *Ophrys*-Arten veranlassen, einmal mit sehr komplexen Mischungen und in anderen Fällen nur mit einem oder wenigen komplexen Molekülen Bestäubermännchen anzulocken. Eine Antwort könnte in dem Zusammenhang liegen, dass artenreiche *Ophrys*-Artengruppen stets von Bienengattungen bestäubt werden, die ihrerseits sehr artenreich sind. Solche *Ophrys*-Arten sollten dann mit komplexen Mischungen locken, da auch die Bienenarten sich offenbar über komplexe Duftmuster voneinander genetisch isolieren. Dies würde auf von *Andrena*-, *Anthophora*- und *Eucera*-Arten bestäubte *Ophrys*-Gruppen zutreffen. Wie die Tabelle zeigt, besteht hier eine deutliche Korrelation. Dagegen gibt es in Europa keine weitere Art der Gattung *Dasyscolia*. Ähnliches gilt für *Argogorytes* (Sphecidae), die Bestäuber von *Ophrys insectifera* ist. Hier sind zwar viele Blütenduftkomponenten bekannt (BORG-KARLSON et al. 1987), nicht jedoch das spezifische Lockstoffbouquet. Die Erwartung ist, dass auch hier der Lockstoff aus nur wenigen komplexen Molekülen besteht. Tatsächlich fanden in dieser Artengruppe nur wenige weitere Artabspaltungen statt, die jeweils von komplett verschiedenen Bestäubergruppen verursacht worden sind. *Ophrys insectifera* wird von einer Grabwespe (Sphecidae), *O. aymoninii* von einer Biene (*Andrena combinata*) und *O. subinsectifera* von einer Bürstenhornblattwespe (Argidae) bestäubt, die also im System der Hautflügler ziemlich weit auseinander stehen.

Eine weitere interessante Frage ist, ob für Männchen virginelle Weibchen dieselbe Reizwirksamkeit haben wie die entsprechenden *Ophrys*-Blüten. Dazu liegt bislang für *O. speculum* nur ein Experiment (von mir Ende Februar 1999 in Tunesien durchgeführt) vor, das zeigt, dass tatsächlich kein wesentlicher Unterschied in der Attraktion besteht. Hierzu war es notwendig, ein sicher noch unbegattetes Weibchen von *Dasyscolia ciliata* im Wahltest mit einer Blüte von *Ophrys speculum* fliegenden Männchen anzubieten. Da die Optik der Blüte gegenüber der des Weibchens offenbar reizwirksamer ist (siehe unten), war es nötig, beide Duftsituationen mit identischer Optik zu versehen. Dazu habe ich in ein oben offenes Glasröhrchen ein virginelles Weibchen, in das andere eine *Ophrys speculum*-Blüte gegeben. Beide wurden dann oben mit je einer *Ophrys*-Blüte derselben Pflanze versehen, so dass fliegende Männchen nun die rechte Blüte zusätzlich mit Weibchenduft versehen, die

linke mit nur Blütenduft versehen war. Anschließend wurden über einen Zeitraum von 100 Minuten die Anflugraten durch Männchen gezählt. Alle 30 Minuten wurden dazu die beiden Blüten um ca. 10 m versetzt, um in neue Männchen-Schwarmareale zu gelangen. Das Ergebnis war relativ eindeutig: beide Blütentypen wurden etwa gleich häufig gewählt, so dass man daraus den Schluss ziehen kann, dass in dieser experimentellen Situation der Weibchenduft nicht reizwirksamer ist als der Blütenduft.

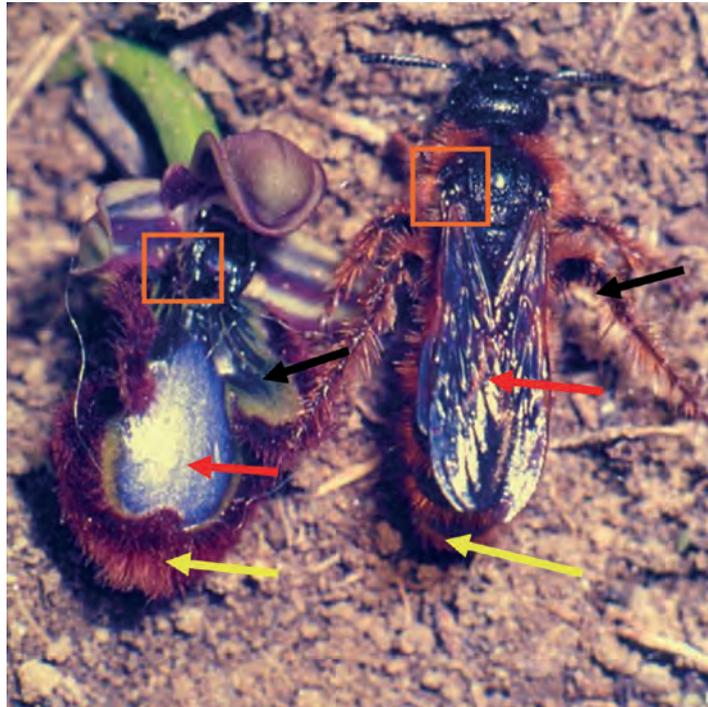
2.1.2. Optische Signale

Nachdem Insekten- oder hier Bienenmännchen der Duftfahne folgend ihren Weibchen so nahe gekommen sind, dass sie diese auch sehen können, folgen in der Kette der Paarungsauslöser optische Signale, die dem Männchen nicht nur genauer zeigen, wo das Weibchen sich befindet, sondern auch durch besondere optische Merkmale weiter signalisiert, ob es sich tatsächlich um ein art eigenes Weibchen handelt. Bislang gibt es keine spezifischen Untersuchungen, an welchen Formen oder Farben Männchen ihre Weibchen erkennen. Wir können daher vorläufig nur aus den zahlreichen Arbeiten zum Formen- und Farbsehen bei der Honigbiene und wenigen anderen Insekten auf einige basale Mechanismen schließen, die sicher auch für andere Insekten gelten (CHITKA et al. 2001, BRISCOE & CHITKA 2001). Etwas vereinfacht gesagt, nehmen wir (und wohl die meisten Wirbeltiere) unsere Welt als komplexe Bilder wahr, während Insekten offenbar ihre optische Welt „abstrakter“ sehen. Verhaltensbiologisch setzen sich Objekte außerdem aus einer Summe von Signalen zusammen, die nach einer Perzeption neuronal danach bewertet werden, ob sie „interessant“ oder „uninteressant“ sind, ob sie Auslösecharakter haben und/oder gelernt werden können. Dies ist für die Interpretation des Aussehens und der Färbungen der *Ophrys*-Blüten mit ihren Zeichnungsmustern von Bedeutung.

Auch wenn es bis heute kaum systematische Untersuchungen der Rolle der optischen Signale bei *Ophrys* gibt (KULLENBERG 1961, PAULUS 1988a), so können dennoch einige allgemeine Aussagen gemacht werden, die aber mehr Analogie- und Plausibilitätsschlüsse darstellen und erst experimentell genauer geprüft werden müssen.

Bei einer vergleichenden Betrachtung von *Ophrys*-Labellummustern und der nahe liegenden Annahme, dass sie die Flügel der Bestäuberweibchen mit ihrem Glanz imitieren, kann man drei Blütenfarb- und Zeichnungsmustertypen unterscheiden. Sie sind vermutlich ein Ausdruck dafür, welche Rolle optische Signale für die Weibchenerkennung im normalen Leben der Bestäubermännchen spielen. Grundlage dieser Hypothese ist die Annahme, dass Bestäubermännchen zumindest

Abb. 3: Vergleich der Blüte der Spiegelragwurz *Ophrys speculum* mit dem Weibchen des Bestäubers *Dasyscolia ciliata* (Scoliidae). Die Ähnlichkeit ist auch für unser menschliches Auge verblüffend.



„Pseudoaugen“ = Tegulae

Seitenlappen = Mittel-Hinterbeine

Blauer Spiegel der Lippe = Blau schillernde Flügel

Seitenbehaarung der Lippe = Körperbehaarung



Abb. 4: Vergleich der Blüten von *Ophrys speculum* ssp. *speculum* (Westrasse) mit dem Bestäuberweibchen (*Dasyscolia ciliata* ssp. *ciliata*) (unten) und *O. speculum* ssp. *orientalis* (Ostrasse) mit dem Weibchen der Ostrasse von *Dasyscolia ciliata* ssp. *araratensis*. Die Blüten der Ostrasse sind entsprechend dunkler, da die Männchen als Bestäuber diese so selektiert haben (nach PAULUS 2001b).

diejenigen optischen Signale bei ihren Blüten selektieren, die sie aufgrund ihrer Weibchenerwartung (also der optischen AAM's für ihre Weibchen) als Minimum für die Weibchenerkennung benötigen. Wenn die optische Weibchenerkennung detailliert ist, nehmen wir an, dass auch die *Ophrys*-Blüten davon mehr imitieren müssen, um angefliegen und im Vergleich zwischen den Artgenossen eventuell häufiger bestäubt zu werden. Dies entspricht im Rahmen der sexuellen Selektion einem „male choice“ Verhalten. Dieser Hypothese liegt auch zugrunde, dass Evolution opportunistisch arbeitet, so dass durch Selektion nur soviel hervorgebracht werden sollte, wie unbedingt notwendig ist. Die hier wirksame Selektion ist eine Form intersexueller Selektion, da Bestäuber Männchen zwischen den Blüten einer Art so wählen, dass die jeweils weibchenähnlichste den höchsten Bestäubungserfolg haben sollte (PAULUS 1988a).

Beim Typ 1 scheinen optische Signale im Sexualleben der Bestäuber Männchen eine große Rolle zu spielen, so dass die *Ophrys*-Blüten darauf hin selektiert worden sind, auch für unser Auge nachvollziehbar bedeutend weibchen-ähnlicher zu sein. Hierher gehört als Paradebeispiel *Ophrys speculum* (= *vernixia*) als diejenige Art, an der POUYANNE (1917) sicherlich bezeichnender Weise das Phänomen als erster entdeckt und richtig erkannt hatte (PAULUS 1978, PAULUS & GACK 1980). Wenn man das Artenpaar *O. speculum* und das Bestäuberweibchen *Dasyscolia ciliata* vergleichend betrachtet, kann man leicht erkennen, dass der blaue Spiegel der Blütenlippe eine Imitation des blauen Flügelglanzes, die fuchsrote Labellumbehaarung eine solche der Körperbehaarung des Weibchens darstellt. Die Seitenlappen sind

vermutlich die Mittel- und Hinterbeine des Weibchens. Welche weiteren Details hier ebenfalls wichtig sind, ist nicht untersucht. Auffällig sind bei vielen *Ophrys*-Arten die rundlichen, meist glänzenden Basalschwien (Staminodialpunkte). Sie wurden von DARWIN (1862) fälschlich als die Sprengel'schen Scheinnektarien oder später von vielen Autoren häufig als Augenimitationen interpretiert. Tatsächlich handelt es sich eher um die Imitation der Schüppchen über der Flügeleinlenkung des Bestäuberweibchens, um die sogenannten Tegulae (Abb. 3). Dass diese fuchsrote Lippenbehaarung tatsächlich die entsprechende Körperbehaarung des Weibchens imitiert, geht auf verblüffend plausible Weise daraus hervor, dass dieser Fäbungstyp nur für die westmediterrane *Dasycolia ciliata* ssp. *ciliata* zutrifft. Die ostmediterrane Rasse dieser Art, *D. ciliata* ssp. *araratensis*, ist dagegen dunkel-braunrot gefärbt. Dementsprechend ist auch die Lippenfärbung der ostmediterranen Spiegelragwurz deutlich dunkler (*O. speculum* ssp. *orientalis*, PAULUS 2001b) (Abb. 4).

Der zweite Typ repräsentiert solche *Ophrys*-Arten, die für unser Auge bereits deutlich weniger Insektenähnlichkeit aufweisen. Sie zeigen aber Farb- und Zeichnungsmuster, die mit den Bestäuberweibchen verglichen doch noch klare Hinweise erkennen lassen. Beispiele sind *Ophrys cretica*, *O. ariadnae* oder *O. kotschyi*, die mit ihren schwarz-weiß gemusterten Lippen die entsprechende Färbung und Musterung der Bestäuberweibchen der Gattung der Kuckucksbienen *Melecta* (Anthophoridae) imitieren (PAULUS & GACK 1983b, 1990a, b, PAULUS 1988b) (Abb. 5a, b). Ähnliches gilt auch für *O. reinholdii* mit der mit *Melecta* sehr nah verwandten Gattung *Eupavlovskia* (PAULUS & GACK 1990a, b). Die Weibchen der Mörtelbienen-Gattung *Chalicodoma* (Megachilidae) sind meist blauschwarz gefärbt und haben dunkelblau schillernde Flügel. Entsprechend dunkel sind die Lippen von *O. atlantica*, *O. bertolonii*, *O. aurelia*, *O. benacensis* oder *O. ferrum-equinum* gefärbt. Sie haben alle außerdem ein leuchtend dunkelblaues Mal, das im Spitzendrittel der Lippe liegt. Sie werden nämlich von *Chalicodoma parietina* bestäubt, deren Männchen allerdings rotbraun gefärbt sind (BÜEL 1978, PAULUS & GACK 1981, VÖTH 1984). In diese Kategorie gehören auch die von blauschwarz glänzenden *Xylocopa*-Arten bestäubte *Ophrys*-Arten (*O. spruneri*, *grigoriana*, *sipontensis*, PAULUS & GACK 1990b, c). Zumindest von *Xylocopa violacea* wissen wir, dass der blauschwarze Schiller der Flügel eine hohe optische Attraktion auf Männchen hat. Dieser Blauschiller ist außerdem durch UV- und sicher auch durch Polarisations-Reflexion verstärkt. Dazu passt, dass die Malzeichnungen auf den *Ophrys*-Lippen stets im UV reflektieren (KULLENBERG 1961 und eigene Untersuchungen). Dies spricht dafür, dass das Lippenmal stets eine optische Imitation der Flügel mit ihren Reflexionen ist.



Abb. 5: Die meisten *Ophrys*-Arten zeigen in der optischen Weibchen-Imitation lediglich eine Übereinstimmung in der Gesamtfärbung. So sind die Blüten von *Ophrys ariadnae* (Aquarell von Hans R. Reinhard aus Zürich) schwarz-weiß gemustert, da auch die Bestäuberweibchen von *Melecta albifrons* so gefärbt sind (oben). *Ophrys mammosa* ist sehr dunkel, da ihr Bestäuber die schwarze *Andrena fuscata* ist (Mitte), während *Ophrys sphegodes* mittelbraun gefärbt ist, da der Bestäuber *Andrena nigroaenea* ebenso gefärbt ist (unten).

UV hat bekanntermaßen für Bienen einen hohen Reizwert und wird auch bei anderen Blüten vor allem im Bereich der Blütenmale zur Kontrastverstärkung eingesetzt (LUNAU et al. 1996, LUNAU 2000). Bei den hier erwähnten Färbungstypen können wir auch schöne Fälle von Konvergenzen in den Labellum-Grundfarbtönen finden. Es handelt sich um solche nicht näher verwandte *Ophrys*-Arten, die in Anpassung an dieselbe Bestäuberbiene ähnliche oder identische Labellumtypen evolviert haben. Hierher gehören *Ophrys bertolonii* – *O. ferrum-equinum* und *O. atlantica* oder *O. cretica* – *O. kotschyi* – *O. reinholdii* (PAULUS & GACK 1984, 1990a, 1994).

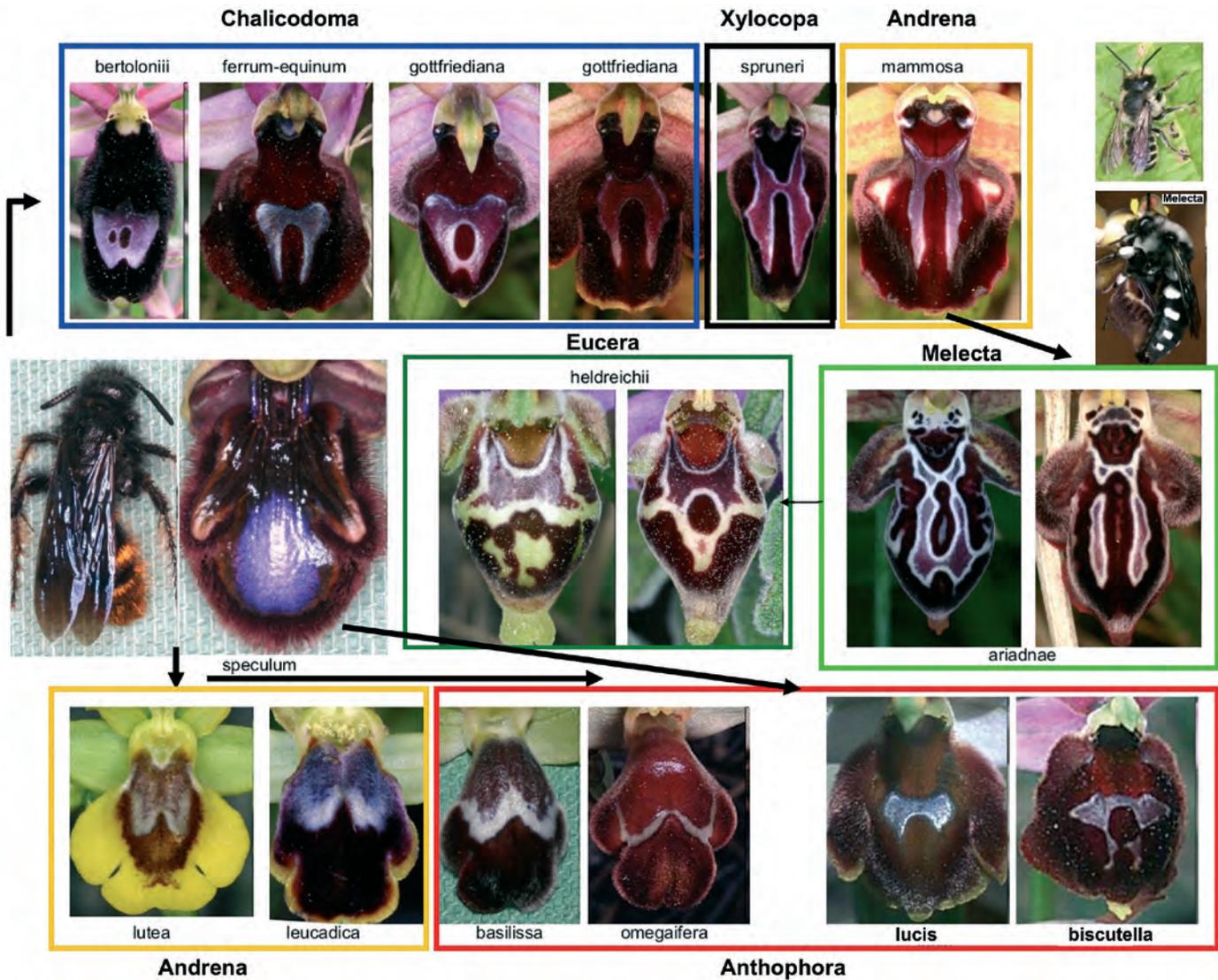


Abb. 6: Gestaltung des Males auf dem Labellum verschiedener *Ophrys*-Arten. Die Grundhypothese ist, dass alle Male Imitationen der Flügel oder des Flügelglanzes der Bestäuberweibchen darstellen (siehe Abb. 3). Ursprünglich waren entweder großflächige Male (*O. speculum* oder *O. fusca*-Gruppe) oder so genannte Hosenträger-Male (*O. sphegodes-mammosa*-Gruppe, hier *O. spruneri* und *O. mammosa*). Davon abgeleitet sind entweder Verkürzungen auf kleine zentrale Flächen (*Chalicodoma* bestäubte Arten: *O. bertolonii*, *O. ferrum-equinum* oder *O. gottfriediana* bzw. *Anthophora* bestäubte Arten: *O. lucis* oder *O. biscutella*). Gelegentlich treten ursprüngliche Male noch innerhalb der Arten als Variation auf (hier bei *O. gottfriediana*). In der *fusca-lutea*-Gruppe findet oft eine Reduzierung auf einen hellen Rand des Males statt, z. B. *Omega*-Male. Bei hoch lernfähigen Bestäubern, bei denen die Optik der Flügel eine Rolle spielen, lösen das Mal in individualisierbare komplexe Muster auf. Dies ist sehr verbreitet in der *O. holoserica-oestriфера*-Gruppe (hier am Beispiel *Ophrys heldreichii*), die nahezu alle von Langhornbienen (*Eucera*, *Tetraloniella*) bestäubt werden oder bei *Ophrys ariadnae-cretica* mit ihren Bestäubern aus der Gattung *Melecta*. In allen Fällen wissen wir wenig oder nichts über die visuellen Fähigkeiten oder Präferenzen der Bestäubermännchen.

Der dritte *Ophrys*-Färbungstyp imitiert nur noch die allgemeine Grundfärbung der Bestäuberweibchen. Hierher gehören die meisten Vertreter der von *Andrena*-Arten bestäubten *Ophrys*-Arten (*O. fusca*-aggr., *O. sphegodes*-aggr.). So entsprechen die Lippen von *O. sphegodes* (s.str.) dem rotbraunen oder graubraunen Kolorit des Bestäuberweibchens *Andrena nigroaenea* (PAULUS & GACK 1986, PAULUS 1988b), während das sehr dunkle schwarzbraune Kolorit von *O. mammosa* oder *O. incubacea* der schwarzen Körperfärbung von *Andrena fuscosa* bzw. *A. morio* entspricht (PAULUS & GACK 1983b, 1986)

(Abb. 5c-f). Ähnliches gilt auch für *O. spruneri*, *O. grigoriana* oder *O. sipontensis*, die von blauschwarzen Arten der Gattung *Xylocopa* bestäubt werden (PAULUS & GACK 1990b, c).

Dieses Prinzip der Passung der Allgemeinfärbung der Biene und ihrer *Ophrys*-Art ist meist im Vergleich nah verwandter Artenpaare, in einem Fall sogar innerhalb einer einzigen Art beobachtbar. Ein Beispiel für den interspezifischen findet sich in Kreta bei dem Artenpaar *O. omegaifera* (Lippengrundfarbe kastanienbraun) und *O. fleischmannii* (Grundfarbe dunkeloliv-

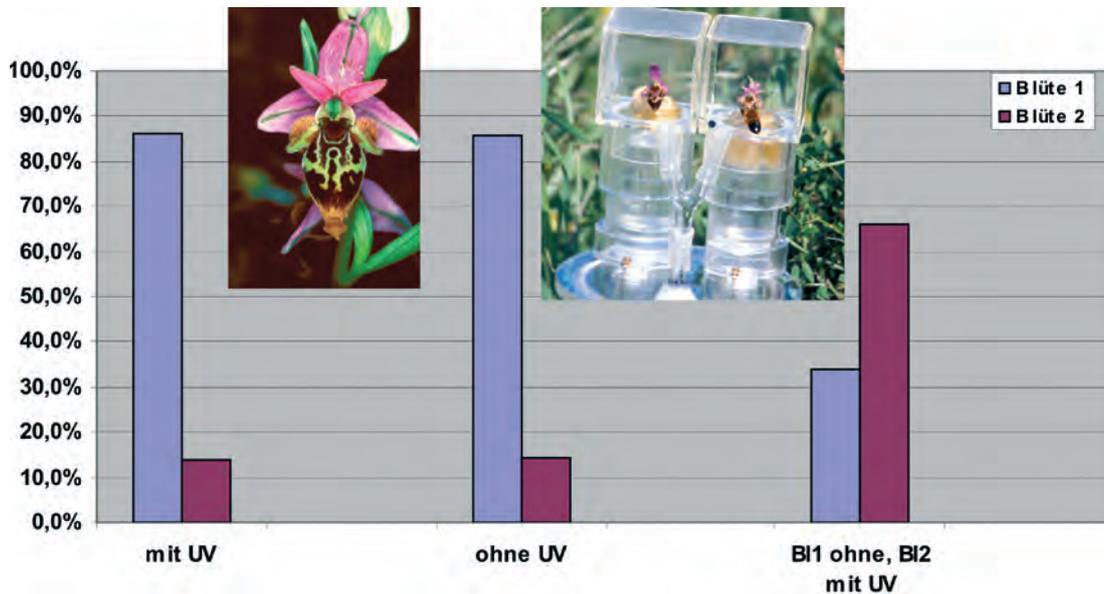


Abb. 7: Wahlhäufigkeiten von *Eucera berlandi*-Männchen zwischen *Ophrys heldreichii*-Blüten hinter Glas (zur Abschirmung des eigenen Duftes). Ihnen wurden zwei Blüten verschiedener Pflanzenindividuen simultan (nebeneinander) geboten entweder beide Blüten hinter Glas, das kein UV durchließ oder beide Blüten hinter UV durchlässigem Glas. In früheren Experimenten konnte gezeigt werden, dass in solchen Fällen stets

eine der beiden Blüten deutlich bevorzugt wird (siehe Abb. 26). In beiden Testsituationen wurde tatsächlich eine der beiden Blüten häufiger gewählt und zwar unabhängig, ob sie mit UV oder ohne UV präsentiert wurde. Wenn man anschließend die unattraktivere Blüte zur Wahl mit den vorher attraktiven stellt, jetzt aber die unattraktive mit UV, die andere ohne UV anbietet, wird jetzt die mit UV bevorzugt (dritten Säulen rechts) (Summe n=202 Anflüge). Dies zeigt, dass die UV-Reflexion des Males die Attraktivität erhöht.

braun). Die Bestäuberweibchen der jeweiligen Arten der Pelzbienengattung *Anthophora* sind entsprechend gefärbt: *Anthophora dalmatica* (= *atroalba* ssp. *agamoides*) als Bestäuber von *O. omegaifera* ist rotbraun, *A. sicheli* als der von *O. fleischmannii* ist grauolivbraun (PAULUS & GACK 1983a, 1986). Der intraspezifische Vergleich zwischen allopatrisch vorkommenden, abweichend gefärbten Subspezies von *Ophrys speculum* und ihrem Bestäuber *Dasyscolia ciliata* wurde schon geschildert.

Andere Zeichnungsbesonderheiten scheinen die sogenannten „Brillenmale“ (*O. argolica*-aggr.: *O. argolica*, *delphinensis*, *biscutella* oder *morisii*) bzw. „Omega-Male“ von *O. omegaifera*, *basilissa*, *dyris* und *O. fleischmannii*, die alle von Arten der Gattung *Anthophora* bestäubt werden. Experimente zur Bedeutung des Omega-Mals hierzu liegen allerdings nicht vor (Abb. 6).

Die hohe Reizwirksamkeit der UV-Reflexion der Lippenmale wurde in einigen Experimenten getestet. Hierzu wurden 2 Einzelblüten in je ein Glaskästchen gegeben und von außen über ein Y-Rohr zu beiden Blüten identischer *Ophrys*-Blütenduft gegeben. Dadurch waren die Blüten selbst nicht duftend. Diese wurden frei fliegenden Männchen zur Wahl geboten. Wenn Wahlen stattfanden, dann mussten diese allein aufgrund der Optik erfolgt sein. Die Frontscheiben der Glaskästchen bestanden aus normalem Plexiglas oder aus UV durchlässigen Kunststoff. So konnten anfliegenden Männchen immer zwei Blüten zur Wahl geboten werden und dabei die Bedeutung der UV-Reflexion der Lippen getestet werden.

Resultate dieser Wahlexperimente zeigten, dass Lippen mit UV im Vergleich zu solchen ohne UV reflektie-

renden Mal für die Männchen attraktiver sind. Interessant ist hierbei, dass dies nur im unmittelbaren Vergleich gilt. Wenn man im Experiment Männchen von *Eucera* (*Synhalonia*) *berlandi* (*Anthophoridae*) zwischen zwei simultan gebotenen duftfreien Blüten wählen lässt, wird nur dann eine bevorzugt, wenn eine der beiden im UV reflektiert. Im anderen Fall wird die Blüte gewählt, die die Männchen vorher noch nicht gesehen hatten (Abb. 7). Auf diese Lernexperimente gehe ich weiter unten ein. Ähnliche Experimente führten wir mit *Ophrys speculum*-Blüten und ihren Bestäuber Männchen, *Dasyscolia ciliata*, in Mallorca durch. Auch zeigte sich, dass Blüten mit UV gegenüber solchen, bei denen die UV-Reflexion abgeschirmt war, bei weitem häufiger angefliegen wurden (Paulus & Ettenauer, in Vorbereitung).

KULLENBERG (1949, 1961) hatte bereits versucht in einfachen Freilandexperimenten zu zeigen, dass die Blüten als übernormale optische Auslöser fungieren. In Wahlexperimenten bot er *Ophrys lutea*- oder *O. speculum* (= *vernixia*)-Blüten neben den Bestäuberweibchen anfliegenden Männchen an. Sie wählten ganz überwiegend die Blüten als Kopulationspartner. So bestechend das Ergebnis klingt, das Experiment war nicht aussagekräftig. Die zur Wahl gebotenen Weibchen waren nämlich nicht zweifelsfrei noch unbegattet. Da Weibchen nach einer Begattung ihre Attraktivität verlieren, ist es verständlich, dass Männchen in den genannten Experimenten stets die Blüten wählten. Nur sie rochen nach unbegatteten und daher attraktiven Weibchen.

Wir haben daher solche Experimente mit der Duft-Abschirmapparatur wiederholt. Hier wurden Blüten von *Ophrys* und tote Weibchen von Bestäuberweibchen

Abb. 8: Experimentelle Tests zur Ermittlung der auf die optischen Signale beschränkten Wahlspezifität von *Eucera berlandi*-Männchen: (1) *Ophrys heldreichii*-Blüte gegenüber dem arteigenen Weibchen, (2) dem arteigenen Weibchen gegenüber einer „falschen“ *Ophrys*-Blüte (hier *O. ariadnae*), (3) *O. heldreichii*-Blüten gegenüber einer anderen von einer anderen *Eucera* bestäubten *O. bombyliflora* und (4) *O. heldreichii*

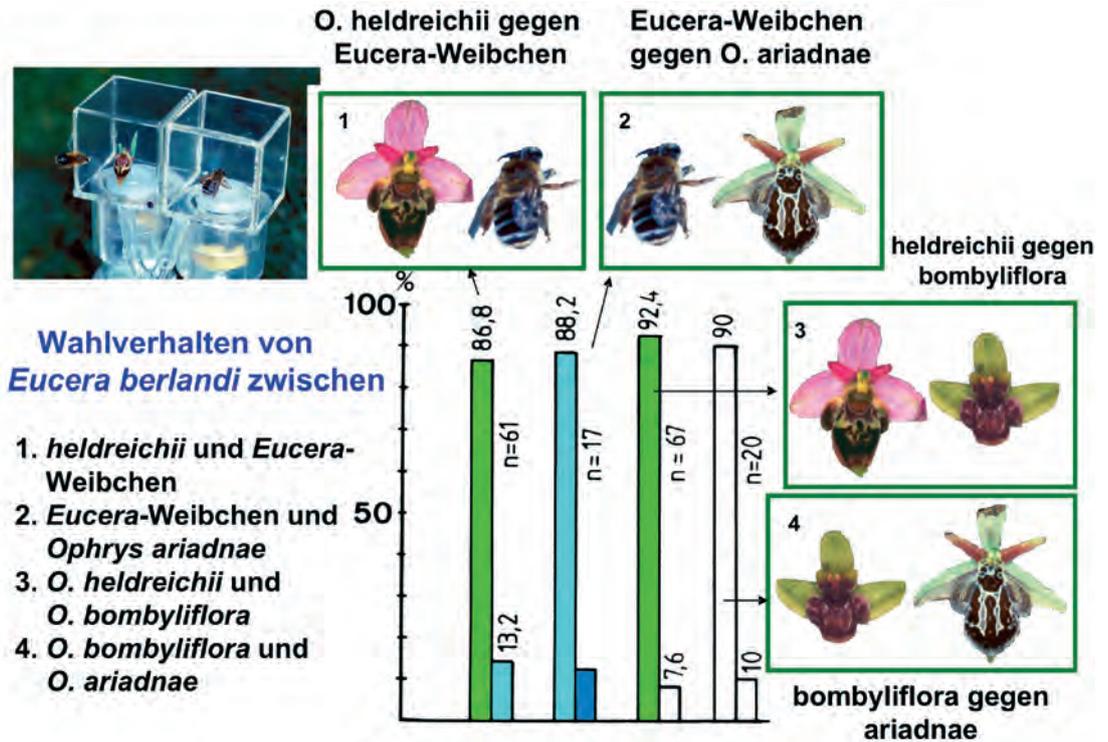
gegenüber *O. ariadnae* (*Melecta* bestäubt!). Die Unterschiede in den Wahlhäufigkeiten sind in den Säulendiagrammen dargestellt. In Experiment 1 wurde die Blüte gegenüber dem arteigenen Weibchen deutlich bevorzugt. In 2 dagegen wurde das Weibchen doch gegenüber der „falschen“ *Ophrys* häufiger gewählt. Dies zeigt, dass die Weibchen sehr wohl erkannt worden sind. In 3 wurde *O. heldreichii* bevorzugt gegenüber *O. bombyliflora*. Interessant ist das Ergebnis in 4: Die von einer anderen *Eucera* bestäubte *Ophrys bombyliflora* ist in ihrer Optik attraktiver für *Eucera berlandi* als die von einer *Melecta* bestäubte *O. ariadnae*.

duftabgesichert den frei fliegenden Männchen zur Wahl geboten. Beide Objekten wurde von außen über ein Y-Rohr mit Blütenduft versehen. Entsprechende Wahlexperimente wurden in Kreta mit dem Artenpaar *Ophrys heldreichii* und ihrem Bestäuber *Eucera* (*Synhalonia*) *berlandi* (= *Tetralonia*) (Anthophoridae) (PAULUS 1988a) bzw. in Mallorca mit *Ophrys speculum* und *Dasyscolia ciliata* durchgeführt. Die Resultate entsprachen in beiden Fällen denen von Kullenberg. Die Blüten wurden bei weitem häufiger angefliegen. Nur jetzt können wir sicher sein, dass die Männchen allein nach der Optik gewählt hatten (Abb. 8).

Nach zahlreichen Freilandbeobachtungen kann ich sagen, dass unbegattete *Dasyscolia ciliata*-Weibchen ihre Paarungsbereitschaft nicht nur über ihr Sexualpheromon signalisieren, sondern auch durch eine Zur-Schau-Stellung ihrer blau schillernden Flügel. Sie werden nämlich dicht auf den Körper gelegt, so dass sie mit der ganzen Fläche leuchten können. Umgekehrt werden die Flügel hochgestellt. Gleichzeitig werden sie rhythmisch auf und ab bewegt, so dass Männchen aus diesem optischen Bewegungssignal bereits schließen können, dass dieses Weibchen bereits begattet ist. Tatsächlich werden solche Weibchen kaum noch beachtet.

Aus diesen Beobachtungen und den vergleichenden Betrachtungen der Blütenmale muss man folgern, dass sie die Flügel der Bestäuberweibchen mit ihrem Glanz oder Reflexionserscheinungen imitieren. Aus der Vielfalt der Malformen bei den verschiedenen *Ophrys*-Arten darf man auf eine entsprechende Vielfalt der optical cues in der Männchen-Anlockung schließen. Besonders interessant scheinen mir hier die hochkomplexen Malmuster in der *Ophrys holoserica-scolopax*-Gruppe zu sein. Hier gibt es komplizierte mäandrierende, asymmetrische Zeichnungsmuster auf dem Labellum, die von Blüte zu Blüte so verschieden sind, dass in einer Population der Hummelragwurz keine zwei Pflanzen mit identischen Mustern vorkommen (Abb. 6). Da diese Muster nach allem was wir jetzt sagen können, Flügelimitationen sind, könnten diese komplexen Zeichnungen Licht-Reflexionsmuster sein. Da auch sie stets stark im UV reflektieren, werden sie von den Männchen auch sehr gut gesehen. Wie in späteren Experimenten noch zu zeigen sein wird, werden diese Muster von den Männchen individuell gelernt und wieder erkannt, um einmal bereits erfolglos besuchte Weibchen/Blüten in Zukunft zu vermeiden, da sie diese verständlicher Weise als unattraktiv interpretieren. Da die Chance überhaupt zu einer Paarung zu gelangen prinzipiell gering ist, sollten Männchen unattraktive Weibchen meiden, da sie in derselben Zeit vielleicht ein attraktives Weibchen finden könnten.

Abb. 8 zeigt die Ergebnisse von vier Experimenten zur Wahlpräferenz von *Eucera berlandi*-Männchen. Ein Säulendiagramm zeigt die Wahlhäufigkeit in Prozent für vier verschiedene Paarungen. Experiment 1: *O. heldreichii* Blüte vs. *Eucera*-Weibchen (86,8% für die Blüte, n=61; 13,2% für das Weibchen). Experiment 2: *Eucera*-Weibchen vs. *O. ariadnae* Blüte (88,2% für das Weibchen, n=17; 7,6% für die Blüte). Experiment 3: *O. heldreichii* Blüte vs. *O. bombyliflora* Blüte (92,4% für *O. heldreichii*, n=67; 7,6% für *O. bombyliflora*). Experiment 4: *O. bombyliflora* Blüte vs. *O. ariadnae* Blüte (90% für *O. bombyliflora*, n=20; 10% für *O. ariadnae*). Die Experimente sind in vier Panels (1-4) illustriert, die jeweils eine Blüte und ein Weibchen zeigen. Panel 1 zeigt *O. heldreichii* Blüte und *Eucera*-Weibchen. Panel 2 zeigt *Eucera*-Weibchen und *O. ariadnae* Blüte. Panel 3 zeigt *O. heldreichii* Blüte und *O. bombyliflora* Blüte. Panel 4 zeigt *O. bombyliflora* Blüte und *O. ariadnae* Blüte.



duftabgesichert den frei fliegenden Männchen zur Wahl geboten. Beide Objekten wurde von außen über ein Y-Rohr mit Blütenduft versehen. Entsprechende Wahlexperimente wurden in Kreta mit dem Artenpaar *Ophrys heldreichii* und ihrem Bestäuber *Eucera* (*Synhalonia*) *berlandi* (= *Tetralonia*) (Anthophoridae) (PAULUS 1988a) bzw. in Mallorca mit *Ophrys speculum* und *Dasyscolia ciliata* durchgeführt. Die Resultate entsprachen in beiden Fällen denen von Kullenberg. Die Blüten wurden bei weitem häufiger angefliegen. Nur jetzt können wir sicher sein, dass die Männchen allein nach der Optik gewählt hatten (Abb. 8).

Nach zahlreichen Freilandbeobachtungen kann ich sagen, dass unbegattete *Dasyscolia ciliata*-Weibchen ihre Paarungsbereitschaft nicht nur über ihr Sexualpheromon signalisieren, sondern auch durch eine Zur-Schau-Stellung ihrer blau schillernden Flügel. Sie werden nämlich dicht auf den Körper gelegt, so dass sie mit der ganzen Fläche leuchten können. Umgekehrt werden die Flügel hochgestellt. Gleichzeitig werden sie rhythmisch auf und ab bewegt, so dass Männchen aus diesem optischen Bewegungssignal bereits schließen können, dass dieses Weibchen bereits begattet ist. Tatsächlich werden solche Weibchen kaum noch beachtet.

Aus diesen Beobachtungen und den vergleichenden Betrachtungen der Blütenmale muss man folgern, dass sie die Flügel der Bestäuberweibchen mit ihrem Glanz oder Reflexionserscheinungen imitieren. Aus der Vielfalt der Malformen bei den verschiedenen *Ophrys*-Arten darf man auf eine entsprechende Vielfalt der optical cues in der Männchen-Anlockung schließen. Besonders interessant scheinen mir hier die hochkomplexen Malmuster in der *Ophrys holoserica-scolopax*-Gruppe zu sein. Hier gibt es komplizierte mäandrierende, asymmetrische Zeichnungsmuster auf dem Labellum, die von Blüte zu Blüte so verschieden sind, dass in einer Population der Hummelragwurz keine zwei Pflanzen mit identischen Mustern vorkommen (Abb. 6). Da diese Muster nach allem was wir jetzt sagen können, Flügelimitationen sind, könnten diese komplexen Zeichnungen Licht-Reflexionsmuster sein. Da auch sie stets stark im UV reflektieren, werden sie von den Männchen auch sehr gut gesehen. Wie in späteren Experimenten noch zu zeigen sein wird, werden diese Muster von den Männchen individuell gelernt und wieder erkannt, um einmal bereits erfolglos besuchte Weibchen/Blüten in Zukunft zu vermeiden, da sie diese verständlicher Weise als unattraktiv interpretieren. Da die Chance überhaupt zu einer Paarung zu gelangen prinzipiell gering ist, sollten Männchen unattraktive Weibchen meiden, da sie in derselben Zeit vielleicht ein attraktives Weibchen finden könnten.



Abb. 9: Beispiel für Abdomenpollination: *Andrena flavipes* sitzt verkehrt auf *Ophrys israelitica* (Zypern) und erhält daher die Pollinarien auf den Hinterleib (links). Kopfpollination am Beispiel von *Andrena nigroaenea* auf *Ophrys grammica* (= *herae* auct.) (Kreta). Hier werden die Pollinarien auf dem Kopf angeklebt (Mitte). In einigen Fällen haben zwei verschiedene *Ophrys*-Arten denselben Bestäuber. Dies funktioniert bei syntoper Verbreitung ohne Hybridisierung nur, wenn die eine *Ophrys*-Art Kopf-, die andere Abdomen-Pollination betreibt. Gezeigt ist das Beispiel aus Südfrankreich mit *Andrena nigroaenea* auf *Ophrys lupercalis* (Abdomenpollination) (rechts). Das Männchen trägt aber bereits andere Pollinarien am Kopf, die von *Ophrys sphegodes* stammen.

2.1.3. Taktile Reize

Wenn Bienen- oder Wespenmännchen ein Weibchen gefunden haben und nach einer Landung Kopulationsversuche machen, treten weitere wichtige Auslösersignale in Aktion: Durch Berührung mit den Tarsen und dem Körper wird das Weibchen-Haarkleid, sein Haarstrich, sicherlich auch weitere kontaktchemosensorische Signale wahrgenommen. Über den Haarstrich kann das Männchen sofort entscheiden, wo bei dem Weibchen hinten und vorne ist. Das kann sehr wichtig sein, wenn viele Männchen sich auf ein Weibchen gestürzt haben. Auch hier kommt es darauf an, wer der schnellste ist und seinen Kopulationsapparat einführen konnte. Der Apparat selbst scheint ebenfalls eine Reihe wichtiger taktile Sinnesorgane zu besitzen, mit denen weitere spezifische Eindrücke registriert werden können. Leider gibt es auch hierüber keine genaueren Untersuchungen. Die *Ophrys*-Blüten scheinen auch hier wesentliche Signale zu imitieren (AGREN et al. 1984). Eindrucksvoll und auch leicht festzustellen ist der Einfluss des Haarstriches auf der Blütenlippe. Wie bereits KULLENBERG (1961) festgestellt hatte, zeigen alle *Ophrys*-Arten der *O. fuscilutea* Sektion einen umgekehrten Haarstrich auf dem Labellum. Hier verlaufen die kurzen Drüsenhärchen vor allem im Randbereich von der Labellum-Spitze in Richtung Narbe. Bei allen anderen *Ophrys*-Arten sind diese Härchen von der Narbe zur Labellumspitze gerichtet. Dabei ist das Mal meist glatt. Der Effekt dieser Form der Behaarung ist sehr eindrucklich. Die Bestäubermännchen registrieren diesen Haarstrich nach der Landung sofort und drehen sich bei den *Ophrys*-Arten der *fuscilutea* Sektion sofort um und kopulieren sozusagen verkehrt herum. Dies führt zu einer Pollinienentnahme mit der Hinterleibsspitze (Abdomenpollination) (Abb. 9a). Alle anderen *Ophrys*-Arten haben den „normalen“ Haarstrich, so dass die Männ-

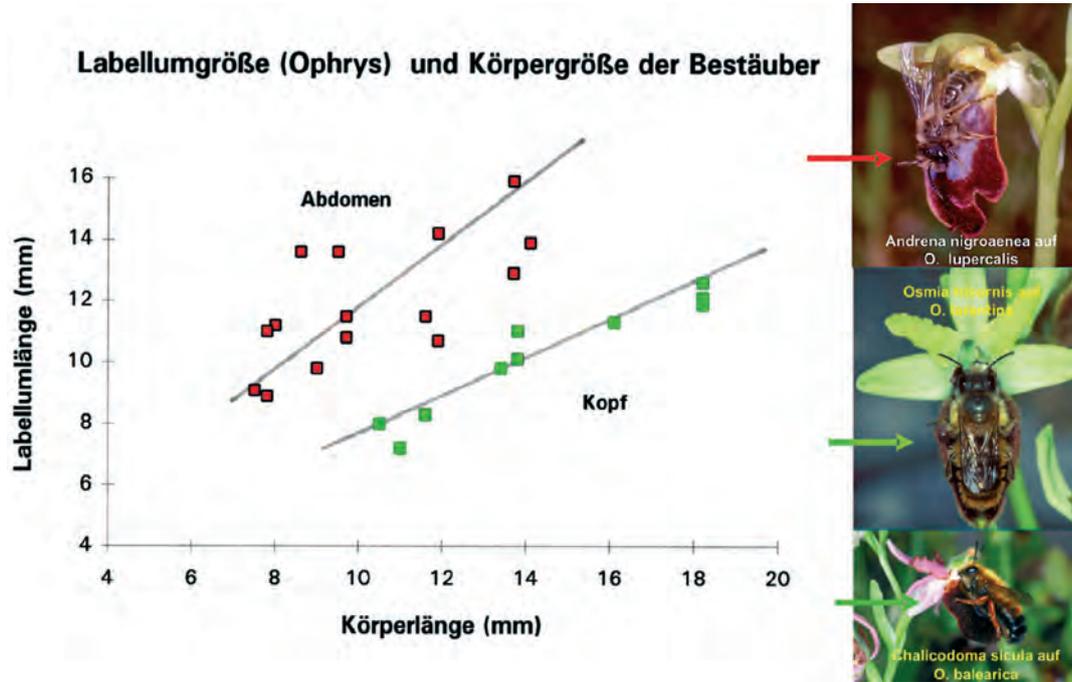
chen einfach so sitzen bleiben und die Pollinien mit dem Kopf entnehmen (Kopfpollination) (Abb. 9b). Eine erste experimentelle Analyse der Haarstrich-Verhältnisse und ihrer taktile Bedeutung liegt von PIRSTINGER (1996) an *Ophrys fusca* und *Ophrys sphegodes* vor, die beide dieselbe Bestäuberbienen *Andrena nigroaenea* als Pollinienüberträger haben, erstere durch Abdomen-, letztere durch Kopfpollination. Solche Bienenmännchen können vorne und hinten gleichzeitig Pollinien tragen (Abb. 9c).

Sehr wesentlich in diesem Zusammenhang ist außerdem die Größe des Labellums. Dieses muss ebenfalls gut mit der Körpergröße des Bestäubers zusammenpassen. Männchen, die zu groß oder zu klein sind, sind kaum in der Lage, Pollinien zu entnehmen und damit als erfolgreiche Bestäuber zu fungieren. So kann man im Freiland gelegentlich Anflüge durch fremde Bienen oder sogar andere Insekten beobachten, die aber nicht in der Lage sind, eine geeignete Position auf der Lippe einzunehmen. Sie tänzeln dann meist auf der Blüte herum, um dann wieder abzufliegen, ohne mit den Klebscheiben der Pollinien in Berührung gekommen zu sein. Daraus resultiert eine Selektion auf gute Größenpassung zwischen Labellumlänge und Bestäuberkörpergröße. In Abb. 10 ist diese gute Korrelation der Passungen für eine Reihe von Artenpaaren dargestellt.

3. Die Spezifität der Bestäuber

Da normalerweise jede *Ophrys*-Art die spezifischen artisolierenden Signale einer Bestäuberart (selten auch weniger verwandter Arten) kopiert, ist auch die Beziehung *Ophrys*-Art/Bestäuber-Art ja beinahe notgedrungen hochspezifisch. Eine Mimikry funktioniert dann am besten, wenn der Nachahmer sich auf ein einzige Art als bestimmtes Vorbild beschränkt. Die Imitation von meh-

Abb. 10: Korrelation der Körpergröße von Bestäubermännchen mit ihren *Ophrys*-Blüten getrennt aufgetragen nach Kopf- und Abdomenpollinatoren. Jeder Punkt repräsentiert den Mittelwert aus jeweils 10 Messungen pro Artenpaar. Man sieht, dass die Kopfpollinatoren mit den Lippenlängen ihrer *Ophrys*-Arten sehr gut korrelieren. Dies ist verständlich, da eine sichere Pollenübertragung nur gewährleistet ist, wenn das Bestäubermännchen sehr gut zur Länge der Blüte passt. Die beiden Beispielfotos Mitte und unten zeigen dies sehr schön. Bei den Abdomenpollinatoren ist die Streuung etwas größer, da es hier nicht so wichtig ist, wieviel Platz die Bestäubermännchen nach vorne noch haben (Foto oben).



renen Bestäuberweibchen-Arten kann notgedrungen als Kompromiss nur schlechter sein als diejenige von nur einer einzigen Art. Die hohe Spezifität ist natürlich eine Konsequenz einer ebenso spezifischen Bestäuberselektion. In einer zunächst Duft variablen *Ophrys*-Population sorgen eben nur die Männchen einer einzigen bestimmten Art für den Pollentransfer und damit für den Fortpflanzungserfolg. Durch diesen Besitz von nur einer Bestäuberart nutzt die betreffende *Ophrys*-Sippe den gut funktionierenden Artisolationsmechanismus des Bestäubers für sich (sie parasitiert sozusagen an den AAM's der Bestäuber). Bestäuber stellen daher für die *Ophrys*-Arten einen praegamen Isolationsmechanismus dar, der normalerweise durch seine hohe Spezifität eine Hybridisierung verhindert (PAULUS & GACK 1983b, 1990c). Genauer gesagt handelt es sich um einen Mechanismus, der sogar bereits vor der Bestäubung wirkt. Solche Mechanismen werden als „prepollinating mechanisms“ bezeichnet (LEVIN 1978, STEBBINS 1966) und sind eine spezielle Form der prägamen genetischen Isolation.

Der Nachweis für die hohe Spezifität der *Ophrys*-Bestäuber-Beziehungen ist bereits für eine ganze Reihe von *Ophrys*-Arten erbracht worden (KULLENBERG et al. 1984; PAULUS 1988b, 1997; PAULUS & GACK 1981, 1983a, b, 1986, 1990a, Zusammenfassungen 1990b, c, d, 1994; VÖTH 1984, 1985, 1986, 1987; WARNCKE & KULLENBERG 1984). Sie haben gezeigt, dass die These: eine *Ophrys*-Art – eine Bestäuberart in der Regel erfüllt ist. Besonders unsere Freilandtests der vergangenen 10-15 Jahre im gesamten Mittelmeergebiet haben uns klar gezeigt, dass diese Bedingung praktisch immer gegeben ist. Dazu haben wir nicht nur die jeweiligen Bestäuber er-

mittelt, sondern stets auch, wo immer es möglich war, unter natürlichen Bedingungen im Freiland Wahltests gemacht („Biotest“). Eine bestimmte Bestäuberart konnte zwischen verschiedenen *Ophrys*-Arten frei wählen. Die Entscheidungen waren praktisch immer zu 100% für eine einzige *Ophrys*-Sippe! Beispiele sind in den Abb. 11-15 dargestellt.

3.1. Irreguläre Besucher und Bestäuber

Neben diesen Bestäubern, die sozusagen legitim, weil durch Selektionsprozesse angepasst, gibt es allerdings auch immer wieder Besucher, die eigentlich nicht regulär, in unserer Terminologie illegitim sind. Ausführliche Beobachtungen gibt es praktisch nur bei mitteleuropäischen *Ophrys*-Arten. Durch eine intensive Studie durch KULLENBERG (1961: 36 f.) wird das Problem der Unterscheidung von nur Besuchern und echten Bestäubern von *Ophrys*-Blüten besonders deutlich. Er nennt in einer langen Liste über 70 verschiedene Insekten. Die überwiegende Mehrzahl dieser Arten war rein zufällige Besucher. Einige von ihnen zeigten sogar durch sichtbare Kopulationsversuche auf der Lippe ihre sexuelle Erregung (unter den Hymenopteren: *Crabro cribrarius* L., *Hoplomerus melanocephalus* GMEL., *Andrena ovatula* KIRBY (!), unter den Diptera: *Zelmira nemoralis* MEIG., *Hemipenthes morio* L., *Herina frondescens* L., *Sarcophaga carnaria* L.) und schließlich den mehr im Bergland verbreiteten Blatthornkäfer *Hoplia farinosa*. Diesen Käfer konnte auch ich einmal bei einer guten Pseudokopulation in O-Österreich sehen. Die Fleischfliege *Sarcophaga carnaria* hatte ja schon MÜLLER (1879) beobachtet und ihn zu der Annahme verleitet, die Fliegen-Ragwurz sei eine „Fliegenblume“. Doch fanden dabei fast nie Pol-

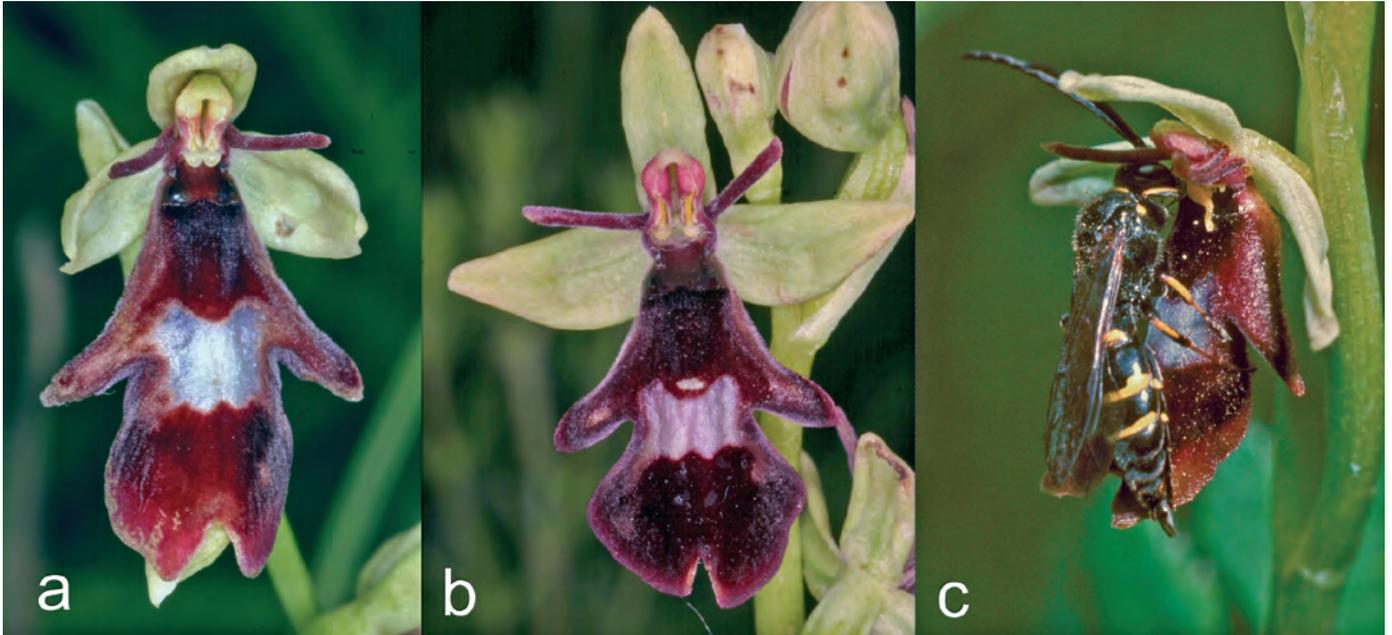


Abb. 11: Der Bestäuber der auch bei uns heimischen Fliegenragwurz *Ophrys insectifera* ist die Grabwespe *Argogorytes mystaceus*. Fotos: Schönberg bei Freiburg (a, c), Dabas südl. Budapest (b).

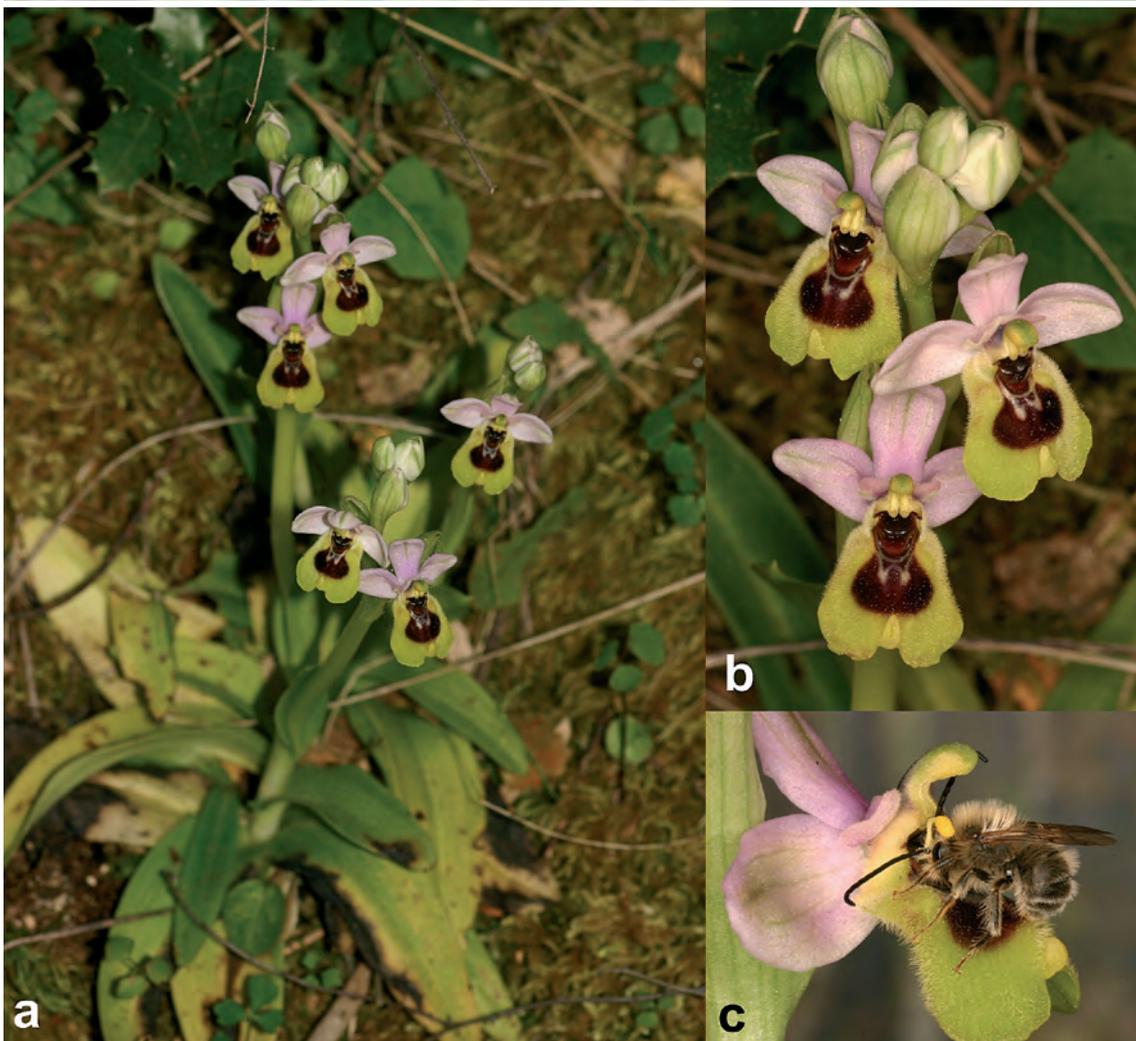


Abb. 12: Der Bestäuber der Spinnenragwurz *Ophrys sphegodes* ist die Sandbiene *Andrena nigroaenea*. Fotos: Bisamberg bei Wien.

Abb. 13: Die typische *Ophrys tenthredinifera* hat die Langhornbiene *Eucera nigrilabris* als Bestäuber. Fotos: Algarve Portugal, Februar 2006.



Abb. 14: Die erst kürzlich neu beschriebene *Ophrys ulysea* DELFORGE aus Kephallonia ist eine nahe Verwandte von *O. tenthredinifera*. Sie ist aber deutlich kleinblütiger und hat die kleine *Eucera bidentata* als Bestäuber. Fotos: Kephallonia, Ende März 2005.



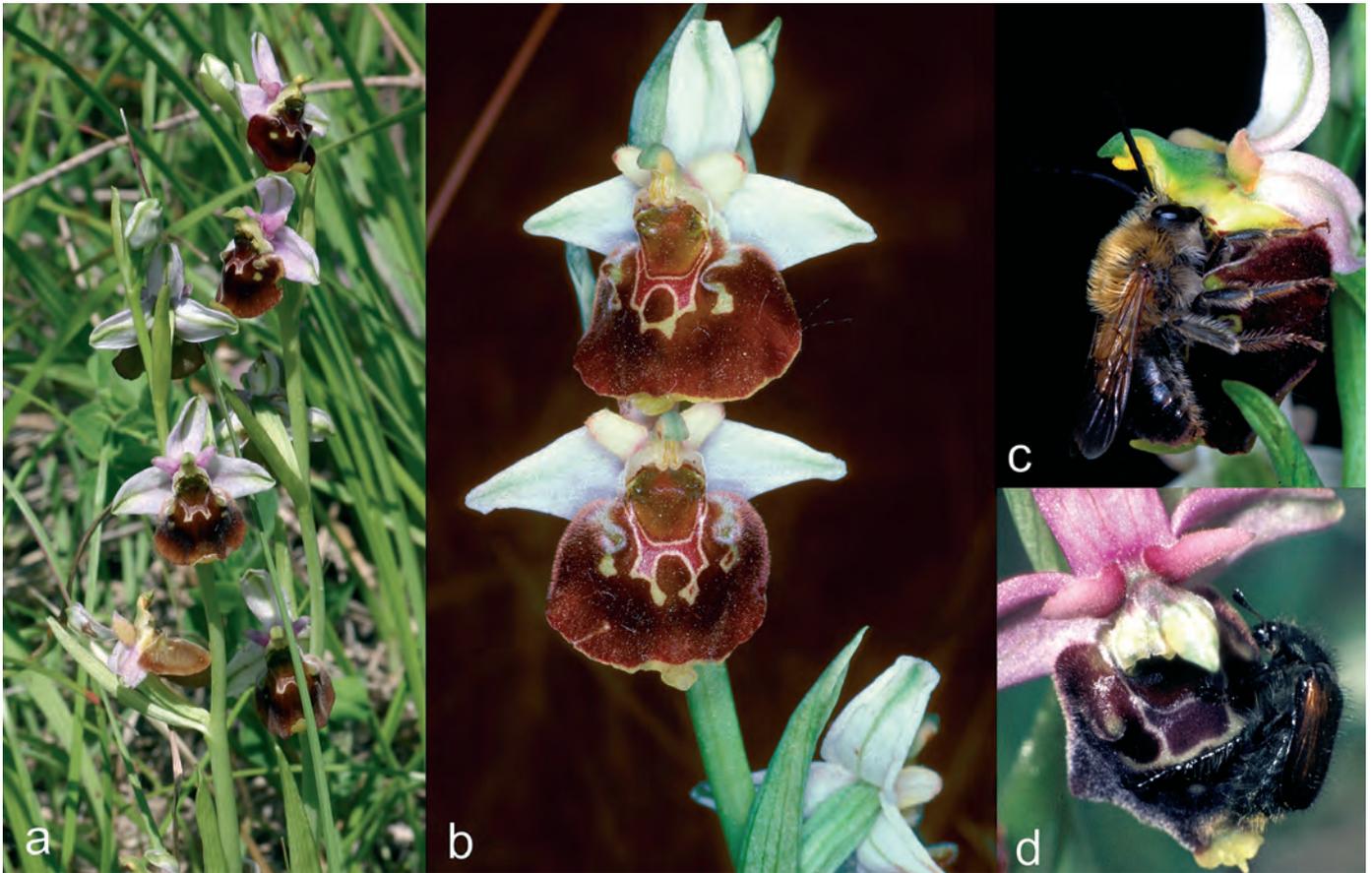


Abb. 15: Die Hummelragwurz *Ophrys holoserica* (a, b) hat die Langhornbiene *Eucera longicornis* (c) als wichtigsten Bestäuber (Fotos: Perchtoldsdorf bei Wien Mai 2001). Nicht selten werden allerdings auch Männchen des Gartenlaubkäfers *Phyllopertha horticola* angelockt (d). Die kleinen Blatthornkäfer zeigen dann heftiges Pseudokopulationsverhalten und entnehmen dabei eher zufällig und ungezielt auch Pollinarien (Foto Taubergießen nördlich Freiburg, Juni 1978).

linientnahmen statt. Unter den Käfern war der kleine Staphylinidae *Anthobium minutum* F. als häufiger Pollenfresser sogar gelegentlich fähig, Pollinien zu übertragen.

Gut dokumentiert sind die fast als regelmäßig zu bezeichneten Besuche des Gartenlaubkäfers *Phyllopertha horticola* (Abb. 15c) und der Schwebfliege *Microdon* (ENGEL 1985). Beide entnehmen bei ihren etwas unorientierten Kopulationsversuchen oft eher zufällig die Pollinarien. Dennoch dürften sie gelegentlich zu Bestäubungen beitragen. Dies gilt sicher nicht für Insektenarten, die deutlich zu klein sind. So konnte ich mehrfach eine Art der Gattung *Aprosthemina* (Argidae) bei der Pseudokopulation auf *O. holoserica* bei Freiburg beobachten. Das ist in so fern interessant, als zwei Arten der nächst verwandten Gattung *Sterictophora* Bestäuber auf der nordspanischen *Ophrys subinsectifera* sind, einer nahen verwandten unserer Fliegenragwurz (*O. insectifera*) (HERMOSILLA et al. 1999).

3.2. Andere Methoden der Bestäuberanlockung in der Gattung *Ophrys*

3.2.1. Territorialität und Pseudoaggression bei *Ophrys regis-ferdinandii*

Möglicherweise ist in der östlichen Ägäis die Schwebfliege *Merodon velox* Bestäuber von *O. regis-ferdinandii*. Diese aus der Verwandtschaft von *Ophrys speculum* stammende schlankblütige Art findet sich nicht selten in Rhodos, sie blüht etwas nach der Spiegelragwurz. Trotz vieler Versuche einen Bestäuber bei einem Blütenbesuch zu beobachten, ist dies mir bislang nicht gelungen. Es ist uns aber schon früh aufgefallen, dass es zur Blühzeit eine bunte Schwebfliege gibt, deren Männchen (und nur diese) blau schillernde Flügel und eine rot-beige Abdomenspitze aufweisen. Diese Farbkombination ist der von *O. regis-ferdinandii* so verblüffend ähnlich, dass ich hier einen Zusammenhang vermutete (Abb. 16). Dann allerdings besteht die Mimikry in einer Männchen-Imitation, um aggressives Verhalten im Zuge der Territorialität dieser Männchen auszulösen (PAULUS & GACK 1990c). Die Blüte sieht nämlich nur den auffällig gefärbten Männchen dieser Syrphidae ähnlich

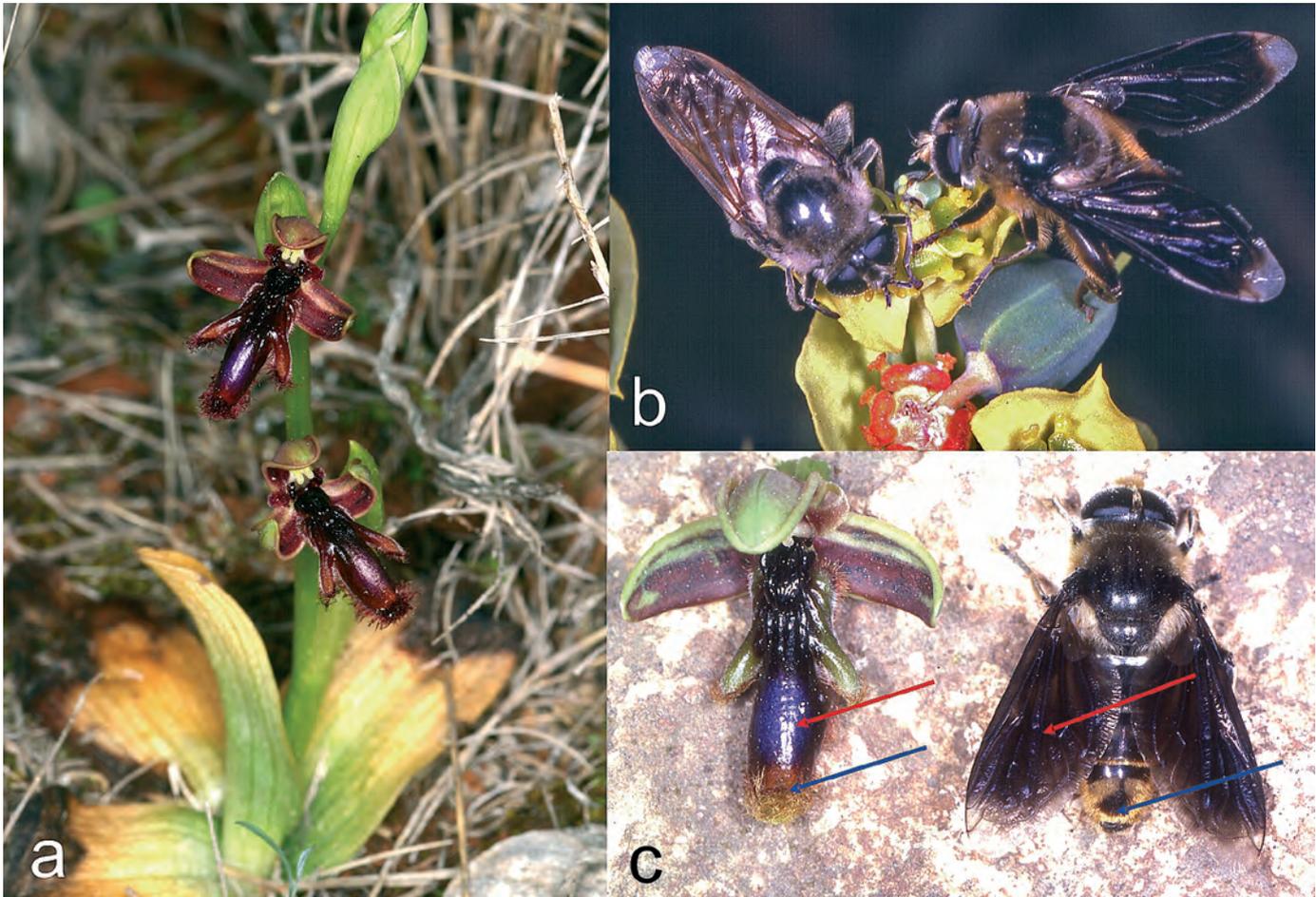


Abb. 16: *Ophrys regis-ferdinandii* ist eine Verwandte der Spiegelragwurz *Ophrys speculum*. Über die Bestäubung sind wir nur unvollständig unterrichtet. Doch im Verbreitungsgebiet gibt es die den Blüten sehr ähnliche Schwebfliege *Merodon velox* Loew. Allerdings sehen den *Ophrys*-Blüten nur die Männchen ähnlich, während die Weibchen die blau schillernden Flügel nicht haben. Wenn an der Ähnlichkeit etwas dran ist, dann werden die Männchen und nicht die Weibchen imitiert. Demnach könnte die Anlockung der *Ophrys*-Blüte darin bestehen, den Schwebfliegen-Männchen andere Männchen vorzutauschen, um damit territoriale Aggression auszulösen.

und nicht deren schlicht gefärbten Weibchen. Nur einmal habe ich ein Männchen gesehen, dass tatsächlich eine Art Attacke auf die *Ophrys*-Blüte gemacht hat. In Chios postierte ich eine Pflanze in die Flugbahn eines Männchens. Leider tauchte dieses lange Zeit nicht mehr auf, so dass ich mich anderen Dingen widmete. Als ich jedoch zurückkehrte, fehlten der Blüte ihre Pollinarien. Tatsächlich klebten diese bei dem dann doch wieder auftauchenden Männchen am Kopf. Leider ist das alles, was ich bislang an Beobachtungen vorlegen kann.

3.2.2. Schlafplatzmimikry durch *Ophrys helenae*

Die völlig zeichnungslose griechische *Ophrys helenae* betreibt Imitation eines Schlafloches, in das einige nah verwandte Langhornbienenarten (vor allem *Eucera* (*Synhalonia*) *lucasi* und *berlandi*) abends versuchen hineinzukriechen, um darin zu übernachten (mimikry of sleeping holes). Welche Signale hier reizwirksam sind, ist bislang nicht näher untersucht. Die Hypothese ist, dass neben den optischen Signalen „schwarzes Loch“

Männchen-Aggregationspheromone eine Rolle spielen (PAULUS & GACK 1993). Wir haben damals in Mittelgriechenland nahe der Westflanke des Olymp eine ganze Reihe Blütenbesuche gesehen. Während am Tage sich keines der Langhornbienenmännchen für die zahlreich dort wachsenden *Ophrys helenae*-Blüten interessierte, begann in der frühen Dämmerung die gewohnte Suche nach Schlafplätzen. Einige Männchen setzen sich in Anemonen- oder *Ranunculus*-Blüten und ließen sich von den Kronblättern einschließen. Andere krochen in alle möglichen kleinen Löcher am Boden. Vielfach kamen sie nach kurzer Zeit wieder heraus, um nach anderen Schlafgelegenheiten zu suchen. Vielfach finden sich hierbei Männchen zu Schlafgesellschaften zusammen, so dass eine olfaktorische Orientierung vorhanden sein sollte. Ich habe oft solche Schlafgesellschaften gefunden, die aus bis zu 40 Männchen bestehen können. Offenbar hat sich hier *Ophrys helenae* mit ihrem Blütenaussehen und vermutlich einem Duftbouquet „eingeklingt“. Tatsächlich konnten wir einige *Tetralonia luca-*

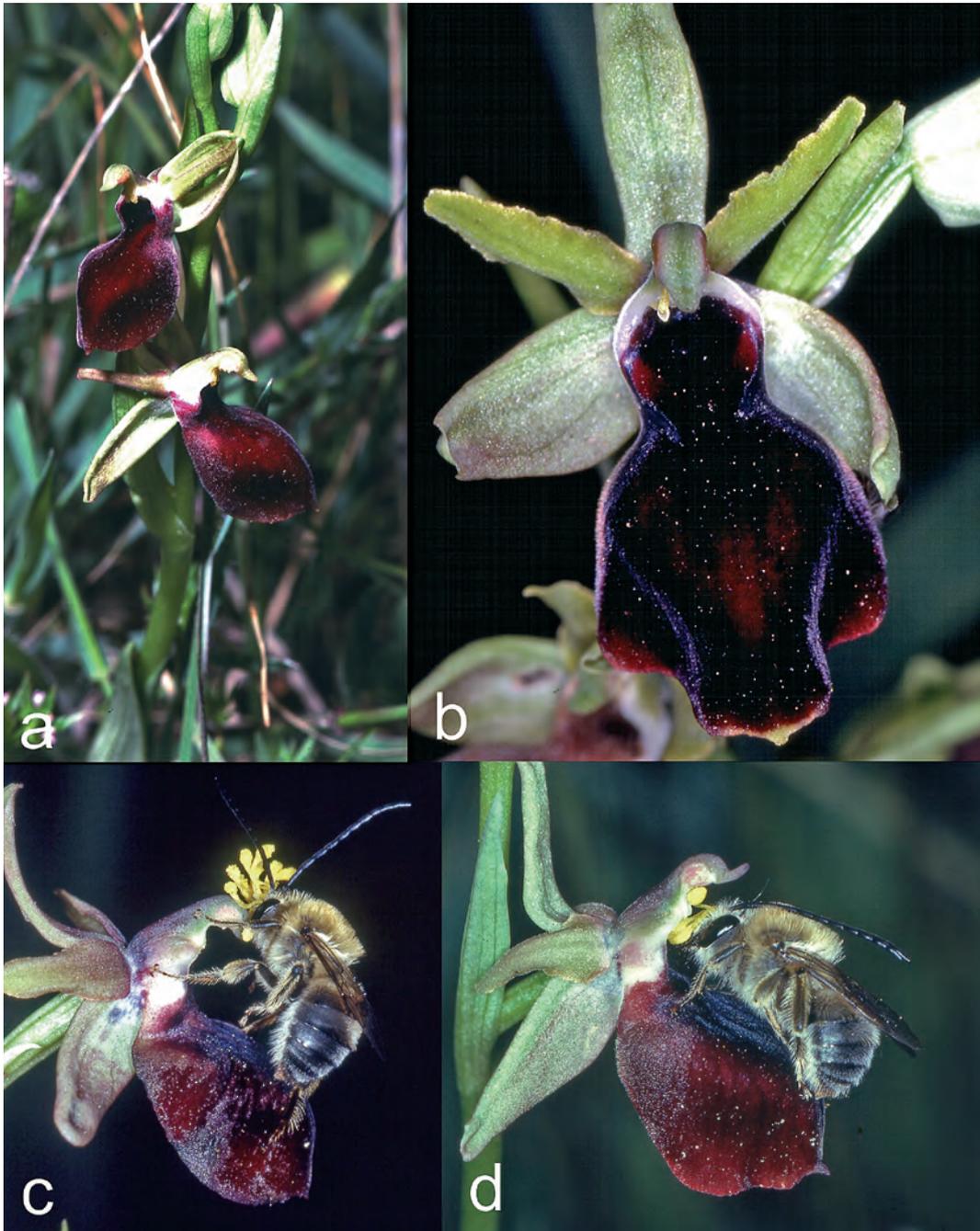


Abb. 17: *Ophrys helenae* ist eine Art der *O. sphegodes*-Gruppe, die vor allem in Mittelgriechenland verbreitet ist. Sie fällt dadurch auf, dass sie die einzige *Ophrys*-Art ohne Malzeichnung ist. Aufgrund unserer Untersuchungen handelt es sich um eine völlig andere Methode der Bestäuberanlockung. Die Blüten bieten in der Dämmerung schwarze Pseudo-Schlaflöcher (a, b) (PAULUS & GACK 1993), in die Langhornbienenmännchen von *Tetralonia lucasi* (c) und *T. berlandi* tatsächlich versuchen hineinzukriechen. Da dies natürlich nicht gelingt, stoßen sie bei jedem Besuch einer neuen Blüte immer wieder an die Klebscheiben der Pollinarien und entnehmen sie (c). Dabei kommt es nur in dieser kurzen Dämmerungsphase zu Bestäubungen. Wenn es schließlich zu dunkel geworden ist, bleiben die Männchen einfach auf der Blüte sitzen, um nun tatsächlich zu übernachten (d). Fotos: Mittelgriechenland nahe Elasson, Ende April 1986.

si-Männchen dabei beobachten, wie sie immer wieder auf dem Labellum landeten, Bewegungen in Richtung Narbe machten und dabei die Pollinarien entnahmen. Sie zeigten auf keinen Fall Pseudokopulationsverhalten, sondern waren ganz offenkundig dabei, in die Blüte hineinzukriechen zu versuchen. Da dies nicht ging, flogen sie rasch ab, um gleich bei einer benachbarten Blüte ihr Glück zu versuchen. Dabei haben etliche Männchen viele Pollinarien „gesammelt“ (Abb. 17). Meist wurde es schnell zu dunkel, um weiter zu fliegen. Dann blieben die Männchen einfach auf der Blüte oben sitzen und verbrachten die Nacht dort schlafend. Andere krochen dazu auf die Unterseite des Labellums. Bei Zählungen in den Morgenstunden stellte sich in der Summe heraus,

dass oft mehrere Männchen zusammen schliefen. Die häufigsten Arten waren hier *Tetralonia lucasi* und *T. berlandi*, seltener auch die kleinen *Eucera*. Die übrigen Langhornbienenarten des Gebietes (ca. 5 weitere Arten) betätigten sich niemals als Schläfer. Auf den im Gebiet ebenfalls häufig wachsenden *Ophrys mammosa*-Blüten fanden sich niemals Schläfer.

Die Beobachtungen und Befunde sprechen ganz klar für die Imitation eines Schlafloches. Die am Tage dunkel-weinrot erscheinenden Blüten sind in der Dämmerung schwarz (Abb. 17); am Tage werden sie von den genannten Langhornbienen nicht beachtet. Die Beobachtung von MOLNÁR (1998), der ein Männchen von

Tab. 2: Verzeichnis der Arten der *Ophrys fusca*-Gruppe und ihrer bislang bekannten Bestäuber. In der Bestäuber-Liste sind die Arten der Gattung *Andrena* unter dem Untergattungsnamen aufgeführt. Andere Bestäuber-Taxa sind kursiv.

Ophrys-Art	Bestäuber	Verbreitung
1. weit verbreitete Arten		
<i>lupercalis</i> DEVILLIERS & DEVILLIERS-TERSCHUREN	<i>Melandrena nigroaenea</i>	westl. und zentrales Mittelmeergebiet bis Griechenland
2. ostmediterrane Arten		
<i>astypalaeica</i> DELFORGE	?	Insel Astypalea
<i>attaviria</i> RÜCKBRODT & WENKER	<i>Holandrena labialis</i>	östl. Ägäis, Rhodos etc.
<i>blitopertha</i> PAULUS & GACK	<i>Blitopertha lineolata</i> (Coleoptera, Scarabaeidae)	Lesbos, Samos, Chios, Rhodos, Kos, Naxos, SW-Türkei
<i>calocaerina</i> DEVILLIERS-TERSCHUREN & DEVILLIERS	<i>Holandrena labialis</i>	W- + S-Griechenland
<i>cesmeensis</i> (KREUTZ) DELFORGE	?	W-Türkei
<i>cinereophila</i> PAULUS & GACK	<i>Chlorandrena cinereophila</i>	Ägäis, Zypern, SW- Kleinasien, SO-Griechenland
<i>creberrima</i> PAULUS	<i>Zonandrena creberrima</i>	Kreta
<i>cressa</i> PAULUS	<i>Chrysandrena merula</i>	O-Kreta
<i>creticola</i> PAULUS	? (<i>Andrena bimaculata</i>)	Kreta
<i>eptapiensis</i> PAULUS	?	Rhodos
<i>iricolor</i> DESFONTAINES	<i>Melandrena morio</i>	O-Mittelmeerraum
<i>israelitica</i> BAUMANN & KÜNKELE	<i>Zonandrena flavipes</i>	Naxos, Andros, Naher Osten (Zypern, Israel)
<i>kedra</i> PAULUS	<i>Holandrena variabilis</i>	W-Kreta
<i>leucadica</i> RENZ	<i>Zonandrena flavipes</i>	östl. Mittelmeergebiet
<i>lindia</i> PAULUS	<i>Truncandrena truncatilabris</i>	W-Türkei, Rhodos, Karpathos (?)
<i>mesaritica</i> PAULUS & ALIBERTIS	<i>Melandrena nigroaenea</i>	S-Kreta, Kythera, Levkas, Kephallonia, Korfu
<i>pallidula</i> PAULUS	<i>Simandrena combinata</i>	O-Kreta
<i>parosica</i> DELFORGE	?	Paros, Chios
<i>parvula</i> PAULUS	<i>Fumandrena tomora</i>	S-Rhodos
<i>perpusilla</i> DEVILLIERS-TERSCHUREN & DEVILLIERS	?	Ionische Inseln, W-Griechenland
<i>persephona</i> PAULUS	?	Rhodos
<i>phaidra</i> PAULUS	?	Kreta
<i>phaseliana</i> RÜCKBRODT	?	S-Türkei
<i>sitiaca</i> PAULUS & ALIBERTIS	<i>Melandrena nigroaenea</i>	südl., östl. Ägäis, W-Anatolien, Zypern
<i>triptiensis</i> PAULUS	<i>Euandrena bicolor</i>	O-Kreta
<i>urtea</i> PAULUS	<i>Blitopertha majuscula</i> (Coleoptera, Scarabaeidae)	S-Türkei
3. Zentral- und westmediterrane Arten		
<i>archimedeae</i> DELFORGE & WALRAVENS	?	Sizilien
<i>arnoldii</i> DELFORGE	<i>Melandrena nigroaenea</i> (2. Generation)	N-Spanien, Balearen, S-Frankreich
<i>atlantica</i> MUNBY	<i>Chalicodoma parietina</i> (Megachilidae)	S-Spanien, Marocco, W-Algerien
<i>bilunulata</i> RISSO (sensu DELFORGE)	<i>Zonandrena flavipes</i>	Westl.-Mittelmeergebiet
<i>caesiella</i> DELFORGE (= <i>africana</i> , <i>gazella</i>)	<i>Zonandrena flavipes</i>	S-Sizilien, Malta
<i>Colletes-fusca</i> (<i>andalusiaca</i> n.sp.)	<i>Colletes cunicularius</i> (Colletidae)	S-Spanien, NW-Afrika
<i>flammeola</i> DELFORGE (= <i>florentina-fusca</i> ?)	? <i>Hyperandrena florentina</i> , <i>Melandrena thoracica</i>	Sizilien
<i>forestieri</i> (REICHENB.) LOJACONO	?	SW-Frankreich
<i>funerea</i> VIVIANI (= <i>zonata</i> , <i>marmorata</i> ?)	<i>Zonandrena flavipes</i>	Sardinien, Korsika
<i>fusca</i> LINK	<i>Colletes</i> ?	Bislang sicher nur aus dem Großraum Lissabon und Serra Arabida bekannt
<i>gackiae</i> DELFORGE	<i>Hoplendrena sabulosa</i>	Sizilien
<i>hespera</i> DEVILLIERS & DEVILLIERS-TERSCHUREN	? <i>Taeniandrena ovatula</i>	Z-Italien
<i>iricolor</i> ssp. <i>iricolor</i>	<i>Melandrena morio</i>	O-Mittelmeerraum
<i>iricolor</i> ssp. <i>maxima</i> (= <i>eleonorae</i>)	<i>Melandrena morio</i> <i>Melandrena nigroaenea</i>	Sardinien, Malta, Tunesien
<i>laurensis</i> GENIEZ & MELKI	<i>Ulandrena schulzi</i>	O-Sizilien
<i>lojaconoi</i> DELFORGE	<i>Taeniandrena similis</i> (= <i>ocreata</i>)	Mte. Gargano (Apulien)
<i>lucana</i> DELFORGE & DEVILLIERS-TERSCHUREN & DEVILLIERS	<i>Holandrena labialis</i> (?)	M- + S-Italien
<i>luentina</i> DELFORGE	<i>Euandrena vulpecula</i>	O-Spanien

Ophrys-Art	Bestäuber	Verbreitung
<i>Lucifera</i> DEVILLIERS-TERSCHUREN & DEVILLIERS	?	S-Italien, Sizilien
<i>mirabilis</i> GENIEZ & MELKI (<i>joannae</i> ssp. <i>mirabilis</i> ?)	?	S-Sizilien
<i>obaesa</i> LOJACONO	<i>Zonandrena flavipes</i>	Sizilien
<i>ortuabis</i> GRASSO & MANCA	<i>Thysandrena hypopolia</i>	SO-Sardinien
<i>pallida</i> RAFINESQUE (= <i>pectus</i> MUTEL)	<i>Rufandrena orbitalis</i>	N-Sizilien, NO-Algerien
<i>peraiolae</i> FOELSCHKE	<i>Taeniandrena wilkella</i> (?)	S-Korsika
<i>sabulosa</i> PAULUS & GACK ex DELFORGE	? (nicht <i>A. sabulosa</i> !)	Sizilien
<i>sulcata</i> DEVILLIERS-Terschuren & DEVILLIERS	<i>Taeniandrena wilkella</i>	S-Frankreich, N-Italien, Istrien
<i>vasconica</i> (DANESCH) DELFORGE	?	SW-Frankreich
4. Arten aus N-Afrika		
<i>akhdarensis</i> (BAUMANN) DELFORGE	?	Cyrenaica
<i>atlantica</i> MUNBY	<i>Chalicodoma parietina</i> (Megachilidae)	S-Spanien, Marokko, W-Algerien
<i>battandieri</i> CAMUS	<i>Ptilandrena vetula</i>	Tunesien, O-Algerien
<i>gazella</i> DEVILLIERS-Terschuren & DEVILLIERS (= <i>africana</i> , = <i>caesiella</i>)	<i>Zonandrena flavipes</i>	N-Tunesien
<i>iricolor</i> ssp. <i>iricolor</i> <i>iricolor</i> ssp. <i>maxima</i> (= <i>eleonorae</i>)	<i>Melandrena morio</i> <i>Melandrena morio</i> , <i>Melandrena nigroaenea</i>	O-Mittelmeerraum
Sardinien, Malta, Tunesien		
<i>joannae</i> ssp. <i>hayeckii</i> FLEISCHMANN & SOO	?	N-Tunesien
<i>joannae</i> ssp. <i>joannae</i>	?	O-Algerien
<i>migoutiana</i> GAY	<i>Poliandrena melaleuca</i>	N-Tunesien, O-Algerien
<i>murbeckii</i> FLEISCHMANN (= <i>aspea</i>)	<i>Colletes formosanus</i> , <i>C. oratuabis</i> (Colletidae)	Tunesien
<i>numida</i> DEVILLIERS-Terschuren & DEVILLIERS	<i>Euandrena vulpecula</i> (?)	N-Tunesien, Sizilien, S-Italien (?)
<i>vallesiana</i> DEVILLIERS-Terschuren & DEVILLIERS	?	N-Tunesien

Tetralonia berlandi auf einer *O. helenae*-Blüte gesehen hat und meinte, dieses würde pseudokopulieren, halte ich daher eindeutig für falsch interpretiert.

Während *Serapias*-Arten echte Schlaflöcher anbieten und damit letztlich belohnen, imitiert *Ophrys helenae* ein solches und legt ihre Bestäuber herein.

3.2.3. Bestäuberspezifität und Systematik der Gattung *Ophrys*

Da die Bestäuberanlockung im Wesentlichen art-spezifisch ist, führt dies zur Pollenübertragung nur innerhalb dieser spezifischen Typen. Demnach sind diese per Definition als Arten zu betrachten, da die Bestäuber als Präpollinations-Isolationsmechanismus fungieren. Dies wurde in zahlreichen Auswahltests in vielen Regionen des Mittelmeergebietes getestet und stets bestätigt (PAULUS & GACK 1990a-d, 1995). Die Konsequenz daraus, war dass mit dieser Methode Populationen und blütenmorphologische Typen geprüft werden konnten, ob sie Arten sind oder nicht. Das Ergebnis war, dass die Gattung *Ophrys* mit ihren früher 25-30 Arten (NELSON 1962, SUNDERMANN 1980, BAUMANN & KÜNKELE 1988, BUTTLER 1986) jetzt bei über 260 Arten (DELFORGE 2005) liegt, da dabei eine Vielzahl außerordentlich ähnlicher Arten besser erkannt und besser abgetrennt werden konnten. Ein Ende ist noch nicht abzusehen, da

viele Gebiete (vor allem im östlichen Mittelmeerraum) noch immer zu wenig genau untersucht worden sind.

Ein besonders dramatisches Beispiel sind die vielen neu erkannten Arten der *Ophrys fusca*-Gruppe. *Ophrys fusca* wurde zwar oft als vielgestaltige Art registriert, aber dennoch stets als nur eine einzige Art betrachtet. Die von Paulus eingeleiteten Bestäuberuntersuchungen im Zusammenhang mit der Systematik der Gruppe hat ergeben, dass *O. fusca* in Wirklichkeit in ca. 60 Arten zerfällt. Ein Ende ist noch nicht abzusehen, da viele Gebiete (vor allem im östlichen Mittelmeerraum) noch immer zu wenig genau untersucht worden sind. Eine Liste der bislang bekannten Arten dieser Gruppe ist in Tab. 2 zusammengestellt.

Diese Arten sind zum Teil sehr nahe verwandt und daher sehr ähnlich. Auf Grund vieler biologischer Details, wie eigene Bestäuber, eigene Verbreitungsareale, abgesetzte Blühzeiten und natürlich eigenständiger Blütenmorphologie handelt es sich aber stets um gut begründete biologische Arten. In vielen Fällen wurde im gesamten Areal der betreffenden Arten die Bestäuberspezifität überprüft. Die Erwartung ist natürlich, dass eine bestimmte *Ophrys*-Art in ihrem gesamten Areal immer dieselbe Bienenart anlockt. Gelegentlich finden sich aber auch Abweichungen in der Blütenmorphologie in getrennten Arealen (also in der Allopatrie) und dennoch

Tab. 3: Liste der bekannten Bestäuber der Gattung *Anthophora* bei zwei *Ophrys*-Artengruppen.

Bestäuber	<i>Ophrys</i> -Art mit Bestäubung per Kopf	Abdomen	Bestäubernachweis
<i>argolica</i> -Gruppe			
<i>Anthophora erschowi</i>		<i>elegans</i>	Zypern
<i>Anthophora orientalis</i>		<i>aegaea</i>	Karpathos
<i>Anthophora cf. mucida</i>		<i>lucis</i>	Rhodos
<i>Anthophora plagiata</i>		<i>argolica</i>	S-Griechenland
<i>Anthophora plagiata</i>		<i>delphinensis</i>	S-Griechenland
<i>Anthophora retusa</i>		<i>biscutella</i>	S-Italien
<i>Anthophora sicheli</i>		<i>morisii</i>	Sardo-Korsika
<i>Anthophora plumipes</i>		<i>crabronifera</i>	W-Italien
<i>Anthophora atriceps</i>		<i>provincialis</i>	SO-France
<i>omegaifera</i> -Gruppe			
<i>Anthophora dalmatica</i> ⁴		<i>omegaifera</i>	Kreta, Rhodos, Karpathos, Naxos
<i>Anthophora nigriceps</i>		<i>omegaifera</i> früh	Samos, Chios, Rhodos
<i>Anthophora nigrocincta</i>		<i>basilissa</i>	Kreta, Kos, Rhodos
<i>Anthophora sicheli</i>		<i>fleischmannii</i>	Kreta
<i>Anthophora atroalba</i>		<i>dyris</i>	S-Spanien
<i>Anthophora balearica</i> ⁵		<i>dyris</i> (f. „ <i>balearica</i> “) ⁶	Mallorca

Tab. 4: Seidenbienen (*Colletes*) als Bestäuber in der Gattung *Ophrys*.

Bestäuber	<i>Ophrys</i> -Art mit Bestäubung per Kopf	Abdomen	Bestäubernachweis
<i>Colletes cunicularius</i>		<i>arachnitiformis</i>	S-Frankreich
<i>Colletes cunicularius</i>		<i>tyrrhena</i>	NW-Italien
<i>Colletes cunicularius</i>		<i>archipelagi</i>	S-Italien
<i>Colletes cunicularius</i>		<i>exaltata</i>	Sizilien
<i>Colletes cunicularius</i>		<i>cephalonica</i>	Korfu
<i>Colletes albomaculatus</i>		<i>gortynia</i>	Kreta
<i>Colletes albomaculatus</i>		<i>algarvensis</i>	S-Spanien
<i>Colletes cunicularius</i>		<i>Colletes-fusca</i>	S-Spanien
<i>Colletes formosanus</i>		<i>murbeckii (aspea)</i>	N-Tunesien

⁴ Früher als *A. atroalba* ssp. *agamoides* bezeichnet. ⁵ Vielleicht auch nur eine ssp. von *A. atroalba*. ⁶ Nahe mit *O. dyris* aus Andalusien verwandt und in der Regel als artgleich betrachtet.

haben diese Formen denselben Bestäuber. Hier liegen entweder Konvergenzen vor oder die Teilpopulationen sind wie im Fall von *Ophrys speculum* geographische Rassen. Ein Beispiel stellt die *Ophrys bilunulata-leucadica*-Artengruppe dar, die alle von *Andrena flavipes* bestäubt werden. Hier ist die Grenze zwischen Arten und Rassen kaum noch zu fassen (Abb. 18). Wir haben begonnen, diese Arten mit Hilfe molekular-genetischer Marker zu untersuchen, um neue Zugänge zu diesen interessanten Fragen zu erhalten (SCHLÜTER et al. 2007a-f). Für die *Ophrys omegaifera*-Gruppe habe ich eine Grafik solcher Analysen dargestellt. Hier wurden die molekularen Daten über eine multivariate Statistik daraufhin geprüft, ob die die jeweils artidentischen Individuen aus verschiedenen Regionen zusammen klustern. Wie die Abb. 19 zeigt, ist dies hier sehr gut der Fall. Hier wurde sogar bestätigt, dass es in Rhodos bis Samos und Chios eine noch unbeschriebene früh blühende *Ophrys omegaifera-basilissa*-Verwandte gibt, die *Anthophora nigriceps* als Bestäuber hat.

Aus diesen Resultaten folgt auch, dass Artbildungsprozesse in der Gattung *Ophrys* stets mit dem Erschließen eines neuen Bestäubers einhergegangen ist, der in der weiteren Folge sich „seine“ Blüten in Richtung seiner Weibchen-Erwartung gezüchtet hat. Dies wiederum führte zu blütenmorphologischen Differenzen, an denen im Gelände auch ohne Kenntnis des Bestäubers aufgrund von Morphospezies-Kriterien auf Artstatus geschlossen werden kann. Um in der Beurteilung sicher zu gehen, kann mit Hilfe eines Bestäubertest als quasi Biotest die Hypothese eines Artstatus sehr gut überprüft werden. Hintergrund dieser Testmöglichkeit ist, dass unterschiedliche Bestäuber ihre Blüten nicht nur morphologisch, sondern vor allem in ihrer Duftausstattung selektiert haben.

Die hier nachvollziehbaren Artbildungsprozesse können in zwei Richtungen interpretiert werden. Zum einen erfolgte adaptive Radiation in Artengruppen so, dass man stets verwandte Bestäubergruppen erschlossen

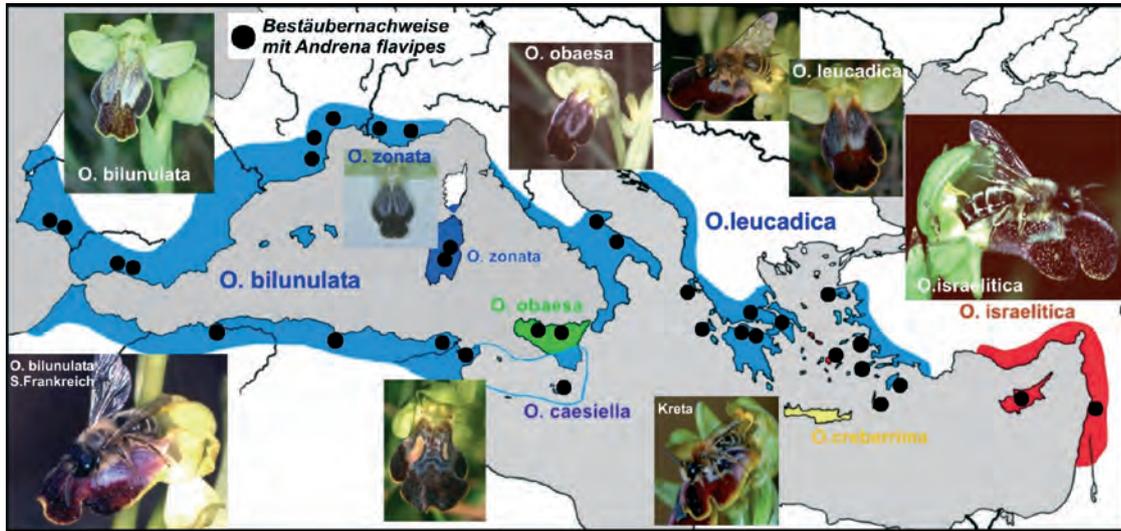


Abb. 18: *Andrena flavipes* ist eine im Frühjahr überall häufige Biene. Sie hat daher im gesamten Mittelmeergebiet offenbar mehrfach unabhängig sich *Ophrys*-Arten aus der *O. fusca*-Gruppe als Bestäuber erschlossen. Je nach morphologischer Divergenz der Blüten werden diese als verschiedene Arten bezeichnet. Dargestellt sind die Areale der Arten und die Orte (schwarze Punkte) mit von uns beobachteten Pseudokopulationen.

hat. Dies dürfte eine Folge davon sein, dass verwandte Bienengruppen auch ähnlichere Duftausstattungen besitzen, so dass ein Bestäuberwechsel leichter denkbar ist. Auf diesem Weg entstanden *Ophrys*-Artengruppen, die alle von nah verwandten Arten der Großgattungen wie *Andrena* oder *Eucera* bestäubt werden. Beim Erschließen einer neuen Bestäuber-Gattung erfolgte wiederum eine *Ophrys*-Artenaufteilung in Adaptation auf nur Arten dieser Gattung. So werden alle Arten der *O. argolica*-Gruppe per Kopfpollination und die der *O. omegaifera*-Gruppe per Abdomenpollination nur von *Anthophora*-Arten bestäubt (Tab. 3). Weitere Gruppen-Spezifitäten sind in Tabelle 4 genannt.

Es gibt allerdings auch einige Belege für bemerkenswerte Bestäuberwechsel im Zuge von Artbildungen. Die artenreiche *Ophrys fusca*-Gruppe wird fast ausschließlich von verschiedenen *Andrena*-Arten bestäubt. Eine noch unbeschriebene Art in Südspanien wird jedoch von *Colletes cunicularius* (PAULUS & GACK 1981), *Ophrys atlantica* in Südspanien von *Chalicodoma parietina* (Apoidea, Megachilidae) (PAULUS & GACK 1983) bestäubt; in der östlichen Ägäis und S.Türkei sind sogar zwei Arten zu Käfern der Familie Scarabaeidae gewechselt: *Ophrys blitopertha* mit *Blitopertha lineolata* (PAULUS & GACK 1990a, PAULUS 1998) und *Ophrys urteae* mit *Blitopertha majuscula* (PAULUS, unveröffentl.) als Bestäuber. Noch interessanter ist der Bestäuberwechsel in der *Ophrys insectifera* Gruppe. Die zentraleuropäische Fliegenragwurz wird von *Argogorytes mystaceus* (Specidae) bestäubt (WOLF 1950, KULLENBERG 1961). Die nächstverwandte südfranzösische *Ophrys aymoninii* hat *Andrena combinata* (PAULUS & GACK 1990a) als Bestäuber. Die erst kürzlich bekannt gewordene *Ophrys subinsectifera* aus Nordspanien aus dieser Verwandtschaft besitzt sogar *Sterictophila gastrica* und *S. furcata* aus der Pflanzenwespenfamilie Argidae als Bestäuber (HERMOSILLA et al. 1999). In keinem Fall sind wir über die relevanten Duft-

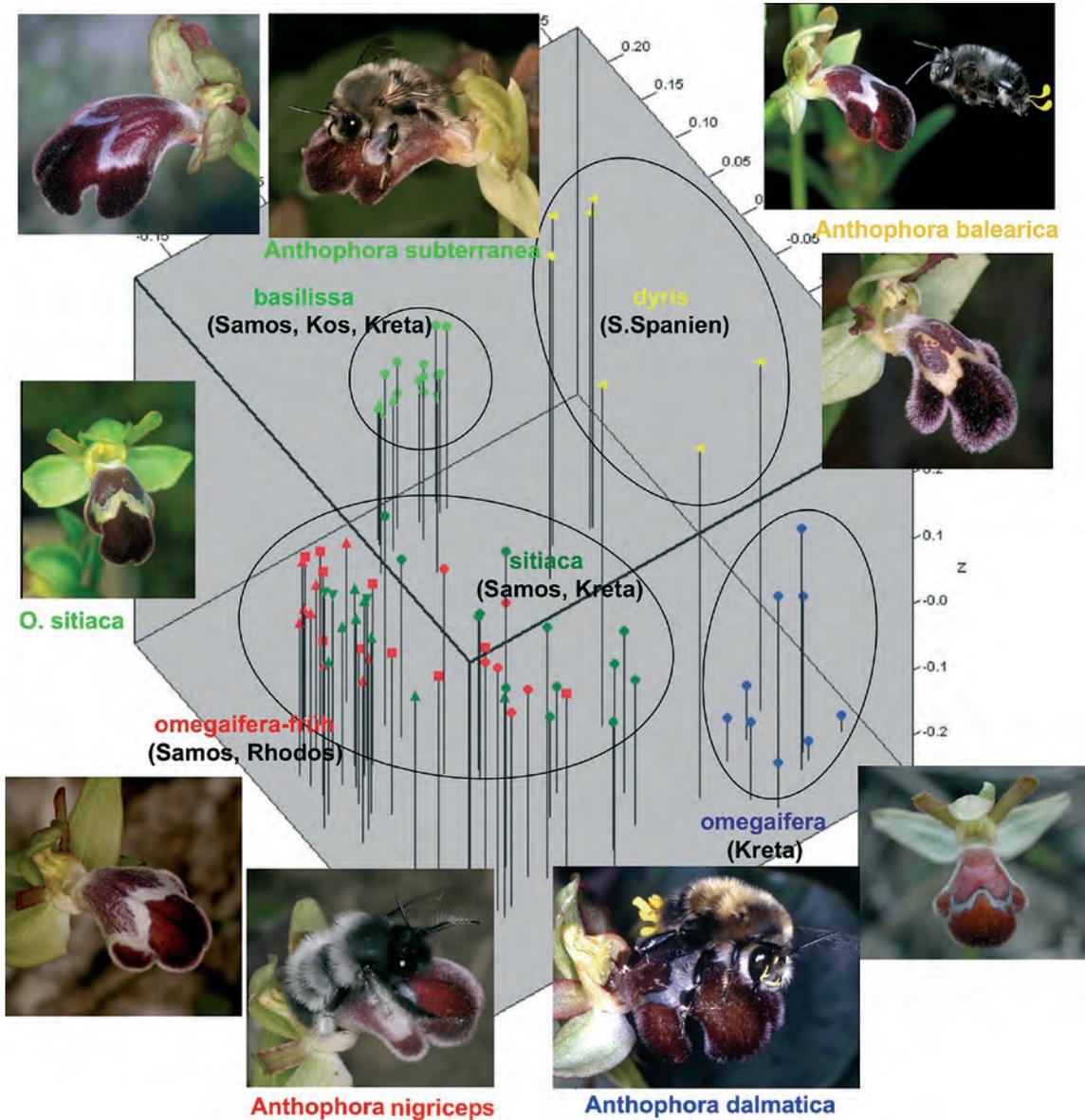
bouquets unterrichtet, um einschätzen zu können, wie von einer Grabwespe auf eine Biene oder Pflanzenwespe oder gar von einer *Andrena* auf Käfer umgestiegen werden konnte.

4. Üben Bestäuber Selektion auf *Ophrys*-Blüten aus?

4.1. Indirekte Schlüsse aus vergleichenden Betrachtungen

Wie die exakten Passungen zwischen Duftbouquets der Blüten mit denen ihrer Bestäuberweibchen nahelegen, ist die beste Erklärung die, dass sie das Resultat einer Selektion durch die Männchen sind. Sie verhelfen solchen Blüten zu höherem Fortpflanzungserfolg, die ihrer Weibchenerwartung am nächsten kommen. Nicht oder weniger passende Blüten-Duftbouquets werden nicht oder weniger bestäubt. Wie aus vergleichenden Untersuchungen von Blüten-Duftbouquets sich ergeben hat, operieren allopatrisch verbreitete *Ophrys*-Arten mit identischem Bestäuber mit identischen Duftbouquets. Bislang wurden Arten aus der *O. fusca*- und der *O. sphegodes*-Gruppe untersucht (STÖKL et al. 2005). Dies sollte sich natürlich auch auf die optischen Signale beziehen. Hier haben wir einen besseren Zugang, da wir direkte Vergleiche anstellen können. Die Erwartung ist, dass wiederum *Ophrys*-Arten mit identischem Bestäuber ähnliche oder identische optische Signale haben sollten. Das ist tatsächlich der Fall. Gute Beispiele hierfür sind *O. bertolonii* (Italien), *O. ferrum-equinum* (Griechenland) und *O. atlantica* (Südspanien/Nordafrika). Sie alle werden von der Mörtelbiene *Chalicodoma parietina* (Megachilidae) bestäubt. Da alle drei Arten innerhalb der Gattung *Ophrys* nicht näher verwandt sind, muss es sich um Konvergenz der optischen Signale handeln (Abb. 20). Wenn solche Fälle von Konvergenz innerhalb einer nahen Verwandtschaft auftreten und wir

Abb. 19: Multivariate Merkmalsanalysen (principle coordinate analyses) aus DNA-Daten in der *Ophrys omegaifera*-Gruppe (verändert und mit Fotos ergänzt nach SCHLÜTER et al. 2007). Die molekularen Analysen (AFLPs) zeigten, dass alle Taxa gut getrennte genetische Einheiten sind. Artgleiche Taxa klustern gut zusammen, was ihre Zusammengehörigkeit belegt (siehe z. B. *O. basilissa* aus Kreta, Kos und Samos). Früh blühende *O. omegaifera*-Proben aus Rhodos und Samos klustern zusammen und sind aber getrennt von denen aus Kreta. Dies belegt die bereits über Bestäuberuntersuchungen prognostizierte Annahme, dass es sich um verschiedene Arten handelt. *Ophrys sitiaca* gilt schon lange als paläo-hybridogene Art und lässt sich tatsächlich von *O. omegaifera* als mutmaßliche eine Elternart nicht trennen.



Evidenzen für ein konvergentes Entstehen der optischen Signale haben, dann sprechen wir von Paralellismus. Solche Fälle scheinen die Artenpaare *Ophrys apulica* (Süditalien), *O. heldreichii* (Südgriechenland) und *O. episcopalıs* (Südägäıs) oder *O. kotschy* (Zypern), *O. cretica* (Kreta, Rhodos) zu sein (PAULUS & GACK 1986, PAULUS 1988b). Wir kommen aber hier in Bereiche der evolutionären Systematik, in denen wir nicht mehr sicher zwischen Verwandtschaft oder Konvergenzen unterscheiden können. Hier helfen dann nur Methoden der molekularen Systematik, die aber bislang in der Gattung *Ophrys* auf dem Artniveau noch wenig brauchbare Resultate erbracht haben (BATEMAN et al. 1997, PRIDGEON et al. 1997, ACETO et al. 1999, SOLIVA et al. 2001). Mit Hilfe von DNA-Fingerprinting-Methoden (ALFP) sind wir gerade dabei, die schwierigen Arten innerhalb der *O. fusca*-Gruppe zu bearbeiten (SCHLÜTER et al. 2005a, b, 2007a-f).

4.2. Direkte Schlüsse aus Experimenten zum Bestäubungserfolg

4.2.1. Wuchshöhe und Männchen-Flughöhe

Um aufzuzeigen, dass Bestäuber Selektion auf die Blüten ausüben, muss gezeigt werden, dass Männchen zwischen Blüten so wählen, dass dadurch der Fortpflanzungserfolg beeinflusst wird. Dies setzt voraus, dass Blüten innerhalb von Populationen variabel sind und die Männchen darauf mit unterschiedlichen Anflughäufigkeiten reagieren (PAULUS 1988b). Eine Reihe von Freilandexperimenten wurde dazu durchgeführt. PAULUS & GACK (1980) konnten zeigen, dass bei *Ophrys speculum* die Blühhöhe offenbar nicht gleichgültig ist. Blüten in 5 cm, 10 cm und 15 cm über dem Boden wurden den fliegenden Bestäubermännchen präsentiert und über einen Zeitraum von 150 min in 30 min Intervallen die Anflugeraten registriert (Abb. 21).

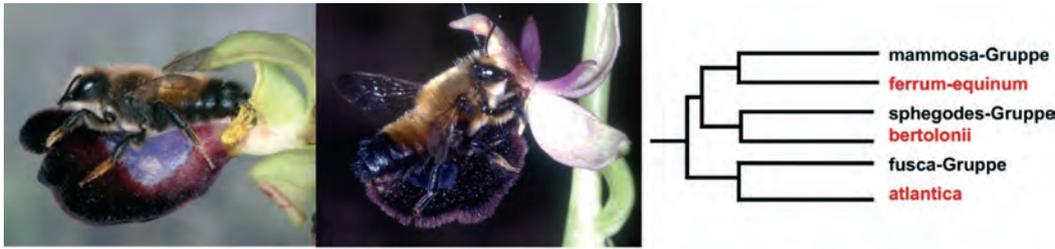


Abb. 20: Beispiele für konvergente Blütenevolution in der Gattung *Ophrys* auf Grund identischer Bestäuberselektion. Die drei innerhalb der Gattung *Ophrys* nicht näher verwandten Arten *O. atlantica* (*O. fusca*-Gruppe), *O. bertolonii* (*O. sphegodes*-Gruppe) und *O. ferrum-equinum* (*O. mammosa*-Gruppe) haben konvergent dieselbe Bestäuberbiene *Chalicodoma parietina* (Megachilidae) erworben (oben). Als Konsequenz zeigen sie einige auffällige optische Ähnlichkeiten wie dunkle Lippe, leuchtend-glänzend blaues Mal. Es ist zu erwarten, dass sie auch identische Duftausstattungen haben.



Ophrys atlantica **O. bertolonii** **O. ferrum-equinum**

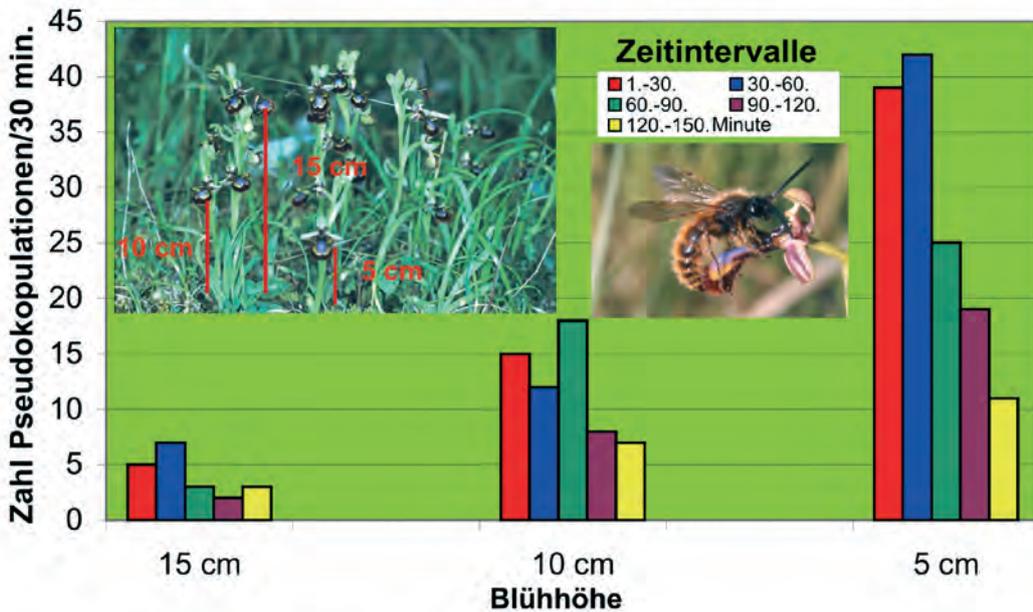


Abb. 21: Bei *Ophrys speculum* üben die Männchen der Dolchwespe *Dasyscolia ciliata* Selektion auf möglichst niedrige Blühhöhe aus. Bei im Experiment in 3 verschiedenen Blühhöhen (5 cm, 10 cm und 15 cm) fliegenden Männchen gebotenen Pflanzen wurden die Anflugraten (Zahl Pseudokopulationen) als Summen in 30 Minuten-Intervallen gezählt. Die Blüten in 5 cm Höhe waren deutlich attraktiver als solche in 15 cm Höhe (verändert nach PAULUS & GACK 1980).

Abb. 22: Blüten in niedriger Blühhöhe sollten auf Grund der höheren Anflugraten (siehe Abb. 21) mehr Bestäubungen und damit höheren Samenansatz haben. Bei zahlreichen Blüten wurde daher in Abhängigkeit von den Blühhöhen (5 cm, 10 cm und 15 cm) die Bestäubungsrate (als verdickte Samenstände) und/oder die Zahl Massulae (Pollenpakete aus einem Pollinarium) in der Narbe gezählt. Beides sind Maßstäbe für häufigen oder weniger häufigen Blütenbesuch. Tatsächlich waren die Blüten in 5 cm häufiger befruchtet (blaue Balken) und/oder hatten mehr Massulae (gelbe Balken) als solche in 15 cm Blühhöhe. Untersuchungen in Mallorca und Tunesien, n = 283 Blüten.

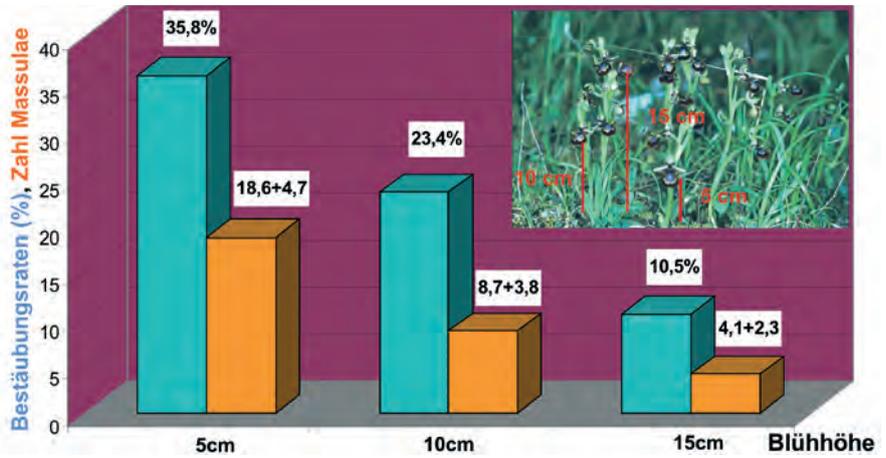


Abb. 23: Lernexperimente in Kreta mit *Eucera berlandi*-Männchen und *Ophrys heldreichii*: Bestäubermännchen lernen relativ schnell, einmal besuchte Blüten gezielt zu vermeiden. Dies drückt sich in schnell nachlassenden Anflugraten aus. In Schwarmarealen gestellte Pflanzen werden von den lokalen Männchen in den ersten 5 Minuten heftig besucht. Schon nach 15 Minuten reagiert praktisch keines der Männchen mehr (Blüte 1). Wenn man anschließend eine neue Blüte postiert, steigt die Anflugrate sofort wieder an (Blüte 2), um meist noch schneller wieder nachzulassen. Auch bei einer weiteren dritten Blüte, kommen die Männchen meist wieder. Dies zeigt, dass die Blüten sich individuell unterscheiden und die Männchen darauf mit unterschiedlichen Anflugraten reagieren.

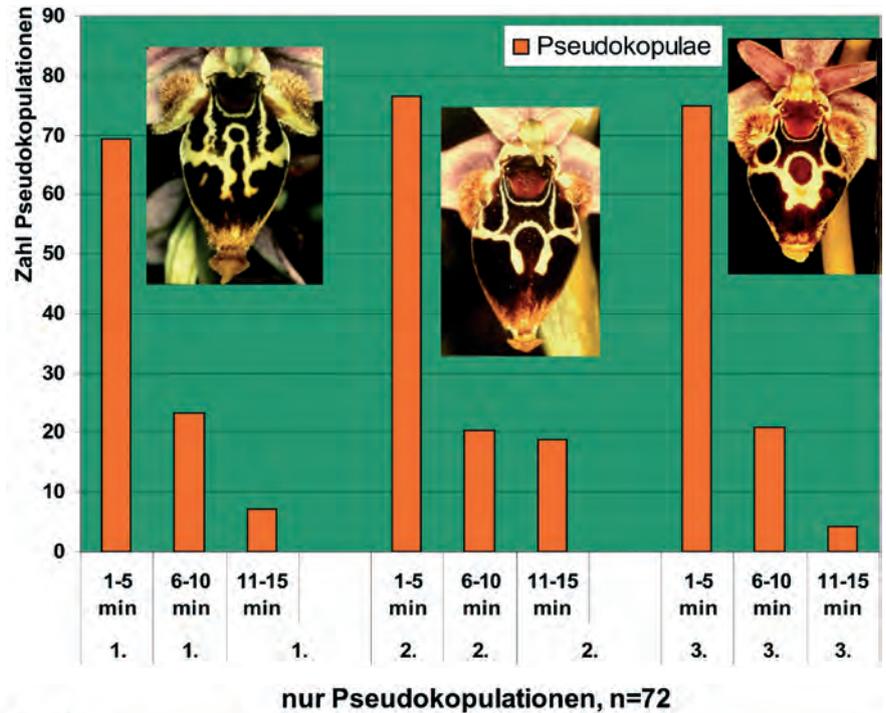
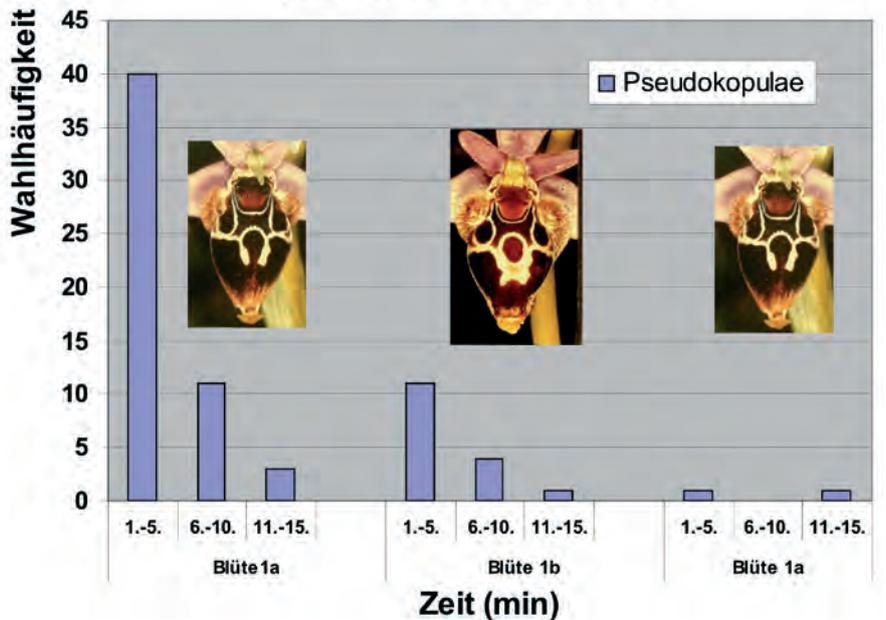


Abb. 24: Gleiches Experiment wie in Abb. 23 mit *Ophrys heldreichii* und *Eucera berlandi* in Kreta; diesmal wurde geprüft, ob die Männchen eine einmal bereits gebotene Blüte wieder erkennen. Dazu wurde zunächst eine Blüte geboten und die Lernkurve abgewartet (Blüte 1a). Danach wurde eine neue Blüte geboten (Blüte 1b). Wenn man anschließend die zuerst gebotene Blüte wieder anbietet (Blüte 1a), wird diese nun weitgehend ignoriert. Das bedeutet, dass sie wieder erkannt worden ist und gezielt vermieden wurde.



Das Ergebnis war erstaunlich eindeutig. Je niedriger die Blüten über dem Boden stehen, umso häufiger (wahrscheinlicher) werden sie gewählt. Dies entspricht den Beobachtungen, nach denen die Männchen in der Suche nach Weibchen stets dicht über dem Boden patrouillieren. Tatsächlich gehört *Ophrys speculum* zu den Arten, die eher niederwüchsige Blütenstände aufweisen. Tatsächlich drückt sich dieses Blühverhalten ganz eindeutig im Fortpflanzungserfolg aus. Die niedrigsten Blüten hatten auch die meisten Massulae (Pollenpakete) und den höchsten Samenansatz (Abb. 22). Dieses Resultat gilt die Blühhöhe betreffend nicht für andere *Ophrys*-Arten, da Männchen andere Bestäuberarten an Buschrändern, in Blütenfeldern oder sonstwo patrouillieren. Hier könnte auch ein gegenteiliger Selektionsdruck auftreten, nämlich sehr hochwüchsig zu sein. Tatsächlich können solche *Ophrys*-Arten, die von *Anthophora*- oder *Eucera*-Arten bestäubt werden, wesentlich hochwüchsiger sein.

4.2.2. Wie oft besuchen

Bestäubermännchen *Ophrys*-Blüten?

Bei den zahlreichen Freilandbeobachtungen des Pseudokpopulationsverhaltens war immer wieder aufgefallen, dass die Männchen zwar intensiv angelockt werden, ihr Interesse aber nach erstaunlich kurzer Zeit erlahmte (PAULUS et al. 1983). Um zu prüfen, woran dies liegt, haben wir eine Reihe von Experimenten zum Lernverhalten durchgeführt. Zur Erklärung prüften wir zwei Hypothesen:

1. Blüten werden nach Besuchen und vor allem Bestäubungen schnell unattraktiv, weil sie ihre Duftproduktion einstellen.
2. Blüten werden individuell gelernt, um weitere Anflüge zu vermeiden, da die Männchen nicht wirklich zum Kopulationserfolg gekommen sind. Individuelles Erlernen setzt voraus, dass Blüten individuell unterscheidbar sind (PAULUS 1988a).

In Südspanien, Kreta und Tunesien wurden folgende Experimente durchgeführt:

Für die entsprechenden *Ophrys*-Arten wurden vorher die artspezifischen Bestäuber ermittelt und dann nach gut besetzten Schwarmarealen dieser Bienenarten gesucht. Dorthin wurden schließlich eingetopfte blühende *Ophrys*-Pflanzen transferiert. Am Ende der Experimentserien wurden alle Pflanzen wieder in ihre Ursprungsstandorte zurückgebracht. Folgende Artenpaare wurden untersucht:

<i>Ophrys heldreichii</i> Kreta (Griechenland)	<i>Eucera berlandi</i>
<i>Ophrys picta (scolopax pars)</i> Südspanien (Malaga)	<i>Eucera barbiventris</i>
<i>Ophrys tenthredinifera</i> Nord-Tunesien	<i>Eucera nigrilabris</i>

- Je eine der eingetopfsten Pflanzen von *Ophrys picta* (= *scolopax pars*), *Ophrys heldreichii* oder *Ophrys tenthredinifera* wurden in Schwarmbahnen patrouillierender Bestäuber-Männchen gestellt und die Anflugraten in Zeitintervallen gezählt. Dazu war vorher durch Beobachtungen und Markierung der fliegenden Männchen festgestellt worden, dass in einem gut besetzten Schwarmareal etwa 10-12 Männchen konstant fliegen. Das entspricht den alten Beobachtungen von HAAS (1960). Das Ergebnis war stets gleich. Zunächst kommen in kürzester Zeit fast alle Männchen des Schwarmareals und machen mit den verschiedenen Blüten dieser Pflanze Paarungsversuche. Innerhalb von nur 15-30 Minuten ist das Interesse so stark erlahmt, dass die Anflugrate auf Null geht. Innerhalb eines Schwarmareals wurde der Ort mehrfach gewechselt, um Ortsdressur auszuschließen.
- Anschließend tauscht man die präsentierte Pflanze gegen eine neue Pflanze aus. Sofort steigt die Anflugrate wieder deutlich an, um wiederum nach kurzer Zeit auf Null zu gehen. Dies kann man noch zwei oder höchstens drei Mal wiederholen. Dann kommen die Männchen überhaupt nicht mehr.
- Mit den bereits getesteten Pflanzen gingen wir in benachbarte Schwarmareale, in denen neue Männchen flogen, die also *Ophrys*-Blüten unerfahren waren. Hier wiederholte sich im Prinzip das Verhalten der Vorexperimente. Die Mehrzahl der Männchen kam sofort, um mit den Blüten zu kopulieren. Ihr Interesse ließ schnell nach und konnte erst nach Austausch der schon präsentierten Pflanze gegen eine noch nicht präsentierte wieder ausgelöst werden.
- Wenn man den Männchen schließlich eine schon vorher präsentierte Pflanze wieder anbot, stieg die Anflugrate nicht an (Abb. 23, 24).

Aus diesen Ergebnissen kann man nun Folgendes schließen:

1. Die Attraktivität der Blüten selbst hat sich nicht verändert, da sie noch Blüten unerfahrenen neuen Männchen präsentiert, sofort Paarungsverhalten auslösten.
2. Dies schließt auch eine weitere Denkmöglichkeit aus, dass Männchen von ihnen besuchte Blüten mit einer Duftmarke (Antiaphrodisiacum) versehen (KUKUK 1985). Um darüber hinaus auszuschließen, dass Männchen individuelle Duftmarken setzen, die nur sie persönlich als Abzeichen verwenden, wurden in einem anderen Experiment einzelne Blüten halbiert und frei fliegenden Männchen angeboten. Als die Anflugraten auf Null heruntergegangen waren, wurde denselben Männchen die andere Blütenhälfte präsentiert. In keinem Fall stieg anschließend

Abb. 25:
Blütenvergleiche von
4 Pflanzen von *Ophrys
heldreichii* aus Kreta.
Sie zeigen, dass
Blüten innerhalb eines
Blütenstandes (jeweils
senkrecht
untereinander)
untereinander
ähnlicher sind als
solche von
Pflanzenindividuum
zu Individuum
(waagerechte Reihe).



die Anflugrate. Wenn man jedoch anschließend die Hälfte einer Blüte einer anderen Pflanze anbot, wurde diese sofort gewählt.

3. Daraus folgt, dass die Bienenmännchen die Pflanze offenbar individuell erlernen, um sie anschließend zu meiden. Demnach müssen die Pflanzenindividuen sich individuell unterscheiden und dieser Unterschied von den Männchen erkannt werden können (PAULUS et al. 1983, PAULUS 1988a).

4.2.3. Bestäuber-Männchen unterscheiden Blüten unterschiedlicher Pflanzenindividuen

Als unterscheidbare und daher erlernbare Unterschiede kommen sowohl die optischen als auch die olfaktorischen Signale in Frage. Leicht zu erkennen ist, dass in der Artengruppe um *Ophrys holoserica-oestriifera* erstaunlich variable Labellumzeichnungsmuster verbreitet sind, die so komplex sind, dass es kaum zwei Pflanzenindividuen gibt, die identische Muster besitzen. Die Blüten innerhalb eines Blütenstandes hingegen haben nahezu identische Muster. Dazu haben wir zunächst zwei Typen weiterer Freilandexperimente durchgeführt, die klären sollten, wie sicher zwei Blüten voneinander unterschieden werden können, wenn man sie simultan zur Wahl bietet. Wenn Männchen sie unterscheiden können und dies für sie eine Rolle spielt, sollten die Anflugraten zwischen beiden Blüten sich deutlich unterscheiden. Das sollte daran liegen, dass die Lippen der Blüten praktisch identische Lippen-Zeichnungsmuster und sicher auch Duftmuster haben.

A. Zwei Blüten ein und derselben Pflanze: Die Erwartung ist, dass sie nicht oder nicht nennenswert unterschieden werden. Dazu wurden jeweils zwei Blüten nebeneinander auf einen neutralen Untergrund gelegt und den fliegenden Männchen angeboten. Jede Minute wurden die Blüten Rechts-Links vertauscht, um Seitenbevorzungen auszuschließen. Anschließend wurden alle Anflüge auf die jeweilige Blüte gezählt.

B. Zwei Blüten von verschiedenen Pflanzenindividuen: Die Erwartung hier ist, dass beide Blüten deutlich voneinander unterschieden werden, d.h. die Anflugraten signifikant unterschiedlich sind.

Die Ergebnisse sind in Abb. 23 und 24 dargestellt. Sie bestätigen, was sich in den vorherigen Experimenten bereits angedeutet hatte. Die Blüten desselben Blütenstandes werden zumindest im Vergleich zum anderen Resultat kaum (im Verhältnis 1 : 2), diejenigen von verschiedenen Pflanzenindividuen jedoch haushoch (im Verhältnis 1 : 9) unterschieden. Interessant ist jedoch, dass offenbar auch die Blüten innerhalb eines Blütenstandes noch unterschieden werden, obwohl sie in ihren Zeichnungsmustern gleich sind.

Da dieses Experiment noch keinen Schluss zulässt, ob die Unterscheidung anhand der Optik und/oder des Duftes erfolgt ist, wurden dieselben Experimente so wiederholt, dass die Bienenmännchen nur noch anhand der Optik allein wählen konnten. Dazu wurden Blüten in Acrylglaskästchen gestellt, deren Frontscheiben UV durchlässig waren. Damit konnte der jeweilige Blüten-

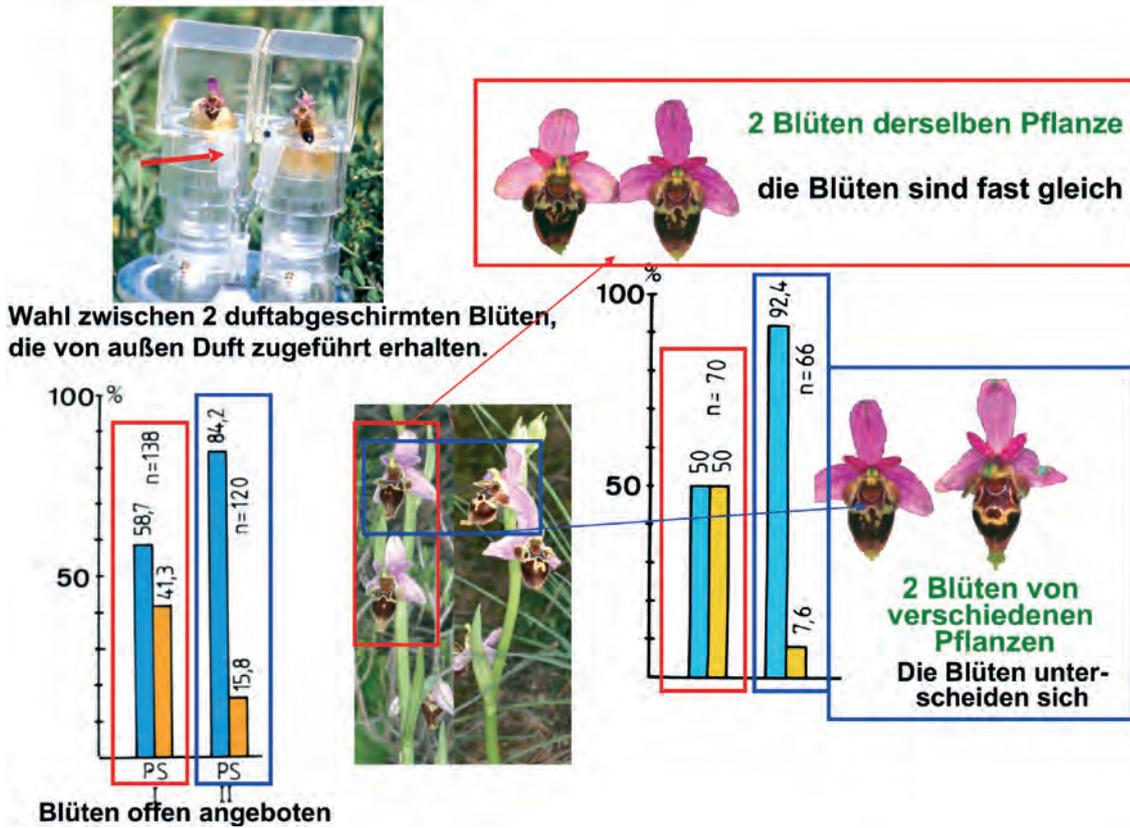


Abb. 26: Um zu prüfen, ob die individuelle Unterscheidung der Blüten von *Ophrys heldreichii* durch die *Eucera berlandi*-Männchen an ihren optischen Mustern und/oder an ihrem individuellen Duft liegen, wurde zwei Typen von Experimenten durchgeführt. Zwei Blüten derselben Pflanze sollten untereinander ähnlich sein und daher im Wahlexperiment nicht unterschieden werden. Dagegen sollten zwei Blüten von verschiedenen Pflanzen im Wahlexperiment sich so unterscheiden, dass stets eine der beiden häufiger besucht wird. Bei den offen gebotenen Blütenpaaren wurden die beiden Blüten derselben Pflanze leicht unterschiedlich häufig gewählt (Säulen links unten, I). Die beiden offen gebotenen Blüten verschiedener Pflanzen wurden wie erwartet sehr unterschiedlich gewählt. Meist war der Wahlunterschied fast 1 : 9 (Säulen rechte Bildhälfte, rechtes Diagramm, rot umrandet). Ein Blütenpaar derselben Pflanze Duft abgeschirmt geboten (also in Glaskästchen mit außen rechts und links identischem Duft), wurden jetzt überhaupt nicht unterschieden (Säulen rechte Bildhälfte, linkes Diagramm, rot umrandet), während diese von verschiedenen Pflanzen wiederum deutlich unterschieden worden sind (jeweils blau umrandet). Das bedeutet, dass in erster Linie der individuelle Duft zur Unterscheidung herangezogen wird.

duft abgeschirmt werden. Da Männchen auf die optischen Signale von *Ophrys*-Blüten allein so gut wie nicht reagieren, wurde Blütenduft mit Hilfe einer Luftpumpe zu den Glaskästchen geblasen. Über ein Y-Rohr wurde zu jedem Kästchen identischer Duft gebracht, so dass Wahlen nur anhand der Optik allein erfolgt sein können. Da die Männchen nicht landen konnten, wurde als positive Reaktion gezählt, wenn ein Tier beim offenkundigen Landungsversuch gegen die Frontscheibe tippte.

- A. Zwei Blüten derselben Pflanze: Die Erwartung ist, da sie optisch identisch sind, dass sie nicht unterschieden werden (Abb. 25).
- B. Zwei Blüten verschiedener Pflanzenindividuen: Hier sollte ein vergleichbarer Unterschied in den Wahlhäufigkeiten auftreten, wie im Experiment mit offen dargebotenen Blüten (Abb. 25).

Tatsächlich waren die Resultate ähnlich: Zwei Blüten verschiedener Pflanzen wurden deutlich unterschiedlich häufig gewählt. Zwei Blüten desselben Pflanzenindividuum wurden jetzt sogar gar nicht unterschieden (Abb. 26).

Daraus können nun weitere Schlüsse gezogen werden:

- Pflanzen derselben Art (hier *Ophrys heldreichii*) unterscheiden sich im Rahmen ihrer Artpezifität noch individuell. Neben den hochvariablen Labellum-Zeichnungsmustern muss es auch eine individuelle Duftvarianz geben.
- Diese sollte sogar innerhalb eines Blütenstandes auftreten.

AYASSE et al. (1997, 2000), SCHIESTL et al. (1997a,b; 2000) und vor allem SCHIESTL & AYASSE (2001) konn-

ten dann nach Analyse der chemischen Komponenten bei *Ophrys sphegodes* tatsächlich aufzeigen, dass es neben einem artspezifischen Duftbouquets auch die postulierte Duftvarianz von Pflanze zu Pflanze und sogar eine innerhalb des Blütenstandes gibt. Diese wurde in verschiedenen Biotests von den Bestäubermännchen *Andrena nigroaenea* in gleicher Weise bewertet wie dies die oben erwähnten *Eucera*-Arten bei ihren *Ophrys*-Arten getan haben.

4.3. Vermeidung von Selbstbestäubung und Bestäubungsmaximierung

Halten wir nochmals fest, welche Resultate die Beobachtungen und Experimente erbrachten:

- Männchen werden in artspezifischer Weise durch exakte Kopien des weiblichen Sexuallockstoffbouquets angelockt (SCHIESTL et al. 1999, 2000; AYASSE et al. 2003). Sie versuchen die Blüten in vergleichbarer Weise zu begatten, wie sie dies mit ihren Weibchen tun würden.
- Nach einigen weiteren Anflügen lernen sie diese Blüten zu meiden, da sie bei ihnen nicht zum Erfolg gekommen sind. Sie behandeln sie daher wie nicht attraktive Weibchen (PAULUS et al. 1983, PAULUS 1988a). Habituation oder richtiges Lernen tritt in diesem Zusammenhang auch bei den Bienenmännchen gegenüber unattraktiven Weibchen auf (SMITH (1983).
- Um dies individuell zu erlernen, haben sowohl die Weibchen als auch die *Ophrys*-Blüten weitere Duftkomponenten, die neben der Artspezifität eine Individualität erzeugen (PAULUS 1988a, AYASSE et al. 2000).
- Individualität bei Bienenweibchen dient u.a. der Vermeidung von Geschwisterpaarungen oder allgemein der Verwandtenerkennung. Wenn Männchen zwischen nah- und weniger nah verwandten Weibchen wählen können, entscheiden sie sich für entfernte Verwandtschaft (BUCKLE & GREENBERG 1981, HEFETZ et al. 1986, BARROWS et al. 1975, MICHENER & SMITH 1987, SMITH & AYASSE 1987, WCISLO 1992, AYASSE et al. 2001).

Die Interpretation dieser Varianz kann nur die sein, dass diese in einem Zusammenhang mit der Maximierung des Bestäubungserfolges stehen muss, da sie unterschiedliche Anflughäufigkeiten und damit unterschiedlichen Fortpflanzungserfolg hervorrufen (PAULUS 1988a, 1997, 2006; AYASSE et al. 2000). Das ist so zu verstehen, dass Orchideen generell größere Probleme mit Selbstbestäubungsraten haben als andere Blütenpflanzen. Die Erfindung von Pollinien oder Pollinarien war eine Notwendigkeit, um mit wenigen Anflügen bereits riesige Pol-

lenmengen auf die Narbe übertragen zu können. Nur dadurch können so riesige Samenmengen pro Blüte auch befruchtet werden. Orchideenblüten haben zwischen 15.000 und 1 Million Samen pro Einzelblüte (NAZAROV & GERLACH 1997). In solchen Pollinationssystemen hat eben auch Selbstbestäubung fatale Folgen, da auch hierbei große Pollenmengen einerseits falsch oder unerwünscht übertragen werden und andererseits dieser Pollen für eine korrekte Bestäubung verloren ist. Um also selfing zu vermeiden, bedarf es weiterer spezieller Anpassungen. Eine dieser Anpassungen besteht in der Entwicklung von Täuschungsmethoden, deren gemeinsamen Ziele darin bestehen, dass Bestäuber zwar angelockt, aber dann möglichst durch Nicht-Belohnen oder gar „Frustrationen“ dazu zu bringen, nicht wieder zurückzukehren („pollinia-hypotheses“ oder „selfpollination avoidance hypothesis“ nach PAULUS & GACK 1980, 1990a; PAULUS 1988a, 2005, NILSSON 1992). Da die betreffenden Bestäuber in der Regel gut lernfähig sind, werden sie diese Blüten in Zukunft meiden. Dies gilt sowohl für die so genannten Nahrungstäuschblumen (*Orchis*, *Dactylorhiza*, *Cephalanthera* etc.) (GUMPERT & KUNZE 2001), aber auch für Instinkttauschblumen (*Ophrys*), die wie bereits geschildert durch individuelle Duftnoten den Besuchern das Erlernen und Wiedererkennen individueller Blüten ermöglicht. In ähnlicher Richtung wird der Farbpolymorphismus bei *Dactylorhiza sambucina* oder *D. romana* gedeutet (NILSSON 1980, PETTERSON & NILSSON 1983, LAGUTOVA & NAZAROV 1991, GIGORD & al. 2001). Unsere „pollinia-hypothesis“ ist eine sehr gute Erklärung dafür, dass ausgerechnet Orchidaceae einen so hohe Zahl an Täuschblumen evolviert haben. In der europäischen Flora sind diese über 70 % aller Arten. Die einzigen weiteren Pflanzen, die ebenfalls mit Pollinien (Klemmpollinien) operieren, sind die Asclepiadaceae (milk weeds). Auch bei ihnen ist daher aus demselben Grund die Zahl der Täuschblumen sehr hoch (OLLERTON & LIEDE 1997).

Zur Bestäubungsmaximierung haben *Ophrys*-Blüten noch weitere Tricks evolviert. Wie bereits in den Wahlexperimenten zwischen zwei *Ophrys*-Blüten derselben Pflanze sich andeutete (PAULUS 1988a, PAULUS & GACK 1994), sind auch diese in ihrer Duftausstattung nicht identisch. Die gaschromatografische Analyse bestätigte dann auch, dass dies an unterschiedlichen Mengenverhältnissen der Alkane und Alkene im Blüten-Labelium liegt (SCHIESTL et al. 1997b, AYASSE et al. 2000). Durch die Vermeidereaktion einmal getäuschter Männchen fliegen diese daher mit höherer Wahrscheinlichkeit zur nächsten Blüte im Blütenstand. Sie können dadurch ein weiteres Paar Pollinarien entnehmen und falls sie bereits alte Pollinarien mitbringen auch diese zweite Blüte bestäuben. Die zuvor entnommenen Pollinarien sind erst nach 2-3 Minuten einsatzfähig für eine Pollination,

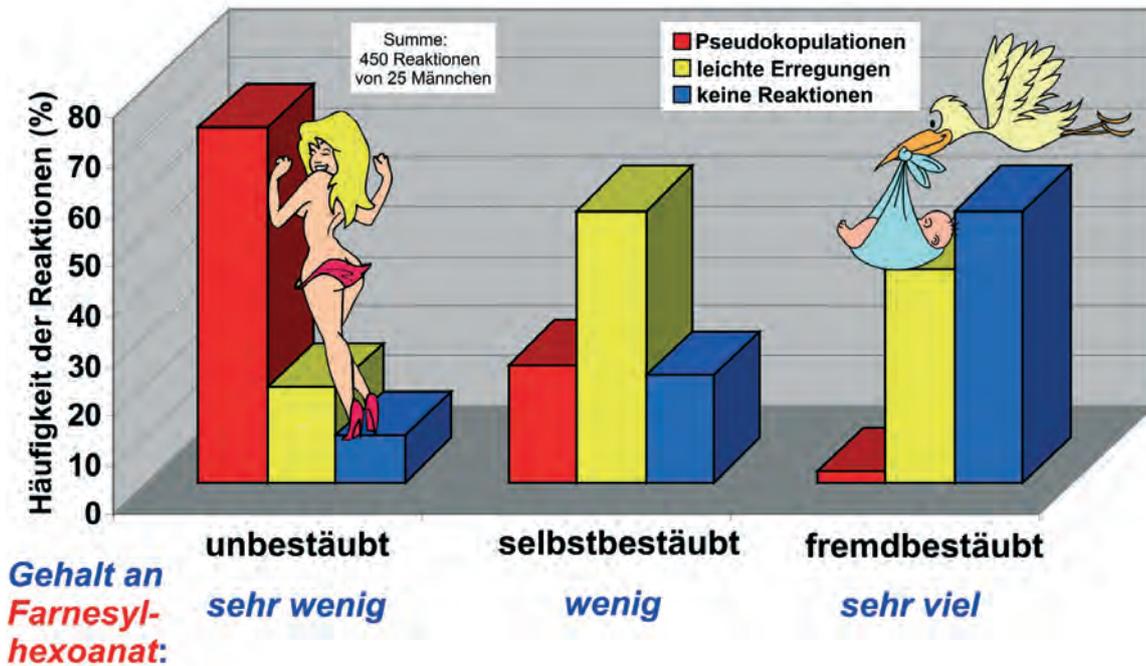


Abb. 27: Bestäubte *Ophrys*-Arten sollten ähnlich wie bereits begattete Weibchen dies ihren Bestäubern bzw. Männchen signalisieren. Dazu stellen die Bienenweibchen ihre Sexuallockstoffproduktion ein oder produzieren einen neuen Stoff als Repellent oder Antiaphrodisiakum. Bei *Ophrys sphegodes* wurde letzteres gefunden (SCHIESTL & AYASSE 2000). Im Akzeptanztest wurden 10 verschiedenen Männchen von *Andrena nigroaenea* drei Typen von *O. sphegodes* geboten: unbestäubte, selbst bestäubte und fremd bestäubte. Man lässt dazu diese Männchen über die Blüten laufen und registriert ihre Reaktionen. Drei Typen von Reaktionen sind möglich: Pseudokopulationen, leichte Erregung ohne Kopulationen und keine Reaktionen. In dem Säulendiagramm sind die Reaktionshäufigkeiten dargestellt. Ähnlich wie in den Freilandexperimenten von SCHIESTL et al. (1997a) und SCHIESTL & AYASSE (2000) zeigte sich, dass die Männchen auf die Anwesenheit von Farnesylhexoanät als Antiaphrodisiakum deutlich reagieren. Unbestäubte Blüten werden deutlich von den bestäubten unterschieden, ja sogar selbst bestäubte von fremd bestäubten. Aus der Sicht der Blüten macht dies Sinn, da bereits bestäubte Blüten weiteren Pollen nicht benötigen.

da ihre Stiele erst im Verlauf dieser Zeit so eintrocknen, dass sie sich nach vorne gesenkt haben.

Besonders raffiniert erscheint die Entwicklung weiterer Mechanismen, um bereits bestäubte Blüten für Männchen unattraktiv zu machen. Da *Ophrys*-Blüten bereits mit einer einzigen Bestäubung wesentlich mehr Pollen für die Befruchtung übertragen als für die Zahl Samenanlagen notwendig wären (PAULUS 1988a), sind weitere Anflüge Pollenverschwendung. Diese Männchen sollten dann eher zu den anderen noch nicht besuchten Blüten des Blütenstandes geleitet werden. Zwei prinzipielle Möglichkeiten sind denkbar. Ähnlich wie begattete Bienenweibchen für ihre Männchen sehr schnell unattraktiv werden, da sie entweder die Produktion ihrer Sexualpheromone einstellen oder gar ein Antiaphrodisiakum produzieren (SCHIESTL & AYASSE 2000), könnten auch *Ophrys*-Blüten in gleicher Weise operieren. Freiland- und Labor-Experimente mit *Andrena nigroaenea* und *Ophrys sphegodes* (Wien) sowie *Eucera nigralabris* mit *Ophrys tenthredinifera* (Tunesien) zeigten, dass die Männchen klar zwischen bestäubten und nicht-bestäubten Blüten unterscheiden können. Im so-

genannten Akzeptanztest wurden *Andrena nigroaenea*-Männchen auf *Ophrys sphegodes*-Blüten gesetzt und registriert, ob sie sexuell erregt werden oder nicht. Heftiges Flügelschwirren verbunden mit Kopulationsbewegungen sind positive, einfaches darüber Hinweglaufen sind negative Reaktionen. Jedes Männchen wurde zehn Mal stets im Wechsel an eine bestäubte und anschließend unbestäubte Blüte gesetzt. Dabei wurden den Männchen außerdem allogam bestäubte und anschließend autogam bestäubte Blüten geboten. Die Summen der drei Reaktionstypen sind in Abb. 27 dargestellt. Wie zu erwarten zeigten die Männchen auf den unbestäubten Blüten fast immer heftige, auf den fremdbestäubten Blüten nur selten Reaktionen. Bemerkenswert ist, dass auf den selbstbestäubten Blüten, wenn auch weniger als bei den unbestäubten, aber dennoch Kopulationsverhalten gezeigt wurde. Bei den Freiflugtests mit Männchen von *Eucera nigralabris* in Tunesien erhielt ich völlig vergleichbare Resultate. Wie die chemische Analyse der entsprechenden Blüten von *Ophrys sphegodes* mit anschließenden Biotests im Gelände zeigte, beruht die ablehnende Haltung der *Andrena nigroaenea*-Männchen

darauf, dass die *Ophrys*-Blüten nach erfolgter Bestäubung genau wie die Bienenweibchen *Farnesylhexoan* als Antiaphrodisiakum produzieren (SCHIELSTL et al. 1997a, SCHIELSTL & AYASSE 2000). Bei *Ophrys speculum* mit *Dasyscolia ciliata*-Männchen finden wir den anderen Fall. Hier wird die Produktion des Sexualpheromons, bestehend aus wenigen Molekültypen aus der Gruppe der hydroxy acids sowohl bei den Weibchen als auch bei den *Ophrys*-Blüten nach erfolgter Begattung bzw. Bestäubung reduziert (AYASSE et al. 2003).

4.4. Artbildung

Die bislang vorliegenden Freilandbeobachtungen, zahlreichen Wahltests und vor allem der Duftanalysen zeigen, dass jede *Ophrys*-Art nur einen hochspezifisch angelockten Bestäuber besitzt. Dies ist eine Konsequenz einer entsprechenden spezifischen Selektion durch die Bestäubermännchen, nur solche Pflanzenindividuen zur Reproduktionserfolg zu verhelfen, die ihrer Weibchen-erwartung am nächsten kommen. Dies hat weitere Konsequenzen für das Blühverhalten und die Blütenmorphologie, auf denen dann im Wesentlichen die taxonomischen Beurteilungen beruhen. Diese Männchen fungieren als sehr effektive prägame oder besser prä-pollinations-Isolationsmechanismus für die betreffenden *Ophrys*-Arten, die damit als biologische oder evolutionäre Arten definierbar sind. Dies bedeutet, dass jede Artbildung mit dem Erschließen eines neuen Bestäuber gekoppelt sein muss. Allopatrische Artbildung in der Gattung *Ophrys* ist wie bei allen anderen Tieren und Pflanzen leicht vorstellbar und bedarf lediglich des Aufzeigens von historischen Separationen der Areale, etwa des Zerfalls und Wiedervereinen von Inseln oder durch Senkungen und Hebungen des Meeresspiegels auftretende Landbrücken im Verlaufe der Eiszeiten. Inwieweit auch sympatrische Speziation eine Rolle gespielt hat, ist zwar denkbar, aber schwer zu zeigen. Dies setzt nämlich voraus, dass Teilpopulationen einer Art trotz ständigen Kontaktes in der Lage waren, einen neuen Bestäuber zu erschließen und Rückkreuzungen dennoch zu unterbinden. Im Fall der alle sehr nah verwandten Arten der *Ophrys fusca*-Gruppe wissen wir, dass ihre Duftbouquets zwar alle aus mehr oder weniger denselben Alkanen und Alkenen bestehen, ihre Spezifität durch eine spezifische Mischung dieser Moleküle hervorgerufen wird (SCHIELSTL & AYASSE 2002). Artbildung und damit Erschließen eines neuen Bestäubers sollte daher lediglich eine Verschiebung des bestehenden Mischungsverhältnisses bedeuten. Dies scheint im Zuge der natürlichen Varianz in den Populationen leicht vorstellbar und mag ein gängiger Weg gewesen sein. Ein gutes Szenario könnte sein, dass eine *Ophrys*-Art über eine Periode von 4-6 Wochen blüht. Am Beginn der Blühzeit können nun andere *Andrena*-Arten sich zu Bestäubern entwi-

ckeln als am Ende dieser Zeit. Wenn die Flugzeiten der beiden Arten von Männchen genügend getrennt ist, sollte dies zur Entstehung zweier *Ophrys*-Arten führen, die in ihrer Blühzeit nun gestaffelt sind. Tatsächlich kenne ich viele Fälle gestaffelter Blühzeiten bei nah verwandten Arten der *Ophrys fusca*-Gruppe (PAULUS 1998, 2001b, PAULUS & SCHLÜTER 2007). Dies ist natürlich gleichzeitig ein Ausdruck von Einnisungen über getrennte Blühzeiten.

Eine Entstehung neuer Arten über Introgression (homoploide Hybridisierung) wird in der Botanik als häufiger Artbildungs-Mechanismus angenommen. Als wesentlich verbreiteter wird sogar das Phänomen der hybridogenen Polyploidie und Allopolyploidie angenommen (ANDERSON 1953, EHRENDORFER 1959, 1980). Da alle Arten der Gattung *Ophrys* im Wesentlichen identische Chromosomensätze aufweisen, kommt bestenfalls erstgenannter Modus in Frage. Artbildung über Hybridisierung bzw. Introgression wurde auch für Arten der Gattung *Ophrys* angenommen (STEBBINS & FERLAN 1956, EHRENDORFER 1959, 1980, DANESCH et al. 1975). Doch außer Plausibilitätsannahmen liegt bis heute kein einziger Nachweis vor. PAULUS & GACK (1995) und PAULUS (1997) schildern den Fall der sardischen *O. chestermanii* und der vermeintlichen Hybride mit *O. tenthredinifera*-aggr.: *O. normanii*. Bemerkenswert ist, dass *O. chestermanii* aus der *O. holoserica*-Gruppe und *O. normanii* aus der *O. tenthredinifera*-Gruppe sympatrisch denselben Bestäuber, die Hummel *Bombus (Psithyrus) vestalis*, nutzen. Vorläufige Duftstoffanalysen erbrachten, dass *O. normanii* eine ganze Reihe Duftkomponenten besitzt, bei den angenommenen Elternarten nicht vorkommen. Weitergehende Untersuchungen müssten populationsgenetische Methoden einsetzen, um trotz identischen Bestäubers den Genfluss und die mutmaßlichen Introgressionen zu überprüfen. Weitergehende Untersuchungen müssten populationsgenetische Methoden anwenden (z. B. AFLPs), um trotz identischen Bestäubers den Genfluss und die mutmaßlichen Introgressionen zu überprüfen.

4.5. Molekular-genetische Untersuchungen in der *Ophrys fusca*-Gruppe

4.5.1. Modelle der Artbildungen

Der leicht verständliche Weg der Artentstehung ist auch für Arten der Gattung *Ophrys* der über geographische Separationen (allopatrische Artbildung). Eine ganze Reihe von distinkten Arealen lässt am leichtesten diese Erklärung zu. Dennoch sind wir im Detail nicht darüber unterrichtet. Phylogeographische Untersuchungen stehen noch weitgehend aus. Erste Resultate unserer molekularen Populationsanalysen im östlichen Mittelmeerraum (mit Schwerpunkten in Kreta und Rho-

dos) liegen allerdings vor (SCHLÜTER et al. 2007a-f, PAULUS & SCHLÜTER 2007). Es ist hier nicht der Ort, auf die zahlreichen Resultate einzugehen. Allgemein interessant sind jedoch Ergebnisse, die wahrscheinlich machen, dass allopatrische Speziationen die Regel sind oder dass es offenbar mehrfach zu konvergenten „Arten“ gekommen ist. So scheinen aus der weit verbreiteten *Ophrys leucadica* mehrfach unabhängig sich neue Arten abgespalten zu haben. Ebenso scheint *Ophrys mesaritica* zwei Mal unabhängig aus *O. iricolor* entstanden zu sein, nämlich einmal in Kreta-Kythera und erneut auf den Ionischen Inseln (SCHLÜTER et al. 2007 a-f).

6. Entstehung von Sexualtäuschung

Sexualtäuschung setzt voraus, dass Blüten Signale erfinden, die zunächst nur Männchen anlocken, möglichst von nur einer oder wenigen verwandten Arten. Eine gute Prädisposition dafür ist, dass die verwendeten Duftstoffe generell bei Blüten weit verbreitet sind. Dies bedeutet, man muss nur noch die richtige Mischung erfinden. Eine Hypothese in dieser Richtung formulierte als erster VOGEL (1972). Er beobachtete in Elba Langhornbienenmännchen (*Eucera nigrescens*) dabei, wie sie *Orchis papilionacea*-Pflanzen dazu nutzten, im Zug ihrer territorialen Schwarmbahnen deren Blüten mit Duftmarken zu versehen. Wenn nun solche Blüten von sich aus beginnen, diese Duftmarken zu produzieren, sollten sie solche Schwarmareal markierende Männchen anlocken und dadurch Bestäubungserfolg erreichen können. Wir haben über viele Jahre erfolglos versucht, eine engere Bindung von *Eucera*-Arten und *Orchis*-Arten zu finden, die auf dem von Vogel geschilderten Markierverhalten beruht, so dass ich keine Evidenz für diese Hypothese finden konnte. Im Übrigen wäre mit dieser Duftimitation nur das Anlocken von Männchen gewährleistet, nicht jedoch der wesentliche Schritt in Richtung Kopulationsauslösung.

Die Tatsache, dass Sexualtäuschung nur bei Orchideen weltweit viele Male konvergent entstanden ist, zeigt, dass die Bestäubungsmechanismen dieser Familie offenbar eine gute Voraussetzung dafür liefern. Eine davon wird durch die „pollinia-hypothese“ beschrieben. Pollinien oder Pollinarien sind Pakete zur Übertragung von gewaltigen Pollenmengen und damit für eine quantitativ außergewöhnlich hohe Bestäubungsrate. Das entscheidende daran ist, dass hierzu statistisch gesehen nur zwei Anflüge notwendig sind: Pollinienentnahme und anschließende Bestäubung auf einer zweiten Blüte. Die Pollenmengen, die dabei übertragen werden, reichen zu Befruchtung aller Samenanlagen (PAULUS 1988a). Genau dies lizenziert ungewöhnliche Lockmechanismen, besonders solche, die dem Lernen zugänglich sind, damit die mit Pollinien beladenen Tiere nicht zur selben

Blüte zurückkehren. Dies dient der Minimierung von Selbstbestäubung. Tatsächlich sind bei Orchidaceae innerhalb der Täuschmanöver zwei Lockmethoden weit verbreitet: Nahrungs- und Sexualtäuschung. Allein in der europäischen Flora betreiben diese Strategien über 70% aller Arten. Dies zeigt, dass diese sehr erfolgreich ist. In der australischen Orchideenflora betreiben 11 Gattungen mit zusammen ca. 230 Arten Sexualtäuschung. In Südafrika kommen offenbar nur zwei *Disa*-Arten in diesem Zusammenhang vor (STEINER et al. 1994, JOHNSON et al. 1998). Wieweit das Phänomen in Südasiens und Südamerika verbreitet ist, ist nur mangelhaft bekannt (van der PIJL & DODSON 1966, DAFNI 1984). Die australische Gattung *Caladenia* beinhaltet sowohl Arten mit Pseudokopulation als auch Nahrungstäuschblumen. Dies zeigt erstens, dass Sexualtäuschung auch in Australien mehrfach konvergent entstanden ist. Es zeigt aber auch, dass hier ein Entstehungsweg von Nahrungstäuschung aus gegangen ist. Welches die Vorläufersituation für die Gattung *Ophrys* gewesen sein könnte, ist nicht sicher zu sagen. Die Suche nach der phylogenetischen Schwestergattung ist bislang nicht eindeutig. Nach den DNA-Sequenzdaten haben ACETO et al. (1999) die Gattungen *Barlia/Himantoglossum*, PRIDGEON et al. (1997) den *Orchis/Anacamptis/Serapias*-Zweig und SOLIVA et al. (2001) allein die Gattung *Serapias* als Schwestergruppe errechnet. Wie immer die tatsächliche Position sein mag, entstammt *Ophrys* auf jeden Fall einem Verwandtschaftszweig aus Nahrungstäuschblumen. Hierzu hat DAFNI (1987) im Anschluss an BINO et al. (1982) ein Modell vorgestellt, in dem nur männliche *Lasioglossum marginatum* eine offensichtliche Nahrungstäuschblume (*Orchis galilaea*) besuchen. Er interpretiert das Verhalten durch das Vorhandensein von sexuell gefärbten Auslösern, die die Männchen wenigstens teilweise ansprechen. Auf den *Orchis*-Blüten suchen die Männchen dann allerdings auf den Pollenmalen der Lippe nach Nahrung. Ein vergleichbarer Fall findet sich in der Beziehung von *Chelostoma uliginosum* (Megachilidae) und *Cephalanthera rubra*. NILSSON (1983) konnte zeigen, dass die Orchideenblüte wichtige optische und vielleicht auch olfaktorische Signale von *Campanula*-Arten imitieren, in denen die *Chelostoma*-Männchen nach Weibchen suchen. Meine eigenen Untersuchungen zeigten, dass von der Orchideenblüte ähnlich wie bei *Orchis galilaea* (DAFNI et al. 1987) nur Männchen angelockt werden, die in der Blüte dann nach Nahrung suchen (Paulus unpubl.). Hier ist ein sexueller Zusammenhang deutlicher, da die Orchideenblüte wahrscheinlich nicht nur eine *Campanula*-Blüte vortäuscht, sondern eine solche Blüte, in der ein rezepitives Weibchen sitzt. So jedenfalls die Hypothese.

7. Danksagungen

Bei den zahlreichen Untersuchungen haben eine Reihe von Leuten mitgewirkt. Nennen möchte ich vor allem meine früheren Mitarbeiter Herrn Prof. Dr. Manfred Ayasse (jetzt Universität Ulm) (Duftstoffanalysen), Herrn Prof. Dr. Florian Schiestl (jetzt Universität Zürich) (Duftstoffanalysen), Dr. Phillip Schlüter (jetzt Universität Zürich) (molekulare Analysen), Frau Dr. Claudia Gack (Universität Freiburg) (Bestäuberbeobachtungen), Dr. Johannes Spaethe (Universität Wien) (Verhaltensexperimente). Einige der Freilandexperimente in Kreta wurden vor allem mit meinem früheren Doktoranden Dr. Leo Rupp (Freiburg) konzipiert und durchgeführt. Ich habe weiterhin zu danken für die finanziellen Unterstützungen eines 3-jährigen *Ophrys*-Projektes (Paulus: P16727-B03) durch den Österreichischen Wissenschaftsfund (FWF), sowie der Österreichischen Akademie der Wissenschaften (ÖAW) im Rahmen eines KIÖS-Projektes (Kommission für interdisziplinär-ökologische Studien) (Finanzierung von Reisen und Materialsammlungen für Fingerprinting-Auswertungen in Kreta und Rhodos). Alle mühevollen und kompetenten DNA-Auswertungen stammen von Philipp Schlüter (jetzt Universität Zürich). Ohne die Mitwirkungen von Gudrun Kohl (Wien) (AFLPs, Sequenzierungen etc.) sowie Paulo & Claudete Ruas (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico of Brazil) (AFLPs, RTNs) wären viele Labor-Arbeiten schwierig gewesen. Auf einigen meiner Reisen haben mich Frau Monika Hirth (Freiburg) (Korfu, Kephallonia, Samos) und Hans Salkowsky (Valendar) (Kreta, Kos) begleitet und durch zahlreiche Diskussionen stimuliert. Für die Bestimmungen der Bestäuberbienen habe ich ganz besonders zu danken den Herren Fritz Gussenleitner (Biologiezentrum Linz) (*Andrena*), Herrn Maximilian Schwarz (Ansfelden) (*Anthophora*), Herrn B. Tkalčů (Prag) (*Eucera*, *Anthophora*), Herrn Michael Kuhlmann (Universität Münster) (*Colletes*) und Herrn Stefan Risch (Leverkusen) (*Eucera*). Ohne deren mühevollen Spezialistenarbeit wären viele Aussagen unvollständig.

8. Literatur

- ACETO S., CAPUTO P., COZZOLINO S., GAUDIO L. & A. MORETTI (1999): Phylogeny and evolution of *Orchis* and allied genera based on its DNA variation: Morphological gaps and molecular continuity. — *Mol. Phylogentic Evol.* **13**: 67-76.
- ÅGREN L., KULLENBERG B. & T. SENSENBAUGH (1984): Congruences in pilosity between three species of *Ophrys* (Orchidaceae) in their hymenopteran pollinators. — *Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsaliensis, Ser. V, C 3*: 15-25.
- ALCOCK L., BARROWS N.E., GORDH G., HUBBARD J. & L. KIRKENDALL (1978): The ecology and evolution of male reproductive behaviour in bees and wasps. — *Zool. Linn. Soc.* **64**: 293-326.

- ANDERSON E. (1953): Introgressive hybridization. — *Biol. Rev.* **28**: 280-307.
- AYASSE M., PAXTON R.J. & J. TENGÖ (2001): Mating behaviour and chemical communication in the order Hymenoptera. — *Ann. Rev. Entomol.* **46**: 31-76.
- AYASSE M., SCHIESTL F.P., PAULUS H.F., ERDMANN D. & W. FRANCKE (1997): Chemical communication in the reproductive biology of *Ophrys sphegodes*. — *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Entomol.* **11**: 473-476.
- AYASSE M., SCHIESTL F.P., PAULUS H.F., LÖFSTEDT C., HANSSON B., IBARRA F. & W. FRANCKE (2000): Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid *Ophrys sphegodes*: How does flower-specific variation of odor signals influence reproductive success? — *Evolution* **54** (6): 1995-2006.
- AYASSE M., SCHIESTL F.P., PAULUS H.F., IBARRA F. & W. FRANCKE (2003): Pollinator attraction in a sexually deceptive orchid by means of unconventional chemicals. — *Proc. Roy. Soc. London B* **270**: 517-522.
- BALKOVSKY E. & B.I. SHRAIMAN (2002): Olfactory search at high Reynolds numbers. — *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **10**: 1-1073.
- BARROWS E.M., BELL W.J. & C.D. MICHENER (1975): Individual odor differences and their social functions in insects. — *Proc. Nat. Akad. Sci. USA* **72**: 2824-2828.
- BATEMAN R.M., PRIDGEON A.M. & M.W. CHASE (1997): Phylogenetics of subtribe Orchidinae (Orchidoidea, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 2. Infrageneric relationships and reclassification to achieve monophyly of *Orchis* sensu strictu. — *Lindleyana* **12** (3): 113-141.
- BAUMANN H. & S. KÜNKELE (1988): Die Orchideen Europas. — *Kosmos Naturführer*. Franckh'sche Verlagshandl. Stuttgart: 1-191.
- BEARDSELL D.V. & P. BERNHARDT (1982): Pollination biology of Australian terrestrial orchids. — In: WILLIAMS E.G. et al. (Eds), *Pollination 1982*. — *Proc. Symp. Plant Cell Biol. Res. Centr. Melbourne*.
- BERGSTRÖM G. (1978): Role of volatile chemicals in *Ophrys*-pollinator interactions. — In: HARBORNE G. (Ed.), *Biochemical aspects of plant and animal coevolution*, Academic Press: 207-231.
- BERGSTRÖM G. & J. TENGÖ (1978): Linalool in mandibular gland secretion of *Colletes* bees (Hym., Apoidea). — *J. Chem. Ecol.* **4** (4): 437-449.
- BERGSTRÖM G., TENGÖ J., REITH W. & W. FRANCKE (1982): Multicomponent mandibular gland secretions in three species of *Andrena* bees (Hymenoptera, Apoidea). — *Z. Naturforsch.* **37 C**: 1121-1129.
- BINO R.J., DAFNI A. & A.D.J. MEEUSE (1982): The pollination ecology of *Orchis galilaea*. — *New Phytologist* **90**: 315-319.
- BLANCO M.A. & G. BARBOZA (2005): Pseudocopulatory pollination in *Lepanthes* (Orchidaceae: Pleurothallidinae) by fungus gnats. — *Annals of Botany* **95** (5): 763-772.
- BORG-KARLSON A.-K. (1987): Chemical basis for the relationship between *Ophrys* orchids and their pollinators. III. Volatile compounds of species in the *Ophrys* sections Fuciflorae and Bombyliflorae as insect mimetic attractants/ excitans — *Chemica Scripta* **27**: 313-325.
- BORG-KARLSON A.-K. (1989): Attraction of *Phyllopertha horticola* (Coleoptera, Scarabaeidae) males to fragrance components of *Ophrys* flowers (Orchidaceae, section Fuciflorae). — *Ent. Tidskr.* **109**: 105-109.

- BORG-KARLSON A.-K. (1990): Chemical and ethological studies of pollination in the genus *Ophrys* (Orchidaceae). — *Phytochemistry* **29** (5): 1359-1387.
- BORG-KARLSON A.K. & BERGSTRÖM G. & I. GROTH (1985): Chemical basis for the relationship between *Ophrys* orchids and their pollinators. I. Volatile compounds of *Ophrys lutea* and *O. fusca* as insect mimetic attractants/excitants. — *Chemica Scripta* **25**: 283-294.
- BORG-KARLSON A.-K., BERGSTRÖM G. & B. KULLENBERG (1987): Chemical basis for the relationship between *Ophrys* orchids and their pollinators. II. Volatile compounds of *O. insectifera* and *O. speculum* as insect mimetic attractants/excitants. — *Chemica Scripta* **27**: 303-311.
- BOWER C.C. & G.R. BROWN (1997): Hidden biodiversity: Detection of cryptic thynnine wasp species using sexually deceptive, female-mimicking orchids. — *Mem. Mus. Victoria* **56** (2): 461-466.
- BRISCOE A. & L. CHITKA (2001): The evolution of colour vision in insects. — *Annual Review of Entomology* **46**: 471-510.
- BUCKLE G.P. & L. GREENBERG (1981): Nestmate recognition in sweat bees (*Lasioglossum zephyrum*): Does an individual recognize its own odor or only odors of its nest mates? — *Anim. Behav.* **29**: 802-809.
- BÜEL H. (1978): Beobachtungen über die Bestäubung von *Ophrys bertolonii* Mor. — *Die Orchidee* **29**: 106-109.
- BUTTLER K.P. (1986): Orchideen. Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas. — *Mosaik* Verl. München: 1-287.
- CHITKA L., SPAETHE J., SCHMIDT A. & A. HICKELBERGER (2001): Adaptation, constraint, and chance in the evolution of flower colour and pollinator colour vision. — In: CHITKA L. & J.D. THOMSON (Eds), *Cognitive Ecology of Pollination*. Cambridge University Press, Cambridge, 106-126.
- COLEMAN E. (1927): Pollination of the orchid *Cryptostylis leptochila*. — *Vict. Nat. Melb.* **44**: 1.
- CORREVEON H. & A. POUYANNE (1916): Un curieux cas de mimétisme chez les Ophrydées. — *J. Soc. nat. Horticult. France* **17**: 29-31, 41-42, 84.
- CORREVEON H. & A. POUYANNE (1923): Nouvelles observations sur le mimétisme et de la fécondation chez les *Ophrys speculum* et *lutea*. — *J. Soc. nat. Horticult. France* **24**: 21-24.
- DAFNI A. (1984): Mimicry and deception in pollination. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 259-278.
- DAFNI A. (1987): Pollination in *Orchis* and related genera: Evolution from reward to deception. — In: ARDITTI J. (Ed.), *Orchid biology, Reviews and perspectives IV*, Cornell Univ. Press, Ithaca: 80-104.
- DANESCH O., DANESCH E., EHRENDORFER F. & K. EHRENDORFER (1975): Hybriden und hybridogene Arten aus *Ophrys bertolonii* und *O. atrata* (Orchidaceae). — *Plant Syst. Evol.* **124**: 79-123.
- DARWIN C. (1877): Fertilisation of orchids: The various contrivances by which orchids are fertilised by insects (2. ed.). — London, John Murray.
- DELFORGE P. (2005): Guide des Orchidées d'Europe, d'Afrique du Nord et du Proche-Orient. 3. Auflage. — Delachaux et Niestlé, Lausanne, Paris: 1-640.
- DUFFIELD R.M., WHEELER J.W. & G.C. EICKWORT (1984): Sociochemicals of bees. — In: BELL W.J. & R.T. CARDÉ (Eds), *Chemical ecology of insects*. Chapman and Hall, London: 387-428.
- EHRENDORFER F. (1959): Differentiation-hybridization cycles and polyploidy in *Achillea*. — *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* **24**: 141-152.
- EHRENDORFER F. (1980): Hybridisierung, Polyploidie und Evolution bei europäisch-mediterranen Orchideen. — In: SENGHAS K. & H. SUNDERMANN (Hrsg.), *Probleme der Evolution bei europäischen und mediterranen Orchideen. Sonderheft „Die Orchidee“*, Brücke Verl., Hildesheim: 15-34.
- EICKWORT G.C. & H.S. GINSBERG (1980): Foraging and mating behaviour in Apoidea. — *Ann. Rev. Entomol.* **25**: 421-446.
- ENGEL R. (1985): La pollinisation d'*Ophrys fuciflora* (SCHMITT) MOENCH par un diptère. — *Bull. Assoc. Philom. Alsace Lorraine* **21**: 269-283.
- ENGEL R. & JACQUET P. & P. QUENTIN (1997): Combinaisons nouvelles pour les Orchidaceae de la flore de France. — *L'Orchidophile* **127**: 133-134.
- FRANCKE W. & S. SCHULZ (1999): Pheromones. — In: BARTON D. & K. NAKANISHI (Eds), *Comprehensive Natural Product Chemistry* vol. **8**. Elsevier, Amsterdam: 197-261.
- FREE J.B. (1987): Pheromones of social bees. — Chapman and Hall, London.
- GIGORD L.D.B., MACNAIR M.R. & A. SMITHSON (2001): Negative frequency-dependent selection maintains a dramatic flower colour polymorphism in the rewardless orchid *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soò. — *Proc. Natl. Acad. Sci.* **98** (11): 6253-6255.
- GODFREY M.J. (1922): Notes on the fertilisation of orchids. — *J. Bot. London* **60**: 359-361.
- GODFREY M.J. (1925a): The fertilisation of *Ophrys speculum*, *O. lutea* and *O. fusca*. — *Orchid Rev.* **33**: 33-40, 67-69, 195.
- GODFREY M.J. (1925b): The fertilisation of *Ophrys speculum*, *O. lutea* and *O. fusca*. — *J. Bot. (London)* **63**: 33-40.
- GODFREY M.J. (1927): The fertilisation of *Ophrys fusca* LINK. — *J. Bot. (London)* **65**: 350-351.
- GODFREY M.J. (1929): Recent observation on the pollination of *Ophrys*. — *J. Bot. London* **67**: 298-302.
- GODFREY M.J. (1930): Further notes on the fertilisation of *Ophrys fusca*, and *O. lutea*. — *J. Bot. London* **68**: 237-238.
- GÖLZ P. & H.R. REINHARD (1977): Weitere Beobachtungen über die Bestäubung von *Ophrys speculum* LINK. — *Die Orchidee* **28**: 147-148.
- GUMBERT A. & J. KUNZE (2001): Colour similarity to rewarding model plants affects pollination in a food deceptive orchid, *Orchis boryi*. — *Biological Journal of the Linnean Society* **72**: 419-433.
- HAAS A. (1960): Vergleichende Verhaltensstudien zum Paarungsschwarm solitärer Apiden. — *Z. Tierpsychol.* **17**: 402-416.
- HEFETZ A., BERGSTRÖM G. & J. TENGÓ (1986): Species, individual and kin specific blends in Dufour's gland secretions of Halictine bees, chemical evidence. — *J. Chem. Ecol.* **12** (1): 197-208.
- HERMOSILLA C.D., ARMADEIH J.P. & R. SOCA (1999): *Sterictophora furcata* VILLIERS, pollinisateur d'*Ophrys subinsectifera* HERMOSILLA & SABANDO. — *L'Orchidophile* **139**: 147-154.
- JOHNSON S.D., LINDER H.P. & K.E. STEINER (1998): Phylogeny and radiation of pollination systems in *Disa* (Orchidaceae). — *Amer. J. Bot.* **85**: 402-411.
- KUKUK P.F. (1985): Evidence for an antiaphrodisiac in the sweat bee *Lasioglossum zephyrum*. — *Science* **227**: 656-657.

- KULLENBERG B. (1949): A description in Swedish with two photographs of the visit of the male *Campsocolia ciliata* on the flower of *Ophrys speculum*. — Sverig. Natur (Svenska naturskyddsför. årsbok) **1949**: 96-97.
- KULLENBERG B. (1956): On the scents and colours of *Ophrys* flowers and their specific pollinators among the aculeate Hymenoptera. — Svensk Bot. Tidskr. **50**: 25-46.
- KULLENBERG B. (1961): Studies in *Ophrys* pollination. — Zool. Bidr. Uppsala **34**: 1-340.
- KULLENBERG B. (1973a): Field experiments with chemical sexual attractants on aculeate Hymenoptera males II. — Zoon (suppl. **1**): 31-42.
- KULLENBERG B. (1973b): New observations on the pollination of *Ophrys*. — Zoon (suppl. **1**): 9-14 (Uppsala).
- KULLENBERG B. & G. BERGSTRÖM (1976): Hymenoptera aculeata males as pollinators of *Ophrys*. — Zool. Scripta **5**: 13-23.
- KULLENBERG B., BÜEL H. & B. TKALC (1984): Übersicht von Beobachtungen über Besuche von *Eucera*- und *Tetralonia*-Männchen auf *Ophrys*-Blüten (Orchidaceae). — Nova Acta Reg. Soc. Sci. Uppsaliensis, Ser. **V**, C, **3**: 27-40.
- LAGUTOVA O.I. & V.V. NAZAROV (1991): Pollination ecology of *Dactylorhiza romana* Soo (Orchidaceae). — Ukrayin's'kyi Botanichnyi Zhurnal **50** (1): 107-110 (in Ukrainisch mit Engl. summary).
- LARSEN O.N., GLEFFE G. & J. TENGÖ (1986): Vibration and sound communication in solitary bees and wasps. — Physiol. Entomol. **11**: 287-296.
- LEVIN D.A. (1978): The origin of isolating mechanisms in flowering plants. — Evolutionary Biology **11**: 185-317.
- LUNAU K. (2000): Ecology and evolution of visual pollen signals. — Plant Syst. Evol. **222**: 89-111.
- LUNAU K., WACHT S. & L. CHITTKA (1996): Colour choices of naive bumble bees and their implications for colour perception. — J. Comp. Physiol. **A 178**: 477-489.
- MADDOCKS R. & H.F. PAULUS (1987): Quantitative Aspekte der Brutbiologie von *Osmia rufa* und *O. cornuta* (Hymenoptera, Megachilidae) – Eine vergleichende Untersuchung zu Mechanismen der Konkurrenzverminderung zweier nah verwandter Bienenarten. — Zool. Jb. Syst. **114** (1): 15-44.
- MICHENER C.D. & B.H. SMITH (1987): Kin recognition in primitively eusocial insects (209-242). — In: FLETCHER D.J.C. & C.D. MICHENER (Eds), Kin recognition in animals. Wiley, Chichester, 1-465.
- MOLNÁR A. (1998): Über die Bestäubung von *Ophrys helenae* RENZ. — Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch **30** (3): 588-590.
- MÜLLER H. (1879): Die Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten. — In: SCHENK A. (Hrsg.), Handbuch der Botanik Bd. **1**, Verl. Eduard Trewendt, Breslau: 1-112.
- NAZAROV V.V. & G. GERLACH (1997): The potential seed productivity of orchid flowers and peculiarities/peculiarities of their pollination system. — Lindleyana **12** (4): 188-204.
- NELSON E. (1962): Gestaltwandel und Artbildung erörtert am Beispiel der Orchidaceen Europas und der Mittelmeerländer, insbesondere der Gattung *Ophrys*. — Selbstverlag Chernex-Montreux.
- NILSSON L.A. (1980): The pollination ecology of *Dactylorhiza sambucina* (Orchidaceae). — Bot. Notiser **133**: 367-385.
- NILSSON L.A. (1983): Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red helleborine orchid *Cephalanthera rubra*. — Nature **305**: 799-800.
- NILSSON L.A. (1992): Orchid pollination biology. — Trends in Ecology and Evolution **7** (8): 255-259.
- OLLERTON J. & S. LIEDE (1997): Pollination systems in the Asclepiadaceae: a survey and preliminary analysis. — Biological Journal of the Linnean Society **62**: 593-610.
- PASTEUR G. (1982): A classificatory review of mimicry systems. — Ann. Rev. Ecol. Syst. **13**: 169-199.
- PAULUS H.F. (1978): Co-Evolution zwischen Blüten und ihren tierischen Bestäubern. — Sonderbd. Naturwiss. Ver. Hamburg **2** (Parey Verl.): 51-81.
- PAULUS H.F. (1988a): Co-evolution and unilateral adaptations in flower – pollinator systems. Pollinators as pacemakers in the evolution of flowers (Co-Evolution und einseitige Anpassungen in Blüten-Bestäubersystemen: Bestäuber als Schrittmacher in der Blüterevolution). — Verh. Deutsch. Zool. Ges. **81**: 25-46.
- PAULUS H.F. (1988b): Beobachtungen und Experimente zur Pseudokopulation auf *Ophrys*-Arten (Orchidaceae) Kretas (II) - mit einer Beschreibung von *Ophrys sitiaca* H.F. PAULUS & C.+ A. ALIBERTIS nov.spec. aus dem *Ophrys fusca-omegaifera*-Formenkreis. — Mittl. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. **20** (4): 817-882.
- PAULUS H.F. (1997): Signale in der Bestäuberanlockung: Weibchenimitation als Bestäubungsprinzip bei der mediterranen Orchideengattung *Ophrys*. — Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich **134**: 133-176.
- PAULUS H.F. (1998): Der *Ophrys fusca* s.str. – Komplex auf Kreta und anderer Ägäisinseln mit Beschreibungen von *O. blitopertha*, *O. creberrima*, *O. cinereophila*, *O. cressa*, *O. thripitiensis* und *O. cretica* spp.nov. (Orchidaceae). — Jour. Eur. Orch. **30** (1): 157-201.
- PAULUS H.F. (2001a): Material zu einer Revision des *Ophrys fusca* s.str. Artenkreises I. *Ophrys nigroaenea-fusca*, *O. colletes-fusca*, *O. flavipes-fusca*, *O. funerea*, *O. forestieri* oder was ist die typische *Ophrys fusca* LINK 1799 (Orchidaceae)? — Jour. Eur. Orch. **33** (1): 121-177.
- PAULUS H.F. (2001b): Daten zur Bestäubungsbiologie und Systematik der Gattung *Ophrys* in Rhodos (Griechenland) mit Beschreibung von *Ophrys parvula*, *Ophrys persephoniae*, *Ophrys lindia*, *Ophrys eptapiensis* spp. nov. aus der *Ophrys fusca* s.str. Gruppe und *Ophrys cornutula* spec.nov. aus der *Ophrys oestriifera*-Gruppe (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). — Ber. Arbeitskr. heim. Orchid. **18** (1): 38-86.
- PAULUS H.F. (2005): Pollination biology of central European orchids (Bestäubungsbiologie heimischer Orchideen). — In: ARBEITSKREISE HEIMISCHE ORCHIDEEN (Hrsg.), Die Orchideen Deutschlands. Uhlstädt-Kirchhasel: 98-140.
- PAULUS H.F. (2006): Deceived males – Pollination biology of the Mediterranean orchid genus *Ophrys* (Orchidaceae). — J. Europ. Orchid. **38** (2): 303-353.
- PAULUS H.F. & C. GACK (1980): Beobachtungen und Untersuchungen zur Bestäubungsbiologie südspanischer *Ophrys*-Arten. — In: SENGHAS K. & H. SUNDERMANN (Hrsg.), Probleme der Evolution bei europäischen und mediterranen Orchideen. Die Orchidee (Sonderheft **1980**): 55-68.
- PAULUS H.F. & C. GACK (1981): Neue Beobachtungen zur Bestäubungsbiologie (Pseudokopulation) verschiedener südspanischer *Ophrys*-Arten, unter besonderer Berücksichtigung der Formenkreises *Ophrys fusca* agg. — Plant Syst. Evol. **137**: 241-258.

- PAULUS H.F. & C. GACK (1983): Untersuchungen des *Ophrys fusca*-Formenkreises in Südspanien. Ein Beitrag zum Biospezieskonzept der Gattung *Ophrys*. — Die Orchidee (Sonderheft) **1983**: 65-72.
- PAULUS H.F. & C. GACK (1984): Evolutionary significance of variability in *Ophrys* – learning experiments with pseudocopulating bee males. — Proc. XVII. Int. Congr. Entomol. Hamburg: 440.
- PAULUS H.F. & C. GACK (1986): Neue Befunde zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Gattung *Ophrys* – Untersuchungen in Kreta, Süditalien und Israel. — In: SENGHAS K. & H. SUNDERMANN (Hrsg.), Probleme der Taxonomie, Verbreitung und Vermehrung europäischer und mediterraner Orchideen II. Die Orchidee, Brücke Verl. Hildesheim, Sonderband: 48-86.
- PAULUS H.F. & C. GACK (1988): Beobachtungen und Experimente zur Pseudokopulation auf *Ophrys*-Arten Kretas (II) mit einer Beschreibung von *Ophrys sitiaca* H.F. PAULUS, C. GACK & A. ALIBERTIS nov.spec. aus dem *Ophrys fusca-omegaifera*-Formenkreis. — Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orch. Baden-Württ. **20** (4): 817-882.
- PAULUS H.F. & C. GACK (1990a): Pollinators as prepollinating isolation factors: Evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae). — Israel J. Botany **39**: 43-79.
- PAULUS H.F. & C. GACK (1990b): Pollination of *Ophrys* (Orchidaceae) in Cyprus. — Plant Syst. Evol. **169**: 177-207.
- PAULUS H.F. & C. GACK (1990c): Untersuchungen zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Gattung *Ophrys* im östlichen Mittelmeerraum (Orchidaceae und Insecta, Hymenoptera, Apoidea). — In: SENGHAS K., SUNDERMANN H. & W. KOLBE (Hrsg.), Probleme bei europäischen und mediterranen Orchideen. Jber. Naturwiss. Ver. Wuppertal **43**: 80-118.
- PAULUS H.F. & C. GACK (1990d): Zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität der Gattung *Ophrys* in Sizilien und Süditalien (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). — In: SENGHAS K., SUNDERMANN H. & W. KOLBE (Hrsg.), Probleme bei europäischen und mediterranen Orchideen. Jber. Naturwiss. Ver. Wuppertal **43**: 119-141.
- PAULUS H.F. & C. GACK (1993): Schlafplatzmimikry bei der mediterranen Orchidee *Ophrys helenae*. — Verh. Dt. Zool. Ges. Salzburg **86**: 267.
- PAULUS H.F. & C. GACK (1994): Signalfälschung als Bestäubungsstrategie in der mediterranen Orchideengattung *Ophrys* – Probleme der Artbildung und der Artabgrenzung. — In: BREDEROO P. & D.W. KAPTEYN DEN BOUMEESTER (Hrsg.), Int. Symp. Europ. Orchids, Eurorchis (Utrecht/Haarlem) **1992**: 45-71.
- PAULUS H.F. & C. GACK (1995): Zur Pseudokopulation und Bestäubung in der Gattung *Ophrys* (Orchidaceae) Sardinien und Korsikas. — Jber. Naturwiss. Ver. Wuppertal **48**: 188-227, 2 Farbtafeln.
- PAULUS H.F. & GACK C. & R. MADDOCKS (1983): Beobachtungen und Experimente zum Pseudokopulationsverhalten an *Ophrys* (Orchidaceae): Das Lernverhalten von *Eucera barbiventris* (Apoidea, Anthophoridae) an *Ophrys scolopax* in Südspanien. — In: SENGHAS K. & H. SUNDERMANN (Hrsg.), Probleme der Taxonomie und Vermehrung europäischer und mediterraner Orchideen. Die Orchidee (Sonderheft) **1983**, Brücke Verlag Hildesheim: 73-79.
- PAULUS H.F. & P.M. SCHLÜTER (2007): Neues aus Kreta und Rhodos: Bestäubungsbiologie und molekular-genetischen Trennung in der *Ophrys fusca*-Gruppe, mit Neubeschreibungen von *Ophrys phaidra* PAULUS nov.sp., *O. pallidula* PAULUS nov.sp. und *O. kedra* PAULUS nov.sp. aus Kreta (Orchidaceae und Insecta, Apoidea). — Jber. Naturwiss. Ver. Wuppertal (im Druck).
- PETTERSON G. & L.A. NILSSON (1983): Pollinationsekologie hos Adam och Eva på Stora Karlsö. — Svensk Bot. Tidskr. **77**: 123-132.
- PIJL L. van der & C.H. DODSON (1966): Orchid flowers. Their pollination and evolution. — Univ. Miami Press, Coral Gables, 1-214.
- PIRSTINGER P. (1996): Untersuchung der Lippenbehaarung der Gattung *Ophrys* (Orchidaceae) und ihrer Bestäuberweibchen (Apoidea). — Diplomarbeit Univ. Wien, 1-96.
- POUYANNE A. (1917): La fécondation des *Ophrys* par les insectes. — Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Noire **8**: 6-7.
- PRIDGEON A.M., BATEMAN R.M., COX A.V., HAPMAN J.M. & M.W. CHASE (1997): Phylogenetics of subtribe *Orchidinae* (Orchidoidea, Orchidaceae) based on nuclear ITS sequences. 1. Intergeneric relationships and polyphyly of *Orchis* sensu lato. — Lindleyana **12** (2): 89-109.
- PRIESNER E. (1973): Reaktionen von Riechrezeptoren männlicher Solitärbiene (Hymenoptera, Apoidea) auf Inhaltsstoffe von *Ophrys*-Blüten. — Zoon suppl. **1**: 43-54.
- RAW A. (1976): The behaviour of males of the solitary bee *Osmia rufa* (Megachilidae) searching for females. — Behaviour **56**: 279-285.
- ROELOFFS W.L. (1995): The chemistry of sex attraction. — In: EISNER T. & J. MEINWALD (Eds), Chemical Ecology. The Chemistry of Biotic Interactions. National Acad. Press, Washington DC: 103-117.
- SASAKI M. & ONO M. & ASADA S. & T. YOSHIDA (1991): Oriental orchid (*Cymbidium pumilum*) attracts drones of the Japanese honeybee (*Apis cerana japonica*) as pollinators. — Experimentia (Basel) **47**: 1229-1231.
- SCHIESTL F.P. & M. AYASSE (2000): Post-mating odor in females of the solitary bee, *Andrena nigroaenea* (Apoidea, Andrenidae), inhibits male mating behavior. — Behav. Ecol. Sociobiol **48**: 303-307.
- SCHIESTL F.P. & M. AYASSE (2001): Post-pollination emission of a repellent compound in a sexually deceptive orchid: a new mechanism for maximising reproductive success? — Oecologia **126**: 531-534.
- SCHIESTL F.P. & M. AYASSE (2002): Do changes in floral odor cause speciation in sexually deceptive orchids? — Plant Syst. Evol. **234** (1-4): 111-119.
- SCHIESTL F.P., AYASSE M., PAULUS H.F., ERDMANN D. & W. FRANCKE (1997a): Variations of floral scent emission and post-pollination changes in individual flowers of *Ophrys spegodes* subsp. *spegodes* (Orchidaceae). — J. Chem. Ecol. **23** (12): 2881-2895.
- SCHIESTL F.P., AYASSE M., PAULUS H.F., ERDMANN D. & W. FRANCKE (1997b): Variation of the pollinator-attracting odor signals and reproductive success in *Ophrys spegodes* subsp. *spegodes* MILLER (Orchidaceae). — Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent. **11**: 477-480.
- SCHIESTL F.P. & AYASSE M. & PAULUS H.F. & W. FRANCKE (1999a): The sex pheromone of the solitary bee *Andrena nigroaenea* and its mimic in the sexually deceptive orchid *Ophrys spegodes*. — Zoology **102**: 35.
- SCHIESTL F.P., AYASSE M., PAULUS H.F., LÖFSTEDT C., HANSSON B.S., IBARRA F. & W. FRANCKE (1999b): Orchid pollination by sexual swindle. — Nature **399**: 421-422.

- SCHIESTL F.P., AYASSE M., PAULUS H.F., LÖFSTEDT C., HANSSON B.S., IBARRA F. & W. FRANCKE (2000): Sex pheromone mimicry in the early spider orchid (*Ophrys sphegodes*): patterns of hydrocarbons as the key mechanism for pollination by sexual deception. — J. comp. Physiol. **A 186**: 567-574.
- SCHIESTL F.P., PEAKALL R., MANT J.G., IBARRA F., SCHULZ C., FRANKE S. & W. FRANCKE (2003): The Chemistry of Sexual Deception in an Orchid-Wasp Pollination System — Science **302**: 437-438.
- SCHLÜTER P.M. & STUESSY T.F. & H.F. PAULUS (2005a): Making the first step: Practical considerations for the isolation of low-copy nuclear sequence markers. — Taxon **54** (3): 766-770.
- SCHLÜTER P.M., RUAS P.M., KOHL G., STUESSY T.F. & H.F. PAULUS (2005b): Do pollinators really act as isolating factors in the sexually deceptive orchid *Ophrys*? — XVII. Int. Congress Botany Vienna, Abstracts 1-311.
- SCHLÜTER P.M., RUAS P.M., KOHL G., RUAS C.F., STUESSY T.F. & H.F. PAULUS (2007a): Reproductive isolation in the *Ophrys omegaiifera* complex (Orchidaceae). — Plant Syst. Evol. (im Druck).
- SCHLÜTER P.M., RUAS P.M., KOHL G., RUAS C.F., STUESSY T.F. & H.F. PAULUS (2007b): Evolution of sexually deceptive *Ophrys fusca* s.l. (Orchidaceae) on Crete. — Evolution (submitted).
- SCHLÜTER P.M., RUAS P.M., KOHL G., RUAS C.F., STUESSY T.F. & H.F. PAULUS (2007c): Evolution of the sexually deceptive orchid *Ophrys mesaritica* from *O. iricolor* by convergent pollinator shifts. — Bot. J. Linn. Soc. (submitted).
- SCHLÜTER P.M., STUESSY T.F. & H.F. PAULUS (2007d): Inferring evolutionary relationships in closely related taxa of the sexually deceptive *Ophrys* sect. *Pseudophrys* (Orchidaceae) from DNA fingerprint and sequence data. — American Journal of Botany (submitted).
- SCHLÜTER P.M., KOHL G., STUESSY T.F. & H.F. PAULUS (2007e): Phylogenetic utility of the low-copy gene LFY in closely related species of orchids (*Ophrys*). — Taxon (submitted).
- SCHLÜTER P.M., RUAS P.M., KOHL G., RUAS C.F., STUESSY T.F. & H.F. PAULUS (2007f): Genetic structure of the Aegean *Ophrys leucadica* and *O. cinereophila* (Orchidaceae) and related taxa. — Mol. Ecol. (submitted).
- SEIDELMANN K. (1999): The race for females: the mating system of the red mason bee, *Osmia rufa*. — J. Insect Behav. **12** (1): 13-25.
- SINGER R.B. (2002): The Pollination Mechanism in *Trigonidium obtusum* LINDL. (Orchidaceae: *Maxillariinae*): Sexual Mimicry and Trap-flowers. — Annals of Botany. **89** (2):157-163.
- SINGER R.B., FLACH A., KOEHLER S., MARSAIOLI A.J., DO CARMO E. & M. AMARAL (2004): Sexual Mimicry in *Mormolyca ringens* (LINDL.) SCHLTR. (Orchidaceae: *Maxillariinae*). — Annals of Botany **93**: 755-762.
- SMITH B.H. (1983): Recognition of female kin by male bees through olfactory signals. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA **80**: 4551-4553.
- SMITH B.H. & M. AYASSE (1987): Kin based male mating preferences in two species of halictine bees. — Behavior. Ecol. Sociobiol. **20**: 313-318.
- SOLIVA M., KOCYAN A. & A. WIDMER (2001): Molecular phylogenetics of the sexually deceptive orchid genus *Ophrys* (Orchidaceae) based on nuclear and chloroplast DNA sequences. — Mol. Phylogenet. Evol. **20** (1): 78-88.
- STEBBINS G.L. (1966): Processes of Organic Evolution. — New York/London.
- STEBBINS G.L. Jr. & L. FERLAN (1956): Population variability, hybridization and introgression in some species of *Ophrys*. — Evolution **10**: 32-46.
- STEINER K., WHITEHEAD V.B. & S.D. JOHNSON (1994): Floral and pollinator divergence in two sexually deceptive south African orchids. — American Journal of Botany **81**: 185-194.
- STÖKL J., PAULUS H.F., DAFNI A., SCHULZ C., FRANCKE W. & M. AYASSE (2005): Pollinator attracting odour signals in sexually deceptive orchids of the *Ophrys fusca* group. — Plant Systematics and Evolution **254**: 105-120.
- STOUTAMIRE W.P. (1975): Pseudocopulation in Australian orchids. — American Orchid. Soc. Bull. **44**: 226-233.
- SUNDERMANN H. (1980): Europäische und mediterrane Orchideen. 3.Aufl. — Brücke Verl. Hildesheim, 1-243.
- TENGÖ J. & G. BERGSTRÖM (1976): Comparative analysis of lemon smelling secretions from heads of *Andrena* F. (Hym., Apoidea) bees. — Comp. Biochem. Physiol. **55B**: 179-188.
- TENGÖ J. & G. BERGSTRÖM (1977): Comparative analysis of complex secretions from heads of *Andrena* bees (Hym., Apoidea). — Comp. Biochem. Physiol. **57B**: 197-202.
- VÖTH W. (1984): Bestäubungsbiologische Beobachtungen an griechischen *Ophrys*-Arten. — Mitt. Bl. Arbeitskr. Heim. Orchid. Baden-Württ. **16**: 1-20.
- VOGEL S. (1972): Pollination von *Orchis papilionacea* in den Schwarmbahnen von *Eucera tuberculata*. — Jber. Naturwiss. Ver. Wuppertal **25**: 67-74.
- WARNCKE K. & B. KULLENBERG (1984): Übersicht über von *Andrena*- und *Colletes cunicularius*-Männchen auf *Ophrys*-Blüten (Orchidaceae). — Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsaliensis, Ser. **V: C, 3**: 41-55.
- WCISLO W.T. (1992): Attraction and learning in mate finding by solitary bees, *Lasioglossum (Dialictus) figueresi* WCISLO and *Nomia triangulifera* VACHAL (Hymenoptera, Halictidae). — Behavior. Ecol. Sociobiol. **31**: 139-148.
- WOLF T. (1950): Pollination and fertilization of fly-orchis *Ophrys insectifera* L. in Allindellille fredskov, Denmark. — Oikos **2**: 20-59.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. Hannes F. PAULUS
 Department für Evolutionsbiologie
 Fakultätszentrum Zoologie-Anthropologie
 Universität Wien
 Althanstr. 14
 1090 Wien
 Austria
 E-Mail: hannes.paulus@univie.ac.at

Die neue Großphylogenie des Tierreiches: Dilemma oder Fortschritt?

T. SYED, M. GUDO & M. GUTMANN

Abstract: The new animal phylogeny – dilemma or progress? Since ADOUTTE et al. (1999, 2000) introduced the “new animal phylogeny“, it has become nearly unthinkable to discuss questions of metazoan bauplan evolution without considering results from molecular systematics and evo/devo. Unfortunately, most of these molecular biological findings seem to contradict morphology-based phylogenies. The article presented here shows that the main conflict between “molecules and morphology“ occurs on the cladogenetic level, i.e. the characteristic trifurcated (Deuterostomia (Ecdysozoa + Lophotrochozoa)) genealogy of the “new phylogeny“, while on the anagenetic level (i.e. supposed morphological transformation series) there is – quite remarkably – no such conflict at all. The anagenetic implications of the “new phylogeny“ include the view of acoelomate early bilateria which gave rise to surprisingly complex, polysegmented “urbilateria“, probably of coelomate organisation. The acoelomate “Protobilateria“ are represented by one or two recent groups (Acoela and Nemertodermatida) only, which means that the main bilaterian radiation started from the polymer-coelomate “Urbilateria“. These assumptions are congruent with the gallertoid-hydroskeleton-hypothesis, an anagenetic model for metazoan evolution developed between 1966 and 1976 by W.F. GUTMANN and co-workers. The gallertoid-hydroskeleton-hypothesis did not gain much acceptance because it was founded on a strictly process oriented approach (constructional morphology), and its results contradicted traditional, character-based views in many aspects. Some main results of the hydroskeleton-hypothesis which were in conflict with majority opinions from traditional morphology are: (1) tentaculates are highly derived protostomes, (2) enteropneusts are basal hemichordates, not derived from pterobranch-like precursors, (3) tunicates are highly derived, not basal to Acrania and Craniota, (4) Annelida include lines which were formerly thought to be phyla of their own, as Pogonophora, Echiura and Sipunculida, (5) there is no exclusive “Articulata“-Taxon because annelid-like forms are very basal, and probably of polyphyletic origin (descending from polymer-coelomate urbilaterians).

As is shown in the article, all these controversial views are now supported by results from molecular phylogenetics. If this would be accepted, the “new phylogeny“ is clearly a progress rather than dilemma: A total evidence-model based on morphology and molecular phylogenetics can be offered, and used as a new phylogenetic frame for metazoan bauplan evolution. The last point is demonstrated by a re-interpretation of two problematical extinct groups, the Stylophora and Vetulicolia. In the light of the hydroskeleton hypothesis, Stylophora represent an early side branch of echinoderm evolution, while the Vetulicolia can best be interpreted as missing links between acrania-like chordates and tunicates.

Key words: New animal phylogeny, bauplan evolution, Urbilateria, Deuterostomia, Stylophora, Vetulicolia.

Einleitung

Die Bauplanevolution oder Großphylogenie der Metazoa ist seit den ersten Stammbaumentwürfen von Ernst HAECKEL ein hochkontroverser Gegenstand der phylogenetischen Forschung. Zu der schier unüberschaubaren Anzahl morphologisch begründeter Großphylogenien kam um die Jahrtausendwende ein molekularbiologisch ermittelter Stammbaum hinzu, welcher scheinbar keine der vorangegangenen Großsysteme bestätigte, und daher als eigenständige „New Animal Phylogeny“ popularisiert wurde (ADOUTTE et al. 1999, 2000; vgl. auch Abb. 1). Diese „molekulare“ Sicht auf die Evolution der Hauptlinien des Tierreiches fand überraschend schnell Eingang in die Lehrbücher, obwohl sie z. T. als morphologisch kaum nachvollziehbar

empfunden wird: Bekanntestes Beispiel ist die Zusammenführung der Arthropoda und einiger ehemaliger „Aschelminthen“-Linien in einer neuen Großgruppe Ecdysozoa („Häutungstiere“, AGUINALDO et al. 1997). Aktuell scheint die Evolutionsbiologie dahingehend in einem Dilemma zu stecken, dass phylogenetische Einzelprobleme sowohl vor dem Hintergrund traditionell-morphologischer Großphylogenien, als auch im Rahmen der „New Animal Phylogeny“ (im folgenden: NAP) untersucht werden können (Schlagwort: „morphology versus molecules“). In dieser Situation muss der Forscher befürchten, von vornherein die falschen Fragen zu stellen, oder bei der Aus- und Weiterverwertung seiner Befunde mit ständigen, unbefriedigenden Doppelinterpretationen konfrontiert zu sein. Als zusätzliches Ärgernis verweisen außerdem Vertreter evo-

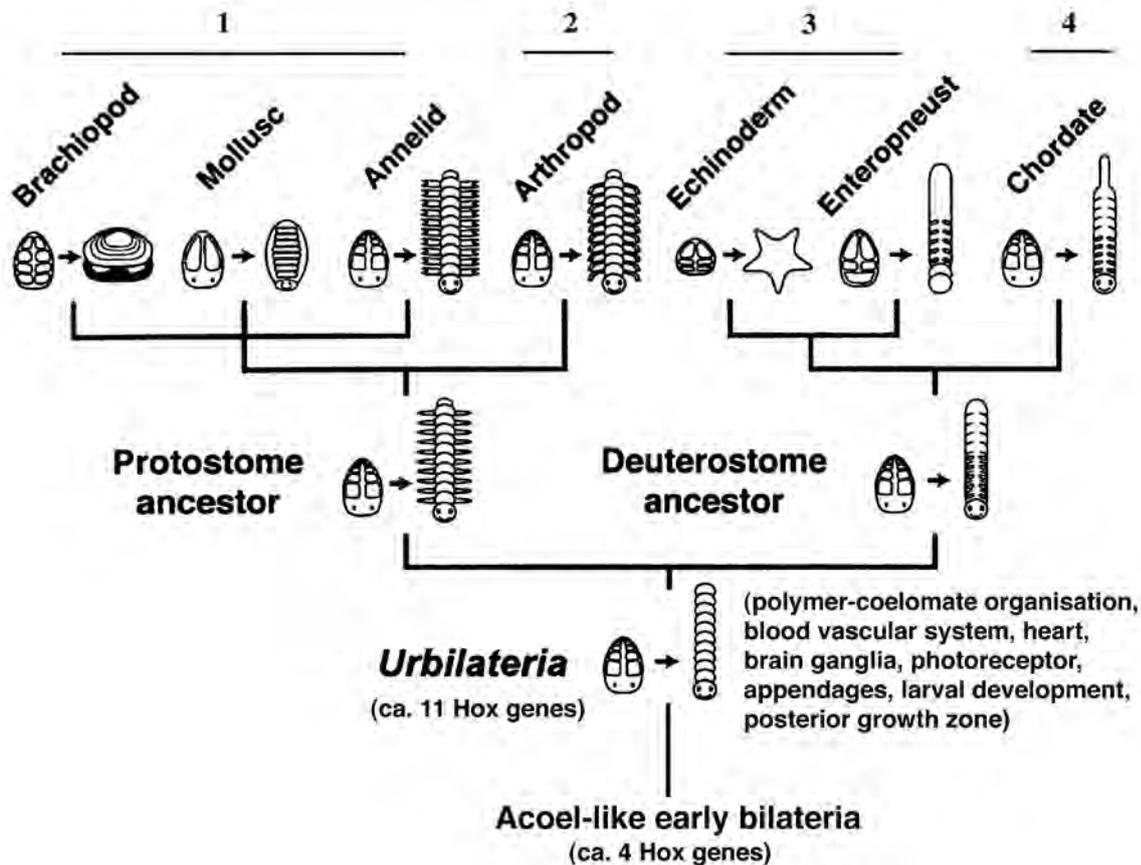


Abb. 1: Kladogenetische und anagenetische Aspekte der molekularbiologisch ermittelten „New Animal Phylogeny“ (ergänzt aus: BALAVOINE & ADOUTTE 2003). Dargestellt sind nur Resultate zur Phylogenie der Bilateria, die sich wahrscheinlich in scharfer Trennung von der Nonbilateria-Radiation vollzog. Demnach waren die frühesten Bilateria kompakte, acoelomate Formen (Rezentvertreter: Acoela bzw. Acoelomorpha), aus denen sich polymer-coelomate, annelidenähnliche „Urbilaterier“ (als letzte gemeinsame Vorläufer der Proto- und Deuterostomier) entwickelten. Dieses anagenetische Szenario wird besonders durch entwicklungs-genetische Daten unterstützt (z. B. Larvenformen mit posteriorer Wachstumszone, welche bei der Umwandlung zum Adultus aktiviert werden). Zur Kladogenese sind im Schema vier molekularsystematisch ermittelte Bilateria-Großgruppen mit Nummern eingetragen: (1) Lophotrochozoa (zu denen außer den gezeigten Tentaculata, Mollusca und Annelida u. a. auch Plathelminthes exkl. Acoela/Acoelomorpha gehören), (2) Ecdysozoa (in denen Arthropoden und einige sich häutende „Aschelminthen“-Formen vereinigt werden, letztere hier nicht abgebildet), (3) Ambulacraria (Echinodermen und Hemichordaten), (4) Chordata sensu stricto (Tunicata, Acrania und Craniota). Weitere Erläuterungen vgl. Haupttext.

lutionskritischer Gruppierungen auf den unerwartet scharfen Widerspruch zwischen jahrzehnte- bis jahrhundertalten Lehrbuchtheoremen und neuen molekularen Daten, um die Gültigkeit der Evolutionstheorie insgesamt in Frage zu stellen.

Der vorliegende Artikel demonstriert die Möglichkeit einer umfassenden morphologischen Deutung der NAP, indem auf ein über dreißig Jahre altes morphologisches Modell zur Großphylogenie der Metazoa zurück-

gegriffen wird: die sogenannte „Gallertoid-Hydroskelett“-Theorie (W.F. GUTMANN 1972, BONIK et al. 1976). Logischerweise bedeutet dies, dass es sich bei der z.Z. fast unhinterfragten Meinung, wonach die NAP keinen morphologisch begründeten Vorgänger hätte, um eine schwere Fehleinschätzung handelt (SYED 2004, 2006). Die Gründe für dieses Übersehen sind freilich leicht anzugeben: Bei der Gallertoid-Hydroskelett-Theorie handelt es sich um eine bis dato wenig beachtete Außenseiterposition (vgl. GUDO 2002, PETERS 2004). Nicht nur die im Rahmen dieser Theorie erarbeiteten phylogenetischen Aussagen, sondern auch die zugrundeliegende Rekonstruktionsmethode stieß auf Skepsis: Entgegen dem durch den Erfolg der HENNIGSchen Phylogenetischen Systematik bestimmten „Trend“ wurde hier der Rekonstruktion anagenetischer Prozesse (sukzessiver morphologischer Umwandlungsschritte) Vorrang vor der Rekonstruktion der Kladogenese (Genealogie) eingeräumt. Diese Rekonstruktionen der Anagenese basierten auf konstruktionsmorphologischen Bauplanbeschreibungen, in denen Organismen als chemo-mechanische Energiewandler von hydraulischem Zuschnitt aufgefasst wurden (z. B. W.F. GUTMANN 1966, 1967, 1972, 1988, 1989). Mögliche Umwandlungsschritte (evolutive Optionen) sollten anhand der unbeeinträchtigten Arbeitsfähigkeit der Gesamt-rekonstruktion eingegrenzt und hinsichtlich aufzuzeigen-

der Ökonomisierungen und Optimierungen gegeneinander abgewogen werden (vgl. auch VOGEL 1989, M. GUTMANN 1996).

Konstruktionsmorphologische Begründungen phylogenetischer Aussagen sind zwar nicht selten, in der zuerst von W.F. GUTMANN vertretenen konsequenten Anwendungsweise stellen sie jedoch bis heute keine anerkannte Methode dar. Da aber neben der Konstruktionsmorphologie keine anderen Verfahren zur Rekonstruktion der Anagenese entwickelt wurden, werden anagenetische Aussagen heute meist anhand des „mappings“ von Einzelmerkmalen auf Kladogramme vorgenommen, also als methodisch nachgeordnetes *Procedere*, welches vollständig von der Ermittlung einer genealogischen Verzweigungsfolge – üblicherweise nach dem HENNIGSchen Verfahren – abhängt.

Eine Methodendiskussion ist im vorliegenden Artikel nicht beabsichtigt (ausführlich durchgeführt bei M. GUTMANN 1996). Es soll primär darum gehen, kladogenetische und anagenetische Aspekte der NAP zu benennen, um diese mit kladogenetischen und anagenetischen Aussagen der Gallertoid-Hydroskelett-Theorie zu vergleichen und auf diese Weise weitreichende Übereinstimmungen zwischen beiden Großphylogenien nachzuweisen. Da die charakteristischen Neuerungen der NAP vor allem die Bilateria betreffen, werden die Nonbilateria-Stämme hier nicht behandelt (ausführlich dazu SYED 2006). Innerhalb der Molekularsystematik der Bilateria wurde bei den Deuterostomiern die bisher weitestgehende „Feinauflösung“ hinsichtlich kladogenetischer und anagenetischer Aussagen erreicht, so dass sich ein Vergleich mit morphologischen Rekonstruktionen besonders anbietet. Für die Diskussion der „neuen“ Deuterostomia-Phylogenie sollen auch zwei umstrittene Fossilformen, die Stylophora und Vetulicolia, herangezogen werden.

Neben den rein biologischen Ergebnissen (die ihrerseits schon für eine gewisse Beachtung einer Methode sprechen sollten, welche weit vor Ermittlung der NAP in vielen Fällen zu gleichartigen evolutionsbiologischen Lösungen kam) soll aber ein methodologisches Problem nicht aus dem Blickfeld verschwinden, das häufig von Seiten der empirischen Forschung übersehen wird. Dabei handelt es sich um die Frage, wie eigentlich ausgehend von einer taxonomisch basierten Sortierung von Typen der Übergang zu evolutionären Transformationsreihen vollzogen werden kann. Die Sortierung von Lebewesen nach Merkmalen stellt zunächst einmal nichts anderes dar, als die Bildung von Klassen in einem hierarchischen System. Um diese Hierarchie nun aber als zeitliche Abfolge deuten zu können, bedarf es eines zusätzlichen Wissens um die zeitliche Abfolge der zur Klassenbildung genutzten Merkmale. Dieses in der älteren Literatur intensiv diskutierte „Lesrichtungspro-

blem“ ist für phylogenetische Szenarien von zentraler Bedeutung, weil nur über Lesrichtungskriterien die notwendigen Transformationsbegründungen geliefert werden können. Dieser Aspekt wird hier lediglich gestreift, indem Ergebnisse zweier differenter „Datensätze“ aufgearbeitet werden: Die auf genetischer Basis beruhende kladistische Analyse seitens der NAP zum einen, die funktions- und konstruktionsmorphologische Beschreibung der (taxonomisch) identischen Formen auf der anderen Seite. Die Gegenüberstellung der Ergebnisse dient zunächst ausschließlich der Orientierung über die notwendig gewordene Neuordnung der relevanten Gruppen, und ihren jeweiligen Begründungen (das genannte methodologische Problem wird von M. GUTMANN et al. im vorliegenden Band weiterverfolgt).

Anagenetische Aspekte der NAP: Die Basis der Bilateria und der polyphyletische Zerfall der Plathelminthes und Polychaeta/Annelida

Derzeitige anagenetische Hypothesen zur Evolution und frühen Radiation der Bilaterier werden maßgeblich durch eine neue Sicht auf den Status der Plathelminthen bedingt. Auf molekularsystematischer Grundlage wurde zunächst die Monophylie der Plathelminthes in Frage gestellt: Eine oder zwei Gruppen, die Acoela und Nemertodermatida, entstanden demnach unabhängig von den übrigen Plathelminthen (RUIZ-TRILLO et al. 1999, 2002). Die Acoela und Nemertodermatida wurden zwar schon traditionell-morphologisch in einem Taxon Acoelomorpha vereinigt, unerwartet ist aber, dass diese Abstammungsgemeinschaft weit getrennt von den verbleibenden Plathelminthes als früheste Bilaterierlinie ausscheren soll (RUIZ-TRILLO et al. 2002, 2004). Spätere Hox-Gen-Analysen bestätigten diesen Sonderstatus zumindestens für die Acoela (COOK et al. 2004), während für die Nemertodermatida ein entsprechender Test noch aussteht (vgl. Abzweig Acoela/Acoelomorpha in Abb. 1; zu Hox-Genen vgl. unten im Text). Aus dem Vergleich des Hox-Gen-Repertoires von Acoelen und den Vertretern der verbleibenden Plathelminthen ergibt sich eine weitere Präzisierung dieses Polyphylie-Szenarios: Die Acoela weisen demnach eine Art Proto-Hox-Cluster auf, während die übrigen Plathelminthen durch einen eindeutig sekundär reduzierten Cluster charakterisiert sind, demzufolge also über relativ komplexe, wahrscheinlich coelomat-segmentierte Vorformen entstanden (BALAVOINE 1997, 1998).

Hinweise auf einen polymer-coelomaten Vorläufer liefern vor allem vergleichend-entwicklungsgenetische Befunde an Vertretern der drei „klassischen“ Polymeria-Gruppen Annelida, Arthropoda und Chordata (bei letz-

den drei klassisch-polymeren Linien festgestellt wurden (vgl. z. B. STOLLEWERK et al. 2003, PRUD'HOMME et al. 2003), ist es konsequent, unter Verweis auf die Rezentformen von einem polymer-coelomaten „Urbilaterier“ an der Basis der Proto- und Deuterostomier auszugehen (BALAVOINE & ADOUTTE 2003; siehe Abb. 1). Diese Annahme ist zuletzt auch durch Aufweis entwicklungs-genetischer Ähnlichkeiten bei der ontogenetischen Bildung von Segmenten über eine posteriore Wachstumszone („terminal addition“) untermauert worden (JACOBS et al. 2005).

Unter den Annelida kann für diesen Quervergleich bislang nur ein Polychaetenvertreter, nämlich *Platynereis dumerilii*, herangezogen werden (DE ROSA et al. 2005). Insbesondere bei Oligochaeten und Hirudineen sind die genetischen Segmentbildungssysteme nach bisherigen Erkenntnissen weniger konserviert. Dieser Befund erscheint vor dem Hintergrund molekularsystematischer Resultate interpretierbar: Hiernach repräsentieren die Polychaeten basale Anneliden, während Oligochaeten und Hirudineen als stark abgeleitete Annelidenformen gruppieren. Molekularsystematisch wurde zudem festgestellt, dass die Polychaeta – und damit die Annelida insgesamt – keine monophyletische Gruppe darstellen. *Nereis*-artige Polychaeten könnten aufgrund o.g. entwicklungs-genetischer Resultate von DE ROSA et al. (2005) eine basale Linie polymerer Protostomier repräsentieren, während andere Polychaeten-Formen später entstanden. Die Mehrfachentstehung der Annelida/Polychaeta und ihre entwicklungs-genetischen Ähnlichkeiten mit Vertretern der Chordata und Arthropoda sind in widerspruchsfreier Weise nur mit der Hypothese eines polymer-coelomaten Urbilateriers zu erklären, da ansonsten eine vielfach unabhängig entstehende Polymerie in Verbindung mit erstaunlichen entwicklungs-genetischen Konvergenzen angenommen werden müsste.

Außer dieser konsequenten Deutung eines polymer-coelomaten Urbilateriers liegen keine brauchbaren Alternativ-Interpretationen zur Integration der molekularen Daten vor. In Verbindung mit dem o.g. Befund einer früh abzweigenden Acoela/Acoelomorpha-Linie ergibt sich im Lichte der NAP also ein anagenetisches Szenario, in dem die frühesten Bilateria wahrscheinlich unsegmentierte, acoelomate Formen waren, dann allmählich polymer-coelomate Bilaterier evoluierten, und aus diesen wiederum vielfach unabhängig oligomere und monomere sowie pseudocoelomate und acoelomate Linien hervorgingen. Die hauptsächliche Bilaterier-Radiation fand erst mit Erreichen der polymer-coelomaten Organisationsstufen statt, zumindestens dahingehend, dass rezent mit den Acoelomorpha nur noch höchstens zwei Linien das vorangegangene acoelomate Bilateria-Stadium repräsentieren (Abb. 1).

Zu fragen ist, ob dieses kontraintuitive Szenario, welches so gar nicht dem GOETHEWORT „gesteigerte Gliederung, gegliederte Steigerung“ entspricht, auf morphologischer Ebene nachvollzogen werden kann. Möglich erscheint dies, wenn man einen Vergleich mit den Kernaussagen der Gallertoid-Hydroskelett-Theorie anstellt, denn auch dort wird ein anagenetisches Szenario nach dem Schema acoelomat=> polymer-coelomat=> oligomer-coelomat/acoelomat favorisiert (Abb. 2). Zwar hatte W.F. GUTMANN zum Zeitpunkt des in Abb. 2 vorgelegten Phylogrammes in erster Linie die Deuterostomia von polymer-coelomaten Vorkonstruktionen abgeleitet, während er für viele Protostomia-Linien noch keine detaillierten Rekonstruktionen anbieten konnte (vgl. die noch nicht „angeschlossenen“ Linien auf der Protostomia-Seite). Aufgrund der Annahme einer Coelomentstehung an der Basis der Proto- und Deuterostomier musste GUTMANN aber auch alle Protostomier mit eindeutigen Coelomräumen (d.h. sekundären Leibeshöhlen, die von einem Coelothel ausgekleidet sind) als Nachfahren der polymer-coelomaten Urbilaterier deuten. Schwieriger einzustufen war in diesem Modell die phylogenetische Position von Protostomieren mit kompakt-acoelomater Organisation. Der Fall der Plathelminthes ist hier besonders interessant: Diese sind als einzige Linie in Abb. 2 zweimal eingetragen, und zwar sowohl als hochabgeleitete Formen, welche von polymer-coelomaten Vorläufern abstammen, als auch sehr basal, d.h. von einem kompakten Vorstadium abzweigend. W.F. GUTMANN (1966) hatte letztere Plathelminthes-Interpretation bevorzugt, auch BONIK et al. (1977b) vertraten sie noch. EDLINGER (1995) wies dies allerdings zurück und leitete die Plathelminthen-Konstruktion von polymer-coelomaten Vorläufern ab. Laut EDLINGER ist die Ableitung der Plathelminthen-Konstruktion von kompakten, wenig differenzierten Vorformen (den hypothetischen Gallertoiden) aufgrund verschiedener Probleme nicht durchzuführen. Beispielsweise sei die Entstehung des Protonephridialsystems in diesem Fall nicht nachvollziehbar, und außerdem könne „(...) der Übergang von gallertgestützten Vorläufern zu teilweise parenchymatisch gepolsterten und mit Darmsäcken versehenen Formen (...) nicht begründet und in einem Modell vorgeführt werden“ (EDLINGER 1995: 308). Interessanterweise sind die Acoelomorpha von diesen Argumenten aber nicht betroffen: Sie sind die einzige Plathelminthengruppe ohne Nephridialsystem, haben kein verzweigtes Darmsystem und kein typisches Stützparenchym.

Vor dem Hintergrund des aktuellen molekularsystematischen Resultates kann deshalb festgestellt werden, dass sowohl die o.g. Einschätzungen von W.F. GUTMANN (1966) und BONIK et al. (1977b), als auch jene von EDLINGER (1995) sehr begründet waren: Erstere nahmen

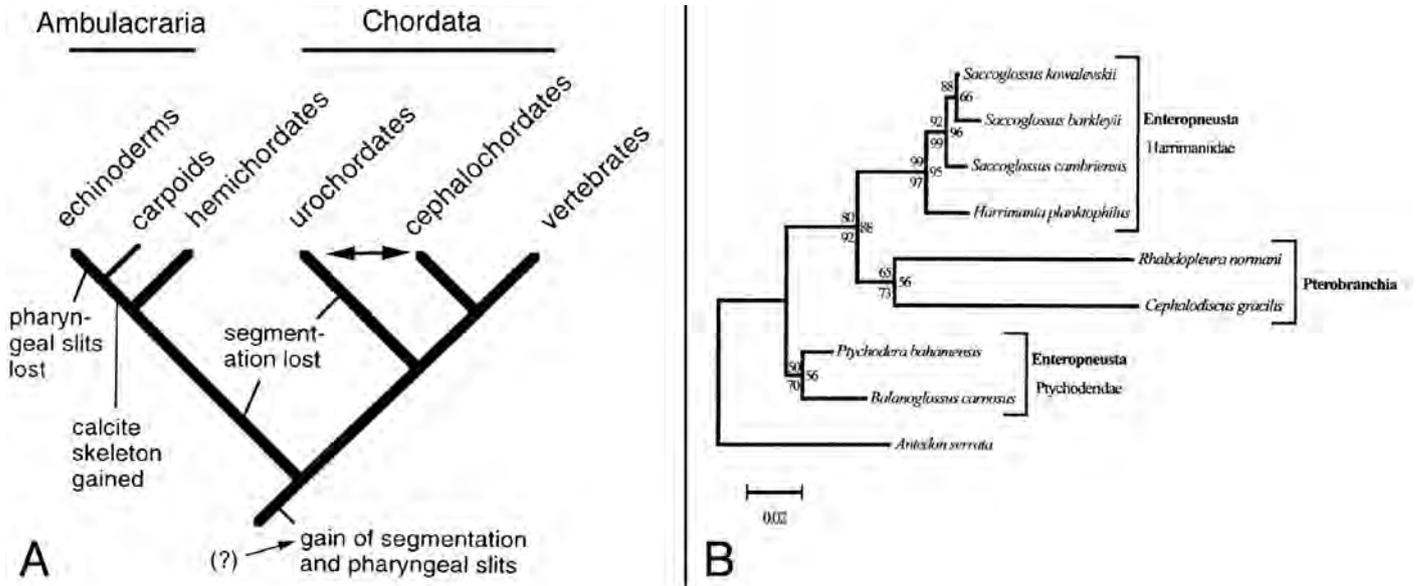
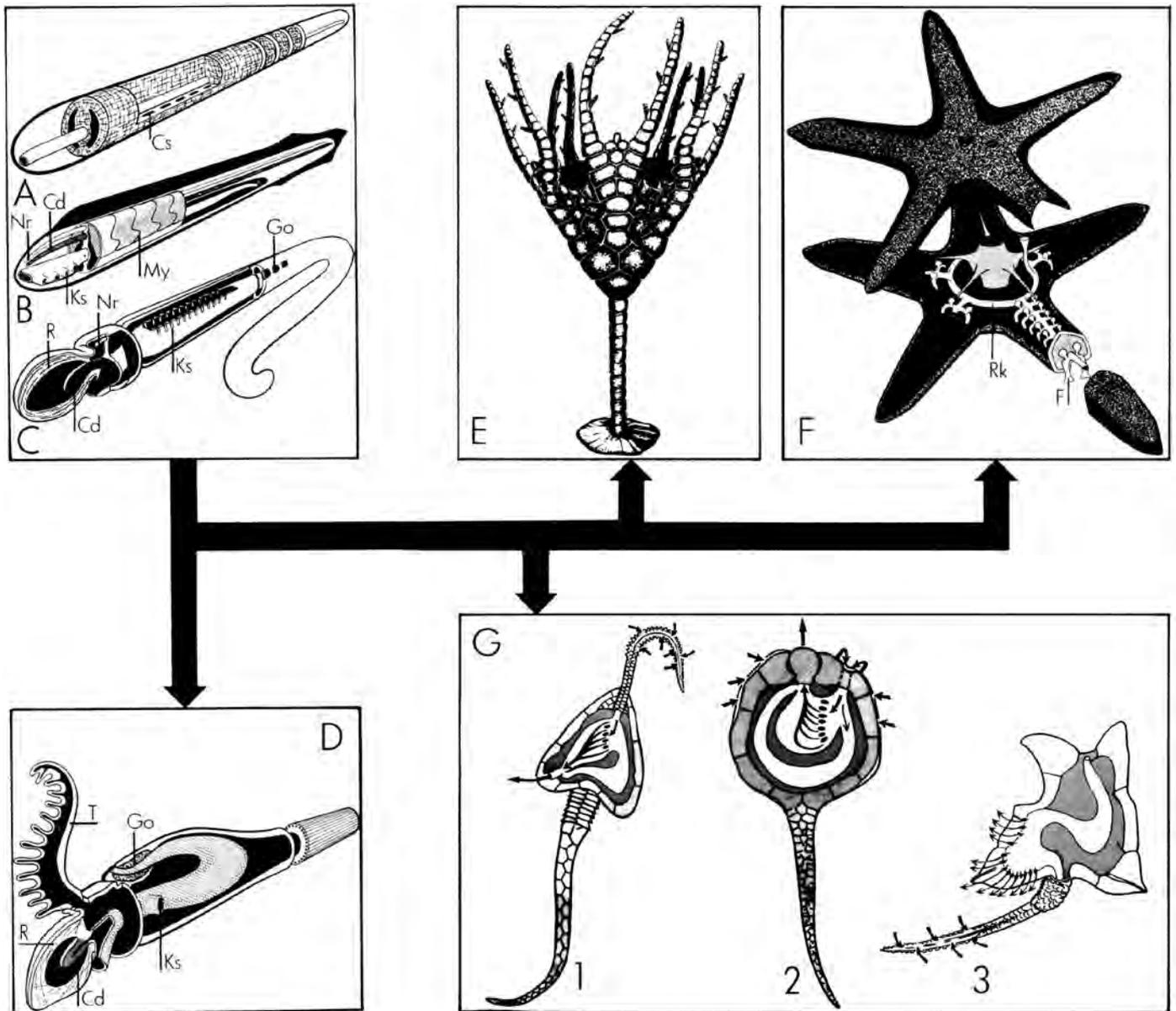


Abb. 3: Kladogenetische und anagenetische Aspekte der „neuen“, molekularbiologisch ermittelten Deuterostomia-Phylogenie. A – Merkmals-„mapping“ auf die molekularsystematisch abgesicherte Chordata-Ambulacraria-Dichotomie (leicht ergänzt aus: GEE 2001). An der Basis der Deuterostomia sind demnach Segmentierung und Kiemenspalten vorhanden. GEE stellt dies als Apomorphie („gain“) dar; für das Merkmal Segmentierung verstärkten sich aber später Plesiomorphie-Hinweise (wie in Abb. 1 gezeigt), so dass hier ein „(?)“ eingefügt wurde. In jedem Fall lautet die Konsequenz, dass die Körpersegmentierung bei den Ambulacraria und Tunicata (hier: „urochordates“) sekundär verloren gegangen sein müsste. Kiemenspalten würden auf dem Weg zu den Echinodermen reduziert; die nur fossil bekannte Echinodermengruppe der Stylophora (hier: „carpoids“) weist dieses Merkmal allerdings noch auf (siehe auch Abb. 4G). Mit einem Doppelpfeil sind die Tunicata und Acrania markiert, da nach dem neuesten molekularsystematischen Stand die Acrania (hier: „cephalochordates“) die basale Chordata-Linie sind. Bei Annahme eines segmentierten, acranierartigen Urdeuterostomiers wäre diese Repositionierung der Acrania unproblematisch, die Tunicata wären dann in jedem Fall als stark modifizierter Seitenzweig zu betrachten. B – Molekularsystematik der Hemichordata (aus CAMERON et al. 2000, leicht korrigierte Version von DOHLE 2004). Nach den Ergebnissen von CAMERON et al. handelt es sich bei den Pterobranchia um eine Innengruppe der Enteropneusta (Maßstab für Kimura-2-Parameter-Distanzen, unterschiedliche Bootstrap-Werte aufgrund verschiedener Algorithmen). Entgegen einer Mehrzahl traditionell-morphologischer Vorstellungen geht man daher verstärkt von einem enteropneustenartigen Vorläufer der Pterobranchier aus. Auch für basale Ambulacraria vermutet man eine enteropneustenartige Organisation; folglich sind nicht nur die Pterobranchier, sondern auch die Echinodermen hochabgeleitete statt basale Deuterostomier.

die basale Einordnung der Acoela/Acoelomorpha vorweg, letzterer die Einordnung der restlichen Plathelminthes als hochabgeleitete Coelomaten. Das in Abb. 2 gezeigte „Kompromisschema“ von W.F. GUTMANN (1972) stimmt bereits aufgrund seiner Doppelinterpretation der Plathelminthes und der Forderung eines polymer-coelomaten Vorläufers für Proto- und Deuterostomier genauer mit dem anagenetischen Szenario der NAP überein als andere morphologisch begründete Großphylogenien (wegen anderer Deutungen vgl. vorletzter Abschnitt dieses Artikels).

Kladogenetische Aspekte der NAP: Neueinteilungen der Protostomia und Deuterostomia

Für die Radiation des polymer-coelomaten Urbilateriers wurden molekularsystematisch je zwei Hauptlinien bzw. Superphyla der Proto- und Deuterostomia ermittelt (vgl. Nr.1-4 in Abb. 1). Die Aufteilung der Protostomia in die beiden neuen Superphyla Ecdysozoa und Lophotrochozoa erregte dabei weitaus mehr Aufsehen als die Aufteilung der Deuterostomia in die Superphyla Ambulacraria und Chordata, da für die neue Deuterostomia-Genealogie morphologische Vorgängermodelle benennbar sind, während dies für die Ecdysozoa/Lophotrochozoa-Unterteilung nicht der Fall ist. Die Ecdysozoa – eine Vereinigung von Arthropoda sensu lato und 4-5 ehemaligen „Aschelminthen“-Linien, deren Vertreter sich periodisch häuten – bedeuten außerdem einen Konflikt mit der weithin anerkannten Articulata-Hypothese, also der nahen Verwandtschaft von Arthropoden und Anneliden. In der anhaltenden Diskussion um die Validität der NAP spielt daher die „Ecdysozoa versus Articulata“-Frage eine zentrale Rolle, die Lophotrochozoa haben eher Restgruppencharakter. Die Bilateria-Genealogie der NAP wird in der Folge meist als trifurkat dargestellt (Ecdysozoa, Lophotrochozoa, Deuterostomia). Innerhalb dieser drei Großgruppen sind bisher nur relativ wenige Schwestergruppenverhältnisse solide abgesichert, so dass sich Vergleichsmöglichkeiten mit morphologischen Vorgängermodellen schnell erschöpfen. Bemerkenswert ist allerdings, dass hier bislang kaum Widersprüche zu traditionell-morphologischen Hypothesen auftauchen. Innerhalb der Ecdysozoa wurde molekularsystematisch z. B. ein Nematoda+Nematomorpha-Taxon, sowie ein Kinorhyncha+Priapulida-Taxon ermittelt, innerhalb der Lophotrochozoa Phoroni-



da+Brachiopoda und Rotifera+Acanthocephala; jeweils in Übereinstimmung mit morphologisch begründeten Erwartungen. Als Zwischenfazit lässt sich für die Protostomia festhalten, dass die starke Fokussierung auf das Ecdysozoa-Problem berechtigt ist, da hier der schwerste Widerspruch zu vorangegangenen Großphylogenien auftritt.

Bei den Deuterostomiern ist der Fall etwas komplizierter und soll daher im folgenden en detail untersucht werden. Wie bereits gesagt, stellt die Unterteilung in Ambulacraria und Chordata (Abb. 3A) kein übermäßiges Problem dar, obwohl es historisch betrachtet nur eine Minderheitsmeinung repräsentiert (die Bezeichnung Ambulacraria für Echinodermata + Hemichordata wurde 1881 von METSCHNIKOFF eingeführt, seitdem aber kaum mehr benutzt). Sehr unerwartet war dagegen der Befund von CAMERON et al. (2000), wonach Pterobranchia eine

Abb. 4: Echinodermen als hochgradig abgewandelte Chordaten (aus: BONIK et al. 1978, ausführliche Erklärung dort). Gehen schlängelschwimmende Chordaten (A, B) dazu über, sich wie die rezenten Acranier in das Sediment einzuwrigeln, so ergeben sich aus den neuen Anforderungen der sedentären Lebensweise neue evolutive Optionen. Eine davon ist das Graben mittels eines „Grabrüssels“, dieser Schritt wurde beim Übergang zu den Enteropneusten realisiert (C). Die gezeigte Reduktion der Polymerie bei Beibehaltung der Kiemenspalten (Ks) ist auch in der schematischen Darstellung bei BALAVOINE & ADOUTTE (2003) enthalten (vgl. Abb. 1). Von den Enteropneusta sind einerseits die Pterobranchia ableitbar (D), aus dem Übergangsbereich Enteropneusta-Pterobranchia aber auch die Echinodermata (E-G). Dieses Abzweigen muss dahingehend aus einem enteropneustenähnlichen Stadium erfolgt sein, als wahrscheinlich noch relativ viele Kiemenspalten vorhanden waren: Rezente Echinodermen (z. B. Crinoiden, E, oder Asteroideen, F) zeigen dieses Merkmal zwar nicht, dafür aber die fossilen Stylophora bzw. Carpoidea (G). Letzteres entspricht der Merkmalszuweisung in Abb. 3A.

Innengruppe der Enteropneusta sind (Abb. 3B). Dieses Resultat zur Kladogenese der Hemichordata führt zu einer neuen Sicht auf deren Anagenese, aber auch auf die Anagenese der Deuterostomia insgesamt (zum Verhältnis Kladogenese –Anagenese vgl. ferner den Artikel von M. GUTMANN et al. im vorliegenden Band).

Zur Anagenese der Deuterostomia

Die molekularsystematisch ermittelte Hemichordata-Genealogie in Abb. 3B impliziert, dass Pterobranchier aus enteropneustenartigen Vorformen hervorgingen. Damit wird allerdings die traditionell-morphologisch bevorzugte Lesrichtung Pterobranchia => Enteropneusta auf den Kopf gestellt. Ein in den Lehrbüchern häufig anzutreffendes Schema war die Herleitung der Pterobranchier aus phoronidenartigen Tentakulaten, aus diesem „Archicoelomaten“-Abzweig sollten sämtliche Deuterostomier hervorgehen. Die NAP zerstört diese Hypothese nicht nur hinsichtlich der o.g. hochabgeleiteten Stellung der Pterobranchier, sondern auch dadurch, dass die Tentaculata keine Deuterostomier sind, sondern weit entfernt bei den Lophotrochozoa gruppieren. Aus dieser Genealogie muss geschlossen werden, dass der Lophophorapparat der Tentaculata nichts mit dem Filtrierapparat der Pterobranchier zu tun hat (HALANYCH 1996). Genau dies hatte auch W.F. GUTMANN (1972, 1973) aufgrund seiner Protostomier-Einordnung der Tentaculata betont (mehr zu den traditionell als sehr problematisch empfundenen Tentaculata, sowie zu den „Archicoelomata“, im weiter unten folgenden Protostomia-Abschnitt). Eine weitere problematische Gruppe, welche häufig bei den Deuterostomia eingeordnet wurde, sind die Chaetognatha. Dies wurde molekularsystematisch widerlegt, Chaetognatha gruppieren außerhalb der Deuterostomia (PAPILLON et al. 2004), wie auch bei W.F. GUTMANN (1972) angegeben (vgl. Abb. 2).

Ferner ist der Sonderfall der plattwurmartigen Form *Xenoturbella bocki* anzusprechen, welche molekularsystematisch einen basalen Abzweig der Ambulacraria darstellt (BOURLAT et al. 2003). Auf konstruktionsmorphologischer Basis wurde *Xenoturbella* bislang nicht eingeordnet. Es steht aber fest, dass *Xenoturbella* in diesem Fall eine hochabgeleitete Form – ausgehend wahrscheinlich von enteropneustenartigen Vorläufern – darstellen müsste. Auf merkmalsmorphologischer Basis wurde eine Nähe zu den Enteropneusten schon früher postuliert, allerdings kann erst vor dem Hintergrund der neuen molekularen Daten ein Lesrichtungsentscheid angegeben werden. Die Organisation von *Xenoturbella* hat demnach wohl nichts mit jener der basalen Deuterostomier zu tun, da basale Deuterostomier nach entwicklungs-genetischen Daten von GERHART et al. (2005) einem gemeinsamen Chordaten-Enteropneusten-Vor-

fahren entsprechen. Bei *Xenoturbella* handelt es sich demzufolge um keine Zwischenform zwischen Proto- und Deuterostomier, wie manchmal vermutet wurde, sondern um einen hochspezialisierten Seitenzweig.

Verlässt man den „Ambulacraria-Ast“ in Abb. 3A und wendet sich den Chordata zu, so ist ebenfalls ein genealogisches Problem auszumachen, welches bedeutende Rückwirkung auf anagenetische Hypothesen hat. Es geht hier um das lange Zeit unklare Verhältnis der drei Chordata-Linien Tunicata, Acrania und Craniota. Merkmalsmorphologisch bestand hier kaum Zweifel darüber, dass die Acrania und Craniota Schwestergruppen sein müssten. DOHLE (2004) schlug für dieses Taxon das Nomen „Myomerata“ vor, welches die evolutiven Neuerwerbungen angeblich am besten ausdrücken soll. Erste molekularsystematische Untersuchungen bestätigten eine Acrania+Craniota-Klade (z. B. CAMERON et al. 2000), doch mittlerweile hat sich die Lage geändert: Offenbar bilden Tunicata + Craniota eine Schwestergruppe, während die Acrania der basale Chordata-Abzweig sind (ODA et al. 2002, 2005; PHILIPPE et al. 2005, DELSUC et al. 2006). Diese unerwartete Trennung der Acrania und Craniota ist auf morphologischer Basis eigentlich nur nachvollziehbar, wenn man einen bereits acranierartig-segmentierten Ur-Chordaten annimmt; das Chorda-Myomeren-System müsste dann bei den Tunicata sekundär verloren gegangen sein. Ein solches anagenetisches Szenario, in dem die Tunicata eine hochgradig modifizierte Seitenlinie repräsentieren, lässt sich mittlerweile auf genetischer Basis untermauern. Beispielsweise ist bei Tunicaten der Hox-Cluster nicht nur sekundär reduziert, sondern auch räumlich aufgelöst (SPAGNUOLO et al. 2003). Es kommt jedoch noch zu einer relikthaften kolinearen Hox-Expression bei der Ausdifferenzierung des Ruderschwanzes von Copelaten und Ascidiolen-Larven (IKUTA et al. 2004, SEO et al. 2004). Diese Resultate können vor dem Hintergrund der Urpolymeria-Hypothese problemlos integriert werden, die Verhältnisse bei den Tunicaten repräsentieren eine De-generation des Hox-Clusters bzw. seiner ursprünglichen Funktion im Dienste des Segmentaufbaues (die Chorda von Ascidiolen-Larven und Copelaten wird nicht mehr von serial angeordneten Myomerenblöcken, sondern infolge der starken Verzweigung nur noch von einzelnen Myocyten umgeben). Außerdem stellen Tunicaten auch auf genomischer Ebene einen Fall von starker Reduktion dar, was ihren Status als Seitenlinie unterstreicht (HUGHES & FRIEDMAN 2005). Die lange vertretene „Larvenschwanzhypothese“, derzufolge Acrania und Craniota aus neotenen Ascidiolen-Larven hervorgingen, kann mit diesen Befunden endgültig ad acta gelegt werden. Vollauf bestätigt wird hingegen die im Hydroskelett-Modell anzunehmende Tunicata-Interpretation (W.F. GUTMANN 1975, vgl. auch Abb. 5 Nr.1,2).

Neue Deuterostomia-Phylogenie und Deutung des Fossilbefundes: Vetulicolia und Stylophora als Beispiele

Das von traditionellen Schemata stark abweichende Szenario zur Deuterostomia-Anagenese wirkt sich auch auf die Interpretation des Fossilbefundes aus. Zwei Beispiele seien hier genannt, die aus kambrischen Schichten bekannten Stylophora und Vetulicolia (Abb. 4G, Abb. 5 A, B). Die Stylophora wurden bereits zu Anfang des 20. Jh. als Echinodermen mit Kiemenspalten interpretiert und daher als Bindeglied zwischen Echinodermen und „höheren“ Deuterostomiern bzw. Chordaten gesehen. Bis in neuere Zeit vertrat JEFFERIES (2001) diese Hypothese als „Calcichordaten-Konzept“; der schwanzartige Anhang (Stele) der Stylophora wurde hier als vortrieberzeugendes Organ mit Chorda/Myomerensystem gedeutet. Diese Auffassung ist in den letzten Jahren aber so gut wie unhaltbar geworden; der Befund weist insgesamt darauf hin, dass die Stylophora einen hochspezialisierten Seitenzweig auf dem Evolutionsweg zu den Echinodermen darstellen. GEES (2001) Merkmalsmapping auf die Deuterostomia-Molekularphylogenie (Abb. 3A) deutet dies bereits an, da es in diesem Schema am einfachsten erscheint, die Echinodermen von Hemichordaten-Vorläufern herzuleiten, die die ursprüngliche Körpersegmentierung bereits aufgelöst haben. JEFFERIES (2001) argumentierte zwar, dass man in diesem Szenario auch einen als „segmentiert“ aufgefassten Calcichordatenvertreter an die Basis der Deuterostomia stellen könnte, demnach würde die Segmentierung vom Chorda-Myomerensystem der Stele ausgehen. Untersuchungen exzellent erhaltener Stylophoren-Fossilien durch CLAUSEN & SMITH (2005) lieferten aber keine Hinweise auf ein Chorda-Myomerensystem in der Stele, stattdessen scheint diese einen Hohlraum zu beherbergen, welcher von CLAUSEN & SMITH als Metacoel interpretiert wurde. Eine solche Metacoel-Interpretation legt die Ableitung von einem hemichordatenartigen Vorfahren nahe, was – neben einigen traditionellen Modellen – auch der konstruktionsmorphologischen Interpretation durch BONIK et al. (1978) entspricht (Abb. 4E-G).

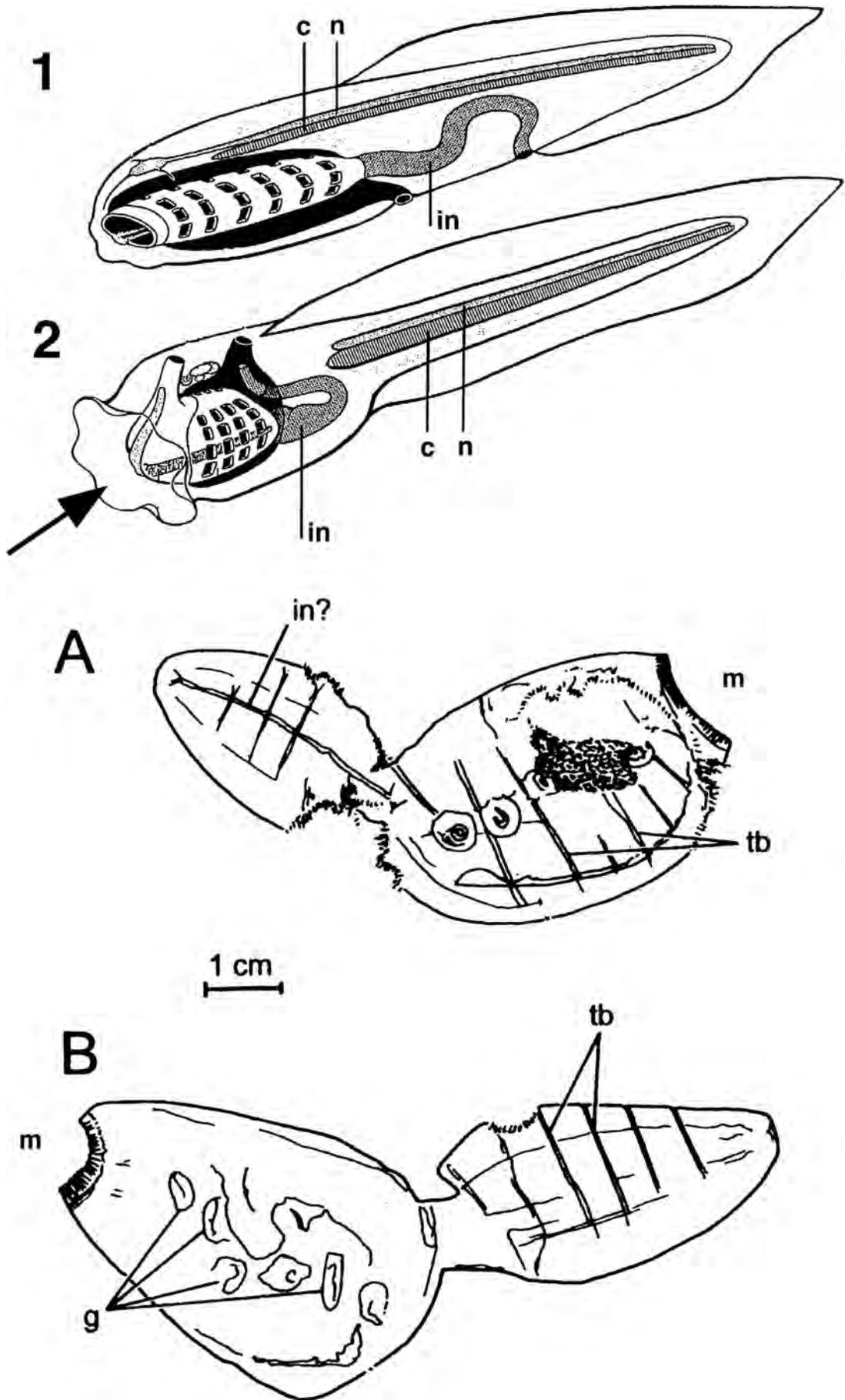
Anhand des konstruktionsmorphologischen Szenarios können ferner die z.Z. als hochproblematisch angesehenen Vetulicolia-Fossilien in sehr konkreter Weise eingeordnet werden (Abb. 5). Die Vetulicolia wurden aufgrund des Merkmales „Kiemenspalten“ als Deuterostomier eingestuft, über die genaue Position herrscht jedoch Unklarheit (LACALLI 2002). Zieht man die weiter oben gesammelten Argumente heran, nach denen es sich bei Tunicaten um eine hochspezialisierte Deuterostomia-Seitengruppe handelt, in der eine ancestrale Segmentierung verloren ging, so ist nach „missing links“ zwischen segmentierten Vorformen und den heutigen

Tunicaten-Konstruktionen zu fragen. In W.F. GUTMANNs (1975) schrittweise durchgeführter Überleitung von pelagischen, acranierartigen Chordaten zu sessil-filtrierenden Tunicaten werden solche Zwischenformen gezeigt (Abb. 5 Nr. 1, 2). Die Vetulicolia lassen sich offensichtlich dem Stadium in Abb. 5 Nr. 2 zuordnen. Dies beinhaltet allerdings eine Re-Interpretation bestimmter Merkmale, wie sie in Abb. 5 Nr. A, B aufgeführt sind (vgl. Legende zur Abbildung). Es würde sich lohnen, die Vetulicolia-Fossilien unter diesem Aspekt zu re-examinieren, beispielweise, ob die im konstruktionsmorphologischen Modell dargestellten Ingestions- und Egestionsöffnungen bei den Fossilien nachweisbar sind.

Zur Neueinteilung der Protostomia: Der Status der Tentaculata und das Ecdysozoa-Problem

Das in Abb. 1 dargestellte Szenario eines polymeren Urbilateriers wird z.Z. von vielen Morphologen als unrealistisch angesehen, da besonders bei den Protostomiern ein vielfacher Verlust der Merkmale Segmentierung/Coelom zu fordern wäre (während bei den Deuterostomiern eine ancestrale Segmentierung nur in zwei Linien verloren ginge, wie oben ausgeführt). Speziell diesem Problem ist die „Hydroskelett-Theorie“ von W.F. GUTMANN (1972) gewidmet, da hier auf konstruktionsmorphologischer Basis konkrete Begründungen für die vielfache Reduktion der ancestralen Coelo-Polymerie angeboten werden können. Dabei handelt es sich primär um biomechanische Begründungen, also eine Argumentation auf strikt physikalisch-kausaler Grundlage, während heutzutage unter dem Einfluss der kladistischen Methode überwiegend mit Parsimoniekalkulationen gearbeitet wird. Beispielsweise erachten DOHLE (2004), SCHMIDT-RHAESA (2004) sowie WESTHEIDE & RIEGER (2004) das in Abb. 1 gezeigte Szenario nur deshalb als unwahrscheinlich, weil in vergleichsweise mehr Stämmen die Segmentierung reduziert statt erhalten werden müsste. Da diese Autoren auf die Organisation und Lebensweise der betreffenden Stammlinienvertreter mit reduzierter Segmentierung nicht weiter eingehen (zu beachten wären hier z. B. Verzweigung, sessil-filtrierende Lebensweise usw.), d.h. auf morphologischer Ebene keine Begründungen für den Verlust der Segmentierung gesucht werden, handelt es sich letztendlich um ein reines Abzählverfahren. Es ist diese „konstruktionsblinde“ Phylogenetik, welche W.F. GUTMANN (1972) mit der Hydroskelett-Theorie zu überwinden versuchte; die außerordentliche Kongruenz zwischen seinen Resultaten und der NAP sollte Anlass genug sein, konstruktionsmorphologischen Begründungen erneuerte Aufmerksamkeit zu schenken. Nicht zuletzt ist

Abb. 5: Konstruktionsmorphologische Ableitung der Tunicata als Hintergrundmodell zur Einordnung der problematischen Vetulicolia-Fossilien (aus: GUTMANN 1975, LACALLI 2002, Beschriftung jeweils vereinfacht). Nr. 1, 2–Ausgehend von pelagischen, acranierartigen Vorformen rekonstruierte GUTMANN (1975) die Tunikatenkonstruktion als hochspezialisierten Seitenzweig der Deuterostomier. Die beiden Abbildungen zeigen hypothetische Zwischenformen, bei denen besonders die Vergrößerung und Umorganisation des Peribranchialraumes sowie die Verlagerung des Darmes (in) zu beachten sind (c=Chorda, n=Neuralrohr, Pfeil=Anheftungsstruktur für temporäres Festheften am Substrat). Nr. A, B– Zwei Exemplare der Vetulicolia-Fossilien, die aufgrund der Kiemenpalten (g) meist als Deuterostomia incerta sedis eingestuft werden. Nach dem konstruktionsmorphologischen Modell entsprechen sie am ehesten der in Nr.2 gezeigten Konstruktion. Demzufolge würde es sich bei dem vermeintlichen Darm (in?) im Schwanzbereich um die Chorda handeln, bei den transversalen Muskeln (tb) im Schwanzbereich um ein Myomerensystem, und bei dem vermeintlichen Mund (m) um die Anheftungsstruktur des Proto-Tunikaten.



zu vermerken, dass der evolutive Übergang von polymer-coelomaten zu oligomer-coelomaten oder acoelomaten Formen durch zahlreiche Annelida-Rezentbeispiele in unzweifelhafter Weise aufgezeigt und hinsichtlich der jeweiligen konstruktiven Begründungen auf zahlreiche Protostomia-Formen übertragen werden kann. Erwähnt werden muss an dieser Stelle auch die molekularsystematische Verlagerung einiger ehemals als eigene Phyla aufgefasster Formen in die „Annelida“-Linien. Die Eingliederung der Echiurida und Pogonophora in die Annelida wurde dabei weniger kontrovers aufgenommen als noch zum Zeitpunkt der in Abb. 2 gezeigten Phylogenie; überraschender war sicherlich die entsprechende Repositionierung der Sipunculida, auf die BLEIDORN et al. (2006) nach mtDNA-Vergleichen schließen mussten. Abb. 2 ist zu entnehmen, dass dieses Resultat ebenfalls bei W.F. GUTMANN 1972 vorweggenommen ist – eine Deutung, die damals nur bei wenigen Sipunculidenbearbeitern Anerkennung fand (z. B. KONOPKA 1978) und nunmehr als weitere spezifische Bestätigung des konstruktionsmorphologischen Modelles zu bewerten ist.

Die für das System der Protostomia wichtigsten Übereinstimmungen können indes anhand der beiden „Grundsteine“ der NAP hervorgehoben werden, nämlich der Einordnung der Tentaculata als hochabgeleitete Protostomier, sowie der Überwindung der klassischen Articulata-Hypothese durch die Ecdysozoa-Hypothese. Wie weiter oben bereits erwähnt, wurden Tentaculata (Phoronida, Brachiopoda und Bryozoa) traditionellmorphologisch häufig als Deuterostomia eingestuft, oder als basaler Formenkreis, aus welchem pterobranchierähnliche frühe Deuterostomier hervorgegangen sein sollen. Die NAP zerstört diese Ansicht, da Tentaculata weit entfernt von den Deuterostomia bei den Lophotrochozoa gruppieren (HALANYCH et al. 1995, HALANYCH 1996). Aufgrund ihres reduzierten Hox-Gen-Repertoires stufte DE ROSA (2001) die Brachiopoda als hochabgeleitete Formen ein, die von polymeren Vorläufern abstammen, ihre Segmentierung also sekundär verloren haben müssen. Wie aus Abb. 1 ersichtlich, folgten BALAVOINE & ADOUTTE (2003) später dieser Interpretation, wobei sowohl DE ROSA als auch BALAVOINE & ADOUTTE sich explizit auf die konstruktionsmorphologische Brachiopoden-Ableitung von W.F. GUTMANN et al. (1978) als morphologisches Hintergrundzenario berufen.

Die Brachiopoden- und Phoroniden-Ableitung von W.F. GUTMANN (1972, 1973) stand in scharfem Gegensatz zur seinerzeit im deutschen Sprachraum vorherrschenden Archicoelomaten-Theorie (vgl. ULRICH 1973). Nach der Archicoelomaten-Theorie wären Tentakulaten als Repräsentanten basaler, trimer-coeomater

Bilaterier aufzufassen. GUTMANN stellte diese Theorie primär aus konstruktionsmorphologischen Überlegungen heraus in Frage, verwies aber auch darauf, dass die angebliche Trimerie der Tentaculata kaum mit den Fakten vereinbar ist, da insbesondere ein in diesem Fall zu fordernder anteriorer Coelomraum, das Proto-coel, nie sicher nachgewiesen wurde. Als direkte Reaktion auf diesen Einwand versuchte SIEWING (1974), anhand elektronenmikroskopischer Befunde ein Proto-coel bei Phoroniden nachzuweisen, d.h. einen mit einem Coelothel ausgekleideten Hohlraum im Phoroniden-Epistom. SIEWING zeigte allerdings nur Ausschnitte dieses angeblichen (laut SIEWING ebd. S. 288 „abgewandelten“) Coelothels; seine Befunde wurden von GUTMANN & BONIK (1979: 351) denn auch nicht als Nachweis eines Proto-coels anerkannt.

Es ist erstaunlich zu sehen, dass die von SIEWING in entscheidender Weise beförderte Ansicht einer Trimerie der Tentaculata bis heute in vielen Lehrbüchern Bestand hat, obwohl sie von Anfang an in wenig überzeugender Weise entwickelt wurde. Elektronenmikroskopische Nachuntersuchungen von BARTOLOMAEUS (1993, 2001) konnten kein Vorhandensein eines Proto-coels bestätigen. BARTOLOMAEUS (2001) betonte dieses Resultat insbesondere, nachdem sich molekularsystematisch keine nähere Verwandtschaft der Tentaculata und Pterobranchia/Deuterostomia nachweisen ließ (unter anderem in Bezug auf die zwischen ULRICH 1973 und W.F. GUTMANN 1973 geführte Debatte zum Archicoelomatenproblem, wobei BARTOLOMAEUS allerdings in keiner Weise auf den Beitrag GUTMANNs eingeht). Wenn JENNER (2006) die letzten elektronenmikroskopischen Untersuchungen von GRUHL et al. (2005) zum nicht vorhandenen Proto-coel der Phoronida als merkmalsmorphologische Unterstützung der NAP ausgibt, so muss jedenfalls festgestellt werden, dass eine ausführliche morphologische Begründung dieser Tentaculata-Neueinordnung in den gut dreißig Jahre alten Arbeiten von GUTMANN enthalten ist. In der momentanen Situation ist es bedauerndswert, dass fundamentale ältere Arbeiten in dieser Weise übersehen werden, denn ihr potentieller Wert zum Verständnis der NAP ist gar nicht hoch genug zu veranschlagen.

Die Einstufung der Tentaculata als hochabgeleitete Protostomier ist eine sehr spezifische Position der Hydroskelett-Theorie, wie besonders WILLMER (1990) in dem Einleitungskapitel ihres Lehrbuches hervorhebt. Zwar leitete auch HADZI (1963) die Tentaculata von polymer-coelomaten, annelidenähnlichen Vorläufern ab, bei HADZI gehen die Polymeria jedoch aus einer divergen Ameria-Radiation hervor, die auch die Nonbilateria-Phyla einschließen soll. Speziell in diesem letzteren Punkt ist HADZIs Großphylogenie als widerlegt anzuse-

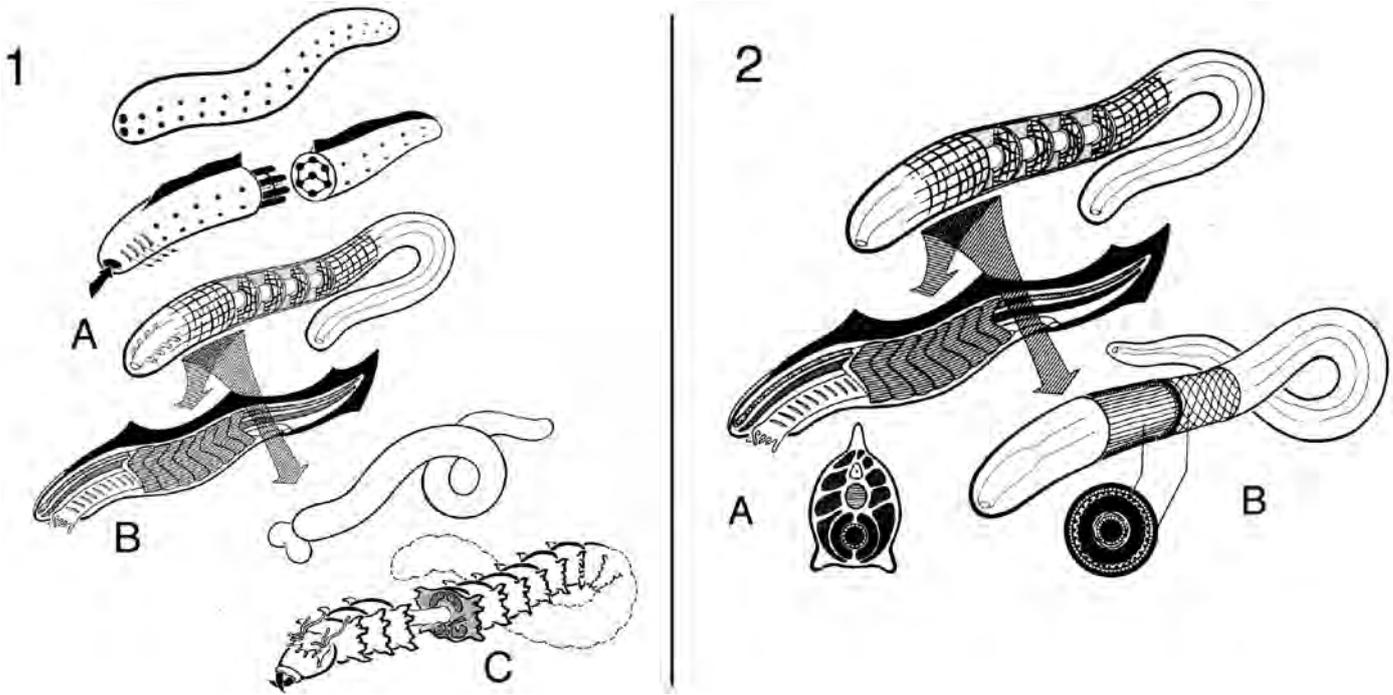


Abb. 6: Konstruktive und ökologische Grund-Optionen eines schlängelschwimmenden, polymer-coelomaten Urbilateriers als Modell für die molekularsystematische Einteilung der Bilateria in Deuterostomia, Lophotrochozoa und Ecdysozoa. Nr.1– Die konstruktive Auseinanderentwicklung der Deuterostomier und Protostomier (aus: W.F. GUTTMANN 1997). 1A– Die in einem Übergangsstadium vielfach kanaldurchzogenen Urbilaterier nahmen wahrscheinlich eine schwimmend-filtrierende bzw. partikelfressende Lebensweise wahr. 1B– Eine Optimierung der filtrierenden Lebensweise besteht in der Ausbildung eines relativ starren Mundreusen-Systems; diese Option wird besonders von pelagischen, lateral undulierenden Formen wahrgenommen (acranierartigen „Urdeuterostomiern“, vgl. auch Nr.2A) 1C– Bei bodennah lebenden Formen wird die Partikel-Aufnahme aus dem Substrat zunehmend durch Ausbildung eines ausstülpbaren Mundbereiches bewerkstelligt; das laterale Schlängeln wird durch Ausbildung von Parapodien optimiert. Diese polychaetenähnliche Konstruktion kennzeichnet die frühen Protostomier. Offensichtlich nimmt das konstruktionsmorphologische Modell die bei BALAVOINE & ADOUTTE (2003) gezeigten Urprotostomier und Urdeuterostomier vorweg (siehe Abb. 1). Nr.2– Prinzipielle Optionen der Längenkonstanzsicherung in lateral schlängelnden, polymer-coelomaten Urbilateriern (aus: GUTTMANN 1988). Die für effektives Schlängelschwimmen erforderliche Längenkonstanzsicherung muss bei der in Nr.1 gezeigten Auseinanderentwicklung von Proto- und Deuterostomiern erhalten bleiben. Hier sind zwei technische Lösungen realisiert worden, die interne und externe Formsicherung: erstere durch Entstehung einer Chorda dorsalis (A), letztere durch Entstehung einer körperübergreifenden Cuticula (B). Die Cuticula-Option wird bereits bei den in Nr.1C gezeigten polychaetenartigen Urprotostomiern wahrgenommen, Nr.2B zeigt den konstruktiven Extremfall bei verdickter Cuticula: Die Entstehung der Schlauchwurmkonstruktion (Details hierzu in Abb. 7).

hen, die einzigen America-Repräsentanten, welche vor den Polymeria ausscheren, sind unter den ehemaligen Plathelminthes zu suchen (mehr zu HADZIS System im folgenden Abschnitt).

Insgesamt sind im Verlauf des vorliegenden Artikels die relevantesten Übereinstimmungen zwischen Hydroskelett-Theorie und NAP (1) für die Basis der Bilateria, (2) die Deuterostomia und (3) die Lophotrochozoa ausgemacht worden (bei letzteren speziell hochderivierter Status der Tentaculata und Plathelminthes excl. Acoela/Acoelomorpha, sowie Polyphylye der Annelida). Demzufolge fehlt nur noch eine konstruktionsmorphologische Interpretation der Ecdysozoa, und auch diese erscheint innerhalb des Hydroskelettmodelles auf problemlose Weise möglich (Abb. 6, Abb. 7).

Nach dem bisher gesagten ist zunächst naheliegend, dass im Rahmen der Hydroskelett-Theorie kein exklusives Annelida+Arthropoda-Taxon postuliert wird, da die angeblichen Synapomorphien dieses klassischen Articulata-Taxons, wie Polymerie und Teloblastie, auf den polymer-coelomaten Urbilaterier zurückzuführen sind. Trotzdem wurden die Arthropoda konstruktionsmorphologisch von polychaetenartigen Vorkonstruktionen abgeleitet (GRASSHOFF 1981, vgl. Abb. 7), wie es auch im Rahmen der traditionell-morphologischen Articulata-Hypothese meist der Fall ist. Eine Deutungsmöglichkeit für die Ecdysozoa-Hypothese ergibt sich, wenn man berücksichtigt, dass konstruktionsmorphologisch betrachtet auch die „Aschelminthen“-Konstruk-

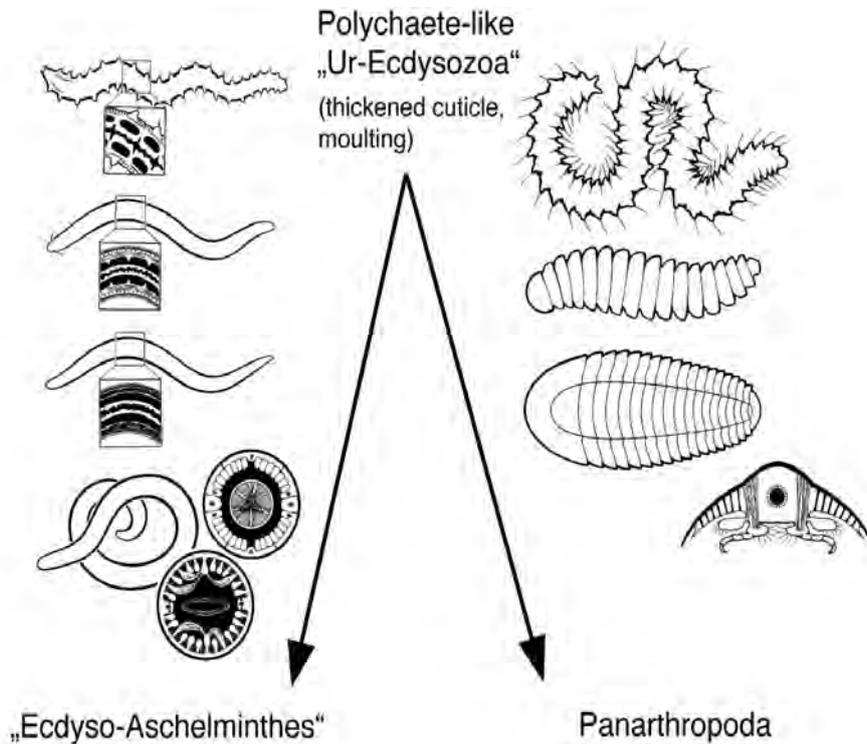


Abb. 7: Konstruktionsmorphologische Deutung der molekularsystematisch begründeten Ecdysozoa-Hypothese durch Zusammenführung der Nematodenableitung von GUTMANN (1989, links) und der Arthropodenableitung von GRASSHOFF (1981, rechts). Da sowohl der Nematoden- als auch der Arthropodenbauplan auf polychaetenartige Vorkonstruktionen zurückgeführt wird, ist die Ecdysozoa-Hypothese unter konstruktionsmorphologischem Aspekt kein besonderes Problem. Annehmbar wird sie speziell dadurch, dass der Erwerb einer verdickten Cuticula in einem sehr frühen Stadium erfolgen muss: Der Abbau der querschnittsichernden Ringmuskulatur und Dissepimente – wie in der Nematodenableitung gezeigt – ist konstruktiv nur möglich, wenn eine ausreichend verstärkte Cuticula die formerhaltende Funktion übernimmt. Bei den Nematoden wird die Option des Substratschlängelns wahrgenommen, während in der Arthropodenlinie das Schlängeln zugunsten einer Vortriebserzeugung durch laterale, parapodienartige Körperanhänge aufgegeben wird. Mit Aufgabe des Schängelns kann die Cuticula bei den Arthropoda abschnittsweise sklerotisieren, während sie bei den Nematoden (und anderen „Ecdyso-Aschelminthes“) relativ flexibel bleibt.

tionen von polymer-coelomaten Vorläufern abstammen (W.F. GUTMANN 1972, 1989), wie in Abb. 7 am Beispiel der Nematoda/Nematomorpha gezeigt. Die dort dargestellte schrittweise Ableitung der Nematoda gelingt nur, wenn als initialer Schritt eine verdickte Körpercuticula angenommen wird: Erst wenn auf diese Weise die Körperform gesichert ist, können die vorher querschnittsichernden Ringmuskeln und Dissepimente sukzessive reduziert werden. Dieser Abbau innerer verspannender Strukturen ist irreversibel, da nicht zu begründen ist, wie und warum bei umgekehrter Lesrichtung in einer „pseudocoelomaten“ Längsmuskulatur-Cuticula-Konstruktion allmählich Dissepimente entstehen sollen. Es ist daher abwegig, wenn z. B. SCHMIDT-RHAESA (2004) in seriellen Gruppen von Neuronen, die bei Nematoden vorzufinden sind, repräsentative Anfänge der Segmentierung erblickt: Viel plausibler ist, dass es sich hier – wenn überhaupt – um die letzten Reste einer ehemaligen Polymerie handelt. Diese Lesrichtung wird auch von Hox-Gen-Daten unterstützt, nach denen die Nematoda einen stark reduzierten und räumlich aufgelösten Cluster aufweisen (BALAVOINE et al. 2002).

Eine phylogenetisch früh einsetzende Verstärkung der Cuticula ist anerkannterweise auch Voraussetzung für die anzunehmenden anagenetischen Einzelschritte des Arthropodisierungsprozesses (vgl. WILLMER 1990: 294). Die Ecdysozoa können im Rahmen der Hydro skelett-Theorie also bequem durch Ableitung der Arthropoda sowie der betreffenden „Aschelminthes“-Baupläne von einem polymer-coelomaten Vorläufer mit

verdickter Körpercuticula nachvollzogen werden (Abb. 7). Diese Deutung hat zudem den Vorteil, dass sie die problemlose Integration der entwicklungs-genetischen Übereinstimmungen beim Segmentaufbau von Polychaeten und Arthropoden, wie sie PRUD'HOMME et al. (2003) und DEROSA et al. (2005) nachwiesen, gestattet. Auf der anagenetischen Ebene können traditionell-morphologische Annahmen der Articulata-Hypothese beibehalten werden, während gleichzeitig auf der kladogenetischen Ebene das Resultat eines Ecdysozoa-Taxons verständlich wird (SYED 2004). Der Häutungsprozess als kennzeichnendes Merkmal der Ecdysozoa rückt innerhalb dieses Interpretationsrahmens in den Hintergrund, da hier die formsichernde Funktion der Cuticula als Voraussetzung für den Abbau der Ringmuskulatur und der Dissepimente (in letzter Konsequenz auch der Coelomräume) vergleichsweise erhellender für die morphologische Rekonstruktion des Anageneseablaufes ist. Zur Häutung bemerkten BONIK et al. (1977a), dass diese wahrscheinlich graduell aus dem abschnittweisen Abschilfern der Cuticula hergeleitet werden kann. Es ist sehr wahrscheinlich, dass solche Prozesse bereits in einigen Linien der polychaetenähnlichen „Urprotostomier“ an der Basis der Ecdysozoa/Lophotrochozoa auftraten. Beispielhaft hierfür könnte der von PAXTON (2005) beschriebene Häutungsprozess für die Kiefer-Cuticula der Polychaetenspezies *Diopatra aciculata* sein.

Mögliche Widersprüche im Vergleich zu anderen Deutungen

Abschließend wäre zu fragen, ob die hier vorgestellte Zusammenführung von NAP und Hydroskelett-Theorie durch Widersprüchlichkeiten belastet ist, welche eine stimmige Synthese möglicherweise erschweren. Nach Ansicht der Verfasser ist dies nicht der Fall. Lediglich eine neuere molekularsystematische Arbeit könnte auf einen Konflikt mit konstruktionsmorphologischen Ableitungsmodellen hinauslaufen, und zwar die Einordnung der Phoronida als Innengruppe der Brachiopoda durch COHEN & WEYDMANN (2005). Auf der anagenetischen Ebene würde dies einen Übergang vom Brachiopoden- zum Phoronidenbauplan implizieren, während konstruktionsmorphologisch betrachtet die umgekehrte Lesrichtung anzunehmen ist (W.F. GUTMANN et al. 1978). Da der 18S+28S rRNA-Studie von COHEN & WEYDMANN nur zwei Phoroniden-Sequenzen gegenüber zehn Brachiopoden-Sequenzen zugrunde liegen, sollte man hier weitere Untersuchungen mit größerem Phoronidensampling abwarten, zumal vorangegangene Studien mehrheitlich ein Schwestergruppenverhältnis Phoronida+Brachiopoda ergaben, und nicht den o.g. Innengruppenstatus der Phoronida.

Im Vergleich zur Zusammenführung NAP/Hydroskelettmodell werden Rückgriffe auf andere morphologische Modelle durch weitaus größere Widersprüche erschwert. Beispielsweise versuchte TAUTZ (2004), die immer deutlicheren entwicklungs-genetischen Hinweise auf einen segmentierten Urbilaterier vor dem Hintergrund der Archicoelomaten-Hypothese zu interpretieren. Hierbei ergeben sich aber mindestens drei grundsätzliche Probleme (man beachte, dass alle im folgenden aufgezählten Punkte gegen die Archicoelomaten-Deutung, aber für die Hydroskelett-Theorie sprechen). Erstens ist die Hypothese eines oligomer-coelomaten Urbilateriers, wie sie im Rahmen der Archicoelomaten-Hypothese zu fordern ist, speziell vor dem Hintergrund des Hox-Gen-Befundes, aber auch der Entwicklungs-genetik der posterioren Wachstumszone, weniger offensichtlich als die eines polymer-coelomaten Vorfahren. Zweitens sind Hemichordata und Tentaculata, die der Archicoelomatenhypothese zufolge eine Gruppe basaler Bilaterier sein müssten, molekularsystematisch weit voneinander getrennt (dies wurde weiter oben im Text bereits erwähnt, und ebenso, dass für die Tentaculata aufgrund des Hox-Gen-Befundes eher ein polymerer als oligomerer Vorfahre anzunehmen ist). Drittens ist das basale Ausscheren der Acoela bzw. Acoelomorpha im Rahmen der Archicoelomatenhypothese nicht zu erwarten, da acoelomate Baupläne hier prinzipiell später als oligomer-coelomate entstehen, und demzufolge eher nach den „Archicoelomaten“-Repräsentanten hätten abzwei-

gen müssen. Die Archicoelomatenhypothese lässt aufgrund der Herleitung des Coeloms von Gastralaschen eines coelenteratenhaften Vorläufers keinen Raum für die Annahme eines acoelomaten Bilateria-Übergangsstadiums; die isoliert-basale Stellung der Acoela/Acoelomorpha könnte hier wenn überhaupt nur über eine Reihe von Zusatzannahmen begründet werden.

Die isoliert-basale Stellung der Acoela/Acoelomorpha ist auch mit dem System von HADZI (1963) nicht zu vereinbaren, welches für den Sonderstatus der Acoela als basale Metazoa (!) berühmt-berüchtigt ist. HADZI ging von einer diversen Ameria-Radiation aus, bevor der Übergang zu den Polymeria erfolgt. Diese basale Ameria-Radiation ist mit den molekularen Daten unvereinbar, während HADZIs Idee eines Polymeria-Überganges, aus dem sämtliche Oligomeria erst als hochabgeleitete Formen hervorgehen, im Prinzip mit dem Schema in Abb. 1 übereinstimmt. Wie weiter oben im Text bereits erwähnt, nimmt HADZI dabei auch den Status der Tentaculata als hochabgeleitete Protostomia vorweg.

Inkonsequent wirkt bei HADZI die Ableitung der „Chordonia“ von enteropneustenartigen Vorfahren: Dies impliziert einen Abbau der Polymerie beim Übergang zu den Enteropneusten, gefolgt von einer „re-polymerization“ (HADZI) beim Übergang zu den Acrania. Neuerdings wird diese Deutung aber mit Hinweis auf entwicklungs-genetische Daten übernommen, denzufolge Enteropneusten in ihrer dorsoventralen Organisation mehr Ähnlichkeiten zu Protostomiern aufweisen (GERHART et al. 2005). In der Folge wird davon ausgegangen, dass Chordaten aus dorsoventral invertierten Enteropneusten hervorgingen (NÜBLER-JUNG & ARENDT 1999). Es kann nicht genug betont werden, dass es sich hierbei um ein völlig unrealistisches, im Kern sogar anti-evolutives Modell handelt (sprunghafte Überführung eines Rezentbauplanes in einen anderen), welches zudem mit absurden Zusatzannahmen wie der angeblichen Neuentstehung des Mundes belastet ist (die Mundöffnung würde sich sonst nach der Inversion auf der falschen Seite befinden). Die Frage ist, wie eine schrittweise Überleitung zwischen den beiden Bauplänen hergestellt werden kann. W.F. GUTMANN (1967, 1969) löst dies auf konstruktionsmorphologischem Wege; seine Enteropneusten-Rekonstruktion liefert Begründungen für kritische Details wie Umkehrung des Blutkreislaufes und Dorsalverlagerung der Kiemenspalten, so dass die Annahme einer dorsal-ventral-Inversion überflüssig wird (vgl. ferner W.F. GUTMANN 1970, GUTMANN & BONIK 1979). Dies akzeptierend, wären Enteropneusten also keine Übergangsformen zwischen polymeren Proto- und Deuterostomiern. Der direkte Anschluss acranierartiger Urdeuterostomier an polymere, polychaetenartige Protostomier (vgl. Abb. 6 Nr. 1)

scheint auch weitaus besser geeignet, die zahlreichen entwicklungs-genetischen Ähnlichkeiten zwischen diesen Großgruppen (insbesondere hinsichtlich Segmentierung, Sinnessystemen und Körperanhängen, vgl. z. B. PUEYO & COUSO 2005) in ein graduelles Ableitungsmo-dell zu integrieren.

Zusammenfassung und Ausblick

Bei der z.Z. vorherrschenden Meinung, dass die molekularbiologisch ermittelte „New Animal Phylogeny“ nicht durch Rückgriff auf morphologisch begründete Großphylogenien untermauert werden kann, handelt es sich um eine Fehleinschätzung. Die Berücksichtigung der Gallertoid-Hydroskelett-Theorie, welche in ihren Anfängen bis in das Jahr 1966 zurückreicht, ermöglicht eine weitreichende morphologische Nachvollziehbarkeit aktueller molekularbiologischer Befunde. Somit lässt sich der Forschungsstand zur Großphylogenie der Metazoa dahingehend zusammenfassen, dass mindestens ein Entwurf vorliegt, der durch zwei unabhängige Rekonstruktionsansätze – Konstruktionsmorphologie und Molekularbiologie – gestützt wird. Dieser Entwurf, den man vielleicht als „total evidence“-Modell bezeichnen könnte, ist durch mehrere sehr spezifische Einzelhypothesen charakterisiert: Diskutiert wurden im vorliegenden Artikel v.a. der Übergang von kompakten zu polymer-coelomaten Urbilateriern ohne oligomere oder pseudocoelomate Zwischenstufen, der Status der Tentaculata als hochabgeleitete Protostomier, der Status der Pterobranchia, Echinodermata und Tunicata als hochabgeleitete Deuterostomier sowie die Ablehnung der traditionell-morphologischen Articulata-Hypothese.

Aus diesem erneuerten phylogenetischen Interpretationsrahmen ergeben sich logischerweise eine Reihe von forschungsleitenden Konsequenzen. Generell ist festzustellen, dass eine detaillierte großphylogenetische Hypothese zwangsläufig in die Systematik auf taxonomisch niedrigerer Ebene hineinwirkt (W.F. GUTMANN 1972: 5). Insbesondere die Annahme eines coelomsegmentierten Urbilateriers erfordert eine Revision etablierter merkmalsmorphologischer Interpretationen, da in der Folge für viele Abstammungslinien bzw. Schwestergruppen eine entsprechende Organisation im Grundmuster angenommen werden muss. Ein Beispiel wären die Nemertini, für die bisher meist nur diskutiert wurde, ob sich bei dieser Gruppe vorzufindende Coelomräume mit den Coelomen anderer Bilaterier in Verbindung bringen lassen. Relativ weniger beachtet wurde die Beschreibung von Nemertinen mit einer „pseudo-segmentierten“ Organisation (BERG 1985). Zusammen mit Befunden von MASLAKOVA et al. (2004), denzufolge in der Embryogenese der Nemertini noch versteckte Anklänge an eine vormalige indirekte Entwick-

lung über Trochophora-Larven auftreten, wäre zu prüfen, ob die „segmentierten“ Nemertini-Spezies Übergangsformen von annelidenähnlichen Vorläufern repräsentieren. Generell wäre die traditionell-morphologisch bereits geführte Diskussion über etwaige phylogenetische Zusammenhänge zwischen „Eusegmentation“ und „Pseudosegmentation“ auf erneuerter Grundlage wieder aufzunehmen, insbesondere durch Heranziehung entwicklungs-genetischer Daten. Dies betonen v.a. BALAVOINE & ADOUTTE (2003), die entgegen der meisten „Lehrbuchdarstellungen“ für ungefähr 14-18 Bilaterierlinien mögliche Segmentationsformen bzw. Reste einer ehemaligen Eusegmentierung verzeichnen. Mit dieser hohen Anzahl „segmentierter“ Bilaterierlinien wären zunächst einmal die routinemäßig vorgebrachten Parsimonieargumente gegen die Urpolymeria-Hypothese entkräftet. Doch sogar wenn zukünftige entwicklungs-genetische Daten die in Abb. 1 gezeigte Sichtweise unterstützen sollten, bliebe die Frage nach den Ursachen für die jeweilige Modifikation – bis hin zu völligem Abbau – der polymer-coelomaten Grundorganisation. Offensichtlich stellt die Konstruktionsmorphologie den konsequenten methodischen Zugang für die Rekonstruktion schrittweiser morphologischer Umwandlungsschritte unter Beachtung funktioneller Zusammenhänge dar. Dies anerkennend, würde der hier dargelegte Fortschritt in der großphylogenetischen Forschung auch auf einen Fortschritt in Methodenfragen hinauslaufen. Der oben diskutierte Fall der Nematoden zeigt, wie eine auf reiner Merkmalsbetrachtung beruhende Sichtweise von Evolution – die aufgrund von Parsimonievorgaben immer wieder Lesrichtungen von „einfachen“ zu „komplexen“ Bauplänen ergibt – durch eine konkret naturwissenschaftlich-kausale Argumentation abgelöst werden kann.

In der ersten Publikation zur NAP (ADOUTTE et al. 1999) wurde besonders die Unvereinbarkeit der Resultate mit einer morphologischen Progressionsreihe nach dem Schema acoelomat-pseudocoelomat-coelomat hervorgehoben (d.h. einem „Lehrbuchschema“, welches ADOUTTE et al. ebd. auf den Einfluss des HYMAN'schen Werkes im angloamerikanischen Sprachraum zurückführten). Die sich mit den neuen Befunden abzeichnende Umkehrung der Lesrichtung sollte u. a. auch ein erneuertes Interesse an den Rezentmodellen aus dem Formenkreis der „Annelida“ bewirken. Es ist hier nochmals anzumerken, dass insbesondere unter den Polychaeta genügend Rezentbeispiele für den unzweifelhaften Übergang von polymer-coelomater zu pseudocoelomater/mixocoelomater oder acoelomater Organisation existieren. Es ist aber sehr fraglich, ob das Verständnis solcher evolutiven Transformationen über die z.Z. in den morphologischen Disziplinen dominierende Ultrastrukturforschung erreicht werden kann. Stattdessen

müsste der Bewegungsapparat als funktionelle Ganzheit in den Focus der großphylogenetischen Forschung gerückt werden, da gerade hier die direktesten Erklärungsmöglichkeiten für tiefgreifende Umbauten bzw. Reduktionsprozesse zu suchen sind. Eine konsequente morphologische Aufarbeitung der NAP würde also auf Stärkung funktionsmorphologischer Ansätze gegenüber merkmalsmorphologischen Ansätzen hinauslaufen, was sehr deutlich von JENNER (2004) bemerkt wurde. Als neue technische Mittel für die Erforschung funktions- und konstruktionsmorphologischer Zusammenhänge sind hier v.a. Computersimulationen zu nennen (vgl. BREINER et al. 2004). Es ist zu erwarten, dass mit diesem Hilfsmittel insbesondere Aussagen zur evolutiven Ökonomisierung und Optimierung organischer Konstruktionen (z. B. beim Abbau querschnittsichernder Ringmuskulatur zugunsten einer verdickten Cuticula, wie generell für die „Aschelminthen“-Baupläne anzunehmen) auch unter quantitativem Aspekt formuliert werden können.

Aus alledem ergibt sich, dass der im vorliegenden Artikel aufgezeigte Fortschritt in der Großphylogenie eine zwingende Rückwirkung auf die methodischen Grundlagen evolutionsbiologischer Forschung hat. Für die hier verhandelte rein empirische Ebene ist dies mit VOGEL (1989) zusammenzufassen: „Biologische Form ist durch mechanische Kräfte erzwungen, Ontogenie ergibt sich aus mechanischen Prozessen, Phylogenie verknüpft eine Serie kohärenter Konstruktionen. Wenn dies richtig ist, sollte phylogenetisches Rekonstruieren und sollte Natürliche Systematik so weit wie möglich konstruktionsmorphologisch untermauert sein.“

Man könnte allerdings einwenden, dass die nachgewiesenen hochspezifischen Übereinstimmungen zwischen NAP und Gallertoid-Hydroskelettmodell auf einer rein zufälligen Kongruenz zweier (jeweils möglicherweise fehlerhafter) Hypothesen beruhen. Dieses Gegenargument muss jedoch auf der methodologischen Ebene geführt und begründet werden, d.h. es wäre die „Fehlerhaftigkeit“ beider Ansätze zu diskutieren und es müssten die jeweiligen Geltungsbereiche (Erkenntnisgehalte) abgegrenzt und einander gegenübergestellt werden (siehe M. GUTMANN et al. in diesem Band).

Literatur

- ADOUTTE A., BALAVOINE G., LARTILLOT N. & R. DE ROSA (1999): Animal evolution – the end of intermediate taxa? — *Trends Gen. Evol.* **15** (3): 104-108.
- ADOUTTE A., BALAVOINE G., LARTILLOT N., LESPINET O., PRUD'HOMME B. & R. DE ROSA (2000): The new animal phylogeny: Reliability and implications. — *Proc. Nat. Acad. Sci.* **97** (9): 4453-4456.
- AGUINALDO A.M.A., TURBEVILLE J.M., LINFORD L.S., RIVERA M.C., GAREY J.R., RAFF R.A. & J.A. LAKE (1997): Evidence for a clade of nematods, arthropods and other moulting animals. — *Nature* **387** (6632): 489-493.
- BALAVOINE G. (1997): The early emergence of platyhelminths is contradicted by the agreement between 18S rRNA and Hox genes data. — *Life Sci.* **320** (1): 83-94.
- BALAVOINE G. (1998): Are Platyhelminthes coelomates without a coelom? An argument based on the evolution of Hox genes. — *Amer. Zool.* **38** (6): 843-858.
- BALAVOINE G. & A. ADOUTTE (2003): The segmented Urbilateria: A testable scenario. — *Integr. Comp. Biol.* **43** (1): 137-147.
- BALAVOINE G., DE ROSA R. & A. ADOUTTE (2002): Hox clusters and bilaterian phylogeny. — *Mol. Phyl. Evol.* **24** (3): 366-373.
- BARTOLOMAEUS T. (1993): Die Leibeshöhlenverhältnisse und Nephridialorgane der Bilateria – Ultrastruktur, Entwicklung und Evolution. — Habilitationsschrift, Universität Göttingen.
- BARTOLOMAEUS T. (2001): Ultrastructure and formation of the body cavity lining in *Phoronis muelleri* (Phoronida, Lophophorata). — *Zoomorph.* **120**: 135-148.
- BERG G. (1985): *Annuloneurites* gen. nov., a new segmented hoplonemertean. — In: CONWAY MORRIS S., GEORGE J.D., GIBSON R. & H.M. PLATT (Hrsg.), *The origins and relationships of lower invertebrates*. Clarendon Press, Oxford: 200-209.
- BLEIDORN C., PODSIADLOWSKI L. & T. BARTOLOMAEUS (2006): The complete mitochondrial genome of the orbiniid polychaete *Orbinia latreillii* (Annelida, Orbinidae) – a novel gene order for Annelida and implications for annelid phylogeny. — *Gene* **370**: 96-103.
- BONIK K., GRASSHOFF M. & W.F. GUTMANN (1976): Die Evolution der Tierkonstruktionen I: Problemlage und Prämissen. II: Vielzeller und die Evolution der Gallertoiden. — *Nat. Mus.* **106** (5): 129-143.
- BONIK K., GRASSHOFF M. & W.F. GUTMANN (1977a): Die Evolution der Tierkonstruktionen VI. Von der segmentalen Wurmhydraulik zum Außenskelett-Muskelsystem der Gliederfüßer. — *Nat. Mus.* **107** (5): 131-140.
- BONIK K., GRASSHOFF M. & W.F. GUTMANN (1977b): Funktion bestimmt Evolution. — *Umsch. Wiss. Tech.* **77** (20): 657-668.
- BONIK K., GUTMANN W.F. & R. HAUDE (1978): Stachelhäuter mit Kiemen-Apparat: Der Beleg für die Ableitung der Echinodermen von Chordatieren. — *Nat. Mus.* **108** (7): 211-214.
- BOURLAT S., NIELSEN C., LOCKYER A., LITTLEWOOD D.T. & M.J. TELFORD (2003): *Xenoturbella* is a deuterostome that eats molluscs. — *Nature* **424** (6951): 925-928.
- BREINER T., DÖRNER R., SEILER C. & M. GUDO (2004): Visualizing organisms with hydraulic body parts: a case study in integrating simulation and visualization models. — In: DEUSSEN O., HANSEN C., KEIM D. & D. SAUPE (Eds), *Joint IEEE-Eurographics symposium on visualization*, Konstanz: 96-102.
- CAMERON C.B., GAREY J.R. & B.J. SWALLA (2000): Evolution of the chordate body plan: New insights from phylogenetic analyses of deuterostome phyla. — *Proc. Nat. Acad. Sci.* **97** (9): 4469-4474.

- CLAUSEN S. & A.B. SMITH (2005): Palaeoanatomy and biological affinities of a cambrian deuterostome (Stylophora). — *Nature* **438** (7066): 351-354.
- COHEN B.L. & A. WEYDMANN (2005): Molecular evidence that phoronids are a subtaxon of brachiopods (Brachiopoda: Phoronata) and that genetic divergence of metazoan phyla began long before the early Cambrian. — *Org. Div. Evol.* **5** (4): 253-273.
- COOK C.E., JIMENEZ E., AKAM M. & E. SALO (2004): The Hox gene complement of acoel flatworms, a basal bilaterian clade. — *Evol. Dev.* **6** (3): 154-163.
- DELSUC F., BRINKMANN H., CHOURROUT D. & H. PHILIPPE (2006): Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates. — *Nature* **439** (7079): 965-968.
- DE ROSA R. (2001): Molecular data indicate the protostome affinity of brachiopods. — *Syst. Biol.* **50** (6): 848-859.
- DE ROSA R., PRUD'HOMME B. & G. BALAVOINE (2005): Caudal and even-skipped in the annelid *Platynereis dumerilii* and the ancestry of posterior growth. — *Evol. Devol.* **7** (6): 574-587.
- DOHLE W. (2004): Die Verwandtschaftsbeziehungen der Großgruppen der Deuterostomier: Alternative Hypothesen und ihre Begründungen. — In: RICHTER S. & W. SUDHAUS (Hrsg.), *Kontroversen in der Phylogenetischen Systematik der Metazoa*. — Sitzungsber. Ges. Nat. Fr. Berlin (N.F.) **43**: 123-162.
- EDLINGER K. (1995): Die Evolution der Plathelminthen-Konstruktion. — *Nat. Mus.* **125** (10): 305-320.
- GEE H. (2001): Deuterostome phylogeny: the context for the origin and evolution of the vertebrates. — In: AHLBERG P.E. (Ed.), *Major events in early vertebrate evolution*. Taylor & Francis, London, New York: 1-14.
- GERHART J., LOWE C. & M. KIRSCHNER (2005): Hemichordates and the origin of chordates. — *Curr. Op. Gen. Dev.* **15** (4): 461-467.
- GRASSHOFF M. (1981): Arthropodisierung als biomechanischer Prozeß und die Entstehung der Trilobiten-Konstruktion. — *Paläont. Zeitschr.* **55** (3/4): 219-235.
- GRUHL A., GROBE P. & T. BARTOLOMAEUS (2005): Fine structure of the epistome in *Phoronis ovalis*: significance for the coelomic organization in Phoronida. — *Invertebr. Biol.* **124**: 332-343.
- GUDO M. (2002): The development of the critical theory of evolution: The scientific career of Wolfgang F. Gutmann. — *Theory Biosci.* **121** (1): 101-137.
- GUTMANN M. (1996): Die Evolutionstheorie und ihr Gegenstand. Beitrag der methodischen Philosophie zu einer konstruktiven Theorie der Evolution. — VWB-Verlag Berlin: 1-332.
- GUTMANN M., GUDO M. & T. SYED (2007): Ana- und Kladogenese, Mikro- und Makroevolution – Einige Ausführungen zum Problem der Benennung. — *Denisia* **20**: 23-36.
- GUTMANN W.F. (1966): Funktionsmorphologische Beiträge zur „Gastraea-Coelomtheorie“. — *Senck. Biol.* **47** (3): 225-250.
- GUTMANN W.F. (1967): Die Entstehung des Coeloms und seine phylogenetische Abwandlung im Deuterostomier-Stamm. — *Zool. Anz.* **179** (1/2): 109-131.
- GUTMANN W.F. (1969): Acranier und Hemichordaten, ein Seitenast der Chordaten. — *Zool. Anz.* **182**: 1-26.
- GUTMANN W.F. (1970): Die Entstehung des Muskelapparates der Hemichordaten. — *Z. zool. Syst. Evol.* **8** (2): 139-154.
- GUTMANN W.F. (1972): Die Hydroskelett-Theorie. — *Aufs. Red. Senck. Nat. Forsch. Ges.* **21**: 1-91.
- GUTMANN W.F. (1973): Diskussions-Beitrag zur Coelom-Problematik: Versuch einer Widerlegung der Oligomerie-(Trimerie) Theorie. — In: SCHÄFER W. (Hrsg.), *Das Archicoelomaten-Problem*. Aufs. Red. Senck. Nat. Forsch. Ges. **22**: 51-101.
- GUTMANN W.F. (1975): Das Tunicaten-Modell. — *Zool. Beitr. N. F.* **21** (2): 279-303.
- GUTMANN W.F. (1988): The hydraulic principle. — *Amer. Zool.* **28**: 257-266.
- GUTMANN W.F. (1989): Die Evolution hydraulischer Konstruktionen – organismische Wandlung statt altdarwinistischer Anpassung. — Waldemar Kramer, Frankfurt am Main: 1-201.
- GUTMANN W.F. (1997): Chordaten-Konstruktionen und ihre Evolution. Von der Kiemenreuse zum zahnbesetzten Kieferapparat. — In: ALT W.K. & J.C. TÜRP (Hrsg.), *Die Evolution der Zähne – Phylogenie, Ontogenie, Variation*. Quintessenz-Verlag, Berlin: 93-129.
- GUTMANN W.F. & K. BONIK (1979): Detaillierung des Acranier- und Enteropneusten-Modells. — *Senck. biol.* **59** (5/6): 325-363.
- GUTMANN W.F., ZORN H. & K. VOGEL (1978): Brachiopods: biomechanical interdependences governing their origin and phylogeny. — *Science* **199**: 890-893.
- HADZI J. (1963): *The evolution of the metazoa*. — Pergamon Press, Oxford, London, New York, Paris: 1-499.
- HALANYCH K.M. (1996): Convergence in the feeding apparatuses of lophophorates and pterobranch hemichordates revealed by 18S rDNA: an interpretation. — *Biol. Bull.* **190**: 1-5.
- HALANYCH K.M., BACHELLER J.D., AGUINALDO A.M.A., LIVA S.M., HILLIS D.M. & J.A. LAKE (1995): Evidence from 18S ribosomal DNA that the lophophorates are protostome animals. — *Science* **267** (5204): 1641-1643.
- HUGHES A.L. & R. FRIEDMAN (2005): Loss of ancestral genes in the genomic evolution of *Ciona intestinalis*. — *Evol. & Devol.* **7** (3): 196-200.
- IKUTA T., YOSHIDA N., SATOH N. & H. SAIGA (2004): *Ciona intestinalis* Hox gene cluster: Its dispersed structure and residual colinear expression in development. — *Proc. Nat. Acad. Sci.* **101** (42): 15118-15123.
- JACOBS D.K., HUGHES N.C., FITZ-GIBBON S.T. & C.J. WINCHELL (2005): Terminal addition, the cambrian radiation and the phanerozoic evolution of bilaterian form. — *Evol. Dev.* **7** (6): 498-514.
- JEFFERIES R.P.S. (2001): The origin and early fossil history of the acustico-lateralis system, with remarks on the reality of the echinoderm-hemichordate clade. — In: AHLBERG P.E. (Ed.), *Major events in early vertebrate evolution*. Taylor & Francis, London, New York: 40-66.
- JENNER R.M. (2004): When molecules and morphology clash: reconciling conflicting phylogenies of the Metazoa by considering secondary character loss. — *Evol. Dev.* **6** (5): 372-378.
- JENNER R.M. (2006): Challenging received wisdoms: Some contributions of the new microscopy to the new animal phylogeny. — *Integ. Comp. Biol.* **46** (2): 93-103.
- KONOPKA H.-P. (1978): Endolithische Sipunculiden. — *Nat. Mus.* **108** (5): 137-143.
- LACALLI T.C. (2002): Vetulicolians – are they deuterostomes? — *BioEssays* **24** (3): 208-211.
- MASLAKOVA S.A., MARTINDALE M.Q. & J.L. NORENBURG (2004): Vestigial prototroch in a basal nemertean, *Carinoma tremaphoros* (Nemertea; Palaeonemertea). — *Evol. Dev.* **6**: 219-226.

- METSCHNIKOFF E. (1881): Über die systematische Stellung von Balanoglossus. — Zool. Anz. **4**: 139-157.
- NÜBLER-JUNG K. & D. ARENDT (1999): Dorsoventral axis inversion: enteropneust anatomy links invertebrates to chordates turned upside down. — J. Zool. Syst. Evol. Res. **37**: 93-100.
- ODA H., WADA H., TAGAWA K., AKIYAMA-ODA Y., SATHO N., HUMPHREYS T., ZHANG S. & S. TSUKITA (2002): A novel amphioxus cadherin that localizes to epithelial adherens junctions has an unusual domain organization with implications for chordate phylogeny. — Evol. Dev. **4** (6): 426-434.
- ODA H., TAGAWA K. & Y. AKIYAMA-ODA (2005): Diversification of epithelial adherens junctions with independent reductive changes in cadherin form: Identification of potential molecular synapomorphies among bilaterians. — Evol. Dev. **7** (5): 376-389.
- PAPILLON D., PEREZ Y., CAUBIT X. & Y. LE PARCO (2004): Identification of chaetognaths as protostomes is supported by the analysis of their mitochondrial genome. — Mol. Biol. Evol. **21** (11): 2122-2129.
- PAXTON H. (2005): Molting polychaete jaws – ecdysozoans are not the only molting animals. — Evol. Devel. **7** (4): 337-340.
- PETERS D.S. (2004): Fast ein Durchbruch. — Jahrb. Gesch. Theor. Biol. **9/2003**: 25-32.
- PHILIPPE H., LARTILLOT N. & H. BRINKMANN (2005): Multigene analyses of bilaterian animals corroborate the monophyly of Ecdysozoa, Lophotrochozoa, and Protostomia. — Mol. Biol. Evol. **22** (5): 1246-1253.
- PRUD'HOMME B., DE ROSA R., ARENDT D., JULIEN J.F., PAJAZITI R., DORRESTEIJN A.W.C., ADOUTTE A., WITTBRODT J. & G. BALAVOINE (2003): Arthropod-like expression patterns of engrailed and wingless in the annelid *Platynereis dumerilii* suggest a role in segment formation. — Curr. Biol. **13** (21): 1876-1881.
- PUEYO J.I. & J.P. COUSO (2005): Parallels between the proximal-distal development of vertebrate and arthropod appendages: homology without an ancestor? — Curr. Op. Gen. Dev. **15** (4): 439-446.
- RUIZ-TRILLO I., RIUTORT M., LITTLEWOOD D.T.J., HERMIU E.A. & J. BAGUNA (1999): Acoel flatworms: earliest extant bilaterian metazoans, not members of the plathelminthes. — Science **283** (5409): 1919-1923.
- RUIZ-TRILLO I., PAPS J., LOUKOTA M., RIBERA C., JONDELIUS U., BAGUNA J. & M. RIUTORT (2002): A phylogenetic analysis of myosin heavy chain type II sequences corroborates that Acoela and Nemertodermatida are basal bilaterians. — Proc. Natl. Acad. Sci. **99** (17): 11246-11251.
- RUIZ-TRILLO I., RIUTORT M., FOUCARDE M., BAGUNA J. & J.L. BOORE (2004): Mitochondrial genome data support the basal position of Acoelomorpha and the polyphyly of Plathelminthes. — Mol. Phyl. Evol. **33** (2): 321-332.
- SCHMIDT-RHAESA A. (2004): Ecdysozoa versus Articulata. — In: RICHTER S. & W. SUDHAUS (Hrsg.), Kontroversen in der Phylogenetischen Systematik der Metazoa. Sitzungsber. Ges. Nat. Fr. Berlin (N.F.) **43**: 35-49.
- SEO H.-C., EDVARDSEN R.B., MAELAND A.D., BJORDAL M., JENSEN M.F., HANSEN A., FLAAT M., WEISSENBACH J., LEHRACH H., WINCKER P., REINHARDT R. & D. CHOURROUT (2004): Hox cluster disintegration with persistent anteroposterior order of expression in *Oikopleura dioica*. — Nature **431** (7004): 67-71.
- SEWING R. (1974): Morphologische Untersuchungen zum Archicoelomatenproblem 2: Die Körpergliederung bei Phoronis mülleri de Selys-Longchamps (Phoronida). — Zool. Jahrb. Anat. Ontogen. Tiere **92**: 275-318.
- SPAGNUOLO A., RISTORATORE F., DI GREGORIO A., ANIELLO F., BRANNO M. & R. DI LAURO (2003): Unusual number and genomic organization of Hox genes in the tunicate *Ciona intestinalis*. — Gene **309** (2): 71-79.
- STOLLEWERK A., SCHOPPEMEIER M. & W.G.M. DAMEN (2003): Involvement of Notch and Delta genes in spider segmentation. — Nature **423** (6942): 863-865.
- SYED T. (2004): Wie neu ist die „New Animal Phylogeny“? Eine mögliche Synthese morphologischer und molekularer Befunde zur Bauplan-Evolution. — Jahrb. Gesch. Theor. Biol. **9/2003**: 33-76.
- SYED T. (2006): Zur Großphylogenie der Metazoa: Molekularbiologische Befunde („New Animal Phylogeny“) und morphologische Rekonstruktionen in der Synthese. — Eingereichte Dissertationsschrift, Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt.
- TAUTZ D. (2004): Segmentation. — Dev. Cell **7** (3): 301-312.
- ULRICH W. (1973): Archicoelomaten W. Ulrich 1949 (1950-1970). — In: SCHÄFER W. (Hrsg.), Das Archicoelomaten-Problem. Aufs. u. Red. d. Senck. Nat. Forsch. Ges. **22**: 7-50.
- VOGEL K. (1989): Konstruktionsmorphologie und Rekonstruktion der Stammesgeschichte. — In: EDLINGER K. (Hrsg.), Form und Funktion: Ihre stammesgeschichtliche Grundlage. WuV-Verlag Wien: 55-63.
- WESTHEIDE W. & R.M. RIEGER (2004): Ergänzungen. — In: WESTHEIDE W. & R.M. RIEGER (Hrsg.), Spezielle Zoologie Teil 1: Einzeller und wirbellose Tiere. — Spektrum akad. Verlag Heidelberg: 863-871.
- WILLMER P.G. (1990): Invertebrate relationships. Patterns in animal evolution. — Cambridge University Press: 1-400.

Anschrift der Verfasser:

Dipl.-Biol. Tareq SYED
Morphisto-Evolutionsforschung
und Anwendung GmbH
Senckenberganlage 25
60325 Frankfurt am Main
Germany
E-Mail: syed@em.uni-frankfurt.de

Dr. Michael GUDO
Morphisto-Evolutionsforschung
und Anwendung GmbH
Senckenberganlage 25
60325 Frankfurt am Main
Germany
E-Mail: mgudo@morphisto.de

Jun. Prof. Mathias GUTMANN
Institut für Philosophie
Philipps-Universität Marburg
Wilhelm Röpke Str. 6B
35032 Marburg
Germany
E-Mail: gutmann@mail.uni-marburg.de

Lebensfähige Halobakterien aus permischem Steinsalz – und im Weltraum?

H. STAN-LOTTER, S. FENDRIHAN, A. LEGAT, M. PFAFFENHUEMER,
C. GRUBER & G. WEIDLER

Abstract: Viable halobacteria from Permian rock salt – and in outer space? Viable halobacteria (also called haloarchaea) were isolated from Permian rock salt in the alps and in England, cultivated in nutrient media and characterized using biochemical, microscopical and molecular methods. Several properties of the isolates were similar to those of known haloarchaea; however, numerous differences suggested that the strains were novel species. These microorganisms may have survived enclosed in the salt since the evaporation of ancient brines, which was before the appearance of the dinosaurs.

Halobacteria belong to the extremophilic microorganisms; they possess unusual properties, such as optimum growth at salt concentrations approaching saturation, striking red, pink or purple pigmentation, and possibly extreme longevity.

Extraterrestrial halite was discovered in meteorites from Mars and from the asteroids; evidence for salts was found on the Martian surface; in addition, measurements by the Galileo probe suggested the existence of salty brines on the Jovian moon Europa. Therefore the search for extraterrestrial life, which will be conducted in the 21st century by several space agencies, will also include the search for halophilic microorganisms.

Key words: Halobacteria, haloarchaea, salt deposit, long-term survival, extraterrestrial halite.

Einleitung

Im Laufe der Erdgeschichte gab es mehrmals massive Ablagerungen von Steinsalz (Halit, NaCl). Die größten davon datieren aus dem Kambrium (vor etwa 550 Millionen Jahren vor der Gegenwart) und danach aus dem Perm und der Trias, der Zeit vor 286 bis 213 Millionen Jahren. Dazwischen und auch noch in jüngerer Zeit lagerte sich immer wieder Salz ab, jedoch in geringerem Umfang. Im Kambrium sowie Perm und Trias wurden jeweils schätzungsweise 1,3 Millionen Kubik-Kilometer Steinsalz deponiert (ZHARKOV 1981), das entspricht etwa $1,5 \times 10^{15}$ Tonnen.

Zur Zeit des Perms waren alle Kontinente der Erde zu einem einzigen Großkontinent, Pangäa genannt, vereinigt. Das heutige Mitteleuropa lag in dieser Zeit fast am Äquator. Das Klima war sehr trocken und windig; in den Landgebieten herrschten wüstenartige Bedingungen, was die Bildung von Salzablagerungen begünstigte. Diese entstanden in großen Becken, die mit dem offenen Meer durch Kanäle verbunden waren.

Vor etwa 100 Millionen Jahren begann die Aufspaltung von Pangäa; die Kontinente drifteten auseinander und gleichzeitig verschoben sie sich nach Norden. Daher sind die geologisch alten Salzablagerungen heute vorwiegend in den nördlichen Regionen der Kontinen-

te zu finden, so in Sibirien, in Nord- und Zentraleuropa, wo sich das sogenannte Zechsteinmeer befunden hatte, in den Alpen und Karpathen (dem ehemaligen Alpen Becken), in Texas und New Mexico, in Grönland und im arktischen Gebiet von Kanada.

Die alpinen Salzsedimente wie auch die Zechstein-Ablagerungen in England, Nord- und Mitteldeutschland entstanden im späten Perm bzw. der frühen Trias. Nach der Trias fanden im alpinen Raum keine signifikanten Salzsedimentationen mehr statt, da sich durch die Auffaltung der Alpen keine großen Verdunstungsbecken mehr bilden konnten; in anderen Gegenden, zum Beispiel in Osteuropa, gab es weiter Salzablagerungen durch das vorhandene Tethys-Meer bis ins Miozän (vor etwa 20 Millionen Jahren). Die alpinen Salzsedimente wurden mit der Faltung der Bergketten nach oben geschoben und sind heute in Höhen von 500 bis 1200 Metern zu finden, überlagert von Schichten aus Ton, Sand- und Kalkstein, welche das Auswaschen des Salzes verhinderten.

Salzablagerungen entstehen heutzutage bei der Verdunstung von hypersalinen Oberflächengewässern in den wärmeren Gegenden der Erde, entweder aus natürlichen Salzseen, wie dem Großen Salzsee in Utah, dem Toten Meer in Israel, Alkaliseen in Kenya und Ägypten.



Abb. 1: Steinsalz-Klumpen aus einem Stollen im Bergwerk Bad Ischl-Perneck, erhalten nach Sprengung.



Abb. 2: Steinsalz-Bohrkerne aus dem Bergwerk Altaussee, aus ca. 700 m Tiefe stammend.

ten, oder aus Lagunen, wie z. B. in Salzgewinnungsanlagen, wo Meereswasser verdunstet wird. In diesen Gebieten sind die sogenannten Halobakterien zu finden, eine Gruppe von Mikroorganismen, die am besten bei hohen Salzkonzentrationen wachsen. Sie leben von den Zerfallsprodukten der beim Konzentrieren von Meereswasser abgestorbenen Arten. Ab Salzkonzentrationen von etwa 3-4 Molar (das entspricht etwa 15-22 % NaCl) sind Arten der Gattungen *Halobacterium*, *Haloarcula*, *Haloferax*, *Halorubrum*, *Halococcus* und anderen die vorherrschenden Organismen. Halobakterien verleihen den Salzseen eine auffallend rote Farbe aufgrund ihrer Pigmente, wie Karotin, Bakteriorhodopsin und Bakte-

rioruberin, die in ihren Membranen vorhanden sind und die zum Teil eine Schutzfunktion gegenüber der starken Sonneneinstrahlung bewirken. Halobakterien können beim vollständigen Verdunsten der Salzsolen in die sich bildenden Kristalle eingeschlossen werden; sie sind dann noch an ihrer Farbe zu erkennen und, unter dem Mikroskop, an ihrer Beweglichkeit. Aus Laborexperimenten ist bekannt, dass Halobakterien, die in derartige Salzkristalle eingeschlossen wurden, mindestens 6 Jahre lebensfähig bleiben.

Aufgrund neuerer molekularer Untersuchungen wurden die Halobakterien von den klassischen Bakterien abgetrennt und in die Gruppe Archaeobakterien (oder Archaea) eingereiht; dies sind Mikroorganismen, die vielleicht schon in der Frühzeit der Erde (z. B. im Archaikum, vor 2,5 Milliarden Jahren) existiert haben; statt der traditionellen Bezeichnung Halobakterien ist daher nun „Haloarchaea“ gebräuchlich geworden. Allerdings wird die für die Klassifizierung zutreffende Ordnung weiterhin mit „Halobacteriales“ bezeichnet und die (einzige) Familie in dieser Ordnung mit „Halobacteriaceae“ (GRANT et al. 2001); in diesem Artikel wird daher i.a. die Bezeichnung Halobakterien verwendet. Die ungewöhnlichen Eigenschaften der Halobakterien und ihre physiologischen und molekularen Anpassungen an die hohen Salzkonzentrationen sind in mehreren Büchern und Übersichtsartikeln ausführlich behandelt worden (z. B. JAVOR 1989; VREELAND & HOCHSTEIN 1993; OREN 2002; VENTOSA 2004; GUNDE-CIMERMAN et al. 2005; FENDRIHAN et al. 2006).

Steinsalz ist in Europa seit Jahrhunderten im Bergbau gewonnen worden, und bis heute wird es sowohl als festes Salz wie auch in gelöster Form als Sole erhalten, z. B. in den Salzbergwerken bei Berchtesgaden, Bad Ischl und Altaussee. Von diesen Orten stammen die Proben, die unsere Arbeitsgruppe in Zusammenarbeit mit den Salzbergwerksbetreibern erhielt. Beim Vortrieb von neuen Stollen durch Sprengungen wie auch bei den Probebohrungen in Tiefen bis zu 700 Meter unter der Oberfläche kamen Steinsalzproben (Abb. 1, 2) nach Millionen von Jahren erstmals wieder ans Tageslicht.

Wir isolierten zahlreiche lebensfähige halophile Mikroorganismen aus altem Steinsalz, die wir näher charakterisierten, wie nachfolgend beschrieben wird. Die halophilen Isolate sind möglicherweise zur extremen Langlebigkeit im Trockenzustand befähigt; die Bedeutung dieses Befunds für die Beurteilung der physikalisch-chemischen Grenzen des Lebens sowie für die Suche nach extraterrestrischem Leben wird diskutiert.

Material und Methoden

Probennahme und -vorbereitung

Steinsalzbrocken aus dem Bergwerk bei Bad Ischl von etwa 1 kg Gewicht (Abb. 1) wurden nach Sprengungen erhalten, die untertage zum Vortrieb von neuen Stollen durchgeführt wurden; Bohrkerne aus ca. 600-700 m Tiefe wurden aus dem Bergwerk Altaussee unmittelbar nach der Gewinnung aus den Metallhülsen entnommen (Abb. 2). Im Labor wurden die Steinsalzproben rundherum mit einem Bunsenbrenner abgeflammt, um mögliche Mikroorganismen, die nachträglich durch das Hantieren auf die Oberfläche gelangt sein könnten, abzutöten. Das Salz wurde langsam mit sterilem Wasser aufgelöst; nach Zugabe von Nährstoffen wurden halophile Mikroorganismen in Flüssigmedien oder auf Agarplatten gezüchtet; die Inkubation erfolgte bei 37-40 °C für einige Wochen oder manchmal auch Monate; im letzteren Fall wurde die Inkubation nach ca. 6 Wochen bei Raumtemperatur weitergeführt.

Kulturmedien: *Halococcus*-Stämme wurden unter Schütteln auf einem Innova 4080 Schüttler in M2 Medium (TOMLINSON & HOCHSTEIN 1976) kultiviert; für *Halobacterium*-Stämme wurde statt M2 das ATCC Medium Nr. 2185 (<http://www.lgcpromochem.com/atcc/>) verwendet; beide Kulturmedien enthielten 3,8 bis 4 M NaCl. Wachstum wurde durch Messen der Optischen Dichte (OD) bei 600 nm verfolgt. Für Wachstumsversuche auf verfestigtem Medium wurden Platten mit den gleichen Kulturmedien hergestellt, die eine Endkonzentration von 2 % Agar enthielten.

Halobakterien-Vergleichsstämme

Von der DSMZ (Deutsche Sammlung von Mikroorganismen und Zellkulturen, Braunschweig, Deutschland) wurden *Halococcus dombrowskii* H4 DSM14522^T, *Halobacterium salinarum*, Stämme DSM670 and DSM3754^T erhalten. *Halobacterium salinarum* NRC-1 ATCC700922 (siehe GRUBER et al. 2004 zur Reklassifizierung) stammte vom ATCC-Verteiler LGC London, UK.

Klassifizierung und Charakterisierung

Neue Isolate wurden mittels 16S rRNA Gensequenzen identifiziert und Gattungen zugeordnet; die weitere Klassifizierung erfolgte durch Analyse der polaren Lipide und Chinone, Bestimmung des G+C Gehalts, Bestimmung von Enzymaktivitäten (API-Zym-Testsystem) und Antibiotika-Empfindlichkeit, Gesamtzellproteinmustern nach elektrophoretischer Auftrennung und gegebenenfalls DNA:DNA Hybridisierungsdaten; diese Methoden sind ausführlich beschrieben worden (DENNER et al. 1994; STAN-LOTTER et al. 1999, 2002; GRUBER et al. 2004). Für alle isolierten Stämme wurden die Wachstumsoptima bezüglich Temperatur, Ionenkonzentrationen (Na⁺, Mg⁺⁺) und pH Werten bestimmt, sowie die Verwendung von Kohlenstoffquellen und Elektronenakzeptoren, die Hydrolyse von Gelatine, Stärke, Casein und Tween, wie es für die Klassifizierung von neuen Halobakterien-Stämmen empfohlen wird (OREN et al. 1997). Kolonie- und Zellmorphologie wurden bestimmt unter Verwendung von Licht- und Rasterelektronenmikroskopie (DENNER et al. 1994; STAN-LOTTER et al. 1999; GRUBER et al. 2004).

Phylogenetische Analyse

Färbung und Fluoreszenzmikroskopie

Die Färbung von Halobakterien mit dem LIVE/DEAD® BacLight bacterial viability kit L-7012 (von Molecular Probes, Inc., Eugene, OR, USA) wurde von uns beschrieben (LEUKO et al. 2004); kurz gesagt wurden Zellen in TN Puffer (50 mM Tris-HCl, pH 7,4, 4 M NaCl) suspendiert und mit den Farbstofflösungen des Kits, SYTO 9 und Propidiumjodid, bei Raumtemperatur für 15 min in Dunkelheit inkubiert. Die Halobakterien wurden im Fluoreszenzmikroskop (Axioskop von Zeiss) mit dem Filterset 25 (Zeiss) beobachtet. Das emittierte Licht wurde mittels CCD Kamera (Optronics DEI-750CE) aufgenommen und mit der Zeiss Software KS-200 dokumentiert.

Einbettung in künstlichen Halit

Halobakterien-Zellen wurden nach Erreichen einer OD von 0.9 (600 nm) durch Zentrifugation bei 5000 Upm für 20 min. geerntet, mit TN Puffer gewaschen und mit den Fluoreszenz-Farbstoffen des LIVE/DEAD kit gefärbt. Nach Ausstreichen der Zellsuspensionen auf Glas-Objektträgern wurden sie bei 37 °C 2-3 Tage in Dunkelheit inkubiert, um Austrocknung und damit Bildung von Halit-Kristallen zu erreichen. Fluoreszenz-Mikroskopie erfolgte wie oben beschrieben.

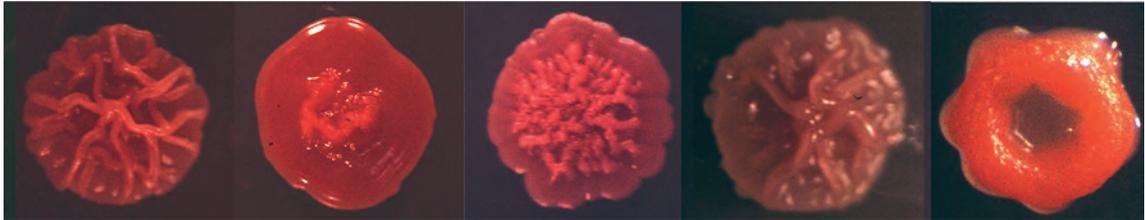


Abb. 3: Kolonien von Isolaten aus permischem Steinsalz nach Wachstum von 2-3 Monaten auf M2 Agar (TOMLINSON & HOCHSTEIN 1976). Durchmesser einer Kolonie ist ca. 1 cm.

Ergebnisse

Isolate aus Steinsalzproben und ihre Charakterisierung

Es kann oft Wochen oder sogar Monate dauern, bis sich Kolonienbildung aus dem aufgelösten Steinsalz auf den Agarplatten zeigt; die Kolonien sind meist intensiv rot, rosa oder orange gefärbt und zeigen unterschiedliche Formen und Oberflächenstrukturen, was auf unterschiedliche Arten von Mikroorganismen hinweist (Abb. 3; siehe auch STAN-LOTTER 2002).

Das erste Isolat, das wir aus Steinsalz erhielten, wurde *Halococcus salifodinae* B1p genannt. B1p ist die Stammbezeichnung und steht für „Bad Ischl, pink“. Die Zellen sind rundlich, von etwa 0,8 µm Durchmesser und wachsen meist in Tetraden, die zu größeren Aggregaten zusammengelagert sind (Abb. 4). Wir untersuchten Eigenschaften dieses *Halococcus*, z. B. die Zusammensetzung der Lipide und Proteine, die Nukleinsäuresequenzen der 16S ribosomalen RNA Gene, die als diagnostisch für die Bakterien- und Archaea-Klassifizierung angesehen werden, die Anwesenheit bestimmter Enzyme, die Empfindlichkeit auf gewisse Antibiotika, usw. Aus allen diesen Ergebnissen wurde klar, dass das Isolat den bisher bekannten *Halococcus*-Arten zwar ähnlich ist, aber doch so viele bis dahin unbekannte Eigenschaften aufwies, dass es als neue Art anzusehen ist (DENNER et al. 1994).

Obwohl dieser Mikroorganismus aus geologisch altem Material sich als neuartig erwies, war er zunächst nur ein Einzelisolat, und daher war der Einwand, dass es sich hier um ein Zufallsisolat, eventuell aufgrund einer

Kontamination handeln könnte, nicht so leicht zu entkräften. Wir erhielten dann weitere Isolate, die so ähnlich aussahen wie Stamm B1p, jedoch aus anderen Genden stammten. Aus einem Bohrkern aus dem Bergwerk in Berchtesgaden hatte Professor Stetter von der Universität Regensburg ein kokkenförmiges halophiles Isolat schon im Jahre 1988 gewonnen, noch ehe wir mit unseren Untersuchungen begonnen hatten. Das Isolat hat die Bezeichnung BG2/2 bekommen. Ein weiterer Stamm, Br3 genannt, war von Terry McGenity und William Grant, Universität Leicester, aus einem Zechstein-Salzbergwerk in England isoliert worden. Alle drei Stämme sind Halokokken, mit Durchmessern von etwa 0,8 µm, und wachsen in Aggregaten, wie in Abb. 4 zu sehen; sie zeigten Ähnlichkeiten in der Pigmentierung, der Kolonie-Form und vielen anderen biochemischen und molekularen Merkmalen. Diese Ergebnisse ließen darauf schließen, dass in geographisch entfernten Salzablagerungen, die aus dem gleichen geologischen Erdzeitalter stammen, sehr ähnliche lebensfähige *Halococcus*-Arten vorkommen. Darüberhinaus konnten wir acht Jahre nach der ersten Probenahme im Salzbergwerk Bad Ischl nochmals einige neue Stämme aus Steinsalz isolieren, die sich als identisch mit *Halococcus salifodinae* B1p erwiesen (STAN-LOTTER et al. 1999). Alle Isolate waren unabhängig voneinander von verschiedenen Personen zu verschiedenen Zeiten gemacht worden; dies zeigte, dass die Isolierung von lebensfähigen Halokokken aus geologisch altem Steinsalz reproduzierbar ist. Die Ergebnisse sind zumindest kompatibel mit der Vorstellung, dass die halophilen Kokken die Überreste von Mikroorganismen sein könnten, die schon vor Millionen von Jahren die hypersalinen Meere bewohnten.

Tab. 1: Halobakterien aus permischem Steinsalz und Salzsole.

Organismus, Stamm	Typenstamm (†), Katalognummern	Herkunft	Literatur
<i>Halococcus salifodinae</i> B1p	DSM8989 ^T ATCC51437 ^T JCM9578 ^T	Steinsalz (Klumpen), Bad Ischl, Österreich	DENNER et al. 1994
<i>Halococcus salifodinae</i> BG2/2	DSM13045	Salzbohrkern, Berchtesgaden, Deutschland	STAN-LOTTER et al. 1999
<i>Halococcus salifodinae</i> Br3	DSM13046	Salzsole, Bergwerk Cheshire, England	STAN-LOTTER et al. 1999
<i>Halococcus salifodinae</i> N1	DSM13070	Steinsalz (Klumpen), Bad Ischl, Österreich	STAN-LOTTER et al. 1999
<i>Halococcus salifodinae</i> H2	DSM13071	Steinsalz (Klumpen), Bad Ischl, Österreich	STAN-LOTTER et al. 1999
<i>Halococcus dombrowskii</i> H4	DSM14522 ^T NCIMB13803 ^T	Steinsalz (Klumpen), Bad Ischl, Österreich	STAN-LOTTER et al. 2002
<i>Halobacterium noricense</i> A1	DSM15987 ^T NCIMB13967 ^T	Salzbohrkern, Altaussee, Österreich	GRUBER et al. 2004

Ein weiteres neueres Isolat aus Steinsalz, das wir beschrieben haben (STAN-LOTTER et al. 2002), wurde *Halococcus dombrowskii* genannt, nach dem Arzt Heinz Dombrowski, der schon um 1960 über die Isolierung von lebensfähigen *Bacillus*-Arten aus Zechsteinsalz berichtet hatte (DOMBROWSKI 1963). Dieser Stamm unterscheidet sich etwas von den sonstigen *Halococcus*-Arten; er wächst bevorzugt als Diplokokken in kleinen Aggregaten (Abb. 5).

Halococcus salifodinae und *H. dombrowskii* sind bis jetzt noch nicht in hypersalinen Oberflächengewässern gefunden worden, oder in irgend welchen anderen Orten außer Salzbergwerken. Kürzlich haben wir eine Reihe von nicht-kokkoiden Halobakterien aus einem frischen Bohrkern aus dem Bergwerk in Altaussee isoliert. Die Stämme waren aufgrund ihrer 16S rRNA Gensequenzen der Art *Halobacterium salinarum* NRC-1 sehr ähnlich, dem ersten Halobakterium, dessen gesamte Gensequenz publiziert wurde (NG et al. 2000); andere Eigenschaften waren jedoch unterschiedlich, insbesondere die Phospholipid-Zusammensetzung und die Gesamtzellproteinmuster. Daher wurden diese Isolate als neue Art identifiziert und mit *H. noricense* benannt (GRUBER et al. 2004). Abb. 6 zeigt die stäbchenförmigen *H. noricense* Zellen (rechts) und zum Vergleich die durchschnittlich etwas größeren Stäbchen von *H. salinarum* NRC-1 (Abb. 6, links). Tabelle 1 enthält die bisherigen offiziell klassifizierten Isolate aus alpinem permischen Steinsalz sowie einen Stamm aus einem englischem Zechsteinbergwerk, inklusive der Katalognummern, die sie nach Aufnahme in internationale Stammsammlungen erhielten (DSM: Deutsche Sammlung von Mikroorganismen und Zellkulturen, Braunschweig, Deutschland; ATCC: American Type Culture Collection, Manassas, Virginia, USA; JCM: Japan Collection of Microorganisms, Hiro-sawa, Wako-shi, Japan; NCIMB: National Collections of Industrial and Marine Bacteria Ltd., Aberdeen, Scotland, UK).

Abbildung 7 zeigt einen phylogenetischen Stammbaum auf der Grundlage der 16S rRNA Gensequenzen. Daraus sind die Verwandtschaftsverhältnisse der Isolate aus alpinem Steinsalz zu einigen bekannten Halobakterien ersichtlich. Die Halokokken aus Steinsalz sind dem Ast zuzuordnen, der auch die bekannten Stämme *Halococcus morrhuae* (welcher ursprünglich aus gesalzenem Fisch isoliert wurde) sowie *H. saccharolyticus*, der aus Salz vom Mittelmeer stammt, enthält; sie bilden jedoch deutliche eigenständige Linien. *Halobacterium noricense* ist dem Ast der *Halobacterium*-Arten zuzuordnen und ist verwandt mit Stämmen von *H. salinarum* (aus gesalzener Rinderhaut bzw. gesalzenem Fisch isoliert) sowie *Halobacterium* sp. BpA.1, der ebenfalls aus permisch-triassischem Steinsalz (Salzbergwerk Boulby, England) stammt, jedoch noch nicht näher charakterisiert wurde (MCGENITY et al. 2000).

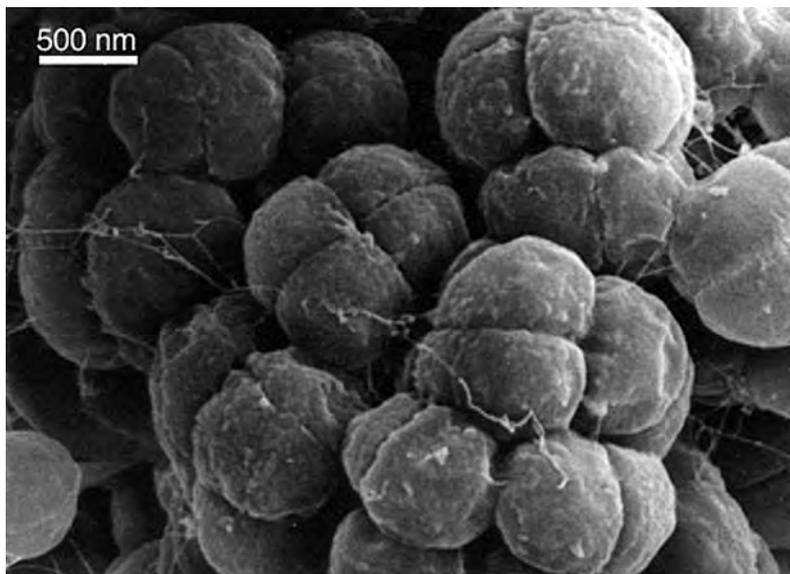


Abb. 4: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme von *Halococcus salifodinae*-Zellen. Mehrere Stämme dieser Halobakterien-Art wurden aus alpinem Steinsalz (von den Bergwerken Bad Ischl und Berchtesgaden) isoliert, außerdem auch aus Zechsteinsalz in England.

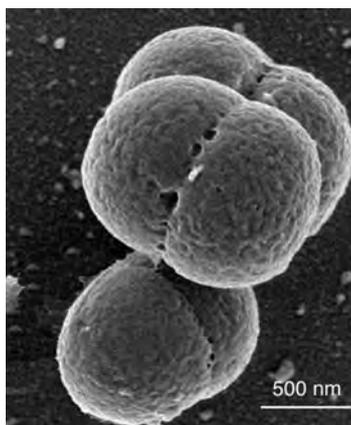


Abb. 5: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme von *Halococcus dombrowskii*, einem Isolat aus permischem Steinsalz.

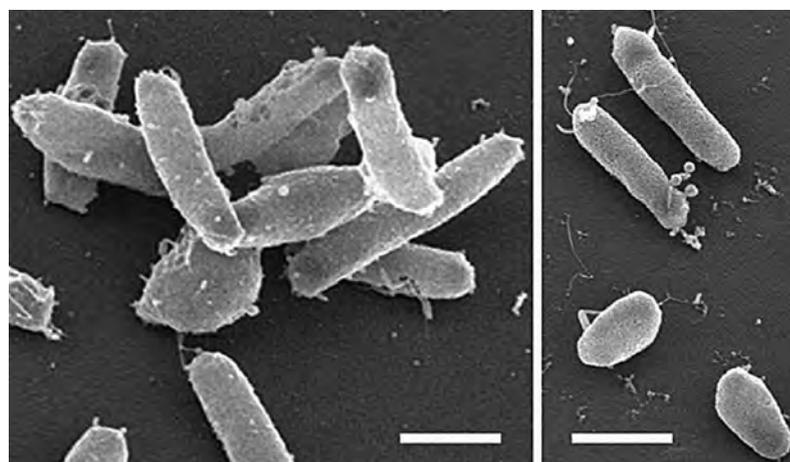


Abb. 6: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme von *Halobacterium noricense* (rechts), einem stabförmigen Isolat aus permischem Steinsalz, und von der verwandten Art *Halobacterium salinarum* NRC-1 (links). Balken, 1 µm.

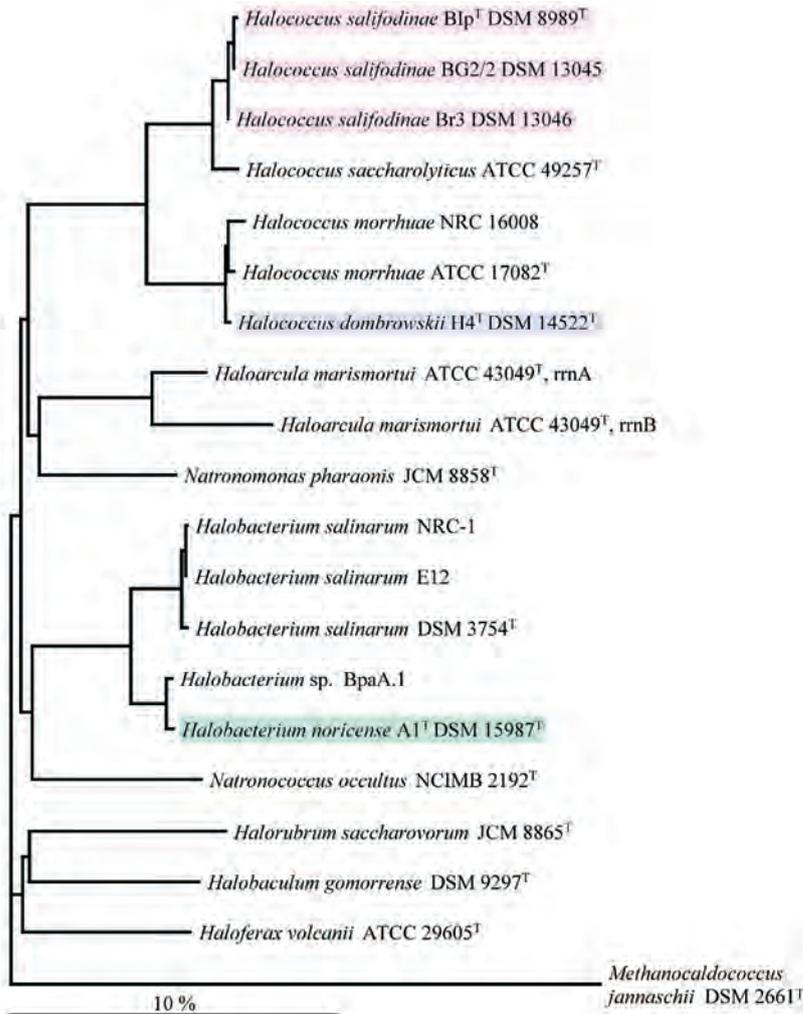


Abb. 7: Phylogenetischer Stammbaum, auf Sequenzen der 16S rRNA Gene basierend, der die Beziehungen von Halobakterien-Isolaten aus permischen Steinsalz (farbig unterlegt) zu anderen Halobakterien-Arten zeigt. Die Artnamen sind aufgeführt, gefolgt von Katalognummern. Der Balken repräsentiert 10 % Sequenzunterschiede. *Methanocaldococcus jannaschii* wurde als externe Referenz („outgroup“) benützt.

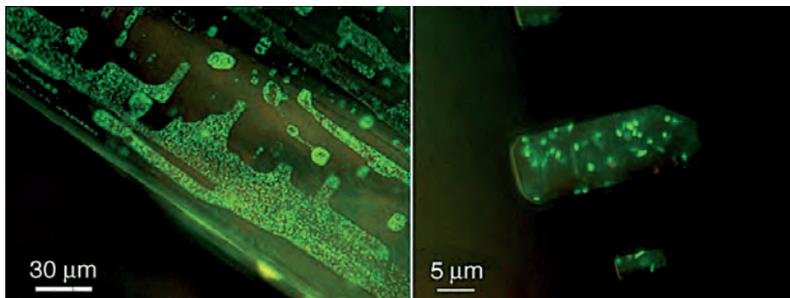


Abb. 8: Lokalisierung von gefärbten Halobakterien-Zellen in Flüssigkeitseinschlüssen von Halit-Kristallen. Die Färbung erfolgte mit dem LIVE/DEAD BacLight kit (siehe Methoden) vor dem Einbetten der Zellen in Salz. Niedrige (links) und höhere (rechts) Vergrößerung von *Halobacterium salinarum* NRC-1 Zellen, die 3 Tage in Flüssigkeitseinschlüssen eingebettet waren. Fluoreszenzmikroskopie wurde mit einem Axioskop (Zeiss) durchgeführt.

Wir haben insgesamt etwa 60 verschiedene Kolonietypen von halophilen Mikroorganismen erhalten, die sich kultivieren lassen und die wir näher untersuchen. Darüberhinaus verwenden wir die molekularen Nachweismethoden, die auf der Polymerase-Ketten-Reaktion (PCR) beruhen, mit deren Hilfe in Umweltproben, wie z. B. auch aufgelöstem Steinsalz, das Vorhandensein von Mikroorganismen gezeigt werden kann, ohne dass sie kultiviert werden. Mit der PCR haben wir bisher Hinweise für die Existenz von 123 Klonen (Halobakterien-Arten) erhalten, die sich in mindestens 12 verschiedene Gruppen ordnen lassen. Die Teilsequenzen von 16S rRNA-Genen erlaubten die Zuordnung zu bekannten Halobakterien; jedoch war keine der neu gefundenen Sequenzen identisch mit bisher beschriebenen Sequenzen (RADAX et al. 2001; STAN-LOTTER et al. 2003). Dies zeigte, dass im Steinsalz mit großer Wahrscheinlichkeit eine Vielzahl von noch unbekanntem Arten vorhanden ist.

Lokalisierung in Flüssigkeitseinschlüssen

Es ist nicht bekannt, ob Mikroorganismen in Sedimenten in den Mineralien oder in den winzigen Flüssigkeitseinschlüssen überleben, die sich in Halit bilden und die konzentrierte Salzlösungen enthalten (ROEDDER 1984). Um die Lokalisierung der Halobakterien in Salzkristallen zu bestimmen, wurden die Zellen mit fluoreszierenden Farbstoffen (LIVE/DEAD kit) angefärbt, in salzhaltigem Puffer bis zum Eintrocknen stehen gelassen (2-3 Tage) und dann mikroskopiert. Abbildung 8 zeigt die für Halit typischen kubischen oder rechteckigen Flüssigkeitseinschlüsse, die mit grün fluoreszierenden Halobakterien-Zellen angefüllt erscheinen; in etwas höherer Vergrößerung (Abb. 8, rechts) sind einzelne Zellen, die Längen von ca. 1 bis 3 µm aufweisen, deutlich zu erkennen. Der grün fluoreszierende Farbstoff SYTO 9 färbt lebensfähige Zellen; Propidiumjodid dagegen dringt in Zellen mit beschädigten Membranen ein und daher ist rote Fluoreszenz ein Zeichen für nicht-lebensfähige Zellen (siehe LEUKO et al. 2004).

Die Herstellung des „künstlichen“ Halits mitsamt den Flüssigkeitseinschlüssen ist eine Simulierung der natürlichen Eindunstungsvorgänge; es lässt sich aus der Verteilung der Fluoreszenz (Abb. 8) schließen, dass Mikroorganismen vorwiegend oder vielleicht sogar ausschließlich in den Flüssigkeitseinschlüssen von Halit-Kristallen zu finden sind, und dass sie, jedenfalls während des Beobachtungszeitraums im Labor, in den Flüssigkeitseinschlüssen lebensfähig bleiben.

Diskussion

Wie alt sind die Halobakterien aus Steinsalz?

Das pflanzliche und tierische Leben in Kambrium, Perm und Trias ist aufgrund vieler Fossilienfunde gut dokumentiert. Über mikrobielles Leben in diesen Zeiten ist allerdings wenig bekannt. Mikroorganismen sind mit dem freien Auge nicht sichtbar, und daher ist die eindeutige Identifizierung von Mikrofossilien viel schwieriger als die von größeren Fossilien. Aus den Abdrücken von Bakterien und anderen einfachen Lebensformen in der Größe einiger Mikrometer ergeben sich allenfalls Vorstellungen über die Morphologie, aber es können kaum sonstige Aussagen gemacht werden. Dennoch gibt es viele Hinweise, dass Mikroorganismen bereits vor 3,5 bis 3,8 Milliarden Jahren existiert haben, und dass sie seit damals, wie auch heute, mit Sicherheit überall vorhanden waren.

Es gibt zahlreiche neuere Berichte von der Existenz einer reichhaltigen „unterirdischen“ Biosphäre; damit sind lebensfähige Mikroorganismen gemeint, die man in großen Tiefen in Gesteinen, Sedimenten und Aquiferen gefunden hat (FREDRICKSON & ONSTOTT 2002). Auch diese unterirdischen Mikrobefunde werfen die Frage auf, ob sie genauso alt sein können wie ihre Umgebung – das gleiche Problem, wie es bei den aus Steinsalz isolierten Halobakterien vorliegt. Eine direkte Altersbestimmung ist bei Mikroorganismen schwierig, da meist nicht sehr viel Zellmaterial vorhanden ist. Wenn gar nur ein einzelnes Isolat vorliegt, ist die Aufgabe derzeit nicht zu lösen, denn die Masse einer durchschnittlichen Bakterien- oder Archaea-Zelle beträgt nur etwa ein Picogramm (10^{-12} g); das ist zu wenig für Datierungsmethoden.

Andrerseits gibt es weltweit anerkannte und auch präzise Datierungen von Sedimenten und Evaporiten. Zur Bestimmung des Alters von Steinsalzablagerungen wurden hauptsächlich Schwefelisotopen-Messungen und palynologische Analysen angewandt. Die massenspektrometrische Bestimmung des Verhältnisses von S^{32} zu S^{34} Isotopen, das für geologische Proben charakteristisch ist, ergab eindeutig, dass die alpinen Salzsedimente dem späten Perm bzw. der frühen Trias zuzuordnen sind (PAK & SCHAUBERGER 1981). Die zweite Methode erfordert Pollen- oder Sporenfunde von ausgestorbenen Pflanzen, die nach morphologischen Kriterien identifiziert werden und, zusammen mit stratigraphischen Informationen, geologischen Zeitabschnitten zugeordnet werden. In den 50er und 60er Jahren wurden von dem Wiener Paläontologen Professor Wilhelm Klaus umfangreiche palynologische Untersuchungen durchgeführt. Er identifizierte mehrere Sporentypen aus permischem alpinen Steinsalz und fand einige der gleichen Arten auch im norddeutschen Zechsteinsalz, z. B. Spo-

ren der Gattung *Lueckisporites*. Die Sporensart *Gigantospores hallstattensis* dagegen scheint charakteristisch für permische alpine Regionen zu sein und kommt u. a. im Hallstätter Salz vor (KLAUS 1963).

Vergleich von Halobakterien aus Steinsalz mit Isolaten aus Oberflächenwässern

Die phylogenetische Analyse (Abb. 7) zeigt, dass einige der Halobakterien aus altem Steinsalz sich in bekannte Gattungen der Familie Halobacteriaceae einordnen lassen. Es gab Versuche, aus den Ähnlichkeitswerten von 16S rRNA Sequenzen die Kalibrierung einer „molekularen Uhr“ zu berechnen, z. B. sollten 1,5 Nukleotid-Substitutionen pro 100 Basen einer Zeitspanne von 50 Millionen entsprechen; dies war aus der Ko-Evolution von Aphiden und ihren bakteriellen Endosymbionten abgeleitet worden (MORAN et al. 1993). Jedoch sind diese Betrachtungen umstritten, da es auch Beispiele vom Vorhandensein mehrerer 16S rRNA Gene in einem einzigen Halobakterium gibt (GEMMELL et al. 1998; VREELAND et al. 2002) die Sequenzunterschiede bis zu 5 % zeigen können. Evolutionäre Kalibrierungsversuche müssten daher vermutlich mit anderen Genen versucht werden.

Sonstige Halobakterien-Isolate aus Steinsalz sind deutlich entfernter verwandt mit bekannten Gattungen (siehe MCGENITY et al. 2000; RADAX et al. 2001); dies heißt jedoch nicht, dass solche Arten – oder ähnliche Vertreter – nicht in jetzigen Oberflächengewässern vorkommen, sondern nur, dass bis jetzt nicht hinreichend bekannt ist, ob sie dort existieren.

Überlebensstrategien

Wie aus den Ausführungen hervorgeht, ist es wahrscheinlich, dass Halobakterien über sehr lange Zeiträume in Steinsalz überleben können; vermutlich innerhalb von Flüssigkeitseinschlüssen. Es ist nicht bekannt, ob sie sich dabei in einer Art Dauerform befinden. Halobakterien – und überhaupt Archaea – sind keine Sporenbildner; allerdings sind manchmal zystenähnliche Strukturen von Halobakterien beschrieben worden (siehe GRANT et al. 1998). Die DNA der Halobakterien könnte durch hohe Konzentrationen von Kationen gegen Abbau geschützt sein, wie aus Laborexperimenten geschlossen werden kann (MARGUET & FORTERRÉ 1998). Ein äußerst langsamer Stoffwechsel der Halobakterien zur Aufrechterhaltung von Reparaturfunktionen wird von manchen Forschern vorgeschlagen (siehe MCGENITY et al. 2000); die nötigen Energiequellen könnten von Spuren organischer Materie im Salz stammen unter der Annahme, dass – über geologische Zeitspannen – Flüssigkeitseinschlüsse wandern, und die Halobakterien mit ihnen, sodass ihnen neue Substrate zugänglich sind.

Tab. 2: Halit im Weltraum.

Name/Herkunft	Methode/n	Literatur
Meteoriten		
Nakhla + andere SNC (vom Mars)	EM ^a , Infrarotspektrometrie	GOODING (1992)
Murchison (+ andere)	EM ^a , Röntgenanalyse	BARBER (1981)
Monahans (Asteroid)	Ramanspektrometrie	ZOLENSKY et al. (1999)
Zag (Asteroid)	EM ^a ; RELAX ^b	WHITBY et al. (2000)
Mond		
Europa (Jupitermond)	Infrarotspektrometrie	MCCORD et al. (1998)
Marsoberfläche		
Spirit, Opportunity	Mikroskopie, Röntgenanalyse	www.msnbc.msn.com/id/4582649/

^a (analytische) Elektronenmikroskopie

^b „Ultrasensitive resonance ionization mass spectrometer for Xenon“

Die Suche nach extraterrestrischem Leben

Mehrere Raumfahrtbehörden, wie die National Aeronautics and Space Agency (NASA) in USA und die European Space Agency (ESA), haben die Suche nach Leben im Weltraum als eines ihrer wichtigsten Ziele erklärt. Wie das Leben auf der Erde entstand, wissen wir bis jetzt nicht; es ist auch nicht geklärt, ob das Leben überhaupt auf unserer Erde selbst entstanden ist, oder vielleicht vom Weltraum auf die Erde gelangt ist – für beide Hypothesen gibt es Hinweise.

Es gab schon länger Überlegungen, auf den der Erde benachbarten Planeten Venus und Mars nach Lebensspuren zu suchen, da die Entstehung dieser Planeten im ungefähr gleichen Zeitraum erfolgte wie die der Erde, und die frühe geologische Vergangenheit dieser Himmelskörper wahrscheinlich recht ähnlich war. Die Experimente, die die Viking Landefahrzeuge der NASA 1976/77 auf der Oberfläche des Mars mit Marsboden durchführten, waren speziell auf den Nachweis von Mikroorganismen ausgerichtet. Zwar wurden die Ergebnisse dieser Experimente dann allgemein als negativ für das Vorliegen von Beweisen für mikrobiologische Aktivität beurteilt, und eine Zeitlang waren wenig weitere Forschungspläne vorhanden. Dies änderte sich jedoch gründlich seit der Entdeckung von bakterien-ähnlichen Mikrofossilien im Meteorit ALH84001 (MCKAY et al. 1996), der nachweislich vom Mars stammt. Die Pläne zur Suche nach Leben auf dem Mars bestehen nun vorwiegend doch wieder im Auffinden von Mikroorganismen. Darüberhinaus wurden seit Sommer 2000 mit der Mars Orbiter Camera (MOC) besonders eindrucksvolle Bilder von Formationen auf der Marsoberfläche erhalten (http://www.msss.com/mars_images/index.html), die wie Rinnen, Kanäle und sedimentartig geschichtete Gesteine aussehen, und die auf das frühere oder vielleicht auch rezente Vorhandensein von Wasser schließen lassen. Die damit erhaltenen Informationen haben der Suche nach Leben auf dem Mars zusätzlich neuen Auftrieb gegeben.

Halit im Weltraum

Tabelle 2 zeigt eine Zusammenstellung der bisherigen Berichte von extraterrestrischem Halit bzw. Hinweisen für Salzvorkommen. Die sogenannten SNC Meteoriten, die nach den Initialen der Fundorte Shergotty in Indien, Nakhla in Ägypten und Chassigny in Frankreich, benannt wurden, stammen vom Mars; sie enthalten Spuren von Halit, wie auch der Murchison-Meteorit und andere Chondriten. In Monahans in Texas fielen im Jahr 1998 mehrere Teile eines Meteoriten zur Erde und wurden kurz nach ihrem Aufprall untersucht. Sie enthielten ungewöhnlich große Halitkristalle von 1-3 mm Durchmesser, die mit bloßem Auge sichtbar waren, sowie Sylvit (KCl) und Wassereinschlüsse. Das Alter dieser Meteoriten wurde auf etwa 4,7 Milliarden Jahre bestimmt. Im Zag-Meteorit, der im Natural History Museum in London, England, deponiert war, wurden ebenfalls Halitkristalle entdeckt; die gleichzeitige Anwesenheit von bestimmten Xenon-Isotopen, die aus Jodisotopen entstehen, die es auf der Erde nicht gibt, bestätigte den extraterrestrischen Ursprung des Halits.

Die Galileo-Sonde, die den Jupitermond Europa umkreist, entdeckte mittels des an Bord vorhandenen Magnetometers Fluktuationen, die als magnetische Effekte von leitfähigen Strömungen nahe der Oberfläche interpretiert wurden – sehr wahrscheinlich aufgrund eines salzigen Ozeans.

Die beiden Mars-Fahrzeuge Spirit und Opportunity fanden Hinweise für laminierte Sedimente auf der Marsoberfläche, die die einstige „Uferlinie“ eines alten Salzsees darstellen könnten. Die Elemente in Marsboden und -gesteinen, die mit dem Alpha-Partikel-Röntgenspektrometer bestimmt wurden, umfassen Na, Mg, Cl, und Br (RIEDER et al. 2004). Daher könnten gesättigte Salzlösungen, die einen stark erniedrigten Gefrierpunkt (gegenüber reinem Wasser) hätten, auf dem Mars vorhanden sein. Sie bräuchten nicht als Pfützen auf der Oberfläche existieren, sondern könnten in Gesteinsporen, zwischen Mineralkörnern, vorkommen, und sie könnten Lebensräume für Mikroorganismen darstellen.

Ausblick

Hohe Salzkonzentration sind für das Wachstum vieler Mikroorganismen kein Hindernis – ganz im Gegenteil: extrem halophile Bakterien, Archaea und auch manche einzelligen Algen gedeihen hervorragend in gesättigten Salzlösungen (JAVOR 1989). Optimales Wachstum kann bei Konzentrationen von 2,5 bis 5,2 M NaCl statt finden (KUSHNER & KAMEKURA 1988).

Halobakterien scheinen sehr lange Lebensfähigkeit in trockenen Umgebungen wie z. B. altem Steinsalz zu besitzen; weiters gibt es Halitfunde in außerirdischen

Proben. Daher erscheint es plausibel, bei der Suche nach Leben im Weltraum speziell eine Suche nach Halobakterien einzuplanen.

Um herauszufinden, ob Halobakterien überhaupt die Verhältnisse auf anderen Planeten wie dem Mars überleben könnten, haben wir begonnen, Experimente mit einer sogenannten Mars-Simulationskammer (Österreichische Akademie der Wissenschaften, Graz) durchzuführen. Dabei werden Mikroorganismen atmosphärischen Marsbedingungen ausgesetzt und anschließend auf Überlebensfähigkeit getestet (STAN-LOTTER et al. 2003). Dafür werden auch empfindliche Nachweismethoden wie die Fluoreszenzmikroskopie nach Färbung mit LIVE/DEAD Farbstoffen eingesetzt.

Zusammenfassung

Aus permischem Steinsalz der Alpen und in England wurden lebensfähige Halobakterien (auch Haloarchaea genannt) isoliert, in Nährmedien kultiviert und mittels biochemischer, mikroskopischer und molekularbiologischer Methoden untersucht. Einige physiologische und molekulare Eigenschaften waren ähnlich zu denen bekannter Halobakterien; zahlreiche Unterschiede zeigten jedoch, dass es sich um neue Arten handelt. Diese Mikroorganismen könnten seit der Verdunstung der Urmeere, d. h. noch vor dem Auftreten der Dinosaurier, im Salz eingeschlossen überlebt haben.

Halobakterien gehören zu den extremophilen Mikroorganismen; sie besitzen ungewöhnliche Eigenschaften, wie optimales Wachstum bei Salzkonzentrationen bis zur Sättigung, auffallend rote, rosa oder purpurfarbige Pigmentierung, und möglicherweise extreme Langlebigkeit.

Auch im Weltraum wurde Salz in Form von Halit entdeckt, z. B. in Meteoriten vom Mars; weiter gibt es Hinweise auf das Vorhandensein von Salz auf der Marsoberfläche sowie, durch die Galileo-Sonde, auf salzige Wasservorkommen auf dem Jupitermond Europa. Daher wird die Suche nach extraterrestrischem Leben, die im 21. Jahrhundert von mehreren Weltraumbehörden durchgeführt werden wird, auch die Suche nach halophilen Mikroorganismen einschließen.

Danksagung

Allen gegenwärtigen und früheren Mitarbeiter/n/innen an den Universitäten Salzburg bzw. Wien danken wir für Mithilfe bei taxonomischen Untersuchungen von Halobakterien-Isolaten. HSL dankt dem Fonds zur Förderung der Wissenschaften, Wien, für Unterstützung der experimentellen Arbeiten (Projekte FWF P13995-MOB, P16260-B07 und P18256-B06), Mag. Michael Mayr, Salinen Austria, für die Hilfe beim Erhalt der Steinsalzpro-

ben sowie Prof. Gerhard Wanner, Universität München, und Chris Frethem, University of Minnesota, für die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen.

Literatur

- BARBER D.J. (1981): Matrix phyllosilicates and associated minerals in C2M carbonaceous chondrites. — *Geochim. Cosmochim. Acta* **45**: 945-970.
- DENNER E.B.M., MCGENITY T.J., BUSSE H.-J., WANNER G., GRANT W.D. & H. STAN-LOTTER (1994): *Halococcus salifodinae* sp.nov., an Archaeal isolate from an Austrian salt mine. — *Int. J. System. Bacteriol.* **44**: 774-780.
- DOMBROWSKI H. (1963): Bacteria from Paleozoic salt deposits. — *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **108**: 453-460.
- FENDRIHAN S., LEGAT A., GRUBER C., PFAFFENHUEMER M., WEIDLER G., GERBL F. & H. STAN-LOTTER (2006): Extremely halophilic archaea and the issue of long term microbial survival. — *Rev. Environ. Science Bio/tech.* **5**, 1569-1605.
- FREDRICKSON J.K. & T.C. ONSTOTT (2002): Leben im Tiefengestein. — *Spektrum der Wissenschaft, Dossier* **3/2002**: 16-21.
- GEMMELL R.T., MCGENITY T.J. & W.D. GRANT (1998): Use of molecular techniques to investigate possible long-term dormancy of halobacteria in ancient halite deposits. — *Ancient Biomol.* **2**: 125-133.
- GOODING J.L. (1992): Soil mineralogy and chemistry on Mars: Possible clues from salts and clays in SNC meteorites. — *Icarus* **99**: 28-41.
- GRANT W.D., GEMMELL R.T. & T.J. MCGENITY (1998): Halobacteria – the evidence for longevity. — *Extremophiles* **2**: 279-288.
- GRANT W.D., KAMEKURA M., MCGENITY T.J. & A. VENTOSA (2001): Class III. Halobacteria class. nov. — In: BOONE D.R., CASTENHOLZ R.W. & G.M. GARRITY (eds), *Bergey's manual of systematic bacteriology*, second ed., vol. **1**, Springer Verlag, New York: 294-301.
- GRUBER C., LEGAT A., PFAFFENHUEMER M., RADAX C., WEIDLER G., BUSSE H.J. & H. STAN-LOTTER (2004): *Halobacterium noricense* sp.nov., an archaeal isolate from a bore core of an alpine Permo-Triassic salt deposit, classification of *Halobacterium* sp. NRC-1 as a strain of *Halobacterium salinarum* and emended description of *Halobacterium salinarum*. — *Extremophiles* **8**: 431-439.
- GUNDE-CIMERMAN N., OREN A. & A.PLEMITAS (Eds; 2005): Adaptations to life at high salt concentrations in archaea, bacteria and eukarya. Vol 9. — In SECKBACH J. (Series Ed.): *Cellular Origins, Life in Extreme Habitats and Astrobiology* (COLE). Springer Verlag, Heidelberg, New York.
- JAVOR B.J. (1989): *Hypersaline Environments: Microbiology and Biogeochemistry*. — Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- KLAUS W. (1963): Sporen aus dem südalpiner Perm (Vergleichsstudie für die Gliederung nordalpiner Salzserien). — *Jb. Geol. B. A. Wien* **106**: 229-364.
- KUSHNER D.J. & M. KAMEKURA (1988): Physiology of halophilic eubacteria. — In: RODRIGUEZ-VALERA F. (Ed.), *Halophilic Bacteria*, Vol 1, CRC Press Inc, Boca Raton: 109-140.
- LEUKO S., LEGAT A., FENDRIHAN S. & H. STAN-LOTTER (2004): Evaluation of the LIVE/DEAD BacLight kit for detection of extremophilic archaea and visualization of environmental hypersaline samples. — *Appl. Environ. Microbiol.* **70**: 6884-6886.

- MARGUET E. & P. FORTERRE (1998): Protection of DNA by salts against thermodegradation at temperatures typical for hyperthermophiles. — *Extremophiles* **2**: 115-122.
- MCCORD T.B., MANSÉN G.B., FANALE F.P., CARLSON R.W., MATSON D.L., JOHNSON T.V., SMYTHE W.D., CROWLEY J.K., MARTIN P.D., OCAMPO A., HIBBITTS C.A. & J.C. GRANAHAN (1998): Salts on Europa's surface detected by Galileo's near Infrared Mapping Spectrometer. The NIMS team. — *Science* **280**: 1242-1245.
- MCGENITY T.J., GEMMELL R.T., GRANT W.D. & H. STAN-LOTTER (2000): Origins of halophilic microorganisms in ancient salt deposits. — *Environ. Microbiol.* **2**: 243-250.
- MCKAY D.S., GIBSON E.K. Jr., THOMAS-KEPRTA K.L., VALI H., ROMANEK C.S., CLEMETT S.J., CHILLIER X.D.F., MAECHLING C.R. & R.N. ZARE (1996): Search for past life on Mars: Possible relic biogenic activity in Martian meteorite ALH 84001. — *Science* **273**: 924-930.
- MORAN N.A., MUNSON M.A., BAUMANN P. & H. ISHIKAWA (1993): A molecular clock in endosymbiotic bacteria is calibrated using the insect host. — *Proc. R. Soc. Lond. ser. B* **253**: 167-171.
- NG W.V., KENNEDY S.P., MAHAIRAS G.G., BERQUIST B., PAN M., SHUKLA H.D., LASKY S.R., BALIGA N.S., THORSSON V., SBROGNA J., SWARTZELL S., WEIR D., HALL J., DAHL T.A., WELTI R., GOO Y.A., LEITHAUSSER B., KELLER K., CRUZ R., DANSON M.J., HOUGH D.W., MADDOCKS D.G., JABLONSKI P.E., KREBS M.P., ANGEVINE C.M., DALE H., ISENBARGER T.A., PECK R.F., POHLSCHRODER M., SPUDICH J.L., JUNG K.W., ALAM M., FREITAS T., HOU S., DANIELS C.J., DENNIS P.P., OMER A.D., EBHARDT H., LOWE T.M., LIANG P., RILEY M., HOOD L. & S. DASARMA (2000): Genome sequence of *Halobacterium* species NRC-1. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **97**: 12176-12181.
- PAK E. & O. SCHAUBERGER (1981): Die geologische Datierung der ostalpinen Salzlagertstätten mittels Schwefelisotopenuntersuchungen. — *Verh. Geol. B.-A.* **1981**: 185-192.
- OREN A. (Ed.; 2002): *Halophilic Microorganisms and their Environments*. — Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- OREN A., VENTOSA A. & W.D. GRANT (1997): Proposed minimal standards for description of new taxa in the order Halobacteriales. — *Int. J. Syst. Bacteriol.* **47**: 233-236.
- RADAX C., GRUBER G. & H. STAN-LOTTER (2001): Novel haloarchaeal 16S rRNA gene sequences from Alpine Permo-Triassic rock salt. — *Extremophiles* **5**: 221-228.
- RIEDER R., GELLERT R., ANDERSON R.C., BRUCKNER J., CLARK B.C., DREIBUS G., ECONOMOU T., KLINGELHÖFER G., LUGMAIR G.W., MING D.W., SQUYRES S.W., D'USTON C., WÄNKE H., YEN A. & J. ZIFFEL (2004): Chemistry of rocks and soils at Meridiani Planum from the alpha particle X-ray spectrometer. — *Science* **306**: 1746-1749.
- ROEDDER E. (1984): The fluids in salt. — *American Mineralogist* **69**: 413-439.
- STAN-LOTTER H. (2002): Mikroorganismen in permischen Salzsedimenten. — *Spektrum der Wissenschaft, Dossier* **3/2002**: 10-13.
- STAN-LOTTER H., MCGENITY T.J., LEGAT A., DENNER E.B.M., GLASER K., STETTER K.O. & G. WANNER (1999): Very similar strains of *Halococcus salifodinae* are found in geographically separated Permo-Triassic salt deposits. — *Microbiology* **145**: 3565-3574.
- STAN-LOTTER H., PFAFFENHUEMER M., LEGAT A., BUSSE H.J., RADAX C. & C. GRUBER (2002): *Halococcus dombrowskii* sp.nov., an archaeal isolate from a Permo-Triassic alpine salt deposit. — *Int. J. System. Evol. Microbiol.* **52**: 1807-1814.
- STAN-LOTTER H., RADAX C., GRUBER C., LEGAT A., PFAFFENHUEMER M., WIELAND H., LEUKO S., WEIDLER G., KÖMLE N. & G. KARGL (2003): Astrobiology with haloarchaea from Permo-Triassic rock salt. — *Int. J. Astrobiol.* **1**: 271-284.
- TOMLINSON G.A. & L.I. HOCHSTEIN (1976): *Halobacterium saccharovororum* sp. nov., a carbohydrate-metabolizing, extremely halophilic bacterium. — *Can. J. Microbiol.* **22**: 587-591.
- VENTOSA A. (Ed.; 2004): *Halophilic microorganisms*. — Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- VREELAND R.H. & L.I. HOCHSTEIN (Eds; 1993): *The biology of halophilic bacteria*. — CRC Press, Boca Raton.
- VREELAND R.H., STRAIGHT S., KRAMMES J., DOUGHERTY K., ROSENZWEIG W.D. & M. KAMEKURA (2002): *Halosimplex carlsbadense* gen. nov., sp. nov., a unique halophilic archaeon, with three 16S rRNA genes, that grows only in defined medium with glycerol and acetate or pyruvate. — *Extremophiles* **6**: 445-452.
- WHITBY J., BURGESS R., TURNER G., GILMOUR J. & J. BRIDGES (2000): Extinct ¹²⁹I halite from a primitive meteorite: evidence for evaporite formation in the early solar system. — *Science* **288**: 1819-1821.
- ZHARKOV M.A. (1981): *History of Paleozoic Salt Accumulation*. — Springer Verlag, Berlin.
- ZOLENSKY M.E., BODNAR R.J., GIBSON E.K., NYQUIST L.E., REESE Y., SHIH C.Y. & H. WIESMAN (1999): Asteroidal water within fluid inclusion-bearing halite in an H5 chondrite, Monahans (1998). — *Science* **285**: 1377-1379.

Anschrift der Verfasser/innen:

Prof. Dr. Helga STAN-LOTTER
 Dr. Sergiu FENDRIHAN
 Mag. Andrea LEGAT
 Mag. Marion PFAFFENHUEMER
 Mag. Claudia GRUBER
 Mag. Gerhard WEIDLER
 Universität Salzburg
 Fachbereich Molekulare Biologie
 Abteilung Mikrobiologie
 Billrothstraße 11
 5020 Salzburg
 Austria
 E-Mail: helga.stan-lotter@sbg.ac.at

Amöben: Paradebeispiele für Probleme der Phylogenetik, Klassifikation und Nomenklatur

J. WALOCHNIK & H. ASPÖCK

Abstract: Amoebae: Show-horses for problems of phylogeny, classification, and nomenclature. Until very recently (and in many textbooks still so today) the amoebae have been regarded as a monophyletic group called Rhizopoda, which was divided into five taxa: the Amoebida, the Eumycetozoa, the Foraminifera, the Heliozoa, and the Radiolaria. Some of these have shells and have therefore largely contributed to marine sediments and thus to the orography of our planet. Others are of medical relevance, such as *Entamoeba histolytica*, the causative agent of amoebic dysentery, or the otherwise free-living amoebae *Acanthamoeba*, *Balamuthia*, *Sappinia*, and *Naegleria*, being responsible for *Acanthamoeba* keratitis, granulomatous amoebic encephalitis or primary amoebic meningoencephalitis.

The term amoeba means change or alteration and refers to the capability of several eukaryotic single cell organisms to change their shape. However, during the past years it has become very obvious that this term holds no systematic information whatsoever. The amoeboid mode of locomotion, being common not only in numerous protozoa but also in many vertebrate cells, has certainly evolved along many different lines. The breakthrough of electron microscopy and molecular biology has fundamentally altered the classification of the amoebae. Conspicuous characters, like the absence of mitochondria, the formation of fruiting bodies or the existence of a flagellate stage, are now regarded as results of convergent evolution. Consequently, the former amoebae have been split up and divided among three different phyla: the Amoebozoa, the Excavata, and the Rhizaria. The amoebozoans, including among others the genus *Amoeba*, the acanthamoebae, the entamoebae and the slime moulds, is now considered to be the sister group of the fungi plus animals. Although great progress has been achieved, the systematics and the evolution of the amoebae still pose many open questions, and the current classification scheme of the amoebae probably still requires considerable refinement. Difficulties in applying the biological species concept in most amoebae result in significant problems of nomenclature. Several possibilities to resolve these complications are discussed.

Key words: Evolution, phylogeny, classification, nomenclature, Unikonta, Amoebozoa, *Entamoeba*, *Acanthamoeba*, *Dictyostelium*, Bikonta, Excavata, *Naegleria*, Rhizaria, Foraminifera, Radiolaria, Heliozoa.

Inhalt

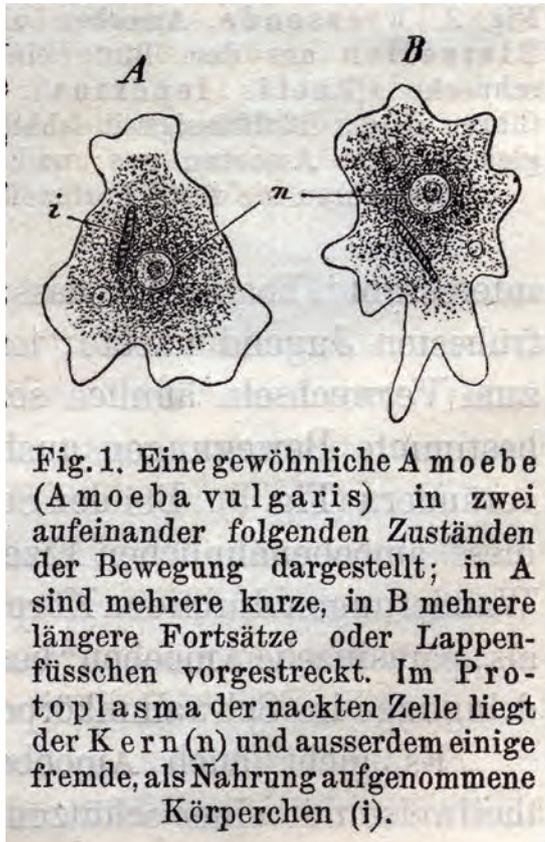
1. Einleitung	323
2. Historisches	325
3. Phylogenie und Klassifikation	331
3.1. Unikonta	333
3.1.1. Amoebozoa	333
3.2. Bikonta	337
3.2.1. Excavata	337
3.2.2. Rhizaria	337
4. Das Artproblem bei „Amöben“	338
4.1. Die freilebenden Acanthamöben	339
4.2. Die parasitischen Entamöben	341
4.3. Die sozialen Diktyostelen	342
5. Neue Nomenklatur?	343
6. Zusammenfassung	345
7. Dank	346
8. Literatur	346
9. Glossar	348

1. Einleitung

„Wenn wir nun zunächst unter unsern Protisten diejenige Gattung aufsuchen, welche uns auf der Höhe ihrer Entwicklung die einfachste Form eines solchen einzelligen Organismus, gewissermassen das **Ideal der Zelle**, darstellt, so treten uns vor allen Andern die berühmten **Amöben** entgegen“ stellte Ernst HAECKEL 1878 fest (Abb. 1).

Der Begriff „Amöbe“ (im Deutschen auch Wechseltieren) bezieht sich auf die durch die Ausbildung von so genannten Pseudopodien (Scheinfüßchen) veränderliche Gestalt, welche diese Organismen allerdings auch mit beweglichen Zellen vieler Metazoen (z. B. Leukozyten der Wirbeltiere oder Hämozyten der Insekten) gemein haben. Tatsächlich sind unter diesem Begriff nicht nur grundlegend verschiedene, phylogenetisch sehr weit voneinander entfernte Organismen, sondern auch Organismen ganz unterschiedlicher Form und Gestalt vereint. So werden sowohl die nur etwa 10 µm großen

Abb. 1: HAECKELS Darstellung einer Amöbe (Fig. 1 aus seinem Werk: „Das Protistenreich“, 1878).



Echinamöben als auch die z.T. bis zu metergroßen Schleimpilze Amöben genannt. Es gibt nackte Amöben und Amöben mit wunderschönen, ornamentalen Schalen, wie etwa die Radiolarien (Strahlentierchen). Amöben kommen sowohl im Erdreich und im Süßwasser als auch im Meerwasser vor – so die berühmten Foraminiferen (Kammerlinge), deren Schalen sich als Sedimente auf dem Meeresboden ablagerten und maßgeblich an der Bildung der großen Kalkstein-Vorkommen, aus welchen die Alpen oder auch die Felsen von Dover entstanden sind, beteiligt waren. Amöben erreichen oft ganz beträchtliche Dichten, mit mehreren hunderttausend Amöben pro Gramm Erde und mehreren Millionen pro Liter Wasser. Sie spielen insgesamt in der Remineralisierung der Nährstoffe eine entscheidende Rolle, da sie Bakterien, Algen, Hefen, andere Protozoen und sogar kleine Metazoen aufschließen und die Nährstoffe damit wieder der Nahrungskette verfügbar machen. ALEXEIEFF schrieb 1912: „Amöben können überall dort leben, wo es Bakterien gibt.“ Die meisten Amöben sind aerob, aber es gibt auch einige in der Regel parasitisch lebende anaerobe Vertreter. Weltweit wurden etwa 12.000 rezente „Amöben-Arten“ – von denen ungefähr 250 parasitisch leben – und viele tausend fossile Arten beschrieben. Radiolarien wurden bereits in etwa 1,2 Milliarden Jahre alten marinen Sedimenten nachgewiesen!

Die Amöben sind jedoch – wie wir heute definitiv wissen – alles andere als eine Gruppe im Sinne eines

Monophylums. Ihr einziges gemeinsames Merkmal ist die Fähigkeit zur Ausbildung von Pseudopodien, welche sowohl der typischen amöboiden Fortbewegung als auch der Nahrungsaufnahme (Phagozytose) dienen. Diese Pseudopodien können breit (Lobopodien), nadelförmig (Filopodien) oder auch vernetzt (Retikulopodien) sein. Die Pseudopodien der verschiedenen Amöben-Gruppen sind aber nicht homologisierbar, sie sind – und dies ist die entscheidende Erkenntnis – in der Evolution mehrmals und unabhängig voneinander entstanden.

Vermutlich war bereits der eukaryotische „Urahn“ eine amöboide Zelle, denn die Fähigkeit zur Phagozytose ist eine Voraussetzung für die Endosymbiontentheorie. Dies wird auch durch den Myosin-Typ MYTH4/ FERM, welcher bei *Dictyostelium* eine wichtige Funktion in der Zelladhäsion und damit in der Phagozytose und der Motilität erfüllt, unterstützt, denn dieser kommt bei allen Eukaryota, außer bei den Pilzen und Pflanzen vor, welche beide durch ihre – allerdings unabhängig voneinander entstandene – Zellwand die Notwendigkeit dieser Funktionen und damit auch das dafür notwendige Protein verloren haben. Frühen Eukaryoten schreibt man folgende Merkmale zu: die Fähigkeit zur Mitose, ein aus einem Endosymbiose-Ereignis hervorgegangenes Mitochondrium, ein Zentriol mit einer Geißel und Pseudopodien. *Phalansterium*, ein begeißelter Vertreter der Amoebozoa, entspricht am besten dieser Beschreibung und dient heute vielfach als Modellorganismus. BÜTSCHLI hatte bereits 1885 postuliert, dass die Amöben aus Amoeboflagellaten durch mehrfaches sekundäres Verlieren der Geißeln entstanden seien – und CAVALIER-SMITH et al. (2004) bestätigten diese Theorie, womit es sehr wahrscheinlich wird, dass der erste Eukaryot tatsächlich begeißelt – vielleicht eine begeißelte Amöbe – war.

Tatsächlich können Endosymbiose-Ereignisse auch bei rezenten Amöben beobachtet werden. *Mayorella viridis* (ein Vertreter der Paramoebidae, Amoebozoa) beispielsweise kultiviert zur Photosynthese befähigte Grünalgen als Symbionten. Bei einigen Foraminiferen geht das so weit, dass sie die Chloroplasten aus den als Nahrung aufgenommenen Algen herausholen und in Vakuolen „aufbewahren“, wo diese dann noch lange Zeit zur Photosynthese und somit zur Energieproduktion genutzt werden. Eine rezente Studie hat gezeigt, dass die filose Amöbe *Paulinella chromatophora* (Cercozoa) in einem allerdings viel jüngerem als dem pflanzlichen primären Endozytoseereignis ein anderes Cyanobakterium aufgenommen und in photosynthetische Organellen umgewandelt hat – dass also die Evolution photosynthetischer Organellen aus Cyanobakterien ein anhaltender Prozess ist (MARIN et al. 2005).

Die Klassifizierung der Amöben war von jeher und ist noch immer äußerst problematisch. Nicht nur verfügen die allermeisten Amöben über keine sexuellen Vor-

gänge, wodurch der Begriff „Art“ als Fortpflanzungsgemeinschaft nicht anwendbar ist, sondern darüber hinaus gibt es, mit Ausnahme der beschalteten Formen, kein fossiles Material, was das Nachvollziehen von Entwicklungslinien ausgesprochen schwierig macht. Dazu kommt, dass zahlreiche Amöben-Taxa eine mitunter erheblich erhöhte Evolutionsrate aufweisen.

Heute können durch molekularbiologische Methoden viele phylogenetische Fragen geklärt werden. Allerdings sind die Amöben sehr unterschiedlich gut untersucht. Während von dem wichtigen Krankheitserreger *Entamoeba histolytica* und dem in der Zellbiologie vielfach als Modellorganismus genutzten Schleimpilz *Dictyostelium discoideum* bereits die gesamten Genome sequenziert wurden, sind zahlreiche nicht oder schwer kultivierbare Amöben so gut wie überhaupt nicht untersucht. Die große Gruppe der Rhizaria, zu der nahezu die Hälfte der amöbischen Organismen zählt, ist derzeit die einzige der 6 eukaryotischen Gruppen, von der gar keine Genom-Daten zur Verfügung stehen. Mit der Fertigstellung des Genoms von *D. discoideum* im Jahre 2005 wurde übrigens das erste komplette Genom eines freilebenden Protozoons durchsequenziert.

2. Historisches

1822 prägte Jean Baptiste MARCELLIN, Baron BORY DE SAINT-VINCENT, den Begriff „amoeba“ [gr.-nlat. = Wechsel oder Veränderung], mit welchem er alle einzelnen, ihre Gestalt verändernden Organismen zusammenfasste. EHRENBURG schuf dann 1838 in seinem für die Etablierung der Protozoologie als Wissenschaftszweig bahnbrechenden Werk „Die Infusionstierchen

als vollkommene Organismen“ erstmals eine eigene Gattung für die Amöben, die Gattung *Amoeba* (Abb. 2). EHRENBURG sah allerdings in den Einzellern „kleine Metazoen“ und deutete die verschiedenen Zellorganellen als „Miniaturorgane“. BORY DE ST. VINCENT sprach sich entschieden gegen die Existenz von Organen bei diesen Organismen aus, und SCHULTZE postulierte schließlich 1854, dass der Rhizopodenkörper nichts anderes als eine Zelle sei, also vergleichbar mit den Zellen, aus denen Tiere und Pflanzen aufgebaut sind. Er schlug den Terminus „Protoplasma“ vor, und VON STEIN fügte dem noch hinzu, dass sowohl der Zellkern als auch das Protoplasma „Theilproducte der gleichen Bestandtheile einer anderen Zelle seien“. VON SIEBOLD war ein großer Verfechter dieser Zellenlehre und lieferte in seiner vergleichenden Anatomie detaillierte Beweise. Auch DUJARDIN stellte sich EHRENBURG entgegen und widerlegte dessen Theorie, dass Foraminiferen kleine Cephalopoden darstellten. Er entdeckte grundlegende Gemeinsamkeiten zwischen den Foraminiferen und den Süßwasser-Amöben und etablierte für diese beiden Gruppen 1835 die neue Klasse der Rhizopoda.

BRONN (1859) beschrieb die Rhizopoda, welche für ihn eine von vier Klassen innerhalb der Amorphozoa darstellten, als: „kriechend mittelst beständig veränderlichen Scheinfüßchen, die auch zur Einverleibung der Nahrung dienen; (nackt oder) umschlossen von zusammenhängend-vielkammerigen Kalk-Schaalen (keine Wimpern)“. Nun waren alle „Amöben“ in einer Gruppe vereint, und so sollte es für die nächsten 100 Jahre bleiben (Abb. 3).

In dieser Zeit entstanden zahlreiche Abhandlungen und Monographien zu den verschiedenen Gruppen und



Christian Gottfried EHRENBURG

Christian Gottfried EHRENBURG wurde am 19. April 1795 in Delitzsch in der Nähe von Leipzig geboren. Er studierte ab 1815 Theologie und später Medizin und Naturwissenschaften an der Universität Leipzig. 1818 promovierte er mit einer Arbeit über Pilze und wurde Mitglied der Leopoldina in Halle. EHRENBURG unternahm zusammen mit Friedrich Wilhelm HEMPRICH (1796-1825) zwei Expeditionen in den Nahen Osten und nach Arabien, wo sie tausende Pflanzen und Tiere sammelten. 1829 begleitete er Alexander VON HUMBOLDT (1769-1859) auf dessen Russland-Expedition, bei der sie bis zur chinesischen Grenze vorstießen. Nach der Rückkehr von dieser Expedition konzentrierte sich EHRENBURG auf pflanzliche und tierische Mikroorganismen, insbesondere Mikrofossilien und deren Systematik. EHRENBURG beschrieb zahlreiche neue Arten, darunter so bekannte wie das Pantoffeltierchen (*Paramecium caudatum*). Er starb am 27. Juni 1876 in Berlin.

EHRENBURG gilt als einer der Begründer der Mikrobiologie und der Mikropaläontologie und als Entdecker der Infusorien. Er war ein Verfechter der empirischen Forschung und forderte: „unermüdlich

nach strengen umsichtigen Beweisen für haltbare Meinungen und Systeme zu suchen“. In seinem zentralen Werk „Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen“ (1838) schreibt er: „Es ist meine innerste Überzeugung: Diese Infusionstierchen sind vollkommene Organismen. Sie ermöglichen uns einen Blick in das tiefere Leben der organischen Natur.“

Abb. 2: Verschiedene amöboide Organismen unter EHRENBERGS Infusionsthierchen (Tafeln VIII und IX aus „Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen“, 1838).





I. DIATOMEA V. VIII. ARCELLA. IX. CYPHIDIUM.

I. D. proteiformis - 56 - II. D. oblonga - 56 - III. D. acuminata - 57 - IV. D. Eichelys - 56 - V. A. vulgaris - 56 -
 VI. A. aculeata - 56 - VII. A. dentata - 56 - VIII. A. hyalina - 56 - IX. C. auriculum - 56 -

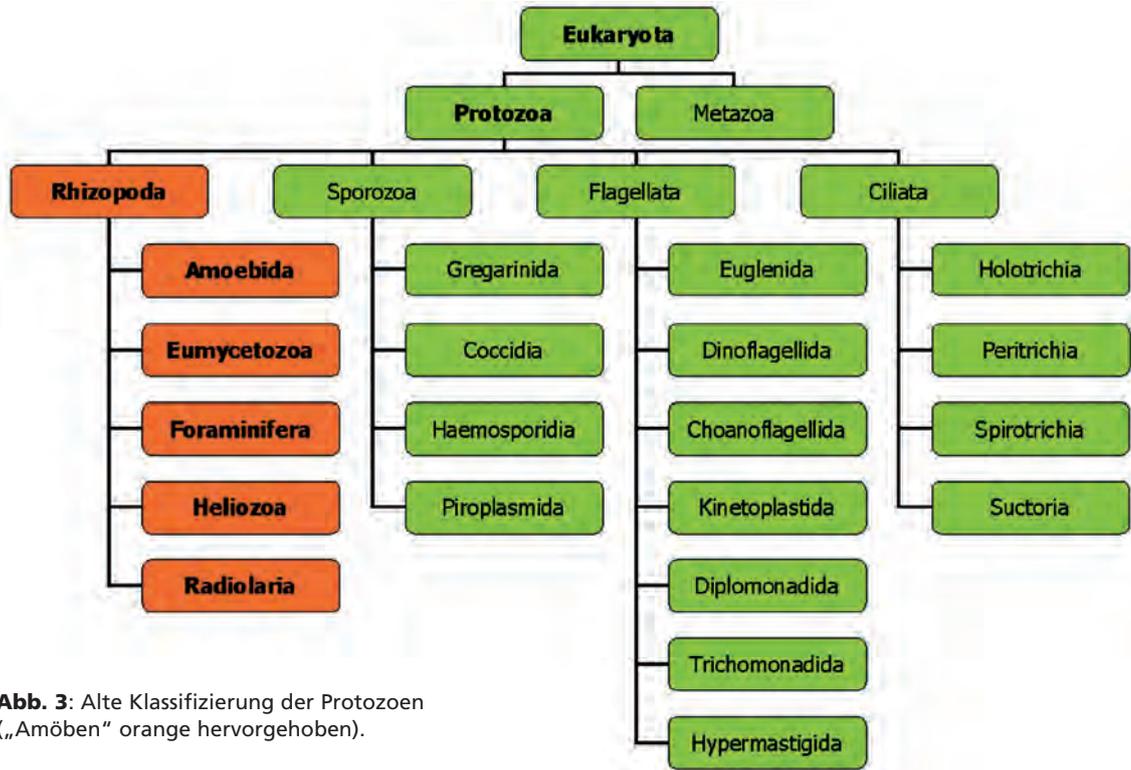


Abb. 3: Alte Klassifizierung der Protozoen („Amöben“ orange hervorgehoben).

Untergruppen der „Amöben“. Am besten erforscht waren die mit wunderschönen, ornamentalen Schalen ausgestatteten Radiolarien und Foraminiferen. HAECKEL unterschied 1862 in seiner Monographie „Die Radiolarien (Rhizopoda radiata)“ bereits etwa 4.000 verschiedene Arten (Abb. 4), welche er anhand ihrer Schalenarchitektur in zwei Klassen, die Radiolaria und die Acantharia unterteilte.

Da die nackten Amöben über weniger charakteristische morphologische Merkmale verfügen, war deren Klassifizierung lange Zeit sehr vage. Kaum jemand hat sich überhaupt mit diesen im Vergleich zu den Radiolarien und Foraminiferen „unspektakulären“ Organismen beschäftigt. Erst NÄGLER erkannte, dass es auch hier noch eine bunte Vielfalt zu entdecken gilt, so schrieb er 1911: „...Amöben, die doch scheinbar eine so einheitliche und primitive Gruppe bilden,...“. Zunächst waren es die parasitischen Formen, welche die Aufmerksamkeit auf sich zogen. LÖSCH beschrieb 1875 erstmals den Zusammenhang zwischen *Entamoeba histolytica* und chronischen Durchfällen. Immerhin aber gab es auch einige wenige Forscher, die sich der freilebenden Nacktamöben annahmen, hervorzuheben ist hier SCHULZE mit seinen „Rhizopodenstudien“ (1874-1877). Eine bedeutende Errungenschaft war außerdem die Einführung der Agarplatten-Kultivierungsmethode von FROSCHE im Jahre 1897 (90 % Leitungswasser, 10 % Nährbouillon, 0,5 % Agar-Agar), die es endlich ermöglichte, Reinkulturen (allerdings nicht axenische Kulturen) von freile-

benden Amöben herzustellen und diese über lange Zeiträume am Leben zu erhalten. NÄGLER verdanken wir die erste umfangreiche Zusammenstellung der sogenannten „Limax-Amöben“ (Nacktamöben mit geringer Pseudopodienbildung) (NÄGLER 1909). Er erkannte bereits, dass die Einteilung nach der Zystenmorphologie problematisch ist, weil diese bei vielen Arten variabel ist, und versuchte, die Amöben anhand ihrer Kernteilung zu unterscheiden. ALEXEIEFF schlug 1912 folgende Klassifizierung der Nacktamöben vor: 1. die Gattung *Amoeba*, 2. die „Limax-Amöben“, 3. die in Vertebraten parasitischen Amöben (Entamöben) und 4. die Gattung *Malpighiella*. Letztere enthält mehrere Arten, die durchwegs in Invertebraten parasitieren. WENYON (1926) teilte die Amöben, die er unter der Ordnung Amoebida zusammenfasste, in vier Familien: in die stets unbegeißelten Amoebidae, in die Paramoebidae, welche neben dem Zellkern noch einen so genannten „Nebenkörper“ aufweisen, in die Dimastigamoebidae, welche unter bestimmten Bedingungen zwei oder mehrere Geißeln aufweisen, und in die Rhizomastigidae, welche während ihrer freilebenden Phase mit einer Geißel ausgestattet sind. CALKINS (1933) wiederum unterteilte die Nacktamöben in die Familien Bistadiidae, jene mit einem amoeboiden und einem Flagellatenstadium, die freilebenden Amoebidae, die parasitischen „Endamoebidae“ und die Paramoebidae. Schließlich erkannte SINGH 1952, dass die parasitische Lebensweise allein nicht ausreichend ist, um die „Endamoeben“ in eine eigene Familie zu stellen und dass die Bildung von Flagellen unter

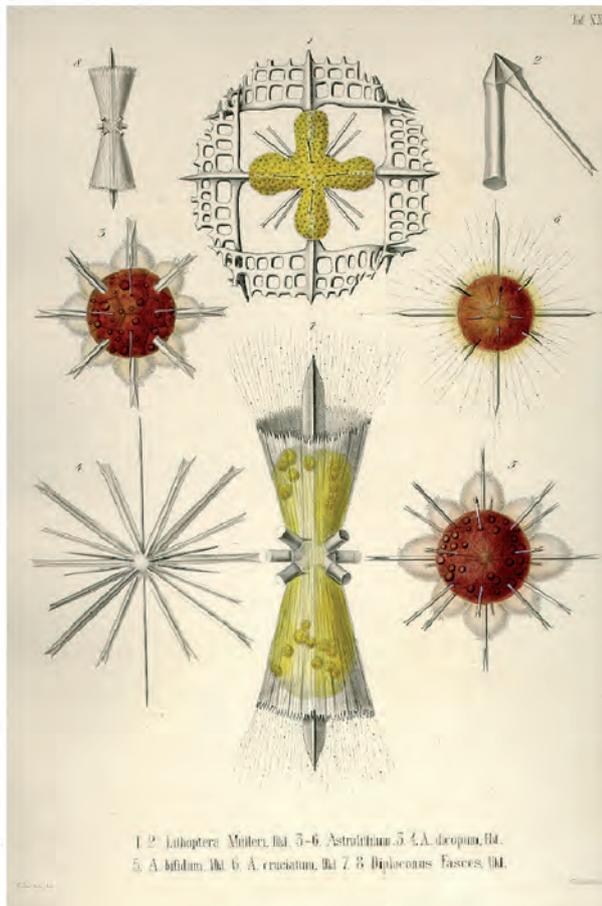
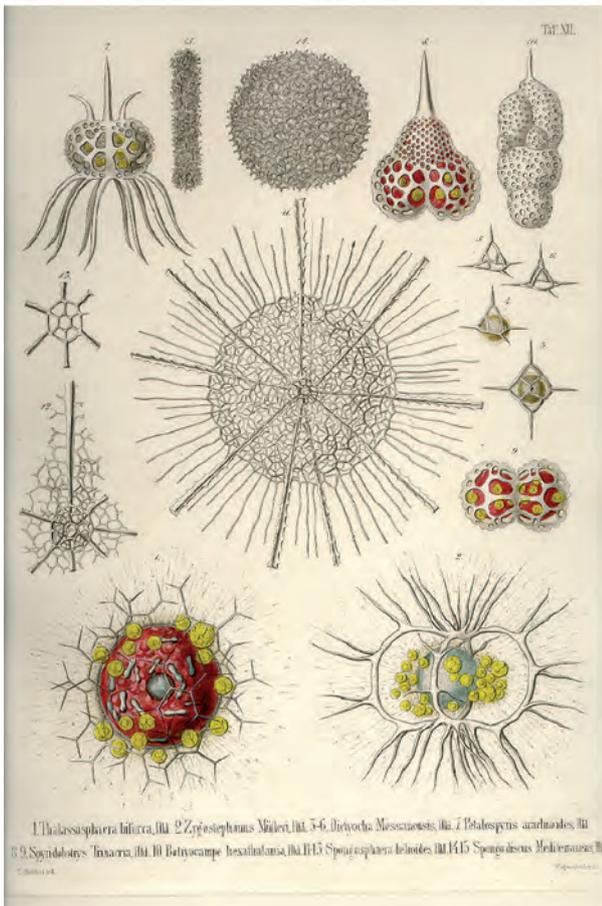
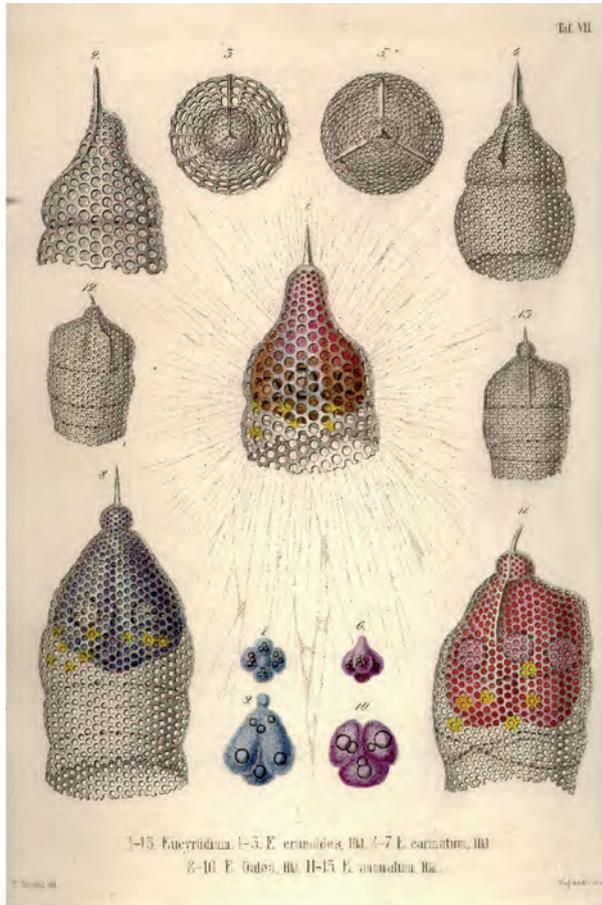
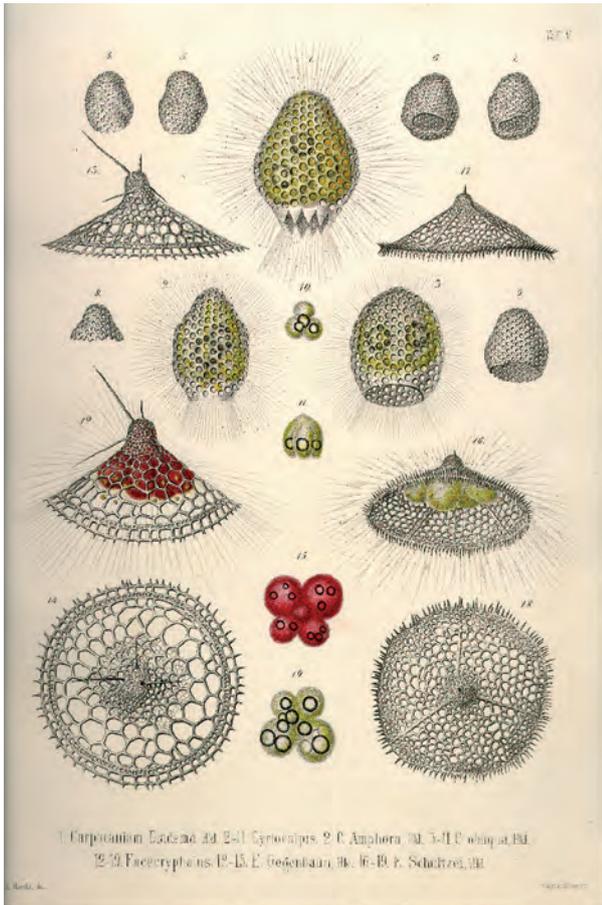
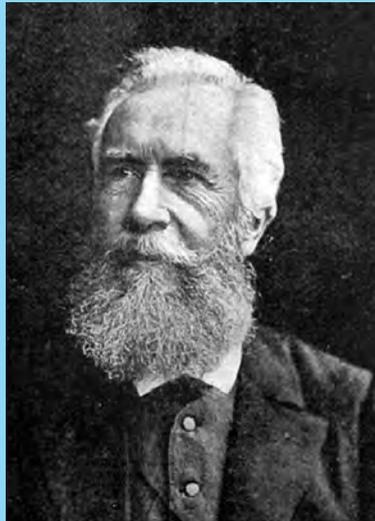


Abb. 4:
HAECKEL'S
Radiolarien
(Tafeln 5, 7, 12
und 20 aus
„Die
Radiolarien“,
1862).



Ernst HAECKEL

Ernst Heinrich HAECKEL wurde am 16. Februar 1834 in Potsdam geboren. Der Vater wurde 1835 nach Merseburg versetzt, und dort erweckte ein Privatlehrer in dem jungen Ernst die Liebe zur Naturbeobachtung. Durch eine Erkrankung am beabsichtigten Studium der Botanik gehindert, studierte HAECKEL ein Semester Medizin in Berlin. Ab Herbst 1852 belegte er bei Rudolf ALBERT VON KÖLLIKER in Würzburg Anatomie, Physiologie und Entwicklungsgeschichte, später bei Johannes MÜLLER in Berlin Zoologie. 1856 wurde er Assistent bei Rudolf VIRCHOW, der später einer der wohl berühmtesten deutschen Pathologen und außerdem zu einem erklärten Gegner der neuen Abstammungslehre und seines früheren Assistenten HAECKEL wurde. 1861 habilitierte sich HAECKEL an der Universität in Jena, wo er bereits ein Jahr später, nach dem Erscheinen seiner weltberühmten Monographie über die Radiolarien, ein Extraordinariat bekam. Mit einem viel beachteten Vortrag („Stettiner Rede“) setzte sich Haeckel am 19. September 1863 bei der 38. Versammlung der Vereinigung Deutscher Naturforscher und Ärzte vehement für die Lehre Charles DARWINs ein, dessen

Werk „Über den Ursprung der Arten durch natürliche Zuchtwahl“ kurz zuvor (1859) erschienen war. Ernst HAECKEL wurde zum eifrigsten Protagonisten und aufklärenden Verbreiter der Abstammungslehre DARWINs, den er ebenso wie Thomas Henry HUXLEY in der Folgezeit mehrfach in England besuchte. HAECKEL hatte bis 1909 die Professur für Zoologie an der Universität Jena inne und unternahm noch zahlreiche Forschungsreisen, die ihn bis ans Rote Meer und nach Indonesien führten. Mit großer Begeisterung kam er auch jahrelang im Sommer nach Österreich und unternahm dort ausgedehnte Wanderungen in den Alpen, welche er stets zum eifrigen Sammeln von mikroskopischem Material nützte. Er starb am 9. August 1919 in Jena. HAECKEL war ein wahrer „Naturfreund“, so schreibt er: „Jedesmal, wenn ich der lieben Mutter Erde wieder nahekomme, mich ganz, wie ich bin und lebe, in sie hineinstürze, Wald und Berge und Wasser auf mich ganz unmittelbar wirken lasse, dann lebe ich neu auf, und neue Begeisterung für alles Wahre, Gute und Schöne strömt in mein Herz hinein.“

bestimmten Umweltbedingungen noch zu wenig untersucht ist, um diese als Grundlage für eine Systematik heranzuziehen, und so schlug er vor, die kleinen, freilebenden Amöben in nur zwei Familien zu unterteilen, in die Schizopyrenidae und in die Hartmannellidae, und zwar vor allem anhand der Kernstruktur und der Art der Kernteilung. Man hatte ja tatsächlich wenige Merkmale zu Verfügung; SINGH schreibt, dass DOBELL sieben Jahre gebraucht hat, um die Details der Kernteilung in nur zwei Amöbenarten zu untersuchen. SINGH schuf unter anderem die neue Gattung *Naegleria* und postulierte bereits, dass es sich bei *Naegleria* im Gegensatz zu *Hartmannella* vermutlich um eine eher „primitive“ Gattung handelt! BOVEE schließlich hielt 1953 fest: „Eines der kniffligsten Problem der Zoologie ist die spezifische Identifizierung der nackten Amöben“.

Die Idee, auch die beschalteten lobosen Amöben (heutige Arcellinida) innerhalb der Klasse Lobosea CARPENTER, 1861, zu positionieren, wurde zunächst von DEFLANDRE (1953) und später von LOEBLICH und TAPPAN (1961, 1964) vorangetrieben, sodass nun alle Amöben mit lobosen Pseudopodien im Taxon Lobosea innerhalb des Phylums Rhizopoda vereint waren (LEVINE et al. 1980, BOVEE 1985). Die Schleimpilze, welche seit der Beschreibung der „Fungi cito crescentes“ durch den Berliner Arzt Thomas Panckow (PANCOVIUS 1654) bekannt und lange Zeit als Pilze angesehen worden waren,

waren bereits in den 1970er Jahren zu den Rhizopoden gestellt worden. PAGE und BLANTON trennten dann jene Amöben, welche scheibenförmige Cristae in den Mitochondrien haben und keine typischen Diktyosomen aufweisen, außerdem oft über Flagellatenstadien verfügen, ab und stellten sie in das neue Taxon Heterolobosea. Ende der 1980er Jahre etablierte PAGE durch eine Kombination licht- und elektronenmikroskopischer Daten ein neues System amoeboider Organismen. Er gruppierte alle nackten lobosen Amöben in die Klasse der Lobosea und Unterklasse Gymnamoebia und ordnete dieser vier Gruppen zu, die Euamoebida, die Leptomyxida, die Acanthopodida und die Loboreticulatida, während er die beschalteten lobosen Amöben in die Unterklasse der Testacealobosia stellte (PAGE 1991).

Erst molekularbiologische Studien haben schließlich mehr Einblick verschafft: CAVALIER-SMITH, PAWLOWSKI, SOGIN und viele andere haben maßgeblich zur Aufklärung der Verwandtschaftsverhältnisse der Amöben beigetragen. Heute ist relativ gesichert, dass alle lobosen Amöben eine monophyletische Gruppe darstellen und dass diese gemeinsam mit den Mycetozoa die Gruppe der Amoebozoa bilden. Bei den Schleimpilzen betrachtete man zunächst die Fruchtkörper-Bildung als ein für die Gruppe charakteristisches Merkmal (OLIVE 1975). Später wurden die Acrasiden aus den Schleimpilzen herausgenommen und zu den Heterolobosea gestellt (PAGE &



Maximilian HARTMANN

Maximilian HARTMANN wurde am 7. Juli 1876 in Lauterecken bei Kusel (Rheinland-Pfalz) geboren. Er studierte zunächst an der Forsthochschule Aschaffenburg und ab 1896 an der Universität München, wo er 1901 promovierte. Er war von 1902-1905 Assistent am Zoologischen Institut der Universität Gießen und habilitierte sich 1903 mit der Arbeit „Die Fortpflanzungsweisen der Organismen“ für Zoologie. Danach wechselte er an das Königliche Institut für Infektionskrankheiten (das spätere Robert-Koch-Institut) in Berlin, wo er ab 1909 eine Professur innehatte. Ab 1914 war er Abteilungsleiter am Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie (dem späteren Max-Planck-Institut für Biologie) und von 1935-1955 dessen Direktor. 1921 wurde er von der Universität Berlin zum Honorarprofessor ernannt, und schon 1932 wurde er in die Leopoldina, die Deutsche Akademie der Naturforscher, aufgenommen. HARTMANN starb am 11. Oktober 1962 in Buchenbühl bei Nürnberg.

HARTMANN hat mit Carlos CHAGAS und Stanislav PROWAZEK zusammengearbeitet. Seine Arbeiten konzentrierten sich

hauptsächlich auf die Gebiete der methodologischen und erkenntnistheoretischen Grundlagen der Naturwissenschaften – er veröffentlichte zahlreiche grundlegende Arbeiten über die Vermehrung und Sexualität von Protozoen und deren potenzielle Unsterblichkeit. Zusammen mit Fritz SCHAUDINN gründete er 1902 die Zeitschrift „Archiv für Protistenkunde“.

BLANTON 1985). Als Archamöben galten die mitochondrienlosen Amöben, wie die Gattung *Entamoeba*, welche zunächst ganz aus der Gruppe der Amoebozoa entfernt und gemeinsam mit anderen mitochondrienlosen Einzellern, wie *Giardia* und *Trichomonas*, in das Taxon der Archaezoa gestellt worden waren, da man annahm, dass diese Organismen vor dem Endosymbiose-Ereignis vom Eukaryotenbaum abgezweigt seien. Man erkannte aber sehr bald, dass sie nicht nur z.T. mitochondriale Proteine aufweisen, sondern, dass sie tatsächlich sogar von einer Doppelmembran umgebene Zellorganellen haben, Hydrogenosomen und Mitosomen, welche, wie man inzwischen weiß, aus Mitochondrien hervorgegangen sind (HACKSTEIN et al. 1999, MÜLLER 1992). Dass diese abgewandelten Zellorganellen bei verschiedensten Organismen ganz unterschiedlicher phylogenetischer Gruppen – und zwar sowohl innerhalb der Unikonta als auch der Bikonta – vorkommen, gilt als weitere Bestätigung dafür, dass es sich hier um abgewandelte Organellen handelt, welche mehrmals in der Evolution unabhängig voneinander entstanden sind. Schließlich wurde das Phylum Amoebozoa 1998 von CAVALIER-SMITH überarbeitet, um nun die nackten und die beschalteten lobösen Amöben, die Pelobionten, die Entamöben und die Myzetozoen zu vereinen. Durch molekularbiologische Untersuchungen konnte dann gezeigt werden, dass die Foraminiferen nahe Verwandte der Cercozoa darstellen (KEELING 2001). Im Jahr 2005 wurde von SMIRNOV et al. eine neue Einteilung der lobösen Amöbozoen vorgeschlagen, welche die Amoebozoa in drei Gruppen unterteilt, in die Tubulinea, mit den Amoebidae, den Hartmannellidae, den Leptomyxida, den Arcellinida und der Gattung *Echinamoeba*, die Flabellinea mit den Vannellidae, den Paramoebidae und den Vexilliferidae und die Conosea, wel-

che die Archamöben und die Myzetozoen, die Schleimpilze, enthält.

Auch diese Klassifizierung wurde aber inzwischen bereits wieder überarbeitet – in der Klassifizierung der Amöben sind insgesamt noch zahlreiche Veränderungen zu erwarten. Der Status praesens soll im folgenden Kapitel dargestellt werden.

3. Phylogenie und Klassifikation

Durch das Aufkommen elektronenoptischer und molekularbiologischer Techniken haben sich in der Klassifizierung der Amöben grundlegende Veränderungen ergeben. Früher für taxonomische Zwecke genutzte auffällige Merkmale, wie Mitochondrienlosigkeit oder Fähigkeit zur Fruchtkörper- oder Geißelbildung, werden nun als Ergebnis konvergenter Entwicklungen angesehen. Die alten „Amöben“ oder Rhizopoden fallen heute in nicht weniger als drei Phyla (Abb. 5).

Zunächst wurde deutlich, dass eine ganze Gruppe – nämlich die Heterolobosea – sich durch ihre diskoidalen Cristae in den Mitochondrien ganz deutlich von den meisten anderen Rhizopoden unterscheidet. Sie werden deshalb heute gemeinsam mit den Euglenozoa in das Taxon der Discicristata gestellt, welches zum Phylum der Excavata zählt. Auch molekularbiologische Daten unterstützen diese Positionierung.

Der nächste interessante Befund war, dass die mitochondrienlosen Amöben keine monophyletische Gruppe darstellen, sondern dass die Mitochondrienlosigkeit eine sekundäre Anpassung an die anaerobe Umgebung dieser meist parasitischen Arten ist. Schließlich wurde



Kurt NÄGLER

Kurt NÄGLER war wissenschaftlicher Mitarbeiter am Königlichen Institut für Infektionskrankheiten zu Berlin. NÄGLER war ein Schüler von HARTMANN, dem zu Ehren er eines seiner Isolate, welches er bei einem Österreich-Aufenthalt aus dem Detritus eines Almtümpels in den Lunzer Bergen isoliert hatte, *Amoeba hartmanni* (heute: *Vahlkampfia hartmanni*) benannte.

In Lunz hielt er sich bei Richard WOLTERECK und Franz RUTTNER auf, welche ihm während seines Aufenthaltes in der biologischen Station zu Lunz ermöglichten, sich mit Rhizopodenstudien zu befassen. NÄGLER erstellte die erste Übersicht über

die kleinen Nacktamöben und fasste die großteils von ihm beschriebenen Arten *Amoeba limax*, *A. frotschi*, *A. spinifera*, *A. lacertae* und *A. lacustris* unter dem Begriff „Limax“-Amöben“ zusammen, welchen er folgendermaßen definierte: „mit längsgestreckter Gestalt, ohne größere Pseudopodien, in der Größe nicht über 30 µm und der Kern umgeben von einer hellen Kernsaftzone. Die Kernteilungen variieren in Form und Ausbildung der Äquatorialplatten, bald ohne, bald mit deutlichen Chromosomen. Konstant ist die Zentriolenteilung, die die Kernteilung einleitet.“ Diese Merkmale sind relativ charakteristisch für die heutigen Vahlkampfiiden, so gibt es auch heute eine *Vahlkampfia limax*, eine *V. frotschi* und eine *V. lacustris*. Da er jedoch keine Typussammlung anlegte, ist eine verlässliche Zuordnung der von ihm eingeführten Namen sehr schwierig und zum Teil nicht möglich. 1918 veröffentlichte er sein zentrales Werk: „Am Urquell des Lebens“. Das Bild (ca. 1910) stellt die in der Biologischen Station Lunz tätigen Wissenschaftler dar; der stehende Mann in der Mitte ist vermutlich Kurt NÄGLER. Fotoarchiv Dr. P. Adamicka (Lunz).

für die lobosen Amöben (Lobosea), die parasitischen Entamoeben, die Schleimpilze (Mycetozoa) und zahlreiche andere Amöben das Phylum Amoebozoa etabliert. Diese neue Gruppe ist die Schwestergruppe der Opisthokonta, gemeinsam bilden sie die Unikonta. Die Monophylie der Unikonta wurde jüngst durch eine umfangreiche Analyse von Myosin-Subtypen und durch den Vergleich von 23 Gesamt-Genomen bestätigt

(SONG et al. 2005, RICHARDS & CAVLIER-SMITH 2005). Durch die Fertigstellung des *Dictyostelium*-Genom-Projekts konnte eindeutig gezeigt werden, dass die Amoebozoa nach den Pflanzen von der Tier-Pilz-Linie abzweigen. *Dictyostelium* ist auch der einzige bekannte Organismus außerhalb der Tiere, der über SH2-Domänen-Phosphotyrosin-Signalling verfügt (EICHINGER et al. 2005).

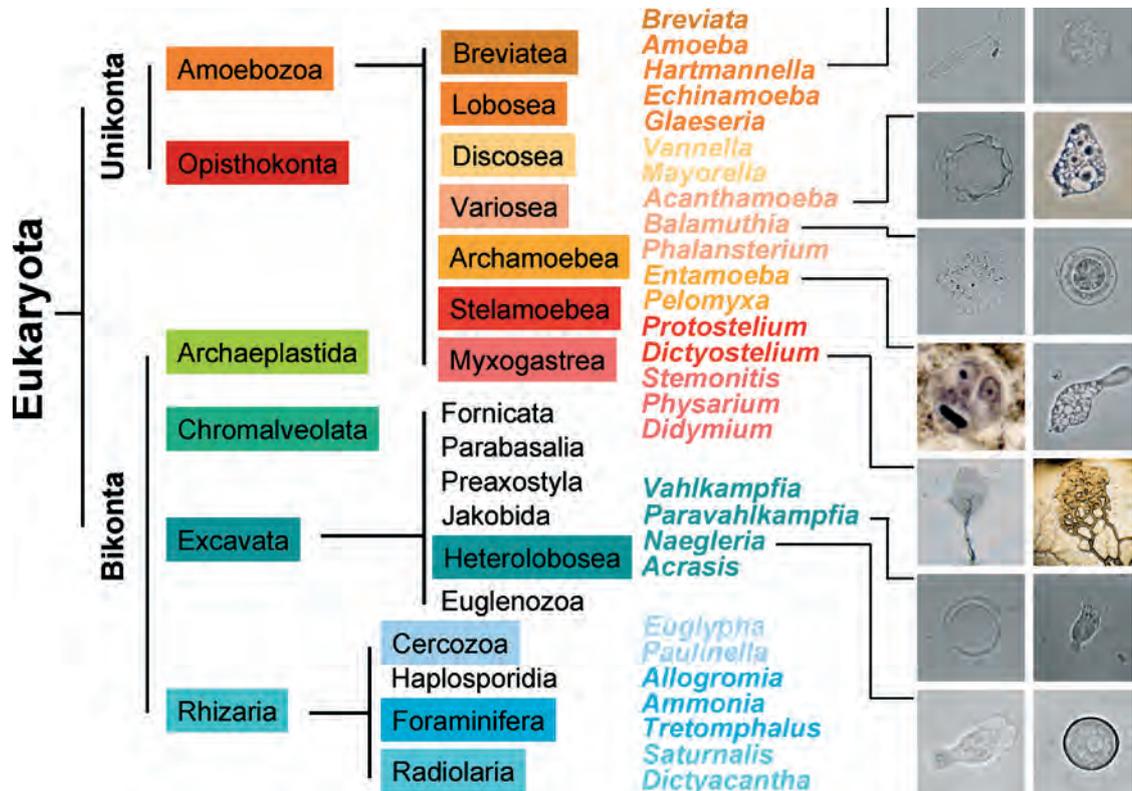


Abb. 5: Exemplarischer Baum der Eukaryota, unter besonderer Berücksichtigung der Taxa, welche „Amöben“ enthalten, und der im Text besprochenen Gattungen.

Die lange vermutete, später jedoch verworfene Verwandtschaft der Foraminiferen mit den Radiolarien wurde nun durch molekularbiologische Daten wieder etabliert. Außerdem konnte gezeigt werden, dass beide Gruppen mit den früher als Flagellaten klassifizierten Zerkomonaden und anderen Zerkoozen verwandt sind, und CAVALIER-SMITH schuf 2002 für diese gesamte Gruppe das Phylum Rhizaria.

Die drei Phyla, welchen heute die verschiedenen Amöben zugerechnet werden, sind also die Amoebozoa, die Excavata und die Rhizaria (Tab. 1). Die Phylogenie der verschiedenen Amöben-Taxa bleibt aber trotz molekularer Methoden schwierig, weil die Evolutionsraten in diesen Taxa, insbesondere, wenn parasitische und nicht parasitische Organismen in einer Gruppe vorkommen, ausgesprochen unterschiedlich sind. Dies gilt vor allem für die weitgehend beschleunigt evolvierenden diskristaten und myxogastrischen Amöbozoen (CAVALIER-SMITH 2004). Dieses Problem wäre nur durch den Vergleich der Genome einer größeren Anzahl von Arten zu umgehen – leider stehen aber derzeit von vielen Organismen aus dieser Gruppe überhaupt keine molekularen Daten zur Verfügung.

Der Eukaryotenbaum steht insgesamt noch auf einem sehr wackeligen und vor allem wurzellosen Stamm. Die gängigste Theorie ist, dass unmittelbar nach der Entstehung des ersten Eukaryoten eine Aufspaltung in Unikonta und Bikonta erfolgt ist. Wann dieses Ereignis stattgefunden hat, ist allerdings noch unklar, zumal nicht einmal Einstimmigkeit über die Frage besteht, ob die Entstehung der Eukaryoten mit dem Endosymbioseereignis verknüpft ist, oder ob es eine Periode mitochondrienloser Eukaryoten in der Evolution gegeben hat. Die Ansichten und Schätzungen bewegen sich im Bereich zwischen 1-2 Milliarden Jahren (KNOLL et al. 2006). Eine rezente Studie hat außerdem noch zwei vollkommen andere Möglichkeiten aufgezeigt: einmal könnten die Excavata (oder ein Teil der Excavata) die Schwestergruppe des gesamten Restes der Eukaryota darstellen, zum anderen gibt es aber auch Argumente, die Opisthokonta als Schwestergruppe aller übrigen Eukaryota anzunehmen (ARISUE et al. 2004). Wenn eine dieser beiden Überlegungen richtig ist, so führt dies zum Zerfall der Uni- bzw. Bikonten. Ob ein phylogenetischer Baum mit dichotomen Aufspaltungen überhaupt ein adäquates Mittel ist, die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Lebewesen in den frühen Phasen der Evolution darzustellen, wird zusehends mehr und mehr in Frage gestellt, da man heute weiß, dass die rezenten Organismen einen erheblichen Anteil ihres Genoms über lateralen Gentransfer akquiriert haben.

3.1. Unikonta

3.1.1. Amoebozoa

In dem Phylum Amoebozoa werden die früher als Lobosea (im Deutschen auch Lappenfüßler) bezeichneten Amöben mit den Schleimpilzen und verschiedenen anderen amöboiden Taxa vereint.

Morphologisch ist diesen Taxa gemein, dass sie amöboide Stadien mit flachen, meist lobosen Pseudopodien aufweisen und dass diese nicht eruptiv an der Zelloberfläche entstehen. Außerdem haben sie durchwegs tubuläre Cristae in den Mitochondrien, was vermutlich ein synapomorphes Merkmal darstellt. Die Amoebozoa haben keine inneren Versteifungen durch Mikrotubuli – sie bewegen sich ausschließlich mit Hilfe ihres Aktomyosin-Skeletts. Falls sie überhaupt Mikrotubuli aufweisen, sind diese nicht zu Bündeln organisiert. Die meisten haben auch kein begeißeltes Stadium – wenn eines vorliegt ist, so weist dieses in der Regel nur ein Kinetosom und eine einzelne Geißel auf. Einige Taxa sind zur Schalenbildung befähigt, wobei die Schale entweder aus agglutiniertem Fremd-Material (Kalk oder Silikat) oder aus abgedichtetem, oft beweglichem Protein-Material aufgebaut sein kann. Die Art oder Zusammensetzung der Schale ist allerdings kein valides taxonomisches Merkmal, auch wenn man annimmt, dass frühe Vertreter dieser Amöben ihre Schale aus agglutiniertem organischem oder anorganischem Material aus der Umgebung aufgebaut haben, und erst höher evolvierte Organismen angefangen haben, selbst Schalen abzusondern, indem sie Bausteine ihrer Beuteorganismen recycelt haben. Die primitivere Linie der Arcellinida hat eine terminale Schalen-Öffnung, während offenbar eine ventrale Öffnung ein abgeleitetes Merkmal darstellt (NIKOLAEV et al. 2005). MEISTERFELD (2002) teilt die Arcellinida in drei Gruppen, die Arcellinina (membranöse Schale), die Diffugiina (Schale aus Fremdkörpern, Plättchen oder Schuppen) und die Phryganellina (Schale aus silikatischem Material, konische Pseudopodien). Auch viele Nacktamöben (die früheren Gymnamoebae) haben eine Schicht von Schuppen oder einen dünnen organischen „Mantel“, so genannte Glykostyle oder eine Glykokalyx. SMIRNOV und GOODKOV legten 1999 eine Unterteilung der Gymnamoebae in 19 Morphotypen vor: Polytactic, Orthotactic, Palmate, Monotactic, Rhizomonotactic, Striate, Rugose, Lingulate, Lanceolate, Spineolate, Fan-shaped, Mayorellian, Dactylopodial, Paramoebian, Flabellate, Paraflabellulian, Vexilliferian, Acanthopodian, Reticulate, wobei sie aber betonen, dass diese Einteilung keine taxonomische Klassifizierung darstellen soll.

Die Schleimpilze verfügen im Unterschied zu den anderen Amöbozoen über sexuelle Fortpflanzung und liegen außerdem am Übergang zur Vielzelligkeit. Man

Tab. 1: Aktualisierte Klassifizierung der „Amöben“ (modifiziert nach ABL et al. 2005; Klassifizierung der Amoebozoa nach CAVALIER-SMITH et al. 2004, NIKOLAEV et al. 2005, SMIRNOV et al. 2005).

Eukaryota

Unikonta

Phylum **AMOEBOZOA** LÜHE, 1913, sensu CAVALIER-SMITH, 1998

SUBPHYLUM PROTAMOEBAE CAVALIER-SMITH, 2004

BREVIATEA CAVALIER-SMITH, 2004

Breviata anathema WALKER & DACKS & EMBLEY, 2006

LOBOSEA CARPENTER, 1861, sensu CAVALIER-SMITH et al., 2004

Familie Amoebidae EHRENBERG, 1838

Familie Hartmannellidae VOLKONSKY, 1931

Familie Echinamoebidae PAGE, 1975

Familie Flabellulidae BOVEE, 1970

Familie Leptomyxidae (PUSSARD & PONS, 1976) PAGE, 1987

Familie Copromyxidae OLIVE & STOIANOVITCH, 1975

Familie Microcoryciidae DE SAEDELEER, 1934

Familie Microchlamiidae OGDEN, 1985

Familie Arcellidae EHRENBERG, 1832

Familie Diffugiidae (WALLICH, 1864) AWERINTZEW, 1906

Familie Centropyxidae (JUNG, 1942) DEFLANDRE, 1953

Familie Trigonopyxidae LOEBLICH & TAPPAN, 1964

Familie Lamtopyxidae BONNET, 1974

Familie Distomatopyxidae BONNET, 1970

Familie Plagiopyxidae BONNET & THOMAS, 1960

Familie Paraquadrulidae DEFLANDRE, 1953

Familie Lesquereusiidae JUNG, 1942

Familie Hyalospheniidae SCHULZE, 1877

Familie Heleoperidae JUNG, 1942

Familie Nebelidae TARÁNEK, 188

Familie Phryganellidae JUNG, 1942

Familie Cryptodiffugiidae RHUMBLER, 1923

DISCOSEA CAVALIER-SMITH, 2004

Familie Vannellidae BOVEE, 1979

Familie Multiciliidae POCHE, 1913, sensu CAVALIER-SMITH et al., 2004

Familie Vexilliferidae PAGE, 1987

Familie Paramoebidae POCHE, 1913

Familie Cochliopodiidae DE SAEDELEER, 1934

Familie Thecamoebidae (SCHAEFFER, 1926) SMIRNOV & GOODKOV, 1993

VARIOSEA CAVALIER-SMITH, 2004

Familie Phalansteriidae KENT, 1880, sensu CAVALIER-SMITH et al., 2004

Familie Acanthamoebidae SAWYER & GRIFFIN, 1975

Familie Balamuthiidae CAVALIER-SMITH et al., 2004

Familie Gephyramoebidae PUSSARD & PONS, 1976

Familie Filamoebidae CAVALIER-SMITH et al., 2004

Familie Stereomyxidae GRELL, 1975

SUBPHYLUM Conosa CAVALIER-SMITH, 1998

ARCHAMOEBAE CAVALIER-SMITH, 1983, sensu CAVALIER-SMITH, 1998

ARCHAMOEBEA CAVALIER-SMITH, 1983

Familie Pelomyxidae SCHULZE, 1977

Familie Entamoebidae CHATTON, 1925

Familie Mastigamoebidae GOLDSCHMIDT, 1907

Familie Endolimacidae CAVALIER-SMITH et al., 2004

MYCETOZOA DE BARY, 1873, sensu CAVALIER-SMITH, 1998

STELAMOEBEA CAVALIER-SMITH, 2004

- Familie Protosteliidae OLIVE & STOIANOVITCH, 1966
- Familie Cavosteliidae OLIVE & STOIANOVITCH, 1964
- Familie Acyosteliidae RAPER & QUINLAN, 1958
- Familie Dictyosteliidae ROSTAFINSKI, 1975

MYXOGASTREA FRIES, 1829, sensu CAVALIER-SMITH, 2004

- Familie Ceratiomyxidae SCHRÖTER, 1889
- Familie Echinosteliidae ROSTAFINSKI, 1973
- Familie Clastodermidae ALEXOPOULOS & BROOKS, 1971
- Familie Dianemidae MACBRIDE, 1899
- Familie Trichiidae ROSTAFINSKI, 1873
- Familie Stemonitidae ROSTAFINSKI, 1873
- Familie Elaeomyxidae HAGELSTEIN, 1982
- Familie Physaridae ROSTAFINSKI, 1873
- Familie Didymiidae ROSTAFINSKI, 1873

Phylum **OPISTHOKONTA** CAVALIER-SMITH, 1987, sensu ADL et al., 2005

FUNGI LINNAEUS, 1758, sensu CAVALIER-SMITH, 1987

METAZOA HAECKEL, 1874

BIKONTA

Phylum **ARCHAEPLASTIDA** ADL et al., 2005

GLAUCOPHYTA SKUJA, 1954

RHODOPHYTA WETTSTEIN, 1901

CHLOROPLASTIDA ADL et al., 2005

Phylum **CHROMALVEOLATA** ADL et al., 2005

CRYPTOPHYTA CAVALIER-SMITH, 1986

HAPTOPHYTA HIBBERD, 1976, sensu EDVARSDEN & EIKREM, 2000

STRAMENOPILES PATTERSON, 1989, sensu ADL et al., 2005

ALVEOLATA CAVALIER-SMITH, 1991

Phylum **EXCAVATA** CAVALIER-SMITH, 2002, sensu SIMPSON, 2003

FORNICATA SIMPSON, 2003

MALAWIMONADIDAE O'KELLY & NERAD, 1999

PARABASALIA HONIGBERG, 1973

PREAXOSTYLA SIMPSON, 2003

JAKOBIDA CAVALIER-SMITH, 1993, sensu ADL et al. 2005

HETEROLOBOSEA PAGE & BLANTON, 1985

Familie Vahlkampfiidae JOLLOS, 1917

Familie Gruberellidae PAGE & BLANTON, 1985

Familie Acrasidae POCHE, 1913

EUGLENOZOA CAVALIER-SMITH, 1981, sensu SIMPSON, 1997

Phylum **RHIZARIA** CAVALIER-SMITH, 2002

CERCOZOA CAVALIER-SMITH, 1987, sensu ADL et al., 2005

CERCOMONADIDA POCHE, 1913

Familie Cercomonadidae (KENT, 1880) MYLNIKOV & KARPOV, 2004

Familie Heteromitidae (KENT, 1880) MYLNIKOV & KARPOV, 2004

SILICOFILOSEA ADL et al. 2005

Ordnung Thaumatomonadida SHIRKINA, 1987

Ordnung Euglyphida (COPELAND, 1956) CAVALIER-SMITH, 1997

CHLORARACHNIOPHYTA HIBBERD & NORRIS, 1984

PHYTOMYXEA CAVALIER-SMITH, 1998

PHAEODAREA HAECKEL, 1879

- Familie Phaeosphaeridae CACHON-ENJUMET, 1961
- Familie Phaeodinidae CACHON-ENJUMET, 1961
- Familie Atlanticellidae CACHON-ENJUMET, 1961
- Familie Aulacanthidae HAECKEL, 1887
- Familie Astracanthidae HAECKEL, 1887
- Familie Aulosphaeridae HAECKEL, 1887
- Familie Cannosphaeridae HAECKEL, 1887
- Familie Sagosphaeridae HAECKEL, 1887
- Familie Castanellidae HAECKEL, 1887
- Familie Circoporidae HAECKEL, 1887
- Familie Tuscaroridae HAECKEL, 1887
- Familie Porospathidae BORGERT, 1900
- Familie Polypyramidae RESCHETNJAK, 1966
- Familie Challengeridae MURRAY, 1885
- Familie Medusettidae HAECKEL, 1887
- Familie Lirellidae LOEBLICH & TAPPAN, 1961
- Familie Concharidae HAECKEL, 1887
- Familie Coelodendridae HAECKEL, 1887

NUCLEOHELEA CAVALIER-SMITH, 1993

- Familie Clathrulnidae CLAUS, 1874
- Ordnung Gymnosphaerida (POCHE, 1913) MIKRUJKOV, 2000

GROMIIDA CLAPAREDE & LACHMANN, 1859

HAPLOSPORIDIA CAULLERY & MESNIL, 1899

FORAMINIFERA D'ORBIGNY, 1826

- Ordnung Allogromiida LOEBLICH & TAPPAN, 1961
- Ordnung Astrothizida BRADY, 1881
- Ordnung Textulariida DELAGE & HEROUARD, 1896
- Ordnung Silicoloculinida RESIG, LOWENSTAM, ECHOLS & WEINER, 1980
- Ordnung Robertinida LOEBLICH & TAPPAN, 1984
- Ordnung Carterinida LOEBLICH & TAPPAN, 1981
- Ordnung Spirillinida HOHENEGGER & PILLER, 1975
- Ordnung Miliolida DELAGE & HEROUARD, 1896
- Ordnung Lagenida DELAGE & HEROUARD, 1896
- Ordnung Rotaliida DELAGE & HEROUARD, 1896
- Ordnung Globigerinida DELAGE & HEROUARD, 1896

RADIOLARIA MÜLLER, 1858, sensu ADL et al., 2005

POLYCYSTINEA EHRENBERG, 1838, sensu HAECKEL, 1887

- Ordnung Spumellaria EHRENBERG, 1875
- Ordnung Nassellaria EHRENBERG, 1875

STICHOLONCHE HERTWIG, 1877

ACANTHARIA MÜLLER, 1858, HAECKEL, 1881, sensu MIKRUJKOV, 2000

- Ordnung Holacanthida SCHEWIAKOFF, 1926
- Ordnung Symphyacanthida SCHEWIAKOFF, 1926
- Ordnung Chaunacanthida SCHEWIAKOFF, 1926
- Ordnung Arthracanthida SCHEWIAKOFF, 1926

HELIOZOA HAECKEL, 1866, sensu MARGULIS, 1974

- Ordnung Actinophryida HARTMANN, 1913
- (Ordnung Centroheliida KÜHN, 1926)
- Ordnung Desmothoracida HERTWIG & LESSER, 1874
- Ordnung Gymnosphaerida POCHE, 1913

nimmt jedoch für die Entwicklung der Vielzelligkeit bei Schleimpilzen und Tieren eine konvergente Entwicklung an. Zelluläre Schleimpilze (z. B. Dictyosteliidae) bilden ein Pseudoplasmodium – eine koordinierte Ansammlung von Einzelindividuen, azelluläre Schleimpilze (Protosteliidae und Myxogastrea) bilden echte Plasmodien, vielkernige Riesenzellen. Die Myxogastrea weisen zusätzlich noch ein Flagellaten-Stadium auf. Die Pseudoplasmodien oder Plasmodien können von einer extrazellulären Matrix aus Proteinen und Zellulose umgeben sein und sich wie ein großer Organismus verhalten. Das Plasmodium der gelb gefärbten myxogastrischen Art *Physarum polycephalum* („Lohblüte“) kann mehr als 2 m² Fläche bedecken. In Mexiko sind gegrillte Schleimpilze unter der Bezeichnung „caca de luna“ als Delikatesse bekannt. Alle Schleimpilze bilden pilzartige Fruchtkörper aus, weshalb man sie auch früher zeitweilig unter die Pilze reihte. Einige Arten haben sogar wie echte Pilze chitinhaltige Zellwände. Die länglichen Sporen sind gegen Hitze und Austrocknung resistent und in der Lage, unter geeigneten Umweltbedingungen wieder als Einzeller auszukeimen. Derzeit sind innerhalb der Schleimpilze etwa 1.000 verschiedene Arten beschrieben. Molekulare Daten unterstützen allerdings keines der gängigen Klassifizierungsschemata, es hat sich gezeigt, dass zahlreiche Familien und sogar Genera keine Monophyla darstellen (SWANSON et al. 2002).

Auch wenn die Monophylie der Amöbozoen inzwischen als gesichert gilt (CAVALIER-SMITH et al. 2004, FAHRNI et al. 2003, NIKOLAEV et al. 2005, SMIRNOV et al. 2005), so ist die Diversität innerhalb der Amoebozoa doch ausgesprochen hoch. Ein Vergleich der Genome von *Dictyostelium* und *Entamoeba* hat gezeigt, dass die Divergenz zwischen diesen beiden Amöbozoen wesentlich größer ist als jene zwischen Tieren und Pilzen. Nur 42 der 1.500 orthologen Gen-Familien von *Entamoeba* und *Dictyostelium* sind tatsächlich für die Amoebozoa charakteristisch. Allerdings haben beide Genome einen ausgesprochen hohen (A+T)-Gehalt (>75 %), und beide haben einen sehr hohen Anteil an horizontalem Gen-Transfer und Transposon-Ereignissen. Ein besonders interessantes Merkmal ist die so genannte FNIP-Protein-Domäne, welche bisher nur bei *Dictyostelium*, *Entamoeba* und bei dem die Akanthamöben befallenden Mimivirus gefunden wurde. Interessanterweise fehlen sowohl *Dictyostelium discoideum* als auch *Acanthamoeba castellanii* essentielle tRNAs in ihren mitochondrialen Genomen, was bisher nur von diesen beiden Organismen bekannt ist.

3.2. Bikonta

3.2.1. Excavata

Die Heterolobosea sind durch eine auffallend eruptive Fortbewegung gekennzeichnet. Sie haben in der Regel nur ein Pseudopodium, welches bruchsackartig aus dem Zytoplasma hervorquillt und nichts mit den Pseudopodien der Amoebozoa zu tun hat. Außerdem weisen die meisten Heterolobosea ein zusätzliches zwei- oder viergeißeliges Flagellatenstadium auf. Typisch sind weiters die flachen, meist scheibenförmigen Cristae in den Mitochondrien. Die Heterolobosea teilen sich über einfache, ungeschlechtliche Zweiteilung mit geschlossener Orthomitose.

Die drei großen Gruppen innerhalb der Heterolobosea sind die Vahlkampfiidae, die Gruberellidae und die Acrasidae. Die Divergenz innerhalb der Vahlkampfiidae ist allerdings erheblich, beispielsweise vermutet man eine Abzweigung der Näglerien von den restlichen Vahlkampfiidae vor womöglich bereits 1 Milliarde Jahren (HINKLE & SOGIN 1993). Die Acrasidae produzieren Sporen für die Verbreitung und können zu einem Pseudoplasmodium aggregieren, aus welchem Fruchtkörper ohne Stiel entstehen.

3.2.2. Rhizaria

Zu den Rhizaria gehören neben den nicht amöboiden Zerkomonaden die Foraminifera und die Radiolaria, welche beide eher fadenförmige Filopodien oder verzweigte Retikulopodien aufweisen. Die Foraminiferen und die Radiolarien einschließlich der Heliozoa haben zumeist eine Schale bzw. ein Skelett. Innere Aussteifungen durch Mikrotubuli (Axopodien) sind bei den Rhizaria weit verbreitet. Sowohl die Schalenformen als auch die Art der Pseudopodien werden nach wie vor für taxonomische Zwecke herangezogen.

Bei den Foraminifera handelt es sich um die häufigsten marinen Evertebraten (nur ganz wenige Arten haben sich an ein Leben im Süßwasser angepasst). Über 40.000 Arten wurden beschrieben, davon sind allerdings viele rein fossil. Die ältesten fossilen Belegexemplare von Foraminiferen mit agglutinierten Schalen stammen aus dem frühen Kambrium vor etwa 560 Millionen Jahren. 1839 wurden die Foraminifera von d'ORBIGNY als eigene Klasse anerkannt. Charakterisiert sind sie durch eine organische und/oder mineralisierte Schale, welche zumeist durch Septen in Kammern unterteilt ist. Es gibt allerdings auch einige unbeschaltete Arten. Foraminiferen sind etwa 100-1.000 µm, große Arten erreichen sogar bis zu 19 cm im Durchmesser. Die Pseudopodien können in der Länge ein Vielfaches des Schalendurchmessers erreichen. Die Foraminifera werden im Wesentlichen anhand der Form und Anzahl der Kammern in 11 rezente Ordnungen unterteilt. Grundsätzlich nimmt man an, dass die beschal-

ten Arten aus unbeschalteten Arten hervorgegangen sind. Diese wiederum könnten von älteren Arten mit einfachen organischen Hüllen, vergleichbar jener der rezenten *Allogromia*, abstammen (TAPPAN & LOEBLICH 1988). Die Foraminifera haben tubuläre Cristae in den Mitochondrien und sind außerdem zur sexuellen Vermehrung befähigt; sie besitzen zweigeißelige Gameten.

Die Radiolarien sind erstmals im Präkambrium (vor über 600 Millionen Jahren) aufgetreten und sind heute vom Äquator bis zu den Polarkreisen verbreitet. Es gibt etwa 30.000 fossile und 4.000 rezente beschriebene Arten. Radiolarien sind ausschließlich marin und leben entweder solitär oder in Kolonien. Ihr Skelett besteht aus 1-3 gitterartigen Silikatschalen, welche wunderschöne Ornamente aufweisen (Abb. 4). Die Form des Skeletts ist das wesentliche taxonomische Kriterium. Das Endoplasma ist in eine bis zu 1 µm dicke Kapsel aus mehreren Mukoprotein-Lagen eingeschlossen. Das Ektoplasma, welches lange zytoplasmatische Ausläufer bilden kann (sie können innerhalb weniger Minuten mehrere Mikrometer wachsen), beinhaltet oft endosymbiotische Algen. Die Axopodien sind durch Mikrotubuli verstärkt, wobei bis zu mehrere hundert Mikrotubuli durch Brücken miteinander verbunden sein können. Mikrotubuli sind, ähnlich wie die Myosine, bereits sehr früh in der Eukaryotenevolution entstanden. Die Kolonien-bildenden Radiolarien-Arten gehören zu den größten planktonischen Einzellern. Da eine Kultivierung der Radiolarien nur selten gelingt, gibt es von den meisten Arten kaum zellbiologische oder molekularbiologische Daten. Es ist auch bis heute nicht geklärt, ob Radiolarien über sexuelle Vorgänge verfügen. Sie sind jedenfalls sowohl zu binären als auch zu multiplen Teilungen und auch zur Knospung befähigt.

Die Heliozoa unterscheiden sich von den übrigen Radiolarien durch das Fehlen der zentralen Kapseln und der Skelettelemente. Zunächst teilte man die Heliozoa in vier Ordnungen, die Actinophryida, die Centroheliida, die Desmothoracida und die Gymnosphaerida, später erkannte man aber, dass die Centroheliida eine unabhängige Linie bilden, vermutlich in Verwandtschaft zu den Rhodophyten. Beide haben scheibenförmige Cristae in den Mitochondrien, und beide weisen in keinem Stadium begeißelte Formen auf. Auch Axopodien sind also vermutlich durch konvergente Evolution entstanden.

4. Das Artproblem bei „Amöben“

Taxonomie basiert u.a. auf der Übereinkunft, eine bestimmte Gruppe von Lebewesen mit einem bestimmten Namen zu versehen. Ein grundsätzliches Problem besteht bereits darin, dass Nomenklaturen somit eine stabile Gemeinschaft voraussetzen, dass aber in Wirk-

lichkeit alle Lebewesen ununterbrochen evolvieren. Bei den Amöben kommt außerdem hinzu, dass sich eine Gruppe oft nur schwer definieren lässt, da sie weder morphologisch noch biologisch klar abzugrenzen ist. Zunächst dominierte das morphologische Artkonzept, und es wurden alle Organismen, die man morphologisch nicht voneinander unterscheiden konnte, in eine Art gestellt. Naturgemäß hat dies, wie man heute durch molekularbiologische Untersuchungen weiß, bei vielen Amöben zu spektakulären „Missklassifizierungen“ geführt. Ernst MAYR (1969) definierte eine Art als „Fortpflanzungsgemeinschaft“ (biologisches Artkonzept) und folgerte deshalb: „Bakterien haben keine Arten.“ Dasselbe könnte man nun allerdings auch von den meisten Amöben sagen, nämlich von all jenen, welche sich schließlich asexuell fortpflanzen.

Typisch für die Amöben ist die Zweiteilung – im Gegensatz zur sexuellen Vermehrung führt diese asexuelle Vermehrung zu einer Nachkommenschaft, die mit der Mutterzelle genetisch identisch ist. Die Mutterzelle rundet sich ab oder wird flächig und durchläuft eine mitotische Teilung, aus welcher schließlich zwei Tochterzellen hervorgehen. Zellfusion (ohne Rekombination) tritt allerdings auch bei asexuellen Amöben sehr häufig auf, und bei bestimmten Amöben, wie der großen mehrker-nigen *Pelomyxa palustris*, kommt es zu multiplen Teilungen, z.T. auch ohne vorhergehende Kernteilung – die Zahl der Kerne kann dann später noch zunehmen. Bei den beschalteten Amöben wird vor der Zellteilung ein Teil des Zytoplasmas aus der Öffnung herausgestülpt und bildet eine neue Schale. Bei den Heliozoen ist die Teilung ähnlich, jedoch ist die Teilungsebene in der Regel nicht determiniert, da die Heliozoen radiärsymmetrisch sind.

Viele Amöben alternieren allerdings zwischen asexueller und sexueller Vermehrung, wobei sie sich in der Regel in einer stabilen Umgebung, an welche die Art gut angepasst ist (hier ist eine schnelle und einfache Teilung mit identen Tochterzellen von Vorteil), asexuell vermehren, während unter Stress-Bedingungen sexuelle Vermehrung stattfindet. So auch die Mycetozoa: In einem typischen Zyklus entlässt ein Gamont zahlreiche begeißelte Gameten, welche immer in Paaren zu einer Zygote verschmelzen. In der darauf folgenden agamonten Phase kommt es zu wiederholten asexuellen Teilungen, bis schließlich die Agamonten eine multiple zytoplasmatische Teilung beginnen, aus der dann wieder ein Gamont hervorgeht. Auch die Foraminiferen weisen einen typischen Generationswechsel auf. Während der asexuellen Phase kommt es zur meiotischen Teilung, aus der haploide Tochterzellen hervorgehen. Diese wachsen dann zu Gamonten heran, welche wiederum – durch mitotische Teilung – haploide Gameten produzieren. Die Gameten können begeißelt und

freischwimmend oder aber amoeboid sein. Sie verlassen die Schale und verschmelzen zu diploiden, sich asexuell vermehrenden Agamonten.

Ob es nicht doch auch bei asexuellen Amöben-Arten irgendwelche sexuellen Vorgänge gibt, ist umstritten. NÄGLER schreibt in seinen „Entwicklungsgeschichtliche[n] Studien über Amöben“ (1909): „Als Auslösungs- und Anpassungserscheinung an äußere Faktoren ist auch die Enzystierung aufzufassen, mit der Hand in Hand oft geschlechtliche Vorgänge sich abspielen, die aber sicherlich ursprünglich mit der Enzystierung in keinem kausalen Zusammenhange stehen. Vielmehr sind sie erst nachträglich in die Zyste verlegt worden, weil wir ja hier ein Stadium der Ruhe vor uns haben, so dass sie sich hier ungestörter vollziehen können.“ Und zwar beschreibt er die sexuellen Vorgänge bei Amöben als Autogamie. Diese besteht in der Verschmelzung zweier Gametenkerne eines und desselben Individuums nach vorangehender Teilung des Geschlechtskernes in zwei Gametenkerne mit anschließender Reduktion. Davon unterscheidet er die agametische Zweiteilung, bei der sich beide Kerne gleichzeitig teilen, wobei sich die Teilungsfiguren im Verlauf der Teilung kreuzen, sodass jedes Tochterindividuum von jedem Kern eine Hälfte erhält. Bereits 1912 meinte ALEXEIEFF, dass die verschiedenen sexuellen Vorgänge (Autogamie und Heterogamie) bei „Limax-Amöben“ mit größter Vorsicht behandelt werden müssen. Auch wenn bis heute nicht eindeutig bewiesen werden konnte, ob hierbei tatsächlich eine Kernverschmelzung stattfindet, so wurde doch inzwischen mehrfach bestätigt, dass es bei manchen Amöben innerhalb der Zysten zur Zellverschmelzung kommt (z. B. bei *Sappinia diploidea*). NÄGLER sind jedenfalls zwei ganz wesentliche Entdeckungen der Amöbenforschung zu verdanken. Erstens erkannte er das Fehlen typischer Chromosomen bei vielen Protozoen: „Überhaupt müssen wir zunächst sehr vorsichtig sein mit dem Begriff „Chromosom“ bei der Kernteilung der Protisten, der sich wohl kaum ganz mit dem bei den Metazoen üblichen decken wird.“ Außerdem hat er bereits erkannt, dass sich die Teilungsvorgänge bei den unterschiedlichen Amöben grundlegend unterscheiden. Er etablierte den Begriff „Promitose“, der heute noch als taxonomisches Merkmal charakteristisch für die Heterolobosea und als Unterscheidungskriterium zu den sich mitotisch teilenden Amoebozoa gewertet wird.

Die Entstehung der Sexualität ist nach wie vor ungeklärt. CAVALIER-SMITH etwa vertritt die Ansicht, dass die Sexualität bereits ganz zu Beginn der Eukaryoten-evolution entstanden ist (CAVALIER-SMITH 2002). Er sieht die Entstehung der Eukaryota als abhängig von dem Auftreten von Glykoproteinen statt Peptidoglykan, wodurch erstmals Zellverschmelzung möglich wur-

de – die Meiose musste dann gleichsam als Folgeschritt entstehen, um akzidentelle Polyploidie auszugleichen. Und zwar nimmt CAVALIER-SMITH an, dass die Meiose nur ein einziges Mal entstanden ist, und dass all jene eukaryotischen Organismen, die heute nicht über sexuelle Vorgänge verfügen, diese sekundär verloren bzw. reduziert haben. Dafür spräche auch, dass bei der sich asexuell vermehrenden *Entamoeba histolytica* ein weitgehend vollständiges Paket der Gene, welche für die Meiose notwendig sind, nachgewiesen werden konnte. Einige dieser Gene wurden sogar bei der sich ebenfalls asexuell vermehrenden und im Eukaryotenbaum noch niedriger angesiedelten *Giardia lamblia* gefunden.

Im Folgenden soll das Artproblem bei Amöben am Beispiel von drei Gruppen aufgezeigt werden.

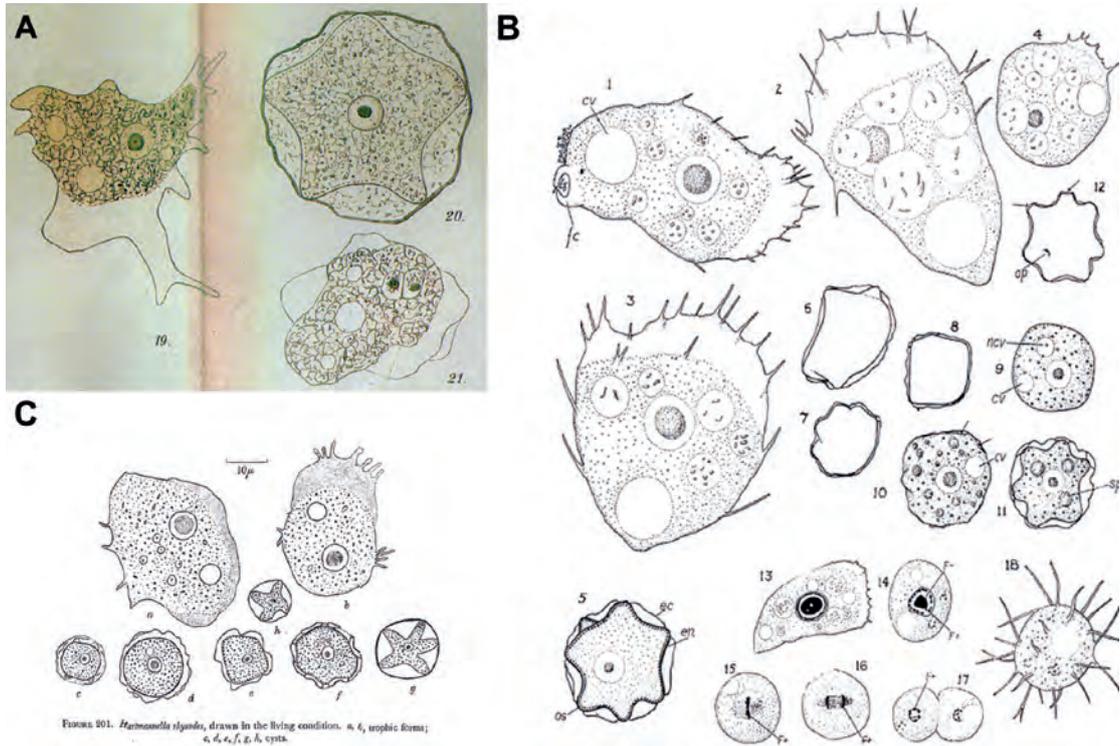
4.1. Die freilebenden Akanthamöben

Akanthamöben kommen weltweit ubiquitär vor und sind die Erreger der *Acanthamoeba*-Keratitis, der *Acanthamoeba*-Hautläsionen, der *Acanthamoeba*-Pneumonie und der Granulomatösen Amöbenenzephalitis (GAE).

Akanthamöben weisen zwei verschiedene Stadien auf, ein Trophozoiten- und ein extrem widerstandsfähiges Zystenstadium. Die Trophozoiten sind typischerweise flach, etwa 15-45 µm groß und haben an der Zelloberfläche hyaline Fortsätze, die so genannten Akanthopodien. Die doppelwandigen Zysten sind sternförmig, polygonal oder rund, etwa 10-25 µm groß und weisen charakteristische Poren auf, welche mit einem Operculum verschlossen sind.

Eine erste – später als *Vahlkampfia* reklassifizierte und heute zu den Akanthamöben zu stellende – Spezies wurde von NÄGLER 1909 als *Amoeba albida* beschrieben (Abb. 6A): „die Pseudopodien sind dünn und verjüngen sich stark nach ihren Enden zu“, „die Bewegung ist langsam“, „die Zysten sind etwa im Durchschnitt 15 µ groß... und nehmen die Form eines fünf – mehrstrahligen Sterns an“. PUSCHKAREW beschrieb dann 1913 die „vielfressende“ *Hartmannella polyphagus* [sic!], und er vermerkte bereits, dass diese Amöbe ausgesprochen widerstandsfähige Zysten aufweist und über die Luft verbreitet werden kann. 1930 isolierte Sir Aldo CASTELLANI in Oxford eine freilebende Amöbe aus einer Kultur von *Cryptococcus parvovirus*, welche von DOUGLAS in die Gattung *Hartmannella* gestellt wurde und CASTELLANI zu Ehren *Hartmannella castellanii* genannte wurde. VOLKONSKY erkannte die Diversität der Gattung *Hartmannella* und spaltete diese in drei Gattungen auf – er schuf die zwei neuen Gattungen *Glaeseria* und *Acanthamoeba*. In letztere stellte er die Arten *Acanthamoeba (Amoeba) gleichenii* (DUJARDIN, 1841) DANGEARD, 1910, *A. (Amoeba) hyalina*

Abb. 6: Akanthamöben:
 A. *Amoeba albida* (Figs. 19-20, NÄGLER 1909),
 B. *Acanthamoeba castellanii* (Figs. 1-17, PAGE 1967),
 C. *Hartmannella rhyssodes* (SINGH 1952).



(DANGEARD, 1900) DOBELL & O'CONNOR, 1921, *A. (Amoeba) chattoni* DANGEARD, 1910, *A. (Amoeba) lawesiana* GOODEY, 1916, *A. (Amoeba) gallopavonis* WALKER, 1908, *A. intestinalis* WALKER, 1908 und die oben erwähnten Arten *A. (Hartmannella) polyphagus* und *A. (Hartmannella) castellanii*. Da aber auch diese Zusammenstellung noch immer ein buntes Gemisch verschiedenster Organismen war, definierte PAGE (1967) die Gattung *Acanthamoeba* neu, und zwar mit den Arten *A. polyphaga*, *A. castellanii* (Abb. 6B), *A. astronyxis* RAY & HAYES, 1954 und *A. (Mayorella) palestinensis* REICH, 1933. Die von SINGH bereits 1952 beschriebene *Hartmannella rhyssodes* (Abb. 6C), ebenso wie *Hartmannella culbertsoni* SINGH & DAS, 1970, wurden allerdings erst 1972 von GRIFFIN als Akanthamöben reklassifiziert – womit die Gattung nun schlagartig von humanmedizinischem Interesse war, denn *A. culbertsoni* war damals der einzige als pathogen angesehene Vertreter der Gattung.

Heute sind insgesamt mehr als 20 *Acanthamoeba*-Arten beschrieben (siehe unten), allerdings ist die Validität dieser Arten heftig umstritten, nicht zuletzt weil nur wenige Arten durch molekularbiologische Daten unterstützt werden. Zudem basiert die Arteinteilung derzeit fast ausschließlich auf morphologischen Merkmalen – und diese variieren innerhalb einer Art, und sogar innerhalb eines Klons oft erheblich (vergleiche auch Abb. 6). PUSSARD und PONS (1977) teilten die Akanthamöben anhand ihrer Zystenmorphologie in drei große Gruppen (I-III), welche – im Unterschied zu den Spezies – (zumindest im Wesentlichen) auch molekularbiologischen Untersuchungen standhalten. Durch Sequenzvergleich des Gens für die kleine ribosomale Untereinheit wurden inzwischen 15 Genotypen etabliert (T1-T15) (GAST et al. 1996, STOTHARD et al. 1998); nahezu alle klinischen Isolate fallen in den

Beschriebene *Acanthamoeba*-Arten.

I	II	III
<i>A. tubiashi</i> LEWIS & SAWYER, 1979	<i>A. lugdunensis</i> PUSSARD & PONS, 1977	<i>A. culbertsoni</i> (SINGH & DAS, 1970)
<i>A. astronyxis</i> (RAY & HAYES, 1954)	<i>A. castellanii</i> (DOUGLAS, 1930)	<i>A. lenticulata</i> MOLET & ERMOLIEFF-BRAUN, 1976
<i>A. comandoni</i> PUSSARD, 1964	<i>A. rhyssodes</i> (SINGH, 1952)	<i>A. gigantea</i> SCHMOLLER, 1964
	<i>A. mauritaniensis</i> PUSSARD & PONS, 1977	<i>A. jacobsi</i> SAWYER, NERAD & VISVESVARA, 1992
	<i>A. polyphaga</i> (PUSCHKAREW, 1913)	<i>A. stevensoni</i> SAWYER, NERAD, LEVIS & MCLAUGHLIN, 1993
	<i>A. griffini</i> SAWYER, 1971	<i>A. pearcei</i> NERAD, SAWYER, LEVIS & MCLAUGHLIN, 1995
	<i>A. quina</i> PUSSARD & PONS, 1977	<i>A. healyi</i> MOURA, WALLACE & VISVESVARA, 1992
	<i>A. divionensis</i> PUSSARD & PONS, 1977	
	<i>A. triangularis</i> PUSSARD & PONS, 1977	
	<i>A. hatchetti</i> SAWYER, VISVESVARA & HARKE, 1977	
	<i>A. palestinensis</i> (REICH, 1933)	
	<i>A. royreba</i> WILLAERT, STEVENS & TYNDALL, 1978	

Genotyp T4, allerdings enthält dieser Sequenztyp auch zahlreiche apathogene Stämme. Da auch die meisten *A. castellanii*-Stämme und der Typusstamm von *A. castellanii*, der „Castellani“-Stamm, diesen Genotyp aufweisen, haben GAST und Kollegen vorgeschlagen, alle T4-Stämme als *A. castellanii* zu reklassifizieren. Leider existiert von fast keiner der anderen beschriebenen *Acanthamoeba*-Arten ein Typusstamm, und außerdem weisen auch nahezu alle verfügbaren *A. polyphaga*- und *A. rhysodes*-Stämme T4 auf, sodass eine rigorose Reklassifizierung zu erwarten ist. Die Sequenzdissimilaritäten zwischen den Groß-Gruppen sind ohnehin beträchtlich und würden eigentlich eine Unterteilung in mehrere Genera erfordern. So liegen sie beim grundsätzlich sehr konservierten SSU rRNA-Gen zwischen Gruppe II und Gruppe III bereits bei 12-18 %, zwischen Gruppe I und den beiden anderen sogar bei 35-37 %! Zum Vergleich: der Mensch unterscheidet sich vom Frosch in diesem Gen nur durch etwa 6,5 % Sequenzdissimilarität!

4.2. Die parasitischen Entamoeben

Die Entamoeben sind weltweit verbreitet und parasitieren in Vertretern aller Klassen von Vertebraten und auch in einigen Vertretern der Invertebraten. *Entamoeba histolytica* ist der Erreger der Amöbenruhr, des Amöbenleberabszesses und anderer extraintestinaler Manifestationen der Infektion. Parasitismus ist eine der erfolgreichsten Lebensstrategien – und ist unzählige Male in vielen phylogenetischen Linien vollkommen unabhängig entstanden. Gerade bei Parasiten ist jedoch die Evolutionsrate besonders hoch und die Klassifizierung deshalb besonders schwierig.

Die Trophoziten der Entamoeben erreichen eine Größe von 5 µm (*E. hartmanni*) bis zu 50 µm (*E. coli*) und sind in der Regel einkernig. Charakteristisch für die Entamoeben sind die so genannten Chromidialkörper, bei welchen es sich um Aggregate von Ribosomen handelt, die sich aufgrund des hohen Nukleinsäure-Anteils in der Hämatoxylin-Färbung dunkel anfärben. Die Zysten sind rund und erreichen Größen von 3,8 µm (*E. hartmanni*) bis zu 33 µm (*E. coli*). Reife Zysten haben zwischen 1-8 Kerne. Die Morphologie des Kerns mit dem zentralen Karyosom und einer perlschnurartigen Umrandung gilt als gattungsspezifisches Merkmal. Außerdem verfügen Entamoeben über besondere Zellorganellen, die Mitosomen. Diese haben mehr evolutionäre Reduktion erfahren als die ebenfalls von Mitochondrien abstammenden Hydrogenosomen. Sie haben keine direkte Rolle in der ATP-Synthese und treten nur bei Organismen auf, bei denen die ATP-Synthese im Zellplasma stattfindet bzw. bei „Energie-Räubern“.

Inzwischen wurde mit dem HM1:IMSS-Stamm von *E. histolytica* ein Genomprojekt vollendet (LOFTUS et al. 2005). Das haploide Genom von *E. histolytica* umfasst etwa 24 Mb verteilt auf 14 Chromosomen – es ist also relativ klein, hat aber vermutlich eine ausgesprochen hohe Gen-Dichte (etwa 10.000 Gene werden angenommen). Wie bei vielen anderen Protozoen kondensieren die Chromosomen in keinem Stadium des Zellzyklus. Ungewöhnlicherweise haben Entamoeben auch zirkuläre plasmidartige DNA-Moleküle. Auffallend ist weiters der niedrige G+C-Gehalt von nur 22,4 %. Die Genome der anderen *Entamoeba*-Arten sind vergleichbar, mit Ausnahme eines Stammes von *E. moshkovskii*, welcher einen um 10 % höheren G+C-Gehalt aufweist (BHATTACHARYA et al. 2000). Interessanterweise ist *E. moshkovskii* der einzige freilebende Vertreter der Entamoeben, jedoch auch diese Art hat keine Mitochondrien. Entamoeben beziehen ihre Energie aus der Glykolyse und Fermentation. Die meisten Gene, die in diese Stoffwechselwege involviert sind, sind prokaryotischen Ursprungs – und man nimmt heute an, dass *E. histolytica* diese erst in der jüngeren Vergangenheit über lateralen Gentransfer erworben hat. Immerhin: 96 Gene von *E. histolytica* scheinen eindeutig auf relativ jungen prokaryot-eukaryotischen Gentransfer zurückzugehen. Es wurde kein Hinweis für ein mitochondriales Genom gefunden.

Insgesamt sind etwa 50 verschiedene *Entamoeba*-Arten beschrieben, von denen aber inzwischen zahlreiche mehrmals überarbeitet und einige mit anderen Arten synonymisiert wurden (siehe Kasten). Die Artunterscheidung erfolgt hauptsächlich anhand der Zystengröße und der Anzahl der Kerne in den reifen Zysten, und diese Einteilung konnte durch molekularbiologische Untersuchungen aus jüngerer Zeit bestätigt werden. Hingegen haben sich viele jener Spezies, die aufgrund einer scheinbaren Wirtsspezifität etabliert worden waren, als Synonyme von aus anderen Wirtstieren isolierten Arten erwiesen. Grundsätzlich bilden alle *Entamoeba*-Spezies mit derselben Anzahl an Kernen in den Zysten ein Monophylum. Innerhalb der vierkernigen Entamoeben sind zweifelsohne *E. dispar* und *E. histolytica* am nächsten miteinander verwandt, und diese zwei Arten verdeutlichen das Artproblem bei Amöben besonders schön: *E. histolytica* und *E. dispar* sind morphologisch nicht zu unterscheiden und wurden jahrzehntelang für eine Art gehalten, bis 1993 von DIAMOND und CLARK durch Vergleiche der Isoenzymmuster klar gezeigt werden konnte, was BRUMPT bereits in den 1920er Jahren vermutet hatte, nämlich, dass die pathogene Form (*E. histolytica*) deutlich von der apathogenen Form (*E. dispar*) abzugrenzen ist. Heute ist eine Differenzierung dieser zwei Arten mittels biochemischer, serologischer oder molekularbiologischer Methoden möglich. Diese Unterscheidung hatte weitreichende Folgen für die parasitologische Diagnostik und hat alle bis

<i>E. anatis</i> FANTHAM, 1924	<i>E. gingivalis</i> (GROS, 1849)
<i>E. apis</i> FANTHAM & PORTER, 1911	<i>E. hartmanni</i> VON PROWAZEK, 1912
<i>E. aulostomi</i> NÖLLER, 1912	<i>E. histolytica</i> SCHAUDINN, 1903
<i>E. barreti</i> TALIAFERRO & HOLMES, 1924	<i>E. insolita</i> GEIMAN & WICHTERMAN, 1937
<i>E. bovis</i> (LIEBETANZ, 1905)	<i>E. intestinalis</i> (GEDOELST, 1911)
<i>E. bubalus</i> NOBLE, 1955	<i>E. invadens</i> RODHAIN, 1934
<i>E. canibuccalis</i> SIMITCH, 1938 = <i>E. gingivalis</i>	<i>E. legeri</i> (MATHIS, 1913) = <i>E. coli</i>
<i>E. caprae</i> FANTHAM, 1923	<i>E. minchini</i> MACKINNON, 1914
<i>E. caudata</i> CARINI-REICHENOW, 1949	<i>E. molae</i> NOBLE & NOBLE, 1966
<i>E. caviae</i> CHATTON, 1918	<i>E. morula</i> RAFF, 1912
<i>E. chattoni</i> SWELLENGREBEL, 1914 (z.T. = <i>E. coli</i>)	<i>E. moshkovskii</i> TSHALAI, 1941
<i>E. citelli</i> BECKER, 1926	<i>E. muris</i> (GRASSI, 1879)
<i>E. cobayae</i> WALKER, 1908 = <i>E. muris</i>	<i>E. nuttalli</i> CASTELLANI, 1908 = <i>E. histolytica</i>
<i>E. coli</i> (GRASSI, 1879)	<i>E. ovis</i> SWELLENGREBEL, 1914
<i>E. cuniculi</i> BRUG, 1918 = <i>E. muris</i>	<i>E. phallusiae</i> MACKINNON & RAY, 1931
<i>E. cynomolgi</i> BRUG, 1923 = <i>E. histolytica</i> (partim) und <i>Endolimax nana</i> (partim)	<i>E. polecki</i> VON PROWAZEK, 1912 = <i>E. debliccki</i> (partim)
<i>E. debliccki</i> NIESCHULZ, 1923	<i>E. polypodia</i> KAY, 1940
<i>E. dilimani</i> NOBLE, 1954	<i>E. ranarum</i> GRASSI, 1879
<i>E. dispar</i> BRUMPT, 1925	<i>E. struthionis</i> PONCE GORDO & MARTINEZ DIAZ & HERRERA, 2004
<i>E. duboscqi</i> (MATHIS, 1913) = <i>E. histolytica</i>	<i>E. suigingivalis</i> TUMKA, 1959
<i>E. equi</i> FANTHAM, 1921	<i>E. suis</i> HARTMANN, 1913
<i>E. equibuccalis</i> SIMITCH, 1938	<i>E. terrapinae</i> SANDERS & CLEVELAND, 1930
<i>E. funambulae</i> RAY & BANIK, 1964	<i>E. testudinis</i> HARTMANN, 1910
<i>E. gadi</i> BULLOCK, 1966	<i>E. tetragena</i> VIREECK, 1912
<i>E. gallinarum</i> TYZZER, 1920	<i>E. thomsoni</i> LUCAS, 1927
<i>E. gedoelsti</i> HSIUNG, 1930 = <i>E. intestinalis</i>	<i>E. vesicularis</i> PENSO, 1929
	<i>E. wenyoni</i> GALLI-VALERIO, 1935

dahin gesammelten epidemiologischen Daten massiv in Frage gestellt, denn es wurde nun deutlich, dass es sich in einem großen Prozentsatz (vermutlich > 90 %) der bis dahin diagnostizierten *E. histolytica*-Infektionen in Wahrheit um vollkommen harmlose Besiedelungen mit *E. dispar* gehandelt hat.

Erstaunlicherweise ist dann in weiterer Folge nicht *E. hartmanni*, welche lange für „eine kleine Form“ von *E. histolytica* gehalten wurde, deren engste Verwandte, sondern die freilebende *E. moshkovskii*. Da alle anderen Arten von *Entamoeba* parasitisch sind, wird vermutet, dass *E. moshkovskii* von einem parasitischen Vorfahren abstammt und sich sekundär an ein Leben ohne Wirt angepasst hat. *E. gingivalis*, welche keine Zysten produziert, reiht sich interessanterweise auch unter die vierkernigen Entamoeben – sie hat vermutlich als Anpassung an ihren Übertragungsmodus die Fähigkeit zur Zystenbildung verloren (CLARK 2000, CLARK et al. 2006). Insgesamt leiten sich alle Spezies mit vier Kernen vermutlich von einem gemeinsamen Vorfahren mit nur einem Zellkern ab.

Jedenfalls gilt als gesichert, dass nicht nur die Gattung *Entamoeba*, sondern auch die Familie der Entamoebidae eine monophyletische Gruppe darstellt (SILBERMAN et al. 1999).

4.3. Die sozialen Diktyostelen

Die erste beschriebene Art der Gattung *Dictyostelium* war *D. mucuroides* BREFELD, 1869; die heute bekannteste und vielfach als Modellorganismus genutzte Art *D. discoideum* wurde 1935 von K.B. RAPER beschrieben. Innerhalb der Klasse der zellulären Schleimpilze (Acrasiomycetes) wird *Dictyostelium* der Familie Dictyosteliaceae zugeordnet, welche die Gattungen *Polysphondylium* und *Dictyostelium* umfasst.

Die Diktyostelen leben als einzellige Amöben (8-12 µm) in humusreichen Waldböden der gemäßigten Zonen, ernähren sich von Bodenbakterien und teilen sich durch Zweiteilung (vegetative Phase). Sie können mit ihren Aktin- und Myosin-Filamenten auf chemische Reize reagieren – also amöboide Bewegung zum Auffinden von Nahrung einsetzen. Zwischen zwei Zellteilungen phagozytiert *D. discoideum* circa 1.000 Bakterien. Unterschreitet das Verhältnis zwischen der Menge an verfügbarer Nahrung und der Populationsdichte der Amöben einen kritischen Wert, geht *D. discoideum* aus der vegetativen Wachstumsphase in eine Entwicklungsphase über, die durch grundlegende morphologische und auch zellbiologische Veränderungen gekennzeichnet ist (siehe Kasten).

Das haploide Genom im Zellkern von *D. discoideum* ist etwa 34 Mb groß, auf 6 Chromosomen verteilt und umfasst 12.000 bis 13.000 Gene, was eher im Bereich der multizellulären Organismen liegt. Allerdings sind vermutlich 20 % der Protein-kodierenden Gene durch relativ rezente Duplikationen entstanden. *Dictyostelium* weist einige Gene auf, die sonst nur bei höheren Eukaryota auftreten: die so genannten G-Protein-gekoppelten Rezeptoren der Gruppen 2, 3 und 5 oder Klasse I Phosphatidylinositol-3-OH-Kinasen. Für die hohe Position im Eukaryotenbaum spricht auch die große Anzahl an tRNAs (390), welche durchaus mit jener höherer Eukaryota vergleichbar ist (Mensch 496, aber *Plasmodium* nur 43). Ein Vergleich der Proteine aus *D. discoideum* mit dem vollständigen Proteom anderer sequenzierter Organismen zeigt, dass die Übereinstimmung mit Organismen aus dem Tierreich (30 %) größer ist als mit Pflanzen (26 %) oder Pilzen (22 %). In kodierenden Regionen liegt der durchschnittliche AT-Gehalt bei 72 % und in nicht-kodierenden Regionen bei 87 %. Die etwa 90 Kopien des 88 kb großen extrachromosomalen Palindroms, welche für die ribosomale rRNA kodieren, machen > 20 % der DNA im Zellkern aus. Jede Zelle enthält außerdem ungefähr 200 Mitochondrien mit je einer Kopie der ~55 kb großen mitochondrialen DNA. Ähnlich *S. cerevisiae* besitzt auch *Dictyostelium* natürlich vorkommende, extrachromosomal replizierte Multikopie-Plasmide (bis zu 300 Kopien). Verschiedene *Dictyostelium*-Stämme können unterschiedliche, nicht-homo-

Beschriebene *Dictyostelium*-Arten.

<i>D. amphisporum</i> CAVENDER et al., 2006	<i>D. firmibasis</i> HAGIWARA, 1971	<i>D. mexicanum</i> CAVENDER, WORLEY & RAPER, 1981
<i>D. antarcticum</i> CAVENDER et al., 2002	<i>D. flavidum</i> HONG & CHANG, 1992	<i>D. microsporium</i> HAGIWARA, 1978
<i>D. arabicum</i> HAGIWARA, 1991	<i>D. floridum</i> HONG & CHANG, 1992	<i>D. minutum</i> RAPER, 1941
<i>D. aureocephalum</i> HAGIWARA, 1990	<i>D. germanicum</i> CAVENDER, CAVENDER-BARES & HOHL, 1995	<i>D. monochasioides</i> HAGIWARA, 1973
<i>D. aureostipes</i> CAVENDER, 1979	<i>D. giganteum</i> SINGH, 1947	<i>D. mucoroides</i> BREFELD, 1869
<i>D. aureum</i> OLIVE, 1901	<i>D. gloeosporum</i> HAGIWARA, 2003	<i>D. multistipes</i> CAVENDER, 1976
<i>D. australe</i> CAVENDER et al., 2002	<i>D. gracile</i> HAGIWARA, 1983	<i>D. naviculare</i> CAVENDER et al., 2006
<i>D. bifurcatum</i> CAVENDER, 1976	<i>D. granulocephalum</i> VADELL, HOLMES & CAVENDER, 1995	<i>D. oculare</i> CAVENDER et al., 2006
<i>D. brefeldianum</i> HAGIWARA, 1984	<i>D. implicatum</i> HAGIWARA, 1984	<i>D. parvisporum</i> HAGIWARA, 1986
<i>D. brevicaule</i> OLIVE, 1901	<i>D. intermedium</i> CAVENDER, 1976	<i>D. polycarpum</i> TRAUB, HOHL & CAVENDER, 1981
<i>D. brunneum</i> KAWABE, 1982	<i>D. irregularis</i> OLIVE, NELSON & STOIANOVITCH, 1967	<i>D. polycephalum</i> RAPER, 1956
<i>D. capitatum</i> HAGIWARA, 1983	<i>D. lacteum</i> VAN TIEGHEM, 1880	<i>D. potamooides</i> CAVENDER et al., 2006
<i>D. caveatum</i> WADDELL, 1982	<i>D. laterosorum</i> CAVENDER, 1970	<i>D. pseudobrefeldianum</i> HAGIWARA, 1996
<i>D. citrinum</i> VADELL, HOLMES & CAVENDER, 1995	<i>D. lavandulum</i> RAPER & FENNELL, 1967	<i>D. purpureum</i> OLIVE, 1901
<i>D. clavatum</i> HAGIWARA, 1990	<i>D. leptosomum</i> CAVENDER et al., 2002	<i>D. quercibrachium</i> CAVENDER et al., 2002
<i>D. coeruleostipes</i> RAPER & FENNELL, 1967	<i>D. longosporum</i> HAGIWARA, 1983	<i>D. rhizopodium</i> RAPER & FENNELL, 1967
<i>D. crassicaule</i> HAGIWARA, 1984	<i>D. macrocephalum</i> HAGIWARA, YEH & CHIEN, 1985	<i>D. robustum</i> HAGIWARA, 1996
<i>D. delicatum</i> HAGIWARA, 1971	<i>D. magnum</i> HAGIWARA, 1983	<i>D. rosarium</i> RAPER & CAVENDER, 1968
<i>D. deminutivum</i> ANDERSON, FENNELL & RAPER, 1968	<i>D. medium</i> HAGIWARA, 1990	<i>D. roseum</i> VAN TIEGHEM, 1880
<i>D. dimigraformum</i> CAVENDER, 1970	<i>D. medusoides</i> VADELL, HOLMES & CAVENDER, 1995	<i>D. septentrionale</i> CAVENDER, 1978
<i>D. discoideum</i> RAPER, 1935		<i>D. sphaerocephalum</i> (OUDEMANS, 1885)
<i>D. elegans</i> HAGIWARA, 1990		<i>D. stellatum</i> CAVENDER et al., 2006
<i>D. exiguum</i> HAGIWARA, 1983		<i>D. tenue</i> CAVENDER, RAPER & NORBERG, 1979
<i>D. fasciculatum</i> TRAUB, HOHL & CAVENDER, 1981		<i>D. vinaceofusum</i> RAPER & FENNELL, 1967

loge Plasmide tragen, die in vier Familien unterteilt werden. Im Vergleich zu einigen anderen sequenzierten Eukaryota hat das Genom von *D. discoideum* mit etwa 10 % einen sehr großen Anteil an mobilen genetischen Elementen (EICHINGER et al. 2005).

Insgesamt sind fast 70 verschiedene *Dictyostelium*-Arten beschrieben (siehe Kasten). Die Speziesdifferenzierung erfolgte lange Zeit anhand morphologischer Merkmale, wobei hier vor allem Größe und Farbe der Trophozoit und Plasmodien sowie die Morphologie der Fruchtkörper herangezogen wurde. Molekularbiologische Untersuchungen deuten auf eine Polyphyly von *Dictyostelium* hin, insbesondere die Position von *D. lacteum* innerhalb der Gattung scheint unsicher, jedoch ist diese Frage derzeit noch nicht vollständig geklärt (SWANSON et al. 2002).

5. Neue Nomenklatur?

Natürlich drängt sich die Frage auf, ob die unbeeirrte weitere Anwendung der binominalen Nomenklatur bei den Amöben sinnvoll, ja überhaupt berechtigt ist. Denn schließlich ist die binominale Nomenklatur ganz eng mit dem Artbegriff verknüpft, und gerade die Abgrenzung einer Art ist bei vielen Amöben ausgesprochen problematisch. Hier kann „die Lust... des Bezeichnens“ tatsächlich zur „Last...“ (AESCHT 2004) werden, wenn man von vorneherein weiß, dass ein gewähltes Binomen nicht eindeutig zu kennzeichnen vermag, was man charakterisieren muss und möchte.

Zumindest bei den sich asexuell fortpflanzenden Arten, die darüber hinaus nur wenige und oft variable morphologische Merkmale aufweisen, bietet sich die Möglichkeit an, ähnlich wie bei den Prokaryota, Sequenzdis-similaritäten als Artkriterien einzusetzen. Dieser „genetische Artbegriff“ findet auch bereits bei zahlreichen Amöben-Taxa Anwendung und hat in vielen Fällen heute schon das frühere morphologische Konzept verdrängt. Beispielsweise wurde bei den Näglerien von DE JONCKHEERE 2004 ein System vorgeschlagen, welches Sequenzunterschiede in der ribosomalen ITS1-, 5.8S- und ITS2-Region als Artkriterium einsetzt – und dieses System findet inzwischen allgemeine Anwendung. Bei den Akanthamöben werden alle Stämme innerhalb der Gattung, welche < 5 % 18S rDNA-Sequenzdissimilarität zueinander aufweisen, als ein Genotyp definiert.

Für eine solche Nutzung von Sequenzunterschieden zur Differenzierung unterhalb der Genus-Ebene gibt es zahlreiche weitere Beispiele, allerdings bleiben auch bei einem solchen „genetischen Artkonzept“ zwei grundsätzliche Fragen offen, erstens, welches Gen für so eine rein willkürliche Einteilung herangezogen werden sollte – schon die zwei oben genannten Beispiele zeigen, dass durchaus verschiedene Gene bzw. Sequenzabschnitte eingesetzt werden, ja, eingesetzt werden müssen, um eine entsprechende Auflösung zu ermöglichen. Zweitens aber muß natürlich entschieden werden, wie dann solche „genetischen Arten“ zu benennen sind. Auch hier zeigen die zwei oben genannten Beispiele zwei unterschiedliche Wege auf. Während bei den Näglerien weiterhin jede neu entdeckte Art, d. h. jeder Stamm, der

„Geburtshilfe“ bei *E. histolytica*

Bei Entamoeben gibt es ein sonderbares Phänomen: Wenn sich eine Zelle teilt, kommt es kurz vor der tatsächlichen Trennung der Tochterzellen zu einer kurzen Pause. Die Tochterzellen rufen sozusagen eine Nachbarzelle herbei, welche als Hebamme fungiert. Diese Hebamme „kriecht“ zwischen den Tochterzellen durch und trennt diese somit voneinander. Offenbar wird die Nachbarzelle auf chemotaktische Weise angelockt und kann bis zu 200 µm (etwa das 10fache ihrer Körperlänge) zurücklegen, um mit einer Geschwindigkeit von etwa 0,5 µm/sek. zu den sich teilenden Tochterzellen zu gelangen. Entamoeben verfügen somit über eine einfache Art der Kooperation.

Sozialverhalten und Sexualhormone bei *Dictyostelium discoideum*

Wenn bei den Schleimpilzen eine „Hungersnot“ droht, beginnen die Amöben „zusammenzuarbeiten“. Von einigen Amöben sezerniertes cAMP lockt andere Amöben an, die dann ihrerseits cAMP ausschütten. Durch Chemotaxis beginnen die Amöben, sich zu Strängen gesammelt in Richtung ansteigender cAMP-Konzentration zu bewegen. Insgesamt versammeln sich bis zu 100.000 Einzelamöben (etwa 400 Zellen/mm²) zu einem Pseudoplasmodium, welches sich wie ein einziger Organismus verhält: es bewegt sich in Richtung Bodenoberfläche und beginnt sich dort aufzurichten (Kulmination). Dabei bildet sich ein Fruchtkörper, der aus einem Stiel und den darauf sitzenden Sporen besteht. Etwa 20 % der Amöben beteiligen sich am Aufbau des Stiels, sie heben die Sporen nach oben, um deren Verbreitung in neue, nährstoffreichere Habitate zu gewährleisten, und sterben selbst später ab. Ein von den anderen Amöben abgeschiedener Botenstoff verhindert die Sporenbildung bei diesen Individuen. Letztlich entscheidet also die „genetische Fitness“ eines Individuums darüber, ob es sich fortpflanzt oder sich an der Stielbildung beteiligt. Wenn sich nicht ausreichend Amöben finden, den Stiel zu bilden, entstehen ungestielte Fruchtkörper, deren Sporen aber wiederum schlechtere Überlebens-Chancen haben, da sie nicht so weit verbreitet werden, wie jene der gestielten Fruchtkörper. Unter bestimmten Bedingungen bilden sich statt Fruchtkörpern so genannte Makrozysten, welche der sexuellen Fortpflanzung dienen. Interessanterweise sind bei den Schleimpilzen die allermeisten Arten „heterothallich“, d. h., dass sich nur dann Makrozysten bilden, wenn Amöben beider „Mating-Types“ anwesend sind, und es konnte bereits in den 70er Jahren gezeigt werden, dass ein Mating Type eine Substanz abgibt, um den anderen „anzulocken“ – *Dictyostelium* verfügt also über ein echtes „Sexualhormon“.

Plasmogamie bei *Tretomphalus bulloides*

Bei der Foraminiferen-Art *Tretomphalus bulloides* kommt es zu einer besonderen Form der Vermehrung, der sogenannten Plasmogamie. Die Zygote ist sessil und lebt als Amöbe am Meeresboden festgeheftet. Sie wächst zu einem Agamonten heran und dieser bildet durch asexuelle Vermehrung etwa 200 Gamonten. Die jungen Gamonten werden frei, und jeder Gamont lebt festgeheftet, bis er eine Größe von ungefähr 18 Kammern erreicht hat, dann bildet er durch Akkumulieren von Detritus eine große, kugelige, mit Gas gefüllte Schwimmkammer. Der Gamont treibt zur Wasseroberfläche und produziert begeißelte Gameten. An der Wasseroberfläche sucht er sich einen anderen reifen Gamonten und verbindet sich mit diesem (Plasmogamie), sodass die Gameten der beiden sich paaren können. Auf diese Weise entsteht schließlich eine Zygote, welche wieder zum Meeresboden absinkt, um einen neuen Zyklus zu beginnen.

sich von allen bisher beschriebenen in der definierten Region durch zumindest eine Base unterscheidet, mit einem neuen Art-Namen versehen wird (was immerhin zu einer Anhebung der *Naegleria*-Arten von 6 auf über 40 in den letzten Jahren geführt hat), so werden die Akanthamoeben in 15 Genotypen, *Acanthamoeba* T1-T15 unterteilt; es wurde also auf eine echte Benennung verzichtet, nachdem sich gezeigt hatte, dass kaum eine der beschriebenen *Acanthamoeba*-Arten durch molekulare Daten unterstützt wird.

Auch wenn es durchaus zulässig, oder derzeit sogar notwendig ist, für verschiedene Gruppen verschiedene Gene oder Sequenzabschnitte einzusetzen, so bleibt doch der Wunsch nach einem „Gesamtkonzept“. In den letzten Jahren wurde leider deutlich, dass die Variabilität innerhalb des 18S rRNA-Gens in den verschiedenen systematischen Gruppen grundlegend unterschiedlich ist, sodass das 18S rRNA-Gen, auch wenn es die Systematik geradezu revolutioniert hat und auch noch immer in vielen phylogenetischen Fragestellungen das Gen der Wahl darstellt, für ein Gesamtkonzept ungeeignet ist. Es muß überhaupt mit aller Vehemenz in Frage gestellt werden, ob es ein für alle Organismen gleichermaßen für phylogenetische Untersuchungen geeignetes Gen geben kann. Neben den ribosomalen Genen, und zwar sowohl den mitochondrialen als auch den nukleären, kommen derzeit hauptsächlich die Spacer-Regionen der ribosomalen Repeat-Unit und zahlreiche Protein-kodierende Gene, wie die Gene für β -Tubulin oder für den Elongationsfaktor 1 α , die Histon-Gene oder etwa das Gen für die Cytochrom-Oxidase-Untereinheit 1, zum Einsatz. Durch Vergleiche mit Sequenzdatenbanken, wie der GenBank vom National Centre for Biotechnology Information (NCBI), welche öffentlich zugänglich ist und in welcher derzeit über 50 Millionen Sequenzen gespeichert sind, kann ein neu isolierter Organismus genetisch charakterisiert werden. Natürlich kann eine Identifizierung eines Isolates auf der Spezies-Ebene nur dann gelingen, wenn aus dieser Art bereits Sequenzen in der GenBank vorhanden sind, und die Identifizierung kann umso genauer sein, je mehr Sequenzen zur Verfügung stehen. Allerdings birgt selbst ein Vergleich von ganzen Genomen Probleme, nämlich dadurch, dass Genome einen erheblichen Anteil an „Fremd-DNA“ – DNA, welche durch lateralen Gentransfer aufgenommen wurde – enthalten und diese das phylogenetische Bild stark verzerrt. Derzeit erscheint ein „Multigen-Ansatz“ am besten geeignet, gruppenübergreifende phylogenetische Fragestellungen zu klären. Jedoch wird es vermutlich niemals möglich sein, Sequenzdissimilaritäten gruppenübergreifend mit systematischen Taxa (wie Klasse, Ordnung, usw.) zu korrelieren, da die Evolutionsraten in den verschiedenen Gruppen deutlich unterschiedlich sind.

Auch die Frage, ob überhaupt ein nominales System aufrecht erhalten werden soll, ist noch nicht entschieden. Natürlich wäre, insbesondere wenn man als Unterscheidungskriterium ausschließlich eine bestimmte Sequenzdissimilarität heranzieht, auch eine Kombination aus Buchstaben und Ziffern statt Art-Namen denkbar. Sogar ein Strichkode-System ist bereits angedacht worden: es gibt seit 2004 ein „Consortium for the Barcode of Life“, welches derzeit aus 65 Mitgliederorganisationen in 31 Ländern besteht und sich zum Ziel gesetzt hat, alle Organismen unseres Planeten anhand von bestimmten Sequenzabschnitten, also mittels eines DNA-Barcodes, zu katalogisieren. Für den allgemeinen Gebrauch erscheint uns jedoch die formale Benennung einer Art bzw. einer Gruppe von Organismen von fundamentaler Bedeutung. Und es hat sich gezeigt, dass die meisten Autoren, auch bei jenen Gruppen, bei denen schon lange Zeit Sequenzdissimilaritäten als Unterscheidungskriterien dienen, wie beispielsweise bei Bakterien, an einem nominalen, und zwar einem binominalen System festhalten, und dass lediglich die verschiedenen Stämme innerhalb einer Art schließlich mit Buchstaben-Ziffern-Kürzeln versehen werden. Dies ist nicht nur darin begründet, dass es für den Menschen leichter ist, mit Namen als mit Zifferncodes zu hantieren, sondern auch darin, dass ein Name im Gegensatz zu einem Zifferncode bereits eine qualitative Beschreibung des Organismus beinhalten kann, wie etwa *E. histolytica*, die gewebsauflösende Entamoeba, oder *A. lenticulata*, die linsenförmige Akanthamoeba.

Welches System immer man benutzt, letztlich gilt es, die Monophylie einer bestimmten Gruppe festzustellen und diese Gruppe dann von anderen Organismen abzugrenzen. Ob die Unterscheidung anhand morphologischer oder genetischer Kriterien vorgenommen wird und ob die „Benennung“ durch einen Namen, eine Buchstaben-Ziffernkombination oder durch einen Barcode geschieht, bleibt letztlich eine Sache der Konvention. Während aber die Benennung bei allen Organismen nach dem gleichen Konzept erfolgen sollte – wir plädieren deshalb für ein Beibehalten der binominalen Nomenklatur –, kann die Unterscheidung durchaus anhand einer Kombination verschiedener Merkmale erfolgen. SCHLEGEL und MEISTERFELD (2003) haben für die Artunterscheidung bei den Protozoen insgesamt eine Kombination morphologischer und molekularbiologischer Merkmale vorgeschlagen – und dies erscheint uns auch bei den Amöben für sich genommen, zumindest derzeit, am geeignetsten. Sogar die weitere Verwendung des Begriffes „Amöben“ ist, obwohl er nichts anderes ist als ein Kollektivname für grundverschiedene, untereinander ganz und gar nicht näher verwandte Organismen darstellt, auch in Zukunft sinnvoll, da ihm ja funktionell-morphologisch durchaus Bedeutung zukommt.

Denn: „Das Leben ist nicht Folge der Organisation, sondern umgekehrt“ (HAECKEL 1878).

6. Zusammenfassung

Bis in die jüngste Vergangenheit (und in vielen Lehrbüchern bis heute) betrachtete man die Amöben als eine monophyletische Gruppe und nannte sie Rhizopoda, welche man in fünf Taxa unterteilte: in die Amoebida, die Eumycetozoa (Schleimpilze), die Foraminifera (Kammerlinge), die Heliozoa (Sonnentierchen) und die Radiolaria (Strahlentierchen). Manche von diesen sind beschalt und waren daher wesentlich an der Entstehung mariner Sedimente und somit an der Orographie unseres Planeten beteiligt. Andere sind von erheblicher humanmedizinischer Bedeutung wie *Entamoeba histolytica*, der Erreger der Amöbenruhr und die ansonsten freilebenden Amöben *Acanthamoeba*, *Balamuthia*, *Sappinia* und *Naegleria*, die Erreger der *Acanthamoeba*-Keratitis, der Granulomatösen Amöbenenzephalitis oder der Primären Amöbenmeningoenzephalitis.

Der Begriff Amöbe bedeutet Wechsel oder Veränderung und bezieht sich auf die Fähigkeit verschiedener eukaryotischer Einzeller, ihre Gestalt zu verändern. Allerdings wurde in den letzten Jahren immer deutlicher, dass diesem Begriff keinerlei systematische Bedeutung zukommt. Die amöboide Fortbewegung kommt nicht nur bei zahlreichen Protozoen, sondern auch bei verschiedenen Zellen der Wirbeltiere vor und ist in der Evolution mit Sicherheit mehrmals und unabhängig voneinander entstanden. Durch das Aufkommen elektronenoptischer und molekularbiologischer Techniken haben sich in der Klassifizierung der Amöben insgesamt grundlegende Veränderungen ergeben. Früher für taxonomische Zwecke genutzte auffällige Merkmale, wie die Mitochondrienlosigkeit oder die Fähigkeit zur Fruchtkörper- oder Geißelbildung, werden nun als Ergebnis konvergenter Entwicklungen angesehen. Die alten „Amöben“ wurden also auf nicht weniger als drei Phyla aufgeteilt: auf die Amoebozoa, die Excavata und die Rhizaria. Die Amoebozoa, zu denen u.a. die Gattung *Amoeba*, die Akanthamoeben, die Entamoeben und die Schleimpilze gezählt werden, gelten heute als Schwestergruppe der Opisthokonta, also der Pilze und Tiere. Insgesamt bleibt allerdings festzuhalten, dass in der Systematik und Evolution der Amöben noch immer viele Fragen unbeantwortet sind und dass in den nächsten Jahren noch erhebliche Veränderungen in der Klassifikation der Amöben zu erwarten sind. Aus der Schwierigkeit der Anwendung des Konzepts der biologischen Art bei den meisten Amöben ergeben sich erhebliche Probleme der Nomenklatur, für deren Lösung mehrere Möglichkeiten diskutiert werden.

Schlüsselwörter: Evolution, Phylogenie, Klassifikation, Nomenklatur, Unikonta, Amoebozoa, *Entamoeba*, *Acanthamoeba*, *Dictyostelium*, Bikonta, Excavata, *Naegleria*, Rhizaria, Foraminifera, Radiolaria, Heliozoa.

7. Dank

Wir danken Herrn Dr. David Lazarus (Museum für Naturkunde, Humboldt-Universität zu Berlin) für die Erlaubnis der Wiedergabe von Tafeln aus dem vom Museum für Naturkunde ins Internet gestellten Werk von Ch. G. Ehrenberg (1838) und Herrn Dr. John Plant (Wien) für die kritische Durchsicht des Abstracts.

8. Literatur

- ADL S.M., SIMPSON A.G., FARMER M.A., ANDERSEN R.A., ANDERSON O.R., BARTA J.R., BOWSER S.S., BRUGEROLLE G., FENSOME R.A., FREDERICQ S., JAMES T.Y., KARPOV S., KUGRENS P., KRUG J., LANE C.E., LEWIS L.A., LODGE J., LYNN D.H., MANN D.G., MCCOURT R.M., MENDOZA L., MOESTRUP O., MOZLEY-STANDRIDGE S.E., NERAD T.A., SHEARER C.A., SMIRNOV A.V., SPIEGEL F.W. & M.F. TAYLOR (2005): The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. — *J. Eukaryot. Microbiol.* **52**: 399-451.
- AESCHT E. (2004): Lust und Last des Bezeichnens – Über Namen aus der mikroskopischen Welt. — In: U. ASPÖCK: Entomologie und Parasitologie. Festschrift zum 65. Geburtstag von Horst Aspöck. *Denisia* **13**: 383-402.
- ALEXIEFF A. (1912): Sur les caractères cytologiques et la systématique des amibes du groupe limax (*Naegleria* nov.gen. et *Hartmannia* nov.gen.) et des amibes parasites des vertébrés (*Proctamoeba* nov.gen.). — *Bull. Soc. zool. Fr.* **37**: 55-74.
- ARISUE N., HASEGAWA M. & T. HASHIMOTO (2005): Root of the Eukaryota tree as inferred from combined maximum likelihood analyses of multiple molecular sequence data. — *Mol. Biol. Evol.* **22**: 409-420.
- BHATTACHARYA A., SATISH S., BAGCHI A. & S. BHATTACHARYA (2002): The genome of *Entamoeba histolytica*. — *Int. J. Parasitol.* **30**: 401-410.
- BORY DE ST. VINCENT J.B.G.M.N. (1822): Amibe. — In: *Dict. Class. d'Hist. Nat.* **1**: 260-262.
- BOVEE E.C. (1953): Morphological identification of free-living amoebida. — *Proc. Iowa Acad. Sci.* **60**: 599-615.
- BOVEE E.C. (1985): Class Lobosea Carpenter, 1861. — In: LEE J.J., HUTNER S.H. & E.C. BOVEE (Eds), *An illustrated guide to the protozoa*. Allan Press, Lawrence, Kansas: 158-211.
- BRONN H.G. (1859): Die Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild I. — Winter'sche Verlagshdlg., Leipzig-Heidelberg: 1-142, 12 pls.
- BÜTSCHLI O. (1885): Kleine Beiträge zur Kenntnis einiger Rhizopoden. — *Morphol. Jahrb.* **11**: 78-101.
- CALKINS G.N. (1933): *The biology of Protozoa*. 2nd Edition. — Baillière and Co., London: 1-607.
- CASTELLANI A. (1930): Amoeba found in culture of yeast. — *J. Trop. Med. Hyg.* **33**: 160.
- CAVALIER-SMITH T. (1998): A revised six-kingdom system of life. — *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **73**: 203-266.
- CAVALIER-SMITH T. (2002): Origins of the machinery of recombination and sex. — *Heredity* **88**: 125-141.
- CAVALIER-SMITH T. (2004): Only six kingdoms of life. — *Proc. Biol. Sci.* **271**: 1251-1262.
- CLARK C.G. (2000): The evolution of *Entamoeba*, a cautionary tale. — *Res. Microbiol.* **151**: 599-603.
- CLARK C.G., KAFFASHIAN F., TAWARI B., WINDSOR J.J., TWIGG-FLESNER A., DAVIES-MOREL M.C., BLESSMANN J., EBERT F., PESCHEL B., VAN A.L., JACKSON C.J., MACFARLANE L. & E. TANNICH (2006): New insights into the phylogeny of *Entamoeba* species provided by analysis of four new small-subunit rRNA genes. — *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* **56**: 2235-2239.
- DEFLANDRE G. (1953): *Ordres des Testaceolobosa de SAEDELEER, 1934, Testaceafilosa de SAEDELEER, 1934, Thalamia Haeckel, 1862 ou Thécamoebiens (Auct.) (Rhizopoda, Testacea)*. — In: GRASSÉ P.P. (Ed.), *Traité de Zoologie*, Masson and Co., Paris: 97-148.
- DE JONCKHEERE J.F. (2004): Molecular definition and the ubiquity of species in the genus *Naegleria*. — *Protist* **155**: 89-103.
- DIAMOND L.S. & C.G. CLARK (1993): A redescription of *E. histolytica* SCHAUDINN, 1903 (emended Walker, 1911) separating it from *E. dispar* BRUMPT, 1925. — *J. Eukaryot. Microbiol.* **40**: 340-344.
- D'ORBIGNY A.D. (1893): Foraminifères. — In: de la SAGRA (Ed.), *Histoire physique, politique et naturelle de l'île de Cuba*. Bertrand, Paris: 1-224.
- DOUGLAS M. (1930): Notes on the classification of the amoeba found by Castellani in cultures of yeast-like fungus. — *J. Trop. Med. Hyg.* **33**: 258-259.
- DUJARDIN F. (1838): *Recherches sur les organismes inférieurs*. — *Ann. Sci. Nat. Zool.* **2**: 343-377, pls 9-11.
- EHRENBERG G.C. (1838): *Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Ein Blick in das tiefere organische Leben der Natur I+II*. — L. Voss, Leipzig: 1-547, 64 pls.
- EICHINGER L., PACHEBAT J.A., GLOCKNER G., RAJANDREAM M.A., SUGANG R., BERRIMAN M., SONG J., OLSEN R., SZAFRANSKI K., XU Q., TUNG-GAL B., KUMMERFELD S., MADERA M., KONFORTOV B.A., RIVERO F., BANKIER A.T., LEHMANN R., HAMLIN N., DAVIES R., GAUDET P., FEY P., PILCHER K., CHEN G., SAUNDERS D., SODERGREN E., DAVIS P., KERHORNOU A., NIE X., HALL N., ANJARD C., HEMPHILL L., BASON N., FARBROTHER P., DESANY B., JUST E., MORIO T., ROST R., CHURCHER C., COOPER J., HAYDOCK S., VAN DRIESSE N., CRONIN A., GOODHEAD I., MUZNY D., MOURIER T., PAIN A., LU M., HARPER D., LINDSAY R., HAUSER H., JAMES K., QUILES M., MADAN BABU M., SAITO T., BUCHRIESER C., WARDROPER A., FELDER M., THANGAVELU M., JOHNSON D., KNIGHTS A., LOULSEGED H., MUNGALL K., OLIVER K., PRICE C., QUAIL M.A., URUSHIHARA H., HERNANDEZ J., RABBINOWITSCH E., STEFFEN D., SANDERS M., MA J., KOHARA Y., SHARP S., SIMMONDS M., SPIEGLER S., TIVEY A., SUGANO S., WHITE B., WALKER D., WOODWARD J., WINCKLER T., TANAKA Y., SHAULSKY G., SCHLEICHER M., WEINSTOCK G., ROSENTHAL A., COX E.C., CHISHOLM R.L., GIBBS R., LOOMIS W.F., PLATZER M., KAY R.R., WILLIAMS J., DEAR P.H., NOEGEL A.A., BARRELL B. & A. KUSPA (2005): The genome of the social amoeba *Dictyostelium discoideum*. — *Nature* **435**: 43-57.
- FAHRNI J.F., BOLIVAR I., BERNEY C., NASSONOVA E., SMIRNOV A. & J. PAWLOWSKI (2003): Phylogeny of lobose amoebae based on actin and small-subunit ribosomal RNA genes. — *Mol. Biol. Evol.* **20**: 1881-1886.
- HACKSTEIN J.H., AKHMANOVA A., BOXMA B., HARHANGI H.R. & F.G. VONCKEN (1999): Hydrogenosomes: eukaryotic adaptations to anaerobic environments. — *Trends Microbiol.* **7**: 441-447.

- HAECKEL E. (1862): Die Radiolarien (Rhizopoda radiaria). Eine Monographie. — Georg Reimer, Berlin: 1-572, 35 pls.
- HAECKEL E. (1878): Das Protistenreich. — Ernst Günther's Verlag, Leipzig: 1-104.
- GAST R.J., LEDEE D.R., FUERST P.A. & T. BYERS (1996): Subgenus systematics of *Acanthamoeba*: Four nuclear 18S rDNA sequence types. — J. Euk. Microbiol. **43**: 498-504.
- GRIFFIN J.L. (1972): Temperature tolerance of pathogenic and nonpathogenic free-living amoebas. — Science **178**: 869-870.
- HINKLE G. & M.L. SOGIN (1993): The evolution of the Vahlkampfiidae as deduced from 16S-like ribosomal RNA analysis. — J. Eukaryot. Microbiol. **40**: 599-603.
- KEELING P.J. (2001): Foraminifera and Cercozoa are related in actin phylogeny: two orphans find a home? — Mol. Biol. Evol. **18**: 1551-1557.
- KNOLL A.H., JAVAUX E.J., HEWITT D. & P. COHEN (2006): Eukaryotic organisms in Proterozoic oceans. — Philos. Trans. R. Soc. London B **361**: 1023-1038.
- LEVINE N.D., CORLISS J.O., COX F.E., DEROUX G., GRAIN J., HONIGBERG B.M., LEEDALE G.F., LOEBLICH A.R. 3RD, LOM J., LYNN D., MERINFELD E.G., PAGE F.C., POLJANSKY G., SPRAGUE V., VAVRA J. & F.G. WALLACE (1980): A newly revised classification of the protozoa. — J. Protozool. **27**: 37-58.
- LOEBLICH A.R. & H. TAPPAN (1961): Suprageneric classification of the Rhizopoda. — J. Paleontol. **35**: 245-330.
- LOEBLICH A.R. & H. TAPPAN (1964): Foraminiferal facts, fallacies and frontiers. — Geol. Soc. Am. Bull. **75**: 367-392.
- LOFTUS B., ANDERSON I., DAVIES R., ALSMARK U.C., SAMUELSON J., AMEDEO P., RONCAGLIA P., BERRIMAN M., HIRT R.P., MANN B.J., NOZAKI T., SUH B., POP M., DUCHENE M., ACKERS J., TANNICH E., LEIPPE M., HOFER M., BRUCHHAUS I., WILLHOEFT U., BHATTACHARYA A., CHILLINGWORTH T., CHURCHER C., HANCE Z., HARRIS B., HARRIS D., JAGELS K., MOULE S., MUNGALL K., ORMOND D., SQUARES R., WHITEHEAD S., QUAIL M.A., RABBINOWITZ E., NORBERTCZAK H., PRICE C., WANG Z., GUILLÉN N., GILCHRIST C., STROUP S.E., BHATTACHARYA S., LOHIA A., FOSTER P.G., SICHERITZ-PONTEN T., WEBER C., SINGH U., MUKHERJEE C., EL-SAYED N.M., PETRI W.A. Jr., CLARK C.G., EMBLEY T.M., BARRELL B., FRASER C.M. & N. HALL (2005): The genome of the protist parasite *E. histolytica*. — Nature **433**: 865-868.
- LÖSCH F. (1875): Massenhafte Entwicklung von Amöben im Dickdarm. — Virchows Arch. Pathol. Anat. Physiol. Klin. Med. **65**: 196-211.
- MARIN B., NOWACK E.C. & M. MELKONIAN (2005): A plastid in the making: evidence for a second primary endosymbiosis. — Protist **156**: 425-432.
- MAYR E. (1969): Principles of Systematic Zoology. — McGraw-Hill, New York: 1-428.
- MEISTERFELD R. (2002): Order Arcellinida Kent, 1880. — In: LEE J.J., LEEDALE D.F. & P. BRADBURY (Eds), An Illustrated Guide to the Protozoa. 2nd Edition. Allan Press, Lawrence, Kansas **2**: 827-860.
- MÜLLER M. (1992): Energy metabolism of ancestral eukaryotes: a hypothesis based on the biochemistry of amitochondriate parasitic protists. — Biosystems **28**: 33-40.
- NÄGLER K. (1909): Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. — Arch. Protistenkd. **15**: 1-53.
- NÄGLER K. (1911): Studien über Protozoen in einem Almtümpel. — Arch. Protistenkd. **12**: 56-70.
- NÄGLER K. (1912): Die Kern- und Centriolenteilung bei Amöben. — Arch. Protistenkd. **26**: 435-442.
- NIKOLAEV S.I., MITCHELL E.A., PETROV N.B., BERNEY C., FAHRNI J. & J. PAWLOWSKI (2005): The testate lobose amoebae (order Arcellinida Kent, 1880) finally find their home within Amoebozoa. — Protist **156**: 191-202.
- OLIVE L. S. & C. STOIANOVITCH (1975): The Mycetozoans. — Academic Press, New York: 1-293.
- PANCOVIUS T. (1654): Herbarium, Oder Kräuter- und Gewächsbuch, Darinn sowol Einheimische als AuBländische Kräuter zierlich und eigentlich abgebildet zu finden. — Cölln an der Spree: 1-425.
- PAGE F.C. (1967): Re-definition of the genus *Acanthamoeba* with descriptions of three species. — J. Protozool. **14**: 709-724.
- PAGE F.C. (1991): Nackte Rhizopoda. — In: MATTHES D. (Hrsg.), Protozoenfauna II. G. Fischer, Stuttgart: 3-145.
- PAGE F.C. & R.L. BLANTON (1985): The Heterolobosea (Sarcodina: Rhizopoda), a new class uniting the Schizopyrenida and the Acrasidae (Acrasida). — Protistologica **21**: 121-132.
- PUSCHKAREW B.M. (1913): Über die Verbreitung der Süßwasserprotozoen durch die Luft. — Arch. Protistenkd. **23**: 323-362.
- PUSSARD M. & R. PONS (1977): Morphologie de la paroi kystique et taxonomie du genre *Acanthamoeba* (Protozoa, Amoebida). — Protistologica **8**: 557-598.
- RAPER K.B. (1935): *Dictyostelium discoideum*, a new species of slime mold from decaying forest leaves. — J. Agric. Res. **50**: 135.
- RICHARDS T.A. & T. CAVALIER-SMITH (2005): Myosin domain evolution and the primary divergence of eukaryotes. — Nature **436**: 1113-1118.
- SCHLEGEL M. & R. MEISTERFELD (2003): The species problem in protozoa revisited. — Europ. J. Protistol. **39**: 349-355.
- SCHULTZE M.S. (1854): Über der Polythalamien (Foraminiferen) nebst Bemerkungen über die Rhizopoden im Allgemeinen. — Wilhelm Engelmann, Leipzig: 1-68, 7 pls.
- SCHULTZE F.E. (1874): Rhizopodenstudien I. — Archiv für mikroskopische Anatomie **10**: 328-350, pl. 22.
- SCHULTZE F.E. (1874): Rhizopodenstudien II. — Archiv für mikroskopische Anatomie **10**: 377-400, pls 26-27.
- SCHULTZE F.E. (1875): Rhizopodenstudien III. — Archiv für mikroskopische Anatomie **11**: 94-139, pls 5-7.
- SCHULTZE F.E. (1875): Rhizopodenstudien IV. — Archiv für mikroskopische Anatomie **11**: 329-353, pls 18-19.
- SCHULTZE F.E. (1875): Rhizopodenstudien V. — Archiv für mikroskopische Anatomie **11**: 583-596, pls 25-26.
- SCHULTZE F.E. (1877): Rhizopodenstudien VI. — Archiv für mikroskopische Anatomie **13**: 9-30, pls 2-3.
- SILBERMAN J.D., CLARK C.G., DIAMOND L.S. & M.L. SOGIN (1999): Phylogeny of the genera *Entamoeba* and *Endolimax* as deduced from small-subunit ribosomal RNA sequences. — Mol. Biol. Evol. **16**: 1740-1751.
- SINGH B.N. (1952): Nuclear division in nine species of small free-living amoebae and its bearing on the classification of the order amoebida. — Philos. Trans. Roy. Soc. London B **236**: 405-461.
- SMIRNOV A. & A. GOODKOV (1999): An illustrated list of basic morphotypes of Gymnamoebia (Rhizopoda, Lobosea). — Protistology **1**: 20-29.
- SMIRNOV A., NASSONOVA E., BERNEY C., FAHRNI J., BOLIVAR I. & J. PAWLOWSKI (2005): Molecular phylogeny and classification of the lobose amoebae. — Protist **156**: 129-142.

- SONG J., XU Q., OLSEN R., LOOMIS W.F., SHAULSKY G., KUSPA A. & R. SUGGANG (2005): Comparing the *Dictyostelium* and *Entamoeba* genomes reveals an ancient split in the Conosa lineage. — PLoS Comput. Biol. **1**: e71.
- STOTHARD D.R., SCHROEDER-DIEDRICH J.M., AWWAD M.H., GAST R.J., LEDEE D.R., RODRIGUEZ-ZARAGOZA S., DEAN C.L., FUERST P.A. & T.J. BYERS (1998): The evolutionary history of the genus *Acanthamoeba* and the identification of eight new 18S rRNA gene sequence types. — J. Eukaryot. Microbiol. **45**: 45-54.
- SWANSON A.R., SPIEGEL F.W. & J.C. CAVENDER (2002): Taxonomy, slime molds, and the questions we ask. — Mycologia **94**: 968-979.
- TAPPAN H. & A.R. LOEBLICH (1988): Foraminiferal evolution, diversification, and extinction. — J. Paleontol. **62**: 695-714.
- VOLKONSKY M. (1931): *Hartmannella castellanii* DOUGLAS et classification des Hartmannelles. — Arch. Zool. exp. gen. **72**: 317-339.
- WENYON C.M. (1926): Protozoology I+II. — Baillière, Tindall and Cox, London: 1-1563.

9. Glossar

- Aktin**: Protein in der Muskulatur; verbindet sich mit Myosin und ermöglicht so die Muskelkontraktion.
- Amöben**: Sammelbezeichnung für einzellige Eukaryote ohne feste Gestalt; ihr einzig gemeinsames Merkmal ist die →amöboide Fortbewegung.
- Amöbenruhr**: durch *E. histolytica* hervorgerufene Durchfallerkrankung.
- amöboide Bewegung**: mit einer Veränderung der Zellform eingehende Art von Bewegung durch Vorstülpfen von →Pseudopodien; basiert auf Strömungen des Zellplasmas.
- Anaerobier**: Organismen, die nur ohne (obligate A.) oder die sowohl in Gegenwart als auch in Abwesenheit von Sauerstoff (fakultative, aerotolerante A.) gedeihen können.
- Akanthopodien**: kleine, spitze Verlängerungen des →Pseudopodiums (nicht zu verwechseln mit →Filopodien); typisch für *Acanthamoeba*.
- axenisch**: hier – bakterienfrei.
- Basenpaar (bp)**: In der DNA binden sich die Basen eines DNA-Stranges an die komplementären Basen des gegenüberliegenden Stranges, es entstehen B. Aufgrund der chemischen Struktur ist eine Paarbildung nur zwischen A und T (DNA) bzw. A und U (RNA) sowie C und G möglich.
- Bilharziose (Schistosomose)**: parasitäre Tropenkrankheit des Menschen hervorgerufen durch Pärchenegel (*Schistosoma*-Arten), die in Blutgefäßen im Bereich des Darmes (Darm-B.) oder der Harnblase (Urogenital-B.) leben; benannt nach dem deutschen Arzt Theodor BILHARZ, der die Erreger im Menschen entdeckte.
- binominale Nomenklatur**: Benennung einer Art mit zwei Namen (dem groß geschriebenen Gattungsnamen und dem klein geschriebenen Artnamen).
- cAMP**: zyklisches Adenosinmonophosphat (ein Botenstoff)
- Chromosomen**: aus Chromatin bestehende Struktur innerhalb des Zellkerns, die normalerweise nur während der Kernteilung sichtbar wird; Träger des größten Teils der zelleigenen Erbinformation, also der Gene. Die Anzahl der im Zellkern vorhandenen C. ist artspezifisch. Beim Menschen sind es zweimal 23. Mit Ausnahme der Geschlechtschromosomen liegen C. in Körperzellen sowie in befruchteten

Eizellen paarweise, als homologe C., vor. In den Keimzellen ist nach Abschluss der Reifungsteilungen nur ein einfacher Chromosomensatz vorhanden.

- Cristae**: hier – Membranfalten der Mitochondrien.
- Cornea**: Hornhaut des Auges.
- Cyanobakterien**: früher: „Blaualgae“, Blau-Grün-Algen; sie sind die ersten zur →Photosynthese befähigten Lebewesen auf der Erde und die einzigen Prokaryoten, die bei der Photosynthese Sauerstoff freisetzen.
- Dictyosom**: sind durch Membranen begrenzte Hohlräume, die übereinander gestapelt sind. Sie schnüren Bläschen ab (Golgi-Vesikel) und bilden Sekrete und Membranen. In einer Zelle befinden sich meistens mehrere D., die untereinander in Verbindung stehen (= der Golgiapparat).
- Ektozyste**: Außenzystenwand.
- Endozyste**: Innenzystenwand, aber nicht die lebende Zelle innerhalb jener Wand.
- Enflagellation**: Vorgang der Bildung des Geißelstadiums; bei Vahlkampfiidae außer *Vahlkampfia*.
- Enzephalitis**: Gehirnentzündung; Erkrankungen des Gehirns, meist auf infektiös-toxischer oder infektiöser Basis, die durch das selbständige Auftreten echter entzündlicher Gewebsreaktionen gekennzeichnet sind.
- Enzystierung**: Bildung des Dauerstadiums (=Zyste).
- Endosymbiont**: Organismus, der innerhalb (intrazellulär oder interzellulär) eines Individuums einer anderen biologischen Art lebt; intrazelluläre E. werden auch als Endozytobionten bezeichnet.
- Endosymbiose**: Symbiose, bei der ein Organismus innerhalb des anderen lebt.
- Endozytose**: Aufnahme von festen Stoffen (→Phagozytose) oder von Flüssigkeitströpfchen (Pinozytose) durch Membraneinstülpung in die Zelle.
- Enzephalitis**: Entzündung des Gehirns; Erkrankungen des Gehirns, meist auf infektiös-toxischer oder infektiöser Basis, die durch das selbständige Auftreten echter entzündlicher Gewebsreaktionen gekennzeichnet sind.
- eruptiv**: hervorbrechend; wenn die Plasmaströmung bei der Fortbewegung der Amöbe nicht gleichmäßig, sondern „ruckartig“ ist.
- Eukaryota, Eukaryote(n)**: ein- bis vielzellige Organismen, deren Zellen einen Membran-umhüllten Zellkern sowie weitere Zellorganellen besitzen. Zu den E. gehören Protozoen, Algen, Pilze, Pflanzen und Tiere.
- Exzystierung**: Übergang vom Dauerstadium (=Zyste) in das „Freßstadium“ (=Trophozoit).
- Filopodien**: fadenförmige →Pseudopodien, die unmittelbar aus dem Zellkörper hervortreten.
- Gameten**: Geschlechtszellen, haploide Keimzellen (Eizelle, Spermium).
- Gametozyten**: Vorgeschlechtszellen, die sich zu →Gameten, den eigentlichen Geschlechtszellen, entwickeln.
- Gamont**: Vorstufe der →Gameten.
- Generationswechsel**: Regelmäßig oder unregelmäßig alternierende Abfolge von morphologisch unterschiedlichen Generationen, die sich unterschiedlich vermehren (z. B. geschlechtlich/ ungeschlechtlich).
- Genstransfer**: Übertragung eines Gens in Empfängerzellen.
- geschlossene Orthomitose**: →Mitosetyp, bei dem die Spindel

ihren Ursprung ausschließlich innerhalb des Kernes hat, und die Kernmembran bis zur Trennung der Tochterkerne ganz bleibt.

Glykocalyx: Kohlenhydrathülle der Zelle.

haploid: nur einen einfachen →Chromosomensatz enthaltend.

Hydrogenosom: Organell, in dem ein Teil der Glykolyse abläuft; H. sind abgewandelte →Mitochondrien, sie besitzen jedoch keine DNA.

Karyosom: Innenkörper des Zellkerns.

kDa: Maß für die Masse eines Atoms oder Moleküls (ein Dalton entspricht der Masse von $1/12$ ^{12}C -Atom); k = kilo (1.000).

Keratitis: Entzündung der Hornhaut des Auges.

Kinetosomen: (=Basalkörperchen), bilden die Verankerung und den „Motor“ der Geißeln; sie sind aus →Mikrotubuli aufgebaut (9x3-Struktur).

Klon: genetisch gleiche Zellen oder Individuen, die durch ungeschlechtliche Vermehrung aus einer einzigen Zelle oder einem einzigen Individuum hervorgegangen sind.

kodierende DNA: der Anteil der DNA eines Individuums, der in Genen angeordnete Information enthält.

Kodon: Abfolge von drei Basen (Basentriplett); enthält die Information für eine Aminosäure oder ein Stoppsignal; insgesamt gibt es $4^3 = 64$ verschiedene K.

Konvergenz: hier – konvergente Evolution; die unabhängige, aber ähnliche Entwicklung von Merkmalen bei verschiedenen Arten aufgrund ähnlicher Lebensbedingungen.

Meiose: Reife- und Reduktionsteilung bei der Bildung von Keimzellen; besteht aus zwei Schritten: zuerst wird der diploide Chromosomensatz halbiert (beim Menschen von 46 auf 23). Die sich anschließende Teilung entspricht dann weitgehend einer →Mitose. Als Produkte entstehen 4 haploide Keimzellen.

Metazoa, Metazoen: vielzellige Tiere; bestehen aus vielen Zellen, welche in generative Zellen und in unterschiedliche somatische Zellen, meist auch in Gewebe differenziert sind.

Mikrotubuli: aus Untereinheiten (sog. Protofilamenten) zusammengesetzte röhrenförmige Strukturen mit einem Durchmesser von ca. 25 nm, die einerseits am Aufbau des Zytoskeletts beteiligt sind, andererseits die Bausteine von Geißeln und Cilien darstellen.

Mimivirus: das größte derzeit bekannte Virus (400 nm im Durchmesser); befällt Akanthamoeben.

Mitochondrien: der Energiegewinnung der Zelle dienende Zellorganellen; in M. wird die gebundene Energie organischer Nährstoffe über den Zitratzyklus und die Atmungskette auf ATP übertragen. M. enthalten eigene DNA (so genannte mitochondriale DNA, kurz mtDNA). Ihre Zahl pro Zelle kann je nach Zelltyp stark variieren, stoffwechselaktive Zellen enthalten besonders viele (Leberzellen ca. 2000).

Mitose: Kernteilung (mit meist nachfolgender Zellteilung) mit vorangehender Verdoppelung des Chromosomensatzes. Jede Tochterzelle erhält einen vollständigen Chromosomensatz.

Mitosom: ein Zellorganell, kommt z. B. bei Entamoeben vor. Das M. ist, wie man heute weiß, ein abgewandeltes →Mi-

tochondrium. *E. histolytica* hat in der Regel nur ein Mitosom.

monophyletisch: von einem gemeinsamen Vorfahren abstammend.

Monophylum: alle Abkömmlinge einer einzigen Stammart.

monopodial: wenn das →Pseudopodium einen einzelnen, breiten, zylindrischen oder flachen Lappen darstellt.

Myosin: Protein in der Muskulatur; bildet mit →Aktin das Aktomyosin und ermöglicht so die Muskelkontraktion.

Nukleolus (Pl. Nukleoli): Kernkörperchen; sichtbarer Ausdruck der Transkription bestimmter Chromosomenregionen, die die genetische Information für die rRNA enthalten.

Nukleotid: Baustein der Nucleinsäuren (DNA und RNA); setzt sich aus einer Base, einem Zuckerrest und drei Phosphatgruppen zusammen. Bei der DNA- bzw. RNA-Synthese werden N. miteinander über eine Phosphodiesterbindung verknüpft. Dabei werden zwei Phosphatgruppen abgespalten. Ein DNA-N. enthält eine der 4 organischen Basen Adenin, Cytosin, Guanin und Thymin, eine Desoxyribose und einen Phosphatrest; ein RNA-N. enthält eine der 4 organischen Basen Adenin, Cytosin, Guanin und Uracil, eine Ribose und einen Phosphatrest.

Nukleus: Zellkern; von mindestens zwei Membranen umhülltes Zellorganell, das den größten Teil der genetischen Information einer eukaryotischen Zelle enthält.

Opisthokonta: monophyletische Großgruppe innerhalb der Eukaryota; vereint die Tiere mit den Pilzen.

Organellen: organartige Bildungen des Zellplasmas, die von einer eigenen Membran umschlossen sind und denen bestimmte Funktionen zugeordnet werden können (z. B. →Mitochondrien, Golgi-Apparat, Chloroplasten, Lysosomen); kommen nur bei Eukaryoten vor.

ortholog: zwei Gene sind ortholog, wenn sie seit einem Speziationsergebnis divergieren.

Palindrom: (v. griech.: Παλίνδρομος (palíndromos) = rückwärts laufend) eine invertierte repetitive Basenabfolge, d. h. eine Basenabfolge, die von vorn und hinten gelesen gleich ist. An P. kann die einzelsträngige lineare DNA-Kette umschlagen und eine haarnadelähnliche Struktur ausbilden.

Phagozytose: Aufnahme von geformter Nahrung durch eine Zelle.

Photosynthese: Produktion organischer Stoffe aus Kohlenwasserstoff und Wasser mit Hilfe des Sonnenlichts; dazu fähig sind grüne Pflanzen und Protisten, die mit Chlorophyll ausgestattet sind, sowie einige Prokaryote.

Phylum: Stamm; Kategorie innerhalb des Tierreichs, die eine oder, aufgrund der Ähnlichkeit oder stammesgeschichtlichen Verwandtschaft, mehrere Klassen umfasst.

Plasmid: kleiner extrachromosomaler (= außerhalb des Chromosoms liegender) DNA-Ring (v.a. bei Bakterien und Hefen), der sich unabhängig von der anderen DNA (also autonom) repliziert. P. tragen oft Gene für Resistenzfaktoren (z. B. gegen Antibiotika), die den Trägern einen Selektionsvorteil vermitteln. Wenn die Gegenwart eines P. für einen Organismus keinen Vorteil bietet, dann verliert er dieses mit der Zeit.

Plasmodien: hier – Zelle mit mehreren Zellkernen.

Polymorphismus: Vielgestaltigkeit; verschiedene Ausprägungen eines Merkmals.

- Population:** Gruppe von Individuen in einem bestimmten (zusammenhängenden) Gebiet, die sich miteinander fortpflanzen oder zumindest miteinander fortpflanzen könnten.
- Prokaryota, Prokaryote(n):** Bakterien i.w.S. (kein Monophylum!); mikroskopisch kleine, einzellige Lebewesen, deren Zellen keinen Zellkern, keine Zellorganellen und keine basische Proteinhülle um ihre DNA aufweisen.
- Promitose:** jene Art der →geschlossenen Orthomitose, bei der sich der Nukleolus nicht auflöst, sondern in 2 Polmassen, d. h. Tochtermukleoli teilt.
- Proteasen:** Enzyme, die den Abbau von Proteinen durch hydrolytische Spaltung der Peptidbindungen (Proteolyse) katalysieren.
- Protein:** aus Aminosäuren aufgebautes Eiweißmolekül.
- Proteinase:** eiweißspaltendes Enzym.
- Proteobakterien:** Bakterien-Gruppe, zu der auch die Vorläufer der Mitochondrien gehören.
- Pseudopodien:** Scheinfüßchen. Sie entstehen durch unregelmäßige Ausstülpung und Vorwölbung des Zytoplasmas einer Zelle. P. haben für Bewegung und Nahrungsaufnahme bzw. Phagozytose bei Amöben einerseits und bei Phagozyten (z. B. Makrophagen) große Bedeutung.
- pulsierende Vakuole:** Ausscheidungsorganellen von Protozoen (und einigen Schwämmen); transportieren je nach Konzentrationsgefälle mehr oder weniger regelmäßig Wasser aus der Zelle heraus.
- Rekombination:** Vorgang, bei dem DNA neu kombiniert wird. Als natürlicher Prozess findet R. bei der geschlechtlichen Vermehrung während der Meiose statt. Bei der In-vitro-R. werden mit Hilfe molekulargenetischer Methoden DNA-Abschnitte unterschiedlicher Herkunft miteinander verknüpft.
- repetitive Sequenz:** genomische Sequenz, die sich häufig wiederholt.
- Replikation (DNA-Replikation):** Verdopplung (der Erbsubstanz).
- Ribosomen:** Protein-Nukleinsäure-Komplexe zur Proteinbiosynthese; befinden sich im Zellplasma, und zwar am endoplasmatischen Retikulum, sowie in einigen Zellorganellen (→Chloroplasten, →Mitochondrien). Ihr Bildungsort ist bei Eukaryoten der →Nukleolus.
- Sequenzierung:** Sequenzanalyse; Methode zur Entschlüsselung der Basen- bzw. Aminosäuren-Abfolge.
- sp.:** Die Abkürzung sp. (= species = s. Art) nach einem Gattungsnamen bedeutet, dass die Art nicht bekannt ist oder nicht genannt zu werden braucht.
- Spore:** Dauerstadium von Mikroorganismen von sehr unterschiedlicher Struktur und Herkunft mit hoher Widerstandsfähigkeit gegenüber physikalischen und chemischen Einflüssen.
- Sporogonie:** Sporenbildung; Phase der Entwicklung der Sporozyste.
- spp.:** Abkürzung für den Plural von species = mehrere Arten.
- Transformation:** natürliche Fähigkeit mancher Bakterienarten, freie DNA aus der Umgebung durch ihre Zellwand hindurch aufzunehmen. In der Gentechnik wird die T. häufig dazu benutzt, um rekombinante Plasmide in Zellen (z. B. in *Escherichia coli*) einzuschleusen.
- Transkription:** Synthese eines einzelsträngigen RNA-Moleküls (mRNA) nach der Vorlage der doppelsträngigen DNA (= Umschreibung von DNA in RNA).
- Translation:** Proteinsynthese; Prozess, bei dem die Basensequenz der mRNA in die Aminosäuresequenz des Proteins übersetzt (translatiert) wird. Dieser Vorgang findet an den Ribosomen statt. Nach der Vorlage eines einzigen mRNA-Moleküls können (gleichzeitig) mehrere Proteinmoleküle synthetisiert werden.
- Transposon:** springendes Gen; DNA-Abschnitt, der sich in verschiedene Genom -Abschnitte einbauen kann.
- tRNA (transfer-RNA):** RNA mit einer spezifisch gebundenen Aminosäure; bei der Proteinbiosynthese bindet das Antikodon auf der tRNA mit dem Kodon der mRNA und stellt so den Einbau der jeweils richtigen Aminosäure in das entstehende Protein sicher.
- Trophozoit:** das zu Nahrungsaufnahme, Bewegung und Vermehrung befähigte Stadium von Protozoen. Häufig wird dafür auch der Begriff „vegetative Form“ verwendet.
- Transposon:** springendes Gen; DNA-Abschnitt, der sich in verschiedene Genom-Abschnitte einbauen kann.
- ubiquitär:** allgegenwärtig, überall vorkommend.
- Unterpseudopodien:** zytoplasmatische Projektionen aus einem vorrückenden →Pseudopodium.
- Uroid:** Hinterende der Amöben; kann speziell differenziert sein: maulbeerförmig, gefaltet, warzig, zottig etc.
- Zygote:** Vereinigungsprodukt zweier Geschlechtszellen; aus der Z. entwickelt sich ein neues Individuum.
- Zyste:** 1.) Dauerstadium von Mikroorganismen, meist gegenüber chemischen und physikalischen Einflüssen recht widerstandsfähig; 2.) Durch eine Kapsel abgeschlossene sackartige, mit Flüssigkeit gefüllte Geschwulst.

Anschrift der Verfasser:

PD. Mag. Dr. Julia WALOCHNIK
 Abteilung für Medizinische Parasitologie
 Klinisches Institut für Hygiene
 und Medizinische Mikrobiologie
 Medizinische Universität Wien
 Kinderspitalgasse 15
 1095 Wien
 Austria
 E-Mail: julia.walochnik@meduniwien.ac.at

Univ.-Prof. Dr. Horst ASPÖCK
 Abteilung für Medizinische Parasitologie
 Klinisches Institut für Hygiene und
 Medizinische Mikrobiologie
 Medizinische Universität Wien
 Kinderspitalgasse 15
 1095 Wien
 Austria
 E-Mail: horst.aspoeck@meduniwien.ac.at

Phylogenie der Pilze

I. KRISAI-GREILHUBER

Abstract: Phylogeny of fungi. Progress in molecular biological research and consistent phylogenetic analyses increased the knowledge about fungal phylogeny enormously. In a short overview the up-to-date phylogeny and the current phylogenetic classification as a result of the international AFTOL (assembling the fungal tree of life) project is presented.

Key words: Phylogeny, mycota, fungi, mycological systematics.

Einleitung

Pilze sind unverzichtbar für das einwandfreie Funktionieren von Ökosystemen. Ihre Lebensweise als Saprotrophe hilft organische Substanzen abzubauen und zu mineralisieren. Als symbiontische Pilze sind sie verantwortlich für bessere Wachstumsraten ihrer Wirtsorganismen (etwa Mykorrhizapilze) oder für bessere Verdauung bei Tieren. Neben diesen positiven Rollen sind sie als Parasiten wichtige negative Faktoren in Land- und Forstwirtschaft, sowie der Medizin. Sie sind in weiterer vielfältiger Weise bedeutend für den Menschen: bei der Herstellung von Lebensmitteln, Milchprodukten und alkoholischen Getränken, Antibiotika, bei der biotechnologischen Gewinnung von Zitronensäure, Vitamin C, sowie als Speisepilze, Giftpilze, Heilpilze und psychotrope Pilze.

Traditionellerweise basierte die Erforschung der Evolution der Pilzgruppen im Zeitablauf bisher auf vergleichender Morphologie, Zytologie, Zellwandchemie, Ultrastruktur und wegen der schlechten Verfügbarkeit nur zu einem geringen Grad auf Fossilien (KIRK et al. 2001). Die Zahl der weltweit existierenden Pilze kann aufgrund des immer noch mangelhaften Erforschungsgrades nur schwer extrapoliert werden. Eine konservative Schätzung geht von einem absoluten Minimum von 712.000 weltweit existierenden Pilzarten aus (SCHMIT & MUELLER 2007). Die tatsächliche Anzahl der Pilze dürfte jedoch weit höher liegen. Eine progressive Schätzung liefert HAWKSWORTH (2001) mit bis zu 1,5 Millionen! Von dieser Fülle an Arten sind bisher nur ca. 80.000 Arten beschrieben (SCHMIT & MUELLER 2007).

In der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts brachten kladistische und molekulare Studien große Fortschritte in der Erforschung der Pilztaxa und im Verstehen der Verwandtschaft pilzlicher Stämme.

Das Prinzip der phylogenetische Systematik

Innerhalb der Evolutionsbiologie ist die phylogenetische Systematik (Kladistik) die Methode der Wahl zur Feststellung der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft. In der modernen phylogenetischen Systematik strebt man bekanntlich danach, monophyletische Gruppen zu bilden und nichtmonophyletische Gruppen zu beseitigen, sobald die Datenlage das erlaubt. Dabei sind folgende Begriffe und Prinzipien wichtig (siehe z. B. WILEY 1981):

Monophyla sind Gruppen von Arten, die die Stammart und alle Abkömmlinge umfassen. Das Merkmalskriterium dafür ist das spezielle abgeleitete Merkmal (Synapomorphie), das bei der Stammart erstmals auftrat und im Originalzustand oder in abgewandelter Form nur bei dieser Gruppe vorkommt.

Paraphyla sind Gruppen von Arten, die zwar eine Stammart und einige, aber nicht alle Abkömmlinge umfassen. Solche Gruppen wurden von den Systematikern auf Grund von ursprünglichen Merkmalen (Plesiomorphien) gebildet. Ihnen fehlt sozusagen ein abgeleiteter Teil, der im System an anderer Stelle eingesetzt wird. Die meisten Taxonomen erachten solche paraphyletische Gruppen nicht mehr für wünschenswert, weil die Merkmalsverteilung im System nicht korrekt wiedergegeben wird.

Polyphyla sind Gruppen von Arten, deren Stammart einer anderen Gruppe zugeordnet wird. Solche Gruppen wurden auf Grund von Merkmalskonvergenzen (Ähnlichkeiten, die keinen gemeinsamen Ursprung haben) gebildet. Sie werden generell von allen Systematikern als Taxa abgelehnt, sobald man die Polyphyly erkennt.



Abb. 1: Bei der Lungenflechte, *Lobaria pulmonaria*, ist der Pilz der formgebende Teil, der sich mit Apothezien sexuell fortpflanzen kann, die Alge ist untergeordnet. Foto: F. Reinwald.

Ob etwas ein abgeleitetes oder ein ursprüngliches Merkmal ist, wird mit dem Außengruppenvergleich festgestellt: Hat man in der Innengruppe bei einem Merkmalstyp zwei Zustände, so ist derjenige der ursprüngliche, der auch außerhalb bei den nächsten Verwandten vorkommt. Man muss also schon ein gewisses Vorwissen besitzen, was die Innengruppe und die Außengruppe betrifft. Die Polarisierung der Merkmale (Bestimmung, was ist ursprünglich oder abgeleitet) wird automatisch von der verwendeten Software durchgeführt, sobald die Innen- und Außengruppe festgelegt sind.

Mit den Methoden der DNA-Systematik wurde es möglich, stammesgeschichtliche Zusammenhänge wesentlich klarer zu erkennen als früher, da ungleich mehr Merkmale zur Verfügung stehen.

Was sind Pilze?

Pilze können nicht mehr einfach als chlorophyllfreie, heterotrophe, thallische Eukaryoten mit Zellwand zumindest in einem Lebensstadium (MÜLLER & LÖFFLER 1992) definiert werden. Das wäre keine monophyletische Gruppierung. Die Echten Pilze, Fungi, können heute so abgegrenzt werden: absorbtive heterotrophe Eukaryoten mit Sporen mit Chitin, ohne Plastiden, ohne Phagotrophie und tubuläre Cilien, mit Lysinsynthese über den AAA-Pfad und mit Mitochondrien mit flachen Cristae (CAVALIER-SMITH 2001).

Fossilbefunde und evolutionäre Radiation

Die Substitutionsrate in DNA-Sequenzen ist ein Maß für den Zeitraum der evolutionären Ausbreitung (KIRK et al. 2001). BERBEE & TAYLOR (1993) berechne-

ten die Entstehung der Chytridiomycota ungefähr vor 550 Millionen Jahren, der Abtrennung der Ascomycota-Basidiomycota-Linie vor ca. 400 Millionen Jahren, viele Schlauchpilzhefen und Schimmelpilze entstanden nach dem Erscheinen der Angiospermen in den letzten 200 Millionen Jahren.

Neue Fossilfunde und verbesserte analytische Methoden unterstützen die Entstehung aller existierenden Stämme im Devon. *Paleopyrenomycites devonicus* ist ein fossiler Schlauchpilz aus dem Unteren Devon (TAYLOR & BERBEE 2007). *Prototaxites* wird neuerdings aufgrund bestimmter Kohlenstoffisotope als fossiler heterotropher Organismus und angesichts der tubulären anatomischen Struktur als Pilz aus dem Unteren Devon interpretiert (BOYCE et al. 2007).

Die Phylogenie der Pilze in Standardwerken und wichtiger Literatur

Die im Standardwerk KIRK et al. (2001) präsentierte Klassifikation der Stammesgeschichte listet pilzliche Organismen in drei Reichen (Fungi, Chromista, Protozoa) auf. Dabei sind Animalia und Fungi Schwesterngruppen die von choanozoen-ähnlichen Vorfahren innerhalb der Protozoen abstammen. Für die früher diskutierte Hypothese der Abstammung der Asco- und Basidiomycota von den Rotalgen wurde keine molekulare Bestätigung gefunden. Pilzähnliche Organismen in den beiden anderen Reichen (Chromista, Protozoa) sind polyphyletisch entstanden. Innerhalb der **Protozoa** sind die pilzähnlichen Organismen alle Schleimpilzgruppen, die jedoch untereinander nicht näher verwandt sind. Die Acrasidae gehören zu den amöboiden flagellaten Protozoen. Die echten Schleimpilze, Protosteliden und Dictyosteliden fallen in ein Cluster mit den Rhizopoda, Plasmodiophoridae stehen bei den amöboiden, photosynthetischen Chlorarachniden und Cercomonaden. Innerhalb des Reiches **Fungi** (Echte Pilze) unterstützen molekulare Daten die Monophylie von Asco- und Basidiomycota. Innerhalb der Ascomycota nimmt *Neolecta* eine basale Position ein, gemeinsam mit *Pneumocystis*, *Schizosaccharomyces* und den Taphrinales, angeführt als Archiascomycetes. Chytridiomycetes und Zygomycetes sind polyphyletisch. Die Glomales erscheinen basal zu den Asco- und Basidiomycetenlinien. Das steht augenscheinlich im Zusammenhang mit ihrer Rolle als Mykorrhizapilze assoziiert mit den ersten Landpflanzen, belegt durch Funde von fossilen Glomales im Ordovicium. Andere Zygomycetengruppen bilden separate Linien und implizieren dadurch, dass Geißeln unabhängig voneinander mehrmals verloren wurden und auch Zygosporien mehrmals entstanden sind (KIRK et al. 2001).

Die überwiegend autotrophen **Chromista** (auch Stramenopila, Heterokonta) enthalten zwei separate he-

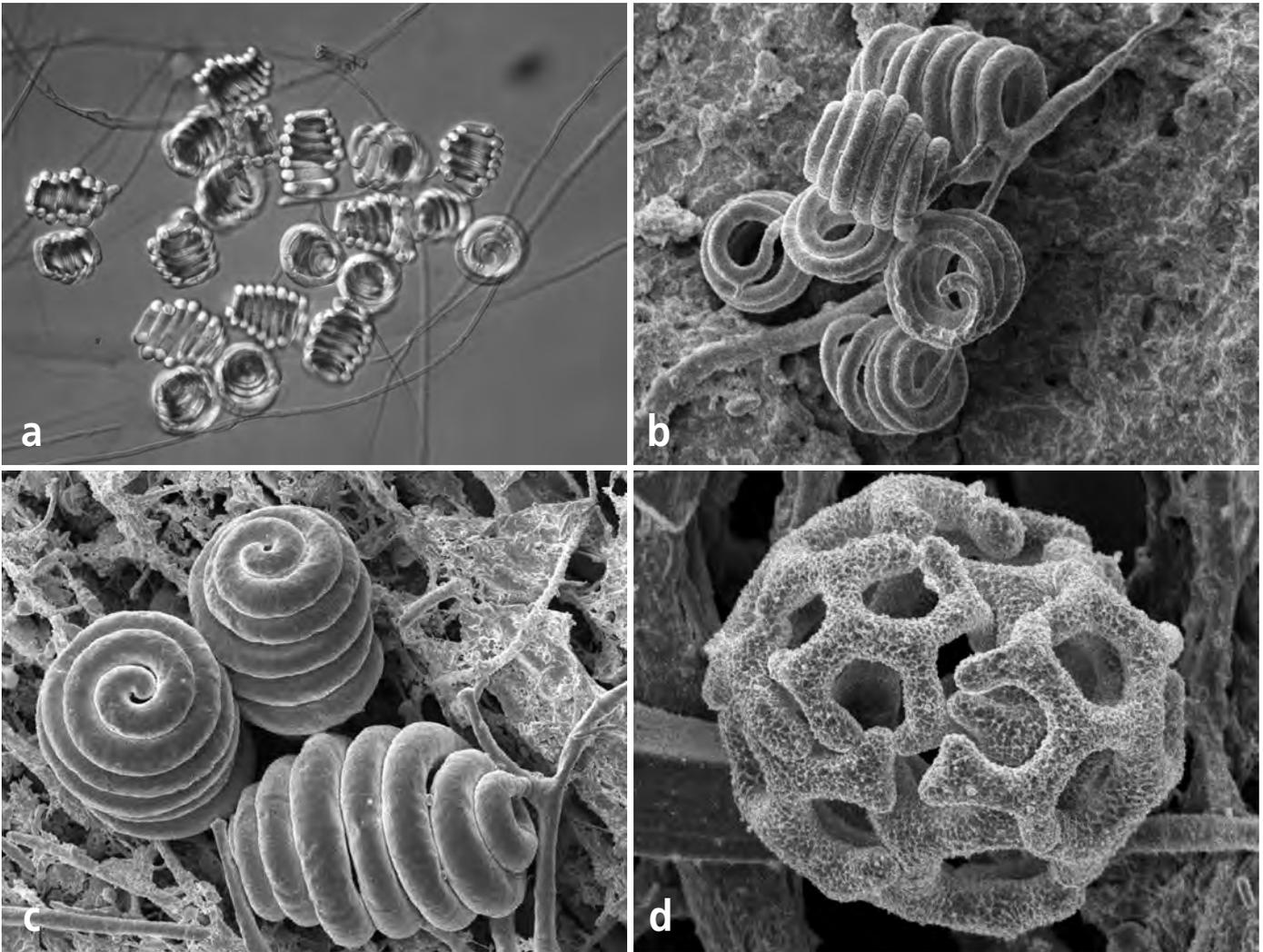


Abb. 2: Aeroaquatische Hyphomyceten. (a) *Helicodendron tubulosum*, (b) *Helicodendron luteoalbum* (c) *Helicodendron sessile* (d) *Clathrosphaerina zalewskii*. Diese mitosporen Pilze, die Konidien ausbilden, waren früher bei der künstlichen Gruppe der Fungi imperfecti, aufgrund molekularer Daten können sie heute den Schlauchpilzen zugeordnet werden (Voglmayr, pers. Mitt.). Foto: H. Voglmayr.

terotrophe Linien mit pilzlichen Organismen, die beide von einem ancestralen heterokonten Flagellaten mit Chloroplasten abstammen. Die eine Linie umfasst die Oomyceten und Hyphochytridien gemeinsam mit dem marinen Flagellaten *Developayella*, die andere Linie die Labyrinthulomycota (Schleimnetze) und Thraustochytridien. Innerhalb der Oomyceten werden zwei Unterklassen gut unterstützt: Peronosporomycetidae und Saprolegniomycetidae. Die Eipilze (Oomyceten) gehören also nicht mehr zu den Pilzen, sondern zu den Pflanzen. Sie sind heute eine Abteilung innerhalb der Stramenopilen (auch Chromista oder Heterokonta) und näher mit Braunalgen, Goldalgen und Kieselalgen verwandt als mit den Echten Pilzen. Sie haben die Fähigkeit zur Photosynthese wieder verloren (WIKIPEDIA 2007).

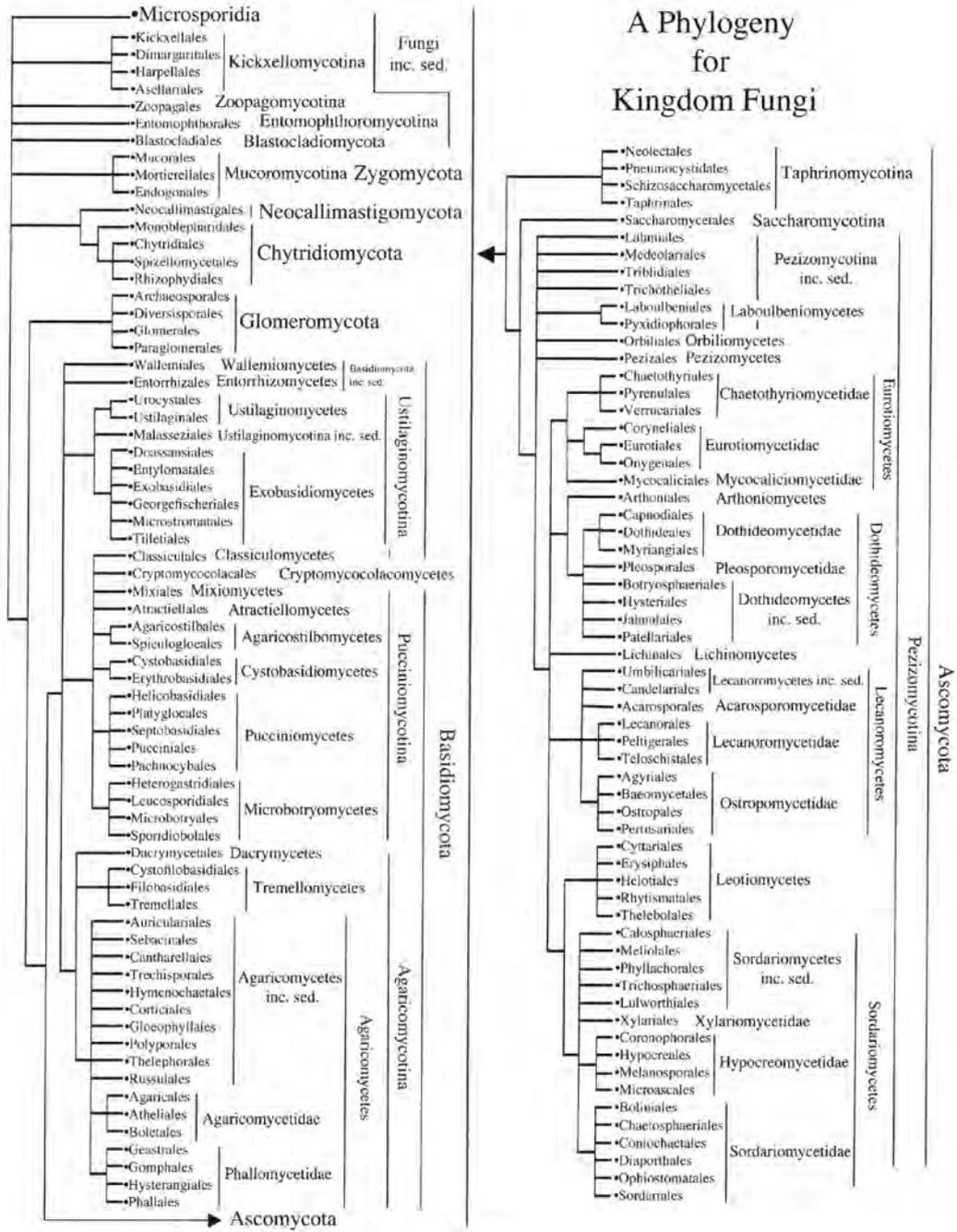
Hinlänglich bekannt ist mittlerweile auch die Tatsache, dass Flechten keine Pflanzen sind, sondern bei den Pilzen stehen. Sie sind symbiontische Organismen zwi-

schen einem Pilz und einer oder mehreren Grünalgen bzw. Cyanobakterien. Da sich nur der Pilz sexuell fortpflanzen kann und auch meist formgebend ist, werden sie zu den Pilzen gestellt, sie sind großteils Schlauchpilze (Abb. 1).

Im Reich **Fungi** erkennen KIRK et al. (2001) vier Stämme an: Ascomycota, Basidiomycota, Chytridiomycota und Zygomycota. Die Deuteromycotina (Fungi imperfecti) können nicht mehr als formales Taxon akzeptiert werden, da sie polyphyletisch sind; es sind Pilze, die entweder das sexuelle Stadium verloren haben oder Anamorphe anderer Stämme, besonders von Ascomyceten aber auch von Basidiomyceten. Mit Hilfe molekularer Methoden ist es heute möglich, diese den jeweiligen Stämmen zuzuordnen (Abb. 2).

Ein weiteres modernes Standardwerk ist "The Mycota VII" (MCLAUGHLIN et al. 2001a, b), das Kapitel über alle Pilzgruppen enthält. Doch in den letzten fünf

Abb. 3:
Phylogenetischer
Baum des Reiches
Pilze aus BLACKWELL et
al. (2007).



Jahren hat sich die molekularbiologische Erforschung der Pilze sehr beschleunigt und neue Ergebnisse revolutionierten das System weiter, so dass beide Standardwerke (KIRK et al. 2001; McLAUGHLIN et al. 2001a, b) bereits wieder einer neuen Auflage bedürften. Weitere wichtige Meilensteine in der Beschaffung eines Überblicks über die Phylogenie der Pilze sind ADL et al. (2005), LUTZONI et al. (2004), TEHLER et al. (2003) und TAYLOR et al. (2004). LUTZONI et al. (2004) stellen die erste kollektive Analyse des AFTOL Projektes vor (siehe unten).

Die phylogenetische Analyse von vier kombinierten nucleären protein-codierenden Gensequenzen, die opi-

stokonte Protisten und basale Metazoa und Pilze miteinschloss, wies nach, dass *Nuclearia*, ein Protist, das Schwestertaxon der Fungi ist (STEENKAMP et al. 2006). Die Feststellung, dass die monophyletischen Choanoflagellata näher mit den Animalia als mit den Fungi verwandt sind, schwächt die Hypothese von CAVALIER-SMITH (2001), dass ein choanoflagellatenähnlicher Organismus der direkte Ancestor von Pilzen und Tieren gewesen sein könnte. Die molekularen Daten weisen auch andere Hypothesen, z. B. die Gruppierung von Pflanzen mit Pilzen oder von Tieren und Pflanzen zurück (BLACKWELL et al. 2007).

Die derzeit modernste Phylogenie der Pilze

In den letzten Jahren hat sich durch die rasante Vermehrung des Wissens aufgrund molekularbiologischer Forschung, vor allem der DNA-Sequenzierung unterschiedlicher Gene, auch die Kenntnis der Phylogenie der Pilze verbessert. Maßgeblich dazu beigetragen haben die revolutionären Projekte „deep hypha“ und „AFTOL – Assembling the Fungal Tree of Life“ (BLACKWELL et al. 2007). Viele Zweige des Pilzstammbaumes sind mittlerweile gut unterstützt. Für einen guten Überblick über den gegenwärtigen Stand der wissenschaftlichen Erforschung der pilzlichen Phylogenie ist es am schnellsten, die jüngst erschienene „deep hypha“ Ausgabe der *Mycologia* zu studieren (SPATAFORA et al. 2007a). Die darin vorgestellte Phylogenie des Pilzreiches ist das Ergebnis der AFTOL-Initiative und vieler weiterer unabhängiger Forschungsgruppen. Die Teilnehmer am Projekt fokussierten ihre Untersuchungen auf nukleäre rRNA Gene und die Protein-codierenden Loci *tef1* und *rpb1* und *rpb2* als molekulare phylogenetische Marker. Multigen-Datensätze verstreut über das ganze Pilzreich entstanden und wurden mit aktuellen phylogenetischen Algorithmen analysiert. Daraus resultierte die derzeit modernste phylogenetische Rekonstruktion der Pilze (Abb. 3).

Die **Mikrosporidien**, die früher zu den Protozoen gezählt wurden, sind extrem reduzierte Pilze und stehen basal, aber *incertae sedis*, im Pilzstammbaum (BLACKWELL et al. 2007). Sie haben keine Flagellen und keine Mitochondrien, die Sporen jedoch eine Zellwand mit Chitin. Sie parasitieren in Tieren, auch im Menschen, und haben gemeinsam mit den Hefen die kleinste bekannte Genomgröße aller eukaryotischen Organismen (STRETT 1994 in CAVALIER-SMITH 2001).

Wichtige Teilergebnisse von AFTOL sind etwa die gewonnenen Synapomorphien für tiefe Verzweigungen in Zusammenhang mit der Septenultrastruktur, z. B. Monophylie der Agaricomycotina mit Ustilaginomycotina, Monophylie der Dimargaritales mit Trichomycetes s. str. (CELIO et al. 2007).

JAMES et al. (2007) erhärten die Tatsache, dass **Chytridiomycota** paraphyletisch sind. Sie unterscheiden 14 Stämme, die eine paraphyletische Verwandtschaft zu anderen begeißelten Pilzen, etwa den Blastocladales oder auch zu *Olpidium* haben.

Auch die **Zygomycota**, so wie bisher umschrieben, sind nicht monophyletisch (WHITE et al. 2007). Zwei Trichomycetengruppen, nämlich die Amoebidiales und Eccriniales, können nicht mehr als Pilze geführt werden, sondern sind Protisten, und die anderen Repräsentanten sind paraphyletisch. Basidiobolaceae erscheinen als Schwestergruppe der Entomophthorales. Glomeromy-

cota gelten als Schwestergruppe zu Basidiomycota mit Ascomycota (=Dicaryomycota, Dicarya) (SCHÜBLER et al. 2001). Neue molekulare Befunde anhand proteincodierender Gene bestätigen die Monophylie, aber zweifeln die Verwandtschaft mit den Dicaromycota an (REDECKER & RAAB 2007).

Die **Agaricomycota** lassen eine Gliederung in drei Unterabteilungen erkennen: Pucciniomycotina, Ustilaginomycotina und Agaricomycotina. Die Unterabteilung Pucciniomycotina (Rostpilzartige) enthält die eigentlichen Rostpilze (Pucciniales = Urediniales) und verwandte Teliosporen-produzierende Taxa (z. B. Septobasidiales, Sporidiales). Sie enthält insgesamt acht große Stämme, eingestuft als Klassen mit 18 Ordnungen (AIME et al. 2007).

Die Unterabteilung Ustilaginomycotina (Brandpilzartige) umfasst jetzt drei Klassen mit 11 Ordnungen (BERGEROW et al. 2007).

Die Unterabteilung Agaricomycotina (Hymenomycetes) umfasst die Klassen Tremellomycetes, Dacrymycetes und Agaricomycetes. Phragmobasidien gibt es in allen drei Klassen, Holobasidien nur in den Agaricomycetes. Letztere enthalten acht Unterstämme, klassifiziert als Unterklassen und Ordnungen. Auffällig sind dabei viele Homoplasien (Konvergenzen) bezüglich der Fruchtkörpermorphologie (HIBBETT 2007).

Die Ordnung Hymenochaetales wird beherrscht von holzabbauenden, zumeist Weißfäule hervorrufenden Arten, die früher in den künstlichen Familien Corticiaceae, Polyporaceae und Stereaceae zusammengefasst wurden. Für diesen Stamm gibt es keine eindeutige morphologische Synapomorphie, jedoch haben fast alle bisher ultrastrukturell untersuchten Arten dolipore Septen mit durchgehendem Parenthesom (LARSSON et al. 2007).

Die Ordnung Cantharellales beinhaltet die Gattungen *Cantharellus*, *Craterellus*, *Hydnum*, *Clavulina*, *Membranomyces*, *Multi clavula*, *Sistotrema*, *Botryobasidium*, die Familien Ceratobasidiaceae und wahrscheinlich *Tulasnella* (MONCALVO et al. 2007).

Die Unterklasse Phallomycetidae wird vorgeschlagen für den gomphoid-phalloiden Stamm mit den vier gut unterstützten Ordnungen Geastrales, Hysterangiales, Phallales und Gomphales. Die ersten drei Ordnungen sind rein gastroid. In den Gomphales lässt sich die gastroide Morphologie von epigäischen, nicht gastroiden Taxa (z. B. *Ramaria*) ableiten. Hingegen sind trüffelähnliche Formen die Ausgangsform für stinkmorchelartige Fruchtkörper (HOSAKA et al. 2007).

Die Russulales (Täublingsartige) enthalten nicht nur Hutpilze, sondern eine bemerkenswerte Mannigfaltigkeit an Fruchtkörperformen: resupinate, scheibenför-

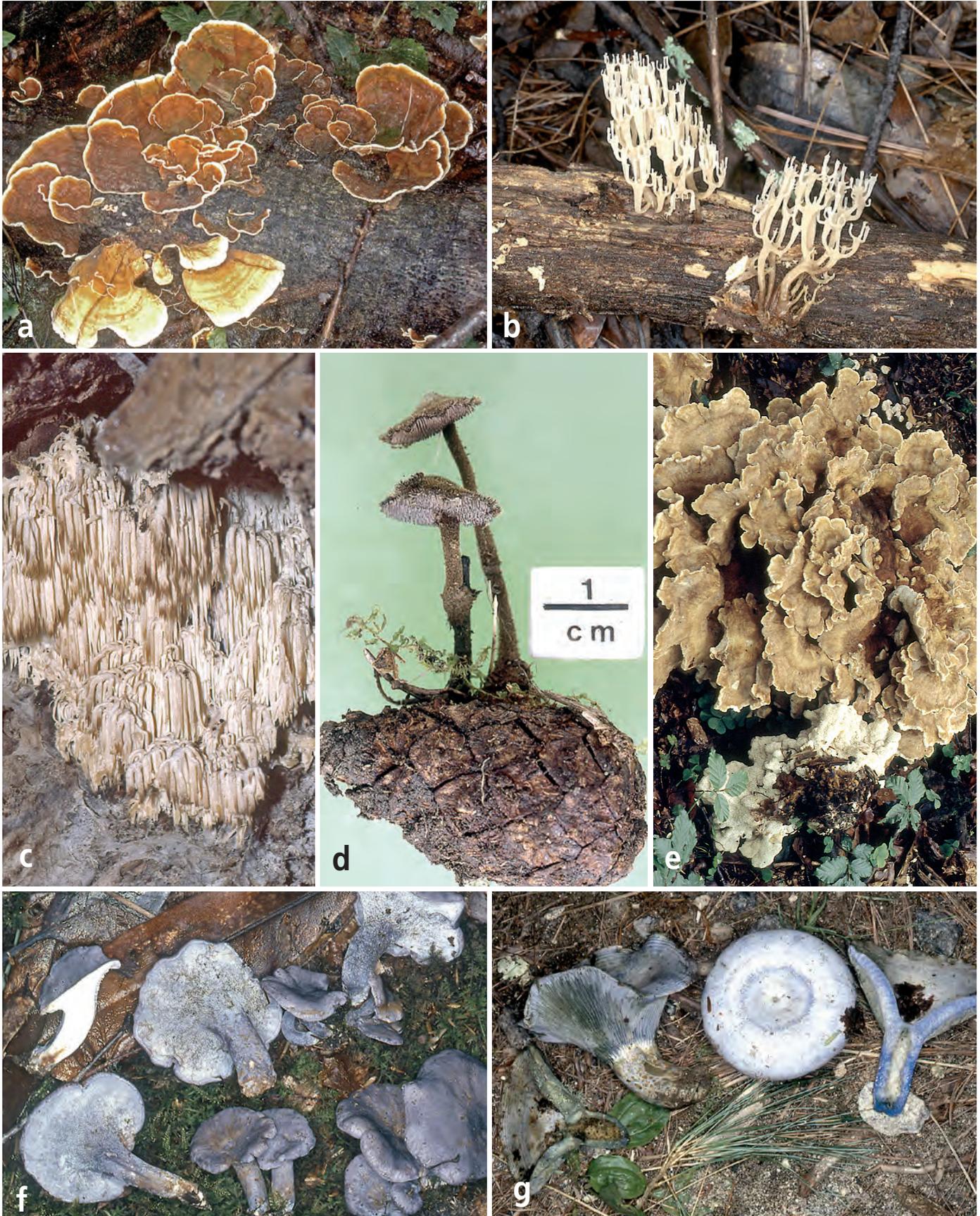


Abb. 4: Fruchtkörpertypen der Russulales. (a) stereoid: *Stereum subtomentosum*, (b) clavarioid: *Artomyces pyxidatus*, (c) ondontioid: *Hericium alpestre*, (d) hydroid pileat: *Auriscalpium vulgare*, (e) polyporoid: *Bondarzewia mesenterica*, Foto: F. Reinwald, (f) pileat poroid: *Albatrellus coeruleoporus*, (g) pileat lamellär: *Lactarius indigo*.

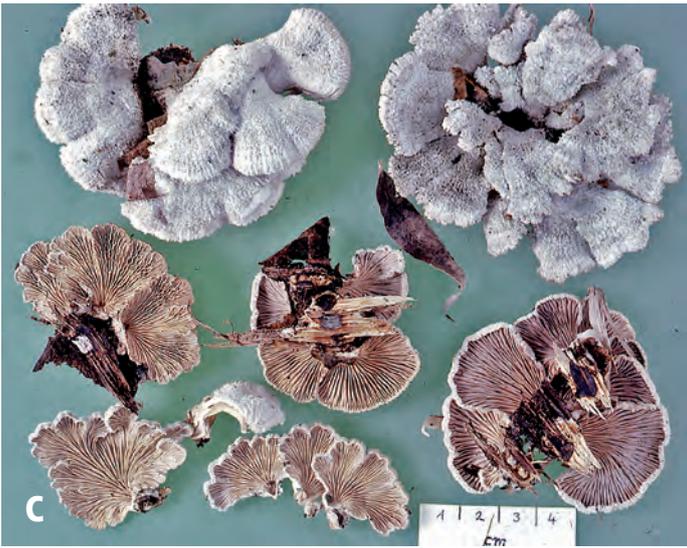


Abb. 5: Fruchtkörpertypen der Boletales. (a) merulioïd: *Serpula himantioides*, (b) boletoïd: *Boletus fechtneri*, (c) sessil pileat lamellär: *Tapinella panuoides*, Foto: W. Klofac, (d) pileat lamellär: *Gomphidius maculatus*, (e) gastroid: *Pisolithus tinctorius*, (f) gastroid: *Calostoma ravenelii*.





Abb. 6: Fruchtkörpertypen der Agaricales. (a) resupinat glatt: *Cylindrobasidium evolvens*, Foto: W. Zöhrer, (b) clavarioid: *Clavaria zollingeri*, (c) cyphelloid: *Schizophyllum commune*, (d) sessil pileat lamellär: *Anthracophyllum archeri*, (e) pileat lamellär: *Amanita caesarea*, (f) gastroid: *Cyathus olla*.



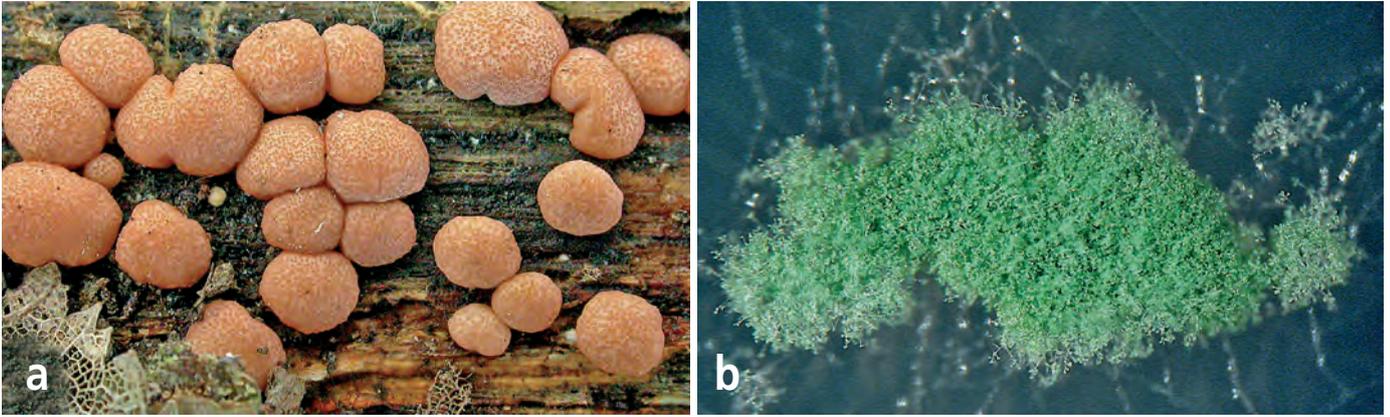


Abb. 7: Hypocreomycetidae. Teleomorph (a) und Anamorph (b) eines zu den Schlauchpilzen gehörenden Kissenpustelpilzes, also Hauptfruchtform mit sexuell gebildeten Sporen und Nebenfruchtform mit asexuell gebildeten Konidien. (a) *Hypocrea minutispora* (b) *Trichoderma minutisporum*. Foto: W. Jaklitsch.

mige, effus-reflexe, clavarioide, pileate und gasteroide. Hierher gehören 12 Familien mit etwa 80 Gattungen. Sekrethyphen, deren Inhalt sich mit Aldehyd-Schwefelsäure blauschwarz färbt, sind eine gute Synapomorphie für die Russulales (MILLER et al. 2007). In die Russulales gehören jetzt neben den Russulaceae auch Familien und Gattungen, die früher noch bei den Nichtblätterpilzen („Aphylophorales“) untergebracht waren: etwa Stereaceae (*Aleurodiscus*, *Megalocystidium*, *Stereum*, *Xylobolus*), Peniophoraceae, Amylostereaceae, Auriscalpiaceae, Gloeocystidiellaceae, Albatrellaceae, Hericiaceae, und Bondarzewiaceae (Abb. 4).

Die Boletales (Röhrlingsartige) bestehen aus sechs Hauptstämmen im Rang von Unterordnungen: Boletineae, Paxillineae, Sclerodermatineae, Suillineae, Tapinellineae und Coniophorineae. Sie sind eine Schwestergruppe der Agaricales und der Atheliales. Die ursprünglichste Form war wahrscheinlich ein Braunfäule hervorrunder, resupinater oder polyporoider Basidiomycet. (BINDER & HIBBETT 2007) (Abb. 5).

In multiplen Genanalysen können die Agaricales in sechs Hauptstämme aufgelöst werden: agaricoid, tricholomatoid, marasmioid, hygrophorid, pluteoid und plicaturosidoid. Ektomykorrhizen bildeten sich mindestens elfmal voneinander unabhängig aus. Derzeit werden 30 Familien, vier autonome Triben und zwei informell benannte Stämme unterschieden (MATHENY et al. 2007) (Abb. 6).

Die Abteilung **Ascomycota** enthält die Taphrinomycotina, Saccharomycotina, und Pezizomycotina (BLACKWELL et al. 2007).

Die am frühesten abzweigenden Linien der Abteilung Ascomycota enthalten Neoelectales, Pneumocystidales, Schizosaccharomycetales und Taphrinales. Deren Zusammenfassung in die Unterabteilung Taphrinomycotina (= Archiascomycetes) ist jedoch nicht eindeutig unterstützt (SUGIYAMA et al. 2007).

Die Unterabteilung Saccharomycotina mit der einzigen Ordnung Saccharomycetales besteht zumindest aus 12 Stämmen hefeartiger Pilze (SUH et al. 2007).

Die Unterabteilung Pezizomycotina enthält den Großteil der fädigen, fruchtkörperbildenden und mitosporenbildenden Schlauchpilze. Die Pezizomycetes und Orbiliomycetes mit Apothecien als Fruchtkörper sind dabei basal. Alle anderen Taxa inklusive der flechtenbildenden Schlauchpilze abgeleitet (SPATAFORA et al. 2007b). Die Pezizomycetes enthalten alle Schlauchpilze mit operculaten Asci und meist mit Apothecien. Sie lassen drei Untergruppen erkennen, die derzeit alle in der Ordnung Pezizales eingeordnet werden (HANSEN & PFISTER 2007). Dothideomycetes umfassen die Mehrheit der bitunicaten, stromatösen Schlauchpilze. Aufgrund der molekularen Daten können zwei neue Unterklassen, Pleosporomycetidae und Dothideomycetidae, erfasst werden (SCHOCH et al. 2007). Die Klasse Eurotiomycetes fasst prototunicate, bitunicate und lichenisierte Arten zusammen in den zwei Unterklassen Eurotiomycetidae und Chaetothyriomycetidae. Die Monophylie konnte molekular erhärtet werden (GEISER et al. 2007). Der Großteil der inoperculaten Schlauchpilze mit Apothecien oder Kleistothecien ist in der Klasse Leotiomycetes (WANG et al. 2007) mit den Ordnungen Helotiales, Rhytismatales, Erysiphales, Cyttariales und Myxotrichaceae; mit Ausnahme der Geoglossaceae. Die Morphologie der Erdzunge ist parallel entstanden. Die Fruchtkörpermorphologie ist innerhalb der Klasse sehr divers.

Alle nicht-lichenisierten perithezienbildenden Arten, verwandte cleistothecienbildende und anamorphe Taxa sind in der Klasse Sordariomycetes mit den drei molekular gut unterstützten Unterklassen Hypocreomycetidae, Sordariomycetidae und Xylariomycetidae sowie weiteren Linien incertae sedis (ZHANG et al. 2007) (Abb. 7).

Die meisten Flechten gehören in die Lecanoromycetes mit drei Unterklassen Acarosporomycetidae, Ostro-

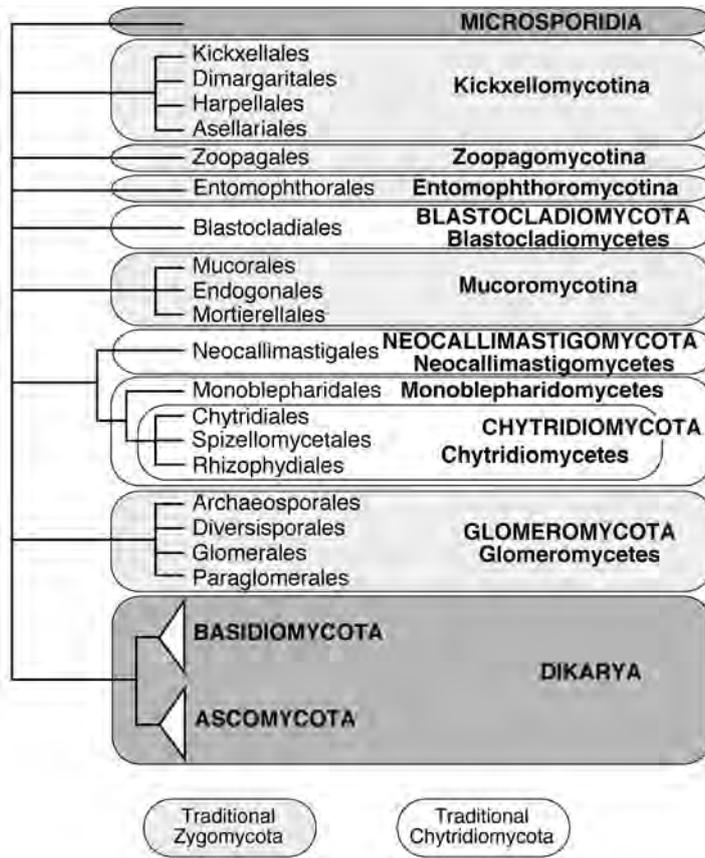


Abb. 8: Phylogenie und Klassifikation der basalen Fungi und Dikarya. Aus HIBBETT et al. (2007).

pomycetidae und Lecanoromycetidae. Hier gibt es jedoch noch Unstimmigkeiten in der Abstimmung mit der traditionellen Verwendung der Ascusmorphologie als systematisches Merkmal (MIADILKOWSKA et al. 2007).

Die aktuelle phylogenetische Klassifikation der Pilze

Mit den aktuellen Ergebnissen der neueren molekularbiologischen Untersuchungen schlagen HIBBETT et al. (2007) jetzt eine umfassende phylogenetische Klassifikation vor (Abb. 8, 9, 10, Tab. 1), die in Lehrbücher und Vorlesungen über Pilze Einzug halten könnte: Sie enthält 195 Taxa von der Domäne bis zum Rang der Ordnung. Davon sind nur 19 neu (teilweise werden auch schon bisher verwendete, aber ungültig beschriebene Namen, validiert): Dikarya (als Unterreich); Chytridiomycota, Neocallimastigomycota (Stämme); Agaricomycetes, Dacrymycetes, Monoblepharidomycetes, Neocallimastigomycetes, Tremellomycetes (Klassen), Eurotiomycetidae, Lecanoromycetidae, Mycocaliciomycetidae (Unterklassen), Acarosporales, Corticiales, Baeomycetales, Candelariales, Gloeophyllales, Melanosporales, Trechisporales, Umblicariales (Ordnungen). Die größten Änderungen gegenüber bisherigen Systemen gibt es dabei in den Chytridiomycota und Zy-

gomycota im klassischen Sinn. Die Chytridiomycota sind sehr eng aufzufassen, Blastocladiomycota und Neocallimastigomycota gehören nicht mehr dazu und sind separate Stämme begeißelter Pilze. Arten, die traditionell bei den Zygomycota waren sind aufgeteilt auf Glomeromycota und einige Unterstämme incertae sedis, wie Mucoromycotina, Entomophthoromycotina, Kickxellomycotina und Zoopagomycotina. Die Microsporidia sind ebenfalls bei den Fungi, aber noch nicht weiter unterteilt. Einige Gattungen basaler Pilze haben noch eine unsichere Position im Phylogramm und wurden konsequenterweise keinem höheren Taxon zugeordnet, etwa *Basidiobolus*, *Caulochytrium*, *Olpidium* und *Rozella*.

Im Zeitalter des Internets spielt dieses auch bei der Vorstellung der Pilzphylogenie eine wichtige Rolle. Online Pilztaxonomieseiten sprießen und sind eine wichtige aktuelle Informationsquelle, etwa GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/>), tree of life project (<http://tolweb.org/tree/>), Myconet für die Schlauchpilze (alle zitiert in HIBBETT et al. 2007) und natürlich AFTOL (<http://www.clarku.edu/faculty/dhibbett/AFTOL/AFTOL.htm>).

Die hier vorgestellte Phylogenie der Pilze wird weiterhin durch neue Erkenntnisse zu verbessern sein, um dem Endziel, die Stammesgeschichte der Pilze zu entschlüsseln und eine stabile Klassifikation zu erreichen, noch näher zu kommen.

Zusammenfassung

Fortschritte in der molekularbiologischen Forschung und übereinstimmende phylogenetische Analysen haben unser Wissen um die Phylogenie der Pilze entscheidend bereichert. In einem kurzen Überblick wird der heutige Wissensstand und die daraus resultierende Klassifikation als Ergebnis des AFTOL-Projektes (assembling the fungal tree of life) dargestellt.

Danksagung

Ich danke Walter Jaklitsch, Wolfgang Klofac, Friedrich Reinwald und Hermann Voglmayr und für Überlassung von Fotos.

Literatur

- ADL S.M., SIMPSON A.G.B., FARMER M.A., ANDERSEN R.A., ANDERSON O.R., BARTA J.R., BOWSER S.S., BRUGEROLLE G., FENSOME R.A., FREDERICQ S., JAMES T.Y., KARPOV S., KUGRENS P., KRUG J., LANE C.E., LEWIS L.A., LODGE J., LYNN D.H., MANN D.G., MCCOURT R.M., MENDOZA L., MOESTRUP Ø., MOZLEY-STANDRIDGE S.E., NEARD T.A., SHEARER C.A., SMIRNOV A.V., SPIEGEL F.W. & M.F.J.R. TAYLOR (2005): The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. — *J. Eukaryot. Microbiol.* **52**: 399-451.

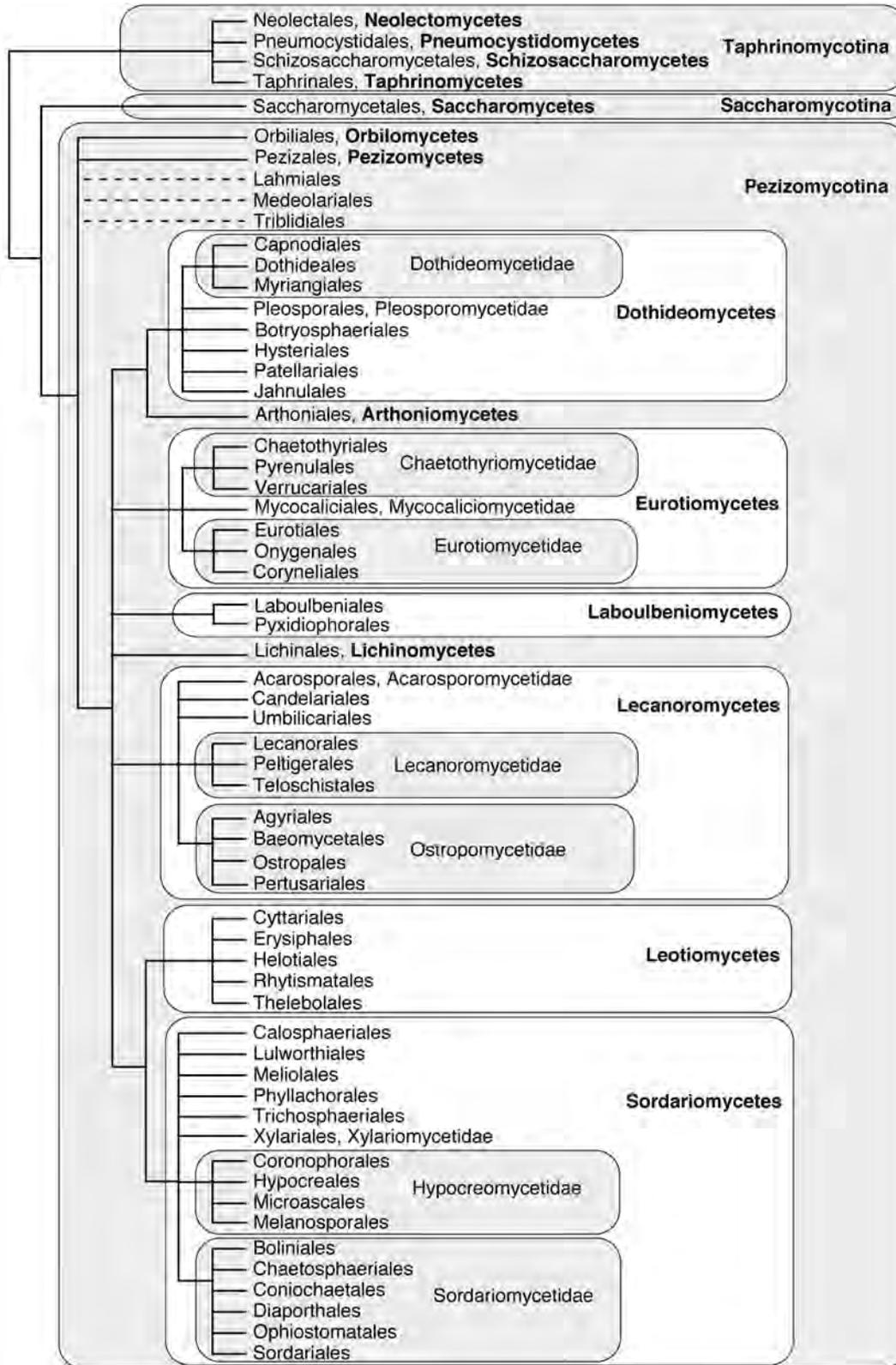


Abb. 9: Phylogenie und Klassifikation der Ascomycota. Aus HIBBETT et al. (2007).

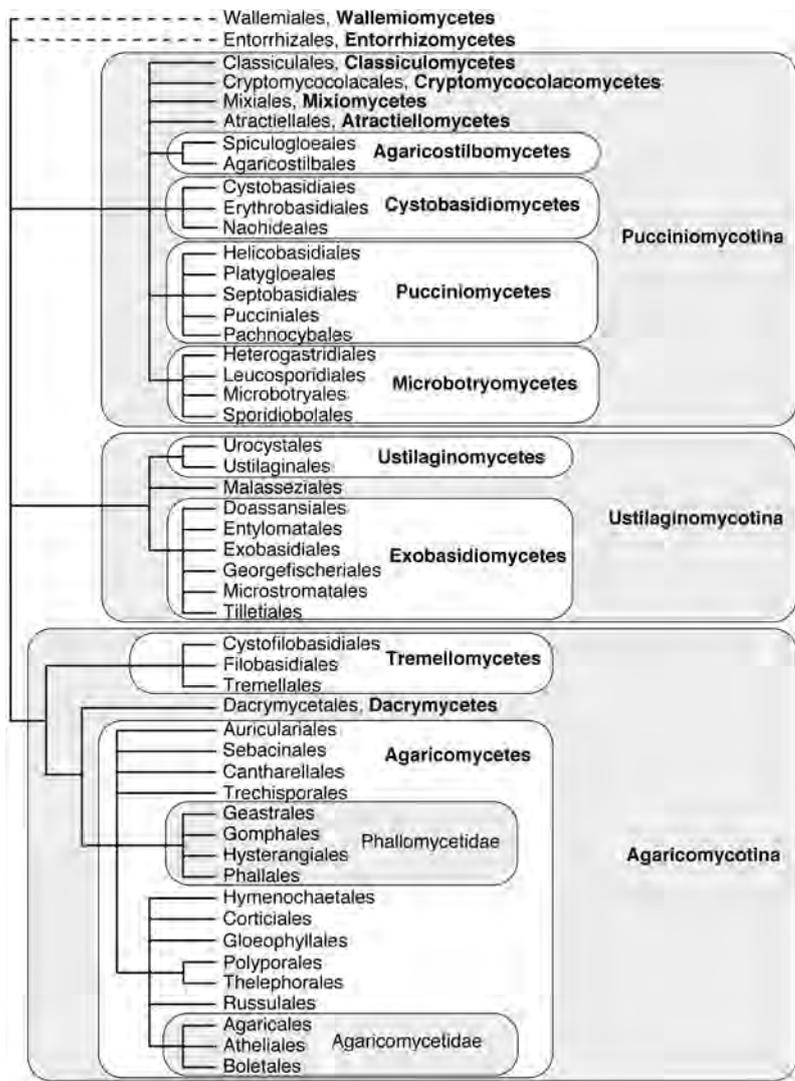


Abb. 10: Phylogenie und Klassifikation der Basidiomycota. Aus HIBBETT et al. (2007).

AIME M.C., MATHENY P.B., HENK D.A., FRIEDERS E.M., NILSSON R.H., PIEPENBRING M., McLAUGHLIN D.J., SZABO L.J., BEGEROW D., SAMPAIO J.P., BAUER R., WEIB M., OBERWINKLER F. & D. HIBBETT (2007 "2006"): An overview of the higher level classification of Pucciniomycotina based on combined analyses of nuclear large and small subunit rDNA sequences. — *Mycologia* **98**: 896-905.

BEGEROW D., STOLL M. & R. BAUER (2007 "2006"): A phylogenetic hypothesis of Ustilaginomycotina based on multiple gene analyses and morphological data. — *Mycologia* **98**: 906-916.

BERBEE M.L. & J.W. TAYLOR (1993): Dating the evolutionary radiations of the true fungi. — *Canad. J. Bot.* **71**: 1114-1127.

BINDER M. & D.S. HIBBETT (2007 "2006"): Molecular systematics and biological diversification of Boletales. — *Mycologia* **98**: 971-981.

BLACKWELL M., HIBBETT D.S., TAYLOR J.W. & J.W. SPATAFORA (2007 "2006"): Research coordination networks: a phylogeny for kingdom fungi (deep hypha). — *Mycologia* **98**: 829-837.

BOYCE C.K., HOTTON C.L., FOGEL M.L., CODY G.D., HAZEN R.M., KNOLL A.H. & F.M. HUEBER (2007): Devonian landscape heterogeneity recorded by a giant fungus. — *Geology* **35**: 399-402.

CAVALIER-SMITH T. (2001): What are fungi? — In: McLAUGHLIN D.J., McLAUGHLIN E.G. & P.A. LEMKE (Bandherausgeber), *Systematics and evolution*. In: ESSER K. & P.A. LEMKE (Serienherausgeber), *The Mycota VII Part A*, S. 1-37, Berlin, Heidelberg, New York: Springer: 3-38.

CELIO G.J., PADAMSEE M., DENTINGER B.T.M., BAUER R. & D.J. McLAUGHLIN (2007 "2006"): Assembling the fungal tree of life: constructing the structural and biochemical database. — *Mycologia* **98**: 850-859.

GEISER D.M., GUEIDAN C., MIADLIKOWSKA J., LUTZONI F., KAUFF F., HOFSTETTER V., FRAKER E., SCHOCH C.L., TIBELL L., UNTEREINER W.A. & A. APTROOT (2007 "2006"): Eurotiomycetes: Eurotiomycetidae and Chaetothiriomycetidae. — *Mycologia* **98**: 1053-1064.

HANSEN K. & D.H. PFISTER (2007 "2006"): Systematics of the Peziizomycetes – the operculate discomycetes. — *Mycologia* **98**: 1029-1040.

HAWKSWORTH D.L. (2001): The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revisited. — *Mycol. Res.* **105**: 1422-1432.

HIBBETT D.S. (2007 "2006"): A phylogenetic overview of the Agaricomycotina. — *Mycologia* **98**: 917-925.

HIBBETT D.S., BINDER M., BISCHOFF J.F., BLACKWELL M., CANNON P.F., ERIKSSON O.E., HUHDORF S., JAMES T., KIRK P.M., LÜCKING R., LUMBSCH T., LUTZONI F., MATHENY P.B., McLAUGHLIN, D.J., POWELL M.J., REDHEAD S., SCHOCH C.L., SPATAFORA J.W., STALPERS J.A., VILGALYS R., AIME M.C., APTROOT A., BAUER R., BEGEROW D., BENNY G.L., CASTLEBURY L.A., CROUS P.W., DAI Y.-C., GAMS W., GEISER D.M., GRIFFITH G.W., GUEIDAN C., HAWKSWORTH D.L., HESTMARK G., HOSAKA K., HUMBER R.A., HYDE K., IRONSIDE J.E., KÖJALG U., KURTZMAN C.P., LARSSON K.-H., LICHTWARDT R., LONGCORE J., MIADLIKOWSKA J., MILLER A., MONCALVO J.-M., MOZLEY-STANDRIDGE S., OBERWINKLER F., PARMASO E., REEB V., ROGERS J.D., ROUX C., RYVARDEN, L., SAMPAIO J.P., SCHÜSSLER A., SUGIYAMA J., THORN R.G., TIBELL L., UNTEREINER W.A., WALKER C., WANG Z., WIR A., WEIB M., WHITE M.M., WINKA K., YAO Y.-J. & N. ZHANG (2007): A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. — *Mycol. Res.* **111** (in press).

HOSAKA K., BATES S.T., BEEVER R.E., CASTELLANO M.A., COLGAN III W., DOMÍNGUEZ L.S., NOUHRA E.R., GEML J., GIACHINI A.J., KENNEY S.R., SIMPSON N.B., SPATAFORA J.W. & J.M. TRAPPE (2007 "2006"): Molecular phylogenetics of the gomphoid-phalloid fungi with an establishment of the new subclass Phallomycetidae and two new orders. — *Mycologia* **98**: 949-959.

JAMES T.Y., LETCHER P.M., LONGCORE J.E., MOZLEY-STANDRIDGE S.E., PORTER D., POWELL M.J., GRIFFITH G.W. & R. VILGALYS (2007 "2006"): A molecular phylogeny of the flagellated fungi (Chytridiomycota) and description of a new phylum (Blastocladiomycota). — *Mycologia* **98**: 860-871.

KIRK P.M., CANNON P.F., DAVID J.C. & J.A. STALPERS (2001): *Ainsworth and Bisby's dictionary of the fungi*. 9. Aufl. — Wallingford, UK: CAB International.

LARSSON K.-H., PARMASO E., FISCHER M., LANGER E., NAKASONE K.K. & S.A. REDHEAD (2007 "2006"): Hymenochaetales: a molecular phylogeny for the hymenochaetoid clade. — *Mycologia* **98**: 926-936.

Tab. 1: Phylogenetische Klassifikation nach HIBBETT et al. (2007) bis zum Rang der Ordnung.

Domäne Eukaryota	
Reich	Fungi
Stamm	Chytridiomycota (= Archemycota p.p)
Klasse	Chytridiomycetes
Ordnung	Chytridiales
Ordnung	Rhizophydiales
Ordnung	Spizellomycetales
Klasse	Monoblepharidomycetes
Ordnung	Monoblepharidales
Stamm	Neocallimastigomycota
Klasse	Neocallimastigomycetes
Ordnung	Neocallimastigales
Stamm	Blastocladiomycota (= Allomycota)
Klasse	Blastocladiomycetes
Ordnung	Blastocladales
Stamm	Microsporidia
Stamm	Glomeromycota
Klasse	Glomeromycetes
Ordnung	Archaeosporales (= Geosiphonales)
Ordnung	Diversisporales
Ordnung	Glomerales
Ordnung	Paraglomerales
Unterstämmen inc. sedis (keinem Stamm zugeordnet):	
Unterstamm inc. sedis	Mucoromycotina
Ordnung	Mucorales
Ordnung	Endogonales
Ordnung	Mortierellales
Unterstamm inc. sedis	Entomophthoromycotina
Ordnung	Entomophthorales
Unterstamm inc. sedis	Zoopagomycotina
Ordnung	Zoopagales
Unterstamm inc. sedis	Kickxellomycotina
Ordnung	Kickxellales
Ordnung	Dimargaritales
Ordnung	Harpellales
Ordnung	Asellariales
Unterreich Dikarya (= Neomycota)	
Stamm	Ascomycota
Unterstamm	Taphrinomycotina
Klasse	Taphrinomycetes
Ordnung	Taphrinales
Klasse	Neoelectromycetes
Ordnung	Neoelectales
Klasse	Pneumocystidomycetes
Ordnung	Pneumocystidales
Klasse	Schizosaccharomycetes
Ordnung	Schizosaccharomycetales
Unterstamm	Saccharomycotina
Klasse	Saccharomycetes
Ordnung	Saccharomycetales
Unterstamm	Pezizomycotina
Klasse	Arthoniomycetes
Ordnung	Arthoniales
Klasse	Dothideomycetes
Unterklasse	Dothideomycetidae
Ordnung	Capnodiales
Ordnung	Dothideales
Ordnung	Myriangiales
Unterklasse	Pleosporomycetidae
Ordnung	Pleosporales
Dothideomycetes inc. sedis (keiner Unterklasse zugeordnet):	
Ordnung inc. sedis	Botryosphaeriales
Ordnung inc. sedis	Hysteriales
Ordnung inc. sedis	Patellariales
Ordnung inc. sedis	Jahnulales
Klasse	Eurotiomycetes
Unterklasse	Chaetothyriomycetidae
Ordnung	Chaetothyriales

Ordnung	Pyrenulales
Ordnung	Verrucariales
Unterklasse	Eurotiomycetidae
Ordnung	Corneliales
Ordnung	Eurotiales
Ordnung	Onygenales
Unterklasse	Mycocaliciomycetidae
Ordnung	Mycocaliciales
Klasse	Laboulbeniomycetes
Ordnung	Laboulbeniales
Ordnung	Pyxidiophorales
Klasse	Lecanoromycetes
Unterklasse	Acarosporomycetidae
Ordnung	Acarosporales
Unterklasse	Lecanoromycetidae
Ordnung	Lecanorales
Ordnung	Peltigerales
Ordnung	Teloschistales
Unterklasse	Ostropomycetidae
Ordnung	Agyriales
Ordnung	Baeomycetales
Ordnung	Ostropales
Ordnung	Pertusariales
Lecanoromycetes inc. sedis (keiner Unterklasse zugeordnet):	
Ordnung inc. sedis	Candelariales
Ordnung inc. sedis	Umbilicariales
Klasse	Leotiomycetes
Ordnung	Cyttariales
Ordnung	Erysiphales
Ordnung	Helotiales
Ordnung	Rhytismatales
Ordnung	Thelebolales
Klasse	Lichinomycetes
Ordnung	Lichinales
Klasse	Orbiliomycetes
Ordnung	Orbiliales
Klasse	Pezizomycetes
Ordnung	Pezizales
Klasse	Sordariomycetes
Unterklasse	Hypocreomycetidae
Ordnung	Coronophorales
Ordnung	Hypocreales
Ordnung	Melanosporales
Ordnung	Microascales
Unterklasse	Sordariomycetidae
Ordnung	Boliniales
Ordnung	Calosphaerales (zu den Diaporthales?)
Ordnung	Coniochaetales
Ordnung	Diaporthales
Ordnung	Ophiostomatales
Ordnung	Sordariales
Unterklasse	Xylariomycetidae
Ordnung	Xylariales
Sordariomycetes inc. sedis (keiner Unterklasse zugeordnet):	
Ordnung inc. sedis	Lulworthiales
Ordnung inc. sedis	Meliolales
Ordnung inc. sedis	Phyllachorales
Ordnung inc. sedis	Trichosphaerales
Pezizomycotinae inc. sedis (keiner Klasse zugeordnet):	
Ordnung inc. sedis	Lahmiales
Ordnung inc. sedis	Medeolariales
Ordnung inc. sedis	Triblidiales
Stamm	Basidiomycota
Unterstamm	Pucciniomycotina (Urediniomycetes)
Klasse	Pucciniomycetes
Ordnung	Septobasidiales
Ordnung	Pachnocybales
Ordnung	Helicobasidiales

Ordnung	Platyglloeales
Ordnung	Pucciniales (Uredinales)
Klasse	Cystobasidiomycetes
Ordnung	Cystobasidiales
Ordnung	Erythrobasidiales
Ordnung	Naohideales
Klasse	Agaricostilbomycetes
Ordnung	Agaricostilbales
Ordnung	Spiculogloeales
Klasse	Microbotryomycetes
Ordnung	Heterogastridiales
Ordnung	Microbotryales
Ordnung	Leucosporidiales
Ordnung	Sporidiobolales
Klasse	Atractiellomycetes
Ordnung	Atractiellales
Klasse	Classiculomycetes
Ordnung	Classicales
Klasse	Mixiomycetes
Ordnung	Mixiales
Klasse	Cryptomycocolacomycetes
Ordnung	Cryptomycocolacales
Unterstamm	Ustilaginomycotina
Klasse	Ustilaginomycetes
Ordnung	Urocystales
Ordnung	Ustilaginales
Klasse	Exobasidiomycetes
Ordnung	Doassansiales
Ordnung	Entylomatales
Ordnung	Exobasidiales
Ordnung	Georgefischeriales
Ordnung	Microstromatales
Ordnung	Tilletiales
Ustilaginomycotina inc. sedis (keiner Klasse zugeordnet)	
Ordnung inc. sedis	Malasseziales
Unterstamm	Agaricomycotina (Hymenomycetes, Basidiomycetes)
Klasse	Tremellomycetes
Ordnung	Cystofilobasidiales
Ordnung	Filobasidiales
Ordnung	Tremellales
Klasse	Dacrymycetes
Ordnung	Dacrymycetales
Klasse	Agaricomycetes
Unterklasse	Agaricomycetidae
Ordnung	Agaricales
Ordnung	Atheliales
Ordnung	Boletales
Unterklasse	Phallomycetidae
Ordnung	Geastrales
Ordnung	Gomphales
Ordnung	Hysterangiales
Ordnung	Phallales
Agaricomycetes inc. sedis (keiner Unterklasse zugeordnet)	
Ordnung inc. sedis	Auriculariales
Ordnung inc. sedis	Cantharellales
Ordnung inc. sedis	Corticiales
Ordnung inc. sedis	Gloeophyllales
Ordnung inc. sedis	Hymenochaetales
Ordnung inc. sedis	Polyporales
Ordnung inc. sedis	Russulales
Ordnung inc. sedis	Sebacinales
Ordnung inc. sedis	Thelephorales
Ordnung inc. sedis	Trechisporales
Basidiomycota inc. sedis (keinem Unterstamm zugeordnet)	
Klasse inc. sedis	Wallemiomycetes
Ordnung inc. sedis	Wallemiales
Klasse inc. sedis	Entorrhizomycetes
Ordnung inc. sedis	Entorrhizales

- LUTZONI F., KAUFF F., COX C.J., MCLAUGHLIN D., CELIO G., DENTINGER B., PADAMSEE M., HIBBETT D., JAMES T.Y., BALOCH E., GRUBE M., REEB V., HOFSTETTER V., SCHOCH C., ARNOLD A.E., MIADLIKOWSKA J., SPATAFORA J., JOHNSON D., HAMBLETON S., CROCKETT M., SHOEMAKER R., SUNG G.-H., LÜCKING R., LUMBSCH T., O'DONNELL K., BINDER M., DIEDERICH P., ERTZ D., GUEIDAN C., HANSEN K., HARRIS R.C., HOSAKA K., LIM Y.-W., MATHENY B., NISHIDA H., PFISTER D., ROBERS J., ROSSMAN A., SCHMITT I., SIPMAN H., STONE J., SUGIYAMA J., YAHR R. & R. VILGALYS (2004): Assembling the fungal tree of life: progress, classification, and evolution of subcellular traits. — *Amer. J. Bot.* **91**: 1446-1480.
- MATHENY P.B., CURTIS J.M., HOFSTETTER V., AIME M.C.L., MONCALVO J.-M., GE Z.-W., YANG Z.-L., SLOT, J.C., AMMIRATI, J.F., BARONI T.J., BOUGHER N.L., HUGHES K.W., LODGE D.J., KERRIGAN R.W., SEIDL M.T., AANEN D.K., DENITIS, M., DANIELE G.M., DESJARDIN D.E., KROPP B.R., NORVELL L.L., PARKER A., VELLINGA E.C., VILGALYS R. & D.W. HIBBETT (2007 "2006"): Major clades of Agaricales: a multilocus phylogenetic overview. — *Mycologia* **98**: 982-995.
- MCLAUGHLIN D.J., MCLAUGHLIN E.G. & P.A. LEMKE (Bandherausgeber) (2001a): Systematics and evolution. — In: ESSER K. & LEMKE P.A. (Serienherausgeber), *The Mycota VII Part A*. — Berlin, Heidelberg, New York: Springer: 1-366.
- MCLAUGHLIN D.J., MCLAUGHLIN E.G. & P.A. LEMKE (Bandherausgeber) (2001b): Systematics and evolution. — In: ESSER K. & LEMKE P.A. (Serienherausgeber), *The Mycota VII Part B*. — Berlin, Heidelberg, New York: Springer: 1-259.
- MIADLIKOWSKA J., KAUFF, F., HOFSTETTER V., FRAKER E., GRUBE M., HAFELLNER J., REEB V., HODKINSON B.P., KUKWA M., LÜCKING R., HESTMARK G., OTALORA M.G., RAUHUT, A., BÜDEL B., SCHEIDEGGER, C., TIDMAL E., STENROOS S., BRODO I., PERLMUTTER G.B., ERTZ, D., DIEDERICH, P., LENDEMER J.C., MAY P., SCHOCH C.L., ARNOLD A.E., GUEIDAN, C., TRIPP E., YAHR R., ROBERTSON C. & F. LUTZONI (2007 "2006"): New insights into classification and evolution of the Lecanoromycetes (Pezizomycotina, Ascomycota) from phylogenetic analyses of three ribosomal RNA and two protein-coding genes. — *Mycologia* **98**: 1088-1103.
- MILLER S.L., LARSSON E., VERBEKEN A. & J. NUYTINCK (2007 "2006"): Perspectives in the new Russulales. — *Mycologia* **98**: 960-970.
- MONCALVO J.-M., NILSSON R.H., KOSTER B., DUNHAM S.M., BERNAUER T., MATHENY P.B., PORTER T.M., MARGARITescu S., WEIB M., GARNICA S., DANELL E., LANGER G., LANGER E., LARSSON E. & K.-H. LARSSON (2007 "2006"): The cantharellloid clade: dealing with incongruent gene trees and phylogenetic reconstruction methods. — *Mycologia* **98**: 937-948.
- MÜLLER E. & W. LÖFFLER (1992): *Mykologie*. 5. Aufl. — Stuttgart, New York: Thieme: 1-367.
- REDECKER D. & P. RAAB (2007 "2006"): Phylogeny of the Glomeromycota (arbuscular mycorrhizal fungi): recent developments and new gene markers. — *Mycologia* **98**: 885-895.
- SCHMIT J.P. & G.M. MUELLER (2007): An estimate of the lower limit of global fungal diversity. — *Biodivers. Conserv.* **16**: 99-111.
- SCHOCH, C.L., SHOEMAKER R.A., SEIFERT K.A., HAMBLETON S., SPATAFORA J.W. & P.W. CROUS (2007 "2006"): A multigene phylogeny of the Dothideomycetes using four nuclear loci. — *Mycologia* **98**: 1041-1052.
- SCHÜSSLER A., SCHWARZOTT D. & C. WALKER (2007 "2006"): A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. — *Mycol. Res.* **105**: 1413-1421.
- SPATAFORA J.W., HUGHES K.W. & M. BLACKWELL (2007a "2006", Eds): A phylogeny for kingdom Fungi. Deep hypha issue. — *Mycologia* **98**: 829-1103.
- SPATAFORA, J.W., SUNG G.-H., JOHNSON D., HESSE C., O'ROURKE B., SERDANI M., SPOTTS R., LUTZONI F., HOFSTETTER V., MIADLIKOWSKA J., REEB V., GUEIDAN C., FRAKER E., LUMBSCH T., LÜCKING R., SCHMITT I., HOSAKA K., APTROOT A., ROUX C., MILLER A.N., GEISER D.M., HAFELLNER J., HESTMARK G., ARNOLD A.E., BÜDEL B., RAUHUT A., HEWITT D., UNTEREINER W.A., COLE M.S., SCHEIDEGGER C., SCHULTZ M., SIPMAN H. & C.L. SCHOCH (2007b "2006"): A five-gene phylogeny of Pezizomycotina. — *Mycologia* **98**: 1018-1028.
- STEENKAMP E.T., WRIGHT J. & S.L. BALDAUF (2006): The protistan origins of animals and fungi. — *Molec. Biol. Evol.* **23**: 93-106.
- SUGIYAMA J., HOSAKA K. & S.-O. SUH (2007 "2006"): Early diverging Ascomycota: phylogenetic divergence and related evolutionary enigmas. — *Mycologia* **98**: 996-1005.
- SUH S.-O., BLACKWELL M., KURTZMAN C.P. & M.-A. LACHANCE (2007 "2006"): Phylogenetics of Saccharomycetales, the ascomycete yeasts. — *Mycologia* **98**: 1006-1017.
- TAYLOR J.W. & M.L. BERBEE (2007 "2006"): Dating divergences in the fungal tree of life: review and new analyses. — *Mycologia* **98**: 838-849.
- TAYLOR J.W., SPATAFORA J., O'DONNELL K., LUTZONI F., JAMES T., HIBBETT D.W., GEISER D., BRUNS T.D. & M. BLACKWELL (2004): *The Fungi*. — In: CRAWCRAFT J. & M.J. DONOGHUE (Eds), *Assembling the tree of life*. New York: Oxford University Press: 171-194.
- TEHLER A., LITTLE D.P. & J.S. FARRIS (2003): The full-length phylogenetic tree from 1551 ribosomal sequences of chitinous fungi. — *Mycol. Res.* **107**: 901-916.
- WANG Z., JOHNSTON P.R., TAKAMATSU S., SPATAFORA J.W. & D.W. HIBBETT (2007 "2006"): Toward a phylogenetic classification of the Leotiomycetes based on rDNA data. — *Mycologia* **98**: 1065-1075.
- WHITE M.M., JAMES T.Y., O'DONNELL K., CAFARO M.J., TANABE Y. & J. SUGIYAMA (2007 "2006"): Phylogeny of the Zygomycota based on nuclear ribosomal sequence data. — *Mycologia* **98**: 872-884.
- Wikipedia 2007: Stramenopile. — <http://de.wikipedia.org/wiki/>
- WILEY E.O. (1981): *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. — New York, Chichester, Brisbane, Toronto: John Wiley and Sons: 1-439.
- ZHANG N., CASTLEBURY L.A., MILLER A.N., HUHDORF S.M., SCHOCH C.L., SEIFERT K.A., ROSSMAN A.Y., ROGERS J.D., KOHLMAYER J., VOLKMANN-KOHLMEYER B. & G.-H. SUNG (2007 "2006"): An overview of the systematics of the Sordariomycetes based on a four-gene phylogeny. — *Mycologia* **98**: 1076-1087.

Anschrift der Verfasserin:

Mag. Dr. Irmgard KRISAI-GREILHUBER
 Fakultätszentrum für Botanik
 Rennweg 14
 1030 Wien
 Austria
 E-Mail: irmgard.greilhuber@univie.ac.at

Fossile Pflanzen – Puzzlesteine der Evolution

J. KOVAR-EDER

Abstract: Fossil plant remains a puzzle to recover evolution. Selected examples demonstrate the manifold possibilities which fossil plant remains as well as their traces offer to unravel evolution. Modern technologies indicate that the information potential is far from being fully exhausted.

Key words: Fossil plants, evolution, vegetation, atmosphere, climate.

Einleitung

Arten und Ökosysteme wie wir sie heute kennen, sind das Ergebnis Jahrmillionen dauernder Evolutionsprozesse und stellen nur den momentanen Stand der Entwicklung des Lebens dar. Die Evolution des Lebens schreitet jedoch unaufhörlich voran, selbst in den Augenblicken, da Sie diese Zeilen lesen. Um die Geschichte der Pflanzen, von Flora (Gesamtheit der Pflanzenarten eines Gebietes) und Vegetation (Pflanzengemeinschaften eines Gebietes) zu verstehen, kommt jenen Pflanzen, die vor Jahrmillionen gelebt haben, eine tragende Rolle zu.

Wie werden jedoch Pflanzen fossil?

Im Gegensatz zu den meisten Tiergruppen verfügen Pflanzen, von wenigen Ausnahmen unter den Algen abgesehen, weder über Hartteile wie Kiesel- oder Kalkskelett noch über eine harte Schale oder einen Panzer. Blätter, Früchte, Pollen (Blütenstaub) oder der Stamm einer Pflanze werden meist voneinander getrennt. Nur ausnahmsweise, unter besonders günstigen Bedingungen, können Pflanzenteile auch im Verband, wie z. B. Blüten und Blätter an einem Zweig, erhalten bleiben. Wind und Wasser spielen eine bedeutende Rolle beim Transport und der Anreicherung isolierter pflanzlicher Organe. Erfolgt ihre rasche Einbettung in geeignetes Sediment wie z. B. Ton oder Sand und wird der Zutritt von Sauerstoff verhindert, sodass Verwesungsprozesse hintan gehalten werden, sind wesentliche Voraussetzungen zur Fossilisation gegeben. Nach vielen Jahrmillionen geben solche Pflanzenreste als Dokumente der Erdgeschichte Auskunft über die Organisation früheren Lebens (Abb. 1, 2).

Die Arbeit des Paläobotanikers, ist durchaus mit jener eines Kriminalisten zu vergleichen. Die detaillierte

Dokumentation einer Fossilagerstätte steht am Beginn mühsamer Arbeit, einem Puzzle vergleichbar. Welcher Pollen und welches Blatt stammen von einer Art? Sind auch die Früchte dieser Art überliefert? Die verschiedenen Organe der ehemaligen Pflanzenarten müssen nun erkannt werden, um die einzelnen Organismen, ihre Organisation, systematische Zugehörigkeit, Abstammung und Vielfalt zu verstehen. In weiterer Folge steht der Versuch Lebensgemeinschaften und Lebensräume sowie das Klima früherer erdgeschichtlicher Perioden und ihre Entwicklung zu rekonstruieren.

Die Entwicklung der sauerstoffhaltigen Atmosphäre

Luft setzt sich heute aus ca. 80% Stickstoff, 21% Sauerstoff, 1% Argon und 9% verschiedener Spurengase zusammen. Die frühe Atmosphäre war, nach allem was wir bisher wissen, Sauerstoff frei, ein Gemisch vor allem aus Wasserdampf (H₂O), Kohlendioxid (CO₂) und Schwefelwasserstoff (H₂S) sowie Methan (CH₄), Stickstoff (N₂), Kohlenmonoxid (CO) und Ammoniak. Bildung und Akkumulation freien Sauerstoffs in der Atmosphäre stellten wesentliche Faktoren der Evolution irdischen Lebens dar, untrennbar verbunden mit der Entwicklung der Photosynthese.

Stromatolithe sind eng laminierte Gebilde, deren Entstehung u.a. auf Cyanobakterien (früher als Blaualgen bezeichnet) zurückgeführt wird. Cyanobakterien werden als die ältesten Organismen betrachtet, die Photosynthese betreiben, bei der Sauerstoff freigesetzt wird. Sie besiedelten großflächig den Untergrund küstennaher Zonen des Urozeans (Abb. 3). Sedimentkörnchen lagerten sich an diesen Matten von Mikroorganismen ab. Im Zuge der Photosynthese wurde dem Wasser Kohlenstoffdioxid entzogen, wodurch ursprünglich ge-

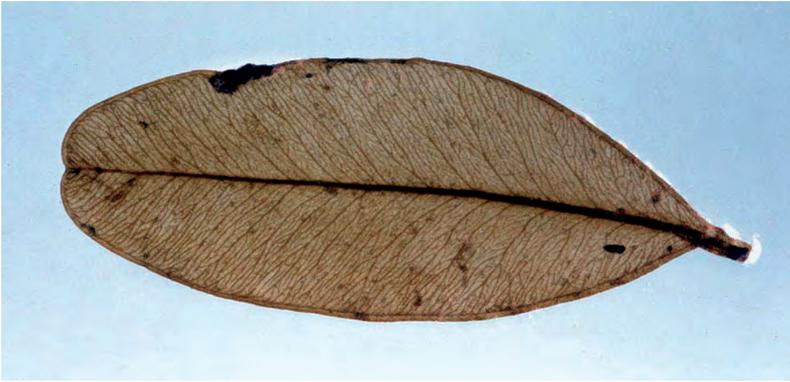


Abb. 1: Inkohltes Blatt eines Buchsbaumes (*Buxus pliocenica*), Mataschen, Steiermark, Neogen, Miozän, ca. 11 Mio. Jahre, NHMW.

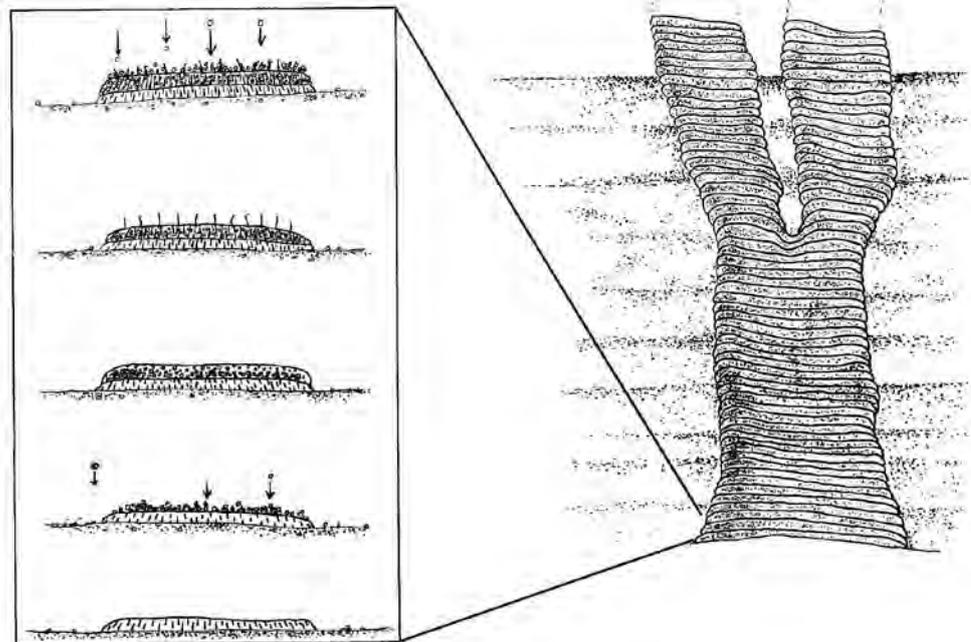
Abb. 2: Pollenkorn von *Prunus* (Zwetschenverwandte), Oberdorf, Köflach-Voitsberg Braunkohlerevier, Neogen, Miozän, ca. 17-18 Mio. Jahre, IPUW.



löster Kalk zur Ausfällung auf den Cyanobakterienmatten gelangte. Sedimentkörnchen und Kalkablagerungen bewirkten ein Absterben der Matten der lebenden Mikroorganismen, die nun wegen mangelnden Lichtes nicht mehr Photosynthese betreiben konnten. Eine neue Schicht von Cyanobakterien besiedelte wiederum den Untergrund und der beschriebene Prozess wiederholte sich. So kam es zur Bildung fein geschichteter teils pilzförmig, knolliger Gebilde, den Stromatolithen (Abb. 4). Sie gehören zu den ältesten Zeugen der Entwicklung einer sauerstoffhaltigen Atmosphäre. Die ältesten Stromatolithe sind mit ca. 3,5 Milliarden Jahren aus dem Präkambrium bekannt. Allerdings sind jene Mikroorganismen, die zur Bildung dieser Gesteine führten, selbst nicht erhalten.

Im Lauf der Erdgeschichte hat sich die Zusammensetzung der Atmosphäre dramatisch verändert. Nicht nur dass der Sauerstoffgehalt auf rund 21 % gestiegen ist, sondern auch der Anteil atmosphärischen Kohlendioxids unterlag erheblichen Schwankungen und lag sowohl im Devon als auch im Mesozoikum weit über dem heutigen Wert von 260-270 ppm (z. B. BERNER & KOTHAVALA 2001, MORA et al. 1996, McELWAIN 1998) (Abb. 5). Einen maßgeblichen Beitrag zur Entschlüsselung der Entwicklung des atmosphärischen Kohlendioxidgehaltes liefert die Dichte der Atemöffnungen (Stomata) in fossilen Pflanzenarten, die über längere erdgeschichtliche Zeiträume vorkamen. Da Kohlendioxid wie Wasser und Licht eine der wesentlichsten Komponenten der Photosynthese darstellt, ist auch die

Abb. 3: Schema der Entstehung von Stromatolithen (aus WILLIS & McELWAIN 2002, Fig. 2.8).



Möglichkeit zur Kohlendioxidaufnahme entscheidend. Diese erfolgt über die Atemöffnungen (Stomata, Abb. 6)) zumeist an der Unterseite der Blätter. Bei höherem atmosphärischem Kohlendioxidgehalt genügt eine geringere Stomatadichte als unter einer kohlendioxidärmeren Atmosphäre, in der die Pflanzen eine verstärkte Aufnahme von Kohlendioxid durch höhere Dichte der Stomata erreichen. Mittels eines Stomataindex können die Schwankungen des atmosphärischen Kohlendioxidgehaltes in erdgeschichtlichen Perioden nachvollzogen werden (z.B. LI-QUN CHEN et al. 2001, ROYER et al. 2001).

Die Eroberung des Festlandes

Die ersten Landpflanzen und die frühesten terrestrischen Lebensgemeinschaften sind in einmaliger Weise in der Fossilagerstätte des Rhynie Chert in Schottland (ca. 400 Millionen Jahre, unteres Devon) dokumentiert (GENSEL & ANDREWS 1984; The Rhynie Chert flora).

In der Überschwemmungsebene eines Flusses, in der auch kleine Seen und Tümpel ausgebildet waren, entwickelte sich das Ökosystem von Rhynie. Vulkanismus führte zur Ablagerung von Tuffen und Lava. Die einmalige Erhaltung des Ökosystems Rhynie beruht auf der Überflutung der Pflanzenstandorte durch Kieselsäure übersättigte heiße Quellen. Allmählich sinkende Wassertemperatur und Verdunstung führten zur Bildung von Sinther. Auf diese Weise wurden einmalig feinste Gewebestrukturen konserviert. Durch weitere diagenetische Prozesse (zunehmender Druck durch überlagernde Gesteinsschichten und damit steigende Temperatur) erfolgte die Umwandlung des Sinthers in widerstandsfähigen Hornstein.

Die derart überlieferte Flora (und Fauna) ist vielfältig. Cyanobakterien, Algen, die ältesten bekannten Flechten repräsentieren niedere Pflanzen. Auch parasitische und symbiotische Pilze sind überliefert. Rhynie ist nicht zuletzt wegen der Erhaltung der ältesten Sprosspflanzen berühmt. Ihr sehr einfacher Bau verbindet sie: gegabelte Sprosse von einigen mm bis wenige cm Durchmesser, die Höhen von maximal wenigen dm erreichten (Abb. 7). Verankerung im Boden sowie Wasser- und Nährstoffaufnahme erfolgten durch sehr einfache wurzelähnliche Organe. Primitives Festigungs- und Leitungsgewebe in den oberirdischen Sprossen ermöglichte aufrechtes Wachstum und leistete den Transport von Wasser und Nährstoffen. Die oberirdischen Organe waren von einer Kutikula, einem wachsähnlichen Häutchen, das vor Verdunstung schützte, umgeben und Atemöffnungen ermöglichten den Gasaustausch (Abb. 8). Manche dieser Pflanzen hatten glatte Sprosse, andere besaßen kleine blättchenartige Organe.



Abb. 4: Schliff durch einen Stromatolith, Bolivien, Präkambrium, SMNS.

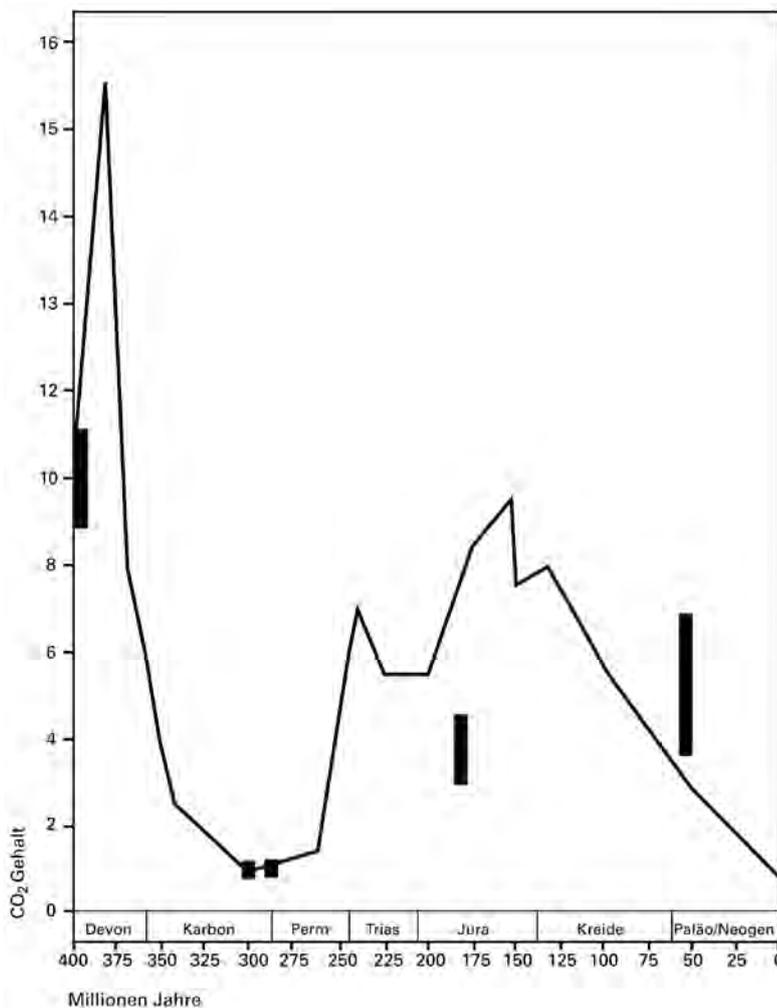


Abb. 5: Wahrscheinliche Variation des atmosphärischen Kohlendioxidgehaltes der letzten 400 Millionen Jahre. Kurve basierend auf Modellversuchen unter Berücksichtigung verschiedener Umweltparameter, nach BERNER & KOTHAVALA (2001). (Pleistozän und Holozän sind nicht berücksichtigt.) Die Balken geben die vermutlichen Kohlendioxidwerte wieder wie sie aus der Variation der Dichte der Stomata fossiler Pflanzen errechnet wurden (nach WILLIS & McELWAIN 2002, Fig. 4.3, abgeändert).

Abb. 6: Kutikula (wachsähnliche Substanz) mit Atemöffnungen eines Lorbeerwäxses (*Laurophyllum rugatum*) aus Oberdorf, Köflach-Voitsberg Braunkohle-Revier, Neogen, Miozän. NHMW.

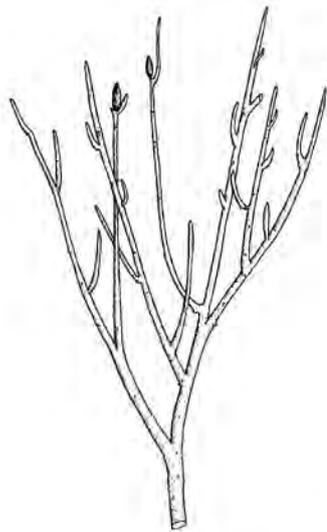
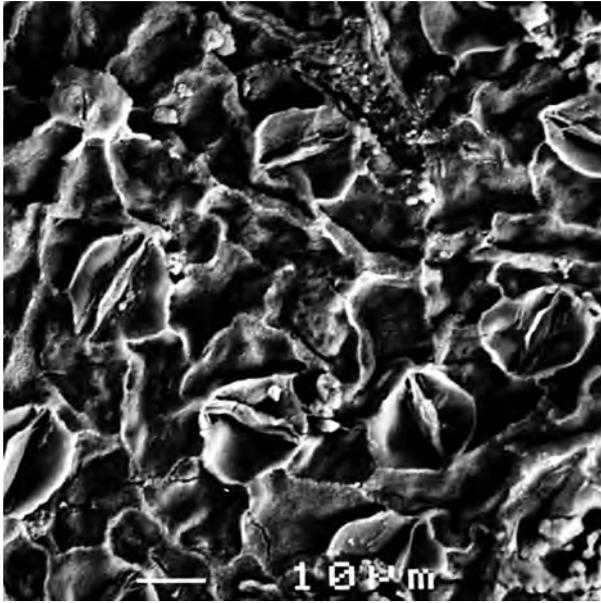


Abb. 7: Rekonstruktion der primitiven Landpflanze *Rhynia gwynne-vaughanii* (aus GENSEL & ANDREWS 1984).

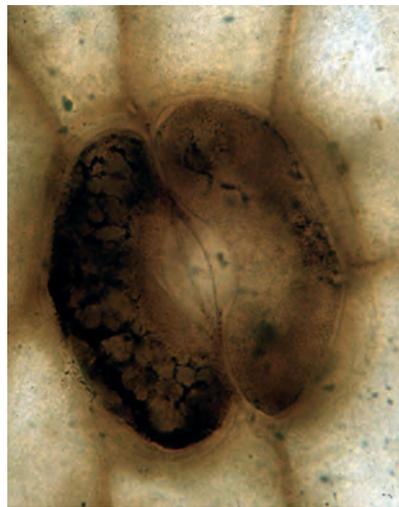


Abb. 8: Kutikel mit Atemöffnung (Stoma) von *Aglaoophyton major*, Rhynie Chert, unteres Devon, ca. 400 Mio. J., H. KERP, Westfälische Wilhelms-Universität Münster.

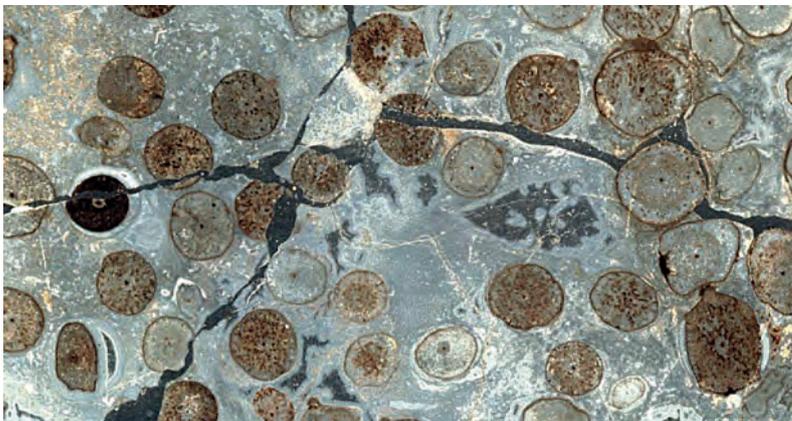


Abb. 9: Schliff durch in Hornstein erhaltene, dicht stehende Achsen von *Rhynia gwynne-vaughanii*. Die sehr dicht gedrängten stehenden etwa Dezimeter hohen Pflanzen stützten einander gegenseitig ab und bildeten dichte Matten. Rhynie Chert, unteres Devon, ca. 400 Mio. J., NHMW.

Die der Vermehrung dienenden Sporen wurden in Sporenbehältern gebildet. Mit dieser Ausstattung waren die Voraussetzungen für die erfolgreiche Besiedelung des Festlandes durch die Pflanzen gegeben.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der frühen Sprosspflanzen sind vielfach noch nicht zweifelsfrei geklärt. Es sind durchwegs längst ausgestorbene Gruppen. Bei manchen bestehen Merkmalsübereinstimmungen zu Moosen und Bärlappgewächsen.

Manche Sprosspflanzen lebten in Mischbeständen mehrerer Arten und bevorzugten organisches Substrat (abgestorbene Pflanzenreste). Andere wiederum scheinen eher als Pioniere auf Sinthersubstrat erfolgreich gewesen zu sein. Manche standen in dichten Beständen, sich gegenseitig abstützend (Abb. 9). Unterschiedliche, immer wiederkehrende Vergesellschaftungen im Rhynie Chert sind Hinweise auf das Bestehen verschiedener, bereits komplexer Lebensgemeinschaften in diesem Ökosystem.

Kohlelagerstätten

Wesentliche Voraussetzung für die Entstehung von Kohlelagerstätten ist die massenhafte Anreicherung abgestorbener Pflanzenreste. Daher sind Kohlelagerstätten wesentliche Informationsträger zur Entschlüsselung der Entwicklung der Pflanzen.

Die ältesten Kohlevorkommen stammen aus dem jüngeren Devon der Bäreninsel (Norwegen), die heute zwischen dem Nordkap und Spitzbergen liegt. Aus dieser Lagerstätte sind die ersten Bäume (*Archaeopteris*, Abb. 10) bekannt sowie Hinweise auf die ersten Wälder der Erdgeschichte. In ihnen waren außer *Archaeopteris* Urformen der Schachtelhalme, Bärlappgewächse und Farnvorläufer vertreten.

Während des Karbon (Steinkohlenzeit) erstreckten sich ausgedehnte Steinkohlensümpfe in überwiegend tropisch feuchten geografischen Breiten (Abb. 11). Farne und farnblättrige Samenpflanzen (Farnsamern) bildeten sehr große Blattwedel, die bis mehrere m² Fläche erreichen konnten. *Lepidodendron* (Schuppenbaum) und *Sigillaria* (Siegelbaum), beide Vertreter der Bärlappgewächse, waren mit 30-40 m unter den höchsten Bäumen dieser Zeit. Unter den Farnen, Farnsamern und Schachtelhalmen gab es niedere Bäume. Die Vielfalt der Wuchsformen reichte von krautigen Formen (Abb. 12) und Spreizklimmern (in dichten Beständen stehende krautige Pflanzen, die sich gegenseitig abstützten), zu strauchiger und lianenartiger Wuchsform bis hin zu Bäumen und Epiphyten. Die verschiedenen Pflanzengruppen bewältigten das Höhenwachstum durch sehr unterschiedlichen Stammbau. Über den anatomischen Auf-



Abb. 10: Rekonstruktion des ältesten Baumes, *Archaeopteris*, Ober-Devon, ca. 350 Mio. Jahre.

Abb. 11: Rekonstruktion eines Steinkohlewaldes des oberen Karbon, mit Schuppen- (hohe Bäume rechts) und Siegelbäumen (hohe Bäume links), Farnsamer (Mitte), krautigen Farnen und Schachtelhalmgewächsen (vorne), Grafik W. LUMPE Dresden, NHMW.

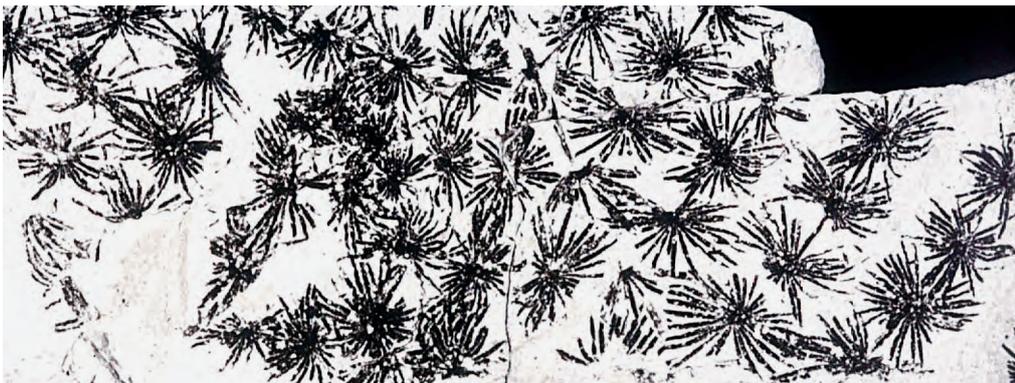


Abb. 12: *Annularia spinulosa*, Blattwirtel eines Schachtelhalmes, Döhlener Becken bei Dresden, unteres Perm, MMG.

bau geben vor allem verkieselte Stämme Auskunft. Beispielsweise bildeten die Schachtelhalme Röhrenstämme, mit einem mächtigen zentralen Markraum, um welchen Leitungs- und Festigungsgewebe ringförmig ausgebildet waren (Abb. 13). Bei den Farnen hingegen wurde der sehr schlanke zentrale Stamm von einem mächtigen Mantel aus Luftwurzeln und Blattspuren, die den Stamm entlang zogen, umgeben (Abb. 14). Von den verschiedenen Stamm-Modellen der Bäume, die gleichsam eine Versuchsreihe der Natur darstellen, haben über lange erdgeschichtliche Zeiträume nur der Typ der Baumfarne und, wesentlich erfolgreicher, weil heute weit verbreitet, die Nadelbäume überlebt. Unter den Bärlappgewächsen und Schachtelhalmen hingegen gibt es weltweit heute nur mehr krautige Vertreter und die Farnsamer sind noch im Erdaltertum (Paläozoikum) ausgestorben.

Kohlevorkommen aus der jüngeren **Trias** dokumentieren die besondere Vielfalt nacktsamiger Pflanzen (Abb. 15). Zahlreiche dieser Gruppen sind noch während des Erdmittelalters ausgestorben. Kohlevorkommen aus der **Kreide** sind selten. Jene von Grünbach in Niederösterreich wurden in der Oberkreide (unteres Campan, ca. 80 Mio. Jahre) gebildet. Die darin überlieferte Flora bekundet bereits eindrucksvoll die Vorherrschaft der bedecktsamigen Blütenpflanzen (Angiospermen, Abb. 16) (HERMAN & KVABBŮČEK 2002), die seit der untersten Kreide die verschiedenen terrestrischen Ökosysteme zu erobern begannen.

Die in Europa verbreiteten Braunkohlelagerstätten des **Paläogen** und **Neogen** (früher als Tertiär zusammengefasst) entstanden in Sumpfgeländen, die von Nadelbäumen und Blütenpflanzen geprägt waren. Unter den



Abb. 13: *Arthropitys*, versteinertes Stamm eines Schachtelhalmes im Querschnitt. Deutlich ist der große zentrale Markhohlraum erkennbar, der für die Schachtelhalme charakteristisch ist. Chemnitz, unteres Perm, MMG.



Abb. 14: *Psaronius*, Stammquerschnitt eines Baumfarnes. Der sehr schlanke zentrale Stamm ist von einem dicken Mantel aus Luftwurzeln und Blattspuren umgeben. Chemnitz, tiefes Perm. NHMW.



Abb. 15: *Pterophyllum longifolium*, gefiedertes Blatt einer nacktsamigen Pflanze (Bennetitsee), obere Trias, Karn, ca. 220 Mio. J. 220, Lunz, Niederösterreich, NHMW.



Abb. 16: *Sabalites longirhachis*, Blatt einer Palme, Grünbach, Niederösterreich, obere Kreide, Campan, ca. 80 Mio. J., NHMW.



Abb. 17: *Glyptostrobus europaeus*, Zweig einer Wasserfichte, Oberdorf, Köflach-Voitsberg Braunkohlerevier, Neogen, Miozän, ca. 17-18 Mio. Jahre, NHMW.



Abb. 18: *Taxodium miocenicum*, Zweig einer Sumpfyzypresse, Hinterschlagen, Hausruck Kohlerevier, Miozän, Pannon, ca. 9-11 Mio. Jahre, NHMW.

Nadelbäumen waren dies vor allem die Sumpfyzypresengewächse (Taxodiaceae, nach der modernen Pflanzensystematik werden sie heute zu den Zypressengewächsen (Cupressaceae) gestellt). Wesentliche Vertreter waren Wasserfichte (*Glyptostrobus*, Abb. 17) und Sumpfyzypresse (*Taxodium*, Abb. 18), die häufig mit dem Tupelobaum (*Nyssa*, Abb. 19), Magnolien, Lorbeerarten (Abb. 20) und dem Gagelstrauch (*Myrica*) sowie einigen anderen Arten in zwar wenig diversen aber doch unterschiedlich zusammengesetzten Pflanzengemeinschaften auftraten. Artenreich und sehr heterogen hingegen waren die Lebensgemeinschaften an nicht von Überflutungen betroffenen Standorten außerhalb der Sumpfbereiche. Die nächsten lebenden Verwandten der paläogenen und neogenen Arten sind heute vielfach disjunkt (in weit voneinander entfernt gelegenen Teilarealen) verbreitet (Südostasien, Kleinasien, südöstliches oder südwestliches Nordamerika, Mittelamerika oder auch Mittelmeergebiet) oder sogar auf Reliktareale beschränkt. Zumeist noch vor dem Beginn der pleistozänen Eiszeit sind diese Taxa in Mitteleuropa erloschen.

Beispielsweise stellt die Wasserfichte heute ein lebendes Fossil dar, das auf südliche Regionen Chinas beschränkt ist und die Sumpfyzypresse ist nur mehr im Südosten Nordamerikas und Reliktarealen Mexikos verbreitet. Natürliche Vorkommen von Magnolien gibt es in



Abb. 19: *Nyssa ornithobroma*, Samen des Sumpftupelobaumes, Oberdorf, Köflach-Voitsberg Braunkohlerevier, Neogen, Miozän, ca. 17-18 Mio. Jahre, NHMW.

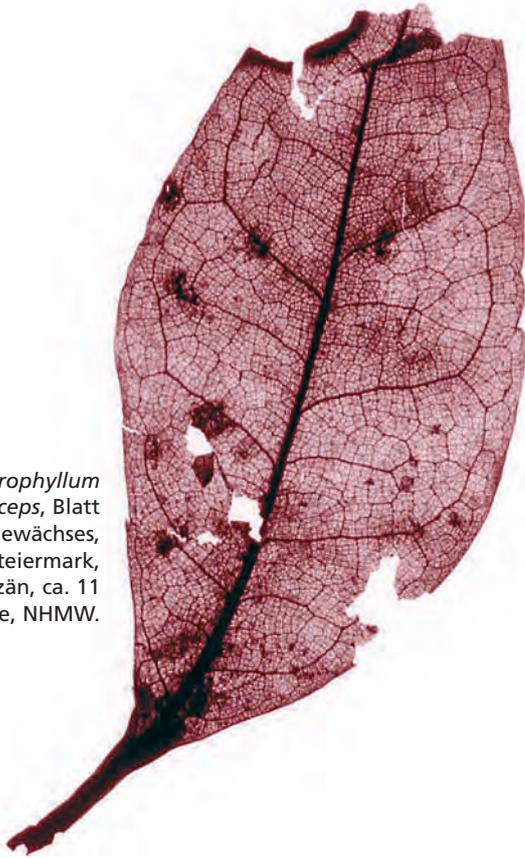


Abb. 20: *Laurophyllum pseudoprinceps*, Blatt eines Lorbeergewächses, Mataschen, Steiermark, Neogen, Miozän, ca. 11 Mio. Jahre, NHMW.

Nord- und Mittelamerika sowie Ostasien. Fossile Pflanzenreste sind damit hervorragende Zeugen der Veränderungen pflanzlicher Verbreitungsgebiete aber auch paläogeografischen Wandels (Abb. 21, Mai 1995).

Unterschiede in der Zusammensetzung der Floren während des Paläogen und Neogen (z. B. Anteil an immergrünen, sommergrünen Arten) dokumentieren in ausgezeichneter Weise auch den klimatischen Wandel. Der generelle Trend einer globalen Abkühlung begin-

nend im Eozän wurde von zahlreichen, relativ kürzer währenden Klimaschwankungen überlagert. Während für das Eozän in weiten Teilen Europas nahezu tropische klimatische Verhältnisse anzunehmen sind, z. B. Flora des London Clay (COLLINSON 1983), Messel bei Darmstadt (BUNESS 2005), baltischer Bernstein (siehe unten), ist im Miozän die wärmste Phase an der Wende Unter/Mittel-Miozän gekennzeichnet durch feucht-warmgemäßigte bis feucht-subtropische Verhältnisse z. B. Floren von Wackersdorf (KNOBLOCH & KVA EK 1976; GREGOR 1978), Oberdorf, Köflach-Voitsberger Kohlerevier (KOVAR-EDER et al. 2001).

Bernstein

Hervorragende Dokumentation bietet die Erhaltung pflanzlicher und tierischer Fossilien auch in Bernstein, der diagenetisch verfestigtes Harz verschiedener Baumarten darstellt. Der älteste bekannte Bernstein stammt aus dem jüngeren Erdaltertum (ca. 260 Millionen Jahre). Der wohl best erforschte ist der baltische Bernstein, dessen Alter ca. 50 Mio. Jahre (Eozän) beträgt, und der aus dem fossilen Baumharz einer Kiefer hervorgegangen ist (SCHLEE 1990, WEISCHAT & WICHARD 1998, GANZLEWSKI & SLOTTA 1997). Wahrscheinlich bewirkten Verletzungen der Kiefernrinde den starken Harzfluss. Der Wald, in dem das Harz in großen Mengen gebildet wurde, gedieh in nördlichen Bereichen des Ostseegebietes einschließlich dem südlichen Schweden und Finnland. Kleine Pflanzenteile (Abb. 22) und Tiere, vor allem Insekten, aber selten auch z. B. Schnecken oder Vogelfedern wurden im baltischen Bernstein ausgezeichnet konserviert (SCHLEE 1990, WEISCHAT & WICHARD 1998). Außer Kiefern waren Eichen, Lorbeerbäume und Palmen in diesen Wäldern vertreten. Flora und Fauna,



Abb. 21: *Mastixia amygdalaeformis*, Frucht eines Hartriegel-Verwandten. Die Familie Mastixiaceae ist heute auf Südostasien beschränkt, wo ihre Vertreter unter subtropisch/tropischen warm-feuchten Klimaverhältnissen vorkommen. Langerwehe bei Düren, Nordrhein-Westfalen, Neogen, Miozän, SMNS.

die aus dem baltischen Bernstein bekannt geworden sind, deuten auf subtropisch-tropisch warmes Klima in diesem Gebiet während des Eozän hin wie es auch von anderen Fundstellen dokumentiert ist.

DNA fossiler Pflanzen

Die Analyse der Erbsubstanz (DNA) hat zur Revolution der Abstammungslehre innerhalb weniger Jahre geführt. Modernen Stammbäumen (Tree of Life, web project) liegen derzeit allerdings ausschließlich die Ergebnisse aus den Untersuchungen heute lebender Pflanzen zugrunde. Die DNA fossiler Pflanzen könnte deshalb wesentlich zur Verifizierung dieser Stammbäume beitragen. Speziell zu Beginn der 90er Jahre gab es zahlreiche Untersuchungen, die auf die Erhaltung fossilen Erbmaterials unter ganz speziellen Bedingungen hindeuteten (z. B. SOLTIS et al. 1992, POINAR et al. 1993). Versuche, diese Ergebnisse zu reproduzieren gelangen allerdings nicht und eine Reihe kritischer Publikationen ziehen die Erhaltung aussagefähiger fossiler DNA stark in Zweifel (z. B. LINDAHL 1997). Sie weisen auf die hohe Wahrscheinlichkeit der sehr raschen Zerstörung längerer DNA-Abschnitte nach dem Absterben der Pflanzen hin ebenso wie auf die Wahrscheinlichkeit von Kontaminierungen (Verunreinigung mit anderer DNA). Erfolgreiche Nachweise von DNA sind bisher nicht älter als 100 000 Jahre. Ihre Bedeutung liegt vor allem darin, dass sie zu einem besseren Verständnis von Evolutionsraten (Evolutionsgeschwindigkeit), Artenvielfalt und Verwandtschaftsbeziehungen beitragen als dies DNA ausschließlich rezenter Pflanzen vermag (GOLOUBINOFF et al. 1993). Trotz der Problematik rund um die Erhaltung fossilen Erbmaterials besteht dennoch die Hoffnung, dass mit verbesserter Methodik doch noch aussagekräftige DNA z. B. aus Bernstein nachgewiesen werden kann.

Phytolithe und Photosynthese produkte

Eine viel diskutierte aber weiterhin nicht gelöste Frage ist jene des ersten Auftretens und der Ausbreitung offener Landschaften wie Steppe und Savanne, die durch einen hohen Anteil von Gräsern und Kräutern gekennzeichnet sind. Ihr Nachweis ist aus mehreren Gründen schwierig. Gräser und Kräuter bleiben nur ausnahmsweise fossil erhalten, weil unter klimatischen Bedingungen, die zur Bildung von natürlichen Grasländern führen, geeignete Sedimentationsverhältnisse meist nicht gegeben sind. Der Pollen (Blütenstaub) kann allerdings überliefert sein. Doch dieser unterliegt vielfach Windtransport, wobei die Transportentfernung und damit das Ursprungsgebiet oft schwierig zu beurteilen ist.

Eine relativ junge Disziplin ist die Erforschung von Phytolithen (Abb. 23). Dies sind in pflanzlichen Zellen

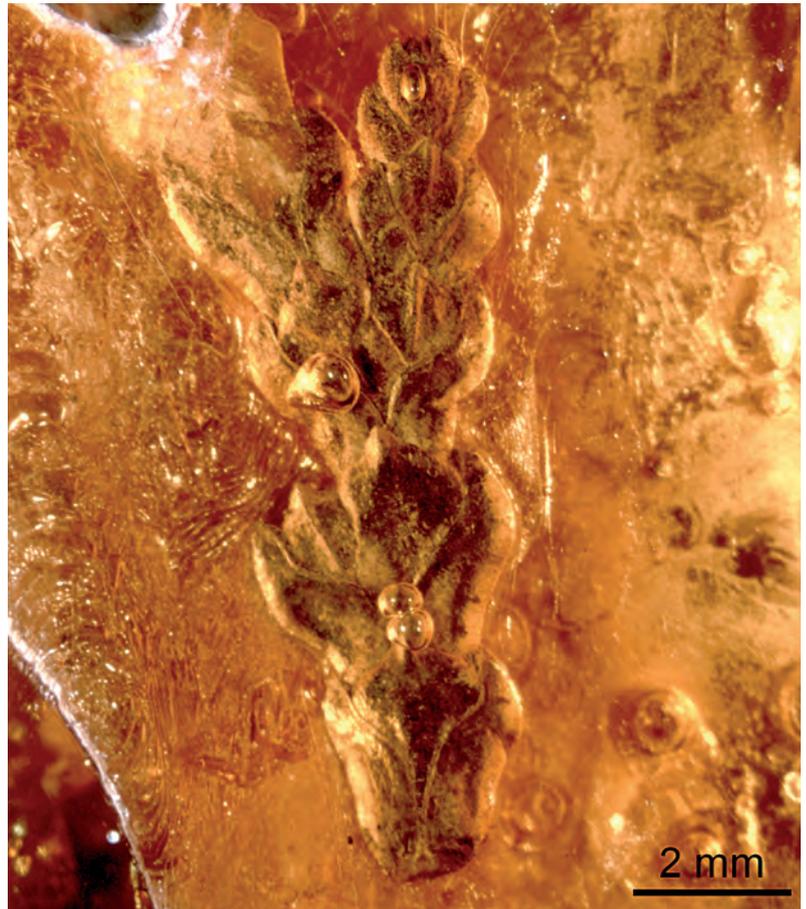


Abb. 22: Zweig einer Thuje in Baltischem Bernstein, Eozän, ca. 50 Mio. Jahre, SMNS.

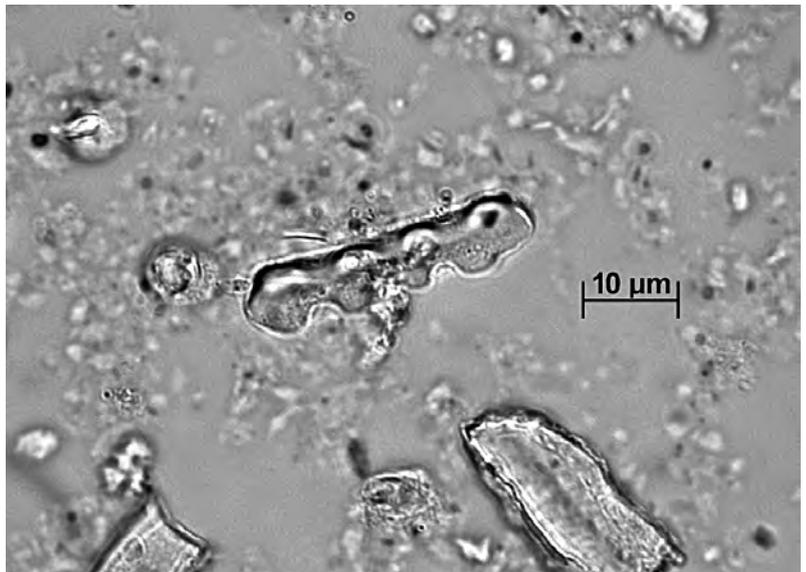


Abb. 23: Phytolith eines Grases, Anatolien, Neogen, oberes Miozän, ca. 7 Millionen Jahre, C.A.E. Strömberg, Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm.

oder zwischen diesen eingelagerte, mikroskopisch kleine, opalisierte Körper, die entstehen, wenn Pflanzen kieselsäurehaltiges Wasser aufnehmen. Von verschiedenen Gefäßpflanzen werden sie spezifisch wie z. B. bei vielen Gräsern gebildet. Nach dem Absterben der

Pflanzen können Phytolithe in Sedimenten angereichert und fossil werden. Oftmals stellen sie die einzigen Überreste von Pflanzen dar. Für das Verständnis der Entwicklung von Steppen und Savannen, die einen hohen Anteil an Gräsern und Kräutern haben, wird in die Fortentwicklung der Methoden zur Auswertung von Phytolithen große Erwartung gelegt (STRÖMBERG 2004).

In den Photosynthese prozessen der Pflanzen gibt es Unterschiede hinsichtlich der Fixierung von Kohlendioxid. Danach werden vor allem C3- und C4-Pflanzen unterschieden. (Die Bezeichnungen C3- bzw. C4-Pflanzen beziehen sich auf unterschiedliche Photosynthese produkte dieser Pflanzen.) C4-Pflanzen vermögen Kohlendioxid und Wasser effizienter zu nutzen als C3-Pflanzen und verfügen damit über eine bessere Anpassung an trockene und heiße Klimate. Während die C3-Photosynthese als ursprünglich gilt, tritt C4-Photosynthese unter den Bedecktsamern vor allem bei abgeleiteten Gruppen (z.B. viele Gräser) auf. Diese unterschiedlichen Photosynthese prozesse hinterlassen ihre spezifische Kohlenstoffisotopensignatur in den Pflanzen und im Boden. Diese Isotopensignaturen werden daher als wichtige Indikatoren für Klima und Vegetation betrachtet. Auch in Zähnen und Knochen von Pflanzenfressern schlägt sich die Signatur des Photosynthese weges der Nahrungspflanzen nieder und kann fossil erhalten bleiben. Auch diesen Umstand versucht sich die Wissenschaft derzeit zum besseren Verständnis von Entstehung und Ausbreitungsgeschichte natürlicher Grasländer zu Nutze zu machen, indem die Kohlenstoffsignaturen fossiler Böden, Phytolithe und Pollen, von Zähnen und Knochen fossiler Pflanzenfresser untersucht werden. Allerdings sind die Isotopenzusammensetzung beeinflussende Faktoren nicht immer hinreichend bekannt, sodass sich diese Methode erst in den Kinderschuhen befindet (SMITH & WHITE 2004).

Schlussfolgerungen

Informationsgehalt fossiler Pflanzenreste und ihrer Spuren sind entsprechend ihrer Erhaltung sehr heterogen. Die Evolution von Pflanzenmorphologie und -anatomie von den ersten Landpflanzen bis zu den Bedecktsamern ist nur durch Fossilfunde der unterschiedlichen Organisationsstufen des Lebens in den verschiedenen Erdzeitaltern zu verstehen und zu beweisen. Evolution und Verwandtschaftsverhältnisse der Pflanzengruppen werden heute durch molekulare Analysen rezenter Pflanzenarten zunehmend präziser entschlüsselt. Jedoch sind fossile Pflanzenreste essentiell, um diese Ergebnisse zu validieren. Die Entwicklung der Pflanzengesellschaften von krautigen Pioniergesellschaften im tiefen Devon bis zu den komplexen und vielfältigen modernen und hoch spezialisierten Pflanzengesellschaften heute ist ebenfalls nur durch das Studium möglichst zahlreicher fossiler Pflan-

zenfundstellen verschiedenen Alters und unterschiedlicher Erhaltung zu erschließen. Fossile Pflanzen geben Aufschluss über die Entwicklung der Atmosphäre (Sauerstoff- und Kohlendioxidgehalt) und sie ermöglichen Aussagen über das Klima und seine Entwicklung im Lauf der Erdgeschichte. Moderne Technologien eröffnen neue Möglichkeiten der Auswertung bisher unbekannter oder nicht berücksichtigter Parameter wie z.B. das Vorhandensein von Phytolithen oder die Untersuchung von Isotopen wie jene des Kohlenstoffs als Indikatoren für den Stoffwechsel (Pflanzen mit C3- oder C4-Stoffwechsel). Die Erhaltung aussagefähigen Erbmaterials über Jahrmillionen ist noch nicht zweifelsfrei dokumentiert.

Obwohl die Resultate der Untersuchung fossiler Pflanzenreste immer lückenhaft bleiben werden, stellen sie unverzichtbare Bausteine zum Verständnis des Lebens und der Evolution dar.

Die ausgewählten Beispiele mögen dies verdeutlichen. Es ist davon auszugehen, dass die Entwicklung neuer Technologien weitere, ungeahnte Möglichkeiten zur Erschließung des Informationspotentials fossiler Pflanzen bieten werden.

Zusammenfassung

An einigen ausgewählten Beispielen wird die Mannigfaltigkeit der Aussagekraft fossiler Pflanzen und ihrer Spuren (Signaturen) dargestellt. Der Einsatz neuer Technologien zeigt, dass dieses Informationspotenzial noch keinesfalls erschöpft ist.

Danksagung

Für die Erlaubnis zur Abbildung von Objekten bzw. für Fotos danke ich M. Harzhauser (Naturhistorisches Museum Wien), H. Kerp (Westfälische Wilhelms-Universität Münster), L. Kunzmann Staatliche Naturhistorische Sammlungen Sachsen), C.A.E. Strömberg (Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm), R. Zetter (Universität Wien).

Abkürzungen der Institutionen

MMG . . . Museum für Mineralogie und Geologie der Staatlichen Naturhistorischen Sammlungen Dresden

NHMW . . Naturhistorisches Museum Wien

IPUW . . . Institut für Paläontologie der Universität Wien

SMNS . . . Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart

Das Copyright für alle Abbildungen liegt bei den jeweils genannten Einrichtungen bzw. Personen.

Literatur

- BERNER R.A. & Z. KOTHAVALA (2001): GEOCARB III: a revised model of atmospheric CO₂ over phanerozoic time. — *Amer. J. Sci.* **301**: 182-204.
- BUNESS H. (2005): Fossilienlagerstätte Grube Messel: Momentaufnahmen aus dem Eozän. Unesco-Welterbe. — Vernissage-Verl. Heidelberg: 1-66.
- COLLINSON M. E. (1983): Fossil plants from the London Clay. — *Palaeont. Ass. Field Guides to Fossils* **1**: 1-121.
- GANZELEWSKI M. & R. SLOTTA (Hrsg. 1997): Bernstein – Tränen der Götter. — Glückauf, Essen: 1-585.
- GENSEL P.G. & H.N. ANDREWS (1984): *Plant Life in the Devonian*. — New York, Praeger.
- GOLOUBINOFF P., PÄÄBO S. & A.C. WILSON (1993): Evolution of maize inferred from sequence diversity of an Adh2 gene segment from archaeological specimens. — *Proceed. Nat. Acad. Sci. U.S.A* **90**: 1997-2001.
- GREGOR H.-J. (1978): Die miozänen Frucht- und Samenfloren der Oberpfälzer Braunkohle. 1. Funde aus den sandigen Zwischenmitteln. — *Palaeontogr. B* **167**: 8-103.
- HERMAN A. & J. KVAČEK (2002): Campanian Grünbach Flora of Lower Austria: preliminary floristics and palaeoclimatology. — *Ann. Naturhist. Mus. Wien* **103 A**: 1-21.
- KNOBLOCH E. & Z. KVAČEK (1976): Miozäne Blätterfloren vom Westrand der Böhmisches Masse. — *Pozpr. Ústř Úst. Geol.* **42**: 1-129.
- KOVAR-EDER J., KVAČEK Z. & B. MELLER (2001): Comparing Early (Middle) Miocene floras and probable vegetation types of Oberdorf N Voitsberg (Austria), Bohemia (Czech Republic), and Wackersdorf (Germany). — *Rev. Palaeobot. Palynol.* **114**: 83-125.
- LINDAHL T. (1997): Facts and artifacts of ancient DNA. — *Cell* **90**: 1-3.
- LI-QUN CHEN, CHENG-SEN LI, CHALONER W.G., BEERLING D.J., QI-GAO SUN, COLLINSON M.E. & P.L. MITCHELL (2001): Assessing the potential for the stomatal characters of extant and fossil *Ginkgo* leaves to signal atmospheric change. — *Amer. J. Bot.* **88**: 1309-1315.
- MAI D.H. (1995): *Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas*. — Gustav Fischer: 1-691.
- McELWAIN J.C. (1998): Do fossil plants signal palaeo-atmospheric CO₂ concentration in the geological past? — *Philosoph. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B* **353**: 1-15.
- MORA C.I., DRIES S.G. & L.A. COLARUSSO (1996): Middle to Late Palaeozoic atmospheric CO₂ levels from soil carbonate and organic matter. — *Sci* **271**: 1105-1107.
- POINAR H.N., CANO R.J. & G.O. POINAR (1993): DNA from an extinct plant. — *Nature* **363**: 677.
- ROYER D.L., WING S.L., BEERING J.D., JOLLEY D.W., KOCH P.L., HICKEY L.J. & R.A. BERNER (2001): Palaeobotanical evidence for near present-day levels of atmospheric CO₂ during part of the Tertiary. — *Science* **292**: 2310-2313.
- SCHLEE D. (1990): Das Bernstein-Kabinett. — *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. C* **28**: 1-100.
- SMITH F.A. & J.W.C. WHITE (2004): Modern calibration of phytolith carbon isotope signatures for C₃/C₄ paleograsland reconstruction. — *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* **207**: 277-304.
- SOLTIS P., SOLTIS D. & C.J. SMILEY (1992): An RBCL sequence from a Miocene *Taxodium* (bald cypress). — *Proceed. Nat. Acad. Sci. U.S.A* **89**: 449-451.
- STRÖMBERG C.A.E. (2004): Using phytolith assemblages to reconstruct the origin and spread of grass-dominated habitats in the great plains of North America during the late Eocene to early Miocene. — *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* **207**: 239-275.
- The Rhynie Chert flora: <http://www.abdn.ac.uk/rhynie/>, University of Aberdeen (2005).
- WEISCHAT W. & W. WICHARD (1998): *Atlas der Pflanzen und Tiere im Baltischen Bernstein*. — Friedrich Pfeil, München: 1-256.
- Tree of Life web project: hosted by The University of Arizona College of Agriculture and Life Sciences and The University of Arizona Library; <http://tolweb.org/tree/>
- WILLIS K.J. & J.C. McELWAIN (2002): *The Evolution of Plants*. — Oxford: 1-377.

Anschrift der Verfasserin:

Prof. Dr. Johanna KOVAR-EDER
Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
Rosenstein 1
70191 Stuttgart
Germany
E-Mail: eder.smns@naturkundemuseum-bw.de

Migration durch Disporenverbreitung und Vikarianz bei Pflanzen – eine Analyse evolutionärer Mechanismen anhand molekularer Daten am Beispiel der Pflanzenfamilie Hyacinthaceae

M. PFOSSER

Abstract: Migration to new habitats facilitated by dispersal of diaspores and vicariance through fragmentation of past distribution areas are important factors in plant evolution, eventually leading to the formation of new species or lineages. Such processes are frequently accompanied by mutations and changes in the allele frequencies of founder populations giving rise to altered genetic and morphological composition of the resultant populations. In the asparagalean family Hyacinthaceae such processes occur both in a small scale, when local endemics are formed or when islands are newly colonized, but also in a larger scale, when migration from primary distribution centers (S Africa) to secondary centers of diversity (Mediterranean region) took place in the geological past. Reconstruction of genealogical history based on the analysis of molecular data is an important tool to illustrate such processes. Here we present phylogenetic data, corroborated by morphological, cytological, karyological and other evidence on the evolution of this monocot family.

Key words: Phylogeny, migration, vicariance, diaspore dispersal, island evolution.

Einleitung

In einem Brief an Joseph Dalton HOOKER vom 22. Juli 1879 beschrieb Charles DARWIN das plötzliche Auftreten der bedecktsamigen Pflanzen (Angiospermen) und ihr rasches Übernehmen einer dominierenden Rolle in den Fossilbelegen sowohl als ein verblüffendes Phänomen („perplexing phenomenon“) als auch als ein widerwärtiges Mysterium („abominable mystery“) für all jene, die an eine extrem graduelle Evolution mit langsamen Veränderungen glauben (CREPET 2000; DARWIN 1903). Mehr als ein Jahrhundert nach diesem Brief sind auch heute noch eine Reihe von Fragen zur Biogeographie von Pflanzensippen offen und stehen im Fokus vieler systematisch orientierter Wissenschaftsdisziplinen.

Lange Zeit lag die Untersuchung dieses Mysteriums mehr oder weniger ausschließlich im Aufgabenbereich der vergleichenden Morphologie, der traditionellen Taxonomie und der Untersuchung von Fossilien, wobei letztere hauptsächlich aus Pollen und Blattresten bestanden. Die fossilen Nachweise für viele Organismengruppen sind naturgemäß unvollständig und spiegeln deshalb nur ein rudimentäres Bild ursprünglicher Verbreitungsmuster wider. Nicht wenige Organismen eignen sich aufgrund ihrer Morphologie und Textur nur

bedingt, oder kaum zur Fossilisierung und entziehen sich deshalb einer chorologischen oder genealogischen Interpretation morphologisch basierter Daten. In diese Gruppe mit Vertretern notorisch unterrepräsentierter Fossilbefunde fallen auch viele hauptsächlich krautige Pflanzenfamilien.

Erst durch die Entwicklung molekularer Techniken sind neue Daten und leistungsfähige Algorithmen verfügbar, die es heute besser als früher ermöglichen, solche Fragen adäquat anzusprechen. Vor allem die Analyse von DNA-Sequenzen hat uns in den letzten Jahren wichtige Einblicke in die Mechanismen und Prozesse der Diversifikation und Evolution praktisch aller organischer Linien ermöglicht (WOESE 2000). Dieser Trend hält bis heute an und verfeinerte und verbesserte Techniken erlauben immer detailliertere Analysen bis hin zur Untersuchung der Entwicklung einzelner isolierter Populationen.

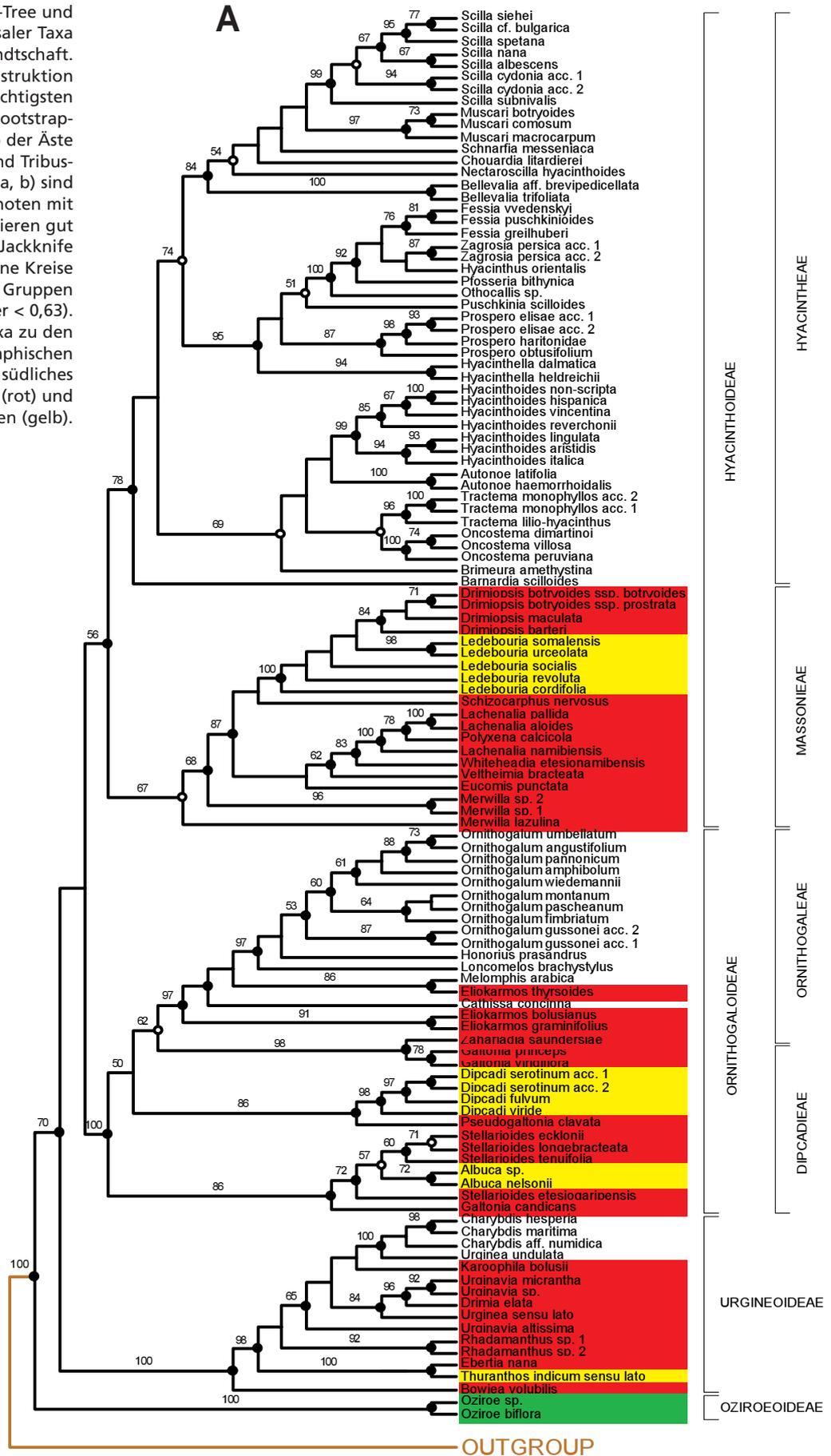
Die Evolution der Monokotyledonen

Innerhalb der Eukarya mit echtem Zellkern gehören die Angiospermen zu den umfangreichsten terrestrischen Radiationen des Lebens und repräsentieren eine Modellgruppe für das Studium von Mustern und Mechanismen der Diversifikation (DAVIES et al. 2004; WOESE

Abb. 1: Maximum-Parsimony-Tree und geographische Verbreitung basaler Taxa der Hyacinthaceen-Verwandschaft.

A: Phylogenetische Rekonstruktion (maximum parsimony) der wichtigsten Gattungen der Hyacinthaceen. Bootstrap-Werte > 50% sind oberhalb der Äste eingezeichnet. Unterfamilien- und Tribus-Zuordnungen sensu SPETA (1998a, b) sind am rechten Rand angegeben. Knoten mit ausgefüllten Kreisen markieren gut abgesicherte Beziehungen (Jackknife Algorithmus > 0,63), offene Kreise markieren schwach abgesicherte Gruppen (Werte > 0,5 aber < 0,63).

B: Zuordnung basaler Taxa zu den unterschiedlichen geographischen Regionen Südamerika (grün), Afrika (rot) und Madagaskar/Arabien/Indien (gelb).





2000). Phylogenetische Beziehungen innerhalb der Angiospermen wurden in den letzten Jahren in groß angelegten Projekten unter Einbeziehung vieler verschiedener Forschungsgruppen untersucht und haben unsere Kenntnisse der Beziehungen auf Familienebene und darüber entscheidend beeinflusst (APG 1998 2003; HILU et al. 2003). Dabei wurden sämtliche DNA enthaltende Zellkompartimente (Zellkern, Plastiden und Mitochondrien) mit einer Reihe verschiedener DNA-Marker in die Analyse miteinbezogen (QIU et al. 1999, 2000).

Traditionellerweise werden alle Angiospermen in die zwei großen Gruppen der Zweikeimblättrigen (Dikotyledonen) und Einkeimblättrigen (Monokotyledonen) eingeteilt. Die molekularen Befunde konnten aber deutlich zeigen, dass die Gruppe der Zweikeimblättrigen paraphyletisch ist, und deshalb im kladistischen Sinn nicht als taxonomische Einheit geführt werden kann. Im Gegensatz dazu erscheinen in allen molekularen Untersuchungen die Einkeimblättrigen gegenüber den Zweikeimblättrigen als statistisch gut abgesicherte monophyletische Gruppe (APG 2003; ENDRESS 2004; HILU et al. 2003; QIU et al. 1999, 2000; SAVOLAINEN et al. 2000; SOLTIS et al. 1999). In allen Analysen spalteten sich die Monokotyledonen relativ bald als eigenständige Linie ab, wenngleich ihre Beziehung zu den nächsten Verwandten unter den Zweikeimblättrigen (Eumagnoliidae, Chloranthaceae oder Ceratophyllaceae) nach wie vor kontroversiell bleibt.

Fossildaten legen jedenfalls nahe, dass sich die Einkeimblättrigen in der frühen bis späten Kreidezeit stark diversifiziert haben und belegen damit ein hohes Alter

für viele Entwicklungslinien innerhalb dieser Gruppe (BREMER 2000, 2002; GANDOLFO et al. 2000; VINNERSTEN & BREMER 2001). Auf Familienebene machten allerdings die molekularen Analysen größere taxonomische Umstellungen notwendig, um monophyletische Gruppen zu erzielen. Innerhalb der Ordnung Liliales/Asparagales trugen DNA-Sequenzdaten wesentlich dazu bei Familiengrenzen zu definieren. Die Familie Hyacinthaceae beispielsweise, mit ca. 900 – 1000 Arten und rund 70 Gattungen (SPETA 1998a, b; 2001) ist heute als monophyletische Gruppe innerhalb der Ordnung Asparagales etabliert. Als Schwestergruppe fungiert mit großer Wahrscheinlichkeit die kleine nordamerikanische Familie Themidaceae (FAY & CHASE 1996, FAY et al. 2000; PFOSSER & SPETA 1999; PIRES & SYTSMA 2002). Basierend auf morphologischen Daten wurden früher die nordamerikanischen Gattungen *Camassia*, *Chlorogalum*, *Hastingsia* und *Schoenolirion* als eigene Unterfamilie Chlorogaloideae zu den Hyacinthaceen gezählt (SPETA 1998a, b). Phylogenetische Analysen (Kasten 1) von plastidären trnL-F Sequenzen zeigten allerdings deutlich, dass diese Gruppe von Pflanzen nicht direkt mit den Hyacinthaceen verwandt ist, sondern Affinitäten zu den Agavaceen aufweist (PFOSSER & SPETA 1999). Die restlichen bei den Hyacinthaceen verbliebenen Gattungen, die in den phylogenetischen Rekonstruktionen eine gut abgesicherte monophyletische Gruppe ergeben, lassen vier Unterfamilien erkennen, nämlich die monogenerische rein südamerikanischen Oziroëoideae, und die altweltlichen Unterfamilien Urgineoideae, Ornithogaloideae und Hyacinthoi-

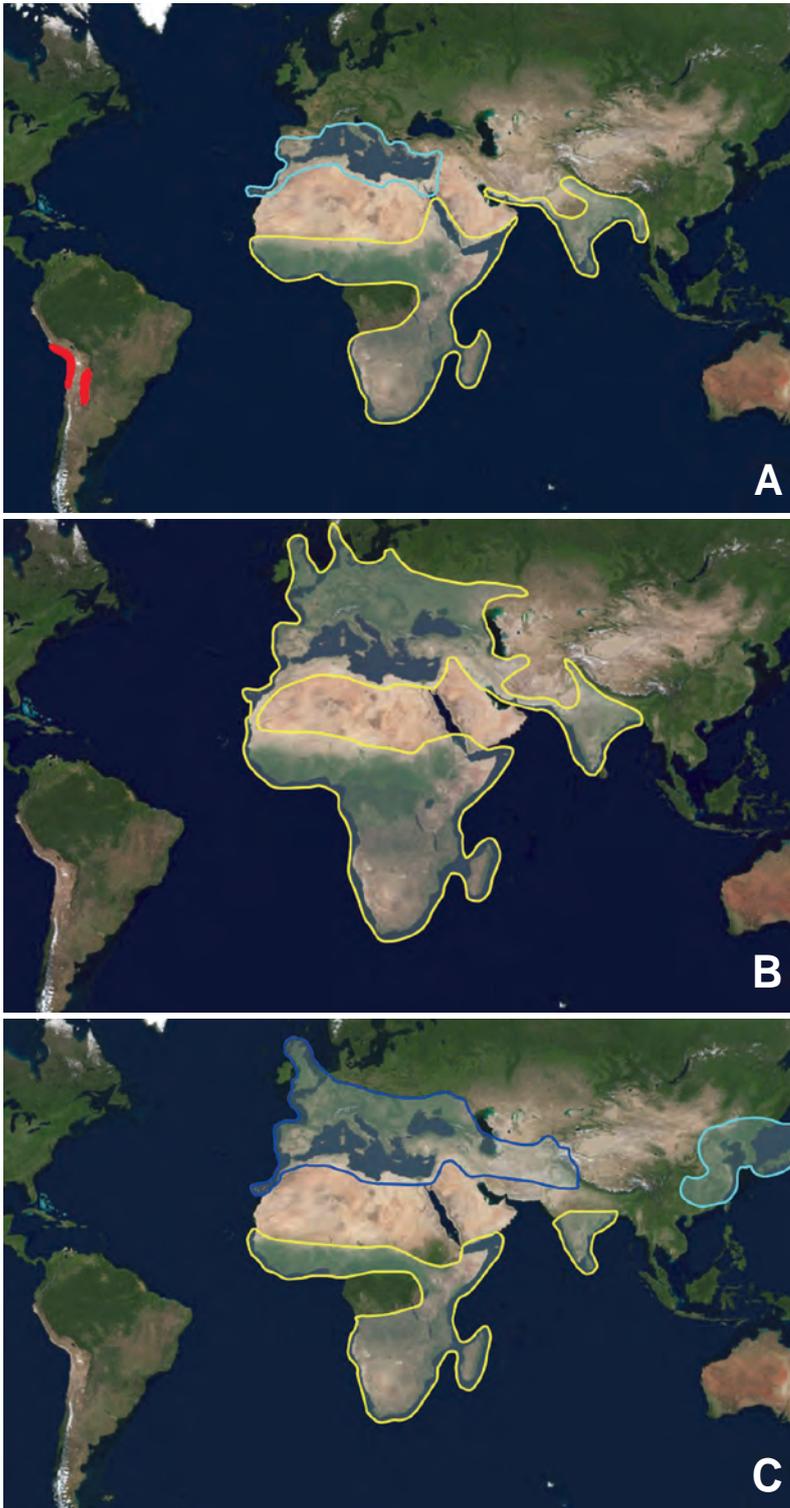


Abb. 2: Geographische Verbreitung der Hyacinthaceen.
A: Das Verbreitungsgebiet der monogenerischen, basalen Unterfamilie Ozirooideae ist auf die Andenregion Chiles und Perus beschränkt (rot). Die Urgineoideae haben ein primäres Mannigfaltigkeitszentrum im Süden Afrikas, das sich über Madagaskar und Saudi Arabien bis nach Indien erstreckt (gelb). Der Mittelmeerraum ist dominiert von den Gattungen *Urginea* und *Charybdis* (blau). **B:** Unterfamilie Ornithogaloideae. **C:** Unterfamilie Hyacinthoideae mit der monotypischen rein südafrikanischen Tribus Pseudospereae und der Tribus Massonieae (Südafrika/Madagaskar/Saudi Arabien/Indien) in gelb und der eurasischen Tribus Hyacintheae (dunkelblau). Die ostasiatische *Barnardia*-Verwandtschaft ist hellblau gekennzeichnet.

deae (Abb. 1, PFOSSER & SPETA 1999; 2001a). Diese Einteilung in vier Unterfamilien wurde auch anhand phytochemischer, morphologischer, karyologischer und ultrastruktureller Daten bestätigt (MANNING et al. 2004; PFOSSER & SPETA 2001b, 2004, SPETA 1998a, b). Interessanterweise zeigen alle drei altweltlichen Unterfamilien Urgineoideae, Ornithogaloideae und Hyacinthoideae ein bimodales Verbreitungsmuster. Während nach Abtrennung der Gattungen *Camassia*, *Chlorogalum*, *Hastingsia* und *Schoenolirion* von den Hyacinthaceen in Nordamerika und Australien keine Vertreter der Familie vorkommen, verteilen sich die restlichen Taxa neben der einzigen neuweltlichen Gattung *Ozirooe* in Südamerika im wesentlichen auf ein Verbreitungsgebiet südlich der Sahara (inkl. Madagaskar, Arabien, Indien) und ein nordhemisphärisches mediterranes/eurasisches Verbreitungsgebiet. Aufgrund der basalen Position vieler südafrikanischer Taxa in den phylogenetischen Rekonstruktionen (Abb. 1) wurde ein primäres Verbreitungs- und Ursprungszentrum für die gesamte Familie im südlichen Afrika postuliert (MANNING et al. 2004; PFOSSER & SPETA 1999, 2001b, PFOSSER et al. 2003, 2006), während ein sekundäres Verbreitungszentrum in der Nordhemisphäre im Mittelmeerraum erkennbar ist, wobei einzelne Arten nach Norden bis Norwegen bzw. nach Osten bis China/Korea/Japan vorstoßen (Abb. 2).

Migration und/oder Vikarianz als Erklärungsmodell für das Verteilungsmuster der Hyacinthaceen

Das Verteilungsmuster der Hyacinthaceen zeigt einige auffallende Disjunktionen (z.B.: Südamerika – Südafrika – Madagaskar – Arabien – Indien; nordhemisphärisch – südhemisphärisch; westmediterrän – ostasiatisch), die die Frage nahe legen, wie diese Disjunktionen entstanden sind. Vor allem die Disjunktion zwischen den Verbreitungszentren südlich der Sahara und den mediterran-eurasischen Arten scheint ein generelles Muster innerhalb der Familie zu sein und umfasst eine Reihe von Taxa der drei Unterfamilien Urgineoideae, Ornithogaloideae und Hyacinthoideae. Am stärksten ausgeprägt ist die Trennung in der Unterfamilie Hyacinthoideae erkennbar, die letztlich zur Bildung der Tribus Massonieae (südlich der Sahara, Madagaskar, Arabien und Indien) und den nordhemisphärischen Hyacintheae geführt hat (PFOSSER & SPETA 1999, PFOSSER et al. 2003, WETSCHNIG & PFOSSER 2003). Die monotypische Gattung *Pseudoprospero* (Südafrika) belegt in den phylogenetischen Bäumen eine isolierte, basale, auch morphologisch abgesicherte Position und wurde deshalb als eigene Tribus Pseudospereae J.C. MANNING & GOLDBLATT von den Massonieae abgegrenzt

(MANNING et al. 2004; PFOSSER et al. 2003; WETSCHNIG et al. 2002b). Das war allerdings nicht von vornherein klar. Bis vor kurzem bestand die allgemeine Auffassung, dass einige Gattungen sowohl nördlich als auch südlich der Sahara verbreitet sind. Dieser Umstand würde auf ein Verbreitungsmuster deuten, das eher durch Vikarianz hervorgerufen wurde als durch Migration und adaptive Radiation. Vor allem die beiden Gattungen *Scilla* und *Hyacinthus* spielten bei der Analyse der Verbreitungsmuster eine entscheidende Rolle.

Detaillierte phylogenetische Rekonstruktionen basierend auf mehreren DNA-Bereichen und unter Verwendung einer Reihe unterschiedlicher Algorithmen (Kasten 1 und 2) innerhalb der Unterfamilie Hyacinthoideae zeigten deutlich, dass die Gattung *Scilla* ein rein nordhemisphärisches Taxon ist und nicht näher mit den südafrikanischen Vertretern der Unterfamilie verwandt ist (Abb. 3). Dementsprechend mussten alle südafrikanische Arten, die ursprünglich unter *Scilla* geführt wurden als eigenständige Gattungen abgetrennt werden (PFOSSER & SPETA 1999; SPETA 1998a, b; WETSCHNIG & PFOSSER 2003). Ebenso konnte nach Wiederentdeckung und molekularer Analyse der madagassischen Art *Hyacinthus cryptopodus* gezeigt werden, dass diese Pflanze weder zur Gattung *Hyacinthus* gehört noch der Unterfamilie Hyacinthoideae zugeschrieben werden kann, sondern nahe verwandt mit südhemisphärischen Vertretern der Gattung *Drimia* (*Rhadamanthus*-/*Rhodocodon*-Gruppe) ist (Abb. 4; PFOSSER et al. 2006). Als Resultat dieser Untersuchungen konnte deutlich gezeigt werden, dass keine Gattung innerhalb der Hyacinthoideen existiert, die Vertreter sowohl in Afrika südlich der Sahara/Madagaskar/Arabien/Indien als auch im Mittel-/eurasischen Verbreitungsgebiet besitzt. Als plausibelstes Erklärungsmodell muss deshalb Migration einer Vorläuferpopulation vom südlichen Afrika aus mit adaptiver Radiation nach Erreichen des Mittelmeerraumes angenommen werden und nicht Vikarianz einer ursprünglich weiter verbreiteten Sippe. Offensichtlich ist das Erreichen neuer Lebensräume für Diasporen der Hyacinthaceen weniger leicht möglich als die adaptive Radiation und evolutive Artbildung eines einmal eroberten Habitats. Das komplette Fehlen der Hyacinthaceen in den mediterranen Klimagebieten Nordamerikas und Australiens ist ein weiteres Indiz für die langsame, konservative Ausbreitungstendenz dieser Familie. Tatsächlich sind an den Diasporen südafrikanischer Vertreter der Hyacinthoideen keine speziellen Anpassungen für Fernverbreitung erkennbar (Abb. 5; PFOSSER et al. 2003; WETSCHNIG et al. 2002a, b)).

Gattungsgrenzen und plausible Migrations-/Vikarianzscenario innerhalb der beiden anderen altweltlichen Unterfamilien werden nach wie vor kontroversiell dis-

kutiert und keine generelle Übereinstimmung wurde bis jetzt erzielt (MANNING et al. 2004; PFOSSER & SPETA 1999, 2001b; PFOSSER et al. 2006; SPETA 1998a, b, 2001; STEDJE 1998, 2000, 2001). In der zuletzt publizierten Gattungssynopsis der Hyacinthaceen (MANNING et al. 2004) wurde die Zahl der Gattungen südlich der Sahara/Madagaskar/Arabien/Indien drastisch von 45 (SPETA 1998a, b; 2001) auf 15 reduziert. Am stärksten waren dabei die Unterfamilien Urgineoideae (drei Gattungen: *Bowiea*, *Drimia*, *Igidia*) und Ornithogaloideae (eine einzige Gattung: *Ornithogalum*) betroffen. Dennoch sind auch bei diesen Unterfamilien ähnliche Verbreitungstendenzen wie bei den Hyacinthoideae erkennbar. Die Verbreitung aller diploiden und deshalb wahrscheinlich ursprünglichen Sippen der mediterranen Vertreter der Urgineoideae am Nordrand Afrikas/den Balearen/Sardinien-Korsika/Süditalien macht deutlich, dass die Tethys, die während des Oligozäns und Miozäns den Atlantik mit dem Pazifik verbunden hat, eine praktisch

Phylogenetische Analysemethoden

Traditionellerweise werden phylogenetische Rekonstruktionen dazu benutzt, historische Verwandtschaftsbeziehungen von Organismengruppen darzustellen. Während bis vor ca. 25 Jahren solche Verwandtschaftsbeziehungen in der Regel auf Fossildaten und morphologischen Daten gründeten, steht heute mit der Analyse molekularer Daten ein extrem erweiterter Datensatz zur Verfügung. Unabhängig von der Art der analysierten Daten besteht ein phylogenetischer Baum aus Knotenpunkten und Linien, die Knotenpunkte verbinden. Als Knotenpunkte werden terminale (die Spitzen des Baumes = untersuchte Organismen) und interne unterschieden (Knotenpunkte, die einen gemeinsamen Vorfahren zweier oder mehrerer anderer Knotenpunkte repräsentieren). Moderne Phylogenie-Algorithmen, die in der molekularen Systematik verwendet werden, basieren im Wesentlichen auf vier Methoden (HALL, 2004): (1) **Distanz-Methoden** berechnen eine Matrix aus paarweisen Distanzen der Sequenzunterschiede der untersuchten Organismen. Die Konstruktion eines Baumes mit Knotenpunkten und Verästelungen aus diesen Daten erfolgt unabhängig von der absoluten Position der detektierten Mutationen. (2) **Parsimony-Methoden** suchen die Baumtopologie(en), die mit den wenigsten Mutationsschritten erklärbar ist (sind). Im Gegensatz zu den Distanzmethoden spielt die Position der Mutation in einer gegebenen Sequenz eine entscheidende Rolle. (3) **Maximum-Likelihood-Methoden** (ML) arbeiten nach einem ähnlichen Prinzip wie die Parsimony-Methoden und suchen nach dem Baum, der die Wahrscheinlichkeit für eine Baumtopologie anhand der untersuchten Daten maximiert (ein evolutionäres Modell wird vorgegeben). (4) **Bayesian-Inference-Methoden** sind Varianten der Maximum-Likelihood-Methoden, aber suchen im Gegensatz zu den ML-Methoden (ein einziger wahrscheinlichster Baum) ein Set von wahrscheinlichen Bäumen aus einer Gruppe aller möglichen Bäume.

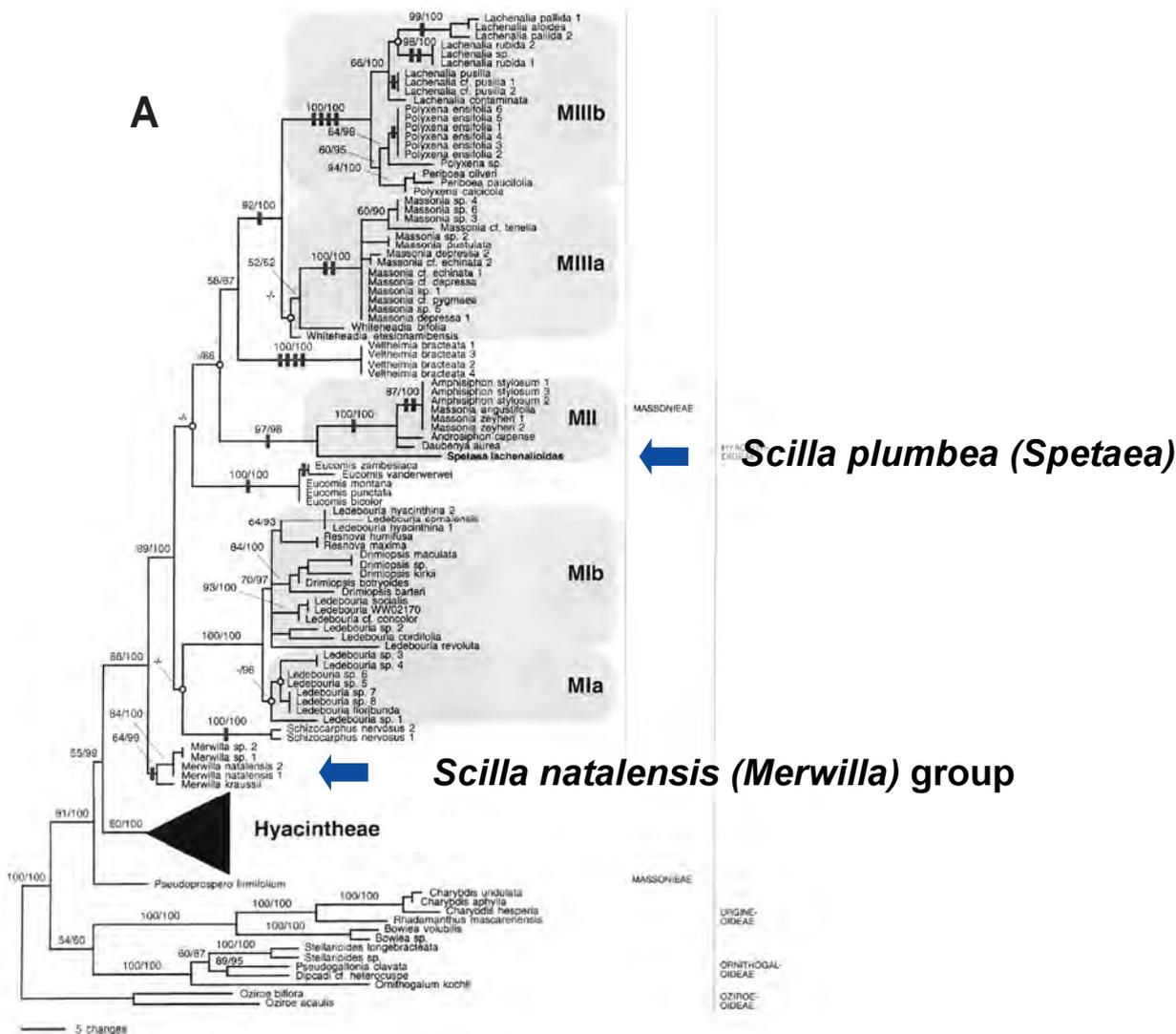


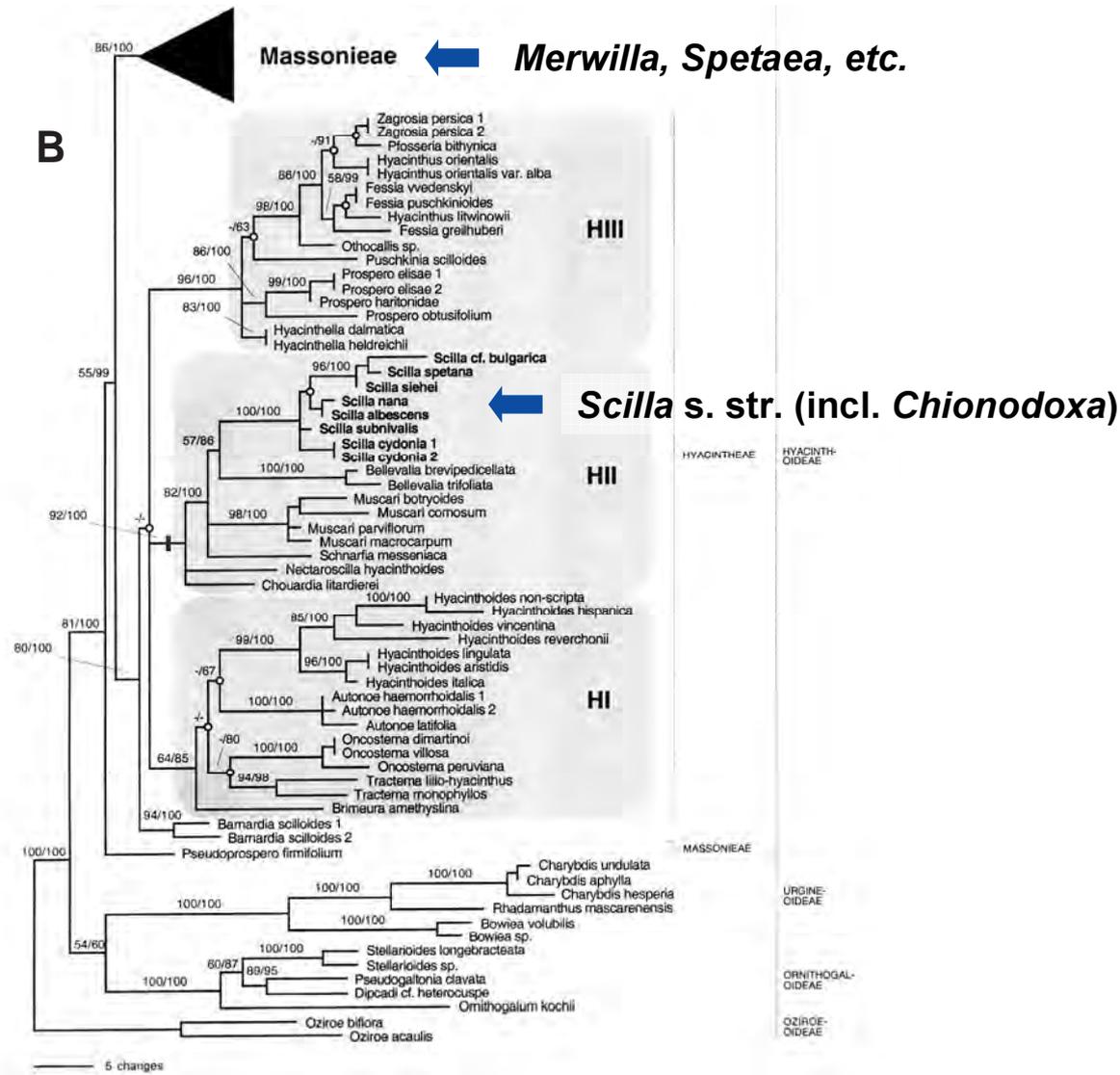
Abb. 3: Phylogenetische Rekonstruktion (majority rule, maximum parsimony) der Unterfamilie Hyacinthoideae. Bootstrap-Werte (erste Zahl) und Prozent-Konsensus-Werte (Bayesian inference; zweite Zahl) sind oberhalb der Äste eingezeichnet. Vertikale kurze Linien kennzeichnen synapomorphe Indels in den Sequenzdaten. Größere Gruppen innerhalb der Massonieae (MI – MIII) und Hyacintheae (HI – HIII) sind grau hinterlegt. **A:** Tribus Massonieae; ursprünglich zur Gattung *Scilla* gerechnete Gruppen sind blau markiert. **B:** Tribus Hyacintheae; die rein eurasische Gattung *Scilla* s. str. ist markiert.

unüberwindbare Barriere für eine Migration nach Norden dargestellt hat (Abb. 6; PFOSSER & SPETA 2001b, 2004).

Unabhängig von unterschiedlichen nomenklatorischen Auffassungen und Gattungskonzepten zeigen die molekularen Analysen deutlich, dass südafrikanische, madagassische, arabische und indische Arten aller drei altweltlichen Unterfamilien in der Regel basale Positionen in den phylogenetischen Bäumen einnehmen (Abb. 1). Die Rekonstruktion ursprünglicher Verbreitungsgebiete (Kasten 3) aus den phylogenetischen Daten (BREMER 1992; RONQUIST 1996; 1997) zeigt, dass Afrika zumindest Teil des ursprünglichen Verbreitungsgebietes und wahrscheinlich Ursprung für die gesamte Familie der Hyacinthaceen war. Aus den Daten kann demnach geschlossen werden, dass die Evolution der

Hyacinthaceen im westlichen Gondwanaland begonnen hat und die Migration nach Norden eine wichtige Rolle für die Diversifikation im eurasischen sekundären Entwicklungszentrum gespielt hat. Die Richtung der Migration war höchstwahrscheinlich ein „Out-of-Africa“ Szenario mit wichtigen Migrationsrouten entlang der afrikanischen Westküste. Das Disjunktionsmuster basaler Gruppen (Südamerika – südliches Afrika – Madagaskar – Arabien – Indien) ist demnach am besten durch Vikarianz eines ursprünglich zusammenhängenden Gebietes (West-Gondwanaland) erklärbar, während die Disjunktion zum Mediterran-/eurasischen Verbreitungsmuster als Migrationsszenario „Out-of-Africa“ erklärt werden kann (Abb. 8).

Viele rezente Verbreitungsmuster von Pflanzengruppen entsprechen einem „Out-of-Africa“ Szenario und



postulieren einen alten, möglicherweise in Gondwanaland gründenden Ursprung (BREMER & GUSTAFSSON 1997; MUELLNER et al. 2006; RAVEN & AXELROD 1974). Hinweise dafür lassen sich sowohl aus der Analyse von Fossilaten aber auch aus molekularen Studien finden. Für die Familie der Hyacinthaceen gestaltet sich die Analyse solcher Daten allerdings als nicht einfach, da es keine Makrofossilaten mit eindeutiger Zuordnung gibt.

Auch die Analyse palynologischer Daten ist wenig zielführend, da die Pollenmorphologie wenig differenziert ist und es deshalb oft schwierig oder sogar unmöglich ist, Pollenproben verschiedener Familien der unterschiedlichen Ordnungen Asparagales und Liliales zu unterscheiden (RAVEN & AXELROD 1974). Auch die Anwendung molekularer Uhren an Sequenzdaten brachte keine eindeutigen Ergebnisse, da sich herausstellte, dass

Zuverlässigkeit phylogenetischer Analysen

Wie vertrauenswürdig ist der Baum, der aufgrund phylogenetischer Rekonstruktionen erstellt wurde? In den meisten Fällen ist man in erster Linie an der Topologie, am Verzweigungsmuster eines Baumes interessiert und weniger an den unterschiedlichen Längen der Äste. Daher wird die Zuverlässigkeit einer phylogenetischen Rekonstruktion an der Wahrscheinlichkeit gemessen, mit der einzelne Mitglieder einer Gruppe (Clade) immer Mitglieder dieser Gruppe sind. Normalerweise wiederholt der Wissenschaftler um seine Schlussfolgerungen zu untermauern das Experiment mit unabhängigen Daten. Da bei molekularen Analysen die Daten die Sequenzen selbst sind und die Sequenzen das sind was sie sind, besteht kein Anlass das Experiment zu wiederholen (außer man will die Sequenzreaktionen selbst überprüfen), da man immer wieder zu den gleichen Sequenzen kommen würde. Um dennoch einen Messwert für die Vertrauenswürdigkeit der Baumtopologie berechnen zu können, wird das Verfahren des Bootstrapping angewandt. Dabei werden nach einem Zufallsverfahren einzelne Spalten (entspricht Nukleotid- bzw. Aminosäurepositionen der untereinander ausgerichteten Sequenzen (alignment)) ausgewählt und zu einem neuen Pseudoalignment angeordnet. Dieser Vorgang wird typischerweise 100- bis 10000mal wiederholt. Von jedem Subset werden wieder phylogenetische Bäume berechnet und ihre Topologien miteinander verglichen. Ein Bootstrap-Wert von 90 gibt daher an, dass in 90 % aller Bäume immer die gleiche Topologie erzielt wurde. Wir können uns deshalb viel sicherer über die Zugehörigkeit eines Taxons zu einem Clade sein als bei einem Bootstrap-Wert von 25.

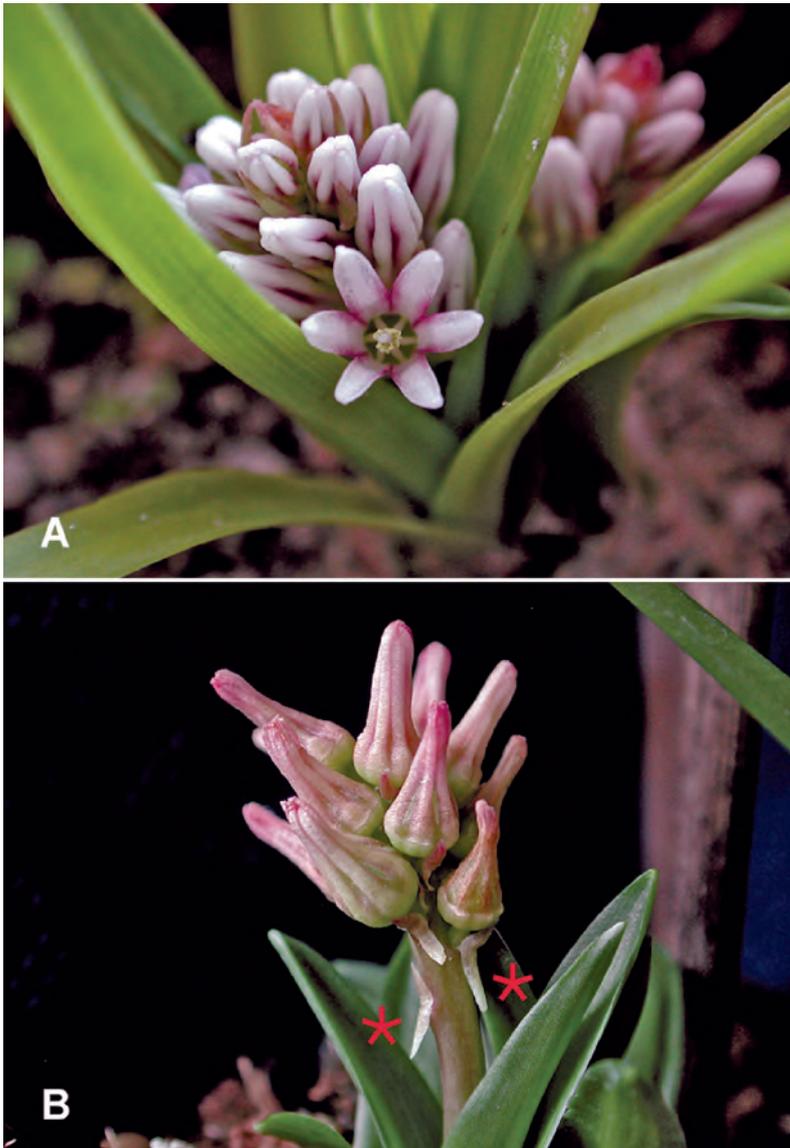


Abb. 4: Habitus (A), Blütenmorphologie (B) und molekulare Verwandtschaftsverhältnisse (C) von *Hyacinthus cryptopodus* aus Madagaskar. Die deutlich gespornten Brakteen, ein synapomorphes Merkmal, das nur innerhalb der Unterfamilie Urgineoideae vorkommt, sind markiert. C: Phylogenetischer Baum (strict consensus) der *Hyacinthus*-Verwandtschaft. *Hyacinthus cryptopodus* aus Madagaskar gehört zur Unterfamilie Urgineoideae und ist mit der rein nordhemisphärischen Gattung *Hyacinthus* (Hyacinthoideae – Hyacintheae) nicht näher verwandt.

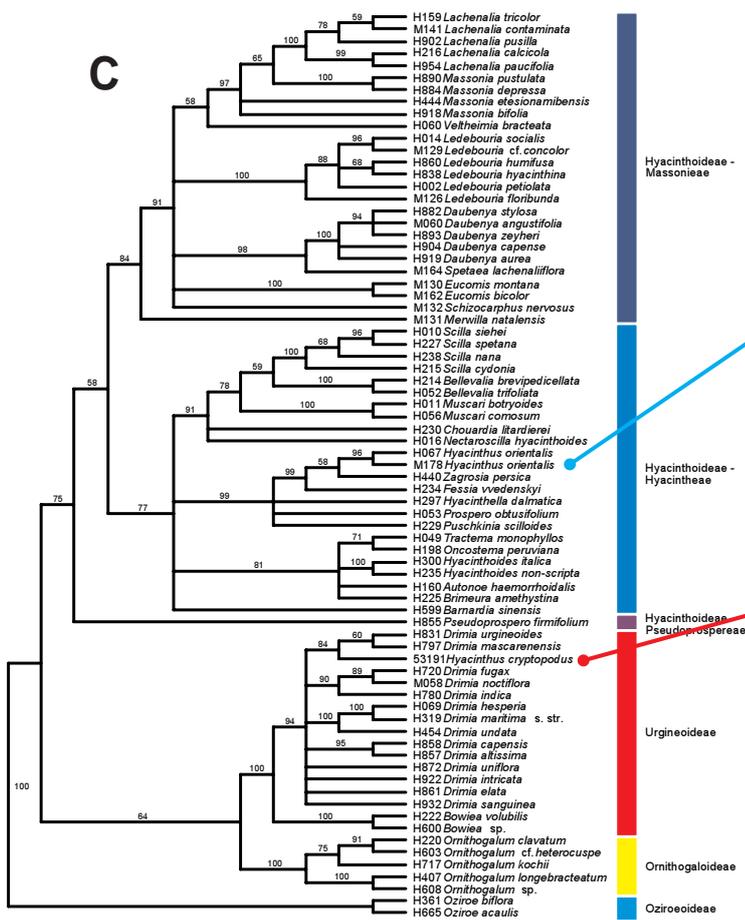
Rekonstruktion ursprünglicher Verteilungsmuster

Programme wie DIVA (dispersal vicariance analysis) (RONQUIST 1996, 1997) oder Ancestral Area Analysis (BREMER 1992) rekonstruieren ursprüngliche Verteilungsmuster einer Gruppe von Organismen aus einer phylogenetischen Rekonstruktion anhand einer dreidimensionalen Kostenmatrix, die auf einem einfachen biogeographischen Modell beruht. Biogeographische Daten einer Organismengruppe werden dabei auf einem phylogenetischen Baum abgebildet. Durch den Vergleich der Gebietsoptimierungen anhand einer gegebenen Baumtopologie (notwendiger Gewinn neuer Gebiete oder Verlust ursprünglicher Gebiete) können die geographischen Regionen mit der höchsten Wahrscheinlichkeit dafür, dass sie auch Teil des ursprünglichen Verbreitungsgebietes waren, bestimmt werden.

3

verschiedene Linien innerhalb der Hyacinthaceen sehr unterschiedliche Mutationsraten aufwiesen und deshalb strikte molekulare Uhren nicht anwendbar waren (PFOSSER et al. 2004, und unveröffentlichte Ergebnisse). Bei der Verwendung von Programmen, die an phylogenetischen Bäumen Astlängen unter der Annahme von relaxierten molekularen Uhren berechnen (SANDERSON 1997, 2003) bleibt nach wie vor das Problem der direkten absoluten Datierung von Knotenpunkten aufgrund des Fehlens von Fossilien bestehen. Das absolute Alter der Familie Hyacinthaceae wurde z. B. mittels mehrfacher Kalibrierungen entlang eines kompletten phylogenetischen Baumes der Angiospermen (WIKSTRÖM et al. 2001) mit 41-45 Millionen Jahren und die Aufspaltung zwischen südhemisphärischen und nordhemisphärischen Arten mit 29-34 Millionen Jahren bestimmt. Diesen Berechnungen zufolge wären die Hyacinthaceen viel zu jung, um ihr heutiges Verbreitungsmuster (Südamerika – Südafrika – Madagaskar – Arabien – Indien) als einfaches Vikarianzscenario erklären zu können: Aufgrund der zeitlichen Datierung des Zerfalls des Urkontinents Gondwanaland war Madagaskar (obwohl noch mit dem indischen Subkontinent verbunden) bereits vor 120 Millionen Jahren von allen anderen gondwanischen Landmassen getrennt und seit mehr als 85 Millionen Jahren dann vollständig isoliert (GHEERBRANT & RAGE 2006; KRAUSE et al. 2006; MCLOUGHLIN 2001). Es kann zwar nicht ausgeschlossen werden, dass das aktuelle Verbreitungsmuster durch Fernverbreitung („long distance dispersal“) viel jüngeren Datums ist, dann müsste aber angenommen werden, dass zufällige Verbreitungsmuster entstanden wären. Zumindest für das Verbreitungsmuster südliches Afrika – Madagaskar – Indien sind keine zufälligen, sondern gleichgerichtete Verbreitungsmuster erkennbar. Die Gattungen *Dipcadi*, *Drimia* und *Ledebouria* als Vertreter der Unterfamilien Ornithogaloideae, Urgineoideae und Hyacinthoideae kommen in allen drei biogeographischen Regionen vor und ihre geographisch separierten Arten sind mit hohen Zuverlässigkeitswerten innerhalb monophyletischer Gruppen eingebettet (PFOSSER & SPETA 1999, 2004, PFOSSER et al. 2003, 2006).

Die Anwendung WEGENERS Kontinentaldrifttheorie (WEGENER 1915) und Klimarekonstruktionen mit deren Auswirkung auf die heutige Vegetation standen in letzter Zeit immer wieder im Mittelpunkt pflanzenbiogeographischer Forschung. Gondwanaland-Disjunktionen wurden dabei sowohl durch Vikarianz und „long distance dispersal“ aber auch durch laurasische Migration erklärt (DAVIS et al. 2002; GIVINISH & RENNER 2004, 2004a, b). Die meisten dieser biogeographischen Erklärungsmodelle beruhen dabei auf absoluten Datierungen von Linien entlang phylogenetischer Bäume, die entweder (1) anhand der ältesten bekannten Fossilien, oder



(2) anhand des Alters fossilhaltiger geologischer Schichten, oder (3) anhand des Alters relevanter paläogeographischer Ereignisse bestimmt wurden. Jede dieser Kalibrierungsmethoden hat ihre Limitierungen und steht nach wie vor im Mittelpunkt kontroversieller Debatten (HEADS 2005). Einigkeit herrscht allerdings darüber, dass die Datierung umso ungenauer wird, je weiter entfernt von der interessierenden Gruppe der datierte Knoten in phylogenetischen Rekonstruktionen liegt. Diese Ungenauigkeit mag zumindest teilweise die Diskrepanzen zwischen aktuellen Verbreitungsmustern und Altersberechnungen der Hyacinthaceen erklären. Im Unterschied zu den möglicherweise alten transkontinentalen Disjunktionen ist die Diversifikation der Kapflora (wozu auch viele der Hyacinthaceen in Südafrika gehören) ein relativ junges Ereignis und möglicherweise das Resultat klimatischer Veränderungen (COWLING et al. 2005; LINDER 2003).

Eine offene Frage stellt die Datierung der Kolonisierung des sekundären Diversifikationszentrums der Hyacinthaceen im mediterranen Raum dar. Zwei Vertreter aus der Unterfamilie Urgineoideae (*Urginea fugax* und *Charybdis* spp.) haben offensichtlich den mediterranen Raum unabhängig voneinander erreicht (PFOSSER & SPETA

2001b, 2004). In Unterfamilie Hyacinthoideae hat wahrscheinlich ein einziges Kolonisationsereignis dazu geführt, dass sich die eurasische und monophyletische Tribus Hyacintheae mit vielen verschiedenen Gattungen und Arten diversifiziert hat (PFOSSER et al. 2003, WETSCHNIG & PFOSSER 2003; Abb. 3b). Da die Bootstrap-Werte entlang des Rückgrates des phylogenetischen Baumes niedrig sind, könnte alternativ auch ein Szenario mit separaten Kolonisierungen des Ost- und Westmediterranraumes überlegt werden (PFOSSER & SPETA 1999; PFOSSER et al. 2003). Weniger klar erscheint die Situation in der Unterfamilie Ornithogaloideae, allerdings lassen Verbreitungsdaten innerhalb der größeren Gattungen *Ornithogalum* und *Loncomelos* sensu SPETA auf seltene Kolonisationsereignisse und anschließender rascher Diversifizierung im mediterranen Raum schließen.

Eine größere Barriere für eine Migration von Pflanzensippen von Afrika aus nach Norden, stellte im Oligozän/Miozän die Tethys dar, die den Atlantik mit dem Pazifik verbunden hat (RÖGL 1998, 1999). Innerhalb der Pflanzenfamilie Hyacinthaceae kann diese Barriere anhand charakteristischer Verbreitungsmuster der diploiden Sippe *Charybdis undulata* entlang der Nordküste

Abb. 5:
 Samenmorphologie
 der südafrikanischen
 Arten *Schizocarpus*
nervosus (A),
Pseudoprospero
firmifolium (B),
Eucomis regia (C) und
Lachenalia bulbifera
 (D) (die sackartige
 Ausstülpung dient
 wahrscheinlich als
 Schwimmkörper, um
 das Verbreiten der
 Samen mit stärkeren
 Regenfällen zu
 ermöglichen).
 Maßstab: 0,5 mm.
 Fotos: W. Wetschnig.



A



B



C



D

Afrikas mit einigen wenigen zusätzlichen Lokalitäten auf den Inseln Sardinien und Korsika. Erst im späten Miozän (vor ca. 19 Millionen Jahren) formte sich die Gomphotherische Landbrücke aus und schloss damit den mediterranen Seeweg mit dem Ergebnis eines freien Austausches von Flora und Fauna zwischen Afrika und Eurasien (RÖGL 1998). Allerdings existieren in dieser Region keine diploiden und deshalb möglicherweise ursprünglichen Populationen, Arten der mediterranen Gattungen *Charybdis* und *Urginea*. Eine Besiedelung des Mittelmeerraumes über die Gomphotherische Landbrücke im Osten erscheint deshalb zumindest für die Unterfamilie Urgineoideae sehr unwahrscheinlich.

Als Ergebnis der Kollision der afrikanischen mit der eurasischen Platte erfuhr die zirkummediterrane Region im Miozän eine Serie paläogeographischer Umorganisationen (RÖGL 1998; SCOTESI et al. 1988). Ein wichtiger Faktor stellte dabei die Rotation von Afrika und Arabien entgegen dem Uhrzeigersinn dar. Als Ergebnis dieser Drehbewegung wurden die mediterranen Inseln Sardinien, Korsika, Sizilien, die Balearen und die Ausläufer des Apennin von ihrer ursprünglichen westmediterranen Position nach Nordosten verschoben bis sie ihre heutige Lage erreicht haben (BOCCALLETTI et al. 1990; GHEERBRANT & RAGE 2006). Aufgrund neuer palinostischer Rekonstruktionen (GHEERBRANT & RAGE 2006; RÖGL 1998, 1999) war

der westliche Mittelmeerraum (heutiges nordwestliches Afrika, die Iberische Halbinsel, Balearen, Sardinien, Korsika, Sizilien, Apennin) in eine Serie von Inseln und unbeständige Landbrücken fragmentiert. Interessanterweise zeigt die Überlagerung der heutigen Fundorte aller diploider – und deshalb wahrscheinlich ursprünglicher – Populationen der Gattungen *Charybdis* und *Urginea* mit dieser palinostischen Rekonstruktion eine Häufung im Westen des Mittelmeerraumes (Abb. 7). Eine Besiedelung vom Westmittelmeerraum aus erscheint deshalb um einiges plausibler als über die Gomphotherische Landbrücke im Osten.

Fossildaten belegen zusätzlich, dass während des größten Teils des Miozäns warme und wahrscheinlich saisonal trockene Bedingungen im westlichen Teil der Mittelmeerregion vorherrschten (Hartlaubgewächse), während im Osten eher feucht-warme klimatische Bedingungen mit immergrünen oder Laub werfenden breitblättrigen Taxa gegeben waren (KOVAR-EDER 2002). Auch paläopalynologische Daten deuten auf klimatische Bedingungen im Westen hin, die offene xerische Vegetationstypen wie Savannen oder sklerophylle Wälder begünstigen (SUC et al. 1999). Derartige klimatische Bedingungen ermöglichen auch das Vorkommen von Geophyten wie etwa Vertretern der Familie Hyacinthaceae, obwohl keiner der Fossilfunde eindeutig dieser Familie zugeordnet werden kann. Die Gründe für

das Fehlen von Fossildaten sind in der niedrigen Wahrscheinlichkeit der Fossilisierung von krautigen Pflanzen und der rudimentären strukturellen Differenzierung von Pollen in vielen evolutionären Linien der Monokotyledonen. Jedenfalls lassen die geographische Strukturierung und die Verteilung von diploiden Ausgangssippen darauf schließen, dass sich die Urgineoideen ausgehend von einer anfänglichen westmediterranen Kolonisierung weiter nach Osten ausgebreitet haben. Eine ursprüngliche Kolonisierung von zentralmediterranen Inseln ist auch an den spezifischen Vegetationstypen dieser Inseln ablesbar. Im Gegensatz zu ozeanischen Inseln findet man das typische Muster von adaptiver Radiation nach „long distance dispersal“ nicht auf mediterranen Inseln. Charakteristisch für die mediterranen Inseln Sardinien, Korsika, den Balearen, Sizilien und dem südlichen Italien ist die Anwesenheit ganzer Florenelemente, die einen direkten Bezug zur Flora von Südspanien oder Nordafrika aufweisen (BOCQUET et al. 1978). Ähnliches trifft auch für viele andere Geophyten zu, die ein ähnliches Verteilungsmuster zeigen, wie das eben skizzierte der Gattungen *Urginea* und *Charybdis*.

Um einen detaillierteren Blick auf Artbildungsprozesse zu werfen, wurden Populationen der Gattung *Charybdis* über das gesamte Verteilungsgebiet rund um das Mittelmeer untersucht. Karyologische, Sequenz- und AFLP-Daten (amplified fragment length polymorphism) belegten dabei einen größeren Einfluss von Polyploidisierung, Hybridisierung aber auch von „long distance dispersal“ für die Artbildungsprozesse innerhalb der Gattung *Charybdis* (PFOSSER & SPETA 2001b, 2004). Extrem kompliziert wird die Situation im östlichen Mittelerraum. Auf vielen Inseln kommen dort endemische Arten vor und der ostmediterrane Archipel kann in seiner Gesamtheit als Laboratorium der Evolution bezeichnet werden, da auf den unzähligen kleinen und größeren Inseln viele isolierte Sippen eine eigenständige Entwicklung genommen haben. Allerdings erfuhr diese Region eine Serie von Meeresspiegelschwankungen und tektonischen Veränderungen, die Landbrücken schuf und wieder unterbrach und damit in unterschiedlichem Ausmaß Migration und Austausch von genetischem Material ermöglichte oder Populationen isolierte (SANMARTIN 2003). Diese komplexe Situation, wie sie etwa an der Gattung *Ornithogalum* mit vielen verschiedenen Arten und unterschiedlichen Populationen auf den ostmediterranen Inseln erkennbar ist, kann nur dann befriedigend erfasst werden, wenn Populationen über ein großes Gebiet unter Einschluss aller ehemaligen Verbindungen zu weiteren Inseln oder kontinentalen Landmassen umfassend beprobt und vergleichend untersucht werden.

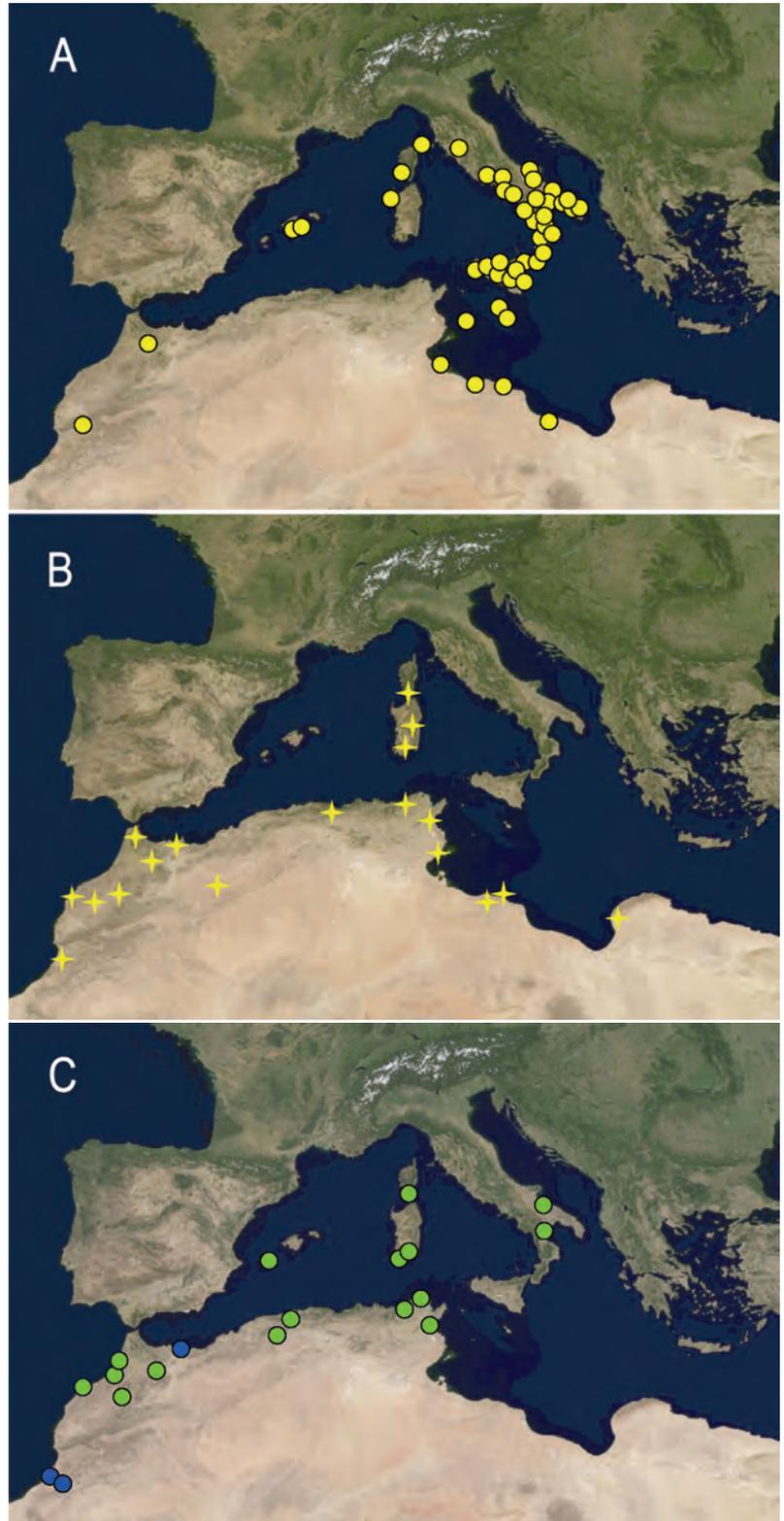
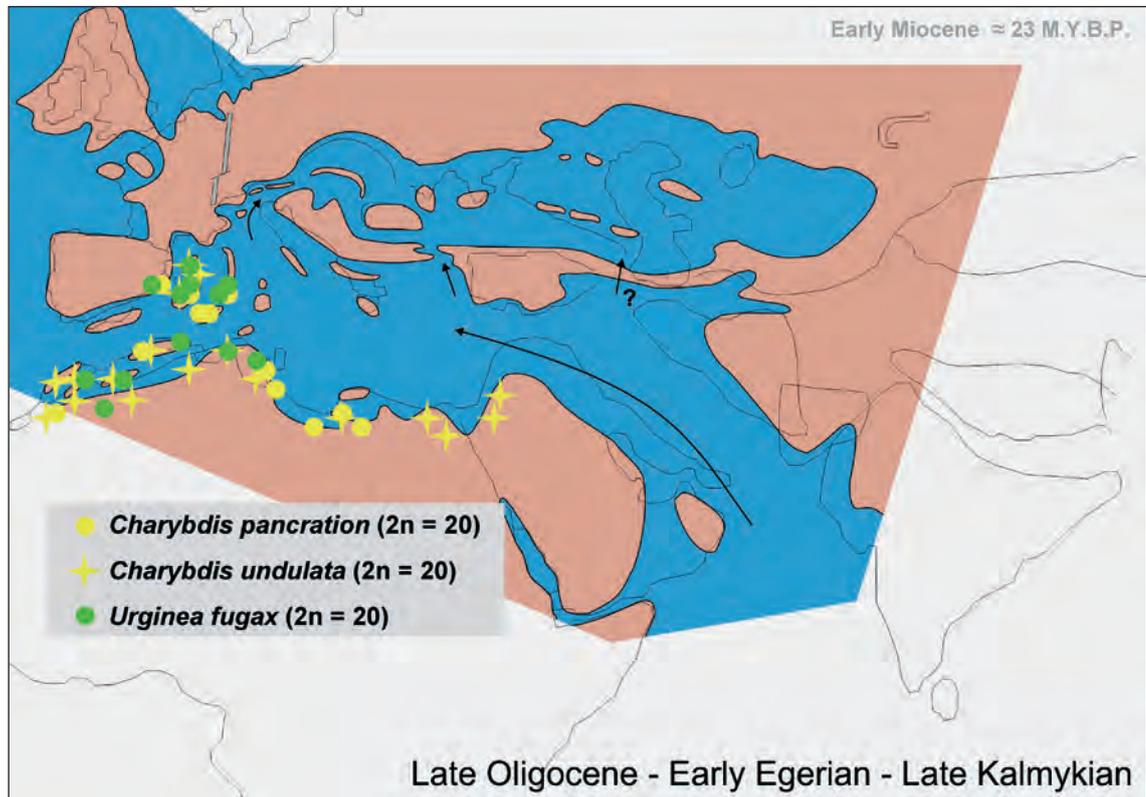


Abb. 6: Heutiges Verteilungsmuster der diploiden Taxa der Unterfamilie Urgineoideae im Mittelerraum. **A:** *Charybdis pancrations*, $2n = 2x = 20$; **B:** *Charybdis undulata*, $2n = 2x = 20$; **C:** *Urginea fugax* (grün) und *U. olivieri* (blau), $2n = 2x = 20$.

Abb. 7: Palinspastische Rekonstruktion des Mittelmeerraumes im frühen Miozän mit überlagerten Lokalisationsangaben der diploiden Arten *Charybdis pancration*, *Ch. undulata* und *Urginea fugax*. Im frühen Miozän waren die Positionen der Balearischen Inseln, Sardinien, Korsikas und Siziliens, sowie des südlichen Italiens viel weiter westlich als heute in unmittelbarer Nähe der Iberischen Halbinsel und Nordafrikas. Die westliche Tethys war in zahlreiche Inseln fragmentiert, während im Osten ein breiter offener Seeweg die Verbindung zum Indischen Ozean herstellte.



Zusammenfassung

Migration zu neuen Lokalitäten durch Diasporenverbreitung und Vikarianz durch Fragmentierung ursprünglich zusammenhängender Verbreitungsgebiete sind wichtige Faktoren für die Evolution der Pflanzen. Als direkte Folge können dabei neue Arten oder ganze Linien oder Artengruppen entstehen. Solche Prozesse werden in der Regel von Mutationen oder Veränderungen in den Allelhäufigkeiten der Ursprungspopulationen begleitet und führen zu einer veränderten genetischen und morphologischen Zusammensetzung der resultierenden Populationen. In der Familie Hyacinthaceae (Ordnung Asparagales) werden solche Veränderungen sowohl in kleinem Maßstab bei lokalen Endemiten oder bei der Neubesiedelung von Inseln, aber auch in großem Maßstab bei der Migration von Pflanzen in der geologischen Vergangenheit aus dem primären Distributionszentrum (südliches Afrika) in sekundäre Mannigfaltigkeitszentren (Mittelmeergebiet) sichtbar. Die Rekonstruktion der genealogischen Geschichte an Hand molekularer Daten stellt ein wichtiges Hilfsmittel zur Erforschung solcher Prozesse dar. In der vorliegenden Arbeit werden phylogenetische Daten, unterstützt durch morphologische, cytologische, karyologische und andere Daten, über die Evolution der Familie Hyacinthaceae präsentiert.

Literatur

- APG (1998): An ordinal classification for the families of flowering plants. — *Annals of the Missouri Botanical Garden* **85**: 531-553.
- APG (2003): An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. — *Botanical Journal of the Linnean Society* **141**: 399-436.
- BOCCALETTI M., CIARANFI N., COSENTINO D., DEIANA G., GELATI R., LENTINI F., MASSARI F., MORATTI G., PESCATORE T., RICCI LUCCHI F. & L. TORTORICI (1990): Palinspastic restoration and paleogeographic reconstruction of the peri-Tyrrhenian area during the Neogene. — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **77**: 41-50.
- BOCQUET G., WIDLER B. & H. KIEFER (1978): The Messinian model - a new outlook for the floristics and systematics of the Mediterranean area. — *Candollea* **33**: 269-287.
- BREMER K. (1992): Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the center of origin concept. — *Systematic Biology* **41**: 436-445.
- BREMER K. (2000): Early Cretaceous lineages of monocot flowering plants. — *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* **97**: 4707-4711.
- BREMER K. (2002): Gondwanan evolution of the grass alliance of families (Poales). — *Evolution; International Journal of Organic Evolution* **56**: 1374-1387.
- BREMER K. & M.H. GUSTAFSSON (1997): East Gondwana ancestry of the sunflower alliance of families. — *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* **94**: 9188-9190.
- COWLING R.M., PROCHES S. & J.H.J. VLOK (2005): On the origin of southern African subtropical thicket vegetation. — *South African Journal of Botany* **71**: 1-23.

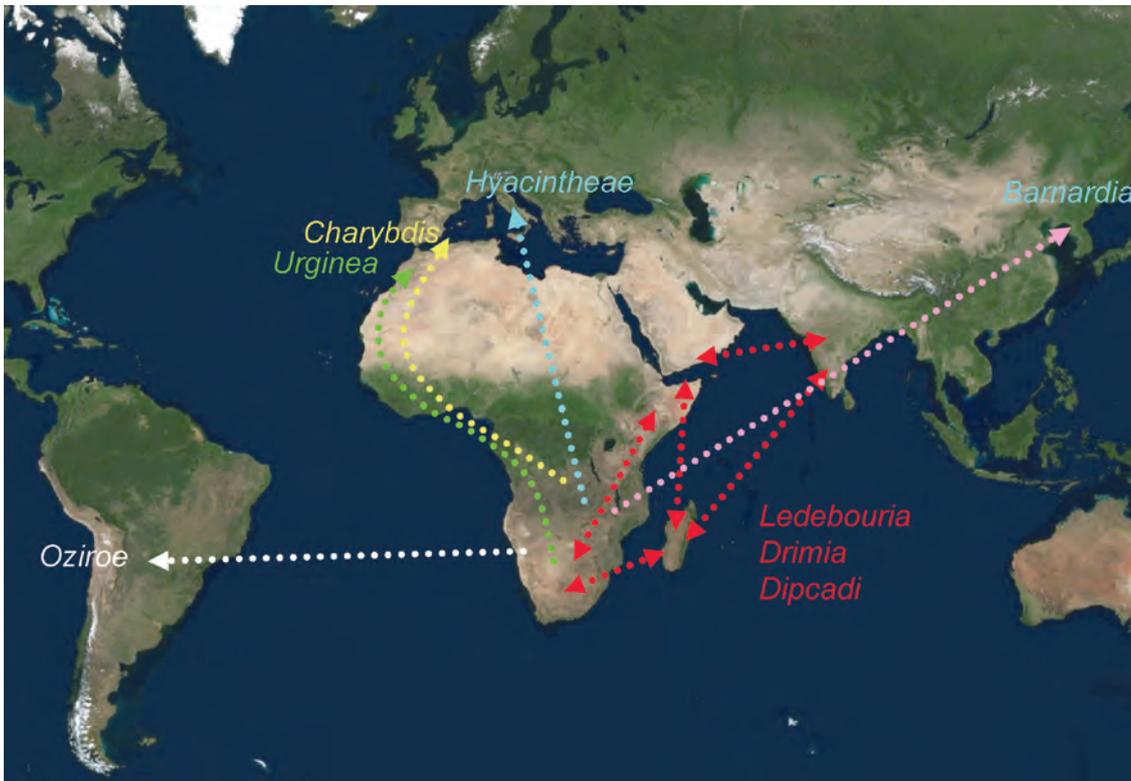


Abb. 8: Wahrscheinlichste Vikarianz- und Migrationsszenarios der Hyacinthaceen. Basale Taxa innerhalb der Unterfamilien Urgineoideae, Ornithogaloideae und Hyacinthoideae zeigen ein Gondwanaland-Verbreitungsmuster (Südafrika/Madagaskar/Saudi Arabien/Indien), das am ehesten durch Vikarianz eines ursprünglich zusammenhängenden Verbreitungsgebietes erklärt werden kann. Die Gattungen *Drimia*, *Dipcadi* und *Ledebouria* sind Beispiele dafür (rot). Die basale Unterfamilie Oziroeoideae dürfte der südamerikanische Rest der ursprünglich am Urkontinent Gondwanaland verbreiteten Populationen sein. Innerhalb der Unterfamilie Urgineoideae wurde das sekundäre Verbreitungszentrum im mediterranen Raum zweimal unabhängig voneinander erreicht (*Urginea*, *Charybdis*; grün und gelb). Ein einziges Migrationsereignis innerhalb der Hyacinthoideae dürfte zur Kolonisierung des eurasischen Raumes mit anschließender rascher Diversifizierung geführt haben (blau). Die ostasiatische *Barnardia*-Verwandtschaft dürfte ebenfalls auf ein einziges unabhängiges Migrationsereignis zurückgehen.

CREPET W.L. (2000): Progress in understanding angiosperm history, success, and relationships: Darwin's "abominably perplexing" phenomenon. — *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* **97**: 12939-12941.

DARWIN C. (1903). — In: DARWIN F. & A.C. SEWARD (Eds), *More Letters from Charles Darwin*. Appleton, New York: 239-240, 220-222.

DAVIES T.J., BARRACLOUGH T.G., CHASE M.W., SOLTIS P.S., SOLTIS D.E. & V. SAVOLAINEN (2004): Darwin's abominable mystery: Insights from a supertree of the angiosperms. — *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* **101**: 1904-1909.

DAVIS C.C., BELL C.D., MATHEWS S. & M.J. DONOGHUE (2002): Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: Evidence from Malpighiaceae. — *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* **99**: 6833-6837.

ENDRESS P.K. (2004): Structure and relationships of basal relictual angiosperms. — *Australian Systematic Botany* **17**: 343-366.

FAY M.F. & M.W. CHASE (1996): Resurrection of Themidaceae for the *Brodiaea* alliance, and recircumscription of Alliaceae, Amaryllidaceae and Agapanthoideae. — *Taxon* **45**: 441-451.

FAY M.F., RUDALL P.J., SULLIVAN S., STOBART K.L., DE BRUIJN A.Y., REEVES G., QAMARUZ-ZAMAN F., HONG W.P., JOSEPH J., HAHN

W.J., CONRAN J.G. & M.W. CHASE (2000): Phylogenetic studies of Asparagales based on four plastid DNA regions. — In: WILSON K.L. & D.A. MORRISON (Eds), *Monocots: Systematics and Evolution*. CSIRO, Melbourne: 360-371.

GANDOLFO M.A., NIXON K.C. & W.L. CREPET (2000): Monocotyledons: a critical review of their early Cretaceous record. — In: WILSON K.L. & D.A. MORRISON (Eds), *Systematics and Evolution of the Monocots*. CSIRO, Melbourne: 44-51.

GHEERBRANT E. & J.C. RAGE (2006): Paleobiogeography of Africa: How distinct from Gondwana and Laurasia? — *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **241**: 224-246.

GIVINISH T.J. & S.S. RENNER (2004): Tropical intercontinental disjunctions: Gondwana breakup, immigration from the boreotropics, and transoceanic dispersal. — *International Journal of Plant Sciences* **165**: 51-56.

HALL B.G. (2004): *Phylogenetic trees made easy*. — Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts: 1-221.

HEADS M. (2005): Dating nodes on molecular phylogenies: a critique of molecular biogeography. — *Cladistics* **21**: 62-78.

HILU K.W., BORSCH T., MULLER K., SOLTIS D.E., SOLTIS P.S., SAVOLAINEN V., CHASE M.W., POWELL M.P., ALICE L.A., EVANS R., SAUQUET H., NEINHUIS C., SLOTTA T.A.B., ROHWER J.G., CAMPBELL C.S. & L.W.

- CHATROU (2003): Angiosperm phylogeny based on matK sequence information. — *American Journal of Botany* **90**: 1758-1776.
- KOVAR-EDER J. (2002): Vegetation dynamics in Europe during the Neogene. — *Deinsea* **10**: 373-392.
- KRAUSE D.W., O'CONNOR P.M., ROGERS K.C., SAMPSON S.D., BUCKLEY G.A. & R.R. ROGERS (2006): Late cretaceous terrestrial vertebrates from Madagascar: implications for Latin American biogeography. — *Annals of the Missouri Botanical Garden* **93**: 178-208.
- LINDER H.P. (2003): The radiation of the Cape flora, southern Africa. — *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **78**: 597-638.
- MANNING J.C., GOLDBLATT P. & M.F. FAY (2004): A revised generic synopsis of Hyacinthaceae in Sub-Saharan Africa, based on molecular evidence, including new combinations and the new tribe Pseudoprosperaeae. — *Edinburgh Journal of Botany* **60**: 533-568.
- MCLOUGHLIN S. (2001): The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism. — *Australian Systematic Botany* **49**: 271-300.
- MUELLNER A.N., SAVOLAINEN V., SAMUEL R. & M.W. CHASE (2006): The mahogany family "out-of-Africa": Divergence time estimation, global biogeographic patterns inferred from plastid rbcL DNA sequences, extant, and fossil distribution of diversity. — *Molecular Phylogenetics and Evolution* **40**: 236-250.
- PFOSSER M. & F. SPETA (1999): Phylogenetics of Hyacinthaceae based on plastid DNA sequences. — *Annals of the Missouri Botanical Garden* **86**: 852-875.
- PFOSSER M. & F. SPETA (2001a): The Tree of Life: Hyacinthaceae. — <http://Ag.Arizona.Edu/tree/life.html>
- PFOSSER M. & F. SPETA (2001b): Bufadienolides and DNA sequences: on lumping and smashing of subfamily Urgineoideae (Hyacinthaceae). — *Stapfia* **75**: 177-250.
- PFOSSER M. & F. SPETA (2004): From *Scilla* to *Charybdis* – is our voyage safer now? — *Plant Systematics and Evolution* **246**: 245-263.
- PFOSSER M., WETSCHNIG W., UNGAR S. & G. PRENNER (2003): Phylogenetic relationships among genera of Massonieae (Hyacinthaceae) inferred from plastid DNA and seed morphology. — *Journal of Plant Research* **116**: 115-132.
- PFOSSER M., WETSCHNIG W., MUCINA L., MANNING J.C., REEVES C., FAY M.F., VAN DER MERWE A.M., MARAIS E.M. & D. BELLSTEDT (2004): Impact of ecological factors on evolution and radiation in Hyacinthaceae. — Recent floristic radiations in the Cape flora, 3-5 July 2004, Zurich, Switzerland: 38-39.
- PFOSSER M., WETSCHNIG W. & F. SPETA (2006): *Drimia cryptopoda*, a new combination in Hyacinthaceae from Madagascar. — *Linzer biologische Beiträge* **38** (2): 1731-1739.
- PIRES J.C. & K.J. SYTSMAN (2002): A phylogenetic evaluation of a biosystematic framework: *Brodiaea* and related petaloid monocots (Themidaceae). — *American Journal of Botany* **89**: 1342-1359.
- QIU Y.L., LEE J., BERNASCONI-QUADRONI F., SOLTIS D.E., SOLTIS P.S., ZANIS M., ZIMMER E.A., CHEN Z., SAVOLAINEN V. & M.W. CHASE (1999): The earliest angiosperms: Evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genes. — *Nature* **402**: 404-407.
- QIU Y.L., LEE J., BERNASCONI-QUADRONI F., SOLTIS D.E., SOLTIS P.S., ZANIS M., ZIMMER E.A., CHEN Z., SAVOLAINEN V. & M.W. CHASE (2000): Phylogeny of basal angiosperm: analyses of five genes from three genomes. — *International Journal of Plant Sciences* **161**: 53-527.
- RAVEN P.H. & D.I. AXELROD (1974): Angiosperm biogeography and past continental movements. — *Annals of the Missouri Botanical Garden* **61**: 539-673.
- RENNER S.S. (2004a): Multiple Miocene Melastomataceae dispersal between Madagascar, Africa and India. — *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* **359**: 1485-1494.
- RENNER S.S. (2004b): Plant dispersal across the tropical Atlantic by wind and sea currents. — *International Journal of Plant Sciences* **165**: 523-533.
- RÖGL F. (1998): Peleogeographic considerations for Mediterranean and Paratethys seaways (Oligocene to Miocene). — *Annalen des Naturhistorischen Museums Wien* **99A**: 279-310.
- RÖGL F. (1999): Mediterranean and Paratethys. Facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene paleogeography (short overview). — *Geologica Carpathica* **50**: 339-349.
- RONQUIST F. (1996): DIVA version 1.1. Computer program and manual available from Uppsala University.
- RONQUIST F. (1997): Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. — *Systematic Biology* **46**: 195-203.
- SANDERSON M.J. (1997): A nonparametric approach to estimating divergence times in the absence of rate constancy. — *Molecular Biology and Evolution* **14**: 1218-1232.
- SANDERSON M.J. (2003): R8s: inferring absolute rates of molecular evolution and divergence times in the absence of a molecular clock. — *Bioinformatics* **19**: 301-302.
- SANMARTIN I. (2003): Dispersal vs. vicariance in the Mediterranean: historical biogeography of the Palearctic Pachydeminae (Coleoptera, Scarabaeoidea). — *Journal of Biogeography* **30**: 1883-1897.
- SAVOLAINEN V., CHASE M.W., HOOT S., MORTON C.M., SOLTIS D.E., BAYER C., FAY M.F., DE BRUIJN A.Y., SULLIVAN S. & Y.L. QIU (2000): Phylogenetics of flowering plants based upon a combined analysis of plastid atpB and rbcL gene sequences. — *Systematic Biology* **49**: 306-362.
- SCOTSE C.R., GAHAGAN L.M. & R.L. LARSON (1988): Plate tectonic reconstructions of the Cretaceous and Cenozoic ocean basins. — *Tectonophysics* **155**: 27-48.
- SOLTIS D.E., SOLTIS P.S. & M.W. CHASE (1999): Angiosperm phylogeny inferred from multiple genes as a tool for comparative biology. — *Nature* **402**: 402-404.
- SPETA F. (1998a): Systematic analysis of the genus *Scilla* L. s. l. (Hyacinthaceae) (Gem.). — *Phyton-Annales Rei Botanicae* **38**: 1-141.
- SPETA F. (1998b): Hyacinthaceae. — In: KUBITZKI K. (Ed.), *The Families and Genera of Vascular Plants*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: 261-285.
- SPETA F. (2001): The "true" and the "false" sea onion: *Charybdis* SPETA and *Stellarioides* MEDICUS (Hyacinthaceae), with new descriptions and combinations. — *Stapfia* **75**: 139-176.
- STEDJE B. (1998): Phylogenetic relationships and generic delimitation of sub-Saharan *Scilla* and allied African genera as inferred from morphological and DNA sequence data. — *Plant Systematics and Evolution* **211**: 1-11.
- STEDJE B. (2000): The evolutionary relationships of the genera *Drimia*, *Thuranthos*, *Bowiea* and *Schizobasis* discussed in

- the light of morphology and chloroplast DNA sequence data. — In: WILSON K.L. & D.A. MORRISON (Eds), *Monocots: Systematics and Evolution*. CSIRO, Melbourne.
- STEDJE B. (2001): Hyacinthaceae – The generic delimitation within Hyacinthaceae, a comment on works by F. Speta. — *Bothalia* **31**: 192-195.
- SUC J.-P., FAUQUETTE S., BESSEDIK M., BERTINI A., ZHENG Z., CLAUZON G., SUBALLYOVA D., DINZ F., QUEZEL P., FEDDI N., CLET M., BESSAIS E., BACHIRI TAOUFIQ N., MEON H. & N. COMBOURIEU-NEBOUT (1999): Neogene vegetation changes in West European and West Circum-Mediterranean areas. — In: AGUSTI J., ROOK L., & P. ANDREWS (Eds), *Hominid Evolution and Climate in Europe*. Cambridge University Press, Cambridge: 378-388.
- VINNERSTEN A. & K. BREMER (2001): Age and biogeography of major clades in Liliales —*American Journal of Botany* **88**: 1695-1703.
- WEGENER A. (1915): *Die Entstehung der Kontinente und Ozeane*. — Vieweg, Braunschweig, Germany: 1-94.
- WETSCHNIG W., PFOSSER M. & G. PRENNER (2002a): Samenmorphologische und molekulare Untersuchungen zur Sipplgliederung der Massonieae (Hyacinthaceae). — 10. Österreichisches Botanikertreffen, 30. Mai–1. Juni 2002 Gumpenstein, A-8952 Irdning: 153.
- WETSCHNIG W., PFOSSER M. & G. PRENNER (2002b): Zur Samenmorphologie der Massonieae BAKER 1871 (Hyacinthaceae) im Lichte phylogenetisch interpretierter molekularer Befunde. — *Stapfia* **80**: 349-379.
- WETSCHNIG W. & M. PFOSSER (2003): The *Scilla plumbea* puzzle—present status of the genus *Scilla* sensu lato in southern Africa and description of *Spetaea lachenaliiflora*, a new genus and species of Massonieae (Hyacinthaceae). — *Taxon* **52**: 75-91.
- WIKSTRÖM N., SAVOLAINEN V. & M.W. CHASE (2001): Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. — *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **268**: 2211-2220.
- WOESE C.R. (2000): Interpreting the universal phylogenetic tree. — *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* **97**: 8392-8396.

Anschrift des Verfassers:

DI Dr. Martin PFOSSER
 Biologiezentrum der
 Oberösterreichischen Landesmuseen
 Johann-Wilhelm-Klein-Str. 73
 4040 Linz
 Austria
 E-Mail: m.pfossler@landesmuseum.at

Cephalopod evolution: A new perspective – Implications from two Early Cretaceous ammonoid suborders (Northern Calcareous Alps, Upper Austria)

A. LUKENEDER

Abstract: The status of two Early Cretaceous ammonoid groups from Upper Austria (Northern Calcareous Alps) is examined with respect to the evolution of their shape as well as to their morphology and environmental preference. The Valanginian *Olcostephanus guebhardi* (Verrucosum Zone, 137 mya) shows the evolutionary separation of sex in two different environments and has adapted its shape to the somewhat different environmental conditions. The heteromorph Barremian ammonoid *Karsteniceras ternbergense* (Coronites Zone, 124 mya) is shown to have evolved during times with intermittent oxygen-depleted conditions associated with stable, salinity-stratified water masses. Based on lithological and geochemical analysis combined with investigations of trace fossils, microfossils and macrofossils, an invasion of an opportunistic (r-strategist) *Karsteniceras* biocoenosis during unfavourable conditions is assumed. Both examples are chosen to demonstrate evolutionary trends in the Early Cretaceous which can be observed in the cephalopod group as a whole.

Key words: Evolution, ammonoids, palaeobiology, Northern Calcareous Alps, Early Cretaceous.

Introduction

ABEL (1916) was the first to show a strong correspondence and interaction between the environment and the newly evolving shapes, morphologies and structures of cephalopods. That seminal paper on the palaeobiology of cephalopods underlined that cephalopod evolution is typically closely related with changing environmental conditions in the sea. It is evident today that the different fields treated by cephalopod workers like evolution, biodiversity, ecology and palaeobiology are blending into one another. Evolution moulds the genetic programming of cephalopods and, in doing so, also moulds the potential for adaptation (YOUNG et al. 1998; YACOBUCCI 1999). Adaptation is the major motor for evolution, a situation recognized by ABEL (1916) when he erected the new field known as palaeobiology. Palaeobiology shows how important the animal-environment interaction is for promoting evolution.

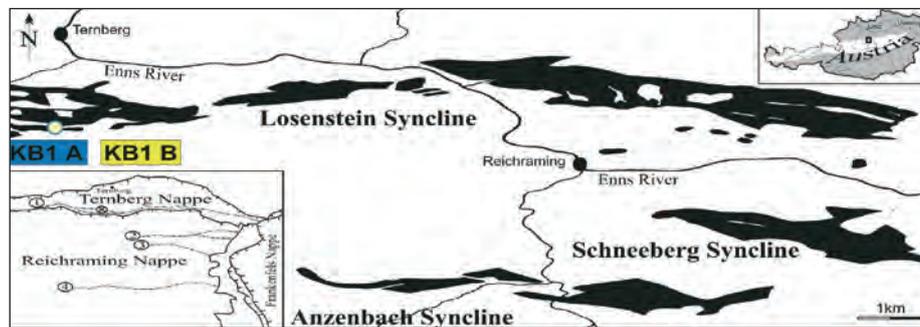
Do ammonoids speciate profusely because internal factors enhance variability and reproductive success? Or do ammonoids respond passively to environmental changes and therefore react after changes of the environment? These questions go beyond the scope of this paper, but the problems associated with these major issues in cephalopod research can be highlighted by diverse papers expressing different points of views. The adoption of new habits interacts with long-lasting mor-

phological change and therefore appears as a new evolutionary trend. Radial or linear evolutions are the main evolutionary directions and pathways, but are only descriptive mirrors for more important processes that more cephalopod workers should recognize (see HOUSE & SENIOR 1980). Spectacular evolutionary radiation and steps forward mostly took place when the environment changed drastically. The present paper examines the problem of ammonoid evolution from a palaeobiological point of view, using two cephalopod case studies from the Early Cretaceous of Upper Austria. These show striking evidence for the evolution of new forms due to environmental changes or due to adaption of habit to the preferred habitat. The adaptive strategy is clearly proven by the change of morphology in the fossil record and the embedding fauna.

Case study 1 shows the Early Cretaceous mass-occurrence (KB1 A = Klausrieglerbach 1, section A, Ternberg Nappe, of the Northern Calcareous Alps - NCA; Upper Austria) with dominating *Olcostephanus* (*Olcostephanus*) *guebhardi* KILIAN morph. *querolensis* BULOT, from the *Saynoceras verrucosum* Zone (Late Valanginian) (LUKENEDER 2004; LUKENEDER & HARZHAUSER 2003).

Case study 2 shows an Early Cretaceous mass-occurrence of ammonoids in the Ternberg Nappe of the NCA (Upper Austria), which is described for the first time. The mass-occurrence (section KB1 B = Klausrieglerbach

Fig. 1: Locality map of Upper Austria showing the outcrop of Lower Cretaceous sediments (black) around the section investigated within the Northern Calcareous Alps. Positions of the synclines are given in the tectonic map on the left. (1) Losenstein Syncline, (2) Schneeberg Syncline, (3) Anzenbach Syncline, (4) Ebenforst Syncline. The position of the KB1 A (blue) and KB1 B (yellow) section is marked by a cross (x).



1, section B) dominated by *Karsteniceras ternbergense* LUKENEDER is of Early Barremian age (*Coronite darsi* Zone) (LUKENEDER 2003; LUKENEDER & TANABE 2002).

The main aim of this contribution is to show the significant effect of synecological stress, caused either by environmental changes of abiotic factors such as oxygen content, salinity and depth, or by autecological stress associated with biotic competitors occupying the same environment.

Material and methods

Section KB1 A. The olcostephanid-dominated material originates from section KB1 A in the Losenstein Syncline. Ammonoids represent almost the totality of the macrofauna (98 per cent). The very abundant but generally poorly preserved Late Valanginian assemblages consist of 9 genera. About 200 specimens of *Olcostephanus guebhardi* (BULOT) between 10 and 102 mm in maximum diameter were investigated. Many of the specimens are fragmented. Two groups of varying maximum size and different apertures are distinguishable. The smaller group represents the microconchs (up to 42 mm), whereas the larger specimens are macroconchs (up to 102 mm). Due to the large number of specimens, extraordinarily well-preserved specimens (e.g. lappets of microconchs) could be collected. Their casts (sculpture moulds), with perfectly preserved sculpture, are usually compressed. No suture lines are visible on the steinkerns.

Section KB1 B. About 300 specimens of *Karsteniceras ternbergense* LUKENEDER between 5 and 37 mm in diameter were investigated from the KB1 B section. Most of the specimens are observable on one side only; most are entire and show no fragmentation. Juvenile stages and the ventral area are visible in just a few specimens. Two groups showing thick main ribs but different maximum size are distinguishable. The very abundant small heteromorphs are generally poorly preserved. Their casts (sculpture moulds), with perfectly preserved sculpture, are usually pyritized.

Bed-by-bed collecting and a systematic-taxonomic study provide the basic data for statistical analysis of the ammonite faunas from KB1 A and KB1 B. Palaeontological,

palaeoecological and sedimentological investigations, combined with studies of lithofacies in thin sections, peels from polished rock surfaces and geochemical investigations (CaCO₃, TOC, S), yielded information about the environmental conditions in the area of deposition. In particular, ‘parameters’ such as oxygen-level (deduced not measured), total organic carbon (TOC) content and sulphide contents help to solve the question of autochthonous versus allochthonous deposition of the ammonite shells. Sulphur analyses confirm the results of many other methods used to test for anoxic or oxic conditions (e.g. TOC, HI). Thus, the sulphur analysis methods developed by KOMA (1978) and others appear to be applicable for the study of anoxic-dysoxic event beds elsewhere.

The total sulphur content (weight per cent) of samples from the KB1 section was analysed using X-ray fluorescence and wet methods. All the chemical analyses were carried out in the Laboratory of the Institute of Forest Ecology at the University of Vienna. Calcium carbonate content was determined using the carbonate bomb technique. Total carbon content was determined using a LECO WR-12 analyser. Total organic carbon (TOC) content was calculated as the difference between total carbon and carbonate carbon, assuming that all carbonate is pure calcite.

Geographical setting

Both occurrences are located within the same log KB1. The section is situated in the Ternberg Nappe in Upper Austria. The exact position is about 7 km west of Losenstein, 1 km south of Kienberg and 500 m southwest of the Klausriegler inn (652 m, ÖK 1:50000, sheet 69 Großbraming, Fig. 1). The stream outcrop fixed by GPS data (global positioning system: N 47°54'32", E 14°21'10") crosses the western part of the east-west striking Losenstein Syncline at a line between the Kreuzmauer (853 m) to the north and the Pfaffenmauer (1218 m) to the south. For detailed descriptions of the investigation area see LUKENEDER (1997, 1998, 1999). This section was the starting point for a lateral analysis of the distribution of the reported ammonite mass-occurrence.

The *Olcostephanus* occurrence (KB1 A) is situated in the uppermost part of the KB1 ravine (800 m). The fossiliferous limestone, comprising the *Olcostephanus*-bearing interval, is located on the left wall of the gorge (dipping 080/70). The *Karsteniceras* occurrence (KB1 B) is situated in the middle of the KB1 ravine (717 m, dipping 080/70).

Geological setting

The Losenstein Syncline is situated in the southernmost part of the Ternberg Nappe of the Northern Calcareous Alps. This is followed directly to the south by the Schneeberg Syncline, the Anzenbach Syncline and then the Ebenforst Syncline of the Reichraming Nappe (Northern Calcareous Alps), all of which are constituted by Lower Cretaceous sediments. At the section investigated, the Early Cretaceous is represented by four formations, from bottom to top the Steinmühl Formation (c. 20 m, Early Berriasian to late Early Valanginian), the Schrambach Formation (c. 160-200 m, Late Valanginian to Late Barremian), and the Tannheim Formation (c. 40 m, Early Aptian to Late Aptian) and the Losenstein Formation (c. 20 m, Albian (Fig. 2).

The investigated ammonite ‘mass-occurrences’, representing the *Olcostephanus* Level and the *Karsteniceras* Level, are situated in the lowermost part (KB1 A, *Olcostephanus*, Late Valanginian) and the upper part (KB1 B, *Karsteniceras*, Early Barremian) of the Schrambach Formation (LUKENEDER 1997, 1998) (Fig. 3).

Case study 1: KB1 A

Facies-related evolution and sexual dimorphic pairs

The mass-occurrence of *Olcostephanus* (*Olcostephanus* *guebhardi* morph. *querolensis* (Fig. 4) over an interval of almost 3 metres (KB1 A) is interpreted to be the result of a combination of a long-term accumulation from the water column (autochthonous parts) during a favourable time interval and redepositional phases (allochthonous parts) of the Late Valanginian (*S. verrucosum* Zone, LUKENEDER 2004). The abundant olcostephanids reflect less offshore influences and nearness of shallow environments. Parts of the *Olcostephanus* mass-occurrence (accumulation beds) show some similarities to a ‘Kondensat-Lagerstätte’. An enrichment by redeposition, currents or turbidites is proposed for only a few marly layers with accumulated fragmented olcostephanids. The olcostephanids were deposited within a phyllocrinid-ophiurid association. Irregular echinoids proved soft bottom conditions of the secondary allochthonous depositional environment (LUKENEDER 2004). The abundance of *Olcostephanus* at the KB1 A section seems to be related to

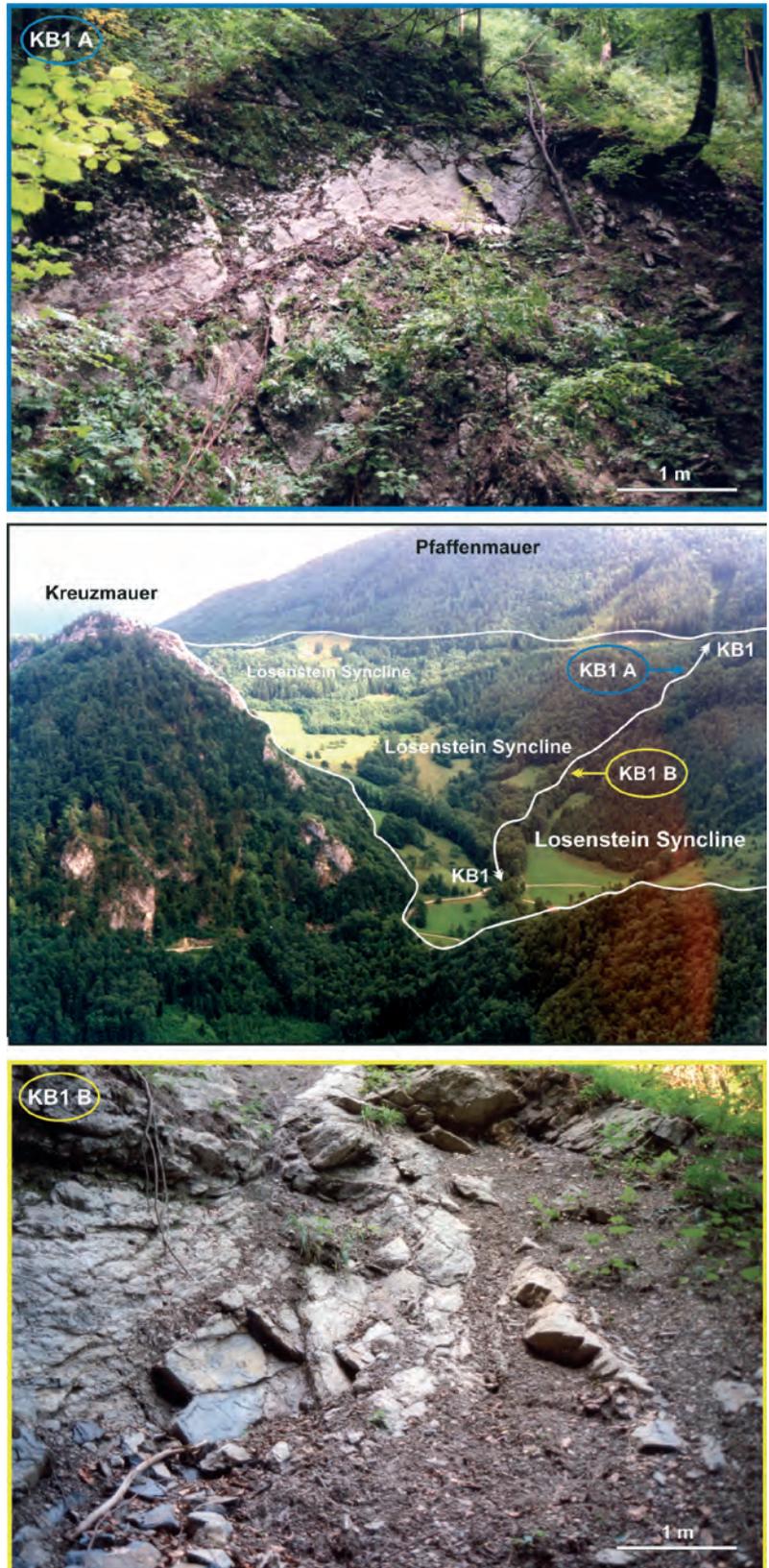


Fig. 2: Position of the outcrop at the KB1 section (centre), situated in the Schrambach Formation, with indicated exposure of the investigated detailed logs KB1 A (top photo) and KB1 B (bottom photo).

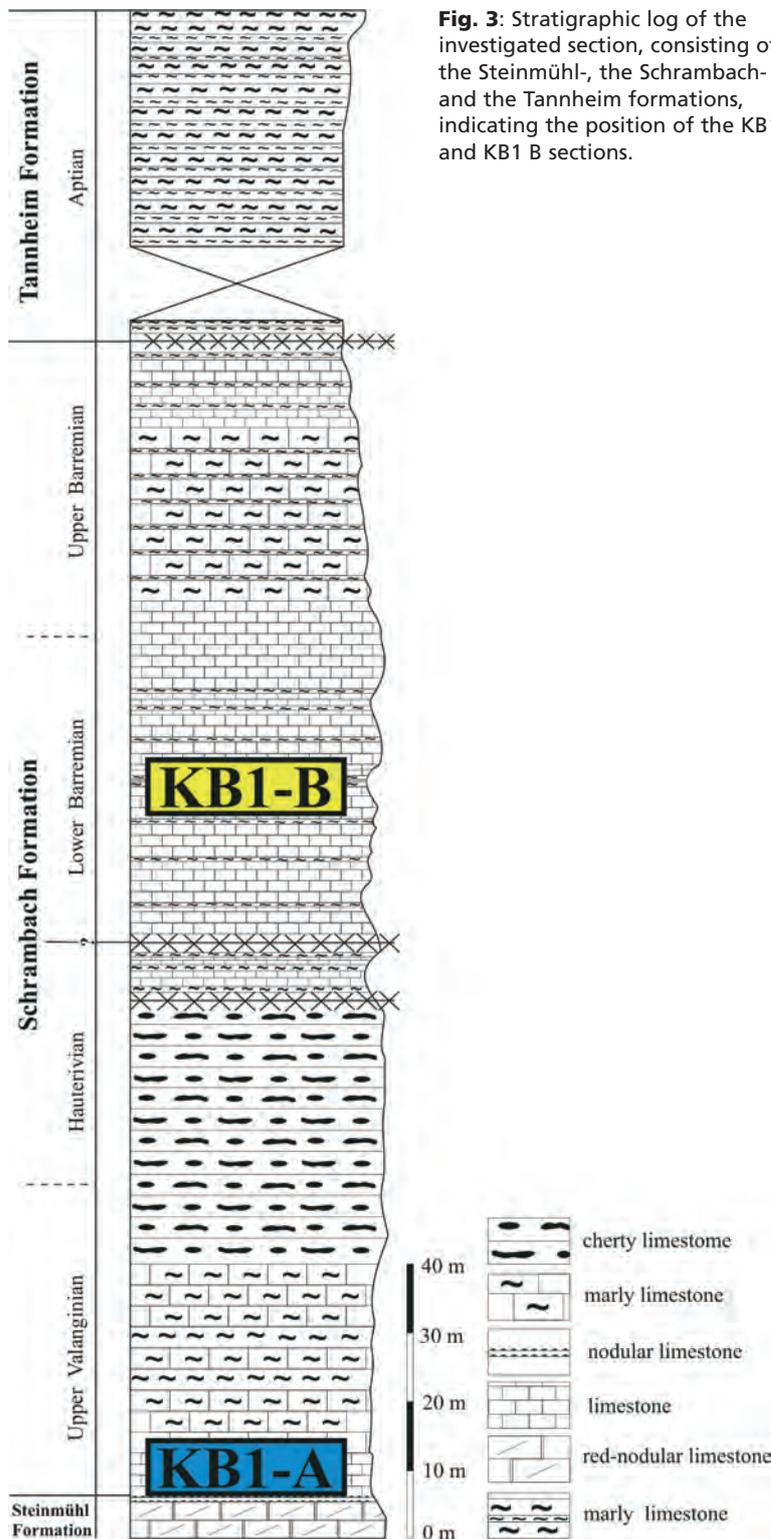


Fig. 3: Stratigraphic log of the investigated section, consisting of the Steinmühl-, the Schrambach- and the Tannheim formations, indicating the position of the KB1 A and KB1 B sections.

REHÁKOVÁ 2004). ‘Faunal turnover’, ‘mass-occurrence’, and ‘migrations’ have always been considered to be controlled by transgressive and regressive cycles in various Early Cretaceous ammonite groups (RAWSON 1981, HOEDEMAEKER 1990).

A huge rise in sea level took place in the Late Valanginian (*Verrucosum* Zone) succession (HOEDEMAEKER 1990) of the lowermost Schrambach Formation (KB1), containing the *Olcostephanus* Level, which is dominated by the migrated genus *Olcostephanus*. The presence of *Olcostephanus* in the Losenstein Syncline and especially at the KB1-A section is apparently related to transgressive facies, presumably associated with sea-level rises.

This was probably within the Late Valanginian transgression phase, which also led to a world-wide (e.g. Argentina, Mexico, Colombia, Spain, France, Italy, Switzerland, N. Germany, Austria, Czech Republic, Romania, Bulgaria, Russia, Tunisia, Algeria, South Africa, Madagascar, Pakistan) spreading or even explosion and occupation of new regions (e.g. Boreal Realm) by the *Olcostephanus* group. This mostly reflects the creation or renewal of sea-ways. Comparing field evidence and published data from the Vocontian Trough (e.g. BULOT 1993) supports the proposal of a facies dependence (e.g. depth, outer-inner shelf) of *Olcostephanus* (*Olcostephanus*) *guebhardi* morph. *querolensis* also for the Austrian KB1-A occurrence (Fig. 5). The descendants are most probably inhabitants of the outer shelf and related areas. It is also suggested that *Olcostephanus* (*Olcostephanus*) *guebhardi* morph. *querolensis* has its acme within the *S. verrucosum* Zone, whereas the ancient *Olcostephanus* (*Olcostephanus*) *guebhardi* s. str. is most abundant in the latest Early Valanginian (*Inostranzewi* Zone) (BULOT 1992; LUKENEDER 2004).

Among ammonoid genera of Tethyan origin, *Olcostephanus* (which apparently originated in the western Mediterranean area during the Early Valanginian) was dispersed over many parts of the world by the mid-Valanginian sea-level rise, when the ‘*guebhardi* chronocline’ extended to Mexico, Argentina, the Antarctic Peninsula, South Africa, Madagascar, and into the Boreal Realm (especially the West European Province) (BULOT 1990), although it never penetrated into truly boreal areas (RAWSON 1993).

transgressive facies, presumably associated with sea-level rises.

Lithological differences observed around the *Olcostephanus*-Level are clearly consequences of an altered palaeoceanography and therefore reflect sea-level fluctuations during the Early Cretaceous, especially within the Berriasian and Valanginian stages (LUKENEDER &

On the northern margin of the Tethys the ammonite assemblages of the outer platform areas in southern Spain and Provence (southern France) are dominated by *Olcostephanus* and by Neocomitidae (COMPANY 1987; BULOT 1993; REBOULET 1996). BULOT (1993) has shown distinct geographic distributions in some species of the *Olcostephanidae* in platform or basin environments.

Studies carried out in south-east France provided good evidence of ammonite distribution linked to facies. Among the Ammonitina, the *Olcostephaninae* and the *Neocomitidae* yielded the best examples of faunal assemblage variations between the basin and outer shelf (BULOT 1993; REBOULET 1996; REBOULET & ATROPS 1997). During most of the Valanginian, *Olcostephanus* was split into two different 'lineages': *Olcostephanus* (*Olcostephanus*) *guebhardi* (KILLIAN) and related species are restricted to the outer shelf facies, while *Olcostephanus* (*Olcostephanus*) *tenuituberculatus* (BULOT) and its descendants correspond to the basin facies (BULOT 1993).

The splitting into two facies-linked *olcostephanid* lineages during the Valanginian clearly shows the evolution within the *olcostephanids*. Starting from the Berriasian uni-facial, deeper-water genus *Spiticeras* (e.g. *S. multiforme* DJANÉLIDZÉ), followed by the still uni-facial *olcostephanid* ancestor *Olcostephanus* (*O.*) *drumensis* KILLIAN in the earliest Valanginian, the key evolutionary point follows in the middle Early Valanginian. The evolutionarily important split into a deep-water lineage and a more shallow-water lineage within the *olcostephanids* markedly changes the picture of *olcostephanid* distribution and systematics.

One lineage evolved the shelf forms from Early Valanginian *Olcostephanus guebhardi* s. str., over the Late Valanginian *Olcostephanus guebhardi* morph. type *querolensis* up to Hauterivian species like *Olcostephanus densicostatus* (WEGNER).

The second lineage inhabited the basins and evolved from *Olcostephanus drumensis*, continuing over the Early Valanginian *Olcostephanus stephanophorus* (MATHERON) into the Late Valanginian species of *Olcostephanus tenuituberculatus* (BULOT), *Olcostephanus balestrai* (RODIGHERO) and *Olcostephanus nicklesi* WIEDMANN & DIENI. This lineage ends with the end of the Valanginian.

This differentiation in *Olcostephanus* ended in the Early Hauterivian with evolving species linked to both basin and shelf facies. These are *Olcostephanus densicostatus* and its descendants *Olcostephanus astierianus* (ORBIGNY), *Olcostephanus sayni* KILLIAN and *Jeannoticeas jeannoti* (ORBIGNY) for the Early Hauterivian. Other data from various places of the western Tethys confirm this facies-linked distribution of *Olcostephanus* (Northern Caucasus, KVANTALIANI & SAKHAROV 1986; Spain, COMPANY 1987; Switzerland, BULOT 1989, 1992) and therefore underline a general trend for the entire Tethys Realm (BULOT & COMPANY 1990).

Various evidence points to the fact that the evolution of the Early Cretaceous *olcostephanids* was closely linked to the evolution and concurrent appearance of the *neocomitids*. *Olcostephanids* had their widest distri-

bution when *neocomitids* (e.g. *Neocomites* appears in the Early Valanginian) were rare or absent in the same area, which leads to the well-known "bottle neck" effects in the evolution of the *olcostephanid* group. The *olcostephanids* may have inhabited more shallow seas than the *neocomitids*. In contrast, the *neocomitids* were able to live in deeper areas. The living realm of both ammonoid groups were therefore shifted against each other. Due to the ecological stress caused by the other ammonoid genus, the different ammonoids evolved into free niches of the shallower or deeper sea. The latter fact most probably explains why we can observe only one genus (*Olcostephanus*) in the shallowest facies, although this situation requires further investigation.

Sexual dimorphism in ammonoid cephalopods is discussed in detail for example by DAVIS et al. (1996) and COOPER (1981). The latter author precisely described sexual dimorphism in *Olcostephanus*. In *Olcostephanus*, as in other ammonoids, the ontogenetic development of the shell is similar in both antidimorphs (sensu DAVIS 1972) until the onset of maturity.

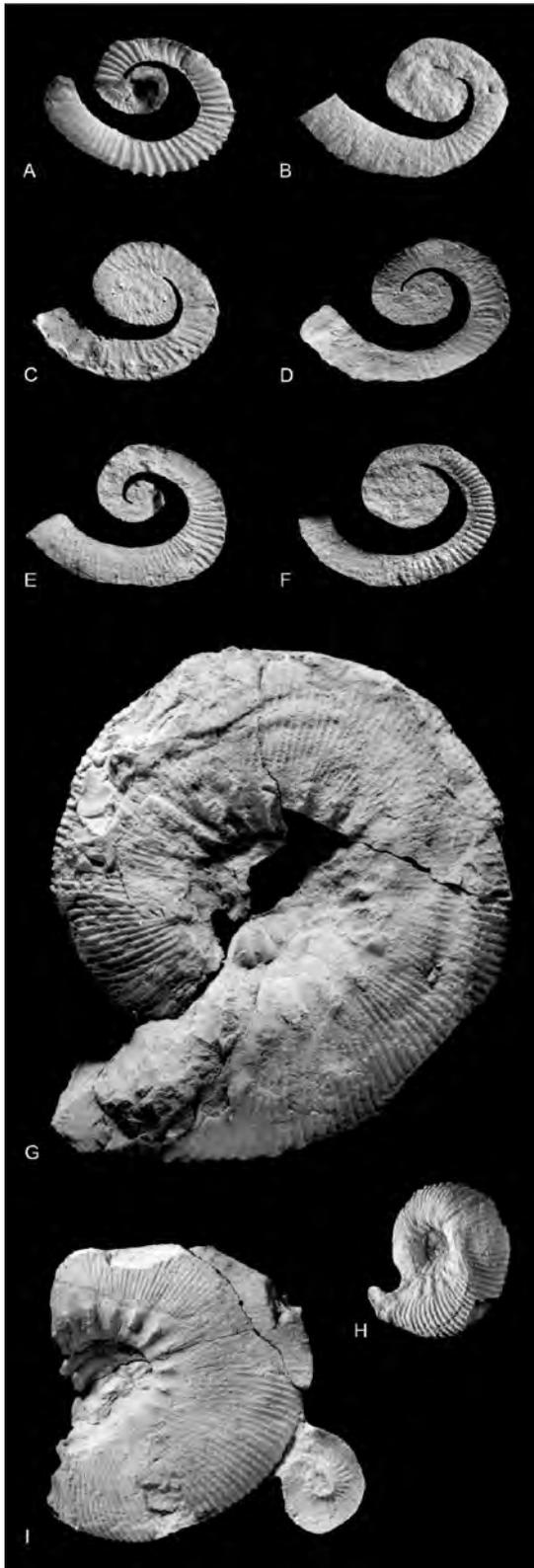
Within the KB1-A *olcostephanid* fauna, sexual dimorphism is very apparent due to the unusually large size attained by the macroconch forms (M; measured specimens = adult size), some of which exceed 102 mm in diameter. In contrast, the largest confirmed microconch (m) so far recorded from these beds measures only slightly more than 42 mm in diameter, with the average being far less (LUKENEDER 2004). The macroconchs range in size from 82 to 100 mm and the microconchs 20 to 42 mm, indicating a size overlap between antidimorphs of approximately 20 % of the total combined size range of the two antidimorphs. The microconchs show at the aperture a final constriction coupled with lateral lappets, whereas the macroconchs have only a final constriction. In *Olcostephanus guebhardi*, sexual dimorphism is expressed by differences not only in adult shape, size and ornament but also in the form of the apertural margin (Fig. 4).

Case study 2: KB1 B

Oxygen as impulse for evolution in heteromorph r-strategists

About 300 specimens of *Karsteniceras ternbergense* between 5 mm and 37 mm in diameter were investigated. Juveniles, adults, including micro- and macroconchs, could be separated. A sexual dimorphism in *Karsteniceras* can be observed. An enrichment by redeposition through currents or turbidites can be clearly ruled out based on the autochthonous character of the nearly monospecific benthic macrofauna (e.g. *Inoceramus*, *Propeamussium*), the preservation of fragile parts and the extraordinary

Fig. 4: *Karsteniceras ternbergense* specimens from case study 2 (KB1 B): (A) NHMW 2001z0170/0002, x 1; (B) holotype, NHMW 2001z0170/0001, x 1; (C) NHMW 2001z0170/0004, x 1; (D) NHMW 2001z0170/0003, x 1; (E) NHMW 2001z0170/0005, x 1; (F) NHMW 2001z0170/0007, x 1. *Olcostephanus (Olcostephanus) guebhardi* morph. type *querolensis* specimens from case study 1 (KB1 A): (G) macroconch, 2002z0070/0001, x 1; (H) microconch, 2002z0070/0002, x 1, (I) macro- and microconch 2002z0070/0003, x 1.



preservation of in situ aptychi within the body chambers of *Karsteniceras ternbergense* (Fig. 4).

The geochemical results indicate that the assemblage was deposited under conditions of intermittent oxygen-depletion associated with stable water masses. The rhythmicity of laminated black shale layers and

light-grey bioturbated, organic-depleted limestones suggests that the oxic and dysoxic conditions episodically changed. A highly dynamic environment, controlled by short- and long-term fluctuations in oxygen levels, and poor circulation of bottom-water currents within an isolated, basin-like region, led to the accumulation of the *Karsteniceras* Level. The lamination generally indicates a very quiet depositional environment, which was not disturbed by currents (LUKENEDER 2003).

Within the Schrambach Formation, dysaerobic (not anaerobic) conditions prevailed, allowing endobenthic colonization of the incompletely bioturbated sediment by *Chondrites* (accompanied by *Planolites* in some beds). Increasing levels of dissolved oxygen in bottom waters over time are suggested by well-bioturbated, pale grey limestone beds, whereas dysaerobic conditions are expressed through thin, black, laminated limestones ('black shales'). The *Karsteniceras* mass-occurrence is situated in the laminated horizons. The following features are observable: (1) high TOC, (2) high sulphur content, (3) concentrations of pyrite, (4) phosphatic siphuncle structures, (5) indistinct lamination, (6) almost monospecific trace fossil community (e.g. *Chondrites*), (7) fish remains, (8) extremely rare benthos (e.g. inoceramids, 'paper pectens'), (9) rare microfauna, (10) 'mass-mortality' of *Karsteniceras*, very abundant and small in size, (11) nearly 'monospecific' faunal spectrum and (12) in situ aptychi.

It is assumed that, based on the described features from KB1 B and literature data, *Karsteniceras* most probably had an opportunistic (r-strategist) mode of life and was adapted to dysaerobic sea-water. These ancyloceratids most likely inhabited regions reaching from the sea floor to at least a few tens of meters into the overlying water-column, based on the in situ aptychi and the nearly monospecific faunal assemblage of small heteromorphs. Most of the associated other ammonoids (e.g. *Barremites* cf. *difficilis*) show different overgrowth stages (serpulids). These can be explained as a reflection of life in the upper, oxygenated water-column, with subsequent sinking to the sea floor or drifting after death. *Karsteniceras* probably inhabited areas of water stagnation with low dissolved oxygen, showing abundance peaks during times of oxygen depletion, which hindered other invertebrates from colonising such environments. The described autochthonous *Karsteniceras* mass-occurrence features fit well into the scheme of a 'Konservat Lagerstätte' (LUKENEDER 2003).

Interbedding of sediments alternately rich and poor in organic matter can be the result of either differential preservation of organic matter, differential rates of supply of organic matter, different sources of primary production, and/or differential sedimentation rates. Differ-

ent preservation can result if bottom waters at the accumulation site are alternately oxic and dysoxic (or near-anoxic). Cyclic variation in the amount of organic matter accumulating at a continental margin site may be explained by cyclic fluctuations in the thickness and intensity of a midwater oxygen-minimum layer. Both depositional models (basin deoxygenation as well as expansion and establishment of an oxygen-minimum layer) have been proposed to explain the accumulation of organic carbon-rich strata.

Oxygen is a bio-limiting element for metazoans and is among the key factors influencing species diversity and abundance in the marine realm. Reduced concentrations of dissolved oxygen can have disastrous consequences for marine life, reducing diversity and ultimately leading to mass-mortality.

Factors associated with low diversity include high stress and ecological immaturity. Most opportunists (r-strategists) are characterized by small size and a short life span. The latter facts also hint at positive mutations. The small-sized leptoceratids seem to be resistant against oxygen depletion in the sea water. The robust small-sized forms evolved morphologies and evolutionary adaptations which allowed them to inhabit such hostile environments. They became accustomed to such conditions, occurring in masses and becoming geographically widespread (LUKENEDER 2003). The body size of the leptoceratids was therefore reduced to give rise to other features important for living in oxygen-depleted waters, and the opportunistic (r-strategist) mode of life was perfectly adapted to dysaerobic sea-water. This was the sense in which the word “Paläobiologie“ was originally meant by its founder O. ABEL (1916). He noticed almost 100 years ago for the cephalopods in general the same relation shown for the special cases presented herein. The change in body size and morphology in *Karsteniceras* is accompanied causally by the specialisation of the animal during environmental changes.

This phenomenon can be detected through the whole Early Cretaceous. The phylogenetically totally separated Berriasian *Leptoceratoides* (THIEULOY 1966) show the same facies-linked distribution as that of the much younger Barremian *Veveysiceras* descendants. The favoured sediments are clayey, dark to laminated marls with increasing content of organic matter and pyrite.

A typical group of such opportunistic small-sized heteromorph ammonoids is the monophyletic subfamily Leptoceratoidinae THIEULOY. The latter subfamily is assigned to the family Ancyloceratidae GILL. Within the latter, three evolutionary lines are recognized; the herein-described *Karsteniceras tembergense* is a member of one of these lines. These lineages are separated through

Stages		Zones	Subzones	
BARREMIAN	Upper	<i>P. waagenoides</i>		
		<i>C. sarasini</i>		
		<i>I. giraudi</i>		
		<i>H. feraudianus</i>		
		<i>G. sartousiana</i>	<i>C. provincialis</i>	
	Lower	<i>A. vandenheckii</i>	<i>C. sartousiana</i>	
		<i>C. darsi</i>		
<i>K. compressissima</i>				
HAUTERIVIAN	Upper	<i>P. angulicostata auctorum</i>	<i>P. catulloi</i>	
		<i>B. balearis</i>	<i>P. angulicostata auct.</i>	
		<i>P. ligatus</i>		
		<i>S. sayni</i>		
	Lower	<i>L. nodosoplicatum</i>		
		<i>C. loryi</i>	<i>O. (J.) jeannoti</i>	
		<i>A. radius</i>	<i>C. loryi</i>	
	VALANGINIAN	Upper	<i>T. callidiscus</i>	
			<i>H. trinodosum</i>	<i>C. furcillata</i>
			<i>S. verrucosum</i>	<i>O. (O.) nicklesi</i>
<i>B. campylotoxus</i>			<i>V. peregrinus</i>	
Lower		<i>T. pertransiens</i>	<i>K. pronecostatum</i>	
		<i>T. otopeta</i>	<i>S. verrucosum</i>	

Fig. 5: The stratigraphic position of the case studies KB1 A (blue) and KB1 B (yellow) within the Early Cretaceous (Valanginian – Barremian) of the KB1 1 fauna in the Losenstein Syncline. Table after HOEDEMAEKER et al. (2003, with modifications).

different morphologies and sizes. They all originate from the Late Hauterivian genus *Veveysiceras* VAŠÍ EK & WIEDMANN (VAŠÍ EK & WIEDMANN 1994). The three important lineages are: 1) *Karsteniceras* (criocone), 2) *Hamulinites* (ancylocne) and 3) *Eoheteroceras* (ancylocne) together with *Manoloviceras* (slightly curved). All of these arose in the Early Barremian. *Eoheteroceras* most probably was the ancestor of the Late Barremian *Heteroceras*. *Karsteniceras* forms the central stock, with most descendants up into the early Late Barremian.

The phylogenetically and stratigraphically separated group around UHLIG'S (1883) type species *Leptoceras brunneri* belongs to an unrelated earlier group from the Berriasian to Valanginian (THIEULOY 1966). No leptoceratid transitional forms are known from the Hauterivian.

Fig. 6: Cretaceous shape examples for “normal” coiled ammonoids: **(A)** phosphatized *Platoniceras meeki* (BOEHM) with shell preservation, Campanian, Alberta, Canada, NHMW-2006z0260/0001 and **(B)** *Platoniceras placenta* (DEKAY) showing suture line, South Dakota, USA, NHMW-2002z0066/0001. Heteromorph ammonoids are: **(C)** *Discoscaphites gulosus* (MORTON) with shell preservation, Maastrichtian, South Dakota, USA, NHMW-2006z0260/0002, and **(D)** *Didymoceras nebrascense* (MEEK & HAYDEN) with shell preservation, Campanian, South Dakota, USA, NHMW 1980/0023/0000.



The ancestral stock of the second and totally separated later micromorph Barremian group the Leptoceratoidinae (before *Veveysiceras*), is still obscure. No transitional forms can be observed and the ancestor is unknown. *Veveysiceras* occurred first with *Pseudothurmannia* in the latest Hauterivian. The evolutionary centre expands in a longitudinal east-west region from central/southeastern Europe to Japan (VAŠÍ EK & WIEDMANN 1994).

In the field, researchers should therefore look for thin, relatively widespread (but isochronous) horizons dominated by one species of body or trace fossil. The thin, black laminated layers with mass-occurrences of *Karsteniceras* are a case in point. The ‘normal-accumulation’ of *Karsteniceras* within such black, laminated sediments is interpreted to be the result of special palaeoenvironmental conditions (e.g. poor oxygen, low to no currents). Here, *Karsteniceras*, as a member of an opportunistic (r-strategist) ammonite group, sought the unfavourable, oxygen-limited environmental conditions that other ammonite groups were unable to tolerate.

Taking into account the speculations on ammonoid life-habitats, the demersal forms, feeding on the sea floor, should be very rare or even absent in the anoxic levels (BATT 1993). VAŠÍ EK & WIEDMANN (1994) already noted the possibility that the biotope of the Leptoceratoidinae was close to stagnant, poorly oxygenated environments, where they usually occurred concentrated in ‘nests’ dominating the faunal spectrum. This has been recently interpreted to reflect opportunistic behaviour of some taxa (Bochianitidae and leptoceratoids) in unfavourable environments (CECCA 1998). Leptoceratoid and spiroceratid ecology, palaeobiology and life-habitats were discussed by UHLIG (1883), NIKOLOV (1960), THIEULOY (1966), DIETL (1973, 1978), RIEBER (1977), VAŠÍ EK (1977), WESTERMANN (1990), VAŠÍ EK & WIEDMANN (1994), CECCA (1997) and AVRAM (1999). Summarizing the various opinions on leptoceratoid ecology, clear differences are evident between those of THIEULOY (1966; autochthonous life assemblage), RIEBER (1977; nektonic above anoxic bottom) and LUKENEDER (2003, nektonic in dysoxic water column), WESTERMANN (1990, 1996; distal shelf), and VAŠÍ EK & WIEDMANN (1994; autochthonous between turbidites).

Concluding remarks

This contribution shows the significant effect that synecological stress – caused either by environmental changes of abiotic factors as oxygen content, salinity and depth or by autecological stress from biotic competitors occupying the same environment – has on the shape and morphology of Cretaceous ammonoids. Examples for different Cretaceous ammonoid shapes are given in Figure 6.

Two contrary examples (*Olcostephanus* and *Karsteniceras*) were selected to show evolutionary trends in ammonoids. The older case study (Valanginian) deals with “normal“ coiled *Olcostephanus*. A number of facts show that the evolution of the Early Cretaceous olcostephanids was closely linked to the evolution and concurrent appearance of the neocomitids. Due to the ecological stress generated by the neocomitids, the olcostephanids evolved into free niches of the shallower or deeper sea. The split into two facies-linked olcostephanid lineages during the Valanginian clearly shows the evolution within this group. The olcostephanids reacted to the stress created for them by other antagonists (e.g. neocomitids).

The younger case study (Barremian) deals with the heteromorph ammonoid group around *Karsteniceras*. Reduced concentrations of dissolved oxygen have obvious consequences for marine life, reducing diversity but giving rise to new forms which are resistant to oxygen-depleted waters. Most opportunists (r-strategists) such as *Karsteniceras* are characterized by small size and a short life span. The robust small-sized forms evolved morphologies and evolutionary adaptations which allowed them to inhabit such hostile environments. They became accustomed to such conditions, occurred in masses and were geographically widespread. The change in body size and morphology in *Karsteniceras* is accompanied causally with the specialisation of the animal over the course of environmental changes.

Zusammenfassung

Der Status zweier Unterkreide Ammoniten Gruppen aus Oberösterreich (Nördliche Kalkalpen) wird, mit besonderer Rücksicht auf die Evolution ihrer Form, der Morphologie und deren Umwelt-Präferenzen, aufgezeigt. *Olcostephanus guebhardi* aus dem Valanginium (*Verrucosum* Zone, 137 Mio.) zeigt die evolutionäre Trennung der beiden Geschlechter in zwei unterschiedliche Umweltbereiche und deren Anpassung der Form an die verschiedenen Umweltbedingungen. Es wird gezeigt, dass sich der heteromorphen Ammonit *Karsteniceras tembergense* aus dem Barremium (*Coronites* Zone, 124 Mio.) in Perioden zeitweiligen Sauerstoffmangels gekoppelt mit stabilen, geschichteten Wassermassen, entwickelte. Basierend auf lithologischen und geochemischen Analysen, welche mit Untersuchungen von Spurenfossilien, Mikro- und Makrofossilien gekoppelt wurden, wird eine Invasion einer opportunistischen (r-Strategen) *Karsteniceras* Biozönose während ungünstiger Bedingungen angenommen. Beide Beispiele wurden ausgewählt um evolutionäre Trends in der Unterkreide aufzuzeigen, welche in der gesamten Gruppe der Cephalopoden beobachtet werden können.

Acknowledgements

Thanks are due to the Austrian Science Fund (FWF) for financial support (project P16100-Geo.). The author is grateful to Herbert Summesberger and Mathias Harzhauser (both Natural History Museum, Vienna) for their thoughtful and valuable comments. Photographs were taken by Alice Schumacher (Natural History Museum, Vienna).

References

- ABEL O. (1916): Paläobiologie der Cephalopoden. Aus der Gruppe der Dibranchiaten. — Verlag Gustav Fischer, Jena: 1-281.
- AVRAM E. (1999): Some new species of the subfamily ‘Leptoceratodinae’ (Ancyloceratina, Ammonoidea) in uppermost Hauterivian and lower Barremian deposits from Rumania. — *Scripta Geol., Spec.* **3**: 31-43.
- BATT R.J. (1993): Ammonite morphotypes as indicators of oxygenation in a Cretaceous epicontinental sea. — *Lethaia* **26**: 49-63.
- BULOT L. (1989): Les *Olcostephaninae* (Ammonitina, Cephalopoda) dans le Crétacé inférieur du Jura Suisse et Français. — In: DECROUZÉ D. (Ed.), Réunion Commune APF-SPS, résumé: 1-5.
- BULOT L.G. (1990): Révision des types et figures de la collection Matheron. 2. *Olcostephanus* (*Olcostephanus*) *perinflatus* (MATHERON, 1878) et *Olcostephanus* (*Olcostephanus*) *?mitreanus* (MATHERON non d’ORBIGNY, 1850). — *Mésogée* **5**: 3-8.
- BULOT L. (1992): Les *Olcostephaninae* Valanginiens et hauteriviens (Ammonitina, Cephalopoda) du JuraFranco-Suisse: Systematique et interet biostratigraphique. — *Rev. Paléobio.* **11** (1): 149-166.
- BULOT L. (1993): Stratigraphical implications of the relations between ammonite and facies: examples taken from the Lower Cretaceous (Valanginian-Hauterivian) of the western Tethys. — In: HOUSE M.R. (Ed.), *The Ammonoidea: Environment, ecology and evolutionary change. Syst. Ass. Spec. Vol.* **47**: 243-266.
- BULOT L. & M. COMPANY (1990): Les *Olcostephanus* du groupe *atherstoni* (Ammonitina, Cephalopoda): potential d’utilisation pour les correlations biostratigraphiques à longue distance. — In VI jornadas de la Sociedad Espanola de Paleontologia, résumés: 1-34.
- CECCA F. (1997): Late Jurassic and Early Cretaceous uncoiled ammonites: trophism-related evolutionary processes. — *C. R. Acad. Sci. Paris, sér. II* **325**: 629-634.
- CECCA F. (1998): Hypothesis about the role of the trophism in the evolution of the uncoiled ammonites: the adaptive radiations of the Ancyloceratina (Ammonoidea) at the end of the Jurassic and in the Lower Cretaceous. — *Rend. Fis. Acc. Lincei* **9**. Rom: 213-226.
- COMPANY M. (1987): Los Ammonites del Valanginiense del sector oriental de las Cordilleras Béticas (SE de Espana). — Tesis Doctorale, Univ. Granada.: 1-294.
- COOPER M.R. (1981): Revision of the Late Valanginian Cephalopoda from the Sundays river Formation of South Africa, with special reference on the Genus *Olcostephanus*. — *Ann. S. Afr. Mus.* **83** (7): 147-366.

- DAVIS R.A. (1972): Mature modification and dimorphism in selected late Paleozoic ammonoids. — *Bull. Am. Pal.* **62**: 23-130.
- DAVIS R.A., LANDMANN N.H., DOMMERGUES J.L., MARCHAND D. & H. BUCHER (1996): Mature modifications and Dimorphism in Ammonoid Cephalopods. — In: LANDMANN N., TANABE K. & A. DAVIS (Eds), *Ammonoid Paleobiology*, Volume **13** of Topics in Geobiology, New York, Plenum Press: 463-539.
- DIETL G. (1973): Middle Jurassic (Dogger) heteromorph ammonites. — In: HALLAM A. (Ed.), *Atlas of palaeobiogeography*. Elsevier, Amsterdam: 283-285.
- DIETL G. (1978): Die heteromorphen Ammoniten des Dogger (Stratigraphie, Taxonomie, Phylogenie, Ökologie). — *Stutt. Beitr. Naturkunde* **33**: 1-76.
- HOEDEMAEKER P.J. (1990): The Neocomian boundaries of the Tethyan Realm based on the distribution of ammonites. — *Cret. Research* **11**: 331-342.
- HOEDEMAEKER P.J., REBOULET S., AGUIRRE-URRETA M.B., ALSÉN P., AOUTEM M., ATROPS F., BARRAGÁN R., COMPANY M., GONZÁLEZ C., KLEIN J., LUKENEDER A., PLOCH I., RAISOSSADAT N., RAWSON P., ROPOLO P., VAŠIČEK Z., VERMEULEN J. & M. WIPPICH (2003): Report on the 1st International Workshop of the IUGS Lower Cretaceous Ammonite Working Group, the 'Kilian Group' (Lyon, 11 September 2002). — *Cret. Research* **24**: 89-94.
- HOUSE M.R. & J.R. SENIOR (1980) (Eds): The Ammonoidea. The Evolution, Classification, Mode of Life and Geological Usefulness of a Major Fossil Group. — *The Systematics Association, Special Volumes* **18**, Academic Press, London: 1-593.
- KOMA T. (1978): Sulfur content and its environmental significance of Paleogene muddy sediments in a part of the Ishikari Coal Field, central Hokkaido, northern Japan. — *Jour. Jap. Assoc. Petrol. Technol.* **43**: 10-18.
- KVANTALIANI I.V. & A.S. SAKHAROV (1986): Valanginian Ammonites of the Northern Caucasus (Russ.). — *Geol. Balcanica* **163**: 55-68.
- LUKENEDER A. (1997): Zur Unterkreide Stratigraphie der Schrambachschichten auf Blatt 69 Großraming. — *Jb. Geol. B.-A.* **140** (3): 370-372.
- LUKENEDER A. (1998): Zur Biostratigraphie der Schrambach Formation in der Ternberger Decke (O.-Valanginium bis Aptium des Tiefbajuarikums-Oberösterreich). — *Geol. Paläont. Mitteil. Innsbruck* **23** (5. Jahrestagung der ÖPG, Lunz 1998): 127-128.
- LUKENEDER A. (1999): *Acrothoracica*-Bohrspuren an einem Belemnitenrostrum (Unterkreide, Obervalanginium; Oberösterreich). — *Ann. Naturhist. Mus. Wien* **101 A**: 137-143.
- LUKENEDER A. (2003): The Karsteniceras Level: Dysoxic ammonoid beds within the Early Cretaceous (Barremian, Northern Calcareous Alps, Austria). — *Facies* **49**: 87-100.
- LUKENEDER A. (2004): The *Olcostephanus* Level: An Upper Valanginian ammonoid mass-occurrence (Lower Cretaceous, Northern Calcareous Alps, Austria). — *Acta Geol. Polonica* **54** (1): 23-33.
- LUKENEDER A. & M. HARZHAUSER (2003): *Olcostephanus guebhardi* as cryptic habitat for an Early Cretaceous coelobite-community (Valanginian, Northern Calcareous Alps, Austria). — *Cret. Research* **24**: 477-485.
- LUKENEDER A. & D. REHÁKOVÁ (2004): Lower Cretaceous section of the Ternberg Nappe (Northern Calcareous Alps, Upper Austria): Facies-changes, biostratigraphy and paleoecology. — *Geol. Carpathica* **55** (3): 227-237.
- LUKENEDER A. & K. TANABE (2002): In situ finds of aptychi in the Barremian of the Alpine Lower Cretaceous (Barremian, Northern Calcareous Alps, Upper Austria). — *Cret. Research* **23**: 15-24.
- NIKOLOV T.G. (1960): La fauna d'ammonites dans le Valanginien du Prébalkan Oriental. *Trav. Géol. Bulgarie. — Série Paléo.* **2**: 143-264.
- RAWSON P.F. (1981): Early Cretaceous ammonite biostratigraphy and biogeography. — In: HOUSE M.R. & J.R. SENIOR (Eds), *The Ammonoidea, Systematics Association Special Volume, ASSP* **18**: 499-529.
- REBOULET S. (1996): L'évolution des ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur du bassin Vocontien et de la plate-forme provençale (Sud-Est de la France): relations avec la stratigraphie séquentielle et implications biostratigraphiques. — *Doc. Lab. Géol. Lyon* **137**: 1-371.
- REBOULET S. & F. ATROPS (1999): Comments and proposals about the Valanginian-Lower Hauterivian ammonite zonation of south-eastern France. — *Eclogae Geol. Helv.* **92**: 183-197.
- RIEBER H. (1977): Eine Ammonitenfauna aus der oberen Maiolica der Breggia-Schlucht (Tessin/Schweiz). — *Eclogae geol. Helv.* **70** (3): 777-787.
- THIEULOUY J.P. (1966): Leptocères berriasiens du massif de la Grande-Chartreuse. — *Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. l'Univ. Grenoble* **42**: 281-295.
- UHLIG V. (1883): Die Cephalopodenfauna der Wernsdorfer-schichten. — *Denkschr. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl.* **46**: 127-290.
- VAŠIČEK Z. (1977): Hukvaldy – die neue makrofaunistische Lokalität der Schlesischen Einheit (Hauterive). — *Cas. Slez. Muz., Sér. A* **26**: 129-136.
- VAŠIČEK Z. & J. WIEDMANN (1994): The Leptoceratoidinae: Small heteromorph ammonites from the Barremian. — *Palaeontology* **37**: 203-239.
- WESTERMANN G.E.G. (1990): New developments in ecology of Jurassic-Cretaceous ammonoids. — In: PALLINI G., CELLA F., CRESTA S. & M. SANTANTONIO (Eds), *Fossili. Evoluzione, Ambiente, Atti II Convegno Pergola, Tecnostampa, Pergola*: 459-478.
- WESTERMANN G.E.G. (1996): Ammonoid Life and Habitat. — In: LANDMANN N.H., TANABE K. & R.A. DAVIS (Eds), "Ammonoid paleobiology" *Topics in Geobiology* **13**, Plenum Press, New York: 607-707.
- YACOBUCCI M.M. (1999): Plasticity of developmental timing as underlying cause of high speciation rates in ammonoids. — In: F. OLORIZ & F.J. RODRIGUEZ-TOVAR (Eds), *Advancing research on living and Fossil cephalopods. Proceedings of the IV International Symposium on cephalopods: Present and Past. Granada, Spain, Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, 1999*: 59-76.
- YOUNG R.E., VECCHIONE M. & D.T. DONOVAN (1998): The evolution of coloid cephalopods and their present biodiversity and ecology. — In: PAYNE A.I.L., LIPINSKI M.R., CLARKE M.R. & M.A.C. ROELEVELD (Eds), *cephalopod diversity, Ecology and Evolution. S. Afr. J. mar. Sci.* **20**: 393-420.

Address of the author:

Dr. Mag. Alexander LUKENEDER
 Geological-Palaeontological Department
 Natural History Museum Vienna
 Burgring 7
 1010 Vienna, Austria
 E-Mail: alexander.lukeneder@nhm-wien.ac.at

Auf den Spuren der Evolution in Oberösterreich am Beispiel der Ammoniten der Gosau Gruppe

H. SUMMESBERGER

Abstract: Two formerly far distantly situated Late Cretaceous sedimentation areas are now closely neighboured in Upper Austria by the activity of the Alpine orogeny: Rather uniform grey or variegated shales of the Helvetic nappe and more differentiated sediments of the Austroalpine Gosau Group. Evolutionary lines most likely can be traced by the characteristic features of the marine ammonites with their rather quick evolutionary trends. Even their spiral shells can occur in a wealth of differentiation. Ornamentation of the shell from smooth to ribbed or spiny allows the observation of certain parameters through time. The generally complicated suture is a helpful tool by tracing phylogenetic connections of higher orders.

Despite tectonic fragmentation of an already originally heterogeneous sedimentation area some relatively undestroyed measurable sequences can be found, e.g. Nefgraben and Schattaugraben on the Salzburg side of the Basin of Gosau with sequences from Santonian to the Eocene, also the Randobach with basal parts of the sequence from Turonian to Santonian. Best outcrops on the Upper Austrian side are the Finstergraben and the Tiefengraben. Also the Grabenbach was measured before construction work against flooding made bed by bed collecting and measuring difficult and inefficient. Leading horizons and recognizable fossil horizons made the reconstruction of a somewhat idealized section of the Basin of Gosau possible. Well horizontal ammonites are examined on their usefulness for tracing evolutionary lines.

The description of short living and stratigraphically well defined taxa led to their discovery within a few years in distant areas. *Eulophoceras austriacum* (SUMMESBERGER, 1979) was found in France (AMEDRO & HANCOCK 1985; KENNEDY et al. 1995). The genus *Boehmoceras* from the Late Santonian, used by SUMMESBERGER (1979) for stratigraphic correlation with the Münster Basin, was found meanwhile in the French Pyrenées (KENNEDY et al. 1995) and in Sweden (KENNEDY & CHRISTENSEN 1991). *Boehmoceras arculus* (MORTON 1834) from the USA replaces as the earliest available name *B. loescheri* (RIEDEL, 1931) used by SUMMESBERGER 1979 (KENNEDY & COBBAN 1991). This makes recognizable the worldwide distribution and international attention of the ammonites from Gosau.

Key words: Evolution, Cretaceous, ammonites, Gosau Group, Upper Austria.

1. Einleitung

Die erste Beschreibung eines Ammoniten aus der oberösterreichischen Oberkreide geht auf Franz Ritter von Hauer 1858 zurück. In seiner Arbeit „Über die Cephalopoden der Gosauschichten“ beschreibt er den *Ammonites gosauicus* „aus den Mergeln des Gosauthales“. Dieser wird heute der weltweit verbreiteten Gattung *Muniericeras* DE GROSSOUVRE, 1894 zugeordnet. 1866 folgte, wieder von Hauer, die Beschreibung des *Scaphites multinodosus* vom Gschlifgraben bei Gmunden, der nach damaliger Ansicht zu den „Gosaugebilden“ zählte. Heute ist klar, dass die Sedimente des Gschlifgrabens zwar gleich alt sind wie die der Gosau Gruppe, sein Sedimentationsgebiet zur Kreidezeit aber weit entfernt lag und zum Helvetikum zählt.

Die erste große Beschreibung zahlreicher neuer Arten aus der „Gosau“ lieferte Anton REDTENBACHER (1873) mit einer prachtvollen Monographie. 1894 hat-

te GROSSOUVRE, 1895 und 1898 KOSSMAT begonnen, ausgehend von Frankreich und Indien, die Gattung *Ammonites* aufzuspalten. 1935 wagte sich Roland BRINKMANN an eine nach Fundstellen und Sammlungen geordnete, nomenklatorische Revision von 361 Exemplaren der in insgesamt 12 österreichischen und deutschen Sammlungen befindlichen Ammoniten der österreichischen Oberkreide. Er konnte sich auf Carl DIENERS „Ammonoidea neocretacea“ (1925) stützen, kam aber im Literaturverzeichnis mit nur 8 Zitaten aus. Zahlreiche Sammlungsetiketten tragen seine charakteristische Handschrift. Aus dem Gschlifgraben waren ihm damals nur 5 Exemplare bekannt. Sein Versuch einer stratigraphischen Reihung in „Faunen“ musste ohne Detailkenntnis der Schichtfolgen ebenso scheitern wie der WIEDMANNS (1978a). BRINKMANN hatte jedoch eine Fülle von Namen auf den letzten Stand der Systematik gebracht. Die Neubearbeitung der österreichischen Oberkreideammoniten durch Kennedy und



Abb. 1: *Barroisiceras haberfellneri* (HAUER, 1866), Gams b. Hieflau, Steiermark; GBA 3464; Lectotypus der Typusart; HAUER 1866, Taf. 1, Fig. 1; GBA 3464; d 63 mm.



Abb. 2: *Barroisiceras haberfellneri* (HAUER, 1866), Strobl, Weißenbachtal, Salzburg; Abbildungsoriginal zu SUMMESBERGER & KENNEDY 1996, Taf. 6, Fig. 1; Taf. 10, Fig. 3; 82 mm.

Summesberger (in Vorbereitung) läuft parallel zum weltweiten explosionsartigen Kenntnisszuwachs, hervorgerufen durch Neufunde und Neubearbeitung in Japan, Madagaskar, Südafrika, Nord- und Südamerika, Australien und Antarktis, Deutschland, Frankreich, England, Spanien, Israel. Die weltweit zu jeder beschriebenen Art festgelegten Holotypen sind unabänderlich und dürfen nur in öffentlich zugänglichen Sammlungen aufbewahrt werden. Das oberösterreichische Paradestück ist der von REDTENBACHER 1873 beschriebene *Ammonites isculensis* aus Bad Ischl, aufbewahrt im Oberösterreichischen Landesmuseum unter dem Namen *Eupachydiscus isculensis* (REDTENBACHER 1873) und gefunden auf dem Kohlbüchl beim Bau der Straße von Bad Ischl nach Ebensee.

Erst durch schichtweise Aufsammlung und genaue Vermessung der oft nur bruchstückhaft erhaltenen Schichtfolgen ergibt sich ein Bild des Ablaufs der Faunengeschichte im sich fortwährend ändernden paläogeographischen Bild der kreidezeitlichen Meere, überprägt von der zum Teil gleichzeitig ablaufenden alpinen Orogenese mit ihren Fernüberschiebungen.

2. Die Gattung *Barroisiceras* im oberen Turonium

Ammonites haberfellneri, von HAUER 1866 aus der Gosau Gruppe von Gams bei Hieflau (Steiermark) beschrieben, wurde zur Typusart der von GROSSOUVRE 1894 aufgestellten Gattung *Barroisiceras*. Wegen der Fehlbestimmung einer französischen Art durch GROSSOUVRE 1894 diente *Barroisiceras haberfellneri* hundert Jahre lang fälschlich als Leitfossil für das untere Coniacium. Erst das gemeinsame Vorkommen mit der Muschel *Didymotis* erbrachte den Nachweis für oberturonisches Alter. Die Untersuchung der Ablagerungen von Strobl (Salzburg) durch SUMMESBERGER & KENNEDY (1996) ergab einen genetischen Pool der Gattung *Barroisiceras* im Oberturonium mit hoher Variabilität: von glattschalig bis bedornt, schmal bis unersetzt. Aus diesem Pool ging anscheinend der jüngste Vertreter *Barroisiceras minimum* HAYASAKA & FUKADA hervor, der in Japan ein Leitfossil des jüngsten Turoniums ist und auch in St. Wolfgang (Straßentunnel) gemeinsam mit der Muschel *Didymotis* vorkommt.

3. Die Evolution der Gattung *Eulophoceras* im Santonium der Gosau Gruppe

Eine weitere höchst interessante Gattung ist *Eulophoceras*. Nach dem österreichischen Erstnachweis im unteren Santonium der Gosau Gruppe von Brandenberg in Tirol (IMMEL et al. 1982) ist die in Afrika und Südamerika verbreitete Art *Eulophoceras natalense* HYATT, 1903 in zahlreichen Exemplaren aus dem Untersantonium des Edlbachs (Gosau, Oberösterreich) und des Randobachs (Rußbach, Salzburg) gefunden worden (SUMMESBERGER & KENNEDY in Vorb.). Adulte Individuen sind diskusförmig und glattschalig. Juvenile zeichnen sich durch falcoide Berippung aus. In der obersantonien „Sandkalkbank“ tritt *Eulophoceras austriacum* (SUMMESBERGER 1979) in 2 sexualdimorphen Formen auf. Die mikrokonche Form ist klein und glattschalig, die adulten Makrokonche sind größer und schwach beknötet. Die wahrscheinliche evolutionäre Beziehung zwischen *E. natalense* und *E. austriacum* wird in weiterer Forschungsarbeit verfolgt.

4. Ein *Placenticeras* Pool in Gosau, Oberösterreich (Obersantonium)

In Österreich tritt die Ammonitengattung *Placenticeras* zuerst in der Grabenbach Formation (unteres bis mittleres Santonium) in Becken von Gosau (Oberösterreich) auf. Es sind glattschalige, merkmalsarme Fragmente. Die Gattungszuordnung fußt auf der Lobenlinie, die jedoch keine Artbestimmung erlaubt. In der nächst jüngeren Hochmoos Formation (Obersantonium; Nefgraben, Schattaugraben; Rußbach; Salzburg) tritt erstmals *Placenticeras polyopsis* (DUJARDIN) auf. Diese Art hat bereits kräftige Rippen und Knoten entwickelt. Höher oben im Nefgraben quert das markante Felsband der zur Hochmoos Formation zählenden „Sandkalkbank“, verläuft nach Osten zum Schattaugraben und Finstergraben („Finstergrabenwand“). Noch weiter östlich, jenseits des Gosaubachs im Sattelgraben („Hofergraben“ bei FELIX 1908) löst sich das im Gelände gut erkennbare Felsband in Schollen auf. Grabenbach Formation und Hochmoos Formation ergeben mitsammen die „Untere Gosau Gruppe“. Aus der etwa 20 Meter mächt-

Tab. 1: Stratigraphische Tabelle der oberen Kreide mit den Reichweiten der Stufen in Millionen Jahren.

OBERE KREIDE	MAASTRICHIUM	65,5-70,6
	CAMPANIUM	70,6-83,5
	SANTONIUM	83,5-85,8
	CONIACIUM	85,8-89,3
	TURONIUM	89,3-93,5
	CENOMANIUM	95,5-99,6



Abb. 3: *Barroisiceras minimum* HAYASAKA & FUKADA, St. Wolfgang, Oberösterreich; Abbildungsoriginal zu SUMMESBERGER & KENNEDY 1996, Taf. 16, Fig. 19, 20; NHMW 1992/245; d 29 mm.



Abb. 4: *Eulophoceras austriacum* (SUMMESBERGER, 1979), Obersantonium, Gosau, Oberösterreich; Holotypus zu SUMMESBERGER 1979, Taf. 9, Fig. 37, 38; Kollektion Skoumal, Wien; SK 1977/14; d 76 mm.



Abb. 5: *Eulophoceras natalense* HYATT, 1903, Untersantonium, Gosau, Oberösterreich; Kollektion Skoumal, Wien, SK/EB 1992/14; d 98 mm.



Abb. 6: *Placenticerias polyopsis* (DUJARDIN, 1837), Makrokonch, Obersantonium, Gosau, Oberösterreich, Abb. Orig. SUMMESBERGER 1979, Taf. 12, Fig. 48; NHMW1978/1963/5; d 104 mm.

tigen „Sandkalkbank“ stammen neben zahlreichen Bivalven und Gastropoden 22 Taxa Ammoniten, darunter über 100 Individuen der Gattung *Placenticerias*, die sich 3 wohldefinierten Arten zuordnen lassen: *P. polyopsis* (DUJARDIN, 1837) (= *Stantonoceras depressum* HYATT, 1903), *P. paraplanum* WIEDMANN, 1978b und *P. maherndli* SUMMESBERGER, 1979.

Bemerkenswert an den Gosauer *Placenticeriaten* ist ein deutlicher Sexualdimorphismus: Jede Art tritt in zwei durch Größe und Skulptur unterscheidbaren Formen auf (SUMMESBERGER 1979, 1980; KENNEDY & WRIGHT 1983): Adulte Mikrokonche sind kleiner und gröber skulpturiert, Makrokonche größer, schwächer berippt und beknotet. Die Jugendwindungen sind jedoch gleich. Der Sedimentationsbereich der „Sandkalkbank“ hat im oberen Santonium für die Gattung *Placenticerias* offenbar ideale Lebensbedingungen geboten. Dies führte zu hoher Individuenzahl der Stammgruppe *P. polyopsis* und zum Auftreten zweier kurzlebiger Seitenlinien: Sowohl *P. maherndli* wie auch *P. paraplanum* sind mittlerweile auch aus Frankreich nachgewiesen. Beide sterben gemeinsam mit *P. polyopsis* noch im oberen Santonium aus. Die *Paraplanum*-Zone ist als jüngste Ammonitenzone des Santoniums etabliert. *Placenticerias paraplanum*, mittlerweile zum internationalen Leitfossil der obersantonen *Paraplanum*-Zone avanciert, ist möglicherweise die Stammform der *P. milleri/bidorsatum* Gruppe des unteren Campaniums. *P. milleri* (HAUER, 1866) tritt in der Gosau Gruppe der Steiermark (Kainacher Gosau) auf, *P. bidorsatum* (ROEMER) ist das Leitfossil der untercampanen *Bidorsatum*-Zone Deutschlands.

5. Die Ammonitenfauna des Gschlifgrabens bei Gmunden (Obercampanium)

Anders gestaltet sich die Arbeit im Helvetikum des Gschlifgrabens. Die Schichtfolge ist mit Hilfe der bekannten Reichweiten der vorkommenden Fossilien rekonstruiert, eine Vermessung der Schichtfolge ist unmöglich. Die unter dem Druck der nordwärts gleitenden Gesteinsdecken der Flyschzone (Grünberg) und der Kalkalpen (Traunstein) tektonisch zerscherte Schichtfolge tritt in einem Fenster inmitten der Flyschdecken an die Oberfläche. Hohe Tonmineralanteile führen unter dem regenreichen Klima zu Wasseraufnahme und zum Phänomen eines kontinuierlich fließenden Murenstroms. Fossilien werden vom Regen an der Oberfläche freigewaschen und können abgesammelt werden. Mit Hilfe der Fossilien kann eine Schichtfolge rekonstruiert werden (SUMMESBERGER & KENNEDY 2004; Abb. 8). Waren BRINKMANN (1935) nur 5 Exemplare aus dem Gschlifgraben bekannt, so kennen wir heute bereits 46 Taxa aus hunderten Exemplaren. Nur durch den totalen

Einsatz kooperativer Sammler konnte diese Fülle zu Stande gebracht werden. Die Ammoniten lassen sich den drei höchsten Ammonitenzonen des Obercampaniums zuordnen. Obwohl damit der Gschlifgraben eine der weltweit diversesten Faunen geliefert hat, ergeben sich, bedingt durch die Aufschlussverhältnisse, keine Evolutionslinien.

6. Zusammenfassung

Zwei ehemals weit voneinander entfernte Ablageungsgebiete mariner Sedimente der Oberkreide sind durch die Nord-Süd Raumverkürzung bei der alpinen Gebirgsbildung heute in Oberösterreich nahe benachbart: Die eher gleichförmig grauen bis bunten Mergel des Helvetikums und die differenzierten Sedimenttypen der Gosau Gruppe. Nachweise für die Evolution von Fossilien sind am ehesten an den merkmalsreichen Schalen der rasch evolvierenden marinen Ammoniten zu erwarten. Ihre meist spiraling aufgerollte Schale tritt in erstaunlichem Formenreichtum auf. Ebenso vielfältig, von glatt bis berippt oder bestacheln, ist die Verzierung ihrer Schalen. Die oft überaus komplizierte Suturlinie dient gleichsam als „genetischer Code“ bei der Zuordnung zu höherrangigen systematischen Einheiten.



Abb. 7: *Placenticerus polyopsis* (DUJARDIN, 1837), Mikrokonch, Obersantonium, Gosau, Oberösterreich, Abb. Orig. SUMMESBERGER 1979, Taf. 10, Fig. 43; Kollektion Skoumal, Wien; SK 1977/4; d 89 mm.

Die Sedimente der Gosau Gruppe liefern trotz tektonischer Zerrissenheit des bereits ursprünglich heterogenen Sedimentationsraums einige relativ ungestörte, messbare Profile: Schattaugraben und Nefgraben auf der Salzburger Seite des Beckens von Gosau vom Santonium bis zum Eozän, wogegen der Randograben bei Ruß-



Abb. 8: *Placenticerus paraplanum* WIEDMANN, 1978, Makrokonch, Obersantonium, Gosau, Oberösterreich, Abb. Orig. SUMMESBERGER 1979, Taf. 13, Fig. 55; Kollektion Skoumal, Wien; SK 1978/13; d 105 mm.



Abb. 9: *Placenticerus paraplanum* WIEDMANN, 1978, Mikrokonch, Obersantonium, Gosau, Oberösterreich, Abb. Orig. SUMMESBERGER 1979, Taf. 13, Fig. 53; Kollektion Skoumal, Wien; SK 1977/13; d 80 mm.



Abb. 10: *Placenticerus maherndli* SUMMESBERGER, 1979, Mikrokonch, Obersantonium, Gosau, Oberösterreich, Abb. Orig. SUMMESBERGER 1979; Holotypus; Taf. 14, Fig. 58, 59; Kollektion Maherndl, Bad Ischl; MA1977/2; d 94 mm.



Abb. 11: *Placenticerus maherndli* SUMMESBERGER, 1979, Makrokonch, Obersantonium, Gosau, Oberösterreich, Abb. Orig. SUMMESBERGER 1979; Taf. 14, Fig. 60, 61; Kollektion Skoumal, Wien, SK 1978/4; d 88 mm.

bach tiefere Profilanteile vom Turonium bis ins Santonium erschließt. Aufschlüsse beim Forststraßenbau auf der oberösterreichischen Seite lieferten reiches Fossilmaterial aus dem oberen Santonium (SUMMESBERGER 1979, 1980). Profilvermessung und schichtweise Aufsammlung von Fossilien auf der oberösterreichischen Seite war vor der Verbauung auch im Grabenbach möglich. Mit Hilfe von Leitschichten im Gestein und wiedererkennbaren Fossilhorizonten wurde ein Gesamtprofil durch die Gosau Gruppe von Gosau rekonstruiert. Die horizontiert aufgesammelten Ammoniten wurden auf ihre Tauglichkeit als Indizienkette der Evolution geprüft.

Die Beschreibung kurzlebiger und altersmäßig gut eingestufter Ammoniten aus der Gosau Gruppe führte binnen weniger Jahre zu deren Auffindung und Akzeptanz auch in teilweise weit entfernten Gebieten: *Eulophoceras austriacum* (SUMMESBERGER, 1979) wurde in Frankreich gefunden (AMEDRO & HANCOCK 1985; KENNEDY et al. 1995). Die Gattung *Boehmoceras* aus dem oberen Santonium der Münsterländer Kreide (Deutschland), zur stratigraphischen Korrelation (SUMMESBERGER 1979) mit der Gosau Gruppe herangezogen, wurde

mittlerweile in den französischen Pyrenäen (KENNEDY et al. 1995) und in Schweden (KENNEDY & CHRISTENSEN 1991) aufgefunden. *Boehmoceras arcus* (MORTON, 1834) aus den USA ersetzt als ältester verfügbarer Name heute den noch von SUMMESBERGER 1979 verwendeten Namen *B. loescheri* (RIEDEL, 1931) (KENNEDY & COBBAN 1991). Daran ablesbar ist nicht nur die weltweite Verbreitung der Gosauer Ammoniten sondern auch deren internationale Beachtung.

Schlüsselworte: Evolution, Kreide, Ammoniten, Gosau Gruppe, Oberösterreich.

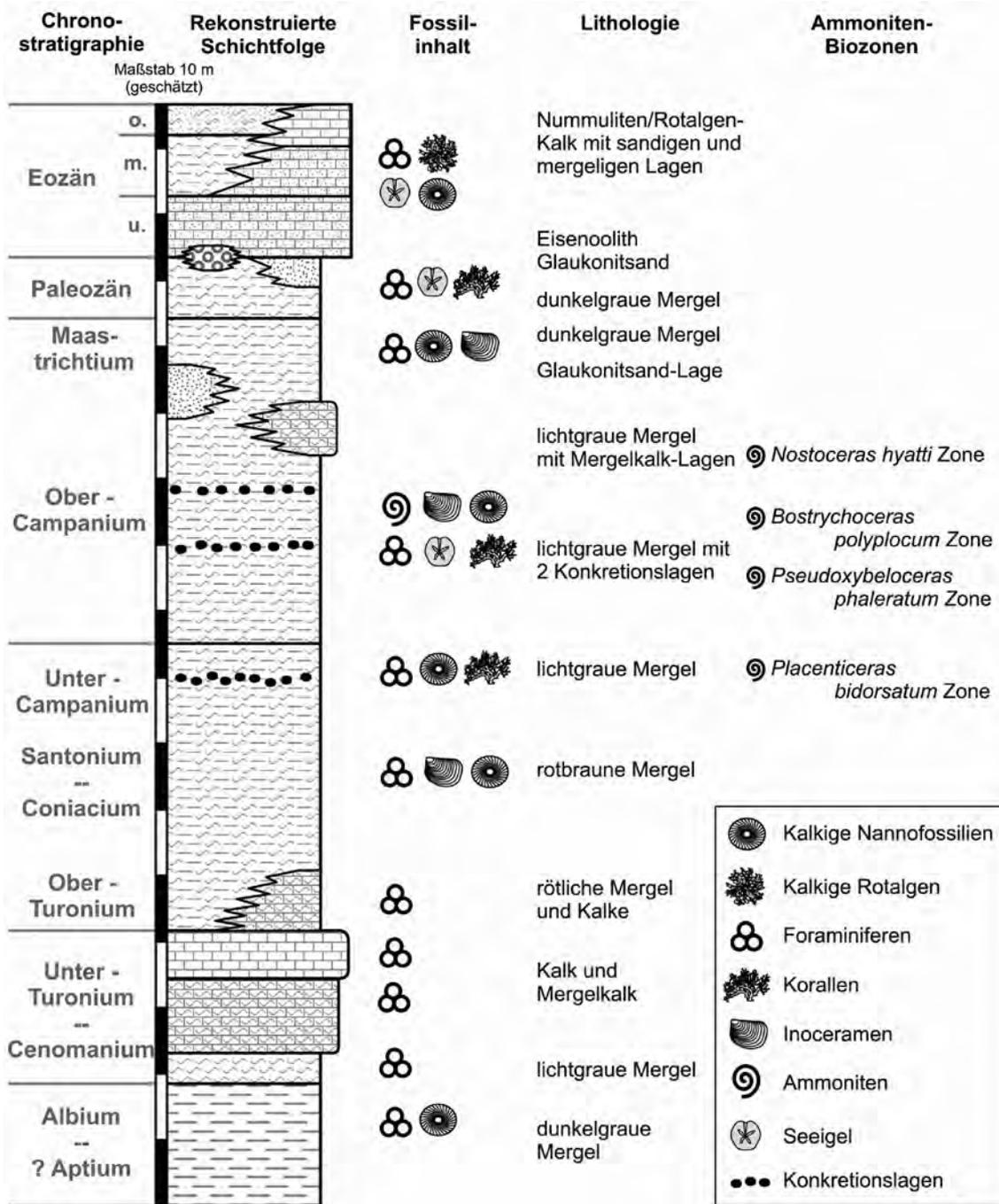


Abb. 12: Die rekonstruierte Schichtfolge des Gschlifgrabens (nach KROH in: SUMMESBERGER & KENNEDY 2004).

7. Literatur

- AMEDRO F. & J.M. HANCOCK (1985): Les ammonites de l'Autoroute „l'Aquitaine!“, France (Turonien et Santonien). — *Cretaceous Research* **6**: 15-31.
- BRINKMANN R. (1935): Die Ammoniten der Gosau und des Flysch in den nördlichen Ostalpen. — *Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg* **15**. Hamburg: 1-14.
- DIENER C. (1925): *Fossilium Catalogus I: Animalia*; pars 29, Ammonoidea neocretacea. Berlin: 1-244.
- DUJARDIN F. (1837): *Memorie sur les couches des coquilles du Sol en Touraine, et description des coquilles de la Craie et des Faluns*. — *Mem. Soc. Géol. De la France* **2** (1). Paris: 211-311, pls 15-20.
- FELIX J. (1908): Studien über die Schichten der oberen Kreideformation in den Alpen und den Mediterrangebieten. – II. Teil: Die Kreideschichten bei Gosau.
- GROSSOUVRE A. DE (1894): *Recherches sur la Craie supérieure*, **2**. Paléontologie. Les ammonites de la craie supérieure. — *Mém. Serv. Carte géol. dét. France*. Paris: 39 pls, 1-264.
- IMMEL H., KLINGER H.C. & J. WIEDMANN (1982): Die Cephalopoden des Unteren Santon der Gosau von Brandenburg/Tirol, Österreich. — *Zitteliana* **8**. München: 3-32.
- KENNEDY W.J. (1986): Campanian and Maastrichtian Ammonites from northern Aquitaine, France. — *Spec. Pap. Palaeont.* **36**. London: 1-145, 23 pls, 43 text-figs.

- KENNEDY W.J., BILOTTE M. & P. MELCHIOR (1995): Ammonite faunas, biostratigraphy and sequence stratigraphy of the Coniacian-Santonian of the Corbières (NE Pyrénées). — Bull. Centr. Rech. Expl.-Prod. Elf Aquitaine. **19** (2). Boussens: 377-499, pls 1-30.
- KENNEDY W.J. & W.K. CHRISTENSEN (1991): Coniacian and Santonian ammonites from Bornholm, Denmark. — Bull. geol. Soc. Denmark **38**. Copenhagen: 203-226, 7 pls, 3 figs.
- KENNEDY W.J. & W.A. COBBAN (1991): Upper Cretaceous (upper Santonian) *Boehmoceras* fauna from the Gulf Coast region of the United States. — Geol. Mag. **128** (2). London: 167-189, 12 figs.
- KENNEDY W.J. & C.W. WRIGHT (1983): *Ammonites polyopsis* DUJARDIN, 1837 and the Cretaceous ammonite family Placenticeratidae HYATT, 1900. — Palaeontology **26** (4). London: 855-873.
- KOSSMAT F. (1895, 1898): Untersuchungen über die Südindische Kreideformation. — Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients **9** (3, 4): 97-203, pls 15-25; **11** (1). Wien: 1-46, pls 1-8; **11** (3): 89-152, pls 14-19.
- MORTON S.G. (1834): Synopsis of the organic remains of the Cretaceous groups of the United States. Illustrated by nineteen plates, to which is added an appendix containing a tabular view of the Tertiary fossils discovered in America. Philadelphia: 1-88.
- REDTENBACHER A. (1873): Die Cephalopodenfauna der Gosauschichten in den nordöstlichen Alpen. — Abh. Geol. R. A. **5**. Wien: 91-140; pls 22-30.
- RIEDEL L. (1931): Zur Stratigraphie und Faciesbildung im Oberemscher und Untersenon am Südrande des Beckens von Münster. — Jb. Preuss. Geol. Landesanst. **51**: 605-713, Taf. 72-79.
- SUMMESBERGER H. (1979): Eine obersantonische Ammonitenfauna aus dem Becken von Gosau (Oberösterreich). — Ann. Naturhistor. Mus. Wien **82**: 109-176, 15 pls, 48 text-figs, 4 tab.
- SUMMESBERGER H. (1980): Neue Ammoniten aus der Sandkalkbank der Hochmooschichten (Obersanton; Gosau, Österreich). — Ann. Naturhistor. Mus. Wien **83**: 275-283, 3 pls, 6 text-figs, 1 tab.
- SUMMESBERGER, H. & W.J. KENNEDY (1996). Turonian Ammonites from the Gosau Group (Upper Cretaceous; Northern Calcareous Alps; Austria) with a revision of *Barroisiceras habermanneri* (HAUER 1866). — Beitr. Paläont. Österr. **21**: 1-75, 23 text-figs., 18 pls., 3 tabl.
- SUMMESBERGER H. & W.J. KENNEDY (2004): More Ammonites (Puzosiniinae, Pachydiscidae, Placenticeratidae, Nostoceratidae, Diplomoceratidae) from the Campanian (Upper Cretaceous) of the Gschlifgraben (Ultraschweizer Nappe; Austria). — Ann. Naturhist. Mus. Wien **106** A, Kollmann-Festschrift: 167-211, 11 pls, 8 text-figs, 5 tabl.
- SUMMESBERGER H. & W.J. KENNEDY (in Vorb.) (Lower) Santonian Ammonites from the Gosau Group (Upper Cretaceous, Austria).
- WIEDMANN J. (1978a): Faunenlisten Norddeutschlands, Spaniens, Marokkos und des Ostalpins; MS Münster: 1-5.
- WIEDMANN J. (1978b): Eine paläogeographisch interessante Ammonitenfauna aus dem Becken von Gosau (Oberösterreich). — Eclogae geol. Helv. **71**: 663-675, 2 pls.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Herbert SUMMESBERGER
 Naturhistorisches Museum
 Burgring 7
 1010 Wien
 Austria

E-Mail: herbert.summesberger@nhm-wien.ac.at

Die Stammesgeschichte der Hexapoden: eine kritische Diskussion neuerer Daten und Hypothesen

K.-D. KLASS

Abstract: The phylogenetic history of hexapods: a critical discussion of recent data and hypotheses. The phylogenetic relationships among the order-level lineages of Hexapoda are highly controversial concerning several systematic levels. The principal unresolved issues are: (1) the relationships among the most basal clades Collembola, Protura, Diplura, and Insecta (= Ectognatha); (2) the position of the genus *Tricholepidion* with respect to the Zygentoma (s.str.) and Pterygota; (3) the relationships among the three major pterygotan lineages Ephemeroptera, Odonata, and Neoptera; and (4) the large polytomy at the base of the Neoptera, which includes the Plecoptera, Orthoptera (= Saltatoria), Dictyoptera, Notoptera (= Grylloblattodea), Mantophasmatodea, Embioptera, Dermaptera, Phasmatodea, Zoraptera, Acercaria (hemipteroid groups) and Endopterygota (= Holometabola). In recent years a lot of new morphological and molecular data has been accumulated that is relevant to these issues, and a number of different phylogenetic hypotheses have been developed on this basis. However, these efforts have so far not provided convincing resolution with regard to any of the above mentioned problems; inconsistency between different characters or analyses has grown to the same proportion as the amount of data. This paper gives a critical review of previously suggested morphological autapomorphies of surmised hexapod clades, and the results of recent morphology-based and molecular-based cladistic analyses are compared – all considering the systematic levels indicated above. In addition, the early fossil history of Hexapoda is briefly surveyed.

Key words: Hexapoda, Insecta, Neoptera, phylogeny, morphology, characters, discussion.

1. Einleitung

Die Stammesgeschichte (Phylogenese, Phylogenie) der Organismen setzt sich aus zwei elementaren Prozessen zusammen, die als historische Abläufe zu verstehen sind: Cladogenese und Anagenese (z.B. SUDHAUS & REHFELD 1992). Cladogenese steht für das „Wachsen“ des Stammbaums der Organismen und ist das Ergebnis vieler aufeinanderfolgender Artspaltungen. Anagenese steht für den Prozess der Veränderung von Merkmalen entlang der Äste des Stammbaums; dies betrifft Merkmale der Morphologie, der Gensequenzen, des Stoffwechsels, des Verhaltens, etc. Diesem Verständnis entsprechend steht in diesem Beitrag einerseits die Cladogenese der Hexapoda¹ im Fokus, andererseits auch die Weiterentwicklung ihrer Merkmale.

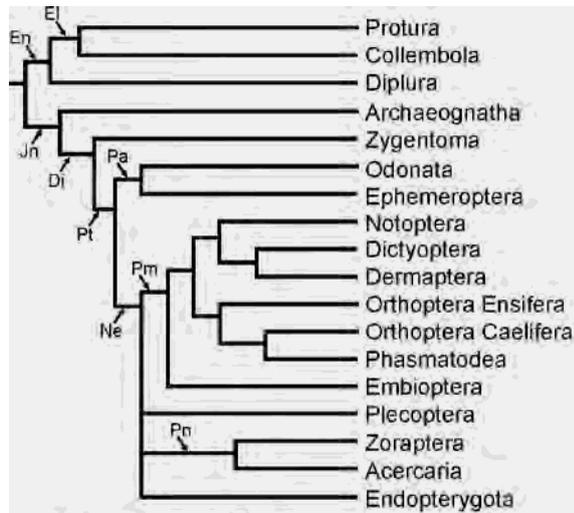
Die Arbeit von HENNIG (1969, 1981²) war in der Erforschung der Phylogenie der Hexapoden ein Meilenstein, was unter anderem der von HENNIG (z.B.

1950) selbst entwickelten Methodik der „Phylogenetischen Systematik“ zu danken ist. Hier wird anhand der Merkmale, wie sie an den bekannten Arten zu beobachten sind, deren Stammesgeschichte zurückgerechnet, rekonstruiert, mit dem Prinzip der Sparsamkeit als Maxime (Parsimonie: Minimierung der anzunehmenden Merkmalsveränderungen). Auch wenn diese Rekonstruktion heute meist unter Anwendung spezieller Computerprogramme durchgeführt wird und die große Masse der Merkmalsdaten nicht mehr aus der Morphologie sondern aus der Molekulargenetik (Gensequenzen als Datenbasis) kommt, bildet das methodische Prinzip Hennigs immer noch den Leitfaden des analytischen Vorgehens.

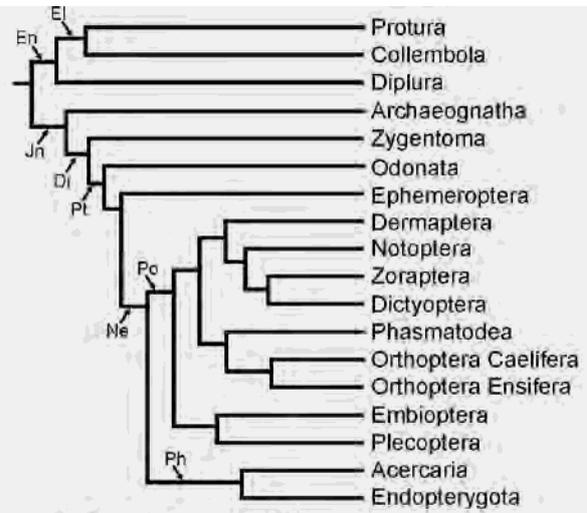
HENNIG (1969) bot für die großen Teilgruppen der Hexapoden – die Gruppen (Taxa), die heute üblicherweise als Ordnungen geführt werden – einen fast vollständig aufgelösten Stammbaum an (Abb. 1), ebenso zehn Jahre später BOUDREAUX (1979; Abb. 2). KRISTENSEN (1975) berücksichtigte mehr morphologische Merkmale als die beiden anderen Autoren, und er stellte vor allem viel deutlicher dar, wie sehr sich viele der Merkmale in ihrer phylogenetischen Evidenz gegenseitig widersprechen; sein in vielen Teilen ungeklärter Hexapoden-Stammbaum vermittelte ein realistischeres

¹ Die Bezeichnungen „Insecta“ und „Hexapoda“ werden in der jüngeren Literatur sehr uneinheitlich verwendet. Hier werden als „Insecta“ nur die Archaeognatha, Zygentoma (mit *Tricholepidion*) und Pterygota zusammengefasst; die Gruppe, die darüber hinaus noch die Collembola, Protura und Diplura umfasst, heißt hier „Hexapoda“ (siehe KLASS & KRISTENSEN 2001).

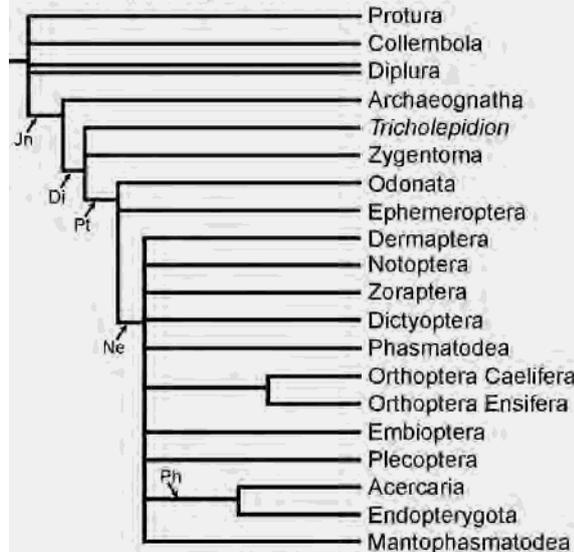
² Kommentierte Übersetzung von HENNIG (1969) ins Englische.



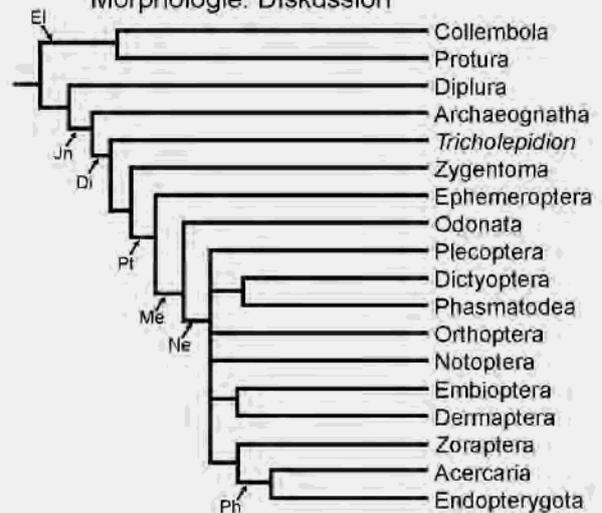
1. Hennig (1969)
Morphologie: Diskussion



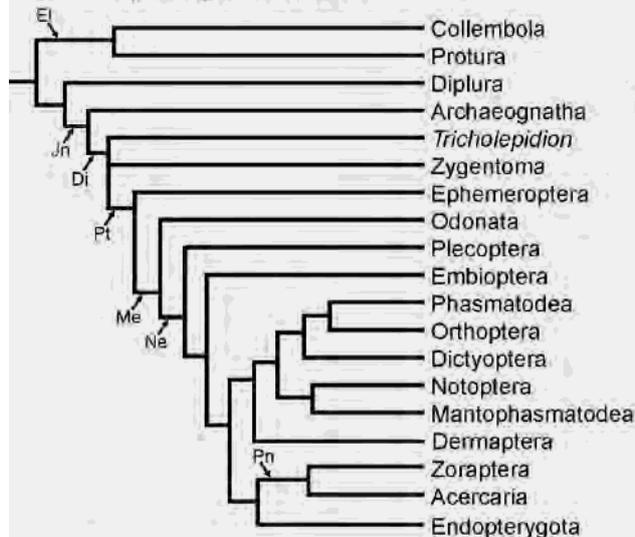
2. Boudreaux (1979)
Morphologie: Diskussion



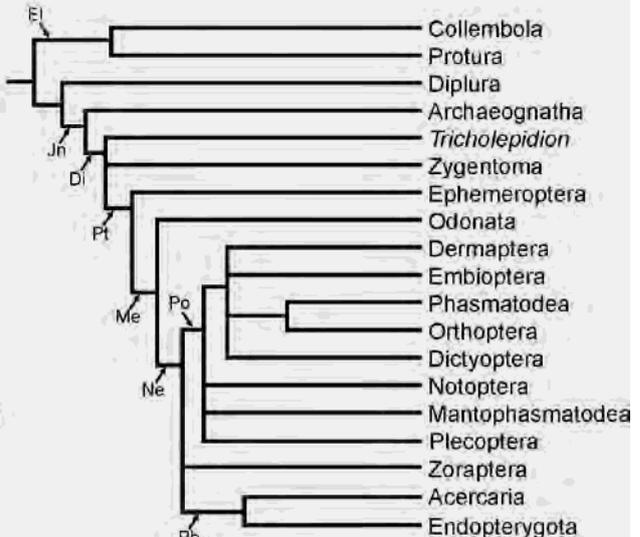
3. Kristensen (1991, 1995, 1997)
Morphologie: Diskussion



4. Beutel & Gorb (2001)
Morphologie: kladistische Analyse



5. Beutel & Gorb (2006)
Morphologie: kladistische Analyse



6. Willmann (2005)
Morphologie: Diskussion

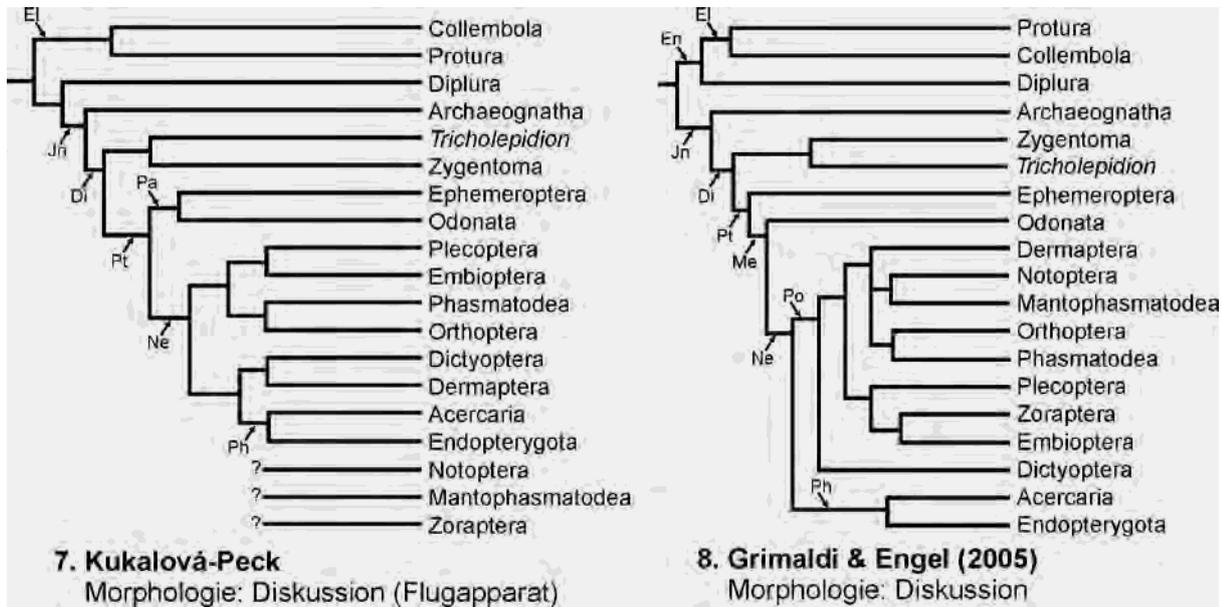


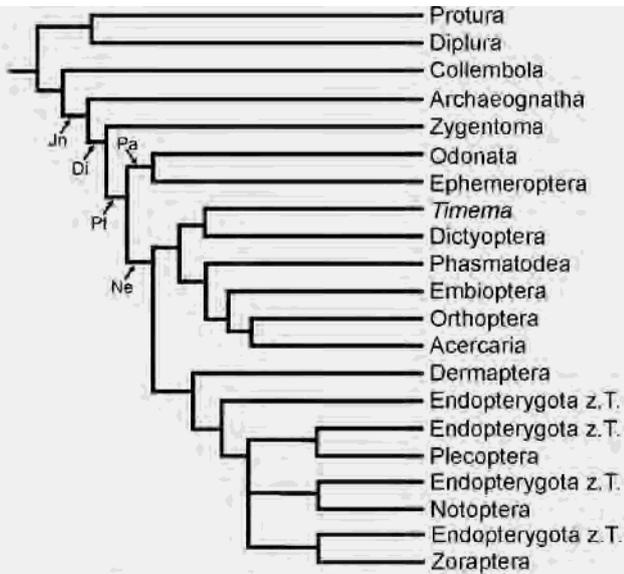
Abb. 1-8: Morphologisch begründete Hypothesen zu den phylogenetischen Beziehungen zwischen den hochrangigen Taxa der Hexapoda. Teilgruppen der Hexapoda: Di = Dicondylia; El = Ellipura; En = Entognatha; Jn = Insecta (Ectognatha); Me = Metapterygota; Ne = Neoptera; Pa = Palaeoptera; Ph = Phalloneoptera; Pm = Paurometabola; Pn = Paraneoptera; Po = Polyneoptera; Pt = Pterygota. (1) Nach HENNIG (1969), Diskussion morphologischer Daten. (2) Nach BOUDREAU (1979), Diskussion morphologischer Daten. (3) Nach KRISTENSEN (1991, 1995, 1997), Diskussion morphologischer Daten; Mantophasmatodea ergänzt gemäß KLASS et al. (2002). (4) Nach BEUTEL & GORB (2001), kladistische Analyse morphologischer Daten. (5) Nach BEUTEL & GORB (2006), kladistische Analyse morphologischer Daten. (6) Nach WILLMANN (2005a), Diskussion morphologischer Daten. (7) Nach verschiedenen Arbeiten von J. Kukalová-Peck (v.a. KUKALOVÁ-PECK 1991; HAAS & KUKALOVÁ-PECK 2001), Diskussion morphologischer Daten v.a. des Flugapparats; für Zoraptera wie auch für die flügellosen Notoptera und Mantophasmatodea ist die Position innerhalb der Neoptera als unsicher angegeben. (8) Nach GRIMALDI & ENGEL (2005), Diskussion morphologischer Daten.

Bild des Kenntnisstandes als die Hypothesen von Hennig und Boudreaux. In KRISTENSENS (1981, 1991, 1995, 1997) späteren, aktualisierten Darstellungen ändert sich fast nichts an diesem Bild.

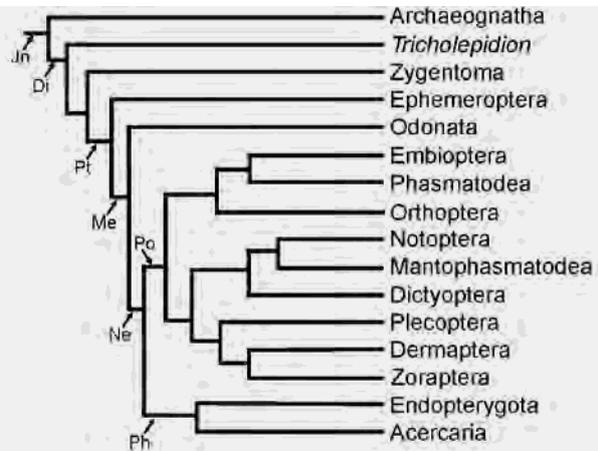
Gemäß KRISTENSEN (1991) können die Hexapoden mit guter Begründung in vier Gruppen unterteilt werden (Abb. 3): Collembola (Springschwänze), Protura (Urinsekten, Beintastler), Diplura (Doppelschwänze) und Insecta. Bei den Insecta ist eine basale Verzweigung zwischen den Archaeognatha (Felsenspringer) und den Dicondylia (Insekten mit zwei Mandibelgelenken) anzunehmen. Die Dicondylia zerfallen in die artenarmen Zygentoma (Fischchen), die äußerst artenreichen Pterygota (geflügelte Insekten, oft jedoch sekundär flügellos) – und die Gattung *Tricholepidion* mit einer einzigen rezenten Art, die seit ihrer Entdeckung durch WYGODZINSKY (1961) formell den Zygentoma zugeordnet wird. Die Pterygota gliedern sich weiter in die Ephemeroptera (Eintagsfliegen), Odonata (Libellen) und Neoptera, wobei die letzteren die große Masse der Pterygoten enthalten. Innerhalb der Neopteren standen lange 10 Gruppen in einer großen, unaufgelösten Polytomie nebeneinander, die für die ungeklärten verwandtschaftlichen Beziehungen steht: Plecoptera (Steinfliegen), Embioptera (Tarsenspinner), Orthoptera (= Saltatoria; Heuschrecken), Dermaptera (Ohrwürmer), Dictyoptera

(Schaben, Gottesanbeterinnen, Termiten), Phasmatodea (Stabschrecken), Notoptera (= Grylloblattodea), Zoraptera (Bodenläuse), Acercaria (Wanzen, Zikaden, Thripse und Verwandte) und Endopterygota (= Holometabola, mit Puppenstadium). Im Jahr 2002 wurde diese Polytomie durch die Neuentdeckung einer Insektengruppe auf 11 Äste erweitert: die Mantophasmatodea (Fersenhäufiger, Gladiatoren; KLASS et al. 2002). Aus dem Gesagten ergibt sich, dass die schwerwiegendsten Probleme in den basalen Polytomien der Hexapoden und der Neopteren sowie in den Beziehungen Ephemeroptera – Odonata – Neoptera liegen. Natürlich setzen sich die Probleme bezüglich der Aufklärung der phylogenetischen Beziehungen in die jüngeren Verzweigungen des Stammbaums fort, was aber außerhalb der Thematik dieser Arbeit liegt.

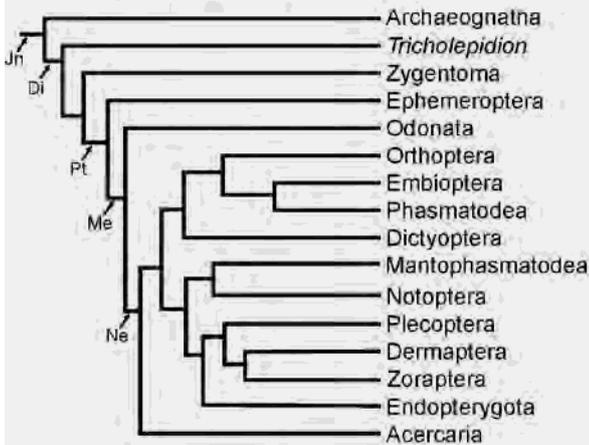
Die Phylogenetik hat in den letzten beiden Jahrzehnten eine Renaissance erlebt – ausgelöst durch die Erschließung von Gensequenzen als Merkmalssysteme für die phylogenetische Arbeit Mitte der 80er Jahre. Als spätestens Mitte der 90er Jahre klar wurde, dass auch der molekulargenetische Ansatz mit vielen Problemen belastet ist, hat im Gegenzug die Morphologie eine erneute Blüte erfahren. Mittlerweile stehen beide Arbeitsgebiete gleichberechtigt nebeneinander und arbeiten vielfach zusammen. Für die Bestrebungen, die Phylogenie



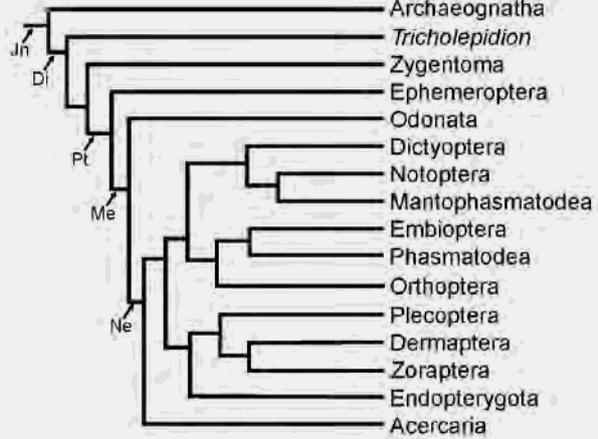
9. Wheeler et al. (2001)
18S+28S rDNA



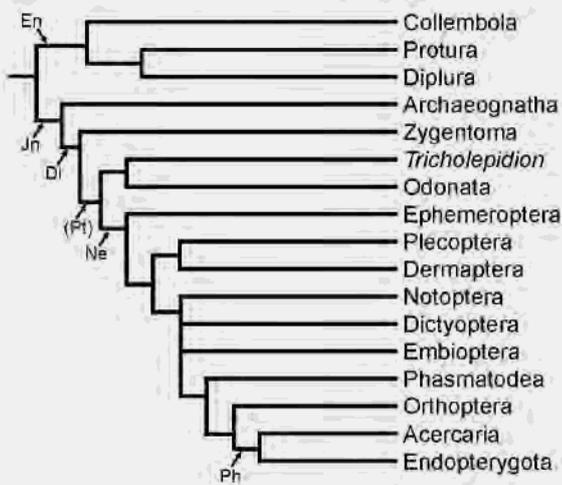
10. Terry & Whiting (2005)
18S+28S rDNA + H3
Clustal X Alignment - Bayes'sche Analyse



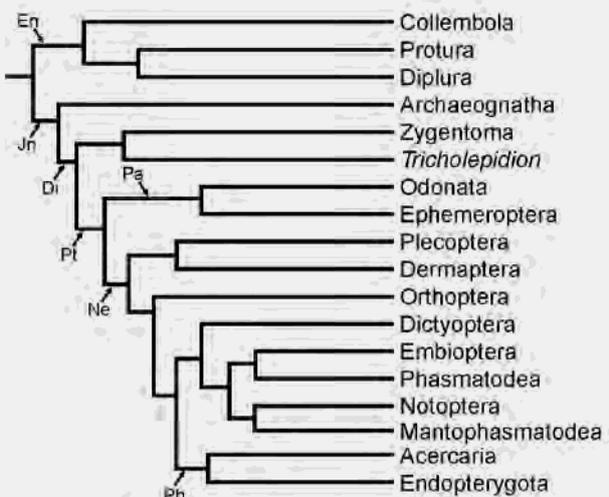
11. Terry & Whiting (2005)
18S+28S rDNA + H3 + Morphologie
Clustal X Alignment - Parsimonie Paup*



12. Terry & Whiting (2005)
18S+28S rDNA + H3 + Morphologie
direkte Optimierung



13. Kjer (2004)
18S rDNA



14. Kjer et al. (2006)
12S+16S+18S+28S rDNA
+ H3 + EF1a + COI + COII

der Hexapoden zu klären, steht heute eine weitaus umfangreichere morphologische Datenbasis zur Verfügung als dies in den 60er und 70er Jahren der Fall war, nebst einer großen Menge an molekulargenetischen Daten. Dennoch konnten bislang nur in ganz wenigen Punkten Fortschritte erzielt werden. Mit den Daten sind bislang proportional auch die Widersprüche gewachsen, und es gibt inzwischen eine viel größere Zahl miteinander konkurrierender Hypothesen zur Stammesgeschichte der Hexapoden als vor 3 Jahrzehnten (Abb. 4-14).

In den letzten Jahren wurde eine große Zahl von Arbeiten publiziert, die für die Rekonstruktion der Hexapoden-Phylogenie relevant sind. Auf morphologischer Seite sind viele davon speziellen Organsystemen gewidmet; besonders wichtig sind die Beiträge der Arbeitsgruppen um G. Pass zum Kreislaufsystem (z. B. PASS 1991, 1998, 2000; GEREBEN-KRENN & PASS 1999, 2000; PASS et al. 2006; HERTEL & PASS 2002), um J. Büning zur Struktur der weiblichen Gonaden (v.a. der Ovariole; u.a. BÜNING 1998, 2006) und um R. Dallai zum Bau der Spermatozoen (u.a. DALLAI et al. 2001, 2002, 2003, 2004; siehe auch JAMIESON et al. 1999). R. Machida und Mitarbeiter haben umfassende Untersuchungen zur Ontogenese verschiedener Hexapoden-Gruppen durchgeführt (z. B. IKEDA & MACHIDA 1998; MACHIDA 2006; MACHIDA et al. 2004). Die Arbeiten von J. Kukulová-Peck und Koautoren sowie von T. Hörschemeyer haben die Morphologie der Flügel und ihres Gelenks zum Thema. S. Gorb und Koautoren haben die Haftstrukturen u.a. an Tarsus und Praetarsus untersucht (z. B. GORB Ed. 2004). Der Autor selbst hat mehrere Arbeiten zur Morphologie des Abdomens publiziert, mit Schwerpunkt auf den äußeren weiblichen Genitalstrukturen (KLASS 1998c, 1999, 2000, 2001, 2003a; KLASS et al. 2003). Hinzu kommt eine Vielzahl von relevanten Ein-

zelarbeiten u.a. zum optischen System (PAULUS 2000; siehe FRIEDRICH 2006), zu Mandibelgelenken und Kopfinnenskelett (STANICZEK 2000; FÜRST VON LIEVEN 2000; KOCH 2000a, b, 2001) und zum Proventriculus (KLASS 1998a, b). Diese Beiträge haben für die jeweiligen Merkmalsysteme zu einem enorm erweiterten Kenntnisstand und teils zu völlig neuen Sichtweisen geführt. In manchen Fällen ist jedoch nach genaueren Untersuchungen die phylogenetische Interpretation wichtiger morphologischer Merkmale deutlich unsicherer geworden; das gilt z. B. für das vordere Gelenk der Mandibel und für das Gonangulum-Sklerit des Ovipositors. Im Kontext der neuen morphologischen Forschung haben auch vorzügliche ältere Arbeiten eine neue Bedeutung gewonnen; besonders zu nennen sind die französischen Beiträge zu den Archaeognatha und Zygentoma (z. B. BITSCH 1963, 1974; CHAUDONNERET 1950; ROUSSET 1973).

Umfangreiche Gesamtdarstellungen zum Thema Hexapodenphylogenie – weitgehend in der Art der früheren Beiträge von Kristensen – wurden von WILLMANN (2003a, b, 2005a; Abb. 6) und BEUTEL (2004) publiziert. In mehreren anderen Arbeiten wurde versucht, die bislang verfügbaren morphologischen Daten zu einer Merkmalsmatrix zusammenzufassen und einer kladistischen Analyse zu unterziehen. Die Publikationen von BITSCH & BITSCH (1998, 2000, 2004) fokussieren sich dabei auf die basalen Verzweigungen der Hexapoden, die von BEUTEL & GORB (2001, 2006; Abb. 4, 5) schließen alle Hexapoden-Ordnungen ein. In den Arbeiten von WHITING et al. (1997), WHEELER et al. (2001), TERRY & WHITING (2005) und GIRIBET et al. (2004) werden morphologische Daten und molekulargenetische Daten gemeinsam analysiert. Die betreffenden morphologischen Datenmatrices weisen jedoch viele Unzulänglichkeiten auf. Die Datenmatrix in WHEELER et al. (2001) wie auch die darauf aufbauende Matrix in TERRY & WHITING (2005) sind dabei in einem Ausmaß von Fehlern durchsetzt, dass die morphologischen Analyse-Ergebnisse als irrelevant erscheinen. Da diese Matrix und daraus resultierende Hypothesen zur Phylogenie große Verbreitung in der Fachwelt erlangt haben, ist diesem Thema eine eigene kritische Darstellung gewidmet (siehe Appendix).

Relevante molekulargenetische Studien sind fast ausschließlich mit der Analyse von Gensequenzen befasst, wobei derzeit noch sehr wenige Gene standardmäßig verwendet werden, die entweder Proteine oder ribosomale RNA-Moleküle (rRNA; Grundbausteine der Ribosomen) kodieren. Die Gene stammen teils aus dem Genom des Zellkerns, teils aus dem des Mitochondriums: 18S rDNA, 28S rDNA, Histon 3 (Kern), 12S rDNA, 16S rDNA, Untereinheiten I und II der Cytochrom-c-Oxidase (Mitochondrium). Von großer Bedeu-

Abb. 9-14: Molekulargenetisch begründete Hypothesen zu den phylogenetischen Beziehungen zwischen den hochrangigen Taxa der Hexapoda. Teilgruppen der Hexapoda: Di = Dicondylia; En = Entognatha; Jn = Insecta (Ectognatha); Me = Metapterygota; Ne = Neoptera; Pa = Palaeoptera; Ph = Phalloneoptera; Po = Polyneoptera; Pt = Pterygota. Verwendete Gene: 12S und 16S rDNA = Untereinheiten der Ribosomen (Mitochondrium); 18S und 28S rDNA = Untereinheiten der Ribosomen (Nukleus); EF-1 α = Elongationsfaktor 1 α (Nukleus); H3 = Histon 3 (Nukleus); COI und COII = Untereinheiten der Cytochrom-c-Oxidase (Mitochondrium). **(9)** Nach WHEELER et al. (2001), kladistische Analyse molekulargenetischer Daten; Endopterygota nicht monophyletisch. **(10)-(12)** Nach TERRY & WHITING (2005), kladistische Analyse molekulargenetischer Daten: 3 Baumrekonstruktionen nach verschiedenen Methodenkombinationen; teilweise unter Einschluß der morphologischen Daten. **(13)** Nach KJER (2004), kladistische Analyse molekulargenetischer Daten. **(14)** Nach KJER et al. (2006), kladistische Analyse molekulargenetischer Daten.

tung für die gesamten Hexapoden sind die Publikationen der Arbeitsgruppen um M.F. Whiting und W. Wheeler (WHITING et al. 1997; WHEELER et al. 2001, Abb. 9; TERRY & WHITING 2005, Abb. 10-12), um K. Kjer (KJER 2004, Abb. 13; KJER et al. 2006, Abb. 14) und um G. Giribet (v.a. GIRIBET et al. 2004). Weitere Beiträge sind auf die basalen Verzweigungen der Hexapoden fokussiert sowie gleichzeitig auf die Stellung der Hexapoden im System der Arthropoden (GIRIBET et al. 2001; REGIER et al. 2005; MALLATT & GIRIBET 2006; NARDI et al. 2003a, siehe dazu auch DELSUC et al. 2003 und NARDI et al. 2003b). In den letzten Jahren wurde eine große Vielfalt von v.a. computergestützten Methoden entwickelt um Sequenzen zu alignieren, daraus Stammbäume zu rekonstruieren, und die Stärke der einzelnen Äste im Baum abzuschätzen. Die Frage nach der Sinnhaftigkeit der verschiedenen methodischen Ansätze sowie nach ihren jeweiligen Vorzügen und Nachteilen wird in der Fachliteratur heftig diskutiert.

Für bislang ca. 100 Hexapoden-Arten wurde das Genom der Mitochondrien vollständig sequenziert. Dieses Datenmaterial hat erlaubt, nach Unterschieden in der Anordnung der Gene im Genom zu suchen. Merkmale dieser Kategorie haben Hinweise auf die Verwandtschaft zwischen Hexapoden und Crustaceen (Krebstieren) geliefert (BOORE et al. 1998) und werden in Zukunft sicher eine Rolle bei der phylogenetischen Arbeit an Phthiraptera (Läuse) und Hymenoptera (Hautflügler) spielen, die diesbezüglich eine große Variationsbreite zeigen. Es ist jedoch inzwischen absehbar, dass Merkmale der mitochondrialen Genanordnung mangels Variabilität keine Aussagen zu den phylogenetischen Beziehungen zwischen den Ordnungen der Hexapoden erlauben werden (CAMERON et al. 2006). Weitere Gene sowie andere molekulare Strukturen befinden sich im „Versuchsstadium“ (siehe z. B. DJERNÆS & DAMGAARD 2006 zum Elongationsfaktor 1 α , EF-1 α ; PREDEL & ROTH im Druck zu Neuropeptiden).

Mit den „Dresden Meetings on Insect Phylogeny“, initiiert vom Autor und bislang 2003 und 2005 abgehalten, wurde ein Podium geschaffen, das der besseren Verständigung und Koordination der Arbeitsgruppen dient. Zusammenfassende Beiträge zu den Tagungsthemen sind in den **Entomologischen Abhandlungen**³ erschienen (z. B. KLASS 2003b).

Ziel des vorliegenden Beitrags ist es, einen Überblick über den aktuellen Kenntnisstand und die vielen noch offenen Fragen zur Stammesgeschichte der Hexapoden zu geben; im Fokus stehen die basalen Verzweigungen der Hexapoda, der Insecta, der Pterygota und der Neoptera. Viele morphologische Merkmale, die als

³ Die Zeitschrift wurde 2006 in „Arthropod Systematics & Phylogeny“ umbenannt.

Autapomorphien von Taxa vorgeschlagen wurden, werden kritisch diskutiert. Die Ergebnisse der auf morphologischer, molekularer oder kombinierter Basis durchgeführten Analysen werden verglichen. Die wichtigsten Merkmalsprogressionen, die die einzelnen Untergruppen der Hexapoden auszeichnen, werden dargestellt. In einem abschließenden Kapitel wird noch ein kurzer Überblick über die frühe Fossilgeschichte der Hexapoden gegeben.

2. Die Herkunft der Hexapoda

2.1. Gliederung der Arthropoda

Die Hexapoda sind eine Untergruppe der Arthropoda (Gliederfüßler), die sich vor allem durch ihren segmentalen Körperbau in Verbindung mit einem chitinösen Außenskelett und den Besitz von einem Paar Extremitäten (Beine im weitesten Sinne) je Segment auszeichnen. Die Extremitäten sind durch ihre Anpassung an sehr unterschiedliche Funktionen äußerst vielgestaltig; sie fungieren u.a. als Laufbeine, Schwimmbeine, Mundwerkzeuge, Greifzangen, Antennen, Sprunggabeln und Kopulationsapparate.

Die Arachnida (Spinnentiere) sind wie die Hexapoda eine fast durchgehend terrestrische Arthropoden-Gruppe; neben den Webspinnen, Skorpionen, Weberknechten und Milben gehören zu ihnen noch einige kleinere Ordnungen. Die artenarmen marinen Klassen Pantopoda (Asselspinnen) und Merostomata (in der rezenten Fauna nur noch durch die Pfeilschwanzkrebse, *Limulus*, vertreten) sind mit den Arachnida verwandt – wobei dies aber für die Pantopoda nicht eindeutig ist.

Die Crustacea (Krebstiere) sind eine vielgestaltige, überwiegend aquatische Klasse der Arthropoden, zu der neben den allbekannten Decapoda (Zehnfüßkrebse mit z. B. Hummer und Garnelen) und Isopoda (Asseln, mit vielen terrestrischen Vertretern) eine Vielzahl weniger auffälliger Untergruppen gehört. Decapoda wie auch Isopoda zählen zur großen Crustaceen-Untergruppe der Malacostraca, die unten noch von Bedeutung sein wird. Weitere wichtige Teilgruppen der Crustaceen sind die Branchiopoda (z. B. *Artemia*, *Triops* und *Daphnia*), die Cirripedia (Rankenfüßer, z. B. *Lepas*), die Copepoda (Ruderfüßkrebse, z. B. *Cyclops*), die Remipedia und die Ostracoda (Muschelkrebse).

Die terrestrischen Klassen Chilopoda (Hundertfüßer), Symphyla (Zwergfüßer), Diplopoda (Tausendfüßer) und Pauropoda (Wenigfüßer) werden oft als „Myriapoda“ zusammengefasst, doch ist nur für die beiden letztgenannten Gruppen eine enge Verwandtschaft gut begründet.

2.2. Myriapoden oder Crustaceen als Schwestergruppe der Hexapoden?

Lange Zeit herrschte in Fachkreisen Einigkeit darüber, dass die Hexapoden gemeinsam mit den „Myriapoden“ eine stammesgeschichtliche Einheit bilden. Die betreffenden Klassen wurden als „Tracheata“ oder „Atelocerata“ zusammengefasst. Der erste Name bezieht sich auf das Vorhandensein eines Tracheensystems mit einem Paar von Öffnungen (Stigmen) an vielen Rumpfabschnitten, der zweite auf den Verlust der Extremitäten eines der vorderen, am Bau des Kopfes beteiligten Segmente (das bei den Crustacea das hintere Antennenpaar bildet). Beide Merkmale könnten vielleicht als Parallelentwicklungen (Homoplasien) im Zuge der Anpassung an das Landleben erklärt werden. Ähnlichkeiten, die zumindest Insekten und Chilopoden in der Muskulatur und Innervierung der Tracheenstigmen zeigen, sprechen jedoch eher für eine Homologie des Tracheensystems (KLASS & KRISTENSEN 2001). Ein weiteres Argument für die „Tracheaten-Hypothese“ sind die bei allen Gruppen vorhandenen kutikulären Invaginationen (= Apodeme) im vorderen Kopfbereich: die vorderen Arme des Tentoriums (= kutikulares Innenskelett des Kopfes). Bei der phylogenetischen Interpretation solcher Apodeme im Kopfbereich ist allerdings Vorsicht geboten, da durchaus Homoplasien bekannt sind; dies ist u.a. aus MARVILLETs (1978, 1982) Vergleich von Kopfabodemen bei Crustacea-Isopoda (Asseln) und Pterygota ersichtlich (siehe auch BITSCH & BITSCH 2002: 164; KOCH 2001: 167).

Etwa seit Anfang der 1990er Jahre häufen sich jedoch die Indizien dafür, dass die Hexapoden mit den Crustaceen nächstverwandt und vielleicht sogar nur eine Untergruppe der Krebstiere sind. Die Hauptargumente kommen aus dem Vergleich des optischen Systems und der frühontogenetischen Entstehung des Nervensystems bei einzelnen Vertretern der Crustacea und Hexapoda sowie aus molekulargenetischen Analysen der Stammesgeschichte (Übersicht in RICHTER 2002).

Eine Gemeinsamkeit, die alle Crustaceen und Hexapoden teilen – sofern sie nicht augenlos sind – ist der annähernd identische Bau der Untereinheiten der Komplexaugen (Ommatidien) auf der Ebene der Einzelzellen. Wichtige Strukturmerkmale des Crustaceen-Hexapoden-Ommatidiums wurden aber auch bei einer Untergruppe der Chilopoden gefunden (Notostigmophora = Spinnenläufer; MÜLLER et al. 2003), womit sich die Frage stellt, ob das Fehlen der betreffenden Eigenschaften bei den (meisten) Myriapoden nicht auf sekundärer Veränderung beruht.

Bei Malacostracen und Insekten findet sich unter dem Komplexauge ein ähnlicher Satz von verschiedenen Nervenzelltypen, die den optischen Reiz an die

noch tiefer unter dem Auge liegenden optischen Ganglien weiterleiten (NILSSON & OSORIO 1997). Ferner zeigen diese optischen Ganglien eine ähnliche Gliederung in drei voneinander isolierte, in Reihe liegende Portionen (Neuropile): Lamina, Medulla, Lobula; bei etlichen Vertretern kommt als viertes Neuropil noch eine Lobulaplatte hinzu. Es ist einzusehen, dass diese Merkmale des optischen Systems bei den ursprünglichen Hexapodengruppen mit reduzierten oder fehlenden Komplexaugen (Protura, Collembola, Diplura) nicht oder nur teilweise ausgebildet sind. Die phylogenetische Stichhaltigkeit dieser Argumente wird aber klar dadurch begrenzt, dass mehrere der relevanten Merkmale bei Archaeognathen (mit wohlentwickelten Augen) nicht vorhanden sind (KLASS & KRISTENSEN 2001; SINAKEVITCH et al. 2003).

Ähnlichkeiten, die Malacostracen und Insekten gegenüber den Myriapoden in der Ontogenese des Nervensystems zeigen, betreffen v.a. das Vorhandensein **einzelner** Neuroblasten (Stammzellen des Nervensystems), deren Anordnung an der Ventralseite der Segmente sowie deren spezielle Teilungsabfolge (Übersichtsdarstellungen in SIMPSON 2001; DOHLE 2001; HARZSCH 2003; siehe DOVE & STOLLEWERK 2003 zu Myriapoda). Andere Crustaceen sind bislang leider nur fragmentarisch untersucht. Die untersuchten Branchiopoden (*Triops*, *Leptodora* und *Artemia*; siehe HARZSCH 2003) zeigen ebenfalls Neuroblasten und zumindest einige Elemente des für Malacostracen und Hexapoden typischen Zellteilungsmusters (es ist nur teilweise bekannt), doch weicht die räumliche Verteilung der Neuroblasten stark ab.

Die Gemeinsamkeiten im optischen System und in der Ontogenese des Nervensystems bestehen also vorwiegend zwischen den Hexapoden (teilweise nur den dicondylen Insekten) und den Malacostracen und gelten nur zum Teil auch für die Branchiopoden und andere Crustaceen-Gruppen. Damit ist aus morphologischer Sicht die Gruppe Malacostraca der interessanteste Kandidat als Schwestergruppe der Hexapoden.

Vor diesem Hintergrund ist es überraschend, dass in den bislang umfangreichsten molekulargenetischen Arbeiten die Branchiopoda als die nächsten Verwandten der Hexapoda erscheinen (MALLATT & GIRIBET 2006: 18S und 28S rDNA; REGIER et al. 2005: Elongationsfaktoren 1 α und 2 sowie große Untereinheit der RNA-Polymerase II) – ein Ergebnis, das mit einer Schwestergruppenbeziehung Hexapoda-Malacostraca unvereinbar ist. In GIRIBET et al. (2004: Abb. 2) erscheinen Collembola und Insecta als mit Crustaceen verwandt, eine die Protura und Diplura umfassende Gruppe bildet aber die Schwestergruppe der Myriapoden-Gruppe Symphyla.

Insgesamt sollte die Frage, ob die Malacostracen, die Branchiopoden oder die Myriapoden die nächsten Ver-

wandten der Hexapoden sind, derzeit noch als unentschieden gelten. Eine Beantwortung dieser Frage ist jedoch für die Rekonstruktion der Hexapoden-Phylogenie von eminenter Bedeutung, weil die Interpretation vieler Merkmale und deren Lesrichtung (Evolutionsrichtung, Polarität) bei den Hexapoden sehr davon abhängt, ob der Außengruppenvergleich mit Malacostracen, mit Branchiopoden, oder mit diversen Myriapoden durchgeführt wird.

2.3. *Devonohexapodus bocksbergensis*: ein mariner Ur-Hexapode?

Dieses aus dem unteren Devon (390 Millionen Jahre alt) stammende Fossil wurde von HAAS et al. (2003) als ursprünglicher Hexapode beschrieben, der noch ein vielsegmentiges Abdomen mit recht langen Extremitäten besitzt und primär aquatisch war. HAAS et al. (2003) nennen (1) das Fehlen der 2. Antennen am Kopf und (2) den einästigen Zustand der Rumpfextremitäten als Merkmale, die *Devonohexapodus* zu den Tracheata stellen. Merkmale, die auf Hexapoden hinweisen, sind (3) die Unterteilung des Rumpfes in zwei Abschnitte (Tagmata), der vordere („Thorax“ mit 3 Segmenten) mit langen, schlanken Beinen, und (4) der hintere („Abdomen“ mit ca. 35 Segmenten) mit kurzen, stämmigen Extremitäten; (5) die Ähnlichkeit der terminalen Extremitäten mit Cerci; (6) eine Differenzierung der beiden subterminalen Extremitätenpaare, die an die Gonapophysen (Valven, „Gonopoden“) des Ovipositors der Insekten erinnert; und (7) die Gliederung der „Thorax“-Extremitäten in (wahrscheinlich) nicht mehr als 6 Beinglieder.

Ein großes Problem in der Interpretation durch HAAS et al. (2003) liegt darin, dass die ventralen Teile des Kopfes mitsamt (zumindest) den Mandibeln und den 1. Maxillen am Fossil nicht erkennbar sind. Entweder gingen sie dem Tier nach dem Tod verloren; dann könnten aber durch den selben Prozess auch die 2. Antennen postmortal abhanden gekommen sein, womit Argument (1) fragwürdig wird. Oder am Kopf von *Devonohexapodus* gab es nie solche Strukturen; so gesehen kann *Devonohexapodus* auch ein sehr ursprünglicher Arthropode mit geringem Cephalisationsgrad sein (mit nur wenigen in die Kopfbildung einbezogenen Segmenten). Die mutmaßlichen „Thoraxbeine“ von *Devonohexapodus* entsprächen dann eher den Mundwerkzeugen als den Thoraxbeinen der Hexapoden. Mit dieser Interpretation wären die Argumente (3) und (4) hinfällig.

Auch die anderen Merkmale sind wenig überzeugend: (2, 7) Einästige Extremitäten wie auch Extremitäten mit nicht mehr als 6 Gliedern haben sich auch bei manchen Crustacea entwickelt. (5) Die terminalen Anhänge zeigen keine spezifischen Gemeinsamkeiten mit den Cerci der Diplura und Insecta, und sie könnten auch

der Furca diverser Crustacea entsprechen (von HAAS et al. 2003 nicht diskutiert). Ähnlich spezialisierte (sub)terminale Extremitäten treten auch bei anderen Arthropoden auf (Chilopoda; Symphyla; Malacostraca: Uropoden). (6) Auch das Gonopoden-artige Aussehen von zwei hinteren Extremitätenpaaren ist wenig spezifisch. Die Annahme einer Homologie mit den Gonapophysen des Insekten-Ovipositors würde ferner voraussetzen, dass ein Ovipositor bereits an der Basis der Hexapoden ausgebildet war (vergleiche Abschnitt 4.2.), wie auch eine weibliche Genitalöffnung deutlich vor der Spitze des Abdomens. Dies erscheint sehr unwahrscheinlich.

Damit sind die Argumente, die HAAS et al. (2003) für eine Stellung von *Devonohexapodus* an der Basis der Hexapoden geben, insgesamt kaum überzeugend (siehe auch WILLMANN 2005b).

3. Monophylie der Hexapoden

Gehen alle Hexapoden auf einen nur ihnen gemeinsamen Vorfahren zurück, d.h. sind sie monophyletisch? Die Monophylie der Hexapoden wurde zwar selten in Frage gestellt, doch ist sie morphologisch schwer zu begründen. Ein Teilproblem bei der Suche nach Merkmalen, die die Monophylie der Hexapoden belegen könnten, ist, dass die Frage nach der nächstverwandten Arthropodengruppe (Myriapoden, Branchiopoden oder Malacostracen) ungeklärt ist.

(1) Vergleicht man die Hexapoden mit den Myriapoden, dann ist ihr Hauptmerkmal die Bildung eines Abdomens, dem richtige Laufbeine fehlen; nur an den drei Thoraxsegmenten bleiben Laufbeine erhalten⁴, während Myriapoden an fast allen Rumpfsegmenten Laufbeine tragen. Die abdominalen Extremitäten sind jedoch bei den vier großen Untergruppen der Hexapoden in sehr unterschiedlicher Weise modifiziert. Bei den Collembola (mit nur 6 Abdominalsegmenten) sind die der Segmente 1, 3 und 4 als Ventraltubus, Retinaculum (Häkchen zum Halten der Sprunggabel) und Manubrium (Sprunggabel) ausgebildet; an allen drei Segmenten sind die linke und die rechte Extremität an ihrer Basis in der Körpermitte verwachsen. Bei Protura sind maximal an den Abdominalsegmenten 1-3 paarige, weniggliedrige Extremitätenstummel erhalten. Diplura und Insecta zeigen an den Segmenten 1-9 eine ähnliche Umformung der Extremitäten in lappenförmige Coxite, denen stiftförmige Styli sowie einziehbar Coxalbläschen aufsitzen. Bei den Diplura und Pterygota sowie bei den meisten Zygentoma sind dabei die beiden Coxite eines Segments mit dem eigentlichen, in der ventralen

⁴BITSCH & BITSCH (2004: 535) sprechen zwar auch von Apomorphien im Thorax der Hexapoden gegenüber dem aller anderen Arthropoden, nennen jedoch keine speziellen Apomorphien.

Mitte gelegenen Sternit zu einer einheitlichen Bauchplatte verschmolzen (Coxosternit). Angesichts dieser Umstände kann allenfalls eine moderate Reduktion der abdominalen Extremitäten als Autapomorphie der Hexapoda angesehen werden (siehe auch WILLMANN 2005a), was aber nicht sehr überzeugend ist.

Vergleicht man den Zustand der hinteren Rumpfssegmente bei Hexapoden und Crustaceen, dann ergeben sich ganz andere Aspekte. Auch die Malacostraca haben einen hinteren Rumpfabschnitt mit reduzierten und modifizierten Extremitäten (Pleon mit Pleopoden hinter dem Peraeon; mit segmentalen Ganglien); Branchiopoda haben einen völlig extremitätenlosen hinteren Rumpfabschnitt (auch Abdomen genannt; ohne segmentale Ganglien, DEUTSCH 2001: Abb. 2). Das „Abdomen“ der Branchiopoda kommt ob seines Mangels an Extremitäten und Ganglien nicht als Homologon des Hexapoden-Abdomens in Frage. Um Malacostrac-Pleon und Hexapoden-Abdomen als homolog zu sehen, müsste angenommen werden, dass die Vordergrenze dieses Körperabschnitts im Verlauf der Evolution verschoben wurde – was durchaus vorstellbar ist. Hier kommen auch die Segmentierungsgene (u.a. Hox-Gene) ins Spiel, die bei der Ontogenese und gegenseitigen Abgrenzung von Segmenten und Körperabschnitten eine große Rolle spielen (AVEROF & AKAM 1995; DEUTSCH 2001). Interessant ist das Verteilungsmuster der Gene **Antp** und **abd-A**, die ursprünglich beide entlang des größten Teils des Rumpfes exprimiert werden (so auch bei Branchiopoda). Im Gegensatz dazu ist bei der von ABZHANOV & KAUFMAN (2000) untersuchten Assel (Malacostraca) im wesentlichen **Antp** auf das Peraeon und **abd-A** auf das Pleon begrenzt, was der Begrenzung von **Antp** auf den Thorax und **abd-A** auf das Abdomen bei Insekten nahe kommt; bei beiden Taxa ist das letzte Segment des Abdomens bzw. Pleons (das die Cerci bzw. die Uropoden trägt) von der **abd-A** Expression ausgeschlossen. Ein drittes untersuchtes Gen (**Ubx**) verhält sich allerdings gegenläufig: Expression bei der Assel im Peraeon, bei den Insekten aber im Abdomen. Hinsichtlich der Homologie der Tagmata-Bildung bei Malacostraca und Hexapoda sind die Evidenzen also noch widersprüchlich (siehe auch HUGHES & KAUFMAN 2002). Es ist jedoch gegenwärtig nicht völlig auszuschließen, dass Reduktion und Modifikation abdominaler bzw. pleonaler Extremitäten bei Malacostraca und Hexapoda homolog sind – falls diese Taxa wirklich nächstverwandt sind – und damit vielleicht keine Autapomorphie der Hexapoden.

(2) MANTON (1964) und KOCH (2000a) interpretieren Apodeme der Kopfkapsel der Collembola und Diplura als echte hintere Arme des Tentoriums, homolog denen der Insecta. Das Vorhandensein dieser Struktu-

ren käme demnach als Autapomorphie der Hexapoda in Betracht (siehe auch WILLMANN 2005a). BITSCH & BITSCH (2002: 170) widersprechen jedoch der Homologisierung der Strukturen bei den Insekten und den beiden entognathen Gruppen.

Weitere Argumente für die Monophylie der Hexapoden (siehe KLASS & KRISTENSEN 2001) betreffen spezielle Eigenschaften der Komplexaugen-Ommatidien und der Cerci (Extremitäten des letzten Abdominalsegments: 10. bei Diplura, 11. bei Insecta). Sie können jedoch u.a. deshalb nicht überzeugen, weil den Diplura und Protura die Komplexaugen fehlen und die Collembola und Protura keine eindeutig mit den Cerci homologisierbaren Anhänge besitzen (ein sekundärer Verlust, wenn man für jedes Segment das ursprüngliche Vorhandensein von Extremitäten annimmt). Weitere Apomorphien, die bei allen oder mehreren Hexapoden-Gruppen auftreten, können deshalb nicht eindeutig für die Monophylie der Hexapoden sprechen, weil sie auch innerhalb der Myriapoden auftreten (z.B. Bildung eines Labiums durch mediane Verwachsung der beiden 2. Maxillen; BITSCH & BITSCH 2004: 535).

Im morphologisch begründeten Stammbaum von GIRIBET et al. (2004: Abb. 1) werden viele Merkmale angegeben, die die Monophylie der Hexapoda insgesamt sehr gut begründen würden. Der Bestand an Außengruppentaxa (3 Crustaceen-, 2 Chilopoden- und 2 Symphylen-Gattungen) ist jedoch für eine solche Feststellung zu lückenhaft (u.a. fehlen die Diplopoda und Pauropoda). Einige der für Hexapoden gelisteten Autapomorphien betreffen Merkmale, für die die Polarität allgemein sehr fragwürdig ist; und es ist ferner unklar wie die explizite Polaritätsannahme in der Analyse von GIRIBET et al. (2004) zustande gekommen sein soll, da die Hexapoda als ein Ast einer basalen Polytomie des Stammbaums erscheinen. „Autapomorphien“ dieser Kategorie sind: Corneazellen der Ommatidien als primäre Pigmentzellen (Merkmal 5); Ocellen ohne Fusion zu einem Naupliusauge (Merkmal 8); Laufbeine mit 6 Beingliedern (Merkmal 86); besondere Struktur der Ovariolen (Merkmal 164); Fehlen einer Verbindung der vorderen Arme des Tentoriums mit querliegendem Sklerit (Merkmal 44; alternativ kommt dessen Vorhandensein als Autapomorphie der Myriapoda in Frage). Andere Merkmalszustände könnten Autapomorphien umfangreicherer Arthropodengruppen sein, z.B. die mediane Verwachsung der beiden 2. Maxillen (Merkmal 24), oder der Merkmalszustand ist für zu viele Hexapodentaxa unbekannt, z.B. der Expressionsmodus des Gens *Distal-less* für die Protura, Diplura und Archaeognatha (Merkmal 32). In anderen Fällen ist die Kodierung der Merkmale problematisch: Mögliche Homologien mit Außengruppen wurden nicht berücksichtigt

(Merkmal 25: den Superlinguae des Hypopharynx homologe Strukturen sind vermutlich auch bei Crustaceen vorhanden, siehe BITSCH & BITSCH 2004: Merkmal 18). Bei einigen Merkmalen wurde eine problematische Vereinfachung durchgeführt oder wahrscheinlich nicht-homologe Strukturen verglichen; Beispiele sind die Beschränkung auf die reine Anzahl der Beinglieder beim Vergleich der Beine der verschiedenen Arthropodengruppen (Merkmal 86; siehe dazu u.a. BITSCH 2001; HASENFUSS 2002) und das Merkmal zu den Coxalbläschen (Merkmal 121; siehe dazu KLASS & KRISTENSEN 2001).

Unter den molekulargenetischen Studien deuten einige auf einen monophyletischen Ursprung der Hexapoden hin (WHEELER et al. 2001; KJER et al. 2006; MALLATT & GIRIBET 2006; REGIER et al. 2005), andere sprechen dagegen (z. B. GIRIBET & RIBERA 2000; GIRIBET et al. 2001, 2004: Abb. 2). In der Arbeit von NARDI et al. (2003a), deren Untersuchungen auf großen Teilen des mitochondrialen Genoms beruhen, erscheinen die Insecta als Untergruppe der Crustacea, weitab von den Collembola (Protura und Diplura sind in der Auswahl nicht enthalten). Allerdings sind die Ergebnisse in NARDI et al. (2003a) je nach verwendeter Analysemethode recht unterschiedlich, und die Äste der resultierenden Stammbäume nur schlecht unterstützt; ferner stehen auch die Biene *Apis* und die Laus *Heterodoxus* außerhalb der Insecta! Eine weiterführende Übersicht zu den molekulargenetischen Ergebnissen geben BITSCH et al. (2004).

Angesichts der dürftigen morphologischen Begründung der Hexapoden-Monophylie ist das Zitat von GIRIBET et al. (2004: 327) „The non-monophyly of hexapods is certainly shocking from a morphological perspective“ nicht sehr angemessen. Die Monophylie der Hexapoda sollte derzeit am besten als mäßig begründete Arbeitshypothese angesehen werden, jedoch mit viel verbleibender Unsicherheit. Für diese Sichtweise spricht auch, dass es – von einem Teil der molekulargenetischen Arbeiten abgesehen – keine überzeugenden Argumente dafür gibt, dass Teilgruppen der Hexapoden mit unterschiedlichen anderen Arthropoden verwandt wären.

4. Die basalen Verzweigungen innerhalb der Hexapoden

Innerhalb der Hexapoden sind vier Hauptlinien mehr oder weniger gut gesichert: Die Collembola, Protura, Diplura (mit den Untergruppen Campodeina = Rhabdura und Japygina = Dicellurata) und Insecta (mit Archaeognatha, Tricholepidion, Zygentoma und Pterygota). Die Monophylie der Collembola wie auch die der Protura steht außer Zweifel, da beide Gruppen zahlreiche Spezialentwicklungen aufweisen (BITSCH & BITSCH 2000, 2004). Die auffälligsten Besonderheiten der Col-

lembola sind die Reduktion des Abdomens auf 6 Segmente und die sehr spezialisierte Ausbildung der Extremitäten der Abdominalsegmente 1, 3 und 4 (Ventraltubus und Sprungapparat, siehe oben). Protura fallen durch das völlige Fehlen der Antennen auf; deren Funktion wird durch die Beine des 1. Thoraxsegments übernommen („Beintastler“). Die Monophylie der Insecta ist ebenfalls sehr gut unterstützt, die der Diplura moderat; beide Gruppen sollen hier diskutiert werden.

4.1. Monophylie der Diplura

Die Zusammengehörigkeit der Campodeina und Japygina ist nur mäßig gut begründet – vor allem weil sich verschiedene Merkmale widersprechen. Argumente für Monophylie der Diplura sind (1) eine spezielle Ausbildung des Gelenks zwischen Femur und Tibia, (2) ein besonderer Muskel zwischen Trochanter und Femur (MANTON 1972), der den Femur rotiert, und (3) eine Verfalzung der Galeae der Maxillen mit den seitlichen Loben (Superlinguae) des Hypopharynx (KRISTENSEN 1997: Abb. 21.2D, E, I). Ferner zeigen alle Diplura (4) einen speziellen Typ von Entognathie (KOCH 1997, 2000a, b, 2001): Die Mandibeln und Maxillen einer Seite sind dabei in eine gemeinsame Kiefertasche versenkt. In der ontogenetischen Entwicklung der Entognathie ist nach MACHIDA (2006) eine Rotation der labialen Teile zu erkennen, und es werden vom Dorsum des Maxillensegments Sklerite gebildet, die seitlich des Labiums zu liegen kommen (Admentum). (5) Gemäß BITSCH & BITSCH (2004) kann vielleicht auch der Verlust der vorderen Arme des Tentoriums als Autapomorphie der Diplura angesehen werden, nach KOCH (2000a) sind diese Elemente jedoch vorhanden. Alle einschlägigen Merkmale sind bislang nur bei wenigen Dipluren-Arten untersucht, und die Gelenkung zwischen Femur und Tibia müsste zu Vergleichszwecken bei Collembola und Protura nachuntersucht werden (BITSCH & BITSCH 2000).

Die 10-Segmentigkeit des Abdomens (KOCH 1997), mit den Cerci als Extremitäten des 10. Segments (KLASS 2001; MACHIDA 2006), kann derzeit nicht als Autapomorphie der Diplura angesehen werden, da die Segmentzahl des Abdomens bei den Großgruppen der Hexapoda zu variabel ist, um die Polarität dieses Merkmals zu bestimmen (11 oder 12 (?) bei Protura; 6 bei Collembola; 10 bei Diplura; 11 bei Insecta). Es sei betont, dass die Bildung der Cerci durch das 10. (Diplura) bzw. 11. Segment (Insecta) nicht deren Homologie widerspricht: bei beiden Taxa werden die Cerci vom **letzten** Abdominalsegment gebildet (dessen restliche Teile bei Pterygota teilweise reduziert sind, siehe Abschnitt 5.4.).

Auf der anderen Seite zeigen (1) die Ovarien bei Japygina eine Organisation wie bei ursprünglichen Insek-

ten: kammartige (segmentale?) Gliederung in hintereinanderliegende Untereinheiten (Ovariolen), die cytologische Struktur des Germarium-Vitellarium-Bereichs der Ovariolen folgt dem panoistischen Typ. Campodeina zeigen hingegen eine Organisation wie bei Collembola und Protura: Ovarium sackartig ungegliedert, die cytologische Struktur in Germarium und Vitellarium folgt (wie bei Collembola) dem meroistischen Typ (z. B. HEMING 2003; ŠTYS & BILÍŇSKI 1990; ŠTYS et al. 1993; BILÍŇSKI & SZKLARZEWICZ 1991; KRISTENSEN 1997; BITSCH & BITSCH 1998, 2000). Bei diesem Merkmalskomplex ist allerdings keine klare phylogenetische Interpretation und Abschätzung von Parallelentwicklung möglich, so dass er der Monophylie der Diplura nicht wirklich widerspricht. Die Campodeina haben mit den Collembola und Protura ferner (2) das Fehlen von Tracheenstigma am Abdomen gemeinsam.

Monophyletische Diplura resultieren mit schwacher bzw. deutlicher Unterstützung in den kladistischen Analysen von BITSCH & BITSCH (2000) und GIRIBET et al. (2004: Abb. 1), nicht jedoch in BITSCH & BITSCH (2004). Die molekulargenetischen Ergebnisse sprechen eindeutig für die Monophylie der Diplura (WHEELER et al. 2001; KJER 2004; KJER et al. 2006; GIRIBET et al. 2004: Abb. 2).

†*Testajapyx* aus dem Karbon wurde von KUKALOVÁ-PECK (1987: Abb. 1-9; 1991) als Diplure eingestuft. Dieses Tier war jedoch anscheinend ectognath (mit freiliegenden Mundwerkzeugen) und besaß wohlentwickelte Komplexaugen und Palpen – im Gegensatz zu allen rezenten Dipluren; andererseits waren aber die Cerci zangenförmig wie bei den Japygidae. Die Zugehörigkeit dieses Fossils zu den Diplura oder sogar Japygina (Zangen!) würde die Annahme zahlreicher Parallelentwicklungen bedeuten, jedoch ist eine solche Stellung nur sehr schlecht begründet (die in KUKALOVÁ-PECK 1987, 1991 genannten möglichen Synapomorphien sind wenig überzeugend; siehe auch BITSCH 1994; KRISTENSEN 1997).

4.2. Monophylie der Insecta

Für die Insekten ist Monophylie von morphologischer Seite äußerst überzeugend begründet, und sie wird auch von molekulargenetischer Seite durchgehend bestätigt (KJER 2004; KJER et al. 2006; 18S+28S rDNA Baum in WHEELER et al. 2001; GIRIBET et al. 2004: Abb. 2; REGIER et al. 2005; MALLATT & GIRIBET 2006). In der phylogenetischen Analyse von BEUTEL & GORB (2006) sind die Insecta die bei weitem am stärksten unterstützte Teilgruppe innerhalb der Hexapoden, und auch in BITSCH & BITSCH (2004) ist ihre Monophylie eindeutig. Die Insecta werden oft auch als Ectognatha bezeichnet; dieser Name bezieht sich auf die vermutlich plesiomorphe (ursprüngliche) Eigenschaft, dass die Basis der

Mundwerkzeuge frei liegt und nicht von langen Wangenfalten seitlich umwachsen ist wie bei den entognathen Gruppen Collembola, Protura und Diplura. Sehr kurze Wangenfalten sind jedoch auch bei ursprünglichen Insecta vorhanden (z. B. STURM & MACHIDA 2001: Abb. 8.7. a für Archaeognatha).

Apomorphien, die sich in allen großen Teilgruppen der Insecta finden, sind u.a.: (1) Der Bau der Antennen mit Muskulatur nur im Basalglied (Scapus) und dem Johnstonschen Organ – ein Sinnesorgan, das die Auslenkung der Antenne misst – im zweiten Glied (Pedicellus); die restlichen, muskellosen Antennenglieder werden als Flagellum zusammengefasst. Die Antennen der anderen Hexapodengruppen haben Muskulatur in allen Gliedern bis auf das letzte, ein Johnston'sches Organ fehlt. (2) Im kutikularen Innenskelett des Kopfes verbinden sich die hinteren Tentorialarme der beiden Seiten in der Kopfmittle zu einem stabilen Querrohr (KOCH 2000a); vielleicht sind auch die hinteren Tentorialarme insgesamt eine Autapomorphie der Insecta (BITSCH & BITSCH 2002). (3) Der Prätarsus, das krallentragende letzte Beinglied, ist stark reduziert, und die Krallen gelenken mit dem distalen Rand des letzten Tarsengliedes. (4) Der Tarsus der Beine ist in mehrere Glieder unterteilt. (5) Das letzte (11.) Tergit des Abdomens trägt einen langen, geringelten medianen Fortsatz, das Terminalfilum (= Paracercus), das allerdings innerhalb der Pterygota nur noch bei den Ephemeroptera in dieser Form erhalten ist. (6) Im Gefäßsystem sind die Antennengefäße von der Aorta getrennt (PASS 1991, 1998, 2000; PASS et al. 2006). (7) BITSCH & BITSCH (2004) nennen ferner die Mündung der Labialdrüsen an der vorderen Basis des Labiums, innerhalb eines zwischen Labium und Hypopharynx gelegenen Raumes (= Salivarium).

In der Embryonalentwicklung ist kennzeichnend, dass (8) die Serosa die Unterseite des Embryos von beiden Seiten her überfaltet und so vorübergehend eine unter ihm liegende Höhle bildet; Teile der inneren Faltenwand werden vom Embryo abgegeben und sind somit als Amnion zu bezeichnen (MACHIDA 2006). Die Überfaltung, die im weiteren Verlauf der Embryonalentwicklung wieder aufgelöst wird, ist bei Archaeognatha sehr kurzlebig. Ferner sind bei Embryonen der Insecta (9) die Extremitäten des 1. Abdominalsegments vorübergehend als drüsige Pleuropodien ausgebildet.

Von besonderer Bedeutung ist (10) die Bildung eines Ovipositors (Legerohr) an der Ventralseite der Abdominalsegmente 8 und 9 der Weibchen (zur morphologischen Grundausstattung siehe KLASS 2003a). Die Hauptelemente dieser komplexen Struktur sind die Coxite der beiden Segmente (Valviferen), deren zu Valven verlängerte Coxalbläschen (1. und 2. Valven oder Gonapophysen; BITSCH 1994), die nach hinten verlängerten

Coxalloben des 9. Segments (3. Valven oder Gonoplags) sowie mehrere kleine Sklerite an der Basis (u.a. Reste der eigentlichen Sternite). Die 1. und die 2. Gonopophysen einer Seite sind durch ein Nut-und-Feder-System der Länge nach miteinander verfalzt, und die vier Gonopophysen umschließen gemeinsam einen Eikanal. Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt ursprünglich noch am Hinterrand des 7. Abdominalsegments (so bei *Archaeognatha* und *Zygentoma*), von wo aus die Eier nach hinten in den Eikanal eingeschleust werden. Sklerite am seitlichen Vorderrand des 9. Abdominalsegments (das Gonangulum und seine Vorläufersklerite) bilden eine Formation, die eine koordinierte gegenseitige Bewegung der Gonopophysen gestattet, wodurch diese langsam in ein Medium oder einen Spaltraum eingeschoben werden können, wohin die Eier dann gezielt abgelegt werden können. Das Medium bietet den Eiern Schutz und ist oft selbst die Nahrungsgrundlage für die schlüpfenden Larven (z.B. lebendes Pflanzengewebe). Durch geringe Änderungen in seiner Länge und Ausgestaltung (z.B. Härte, Besatz mit Sägezähnen) kann der Ovipositor an verschiedene Eiablage-Substrate angepasst werden. Das Spektrum reicht vom kurzen, stämmigen Sägewerkzeug der Libellen bis hin zum dünnen, oft mehr als körperlangen Legebohrer der Schlupfwespen. Durch seine funktionelle Vielfältigkeit ist der Ovipositor sicher ein Organ, das viel zum großen Erfolg der Insekten beigetragen hat – auch wenn er später bei vielen Untergruppen der Pterygota wieder reduziert wurde. Die Gonopophysen sind übrigens bei vielen *Archaeognatha* und *Zygentoma* auch bei den Männchen vorhanden; früher wurden sie oft als „Parameren“ bezeichnet.

4.3. Beziehungen Collembola – Protura – Diplura – Insecta

Die Zusammenfassung der Collembola, Protura und Diplura als „Entognatha“ (z.B. in HENNIG 1969) beruhte einerseits auf einfachen Reduktionen, v.a. der (1) Komplexaugen und (2) Malpighischen Gefäße, andererseits (3) auf der Entognathie, d.h. dem Einschluss der Mandibeln und Maxillen in ein Mundrohr. Diese Hypothese wird heute kaum mehr vertreten, vor allem weil die Grundzüge der ontogenetischen Entstehung und Adultarchitektur der Entognathie bei Collembola und Protura einerseits (= *Ellipura*) und den Diplura andererseits sehr unterschiedlich sind (KOCH 1997; IKEDA & MACHIDA 1998; MACHIDA 2006; KRISTENSEN 1997). Bei allen Gruppen bildet sich das Mundrohr dadurch, dass Mandibeln und Maxillen von seitlichen Wangenfalten (= Cranialfalten) überwachsen werden, deren vordere und hintere Ränder sich mit dem Labrum (vorne) und dem Labium (hinten) zu einem geschlossenen Rohr verbinden. Mandibeln und Maxillen sind bei den *Ellipura*

jeweils einzeln in eine Kiefertasche versenkt, bei Diplura gemeinsam. Bei *Ellipura* werden die basalen Teile des Labiums durch posteroventrale Ausläufer der Wangenfalten vom Hinterhauptsloch getrennt, bei Diplura bleibt der Kontakt Labium–Hinterhauptsloch erhalten. Wangenfalten, wie sie bei den entognathen Gruppen die Seitenteile des Mundrohres bilden, treten in sehr kurzer Form auch bei *Archaeognatha* und der Gattung *Tricholepidion* (STANICZEK 2000) auf, so dass sie vermutlich zur Grundausrüstung der Hexapoda gehören und eine parallele Verlängerung bei *Ellipura* und Diplura recht plausibel erscheint.

Andere Argumente sprechen für eine nähere Verwandtschaft von Dipluren und Insekten und stehen damit direkt der Entognatha-Hypothese entgegen. Vor allem (1) zeigt das Flagellum (= Geißel) der Spermatozoen bei Diplura (*Campodeina* und *Japygina*) und Insecta eine Weiterentwicklung, die den *Ellipura* fehlt: Das übliche Axonem des Flagellums, mit 2 zentralen Mikrotubuli und 9 in Form eines Zylinders angeordneten peripheren Doppel-Mikrotubuli, ist von einem weiteren Zylinder aus 9 Mikrotubuli umgeben (DALLAI 1998; JAMIESON et al. 1999). (2) In der Embryonalentwicklung bildet sich nur bei Insecta und Diplura eine sekundäre Embryonalhülle (das Amnion), die durch Zellteilungen entlang der Ränder des Embryos um das Ei herumwächst und die primäre Embryonalhülle (die Serosa) verdrängt (MACHIDA 2006: Abb. 4). Ein Reduktionsmerkmal kommt noch hinzu: (3) Die bei vielen „Myriapoden“ (HAUPT 1973) und vermutlich auch bei Malacostracen (KLASS & KRISTENSEN 2001) am Kopf vorhandenen Temporalorgane (Tömösvarysche Organe) sind bei Collembola („Postantennalorgane“) und Protura („Pseudoculi“) erhalten, fehlen aber immer bei Diplura und Insecta. (4) Das Vorhandensein von Rektalampullen und -papillen am Enddarm kommt als weitere Synapomorphie der Diplura und Insecta in Frage (BITSCH & BITSCH 1998), doch sollten weitere Taxa untersucht werden. Auch die ähnliche Reduktionsform der abdominalen Extremitäten stützt vielleicht die Verwandtschaft der beiden Taxa: Coxitplatten (oft mit dem Sternum verwachsen), denen Styli und Coxalbläschen aufsitzen. Weitere von KUKALOVÁ-PECK (1991) postulierte apomorphe Gemeinsamkeiten im Bau der abdominalen Extremitäten (v.a. der Coxite) müssten noch durch einen Vergleich der Muskulatur untermauert werden. Merkmale der Beinkralen (paarig) und der Cerci stützen vielleicht ebenfalls eine Gruppe Diplura + Insecta, ihre phylogenetische Interpretation ist allerdings zu mehrdeutig.

Die Zusammenfassung von Collembola und Protura als *Ellipura* ist morphologisch nicht sehr gut begründbar (z.B. KOCH 1997, 2000a, b, 2001), was sich auch in den

kladistischen Analysen von BITSCH & BITSCH (1998, 2000, 2004), GIRIBET et al. (2004: Abb. 1) und BEUTEL & GORB (2001, 2006) zeigt. Das stärkste Argument ist (1) die spezielle Form der Entognathie (siehe oben). Eine weitere apomorphe Gemeinsamkeit ist (2) die furchenartige „linea ventralis“ entlang der ventralen Mittellinie von Labium und Halsbereich, die sich von den Öffnungen der Labialdrüsen aus nach hinten erstreckt (siehe WILLMANN 2005a: Abb. A. 6). Ob (3) die Anbindung von hinteren Teilen des (reduzierten) Pronotums an das Mesonotum eine weitere Synapomorphie von Collembola und Protura sein kann, ist zweideutig (BITSCH & BITSCH 2000; BRETTFELD 1963). (4) Möglicherweise ist auch eine Umbildung distaler Teile der Extremitäten der vordersten Abdominalsegmente zu blasenartigen Strukturen eine Synapomorphie der beiden Taxa; bei Collembola sind diese Strukturen nur am 1. Abdominalsegment vorhanden und mitsamt der Extremität median verwachsen: Endbläschen des Ventraltubus; bei Protura findet man sie maximal an den Segmenten 1-3. Diese Elemente zeigen wahrscheinlich keine Lageübereinstimmung mit den Coxalbläschen der Diplura und basalen Insecta (KLASS & KRISTENSEN 2001).

Widersprüche zur Monophylie der Ellipura kommen einerseits aus der Embryologie. Die Protura sind die einzigen Hexapoden, bei denen die primäre Embryonalhülle (Serosa) zur Bildung der definitiven Dorsalwand des Tieres beiträgt, was mit Crustaceen und Myriapoden übereinstimmt und damit für Hexapoden plesiomorph erscheint. Der Verlust dieser Eigenschaft der Serosa spricht für ein Monophylum Collembola + Diplura + Insecta (MACHIDA 2006).

Auch die molekulargenetischen Analysen widersprechen der Monophylie der Ellipura. Ganz im Widerspruch zu allen morphologischen Argumenten erscheinen dort meist die Diplura und Protura als Schwestergruppen (KJER 2004; KJER et al. 2006; WHEELER et al. 2001: 18S+28S rDNA Stammbaum; GIRIBET et al. 2004: Abb. 2; MALLATT & GIRIBET 2006); dieses Ergebnis findet sich unter Verwendung ganz unterschiedlicher Datensätze und Analyseverfahren, oft mit starker Unterstützung. Die Collembola resultieren meist als Schwestergruppe der Diplura + Protura (KJER 2004; KJER et al. 2006; MALLATT & GIRIBET 2006), in Entsprechung zu HENNIGS (1969) Entognatha-Hypothese, nur in WHEELER et al. (2001) sind sie die Schwestergruppe der Insecta. (In GIRIBET et al. 2004 ist dazu keine Aussage enthalten, da die Hexapoda nicht als Monophylum erscheinen.)

Damit bleiben insgesamt die Beziehungen zwischen Collembola, Protura, Diplura und Insecta recht unklar, und die Monophylie der Diplura steht ebenfalls immer noch zur Diskussion.

5. Die basalen Verzweigungen innerhalb der Insecta

Es steht heute außer Frage, dass die basale Schwestergruppenbeziehung innerhalb der Insecta zwischen den Archaeognatha und den Dicondylia liegt; beide Taxa sind durch Autapomorphien gut begründet. Die Dicondylia umfassen die Zygentoma (Fischchen) und die Pterygota sowie die enigmatische, Fischchen-artige Gattung *Tricholepidion*, die formell den Zygentoma zugeordnet wird. Für die Pterygota ist Monophylie sehr gut begründet, v.a. durch den Flugapparat. Die Monophylie der Zygentoma (exkl. *Tricholepidion*) ist jedoch fragwürdig, und die phylogenetische Position von *Tricholepidion* ist ungeklärt. Nur ausnahmsweise erscheinen in molekulargenetischen Analysen mit einer geringen Zahl von Hexapodentaxa die Archaeognatha + Zygentoma als die Schwestergruppe (REGIER et al. 2005) oder als eine Teilgruppe (GIRIBET et al. 2004: Abb. 2) der Pterygota.

5.1. Monophylie der Archaeognatha

Autapomorphien der Archaeognatha sind u.a. (1) die sehr großen, dorsal zusammenstoßenden Komplexaugen, (2) die Zweilappigkeit der labialen Fortsätze Glossa und Paraglossa, (3) ein dreieckiger Fortsatz am 1. Glied der Maxillarpalpen (STURM & MACHIDA 2001: Abb. 8. 8) sowie (4) das Fehlen von Tracheenstigmen am 1. Abdominalsegment. BITSCH & BITSCH (2004) nennen weitere mögliche Autapomorphien dieser insgesamt recht einheitlichen Insektengruppe.

5.2. Monophylie der Dicondylia

Die Dicondylia zeigen mehrere Autapomorphien, von denen (1) das zusätzliche vordere Mandibelgelenk (zwischen Mandibelbasis und Rand der Kopfkapsel) die bekannteste und vielleicht funktionell interessanteste ist. Untersuchungen der letzten Jahre haben gezeigt, dass dieses Merkmal recht komplex ist (STANICZEK 2000; FÜRST VON LIEVEN 2000; KOCH 2001: 153). Das Gelenk zeigt bei den Zygentoma, *Tricholepidion* und den Larven der Ephemeroptera (bei [sub]imaginalen Eintagsfliegen sind die Mundwerkzeuge atrophiert) noch eine sehr lockere Fügung, die eine 3-dimensionale Bewegung erlaubt; eigentlich besteht im vorderen Mandibelgelenk vielmehr eine doppelte Artikulation, eine mit der Basis des vorderen Tentorialarms, eine mit dem Rand des Clypeus. Nur bei Odonata und Neoptera findet sich ein fest gefügtes Kugelgelenk. Ein Vorstadium zur Ausbildung des vorderen Mandibelgelenkes mag darin gesehen werden, dass auch bei Collembola, Diplura und Archaeognatha eine Interaktion zwischen dem vorderen Teil der Mandibel und dem Rand der Kopfkapsel zu erkennen ist. Bei Collembola zeigen die einander gegenüberliegenden Teile gelenkartige Differenzierungen;

bei Archaeognatha wird der Kontakt der Skleritränder dadurch bewirkt, dass die dazwischenliegende Membran sehr schmal ist (KOCH 2001). KOCH (2001) räumt mit Bezug auf die gelenkartigen Strukturen bei Archaeognatha und Collembola die Möglichkeit ein, dass das vordere Mandibelgelenk nicht eine Autapomorphie der Dicondylia sondern eine Plesiomorphie der Hexapoda ist, d.h. bei den nicht-dicondylen Gruppen sekundär wieder vereinfacht wurde. Die doppelte Gelenkung der Mandibel ist außerdem nicht nur bei den Dicondylia sondern auch bei einigen „Myriapoden“ und Crustaceen vorhanden (BITSCH & BITSCH 2004: 518). Damit ist die phylogenetische Interpretation dieses Merkmals insgesamt recht unsicher geworden.

Weitere Apomorphien der Dicondylia (einschließlich *Tricholepidion*), die sich an der Kopfkapsel zeigen, hängen vermutlich funktionell mit der Dicondylie der Mandibel zusammen: sie bewirken eine Verfestigung bestimmter Partien der Kopfkapsel, die somit einem stärkeren Biss der Mandibel standhalten kann, und durch sie werden auch die Ansatzflächen für Muskeln vergrößert. Dazu gehören (2) der Epistomalsulcus (= Clypeofrontalsulcus), eine quer von der linken zur rechten Mandibelbasis verlaufende Einfaltung der Kutikula („Naht“), die den Bereich zwischen den Mandibelbasen versteift; dieser Sulcus bildet die Grenze zwischen den Kopfreionen Clypeus (Kopfschild) und Frons (Stirn) (BITSCH & BITSCH 2000; parallel auch bei Chilopoden entstanden). (3) Am Kopffinnenskelett verschmelzen die vorderen Arme des Tentoriums im Kopffinnern, was ebenfalls zur Querversteifung der Kopfkapsel beiträgt. (4) Am dorsalen Hinterrand des Kopfes ist der dortige Abschnitt des Postoccipitalsulcus nach innen vertieft (siehe STANICZEK 2000); der Unterschied zu den Archaeognathen scheint aber nicht sehr deutlich zu sein.

Der schrittweise Ausbau des vorderen Mandibelgelenkes – falls dies die richtige Lesrichtung ist – und der Kopfsulci (Kopf„nähte“) ermöglicht den Dicondylia die Aufnahme immer festerer Nahrung und schließlich die Anpassung an viele neue Nahrungsquellen. Diese korrelierten Neuerungen sind neben dem Ovipositor sicher ein weiteres Schlüsselmerkmal für den Artenreichtum und die ökologische Diversität der Insekten.

Eine weitere Apomorphie trifft zumindest auf Zygentoma und Pterygota zu (bei *Tricholepidion* nicht untersucht): (5) Im Tracheensystem sind Verbindungen zwischen allen aufeinanderfolgenden Segmenten (Kommissuren) und zwischen linker und rechter Seite (Konnektive) regelmäßig ausgebildet. Einzelne Quer- und Längsverbindungen wurden auch im Thorax von Archaeognathen nachgewiesen (STOBBART 1956; STURM & MACHIDA 2001). Diplura besitzen Längsverbindungen aber höchstens eine Querverbindung im hinteren Abdomen (BITSCH & BITSCH 1998). (6) Die Präsenz ei-

nes unpaarigen Eizahns im Stirnbereich der Kopfkapsel des schlupffreien Embryos könnte ebenfalls eine Autapomorphie der Dicondylia sein (STURM & MACHIDA 2001: 173); er ist u.a. für Zygentoma, Odonata, Dermaptera, Plecoptera und Neuroptera bekannt (siehe KLASS 2003: 112), nicht aber für Archaeognatha. (7) STURM & MACHIDA (2001: 153, 173) nennen ferner die Mikropyle (Befruchtungspore) am Ei.

Lange wurde das sogenannte Gonangulum, ein spezielles paariges Gelenksklerit an der Basis des Ovipositors, für eine der überzeugendsten Autapomorphien der Dicondylia gehalten. Dies ist aber mittlerweile zumindest sehr zweideutig (KLASS 2003a: 202; unpubl. Ergebnisse). Das Gonangulum setzt sich aus zwei Komponenten zusammen, einem anteromesalen und einem posterolateralen Sklerit; beide sind vermutlich Teile der Extremitätenbasis des 9. Abdominalsegments, das erstere könnte aber auch dem eigentlichen Sternum angehören. Beide Komponenten sind bei Archaeognatha vorhanden und voneinander getrennt (Laterocoxit und Präcoxit in BITSCH 1974; siehe KLASS 2003a: Abb. 64). Bei den Zygentoma, bei *Tricholepidion* (KRISTENSEN 1997), bei den meisten Neopteren, die einen Ovipositor besitzen, und bei der Odonaten-Gattung *Epiophlebia* sind die beiden Komponenten jederseits zu einem Sklerit verschmolzen. Bei den restlichen Ovipositor-tragenden Odonata und vermutlich auch bei einigen ursprünglichen Dermaptera sind sie noch deutlich getrennt – wie bei den Archaeognatha (KLASS 2003a). (Ephemeroptera haben den Ovipositor vollständig verloren und können daher zu dieser Fragestellung nicht beitragen.) Alle genannten Dicondylia unterscheiden sich jedoch von den Archaeognatha darin, dass das vordere Teilsklerit zur Mitte hin mit der Basis der 1. Gonapophysen ein Gelenk bildet; ob dies eine Autapomorphie der Dicondylia sein könnte bleibt ungewiss, da die Lesrichtung des Merkmals nicht geklärt ist.

Auch für weitere interessante Merkmale ist die Polarität zweideutig: Archaeognatha, Zygentoma und Ephemeroptera besitzen ein Septum, das das Lumen des Cercus vom restlichen Hämolympfraum trennt und den Hämolympfstrom lenkt. Diese Septen sind bei Zygentoma und Ephemeroptera muskulär, nicht aber bei Archaeognatha (GEREBEN-KRENN & PASS 1999, 2000; PASS et al. 2006). Die Dicondylia zeigen in der Ontogenese eine vollständig superfizielle Furchung (KRISTENSEN 1997; STURM & MACHIDA 2001: 173), doch das Merkmal ist phylogenetisch nicht eindeutig interpretierbar (siehe Daten in BITSCH & BITSCH 1998). Dasselbe gilt für das Vorkommen eines speziellen kristallinen Proteins („crystallomitin“) in den modifizierten Mitochondrien („mitochondrial derivatives“) des Spermatozoenflagellums (zur Verteilung über die Taxa siehe u.a. JAMIESON et al. 1999).

Die Monophylie der Dicondylia wird von allen kladistischen Analysen morphologischer Merkmale bestätigt (BEUTEL & GORB 2001, 2006; BITSCH & BITSCH 2004; GIRIBET et al. 2004: Abb. 1) sowie von fast allen molekular-genetischen Analysen (KJER 2004; KJER et al. 2006; WHEELER et al. 2001: 18S+28S rDNA Stammbaum; MALLATT & GIRIBET 2006; Ausnahmen siehe oben).

5.3. Monophylie der Zygentoma (ohne *Tricholepidion*)

Auch unter Ausschluss der Gattung *Tricholepidion* ist die Monophylie der Zygentoma – mit den Untergruppen Lepismatidae, Nicoletiidae (inkl. Atelurinae), Protrine-muridae und Maindroniidae (KOCH 2003) – schwer zu begründen. Oft genannt wird der flache Habitus mit einer horizontalen Orientierung der dorsoventral abgeflachten Coxen und Femora (KOCH 2003; BITSCH & BITSCH 2004; WILLMANN 2005a). Hier ist anzumerken, dass ein solcher Habitus eine günstige Ausgangsform bildet für die Entstehung des Fluges nach der Hypothese von HASENFUSS (2002), die meiner Meinung nach insgesamt sehr überzeugend ist (siehe Abschnitt 5.4.). Es handelt sich also vielleicht um den ursprünglichen Habitus der Dicondylia. Bei *Tricholepidion* ist diese Eigenschaft weniger deutlich als bei den (restlichen) Zygentoma.

Die runden Linsen der Komplexaugen-Ommatidien sind angesichts der allgemeinen Reduktion der Augen bei Zygentoma ebenfalls nicht sehr überzeugend. Andere Merkmale, die zur Begründung monophyletischer Zygentoma genannt wurden, schließen notwendigerweise viele Homoplasien ein (Fehlen der Superlinguae des Hypopharynx, Erweiterung des Endgliedes der Labialpalpen, Verlust der Ocellen), sind strukturell uneinheitlich (Konjugation der Spermatozoen), oder entsprechen vielleicht Strukturen bei Pterygota (Gelenk der Cerci) – und sind daher nicht aufschlussreich (siehe BITSCH & BITSCH 2004: 542). Da die meisten der letztgenannten Merkmale auch auf *Tricholepidion* zutreffen und als Synapomorphien von Zygentoma und *Tricholepidion* in Frage kommen, werden sie in Abschnitt 5.5. nochmals aufgegriffen.

KOCH (2003) nennt als eine den Lepismatidae und Maindroniidae gemeinsame Apomorphie flügelartige Vorsprünge an den vorderen Armen des Tentoriums, an denen Teile des Mandibeladduktors entspringen. Gleichartige Elemente sind unter den Pterygota zumindest von Mantodea und Phasmatodea bekannt (K.-D. Klass eingereichtes Manuskript), und in diesem Bereich des Tentoriums setzt auch ein Mandibeladduktor an (Muskel 21 in LEVEREAULT 1938); die phylogenetische Interpretation des Merkmals ist daher unklar.

Gegen die Monophylie der Zygentoma spricht u.a. die Verschmelzung der vorderen und hinteren Teile des Tentoriums bei Zygentoma-Maindroniidae und Pterygo-

ta (KOCH 2003), die als Synapomorphie dieser beiden Taxa interpretiert werden könnte. Zygentoma zeigen bezüglich des Vorhandenseins von Styli und Coxalbläschen und der Verwachsung von Coxiten und Sternum an den Abdominalsegmenten 1-7 sehr unterschiedliche Zustände; da bei Pterygota an diesen Segmenten immer Styli und Coxalbläschen fehlen sowie Coxite und Sternum verwachsen sind, könnten aus diesem Merkmalskomplex Synapomorphien für Pterygota und Teilgruppen der Zygentoma abgeleitet werden. Es haben hier aber sicher viele Parallelentwicklungen stattgefunden, und paläozoische Fossilien scheinen zu zeigen, dass bei frühen Pterygota noch Styli vorhanden waren (u.a. *Namurodiapha* in KUKALOVÁ-PECK 1990).

Die molekulargenetischen Analysen von GIRIBET et al. (2004: Abb. 2) und REGIER et al. (2005) enthalten Vertreter mehrerer Familien der Zygentoma: Lepismatidae und Nicoletiidae. In beiden Arbeiten bilden die zwei Taxa ein Monophylum, allerdings bilden auch Archaeognatha und Zygentoma zusammen ein Monophylum. Letzlich können daher auch diese Ergebnisse die Monophylie der Zygentoma nicht wirklich belegen.

5.4. Monophylie der Pterygota

Die Monophylie der geflügelten Insekten ist heute allgemein akzeptiert. Abgesehen vom Flugapparat (siehe unten) wird diese Hypothese von zwei Merkmalen des Kreislaufsystems gestützt (PASS 1991, 1998; PASS et al. 2006): (1) Verlust des den Ösophagus umgreifenden Ringgefäßes am Vorderende der Aorta (Gefäß nachgewiesen bei Collembola, Diplura, Archaeognatha und Zygentoma). (2) In den Beinen verlaufen bindegewebige Diaphragmen, die die distal- und basalwärts gerichteten Hämolympoströme voneinander trennen. (3) Am kutikularen Innenskelett des Kopfes sind die vorderen und die hinteren Teile des Tentoriums miteinander verschmolzen – ein Merkmal, das aber auch die Zygentoma-Maindroniidae zeigen (KOCH 2003). (4) Der fast vollständige Verlust des bindegewebigen Innenskeletts in Thorax und Abdomen (u.a. BOUDREAUX 1979: 188; siehe Kapitel 7 zu Resten bei Dictyoptera). ROUSSETS (1973) Vergleich der Zygentomen *Thermobia* und *Nicoletia* indiziert, dass zumindest im Abdomen der Umfang dieses Innenskeletts auch innerhalb der Zygentomen stark variiert. Überhaupt wären aus einem Vergleich dieser Elemente bei Diplura, Archaeognatha und verschiedenen Zygentoma interessante Merkmale zu erwarten; viele Daten dazu sind bereits verfügbar (Zitate und initiale Diskussion in BITSCH & BITSCH 2002). (5) Die seitlichen Teile des 11. Abdominaltergits sind reduziert und fragmentiert oder fehlen ganz. Dies hat auch die Konsequenz, dass die dorsale Basis der Cerci mit dem Hinterrand des 10. Abdominaltergits in Kontakt kommt (KLASS 2001). Dieses Merkmal sollte jedoch noch für

weitere Zygentomen-Taxa untersucht werden. (6) Ein zusammenfassender Vergleich der Literaturdaten ist für die seitlichen Halssklerite (Laterocervicalia in der Membran zwischen Kopfkapsel und Prothorax) nötig; ihre Abgliederung von den Sklerotisierungen des Prothorax könnte eine weitere Autapomorphie der Pterygota sein (BOUDREAUX 1979: 189; WEIDNER 1982: 154).

Die primär flügellosen Hexapoden produzieren Spermapakete (Spermatophoren), die vom Männchen abgesetzt und dann vom Weibchen aufgenommen werden. Pterygota zeigen dagegen eine direkte Begattung: Spermatophoren (oder Sperma) werden über ein Kopulationsorgan von männlichen Organen auf weibliche Organe übertragen. Ob diese direkte Begattung eine Autapomorphie der Pterygota ist, ist fraglich, da die Übertragung von der männlichen Genitalöffnung ausgehend bei Ephemeroptera und Neoptera über männliche Kopulationsorgane am 9. Abdominalsegment direkt auf das Weibchen erfolgt, bei den Odonata aber zunächst, unter Einkrümmung des Abdomens, auf Kopulationsorgane an den männlichen Abdominalsegmenten 2 und 3 übertragen wird. Paläozoischen Verwandten der Odonata fehlen die Kopulationsorgane am vorderen Abdomen vermutlich noch. BECHLY et al. (2001) nehmen an, dass auch diese Tiere noch Spermatophoren abgesetzt haben und die direkte Begattung bei Ephemeroptera und Neoptera parallel entstanden ist.

Das wichtigste Argument für die Monophylie der Pterygota ist (7) der Besitz von Flügeln an Meso- und Metathorax, der neben Ovipositor und Dicondylie der Mandibel eine weitere Schlüsselinnovation in der Hexapodenevolution darstellt. Das Vorkommen von gederten, flügelartigen Seitenlappen am Prothorax vieler früher Pterygoten aus dem Karbon (u.a. BECHLY et al. 2001) zeigt, dass in der Frühphase der Flügelevolution noch alle drei Thoraxsegmente involviert waren (siehe Kapitel 8). Das Merkmal „Flügel“ ist ein sehr komplexes und schließt viele Eigenschaften der Flügeladerung und des Flügelgelenkes ein, die allen Pterygota gemeinsam sind. Bei der Evolution des Fluges hat ferner auch das restliche Skelettmuskelsystem des Thorax eine enorme Umgestaltung erfahren, um den mechanischen Bedürfnissen gerecht zu werden (BOUDREAUX 1979; HASENFUSS 2002). Ein Beispiel ist (8) die Bildung eines Scutellums („Schildchen“) an Meso- und Metathorax, ein durch eine bogenförmige Einfaltung der Kutikula abgegrenzter hinterer Teil des Tergits. Neben seiner flugmechanischen Bedeutung hat das Scutellum die Funktion eines Pumpengehäuses für den unter ihm liegenden, erweiterten Teil des Herzens; wenn dessen Lumen erweitert wird, wird durch die Ostien Hämolymphe aus dem hinteren Teil der Flügel eingesogen (PASS 2000).

In jüngerer Zeit wurde in der Literatur heftig diskutiert, von welcher Vorläuferstruktur die Flügel herzulei-

ten sind; davon hängen auch unterschiedliche Hypothesen ab, welcher Funktion die Flügel in ihrer frühesten Evolutionsphase gedient haben und ob sie im aquatischen oder terrestrischen Umfeld entstanden sind. Die traditionelle Hypothese ist, dass sich die Flügel aus unbeweglichen seitlichen Duplikaturen (Paranota, lamellenartigen Erweiterungen) des Tergums entwickelt haben, wie sie bei Zygentomen vorhanden sind, und die vielleicht dem Gleiten als Vorstufe des Fliegens gedient haben. Dem steht die Idee gegenüber, die Flügel seien aus gelenkig abgesetzten Anhängen eines basalen Beingliedes hervorgegangen (wie sie bei Crustaceen vielfach vorkommen: Exite), die blattartig geformt waren und vielleicht als Kiemenblättchen fungierten (z. B. KUKALOVÁ-PECK 1983, 1987, 1991). Beide Hypothesen (auch die letztere!) nehmen an, dass die Paranota der Zygentoma und die Flügel der Pterygota homolog sind. Nur nach der letzteren Hypothese müsste aber die Flügellosigkeit – oder zumindest die Unbeweglichkeit der Paranota – bei den Zygentoma zwingend sekundär sein. Ihr gemäß wird nämlich das basale Gelenk des Exiten als Vorläufer eines Teils des Flügelgelenkes gesehen – ein Aspekt, der diese Hypothese vielen attraktiv erscheinen ließ.

Die verschiedenen Hypothesen zur Entstehung der Flügel sind eng verwoben mit der morphologischen Deutung der seitlichen Sklerotisierung der Thoraxsegmente. Dabei ist heute fast allgemein akzeptiert, dass diese aus basalen Gliedern der Beine (basal der Coxa!) hervorgegangen sind (u.a. BITSCH 1994, 2001). Wie die Evolution dieses Bereiches im Detail abgelaufen ist und wie sich diese Prozesse bei den verschiedenen Gruppen der Arthropoden und Hexapoden vergleichen, ist jedoch strittig.

KUKALOVÁ-PECK (1991, 1997) interpretiert die seitlichen Sklerotisierungen des Hexapoden-Thorax als die dorsalen Anteile von zwei basalen Beingliedern, der unteren „Subcoxa“ und der oberen „Epicoxa“ (beide mit Exit). Die Teile der Epicoxa seien bereits im Grundplan der Arthropoden als „Archipleuron“ in die Seitenwand des Segments integriert worden (KUKALOVÁ-PECK 1997: 257). Für dieses Archipleuron nimmt sie an, dass es bei Diplura, Zygentoma (KUKALOVÁ-PECK 1991: Abb. 6.1B) und Pterygota eng an den Seitenrand des Tergums angebunden ist, und dass bei den beiden letzteren Taxa der zugehörige Exit das Paranotum bzw. den Flügel bildet; bei Pterygota sind durch Fragmentierung des Archipleuron weitere (basale) Teile des Flügelgelenkes entstanden (KUKALOVÁ-PECK 1997). Bei Archaeognatha soll das Archipleuron hingegen ganz unterhalb der (kurzen) Paranota liegen, die vom Tergum gebildet werden. Die entscheidenden Punkte in der Diskussion sind: (1) ob der die Paranota bzw. Flügel und ihre Basen umfassende Körperbereich als einem basalen Beinglied

oder als der oberseitigen Körperwand (Dorsum) zugehörig aufgefasst wird (eine Frage, die auf den betreffenden Körperbereich bei den gesamten Arthropoden bezogen werden kann, siehe z. B. Diskussionen in BITSCH 2001); (2) ob die Paranota bzw. Flügel selbst aus seitlichen Duplikaturen des Dorsums (oder Tergums) entstanden sind (vielleicht den bei vielen anderen Arthropoden vorkommenden Duplikaturen homolog; siehe BITSCH 2001) oder aus einem abgeflachten Exit der Beinbasis; (3) ob der Bereich unterhalb der Paranota der Archaeognatha und anderer Arthropoden homolog ist mit dem Bereich, der bei *Zygentoma* und Pterygota die Paranota bzw. Flügel umfasst (wie von KUKALOVÁ-PECK 1997: 257 vorgeschlagen) – womit die Paranota bei Archaeognatha (Teil des Dorsums) und *Zygentoma* (Teil der Epicoxa) nicht homolog wären. Die Annahme einer Nicht-Homologie der Paranota bzw. Flügel bei *Zygentoma* + Pterygota und Archaeognatha steht im Widerspruch zu ŠULCS (1927) Ergebnissen zum Tracheensystem dieser Taxa. Das Muster der die Paranota und Flügel versorgenden Tracheenäste (Ursprung und Verzweigung) ist bei Pterygota und der *Zygentome* *Lepisma* sehr ähnlich, aber auch bei der *Zygentome* *Atelura* und dem untersuchten Archaeognathen. Dies spricht für eine Homologie dieser Elemente bei allen diesen Taxa. Es sollte ferner möglich sein, die Annahme einer Nicht-Homologie der Paranota bei Archaeognatha und *Zygentoma* anhand der seitlichen Thoraxmuskulatur zu testen.

Die Interpretation der Paranota der *Zygentoma* und Flügel der Pterygota als Teile eines basalen Beinglieds wird scheinbar von entwicklungs-genetischen Daten gestützt (z. B. AVEROF & COHEN 1997; ABOUHEIF & WRAY 2002; siehe aber BITSCH 2001). Jedoch bedeutet die Tatsache, dass Gene, die die Entwicklung der Flügel regulieren (pdm [nubbin], *apterous*; AVEROF & COHEN 1997), bei Crustaceen auch in der Entwicklung der Beine exprimiert werden, nicht notwendig, dass Flügel von Anhängen eines Beinglieds abgeleitet sind. Dafür wäre vielmehr nachzuweisen, dass diese Gene bei Crustaceen (und Archaeognathen) nicht in die Entwicklung der dorsolateralen Teile der Thoraxsegmente involviert sind.

HASENFUSS (2002) hat eine sehr schlüssige Hypothese zur Entstehung der Flügel aus den Paranota der *Zygentoma* entwickelt. *Zygentomen*-artige Vorfahren der Pterygoten sollen phytophag auf den noch niedrigen (ca. 0,5 m) Gefäßpflanzen des Devon gelebt haben. Für den Wechsel zur nächsten Pflanze oder zur Flucht vor Fressfeinden haben sie sich von der aktuellen Pflanze fallen lassen. Eine geringe Gleitkomponente hat sie dabei der nächsten Pflanze nähergebracht bzw. ihren Landepunkt vom Mittelpunkt des Suchkreises des Räubers entfernt – in jedem Fall ein Vorteil. Experimente mit Modellen haben gezeigt, dass ein Körperbau wie der der

Zygentoma sich für Insekten einer bestimmten Größe (ca. 8 mm lang) gut für ein solches moderates Gleiten eignet, wobei die Beine nach hinten gerichtet und an den Körper angelegt sein sollten. Die terminalen Anhänge (Cerci und Terminalfilament) hätten u.a. die Funktion, das Tier während des Falls in die optimale Gleitposition zu bringen. Ein Ausbau des Gleitvermögens bringt in jeder Evolutionsphase einen Selektionsvorteil, bis hin zum aktiven Flug, der dem Tier ein direktes Wechseln zur nächsten Pflanze ermöglicht. Die durch Selektion hin zu verbessertem Gleiten bewirkte Verlängerung der Paranota behindert jedoch andererseits die Beweglichkeit der Tiere bei laufender Fortbewegung am Boden mit seinen vertikal aufsteigenden Pflanzenstängeln. Hier könnte die Selektion auf ein Hochklappen der Paranota während der Fortbewegung am Boden hingewirkt haben, also auf die Bildung einer Gelenklinie an der Basis der Paranota – der erste Ansatz zur Bildung eines Flügelgelenks. *Zygentomen* haben Muskeln, die ein Hoch- und Herunterklappen der Paranota bewirken könnten (Dorsoventralmuskeln bzw. dorsale Längsmuskeln), und diese sind vermutlich die Vorläufer der ebenso angeordneten Hauptflugmuskeln der Pterygota. *Zygentomen* haben ferner Muskeln, die die Paranota aufeinanderfolgender Segmente verbinden – ein Element, das bei den Pterygota völlig fehlt und dort auch keinen Sinn macht. Ihre Präsenz ist vielleicht ein Indiz dafür, dass *Zygentoma* primär flügellos sind (entgegen der Hypothese von J. Kukulová-Peck).

In morphologischer Hinsicht weist HASENFUSS (2002) im Thorax von *Lepisma* drei Beinglieder basal der Coxa nach, die jedoch nur noch im anterodorsalen Bereich sklerotisiert sind, als Platten in der Seitenwand des Segments liegen (Anapleurit, Katapleurit und Trochantin) und untereinander Gelenke bilden. Er begründet Homologien zwischen den Elementen dieser Skleritgruppe und den verschiedenen seitlichen Sklerotisierungselementen im Pterygoten-Thorax, wobei auch die Muskeln und ihre jeweilige Funktion in die Betrachtung eingeschlossen sind. Gemäß dieser Hypothese wären u.a. (9) bestimmte Fusionen von Skleriten zwischen Coxa und Flügelansatz (ehemals freie Beinglieder), (10) eine umfangreiche Neusklerotisierung zuvor membranöser Bereiche, (11) der Pleuralsulcus (eine innere Versteifungsleiste zwischen Flügel- und Beinansatz), (12) die Abtrennung des Basalar-Sklerits von den anderen Sklerotisierungen des basalsten Beinglieds und (13) die Entstehung des Subalar-Sklerits als Autapomorphien der Pterygota zu sehen.

Nach HASENFUSS (2002) verlangt der Flug einen sehr ausbalancierten, statischen Körperbau, für noch im Wachstum begriffene Individuen scheint Flug nicht möglich zu sein. Dies würde erklären, warum bei pte-

rygoten Insekten nur die Adulten fliegen, die Flügel während des Larvallebens klein bleiben und üblicherweise keine Imaginalhäutungen mehr erfolgen. Insgesamt bietet die Hypothese von HASENFUSS (2002) eine kombinierte Erklärung für morphologische, funktionelle, palökologische und ontogenetische Aspekte und ist dadurch im Gesamtbild sehr überzeugend.

5.5. Beziehungen

Tricholepidion – *Zygentoma* – Pterygota

Hier bestehen die beiden Hypothesen, dass entweder *Tricholepidion* und *Zygentoma* näher verwandt sind, oder *Zygentoma* und Pterygota. Für beide Hypothesen lassen sich etliche Argumente anführen. Alle beinhalten jedoch Probleme, entweder weil die Merkmalspolarität nicht eindeutig ist, oder weil die selbe Merkmals-transformation mehrfach parallel abgelaufen sein muss (Homoplasie).

Bei den Merkmalen, die für ein Monophylum *Tricholepidion* + *Zygentoma* sprechen, trifft letzteres auf die (1) Reduktion der Superlinguae des Hypopharynx, die auch bei der großen Mehrzahl der Pterygota zu finden ist. (2) Ein verbreitertes letztes Glied der Labialpalpen ist nicht nur bei *Tricholepidion* und *Zygentoma* sondern auch bei manchen Pterygota und Archaeognatha zu finden (siehe STANICZEK 2000; STURM & MACHIDA 2001: 86). (3) Die Verbindung einzelner Spermatozoen zu Paaren oder Gruppen (Spermienkonjugation), die wohl bei *Tricholepidion* und allen *Zygentoma*-Familien vorkommt, ist bei den einzelnen Taxa sehr unterschiedlich, die Homologie sehr fraglich (DAL-LAI et al. 2001, 2002, 2004). (4) Die 4-Gliedrigkeit der Labialpalpen (STANICZEK 2000) könnte wirklich eine Synapomorphie von *Tricholepidion* und *Zygentoma* sein. (5) Die horizontale Orientierung der dorsoventral abgeflachten Coxen und Femora (WILLMANN 2003) ist vielleicht eine Grundplaneigenschaft der Dicondylia, da diese Form unter bestimmten Umständen ein Gleiten ermöglicht – als potenzielle Vorstufe des Fluges der Pterygota (siehe Abschnitt 5.4.). (6) KOCH (2003) nennt als Synapomorphie einen hakenartigen Gelenkkopf an der dorsalen Basis der Cerci, der mit dem frei überstehenden Hinterrand des 10. Abdominaltergits gelenkt (die Gelenkung überbrückt die seitlichen Teile des 11. Tergits!); bei der Zygentomen-Untergruppe Ateluridae fehlt das Gelenk. Hier lässt sich jedoch nicht ausschließen, dass dieses Gelenk der einfacheren Artikulation homolog ist, die bei vielen Ephemeroptera und Neoptera zwischen Cercalbasis und Hinterrand von Tergit 10 besteht; bei Pterygota sind die seitlichen Teile des 11. Tergits fragmentiert oder reduziert, und die Gelenkpartner stehen in direktem Kontakt zueinander (KLASS 2001; siehe unten). Das Gelenk wäre dann möglicherweise eine Autapomorphie der Dicondylia.

WILLMANN (2003a: 17) nennt einen Muskel, der die vorderen und die hinteren Teile des Tentoriums verbindet (dargestellt in STANICZEK 2000), als Synapomorphie von *Tricholepidion* und *Zygentoma*. Ein ähnlicher Muskel ist jedoch auch bei Archaeognatha vorhanden (BITSCH 1963: 530), und für die Pterygota ist ein sekundärer Verlust des Muskels plausibel, da die vorderen und hinteren Teile des Tentoriums verwachsen sind (siehe Abschnitt 5.4.). *Tricholepidion* teilt mit der Zygentomen-Untergruppe Nicoletiidae spezielle Sensillen an der Unterseite des Terminalfilms der Männchen (WYGODZINSKI 1961; KRISTENSEN 1991), was für eine Zuordnung von *Tricholepidion* zu den *Zygentoma* sprechen mag; eine Nachuntersuchung bei verschiedenen *Zygentoma* und Ephemeroptera empfiehlt sich jedoch.

STANICZEK (2000) und andere Autoren favorisieren anhand morphologischer Merkmale die Gruppierung *Zygentoma* + Pterygota. Mögliche Synapomorphien sind (1) der völlige Verlust der seitlichen Wangenfalten (die Basis der Mundwerkzeuge ist daher seitlich völlig unbedeckt); (2) der Verlust der letzten Reste des bindegewebigen Innenskeletts im Kopf (*Tricholepidion* besitzt noch das sogenannte zygomatiche Ligament, das die ventralen Adduktoren der Mandibel über die Körpermitte hinweg verbindet); und (3) der Ursprung des hintersten Paares der Mandibel-Adduktoren vom Tentorium. Ein weiteres Argument ist vielleicht (4) die nicht-segmentale Anordnung der Ovariolen der weiblichen Gonaden. Dieser Zustand trifft auf die Pterygota und die untersuchten *Zygentoma* zu (BARNHART 1961: 192; BITSCH & BITSCH 1998), während bei der Dipluren-Untergruppe Japygina, bei den Archaeognatha und bei *Tricholepidion* die Ovariolen der segmentalen Gliederung des Abdomens folgen (ŠTYS et al. 1993: Tab. 1, Abb. 2).

STANICZEK (2000) erwähnt als weiteres Merkmal die Reduktion der Sklerotisierung am dorsalen Hinterrand des Kopfes (Postocciput); dieser Bereich ist jedoch auch bei den Archaeognatha sehr schmal (zumindest nach BITSCH 1963: 509). Ein weiteres von STANICZEK (2000) und WILLMANN (2003a) vorgetragenes Argument, das Vorhandensein eines Muskels, der Mandibel und Hypopharynx verbindet, ist wahrscheinlich nicht haltbar: Ein ähnlich gelagerter Muskel ist auch bei Archaeognatha und Collembola vorhanden (BITSCH 1963: 632).

Die Stellung von *Tricholepidion* kann auch anhand der molekulargenetischen Analysen beurteilt werden, die dieses Taxon einschließen: In KJER (2004) erscheint *Tricholepidion* eigenartigerweise als Schwestergruppe der Odonata (mit schwacher Unterstützung), in KJER et al. (2006) als basaler Ast eines Monophylums *Zygentoma*, in GIRIBET et al. (2004) vorzugsweise innerhalb der *Zygentoma*. TERRY & WHITING (2005) erhalten *Tricholepidion* unter Anwendung verschiedener Analysemethoden

den als Schwestergruppe der Zygentoma + Pterygota. Unter den morphologisch-kladistischen Analysen erhalten GIRIBET et al. (2004) *Tricholepidion* als Schwestergruppe der Zygentoma, bei BEUTEL & GORB (2001) und BITSCH & BITSCH (2004) erscheint *Tricholepidion* als Schwestergruppe der restlichen Dicondylia (keine Auflösung in BEUTEL & GORB 2006).

Die Evidenzen zu den Beziehungen zwischen *Tricholepidion*, Zygentoma und Pterygota sind also extrem widersprüchlich, den morphologischen wie auch den molekulargenetischen Bereich betreffend. Die Frage nach der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft zwischen den drei Taxa muss daher als ungeklärt gelten. Es sei ferner daran erinnert, dass auch die Monophylie der restlichen Zygentomen schlecht begründet ist, so dass die Verzweigungen an der Basis der Dicondylia eigentlich in großem Umfang unklar sind.

6. Die basalen Verzweigungen innerhalb der Pterygota

Die phylogenetischen Beziehungen zwischen den Ephemeroptera (Eintagsfliegen), Odonata (Libellen) und Neoptera (die ganzen restlichen Pterygota) werden seit langem sehr kontrovers diskutiert. Hier stehen sich v.a. die Metapterygota-Hypothese, nach der Odonata und Neoptera Schwestergruppen sind, und die Palaeoptera-Hypothese, nach der Odonata und Ephemeroptera näher verwandt sind, gegenüber. Die Chiasmomyaria-Hypothese, die eine nähere Verwandtschaft zwischen Ephemeroptera und Neoptera annimmt, wird heute kaum mehr vertreten. In diesem Zusammenhang ist noch eine auf das Paläozoikum beschränkte Insektengruppe von Bedeutung: die Palaeodictyopteroidea, die soweit bekannt durch ihre stechend-saugenden Mundwerkzeuge als monophyletisch ausgewiesen sind. Der Diskussion der phylogenetischen Beziehungen ist vorzuschicken, dass Merkmale des Flugapparates nur schwer anzuwenden sind, da die basale Verzweigung der Pterygota nicht bekannt ist und für Pterygota selbst kein Außengruppenvergleich möglich ist (Die meisten Strukturelemente der Flügel sind ja Neubildungen der Pterygota). Nur die Teilstrukturen des Flugapparates, für die homologe Elemente bei Zygentoma zu identifizieren sind, können zur Argumentation verwendet werden.

Aus morphologischer Sicht ist an der Monophylie der Ephemeroptera wie auch der Odonata kaum zu zweifeln, da beide Taxa durch viele Spezialentwicklungen charakterisiert sind. Die Monophylie der Neoptera ist jedoch weitaus schwieriger zu begründen.

6.1. Monophylie der Neoptera

Die namengebende Eigenschaft der Neoptera ist (1) deren Fähigkeit, die beiden Flügelpaare waagrecht nach hinten zu schwenken, so dass sie flach oder dach-

förmig über dem Abdomen liegen, wobei die Vorderlappen nach ventrolateral weisen und die Vorderflügel die Hinterflügel bedecken. Diese Fähigkeit beruht auf einer speziellen Ausgestaltung eines der Flügelgelenksklerite, des Axillare 3, und eines daran ansetzenden Muskels. Der grundlegende funktionelle Vorteil der Neopterie liegt in der Möglichkeit, sich zum Schutz (vor Fressfeinden oder ungünstiger Witterung) zeitweise in Spalträume zurückzuziehen. Den palaeopteren Taxa mit ihren sperrig abstehenden Flügeln, die nur auf und ab bewegt werden können, ist dies nicht möglich. Die Neopterie bietet darüber hinaus die Option, sich an das Leben in Spalträumen anzupassen (z. B. in der Laubstreu, im Boden, unter Rinde) ohne die Flugfähigkeit aufgeben zu müssen. Dies ist oft mit einer Verfestigung der Vorderflügel verbunden, die so (auch) zu Schutzorganen der zarteren Hinterflügel werden (Bildung von moderat sklerotisierten Tegmina). Das Extrem einer solchen Evolution zeigen die Neopteren-Taxa, bei denen die Vorderflügel nur noch als Schutzorgane fungieren und nicht mehr zum Flug beitragen (stark sklerotisierte Elytren der Dermaptera und Coleoptera). Damit ist die Neopterie sicher ein weiteres Schlüsselergebnis in der Evolution der Insekten und hat zu einem großen Teil zur großen ökologischen Vielfalt der Neoptera beigetragen. Funktionell mit der Neopterie verknüpft ist die Entstehung von bestimmten Linien, entlang derer die Hinterflügel längs gefaltet oder gebogen werden, u.a. dann wenn sie nach hinten über das Abdomen gelegt werden (HAAS 2006; HÖRNSCHEMEYER & WILLKOMMEN im Druck; BOUDREAUX 1979: 201). Dass die Neopterie und die damit verbundenen strukturellen Besonderheiten innerhalb der Pterygoten apomorph sind erscheint zwar plausibel, ist aber nicht wirklich begründbar (mangelnder Außengruppenvergleich) und damit auch kein wirkliches Argument für die Monophylie der Neoptera (siehe auch HÖRNSCHEMEYER & WILLKOMMEN im Druck).

(2) Das Arolium, ein zwischen den Krallen des Prä-tarsus liegender Haftlappen, ist vielleicht eine Autapomorphie der Neoptera (BEUTEL & GORB 2006), wurde dann aber so oft wieder reduziert, dass es in der Analyse von BEUTEL & GORB (2006) nicht als solche erscheint.

(3) Das Fehlen eines bestimmten thorakalen Muskels (musculus furco-pleurocostalis III, Merkmal 58 in BEUTEL & GORB 2001) ist ebenfalls keine eindeutige Autapomorphie der Neoptera (siehe BEUTEL & GORB 2006), da vergleichbare Muskeln bei Dermaptera, Psocoptera und vielen Endopterygota vorkommen (siehe Merkmalsmatrix in BEUTEL & GORB 2001).

(4) Ein häufig als Autapomorphie der Neoptera genanntes Merkmal ist der Zustand der Gonoplags (= 3. Valven, Coxalloben des 9. Abdominalsegments) des

Ovipositors als scheidenartige Umhüllung der beiden Gonapophysen-Paare (= 1. und 2. Valven, die Elemente des eigentlichen Legerohres) (z. B. KRISTENSEN 1975). Eine explizit scheidenartige Ausbildung, wie z. B. bei Notoptera, ist zwar auf die Neoptera begrenzt, trifft aber auf mehrere Neoptera-Gruppen mit gut entwickeltem Ovipositor nicht zu (z. B. Dermaptera, Dictyoptera). Der Unterschied zwischen den letzteren Taxa und den Odonata, bei denen sich die Gonoplacs ebenfalls um die beiden Gonapophysen-Paare legen, ist kaum aussagekräftig (K.-D. Klass unpublizierte Daten).

Aufgrund der mangelhaften morphologischen Unterstützung für die Neoptera ist es von großer Bedeutung, dass in molekulargenetischen Analysen neben den Odonata und Ephemeroptera auch die Neoptera fast durchweg als monophyletisch erscheinen (HOVMÖLLER et al. 2002; KJER 2004; KJER et al. 2006; WHEELER et al. 2001; TERRY & WHITING 2005; MALLATT & GIRIBET 2006). Nur in einigen Analysen von CAMERON et al. (2006; mitochondriales Genom) erscheinen die Odonata als Teilgruppe der Neoptera (nahe bei den Orthoptera), jedoch mit geringer Unterstützung.

6.2. Beziehungen Ephemeroptera – Odonata – Neoptera

Die Gruppierung Odonata + Neoptera (= Metapterygota), bevorzugt u. a. von KRISTENSEN (1991), wird durch mehrere Merkmale gestützt, die nicht in Beziehung zum Flugapparat stehen, und sie erscheint heute aus morphologischer Sicht als die wahrscheinlichste Lösung (siehe auch BEUTEL & GORB 2006): (1) Das vordere Mandibelgelenk ist als Kugelgelenk mit einer Gelenkpfanne an der Mandibel und einem Gelenkkopf am Kopfkapselrand ausgebildet (z. B. STANICZEK 2000). Dadurch wird die Bewegung der Mandibeln fast völlig auf Adduktion und Abduktion eingeschränkt, andererseits ist aber auch ein kräftigeres Zubeißen möglich. (2) In Korrelation damit sind mehrere der ursprünglichen Muskeln der Mandibeln verloren gegangen (STANICZEK 2000). (3) Odonata und Neoptera führen keine Imaginalhäutungen mehr durch wie die Ephemeroptera (von der Subimago zur Imago), Zygentoma und Archaeognatha (häufige Imaginalhäutungen; z. B. STURM & MACHIDA 2001: 175, 185). Die Frage, ob Fossilfunde einen parallelen Verlust der Imaginalhäutungen bei Odonata und Neoptera belegen können, wird kontrovers diskutiert. (4) Die meso- und metathorakalen Beine wie auch die Flügel werden von je zwei Tracheenstämmen versorgt, von denen einer vom segmenteigenen Stigma kommt, der andere vom Stigma des darauffolgenden Segments; bei den meisten Metapterygota sind vorderer und hinterer Stamm jeweils zu einem Bogen verbunden. Bei Zygentoma und (üblicherweise) Ephemeroptera werden Beine und Flügel nur von einem (segmenteigenen) Tra-

cheenstamm versorgt. Die phylogenetische Interpretation ist für die Flügeltracheen problematisch, weil bei einigen Ephemeroptera ein hinterer Tracheenstamm existieren soll – was jedoch zweifelhaft ist. Bezüglich der Beintracheen erscheint das Merkmal jedoch eindeutig (Diskussion in KRISTENSEN 1975). (5) Mehrere korrelierte Eigenschaften des Herzens: Bei Odonata und Neoptera ist das Herz am Hinterende geschlossen, ein Ventil im abdominalen Teil des Herzens fehlt, und der Hämolympfstrom ist entlang des ganzen Herzens nach vorne gerichtet (PASS et al. 2006). Einen hinteren Verschluss zeigen allerdings auch Collembola und Protura (Taxa ohne terminale Anhänge). (6) Odonata und Neoptera zeigen im Gegensatz zu Ephemeroptera und den primär flügellosen Hexapoden eine Nervenverbindung zwischen den Corpora cardiaca und Corpora allata. Eine solche Verbindung wurde allerdings auch bei einer Ephemeropteren-Art gefunden (KRISTENSEN 1975).

BEUTEL & GORB (2006) führen den Besitz eines Schließmuskels (Okklusor) an den abdominalen Tracheenstigmen als Autapomorphie der Metapterygota an. Solche Muskeln sind aber bislang nur für Calopterygidae (Zygoptera) und Anisoptera bekannt; bei anderen untersuchten Zygoptera wurden sie nicht gefunden (POONAWALLA 1966; MILLER 1962; K.-D. Klass unveröffentlichte Daten). Ferner sind Stigmenmuskeln, wie sie bei den Neoptera vorkommen, auch in den hinteren Abdominalsegmenten der Zygentoma vorhanden (ROUSSET 1973; KLASS & KRISTENSEN 2001: Abb. 14, 15), und die Muskeln der Odonata weichen in ihrer Anordnung stark von diesen ab. Die phylogenetische Evidenz aus diesem Merkmal ist daher in mehrfacher Hinsicht unklar. Ein weiteres von BEUTEL & GORB (2006) angegebenes Merkmal ist die fast vollständige Reduktion des Terminalfilums des 11. Abdominalsegments (siehe Abschnitt 4.2.: dieses Element ist eine Autapomorphie der Insecta). Bei paläozoischen Verwandten der Odonata (Meganisoptera) ist dieser Fortsatz aber noch relativ lang und vermutlich gegliedert (BECHLY et al. 2001: Abb. 12; siehe auch WILLMANN 2005a). Bei rezenten Taxa ist er oft auch noch recht lang und ist Teil der bei der Paarung eingesetzten Greifzange der Männchen. WILLMANN (2005a) nennt den Subgenalsulcus (= Subgenalsutur, Pleurostomalsulcus) als Autapomorphie der Metapterygota – eine längsverlaufende Einfaltung der Kopfkapsel über der Basis der Mandibel. Diese Struktur wurde aber auch für Zygentoma beschrieben (CHAUDONNERET 1950: „Spl“ in Abb. 2). Weitere von KRISTENSEN (1975) genannte Apomorphien der Metapterygota (Verlust des Muskels vom Tentorium zur Lacinia; Fehlen der Superlinguae am Hypopharynx; unpaarige weibliche Genitalöffnung) sind phylogenetisch kaum interpretierbar.

Die Gruppierung Ephemeroptera + Odonata (= Palaeoptera) wurde u.a. von HENNIG (1969) vertreten sowie in neuerer Zeit von KUKALOVÁ-PECK (1997), BECHLY et al. (2001) und SOLDAN (2003). Die mehreren auf Aderung und Gelenk der Flügel bezogenen Argumente sind hinsichtlich ihrer Polarität kaum zu deuten, solange nicht die Beziehungen an der Basis der Pterygota durch Merkmale außerhalb des Flugapparates eindeutig geklärt sind. Ein Flügelmerkmal betrifft das Vorhandensein von Interkalar-Adern (Schaltsektoren): Zwischen den echten Längsadern der Flügel, die mit Nerven und Tracheen ausgestattete Streifen sklerotisierter Kutikula sind, liegt im ursprünglichen Fall ein Netzwerk aus nerven- und tracheenlosen sklerotisierten Streifen (Archaedictyon). Bei Ephemeroptera und Odonata sind Teile dieses Netzwerks so angeordnet, dass lange gerade Linien entstehen, die den echten Längsadern ähneln und zwischen ihnen „interkalieren“.

BECHLY et al. (2001) nehmen an, dass außer den Ephemeroptera auch paläozoische Verwandte der Odonata einen paarigen Penis besaßen (bei allen rezenten Odonata ist der Penis stark reduziert), was dann eine Autapomorphie der Palaeoptera sein könnte. Diese Annahme beruht auf der Interpretation von Exemplaren der karbonischen Gattung *Namurotypus* als Männchen; letzteres mag zutreffen, wenn (wie in BECHLY et al. 2001: Abb. 10 dargestellt) alle Genitalanhänge wirklich am 9. Abdominalsegment ansetzen und nicht etwa teilweise am Hinterrand des 8.5. Jedoch sind in BECHLY et al. (2001: Abb. 10) nur die distalen Teile des Penis als paarig gezeichnet, und auch dort wird angenommen, dass die Genitalöffnung nicht paarig wie bei Ephemeroptera sondern unpaarig war (konkrete Indizien dafür existieren allerdings nicht). Die Paarigkeit des Penis kann kaum als Synapomorphie der Odonata und Ephemeroptera gewertet werden, da innerhalb der Neoptera die Dermaptera paarige Penes zeigen und bei vielen anderen Gruppen der Bau der männlichen Kopulationsorgane zwar recht abweichend und weitaus komplexer, aber letztlich doch auch paarig ist.

Die bei Odonata und Ephemeroptera stark verkürzten Antennen wurden bereits von HENNIG (1969) angeführt; bei paläozoischen Odonaten-Verwandten wurden jedoch deutlich längere Antennen gefunden (z. B. *Namurotypus sippeli* in BRAUCKMANN & ZESSIN 1989). Bezüglich der Fusion von Galea und Lacinia (terminale Anhänge der

⁵Die Argumentation in BECHLY et al. (2001: 218) überzeugt nicht, weil es bei vielen Teilgruppen der Pterygoten parallel zu einer sekundären Reduktion des Ovipositors gekommen ist und der Bau dieser reduzierten Ovipositorer äußerst vielfältig ist; eine Reduktion könnte durchaus auch bei *Namurotypus* stattgefunden haben. Bei einer Interpretation des betreffenden *Namurotypus*-Exemplars als Weibchen sollte jedoch ein Paar der kleineren zentralen Anhänge (als Gonapophysen von Segment 8) am Hinterrand des 8. Abdominalsegments ansetzen, was aber anscheinend nicht der Fall ist.

Maxillen), die den Ephemeroptera und Odonata gemeinsam sein soll, bestehen nach WILLMANN (2005a) Unsicherheiten in der morphologischen Interpretation.

Die dürftigen Argumente für die Gruppierung Ephemeroptera + Neoptera beziehen sich vorwiegend auf den Flugapparat – speziell darauf, welche thorakalen Muskelgruppen die flugrelevanten Bewegungen erzeugen (u.a. BOUDREAUX 1979: 195f). Auch diese Argumentation beinhaltet Schwierigkeiten bezüglich der Lesrichtung. Es erscheint wahrscheinlicher, dass der abweichende Flugapparat der Odonata sich strukturell weit vom Grundplan der Pterygota entfernt hat.

Die Ergebnisse aus den molekulargenetischen Analysen sind sehr widersprüchlich. KJER (2004) erhält die Odonata (+ *Tricholepidion*) als Schwestergruppe der Ephemeroptera + Neoptera, während die neueren Analysen von KJER et al. (2006) eher zu monophyletischen Palaeoptera tendieren. Die auf 18S und 28S rDNA beruhenden Ergebnisse von HOVMÖLLER et al. (2002) und WHEELER et al. (2001) unterstützen ebenfalls die Palaeoptera-Hypothese, die Studie von TERRY & WHITING (2005; mehrere Gene) jedoch die Metapterygota-Hypothese. Die über den Rahmen der Arthropoden hinausgehenden Analysen von MALLATT & GIRIBET (2006) stützen die Ephemeroptera + Neoptera Hypothese, wobei aber Ephemeroptera und Odonata nur mit je einer Art vertreten sind.

7. Die basalen Verzweigungen innerhalb der Neoptera

7.1. Morphologische Evidenzen und deren Probleme

KRISTENSEN (1991: Abb. 5.5) zeigte die Beziehungen an der Basis der Neoptera als eine Polytomie aus 10 Taxa: Plecoptera, Dictyoptera, Notoptera (= Grylloblattodea), Dermaptera, Orthoptera, Phasmatodea, Embioptera, Zoraptera, Acercaria und Endopterygota (= Holometabola). Diese Darstellung entspricht auch heute noch dem Kenntnisstand – mit einer Ausnahme: mit der Entdeckung der Mantophasmatodea (Ferschläufer, Gladiatoren; KLASS et al. 2002) kam noch ein 11. Taxon dazu⁶.

Die Rekonstruktion der basalen Verzweigungen innerhalb der Neoptera ist das wohl gravierendste Problem in der Hexapodenphylogenetik. In morphologischer Hinsicht stellen sich vor allem zwei Probleme. Das erste besteht darin, dass brauchbare Daten zu den meisten Körperregionen bislang nur für sehr wenige Arten der einzelnen Ordnungen verfügbar sind, in manchen Fällen fehlen Daten sogar völlig. Morphologische Studi-

⁶Von den Mantophasmatodea sind inzwischen 16 rezente Arten beschrieben, die allesamt auf die Äthiopis beschränkt sind (z. B. KLASS et al. 2003).

en zu einem Merkmalsystem bei einer Untergruppe der Neoptera können daher die Sichtweise immer noch dramatisch verändern. Die Ergebnisse zur weiblichen Genitalregion bei ursprünglichen Dermaptera (KLASS 2003a) sind ein Beispiel von vielen. Diese Arbeit hat gezeigt, dass diese Tiere Gonapophysen IX, Gonangulum-Sklerite sowie im Inneren des 9. Segments Akzessorische Drüsen besitzen – plesiomorphe Elemente, die zuvor für Dermaptera nicht bekannt waren.

Das zweite Problem liegt darin, dass sich die Evidenzen aus verschiedenen Merkmalen widersprechen. Besonders umfangreich sind solche Widersprüche hinsichtlich vieler einfacher, v.a. reduktiver Merkmalsänderungen wie z.B. der Reduktion von Tarsengliedern und Ovipositorvalven, des Verlusts von Flügeln, Ocellen und Styli am 9. Abdominalsegment der Männchen, der Eingliedrigkeit der Cerci und der Verschmelzung abdominaler Ganglien. Diese Apomorphien treten jeweils bei mehreren Neopteren-Gruppen auf, allerdings in ganz unterschiedlicher Verteilung. Die Dermaptera zeigen besonders eindrucksvoll, wie wenig aufschlussreich solche einfachen Merkmalstransformationen sind: Allen rezenten Dermaptera fehlen Ocellen sowie die männlichen Styli, und sie haben eingliedrige Cerci (von den Larven einiger ursprünglicher Dermaptera abgesehen, siehe MATZKE & KLASS 2005) sowie dreigliedrige Tarsen. Diese Apomorphien wurden verschiedentlich als mögliche Synapomorphien von Dermaptera und anderen Neopteren-Taxa angeführt (z.B. eingliedrige Cerci als Synapomorphie der Dermaptera und Zoraptera in TERRY & WHITING 2005). Einige Dermaptera des Mesozoikums haben jedoch zwei Ocellen, deutliche Styli, vielgliedrige Cerci und fünfgliedrige Tarsen (siehe HAAS & KUKALOVÁ-PECK 2001; WILLMANN 2005a; GRIMALDI & ENGEL 2005). Dies zeigt, dass alle Merkmalstransformationen unabhängig von anderen Taxa innerhalb der Dermaptera stattgefunden haben. Die Aufdeckung solcher Homoplasien ist eine wichtige Funktion der paläontologischen Forschung.

Widersprüche zwischen verschiedenen Merkmalen finden sich aber auch bei recht spezifischen Weiterentwicklungen. So haben die Dictyoptera und Phasmatodea eine spezielle Muskulatur der Basalampullen der Antennengefäße gemeinsam (PASS 1991, 1998; PASS et al. 2006; auch einige Orthoptera haben einen solchen Muskel); andererseits teilen aber die Phasmatodea mit den Embioptera einen speziellen Muskel der Paraglossa des Labiums (z.B. KRISTENSEN 1975), und nur bei Embioptera und Plecoptera besitzt das Herz unpaarige ventrale Ostien im Metathorax (NUTTING 1951; PASS et al. 2006). Jede Apomorphie für sich genommen erscheint überzeugend, aufgrund der Unvereinbarkeit der drei Apomorphien muss jedoch entweder Parallelentwicklung oder sekundärer Verlust stattgefunden haben.

Eine spezielle Form der Inkonsistenz zwischen Merkmalen liegt darin, dass man in mehreren Teilgruppen der Neoptera Zustände findet, die innerhalb der Neoptera einzigartig ursprünglich erscheinen; ihr Fehlen erscheint jeweils als Apomorphie, die alle anderen Neopteren-Gruppen verbindet. Beispiele sind das Vorhandensein eines die beiden Stipites der Maxillen verbindenden Quermuskels bei den Plecoptera; der außerordentlich ursprüngliche, komplexe Proventrikel (Kaumagen) mancher Dictyoptera (weitgehend übereinstimmend mit dem mancher Zygentoma; KLASS 1998a); die Präsenz von Resten eines Sehnensystems im Abdomen ebenfalls bei manchen Dictyoptera (bindegewebige Platten als Bestandteile des Hyperneuralmuskels mancher Arten; KLASS 1999); und das Vorhandensein eines posteromedianen Apodems (Spina) auch im Metathorax sowie das Fehlen eines Verschlussmechanismus an den abdominalen Tracheenstigmen bei den Notoptera (WALKER 1943). Bei ursprünglichen Dermaptera sind im Ovipositor Coxalloben nicht nur am 9. (3. Valven = Gonoplacs) sondern auch am 8. Abdominalsegment vorhanden – wie bei Archaeognatha und Zygentoma (KLASS 2003a).

Die Beziehungen zwischen den Großgruppen der Neopteren sind umfangreich von Merkmalswidersprüchen durchsetzt, und es lassen sich fast für jede beliebige Gruppierung eine oder mehrere potenzielle Synapomorphien finden. Durch diese netzartigen Merkmalsbeziehungen ist eine Diskussion der morphologischen Evidenzen zur Phylogenie der Neopteren sehr schwierig. Kladistische Parsimonie-Analysen, die einer solchen Problematik angemessener wären, sind aufgrund des mangelhaften Datenbestandes noch nicht in überzeugender Form gelungen. Die kladistische Analyse von BEUTEL & GORB (2006: Abb. 11), der die derzeit ausgefeilteste morphologische Datenmatrix zugrunde liegt, liefert für die Neoptera eine basale Verzweigung zwischen Plecoptera und den restlichen Gruppen, die sich auf das Fehlen des stipitalen Quermuskels bei den letzteren gründet. In dieser Analyse sind jedoch die damit nicht konsistenten Merkmale des Proventrikels, des Hyperneuralmuskels, der metathorakalen Spina und der Coxalloben VIII (siehe oben) nicht berücksichtigt⁷.

Angesichts dieser Sachlage ist es nicht verwunderlich, dass in den letzten Jahren auf morphologischer Grundlage mehrere Hypothesen zu den Beziehungen zwischen den 11 Großgruppen der Neoptera vorgebracht wurden (die prominentesten sind in Abb. 4-8 dargestellt). Alle werden von einigen Merkmalen unterstützt,

⁷ Während die Merkmalsmatrix von BEUTEL & GORB (2006) eine gute Basis für weiterführende Arbeiten darstellt, sind flüchtig zusammengestellte Merkmalsmatrices wie die in WHEELER et al. (2001) hochgradig irreführend (siehe Appendix) und werden daher hier nicht berücksichtigt.

sind aber mit anderen nicht vereinbar. J. Kukulová-Peck and Koautoren (v.a. HAAS & KUKALOVÁ-PECK 2001) haben ihre Hypothese zur Phylogenie der Neopteren vornehmlich auf Merkmale der Aderung und des Gelenks der Flügel gegründet (Abb. 7). Die Datenbasis ist auch dem Spezialisten nicht leicht zugänglich, v.a. weil die Dokumentation dieses komplexen Merkmalsystems durch Beschreibung und Illustration noch recht unvollständig ist, und weil keine expliziten Aussagen gemacht werden, welche Autapomorphien für welche Taxa angenommen werden. Die Daten sind damit auch noch nicht hinreichend für die Aufnahme in eine morphologische Merkmalsmatrix aufbereitet, und sie können im Folgenden nur marginal berücksichtigt werden.

7.2. Molekulargenetische Evidenzen

Die molekulargenetischen Ergebnisse zur Phylogenie der Neoptera sind derzeit nicht aufschlussreicher als die morphologischen (Abb. 9-14). WHEELER et al. (2001: Stammbaum zur 18S und 28S rDNA) erhalten eine basale Verzweigung zwischen (Phasmatodea + Dictyoptera + Orthoptera + Embioptera + Acercaria) und (Dermaptera + Plecoptera + Zoraptera + Notoptera + Endopterygota). Die Analysen von KJER (2004; 18S rDNA) und KJER et al. (2006; mehrere Gene) (in beiden sind die Zoraptera nicht vertreten) ergeben eine Schwestergruppenbeziehung zwischen Plecoptera + Dermaptera und den restlichen Neoptera. TERRY & WHITING (2005: 18S und 28S rDNA sowie Histon H3) erhalten die Gruppierungen Phasmatodea + Orthoptera + Embioptera, Dermaptera + Plecoptera + Zoraptera sowie Notoptera + Mantophasmatodea; die Beziehungen dieser Gruppierungen untereinander und zu den verbleibenden Neopteren-Gruppen (Dictyoptera, Acercaria, Endopterygota) sind je nach verwendeter Analysemethode sehr unterschiedlich (Abb. 10-12). Die Unterstützungswerte für die Gruppierungen mehrerer Hauptlinien der Neopteren sind in den molekulargenetischen Analysen meist sehr niedrig. Aber auch hohe Unterstützungswerte bleiben oft nicht unwidersprochen. Beispielsweise erhalten TERRY & WHITING (2005) eine sehr starke Unterstützung für die Gruppe Mantophasmatodea + Notoptera. Im Gegensatz dazu finden CAMERON et al. (2006) bei ihrer Analyse des gesamten mitochondrialen Genoms eine deutliche Unterstützung für die Gruppierung Mantophasmatodea + Phasmatodea.

7.3. Polyneoptera und ähnliche Gruppierungen

Manche Autoren fassen die Plecoptera, Zoraptera, Orthoptera, Dictyoptera, Phasmatodea, Notoptera, Dermaptera, Embioptera und – nach deren Entdeckung im Jahr 2002 – Mantophasmatodea zu einer Gruppe „Polyneoptera“ zusammen (BOUDREAUX 1979; GRIMALDI & ENGEL 2005), die also alle Neopteren-Gruppen außer Acercaria und Endopterygota umfasst. Andere schließen

die Zoraptera aus diesen „Polyneoptera“ aus (z. B. WILLMANN 2005a), und wieder andere schließen zusätzlich die Plecoptera aus (z. B. HENNIG 1969; die Gruppe heißt dann „Paurometabola“ oder „Pliconeoptera“). In welchem Umfang auch immer – diese Gruppierungen sind nur sehr schlecht unterstützt. Viele der älteren zur Begründung dieser Gruppierungen angeführten Argumente wurden bereits von KRISTENSEN (1975, 1981, 1991, 1995) widerlegt und werden hier nicht mehr erwähnt.

Für die Gruppierung „Polyneoptera“ (ohne Zoraptera) kann eine mögliche Autapomorphie angeführt werden: (1) Das Herz besitzt im Gegensatz zu allen anderen untersuchten Hexapoden-Gruppen (inkl. Zoraptera) neben den üblichen Einströmstien auch noch Ausströmstien (Mantophasmatodea nicht untersucht). Die Verteilung über die Segmente variiert allerdings stark, und die Ostien sind bei Plecoptera und Embioptera unpaarig (ventromediane Lage), bei Dermaptera, Dictyoptera, Notoptera, Phasmatodea und Orthoptera paarig (NUTTING 1951; PASS et al. 2006). Entgegen früheren Berichten (NUTTING 1951) dürften solche Ostien bei den Zygentoma fehlen (BARNHART 1961; PASS et al. 2006).

Zwei Apomorphien sprechen für die „Polyneoptera“ unter Ausschluss der Embioptera (und Zoraptera), wobei aber die erste nicht auf die flügellosen Notoptera und Mantophasmatodea anwendbar ist: (1) Das vergrößerte Analfeld der Hinterflügel, das in Ruhe mehrfach längsgefaltet wird (siehe ZWICK 1980: 3 und BÉTHOUX 2005a für Plecoptera; WILLMANN 2003b, 2005a für eine genauere Beschreibung der Aderungscharakteristika in diesem komplexen Merkmal). Gemäß J. Kukulová-Peck (z. B. in HAAS & KUKALOVÁ-PECK 2001) ist das Analfeld bei „Blattoneoptera“ einerseits und „Orhoneoptera“ sowie „Pleconeoptera“ andererseits unterschiedlich zusammengesetzt: Nur bei der letzteren Gruppe tragen die vorderen Analadern („AA“) zum Fächer bei. Auch BÉTHOUX (2005a: 74) findet Unterschiede, wenn auch in etwas anderer Form. Außerdem zeigt das Analfeld ein starkes Potential zu sekundärer Reduktion, wie es u.a. die Isoptera und mehrere Teilgruppen der Plecoptera (ZWICK 1980) demonstrieren. (2) Mit dem Vorhandensein von Euplantulae an den Tarsengliedern (z. B. WILLMANN 2003a, b, 2005a) verhält es sich ähnlich: auch diese Strukturen fehlen bei Embioptera durchweg, und bei Teilgruppen mehrerer anderer Ordnungen der „Polyneoptera“ ist sekundärer Verlust festzustellen.

Die Unterstützung für „Polyneoptera“ unter Ausschluss der Embioptera und Plecoptera (und Zoraptera) fußt auf einem einzigen, sehr zweifelhaften Merkmal: (1) die (moderat) verstärkte Sklerotisierung der Vorderflügel, die dann als Tegmina bezeichnet werden. Auch dieses Merkmal ist auf Notoptera und Mantophasmatodea nicht anwendbar. Ein ernsthaftes Problem in der phylogenetischen Interpretation ist das völlige Fehlen einer

Verfestigung der Vorderflügel bei ursprünglichen Mantodea (Mantoididae und Chaeteessidae; SMART 1956) und ihr geringer Grad bei Vertretern einiger anderer „Ordnungen“ (z. B. KRISTENSEN 1975: 12). Der Vorteil der Neopterier liegt in der Fähigkeit, sich zum Schutz in Spalträume zurückzuziehen oder sich an das Leben darin anzupassen (siehe Abschnitt 6.1.). Dies könnte einerseits bereits bei den gemeinsamen Vorfahren der Neoptera die Entstehung von Tegmina ausgelöst haben – gefolgt von mehrfachem sekundären Verlust wann immer der Schutz der Hinterflügel durch härtere Vorderflügel nicht mehr von Nöten war und nur mehr die Energiebilanz unnötig belastete. Auf dieser Grundlage ist für Isoptera (Abwurf der Flügel nach Hochzeitsflug) und auch für Embioptera (Leben in selbstgebauten Galerien mit Gespinnst) eine sekundäre Reduktion gut erklärbar. Alternativ erscheint aber auch eine häufige parallele Verfestigung der Vorderflügel plausibel, worauf vielleicht ihr sporadisches Auftreten auch innerhalb der Endopterygota (Coleoptera) und Acercaria (viele Hemiptera) hindeutet. Was auch immer zutrifft: aufgrund häufiger Parallelentwicklung und/oder sekundärer Reduktion erscheint dieses Merkmal wenig aufschlussreich.

WILLMANN (2003a, b) schlug eine Hypothese zur Evolution der männlichen Genitalregion (Ventralseite des 9. Abdominalsegments) vor, die Apomorphien enthält, die die „Polyneoptera“ unter Ausschluss der Notoptera und Dermaptera unterstützen. Dazu muss zunächst der Bau dieser Region bei nicht-neopteren Taxa erklärt werden. Zygentoma zeigen einen ursprünglichen Zustand mit einer unpaarigen vorderen Platte (Sternit IX in Willmann, d. h. Eusternum IX), paarigen hinteren Platten ([Gono]Coxite IX, von denen jedes einen Lobus bildet, der den 3. Valven der Weibchen entspricht) und einem Paar von [Gono]Styli IX, die dem Hinterrand der Coxalloben aufsitzen und je einen Muskel vom Coxit erhalten. Man sollte anmerken, dass die vordere Platte wahrscheinlich nicht das Eusternum repräsentiert sondern sich aus vorderen Teilen der beiden Coxite zusammensetzt, die sich von den hinteren Teilen trennten und in der Mitte verschmolzen (KLASS 2000: 248; BIRKET-SMITH 1974: 46f.; dies ergibt sich aus den Muskelansätzen, auch im Vergleich mit den Weibchen und den davorliegenden Segmenten). Ein ähnlicher Zustand ist bei Notoptera (WALKER 1943) und Odonata (WALKER 1922: 51) gegeben, doch fehlt bei beiden Taxa der Stylusmuskel, und bei Odonata fehlt im Adultzustand auch der Stylus. Die restlichen „Polyneopteren“-Ordnungen zeigen eine Querverfusion der beiden hinteren Sklerite (unvollständig bei der Schabe *Cryptocercus* und vielleicht bei Stammgruppenvertretern der Dermaptera: KLASS 1997: Abb. 147; WILLMANN 2003a: Abb. 10). Bei Untergruppen der verschiedenen „Polyneopteren“-Ordnungen ist darüberhinaus diese hintere Platte mit der vorderen fusioniert (siehe KLASS 1997 zum breiten Spektrum der

diesbezüglichen Zustände bei den Dictyoptera). Einige „Polyneopteren“-Gruppen haben ferner die Styli verloren (Plecoptera, Embioptera, Phasmatodea, Mantophasmatodea; bei Dermaptera noch bei einigen mesozoischen Vertretern erhalten, siehe WILLMANN 2003a). WILLMANN (2003b: 36) sieht die Fusion der beiden hinteren Sklerite und die der hinteren Platte mit der vorderen (resultierendes Sklerit: Subgonoplax) als mögliche Autapomorphien der „Polyneoptera“⁸ unter Ausschluss der Notoptera. Die letztere Fusion fehlt jedoch bei vielen Vertretern etlicher „Polyneopteren“-Ordnungen (siehe KLASS 2000: 248) und dürfte daher mehrfach parallel vollzogen worden sein. WILLMANN (2003b) weist ferner auf die Möglichkeit hin, dass eine Differenzierung der Coxite und Styli in paarige Klammerorgane zur Kopulation bei Ephemeroptera und Acercaria + Endopterygota homolog sein könnte. Die sekundäre Reduktion dieses Zustands, unter Einschluss der Reduktion der Styli, würde dann die „Polyneoptera“ insgesamt unterstützen. Diese Sichtweise muss jedoch mit der Hypothese konkurrieren, dass der undifferenzierte Zustand dieser Elemente bei Zygentoma, Odonata und „Polyneoptera“ homolog ist. Die Annahme einer Homologie für die betreffenden Genitalstrukturen bei Ephemeroptera und Acercaria + Endopterygota, zu der es in der älteren Literatur bereits sehr konträre Diskussionen gibt (siehe z. B. BOUDREAUX 1979: 222f.), sollte in jedem Falle Daten zu Ontogenese und Muskulatur berücksichtigen.

Eine Verwandtschaft aller oder auch nur der Mehrzahl der unter „Polyneoptera“ (oder „Pliconeoptera“, „Paurometabola“) subsumierten Taxa lässt sich also schwerlich begründen. Dennoch ist es sinnvoll, im weiteren die Gruppierungen innerhalb eines solchen hypothetischen Taxons zu betrachten, da viele bekannte Merkmale auf Beziehungen zwischen zwei oder mehreren dieser „Polyneopteren“-Taxa hinweisen, andererseits aber kaum Beziehungen zwischen bestimmten Polyneopteren-Gruppen und den Acercaria und/oder Endopterygota herzustellen sind. In der letztgenannten Hinsicht bestehen Ausnahmen nur für die Zoraptera und Dermaptera, die daher unten separat abgehandelt werden.

7.4. Gruppierungen innerhalb der „Polyneoptera“

Eine Gruppierung Orthoptera + Dictyoptera + Phasmatodea wird möglicherweise durch zwei Merkmale der weiblichen Genitalorgane unterstützt: (1) eine spezielle Querteilung der Coxite IX (= Valviferen IX) sowie (2) eine mediane Fusion der daraus resultierenden vorderen Sklerite. Die beiden Schritte führen zur Bildung einer

⁸ WILLMANN sieht dadurch eigentlich die Monophylie der Pliconeoptera (Polyneoptera ohne Plecoptera) unterstützt, sagt jedoch selbst, dass Plecoptera den selben Zustand zeigen, womit die betreffenden Merkmale, falls sie überzeugend sind, letztlich die Polyneoptera stützen.

„vorderen Intervallvula“. Die Verteilung von Muskelansätzen über die aus der Teilung hervorgehenden Sklerite (im Vergleich zu Zygentoma) deutet auf eine Homologie dieser Umgruppierung bei Orthoptera und Dictyoptera hin, während sich eine scheinbar ähnliche Umlagerung bei den Archaeognatha (BITSCH 1974: vorderes Sklerit scS) diesbezüglich unterscheidet (KLASS 2003a). Die mediane Fusion scheint bei allen untersuchten Orthoptera, Dictyoptera und Phasmatodea vorhanden zu sein; die Querteilung fehlt jedoch bei vielen Dictyoptera (sekundäre Fusion?) und kann bei den Orthoptera-Caelifera nicht beurteilt werden (unsichere Identifizierung der betreffenden Sklerite); ferner sind die verfügbaren Daten zu den Phasmatodea schwer zu interpretieren. Die Notoptera zeigen die Fusion, nicht aber die Querteilung (K.-D. Klass, unveröffentlicht). Den Mantophasmatodea fehlt die Querteilung wie auch die mediane Fusion (KLASS et al. 2003: Abb. 7A), ebenso den Dermaptera (sie zeigen eine andere Unterteilung der Coxite, siehe Abschnitt 7.6.). Die Plecoptera, Embioptera und Zoraptera können jedoch bezüglich dieser Merkmale nicht beurteilt werden, da der Ovipositor und damit auch die meisten Skleritdifferenzierungen am 9. Abdominalsegment verloren gegangen sind. (3) Der bereits erwähnte Besitz einer speziellen apomorphen Muskulatur der Basalampullen der Antennengefäße bei Dictyoptera, Phasmatodea und manchen (!) Orthoptera (PASS et al. 2006; G. Pass pers. Mitteilung) korrespondiert mit dieser Verwandtschaftshypothese.

Eine Schwestergruppenbeziehung zwischen Phasmatodea und Orthoptera wird von manchen Autoren, z. B. HAAS & KUKALOVÁ-PECK (2001) und WILLMANN (2003a, b, 2005a), aufgrund unterschiedlicher Flügelmerkmale favorisiert (auch GRIMALDI & ENGEL 2005). Ob beiden Taxa ein (1) verbreitertes Präcostalfeld im Vorderflügel gemeinsam ist, ist schwer zu beurteilen, da den rezenten Phasmatodea die Costa fehlt; die betreffende Annahme WILLMANNs (2003a) gründet sich auf die Interpretation fossiler Phasmatodea. WILLMANN (2003a, b) erwähnt mit Bezug auf BOUDREAU (1979) zwei weitere den Phasmatodea und Orthoptera gemeinsame Apomorphien, wobei aber BOUDREAU (1979: 189, 205) beide auf seine „Orthopterodida“ bezieht, die auch noch die Dermaptera, Zoraptera, Notoptera, und Dictyoptera umfassen (nicht auf „Orthoptera“ = Orthoptera + Phasmatodea). Die erste betrifft die Reduktion der Gonapophysen IX (= 2. Valven) im Ovipositor, die mit einer funktionellen Dominanz der Gonoplas (= 3. Valven) einhergeht. Es ist unstrittig, dass bei den Orthoptera (ANDER 1939) und Phasmatodea (TILGNER et al. 1999) die Gonapophysen IX oft (jedoch nicht immer!) m.o.w. reduziert sind, doch trifft das im selben Maß auch auf andere Gruppen der „Orthopterodida“ zu (z. B. Dictyoptera und Dermaptera; KLASS

1998c, 2003a) sowie auf viele Endopterygota. Die zweite von WILLMANN (2003a, b) erwähnte Synapomorphie der Orthoptera und Phasmatodea betrifft das Vorhandensein zusätzlicher lateraler Cervikalsklerite. Gemäß MATSUDA (1970) sind bei Phasmatodea die lateralen Cervikalsklerite meist in zwei Platten geteilt. Solche geteilten lateralen Cervikalsklerite finden sich auch bei vielen (nicht allen!) Orthoptera, außerdem jedoch auch bei den anderen Ordnungen der „Orthopterodida“ (MATSUDA 1970) sowie bei den Odonata. Die Interpretation der lateralen Cervikalsklerite berührt ein weiteres Problem: ihre mutmaßliche Herleitung von unterschiedlichen Thorakalskleriten (Prästernum bei z. B. Orthoptera; Präepisternum bei z. B. Phasmatodea; siehe MATSUDA 1970). Die Cervikalsklerite könnten durchaus phylogenetische Information enthalten, doch die Auswertung bedarf einer vergleichenden Studie, die auch die Muskulatur und Gelenkbildungen einschließt.

Eine enge Verwandtschaft zwischen Mantophasmatodea und Notoptera wird durch einige molekulargenetische Untersuchungen indiziert (JARVIS & WHITING 2003; TERRY & WHITING 2005). Von morphologischer Seite spricht jedoch praktisch nichts für diese Gruppierung. Die beiden Taxa zeigen zwar einen ähnlichen Bau des Proventrikels (Kaumagen; KLASS et al. 2002), der im Vergleich zu z. B. Dictyoptera (KLASS 1998a) und der Stabschrecke *Timema* (TILGNER et al. 1999) wahrscheinlich apomorph ist. Da aber die Plecoptera, Embioptera und Dermaptera einen stark vereinfachten Proventrikel besitzen, der sich theoretisch von dem der Notoptera und Mantophasmatodea herleiten ließe, erlaubt diese Ähnlichkeit nur bedingt phylogenetische Schlussfolgerungen. Das völlige Fehlen der Flügel und Ocelli bei Notoptera und Mantophasmatodea (die beiden Synapomorphien in BEUTEL & GORB 2006) ist ebenfalls wenig erhellend, da diese Strukturen bei zahlreichen Neopteren-Taxa parallel verloren gegangen sind und ihr Verlust vermutlich sogar funktionell korreliert ist (FRIEDRICH 2006).

Andererseits zeigen die Mantophasmatodea und Dictyoptera eine große Ähnlichkeit (1) im Bau der rechten Hälfte der (asymmetrischen) männlichen Kopulationsorgane (KLASS et al. 2003). Dieses Muster scheint den Notoptera nicht zuzukommen (siehe WALKER 1943), doch sollten dazu Nachuntersuchungen durchgeführt werden. Mit diesem Merkmal konsistent ist (2) der Bau der Wand der Antennengefäße: diese ist nur bei Mantophasmatodea und Dictyoptera im basalen Teil zweischichtig, mit einer besonderen inneren Schicht aus Transportzellen (PASS et al. 2006).

Die Gruppierung Mantophasmatodea + Dictyoptera + Orthoptera wird durch (1) das Vorhandensein von „connecting bands“ im Flagellum der Spermatozoen unterstützt (DALLAI et al. 2003). DALLAI et al. (2003: Abb. 7) Hypothese, Mantophasmatodea seien die

Schwestergruppe der Mantodea (womit sie innerhalb der Dictyoptera stünden!) beruht auf der Präsenz von genau drei „connecting bands“ bei diesen beiden Taxa. Da der selbe Zustand aber auch bei manchen Orthoptera vorkommt (DALLAI et al. 2003: Abb. 6), kann er gleichermaßen den plesiomorphen Zustand für Orthoptera + Dictyoptera + Mantophasmatodea darstellen. Eine Stellung der Mantophasmatodea innerhalb der Dictyoptera ist sicher auszuschließen, da ihnen die kennzeichnenden Apomorphien dieser Gruppe fehlen, u.a. die Perforation im Tentorium (Klass & Eulitz eingereichtes Manuskript) und verschiedene Spezialisierungen im weiblichen Genitalbereich.

Mit den Phasmatodea teilen die Mantophasmatodea (1) ein querliegendes, mittig in einen Fortsatz verlängertes Sklerit hinter den eigentlichen Kopulationsorganen (Vomer bzw. Vomeroid in KLASS et al. 2002, 2003); aufgrund unterschiedlicher Lagerrelationen ist die Homologie jedoch nicht sehr wahrscheinlich (KLASS et al. 2002), und das Vorkommen eines entsprechenden Sklerits bei Notoptera bleibt zu prüfen. Interessanterweise findet eine Gruppe Phasmatodea + Mantophasmatodea Bestätigung in CAMERONS et al. (2006) Analyse des mitochondrialen Genoms.

Letztendlich zeigen auch Mantophasmatodea und viele Plecoptera eine interessante apomorphe Gemeinsamkeit: einen abgeflachten Fortsatz in der ventralen Mitte der männlichen Subgenitalplatte. Er wird – vermutlich zum Zweck innerartlicher Kommunikation – zum Trommeln verwendet. Dieses Element gehört nach P. Zwick (pers. Mitteilung) jedoch nicht zum Grundplan der Plecoptera.

Die Gruppierung Embioptera + Phasmatodea wird unterstützt durch (1) das Vorhandensein eines Operculums (= Deckel über ringförmiger Aufrisslinie) am Ei, das sich beim Schlüpfen der Larve abhebt. Ähnliches kommt auch bei vielen Plecoptera vor, gehört aber vermutlich nicht zum Grundplan dieses Taxons (ZWICK 1980). Eine nur den Phasmatodea und Embioptera gemeinsame Apomorphie ist (2) der Besitz eines speziellen dorsalen Beugemuskels der Paraglossa des Labiums; bezüglich dieses Merkmals sind allerdings nur einzelne Arten untersucht. Eine enge Beziehung dieser beiden Taxa findet sich auch in den Ergebnissen der molekulargenetischen Analyse von TERRY & WHITING (2005; Taxon „Eukinolabia“).

Eine Schesterguppenbeziehung zwischen Plecoptera und Embioptera haben HAAS & KUKALOVÁ-PECK (2001) auf der Basis der Flügelmorphologie vorgeschlagen. Die beiden Taxa haben ferner (1) die Unpaarigkeit der Ausströmstien am Herzen gemeinsam, doch ist hier nicht klar, ob der paarige oder der unpaarige Zustand plesiomorph ist (PASS et al. 2006). Das Fehlen der männlichen Styli und des Ovipositors mögen als weitere Merkmale gesehen werden, die diese Verwandt-

schaftshypothese stützen. Dies gilt nicht für die reduzierte Zahl der Tarsenglieder, wenn die Herleitung der Plecoptera von permischen Formen mit 5-gliedrigen Tarsen zutreffend ist (siehe Kapitel 8).

Zuletzt sei noch eine Apomorphie erwähnt, die nur den Dictyoptera (mit Ausnahme der Isoptera) und den Notoptera zukommt: Bindegewebige Diaphragmen in den Cerci, die die distal- und basalwärts gerichteten Hämolympfströme voneinander trennen (PASS et al. 2006).

7.4. Acercaria + Endopterygota

Die Gruppierung Acercaria + Endopterygota (= Phalloneoptera) hat in jüngerer Zeit wachsende Unterstützung gefunden. Mehrere mögliche Synapomorphien liegen im Flugapparat (HAAS & KUKALOVÁ-PECK 2001; HÖRNSCHEMEYER & WILLKOMMEN im Druck): (1) eine Sklerotisierung auf dem kleinen hintersten Abschnitt des Flügels, dem Jugum; (2) die breite, gelappte Basis des Radius; (3) eine gestreckte Basis der Media; (4) eine dreieckige Form des Flügelgelenksklerits Axillare 2; (5) der Umstand, dass am Axillare 3 nicht nur einer sondern zwei Muskeln ansetzen. Hinzu kommen (6) die in der Mittellinie eingefalteten Sternite der Thoraxsegmente 2 und 3 (Endosternie; KRISTENSEN 1991; WILLMANN 2005a) und (7) vielleicht ein spezieller Ontogenese-Modus der männlichen Kopulationsorgane: ein Paar Mesomeren verwächst zum Aedeagus, daneben steht ein Paar freie laterale Parameren (z.B. BOUDREAUX 1979: 222). Probleme bereiten jedoch die exponierten Thorakalsternite mancher Acercaria und das Fehlen eines Aedeagus bei den Psocodea. (8) Auch strukturelle Details der Ovariolen sprechen für die Monophylie der Phalloneoptera (BÜNING 1998; KRISTENSEN 1995). Daneben bestehen apomorphe Besonderheiten im Bau der Basalsklerite des Ovipositors (KLASS 2003a: 219, Abb. 77, 78): (9) Am seitlichen Vorderende der Coxite sind Taschen ausgebildet, von denen lange Sehnen ausgehen, und (10, 11) die Sklerotisierungen der Gonapophysen 8 und 9 sind an deren Basis in seitlich gerichtete Arme verlängert. Diese Merkmale können jedoch bei jenen Acercaria und den vielen Endopterygota (alle außer Hymenoptera), deren Ovipositor vereinfacht oder stark reduziert ist, nicht beurteilt werden.

Auf molekulargenetischer Seite bestätigen die Arbeiten von KJER (2004) und KJER et al. (2006) diese Hypothese, während ihr die Ergebnisse von WHEELER et al. (2001) widersprechen (je nach Analyseverfahren unterschiedliche Ergebnisse in TERRY & WHITING 2005).

7.5. Die Beziehungen der Zoraptera

Die Gruppierung Acercaria + Zoraptera, die bereits von HENNIG (1969) vorgeschlagen wurde, bildet eine interessante Alternative zur Hypothese Acercaria +

Endopterygota. In der Analyse von BEUTEL & GORB (2006) wird sie (1) durch die umfangreiche Zusammenlagerung der abdominalen Ganglien unterstützt, (2) durch die Ausgestaltung des Cibariums als Saugpumpe und (3) durch die schlanken, verlängerten Lacinien der Maxillen, denen mesad gerichtete Setae fehlen. WILLMANN (2005a) nennt ferner (4) die Areola postica, eine durch eine Gabelung des Cubitus anterior begründete spezielle Konfiguration in der Flügeladerung.

Andererseits wurden den Zoraptera bereits die unterschiedlichsten Plätze im System der Neoptera zugewiesen (Übersicht in ENGEL & GRIMALDI 2000, 2002; GRIMALDI & ENGEL 2005); die betreffenden Hypothesen stützen sich aber meist nur auf einzelne einfache Merkmalstransformationen.

Durchaus ernst zu nehmen ist die von MINET & BOURGOIN (1986) aufgestellte Hypothese, die die Zoraptera als Schwestergruppe der Embioptera sieht; das ins Feld geführte Merkmal ist (1) die Verdickung der Hinterfemora, die auf extrem kräftigen Tibia-Depressoren (Beugemuskeln) beruht (nicht Tibia-Extensoren wie z. B. bei den springenden Orthoptera). Mehrere Merkmale des Flügelgelenks unterstützen die Verwandtschaft zwischen Zoraptera und Embioptera (YOSHIZAWA im Druck). GRIMALDI & ENGEL (2005) vertreten dieselbe Hypothese und sehen die Plecoptera als die nächsten Verwandten der Embioptera + Zoraptera; als Argumente werden allerdings nur einfache Reduktionen genannt (Ovipositor, männliche Styli), die auch bei vielen anderen Neopteren-Gruppen vorkommen. Den Zoraptera fehlen andererseits die für Plecoptera und Embioptera typischen unpaarigen ventralen Ausströmstien des Herzens (NUTTING 1951: „tabular summary“).

HAAS & KUKALOVÁ-PECK (2001) stellen die Zoraptera v.a. aufgrund von Flügelmerkmalen zu einer Gruppe, die außerdem noch die Dermaptera, Notoptera und Dictyoptera umfasst, halten diese Position aber für nicht gut begründbar.

In der einzigen bislang verfügbaren molekulargenetischen Arbeit, die die Zoraptera einschließt (TERRY & WHITING 2005), resultieren diese mit starker Unterstützung als Schwestergruppe der Dermaptera. Von morphologischer Seite sind keine Indizien für diese Beziehung bekannt; TERRY & WHITING (2005) nennen zwar die Eingliedrigkeit der Cerci (die auch bei vielen anderen Pterygotengruppen auftritt), diese ist aber bei manchen fossilen Vertretern beider Taxa noch nicht ausgebildet (siehe Abschnitt 7.1. zu Dermaptera und WILLMANN 2003a: 41 zu Zoraptera).

7.6. Die Beziehungen der Dermaptera

Eine nahe Verwandtschaft der Dermaptera mit der Gruppe Acercaria + Endopterygota wird (1) durch eine

spezielle Unterteilung der Coxite IX im weiblichen Genitalbereich indiziert (KLASS 2003a); diese Unterteilung ist jedoch bei den vielen Vertretern dieser Gruppen nicht erkennbar, die eine Reduktion des Ovipositors zeigen. (2) Der Besitz meroistischer Ovariolen ist mit der Gruppierung Dermaptera + Acercaria + Endopterygota konsistent (BÜNING 1998), doch muss dann innerhalb der Acercaria und Endopterygota eine mehrfache Rückkehr zu panoistischen Ovariolen stattgefunden haben (z. B. KRISTENSEN 1999).

HAAS & KUKALOVÁ-PECK (2001: 484) finden auf der Basis von Flügelmerkmalen und von Skelett- und Muskelmerkmalen der flügeltragenden Thoraxsegmente eine enge Beziehung zwischen Dermaptera und Dictyoptera. Bereits BOUDREAUX (1979) nennt (1) Besonderheiten in der Flugmuskulatur, die diese Hypothese vielleicht stützen: Die dorsalen Längsmuskeln (sowie ihre Haupt-Ansatzflächen, die Phragmata) wie auch die Tergosternalmuskeln, die bei Pterygoten üblicherweise den größten Anteil am Flügelabschlag bzw. -aufschlag haben, sind reduziert. Der Flügelabschlag wird stattdessen v.a. von Muskeln des Basalare und des Subalare besorgt, der Flügelaufschlag von Tergopleural- und Tergocoxalmuskeln (siehe auch KRISTENSEN 1981). Zwei Synapomorphien im hinteren Abdomen weisen in dieselbe Richtung: (2) Der Anschluss des Ganglions des 7. Abdominalsegments an das terminale Ganglion und (3) die Bildung einer großen weiblichen Subgenitalplatte aus dem Coxosternit des 7. Abdominalsegments (KLASS 2001).

Potenzielle Synapomorphien der Dermaptera und Embioptera werden von BEUTEL & GORB (2001) genannt: eine spezielle Struktur am Kern der Spermatozoen (die „oblique implantation fossa“) (siehe JAMIESON et al. 1999) und dicht pubeszente Haftstrukturen an den Tarsen. Es ist jedoch fraglich, wie spezifisch die „oblique implantation fossa“ eigentlich ist (siehe KLASS 2003a: 218), und der betreffende Bau der Tarsen ist keine Grundplan-Eigenschaft der Dermaptera (HAAS & GORB 2004; siehe auch Berichtigung in BEUTEL & GORB 2006). Letzteres gilt auch für die Dreigliedrigkeit der Tarsen, das Fehlen der Ocellen und der männlichen Styli, worin nur die rezenten Dermaptera den Embioptera gleichen, nicht aber viele mesozoische Vertreter (siehe Abschnitt 7.1.). Die Prognathie (Ausrichtung der Mundwerkzeuge nach vorne) hat bei Dermaptera und Embioptera unterschiedliche Grundlagen (ohne bzw. mit Gula = Kehlplatte), und ob ein ortho- oder ein prognather Kopf für Neoptera plesiomorph ist, ist generell fraglich. Ähnlichkeiten zwischen Dermaptera und Embioptera in der mütterlichen Brutpflege sind zu unspezifisch (und zu oft entstanden), als dass diesem Merkmal Bedeutung beigemessen werden könnte (MATZKE & KLASS 2005).

8. Fossilgeschichte der Hexapoda im Paläozoikum

Zu diesem Thema sei hier nur ein kurzer Überblick gegeben, der vor allem auf dem umfangreichen Werk von GRIMALDI & ENGEL (2005; daraus auch die verwendete Zeitskala) sowie auf KUKALOVÁ-PECK (1987, 1991), WILLMANN (2003a, 2005a), CARPENTER (1992), mehreren Arbeiten von O. Béthoux und Mitarbeitern, STEWART (1983) sowie mehreren speziellen Beiträgen basiert. Es ist aus den Diskussionen in den vorangegangenen Kapiteln ersichtlich, dass die Aufklärung der Stammesgeschichte schon bei rezenten Hexapodengruppen, an denen alle Details der inneren und äußeren Morphologie sowie die DNA-Sequenzen untersuchbar sind, oft auf große Schwierigkeiten stößt. Für paläozoische Fossilien, an denen fast immer nur einfache äußere Merkmale oder im Falle vieler Pterygoten nur die Flügeladerung oder Ausschnitte daraus (mehr ist oft nicht überliefert) untersuchbar sind, gilt dies noch viel mehr. Ihre Beziehungen untereinander und zu rezenten Insektengruppen sind daher oft nur sehr schlecht abgesichert. Während Fossilien daher zur Aufklärung phylogenetischer Beziehungen nur recht selten beitragen, sind sie eminent wichtig für eine zeitliche Einordnung phylogenetischer Ereignisse und bei der Aufdeckung von Parallelentwicklungen, und sie liefern natürlich oft Erkenntnisse von großem eigenständigem Wert.

Die Besiedelung des Festlandes durch Pflanzen (Tracheophyta) erfolgte vielleicht schon im Ordovizium, spätestens aber während des oberen Silurs (vor ca. 430 Millionen Jahren = MJ). Die „Landpflanzen“ dieser Zeit (z. B. *Cooksonia* †) sind maximal kniehoch, mit einfachen oder gegabelten Sprossachsen, und sind noch stark an nasse Habitate gebunden. Aus dem Silur sind an landlebenden „Tracheaten“ nur Diplopoden bekannt.

Während des Devons (vor ca. 415-360 MJ) schob sich die Landflora allmählich auch in echt terrestrische Bereiche vor, und im oberen Devon entwickelten sich Pflanzen mit baumartigem Wuchs, die mehrere Meter hoch wurden und Wälder bildeten. Die Entwicklung der Landflora hatte auch einen großen Einfluss auf die Atmosphäre (mehr O₂, weniger CO₂) und auf die Böden. Aus dem Devon sind wenige Hexapodenfossilien bekannt, die jedoch viel über die zeitliche Einordnung der Entfaltung der Hexapoden verraten. Von herausragender Bedeutung sind zwei Fossilien (HIRST & MAULIK 1926) aus dem unterdevonischen Rhynie Chert (Schottland; dominiert von Beständen der frühen Landpflanze *Rhynia* †) – mit vorzüglicher Erhaltung. Die winzige *Rhyniella praecursor* † ist ein typischer Collebole, was am wenigsegmentigen Abdomen mit Ventraltubus und Sprunggabel eindeutig zu erkennen ist (HENNIG 1969: Abb. 19); auch die entognathen Mundwerkzeuge sind gut sichtbar.

Rhyniognatha hirsti † (siehe auch TILLYARD 1928; ENGEL & GRIMALDI 2004) ist eigentlich nur ein Paar von Mandibeln; deren Struktur ist aber unzweifelhaft dicondyl, und Details in der Form von Mandibel und Gelenken weisen darauf hin, dass dieses Stück von einem Vertreter der Metapterygota stammt. Aus dem, was über den Stammbaum der Hexapoden „sicher“ bekannt ist, kann auf der Basis dieser beiden Fossilien abgeleitet werden, dass zumindest die Collembola, Protura, Diplura, Archaeognatha und Dicondylia damals bereits als separate Stammeslinien präsent waren. Vermutlich waren sogar schon die Aufspaltungen in Zygentoma, Ephemeroptera und Metapterygota vollzogen, d. h. bereits im Unter-Devon hatten die Insekten wahrscheinlich zu fliegen gelernt. Das dritte aus dem Devon bekannte Hexapodenfossil sind Reste einer Insektenart – vermutlich ein Vertreter der Archaeognathen – aus dem Mittel-Devon von Gaspé in Quebec (LABANDEIRA et al. 1988). „*Eopterum devonicum*“, das HENNIG (1969) noch als ursprüngliches Fluginsekt interpretiert hat, erwies sich später als Teil eines Schwanzfächers eines malacostracen Krebses (siehe BOUDREAUX 1979: 178).

Im Laufe des Unterkarbons (ca. 360-325 MJ) entwickeln sich weiträumige Sumpflandschaften (Steinkohlesümpfe), mit Wäldern aus zig Meter hohen Bärlapp-, Schachtelhalm- und Farngewächsen. Eigenartigerweise sind aus dieser Zeit keine Hexapodenfossilien bekannt (mit einer Ausnahme, siehe unten). Erst die Steinkohlesümpfe des Oberkarbons (ca. 325-290 MJ) liefern solche in großer Menge, und zwar fast durchgehend Fossilien von Pterygoten. Pterygoten aus verschiedenen Untergruppen erscheinen „schlagartig“ (d. h. innerhalb weniger Millionen Jahre) in großer Vielfalt: Vertreter der Odonaten-Verwandtschaft (Odonoptera) und der Ephemeroptera, daneben solche aus anderen palaeopteren Ordnungen (Palaeodictyoptera, Megasecoptera, Dicliptera und Diaphanopterodea), und auch die Neopteren sind von Anfang an mit dabei.

Zwei Dinge sind an dieser frühen Pterygoten-Fauna besonders interessant: Innerhalb aller Gruppen außer den Neopteren finden sich großwüchsige Arten mit Flügelspannweiten von 20-70 cm. Dies entspricht den Verhältnissen bei anderen terrestrischen Arthropoden-Gruppen: auch z. B. unter den Diplopoden und Skorpionen gab es Giganten. Dies hat seine Ursache vielleicht im O₂-Gehalt der Atmosphäre, der im Devon anstieg, im Oberkarbon ein Maximum erreichte und im Laufe des Perms wieder sank. Zweitens finden sich bei allen Gruppen außer den Ephemeroptera Vertreter, die am Prothorax rudimentäre Flügel tragen (u. a. BECHLY et al. 2001; BÉTHOUX & NEL 2002), welche auch Spuren einer Aderung zeigen (prothorakale Paranota). Wahrscheinlich waren während der frühesten Evolutionspha-

se der Flügel noch alle drei Thoraxsegmente beteiligt, und erst später, als die Eigenbeweglichkeit der Flügel über die Entwicklung eines Gelenks an deren Basis zunahm, blieb das prothorakale Paar zurück und wurde mehrfach parallel wieder reduziert.

Die Überlieferung der Odonoptera, die durch umfangreiche Fusionen zwischen den Skleriten des Flügelgelenks charakterisiert sind, beginnt mit sehr ursprünglichen Arten moderater Größe, die als Geroptera zusammengefasst werden (mit prothorakalen Paranota; u.a. BECHLY et al. 2001). Die rein karbonischen Eomeganisoptera, mit bis zu 20 cm Spannweite, bilden die nächste Evolutionsstufe. Sie sind vermutlich paraphyletisch: aus ihnen gehen einerseits die Meganisoptera hervor, die sämtliche Riesenformen umfassen (Maximum 71 cm Spannweite) und bis in die Trias reichen, andererseits eine Gruppe, zu der auch alle rezenten Libellen zu rechnen sind. Die Odonoptera des Paläozoikums unterscheiden sich im Habitus allesamt noch sehr deutlich von den heutigen Odonaten. Unbekannt ist, ob deren Nymphen aquatisch und räuberisch waren wie die der rezenten Libellen und ob die libellentypische labiale Fangmaske der Nymphen ausgebildet war. Die Kippung von Meso- und Metathorax und die Fangkorbbildung durch die Beine waren bereits bei den Adulten der Eomeganisoptera ansatzweise entwickelt, und vermutlich fingen auch sie ihre Beute im Flug.

Die frühesten mutmaßlichen Ephemeroptera i.w.S. treten etliche Millionen Jahre später auf als Odonoptera. Sie werden den Syntonopteridae (z. B. *Lithoneura*; WILLMANN 1999) und Bojophlebiidae (z. B. *Bojophlebia* mit bis zu 45 cm Spannweite) zugeordnet, die im Gegensatz zu den Ephemeroptera i.e.S. noch große Hinterflügel mit einem recht großen Analfeld besaßen. Ihre enge Verwandtschaft mit den monophyletischen Ephemeroptera i.e.S. ist jedoch schlecht begründet. Unter den Ephemeroptera i.e.S., die seit dem Perm bekannt sind, hatten viele frühe Teilgruppen (kollektiv „Permoplectoptera“ genannt) ebenfalls noch gleichgroße Flügelpaare. Nach dem wenigen, was man über die Mundwerkzeuge weiß, sind diese bei manchen mesozoischen Formen noch gut entwickelt. Sie wurden vermutlich erst in der allen rezenten Taxa gemeinsamen Stammgruppe reduziert. Die rezenten Teilgruppen der Eintagsfliegen dürften auf eine Radiation im frühen Mesozoikum zurückgehen.

Für die Palaeodictyoptera, Megasecoptera, Diclptera und Diaphanopteroidea wird meistens angenommen, dass sie gemeinsam eine monophyletische Gruppe bilden (Palaeodictyopteroidea), die durch eine Spezialisierung der Mundwerkzeuge zu einem Saugorgan gekennzeichnet ist (mit 5 Stechborsten und einem gewölbten Vorderkopf, der auf eine darunterliegende Saugpumpe

hinweist). Es sei aber betont, dass die Mundwerkzeuge nur von wenigen Arten bekannt sind. Die Palaeodictyopteroidea erscheinen in der fossilen Überlieferung fast zeitgleich mit den Odonoptera, und zwar von Anfang an mit einer großen Diversität. Zu dieser Gruppe gehört ein Großteil der bekannten paläozoischen Insekten, darunter auch das älteste bekannte Fluginsekt, das noch dem allerspätesten Unterkarbon zuzurechnen ist: *Delitzschala bitterfeldensis* aus dem Gebiet Bitterfeld/Delitzsch in Sachsen (Palaeodictyoptera: Spilapteridae; BRAUCKMANN & SCHNEIDER 1996), mit nur 2,5 cm Flügelspannweite ein kleiner Vertreter der Ordnung. Das Ende der Palaeodictyopteroidea fällt vermutlich mit dem Massenaussterben an der Perm-Trias-Grenze zusammen, doch gibt es Hinweise auf triassische Überlebende. Bei den Nymphen, die aus verschiedenen Teilgruppen der Palaeodictyopteroidea bekannt sind, finden sich keine Hinweise auf eine aquatische Lebensweise.

Vor allem unter den Palaeodictyoptera, die vermutlich als paraphyletische Gruppe an der Basis der Palaeodictyopteroidea stehen, finden sich viele Vertreter mit gut entwickelten, geaderten prothorakalen Paranota. Viele Palaeodictyoptera aus unterschiedlichen Teilgruppen hatten Flügelspannen von 10-20 cm, einige erreichten enorme Maße, z. B. *Mazothairos* mit 56 cm Spannweite. Die restlichen Ordnungen der Palaeodictyopteroidea sind durch Spezialentwicklungen charakterisiert. Die Megasecoptera zeigen meist stark verschmälerte Flügelbasen und eine reduzierte Anzahl von Queradern. Die nur aus dem Perm bekannten Diclptera sind vermutlich Abkömmlinge einer Teilgruppe der Megasecoptera und sind durch eine starke Reduktion der Hinterflügel gekennzeichnet. Die Diaphanopteroidea haben einen Mechanismus entwickelt, der ihnen erlaubt, die Flügel waagrecht nach hinten zu schwenken. Dies erinnert an die Neoptera, doch scheint der Bau des Flügelgelenks ein völlig anderer zu sein, und die Schwenkbarkeit der Flügel ist bei den beiden Gruppen wohl nicht homolog.

Die Überlieferung der Neoptera beginnt ebenfalls im frühesten Oberkarbon mit den Paoliidae, einer Gruppe von relativ großen Neopteren ohne Spezialmerkmale, die auf Beziehungen zu irgendeiner rezenten Untergruppe der Neoptera hinweisen würden. Die deutlich nach hinten zurückschwenkbaren Flügel waren breit, Vorder- und Hinterflügel sehr ähnlich, ein Analfächer am Hinterflügel war nicht ausgebildet. Interessanterweise sind keine prothorakalen „Flügelchen“ vorhanden. Dennoch werden die Paoliidae gelegentlich als Stammgruppenvertreter der Neoptera angesehen. Bald nach den Paoliidae erscheint eine Vielzahl sehr unterschiedlicher neopterter Insekten, die in verschiedene höhere „Taxa“ gruppiert werden, die jedoch mehr als Sammelbecken für irgendwie ähnliche (oder auch recht unähnliche) Formen an-

zusehen sind denn als monophyletische Großgruppen. Lange wurden die frühen Neopteren auf drei ± große Gruppen verteilt, die „Protorthoptera“, „Protoblattodea“ und „Paraplecoptera“. Eine stammesgeschichtliche Verwandtschaft der jeweils enthaltenen Taxa mit Orthoptera, Blattaria und Plecoptera, wie sie die Namen indizieren, lässt sich nicht im entferntesten belegen. CARPENTER (1992) schloss die „Protoblattodea“ und „Paraplecoptera“ in eine dadurch sehr umfangreich gewordenen Gruppe „Protorthoptera“ ein, der er 59 „Familien“ zuordnet – neben den Paoliidae u.a. die Cacurgidae, Gerardiidae, Hadentomidae, Lemmatophoridae, Eucaenidae, Atactophlebiidae, Cnemidolestidae und Ideliidae. All diese „Familien“ sind mit sehr wenigen Ausnahmen auf Oberkarbon und Perm begrenzt. Von den „Protorthoptera“ getrennt handelt CARPENTER (1992) die Caloneuroidea (siehe unten) und Miomoptera ab. Die durchweg sehr kleinen Miomoptera (Oberkarbon und Perm), von denen fast nur Flügelfragmente bekannt sind, hatten ebenfalls kauende Mundteile und Hinterflügel ohne Analfächer. Sie wurden u.a. als Stammgruppe der Endopterygota (RASNITSYN & QUICKE 2002) oder der Acercaria interpretiert (GRIMALDI & ENGEL 2005), doch ist beides nicht überzeugend begründbar.

Es ist mit größter Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass sich in diesem oberkarbonischen⁹ Neopteren-Gewirr, vor allem innerhalb der „Protorthoptera“, die Radiation vollzogen hat, die neben vielen bald wieder ausgestorbenen Linien auch die heutigen Großgruppen der Neopteren hervorgebracht hat. Die phylogenetischen Beziehungen zwischen den vielen Neopteren-Gruppen und -Grüppchen des Oberkarbon und Perm sind aber derzeit noch weitestgehend unverstanden, und es ist auch sehr schwierig, die frühesten Vertreter der rezenten Großgruppen der Neopteren in diesem Sammelsurium zu identifizieren. Allerdings wurden in jüngster Zeit bei der Klärung der stammesgeschichtlichen Beziehungen der betreffenden Gruppen deutliche Fortschritte erzielt (u.a. durch die Beiträge von O. Béthoux und Mitarbeitern). Dies ist nicht zuletzt der konsequenten Umsetzung der Phylogenetischen Systematik zu verdanken, die in der Paläontologie gegenüber der Rezentbiologie mit einiger Verzögerung einsetzte.

Am weitesten fortgeschritten ist die Identifikation und Zuordnung paläozoischer Gruppen bei den Orthoptera. BÉTHOUX & NEL (2002, 2005) und BÉTHOUX (2005b) schließen anhand einer umfangreichen Revision der Flügeladerung viele „Protorthoptera“ des Karbons in die Orthoptera (i.w.S.: Archaeorthoptera) ein, u.a. die Gerardiidae, die Cnemidolestidae und die Cacurgidae, und auch die Ampelipteridae, die zu den ältesten bekannten Pterygota gehören (frühes Oberkarbon). Die Caloneuroidea (Oberkarbon und Perm), mit Hinterflügeln ohne Analfächer, werden von BÉTHOUX & NEL (2002) und

BÉTHOUX et al. (2004) mit guter Begründung ebenfalls in die Orthoptera-Verwandtschaft eingeschlossen. Ob sich die rezenten Phasmatodea von den selben karbonischen Vorfahren herleiten lassen wie die Orthoptera wird derzeit diskutiert (eher contra: BÉTHOUX & NEL 2002; BÉTHOUX 2005b; TILGNER 2001; eher pro: GRIMALDI & ENGEL 2005; WILLMANN 2003a, 2005a).

Die gemeinhin bekannteste stammesgeschichtliche Verbindung zwischen rezenten und karbonischen Insekten betrifft die „Schaben“. Die „Karbon-Schaben“ und ihre Nachfahren besitzen jedoch noch weit über das Karbon und Perm hinaus einen langen Ovipositor, und sie bilden daher allenfalls die gemeinsame Stammgruppe aller Dictyoptera, d.h. der Blattodea (Schaben + Termiten) und Mantodea (Fangschrecken), denen eine sehr charakteristische Verkürzung des Ovipositors gemeinsam ist. Die Aufspaltung in die rezenten Teilgruppen der Dictyoptera hat vermutlich erst im Jura stattgefunden. Einige „Schaben“ des Karbons sind vermutlich wirklich den Dictyoptera zuzuordnen, obgleich eine wirkliche Begründung schwierig ist (z. B. Archimylacridae, Mylacridae, Phylloblattidae). Eine detaillierte, konsequent phylogenetische Bearbeitung der paläozoischen Dictyopteren steht noch aus.

Der Anschluss vieler karbonischer und permischer Gruppen der „Protorthoptera“ an die rezenten flügellosen Notoptera (als „Grylloblattida“), wie sie von STOROZHENKO (u.a. 1997, 2002) durchgeführt wird, entbehrt jeder Grundlage und basiert weithin auf nicht-phylogenetischer Argumentation (BÉTHOUX et al. 2005a). Dasselbe gilt für die Herleitung der Mantophasmatodea von den oberkarbonischen Cnemidolestidae durch HAMILTON (2003) (siehe BÉTHOUX 2005b).

Im Perm sind bereits viele der rezenten Pterygotenordnungen eindeutig vertreten: Die Dermaptera stammen vermutlich von den permischen Protelytroptera ab (HAAS & KUKALOVÁ-PECK 2001). ENGEL & GRIMALDI (2005) führen die Plecoptera auf die Lemmatophoridae und Liomopteridae des unteren Perms zurück (mit Prothorakalloben, Tarsen noch 5-gliedrig). Auch Teilgruppen der Endopterygota und der Acercaria sind im Perm nachweisbar, u.a. die Coleoptera (Käfer; siehe auch BEUTEL 2005). Die Embioptera, Zoraptera, Notoptera, Mantophasmatodea und vielleicht Phasmatodea (siehe oben) lassen sich jedoch nicht mit hinreichender Begründung an paläozoische Taxa anknüpfen.

Das Massenaussterben am Ende des Perms war, wie für alle anderen Organismengruppen, auch für die Pterygoten ein tiefer Einschnitt, mit dem viele im Perm do-

⁹Natürlich kann diese Radiation bereits im Unterkarbon eingesetzt haben, für das wahrscheinlich eine ähnliche Vielfalt an basalen Neoptera angenommen werden kann wie für das Oberkarbon, aus dem aber so gut wie keine fossilen Insekten bekannt sind.

minierende Taxa ganz verschwunden sind (BÉTHOUX et al. 2005b). Im Laufe der Trias erfuhren die Insektengruppen, die die Perm-Trias-Grenze überlebt hatten, eine neue Entfaltung. Die daraus hervorgehende Insektenfauna ist der rezenten bei weitem ähnlicher als die des späten Paläozoikums.

9. Zusammenfassung und Ausblick

Bei der Rekonstruktion der phylogenetischen Beziehungen zwischen den Großgruppen der Hexapoden bestehen Probleme vor allem auf vier Ebenen: (1) Ganz an der Basis der Hexapoden: Beziehungen zwischen Protura, Collembola, Diplura und Insecta, wobei Monophylie für die Diplura nicht als gesichert angesehen werden kann. (2) An der Basis der Dicondylia, wo die Stellung der Gattung *Tricholepidion* als Schwestergruppe der Zygentoma + Pterygota oder als Teilgruppe der Zygentoma offen bleibt, aber auch die Monophylie der restlichen Zygentoma nicht als gut begründet erscheint. (3) An der Basis der Pterygota mit den ungeklärten Beziehungen zwischen Ephemeroptera, Odonata und Neoptera, wobei sich aber die Indizien für eine nähere Verwandtschaft der Odonata und Neoptera verdichten; gerade auf dieser Ebene ist die Einbeziehung des umfangreichen Fossilbegriffs zu mehreren ausgestorbenen Großgruppen der Pterygota von Bedeutung (v.a. Teilgruppen der Palaeodictyopteroidea). Die Neoptera sind v.a. durch molekulargenetische Ergebnisse als monophyletische Gruppe ausgewiesen. (4) An der Basis der Neoptera, für die nach wie vor die Darstellung als Polytomie von 11 Taxa den Kenntnisstand realistisch wiedergibt: Plecoptera, Embioptera, Notoptera, Mantophasmatodea, Dictyoptera, Orthoptera, Phasmatodea, Dermaptera, Zoraptera, Acercaria und Endopterygota. (5) Bezüglich der Herkunft der Hexapoden verdichten sich die Hinweise auf die Crustaceen (Tetraconata-Hypothese) bzw. auf Teilgruppen von diesen; dabei ist unklar, ob eher die Branchiopoda oder die Malacostraca als nächste Verwandte der Hexapoden in Frage kommen. Die Alternative, dass die Hexapoden mit den „Myriapoden“ (oder einer Teilgruppe von diesen) nächstverwand sind (Tracheata-Hypothese), ist jedoch noch nicht endgültig auszuschließen. (6) Letztendlich muss auch damit gerechnet werden, dass die Hexapoden gar nicht monophyletisch sind: sie sind morphologisch nur schlecht als monophyletische Gruppe begründet, und die Ergebnisse aus der Molekulargenetik sind in diesem Punkt nicht eindeutig.

In den letzten Jahren sind zahlreiche Arbeiten erschienen, die in irgendeiner Form Daten zur weiteren Aufklärung der Hexapoden-Phylogenie beigetragen haben: morphologische Merkmalssysteme wurden teils bei vielen Taxa untersucht (z. B. Kreislaufsystem, Ovariolen, Spermatozoen, Ovipositor, Flügeladerung und -gelenk,

Mandibelgelenke), ebenso die Ontogenese; umfangreiche morphologische Merkmalsmatrices wurden zusammengestellt, und die Thematik wurde anhand der neuen Daten kompetent diskutiert. Sequenzdaten zu mehreren Genen wurden für zahlreiche Insektenarten zusammengetragen, einschließlich der vollständigen Sequenzierung des mitochondrialen Genoms bei ca. 100 Arten, und die Methoden zur Analyse solcher Daten wurden entscheidend weiterentwickelt. Das rasante Anwachsen der Datenbasis hat jedoch bislang zu keiner Klärung der problematischen Bereiche im Stammbaum der Hexapoden geführt, sondern es sind vielmehr proportional zur Datenmenge auch die Widersprüche gewachsen.

Trotz der enormen Akkumulation von neuen Daten in den letzten Jahren ist die Situation immer noch so, dass bislang nur ein Bruchteil der potenziell für die phylogenetische Forschung „brauchbaren“ Daten erschlossen ist. Dies gilt wie selbstverständlich für die noch junge Disziplin der molekulargenetisch geprägten Phylogenetik, gilt aber genauso auch für die morphologische Arbeit. Der Umstand, dass Daten zu vielen Organsystemen vielfach nur für einen oder wenige Vertreter pro Hexapodenordnung, oder auch für gar keinen, verfügbar sind, verdeutlicht dies. Interessante Merkmalsysteme, für die eine detaillierte vergleichende Betrachtung quer durch die Hexapoden noch aussteht, sind u.a. die thorakalen und abdominalen Stigmen (einschließlich ihrer Apodeme und Muskeln; siehe KLASS 2000: 246) und mehrere Teilbereiche der weiblichen Genitalorgane (einschließlich der Spermatheken und Akzessorischen Drüsen; siehe u.a. KLASS 2003a). Auch für die männlichen Genitalorgane sind noch viele Fragen, v.a. zur Homologie der Bauelemente, zu klären, bevor ihr Merkmalsreichtum für die phylogenetische Arbeit ausgeschöpft werden kann. Überhaupt gilt für die gesamte Muskulatur, dass bislang nur vereinzelte Merkmale über viele Taxa hinweg hinreichend bekannt und vergleichbar sind (z. B. KLUG & KLASS im Druck). Diese Sachlage mag optimistisch stimmen, dass sich nach Erhebung weiterer Daten letztendlich eine wirklich überzeugende Hypothese zur Stammesgeschichte der Hexapoden erstellen lässt.

Andererseits erhärtet sich aber der Verdacht, dass die Chancen zur Klärung nicht sehr gut stehen, da vermutlich viele der historischen Verzweigungen an der Basis des Hexapoden-Stammbaums zeitlich so nahe beieinander lagen, dass die verschiedenen Stammlinien „kaum Zeit hatten“, sie charakterisierende Merkmalsveränderungen (Autapomorphien) durchzumachen, bevor die nächste Aufspaltung erfolgte. Heute erstellte Datensätze reflektieren daher zu einem enorm großen Prozentsatz Veränderungen, die erst in der um ein Vielfaches längeren Zeit nach den basalen Aufspaltungen erfolgt sind. Darunter sind auch viele Veränderungen, die in

verschiedenen Stammlinien parallel erfolgt sind (Homoplasien). Diese Problematik betrifft gleichermaßen die morphologisch wie auch die molekulargenetisch begründete Phylogenetik, und in der basalen Polytomie der Neoptera zeigt sie sich wohl besonders deutlich. Die betreffenden Aufspaltungen könnten durchaus innerhalb weniger Millionen Jahre stattgefunden haben, während seitdem etwa 300 Millionen Jahre verstrichen sind.

Die fossile Überlieferung kann sicher in mehrfacher Hinsicht zur Aufklärung der Hexapodenphylogenie beitragen. Fortschritte der letzten Jahre haben ermöglicht, die Orthoptera mit einiger Sicherheit bis ins untere Oberkarbon zurückzuverfolgen. Eine Fortsetzung dieser Arbeiten für weitere Neopteren-Taxa könnte durchaus Evidenzen dazu erbringen, wie die einzelnen Großgruppen der Neoptera verwandtschaftlich zusammenhängen. Ein weiterer wichtiger Punkt ist die Aufdeckung von Parallelentwicklungen; z. B. zeigt das Vorhandensein von Ocellen und Styli bei jurassischen Dermaptera, das dem Fehlen dieser Strukturen bei allen rezenten Dermaptera entgegensteht, dass der Verlust unabhängig von anderen Ordnungen erfolgt ist, denen die Ocellen und Styli ebenfalls fehlen. Eine wichtige eigenständige Leistung der Hexapoden-Paläontologie ist natürlich die zeitliche Einstufung von Evolutionsereignissen bei den Hexapoden. Andererseits liegt, im Detail betrachtet, gerade in diesem Aspekt auch eines der großen Probleme der Fossilforschung: aus den Zeiten, in denen vermutlich viele der basalen Aufspaltungen der Hexapoden stattgefunden haben (Devon und Unterkarbon), liegen bislang so gut wie keine Fossilien vor.

Appendix

Kommentar zur morphologischen Merkmalsmatrix in WHEELER et al. (2001)

Die Merkmalslisten und Matrices zu den Hexapoden in WHEELER et al. (2001) beruhen fast ausschließlich auf einer Auswertung der Übersichtsarbeiten von HENNIG (1981), KRISTENSEN (1975, 1981, 1991, 1995) und BOUDREAUX (1979); eigene Untersuchungen oder Diskussionen wurden nicht durchgeführt.

Hier finden sich zunächst zahlreiche Probleme in den Definitionen der Merkmale und Merkmalszustände. Allgemein ist die oft unzureichende Umschreibung der Merkmalszustände zu bemängeln. Extreme Beispiele sind die Umschreibung einer medianen Verwachsung der Gonoplags (3. Valven) in Merkmal 47 'Ovipositor' als [4: fused], und die Merkmalszustände [0: not modified] und [1: modified] in Merkmal 169 'Structure of posterior notal wing articulation'. Häufig sind die Merkmalszustände ungenau gegeneinander abgegrenzt oder überlappen sich, z. B. in Merkmal 80 'Ocelli', mit den Zuständen [0:

present], [1: absent in immatures], [2: absent in adults], [3: median ocellus absent] und [4: median ocellus absent in adults]; hier trifft auf ein Taxon, auf das [3] zutrifft, immer auch [4] zu, und ein Taxon, dem in sämtlichen Stadien alle Ocelli fehlen, zeigt alle Zustände [1]-[4].

Bei etlichen Merkmalen wird ein Merkmalszustand definiert für die Präsenz einer bestimmten Struktur, aber zusätzlich weitere Merkmalszustände für bestimmte besondere Ausprägungen dieser Struktur (bei nicht-additiver Behandlung) – anstatt die letzteren in eigenen Merkmalen abzuhandeln. Ein Beispiel ist 47 'Ovipositor', wo bei abweichender Ausgestaltung der Gonopophysen IX und der Gonoplags (2. bzw. 3. Valven) die Merkmalszustände [2: vestigial] bzw. [4: fused] definiert werden; die Präsenz eines Ovipositors verliert dadurch unangemessen an Gewicht, weil unter den betreffenden Weiterentwicklungen der Ovipositor nicht mehr als [1: present] eingestuft ist.

Sehr problematisch ist auch die gelegentliche Kopplung verschiedener Strukturen in einem Merkmal, wie z. B. in 139 'Female genitalia', mit [0: 1st valvulae developed and separate, 2nd valvulae discrete, cerci articulated] und [1: 1st valvulae strongly reduced and fused, 2nd valvulae not discrete, cerci not articulated]. Ein Problem ist hier, dass auf einige Taxa keine der beiden Kombinationen zutrifft, z. B. auf Archaeognathen und Notopteren mit wohlentwickelten Valven aber fehlender Cercalartikulation, und auf Ephemeropteren mit fehlenden Valven aber deutlicher Cercalartikulation (für alle diese Taxa wird dennoch [0] eingetragen).

In manchen Merkmalen sind die (mutmaßlich) apomorphen Merkmalszustände so definiert, dass sie unterschiedliche strukturelle Zustände einschließen, die keine gemeinsame Merkmalsableitung beinhalten; eine solche 'Scheinapomorphie' ist in Merkmal 68 'Direct spiracular musculature' der Merkmalszustand [1: present]; zumindest im Abdomen sind nämlich die Stigmenmuskeln bei Odonata in einer Position, die keine Homologisierung mit einem der bei Neopteren vorkommenden Muskeln erlaubt (des Weiteren wäre eine separate Abhandlung der sehr unterschiedlichen Stigmenmuskulatur in Thorax und Abdomen sinnvoll).

Durch die vielen Mängel in den Merkmalsdefinitionen sind die Matrixeintragungen in WHEELER et al. (2001) oft nicht reproduzierbar, und teilweise wird zudem Fehlinformation in die Analyse eingetragen.

Weitaus schwerwiegender sind jedoch die zahlreichen Fehleintragungen in der morphologischen Merkmalsmatrix. Sie beruhen vielfach darauf, dass bei der Auswertung der Arbeiten von Hennig, Kristensen, und Boudreaux der jeweilige Kontext der Aussagen nicht beachtet wurde, was in den folgenden einfachen Beispielen

besonders offensichtlich ist: In Merkmal 83 werden die auf die Insecta beschränkten Phallomeren (männliche Kopulationsorgane) auch bei Collembolen, 'Myriapoden' und Crustaceen als [0: normal] entwickelt eingestuft, ebenso bei den Odonaten (sekundäre Kopulationsorgane am vorderen Abdomen!) und Isopteren mit stark reduzierten Phallomeren. Die Einstufung von nur Embioptera und Plecoptera als [1: reduced] geht auf KRISTENSEN (1981: 145) zurück, der diesen Verlust als potenzielle Synapomorphie derselben nennt, jedoch in einem auf diese beiden Taxa eingeschränkten Kontext. In Merkmal 89 werden sklerotisierte Vorderflügel nur den Taxa zugesprochen, die KRISTENSEN (1981: 145) bei Besprechung der 'Orthopterodida' auflistet; den Coleopteren werden sie abgesprochen. In Merkmal 118 wird die Präsenz eines Rings von Zähnen im Kaumagen auf die Dictyopteren beschränkt, gemäß dem auf Neopteren beschränkten Zitat von KRISTENSEN (1975: 19); das Vorhandensein gleichartiger Kaumägen bei Zygentomen (KLASS 1998a: Abb. 2-4) und anderer Typen so bezahnter Kaumägen bei z. B. Notoptera, das schon aus der Sekundärliteratur leicht ersichtlich ist, wird nicht berücksichtigt. In Merkmal 85 werden den Chilopoden und Crustaceen segmentale Seitenarterien abgesprochen; nur für Blattaria und Mantodea werden sie eingetragen, nachdem BOUDREAUX (1979) und KRISTENSEN (1975) sie nur für diese Taxa erwähnen – jedoch in einem auf Hexapoda begrenzten Zusammenhang. In Merkmal 28 werden den Odonaten und Dermapteren [1] mehrgliedrige Cerci zugewiesen, und nicht etwa [3] eingliedrige (letzteres trifft auf alle Odonaten und adulten Dermapteren zu) – offensichtlich weil in den zitierten Textstellen (HENNIG 1981: 98; KRISTENSEN 1981: 146) nicht auf die Eingliedrigkeit bei diesen Taxa hingewiesen wird. In 167 werden nur für Diptera, Mecoptera und Strepsiptera zweigliedrige Labialpalpen eingetragen, gemäß dem auf die Endopterygota beschränkten Zitat in KRISTENSEN (1975: 34); allen anderen Hexapoden werden mehr Glieder zugesprochen, was z. B. für Psocopteren (*Acercaria*) und Collembolen nicht zutrifft. In manchen Merkmalen wurden auch für Taxa Eintragungen vorgenommen, zu denen gar keine Daten vorliegen; das betrifft z. B. die Tracheenversorgung der Beine bei Notopteren und die Muskulatur der Mundwerkzeuge bei Zorapteren (Merkmale 52, 67, 69, 70, 93).

Als Beispiel dafür, was für eine bestimmte Struktur bei den Matrixeintragungen insgesamt an Fehlern auftritt seien die weiblichen Gonapophysen des 9. Abdominalsegments (2. Valven) angeführt, deren Zustand an sich sehr einfach zu beurteilen ist. Hier werden in Merkmal 47 'Ovipositor' die gleichartigen strukturellen Zustände bei Notopteren und Orthopteren (Grundplan) unterschiedlichen Merkmalszuständen zugeordnet: [1: present] bzw. [3: modified = Gonapophysen 9 reduziert

und Gonoplacs an Eiablage beteiligt], bezogen auf BOUDREAUX (1979: 273). Eine Prüfung der Primärliteratur (z. B. WALKER 1919; ANDER 1939) hätte sofort gezeigt, dass die Gonapophysen 9 im Grundplan der Orthopteren keinesfalls reduziert sind. Weiterhin wird für die Dermapteren mit [2: vestigial = mit 2 Valvenpaaren] ein Fehlen der Gonapophysen 9 konstatiert. Das ist nach den damals verfügbaren Literaturdaten zwar zutreffend; eine Stichproben-Untersuchung bei den Dermaptera-Pygidicranidae hätte aber sofort gezeigt, dass Gonapophysen 9 hier meist vorhanden sind (siehe KLASS 2003a). Im Gegensatz zu den Dermapteren werden die Coleopteren, denen die Gonapophysen 9 wirklich fehlen, als [1: present = mit 3 Valvenpaaren] eingestuft; die Neuropteren mit ebenfalls absenten Gonapophysen 9 werden als [4: fused] eingestuft (weil außerdem ihre Gonoplacs verwachsen sind), womit die den Neuropteren und Coleopteren gemeinsame Apomorphie in diesem Merkmal verloren geht. Die Präsenz der Gonapophysen 9 wird allerdings auch noch in Merkmal 139 'Female genitalia' codiert, das gleichzeitig den Zustand der Cercalartikulation einschließt (siehe oben) und auf Zitate von KRISTENSEN (1981, 1991) gemünzt ist; hier werden die Gonapophysen 9 korrekt als bei den Coleopteren (und Neuropteren, Megalopteren, Raphidiopteren) fehlend eingestuft, bei allen anderen Taxa allerdings als vorhanden, einschließlich der Dermapteren, bei denen sie in Merkmal 47 als fehlend erachtet wurden, und der Taxa, denen ein Ovipositor völlig fehlt (z. B. Collembolen). Die Abhandlung der Gonapophysen 9 ist also völlig undurchdacht und unangemessen, und die Matrixeintragungen repräsentieren in keiner Weise die morphologischen Sachverhalte. In der Abhandlung weiterer Elemente der weiblichen Genitalregion sowie der anderen Merkmalskomplexe sind die Probleme ähnlich gelagert und oft ähnlich umfangreich.

Angesichts der extrem hohen Fehlerrate in der Merkmalsmatrix von WHEELER et al. (2001) sind die Ergebnisse der morphologischen Analyse in keiner Weise aussagekräftig. Auch den Ergebnissen der Analysen, in denen die molekulargenetischen und die morphologischen Daten kombiniert sind, kann nicht viel Wert beigemessen werden, da der Einfluss der morphologischen Merkmale kaum abzuschätzen ist.

Literatur

- ABOUHEIF E. & G.A. WRAY (2002): Evolution of the gene network underlying wing polyphenism in ants. — *Science* **297**: 249-252.
- ABZHANOV A. & T.C. KAUFMAN (2000): Crustacean (malacostracan) Hox genes and the evolution of the arthropod trunk. — *Development* **127**: 2239-2249.
- ANDER K. (1939): Vergleichend-anatomische und phylogenetische Studien über die Ensifera (Saltatoria). — *Opuscula Entomologica, Supplementum* **2**: 1-306.
- AVEROF M. & M. AKAM (1995): **Hox** genes and the diversification of insect and crustacean body plans. — *Nature* **376**: 420-423.
- AVEROF M. & M. COHEN (1997): Evolutionary origin of insect wings from ancestral gills. — *Nature* **385**: 627-630.
- BARNHART C.S. (1961): The internal anatomy of the silverfish *Ctenolepisma campbelli* and *Lepisma saccharinum* (Thysanura: Lepismatidae). — *Annals of the Entomological Society of America* **54**: 177-196.
- BECHLY G., BRAUCKMANN C., ZESSIN W. & E. GRÖNING (2001): New results concerning the morphology of the most ancient dragonflies (Insecta: Odonatoptera) from the Namurian of Hagen-Vorhalle (Germany). — *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **39**: 209-226.
- BÉTHOUX O. (2005a): Wing venation pattern of Plecoptera (Insecta: Neoptera). — *Illiesia* **1**: 52-81.
- BÉTHOUX O. (2005b): Cnemidolestodea (Insecta): an ancient order reinstated. — *Journal of Systematic Palaeontology* **3**: 403-408.
- BÉTHOUX O. & A. NEL (2002): Venation pattern and revision of Orthoptera sensu nov. and sister groups. Phylogeny of Palaeozoic and Mesozoic Orthoptera sensu nov. — *Zootaxa* **96**: 1-88.
- BÉTHOUX O. & A. NEL (2005): Some Palaeozoic 'Protorthoptera' are 'ancestral' orthopteroids: major wing braces as clues to a new split among the 'Protorthoptera' (Insecta). — *Journal of Systematic Palaeontology* **2**: 285-309.
- BÉTHOUX O., NEL A. & J. LAPEYRIE (2004): The extinct order Caloneurodeia (Insecta: Pterygota: Panorthoptera): wing venation, systematics and phylogenetic relationships. — *Annales Zoologici* **54**: 289-318.
- BÉTHOUX O., NEL A., LAPEYRIE J. & G. GAND (2005a): New data on Paleozoic grylloblattid insects (Neoptera). — *Journal of Paleontology* **79**: 125-138.
- BÉTHOUX O., PAPIER F. & A. NEL (2005b): The Triassic radiation of the entomofauna. — *Comptes Rendus Palevol* **4**: 609-621.
- BEUTEL R.G. (2004): Aktuelle Entwicklungen in der Systematik der Insekten (Hexapoda, Arthropoda). — *Entomologie heute* **2004**: 71-82.
- BEUTEL R.G. & S. GORB (2001): Ultrastructure of attachment specializations of hexapods (Arthropoda): evolutionary patterns inferred from a revised ordinal phylogeny. — *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **39**: 177-207.
- BEUTEL R.G. & S. GORB (2006): A revised interpretation of the evolution of attachment structures in Hexapoda (Arthropoda), with special emphasis on Mantophasmatodea. — *Arthropod Systematics & Phylogeny* **64** (1): 3-25.
- BILIŃSKI S.M. & T. SZKLARZEWCZ (1991): The ovary of *Catajapyx aquilionaris* (Insecta, Entognatha): ultrastructure of germarium and terminal filament. — *Zoomorphology* **112**: 247-251.
- BIRKET-SMITH J. (1974): On the abdominal morphology of Thysanura (Archaeognatha and Thysanura s.str.). — *Entomologica Scandinavica, Supplementum* **6**: 1-67.
- BITSCH C. & J. BITSCH (1998): Internal anatomy and phylogenetic relationships among apterygote insect clades (Hexapoda). — *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **34**: 339-363.
- BITSCH C. & J. BITSCH (2000): The phylogenetic interrelationships of the higher taxa of apterygote hexapods. — *Zoologica Scripta* **29**: 131-156.
- BITSCH C. & J. BITSCH (2002): The endoskeletal structures in arthropods: cytology, morphology and evolution. — *Arthropod Structure and Development* **30**: 159-177.
- BITSCH C. & J. BITSCH (2004): Phylogenetic relationships of basal hexapods among the mandibulate arthropods: a cladistic analysis based on comparative morphological characters. — *Zoologica Scripta* **33**: 511-550.
- BITSCH J. (1963): Morphologie céphalique des machilides (Insecta Thysanura). — *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, 12^e Série* **V**: 501-706.
- BITSCH J. (1974): Morphologie abdominale des machilides (Thysanura) II. Squelette et musculature des segments génitaux femelles. — *International Journal of Insect Morphology and Embryology* **3**: 101-120.
- BITSCH J. (1994): The morphological groundplan of Hexapoda: critical reviews of recent concepts. — *Annales de la Société Entomologique de France NS* **30**: 103-129.
- BITSCH J. (2001): The hexapod appendage: basic structure, development and origin. — In: DEUVE T. (Ed.), *Origin of the Hexapoda*. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **37**: 175-193.
- BITSCH J., BITSCH C., BOURGOIN T. & C. D'HAESE (2004): The phylogenetic position of early hexapod lineages: morphological data contradict molecular data. — *Systematic Entomology* **29**: 433-440.
- BOORE J.L., LAVROV D.V. & W.M. BROWN (1998): Gene translocations link insects and crustaceans. — *Nature* **392**: 667-668.
- BOUDREAUX H.B. (1979): *Arthropod phylogeny, with special reference to Insects*. — John Wiley & Sons; New York, Chichester, Brisbane, Toronto: 1-320.
- BRADLER S. (2003): 16. Phasmatodea, Gespenstschrecken: 251-261. — In: DATHE H.H. (Hrsg.), *Lehrbuch der Speziellen Zoologie, begründet von A. Kaestner, Band I, 5. Teil: Insecta. 2. Auflage*. — Spektrum Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- BRAUCKMANN C. & J. SCHNEIDER (1996): Ein unter-karbonisches Insekt aus dem Raum Bitterfeld/Delitzsch (Pterygota, Arnsbergium, Deutschland). — *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* **1996**: 17-30.
- BRAUCKMANN C. & W. ZESSIN (1989): Neue Meganeuridae aus dem Namurium von Hagen-Vorhalle (BRD) und die Phylogenie der Meganisoptera (Insecta, Odonata). — *Deutsche Entomologische Zeitschrift (N.F.)* **36**: 177-215.
- BRETFELD G. (1963): Zur Anatomie und Embryologie der Rumpfmuskulatur und der abdominalen Anhänge der Collembolen. — *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* **80**: 309-384.
- BÜNING J. (1998): The ovariole structure, type, and phylogeny. — *Microscopical Anatomy of Invertebrates* **11C**: 897-932.

- BÜNING J. (2006): Ovariole structure supports sistergroup relationship of Neuropterida and Coleoptera. — *Arthropod Systematics & Phylogeny* **64** (2): 115-126.
- CAMERON S.L., BECKENBACH A.T., DOWTON M.A. & M.F. WHITING (2006): Evidence from mitochondrial genomics on interordinal relationships in insects. — *Arthropod Systematics & Phylogeny* **64** (1): 27-34.
- CARPENTER F.M. (1992): Superclass Hexapoda. — *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda* **4** (3-4): i-xxii + 1-655.
- CHAUDONNERET J. (1950): La morphologie céphalique de *Thermobia domestica* (PACKARD) (Insecte Aptérygote Thysanoure). — *Annales des Sciences Naturelles (Zoologie)* **12**: 145-302.
- DALLAI R. (1998): New findings on dipluran spermatozoa. — In: BRUNHOFFER V. & T. SOLDAN (Ed.), *The Fifth European Congress of Entomology, České Budejovice 1998. Book of Abstracts* **1**: 291.
- DALLAI R., CARAPELLI A., NARDI F., FANCIULLI P.P., LUPETTI P., AFZELIUS B.A. & F. FRATI (2004): Sperm structure and spermiogenesis in *Coletinia* (Nicoletiidae, Zygentoma, Insecta) with a comparative analysis of sperm structure in Zygentoma. — *Tissue & Cell* **36**: 233-244.
- DALLAI R., FRATI F., LUPETTI P. & J. ADIS (2003): Sperm ultrastructure of *Mantophasma zephyra* (Insecta, Mantophasmatodea). — *Zoomorphology* **122**: 67-76.
- DALLAI R., LUPETTI P., FRATI F., NARDI F. & B.A. AFZELIUS (2001): Binucleate and biflagellate spermatozoa in *Tricholepidion gertschi* WYGODZINSKY (Insecta, Zygentoma). — *Tissue & Cell* **33**: 606-613.
- DALLAI R., LUPETTI P., CARAPELLI A., FRATI F. & B.A. AFZELIUS (2002): Sperm structure and spermiogenesis in *Atelura formicaria* HEYDEN (Zygentoma, Insecta). — *Acta Zoologica (Stockholm)* **83**: 245-262.
- DELSUC F., PHILLIPS M.J. & D. PENNY (2003): Comments on "Hexapod origins: monophyletic or paraphyletic?". — *Science* **301**: 1482d.
- DEUTSCH J.S. (2001): Are Hexapoda members of the Crustacea? Evidence from comparative developmental genetics. In DEUVE T. (Ed.), *Origin of the Hexapoda*. — *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **37**: 265-298.
- DJERNÆS M. & J. DAMGAARD (2006): Exon-intron structure, paralogy and sequenced regions of elongation factor-1 alpha in Hexapoda. — *Arthropod Systematics & Phylogeny* **64** (1): 45-52.
- DOHLE W. (2001): Are the insects terrestrial crustaceans? A discussion of some new facts and arguments and the proposal of the proper name 'Tetraconata' for the monophyletic unit Crustacea + Hexapoda. — In: DEUVE T. (Ed.): *Origin of the Hexapoda*. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **37**: 85-103.
- DOVE H. & A. STOLLEWERK (2003): Comparative analysis of neurogenesis in the myriapod *Glomeris marginata* (Diplopoda) suggests more similarities to chelicerates than to insects. — *Development* **130**: 2161-2171.
- ENGEL M.S. & D.A. GRIMALDI (2000): A winged *Zorotypus* in Miocene amber from the Dominican Republic (Zoraptera: Zorotypidae) with discussion on relationships of and within the order. — *Acta Geologica Hispanica* **35**: 149-164.
- ENGEL M.S. & D.A. GRIMALDI (2002): The first Mesozoic Zoraptera (Insecta). — *American Museum Novitates* **3362**: 1-20.
- ENGEL M.S. & D.A. GRIMALDI (2004): New light shed on the oldest insect. — *Nature* **427**: 627-630.
- FRIEDRICH M., DONG X. & M. JACKOWSKA (2006): Insect interordinal relationships: evidence from the visual system. — *Arthropod Systematics & Phylogeny* **64** (2): 133-148.
- FÜRST VON LIEVEN A. (2000): The transformation from moncondylous to dicondylous mandibles in the Insecta. — *Zoologischer Anzeiger* **239**: 139-146.
- GEREBEN-KRENN B.-A. & G. PASS (1999): Circulatory organs of Diplura (Hexapoda): the basic design in Hexapoda? — *International Journal of Insect Morphology and Embryology* **28**: 71-79.
- GEREBEN-KRENN B.-A. & G. PASS (2000): Circulatory organs of abdominal appendages in primitive insects (Hexapoda: Archaeognatha, Zygentoma and Ephemeroptera). — *Acta Zoologica (Stockholm)* **81**: 285-292.
- GIRIBET G. & C. RIBERA (2000): A review of arthropod phylogeny: new data based on ribosomal DNA sequences and direct character optimization. — *Cladistics* **16**: 204-231.
- GIRIBET G., EDGEcombe G.D. & W.C. WHEELER (2001): Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. — *Nature* **413**: 157-161.
- GIRIBET G., EDGEcombe G.D., CARPENTER G.M., D'HAESE C.A. & W.C. WHEELER (2004): Is Ellipura monophyletic? A combined analysis of basal hexapod relationships with emphasis on the origin of insects. — *Organisms, Diversity & Evolution* **4**: 319-340.
- GORB S.N. (Ed., 2004): Attachment systems of arthropods. — *Arthropod Structure and Development* **33** (1): 1-110.
- GRIMALDI D. & M.S. ENGEL (2005): *Evolution of the Insects*. — Cambridge University Press, Cambridge, New York etc.: 1-755.
- HAAS F. (2005): *Devonohexapodus bocksbergensis* is a stem group hexapod – a reply to R. Willmann. — *Organisms, Diversity & Evolution* **5**: 315-316.
- HAAS F. (2006): Evidence from folding and functional lines of wings on inter-ordinal relationships in Pterygota. — *Arthropod Systematics & Phylogeny* **64** (2): 149-158.
- HAAS F. & S.N. GORB (2004): Evolution of locomotor attachment pads in the Dermaptera (Insecta). — *Arthropod Structure and Development* **33**: 45-66.
- HAAS F. & J. KUKALOVÁ-PECK (2001): Dermaptera hindwing structure and folding: new evidence for familial, ordinal and superordinal relationships within Neoptera (Insecta). — *European Journal of Entomology* **98**: 445-509.
- HAAS F., WALOBEK D. & R. HARTENBERGER (2003): *Devonohexapodus bocksbergensis*, a new marine hexapod from the lower Devonian Hunsrück Slates, and the origin of Atelocerata and Hexapoda. — *Organisms, Diversity & Evolution* **3**: 39-54.
- HAMILTON K.G.A. (2003): Cnemidolestodea: an ancient insect order resurrected. — *Biodiversity* **4**: 22-24.
- HARZSCH S. (2003): Ontogeny of the ventral nerve cord in malacostracan crustaceans: a common plan for neuronal development in Crustacea, Hexapoda and other Arthropoda? — *Arthropod Structure and Development* **32**: 17-37.
- HASENFUSS I. (2002): A possible pathway to insect flight starting from lepismatid organization. — *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **40**: 65-81.

- HAUPT J. (1973): Die Ultrastruktur des Pseudoculus von *Allopauropus* (Pauropoda) und die Homologie der Schläfenorgane. — Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere **76**: 173-191.
- HEMING B.S. (2003): Insect Development and Evolution. — Cornell University Press, Ithaca & London: 1-444.
- HENNIG W. (1950): Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. — Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- HENNIG W. (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. — Waldemar Kramer; Frankfurt a. M.: 1-436.
- HENNIG W. (1981): Insect phylogeny. — Wiley Interscience Publication, John Wiley & Sons, Chichester etc.
- HERTEL W. & G. PASS (2002): An evolutionary treatment of the morphology and physiology of circulatory organs in insects. — Comparative Biochemistry and Physiology **A 133**: 555-575.
- HIRST S. & S. MAULIK (1926): On some arthropod remains from the Rhynie Cherts (Old Red Sandstone). — Geological Magazine **63**: 69-71.
- HÖRNSCHEMEYER T. & J. WILLKOMMEN (im Druck): The contribution of flight system characters to the reconstruction of the phylogeny of the Pterygota. — Arthropod Systematics & Phylogeny.
- HOVMÖLLER R., PAPE T. & M. KÄLLERSJÖ (2002): The Palaeoptera problem: basal pterygote phylogeny inferred from 18S and 28S rDNA sequences. — Cladistics **18**: 313-323.
- HUGHES C.L. & T.C. KAUFMAN (2002): Hox genes and the evolution of the arthropod body plan. — Evolution and Development **4**: 459-499.
- IKEDA Y. & R. MACHIDA (1998): Embryogenesis of the dipluran *Lepidocampa weberi* OUDEMANS (Hexapoda, Diplura, Campodeidae). — Journal of Morphology **237**: 101-115.
- JAMIESON B.G.M., DALLAI R. & B.A. AFZELIUS (1999): Insects: their spermatozoa and phylogeny. — Science Publishers Inc; Enfield, New Hampshire, USA.
- JARVIS K.J. & M.F. WHITING (2003): New insights in grylloblattodean phylogeny. — In: KLASS K.-D. (Ed.), Proceedings of the 1st Dresden Meeting on Insect Phylogeny: "Phylogenetic Relationships within the Insect Orders" (Dresden, September 19-21, 2003). Entomologische Abhandlungen **61**: 146-147.
- KJER K.M. (2004): Aligned 18S and insect phylogeny. — Systematic Biology **53**: 506-514.
- KJER K.M., CARLE F.L., LITMAN J. & J. WARE (2006): A molecular phylogeny of Insecta. — Arthropod Systematics & Phylogeny **64** (1): 35-44.
- KLASS K.-D. (1997): The external male genitalia and the phylogeny of Blattaria and Mantodea. — Bonner Zoologische Monographien **42**: 1-341.
- KLASS K.-D. (1998a): The proventriculus of the Dicondylia, with comments on evolution and phylogeny of Dictyoptera and Odonata (Insecta). — Zoologischer Anzeiger **237**: 15-42.
- KLASS K.-D. (1998b): Possible homologies in the proventriculi of Dicondylia (Hexapoda) and Malacostraca (Crustacea). — Zoologischer Anzeiger **237**: 43-58.
- KLASS K.-D. (1998c): The ovipositor of Dictyoptera (Insecta): homology and ground-plan of the main elements. — Zoologischer Anzeiger **236**: 69-101.
- KLASS K.-D. (1999): The pregenital abdomen of a mantid and a cockroach: musculature and nerve topography, with comparative remarks on other Neoptera (Insecta: Dictyoptera). — Deutsche Entomologische Zeitschrift **46**: 3-42.
- KLASS K.-D. (2000): The male abdomen of the relic termite *Mastotermes darwiniensis* (Insecta: Isoptera: Mastotermitidae). — Zoologischer Anzeiger **239**: 231-262.
- KLASS K.-D. (2001): The female abdomen of the viviparous earwig *Hemimerus vosseleri* (Insecta: Dermaptera: Hemimeridae), with a discussion of the postgenital abdomen of Insecta. — Zoological Journal of the Linnean Society **131**: 251-307.
- KLASS K.-D. (2003a): Female genitalia in lower-grade earwigs (Insecta: Dermaptera: Pydicranidae). — Entomologische Abhandlungen **61**: 173-226.
- KLASS K.-D. (Ed.; 2003b): Proceedings of the 1st Dresden Meeting on Insect Phylogeny: "Phylogenetic Relationships within the Insect Orders" (Dresden, September 19-21, 2003). — Entomologische Abhandlungen **61**: 119-172.
- KLASS K.-D. & N.P. KRISTENSEN (2001): The groundplan and affinities of hexapods: recent progress and open problems. — In: DEUVE T. (Ed.), Origin of the Hexapoda. Annales de la Société Entomologique de France (N.S.) **37**: 265-298.
- KLASS K.-D., PICKER M.D., DAMGAARD J., VAN NOORT S. & K. TOJO (2003): The taxonomy, genitalic morphology, and phylogenetic relationships of southern African Mantophasmatodea. — Entomologische Abhandlungen **61**: 3-67.
- KLASS K.-D., ZOMPRO O., KRISTENSEN N.P. & J. ADIS (2002): Mantophasmatodea: a new insect order with extant members in the Afrotropics. — Science **296**: 1456-1459.
- KLUG R. & K.-D. KLASS (im Druck): The potential value of the pregenital abdominal musculature and nervous system in the reconstruction of interordinal relationships in lower Neoptera. — Arthropod Systematics & Phylogeny.
- KOCH M. (1997): Monophyly and phylogenetic position of the Diplura (Hexapoda). — Pedobiologia **41**: 9-12.
- KOCH M. (2000a): The cuticular cephalic endoskeleton of primary wingless hexapods: ancestral state and evolutionary changes. — Pedobiologia **44**: 374-385.
- KOCH M. (2000b): Verwandtschaftsverhältnisse der hochrangigen Taxa primär flügelloser Insekten. — Universität Hamburg, Dissertation.
- KOCH M. (2001): Mandibular mechanisms and the evolution of hexapods. — Annales de la Société Entomologique de France (N.S.) **37**: 129-174.
- KOCH M. (2003): Towards a phylogenetic system of the Zygentoma. — Entomologische Abhandlungen **61**: 122-125.
- KRISTENSEN N.P. (1975): The phylogeny of hexapod „orders“. A critical review of recent accounts. — Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung **13**: 1-44.
- KRISTENSEN N.P. (1981): Phylogeny of insect orders. — Annual Review of Entomology **26**: 135-157.
- KRISTENSEN N.P. (1991): Phylogeny of extant hexapods. S. 125-140. — In: CSIRO (Ed.), The Insects of Australia, Vol. 1. Cornell University Press; Ithaca, New York.
- KRISTENSEN N.P. (1995): Forty years' insect phylogenetic systematics. — Zoologische Beiträge N.F. **36**: 83-124.
- KRISTENSEN N.P. (1997): The groundplan and basal diversification of the hexapods. — In: FORTEY R.A. & R.H. THOMAS (Ed.), Arthropod Relationships. Systematics Association Special Volume Series **55**: 282-293.
- KRISTENSEN N.P. (1999): Phylogeny of endopterygote insects, the most successful lineage of living organisms. — European Journal of Entomology **96**: 237-253.

- KUKALOVÁ-PECK J. (1983): Origin of the insect wing and the wing articulation from the articulation from the arthropod leg. — *Canadian Journal of Zoology* **61**: 1618-1669.
- KUKALOVÁ-PECK J. (1987): New Carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod groundplan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). — *Canadian Journal of Zoology* **65**: 2327-2345.
- KUKALOVÁ-PECK J. (1990): Wing folding in pterygote insects, and the oldest Diaphanopteroidea from the early Late Carboniferous of West Germany. — *Canadian Journal of Zoology* **68**: 1104-1111.
- KUKALOVÁ-PECK J. (1991): Fossil history and the evolution of hexapod structures. S. 141-179. — In: FORTEY R.A. & R.H. THOMAS (Ed.), *The Insects of Australia*, Vol. 1. Cornell University Press; Ithaca, New York.
- KUKALOVÁ-PECK J. (1997): Arthropod phylogeny and 'basal' morphological structures. — In: FORTEY R.A. & R.H. THOMAS (Ed.), *Arthropod Relationships. Systematics Association Special Volume Series* **55**: 249-268.
- KUKALOVÁ-PECK J. & S.B. PECK (1993): Zoraptera wing structures: evidence for new genera and relationship with the blattoid orders (Insecta: Blattellodea). — *Systematic Entomology* **18**: 333-350.
- LABANDEIRA C.C., BEALL B.S. & F.M. HUEBER (1988): Early insect diversification: Evidence from a Lower Devonian bristletail from Québec. — *Science* **242**: 913-916.
- LEVEREAULT P. (1938): The morphology of the Carolina mantis. — *University of Kansas Science Bulletin* **25**: 577-633.
- MACHIDA R. (2006): Evidence from embryology for reconstructing the relationships of hexapod basal clades. — *Arthropod Systematics & Phylogeny* **64** (1): 95-104.
- MACHIDA R., TOJO K., TSUTSUMI T., UCHIFUNE D., KLASS K.-D., PICKER M.D. & L. PRETORIUS (2004): Embryonic development of heel-walkers: reference to some prerevolutionary stages (Insecta: Mantophasmatodea). — *Proceedings of Arthropodan Embryological Society of Japan* **39**: 31-39.
- MALLATT J. & G. GIRIBET (2006): Further use of nearly complete 28S and 18S rRNA genes to classify Ecdysozoa: 37 more arthropods and a kinorhynch. — *Molecular Phylogenetics and Evolution* **40**: 772-794.
- MANTON S. (1964): Mandibular mechanisms and the evolution of arthropods. — *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)* **247**: 1-183.
- MANTON S. (1972): The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part 10: Locomotory habits, morphology and evolution of the hexapod classes. — *Zoological Journal of the Linnean Society* **51**: 203-400.
- MARVILLET C. (1978): Les formations endosquelettiques de la tête de *Caecospaeroma burgundum* DOLLFUSS, crustacé isopode des eaux souterraines. — *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale* **119**: 65-81.
- MARVILLET C. (1982): Les formations endosquelettiques de la tête des crustacés isopodes. — *Bulletin de la Société Zoologique de France* **107**: 545-550.
- MATSUDA R. (1970). Morphology and evolution of the insect thorax. — *Memoirs of the Entomological Society of Canada* **76**: 1-431.
- MATZKE D. & K.-D. KLASS (2005): Reproductive biology and nymphal development in the basal earwig *Tagalina papua* (Insecta: Dermaptera: Pygidicranidae), with a comparison of brood care in Dermaptera and Embioptera. — *Entomologische Abhandlungen* **62**: 99-116.
- MILLER P.L. (1962): Spiracle control in adult dragonflies (Odonata). — *Journal of Experimental Biology* **39**: 513-535.
- MINET J. & T. BOURGOIN (1986): Phylogénie et classification des Hexapodes (Arthropoda). — *Cahier Liaison* **63**: 23-28.
- MÜLLER C.H.G., ROSENBERG J., RICHTER S. & V.B. MEYER-ROCHOW (2003): The compound eye of *Scutigera coleoptrata* (LINNAEUS, 1758) (Chilopoda: Notostigmophora): an ultrastructural reinvestigation that adds support to the Mandibulata concept. — *Zoomorphology* **122**: 191-209.
- NARDI F., SPINSANTI G., BOORE J.L., CARAPELLI A., DALLAI R. & F. FRATI (2003a): Hexapod origins: monophyletic or paraphyletic. — *Science* **299**: 1887-1889.
- NARDI F., SPINSANTI G., BOORE J.L., CARAPELLI A., DALLAI R. & F. FRATI (2003b): Hexapod origins: monophyletic or paraphyletic. — *Science* **301**: 1482e.
- NILSSON D.-E. & D. OSORIO (1997): Homology and parallelism in arthropod sensory processing. — In: FORTEY R.A. & THOMAS R.H. (Ed.), *Arthropod Relationships. Systematics Association Special Volume Series* **55**: 333-347.
- NUTTING W.L. (1951): A comparative anatomical study of the heart and accessory structures of the orthopteroid insects. — *Journal of Morphology (Philadelphia)* **89**: 501-597.
- PASS G. (1991): Antennal circulatory organs in Onychophora, Myriapoda and Hexapoda: functional morphology and evolutionary implications. — *Zoomorphology* **110**: 145-164.
- PASS G. (1998): Accessory pulsatile organs. — *Microscopical Anatomy of Invertebrates* **11B**: 621-640.
- PASS G. (2000): Accessory pulsatile organs: evolutionary innovations in insects. — *Annual Review of Entomology* **45**: 495-518.
- PASS G., GEREKEN-KRENN B.-A., MERL M., PLANT J., SZUCSICH N.U. & M. TÖGEL (2006): Phylogenetic relationships of the orders in Hexapoda: Contributions from the circulatory organs for a morphological data matrix. — *Arthropod Systematics & Phylogeny* **64** (2): 165-203.
- PAULUS H.F. (2000): Phylogeny of the Myriapoda – Crustacea – Insecta: a new attempt using photoreceptor structure. — *Journal for Zoological Systematics and Evolutionary Research* **38**: 189-208.
- POONAWALLA Z.T. (1966): The respiratory system of adult Odonata, part I: the spiracles. — *Annals of the Entomological Society of America* **59**: 807-809.
- PREDEL R. & S. ROTH (im Druck): Neuropeptide evolution and the analysis of phylogenetic relationships. — *Arthropod Systematics & Phylogeny*.
- RASNITSYN A.P. & D.L.J. QUICKE (Ed., 2002): *History of Insects*. — Kluwer, Dordrecht: 1-517.
- REGIER J.C., SHULTZ J.W. & R.E. KAMBIC (2005): Pancrustacean phylogeny: hexapods are terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic. — *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **272**: 395-401.
- RICHTER S. (2002): The Tetraconata concept: hexapod-crustacean relationships and the phylogeny of Crustacea. — *Organisms, Diversity & Evolution* **2**: 217-237.
- ROUSSET A. (1973): Squelette et musculature des régions génitales et postgénitales de la femelle de *Thermobia domestica* (PACKARD). Comparaison avec la région génitale de *Nicotetia* sp. (Insecta: Apterygota: Lepismatida). — *International Journal of Insect Morphology and Embryology* **2**: 55-80.

- SIMPSON P. (2001): A review of early development of the nervous system in some arthropods: comparison between insects, crustaceans and myriapods. — In: DEUVE T. (Ed.), Origin of the Hexapoda. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* **37**: 71-84.
- SINAKEVITCH I., DOUGLASS J.K., SCHOLTZ G., LOESEL R. & N.J. STRAUSFELD (2003): Conserved and convergent organization in the optic lobes of insects and isopods, with reference to other crustacean taxa. The — *Journal of Comparative Neurobiology* **467**: 150-172.
- SMART J. (1956): On the wing-venation of *Chaeteessa* and other mantids (Insecta: Mantodea). — *Proceedings of the Zoological Society of London* **127**: 545-553, plate 1.
- SOLDÁN T. (2003): Ephemeroptera phylogeny and higher classification: present status and conflicting hypotheses. — *Entomologische Abhandlungen* **61**: 125-126.
- STANICZEK A.H. (2000): The mandible of silverfish (Insecta: Zygentoma) and mayflies (Ephemeroptera): its morphology and phylogenetic significance. — *Zoologischer Anzeiger* **239**: 147-178.
- STEWART W.N. (1983): *Paleobotany and the Evolution of Plants*. — Cambridge University Press, Cambridge, London, etc.: 11-405.
- STOBART R.H. (1956): A note on the tracheal system of the Machilidae. — *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A)* **31**: 34-36.
- STOROZHENKO S.Y. (1997): Classification of order Grylloblattida (Insecta), with description of new taxa. — *Far Eastern Entomologist* **42**: 1-20.
- STOROZHENKO S.Y. (2002): 2.2.2.2.1. Order Grylloblattida WALKER 1914. Pp. 278-281. In: RASNITSYN A.P. & D.L.J. QUICKE (Eds), *The History of Insects*. — Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- STURM H. & R. MACHIDA (2001): *Archaeognatha*. *Handbuch der Zoologie/Handbook of Zoology* IV/37. — Walter de Gruyter, Berlin, New York: 1-213.
- ŠTYS P. & S.M. BILIŇSKI (1990): Ovariole types and the phylogeny of hexapods. — *Biological Reviews* **65**: 401-429.
- ŠTYS P., PRZAVÝ J. & F. WEYDA (1993): Phylogeny of the Hexapoda and ovarian metamerism. — *Biological Reviews* **68**: 365-379.
- SUDHAUS W. & K. REHFELD (1992): *Einführung in die Phylogenetik und Systematik*. — Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York: 1-241.
- ŠULC K. (1927): Das Tracheensystem von *Lepisma* (Thysanura) und Phylogenie der Pterygogenea. — *Acta Societatis Scientiarum Naturalium Moraviae* **IV, 7**, F39: 227-344.
- TERRY M.D. & M.F. WHITING (2005): Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. — *Cladistics* **21**: 240-257.
- TILGNER E.H., KISELYOVA T.G. & J.V. MCHUGH (1999): A morphological study of *Timema cristinae* VICKERY with implications for the phylogenetics of Phasmida. — *Deutsche Entomologische Zeitschrift* **46**: 149-162.
- TILGNER E. (2001): The fossil record of Phasmida (Insecta: Neoptera). — *Insect Systematics and Evolution* **31**: 473-480.
- TILLYARD R.J. (1928): Some remarks on the Devonian fossil insects from Rhynie chert beds, Old Red Sandstone. — *Transactions of the Royal Entomological Society of London* **76**: 65-71.
- WALKER E.M. (1919): The terminal abdominal structures of orthopteroid insects: a phylogenetic study, Part I. Introduction / The terminal abdominal structures of the female. — *Annals of the Entomological Society of America* **12**: 267-316.
- WALKER E.M. (1922): The terminal structures of orthopteroid insects: a phylogenetic study, Part II. The terminal abdominal structures of the male. — *Annals of the Entomological Society of America* **15**: 1-76 + plates.
- WALKER E.M. (1943): On the anatomy of *Grylloblatta campodeiformis* WALKER - 4. Exoskeleton and musculature of the abdomen. — *Annals of the Entomological Society of America* **36**: 681-706.
- WEIDNER H. (1982): 11. Morphologie, Anatomie und Histologie. In: HELMCKE J.G., STARCK D. & WERMUTH H. (Hrsg.): *Handbuch der Zoologie* **4** (2) 1/11. — De Gruyter, Berlin: 1-115.
- WHEELER W.C., WHITING M., WHEELER Q.D. & J.M. CARPENTER (2001): The phylogeny of the extant hexapod orders. — *Cladistics* **17**: 113-169.
- WHITING M.F., CARPENTER J.C., WHEELER Q.D. & W.C. WHEELER (1997): The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18s and 28s ribosomal DNA sequences and morphology. — *Systematic Biology* **46**: 1-68.
- WILLMANN R. (1999): The Upper Carboniferous *Lithoneura lameerei* (Insecta: Ephemeroptera?). — *Paläontologische Zeitschrift* **73**: 289-302.
- WILLMANN R. (2003a): Die phylogenetischen Beziehungen der Insecta: Offene Fragen und Probleme. — *Verhandlungen Westdeutscher Entomologentag* **2001**: 1-64.
- WILLMANN R. (2003b): Phylogenese und System der Insecta. — In: DATHE H.H. (Hrsg.), *Lehrbuch der Speziellen Zoologie*, begründet von A. Kaestner, Band I, 5. Teil: Insecta. 2. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin: 1-65.
- WILLMANN R. (2005a): Phylogenese und System der Insecta. — In: DATHE H.H. (Hrsg.), *Lehrbuch der Speziellen Zoologie*, begründet von A. Kaestner, Band I, 5. Teil: Insecta. 2. Auflage, korrigierter Nachdruck. Spektrum Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin: 1-65.
- WILLMANN R. (2005b): Reinterpretation of an alleged marine hexapod stem-group representative. — *Organisms, Diversity & Evolution* **5**: 199-202.
- WYGODZINSKY P. (1961): On a surviving representative of the Lepidotrichidae (Thysanura). — *Annals of the Entomological Society of America* **54**: 621-627.
- YOSHIZAWA K. (im Druck): The Zoraptera problem: evidence for Zoraptera + Emboidea from the wing base. — *Systematic Entomology*.
- ZWICK P. (1980): 7. Ordnung Plecoptera (Sternfliegen). — In: HELMCKE J.G., STARCK D. & H. WERMUTH (Hrsg.), *Handbuch der Zoologie* **4** (2) 2/7. De Gruyter, Berlin: 1-115.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Klaus-Dieter KLASS
 Museum für Tierkunde Dresden
 Königsbrücker Landstraße 159
 01109 Dresden
 Germany

E-Mail: klaus.klass@snsd.smwk.sachsen.de

Verbliebene Vielfalt vergangener Blüte. Zur Evolution, Phylogenie und Biodiversität der Neuropterida (Insecta: Endopterygota)

U. ASPÖCK & H. ASPÖCK

Abstract: Lingering diversity of bygone blossom. On the evolution, phylogeny, and biodiversity of the Neuropterida (Insecta: Endopterygota). The Neuropterida – comprising the orders Raphidioptera, Megaloptera, and Neuroptera – are among the most primitive Endopterygota, the holometabolous insects. With about 6.300 described and probably 10.000 existing species they represent, in many respects, living fossils. Unusually rich and diverse fossil material, the heterogeneity of the recent representatives, low numbers of species and peculiar distribution patterns, characterised by vicariance phenomena, demonstrate that the flowering of the Neuropterida has long since past and that their Golden Age most probably ended with the end of the Mesozoic. The phylogeny of the Neuropterida has by no means been clarified, this is demonstrated by contradictory morphological and molecular phylogenetic trees. To characterise the phenomenon Neuropterida, biological, ecological, morphological, systematic, and biogeographical facets of selected examples are given and considered in a phylogenetic context. The hypothesis of a common stem species of Megaloptera + Neuroptera with an aquatic larva is of high importance for the assessment of the phylogenetic significance of families with aquatic or terrestrial larvae; in this context cryptonephry plays an important role. Also the evolution of the larval sucking tubes of the Neuroptera is derived from a common stem species of Megaloptera + Neuroptera (arguments: immersion of the cardines into the head capsule and elongation of the stipites). Attempts to homologise the numerous genital sclerites throughout the families might help to resolve problems resulting from inconsistent phylogenetic trees. The oscillograms of „silent songs“ of Chrysopidae disclose how the sexes mutually recognise each other, moreover, how to differentiate species which cannot be identified by morphological characters. Hypermetamorphosis occurring in Berothidae, Rhachiberothidae, and Mantispidae, although very different in these families, yields an additional criterion for postulating phylogenetic relationship. Mimicry and mimesis are present in an enormous variety – corresponding to the diversity of the Neuropterida – and are far from being conclusively analysed. Molecular biology has greatly influenced and enhanced research on Neuropterida and will determine further progress in future.

Key words: Neuropterida, Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera, systematics, biogeography, biodiversity, cryptonephry, sucking tubes, genital sclerites, glands, oscillograms, hypermetamorphosis, mimicry, mimesis.

Inhalt

1. Neuropterida im Trend – Portrait einer Modell-Gruppe	452
2. Steckbrief, Tabellen, Piktogramme und Torten	453
3. Das goldene Zeitalter – eine Paläoidylle?	468
4. Turnier der Stammbäume	472
5. Spröde Moleküle	476
6. Neuropterida weltweit – biogeographische Facetten	478
6.1. Raphidioptera – Phönix aus der Asche?	478
6.2. Nevrothidae – Quastenflosser unter den Neuropterida	480
6.3. Ithonidae & Rapismatidae – Identität & Rätsel	481
7. Paradelphänomene der Neuropterida	482
7.1. Aquatische und terrestrische Larven – Präpotenz einer Lesrichtung und was Kryptonephrie damit zu tun hat	482
7.2. Evolution der larvalen Saugzange der Neuroptera	484
7.3. Hypermetamorphose	489
7.4. Raubbeine: Parallelevolution versus Konvergenz	492
7.5. Genitalsklerite: Homologie und Reexpression alter Muster	494
7.6. Stumme Gesänge und sympatrische Speziation	496
7.7. Die Chrysopide und ihr Luftballon	498
7.8. Mimikry und Mimese – schillernde Phänomene mit evolutivem Tiefgang und journalistischem Touch	499
7.9. Flügel, Flügel, Flügel	502
8. Die Zukunft der Neuropterologie	508
9. Zusammenfassung	509
10. Dank	510
11. Literatur	510

1. Neuropterida im Trend – Portrait einer Modell-Gruppe

Kaum ein Begriff in der Systematik der Insekten hat im Laufe seiner Existenz so viele Veränderungen in seinem Umfang, in seinem Inhalt, in seiner Bedeutung, in seiner sprachlichen Modellierung erfahren, wie der Netzflügler. Den größten Umfang hatte er zu Zeiten von LINNAEUS, als der geniale Schöpfer der binären Nomenklatur und Dokumentator einer gottgewollten Hierarchie in seiner *Editio decima* (1758) Eintagsfliegen, Libellen, Steinfliegen, Köcherfliegen, Skorpionsfliegen und „echte“ Netzflügler, somit also – *horribile dictu* – Endopterygota und urtümliche Ordnungen, also holometabole Insekten wie auch solche mit unvollkommener Verwandlung, wegen ihres netzartigen Flügelgeäders in der Gruppe der Netzflügler vereinte. Museumssammlungen und Literatur sind davon bis in die Gegenwart stigmatisiert. Diese Neuroptera *sensu latissimo* sind heute natürlich kein Thema mehr, die Neuroptera *sensu lato* werden Neuropterida genannt, sie umfassen die 3 Ordnungen Raphidioptera, Megaloptera und Neuroptera (die Präzisierung *sensu stricto* ist also nach heutigem Verständnis nicht mehr nötig). „**Steckbrief, Tabellen, Piktogramme und Torten**“ (Kapitel 2) liefert mit Bildern, biologischen Daten und Fakten den geballten Einstieg (Tab. 1, 2; Abb. 1, 2). Eine ansehnliche Reihe von Monographien wurde den Neuropterida (oder größeren Teilgruppen und mit unterschiedlichen Schwerpunkten) gewidmet (SCHNEIDER 1843, 1851, BRAUER & LÖW 1857, ENDERLEIN 1906, WEELE 1908, KILLINGTON 1936, 1937, TJEDER 1959, 1961, 1966, 1967, MEINANDER 1972, ASPÖCK H. et al. 1980, 1991, LAMBKIN 1986a, b, NEW 1986, 1989, OSWALD 1993a, b, OHL 2004a ...; siehe OSWALD & PENNY 1991) – Dauerbrenner, denen ephemere Änderungen und neue Erkenntnisse nur wenig anhaben können. Die insgesamt geringen Artenzahlen, die Heterogenität der rezenten Neuropterida und reiche Fossilfunde lassen darauf schließen, dass die Blütezeit dieser Gruppe längst vorbei ist. Nicht so die Erforschung dieser vergangenen Blüte, laufend werden neue fossile Schätze entdeckt. Die Paläontologie blüht mit umgekehrter Lesrichtung: „**Das goldene Zeitalter – eine Paläoidylle?**“ (Kapitel 3).

Als urtümliche Endopterygota nehmen die Neuropterida mit zahlreichen primitiven Merkmalen (kauende Mundwerkzeuge der Imagines, urtümliches Flügelgeäder, bewegliche Puppen) eine Schlüsselstellung in der Analyse der Endopterygota ein, ihre systematische Klassifizierung ist allerdings durch viele einsame und isolierte Äste, die wie Boten einer reicheren Vergangenheit zu uns gekommen sind, immer noch sehr schwierig. Im „**Turnier der Stammbäume**“ (Kapitel 4) wird dies evident. Dazu trägt nicht zuletzt die Molekularsystematik

bei. Die Euphorie der Anfänge ist trotz gewaltiger Erkenntnisse einer Ernüchterung gewichen, dennoch „**Spröde Moleküle**“ (Kapitel 5) bleiben die Herausforderung der nächsten Zeit. Systematik und Verbreitung der Organismen sind kausal verbunden, in „**Neuropterida weltweit – biogeographische Facetten**“ (Kapitel 6) wird zu zeigen sein, dass nicht nur die relikitär und disjunkt verbreiteten Taxa als bevorzugt Analytische Geschichte machen oder als „lebende Fossilien“ hochgejubelt werden. Auch die Globetrotter können uns in Aufregung versetzen, wie am Beispiel des *Chrysoperla carnea*-Komplexes („**Stumme Gesänge und sympatrische Speziation**“) exerziert wird (Kapitel 7.6). Um spektakuläre Ausstülpungen geht es in „**Die Chrysopide und ihr Luftballon**“ (Kapitel 7.7).

Viele besondere Merkmale der Neuropterida sind im Kontext allgemeiner Biologie von speziellem Interesse, Neuropteren werden also laufend als Modelle für Mundwerkzeuge, Kryptonephrie, Hypermetamorphose, Wachsproduktion, ... entdeckt und als „**Paradephenomene der Neuropterida**“ (Kapitel 7) beispielhaft präsentiert. So ist die **larvale Saugzange** der Neuroptera (Kapitel 7.2) nicht nur ein konstruktives Bravourstück, sondern auch eine (durchaus beneidete) plakative Synapomorphie einer sonst so heterogenen Gruppe. Die Hypothese ihrer evolutiven Ableitung von einer gemeinsamen Stammart mit den Megaloptera ist von phylogenetischer Brisanz für das Schwestergruppenverhältnis der drei Ordnungen. **Hypermetamorphose** (Kapitel 7.3) ist mehr als eine morphologische Extravaganz des Mantispiden-Cladus – es geht um Parasitismus, Symbiose, Logistik mit Wirten und eine reiche Palette von Verhaltensstrategien und ein Restgeheimnis ...

Kryptonephrie (Kapitel 7.1) bleibt ein kontrovers diskutiertes Phänomen bei Coleoptera, Trichoptera, Lepidoptera, und eben auch bei Neuroptera. Bei letzteren muss sie zudem für die Lesrichtung der Hypothese primär aquatischer und sekundär terrestrischer Larven herhalten ...

Am Beispiel der **Raubbeine** (Kapitel 7.4) der Mantodea, Mantispidae, Rhachiberothidae und Coniopterygidae werden Phänomene der Konvergenz, Homoiologie und des viel subtileren Parallelismus abgehandelt. Ein Evergreen mit Fallgruben.

Die **Reexpression urtümlicher Sklerite** im Bereich der Genitalsegmente sorgt nicht nur für Kontroversen bei der **Homologisierung der Genitalsklerite** (Kapitel 7.5), sondern wirft grundsätzliche Fragen über die Zusammensetzung der Sternite auf.

„**Mimikry und Mimese – schillernde Phänomene mit evolutivem Tiefgang und journalistischem Touch**“ (Kapitel 7.8) gibt es – viel zu wenig bekannt – natürlich

auch bei Neuropteren. Kapitel 7.9 „**Flügel, Flügel, Flügel ...**“ signalisiert Entschweben in Verklärung, ein ästhetisches Finale.

Frühe historische Farbtafeln von Neuropteren (Abb. 3-8) zeugen von großer Beobachtungsgabe in vorfotografischen Epochen (z. B. Rösel von ROSENHOF 1755, CURTIS 1824-1839, RAMBUR 1842, SCHNEIDER 1843, 1851, BRAUER 1851, PICTET 1865 ...), waren aber wohl nur illustrierter Gesellschaft zugänglich. Durch farbige Darstellungen der letzten Zeit (WACHMANN & SAURE 1997, ASPÖCK & ASPÖCK 1999) im Kontext verständlicher Wissenschaft und durch die Wahl von Neuropteren zum „Insekt des Jahres“ – 1999: die Florfliege *Chrysoperla carnea* (STEPHENS, 1836), 2003: der Bachhaft *Osmylus fulvicephalus* (SCOPOLI, 1763) – haben die Neuropteren Popularität erlangt. Ihr Einsatz im integrierten Pflanzenschutz funktioniert geschäftlich – und besser als der Gedankenaustausch – zwischen der allgemeinen und der angewandten Komponente der Neuropterologie. Der evolutive Konnex zwischen beiden ist – ob man will oder nicht – dennoch gegeben. Die Datenbanken „Bibliography of the Neuropterida“ (OSWALD 2006) und „Index to the Neuropterida Species of the World“ (OSWALD 2003) sind mittlerweile als Informationsquellen unverzichtbar. „**Die Zukunft der Neuropterologie**“ (Kapitel 8) ist vielversprechend – und segelt unter dem Akronym MMMM ... – Moleküle, Renaissance der Morphologie, neue Mannschaften und Methoden.

Einer Liebeserklärung kommt das in seiner Zartheit kaum übersetzbare Epitheton „On wings of lace“ gleich, mit dem das Kapitel Neuropterida in GRIMALDI & ENGEL (2005) beginnt.

2. Steckbrief, Tabellen, Piktogramme und Torten

Die Neuropterida (Netzflügler i.w.S.) (Tab. 1, 2; Abb. 1, 2) mit insgesamt etwa 6.300 beschriebenen (und vermutlich über 10.000 existierenden) rezenten Arten umfassen die drei Ordnungen Raphidioptera (Kamelhalsfliegen) (Abb. 9, 10), Megaloptera (Großflügler, Schlammfliegen) (Abb. 11, 12) und Neuroptera (Netzflügler i.e.S.) (z. B. Abb. 25). Die meisten Neuropterida haben terrestrische Larven, die Larven der Megaloptera und innerhalb der Neuroptera jene der Nevrothidae und Sisyridae sind aquatisch. Die Heterogenität der Imagines und auch der Larven ist verblüffend, von Flügelspannweiten von zwei (Abb. 13) bis zu 200 Millimetern (Abb. 14), vom Schmetterlings-Habitus der Ascalaphidae (Abb. 15-18) und Psychopsidae (Abb. 19) bis zum Aleurodiden-Habitus der Coniopterygidae (Abb. 13), Trichopteren-Habitus mancher Berothidae (Abb.

20), Mantodea-Habitus der Mantispidae (Abb. 23) ... bietet sich ein überaus buntes Bild brauner, grüner, sandfarbener, irisierender oder gefleckter Erscheinungen, deren larvale Verkleidungen um nichts zurückstehen. Die Köpfe sind prognath (nach vorne gerichtet) und eher flach (Raphidioptera, Abb. 21, Megaloptera), oder orthognath (nach unten gerichtet) (Abb. 22), flach oder gewölbt, verkürzt oder zu langem Rostrum ausgezogen. Große Komplexaugen lassen auf räuberische Lebensweise schließen, Verlängerungen des Prothorax zeichnen nicht nur die Ordnung Raphidioptera aus, auch unter den Neuroptera sind einzelne Familien, wie z. B. die Mantispidae (Abb. 24) durch dieses, den Aktionsradius des Kopfes maximierende Merkmal charakterisiert. Die drei Beinpaare präsentieren sich zu meist als einfache, aus Coxa, Trochanter, Femur, Tibia und fünfgliedrigem Tarsus zusammengesetzte Schreitbeine, bei Raphidioptera ist das dritte, bei Megaloptera das vierte Tarsale herzförmig bzw. lappig verbreitert. Die berühmten Raubbeine – Femur und Tibia des ersten Beinpaars bilden ein bedornetes „Klappmesser“ – gibt es nicht nur bei Mantispidae, sondern auch bei Rhachiberothidae und andeutungsweise bei einzelnen Coniopterygidae (Abb. 111). In Ruhestellung liegen die Flügel dachartig über dem Körper (z. B. Abb. 25). Die beiden Flügelpaare sind annähernd gleichförmig, bei Megaloptera allerdings mit vergrößertem, faltbarem Analfeld. Flügelreduktionen oder -obliterationen sind bei Neuroptera mehrfach unabhängig passiert, mit extravaganten faden- oder bandförmigen Hinterflügeln imponieren die Nemopteridae (Abb. 26).

Die Larven aller drei Ordnungen haben prognathe Köpfe, die Mundwerkzeuge der Raphidioptera (Abb. 27, 28) und Megaloptera (Abb. 29) sind beißend-kauend, jene der Neuroptera zu komplexen Saugzangen (Abb. 36-38, 40, 41) oder Saugstiletten (Abb. 31-35) umgebildet. Die berühmten Sandtrichter, in denen die Ameisenlöwen mit gespreizten Saugzangen auf Beute lauern, werden nur von einigen Myrmeleontidenarten, so z. B. *Euroleon nostras* (GEOFFROY in FOURCROY, 1785), gebaut (Abb. 39). Die aquatischen Larven der Megaloptera atmen mit Tracheenkiemen, ab dem zweiten Larvalstadium auch jene der Sisyridae (Abb. 32). Die Larven der Nevrothidae (Abb. 30) sind kiemenlos und betreiben Hautatmung.

Die Puppen (Abb. 42, 43, 45) vom Typ der Pupa dactica (mit funktionstüchtigen Mandibeln) sind erstaunlich beweglich. Jene der Raphidioptera und Megaloptera leben frei in kleinen Aushöhlungen, die Puppen der Neuroptera sind in einem luxuriösen doppelwandigen Seidenkokon (Abb. 44) eingesponnen.

Die Eier (Abb. 46, 47) sind länglich bananenförmig oder globulär, glattwandig oder skulpturiert, bei man-

Tab. 1: Daten zur biologischen und ökologischen Charakterisierung der Neuropterida.

Taxon	Larven				Imagines		
	Lebensweise	karnivor/ phytophag	Mundwerkzeuge	Zahl der Larvenstadien	Entwicklungsdauer	karnivor/ phytophag	tag/ nachtaktiv
NEUROPTERIDA							
Raphidioptera							
Inocelliidae	unter Borke	karnivor	Kaumandibeln	10-16	3-7 Jahre	? (Pollen?)	tagaktiv
Raphidiidae	unter Borke, im Boden	karnivor	Kaumandibeln	10-16	1-3 Jahre	karnivor (gelegentlich auch Pollen)	tagaktiv
Megaloptera							
Corydalidae	Fließgewässer	karnivor	Kaumandibeln	10-12	1-5 Jahre	wahrscheinlich wenig karnivor, Nektar	tagaktiv oder nachtaktiv
Sialidae	Fließ-, stehende Gewässer	karnivor	Kaumandibeln	10	1-3 Jahre	möglicherweise Pollen und Nektar	tagaktiv
Neuroptera							
Nevrothidae	in Bächen	karnivor	Saugzangen	3	1 Jahr?	?	tagaktiv?
Sisyriidae	parasitisch an Süßwasser-Schwämmen und Bryozoen	karnivor	Saugstilette	3	1 Generation/Jahr?	meist karnivor und phytophag, Pollen, Algen	tagaktiv oder nachtaktiv
Osmyliidae	unter Borke, in Förna, semiaquatatisch an Fließgewässern	karnivor	Saugstilette	3	1-jährig und länger?	karnivor und/oder phytophag	tagaktiv, nachtaktiv
Coniopterygidae	an Vegetation	karnivor	Saugstilette	3	mehrere Generationen /Jahr bis 2-jährig	karnivor	tagaktiv und/oder nachtaktiv
Dilaridae	im Boden, in Totholz	karnivor	Saugstilette	3	1 Jahr oder länger	karnivor?	tagaktiv?, nachtaktiv
Mantispidae	parasitisch in Eikokons v. Spinnen u. in Wespennestern	karnivor	teils Saugzangen, teils Saugstilette	3	1 Jahr	karnivor	tagaktiv und/oder nachtaktiv
Berothidae	parasitisch-termitophil	karnivor	Saugstilette	3	1-jährig oder kürzer	karnivor	tagaktiv
Rhachiberothidae	parasitisch-termitophil?	karnivor	Saugstilette	3?	?	karnivor	nachtaktiv
Chrysopidae	an Vegetation	karnivor	Saugzangen	3	1 bis mehrere Generationen/Jahr	karnivor oder phytophag	tagaktiv und/oder nachtaktiv
Hemerobiidae	an Vegetation	karnivor	Saugzangen	3	1 bis mehrere Generationen/Jahr	karnivor	tagaktiv, besonders aber nachtaktiv
Polystoechotidae	?	phytophag?	Saugzangen	?	?	?	tagaktiv, nachtaktiv
Ithonidae	im Boden	phytophag	Saugzangen	5-9	2-3-jährig?, 1-jährig?	karnivor	? Dämmerung
Rapismatidae	?	?	?	?	?	?	?
Psychopsidae	unter Borke	karnivor	Saugzangen	3	2 Jahre	karnivor	tagaktiv oder nachtaktiv
Nemopteridae	im und am Boden	karnivor	Saugzangen	3	1-3 Jahre?	(?karnivor und/oder phytophag)	tagaktiv oder nachtaktiv
Nymphidae	im Boden, an Vegetation	karnivor	Saugzangen	3	1-jährig und länger?	karnivor	tagaktiv?
Myrmeleontidae	im Boden (selten in Baummull)	karnivor	Saugzangen	3	1-3 Jahre	karnivor	tagaktiv und/oder nachtaktiv
Ascalaphidae	im Boden (selten an Felsen oder Bäumen)	karnivor	Saugzangen	3	1-mehrere Jahre	karnivor	tagaktiv oder nachtaktiv oder (besonders) dämmerungsaktiv

bei Dilaridae: Unter experimentellen Bedingungen bis zu 12(!) Larvenstadien, ohne dass eine Entwicklung zur Imago erfolgt (MACLEOD & SPIEGLER 1961)

Tab. 2: Daten zur chorologischen Charakterisierung der Neuropterida.

Taxon	Europa	Asien (Paläarktis)	Asien (Orientalis)	Afrika (Paläarktis)	Afrika (Afrotropis)	Nordamerika (Nearktis)	Zentral- und Südamerika (Neotropis)	Australien	Arboreal (A)/ Eremial (E)
NEUROPTERIDA	●	●	●	●	●	●	●	●	A, E
Raphidioptera	●	●	●	●		●	(●)*		A
Inocelliidae	●	●	●	●		●	(●)*		A
Raphidiidae	●	●	●	●		●	(●)*		A
Megaloptera	●	●	●	●	●	●	●	●	A
Corydalidae		●	●		●	●	●	●	A
Sialidae	●	●	●	●	●	●	●	●	A
Neuroptera	●	●	●	●	●	●	●	●	A, E
Nevrorthidae	●	●	●	●				●	A
Sisyridae	●	●	●	●	●	●	●	●	A, E
Osmylidae	●	●	●	●?	●		●	●	A
Coniopterygidae	●	●	●	●	●	●	●	●	A, E
Dilaridae	●	●	●	●	●	●	●		A
Mantispidae	●	●	●	●	●	●	●	●	A
Berothidae	●	●	●	●	●	●	●	●	A, E
Rhachiberothidae					●				A
Chrysopidae	●	●	●	●	●	●	●	●	A, E
Hemerobiidae	●	●	●	●	●	●	●	●	A, E
Polystoechotidae						●	●		A
Ithonidae						●	●	●	A
Rapismatidae		●	●						A
Psychopsidae			●		●			●	A
Nemopteridae	●	●	●	●	●		●	●	A, E
Nymphidae			●?					●	A
Myrmeleontidae	●	●	●	●	●	●	●	●	A, E
Ascalaphidae	●	●	●	●	●	●	●	●	A, E

*nur in großen Höhen

chen Familien mit kleinen Sand-Partikeln paniert. Sie werden einzeln oder zahlreich (Abb. 53) auf das Substrat abgelegt, oder sie sind gestielt (Abb. 48-50) und werden auf einzeln stehenden oder zu „Sträußen“ gebündelten erhärteten Seidenfäden (aus dem Sekret Malpighischer Gefäße) positioniert. Eistiele gibt es bei Chrysopidae, Berothidae, Mantispidae und Nymphidae. Der überraschende Nachweis eines Eistiels bei *Micromus variegatus* (FABRICIUS, 1793) (Hemerobiidae) (Abb. 52) unterstützt unsere Hypothese, dass Bildung von Eistielen zur Grundausrüstung der Neuroptera gehört und der Verlust dieser Fähigkeit in der Evolution offensichtlich mehrmals unabhängig passiert ist (Abb. 51).

Abb. 1: Piktogramm der Neuropterida: Symbol einer reliktiären Gruppe. Raphidioptera mit nur 215 Arten in 2 Familien, Megaloptera mit 330 Arten in 2 Familien und Neuroptera mit ca. 5.700 Arten in 18 Familien.

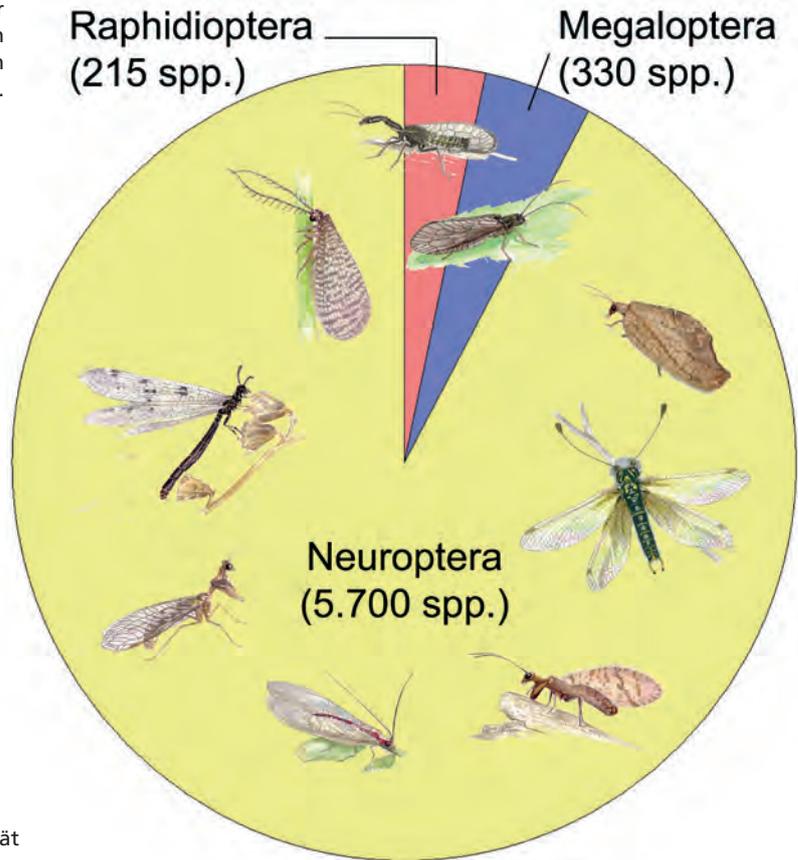
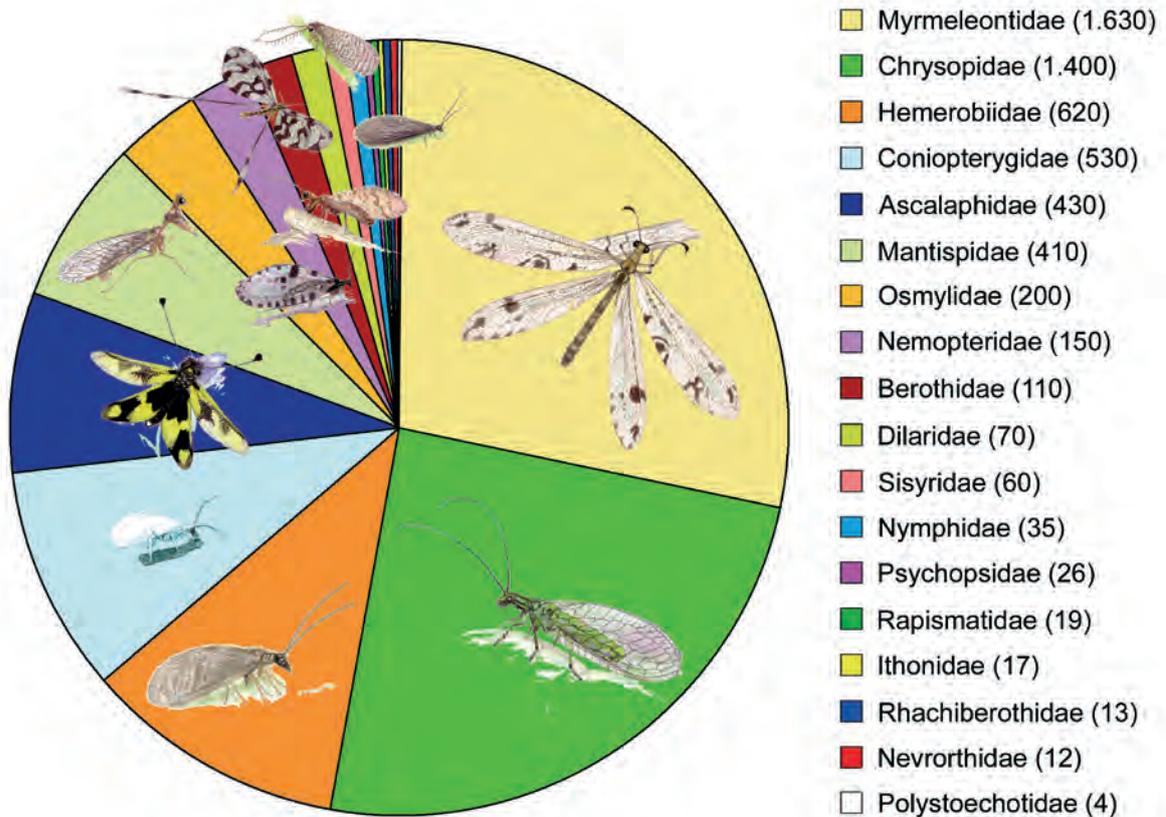


Abb. 2: Piktogramm der Neuroptera: Symbol der Diversität einer überaus heterogenen Gruppe. Familienreihung in absteigender Artenzahl. Rapismatidae werden heute zumeist als montane Ithonidae interpretiert, die Zahl der Familien schwankt daher zwischen 17 und 18.



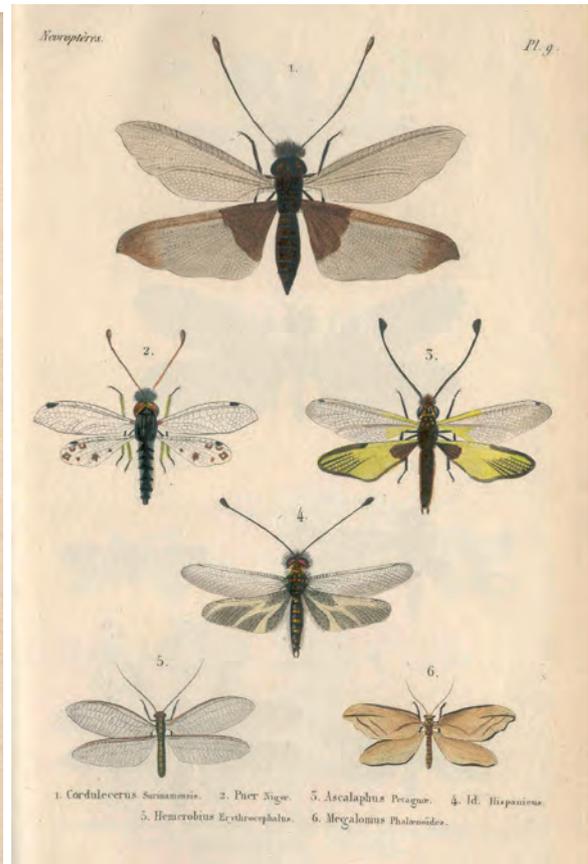
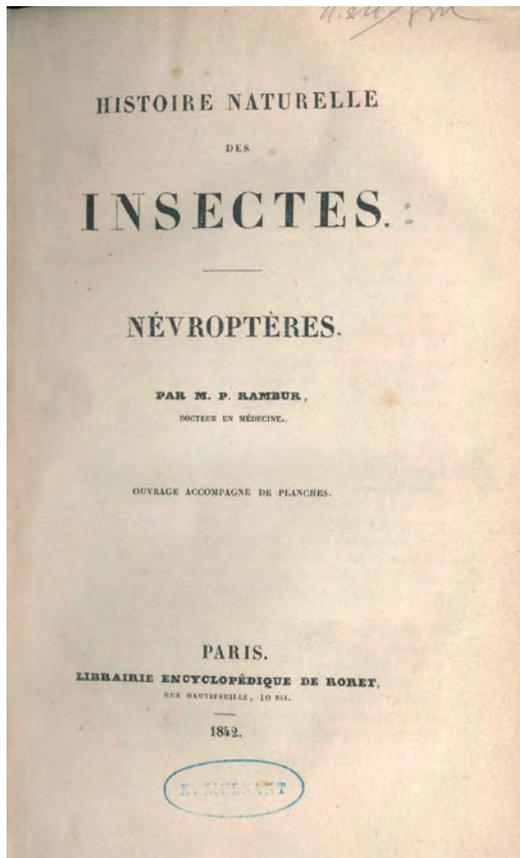


Abb. 3: RAMBUR (1842), Titelseite. (Bibl. H. & U. Aspöck) Abb. 4: RAMBUR (1842), Tafel 9.

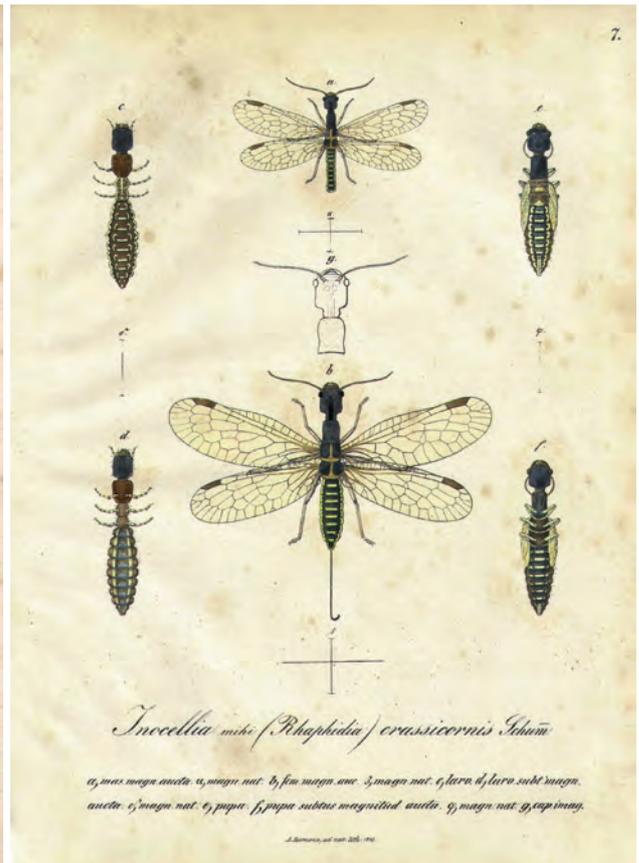
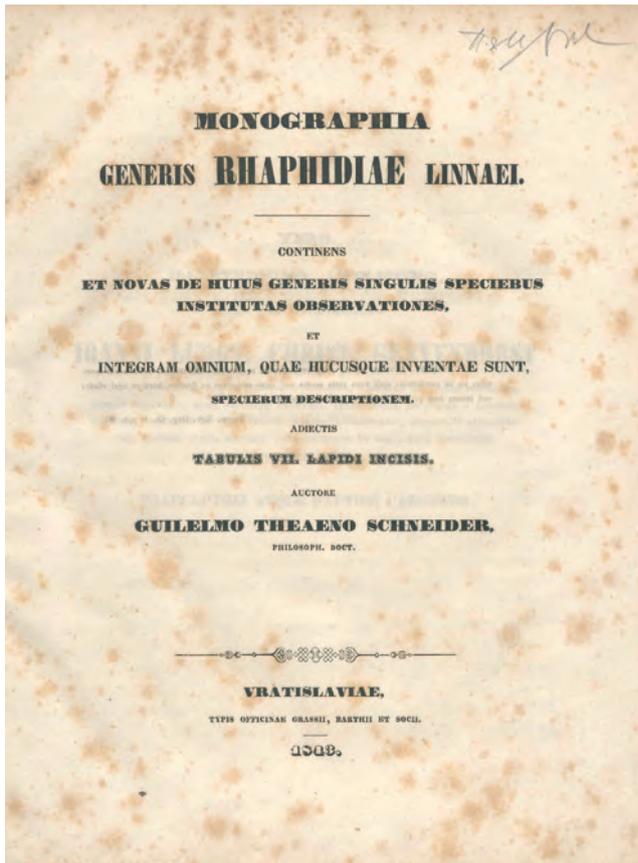


Abb. 5: SCHNEIDER (1843), Titelseite. (Bibl. H. & U. Aspöck)

Abb. 6: SCHNEIDER (1843), Tafel 7.

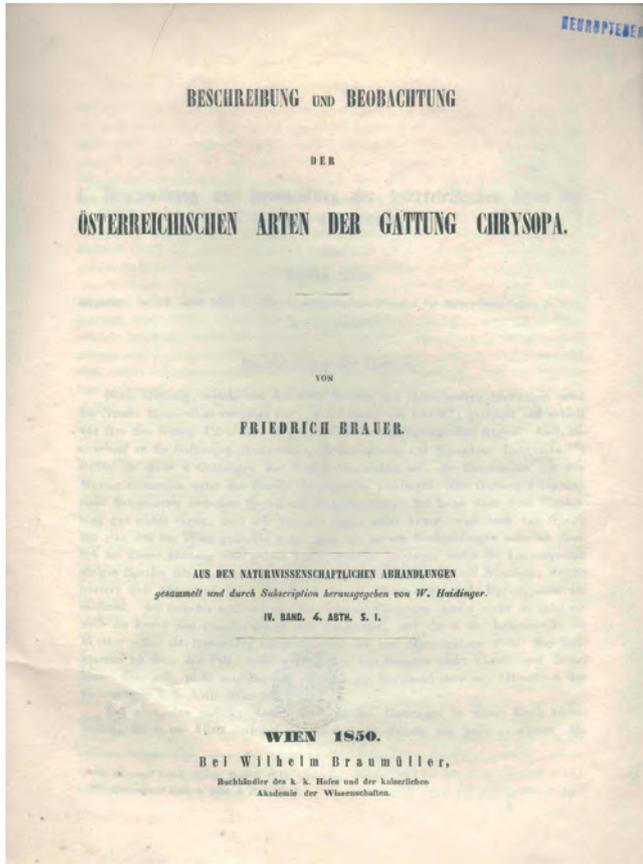


Abb. 7: BRAUER (1851), Titelseite. (Bibl. Naturhist. Mus. Wien)

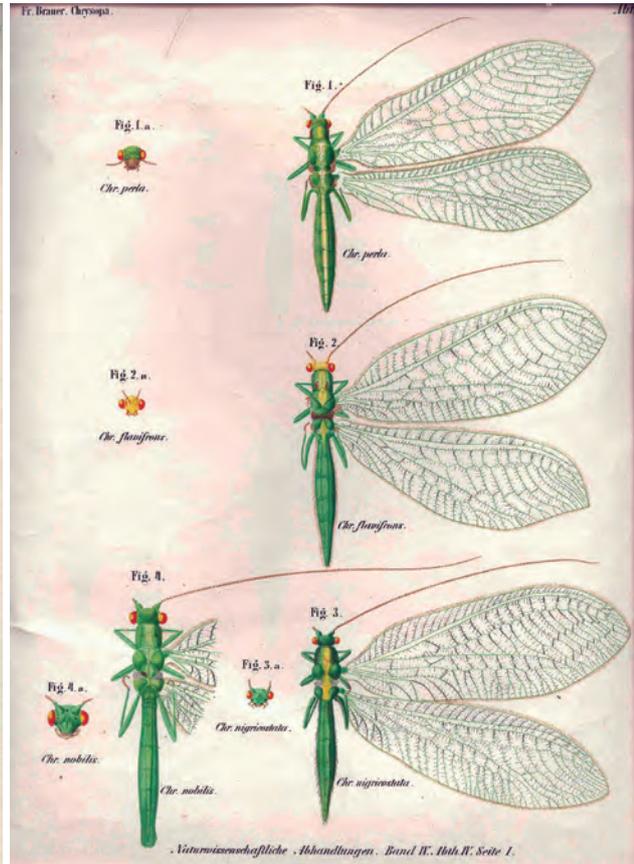


Abb. 8: BRAUER (1851), Tafel 1.

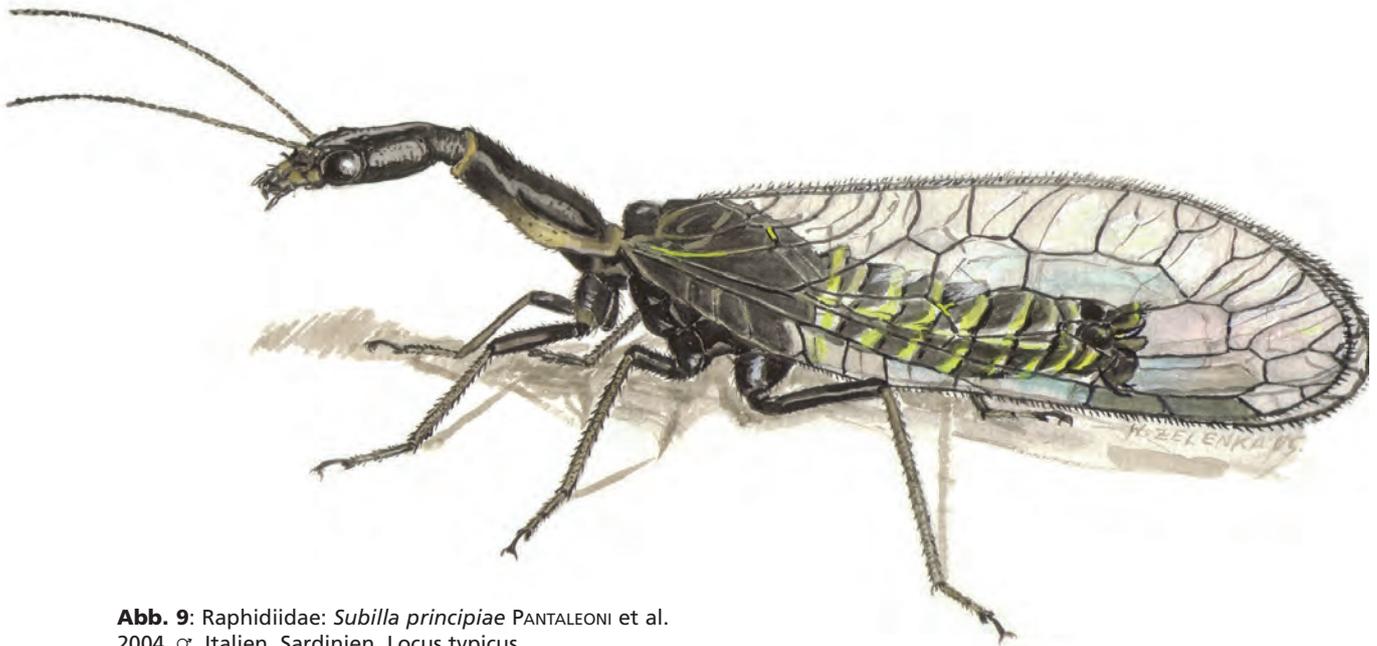


Abb. 9: Raphidiidae: *Subilla principiae* PANTALEONI et al. 2004, ♂, Italien, Sardinien, Locus typicus. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFIL: 8,5 mm

Abb. 10: Raphidiidae: *Dichrostigma flavipes* (STEIN, 1863), Österreich. ♀ bei der Eiablage. Der lange Ovipositor ist ein Charakteristikum der Ordnung Raphidioptera. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFIL: 12 mm

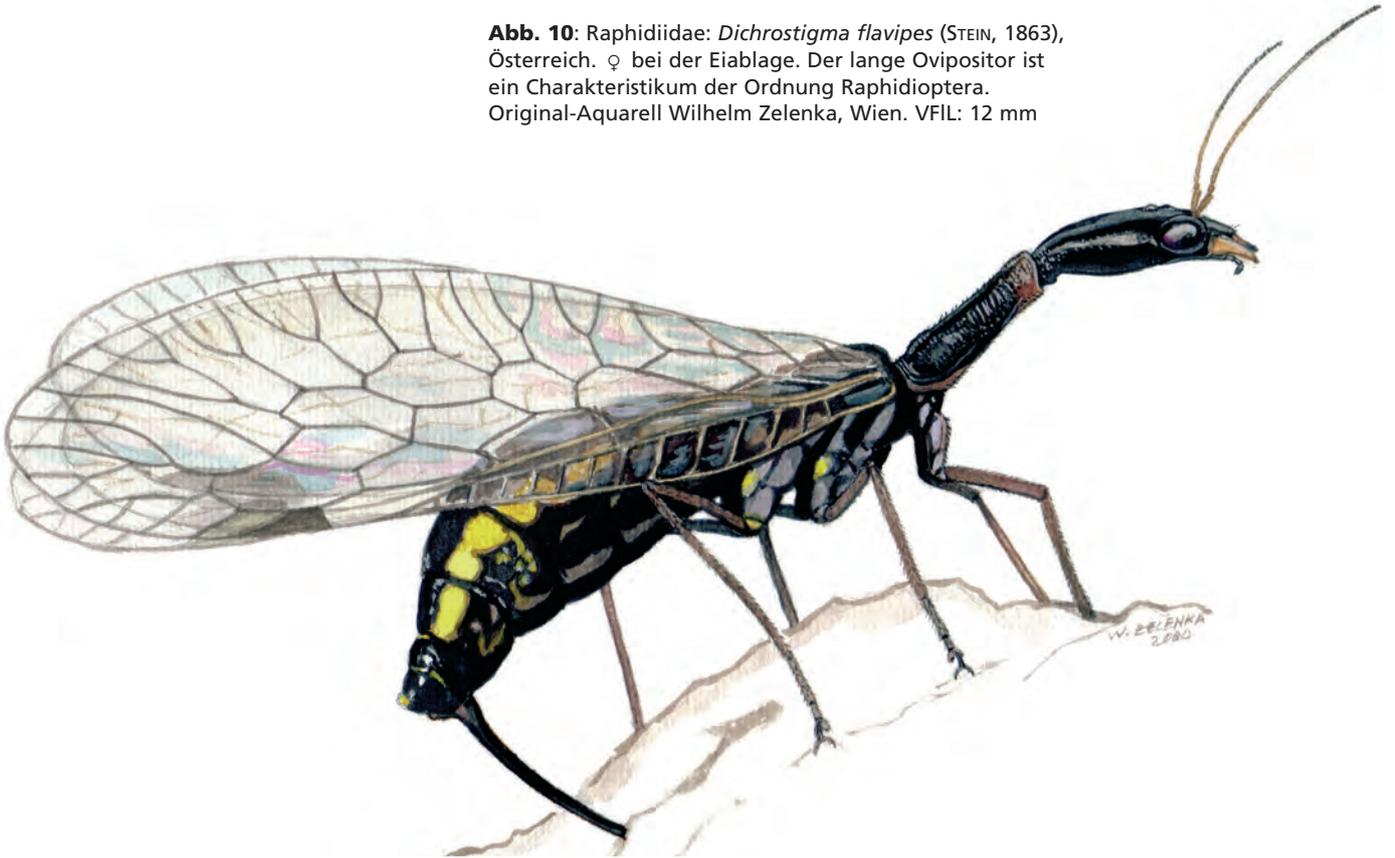


Abb. 11: Sialidae: *Sialis lutaria* (LINNAEUS, 1758), Österreich. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFIL: 14 mm

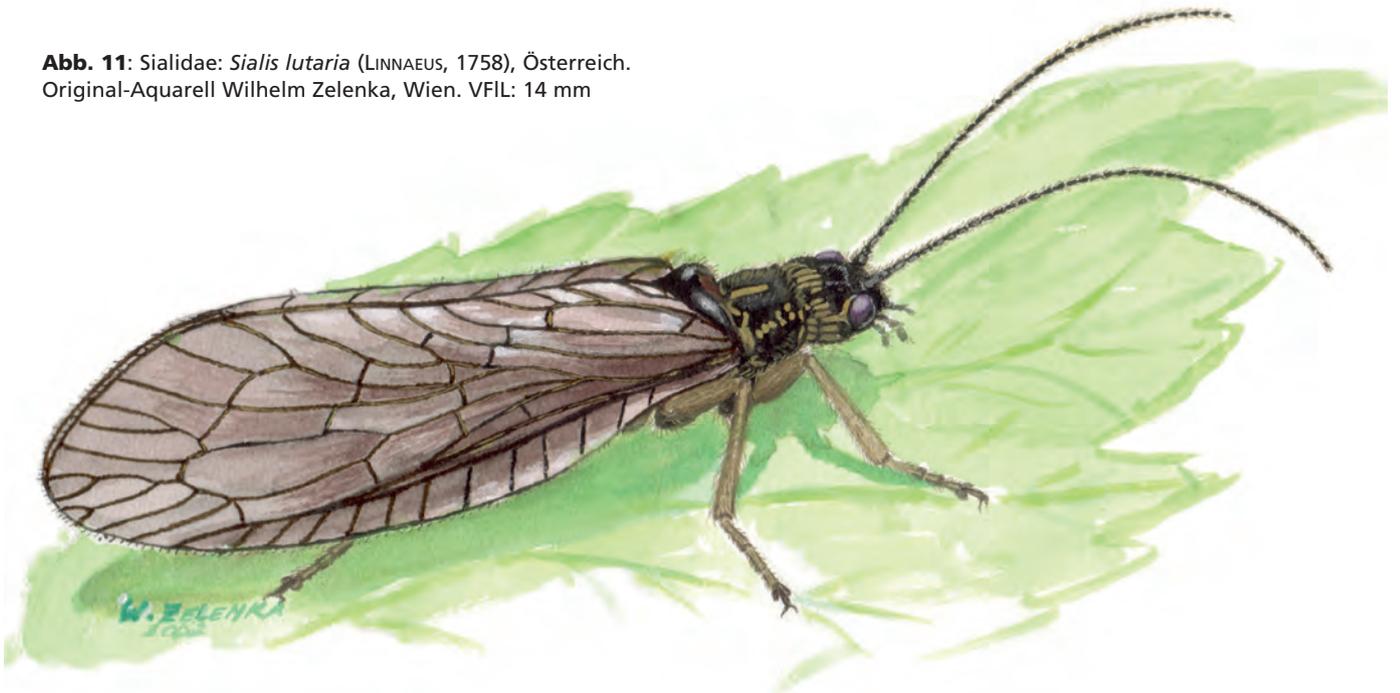




Abb. 12: *Corydalus texanus* BANKS, 1903, USA, Arizona, Portal.
Foto: Johannes Gepp. VFIL: 55 mm



Abb. 13: Coniopterygidae: Schweiz, Tessin, Cannobio. Die Staubhafte, so genannt wegen der über Körper und Flügel verteilten Wachspartikelchen, gelten als die Zwerge unter den Neuroptera. Foto: Peter Duelli. VFIL: 2,3 mm



Abb. 14: Myrmeleontidae: *Palpares immensus* McLACHLAN, 1867, ♂, Südafrika, Western Cape, Zederberg, Clanwilliam, Wolfdrif. Die Gattung *Palpares* stellt die größten rezenten Neuropteren, die langen Zangen am Abdomenende, Teile der männlichen Genitalsklerite, sind beachtlich. Foto: Peter Duelli. VFIL: 60 mm

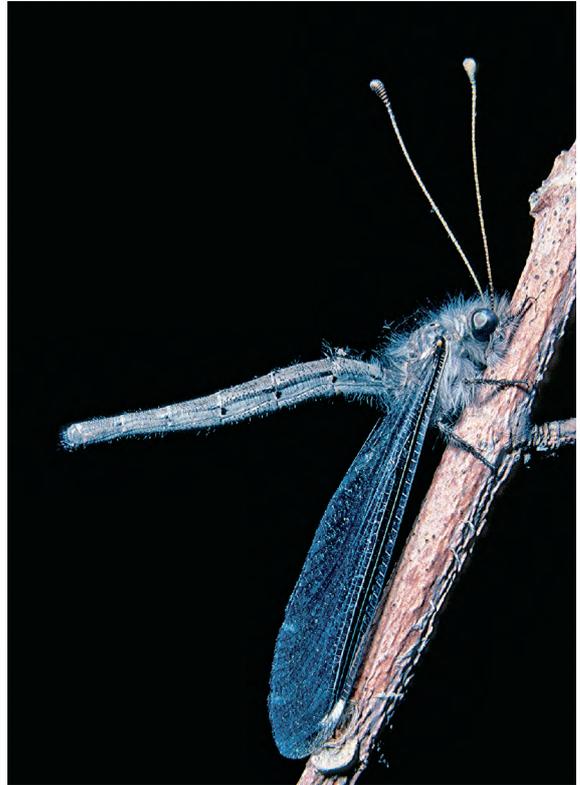


Abb. 15: Ascalaphidae: *Melambrotus papio* TJEDER, 1989, ♂, Südafrika, Western Cape, Gamskaskloof. Die riesigen Augen sind ein Charakteristikum dieser bizarren Flieger. Foto: Peter Duelli. VFIL: 31 mm



Abb. 16: Ascalaphidae: *Strixomyia manselli* TJEDER, 1992, ♀, Südafrika, Gamskaskloof, Wolfdrif. Die langen, apikal keulenförmig erweiterten Antennen sind typisch für Ascalaphidae, alle Vertreter dieser Familie sind räuberisch. Foto: Peter Duelli. VFIL: 24 mm



Abb. 17: Ascalaphidae: *Libelloides coccajus* (DENIS & SCHIFFERMÜLLER, 1775), ♀, Südfrankreich. Für die Spezies des Genus *Libelloides* ist der Trivialname „Schmetterlingshafte“ besonders zutreffend. Foto: Michael Stelzl. VFIL: 25 mm



Abb. 19: Psychopsidae: *Cabralis gloriosus* NAVÁS, 1912, Südafrika, Northern Transvaal, Ingwe. Im schattigen Wald fliegend – wie ein Schmetterlingsmärchen. Foto: Peter Duelli. VFIL: 19 mm

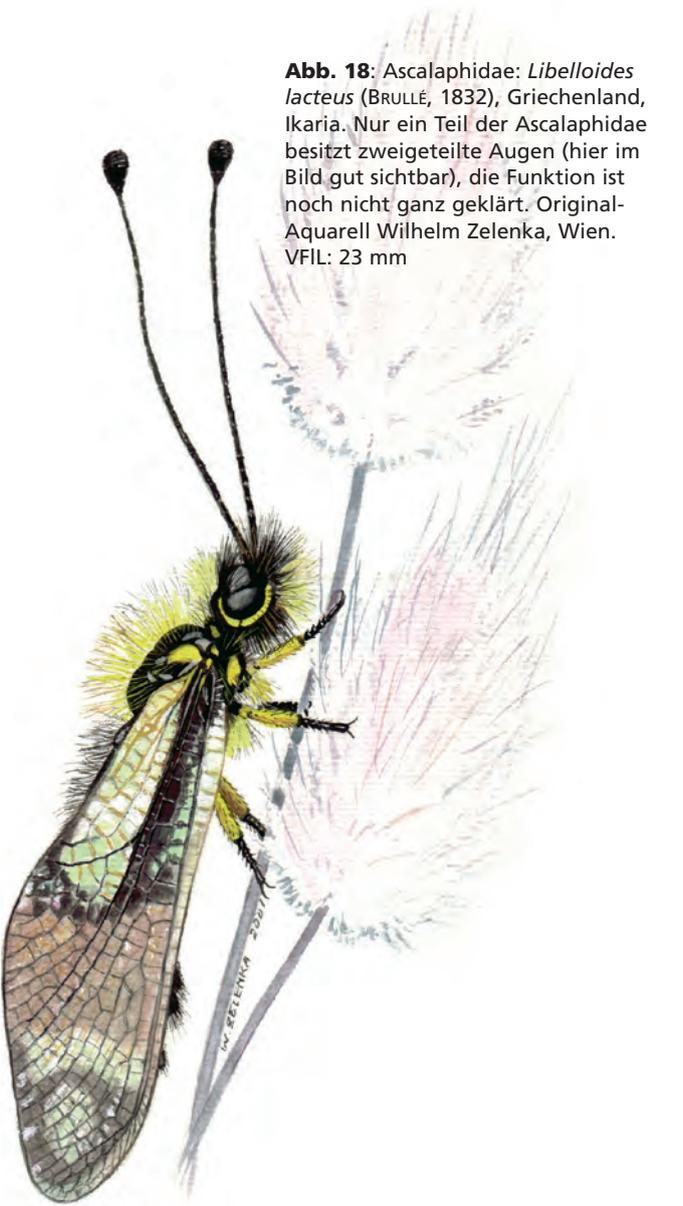


Abb. 18: Ascalaphidae: *Libelloides lacteus* (BRULLÉ, 1832), Griechenland, Icaria. Nur ein Teil der Ascalaphidae besitzt zweigeteilte Augen (hier im Bild gut sichtbar), die Funktion ist noch nicht ganz geklärt. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFIL: 23 mm



Abb. 20: Berothidae: *Podallea vasseana* (NAVÁS, 1910), ♀, Namibia, 25 km E Otavi, Kupferbergfarm. Stark behaarte und doch zarte Geschöpfe, in der Natur unverwechselbar, in Museumssammlungen geraten sie nicht selten unter die Trichoptera. Foto: Michael Stelzl. VFIL: 8,5 mm



Abb. 21: Raphidiidae: *Italoraphidia solariana* (NAVÁS, 1928), Italien, Calabria, Sila Grande. ♀ beim Putzen der Antennen, die zwischen den Vorderbeinen durchgezogen werden; im Lateralaspekt besonders gut sichtbar der prognathe, flache Kopf und das lange Pronotum. Foto: Alice Schuhmacher. VFIL: 11 mm

Abb. 22: Osmylidae: *Osmylus fulvicephalus* (SCOPLI, 1763), Österreich. Deutlich erkennbar der orthognathe Kopf. Die Art wurde 2003 zum Insekt des Jahres gewählt! Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFIL: 24 mm

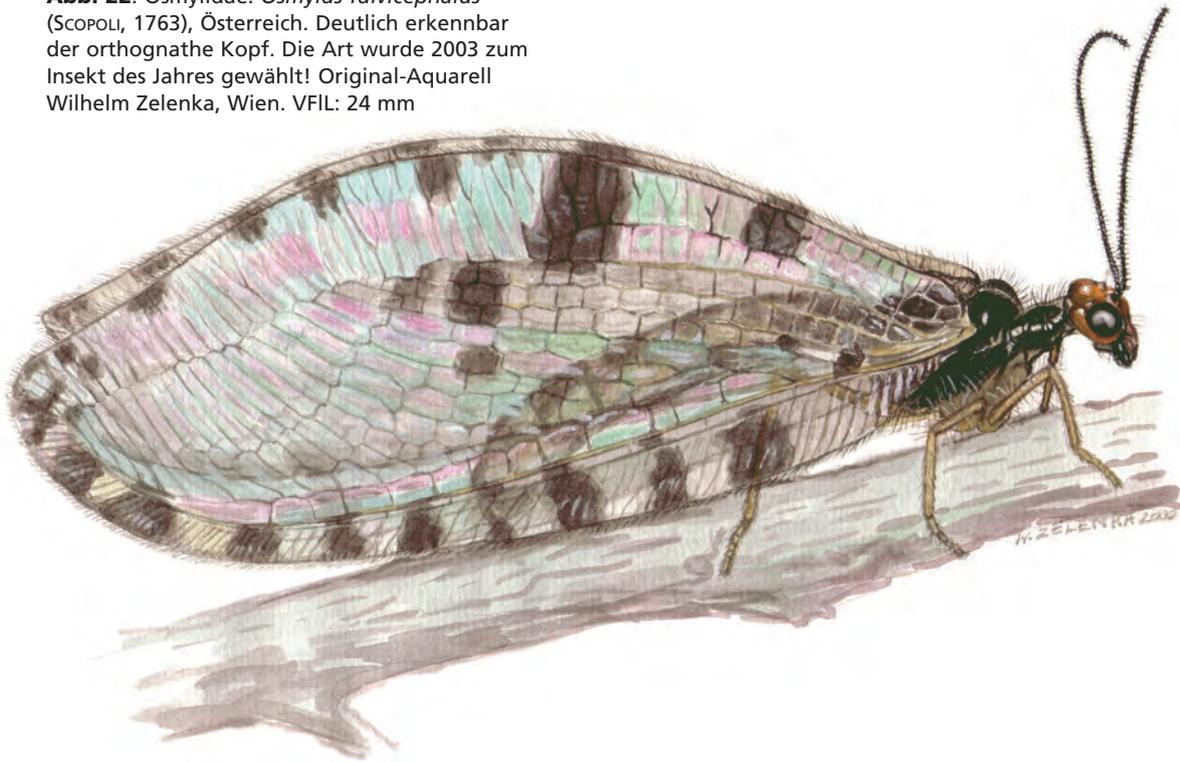


Abb. 23: Mantispidae: *Mantispa styriaca* (PODA, 1761), Frankreich, Var, Carcès. Mit einem Beutetier (*Chrysoperla* sp.). Foto: Peter Duelli. VFIL: 19 mm



Abb. 24: Mantispidae: *Tuberonotha strenua* (GERSTAECKER, 1894), Papua Neuguinea, Wau. Lauerstellung mit eingeklappten Fangbeinen. Das lange Pronotum und die großen Augen maximieren die Effizienz der Raubbeine. Foto: Peter Duelli. VFIL: 24,5 mm



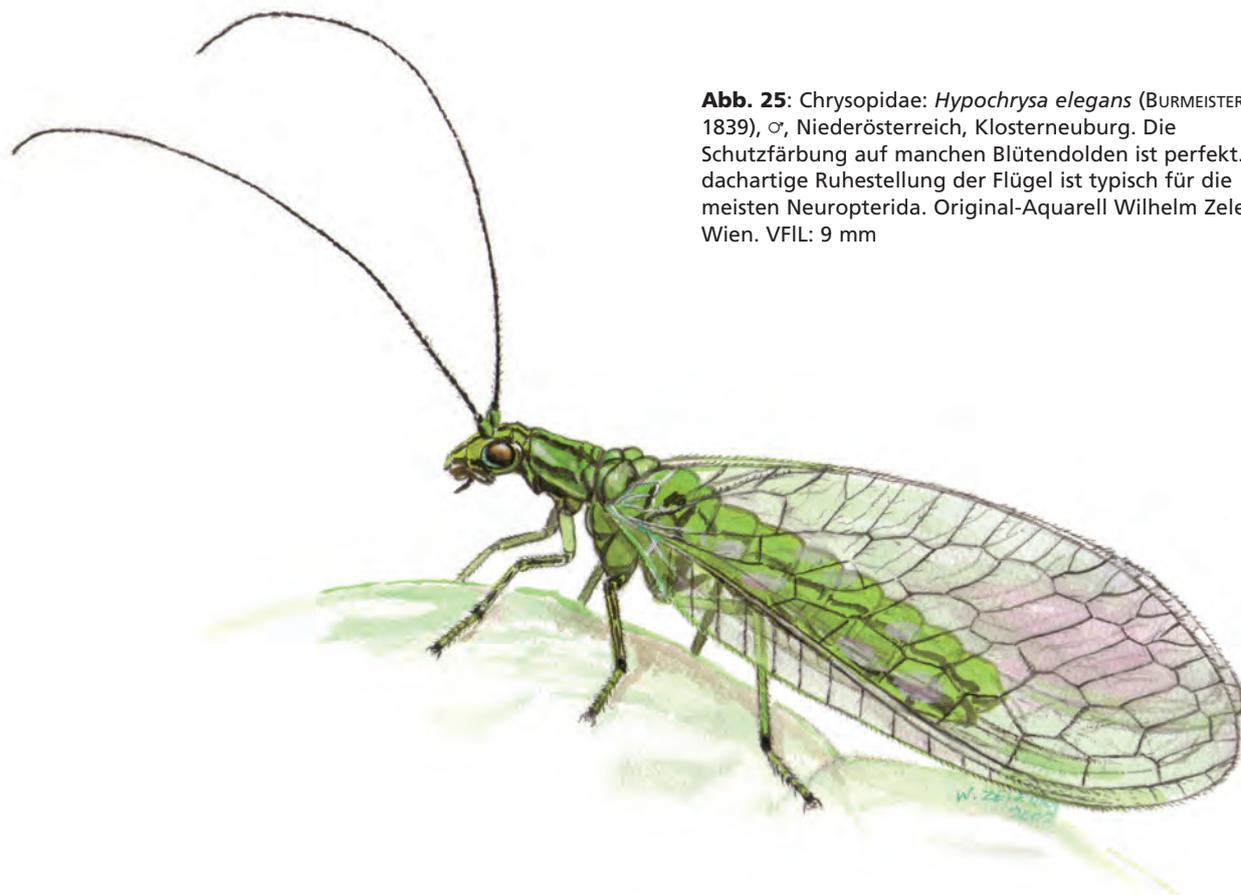


Abb. 25: Chrysopidae: *Hypochrysa elegans* (BURMEISTER, 1839), ♂, Niederösterreich, Klosterneuburg. Die Schutzfärbung auf manchen Blütendolden ist perfekt. Die dachartige Ruhestellung der Flügel ist typisch für die meisten Neuropterida. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFIL: 9 mm

Abb. 26: Nemopteridae: *Nemoptera sinuata* OLIVIER, 1811, Griechenland, Lesbos. Die bandartigen Hinterflügel sind vermutlich zu Steuerorganen umfunktioniert und verleihen dem Flug die allerhöchste Grazie. Gelegentlich kommt es zu scharenhaftem Auftreten („Flocks“) ... und dann wogt die Wiese ... Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFIL: 30 mm





Abb. 27: Raphidiidae: *Fibla (Fibla) maclachlani* (ALBARDA, 1891), Larve, Italien, Sardinia. Foto: Franziska Anderle. Länge: 15 mm



Abb. 28: Raphidiidae: *Phaeostigma (Phaeostigma) galloitalica* (ASPÖCK H. & U. ASPÖCK, 1976), Larve, Italien, Abruzzo, Passo Diabolo. Foto: Franziska Anderle. Länge: 12 mm



Abb. 29: Sialidae: *Sialis lutaria* (LINNAEUS, 1758), Larve, Niederösterreich, Bezirk Scheibbs, Leckermoos. Die Larven der Megaloptera sind aquatisch und atmen durch Tracheenkiemen (modifizierte Extremitäten). Foto: Franziska Anderle. Länge: 15 mm



Abb. 30: Nevrorthidae: *Nevrorthus fallax* (RAMBUR, 1842), Larve, Sardinia. Die Larven der drei disjunkt verbreiteten Genera der Nevrorthidae sind einander äußerst ähnlich. Die langen Saugzangen, eine kompakte flache Kopfkapsel mit großer Gula (ventrale Verschlussplatte) und ein raffiniertes Rollgelenk mit dem verlängerten Pronotum ergeben ein wirkungsvolles Räuberinstrumentarium. Die Larven haben keine Tracheenkiemen, ihre Sauerstoffversorgung erfolgt durch Hautatmung. Foto: Peter Duelli. Länge: 12 mm



Abb. 31: Sisyridae: *Sisyra nigra* (RETZIUS, 1783), Österreich. 1. Larvenstadium, etwa 2 Tage alt, auf Süßwasserschwamm (Lebendaufnahme!). Foto: Werner Weißmair. Länge: 1 mm



Abb. 32: Sisyridae: *Sisyra nigra* (RETZIUS, 1783), Österreich. 2. Larvenstadium, etwa 3 Tage alt. Die abdominalen Tracheenkiemen sind gut erkennbar. Foto: Werner Weißmair. Länge: 2 mm



Abb. 33: Osmylidae: *Osmylus fulvicephalus* (SCOPOLI, 1763), Larve, Niederösterreich, Umgebung Scheibbs. Die Larve des Bachhafts lebt im feuchten Moos und gilt als semiaquatisch; in Australien, einem Evolutionszentrum der Osmylidae, überwiegen Arten mit terrestrischen Larven. Foto: Franziska Anderle. Länge: 16 mm



Abb. 34: Coniopterygidae: *Coniopteryx* sp., Larve, Österreich, Steiermark. Die spitzen Saugstilette der Coniopterygidae sind hervorragend zum Anstechen sessiler Beute, z. B. von Insekteiern, geeignet. Foto: Michael Stelzl. Länge: 2,5 mm



Abb. 37: Hemerobiidae: *Micromus angulatus* (STEPHENS, 1836), Larve, Österreich, Steiermark. Foto: Michael Stelzl. Länge: 7 mm

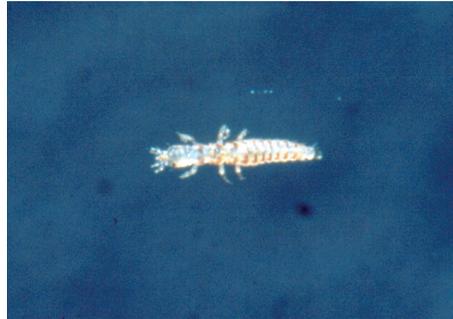


Abb. 35: Mantispidae: *Mantispa scabricollis* McLACHLAN in FEDTSCHENKO, 1875, Larve L1, Griechenland, Lesbos. Die Erstlarve der Mantispidae ist „unauffällig“, also eine typische Neuropterenlarve mit funktionstüchtigen Beinen und Mundwerkzeugen, rennt und frisst, die berühmte Hypermetamorphose setzt erst mit dem 2. Larvalstadium ein. Foto: Michael Stelzl. Länge: 1,2 mm



Abb. 38: Nemopteridae, Crocinae: *Tjederia namaquensis* (MANSELL, 1977), Larve, Südafrika, Western Cape, Zederberg. Die Tarnung im Sand ist perfekt, das verlängerte Pronotum und der bewegliche „dreieckige“ Kopf erhöhen die Effizienz der Saugzangen gewaltig! Foto: Peter Duelli. Länge: 5 mm



Abb. 36: Chrysopidae: *Brinckochrysa stenoptera* (NAVÁS, 1910), Larve L1, Südafrika, Western Cape, Zederberg, Clanwilliam, Wolfdrif. Foto: Peter Duelli. Länge: 2,5 mm



Abb. 39: Myrmeleontidae: *Euroleon nostras* (GEOFFROY in FOURCROY, 1785), Deutschland, Schwäbische Alb, Boll. Larventrichter, in denen die Ameisenlöwen auf Beute lauern. Die meisten Arten sind allerdings keine Trichterbauer. Foto: Heiko Bellmann.

Abb. 40: Myrmeleontidae:
Synclisis baetica (RAMBUR, 1842),
Larve, Italien, Sardinien.
Portrait eines Ameisenlöwen.
Original-Aquarell Wilhelm
Zelenka, Wien. Länge: 20 mm

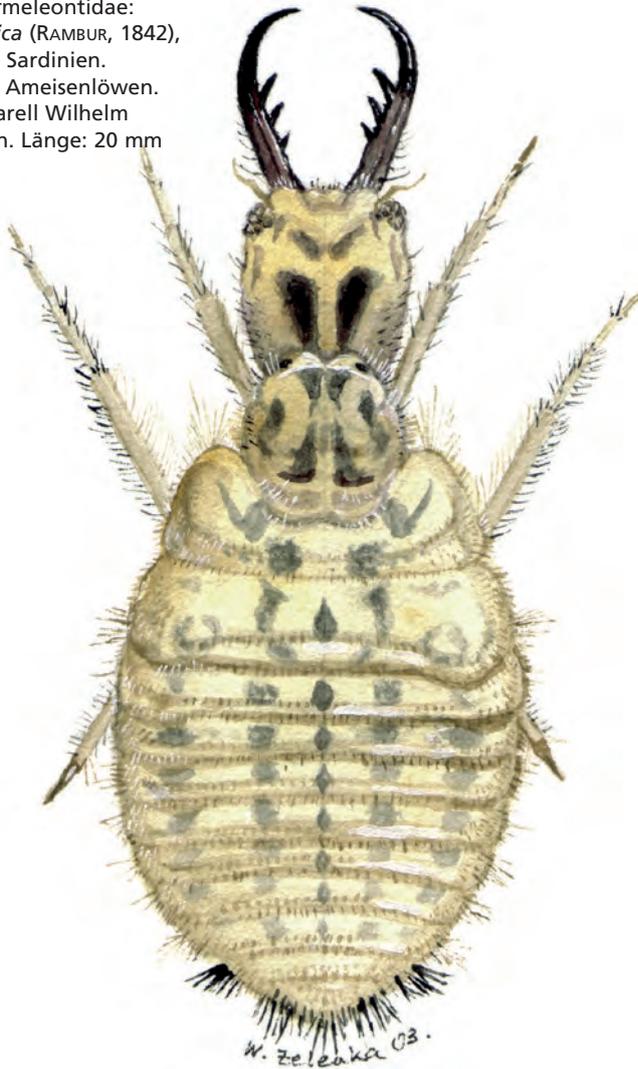


Abb. 41: Ascalaphidae: *Ascalaphus festivus*
(RAMBUR, 1842), Aggregation von Larven, Senegal.
Die mit drohenden Saugzangen bewaffnete
Kolonie bietet Schutz, Kannibalismus ist von der
Evolution „eingepflanzt“. Foto: Michael Stelzl.
Länge: 6 mm



Abb. 42: Coniopterygi-
dae: *Coniopteryx* sp.,
Puppe, Österreich, Steier-
mark. Das letzte unge-
schminkte Stadium – ist
man spontan geneigt zu
sagen, denn die adulten
Tiere sind mit Wachspar-
tikelchen weiß gepudert.
Foto: Michael Stelzl.
Länge: 2,5 mm



Abb. 43: Hemerobiidae:
Hemerobius micans OLIVIER, 1792,
Puppe, Österreich, Steiermark.
Foto: Michael Stelzl. Länge: 4 mm



Abb. 44: Hemerobiidae: *Hemero-
bius micans* OLIVIER, 1792, Puppe im
doppelwandigen Seidenkokon,
Österreich, Steiermark. Die Kokon-
seide wird in den Malpighischen
Gefäßen produziert. Foto: Michael
Stelzl. Länge: 4 mm



Abb. 45: Nemopteridae: *Pterocroce
capillaris* (Klug, 1836), Puppe,
Zypern. Die eingerollten
fadenförmigen Hinterflügel – eine
gelungene platztechnische Lösung!
Foto: Michael Stelzl. Länge: 6 mm



Abb. 46: Sisyridae: *Sisyra nigra* (RETZIUS, 1783), Österreich. Eigelege (3 Einzeleier) auf Zweig, mit Gespinst bedeckt. Foto: Werner Weißmair.



Abb. 47: Mantispidae: *Mantispa styriaca* (PODA, 1761), Eigelege, Frankreich. Die Eistiele der Mantispidae sind sehr kurz. Foto: Peter Duelli.

Abb. 48: Chrysopidae: *Dichochrysa picteti* (MCLACHLAN, 1880), gestielte Eier, Frankreich, Var, Carcès. Über die Bedeutung der Eisträube wurde viel gerätselt, offensichtlich ist eine Schutzfunktion damit verbunden. Foto: Peter Duelli.

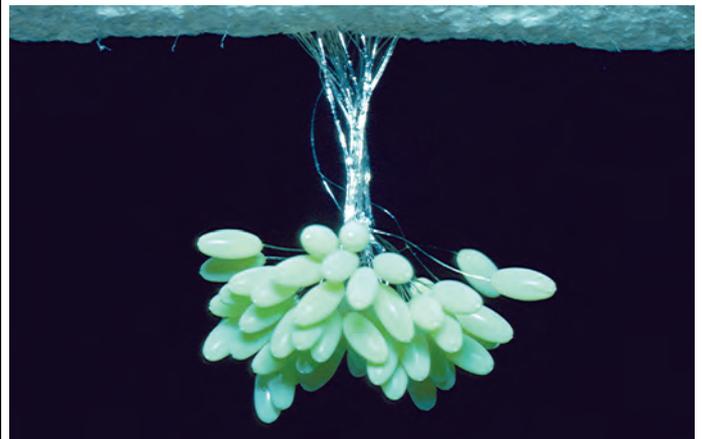
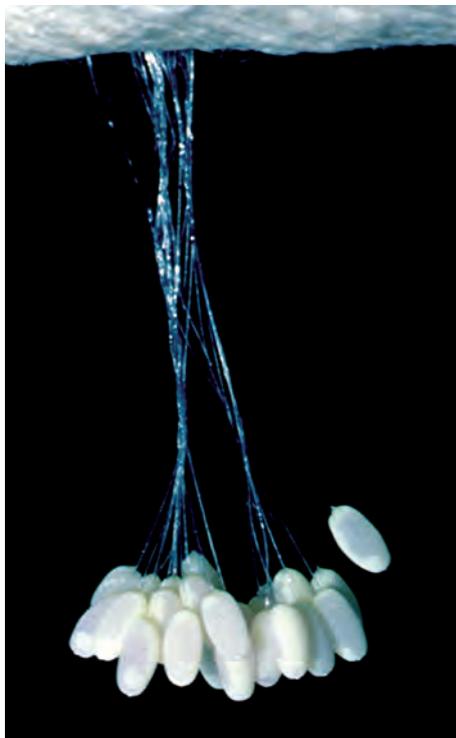


Abb. 49: Chrysopidae: *Nineta flava* (SCOPOLI, 1763), gestielte, straußartig gebündelte Eier, Schweiz, Zürich. Das Sekret der Eistiele wird in den Malpighischen Gefäßen produziert und von besonderen Spinndrüsen zu einem schnell erhärtenden Faden gesponnen. Foto: Peter Duelli.



Abb. 50: Chrysopidae: *Chrysoperla mediterranea* (HÖLZEL, 1972), gestieltes Ei auf Nadelspitze von *Pinus sylvestris*, Schweiz, Wallis, Pfywald. Ästhetik pur! Foto: Peter Duelli.



Abb. 51: Chrysopidae: *Anomalochrysa frater* PERKINS, 1899, USA, Hawaii. Abnormal ungestielte Eier auf Koabblatt. Foto: Ken Hagen, Fotoarchiv Peter Duelli.

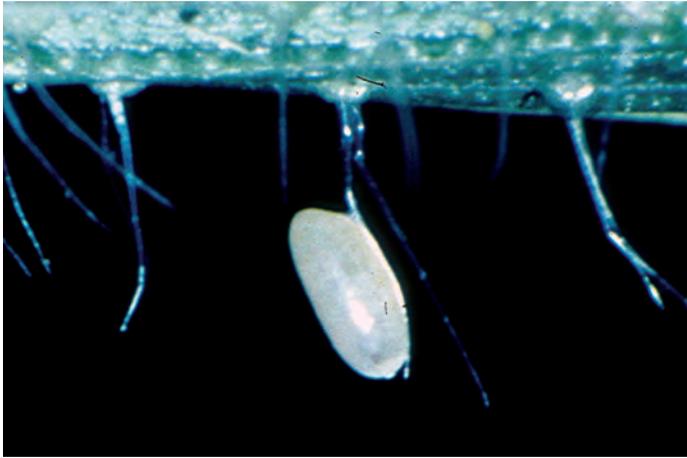


Abb. 52: Hemerobiidae: *Micromus variegatus* (FABRICIUS, 1793), gestieltes Ei auf *Zea mais*, Schweiz, Aargau, Roche-Areal bei Stein-Sisseln. Hemerobiidae haben ungestielte Eier. Diese abnorme Stielbildung kann als Unterstützung der Hypothese interpretiert werden, dass Hemerobiideneier sekundär ungestielt sind. Foto: Peter Duelli.

3. Das goldene Zeitalter – eine Paläoidylle?

Im Perm gab es sie alle schon ... ist zum geflügelten Wort geworden – fossil nachgewiesen ist allerdings nur die Ordnung Neuroptera mit den Permoberothidae und Permithonidae. Dass es auch die Schwestergruppen Megaloptera und Raphidioptera gegeben haben muss, ist legitime, folgerichtige Hypothese. „Die einzige reliktdäre Linie der Holometabola bilden – neben den Mecopteroidea – die drei Ordnungen der Neuroptera ...“ heißt es jüngst in GRIMALDI & ENGEL (2005), wo auch die Literaturzitate zu vielen der im folgenden erwähnten Taxa zu finden sind.

Die Fossilgeschichte der Raphidiopteren wurde erstmals in ASPÖCK H. et al. (1991) auf der Basis einer kommentierten Liste aller beschriebenen Arten zusammengefasst. Ein rezentes Update ist in ENGEL (2002a) zu finden. Die ältesten sicher als Raphidioptera zu identifizierenden Fossilien gibt es erst seit dem frühen Jura, alle älteren, teilweise mit dem Suffix Raphidiidae (Permraphidiidae, Sojanoraphidiidae) geschmückten Fossilien erwiesen sich als zu anderen Ordnungen gehörig. Allerdings – wie eingangs erwähnt – lassen Nachweise der Neuroptera aus dem Perm auf einen ebenfalls permischen Ursprung der Raphidioptera schließen, was ja auch der bedeutende amerikanische Paläoentomologe CARPENTER (1992) in seinem letzten zusammenfassenden Werk und auch früher schon längst eingefordert hat. Eine wahre und auch fossil gut belegte globale Blüte erfuhren die Kamelhalsfliegen jedenfalls im Mesozoikum. Die Priscaenigmatidae wurden als die urtümlicheren Priscaenigmatomorpha (siehe jedoch unten) allen übrigen fossilen Raphidiopteren, den Raphidiomorpha



Abb. 53: Ascalaphidae: *Ascalaphus festivus* (RAMBUR, 1842), Senegal. ♀ bei der Eiablage. Foto: Michael Stelzl.

(das sind die Baissopteridae, die Alloraphidiidae und die Mesoraphidiidae sowie die rezenten Familien Raphidiidae und Inocelliidae) gegenübergestellt (GRIMALDI & ENGEL 2005). Ob diese Familien tatsächlich monophyletische Gruppen sind, wird durchaus noch diskutiert. Die Funde entstammen dem späten Jura und der frühen Kreide Europas, Asiens, Nord- und Südamerikas (MARTYNOV 1925, OSWALD 1990, REN 1997, ENGEL 2002a, WHALLEY 1985, WILLMANN 1994) (Abb. 54, 55). Bemerkenswerterweise gab es im Mesozoikum – im Unterschied zu heute – Kamelhalsfliegen in feuchttropischem Ambiente! Es muss aber auch schon damals kälteadaptierte Arten auf der Nordhemisphäre gegeben haben, die schließlich das Überleben der Ordnung nach der Endkreide-Katastrophe ermöglichten. Dieses berühmte K/T-Event ist mehrfach dokumentiert. Die heutige, auf die Nordhemisphäre beschränkte Verbreitung der Kamelhalsfliegen findet darin jedenfalls ihre plausibelste Hypothese (Literatur in ASPÖCK H. 1998, 2000, siehe auch Kapitel 6). Dass Raphidiopteren zu Recht als lebende Fossilien bezeichnet werden, demonstrieren zwei Bilder (Abb. 60), die verblüffender nicht sein könnten. Und so erscheinen uns daher auch die bisher bekannt gewordenen Bernstein-Raphidiopteren – je nach dem Blickwinkel – als ganz modern oder eben uralt. Zwei Nachweise stammen aus Kreide-Bernsteinen: *Nanoraphidia electroburmica* ENGEL, 2002 von Myanmar (ENGEL 2002a) und *Mesoraphidia luzzii* GRIMALDI, 2000 von New Jersey (GRIMALDI 2000). Neben tertiären Abdrücken aus Florissant, Colorado, aus dem Über-



Abb. 54: Fossile Raphidiopteren-Spezies aus der Unteren Kreide (Santana Formation), Brasilien, Ceará, Plattenkalkbrüche von Noca Olinda, nahe Juazeiro. VFIL: 11 mm. Coll. H. & U. Aspöck



Abb. 55: Fossile Raphidiopteren-Spezies aus der Unteren Kreide, Brasilien, Araripe, ca. 110 Mio. Jahre. VFIL: 14 mm. Coll. H. & U. Aspöck

gangsbereich Eozän-Oligozän (ENGEL 2002a, 2003), aus Frankreich, aus dem Miozän (NEL 1993) und von British Columbia, aus dem Oligozän (HANDLIRSCH 1910) gibt es mehrere Nachweise aus dem Baltischen Bernstein (CARPENTER 1956, ENGEL 1995, WEITSCHAT & WICHARD 2002). Zwei Funde aus dem Baltischen Bernstein verdienen besondere Erwähnung, da erstmals auch die männlichen Genitalsegmente, die ja gewichtige systematische Kriterien stellen, gut erhalten sind: *Succinoraphidia exhibens* ASPÖCK U. & H. ASPÖCK, 2004, eine Art der Raphidiidae (Abb. 56, 57), und *Succinofibla aperta* ASPÖCK U. & H. ASPÖCK, 2004 (Abb. 58, 59), eine Inocelliidae-Spezies (ASPÖCK U. & H. ASPÖCK 2004). *Succinoraphidia exhibens* repräsentiert die neu begründete Unterfamilie Succinoraphidiinae, die den Raphidiinae (das sind alle übrigen Mitglieder der Familie Raphidiidae) als Schwestergruppe gegenübersteht. Eine weitere Konsequenz dieser Untersuchung ist auch der Ausschluss der Familie Priscaenigmatidae (siehe oben) aus den Raphidioptera.

Seltsam genug, gerade die wichtigsten unter den Netzflüglern, die Megaloptera sind fossile Rarissima. Zwar gibt es spärliche Nachweise aus dem Perm Russlands (Parasialidae) und auch Corydaliden-ähnliche Larven aus dem Perm (PONOMARENKO 1977, 2000). Parasialidae werden heute als Stammgruppe der Ordnung interpretiert (ANSORGE 2001), die wenigen übrigen beschriebenen Fossilfunde, so auch die triassischen Euchauiodidae aus Südafrika, werden anderen Insektenordnungen zugeordnet. Die einzigen sicheren Nachweise von adulten Corydalidae gibt es aus dem Baltischen Bernstein (WEITSCHAT & WICHARD 2002). Auch die Familie Sialidae wird erst im Bernstein häufiger nachgewiesen: im Baltischen Bernstein (WICHARD 1997) und in eozänem französischem Bernstein (NEL et al. 2002a). Die Literatur über Abdrücke von Sialiden jüngerer Da-

tums (von Australien, der Türkei, Frankreich, Deutschland, einschließlich subfossiler Nachweise) ist in GRIMALDI & ENGEL (2005) zusammengefasst. Eine jüngst aus dem Baltischen Bernstein beschriebene Sialide, *Sialis (Protosialis) voighti* (WICHARD & ENGEL 2006), erhöht die Zahl der Bernstein-Megalopteren auf sieben!

Die Neuroptera, rezent die heterogenste und größte Gruppe der Neuropterida, sind nach allem, was fossile Lagerstätten ahnen lassen, in geologischer Vergangenheit von noch viel größerer Diversität gewesen. Der älteste Nachweis, die Permithonidae, aus dem späten Perm Eurasiens, dürften Stammgruppen-Vertreter gewesen sein, sie werden auch als Protoneuroptera bezeichnet.

Die Nevrorthidae, Schwestergruppe aller übrigen Familien der Ordnung Neuroptera, sind fossil nur spärlich dokumentiert. Erste Nachweise (imaginal und larval) aus dem Baltischen Bernstein, *Rophalis relicta* (HAGEN in BERENDT, 1856), waren zunächst unter den Sisyridae versteckt, ehe sie richtig zugeordnet wurden (NEL & JARZEMBOWSKI 1997, WEITSCHAT & WICHARD 2002). Anlässlich der Beschreibung von Ascalaphidae, Nymphidae und Psychopsidae aus dem Baltischen Bernstein erwähnt MACLEOD (1970), unter diesem Material auch 24 (!) Nevrorthidae entdeckt zu haben. Sie wurden nie beschrieben, die Nachricht von ihrem Vorkommen weitab von der heutigen Verbreitung der Nevrorthidae ist allerdings sensationell genug. Eine Larve aus der Mittleren Kreide von Myanmar, die mit Vorsicht als Nevrorthidae interpretiert wird (GRIMALDI & ENGEL 2005), ist biogeographisch von noch größerer Brisanz (siehe Kapitel 6) für die heute extrem disjunkt verbreitete Familie.

Der älteste Nachweis einer Sisyride – aus der frühen Kreide Brasiliens: Santana-Formation (MARTINS-NETO 1997) – ist nach GRIMALDI & ENGEL (2005) als incertae

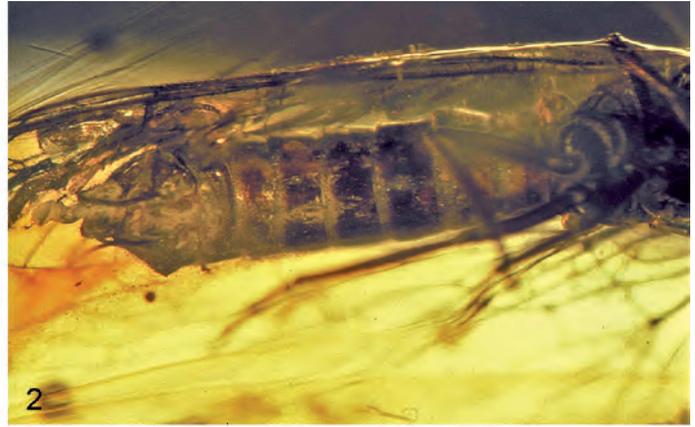
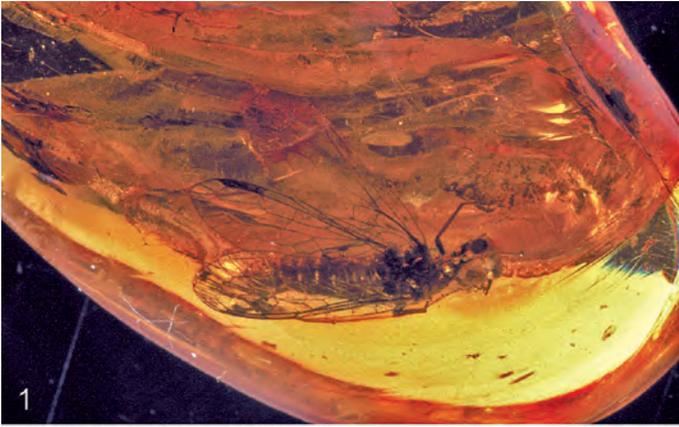


Abb. 56-59: (1) Raphidiidae: *Succinoraphidia exhibens* U. ASPÖCK & H. ASPÖCK, 2004, Holotypus ♂, Baltischer Bernstein. VFIL: 8,5 mm. Kamelhalsfliegen sind Rarissima im Baltischen Bernstein. (2) Raphidiidae: *Succinoraphidia exhibens* U. ASPÖCK & H. ASPÖCK, 2004, Holotypus ♂, Baltischer Bernstein. Abdomen, ventral. Bei diesem Tier sind auch die taxonomisch und systematisch so wichtigen Genitalsegmente so gut erhalten, dass phylogenetische Schlussfolgerungen möglich sind. (3) Inocelliidae: *Succinofibla aperta* U. ASPÖCK & H. ASPÖCK, 2004, Holotypus ♂, Baltischer Bernstein. Ventral. VFIL: 9 mm. (4) Inocelliidae: *Succinofibla aperta* U. ASPÖCK & H. ASPÖCK, 2004, Holotypus ♂, Baltischer Bernstein. Abdomen, dorsal. Auch bei diesem Individuum sind die Genitalsegmente sensationell gut erhalten. Foto: Alice Schumacher. Aus ASPÖCK U. & H. ASPÖCK (2004). Mit freundlicher Genehmigung von Blackwell Publishing.

sedis einzustufen, da keine diagnostischen Merkmale erhalten sind. Eindeutige Sisyridae sind aus eozänem Bernstein Frankreichs und aus dem Baltischen Bernstein bekannt (NEL & JARZEMBOWSKY 1997, NEL et al. 2002b).

Die nur als Flügel erhaltenen triassischen Osmylitidae könnten als Stammgruppe der übrigen Familien interpretiert werden, von Osmylidae gibt es durchaus üppige Fossilfunde, sie reichen vom späten Jura bis ins späte Känozoikum. Anlässlich der Redeskription von *Lithosmylidia* RIEK hat sich LAMBKIN (1988) mit der Problematik diverser Flügelreste auseinandergesetzt.

Die ältesten Nachweise von Coniopterygidae, Aleuropteryginae, stammen aus dem späten Jura Kasachstans (MEINANDER 1975). Alle übrigen Funde stammen (mit Ausnahme eines Abdrucks aus dem Oligozän Frankreichs) aus kreidezeitlichen (MEINANDER 1998, WHALLEY 1980, AZAR et al. 2000, GRIMALDI 2000, ENGEL 2002b, 2004b) und tertiären Bernsteinen (MEINANDER 1998, DOBOSZ & KRZEMINSKI 2000).

Der einzige Nachweis fossiler Dilaridae liegt aus dem Baltischen Bernstein vor (ENGEL 1999): *Cascadilar eocenicus* ENGEL, 1999, ein Männchen, wie aus den pektinaten Antennen geschlossen werden kann.

Auch die viel robusteren Mantispidae sind fossil nur spärlich vertreten. Die ältesten Funde stammen aus dem späten Jura von Kasachstan (LAMBKIN 1986). Aus kreidezeitlichen Ablagerungen wurden von MAKARKIN (1990, 1996) Drepanicinae beschrieben, Mantispidinae sind seit dem Oligozän und Miozän bekannt (NEL 1988). Besonders erwähnenswert ist *Mantispidiptera henryi* aus Spätkreide-Bernstein von New Jersey (GRIMALDI 2000) mit halterenartigen Hinterflügeln.

Rhachiberothidae, heute auf das subsaharische Afrika beschränkt, dürften während der Kreidezeit und vermutlich auch im Paläogen weltweit verbreitet gewesen sein und sind vermutlich im Übergang Eozän-Oligozän weitgehend verschwunden. Fossil gibt es sie aus dem Kreidebernstein des Libanon (WHALLEY 1980), von Frankreich (SCHLÜTER 1978), New Jersey (GRIMALDI

2000) und Myanmar (ENGEL 2004). Ein Nachweis aus dem Baltischen Bernstein (WHALLEY 1983, ENGEL 2004a) belegt ebenfalls Vorkommen außerhalb Afrikas.

Die frühesten sicheren Nachweise von Berothidae stammen aus libanesischem (WHALLEY 1980), burmesischem (GRIMALDI et al. 2002), New Jersey- (GRIMALDI 2000) und kanadischem (KLIMASZEWSKI & KEVAN 1986) Kreide-Bernstein, obwohl – wie eingangs erwähnt – die jurassischen Mesithonidae möglicherweise urtümliche Berothidae sind. Nachweise im Paläogen stammen aus dem Baltischen Bernstein (KRÜGER 1923, WEITSCHAT & WICHARD 2000).

Chrysopidae sind seit dem frühen Jura und mehrfach im Miozän nachgewiesen (die Literatur dazu ist in GRIMALDI & ENGEL 2005 zusammengefasst). Im Baltischen und Dominikanischen Bernstein sind sie spärlich (WEITSCHAT & WICHARD 2002).

Hemerobiidae sind aus dem späten Jura Kasachstans und aus der frühen Kreide Chinas bekannt (OSWALD 1993a). Häufiger findet man sie im Baltischen (KRÜGER 1923, WEITSCHAT & WICHARD 2002) und im Dominikanischen Bernstein (OSWALD 1999) und in Abdrücken aus dem Eozän und Oligozän.

Polystoechotidae sind aus dem Jura und der Frühen Kreide Asiens, Australiens und Europas bekannt, ihre heutige Beschränkung auf Gebiete in der Nearktis und in Chile demonstriert die dramatische Beinahe-Auslöschung dieser Gruppe. Ein ähnliches Schicksal betrifft offensichtlich auch die heute sehr disjunkt vorkommenden Ithonidae und ihre montanen, als Rapismatidae beschriebenen Taxa (siehe Kapitel 6). Bisher sind keine Fossilfunde von Ithonidae bekannt.

Die Familien der Myrmeleontiformia, des am besten begründeten Monophylums innerhalb der Neuroptera, haben je ihre eigene spektakuläre Fossilgeschichte. Die heute relikitär verbreiteten Psychopsidae sind fossil ein beinahe globales Phänomen, bekannt aus der späten Trias von Australien und Afrika, dem Jura/Kreide-Übergang von Asien, Nordamerika und Südamerika, dem Eozän von Europa und Nordamerika (MARTINS-NETO 2000, GRIMALDI 2000, ANDERSEN 2001). Nemopteridae sind fossil nicht nur aus der frühen Kreide Südamerikas bekannt (MARTINS-NETO 2000), sondern auch aus dem Paläogen (Übergang Eozän-Oligozän) Nordamerikas (Florissant: Colorado) (COCKERELL 1907, PIERCE & KIRKBY 1959). Sie fehlen rezent in Nordamerika, aber z. B. auch auf der Apenninen-Halbinsel. Die heute auf Neuseeland und Australien beschränkten Nymphidae sind fossil aus dem Jura Eurasiens (CARPENTER 1929, PANFILOV 1980) und aus dem Baltischen Bernstein (KRÜGER 1923, MAC LEOD 1970) bekannt.



Abb. 60: Wie sie einander gleichen – das fossile Raphidiopteren-♂ (VFIL: 18 mm), aus ober-jurassischen, ca. 140 Millionen Jahre alten Ablagerungen in Liaoning (China) und die einheimische *Dichrostigma flavipes* (STEIN, 1863) (VFIL: 18 mm), Niederösterreich, Dürnstein, bei der Eiablage! Kamelhalsfliegen sind Paradebeispiele für lebende Fossilien. Foto: Horst Aspöck und Hubert Rausch.

Myrmeleontidae wurden aus dem Oberen Jura bzw. der Unteren Kreide von China (REN & GUO 1996), von Brasilien (MARTINS-NETO 2000) und von Israel (DOBROUSKINA & al. 1997) dokumentiert. Zahlreiche Funde können nicht mit Sicherheit klassifiziert werden. Aus dem Tertiär liegt auch ein Vertreter der Gattung *Dendroleon* vor (STATZ 1936). Sonderbarerweise sind Ascalaphidae fossil nur spärlich aus dem Tertiär Europas und dem Fernen Osten Russlands vertreten (NEL 1991, MARKARKIN 1998). Aus dem Baltischen Bernstein liegt die Beschreibung einer Larve vor (MACLEOD 1970).

Diverse ausgestorbene Familien des Myrmeleonti-formia-Komplexes sind nur als Flügelabdrücke erhalten. Eine Ausnahme bilden die spektakulären, teilweise gut erhaltenen Kalligrammatidae aus dem Jura und der frühen Kreidezeit Europas und Zentralasiens. Mit einer Flügelspannweite von über 24 cm gehören sie zu den größten bekannten Neuropteren. Ihre Augenflecken beflügeln die Phantasie von Paläo- und Rezententomologen gleichermaßen (siehe Kapitel 7.8 und Abb. 139). Ihre auffällige „Vena triplica“ (apikale Vereinigung von Subcosta, Radius, und Radiussektor im Hinterflügel) assoziiert sie mit dem Psychopsidae-Nemopteridae-Cladus.

4. Turnier der Stammbäume

Ernst Heinrich Philipp August HAECKEL (1834-1919) (Abb. 61) gilt als Vater des biologischen Stammbaums, seine ersten Stammbäume waren tatsächlich baumförmig und sehr romantisch, inspiriert wurde er durch die Stammbäume seines Sprachwissenschaftler befreundeten Freundes. Der erste und bis heute wohl berühmteste Stammbaum der Insekten geht auf den Wiener Paläontologen und Phylogenetiker Anton HANDLIRSCH (1865-1935) (Abb. 62), der im Naturhistorischen Museum Wien wirkte, zurück. Sein viel zitiertes Opus magnum „Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen“ von 1906-1908 hat Generationen inspiriert. Auf diesem Werk und späteren Ergänzungen basiert auch der „Stammbaum der Insekten nach A. HANDLIRSCH (1934)“ (Abb. 63), der jahrzehntelang und bis zuletzt, nostalgisch geliebt, in der Schausammlung des Naturhistorischen Museums hing. Heute leuchtet an dieser Stelle ein moderner Stammbaum (Abb. 64), der sich an dem großen Entomologen und Phylogenetiker Willi HENNIG (1913-1967) orientiert und in den natürlich ganz rezente Expertisen eingeflossen sind (KRISTENSEN 1991, 1995 und – was die drei Ordnungen der Neuroptera betrifft – ASPÖCK U. et al. 2001).

Einer der ältesten, der Ordnung Neuroptera gewidmeten Stammbäume geht auf den Australier Robin John TILLYARD (1881-1937) zurück (Abb. 66). Er lässt Myrmeleontidae, Ascalaphidae, Nymphidae und Neuropteridae als Verwandtschaftsgruppe abzweigen, verkennt jedoch die Zugehörigkeit der Psychopsidae zu dieser Gruppe völlig. Die fast willkürlich erscheinende Verteilung der übrigen Familien überrascht, wenn man das reiche Neuropteren-Opus dieses Autors kennt. Auch der Stammbaum der Neuroptera von HANDLIRSCH (Abb. 65) hat heute nur noch historische Bedeutung. Der seiner Zeit weit vorausseilende, genial moderne Stammbaum der Neuroptera des 27-jährigen WITHYCOMBE (1925) (Abb. 67) beruht – und das ist wesentlich – vorwiegend auf larvalen Merkmalen. Der viel zu früh verstorbene Cyril Luckes WITHYCOMBE (1898-1926) hat

nicht nur die Monophylie der Myrmeleontiformia erkannt, sondern auch jene der Mantispidae, Dilaridae und Berothidae. Die basale Abzweigung der Ithonidae (völlig getrennt von den – wie wir heute wissen – verwandten Polystoechotidae) und der Coniopterygidae geht allerdings ebenfalls auf WITHYCOMBE zurück und wurde zum Dogma.

Auch nach der „Hennigianischen Wende“ der Systematik, also der konsequenten Einforderung monophyletischer Gruppen, die auf eine gemeinsame Stammart zurückgehen, alle Arten umfassen und auf gemeinsamen abgeleiteten Merkmalen (Synapomorphien) begründet sind, und dem Erscheinen der Beiträge von Willi Hennig zum System der Insekten (HENNIG 1953, 1969, 1981) gelten die Coleoptera (Käfer) ganz traditionell als Schwestergruppe der Neuroptera. Synapomorphien dafür liefern nach neueren Ergebnissen Strukturen des Ovipositors (MICKOLEIT 1973) und Elemente der Flügelgelenkung (HÖRNSCHEMEYER 1998), Haftenrichtungen der Tarsen, allerdings mit Coleoptera + Strepsiptera (BEUTEL & GORB 2001), und natürlich auch molekulare Parameter (WHITING et al. 1997). Die Monophylie der Neuroptera, also der drei Ordnungen Raphidioptera, Megaloptera und Neuroptera, ist ebenfalls längst Tradition und ohne Alternative, aber dennoch schwer zu begründen (Literatur und Argumentation sind in ASPÖCK U. & H. ASPÖCK 2005a, b, c, d zusammenge-

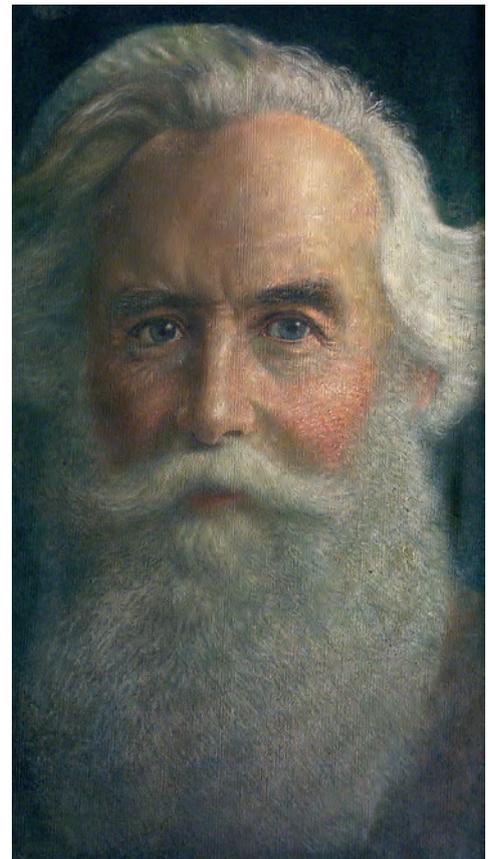


Abb. 61: Porträt von Ernst Haeckel (1834-1919), 155x89 cm, Öl auf Leinwand, von Eduard Daelen (1848-1923). Das Bild, das die geistige Größe des alten Ernst Haeckel in geradezu verklärter Schönheit ausstrahlt, wurde 1998 auf einer Auktion in Konstanz verkauft und gelangte schließlich in den Besitz des Stuttgarter Antiquars Ulrich Engel, der es mehreren deutschen Instituten und Museen zum Kauf anbot. Bedingt durch finanzielle Knappheit sah sich keine dieser Institutionen imstande, das Bild zu kaufen. Anlässlich der Tagung der Gesellschaft für Biologische Systematik im September 2004 besuchte einer von uns (H.A.) das Antiquariat Engel & Co., sah das Bild und war hingerissen. Herr Engel bot es zu einem sehr moderaten Preis an, die außergewöhnliche Größe des Bildes verhinderte letztlich jedoch einen Privatankauf. Nach Wien zurückgekehrt, machte H.A. den Generaldirektor des Naturhistorischen Museums, Univ.-Prof. Dr. Bernd Löttsch, auf das Bild und auf die kaum wiederkehrende Möglichkeit, es zu erwerben, aufmerksam. Prof. Löttsch entschloss sich sofort zum Kauf, Herr Engel brachte das Bild persönlich nach Wien. So schmückt es heute den Ernst Haeckel-Saal im Haus am Ring. Foto: Alice Schumacher.



Abb. 62: Anton Handlirsch, 1865 (Wien) – 1935 (Wien). Auf Wunsch seines Vaters studierte er zunächst Pharmazie, seine schon in früher Jugend manifeste Begeisterung für Insekten und seine herzliche Beziehung zu Friedrich Brauer, der ihm ein väterlicher Freund wurde, bedingten indes, dass sein weiterer Lebensweg durch die Entomologie geprägt wurde. 1892 wurde er wissenschaftlicher Assistent am Naturhistorischen Museum in Wien und blieb dem Haus bis zu seinem Tode treu. Anton Handlirsch war der Nachfolger von Friedrich Brauer und der Vorgänger von Max Beier in der entomologischen Abteilung des Museums. 1923 wurde er Ehrendoktor der Universität Graz, 1924 habilitierte er sich an der Universität Wien und wurde 1931 zum ao. Universitätsprofessor ernannt. 1906-1908 erschien das Opus magnum von Anton Handlirsch „Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen“, das ihn als genialen Wissenschaftler auswies. Er gilt mit Recht als Begründer der Paläoentomologie, und er war ohne Zweifel einer der bedeutendsten Zoologen, die Österreich hervorgebracht hat. (Biographie: BEIER 1935)

fasst). Es geht dabei unter anderem um Gemeinsamkeiten, die Sklerit-Nähte, den Ovipositor und die Komplexaugen betreffen – ein gutes Beispiel dafür, dass es nicht immer auf plakative und auffällige Merkmale ankommt, sondern auf sogenannte konstitutive Merkmale, die eben auch unscheinbar und versteckt sein können.

Bis in die jüngste Zeit galten Raphidioptera und Megaloptera als Schwestergruppen, ganz offensichtlich auf der Basis primitiver Ähnlichkeiten. Ein Schwestergruppenverhältnis Megaloptera+Neuroptera ist auf Grund folgender Argumente jedoch überzeugender: Im Kontext der Hypothese aquatischer Larven einer gemeinsamen Stammart haben nicht nur Megaloptera diese beibehalten, sondern auch ein Teil der Neuroptera, nämlich Nevrothidae und Sisyridae. Die Larven der übrigen Familien sind terrestrisch geworden, also zum Landleben übergegangen. Wie sie dabei mit dem Problem Austrocknung zu Rande kommen, ist im Kapitel 7.1 zu lesen.

Ein weiteres gemeinsames abgeleitetes larvales Merkmal der Megaloptera und Neuroptera betrifft die Versenkung der Maxillenbasen in die Kopfkapsel und die Verlängerung der Stipites. Bei den Megaloptera ist es dabei geblieben, bei den Neuroptera wurde die berühmte Saugzange (Kapitel 7.2) evolviert, für die die genannten Merkmale Voraussetzung waren.

Synapomorphien in den Genitalskleriten, vor allem der Männchen, liefern weitere Argumente für das Schwestergruppenverhältnis von Megaloptera und Neuroptera (ASPÖCK U. 1992, 1993, 1995, ASPÖCK U. et al. 2001).

Die Aufdeckung der Sonderstellung der Nevrothidae auf der Basis larvaler Kopfmerkmale, zunächst als

Schwestergruppe der Myrmeleontiformia (ASPÖCK U. 1992) und schließlich als Schwestergruppe der Myrmeleontiformia + Hemerobiiformia, also aller übrigen Familien der Neuroptera (ASPÖCK U. et al. 2001), hat Furore gemacht und ist in zahlreiche Übersichtsarbeiten eingegangen, zuletzt in das grandiose Buch „Evolution of Insects“ von GRIMALDI & ENGEL (2005). Dazu muss man wissen, dass die Imagines der Nevrothidae für den unbefangenen Beobachter den Hemerobiiden durchaus ähnlich sehen, dort wurde *Nevrothus* zunächst auch angesiedelt. Wegen der aquatischen Larven und auch einer habituellen Ähnlichkeit der Adulten mit Sisyridae waren Nevrothidae lange Zeit in dieser Familie versenkt. Erfolgshabitus dreier nicht miteinander verwandter Familien – ein interessantes Phänomen (siehe auch Kapitel 7.8)!

Und dann kamen die Moleküle ... Im molekularsystematischen Labor des Naturhistorischen Museums Wien wurden die Hemerobiiformia zerrissen (HARING & U. ASPÖCK 2004). Wir haben diesen Konflikt als „Morphological Evidence and the Molecular Advocatus Diaboli“ diskutiert (ASPÖCK U., ASPÖCK H. & HARING 2003) und stellen uns dieser Herausforderung (Abb. 68, 69). In einem allerjüngsten Ansatz (ASPÖCK U. & H. ASPÖCK 2007) wurde die Homologie der Genitalsegmente in den Stammbaumkonflikt eingebracht (Abb. 70), plausible Ergebnisse, wie die unabhängige Abzweigung der Sisyridae und Osmylidae, wurden bestätigt, Ungereimtheiten wurden im Sinne der morphologischen Analyse (ASPÖCK U. et al. 2001) korrigiert. Neue Hypothesen, wie etwa das Schwestergruppenverhältnis des Polystoechotiden-Cladus mit den Myrmeleontiformia, exponieren sich selbst und fordern zur Falsifizierung auf – als Katalysatoren, die einander ablösen. Die Coniopterygidae als mögliche Schwestergruppe des Dilariden-Cladus und die Ithonidae, mittlerweile als Schwestergruppe der Polystoechotidae etabliert, wurden jedenfalls vom Dogma, basale „offshoots“ zu sein, befreit.

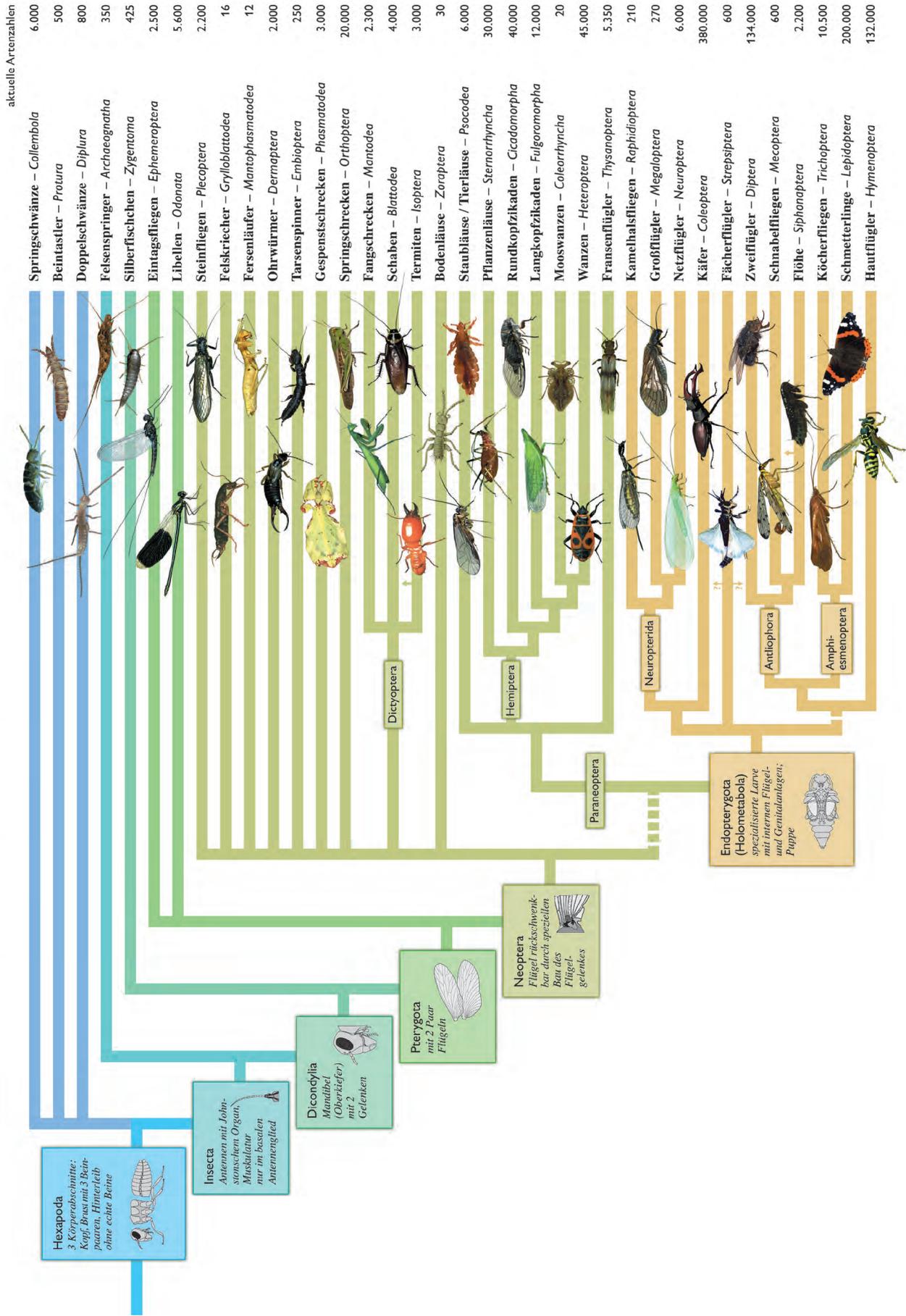


Abb. 64: Stammbaum der Insekten im Naturhistorischen Museum Wien nach KRISTENSEN (1991, 1995), bearbeitet von U. Aspöck, Graphik von Krimhid Repp.

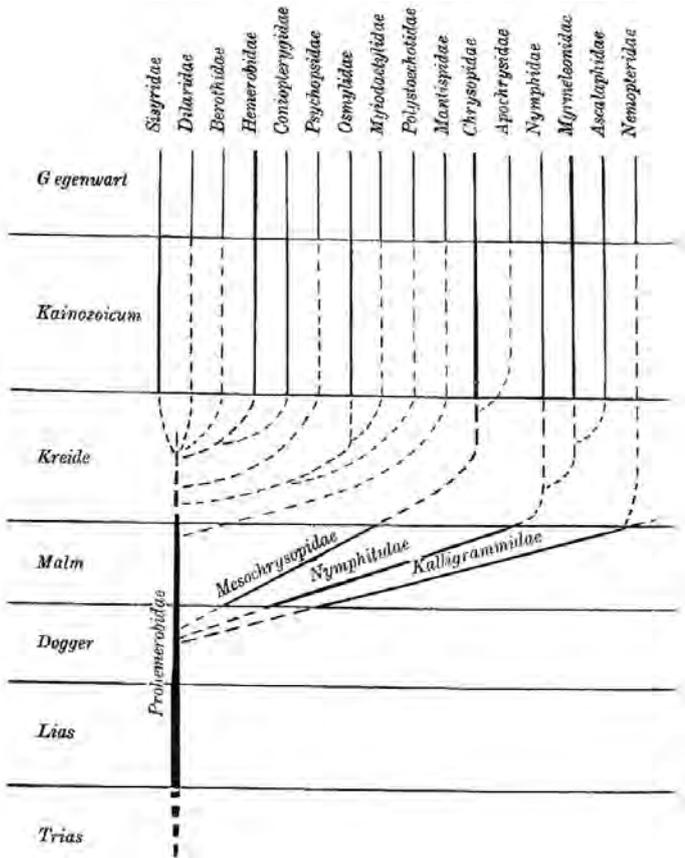


Abb. 65: Stammbaum der Neuroptera von Anton HANDLIRSCH (1906-1908), der heute nur noch historische Bedeutung hat.

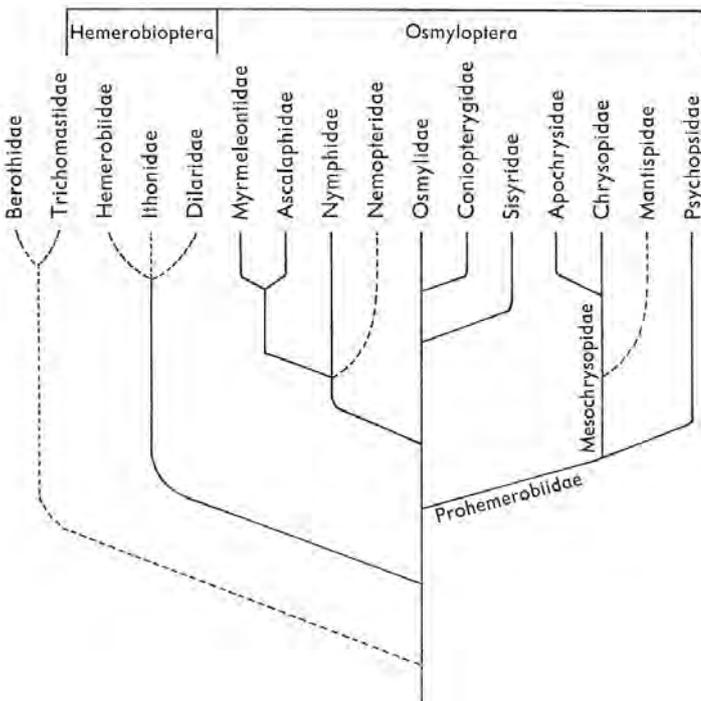


Abb. 66: Stammbaum der Neuroptera von Tillyard aus MEINANDER (1972). Ein Teil der heutigen Myrmeleontiformia ist (wie übrigens auch beim Stammbaum von Anton Handlirsch) bereits erfasst, die Zugehörigkeit der Psychopsidae wird hingegen völlig verkannt.

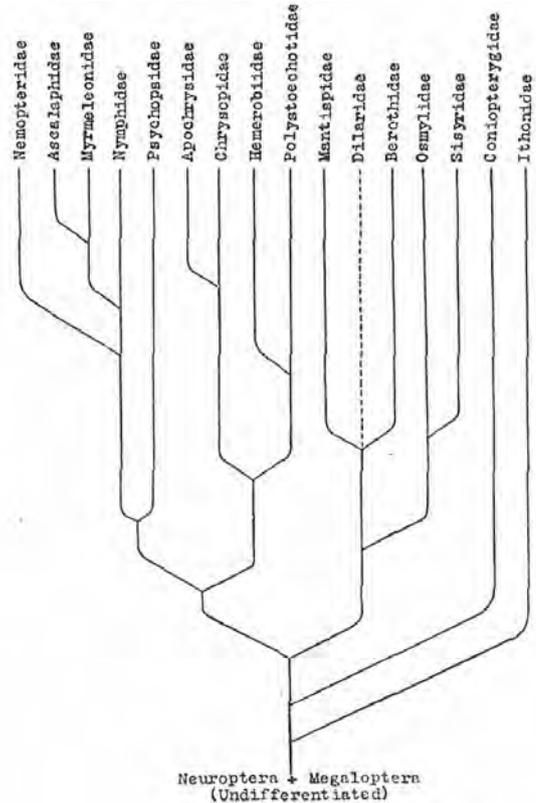


FIG. 2.

Abb. 67: Stammbaum der Neuroptera von WITHYCOMBE (1925). Der seiner Zeit weit vorsehende und viel zu jung verstorbene Withycombe legt seinem Stammbaum vorwiegend larvale Merkmale zu Grunde. Er dokumentiert nicht nur die Monophylie der Myrmeleontiformia, sondern er erkennt auch die nahe Verwandtschaft der Mantispidae, Dilaridae und Berothidae. Die heute nicht mehr haltbare Bezeichnung der Ithonidae und Coniopterygidae als „early offshoots“ geht allerdings ebenfalls auf Withycombe zurück und wurde zum Dogma.

5. Spröde Moleküle

Die weltweit erste speziell den Neuroptera gewidmete molekularsystematische Analyse (HARING & U. ASPÖCK 2004) stammt aus Österreich, aus dem Labor für molekulare Systematik des Naturhistorischen Museums Wien. Die Ergebnisse (siehe Kap. 4) unterstützen die homomorphologischen Hypothesen zu großem Teil, so das Schwestergruppenverhältnis Megaloptera + Neuroptera, Nevrothidae als Schwertertaxon der übrigen Neuroptera, Monophylie der Unterordnung Myrmeleontiformia. Die Zerreißung der Unterordnung Hemerobiiformia liefert einerseits alternative, mehr als nur heuristisch interessante, vielversprechende Ansätze (siehe Kapitel 4), andererseits unplausible Positionen, die auf teilweise geringe Eignung der gewählten Gene schließen lassen.

Es wurden zwei mitochondriale Gene sowie zwei Kerngene auf ihre Brauchbarkeit für diese phylogenetische

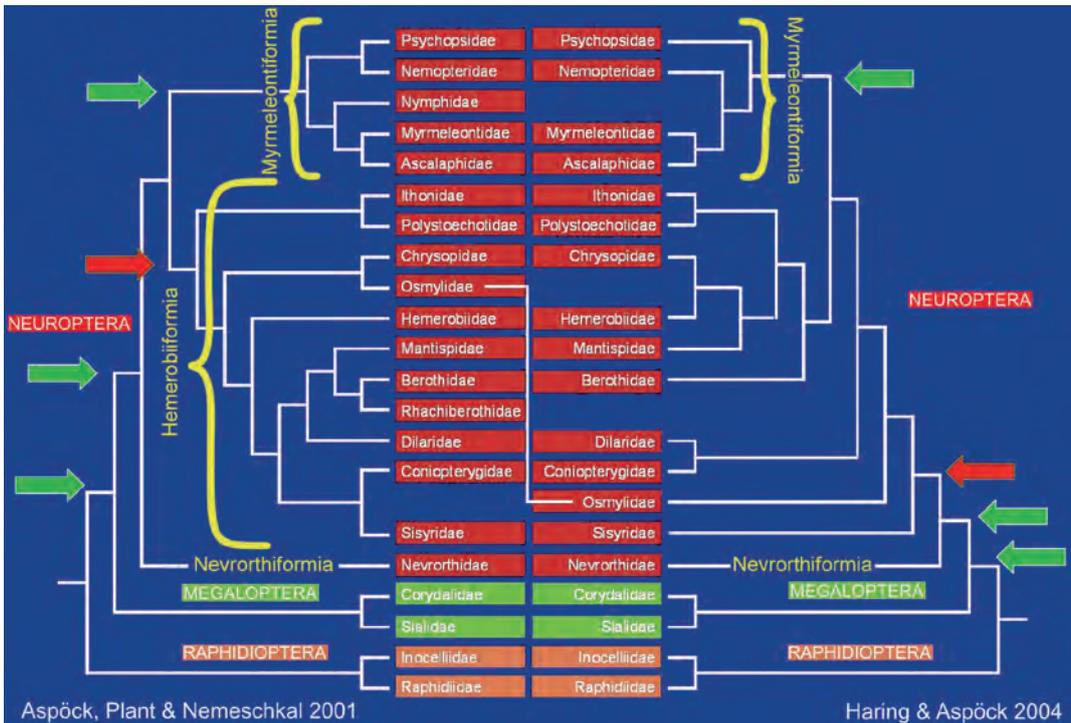


Abb. 68: Holomorphologischer (links) versus molekularsystematischer Stammbaum der Neuroptera nach ASPÖCK U., PLANT & NEMESCHKAL 2001 / HARING & ASPÖCK 2004. Konformität (grüne Pfeile) besteht im Schwestergruppenverhältnis Megaloptera + Neuroptera und dem Monophylum Myrmeleontiformia. Diskrepanzen (rote Pfeile) ergeben sich durch die Auflösung der Hemerobiiformia in der molekularen Analyse. (Zum Zeitpunkt der Erstellung der molekularen Analyse waren von Nymphidae und Rhachiberothidae keine Sequenzdaten verfügbar. Inzwischen wurden die Rhachiberothidae molekularbiologisch analysiert, wobei das Schwestergruppenverhältnis zu den Berothidae bestätigt werden konnte).

sche Analyse getestet. Die beiden Kerngene, die den Translations-Elongationsfaktor 1α ($EF1\alpha$) und die ribosomale 18S rRNA (18S) kodieren, erwiesen sich als ungeeignet. In den 18S-Sequenzen sind die gut alinierbaren Abschnitte sehr stark konserviert und enthalten daher eine zu geringe Zahl phylogenetisch informativer Nukleotidsubstitutionen. Andererseits sind die variablen Bereiche so divergent, dass ein sinnvolles Align-

ment nicht mehr möglich ist und sie daher für die Stammbaumerstellung ebenfalls nicht verwendet werden können. Das zweite nukleäre Gen ($EF1\alpha$) ist, wie sich im Laufe der Analyse herausstellte, in mehr als nur einer Kopie im Genom vorhanden. Da dies die Gefahr des Vergleichs metaloger Sequenzen birgt, erscheint dieses Gen – zumindest nach derzeitigem Wissensstand – nicht brauchbar.

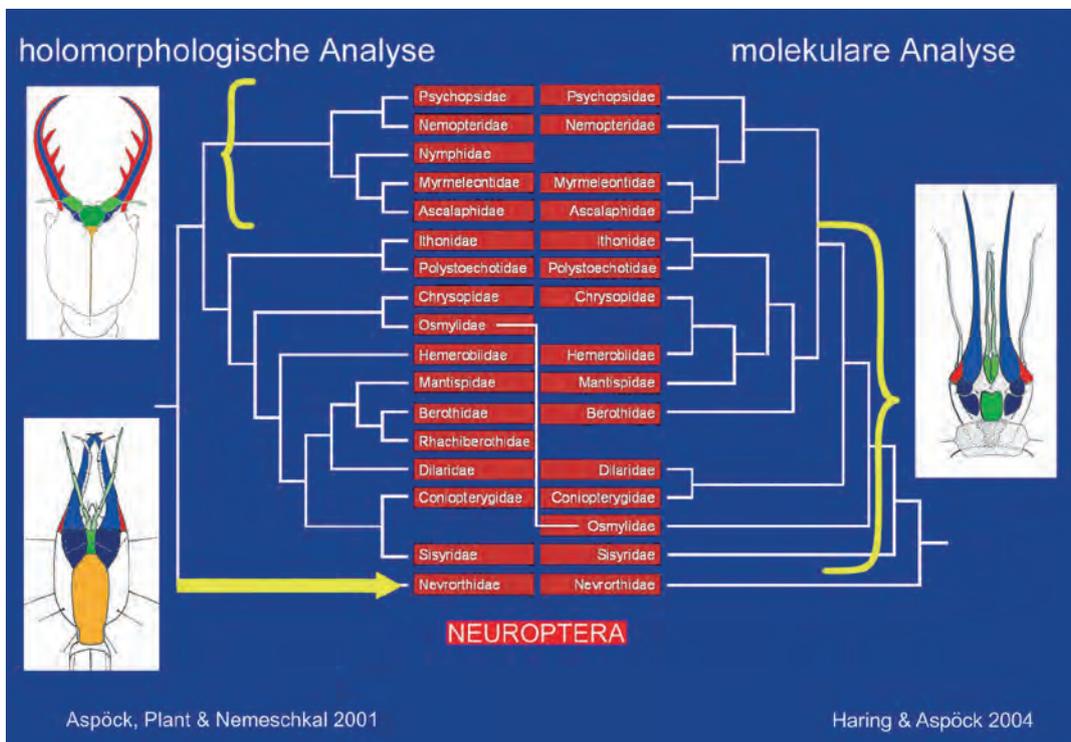
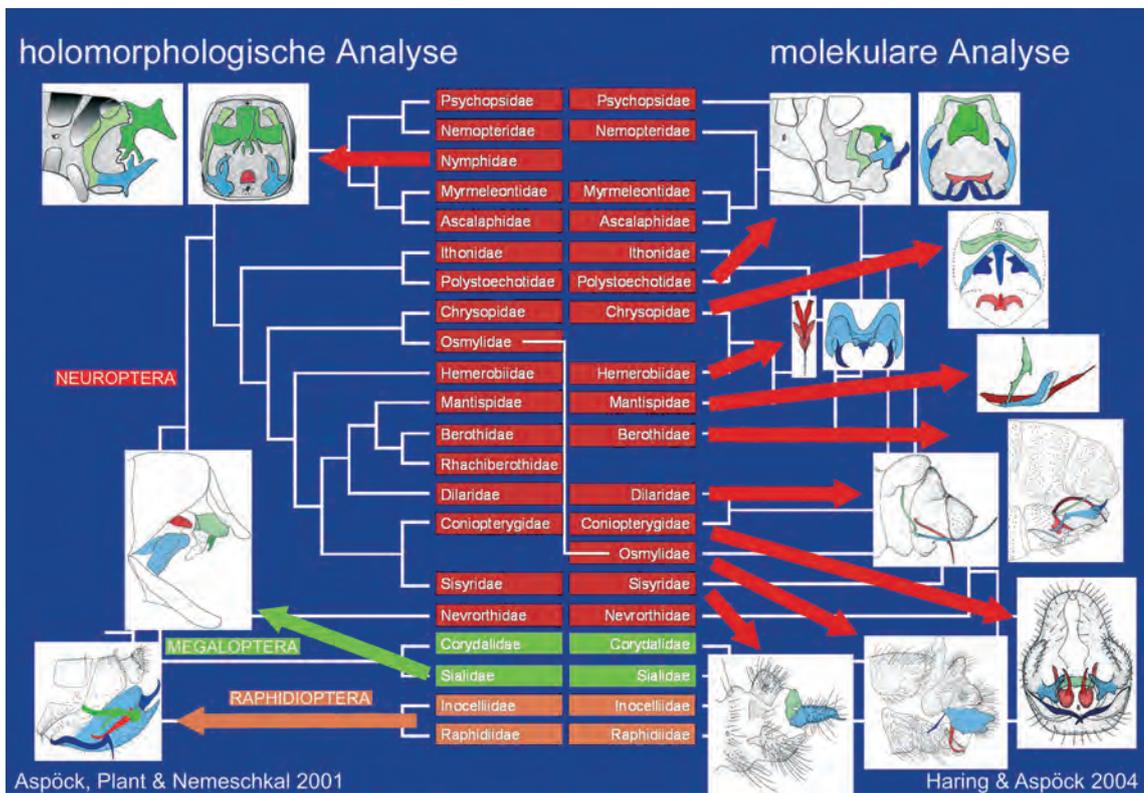


Abb. 69: Holomorphologischer versus molekularsystematischer Stammbaum der Neuroptera nach ASPÖCK U., PLANT & NEMESCHKAL 2001 / HARING & ASPÖCK 2004. Die Auflösung der geschlossenen Kopfkapsel zum „Maxillenkopf“ wird in der holomorphologischen Analyse als Autapomorphie der Hemerobiiformia interpretiert. Im Modell der paraphyletischen Hemerobiiformia der molekularen Analyse wurde die Kopfkapsel mindestens dreimal unabhängig zum Maxillenkopf aufgelöst.

Abb. 70: Neue Hypothesen zur Auflösung des Konflikts paraphyletischer Hemerobiiformia (siehe Text) ergeben sich durch neue Interpretationen bei der Homologisierung der Genitalsklerite (Kapitel 7.5).



Die mitochondrialen Gene für die Untereinheit 3 der Cytochrom-c Oxidase (COX3) bzw. für die ribosomale 16S rRNA (16S) bieten den Vorteil, dass sie leicht zu isolieren sind und aufgrund der höheren Mutationsrate im mitochondrialen Genom eine hohe Variabilität zeigen. Allerdings erwiesen sich diese beiden Gene als zu variabel für die Auflösung der tieferen Verzweigungen der Stammbäume. Hier verhindert das Problem der Sequenz sättigung die molekular-phylogenetische Analyse der frühen Aufspaltungseignisse.

Für die Zukunft bleibt die Suche nach weiteren, als Markersequenzen geeigneten Kerngenen die Herausforderung schlechthin. Es gilt, molekulare Merkmale zu finden, die für den evolutionären Zeitrahmen der frühen Diversifikation der Neuropterida phylogenetisch informativ sind.

Um es auf den Punkt zu bringen: Nicht die Moleküle sind spröde, die Neuropterida sind es!

6. Neuropterida weltweit – biogeographische Facetten

Neuropterida tummeln sich über den Globus, doch nur von den wenigsten kennen wir die Verbreitungsareale genau, ganz im Gegenteil, von manchen Arten kennen wir nur einen Punkt ihres Vorkommens, nämlich den bei der Erstbeschreibung genannten Locus typicus. Viele Arten werden ausgestorben sein, bevor wir sie chorologisch erfasst haben, zahllose unbeschriebene

entdeckte Arten werden ausgerottet sein, ehe wir sie entdeckt haben. Die sich uns heute präsentierende Verbreitung von Arten ist nicht zufällig so wie sie ist, sondern bedingt durch kausalthistorische und ökologische Zusammenhänge. Klimaänderungen der jüngsten Zeit, der jüngeren (z. B. Pleistozän) und älteren Vergangenheit (der Zeit der Kontinentaldrift) haben die rezente Verbreitung entscheidend geprägt. Ausgewählte Beispiele sollen dies erläutern.

6.1. Raphidioptera – Phönix aus der Asche?

Die heutige, auf die Nordhemisphäre beschränkte Verbreitung der Kamelhalsfliegen (Abb. 71) ist vermutlich das Ergebnis einer Katastrophe. Vor etwa 65 Millionen Jahren, also zum Ende der Kreidezeit, stürzte ein Asteroid von vielleicht 10 km Durchmesser mit einer Geschwindigkeit von 20-40 km/sec an der Nordküste der in den Golf von Mexiko ragenden Halbinsel Yucatán in die Erde – das war die dramatische Geburt des Chicxulub-Kraters. Die Folge dieses Kreide-Tertiär (K/T)-Impakts waren gewaltige Erdbeben, Tsunamis, Waldbrände und Freisetzung von ungeheuren Mengen an CO₂, SO₂ und SO₃, globale Verfinsternung und Temperaturabstürze. Vermutlich waren alle Organismengruppen von der Katastrophe betroffen, viele starben aus – spektakulärstes Opfer waren gewiss die Dinosaurier –, unter den Überlebenden befinden sich die Kamelhalsfliegen.

Jura- und Kreidefossilien belegen, dass Raphidioptera im Mesozoikum auf der Erde weit verbreitet waren

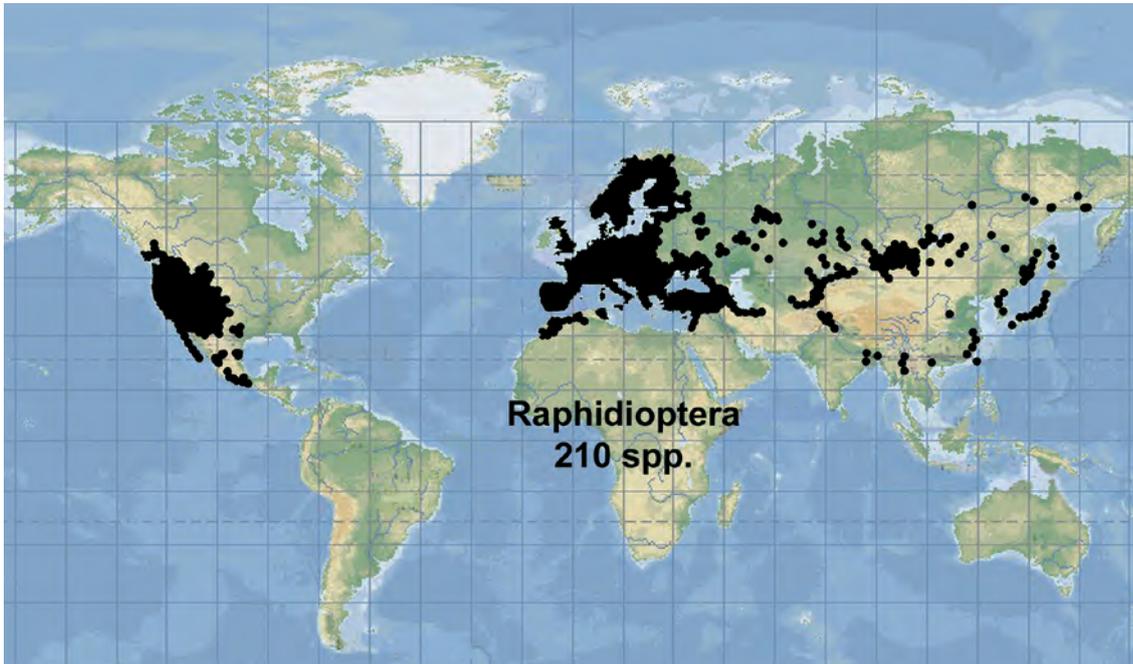


Abb. 71: Gegenwärtige Verbreitung der Ordnung Raphidioptera. Warum fehlen Kamelhalsfliegen heute auf der Südhemisphäre? Warum fehlen sie im Norden und Osten Nordamerikas? Brennende Fragen! Ein Meteorit liefert Hypothesen ...

und auch tropische Gebiete bewohnten. Wir vermuten nun, dass nur der auch zur Zeit des K/T-Impakts schon an Kälte adaptierte Zweig der Raphidioptera die Katastrophe überlebte (Abb. 72). Seit dem Ende der Kreide sind jedenfalls auch fossil nur die beiden, heute die Nordhemisphäre bevölkernden Familien Inocelliidae und Raphidiidae bekannt. Kamelhalsfliegen leben in Biotopen des Arboreals, in Wäldern, waldähnlichen Biozönosen und in Biotopen mit spärlicher Strauchvegetation und mit Steppencharakter. Die Larven sind karnivor und leben entweder unter der Borke von Bäumen oder in den obersten Bodenschichten im Bereich von Wurzeln von Sträuchern, Bäumen, selten sogar in Felsspalten in der Nähe von Sträuchern. Die Entwicklungsdauer beträgt mindestens ein Jahr, zumeist jedoch zwei bis mehrere Jahre. Die Larven können wochenlang, ja monatelang hungern. Die Zahl der Larvenstadien – 10 bis 15 – ist nicht fixiert. Soweit uns bekannt ist, brauchen alle rezenten Arten eine vorübergehende (und sei es auch noch so geringe) Temperaturenminderung, um die Entwicklung zur Imago zu vollenden. Alle diese Eigenschaften waren offensichtlich für das Überleben des K/T-Events von essentieller Bedeutung und nur die an solcherart „winterliche“ Bedingungen adaptierten Populationen (Spezies) der Nordhemisphäre blieben erhalten.

Die rezente Verbreitung der Raphidioptera (mit ihren insgesamt etwa 215 bekannten und möglicherweise gut 250 tatsächlich existierenden Arten) umfasst im Wesentlichen die arborealen Teile der Paläarktis (die Südgrenze verläuft in den Gebirgen Nordafrikas, in Israel, im Nord-Irak, Nord-Iran, Nord-Pakistan, Nord-Indien, Myanmar, Nord-Thailand und in den Gebirgen von Tai-

wan) und die westliche und südliche Nearktis (mit dem südlichsten bekannten Nachweis in Südmexiko an der Grenze zu Guatemala). Die nördlichsten Verbreitungspunkte in Amerika liegen in Südkanada. Im Norden von Nordamerika und im Osten der USA gibt es – ein bis heute ungelöstes Rätsel – rezent keine Kamelhalsfliegen.

Die heute in Amerika lebenden Arten sind nicht über die Beringstraße aus Asien eingewandert – obwohl diese Hypothese betörend einfach anmutet –, sondern sie sind viel ältere Nachkommen laurasischer und gondwanischer Vorfahren. Sie sind also mit den Kontinenten mitgedriftet! Literatur zu diesem Thema hat ASPÖCK H. (2004) zusammengetragen.

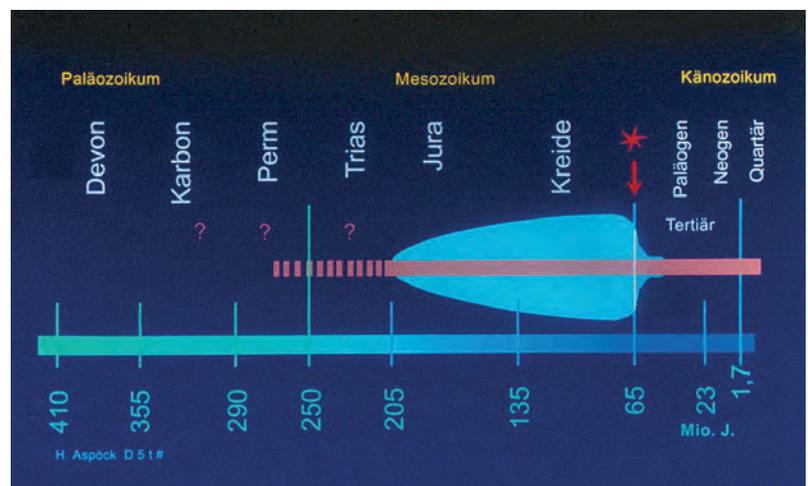


Abb. 72: Mesozoische Blüte der Raphidioptera (blaue Fläche) und ihre Beinahe-Auslöschung zu Ende der Kreidezeit durch den berühmt-berüchtigten K/T-Impakt, den Meteoriteneinschlag auf der mexikanischen Halbinsel Yucatán (roter Pfeil und roter Stern). Die Erde bebte, kühlte ab, Tsunamis wogten, der Himmel verfinsterte sich, ... Die in tropischem Milieu lebenden Kamelhalsfliegen starben aus, nur die kälteadaptierten der Nordhemisphäre überlebten.



Abb. 73: Nevrorthisidae: *Nevrorthus apatelios* H. ASPÖCK, U. ASPÖCK & HÖLZEL, 1977, Italien, Friuli. Spiegeln, Spiegeln an der Wand ... Foto: Peter Sehnal.

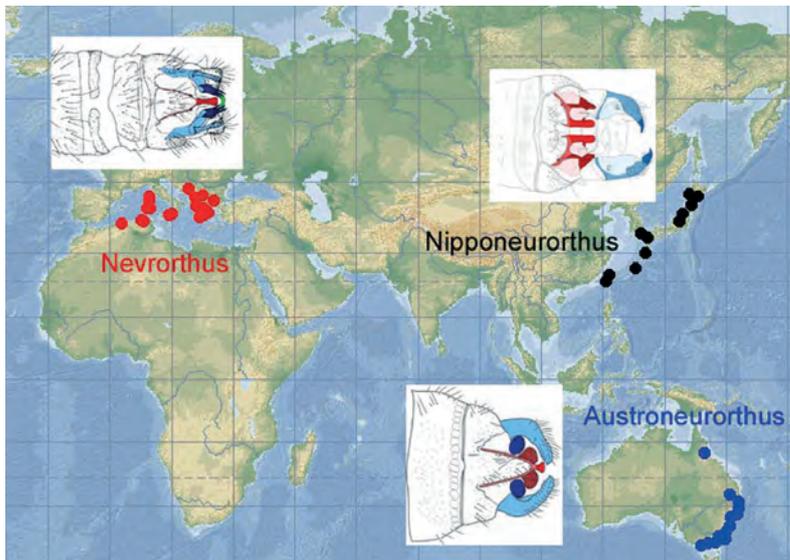


Abb. 74: Weltverbreitung der Nevrorthisidae. Die Arten der extrem disjunkt verbreiteten 3 Genera haben sehr einheitliche Larven, sind auch eidonomisch von überraschend ähnlichem Typ. Das Rätsel der Genitalsegmente der ♂ konnte erst in jüngster Zeit geknackt werden. Blau: Gonokoxiten und Gonapophysen des 9. Segments. Grün: Elemente des 11. Segments. Rot: Elemente des 10. Segments, nur bei *Nipponeurorthus* als distinkte Sklerite erhalten. Bei den beiden anderen Genera, *Nevrorthus* und *Austroneurorthus*, sind sie mit dem 9. Sternit bis zur Unkenntlichkeit amalgamiert – eine Synapomorphie?

Kamelhalsfliegen gelten zu Recht als lebende Fossilien – die Konfrontation eines ca. 140 Millionen Jahre alten oberjurassischen Weibchens aus Liaoning (China) mit einer unserer Zeitgenossinnen könnte sprechender nicht sein!

Lebende Fossilien

Nach THENIUS (2000) sind lebende Fossilien durch folgende Besonderheiten ausgezeichnet:

- Isolierte Stellung im System
- Geringe Zahl rezenter Arten
- Beschränkung der Verbreitung auf Reliktstandorte gegenüber einstmaliger weiterer Verbreitung
- Langsame Evolutionsgeschwindigkeit im Vergleich zu verwandten Taxa
- Bewahrung altertümlicher Merkmale

6.2. Nevrorthisidae – Quastenflosser unter den Neuroptera

Ein frecher Titel und Koketterie (Abb. 73) mit einem berühmten lebenden Fossil? Quastenflosser sind das Symbol für lebende Fossilien. Alle Kriterien, die ein lebendes Fossil zu erfüllen hat (siehe Kasten), treffen immerhin auch für Nevrorthisidae zu. Ihre systematische Stellung innerhalb der Ordnung Neuroptera gleicht einer Odyssee von Hemerobiidae über Sisyridae bis zur eigenständigen Familiengründung. Heute gelten sie als die Schwestergruppe aller übrigen Neuroptera. Dieser Hypothese liegen morphologische und molekularsystematische Analysen zugrunde. Bisher sind insgesamt nur 12 beschriebene Spezies bekannt, die sich auf drei Genera mit extrem disjunkter Verbreitung verteilen: *Nevrorthus* COSTA, 1863 (mit vier Spezies im Mittelmeerraum), *Nipponeurorthus* NAKAHARA, 1958 (mit 6 Spezies in Japan und Taiwan) und *Austroneurorthus* NAKAHARA, 1958 (mit zwei Spezies in Südostaustralien) (Abb. 74). Bernsteinfunde aus Europa und Myanmar (siehe Kapitel 3) legen Zeugnis von ehemals größerer Verbreitung ab (Abb. 75). Mit urtümlichen Merkmalen imponiert vor allem die aquatische kiemenlose Larve. Ihre schlanke kompakte Kopfkapsel besitzt eine große Gula und wirkt ausgesprochen archaisch im Vergleich mit dem aufgewölbten Schädel der Myrmeleontiformia und dem ventral in maxilläre Platten aufgelösten Kopf der übrigen Familien. Das Besondere an dieser Larve sind nicht die mächtigen Saugzangen, die andere Familien auch haben, sondern eine martialische Kopf-Hals-Gelenkung, die die Kopfschleuderbewegung extrem kanalisiert. Dass das lange zweiteilige Pronotum in Zusammenhang mit dieser Gelenkung evolviert wurde, ist vorläufig Vermutung. Die Larven der drei Genera sind ei-

ander verblüffend ähnlich. Die aquatische Lebensweise der Puppe, sie wurde von MALICKY (1984) entdeckt und von WICHARD et al. (2002) bestätigt, ist ebenfalls einzigartig unter den Neuropterida.

Die eidonomisch zunächst aufreizend unscheinbaren Imagines – dass es sich dabei offensichtlich um einen habituellen Erfolgstyp handelt, wurde in Kapitel 4 bereits erwähnt (und wird in Kapitel 7.9 nochmals beäugt) – haben indes bizarre männliche Genitalsegmente! Diese Genitalsegmente sind auch, wie erst anlässlich der Beschreibung von *Austroneurorthus horstaspoecki* ASPÖCK U., 2004, exerziert wurde, von biogeographischer Relevanz: Ein abgeleitetes Merkmal in den männlichen Genitalsegmenten (Fusionierung von Elementen der 10. Gonokoxiten mit dem 9. Sternit) bei *Nevrorthus* und *Austroneurorthus* ist einerseits als Parallelevolution schwer vorstellbar, andererseits als Synapomorphie biogeographisch konfliktreich (ASPÖCK U. 2004). Wie wurde Australien besiedelt? Die Fundpunkte von *Nipponeurorthus*-Arten auf den Japanischen Inseln und auf Taiwan reihen sich wie eine Perlenkette entlang der Küste Asiens – heute ohne Kontakt zum Festland. Betrachten wir jedoch die Inselkette als das, was sie ist, nämlich die Reste der ehemaligen Kontinentalküste Asiens, und erinnern wir uns an das Bernsteinvorkommen von Myanmar (Kapitel 3), scheint ein bescheidener Brückenschlag gelungen: die Hypothese einer präglazialen Besiedlung Australiens über SO-Asien und Malesia. Dass die oben genannte Synapomorphie dagegen spricht, macht die Sache zum Dauerbrenner.

Unabhängig vom „Gesamt-Welträtsel“ der Nevrorthidae wirft auch die mediterrane Verbreitung (Abb. 76) ungelöste Fragen auf. Korsika und Sardinien (mit Vorkommen von *N. fallax*) sind im Miozän, vor etwa 28 Millionen Jahren, von Spanien weggedriftet. Sind Nevrorthidae auf dieser Arche mitgesegelt? Warum fehlen sie dann heute in Spanien? Wurden sie ausgelöscht oder sind sie nie dort gewesen? Wie erfolgte die Besiedlung der Balkan-Halbinsel durch *N. apatelios*? Die Funde im Baltischen Bernstein könnten ein Schlüssel dazu sein. Wurde Afrika von Europa aus besiedelt oder war es umgekehrt? ...

6.3. Ithonidae & Rapismatidae – Identität & Rätsel

Die himalayo-malaischen Rapismatidae gelten trotz ihrer Enttarnung als montane Ithonidae zu den geheimnisvollsten Rarissima der Neuropterologie. Die Larven sind bis heute unbekannt. Die erste Rapismatide wurde – fast schon triviales Neuropteren-Schicksal – in der Gattung *Hemerobius* beschrieben (WALKER 1853) und auch als *Rapisma* zunächst in der Familie Hemerobiidae belassen (MACLACHLAN 1866). COMSTOCK (1918) vermutete

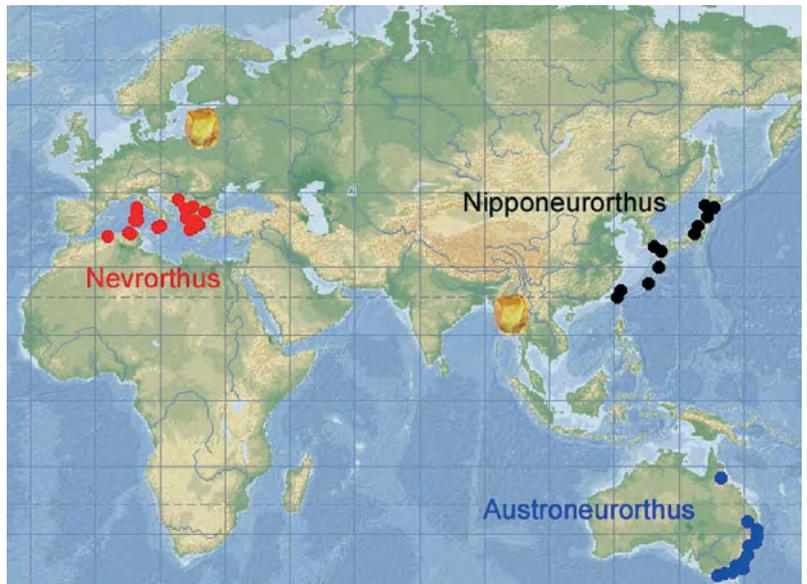


Abb. 75: Bernsteinfunde von Nevrorthidae im Baltischen Bernstein und im Bernstein von Myanmar, also in Gebieten, in denen Nevrorthidae heute fehlen, lösen zwar nicht das Rätsel der Genese der heutigen disjunkten Verbreitung, sind aber leuchtende Zeugen einer vergangenen Blüte.

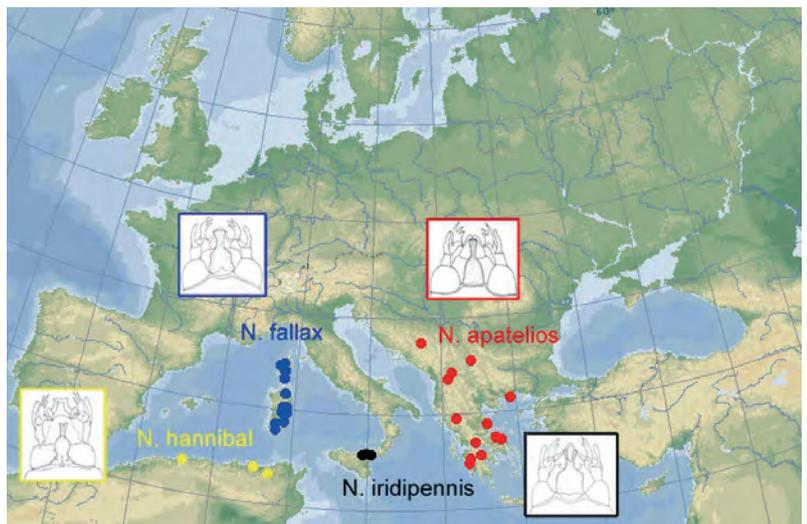


Abb. 76: Verbreitung der Arten der Gattung *Nevrorthus*: Rätsel über Rätsel! Ist *N. fallax* (RAMBUR, 1842) auf Korsika und Sardinien bei der Trennung dieser Inseln von Spanien vor etwa 28 Millionen Jahren mitgedriftet – woher sonst hätte er kommen sollen? – aber warum gibt es keine Spur von Nevrorthidae auf der Iberischen Halbinsel? Wie erfolgte die Besiedlung der Balkan-Halbinsel durch *N. apatelios*?

te erstmals die Ithoniden-Natur von *Rapisma* auf der Basis des Flügelgeäders. Im Ping-Pong der Autoren wurde *Rapisma* mehrmals zwischen den Ithonidae und selbständigem Status hin und her geworfen, bis NAVÁS (1929) die Familie Rapismatidae begründete, die schließlich unter Einbeziehung der Genitalsegmente zunächst seriöse Bestätigung erfuhr (BARNARD & NEW 1986).

Ithonidae gelten mit 14 australischen Arten (in drei Gattungen) vorwiegend als australisches Phänomen. Die wegen ihrer Schwarmbildung („Phantom of the desert“,

FAULKNER 1990) berühmt gewordene, in den Wüsten der südwestlichen USA vorkommende *Oliarces clara* BANKS, 1908, machte auch mit ihrer wurzelsaugenden Larve Furor (siehe Kapitel 7.2) und stellte bis in die jüngste Zeit das nearktische Kontingent der Ithonidae.

Die Entdeckung der zentralamerikanischen Art *Adamsiana curoei* PENNY, 1996, in Honduras durch PENNY (1996) erstaunte nicht nur durch ein flügelloses Weibchen dieser offensichtlich windangepassten Art, sondern vor allem durch Rapismatiden-Ithoniden-intermediäre Merkmale besonders der Genitalsegmente. Die schon länger zurückliegende „Befreiung“ der mexikanischen *Narodona mexicana* NAVÁS, 1930, von den Osmylidae und ihre Zuordnung zu den Ithonidae durch ADAMS (1969) und deren offensichtliche Ähnlichkeit mit *Adamsiana* runden das Bild ab, ergeben jedoch noch immer kein rundes Bild. Die rezente Weltverbreitung der Ithonidae im heutigen Sinn umfasst das südliche Nordamerika, Zentralamerika, Himalaya-Regionen von Indien und Nepal, Thailand, Malaysia und Indonesien sowie die südlichen und südöstlichen Küstengebiete Australiens, mit vorgelagerten Inseln und einer Verbreitungszunge quer durch den Süden des Kontinents (Abb. 77).

Malesia (NEW 2003) und der Südosten Australiens repräsentieren ganz offensichtlich evolutive Zentren der Ithonidae, die Entdeckung weiterer zentralamerikanischer und südamerikanischer Arten prognostiziert PENNY (1996). Welche Wanderwege und / oder Vikarianzergebnisse das heutige Verbreitungsmuster bewirkt haben könnten, wissen wir nicht. Bisher gibt es keine Fossilnachweise, die eine biogeographische Hypothese ermöglichen.

7. Paradephänomene der Neuropterida

7.1. Aquatische und terrestrische Larven – Präpotenz einer Lesrichtung und was Kryptonephrie damit zu tun hat

Kryptonephrie

Kryptonephrie ist der Kurzschluss Malpighischer Gefäße mit dem Enddarm. Malpighische Gefäße sind schlauchartige, komplex strukturierte Darmdivertikel (2 bis 200) von unterschiedlicher Länge (2 bis über 100 mm), die sich in der Leibeshöhle ausbreiten. Ihre Funktion reicht von Exkretion und Osmoregulation bis zur Produktion der Spinnseide bei den Larven der Neuroptera.

Kryptonephridialkomplexe haben zwei Funktionen: Sie kompensieren Wasserüberschuss bei Säftesaugern, oder sie kompensieren bei Trockenhabitaten den Wasserverlust über das Exkretionssystem: Kryptonephridien mancher Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Neuroptera und Diptera.

Die vielfältige Lebensweise der Larven der Neuropterida ist in Tabelle 1 charakterisiert. Das Erfolgsrezept der larvalen Saugzange der Neuroptera hat diese Vielfalt noch erheblich potenziert (siehe auch folgendes Kapitel 7.2): Gekrümmte Saugzangen mit enormem Öffnungs-

Abb. 77: Die himalaya-malaysischen Rapismatidae gelten trotz ihrer Enttarnung als montane Ithonidae zu den geheimnisvollsten Rarissima der Neuropterologie, ihre Larven sind immer noch unbekannt. Ithonidae sind rezent am vitalsten mit 14 Arten in Australien vertreten. *Oliarces clara* BANKS, 1908, „Phantom of the desert“ aus Nordamerika, kam wegen Schwarmbildung in die Medien, *Adamsiana curoei* PENNY, 1996, aus Honduras entpuppte sich als in vielen Merkmalen intermediär zwischen Rapismatidae und Ithonidae. Das Enigma dieser seltsamen reliktierten „Doppelfamilie“ bleibt unser Begleiter.

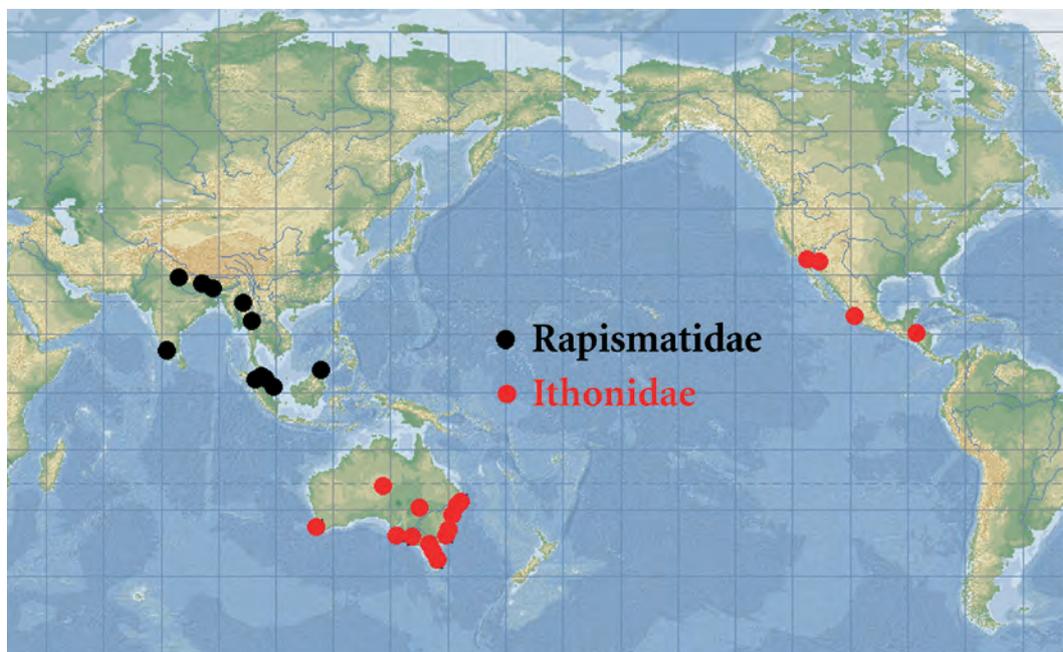




Abb. 78: Osmylidae: *Osmylus fulvicephalus* (SCOPOLI, 1763), Schweiz, Baselland, Dorenbach. Spitze Saugstilette zum Anstechen der Beute, mit vorgefertigter Bruchstelle zum Abwerfen vor der Verpuppung. Foto: Peter Duelli. Länge: 16 mm



Abb. 79: Sisyridae: *Sisyra nigra* (RETZIUS, 1783), Österreich. Die Larven der Schwammfliegen leben an/in Süßwasserschwämmen oder Bryozoen, mit ihren dünnen Saugnadeln stechen sie Gewebe an. Foto: Werner Weißmair. Länge: 7 mm

winkel zum Festhalten auch großer Beuteobjekte, extrem perfektioniert bei den Myrmeleontiformia (Abb. 80), spitze Stilette zum Anstechen sessiler Beute, nadel-förmig bei den Sisyridae (Abb. 79), mit vorgefertigter Bruchstelle zum Abwerfen vor der Verpuppung bei den Osmylidae (Abb. 78). Vermutlich gemeinsamen Ursprungs sind die Stilette bei Coniopterygidae und des Dilariden-Cladus. Plumpe Zangen und engerlingartiger Habitus sind wahrscheinlich Anpassungen zum Wurzelsaugen bei Ithonidae und möglicherweise auch Polystoechotidae, ... Im Folgenden geht es jedoch um die Streitfrage primär oder sekundär aquatischer Larven. Die aquatischen Larven der Megaloptera und – innerhalb der Ordnung Neuroptera – die aquatischen Larven der Nevrorthisidae und der Sisyridae könnten je unabhängig – also dreimal – entstanden sein, oder aber nur zweimal, nämlich bei der Stammart der Megaloptera und einem gemeinsamen Vorfahren von Nevrorthisidae



Abb. 80: Myrmeleontidae: *Synclisis baetica* (RAMBUR, 1842), Frankreich, Languedoc-Roussillon, St. Cyprien Plage. Gekrümmte Saugzangen mit enormem Öffnungswinkel zum Festhalten großer Beute. Foto: Heiko Bellmann. Länge: 20 mm

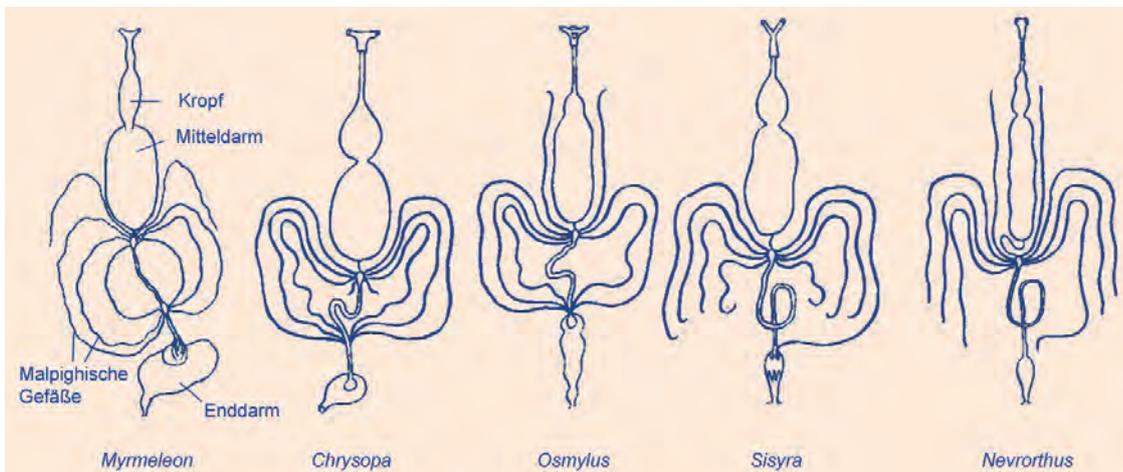
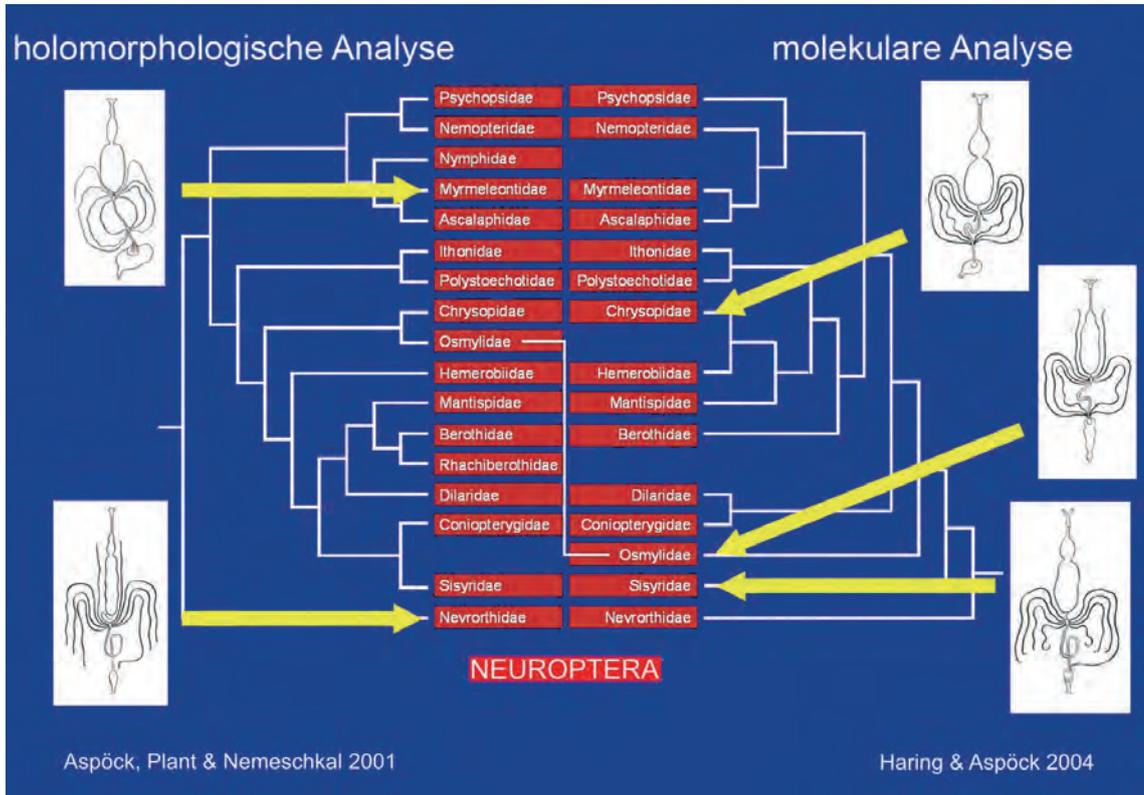


Abb. 81: Neuroptera: larvaler Verdauungstrakt. Nur bei der aquatischen Larve von *Nevrorthus* enden alle Malpighischen Schläuche frei. Bei der ebenfalls aquatischen Larve von *Sisyra* ist ein einziger Malpighischer Schlauch mit dem Enddarm verbunden. Bei den übrigen Gattungen, alle haben terrestrische Larven, sind mehrere Malpighische Schläuche mit dem Enddarm verbunden. Dieses als Kryptonephrie bezeichnete Phänomen dient der Wasserrückgewinnung und wird als Anpassung an sekundäres Landleben interpretiert. Die schwache Kryptonephrie der aquatischen Larve von *Sisyra* bleibt rätselhaft, sei es als Reminiszenz an ein terrestrisches Intermezzo oder als Anpassung an die parasitische Lebensweise in Süßwasserschwämmen. Verändert nach GAUMONT (1976).

Abb. 82: Morphologischer und molekularer Stammbaum der Neuroptera. Kryptonephrie, das Phänomen der Verbindung Malpighischer Gefäße mit dem Enddarm, wird als Synapomorphie der Familien mit terrestrischen Larven interpretiert. Problematisch bleiben die Sisyridae mit einem rätselhaften kryptonephridischen Malpighischen Schlauch: Sie erscheinen in der morphologischen Analyse als sekundär aquatisch, in der molekularen Analyse als primär aquatisch.



und Sisyridae. Letzteres schließen wir jedoch aus, da Nevrothidae und Sisyridae nicht näher miteinander verwandt sind. Vielmehr ist das zunächst am unwahrscheinlichsten klingende Szenario einer einmaligen Evolvierung aquatischer Larven einer gemeinsamen Stammart von Megaloptera + Neuroptera die von uns vertretene Hypothese. Damit verbunden ist die Annahme sekundär terrestrischer Lebensweise der übrigen Larven der Neuroptera. Wichtigstes Argument ist die bei terrestrischen Larven beobachtete Kryptonephrie (Abb. 81), also der Kurzschluss Malpighischer Gefäße mit dem Enddarm – offensichtlich eine Anpassung an den mit dem Landleben neu zu bewältigenden Wasserhaushalt (Abb. 82). Bei den primär terrestrischen Larven der Raphidioptera wurde keine Kryptonephrie nachgewiesen. Vom Standpunkt der Parsimonie, also der sparsamsten evolutiven Lösung, ist einmalige Anpassung an aquatische Lebensweise und einmalige sekundäre Wiederanpassung an terrestrische Lebensweise zumindest nicht aufwändiger als unabhängige Anpassungen an aquatische Lebensweise der drei betroffenen Taxa. Die Tracheenkiemen der Megaloptera werden für das Leben in stehenden Gewässern benötigt. Sisyridae haben erst ab dem zweiten Larvenstadium Tracheenkiemen, Nevrothidae können sich in sauberen Bergbächen Hautatmung leisten. Tracheenkiemen werden als Reminiszenz ursprünglicher Extremitäten interpretiert und sind bei Megaloptera und Sisyridae offensichtlich unabhängig reexprimiert worden. Die aquatischen Larven der Nev-

rorthidae haben keine Kryptonephrie, ihre Malpighischen Gefäße enden frei. Bei den aquatischen Larven der Sisyridae ist ein einzelnes Malpighisches Gefäß kryptonephridisch mit dem Enddarm verbunden – ein Schönheitsfehler der Hypothese? Oder eine Reminiszenz an ein terrestrisches Intermezzo? Oder eine Anpassung an die parasitische Lebensweise in Süßwasserschwämmen? – Wir wissen es nicht. Bei GAUMONT (1976), der wir die gründlichste Darstellung der Kryptonephrie bei Neuroptera verdanken, wird in umgekehrter Lesrichtung interpretiert: Die Kryptonephrie der im feuchten Moos lebenden Larven der Osmyliidae gilt als erster Übergang zur aquatischen Lebensweise, Sisyridae demonstrieren den Übergang mit ganz schwacher Kryptonephrie, Nevrothidae haben die Kryptonephrie sekundär völlig aufgegeben. Diese Hypothese ist im Kontext unserer phylogenetischen Hypothesen nicht plausibel.

7.2. Zur Evolution der larvalen Saugzangen der Neuroptera

Die Larven der Raphidioptera (Abb. 85) und Megaloptera (Abb. 86, 87) haben kauende Mundwerkzeuge, die Larven der Neuroptera (Abb. 88-106) sind mit komplexen Saugzangen bzw. Saugstiletten ausgerüstet. Diese, bei den einzelnen Familien sehr unterschiedlich modellierten, jedoch nach einem einheitlichen Prinzip gebauten Mundwerkzeuge (Farbskala homologer Sklerite larvaler Mundwerkzeuge der Neuroptera siehe

Abb. 84) sind die spektakulärste Synapomorphie der Ordnung. Die miteinander verfalzten Mandibeln und Maxillen jeder Seite bilden zwei Saugrohre, durch die der extraintestinal vorverdaute Nahrungsbrei eingesaugt wird. Der das Verdauungsssekret führende Giftkanal verläuft in der Maxille (Abb. 83). Bisher sind keine Übergangsformen zur Entstehung dieser Saugzangen bekannt. Auch gibt es über die maxillären Elemente dieser Saugzangen divergente Meinungen. Jedenfalls sind basale Teile der Maxille (Cardo und Stipes versus zweigeteilte Cardo) in die Kopfkapsel versenkt worden, der Sklerit-Partner der Mandibel wird üblicherweise als Lacinia, von uns jedoch als Stipes interpretiert. Der Maxillarpalpus ist obliteriert. Wir vertreten die Hypothese einer Mandibel-Stipes Saugzange. Ein Vergleich mit den larvalen Maxillen der Megaloptera macht dies plausibel: Eine vereinzelt eingeschnürt (also zweiteilig) erscheinende, in die Kopfkapsel versenkte Cardo und ein verlängerter Stipes und verkürzte Maxillarpalpen zeigen einen möglichen evolutiven Weg zur Entstehung der Saugzange. Die urtümliche Maxille der Raphidioptera ist mit einem unverkürzten Palpus ausgestattet und liegt terminal. Versenkung der Cardines in die Kopfkapsel und Verlängerung der Stipites werden als evolutive Voraussetzung zur Bildung einer Saugzange betrachtet. Als von einem gemeinsamen Vorfahren herrührende Synapomorphie der Megaloptera und Neuroptera liefern sie zudem Argumente zur Hypothese eines Schwestergruppenverhältnisses dieser beiden Ordnungen.

Gekrümmte Saugzangen (z. B. Abb. 105) zum Festhalten von Beute werden als urtümlich interpretiert, gerade Saugstilette sind offensichtlich mehrmals unabhängig im Zusammenhang mit Spezialisierung auf sessile Beute entstanden, so z. B. die Saugnadeln der Sisyriidae (Abb. 89), die an Süßwasserschwämmen oder Bryozoen leben. Die Stilette der Osmylidae (Abb. 90) sind durch eine präformierte Bruchlinie charakterisiert, die Spitzen der Stilette können so vor der Verpuppung abgeworfen werden. Die Stilette der Coniopterygidae (Abb. 91, 92), Dilaridae (Abb. 93), Mantispidae (Abb. 94), Berothidae (Abb. 95) und Rhachiberothidae (Abb. 96) werden als Synapomorphie interpretiert. Als Beute der Coniopterygidae sind vorwiegend Milben bekannt, sehr wenig weiß man über Dilaridae, die vermutlich in totem Holz weichhäutige Insekten anstechen. Über die Strategien der Familien des Mantispiden-Cladus wird in Zusammenhang mit der Hypermetamorphose berichtet.

Die Larven der Chrysopidae (Abb. 97) und Hemelebiidae mit ihren gekrümmten Saugzangen sind die Prototypen der in der Schädlingsbekämpfung eingesetzten Neuroptera (zur Problematik des *Chrysoperla carnea*-Komplexes siehe Kapitel 7.6). Das Bild einer gierig-

dennoch-ästhetisch-blattlaussaugenden Larve gehört jedenfalls ins Werbe-Repertoire dieser angewandten Facette.

Die engerlingartigen Larven der Polystoechotidae (Abb. 99) und Ithonidae (Abb. 98) haben hochgewölbte Köpfe mit kurzen, eher stumpfen Saugzangen. Die Hypothese der Phytophagie dieser Larven, die als Synapomorphie interpretiert wird, geht auf eine Beobachtung FAULKNERs (1990) zurück, der die Larven von *Oliarces clara* BANKS, 1908 (Ithonidae) an den Wurzeln von *Larrea tridentata* (Zygophyllaceae) fand.

Die wahrhaft größten, spektakulärsten und berühmtesten Saugzangen sind die der Myrmeleontiformia, also der Psychopsidae (Abb. 100), Nemopteridae (Abb. 101, 102), Nymphidae (Abb. 103, 104), Myrmeleontidae (Abb. 105) und Ascalaphidae (Abb. 106). Prominentester Vertreter sind die auch bei uns heimischen trichterbauenden Ameisenlöwen. Die Saugzangen können furchterregend bezahnt sein, ihre Gelenkung im Kopf kann ein Aufklappen bis zu 180° ermöglichen, die Muskelpakete für diese ungeheuerlichen Instrumente liegen in einer entsprechend kompakten Kopfkapsel. Dass sich in manchen Gebieten Afrikas junge Mädchen von Ameisenlöwen in die Brüste zwicken lassen und durch das ausgeschiedene Gift eine Schwellung erwirken, ist keinesfalls Legende, sondern eine wahre Geschichte aus der Ethnomedizin (KUTALEK & PRINZ 2004).

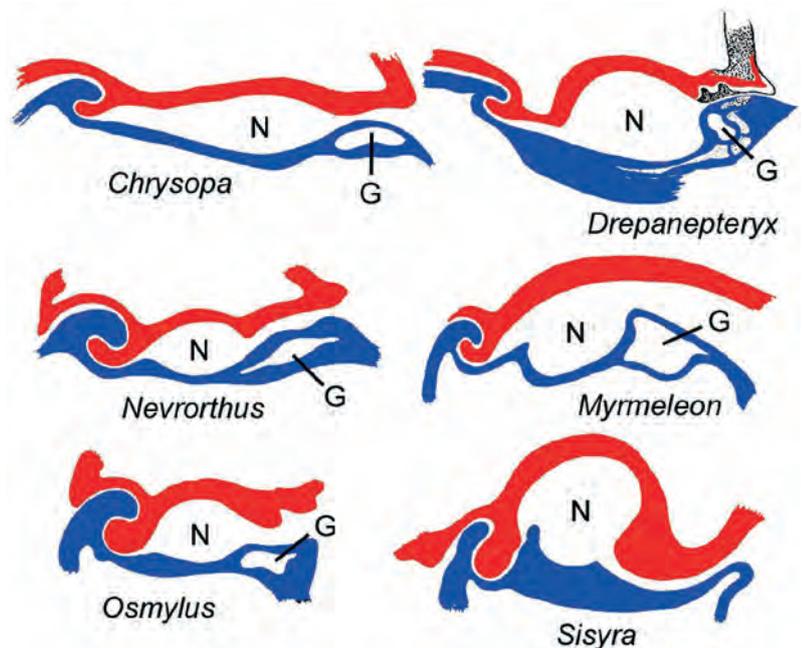


Abb. 83: Querschnitt durch larvale Saugzangen von Neuroptera. Die miteinander verfalzten Sklerite von Mandibel (rot) und Maxille (blau) bilden den Nahrungskanal (N), der Giftkanal (G) verläuft innerhalb der Maxille. Verändert nach GAUMONT (1976).

- Mandibel
- Cardio
- Stipes
- Maxillarpalpus
- Postlabium
- Praelabium
- Labialpalpus
- Gula

Abb. 84: Farbskala homologer Sklerite der Mundwerkzeuge der Neuropterida in den Abbildungen 85-106.



Abb. 85: Inocelliidae: *Parainocellia (Parainocellia) ressl* (ASPÖCK H. & U. ASPÖCK, 1965), Türkei, Prov. Muğla, E Muğla. Larve, Kopfkapsel, ventral, mit breiter Gula und terminalen Mundwerkzeugen. Verändert nach ASPÖCK H. et al. (1991).

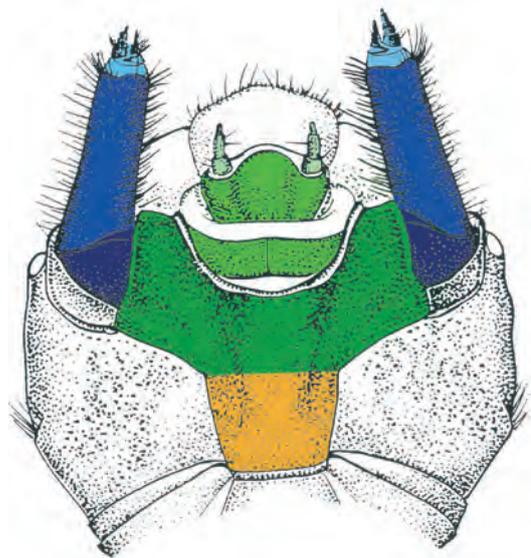


Abb. 86: Corydalidae: *Archichauliodes (Riekoichauliodes) ?polypastus* RIEK, 1954, Australien. Larve, Kopfkapsel, ventral, mit breiter Gula. Cardines und Postmentum sind in die Kopfkapsel versenkt, die Stipites sind verlängert, die Maxillarpalpen sind reduziert. Verändert nach THEISCHINGER (1999).

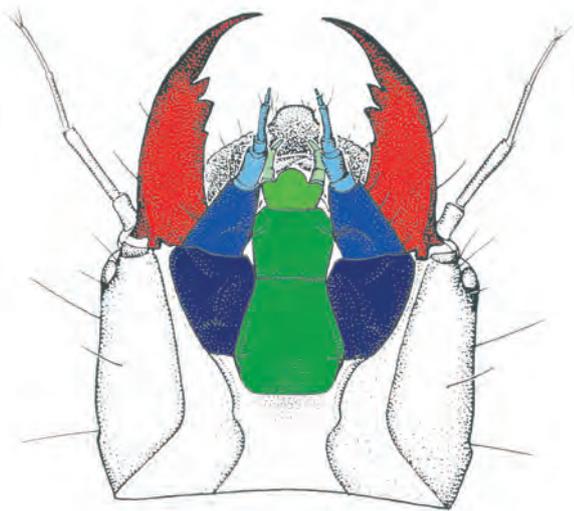


Abb. 87: Sialidae: *?Stenosialis* sp., Australien. Larve, Kopfkapsel und Mundwerkzeuge, ventral. Cardines und Postmentum sind in die Kopfkapsel versenkt, die Stipites sind verlängert, die Maxillarpalpen sind reduziert. Verändert nach THEISCHINGER (1999).

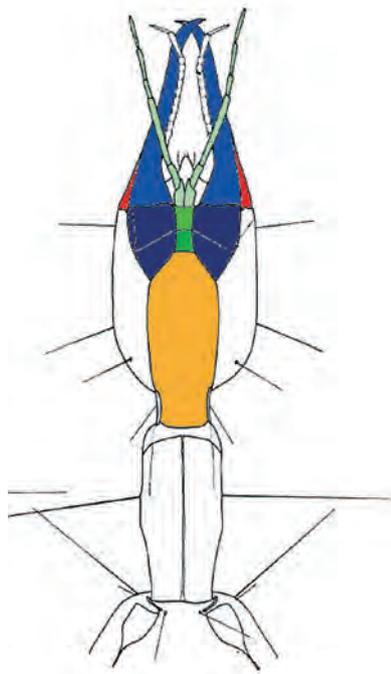


Abb. 88 : Nevrothidae: *Nevrothus fallax* (RAMBUR, 1842), Verbreitung: Sardinien und Korsika. Larve, Kopf und Saugzangen, ventral. Die kompakte, flache Kopfkapsel ist mit einer riesigen Gula ausgestattet und gilt als archaisch innerhalb der Neuroptera. Kopf und Pronotum sind durch ein spezielles Rollgelenk verbunden, das elegante Schleuder-Bewegungen ermöglicht. Verändert nach ZWICK (1967).

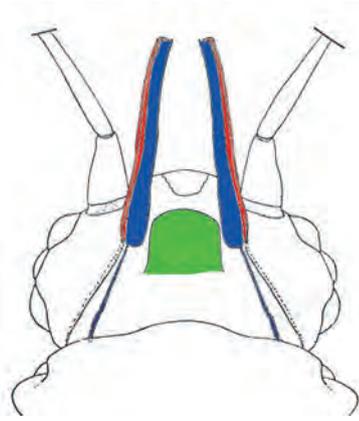


Abb. 89: Sisyridae: *Sisyra vicaria* (WALKER, 1853). Larve, Kopf und Saugstilette, ventral. Die dünnen Saugnadeln der Sisyridae sind dem parasitischen Leben an Süßwasserschwämmen und Bryozoen angepasst; „Maxillenkopf“, die Cardines sind zu Skleritspangen reduziert. Verändert nach MACLEOD (1964).

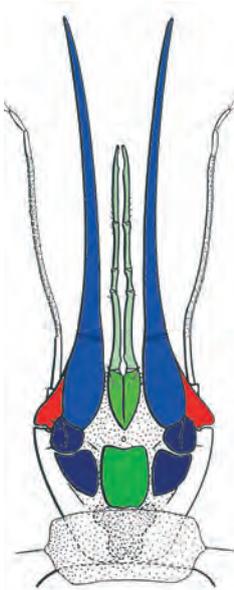


Abb. 90: Osmylidae: *Osmylus fulvicephalus* (SCOPOLI, 1763), Deutschland, Baden-Württemberg, Goldersbach. Larve, Kopf und Saugstilette, ventral. Die Saugstilette sind zum Anstechen eher unbeweglicher Beute im feuchten Moos hervorragend geeignet, vor der Verpuppung werden sie an vorgeprägter Bruchstelle abgeworfen. „Maxillenkopf“ mit bogenförmigen Cardines. Verändert nach WUNDT (1961).

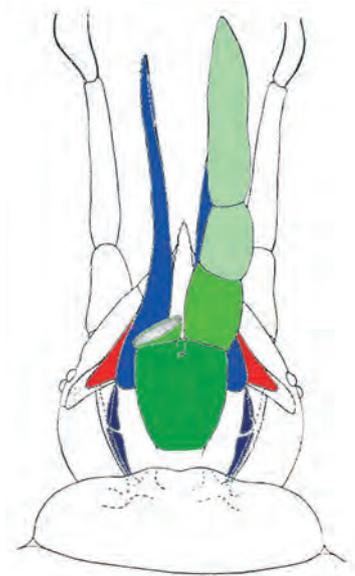


Abb. 91: Coniopterygidae: *Helicoconis (Helicoconis) ?lutea* (WALLENGREN, 1871). Larve, Kopf und Saugstilette, ventral. „Maxillenkopf“ mit schmalen Cardines. Verändert nach MACLEOD (1964).

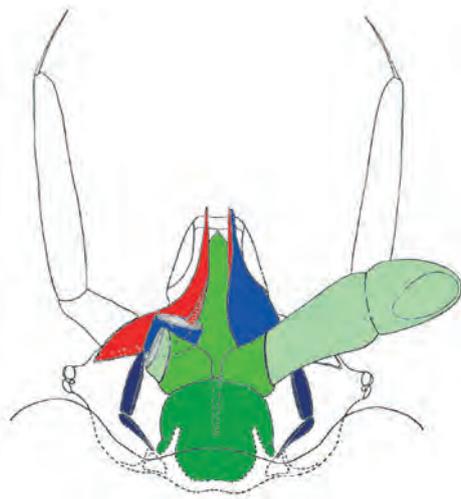


Abb. 92: Coniopterygidae: *Semidalis vicina* (HAGEN, 1861). Larve, Kopf und Saugstilette, ventral, „Maxillenkopf“ mit schmalen Cardines. Verändert nach MACLEOD (1964).

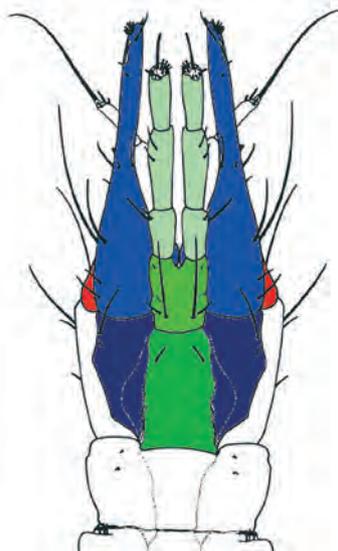


Abb. 93: Dilaridae: *Nallachus krooni* MINTER, 1986. Südafrika, Transvaal, Wylliespoort. Larve (L1), Kopf und Saugstilette, ventral, „Maxillenkopf“ mit breiten, parallel laufenden Cardines. Verändert nach MINTER (1992).

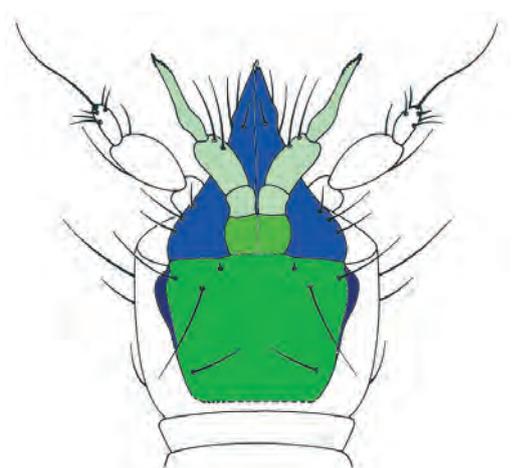


Abb. 94: Mantispidae: *Mantispa capeneri* HANDSCHIN, 1959. Südafrika, Transvaal, Pietersburg, Sand River. Larve (L1), Kopf und Saugstilette, ventral, „Maxillenkopf“ mit großem Postlabium und reduzierten Cardines. Verändert nach MINTER (1990).

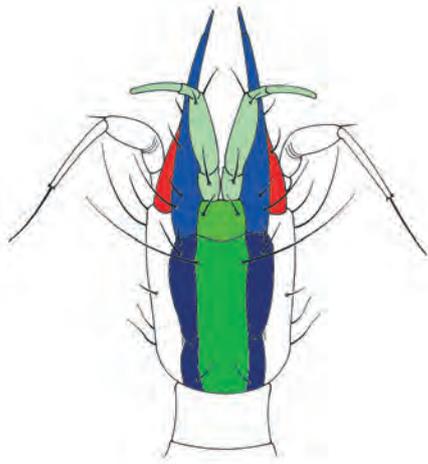


Abb. 95: Berothidae: *Podallea* sp., Südafrika, Transvaal, Pretoria, Soutpan. Larve (L1), Kopf und Saugstilette, ventral, „Maxillenkopf“ mit langem Postlabium und eher schmalen, parallel laufenden Cardines. Verändert nach MINTER (1990).

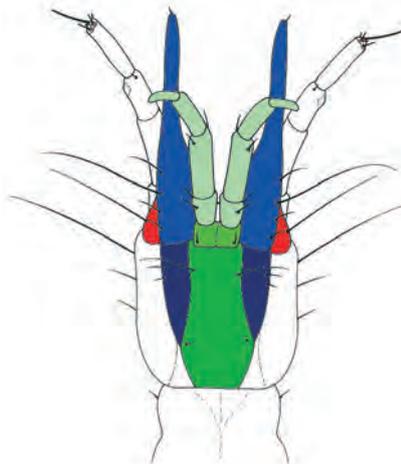


Abb. 96: Rhachiberothidae: *Mucroberotha vesicaria* TJEDER, 1968. Südafrika, Transvaal, Zebediela Nature Reserve. Larve (L1), Kopf und Saugstilette, ventral, „Maxillenkopf“ mit langem Postlabium und eher schmalen, parallel laufenden Cardines. Verändert nach MINTER (1990).

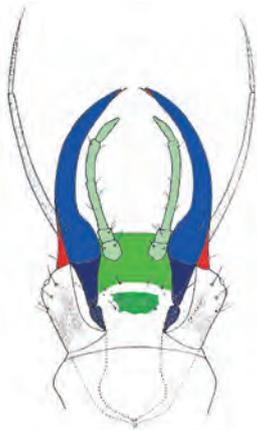


Abb. 97: Chrysopidae: *Chrysopa pallens* (RAMBUR, 1838). Larve (L3), Kopf und Saugzangen, ventral, „Maxillenkopf“ mit schwach gebogenen Cardines. Verändert nach TSUKAGUCHI 1978, aus NEW (1989).

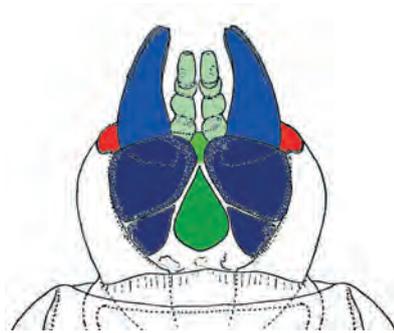


Abb. 98: Ithonidae: *Ithone fusca* NEWMAN, 1838. Larve, Kopf und Saugzangen, stark gewölbter „Maxillenkopf“ mit breiten, gebogenen Cardines. Dass die engerlingartigen Larven der Ithonidae Wurzelsauger sind, ist eine Hypothese, die auf FAULKNER (1990) zurückgeht, der Larven von *Oliarces clara* BANKS, 1908, an den Wurzeln von *Larrea tridentata* (Zygo-phylaceae) beobachten konnte. Verändert nach MACLEOD (1964).

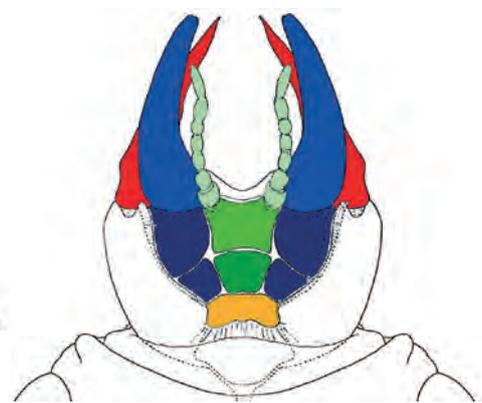


Abb. 99: Polystoechotidae: *Polystoechotes punctata* (FABRICIUS, 1793). Larve, Kopf und Saugzangen, ventral, stark gewölbter „Maxillenkopf“ mit breiten, gebogenen Cardines und reduzierter Gula. Der engerlingartige Habitus dieser Larve hat zur Hypothese geführt, dass nicht nur Ithonidae, sondern auch Polystoechotidae Wurzelsauger sein könnten. Verändert nach MACLEOD (1964).

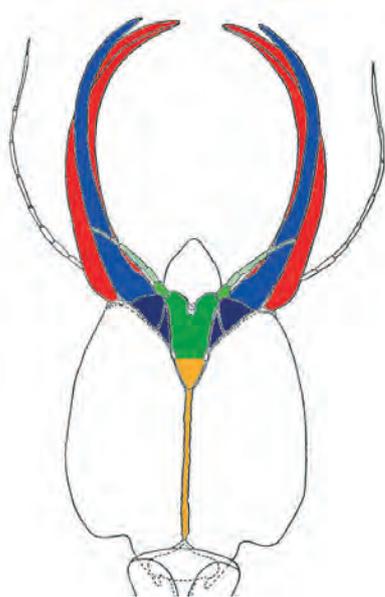


Abb. 100: Psychopsidae: *Psychopsis elegans* (GUÉRIN-MÉNEVILLE, 1844). Larve, kompakte Kopfkapsel und Saugzangen, ventral. Die Gula ist stark reduziert, die Cardines sind nach vorne verlagert. Verändert nach MACLEOD (1964).

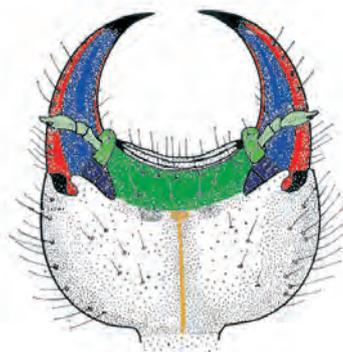


Abb. 101: Nemopteridae, Nemopterinae: *Derhynchia vansonii* TJEDER, 1967, Südafrika, Kalahari Gemsbok National Park, bei Nossob Camp. Larve, kompakte Kopfkapsel und Saugzangen, ventral, das Praelabium präsentiert sich – wie bei allen Myrmeleontiformia – als Antennenglied. Verändert nach MANSSELL (1973).

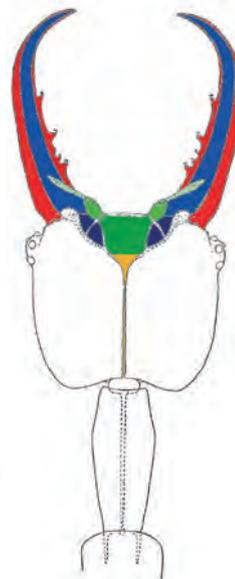


Abb. 102: Nemopteridae, Crocinae: ?*Croce* sp. Larve, kompakte Kopfkapsel und Saugzangen, ventral. Die verlängerte Cervikalregion erhöht den Bewegungsradius des Kopfes. Verändert nach MACLEOD (1964).

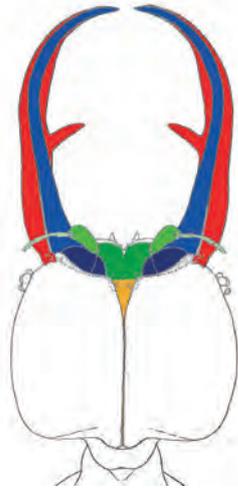


Abb. 103: Nymphidae:
Nymphes myrmeleonoides LEACH, 1814.
Larve, kompakte
Kopfkapsel und
bezahlte Saugzangen.
Die Imagines der
Familie Nymphidae
imponieren durch zwei
sehr unterschiedliche,
andere Familien
vortäuschende
Habitustypen, die
Larven bringen es an
den Tag! Verändert
nach MACLEOD (1964).

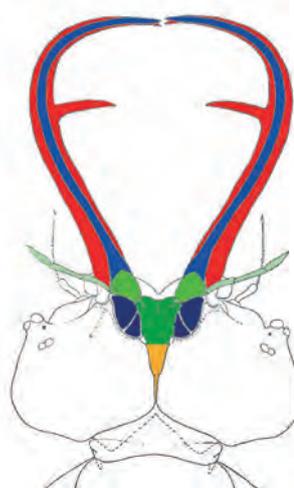


Abb. 104: Nymphidae:
Osmyllops sp. (?) Larve,
kompakte Kopfkapsel
und bezahlte
Saugzangen. Die
Imagines der Familie
Nymphidae imponieren
durch zwei sehr
unterschiedliche, andere
Familien vortäuschende
Habitustypen, die Larven
bringen es an den Tag!
Verändert nach MACLEOD
(1964).

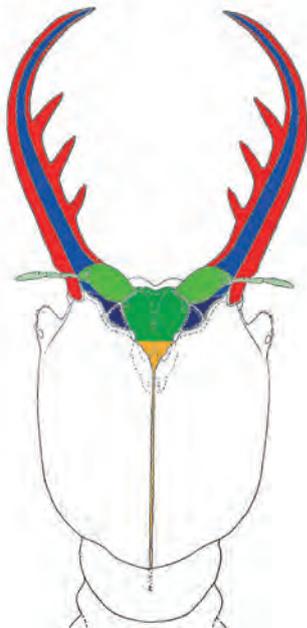


Abb. 105: Myrmeleontidae:
Dendroleon obsoletus (SAY, 1839).
Larve, kompakte Kopfkapsel und
bezahlte Saugzangen. Verändert nach
MACLEOD (1964).

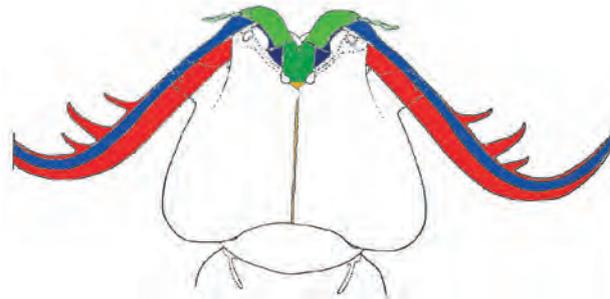


Abb. 106: Ascalaphidae:
Ululodes quadripunctatus
(BURMEISTER, 1839).
Larve, kompakte, basal
extrem erweiterte
Kopfkapsel und weit
auseinandergespreizte
bezahlte Saugzangen.
Verändert nach MACLEOD
(1964).

7.3. Hypermetamorphose

Hypermetamorphose (synonym mit Heteromorphose verwendet) bleibt ein aufregender Terminus mit schwankender Bedeutung. In den angeführten Beispielen (Kasten auf Seite 490) kommen Neuroptera nicht vor, obwohl der geniale Wiener Entomologe Friedrich Moritz BRAUER (1832-1904) (Abb. 107), der Entdecker des komplizierten Entwicklungszyklus von *Mantispa* (1869), schon vor fast 150 Jahren den Terminus „Hypermetamorphose Fabre’s“ einführte, den dieser Jean-Henri FABRE (1823-1915) für die Metamorphose von Meloidae kreiert hatte.

Die Hypermetamorphose der Mantispidae (Abb. 108, 110) ist jedenfalls durch morphologische, physiologische, ökologische und ethologische Abweichungen von der für Neuroptera typischen Entwicklung über drei einander durchaus ähnliche Larvenstadien charakterisiert. Die beweglichen und noch unauffällig typischen

Erstlarven von *Mantispa styriaca* (PODA, 1761) dringen in den fertigen Eisack von Spinnen, Lycosiden oder Salticiden, ein (BRAUER 1869) oder sie überwintern – wie z. B. *Mantispa perla* (PALLAS, 1772) – auf der Spinne und besiedeln den Eisack erst im Frühjahr (LUCCHESI 1956). Dieses Verhalten ist auch von nearktischen Mantispi-nae bekannt, sie werden „spider boarders“ (Abb. 109) genannt (REDBORG & MACLEOD 1983). Die Zweitlarve ist madenförmig und stummelbeinig und nimmt keine Nahrung mehr auf. Auch das dritte Larvenstadium ist skarabeiform. Die Verpuppung erfolgt im Spinnen-Eisack, in einem von der Larve gesponnenen Kokon. Die aus dem Kokon und Eisack ausgebrochene Puppe ist sehr beweglich und kriecht, bevor sie sich zur Imago häutet, noch emsig umher. Lange Zeit wurde angenommen, dass in den Eikokons in völlig unausgewogenem Räubertum zumeist die gesamte Spinnenbrut vernichtet wird. Der große österreichische Zoologe Fritz SCHREMMER (1914-1990) konnte allerdings 1983 in einer klassi-

Hypermetamorphose: alle diejenigen Formen der holometabolen Metamorphose, bei welchen die Junglarve eine andere Form hat als die ihr folgenden Larvenstadien, wie. z. B. Triungulinus der Meloidae, Planidium-Larve gewisser Chalcididae, cyclopoide Larve gewisser Proctotrupidae usw. (KÉLER 1963).

Hypermetabola: Insekten mit vollkommener Verwandlung, bei denen Larvenformen von sehr verschiedener Gestalt und Lebensweise auftreten, die jedoch dabei, in der Regel als vorletztes Stadium, eine Ruhelarve als „Scheinpuppe“ haben; Hypermetamorphose (JACOBS & RENNER 1988).

... Insekten, die eine größere Anzahl von Stadien durchlaufen, als zu erwarten ist, mit überzähligen Stadien zwischen der reifen Larve und der Imago ... (nach GORDH & HEADRICK 2000).

schen Studie zeigen, dass in den größeren Ekokons großer Spinnen zahlreiche Jungspinnen und auch mehr als nur eine Mantispiden-Larve zur Entwicklung kommen können. Die Larven der nearktischen Unterfamilie

Symphrasinae (Südamerika und südliches Nordamerika) parasitieren hingegen vorwiegend in Nestern von sozialen Hymenopteren, auch in diesem Fall sind das zweite und dritte Larvenstadium nur mit Stummelbeinen und verkümmerten Mundwerkzeugen ausgestattet.

Auch von der verwandten Familie Berothidae ist das Phänomen der Hypermetamorphose bekannt, bisher gelang der Nachweis allerdings nur bei Arten der amerikanischen Gattung *Lomamyia*. *L. latipennis* CARPENTER, 1940, wurde erfolgreich mit der Termiten-Art *Zootermopsis angusticollis* (HAGEN, 1858) gezüchtet (TAUBER C.A. & M.J. TAUBER 1968). In der Folge gelang BRUSHWEIN (1987a, b) die Zucht zweier weiterer Arten, *L. longicollis* (WALKER, 1853), sowie *L. hamata* (WALKER, 1853). Das erste Larvenstadium ist – wie bei Mantispidae – sehr beweglich und im Übrigen unauffällig, wäre



Abb. 107: Friedrich Moritz Brauer, 1832 (Wien) – 1904 (Wien). Schon als Gymnasiast publizierte er eine bedeutende Arbeit über die Chrysopiden Österreichs und erforschte die präimaginalen Stadien der Neuropteren. Als 20-Jähriger erkannte er die durch die Saugzangen der Larven begründete Monophylie der Neuroptera. Nach seiner (bedingt durch seine entomologischen Studien verspätet abgelegten) Matura studierte F. M. Brauer an der Universität Wien Medizin (der damals übliche Weg für angehende Zoologen) und widmete sich fortan intensiv der Entomologie, wobei er nicht nur auf dem Gebiet der Neuropterologie, sondern auch auf dem der Dipterologie sowie der Insekten-Systematik insgesamt Bahnbrechendes geleistet hat. Dem Naturhistorischen Museum (damals Hofmuseum) war er seit seiner frühesten Jugend verbunden, 1861 trat er als Wissenschaftler in das Museum ein, 1898 übernahm er die Leitung der Zoologischen Abteilung. Daneben habilitierte er sich (1872) an der Universität Wien für Zoologie, zwei Jahre später wurde er Universitätsprofessor. Er hielt Vorlesungen über Entomologie und Tiergeographie an der Universität Wien und über Zoologie an der Hochschule für Bodenkultur. Friedrich Brauer gilt mit Recht als einer der bedeutendsten Entomologen des 19. Jahrhunderts und als einer der großen österreichischen Zoologen (Biographie: HANDLIRSCH 1905). Bild rechts unten aus HANDLIRSCH (1905), die übrigen aus dem Foto:archiv des Deutschen Entomologischen Instituts, Münchenberg.

da nicht die sensationelle Geschichte mit den paraly-
sierten Termiten. Berothiden-Larven werden zunächst
von – fast ist man geneigt zu sagen: freundlichen – Ter-
miten der subterranean Art *Reticulitermes flavipes* (KOL-
LAR, 1837) akzeptiert und eingelassen! Durch Abgabe
eines Allomons, das von den Berothiden mit schwin-
genden Bewegungen des Abdomens versprüht wird, be-
täuben sie jedenfalls die Termiten – eine Strategie, die
JOHNSON & HAGEN (1981) entdeckt haben. Erstes und
drittes Larven-Stadium sind kampodeiform, sehr beweg-
lich und ernähren sich (zumindest im Experiment) von
Termiten. Das zweite Stadium ist skarabeiform, sesshaft
und nimmt keine Nahrung auf.

Schließlich wurde auch die verwandte Familie Rha-
chiberothidae der Termitophilie verdächtigt, da auch in
ihrem Fall die Zucht nur mit Termiten gelang – aller-
dings bisher noch nicht in einem vollständigen Zyklus.

Die geschilderte Hypermetamorphose wurde als
Synapomorphie der drei genannten Familien interpre-
tiert (ASPÖCK U. et al. 2001). Streng genommen, geht
es natürlich „nur“ um das gemeinsame skarabeiforme
zweite Larvenstadium, bzw. um den zugrunde liegenden
„Hypermetamorphose-Gen-Komplex“ eines gemeinsa-
men Vorfahren. Die jeweils divergenten Strategien mit
Spinnen, Wespen und Termiten sind wohl viel jüngeren
Datums. Von den Dilaridae – der Schwestergruppe der
Mantispidae + (Berothidae + Rhachiberothidae) – ist
keine Hypermetamorphose bekannt.

Eine ganz andere Frage ist (MINELLI et al. 2006), ob
die Erfindung der Holometabolie (= Endopterygotie)
von einer Zunahme präimaginaler Stadien begleitet
war (siehe unterste Definition der Hypermetamorphose
im Kasten), wie dies z. B. von Raphidioptera (10-15)

The Mantispid

One night I spied a mantis-fly
Midst leaves upon a tree.
The mantis-fly to me did cry
„Why spiest thou on me?“
So thus I did to her reply:
„Art thou Mantispidae?“
„I am“ she said, „for I have fed
„When young on spider's eggs,
„But now, instead, for daily bread,
„Gnats catch I with my legs -
„My claws embedded 'til they're dead -
With mantid spine-like pegs.“
So I was right on yester night
She was a mantid-fly -
Mantispid slight, mantispid wight,
That reached toward the sky
And in my sight, her eyes quite bright,
Prayed to the Lord on High!

D. KEITH MCE. KEVAN 1988*



Abb. 108: Mantispidae: *Mantispa styriaca* (PODA, 1761), Niederösterreich, Umgebung Wien. Legendentext aus dem Original: „Fig. 1. Neugeborene Larve. Fig. 2. Einwanderung derselben in den Spinneneisack. Fig. 3. Vollgesogene Larve vor der ersten Häutung. Fig. 4. Erwachsene Larve der *Mantispa styriaca*. Fig. 4. a. dieselbe von der Rückseite. Fig. 4. b. und c. Kopf derselben, Z. Saugzangen (Ober- und Unterkiefer in Verbindung) F. Fühler, T. Taster. Fig. 5. Entwicklung der Nymphe in der Larvenhaut vor der letzten Häutung der Larve. Augen derselben durchscheinend.“ Aus BRAUER (1869).

und Megaloptera (10-12) bekannt ist, innerhalb der
Neuroptera von Dilaridae (bis zu 12) und Ithonidae(5-
9), allerdings unter Laborbedingungen (NEW 1986).
Um den Terminus Hypermetamorphose nicht zu ver-
wässern, sollte er auf das Phänomen der abweichenden

*Douglas Keith McEwan Kevan (1920-1991), Entomologe und insbe-
sondere auch Neuropterologe, als Professor an der McGill University,
Ste-Anne-de-Bellevue, Québec, Canada, tätig.

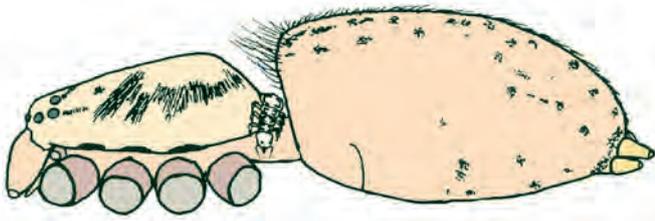


Abb. 109: Mantispidae: *Mantispa pulchella* (BANKS, 1912), USA, South Carolina, Pickens County, Clemson. Larve auf dem Pedicellus einer juvenilen Spinne (*Anyphaena* sp.). Verändert nach HOFFMAN & BRUSHWEIN (1989).

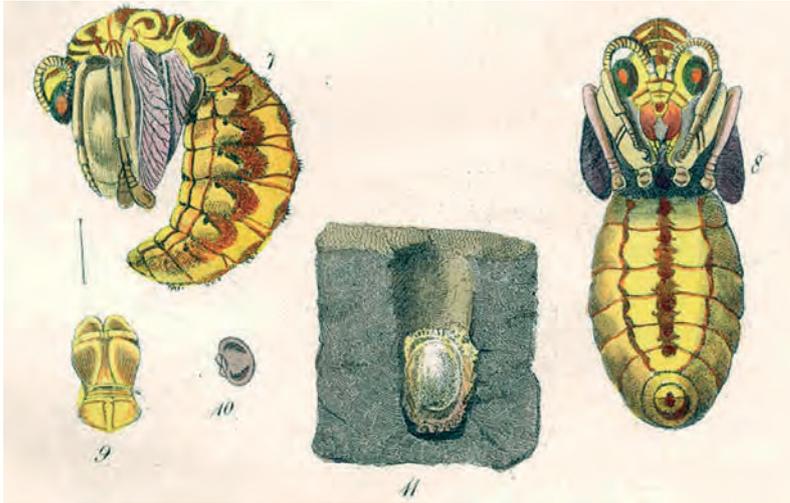


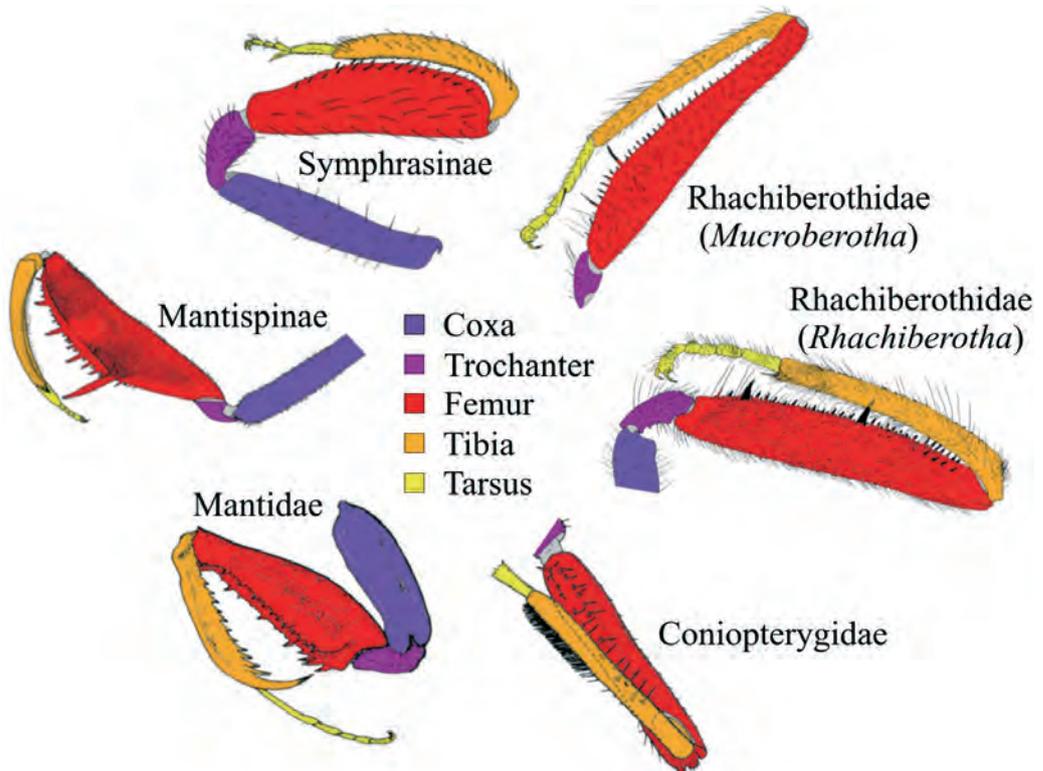
Abb. 110: Mantispidae: *Mantispa styriaca* (PODA, 1761), Niederösterreich, Kalenderberg bei Mödling. Legendentext aus dem Original: „Fig. 7. Nympe von der Seite gesehen in natürlicher Lage im Cocon vergrößert. Fig. 8. Nympe von unten gesehen, etwas gestreckt. Fig. 9. Prothorax der Nympe von oben. Fig. 10. Letztes Tarsenglied von vorne gesehen. Fig. 11. Cocon in der Erde. Verticaler Durchschnitt des Erdloches“. Aus BRAUER (1855).

Morphologie und Physiologie beschränkt bleiben und die vermehrte Anzahl unauffälliger gleichförmiger Larvenstadien davon ausklammern.

7.4. Raubbeine: Parallelevolution versus Konvergenz

Die Fangbeine (Abb. 111) der Gottesanbeterin *Mantis religiosa* (L., 1758) (Mantodea, Polyneoptera) und die des steirischen Landhafts *Mantispa styriaca* (PODA, 1761) (Neuroptera, Holometabola) (Abb. 114) sind eines der beliebtesten Beispiele für Konvergenz: Perfekte Übereinstimmung bei zwei im System drastisch voneinander entfernten Organismen. Streng genommen, ist das Phänomen allerdings unter dem weniger populären Begriff Homoiologie einzuordnen, da Homologien sowohl auf der Ebene des Insektenbeines als auch auf der Ebene der Beingliederung in Coxa, Trochanter, Femur, Tibia und Tarsus gegeben sind. Als ganz anderes Phänomen, nämlich perfekten Parallelismus, präsentieren sich die Fangbeine innerhalb der Ordnung Neuroptera. Ein speziell geformtes erstes Tarsale der Fangbeine der Mantispiden-Unterfamilie Symphrasinae (Abb. 113) und der Familie Rhachiberothidae (Abb. 112) wurde zunächst als Synapomorphie interpretiert. Da das modifizierte erste Tarsale zwar in beiden Geschlechtern der Symphrasinae, jedoch nur beim Männchen der Rhachiberothidae auftritt, wird eine unabhängige Entstehung für die überzeugendere Hypothese gehalten. Die Fangbeine innerhalb der Familie Coniopterygidae sind ver-

Abb. 111: Karussell der Fangbeine. Konvergenz und Parallelismus. Ordnung Mantodea: *Tarachodes arabicus* UVAROV, 1923 (Mantidae, Tarachodinae). Ordnung Neuroptera: *Mantispa aphavexelte* U. ASPÖCK & H. ASPÖCK, 1994 (Mantispidae, Mantispinae); *Trichoscelia varia* (WALKER, 1853) (Mantispidae, Symphrasinae); *Mucroberotha minteri* U. ASPÖCK & MANSELL, 1994 (Rhachiberothidae), Männchen; *Rhachiberotha pulchra* U. ASPÖCK & H. ASPÖCK, 1997 (Rhachiberothidae), Weibchen; *Semidalis obscura* SZIRÁKI & GREVE, 1996 (Coniopterygidae). Verändert nach KALTENBACH (1982), ASPÖCK H. et al. (1980), FERRIS (1940), ASPÖCK U. & MANSELL (1994), ASPÖCK U. & H. ASPÖCK (1997), SZIRÁKI & GREVE (1996).



- **Homolog:** Dasselbe Organ in verschiedenen Tieren in jeglicher Verschiedenheit der Form und Funktion (übersetzt nach OWEN 1843).
- **Homolog** sind demnach Strukturen, deren nicht zufällige Übereinstimmung auf gemeinsamer Information beruht (OSCHE 1973).
- **Homologie:** Genetisch fixierte Information oder die Expression dieser Information, die von einem gemeinsamen Vorfahren der Arten, die das Merkmal aufweisen, geerbt wurde.
- **Konvergenz:** nicht homologe Ähnlichkeit, die durch Anpassung an dieselben Umweltbedingungen evolviert ist.
- **Homoiologie:** Ähnlichkeit, die durch Anpassung homologer Strukturen an dieselben Umweltbedingungen unabhängig evolviert ist.
- **Parallelismus:** Ähnlichkeit bei nahe verwandten Taxa, die durch Anpassung homologer Strukturen an dieselben Umweltbedingungen unabhängig evolviert ist.

Abgewandelt nach WÄGELE 2000

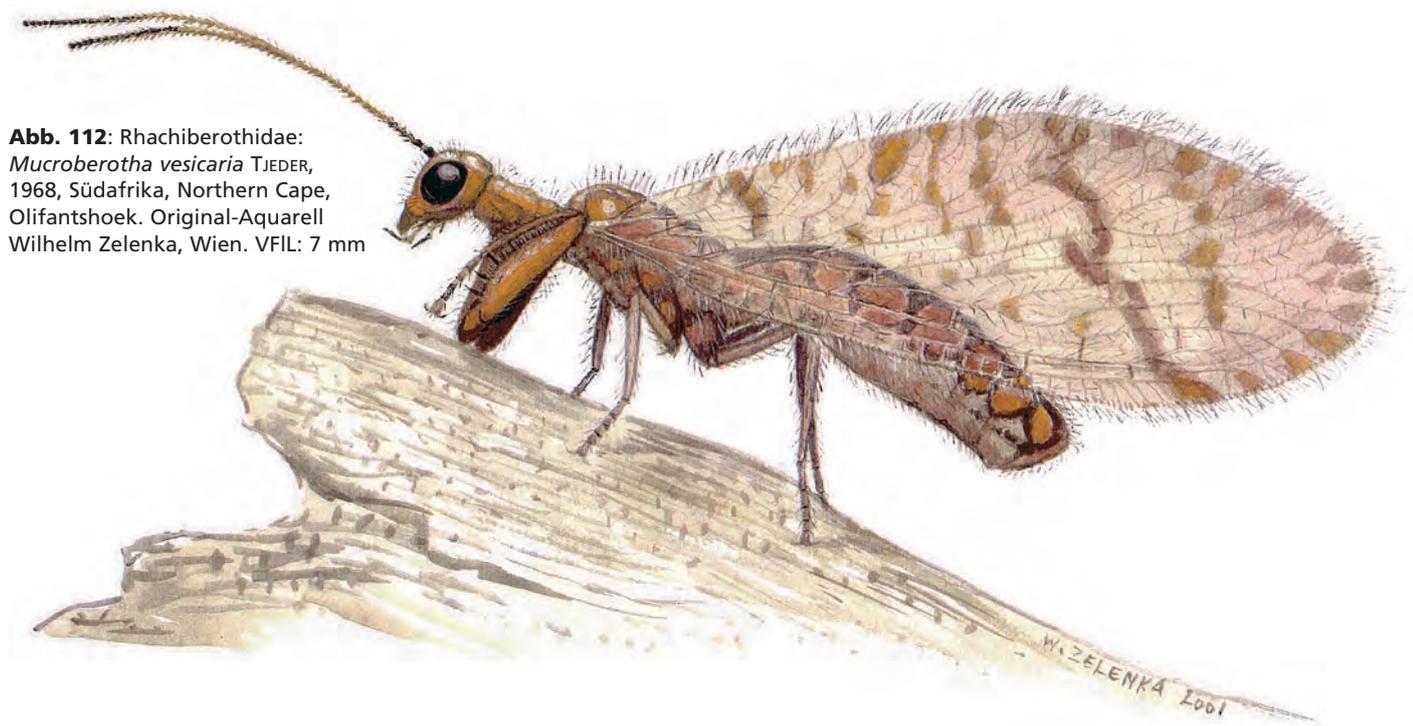


Abb. 112: Rhachiberothidae:
Mucroberotha vesicaria TJEDER,
1968, Südafrika, Northern Cape,
Olifantshoek. Original-Aquarell
Wilhelm Zelenka, Wien. VFIL: 7 mm

Abb. 113: Mantispidae, *Plega* sp.,
USA, ♀, Arizona, Portal. Dieses Bild
macht verständlich, warum Müller
(1775) für *Mantispa styriaca* den
Namen „Rutscher“ prägte, da er
glaubte, „daß das Insect nur auf den
Klauen und den Knien der Schenkel
fortrutschen kann; ...“
Foto: Johannes Gepp. VFIL: 15 mm



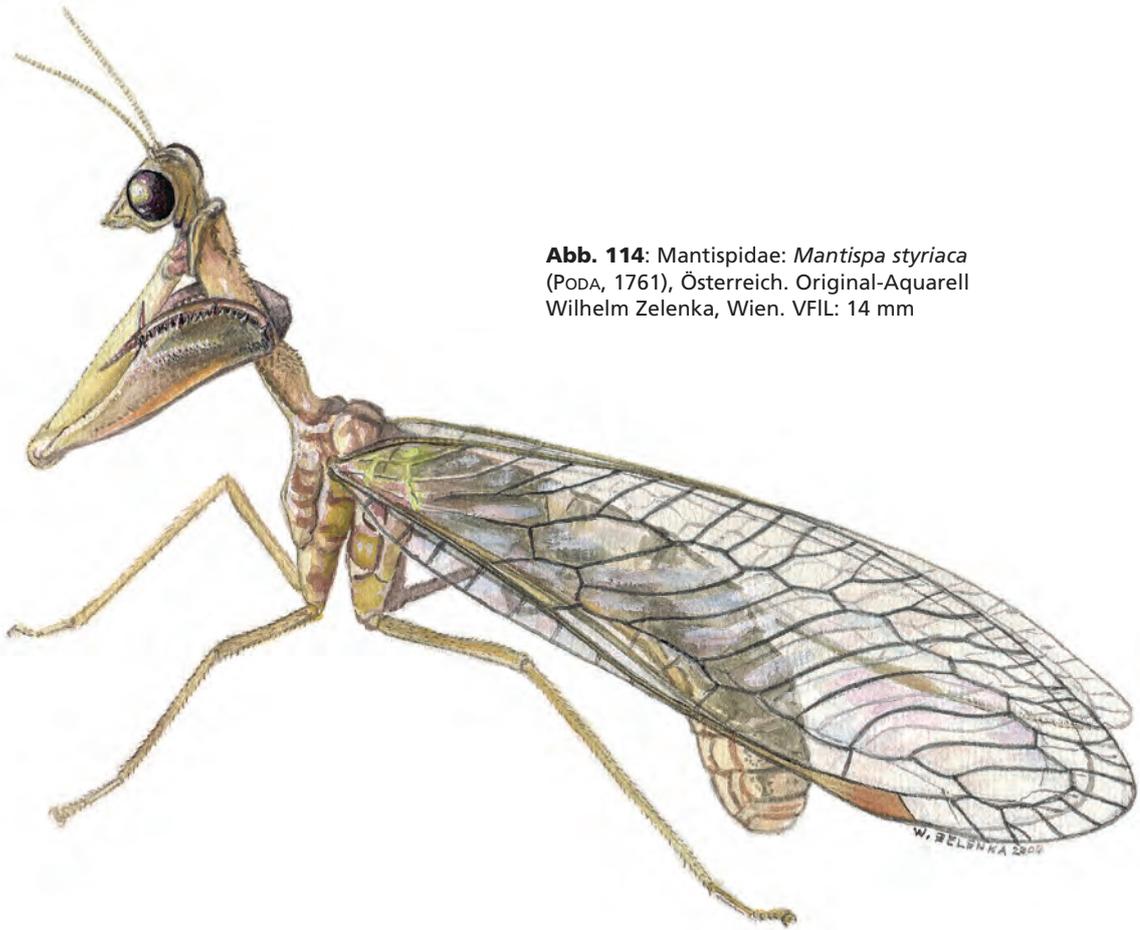


Abb. 114: Mantispidae: *Mantispa styriaca* (PODA, 1761), Österreich. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFIL: 14 mm

einzelte Ereignisse und höchstens ein Indiz für Parallelismus im Rahmen der Verwandtschaftshypothese Coniopterygidae + Dilaridae-Cladus.

7.5. Genitalsklerite: Homologie und Reexpression alter Muster

Die männlichen Genitalsklerite der Insekten – auch bei Neuroptera oft spektakulär (Abb. 116, 117) – sind ein wichtiges und hervorragendes taxonomisches Instrument, einerseits für die Identifizierung von Arten, andererseits aber auch für die systematische Beurteilung auf höherer Ebene. Das war nicht immer so, denn natürlich standen am Anfang die Flügel im Vordergrund, und in der Paläontologie ist man bis heute darauf angewiesen. Die Bedeutung der Genitalsegmente für die Taxonomie der Neuropteren wurde schon im 19. Jahrhundert erkannt; so beschrieb z. B. HAGEN (1867) einige Raphidiiden-Spezies fast ausschließlich nach Merkmalen der männlichen Genitalsklerite. Ganz offensichtlich sind vor allem die männlichen Genitalsklerite ein Lieblingsspielzeug der Evolution – ihre Vielfalt ist verblüffend –, und damit sind sie für den Systematiker eine nie endende phylogenetische Herausforderung, die aber auch eine inflationäre Wucherung der Termini zur Bezeichnung dieser Sklerite mit sich gebracht hat. Davon sind die Neuropteren nicht ausgenommen. Jüngste Versuche ei-

ner Homologisierung der Genitalsklerite (ASPÖCK U. 2002, ASPÖCK U. & H. ASPÖCK 2007) basieren auf dem 9. Segment der Raphidioptera. Dieses ist sehr urtümlich und umfasst Tergit, Sternit, Gonokoxiten, Gonostyli und Gonapophysen. Es dient zum einen als Modell zur Homologisierung der Sklerite des 9. Segments der Megaloptera und Neuroptera und schließlich zum anderen als Modell zur Identifizierung der extrem veränderten Sklerite des 10. und 11. Segments aller Neuropterida. Abgeleitete Vertreter der Neuroptera-Familien Mantispidae, Berothidae, Rhachiberothidae und Coniopterygidae (Abb. 115) imponieren durch ähnlich und exzessiv abgewandelte Sklerite des 10. Segments. Mantispidae, Berothidae und Rhachiberothidae bilden zusammen mit den Dilaridae eine vor allem larval gut abgesicherte monophyletische Gruppe, die exzessiven Genitalsklerite sind also ein Paradebeispiel für Parallelismus. Für die Coniopterygidae, deren Verwandtschaft durchaus noch rätselhaft ist, könnte die Parallelismus-Hypothese zur heißen Spur einer Verwandtschaft mit dem Dilariden-Cladus werden, wofür ja auch die larvalen Mundwerkzeuge sprechen.

Die üblicherweise eher merkmalsärmeren, viel weniger spektakulären weiblichen Genitalsegmente überraschen nicht nur mit langen Legeröhren (alle Raphi-

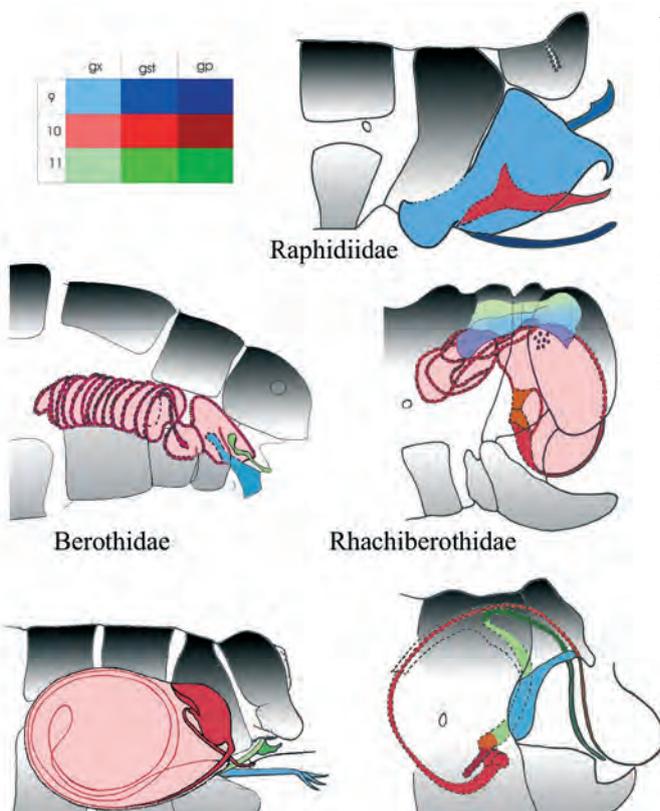


Abb. 115: Parallelismus bei männlichen Genitalskleriten. Homologe Sklerite siehe Farbskala: Die Segmente 9-11 sind durch die Farben blau, rot bzw. grün dargestellt, die Farbintensität (hell, mittel, dunkel) symbolisiert Gonokoxit (gx), Gonostylus (gst) bzw. Gonapophyse (gp). Ordnung Raphidioptera: *Phaeostigma pilicollis* (STEIN, 1863) (Raphidiidae). Ordnung Neuroptera: *Isoscelipteron fulvum* COSTA, 1863 (Berothidae); *Mucroberotha aethiopica* ASPÖCK U. & MANSELL, 1994 (Rhachiberothidae); *Plega signata* (HAGEN, 1877) (Mantispidae); *Coniopteryx* (*Metaconiopteryx*) *tjederi* KIMMINS, 1934 (Coniopterygidae). Verändert nach ASPÖCK H. et al. (1991), ASPÖCK H. et al. (1980), ASPÖCK U. & MANSELL (1994), FERRIS (1940), ASPÖCK H. et al. (1980).

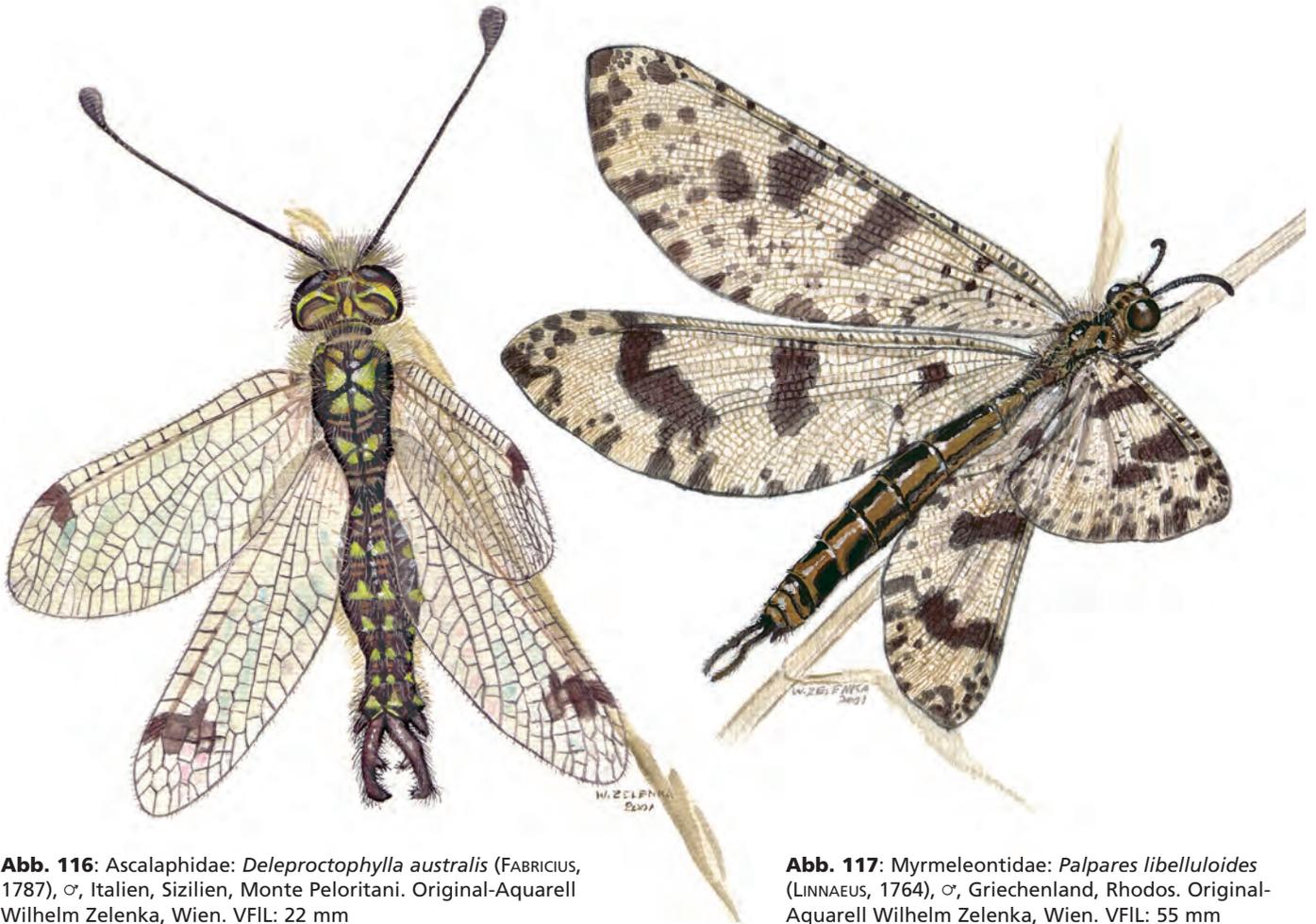


Abb. 116: Ascalaphidae: *Deleproctophylla australis* (FABRICIUS, 1787), ♂, Italien, Sizilien, Monte Peloritani. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFIL: 22 mm

Abb. 117: Myrmeleontidae: *Palpares libelluloides* (LINNAEUS, 1764), ♂, Griechenland, Rhodos. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFIL: 55 mm

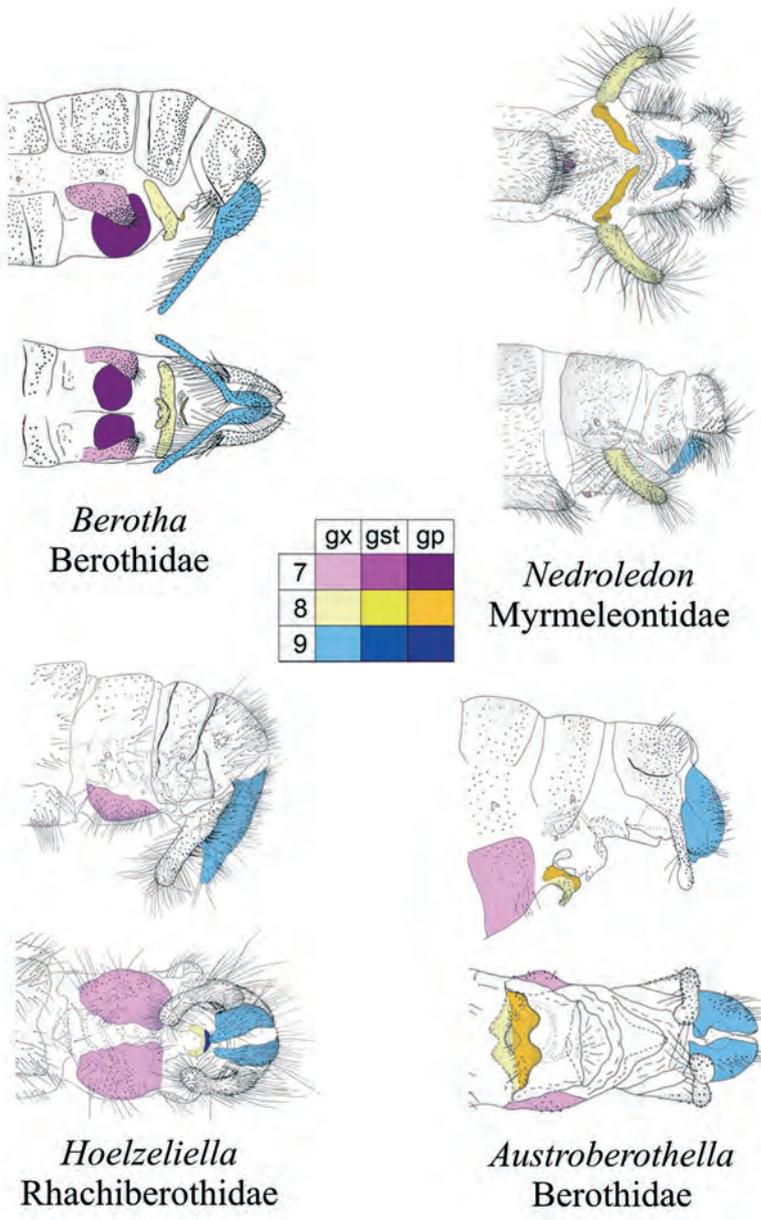


Abb. 118: Beispiele spektakulärer processusartiger Differenzierungen weiblicher Genitalsegmente bei Neuroptera. Die Segmente 7-9 sind durch die Farben violett, gelb bzw. blau dargestellt, die Farbintensität (hell, mittel, dunkel) symbolisiert Gonokoxit (gx), Gonostylus (gst) bzw. Gonapophyse (gp). *Berotha piepersii* VAN DER WEELE, 1904 (Berothidae), *Austroberothella rieki* ASPÖCK U. & H. ASPÖCK, 1985 (Berothidae), *Hoelzeliella manselli* ASPÖCK U. & H. ASPÖCK, 1997 (Rhachiberothidae), *Nedroledon anatolicus* NAVÁS, 1914 (Myrmeleontidae). Bei den Differenzierungen im 7. (violett) und 8. (gelb) Segment könnte es sich um Reexpressionen alter Strukturen handeln. Die nicht eingefärbten Processus (Pseudohypocaudae) bei *Hoelzeliella* und *Austroberothella* sind Derivate des 9. Tergits, die blauen Processus (Hypocaudae) sind Anhänge der 9. Gonokoxiten – allesamt Modifikationen zur Eiablage. Verändert nach ASPÖCK U. (1983), ASPÖCK U. & H. ASPÖCK (1984), ASPÖCK U. & H. ASPÖCK (1997) und ASPÖCK H., ASPÖCK U. & HÖLZEL (1980).

diptera, sowie Dilaridae und Symphrasinae (Abb. 119) innerhalb der Neuroptera), sondern mit unabhängig bei einzelnen Vertretern der Berothidae und der Myrmeleontidae auftretenden Processus und Skleriten im Bereich des 7. und 8. Sternits, die als Reexpressionen ehemaliger Gonokoxiten und Gonapophysen interpretiert werden (Abb. 118). Vereinzelt tergale fingerförmige Processus haben – als akzessorische Anpassung an die Eiablage – eine ganz andere Genese, oder sie gehen auf uralte epipleurale Elemente zurück.

7.6. Stumme Gesänge – und sympatrische Speziation

Stumme Gesänge – ein Paradoxon? Oder ein poppiger Spot Peter DUELLIS (1999), dessen Pointe darin liegt, dass DUELLI einer der ganz wenigen ist, die diese Gesänge sehr wohl hören, erkennen und (re)produzieren können! Paarungsbereite Chrysopidae führen mit ihren Abdomina Vibrationsbewegungen durch, die über die Beine via Substrat übertragen und vom potentiellen Partner, der in der Nähe sein muss, über die Subgenualorgane der Beine wahrgenommen werden (HENRY & WELLS 2006). Oszillogramme dieser Vibrationen zeigen auch für den unbefangenen Untersucher konstante unterschiedliche Muster, die auf die Existenz kryptischer, morphologisch schwer erkennbarer Arten schließen lassen. Substratgetragene, durch die Subgenualorgane der Beine registrierte Vibrationsmuster sind ein bekanntes Phänomen und z. B. auch von Sialiden beschrieben. Das Besondere am „Tonstudio“ von *Chrysoperla carnea* s.l. ist jedoch, dass durch die unterschiedlichen Oszillogramme mehrere kryptische Spezies neu entdeckt bzw. aufgrund biologischer Fakten längst prognostizierte Spezies bestätigt wurden (HENRY et al. 1993, HENRY et al. 2002) (Abb. 120-123). Für die Insider waren die durch die Vibration erzeugten sehr unterschiedlichen, spezies-spezifischen Geräusche längst hörbar und sind in kind-



Abb. 119: Mantispidae, *Plega* sp., ♀, USA, Arizona, Portal. Die Legeröhre ist ein Charakteristikum der Unterfamilie Symphrasinae. Innerhalb der Neuroptera sind nur noch die Dilaridae mit einer ähnlich langen Legeröhre ausgerüstet. Foto: Johannes Gepp. VFIL: 15 mm

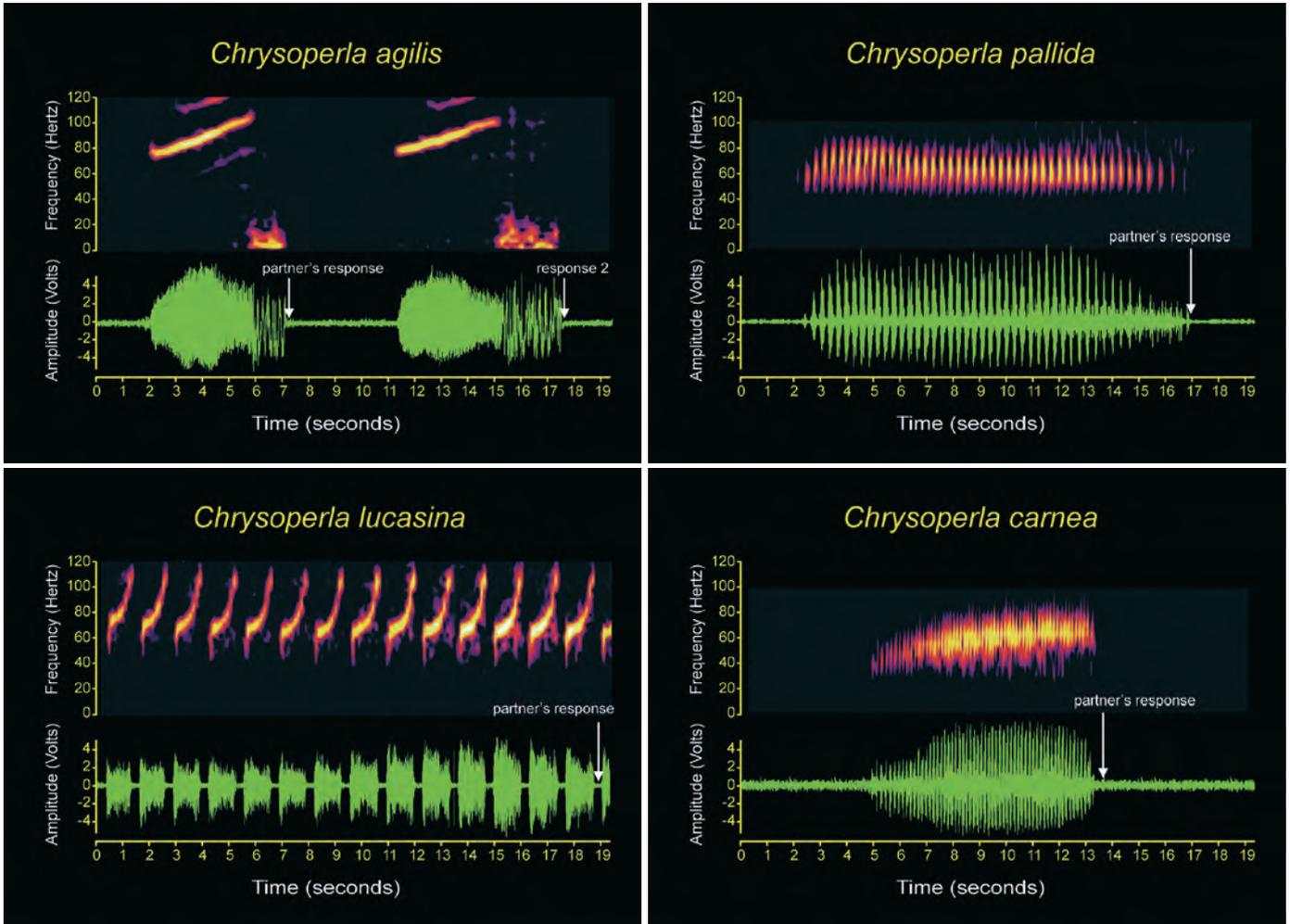


Abb. 120-123: Partnergesänge bei Arten des Genus *Chrysoperla*, Chrysopidae, Oszillogramme und Spektrogramme von: *Ch. agilis* HENRY & al., 2003 (**Abb. 120**), *Ch. pallida* HENRY & al., 2002 (**Abb. 121**), *Ch. lucasina* (LACROIX, 1912) (**Abb. 122**) und *Ch. carnea* (STEPHENS, 1836) (**Abb. 123**). Alle Abbildungen von Charles Henry (Connecticut/USA).

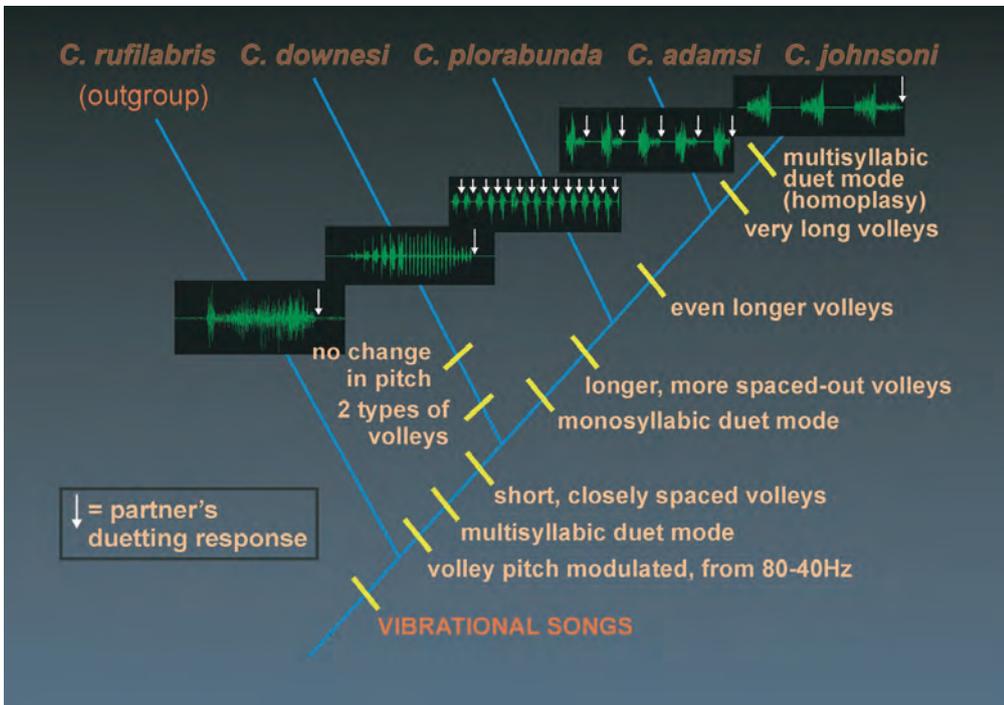


Abb. 124: Phylogenetische Analyse nordamerikanischer *Chrysoperla*-Arten auf der Basis von mitochondrialer DNA und Vibrationsmustern. Zur Verfügung gestellt von Charles Henry, Connecticut/USA.

licher Freude lautmalerisch als „generator“, „motorboat“ und „slow motorboat“ bezeichnet worden (HENRY 1979, 1983, DUELLI & JOHNSON 1982, DUELLI et al. 1996, weitere Literatur in DUELLI 1999). Zum europäischen *Chrysoperla carnea*-Komplex gehört ein amerikanisches Pendant (WELLS & HENRY 1994) mit einer phylogenetischen Analyse auf der Basis von mitochondrialer DNA und Vibrationsmustern (Abb. 124); weltweit sind vorläufig mindestens 15 Vibrationsphäna aufgezeichnet (HENRY et al. 2003). Unterschiedliche Auffassungen zur Artentstehung sind zum lautstarken „Sängerkrieg“ eskaliert. TAUBER C.A. & M.J. TAUBER (1982, 1989) vertreten das Konzept der sympatrischen Speziation (reproduktive Isolation wird als Nebenprodukt der Anpassung an verschiedene Habitats verstanden) und sind mit dem *Chrysoperla*-Komplex als Modell in die internationale

Speziationsdiskussion eingegangen (TAUBER C.A. & M.J. TAUBER 1989). Die *Chrysoperla*-Szene bleibt konfliktreich, die Philosophie zur Speziation nicht minder. Dass dabei eine pragmatische Komponente mit in den Sog gelangt, wird oft großzügig übergangen, wenn weltweit nach wie vor schlicht die grüne Florfliege zur Schädlingsbekämpfung eingesetzt wird – ohne Rücksicht auf ganz unterschiedliche Tauglichkeit ihrer kryptischen Arten (HENRY et al. 2001, ZIMMERMANN 2005).

7.7. Die Chrysopide und ihr Luftballon

Der nicht viel seriöser klingende offizielle Name des Luftballons ist „Glenofinger“ – wieder ein Werbespot von Peter DUELLI (2004). Es handelt sich dabei um eine riesige prothorakale Drüse, die nur von Männchen der Art *Glenochrysa principissa* (NAVÁS, 1915) ausgefahren

Abb. 125: Chrysopidae: *Glenochrysa principissa* (NAVÁS, 1915), ♂, Südafrika, KwaZulu-Natal, Sihangwana, Kosi Bay. Dass es sich beim „Glenofinger“ um eine prothorakale Drüse mit Sexualfunktion handelt, bleibt vorläufig Hypothese. Der Glenofinger wird nur von Männchen ausgefahren – ein Werbespot sollte man meinen, allein die Weibchen reagieren nicht darauf. Foto: Peter Duelli. VFIL: 11,4 mm



Abb. 126: Osmylidae: *Osmylus fulvicephalus* (SCOPOLI, 1763), ♂, Deutschland, Oberschwaben, Wenedach. Die zwischen dem 8. und 9. Tergit der Männchen liegenden eversiblen Ballons wurden zunächst einer Drüse des 8. Segments zugeordnet, werden jedoch bis heute sehr kontrovers diskutiert. Den Weibchen scheinen sie zu imponieren! Foto: Heiko Bellmann. VFIL: 24 mm



wird (Abb. 125). Ein Werbespot der Männchen sollte man meinen, allein die Weibchen reagierten nicht darauf. Weibchen und Männchen wurden im Februar 2002 in Sihangwana (Südafrika, nahe zur Grenze zu Mozambique) im dichten Sekundärwald in Küstennähe bei Kosi Bay gefangen, mit den beiden Autoren sowie Herbert Hölzel und Mervyn Mansell als Zeitzeugen. Alle bisher untersuchten Chrysopidenarten besitzen in beiden Geschlechtern paarige Prothorakaldrüsen, die nicht ausgestülpt werden. Paarige und auch ausstülpbare Prothorakaldrüsen beider Geschlechter der Osmylidae sind ein verführerisches Argument für ein Schwestergruppenverhältnis der beiden Familien (ASPÖCK U. et al. 2001). Für die neueren molekularsystematischen Ergebnisse (HARING & U. ASPÖCK 2004) und die jüngsten genitalmorphologische Analysen (ASPÖCK U. & H. ASPÖCK 2007) ist der Glenofinger jedoch irrelevant, da die Chrysopidae als Schwestergruppe der Hemerobiidae hypothetisiert werden. Vorläufig bleibt als wahrscheinlichere Hypothese, dass der Glenofinger, sei er nun muskulatur- oder druckbewegt, doch eine sexbezogene Drüse darstellt. Und jedenfalls hält er seine Stellung stets senkrecht zur Körperachse, unabhängig davon ob des Männchen von der Decke des Versuchgefäßes hängt oder seitlich an dessen Wand sitzt, – und bleibt vorläufig ein bestauntes Wunder, das jedenfalls den durchaus respektablen prägenitalen Drüsensack von *Osmylus fulvicephalus* (SCOPOLI, 1763) (Abb. 126) die Show stiehlt.

7.8. Mimikry und Mimese – schillernde Phänomene mit evolutivem Tiefgang und journalistischem Touch

„Mimikry und Mimese sind die einzigen Phänomene, bei denen wir für die Evolution ein Ziel angeben können“ (Wolfgang WICKLER 2006).



Abb. 127: Chrysopidae: *Glenochrysa ohmi*, HÖLZEL & DUELLI, 2001, drittes Larvalstadium, Südafrika, Eastern Cape, Tsitsikamma. Ein prachtvoller Misthaufen aus ausgesaugten Beutetieren, unter dem sich die Larve versteckt. Foto: Peter Duelli.



Abb. 128: Chrysopidae: *Parankylopteryx polysticta* (NAVÁS, 1910), Südafrika, Eastern Cape, Tsitsikamma. Perfekt versteckt unter den Nahrungsresten! Die ausgesaugte Beute wird mit einer eleganten Kopfbewegung nach hinten geschleudert und an Häkchenhaaren festgehalten. Foto: Peter Duelli.

Mimikry, nach Wolfgang Wickler: jede Ähnlichkeit zwischen Lebewesen, die nicht auf stammesgeschichtlicher Verwandtschaft, sondern auf einer täuschenden Nachahmung von Signalen beruht.

BATESSche Mimikry: eine für den Empfänger potenzielle Beute sendet die gleichen Warnsignale, die eine vor dem Empfänger geschützte Art kennzeichnen. Optische Warnsignale zeigen bei Insekten z. B. sehr oft Farbkombinationen Gelb-Schwarz und Rot-Schwarz, Augenflecke können als Nachahmung von Wirbeltieraugen interpretiert werden.

MÜLLERSche Mimikry: zwei oder mehr Signalsender, die alle gleichermaßen Schutz vor einem gemeinsamen Feind genießen, senden die gleichen Warnsignale. Der Empfänger wird also nicht getäuscht. Man benutzt lediglich eine gemeinsame Warnfarbe, damit die Signalempfänger leichter und schneller lernen können.

Mimese: täuschende Nachahmung eines belebten oder unbelebten Objekts, das für den zu täuschenden Empfänger uninteressant ist.



Abb. 129: Chrysopidae: *Anapochrysa voeltzkowi* (WEELE, 1909), drittes Larvalstadium, Südafrika, Eastern Cape, Tsitsikamma. Nur die Saugzangen verraten die wahre Natur dieses schildlaus-ähnlichen Objekts. Foto: Peter Duelli.



Abb. 130: Chrysopidae: *Leukochrysa* sp., drittes Larvalstadium. USA, Arizona. Pinselartige Fortsätze geben dem Körper ein skurriles Aussehen und tarnen die gnadenlosen Saugzangen. Foto: Peter Duelli.

Abb. 131: Hemerobiidae: *Drepanopteryx phalaenoides* (LINNAEUS, 1758), Österreich. Die gesichelten braunen Flügel verschwinden in vollkommener Mimese im Herbstlaub – auch wenn der Künstler sich bemüht hat, das „Kupfernüsschen“ aus dem Untergrund herauszuschälen. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFIL: 14 mm

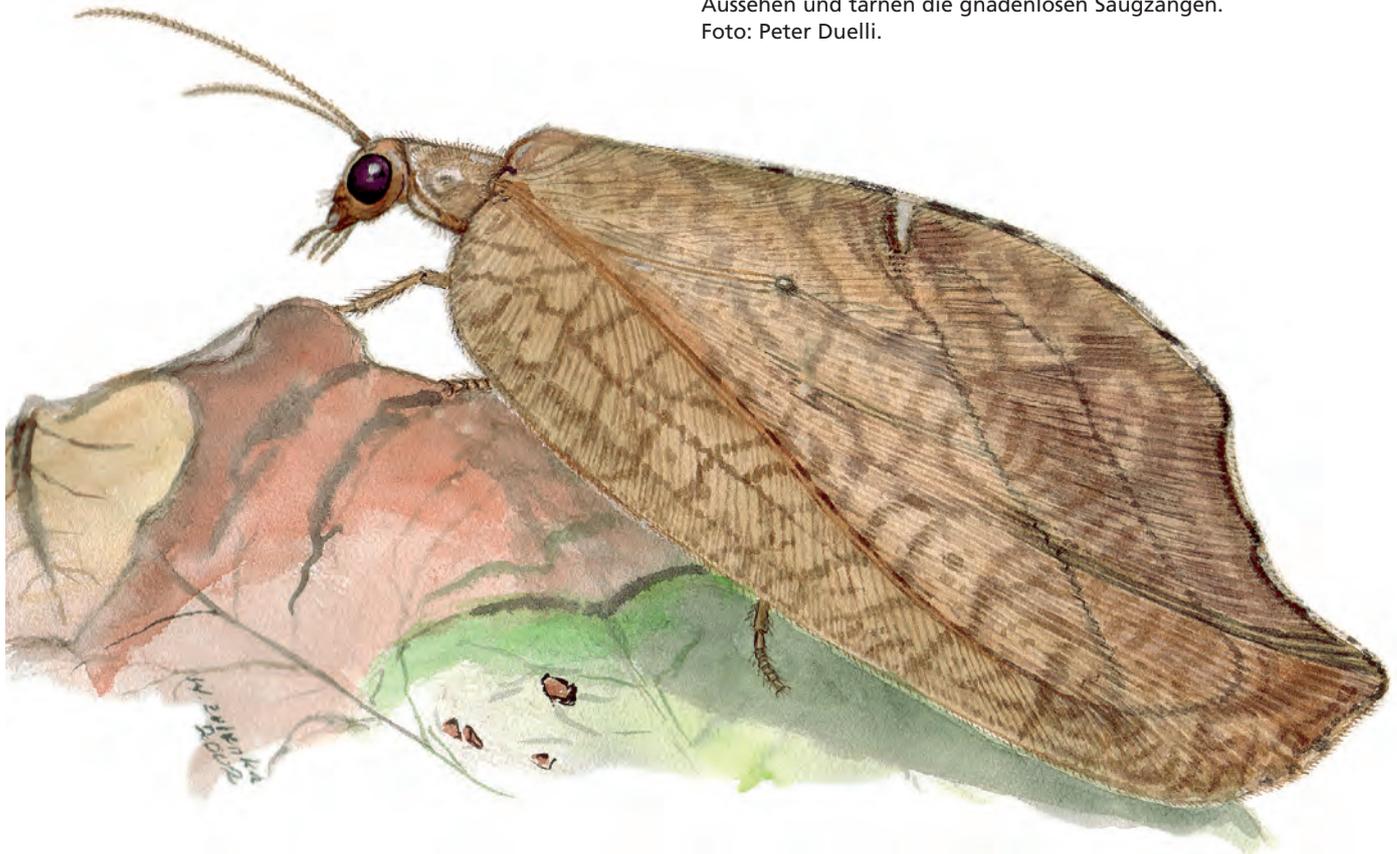




Abb. 132: Hemerobiidae: *Drepanopteryx phalaenoides* (LINNAEUS, 1758), Italien, Friuli. Laboraufnahme auf grünem Kontrast-Hintergrund – zur Freude des Beobachters. Foto: Peter Sehnal. VFIL: 14 mm.



Abb. 133: Hemerobiidae: *Hemerobius marginatus* STEPHENS, 1836, Italien, Friuli. Gut getarnt und dennoch spektakulär! Foto: Peter Sehnal. VFIL: 9 mm.



Abb. 134: Mantispidae: *Euclimacia horstaspoecki* OHL, 2004, Holotypus, ♂, dorsal, Thailand, Nakhon Ratchasima, Umgebung von Pak Chong. Wespen-Mimikry par excellence! Die Flügelfärbung ist einmalig innerhalb der Gattung *Euclimacia*. Aus OHL (2004b). VFIL: 25 mm.



Abb. 135: Mantispidae: *Euclimacia horstaspoecki* OHL, 2004, Holotypus, ♂, lateral, Thailand, Nakhon Ratchasima, Umgebung von Pak Chong. Wespen-Mimikry par excellence! Das mimikrierende Farbmuster kommt vor allem im Lateralaspekt zur Geltung. Aus OHL (2004b). VFIL: 25 mm.

Wo die Mimese zum Misthaufen mimikriert

Mimese ist keine Mimikry, es gibt aber auch Tarnung als Mimikry, wenn sich die Beute für den Feind deutlich sichtbar als ein ungenießbares Objekt ausgibt, z. B. die Larven mancher Chrysopidae (Abb. 127, 128), die die ausgesaugten Blattläuse auf ihrem Rücken zu einem gigantischen Haufen türmen – sie werden „debris carrier“ genannt. Ein ganz anderer Effekt wird durch Schildlaushabitus (Abb. 129) erreicht, zumeist ist eine Strategie allerdings – zumindest für unsere Augen – nicht nachvollziehbar (Abb. 130).

Mimese pur und doch kaum bekannt: *Drepanopteryx phalaenoides* (LINNAEUS, 1758), ein Vertreter der Hemerobiidae, und das herbstliche Buchenblatt (Abb. 131, 132). Ein anderes Beispiel ist *Hemerobius marginatus* STEPHENS, 1936 (Abb. 133).

Mantispidae sind nicht nur das Paradebeispiel der Fangbeine, sie sind auch die Stars unter den mimikrierenden Neuropteren. Wespen-Mimikry bei Mantispidae ist allerdings vom allgemeinen Standpunkt kein Grund zur Aufregung, da vespoide Mimikry bei Mimikrierenden ein beinahe triviales Phänomen ist. Das Bemerkenswerte bei diesen Mantispidae ist, dass ihre Larven nicht in Hymenopteren-Nestern parasitieren (wie viele andere Mantispidae), sondern in Eikons von Spinnen (siehe Hypermetamorphose). Vermutlich betreiben alle Arten der Mantispidengattung *Euclimacia* ENDERLEIN, 1910, Mimikry mit sozialen Wespen, Mimikry-Komplexe von sozialen Wespen und Mantispidae sind schon seit Beginn des 20. Jahrhunderts bekannt. Die bisher nur von Indien und Nordaustralien bekannte Gattung wurde jüngst erstmals in Thailand mit einer weiteren,



Abb. 136: Rhachiberotheridae: *Rhachiberothera pulchra* ASPÖCK U. & H. ASPÖCK, 1997, ♂, Namibia, Distr. Grootfontein, Tigerschlucht, NE Kombat. Auch diese Familie ist mit Raubbeinen ausgerüstet. Die Funktion der riesigen schwarzen augenfleckartigen Vesicae ist unbekannt. Foto: Michael Stelzl. VFIL: 8,4 mm



Abb. 137: Myrmeleontidae: *Dendroleon pantherinus* (FABRICIUS, 1787), Schweiz, Tessin, Brissago. Wen schreckt der Augenfleck? Foto: Peter Duelli. VFIL: 30 mm

besonders bunt mimikrierenden Art, *Euclimacia horst-aspoECKi* OHL, 2004, nachgewiesen (Abb. 134, 135). Die Beschreibung enthält eine zusammenfassende Literatur zum Thema (OHL 2004b). Von der weit verbreiteten *Climaciella brunnea* (SAY in KEATING, 1824), Nearktis (USA, Mexiko), Neotropis (Costa Rica, Mexiko, Nicaragua, Puerto Rico), sind – je nach Wespenmodell – unterschiedliche Farbmorphen bekannt.

Augenflecken

Mit ethologischem Eifer versuchen wir, alle Augenflecken zu entdecken, auch jene, die womöglich gar keine sind, und wir meinen zu wissen, welche Feinde sie betören oder erschrecken. Und wie erfrischend ist, dass wir nicht wissen, welche Bewandnis es mit den Vesicae, diesen Pseudo-Augenflecken bei Rhachiberotheridae (Abb. 136) auf sich hat und den „Vielleicht-Augenflecken“ mehrerer Arten des afrikanischen Myrmeleontiden-Genus *Cymothales* GERSTAECKER, 1894, oder unseres einheimischen *Dendroleon pantherinus* (FABRICIUS, 1787) (Abb. 137, 138). Und wir würden gerne wissen, wen die Augenflecken der jurassischen Kalligrammatidae (Abb. 139) vor Schreck erstarren ließen. Auch über Mimikry dieser „Jurassischen Schmetterlinge“ – wie sie anthropomorph auch gerne genannt werden – wird spekuliert. Wer waren ihre Vorbilder? Jedenfalls keine Schmetterlinge, diesen Spätgeborenen sind sie nie begegnet.

7.9. Flügel, Flügel, Flügel ...

On wings of lace ... heißt es bei GRIMALDI & ENGEL 2005, wer denkt da nicht an zartes Spitzengewebe! „Genetzt“ sind sie ja tatsächlich alle, auch die mit den elytrenartig ledernen Vorderflügeln, mit denen sie flugunfähig dem Wind trotzen, wie etwa die *Micromus*-Arten auf Hawaii (Abb. 140, 141). Nicht alle Flügelreduktionen sind allerdings dem Spiel mit den Windsbräuten zuzuschreiben. Die in makropteren und mikropteren (reduzierte Hinterflügel) Populationen auftretende *Psectra diptera* (BURMEISTER, 1839) (Hemerobiidae), die bei den meisten Arten von *Conwentzia* ENDERLEIN, 1905 (Coniopterygidae) verkürzten Hinterflügel und die völlige Flügelobliteration des Weibchens (das Männchen ist unbekannt oder getarnt hinter einer bisher nur im Männchen bekannten geflügelten Art) von *Helicoconis aptera* MESSNER, 1965 (Coniopterygidae) (RAUSCH, ASPÖCK H. & U. ASPÖCK 1978) ... sind nur Beispiele für Flügelphänomene, für die wir noch keine plausible Hypothesen haben, auch wenn die Verlockung zu Interpretationen groß ist.

Die wie mit Staubzucker bepuderten Coniopterygidae (Abb. 143) sezernieren Wachspartikelchen aus über den Körper verteilten speziellen Hautdrüsen – einmalig unter den Neuroptera, Aleyrodidae (Motten-



Abb. 138: Myrmeleontidae: *Dendroleon pantherinus* (FABRICIUS, 1787), Österreich. Auch bei ausgebreiteten Flügeln wirkt die Botschaft vom Augenfleckschreck. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFIL: 30 mm

schildläusen) zum Verwechseln ähnlich – oder ist auch das schon zu anthropomorph gedacht, weil nur wir sie mit diesen verwechseln?

Prima vista-Charakteristikum der Neuropterida ist die dachartige Flügelstellung (Abb. 140-147) – und dennoch gibt es Ausreißer gleich in mehreren Familien mit in Ruhestellung flach ausgebreiteten Flügeln. Ein Anblick der Urtümlichkeit – und dennoch ist es eine mehrmals unabhängig entstandene Extravaganz unter Osmyliden (Abb. 148), Chrysopiden (*Glenochrysa*, Abb. 149, *Anapochrysa*, Abb. 150), Hemerobiiden (*Notiobiella*, Abb. 151), Psychopsiden (z. B. *Silveira*, Abb. 152) und Nymphiden (z. B. *Osmylops*, Abb. 153, 154) – ein Schutzmechanismus?

Der Erfolgshabitus der kleinen Unscheinbaren wurde schon angesprochen. Nicht verwandt und doch so ähnlich (fast eine unendliche neuropterologische Verwechslungsgeschichte): Nevrothidae (Abb. 155), Sisyridae (Abb. 156, 157), Dilaridae (Abb. 159, 160), Berrothidae (Abb. 142), Hemerobiidae (Abb. 158). Strategie der Bescheidenheit? fragen wir anthropomorph.

Die Erscheinung der elfenartigen Crocinae (Nemopteridae) mit fadenförmigen Hinterflügeln ist von überirdischer Schönheit, besonders wenn man sie in der nächtlichen Wüste um die Lampen schweben sieht. Die Bedeutung dieses Phänomens ist völlig unklar, sie als Steuerorgane zu interpretieren, entspricht unserem Sinngabungsbedürfnis. Das betrifft auch die spektakulären Erweiterungen der Hinterflügel von *Palmipenna aeo-*

leoptera PICKER, 1987 (Südafrika), denen neben sexueller auch thermodynamische Funktion („... thermals generated from heated ground and rocks“) zugesprochen wird (PICKER 1987).

Die einzigen schmetterlingsartig bunt gefärbten Vorderflügel bei Nemopterinae (Nemopteridae) (Abb. 26) gibt es nicht in den Tropen, sondern in der Mediterraneis, also fast vor unserer Haustüre. Diese tagaktiven, segelnden, auffälligen Neuropteren sind auch Nicht-Neuropterologen bekannt – umso aufregender ist die Tatsache, dass erst in jüngster Zeit eine weitere neue Art

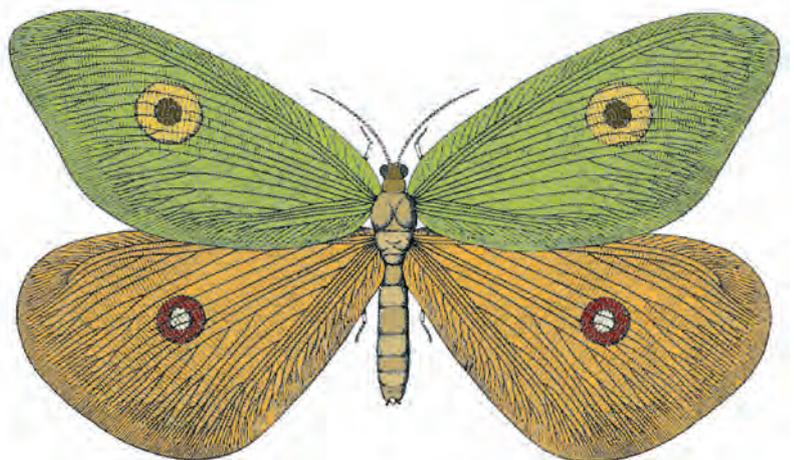


Abb. 139: Kalligrammatidae, Jura. Die Phantasie hat den Autoren bei der Färbung der Flügel den Pinsel geführt: Wen mögen diese größten Neuropteren aller Zeiten imitiert haben, wen mögen ihre „Augen“ zu Schreck erstarren lassen haben? Verändert nach HANDLIRSCH & BEIER (1936). VFIL: 122 mm



Abb. 140: Hemerobiidae: *Micromus falcatus* (ZIMMERMAN, 1957), USA, Hawaii, Oahu (endemisch). Ein „Ausreißer“ unter den sonst so unscheinbaren Taghaften! Foto: J.C. Montgomery. VFIL: 5,5 mm



Abb. 141: Hemerobiidae: *Micromus swezeyi* (ZIMMERMAN, 1940), Hemerobiidae, USA, Hawaii, Kauai (endemisch). Nur für den Kenner präsentiert sich diese bizarre Silhouette mit dem fast holzartig gegitterten Touch als flugunfähige Neuroptere. Foto: J.C. Montgomery. VFIL: 5 mm



Abb. 142: Berothidae: *Lomamyia* sp., USA, Arizona, Portal. In der Natur zerfließt diese bizarre Gestalt. Foto: Johannes Gepp. VFIL: 11 mm



Abb. 143: Coniopterygidae: *Coniopteryx* sp., Schweiz. Die wie mit Staubzucker bepuderten Staubhafte sind mit kleinsten Wachspartikelchen, die sie in Hautdrüsen sezernieren, bedeckt und werden im Flug leicht mit Aleyrodidae verwechselt. Foto: Peter Duelli. VFIL: 2,3 mm



Abb. 144: Chrysopidae: *Turnerochrysa mirifica* KIMMINS, 1935, Südafrika, Western Cape, Zederberg, Clanwilliam, Wolfdrif. Auffällig nur für unsere Augen, „mustergetarnt im Busch“? Foto: Peter Duelli. VFIL: 10 mm



Abb. 145: Chrysopidae: *Mallada rubicundus* HÖLZEL, 1993, Südafrika, Karoo Nationalpark. Gut getarnt auf grünem Blatt, typisch die dachartige Flügelstellung. Foto: Peter Duelli. VFIL: 11 mm



Abb. 146: Chrysopidae: *Italochrysa falcata* TJEDER, 1966, Südafrika, KwaZulu-Natal, Ndumo Game Reserve. Sitzt diese Florfliege auf dem falschen Blatt oder handelt es sich um eine bisher unentdeckte Mimikry? Foto: Peter Duelli. VFIL: 20 mm



Abb. 147: Chrysopidae: *Italochrysa zulu*, TJEDER, 1966, Südafrika, KwaZulu-Natal, Ndumo Game Reserve. Verdacht auf Ameisen-Mimikry unter durchsichtigen Flügeln! Foto: Peter Duelli. VFIL: 22 mm



Abb. 148: Osmylidae: *Spilosmylus interlineatus* (MCLACHLAN, 1870), Südafrika, KwaZulu-Natal, Oribi-Gorge. Nicht nur unter den Chrysopidae, auch unter den Osmylidae wurde vereinzelt die dachartige Ruhestellung der Flügel aufgegeben – zugunsten eines ertümllich wirkenden „Flachdaches“. Foto: Peter Duelli. VFIL: 19 mm

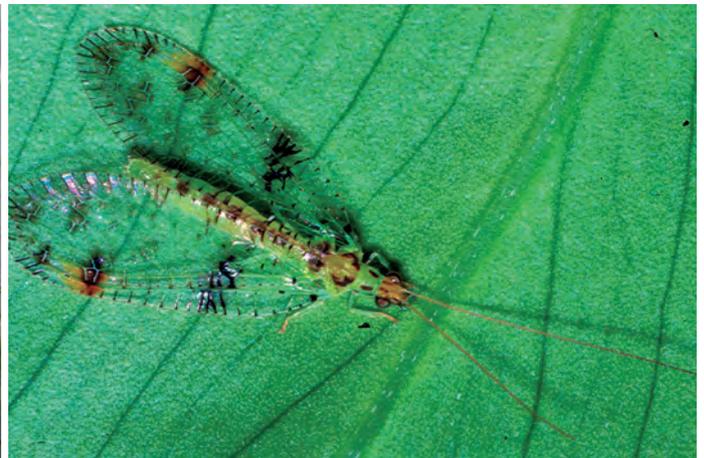


Abb. 149: Chrysopidae: *Glenochrysa principissa* (NAVÁS, 1915), Südafrika, KwaZulu-Natal, Sihangwana, Kosi Bay. Diese Chrysopide imponiert nicht nur durch den Flügelhabitus, sondern vor allem durch die als Glenofinger berühmte spektakuläre Drüse. Foto: Peter Duelli. VFIL: 11 mm



Abb. 150: Chrysopidae: *Anapochrysa voeltzkowi* (WEELE, 1909), Südafrika, Eastern Cape, Tsitsikamma. Extremer „Flachdach-Habitus“ der Flügel, man beachte das breite Kostalfeld. Foto: Peter Duelli. VFIL: 20 mm

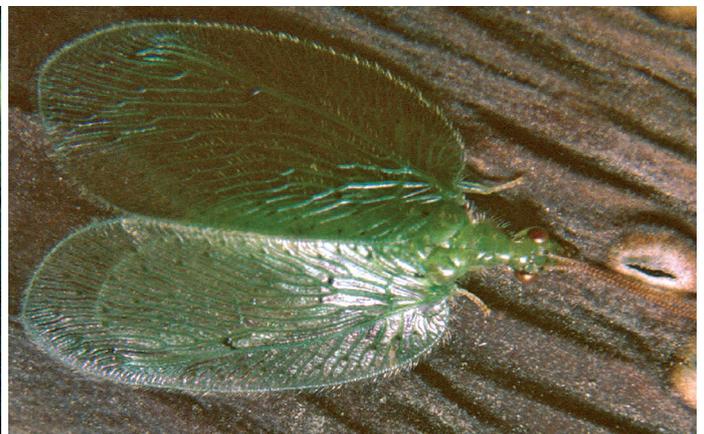


Abb. 151: Hemerobiidae: *Notiobiella* sp., Südafrika, Western Cape, Swartberg Mountains, Gamkaskloof, The Hell. Auch in der Familie der Taghafte, in der braune, eher unscheinbare, in Ruhe dachartig gestellte Flügel die Regel sind, wurde vereinzelt ein grüner „Flachdach-Habitus“ evolviert. Foto: Peter Duelli. VFIL: 5 mm



Abb. 152: Psychopsidae: *Silveira jordani* KIMMINS, 1939, Südafrika, Western Cape, Zederberg, Clanwilliam, Wolfdrif. Fast alle Vertreter der Psychopsidae haben in Ruhestellung die Flügel flach ausgebreitet. Foto: Peter Duelli. VFIL: 12 mm



Abb. 153: Nymphidae: *Osmylops sejunctus* (WALKER, 1853), Australien, Western Australia, 50km S Perth. Prima vista könnte man dieses Neuropteron für eine Chrysopidae halten, die Larven bringen es an den Tag: *Osmylops* ist ein Vertreter der Myrmeleontiformia. Foto: Peter Duelli. VFIL: 22 mm



Abb. 154: Nymphidae: *Osmylops sejunctus* (WALKER, 1853), Larven. Australien, Western Australia, 50 km S Perth. Man beachte die weit auseinander gespreizten Saugzangen und die den Körper säumenden tentakelartigen Fortsätze. Foto: Peter Duelli.



Abb. 155: Nevrorthisidae: *Nevrorthus apatelios* ASPÖCK H., ASPÖCK U. & HÖLZEL, 1977, Italien, Friuli. Die Imagines verstecken sich tagsüber im überhängenden Blätterdach saubere Bergbächlein säumender Laubbäume. Foto: Peter Sehnal. VFIL: 7 mm

Abb. 156: Sisyridae: *Sisyra nigra* (RETZIUS, 1783), Griechenland, Kreta, Phaestos. Nur bei oberflächlicher Betrachtung handelt es sich um einen unscheinbaren Habitus – die elegant irisierenden Flügel kommen im Aquarell wunderbar zur Geltung. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien. VFIL: 5 mm





Abb. 157: Sisyridae: *Sisyra dalii* MCLACHLAN, 1866, Spanien, 6 km SE Irun, Rio Bidasoa. In „meditativer Versunkenheit“.
Foto: Peter Duelli. VFIL: 5 mm



Abb. 158: Hemerobiidae: *Micromus variegatus* (FABRICIUS, 1793), Österreich. Ein Prototyp der Unauffälligkeit! Foto: Michael Stelzl.
VFIL: 6 mm



Abb. 159: Dilaridae: *Nallachus pulchellus* (BANKS, 1938), ♀, USA, Arizona, Portal. Die ♀ haben einen langen Ovipositor.
Foto: Johannes Gepp. VFIL: 4 mm

Abb. 160: Dilaridae: *Dilar parthenopaeus* COSTA, 1855, ♂, Italien, Calabria, Sila, Camigliatello. Nur die Männchen – sonst von ganz unauffälliger Erscheinung – haben auffällige, gekämmte Fühler. Original-Aquarell Wilhelm Zelenka, Wien.
VFIL: 5 mm



Abb. 161: Nemopteridae: *Nemoptera rachelii* ASPÖCK U., LETARDI & H. ASPÖCK, 2006, Paratypus, ♀, Iran, Yazd, Baqe-Shadi. Die meisten Vertreter der Familie haben eine hyaline Flügelmembran. Nur die Arten der mediterran verbreiteten Gattung *Nemoptera* sind „bunt“. Die Entdeckung von *N. rachelii* im Iran war daher eine große Überraschung. Foto: Harald Schillhammer. VFIL: 30 mm

Abb. 162:
 Nemopteridae:
Chasmoptera superba
 TILLYARD, 1925, ♂,
 Australien, Western
 Australia, N Perth.
 Anmut und Schönheit.
 Foto: Peter Duelli.
 VFIL: 22 mm



dieses Genus, *Nemoptera rachelii* U. ASPÖCK & LETARDI & H. ASPÖCK, 2006, im Iran, in den Bergen um die Stadt Shiraz, entdeckt werden konnte (Abb. 161). Es mutet anekdotisch an, dass wir bei der ersten Konfrontation an eine Chimäre (künstlich kombinierte und montierte Teile von bekannten Arten) dachten, so groß war unsere Überraschung!

Chasmoptera superba TILLYARD, 1925, Westaustralien, Abb. 162, ein gelungener Schnappschuss – oder ist da noch etwas? Warum ist Euch der lateinische Name dieses Neuropterons so wichtig? Und die Suche nach sekundären Geschlechtsmerkmalen in Form von Drüsenausgängen, emporragenden Genitalskleriten und langem Rostrum, und, und, ...? Genügt es nicht, dass hier ein Geschöpf in Schönheit und Anmut Antennen, Flügel, Abdomen, Beine, einfach sich selbst ins All hält, im Lot mit sich und der Ewigkeit, all dieses großäugig bündelnd ...

8. Die Zukunft der Neuropterologie

Die molekulare Systematik wird im Zuge labortechnischer Fortschritte zur immer schnelleren und pragmatischen Klaviatur unserer Analysen emanzipieren. Plausibilitätskontrolle (Abb. 163) ist allerdings angesagt, doch wer kennt hier noch die Organismen? Eine Renaissance der klassischen Disziplinen, sie findet längst statt, wäre sie rein molekular induziert – sie käme zu

spät, Systematiker und Taxonom wird man nicht durch einen Blitzkurs von heute auf morgen. Das Bemühen um digitale, reich bebilderte Bestimmungsschlüssel zeigt den richtigen Weg, die schönsten Fotografien sind gut genug, diagnostische Zeichnungen unverzichtbar. Geförderte Projekte für Jungentomologen sind die Vision.

Indikatorarten sind ein sensibles Phänomen, zu dem die Neuropterologie in Relation zur Kleinheit der Gruppe viel beizutragen hat: *Nevrorthus*-Arten sind Indikatoren für die Qualität von kleinen Gebirgsgewässern, ihre kiemenlosen Larven atmen durch die Körperoberfläche und sind auf sauerstoffreiches Wasser angewiesen. Die paläarktischen *Osmylus*-Arten leben an Fließgewässerrändern, wo es sie noch gibt, ist die Welt in Ordnung. *Mantispa styriaca* zeigt möglicherweise postglaziale Klimaschwankungen in Europa an. Ihre historisch belegten mosaikartigen Vorkommen im Bereich ihrer nördlichen Verbreitungsgrenze in Deutschland sind ein Indiz dafür. Der viel strapazierte Satz, dass das Vorkommen dieser wärmeliebenden Art dem des Weinbaus ähnelt, hat einen Schönheitsfehler: der Wein ist viel robuster und wird die *Mantispa* womöglich überleben, bevor wir in ihren feinsinnigen Parametern gelesen haben.

Arealverschiebungen in Zusammenhang mit Klimaschwankungen werden für die Existenz so mancher Art zur Gratwanderung.

Der Einsatz von Neuropteren im integrierten Pflanzenschutz hat die Kinderkrankheiten längst hinter sich gelassen, ist aber auf wenige Arten, wie z. B. jene des *Chrysoperla carnea*-Komplexes, oder diverse Hemerobiidae fixiert. Die Auswahl neuer potenzieller Kandidaten erfordert subtile Kenntnisse der Entwicklungszyklen – dabei hat das Zeitalter der Larven gerade erst begonnen – und Kenntnisse der Ökologie und Biologie – und wird doch längst überrollt von transgenen Pflanzen. Ein anthropogenes evolutionäres Ringelspiel, aus dem nicht ausgestiegen werden darf!

Das Phänomen der sympatrischen Speziation wurde bisher generell unterschätzt, das gilt wohl auch für Neuropterida. Nearktische Arten des *Chrysoperla carnea*-Komplexes sind als eines der Paradebeispiele in die große Szene „Speziation“ eingegangen (TAUBER C.A. & M.J. TAUBER 1989). Es darf angenommen werden, dass es unter den Neuropteren noch zahlreiche unerkannte Spezies-Komplexe gibt, deren Speziationsprozesse auszuloten sind. Dieses lokale Grenzgängertum im Mosaik schillernder Populationen aufzudecken, ist eine große Herausforderung.

Kaum überzubewerten ist die Bedeutung der Phylogeographie der Neuropterida, sie steht erst in ihren Anfängen, wird sie doch die Parameter für die Genese zentraler Verbreitungsmuster und Artbegrenzungen liefern.



Abb. 163: Myrmeleontidae: *Megistopus flavicornis* (Rossi, 1790), Österreich, Burgenland, Neusiedl. Blick in die Zukunft ... Foto: Heiko Bellmann. VFIL: 22 mm

Hic et nunc aber gilt:

- Der Wettlauf der Entdeckung neuer Arten, bevor sie ausgestorben sind,
- Erfassung der Verbreitungsareale bekannter Arten, bevor sie verdrängt oder ausgerottet werden,
- Verfolgen rezenter Ausbreitungsbewegungen,
- Studium der präimaginalen Stadien,
- Alphataxonomie und phylogenetische Analysen sollen zukünftig nicht so entkoppelt laufen wie bisher: Synthese ist angesagt!

9. Zusammenfassung

Die Neuropterida – sie umfassen die Ordnungen Raphidioptera, Megaloptera und Neuroptera – gehören zu den urtümlichsten Endopterygota, den Insekten mit vollkommener Entwicklung, und sind mit ihren etwa 6.300 beschriebenen und vermutlich 10.000 tatsächlich existierenden rezenten Arten so etwas wie lebende Fossilien. Unglaublich reiche und mannigfaltige Fossilfunde, die Heterogenität der rezenten Formen, die geringe Artenzahl vieler Familien sowie häufig durch Vikarianz geprägte Verbreitungsmuster signalisieren, dass die Blütezeit der Neuropterida längst vorbei ist und ihr „Goldenes Zeitalter“ vermutlich mit dem Mesozoikum zu Ende ging.

Die Phylogenie der Neuropterida ist alles andere als geklärt, das zeigen diskrepante morphologische und molekularsystematische Stammbäume. Zur Charakterisierung des Phänomens Neuropterida werden biologische, ökologische, morphologische, systematische und biogeographische Facetten an ausgewählten Beispielen dargestellt und in phylogenetischem Kontext betrachtet. Die Hypothese einer gemeinsamen Stammart von Megaloptera + Neuroptera mit aquatischer Larve beeinflusst auch die Lesrichtung aquatischer / terrestrischer Larven innerhalb der Neuroptera; in diesem Zusammenhang spielt Kryptonephrie eine wichtige Rolle. Auch die Evolution der larvalen Saugzangen der Neuroptera wird aus der Hypothese einer gemeinsamen Stammart von Megaloptera und Neuroptera abgeleitet (Argumente: Versenkung der Cardines in die Kopfkapsel und Verlängerung der Stipites). Die Homologisierung der Genitalsklerite könnte Argumente zur Lösung von Konflikten, die sich aus diskrepanten Stammbäumen ergeben, liefern. Die Oszillogramme „stummer Gesänge“ bei Chrysopidae eröffnen nicht nur Einblick in Partnererkennung, sondern ermöglichen auch Artdifferenzierung bei morphologisch schwer oder gar nicht identifizierbaren Taxa (des *Chrysoperla carnea*-Komplexes). Die bei Berothiden, Rhachiberothiden und Mantispiden beobachtete Hypermetamorphose ist durchaus unterschiedlich ausgeprägt, dennoch ist sie ein zusätzliches Kriterium der Verwandtschaft dieser Familien. Mimikry und Mimese bei Neuropteren sind vielfältig wie die Gruppe selbst – eine Analyse dieser Phänomene ist noch lange nicht abgeschlossen. Die Erforschung der Neuropterida hat durch die Molekularbiologie neue und wesentliche Anstöße bekommen, sie wird auch die Zukunft der Neuropterologie prägen.

Schlüsselwörter: Neuropterida, Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera, Systematik, Biogeographie, Biodiversität, Kryptonephrie, Saugzangen, Genitalsklerite, Drüsen, Oszillogramme, Hypermetamorphose, Mimikry, Mimese.

10. Dank

Vorweg wollen wir Herrn Mag. Fritz Gusenleitner (Linz) für die Möglichkeit der großzügigen Ausstattung unseres Beitrags und die souveräne redaktionelle Betreuung des Manuskripts unseren herzlichen Dank aussprechen.

Fotografien wurden uns von folgenden Personen zur Verfügung gestellt oder für uns aktuell angefertigt: Mag. Franziska Anderle (Wien), Dr. Heiko Bellmann (Ulm), Univ.-Prof. Dr. Peter Duelli (Zürich), Dr. Reinhard Gaedike (Deutsches Entomologisches Institut, [damals] Eberswalde), Univ.-Doz. Dr. Johannes Gepp (Graz), Dr. J.C. Montgomery (Hawaii), PD Dr. Michael Ohl (Berlin), Hubert Rausch (Scheibbs), Dr. Harald Schillhammer (Wien), Alice Schumacher (Wien), Peter Sehnal (Wien), Dr. Michael Stelzl (Graz). Die Originalaquarelle stammen von dem Wiener Entomologen Wilhelm Zelenka. Der Stammbaum der Insekten wurde von Kriemhild Repp (Wien) grafisch betreut. Die Grafiken der Vibrationsmuster der Partnergesänge der *Chrysoperla*-Arten wurden uns von Prof. Dr. Charles S. Henry (Univ. of Connecticut, Storrs) zur Verfügung gestellt. Unterstützung bei der Identifizierung einiger Spezies erhielten wir von Prof. Herbert Hölzel (Brückl), Prof. Dr. Mervyn W. Mansell (Pretoria), PD Dr. Michael Ohl (Berlin), Prof. Dr. John Oswald (College Station, Texas), der uns auch rezente Spezies-Zahlen aus seiner Datenbank überlassen hat, und Prof. R. Roberto Pantaleari (Sassari). Dr. John Plant (Wien) hat den Abstract kritisch gelesen. Bibliothekarische Hilfe am NHM Wien erhielten wir von Wolfgang Brunnbauer, Andrea Kourgli und Mag. Dominique Zimmermann. Ihnen allen danken wir sehr herzlich.

Unseren Dank an Mag. Franziska Anderle für die grafische Gestaltung der Abbildungen und für ihren unermüdlichen und verlässlichen Einsatz möchten wir ganz besonders hervorheben.

11. Literatur

- ADAMS P.A. (1969): A new genus and species of Osmylidae (Neuroptera) from Chile and Argentina, with a discussion of Planipennian genitalic homologies. — *Postilla* **141**: 1-11.
- ANDERSEN S. (2001): Silky lacewings (Neuroptera: Psychopsidae) from the Eocene-Paleocene transition of Denmark with a review of the fossil record and comments on phylogeny and zoogeography. — *Insect Systematics and Evolution* **32**: 419-438.
- ANSORGE J. (2001): *Dobbertinia reticulata* HANDLIRSCH 1920 from the Lower Jurassic of Dobbertin (Mecklenburg/Germany) – the oldest representative of Sialidae (Megaloptera). — *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* **2001** (9): 553-564.
- ASPÖCK H. (1998): Distribution and biogeography of the order Raphidioptera: updated facts and a new hypothesis. — In: PANELIUS S.P. (Ed.), *Neuropterology 1997. Proceedings of the Sixth International Symposium on Neuropterology* (13-16 July 1997, Helsinki, Finland). *Acta Zoologica Fennica* **209**: 33-44.
- ASPÖCK H. (2000): Der endkreidezeitliche Impakt und das Überleben der Raphidiopteren. — *Entomologica Basiliensia* **22**: 223-233.
- ASPÖCK H. (2004): Kamelhalsfliegen – lebende Fossilien: Eine der Endkreide-Katastrophe entkommene Tiergruppe. — *Verhandlungen Westdeutscher Entomologentag, Düsseldorf 2002*: 1-6.
- ASPÖCK H., ASPÖCK U. & H. HÖLZEL (1980): Die Neuropteren Europas. Eine zusammenfassende Darstellung der Systematik, Ökologie und Chorologie der Neuropteroidea (Megaloptera, Raphidioptera, Planipennia) Europas. Mit 96 Bestimmungsschlüsseln, 12 Tabellen, 913 Strichzeichnungen, 259 Fotografien, 26 Aquarellen und 222 Verbreitungskarten. 2 Vols. — Goecke und Evers, Krefeld, 1-495 & 1-355.
- ASPÖCK H., ASPÖCK U. & H. RAUSCH (1991): Die Raphidiopteren der Erde. Eine monographische Darstellung der Systematik, Taxonomie, Biologie, Ökologie und Chorologie der rezenten Raphidiopteren der Erde, mit einer zusammenfassenden Übersicht der fossilen Raphidiopteren (Insecta: Neuropteroidea). 2 Vols. — Goecke & Evers, Krefeld, 730pp. & 550pp.
- ASPÖCK U. (1983): Das Genus *Berotha* WALKER (Neuropteroidea: Planipennia: Berothidae). — *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* **84B**: 463-478.
- ASPÖCK U. (1992): Crucial points in the phylogeny of the Neuroptera (Insecta). — In: CANARD M., ASPÖCK H. & M.W. MANSSELL (Eds), *Current Research in Neuropterology. Proceedings of the Fourth International Symposium on Neuropterology* (24-27 June 1991, Bagnères-de-Luchon, Haute-Garonne, France): 63-73.
- ASPÖCK U. (1993): Geklärtes und Ungeklärtes im System der Neuroptera (Insecta: Holometabola). — *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* **8**: 451-456.
- ASPÖCK U. (1995): Neue Hypothesen zum System der Neuroptera. — *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* **10**: 633-636.
- ASPÖCK U. (2002): Male genital sclerites of Neuroptera: an attempt at homologisation (Insecta: Holometabola). — *Zoologischer Anzeiger* **241**: 161-171.
- ASPÖCK U. (2004): *Austroneurorthus horstaspoecki* nov.spec. – eine neue Art der Familie Nevrothidae aus Australien

- (Neuropterida: Neuroptera). — In: ASPÖCK U. (wiss. Red.), Entomologie und Parasitologie. Festschrift zum 65. Geburtstag von Horst Aspöck. *Denisia* **13**: 177-182.
- ASPÖCK U. & H. ASPÖCK (1984): Die Berothiden Australiens (und Neuseelands) II: Die Genera *Trichoma* TILLYARD, *Trichoberotaha* HANDSCHIN, *Protobiella* TILLYARD und *Austroberothella* n.g. (Neuropteroidea: Planipennia: Berothidae). — Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen **36**: 65-85.
- ASPÖCK U. & H. ASPÖCK (1997): Studies on new and poorly-known Rhachiberothidae (Insecta: Neuroptera) from subsaharan Africa. — *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* **99B**: 1-20.
- ASPÖCK U. & H. ASPÖCK (1999): Kamelhäse, Schlammfliegen, Ameisenlöwen. Wer sind sie? (Insecta: Neuropterida: Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera). — *Stapfia* **60**: 1-34.
- ASPÖCK U. & H. ASPÖCK (1997): Studies on new and poorly-known Rhachiberothidae (Insecta: Neuroptera) from subsaharan Africa. — *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* **99B**: 1-20.
- ASPÖCK U. & H. ASPÖCK (2004): Two significant new snakeflies from Baltic amber, with discussion on autapomorphies of the order and its included taxa (Raphidioptera). — *Systematic Entomology* **29**: 11-19.
- ASPÖCK U. & H. ASPÖCK (2005a): Neuropterida (Neuropteroidea, Neuroptera sensu lato), Ordnungen 28-30. — In: DATHE H.H. (Hrsg.), 5. Teil: Insecta. In: *Lehrbuch der Speziellen Zoologie*. Begründet von A. Kaestner. Zweite Auflage. Korrigierter Nachdruck. H.-E. Gruner (Hrsg.): Band I: Wirbellose Tiere. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin, 540-541 & 887-888.
- ASPÖCK U. & H. ASPÖCK (2005b): 28. Ordnung Raphidioptera, Kamelhalsfliegen. — In: DATHE H.H. (Hrsg.), 5. Teil: Insecta. In: *Lehrbuch der Speziellen Zoologie*. Begründet von A. Kaestner. Zweite Auflage. Korrigierter Nachdruck. H.-E. Gruner (Hrsg.): Band I: Wirbellose Tiere. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin, 542-552 & 888-889.
- ASPÖCK U. & H. ASPÖCK (2005c): 29. Ordnung Megaloptera, Großflügler, Schlammfliegen. — In: DATHE H.H. (Hrsg.), 5. Teil: Insecta. In: *Lehrbuch der Speziellen Zoologie*. Begründet von A. Kaestner. Zweite Auflage. Korrigierter Nachdruck. H.-E. Gruner (Hrsg.): Band I: Wirbellose Tiere. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin, 552-564 & 889-890.
- ASPÖCK U. & H. ASPÖCK (2005d): 30. Ordnung Neuroptera (Planipennia), Netzflügler. — In: DATHE H.H. (Hrsg.), 5. Teil: Insecta. In: *Lehrbuch der Speziellen Zoologie*. Begründet von A. Kaestner. Zweite Auflage. Korrigierter Nachdruck. H.-E. Gruner (Hrsg.): Band I: Wirbellose Tiere. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin, 564-584 & 890-892.
- ASPÖCK U. & H. ASPÖCK (2007): Phylogenetic relevance of the genital sclerites of Neuropterida (Insecta: Holometabola). — *Systematic Entomology* **32**: 1-31.
- ASPÖCK U., ASPÖCK H. & E. HARING (2003): Phylogeny of the Neuropterida – morphological evidence and the molecular *advocatus diaboli*. — *Entomologische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden* **61**: 157-158.
- ASPÖCK U. & M.W. MANSELL (1994): A revision of the family Rhachiberothidae TJEDER, 1858, stat.n. (Neuroptera). — *Systematic Entomology* **19**: 181-206.
- ASPÖCK U., PLANT J.D. & H.L. NEMESCHKAL (2001): Cladistic analysis of Neuroptera and their systematic position within the Neuropterida (Insecta: Holometabola: Neuropterida: Neuroptera). — *Systematic Entomology* **26**: 73-86.
- AZAR D., NEL A. & M. SOLIGNAC (2000): A new Coniopterygidae from the Lebanese amber. — *Acta Geológica Hispanica* **35**: 31-36.
- BARNARD P.C. & T.R. NEW (1986): The male of *Rapisma burmanum* NAVÁS (Neuroptera: Rapismatidae). — *Neuroptera International* **4**: 125-127.
- BEIER M. (1935): Anton Handlirsch. — *Konowia* **14**: 340-347.
- BEUTEL R.G. & S. GORB (2001): Ultrastructure of attachment specializations of hexapods (Arthropoda): evolutionary patterns inferred from a revised ordinal phylogeny. — *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **39** (4): 177-207.
- BRAUER F. (1851): Beschreibung und Beobachtung der österreichischen Arten der Gattung *Chrysopa*. — *Naturwissenschaftliche Abhandlungen, gesammelt und durch Subscription herausgegeben von Wilhelm Haidinger* **4** (4): 1-12.
- BRAUER F. (1855): Beiträge zur Kenntniss der Verwandlung der Neuropteren. — *Verhandlungen des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien* **5**: 479-484.
- BRAUER F. (1869): Beschreibung der Verwandlungsgeschichte der *Mantispa styriaca* PODA und Betrachtungen über die sogenannte Hypermetamorphose Fabre's. — *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* **19**: 831-840.
- BRAUER F. & F. LÖW (1857): *Neuroptera austriaca*. Die im Erzherzogthum Oesterreich bis jetzt aufgefundenen Neuropteren nach der analytischen Methode zusammengestellt, nebst einer kurzen Charakteristik aller europäischen Neuropteren-Gattungen. — C. Gerold's Sohn: Wien. xxiii + 1-80.
- BUSHWEIN J.R. (1987a): Bionomics of *Lomomyia hamata* (Neuroptera: Berothidae). — *Annals of the Entomological Society of America* **80**: 671-679.
- BUSHWEIN J.R. (1987b): Observations on *Lomomyia longicollis* (Neuroptera: Berothidae) in South Carolina. — *Journal of the Kansas Entomological Society* **60**: 150-152.
- CARPENTER F.M. (1929): A Jurassic neuropteran from the lithographic limestone of Bavaria. — *Psyche* **36**: 190-194.
- CARPENTER F.M. (1956): The Baltic amber snake-flies (Neuroptera). — *Psyche* **63**: 77-81.
- CARPENTER F.M. (1992): *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part R. Arthropoda 4. Vols. 3 and 4: Superclass Hexapoda. — The Geological Society of America and The University of Kansas, xxi + 1-277 [vol 3], ii + 279-655 [vol 4].
- COCKERELL T.D.A (1907): Some old world types of insects in the Miocene of Colorado. — *Science* **26**: 33-58.
- COMSTOCK J.H. (1918): *The wings of insects*. — Comstock Publishing Co., Ithaca, New York, xviii + 1-430.
- CURTIS J. (1824-1839): *British entomology; being illustrations and descriptions of the genera of insects found in Great Britain and Ireland: containing coloured figures from nature of the most rare and beautiful species, and in many instances of the plants upon which they are found*. — London, 16 vol. + 770 tab.
- DOBOSZ R. & W. KRZEMINSKI (2000): A new species of the Coniopterygidae (Neuroptera) from Baltic amber. — *Polskie Pismo Entomologiczne* **69**: 219-224.
- DOBRSUKINA I.A., PONOMARENKO A.G. & A.P. RASNITSYN (1997): *Nakhodka iskopaemykh nasekomykh v Izraile* [=Fossil in-

- sects from Israel]. — *Paleontologicheskii Zhurnal*, Moscow **1997** (5): 91-95.
- DUELLI P. (1999): Honigtau und stumme Gesänge: Habitat- und Partnersuche bei Florfliegen (Neuroptera: Chrysopidae). — *Stapfia* **60**: 35-48.
- DUELLI P. (2004): Der Glenofinger, eine spektakuläre prothorakale Drüse bei einer afrotropischen Florfliege (Neuroptera, Chrysopidae). — In: ASPÖCK U. (wiss. Red.), *Entomologie und Parasitologie. Festschrift zum 65. Geburtstag von Horst Aspöck*. *Denisia* **13**: 173-175.
- DUELLI P., HENRY C.S. & J.B. JOHNSON (1996): Kryptische Arten am Beispiel der Florfliegen: eine Herausforderung für die Systematik, die angewandte Entomologie und den Naturschutz (Neuroptera, Chrysopidae). — *Verhandlungen des 14. Internationalen Symposiums für Entomofaunistik in Mitteleuropa (SIEEC, 4-9 September 1994, München)*, 383-387.
- DUELLI P. & J.B. JOHNSON (1982): Behavioral origin of tremulation, and possible stridulation, in green lacewings (Neuroptera, Chrysopidae). — *Psyche* **88**: 375-381.
- ENDERLEIN G. (1906): *Monographie der Coniopterygiden*. — *Zoologische Jahrbücher (Abt. Systematik, Geographie und Biologie)* **23**: 173-242.
- ENGEL M.S. (1995): A new fossil snake-fly species from Baltic amber (Raphidioptera: Inocelliidae). — *Psyche* **102**: 187-193.
- ENGEL M.S. (1999): The first fossil of a pleasing lacewing (Neuroptera: Dilaridae). — *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **101**: 822-826.
- ENGEL M.S. (2002a): The smallest snakefly (Raphidioptera: Mesoraphidiidae): A new species in Cretaceous amber from Myanmar with a catalog of fossil snakeflies. — *American Museum Novitates* **3363**: 1-22.
- ENGEL M.S. (2002b): A new dustywing (Neuroptera: Coniopterygidae) in Turonian amber from New Jersey, with a reassessment of *Glaesoconis* in Neocomian amber from Lebanon. — *Journal of the Kansas Entomological Society* **75**: 38-42.
- ENGEL M.S. (2003): A new Eocene-Oligocene snakefly from Florissant, Colorado (Raphidioptera: Raphidiidae). — *Transactions of the Kansas Academy of Science* **106**: 124-128.
- ENGEL M.S. (2004a): Thorny lacewings (Neuroptera: Rhachiberothidae) in Cretaceous amber from Myanmar. — *Journal of Systematic Palaeontology* **2**: 137-140.
- ENGEL M.S. (2004b): The dustywings in Cretaceous Burmese amber (Insecta: Neuroptera: Coniopterygidae). — *Journal of Systematic Palaeontology* **2**: 133-136.
- FAULKNER D.K. (1990): Current knowledge of the biology of the moth-lacewing *Oliarces clara* Banks (Insecta: Neuroptera: Ithonidae). — In: MANSELL M.W. & H. ASPÖCK, *Advances in Neuropterology. Proceedings of the Third International Symposium on Neuropterology (3-4 February 1988, Berg en Dal, Kruger National Park, South Africa)*. South African Department of Agricultural Development, Pretoria, 197-203.
- FERRIS G.F. (1940): The morphology of *Plega signata* (HAGEN) (Neuroptera: Mantispidae). — *Microentomology* **5**: 33-56.
- GAUMONT J. (1976): L'appareil digestif des larves de Planipennes. — *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie et Biologie animale* **18**: 145-250.
- GORDH G. & D. HEADRICK (2001): *A dictionary of entomology*. — Wallingford, Oxon, UK ; New York, NY, USA: CABI Pub., 2000: 1-1032.
- GRIMALDI D.A. (2000): A diverse fauna of Neuropteroidea in amber from the Cretaceous of New Jersey. — In: GRIMALDI D. (Ed.), *Studies on Fossils in Amber, with Particular Reference to the Cretaceous of New Jersey*. Backhuys Publishers, Leiden, the Netherlands, 259-303.
- GRIMALDI D.A., ENGEL M.S. & P.C. NASCIBENE (2002): Fossiliferous Cretaceous amber from Myanmar (Burma): its rediscovery, biotic diversity, and paleontological significance. — *American Museum Novitates* **3361**: 1-72.
- GRIMALDI D.A. & M.S. ENGEL (2005): *Evolution of the insects*. — Cambridge University Press, Cambridge, UK, xv + 1-755.
- HAGEN H.A. (1856): Die im Bernstein befindlichen Neuropteren der Vorwelt bearbeitet von F. J. Pictet-Baraban und Dr. H. Hagen. — In: BERENDT G.C. (Hrsg.), *Die im Bernstein befindlichen organischen Reste der Vorwelt gesammelt, in Verbindung mit mehreren bearbeitet und herausgegeben von Dr. Georg Carl Berendt*, Bd. 2. Nicolaische Buchhandlung, Berlin, 41-125.
- HAGEN H.A. (1867): Notes on the genus *Raphidia*. — *Transactions of the Entomological Society of London* **15**: 493-499.
- HANDLIRSCH A. (1905): Friedrich Moritz Brauer. — *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* **55**: 129-166.
- HANDLIRSCH A. (1906-1908): *Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen*. — W. Engelmann, Leipzig: 1-430.
- HANDLIRSCH A. (1910): Canadian fossil insects. 5. Insects from the Tertiary lake deposits of the southern interior of British Columbia, collected by Mr. Lawrence M. Lambe, in 1906. — *Contributions to Canadian Palaeontology* **2**: 93-129.
- HANDLIRSCH A. (1934): *Insekten: Paläontologie*. — In: *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*, 2. Aufl., Vol. **5**, 648-655.
- HANDLIRSCH A. & M. BEIER (1936): 22. Ordnung der Pterygogenea: Neuroptera – Netzflügler. — In: KÜKENTHAL W. (Hrsg.), *Handbuch der Zoologie*, Vol. (2) **2**. Walter de Gruyter, Berlin und Leipzig, 1414-1466.
- HARING E. & U. ASPÖCK (2004): Phylogeny of the Neuropterida: a first molecular approach. — *Systematic Entomology* **29**: 415-430.
- HENNIG W. (1953): Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. — *Beiträge zur Entomologie* **3**: 1-85.
- HENNIG W. (1969): *Die Stammesgeschichte der Insekten*. — W. Kramer, Frankfurt am Main: 1-436.
- HENNIG W. (1981): *Insect phylogeny*. — John Wiley & Sons, New York: 1-514.
- HENRY C.S. (1979): Acoustical communication during courtship and mating in the green lacewing *Chrysopa carnea* (Neuroptera: Chrysopidae). — *Annals of the Entomological Society of America* **72**: 68-79.
- HENRY C.S. (1983): Acoustic recognition of sibling species within the holarctic lacewing *Chrysoperla carnea* (Neuroptera, Chrysopidae). — *Systematic Entomology* **8**: 293-301.
- HENRY C.S., WELLS M.M. & R.J. PUPEDIS (1993): Hidden taxonomic diversity within *Chrysoperla plorabunda* (Neuroptera: Chrysopidae): two new species based on courtship songs. — *Annals of the Entomological Society of America* **86**: 1-13.
- HENRY C.S., BROOKS S.J., THIERRY D., DUELLI P. & J.B. JOHNSON (2001): The common green lacewing (*Chrysoperla carnea* s. lat.) and the sibling species problem. — In: McEWEN P.K., *New*

- T.R. & A.E. WHITTINGTON (Eds), *Lacewings in the Crop Environment*, Cambridge University Press, Cambridge, England, 29-42.
- HENRY C.S., BROOKS S.J., DUELLI P. & J.B. JOHNSON (2002): Discovering the true *Chrysoperla carnea* (STEPHENS) (Insecta: Neuroptera: Chrysopidae) using song analysis, morphology, and ecology. — *Annals of the Entomological Society of America* **95**: 172-191.
- HENRY C.S., BROOKS S.J., DUELLI P. & J.B. JOHNSON (2003): A lacewing with the wanderlust: the European song species 'Maltese', *Chrysoperla agilis* sp.n., of the carnea group of *Chrysoperla* (Neuroptera: Chrysopidae). — *Systematic Entomology* **28**: 131-148.
- HENRY C.S. & M.L.M. WELLS (2006): Testing the ability of males and females to respond to altered songs in the dueting green lacewing, *Chrysoperla plorabunda* (Neuroptera: Chrysopidae). — *Behavioral Ecology and Sociobiology* **61**: 39-51.
- HOFFMAN K.M. & J.R. BRUSHWEIN (1989): Species of spiders (Araneae) associated with the immature stages of *Mantispa pulchella* (Neuroptera: Mantispidae). — *Journal of Arachnology* **17**: 7-14.
- HÖRNSCHEMEYER T. (1998): Morphologie und Evolution des Flügelgelenks der Coleoptera und Neuropterida. — *Bonner Zoologische Monographien* **43**: 1-126.
- JACOBS W. & M. RENNER (1988): *Biologie und Ökologie der Insekten*. 2. Aufl. — Stuttgart, G. Fischer: 1-690.
- JOHNSON J.B. & K.S. HAGEN (1981): A neuropterous larva uses an allomone to attack termites. — *Nature*, London **289**: 506-507.
- KALTENBACH A. (1982): Mantodea. — *Fauna of Saudi Arabia* **4**: 29-72.
- KÉLER S. (1963): *Entomologisches Wörterbuch mit besonderer Berücksichtigung der morphologischen Terminologie*. 3rd ed. — Akademie-Verlag, Berlin: 1-774.
- KILLINGTON F.J. (1936): A monograph of the British Neuroptera. Vol. **1**. — Ray Society, London, xi + 1-269.
- KILLINGTON F.J. (1937): A monograph of the British Neuroptera. Vol. **2**. — Ray Society, London, xii + 1-306.
- KLIMASZEWSKI J. & D.K.McE. KEVAN (1986): A new lacewing-fly (Neuroptera: Planipennia) from Canadian Cretaceous Amber, with an analysis of its fore wing characters. — *Entomological News*, Philadelphia **97**: 124-132.
- KRISTENSEN N.P. (1991): Phylogeny of Extant Hexapods. — In: NAUMANN I.D. (chief Ed.), *The Insects of Australia*. 2nd edition. — Melbourne University Press: 125-140.
- KRISTENSEN N.P. (1995): Forty years' insect phylogenetic systematics. — *Zoologische Beiträge (N.F.)* **36** (1): 83-124.
- KRÜGER L. (1923): *Neuroptera succinica baltica*. Die im baltischen Bernstein eingeschlossenen Neuropteren des Westpreussischen Provinzial-Museums (heute Museum für Naturkunde und Vorgeschichte) in Danzig. — *Stettiner Entomologische Zeitung* **84**: 68-92.
- KUTALEK R. & A. PRINZ (2004): Ethnoentomologie Afrikas – Insekten in traditioneller Therapie und Prophylaxe. — In: ASPÖCK U. (wiss. Red.), *Entomologie und Parasitologie*. Festschrift zum 65. Geburtstag von Horst Aspöck. *Denisia* **13**: 529-539.
- LAMBKIN K.J. (1986a): A revision of the Australian Mantispidae (Insecta: Neuroptera) with a contribution to the classification of the family. I. General and Drepanicinae. — *Australian Journal of Zoology, Supplementary Series* **116**: 1-142.
- LAMBKIN K.J. (1986b): A revision of the Australian Mantispidae (Insecta: Neuroptera) with a contribution to the classification of the family. II. Calomantispinae and Mantispinae. — *Australian Journal of Zoology, Supplementary Series* **117**: 1-113.
- LAMBKIN K.J. (1988): A re-examination of *Lithosmylidia* RIEK from the Triassic of Queensland with notes on Mesozoic 'osmylid-like' fossil Neuroptera (Insecta: Neuroptera). — *Memoirs of the Queensland Museum* **25**: 445-458.
- LINNAEUS C. (1758): *Systema natura per regna tria naturae secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. 10th Edition. Vol. **1**. — Salvii, Holmiae: 1-824.
- LUCCHESI E. (1956): Ricerche sulla *Mantispa perla* PALLAS (Neuroptera Planipennia – Fam. Mantispidae). II. Contributo su nuovi reporti biologici e morfologici concernenti l'adulto, la larva della I. et... e la completa evoluzione di questa nella sua sede definitiva. — *Annali della Facoltà di Agraria della [R.] Università degli Studi di Perugia* **12**: 83-213.
- MCLACHLAN R. (1866): A new genus of Hemerobidae, and a new genus of Perlidae. — *Transactions of the Entomological Society of London* **15**: 353-354.
- MACLEOD E.G. (1964): A comparative morphological study of the head capsule and cervix of larval Neuroptera (Insecta). — Ph.D. dissertation. Harvard University, Cambridge, Massachusetts, USA., [iii] + 1-528.
- MACLEOD E.G. (1970): The Neuroptera of the Baltic Amber. I. Ascalaphidae, Nymphidae, and Psychopsidae. — *Psyche* **77**: 147-180.
- MAKARKIN V.N. (1990): Novye setchatokrylye (Neuroptera) iz verkhnego mela Azii [=New lacewings (Neuroptera) from the Upper Cretaceous of Asia]. — In: AKIMOV I.A. (Ed.), *Novosti faunistiki i sistematiki*. *Sbornik nauchnykh trudov* [=News of faunistics and systematics. Collected scientific papers]. *Naukova Dumka Publ.*, Kiev, 63-68.
- MAKARKIN V.N. (1996): Fossil Neuroptera of the Lower Cretaceous of Baisa, East Siberia. Part 5. Mantispidae. — *Russian Entomological Journal* [=Russkii Entomologicheskii Zhurnal] **5**: 91-93.
- MAKARKIN V.N. (1998): New Tertiary Neuroptera (Insecta) from the Russian far east. — *Tertiary Research* **18**: 77-83.
- MALICKY H. (1984): Ein Beitrag zur Autökologie und Bionomie der aquatischen Netzflüglergattung *Neurorthus* (Insecta, Neuroptera, Neurorthidae). — *Archiv für Hydrobiologie* **101**: 231-246.
- MANSSELL M.W. (1973): The first record of a larval nemopterid from southern Africa (Neuroptera: Nemopteridae: Nemopterinae). — *Journal of the Entomological Society of Southern Africa* **36**: 133-137.
- MARTINS-NETO R.G. (1997): Neurópteros (Insecta, Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. X – Descrição de novos táxons (Chrysopidae, Babinskaiidae, Myrmeleontidae, Ascalaphidae e Psychopsidae). — *Revista da Universidade de Guarulhos, Série Ciências Exatas e Tecnológicas* **2** (4): 68-83.
- MARTINS-NETO R.G. (2000): Remarks on the neuroptero fauna (Insecta, Neuroptera) from the Brazilian Cretaceous, with keys for the identification of the known taxa. — *Acta Geológica Hispanica* **35**: 97-118.
- MARTYNOV A.V. (1925): To the knowledge of fossil insects from Jurassic beds in Turkestan. 1. Raphidioptera. — *Izvestiya Akademii Nauk SSSR* (6) **19**: 233-246.

- MEINANDER M. (1972): A revision of the family Coniopterygidae (Planipennia). — *Acta Zoologica Fennica* **136**: 1-357.
- MEINANDER M. (1975): Fossil Coniopterygidae (Neuroptera). — *Notulae Entomologicae* **55**: 53-57.
- MEINANDER M. (1998): Coniopterygidae (Neuroptera) in amber from the Dominican Republic. — *Journal of Neuropterology* **1**: 33-36.
- MICKOLEIT G. (1973): Über den Ovipositor der Neuropteroidea und Coleoptera und seine phylogenetische Bedeutung (Insecta, Holometabola). — *Zeitschrift für Morphologie der Tiere* **74**: 37-64.
- MINELLI A., BRENA C., DEFLORIAN G., MARUZZO D. & G. FUSCO (2006): From embryo to adult. Beyond the conventional periodization of arthropod development. — *Development Genes and Evolution* **216** (7): 373-383.
- MINTER L.R. (1990): A comparison of the eggs and first-instar larvae of *Mucroberotha vesicaria* Tjeder with those of other species in the families Berothidae and Mantispidae (Insecta: Neuroptera). — In: MANSELL M.W. & H. ASPÖCK (Eds), *Advances in Neuropterology. Proceedings of the Third International Symposium on Neuropterology (3-4 February 1988, Berg en Dal, Kruger National Park, South Africa)*. South African Department of Agricultural Development, Pretoria: 115-129.
- MINTER L.R. (1992): The egg and larval stages of *Nallachius krooni* Minter (Insecta: Neuroptera: Dilaridae). — In: CANARD M., ASPÖCK H. & M.W. MANSELL (Eds), *Current Research in Neuropterology. Proceedings of the Fourth International Symposium on Neuropterology (24-27 June 1991, Bagneres-de-Luchon, Haute-Garonne, France)*. — Toulouse, France: 261-269.
- MÜLLER Ph.L.St. (1775): *Des Ritters Carl von Linné, Königlich Schwedischen Leibarztes vollständiges Natursystem nach der zwölften lateinischen Ausgabe und nach Anleitung des holländischen Houttuynischen Werks mit einer ausführlichen Erklärung ausgefertigt. Fünfter Theil. Von den Insecten. Bd. II.* — G.N. Raspe, Nürnberg: 1-761 + reg. + 14 tab.
- NAVÁS L. (1929): *Insectos exóticos Neurópteros y afines del Museo Civico de Génova.* — *Annali del Museo Civico di Storia Naturale Giacomo Doria* **53**: 354-389.
- NEL A. (1988): Deux nouveaux Mantispidae (Planipennia) fossiles de l'Oligocène du sud-est de la France. — *Neuroptera International* **5**: 103-109.
- NEL A. (1991): Nouveaux insectes neuroptéroïdes fossiles de l'Oligocène de France (Neuroptera et Megaloptera). — *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série 4, Section C (Sciences de la Terre Paléontologie, Géologie, Minéralogie)* **12**: 327-349.
- NEL A. (1993): Nouveaux raphidioptères fossiles du Cénozoïque de France et d'Espagne (Raphidioptera, Raphidiidae, Inocelliidae). — *Ecole Pratique des Hautes Etudes, Biologie et Evolution des Insectes* **6**: 99-108.
- NEL A. & E. JARZEMBOWSKI (1997): New fossil Sisyridae and Nevrothidae (Insecta: Neuroptera) from Eocene Baltic amber and Upper Miocene of France. — *European Journal of Entomology* **94**: 287-294.
- NEL A., MENIER J.J., PLOËG G. DE, HODEBERT G. & L. DANVIN (2002a): *Eosialis*, a new alderfly genus in French Lowermost Eocene amber (Insecta, Megaloptera, Sialidae). — *Geobios* **35**: 313-319.
- NEL A., MENIER J.J., WALLNER A., HODEBART G. & G. DE PLOËG (2002b): New fossil spongillafly from the lowermost Eocene amber of France (Insecta, Neuroptera, Sisyridae). — *Geodiversitas* **25**: 109-117.
- NEW T.R. (1986): A review of the biology of Neuroptera Planipennia. — *Neuroptera International, Supplemental Series* **1**: 1-57.
- NEW T.R. (1989): *Planipennia, Lacewings.* — *Handbuch der Zoologie, Vol. 4 (Arthropoda: Insecta), Part 30*: 1-132.
- NEW T.R. (2003): *The Neuroptera of Malesia. Fauna Malesiana, Vol. 4.* — Brill, Leiden, viii + 1-204.
- OHL M. (2004a): Annotated catalog of the Mantispidae of the World (Neuroptera). — *Contributions on Entomology, International* **5**: [ii+] 131-262.
- OHL M. (2004b): A new wasp-mimicking species of the genus *Euclimacia* from Thailand (Neuroptera, Mantispidae). — In: ASPÖCK U. (wiss. Red.), *Entomologie und Parasitologie. Festschrift zum 65. Geburtstag von Horst Aspöck. Denisia* **13**: 193-196.
- OSCHE G. (1973): *Das Homologisieren als eine grundlegende Methode der Phylogenetik.* — *Aufsätze und Reden der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* **24**: 155-165.
- OSWALD J.D. (1990): Raphidioptera. — In: GRIMALDI D.A. (Ed.), *Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil.* — *Bulletin of the American Museum of Natural History* **195**: 154-163.
- OSWALD J.D. (1993a): Revision and cladistic analysis of the world genera of the family Hemerobiidae (Insecta: Neuroptera). — *Journal of the New York Entomological Society* **101**: 143-299.
- OSWALD J.D. (1993b): Phylogeny, taxonomy, and biogeography of extant silky lacewings (Insecta: Neuroptera: Psychopsidae). — *Memoirs of the American Entomological Society* **40**: 1-65.
- OSWALD J.D. (1999): The brown lacewing genus *Notiobiella* (Neuroptera: Hemerobiidae) from Dominican amber. — *Journal of the New York Entomological Society* **107**: 297-303.
- OSWALD J.D. (2003): Index to the Neuropterida Species of the World. Version 1.00. — URL: http://entowww.tamu.edu/research/neuropterida/neur_sp_index/ins_search.html
- OSWALD J.D. (2006): *Bibliography of the Neuropterida. A Working Bibliography and Digital Library of the Literature of the Extant and Fossil Neuroptera, Megaloptera, and Raphidioptera (Insecta: Neuropterida) of the World. Version 7.06.* — URL: http://entowww.tamu.edu/research/neuropterida/neur_bibliography/bibhome.html
- OSWALD J.D. & N.D. PENNY (1991): Genus-group names of the Neuroptera, Megaloptera and Raphidioptera of the world. — *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* **147**: 1-94.
- OWEN R. (1843): *Lectures on the Comparative Anatomy and Physiology of the Invertebrate Animals Delivered at the Royal College of Surgeons in 1843 from Notes Taken by William White Cooper and Revised by Professor Owen.* — Longman, Brown, Green and Longmans, London.
- PANFILOV D.V. (1980): *Novye predstaviteli setcharokrylykh (Neuroptera) iz yury Karatau [=New representatives of lacewings (Neuroptera) from the Jurassic of Karatau].* — In:

- DOLIN V.G., PANFILOV D.V., PONOMARENKO A.G. & L.N. PRITYKINA, Iskopaemye nasekomye mezozoya [=Fossil insects of the Mesozoic]. — Akademiya Nauk Ukrainskoi SSR, Institut Zoologii, Naukova Dumka, Kiev: 82-111.
- PENNY N.D. (1996): A remarkable new genus and species of Ithonidae from Honduras (Neuroptera). — *Journal of the Kansas Entomological Society* **69**: 81-86.
- PICKER M.D. (1987): An unusual species of spoon-wing lacewing (Neuroptera: Nemopteridae) from South Africa, with notes on its biology. — *Systematic Entomology* **12**: 239-248.
- PICET A.-E. (1865): Synopsis des Névroptères d'Espagne. — H. Georg, Genève and J.B. Baillière & F. Savy, Paris: 1-123.
- PIERCE W.D. & R.A. KIRKBY (1959): Fossil insects from Montana. 1. A new fossil nemopterid (Neuroptera). — *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* **58**: 47-50.
- PONOMARENKO A.G. (1977): Paleozoiskie predstaviteli vislokrylok (Insecta, Megaloptera) [=Paleozoic members of the Megaloptera (Insecta)]. — *Paleontologicheskii Zhurnal, Moscow* **1977** (1): 78-86.
- PONOMARENKO A.G. (2000): New alderflies (Megaloptera: Parasialidae) and Glosselytrodeans (Glosselytrodea: Glosselytridae) from the Permian of Mongolia. — *Paleontological Journal* **34** (Suppl. 3): S309-S311.
- RAMBUR P. (1842): *Histoire Naturelle des Insectes, Névroptères*. — Librairie encyclopédique de Roret. Fain et Thunot, Paris, [xviii] + 1-534.
- RAUSCH H., ASPÖCK H. & U. ASPÖCK (1978): Beschreibung von *Helicoconis senganca* n.sp., einer neuen Coniopterygiden-Spezies aus Anatolien, und Bemerkungen über *Helicoconis aptera* MESSNER, 1965 (Neuropteroidea, Planipennia). — *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen* **30**: 25-28.
- REDBORG K.E. & E.G. MACLEOD (1983): *Climaciella brunnea* (Neuroptera: Mantispidae): a mantispid that obligately boards spiders. — *Journal of Natural History* **17**: 63-73.
- REN D. (1997): Studies on the late Mesozoic snake-flies of China (Raphidioptera: Baissopteridae, Mesoraphidiidae, Allo-raphidiidae). — *Tung Wu Fen Lei Hsueh Pao, Peichins* **22**: 172-188.
- REN D. & Z.G. GUO (1996): On the new fossil genera and species of Neuroptera (Insecta) from the Late Jurassic of northeast China. — *Tung Wu Fen Lei Hsueh Pao, Peichins* **21**: 461-480.
- RÖSEL VON ROSENHOF A.J. (1755): Der monatlich=herausgegebenen Insecten=Belustigung Dritter Theil worinnen ausser verschiedenen, zu den in den beeden erster Theilen enthaltenen Classen, gehörigen Insecten, auch mancherley Arten von acht neuen Classen nach ihrem Ursprung, Verwandlung und andern wunderbaren Eigenschafften, aus eigener Erfahrung beschrieben, und in sauber illuminirten Kupfern, nach dem Leben abgebildet vorgestellt werden. — J.J. Fleischmann, Nürnberg: 1-624.
- SCHLÜTER T. (1978): Zur Systematik und Palökologie harzkonserverter Arthropoda einer Taphozönose aus dem Cenomanium von NW-Frankreich. — *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)* **9**: 1-150.
- SCHNEIDER W.G. (1843): *Monographia generis Rhaphidiæ Linnaei*. — Grassii, Barthii et Socii, Vratislaviae: 1-96.
- SCHNEIDER W.G. (1851): *Symbolae ad monographiam generis Chrysopae, Leach*. — Apud Ferdinandum Hirt, Vratislaviae: 1-178.
- SCHREMMER F. (1983): Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und zum Kokonbau von *Mantispa styriaca*. — *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen* **35**: 21-26.
- STATZ G. (1936): Ueber neue Funde von Neuropteren, Panorpaten und Trichopteren aus den Tertiären Schiefer von Rott on Siebengebirge. — *Decheniana: Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins des Rheinlandes und Westfalens* **93**: 208-255.
- SZIRÁKI G. & L. GREVE (1996): Some Coniopterygidae (Neuroptera) from a mountain rainforest of Tanzania. — *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **42**: 81-88.
- TAUBER C.A. & M.J. TAUBER (1968): *Lomamyia latipennis* (Neuroptera, Berothidae) life history and larval descriptions. — *Canadian Entomologist* **100**: 623-629.
- TAUBER C.A. & M.J. TAUBER (1982): Sympatric speciation in Chrysopa: further discussion. — *Annals of the Entomological Society of America* **75**: 1-2.
- TAUBER C.A. & M.J. TAUBER (1989): Sympatric speciation in insects: perception and perspective. — In: OTTE D. & J.A. ENDLER (Eds), *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts: 307-344.
- THEISCHINGER G. (1999): Inventory of Australian Megaloptera larvae and resulting implications for the classification of the group (Insecta: Neuropterida). — *Stapfia* **60**: 85-100.
- TENIUS E. (2000): *Lebende Fossilien. Oldtimer der Pflanzen- und Tierwelt. Zeugen der Vorzeit*. — Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 1-228.
- TJEDER B. (1959): Neuroptera-Planipennia. The Lace-wings of Southern Africa. 2. Family Berothidae. — In: HANSTRÖM B., BRINCK P. & G. RUDEBEC (Eds), *South African Animal Life, Vol. 6*, Almqvist Wiksel, Stockholm: 256-314.
- TJEDER B. (1961): Neuroptera-Planipennia. The Lace-wings of Southern Africa. 4. Family Hemerobiidae. — In HANSTRÖM B., BRINCK P. & G. RUDEBEC (Eds), *South African Animal Life, Vol. 8*, Almqvist Wiksel, Stockholm: 296-408.
- TJEDER B. (1966): Neuroptera-Planipennia. The Lace-wings of Southern Africa. 5. Family Chrysopidae. — In HANSTRÖM B., BRINCK P. & G. RUDEBEC (Eds), *South African Animal Life, Vol. 12*, Almqvist Wiksel, Stockholm: 228-534.
- TJEDER B. (1967): Neuroptera-Planipennia. The Lace-wings of Southern Africa. 6. Family Nemopteridae. — In: HANSTRÖM B., BRINCK P. & G. RUDEBEC (Eds), *South African Animal Life, Vol. 13*, Almqvist Wiksel, Stockholm: 290-501.
- WACHMANN E. & C. SAURE (1997): *Netzflügler, Schlamm- und Kamelhalsfliegen: Beobachtung – Lebensweise*. — Naturbuch Verlag, Augsburg: 1-159.
- WÄGELE J.W. (2000): *Grundlagen der Phylogenetischen Systematik*. — Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 1-315.
- WALKER F. (1853): List of the specimens of neuropterous insects in the collection of the British Museum. Part II.-(Sialides-Nemopterides). — *British Museum, London*, [iii] + 193-476.
- WEELE H. W. van der (1908): *Ascalaphiden. Collections Zoologiques du Baron Edm. de Selys Longchamps*. — *Catalogue Systématique et Descriptif* **8**: 1-326.
- WEITSCHAT W. & W. WICHARD (2000): *Szenen aus dem Bernsteinwald*. — *Spektrum der Wissenschaft* **8**: 53-61.
- WEITSCHAT W. & W. WICHARD (2002): *Atlas of Plants and Animals in Baltic amber*. — Verlag Friedrich Pfeil, München: 1-256.

- WELLS M.M. & C.S. HENRY (1994): Behavioral responses of hybrid lacewings (Neuroptera: Chrysopidae) to courtship songs. — *Journal of Insect Behavior* **7**: 649-662.
- WHALLEY P.E.S. (1980): Neuroptera (Insecta) in amber from the Lower Cretaceous of Lebanon. — *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology* **33**: 157-164.
- WHALLEY P.E.S. (1983): *Fera venatrix* gen. and sp.n. (Mantispidae) from amber in Britain. — *Neuroptera International* **2**: 229-233.
- WHALLEY P.E.S. (1985): The systematics and palaeogeography of the Lower Jurassic insects of Dorset, England. — *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology* **39**: 107-189.
- WHITING M.F., CARPENTER J.C., Q.D. WHEELER & W.C. WHEELER (1997): The Strepsiptera problem: Phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. — *Systematic Biology* **46** (1): 1-68.
- WICHARD W. (1997): Schlammfliegen aus Baltischem Bernstein (Megaloptera, Sialidae). — *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg* **80**: 197-211.
- WICHARD W., ARENS W. & G. EISENBEIS (2002): Biological atlas of aquatic insects. — Apollo Books, Stenstrup: 1-339.
- WICHARD W. & M.S. ENGEL (2006): A New Alderfly in Baltic Amber (Megaloptera: Sialidae). — *American Museum Novitates*, no. 3513: 1-9.
- WICKLER W. (2006): Denk-Übungen in Sachen Mimikry. — *Biologie in unserer Zeit* **36** (4): 216-223.
- WILLMANN R. (1994): Raphidiodea aus dem Lias und die Phylogenie der Kamelhalsfliegen (Insecta: Holometabola). — *Paläontologische Zeitschrift* **68**: 167-197.
- WITHYCOMBE C.L. (1925): Some aspects of the biology and morphology of the Neuroptera. With special reference to the immature stages and their possible phylogenetic significance. — *Transactions of the [Royal] Entomological Society of London* **72**: 303-411.
- WUNDT H. (1961): Der Kopf der Larve von *Osmylus chrysops* L. (Neuroptera, Planipennia). — *Zoologische Jahrbücher (Abteilung für Anatomie und Ontogenie)* **79**: 557-662.
- ZIMMERMANN D. (2005): Alle gleich und doch verschieden ... Der *Chrysoperla carnea*-Komplex (Neuroptera: Chrysopidae) – Zusammenfassung der Ergebnisse von 20 Jahren Forschung. — *Linzer biologische Beiträge* **37** (1): 145-152.
- ZWICK P. (1967): Beschreibung der aquatischen Larve von *Neurorthus fallax* (RAMBUR) und Errichtung der neuen Planipennierfamilie Neurorthidae fam. nov. — *Gewässer und Abwässer* **44/45**: 65-86.

Anschrift der Verfasser:

Univ.-Prof. Dr. Ulrike ASPÖCK
 Naturhistorisches Museum Wien
 Burgring 7
 1010 Wien
 Austria
 E-Mail: ulrike.aspoeck@nhm-wien.ac.at

Univ.-Prof. Dr. Horst ASPÖCK
 Medizinische Universität Wien
 Klinisches Institut für Hygiene und
 Medizinische Mikrobiologie
 Abteilung für Medizinische Parasitologie
 Kinderspitalgasse 15
 1095 Wien
 Austria
 E-Mail: horst.aspoeck@meduniwien.ac.at

Die gondwanischen Aeshniden Australiens (Odonata: Telephlebiidae und Brachytronidae)

G. PETERS & G. THEISCHINGER

Abstract: Studying the relationships of the genus *Dendroaeschna* TILLYARD led to a phylogenetic analysis of the genus *Austroaeschna* SELYS, the family Telephlebiidae COCKERELL and the clade Euaeshnida BECHLY. Autapomorphies and synapomorphies are listed sequentially for each taxa involved, details are discussed and illustrated in three phylograms. The taxa *Pulchaeschna* subgen. nov. (type species: *Austroaeschna unicornis pulchra* TILLYARD) and Notoaeshnini trib. nov. (type genus: *Notoaeschna* TILLYARD) are formally established. Australian „brachytronine aeshnids“ (Panbrachytronoda tax. nov.: Telephlebiidae s. nov. and *Dendroaeschna* TILLYARD) are characterized in terms of their chorology and ecology. Numerous photographs of live dragonflies and prepared specimens document the diversity of morphology and coloration found among these insects.

Key words: Euaeshnida, Telephlebiidae, *Austroaeschna*, phylogeny; *Pulchaeschna* subgen. nov., Notoaeshnini trib. nov.

Inhalt

1. Einführung	517
2. Kurze Charakterisierung der Gattungen der australischen Brachytroninen	518
3. Die endemischen Taxa und ihre phylogenetischen Beziehungen	523
3.1. Das <i>Austroaeschna</i> -System	525
3.2. Das System der Telephlebiidae	530
3.3. Die Telephlebiidae im System der Euaeshnida BECHLY, 1996	535
4. Areale, ihre Orientierungen, Dimensionen nebst Verbreitungsmustern, Expansions- und Schrumpfungerscheinungen	540
5. Qualitäten der Lebensweise und ökologische Existenzparameter	545
6. Diskussion	547
7. Danksagung	552
8. Literatur	552

1. Einführung

Zum Thema „Diversität und Verbreitung“ schrieben M.J. TYLER, G.F. WATSON & A.A. MARTIN in „Ecological Biogeography of Australia“ (1981): „The sciences of biogeography and ecology depend to a great deal upon the existence of an accurate and stable taxonomic foundation. For any broad conclusion to be maintained it is also desirable that a large proportion of the taxa comprising the fauna be known and named.“ Über die australischen Libellen, die in diesem Beitrag vorgestellt werden sollen, gibt es umfassende Information von allen Arten in morphologischer, ökologisch-bionomischer und chorologischer Hinsicht. Demgegenüber aber existiert bis dato keine „stable taxonomic foundation“ im Sinne einer kritikfähigen Hypothese über ihre phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen.

Dieser Widerspruch hat zwei Ursachen. Zum einen gehören die Libellen in Australien wie auch in anderen Weltgegenden zu den seit Jahrzehnten intensiv erforschten Insektengruppen, die zudem die Vorteile einer in jeder Regionalfauna überschaubaren Artenzahl und relativ guter visueller und kollektorischer Zugänglichkeit bieten. Zum anderen hat die Beschränkung auf die konventionelle taxonomische Vergleichsmethode nach dem Muster „je ähnlicher, desto enger verwandt“, die im systematischen procedere nicht mehr sein kann als eine „0“ – oder Ausgangshypothese, die Vorstellung über das System der Odonata und ihrer Teiltaxa bis in das vergangene Jahrzehnt hinein dominiert. Innerhalb der Familie Aeshnidae unterschied man die Un-

terfamilie der „höheren“ Aeshninae von der „primitive“ der Brachytroninae, letztere wiederum untergliedert in die „more advanced“ Brachytronini und die „less advanced“ Gomphaeschnini (DAVIES & TOBIN 1985). Aus den Unzulänglichkeiten dieses typologischen Systementwurfes resultieren fast alle Schwierigkeiten, die „Brachytroninae“ Australiens für die zoogeographische Geschichte des Kontinents nutzbar zu machen. Obwohl das Verbreitungsmuster der Gruppe auf eine gondwanische Vergangenheit hinzudeuten scheint (als „southern group“), könnten andererseits südostasiatische Gattungen (*Cephalaeschna* SELYS und andere) ihre möglichen, wenn auch „remotely related“ Verwandten sein (LIEFTINCK 1954, J.A.L. WATSON 1981).

An diesem systematisch-zoogeographischen Rätsel entzündete sich unser Interesse an der Systematik und Phylogenie der australischen Brachytroninae. Die vom Juniorautor dieses Beitrages bereits geleistete taxonomische und feldbiologische Vorarbeit (s. THEISCHINGER im Literaturverzeichnis) galt uns als solide Ausgangsbasis zur Lösung des angezeigten Konfliktes. Wir wollen also versuchen, die Frage zu beantworten, ob und inwieweit die australischen brachytroninen Libellen eine geschlossene Abstammungsgemeinschaft sind oder ob es außerhalb des Kontinents Taxa gibt, die mit einer oder mehreren der australischen Arten enger verwandt sind als diese untereinander. Dazu sei noch angemerkt, dass die „Brachytrinae“ des herkömmlichen Systems nicht nur in Australien vertreten sind, sondern auch in Süd- und Nordamerika, in der Westpaläarktis und in der Orientalis vorkommen. Sie fehlen in Afrika und auf Madagaskar, in Indien außerhalb des Himalaja und auch von Sumatra bis Neuguinea sowie auf Neukaledonien und in Neuseeland.

Theoretische Grundlagen unserer Untersuchung sind die Phylogenetische Systematik (HENNIG 1950, AX 1984, SUDHAUS & REHFELD 1992, WÄGELE 2000) und das Evolutionäre Artkonzept (WILEY 1978, TEMPLETON 1989, PATERSON 1993, MAYDEN 1997, PETERS 1998). Der phylogenetisch-systematischen Analyse (Kap. 3) ist ein vor allem für den Nichtspezialisten gedachtes „Inventoryverzeichnis“ mit Kurzcharakteristika der zu diskutierenden Taxa vorangestellt (Kap. 2). Es reproduziert die derzeit noch gebräuchlichen taxonomischen Einstufungen der Arten und Artengruppen einschließlich der unerlässlichen nomenklatorischen Details. Dem Phylogenie-Kapitel (Kap. 3) folgen zwei Abschnitte, die die behandelten Libellenarten als lebendige Fortpflanzungsgemeinschaften und ihre aktuellen Existenzverhältnisse verständlich machen sollen: Die Areale, ihre Orientierungen und Dimensionen nebst Verbreitungsmustern, Ausbreitungs- und Schrumpfungerscheinungen (Kap. 4) sowie die Qualitäten der Lebensweise und die ökolo-

gischen Existenzparameter wie Einnischung, Larvalhabitate, Spezialisierungen, Konkurrenz etc. (Kap. 5). Wir meinen, dass Informationen aus chorologischen, eidonomischen und ökologischen Erhebungen für die Interpretation systematisch-phylogenetischer und zoogeographischer Hypothesen wertvoll sind. In der abschließenden „Diskussion“ (Kap. 6) soll vor allem erörtert werden, wie sich unsere Hypothesen und Befunde in das Gesamtbild der Aeshniden-Systematik und das der historischen Zoogeographie Australiens einordnen lassen.

2. Kurze Charakterisierung der Gattungen der australischen „Brachytroninae“

In die Aeshniden-Unterfamilie Brachytroninae wurden von DAVIES & TOBIN (1985) alle Gattungen gestellt, die nicht zu den Aeshninae gehören sollen, da ihre mediane Flügellängsader (MA) nicht zur Gabelbildung neigt und weil die Schaltadern Mediansupplement (Mspl) und Radialsupplement (Rspl) mit wenigen Ausnahmen nicht bogig nach hinten (sigmoid) ausgebeult sind (Abb. 1). Die Brachytroninae selbst wurden wiederum in zwei Teilgruppen (Tribus) untergliedert, die Brachytronini und die Gomphaeschnini. Erstere haben (wie die Aeshninae) eine Interradius-Gabel (IR2-Gabel), letztere angeblich keine. Inzwischen hat sich im Ergebnis phylogenetischer und kladistischer Untersuchungen herausgestellt, dass unter den herkömmlichen Gomphaeschnini ein hochrangiges monphyletisches Taxon „versteckt“ ist, das sehr wahrscheinlich die Schwestergruppe aller übrigen Aeshnidae darstellt, nämlich das der Gomphaeschnidae (BECHLY 1996, LOHMANN 1996, VON ELLENRIEDER 2002). Von den „außerhalb“ dieser Gomphaeschnidae noch verbliebenen Gomphaeschnini alter Lesart existieren in Australien zwei Gattungen: *Antipodophlebia* FRASER und *Telephlebia* TILLYARD. Alle übrigen australischen brachytroninen Libellen sollen zu den Brachytronini (Flügel mit IR2-Gabel, jedoch ohne „ausgebeulte“ Rspl und Mspl) gehören, verteilt auf sechs Gattungen: *Acanthaeschna* SELYS, *Austroaeschna* SELYS, *Austrophlebia* TILLYARD, *Dendroaeschna* TILLYARD, *Notoaeschna* TILLYARD und *Spinnaeschna* THEISCHINGER. Die bisherige Annahme, dass zu keinem der aufgezählten acht Genera irgendeine Art außerhalb des Kontinents gehören, wird zu einer wissenschaftlichen Aussage erst dann, wenn nachgewiesen werden kann, dass es sich bei ihnen um monophyletische Taxa (geschlossene Abstammungsgemeinschaften) handelt. Immerhin: alle bis dato diesen acht Gattungen zugeordneten Arten sind nicht etwa auf den Kontinent Australien im ganzen verteilt, sondern kommen mit einer Ausnahme (*Austroaeschna anacantha* TILLYARD) nur in Ost-Australien vor, und zwar in den Berg-

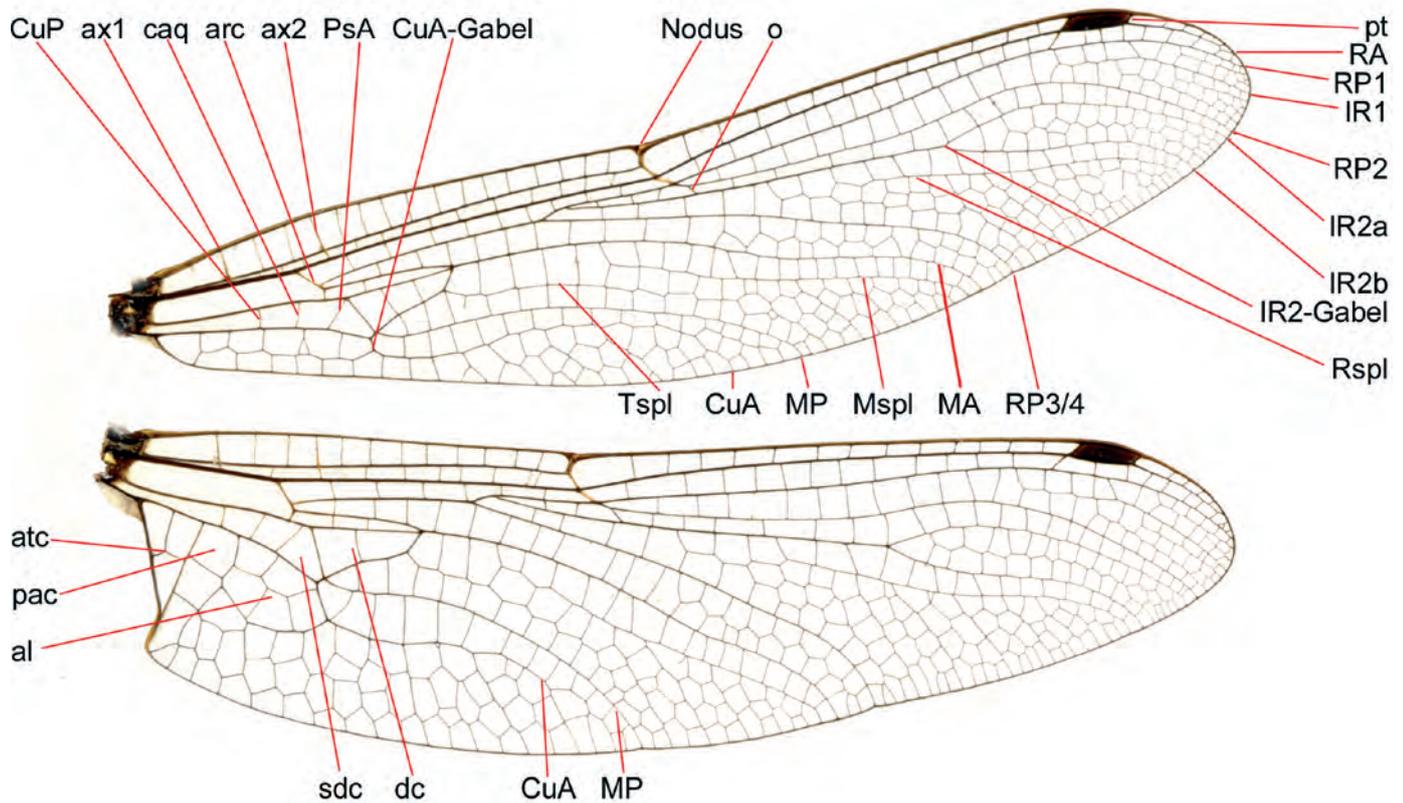


Abb. 1: Flügel von *Austroaeschna parvistigma* ♂ und die in dieser Arbeit häufig benützten Termini.

regionen des Great Dividing Range. Einige Arten markieren Areale, die bis hinab in die vorgelagerten Küstenregionen reichen oder sogar auf diese beschränkt sind.

Gomphaeschnini sensu DAVIES & TOBIN, 1985

Telephlebia SELYS, 1883

Dieses australische Genus der herkömmlichen Gomphaeschnini existiert in 6 Arten (THEISCHINGER 1985). Die Imagines aller Arten sind aphantochrom gefärbt; ihre Flügel haben oft gelb- bis goldbraune Längsstreifen und/oder Flecke (Taf. 1-3). Basal- und Cubitalraum haben akzessorische Queradern, die Subcosta ist transnodal über ein bis zwei Zellen verlängert (Abb. 2), und die Analschleife ist viel tiefer als breit (Abb. 3). Ihre Stirn ist schmal und in der Mitte zugespitzt (Abb. 4). Die Larven haben wie *Antipodophlebia* einen deutlich abwärts gekrümmten Epiproct (Abb. 5) und die Anzahl der Antennenglieder ist reduziert. Ihre Haut ist körnig und dicht mit feinsten Härchen besetzt (TILLYARD 1916).

Bei den Imagines der *T. tillyardi*-Gruppe mit den Arten *T. tillyardi* CAMPION, 1916 (Taf. 2 unten), *T. tryoni* TILLYARD, 1916 (Taf. 3 oben) und *T. undia* THEISCHINGER, 1985 (Taf. 3 unten) ist in beiden Geschlechtern nicht nur das 3., sondern auch das 4. Abdominalsegment tailliert, während bei den Spezies der *T. cyclops-*

Gruppe mit *T. cyclops* TILLYARD, 1916 (Taf. 1 oben), *T. godeffroyi* SELYS, 1883 (Taf. 1 unten) und *T. brevicauda* TILLYARD, 1916 (Taf. 2 oben) das 4. Segment seine zylindrische Gestalt weitgehend beibehalten hat.

Die Imagines fliegen vornehmlich in der Dämmerung bis zu weitgehender Dunkelheit. Sie jagen niedrig, oft über Lichtungen, Verkehrswegen und ähnlichen Plätzen und verbergen sich tagsüber überwiegend im schattigen Gebüsch und an unbesonnten Felswänden. Die Junglarven leben in detritus-reichen Felswannen und in den Kolken von Rinnsalen und kleinen Bergbächen. Die größeren Larven (Taf. 4 oben) verbringen offenbar einen Teil ihres Daseins außerhalb des Wassers und jagen auch dort (TILLYARD 1916). Sie führen mithin eine semiaquatische Lebensweise.

Antipodophlebia FRASER, 1960

A. asthenes (TILLYARD, 1916) (Taf. 4 unten) ist die einzige Art dieser Gattung. Ihre Männchen wurden erst 60 Jahre nach der Erstbeschreibung zweier Weibchen bekannt (THEISCHINGER 1977). Sie ist die kleinste aller australischen brachytroninen Libellen (um 35 mm Flügellänge) und eine der kleinsten Aeshniden überhaupt. Obwohl generell und insbesondere in der Genitalmorphologie Ähnlichkeiten und Übereinstimmungen mit *Telephlebia* und z. T. sogar mit *Austrophlebia* bestehen (Aphantochromie, über den Nodus hinaus verlängerte

Subcosta, Queradern im Basal- und Cubitalfeld der Flügel (Abb. 6)), hat *Antipodophlebia* ausgeprägte eigene „Schlüsselmerkmale“, wie z. B. eine breite bogig gerundete Stirn, ein relativ grobmaschiges Geäder (Taf. 4 unten), ein sehr kurzes Pterostigma und stark verkürzte Appendices superiores der Männchen, so dass ihre generische Sonderung gegenüber *Telephlebia*, zu der sie ursprünglich gestellt wurde, durchaus verständlich erscheint.

Die Imagines fliegen „erst nach Einbruch der Dämmerung auf kleinen Waldblößen entlang von Bergquellen“ in „schießendem Flug“ dicht über dem Boden, „eher wie Bremsen (Tabanidae) als wie Libellen erscheinend“ (THEISCHINGER 1978). Ihre Flugzeit fällt in den australischen Frühling und Frühsommer. Die Larven leben in ihren letzten Stadien außerhalb des Wassers an feuchten Plätzen unter Holz- und Rindenstücken an dicht bewaldeten Schluchthängen (WATSON & THEISCHINGER 1980).

Brachytronini sensu DAVIES & TOBIN, 1985

Notoaeschna TILLYARD, 1916

TILLYARD (1916) war es, der die erstbeschriebene Art, *N. sagittata* (MARTIN, 1901) (Taf. 5 oben), aus der Gattung *Austroaeschna* herauslöste, deren Spezies sie generell nicht unähnlich ist. Doch gemeinsam mit der anschließend vorzustellenden Gattung *Spinaeschna* unterscheiden sich die Arten von *Notoaeschna* in einigen Merkmalen deutlich von *Austroaeschna*: Antennen 6-gliedrig, Öhrchen breiter als lang, Appendices superiores der Männchen relativ lang und bogig einwärts gekrümmt, Endglied der Vesica spermalis mit langen Flagella (Abb. 7), Supraanalplatte der Weibchen deutlich zugespitzt oder mit dornartig verlängertem Mittelteil (Abb. 8), ventrale Portion des 10. Segments der Weibchen fein bestachelt, doch ohne Randzähnen. Die Larven, insbesondere die *Notoaeschna*-Larven (Taf. 7 oben links), haben auffallend lange und kräftige Beine, Epiproct und Paraprocte sind bestachelt, und auch bei weiblichen Larven ist ein Epiproct-Höcker vorhanden. Durch sehr große, prominente Dorsalfortsätze unterscheiden sich Junglarven von *Notoaeschna* sehr deutlich von denen von *Spinaeschna* (THEISCHINGER 2002). Und ebenso deutlich unterscheiden sich reife *Notoaeschna* und *Spinaeschna* Larven: *Notoaeschna*-Larven zeigen nur 1 Paar Glossen (Abb. 9), und ihre Abdominalsegmente tragen je einen stumpfen Stachel entlang der Rückenmitte.

Die Larven beider *Notoaeschna*-Arten, *N. sagittata* und der weiter nördlich verbreiteten *N. geminata* THEISCHINGER, 1982 (Taf. 5 unten), leben in kleinen Flüssen insbesondere an Stellen, wo sich das Wasser schäumend zwischen Steinen und Felsen ergießt („rapids“), und auch in „riffle“-Situationen von Bächen. Über diesen

„Stromschnellen“ jagen dann auch die Männchen niedrig hin und her – auf der Suche nach Weibchen, die versuchen, ihre Eier in die nasse Algenkruste der Gesteinsblöcke einzustechen oder, wie jüngst beobachtet (HAWKING et al. 2004), völlig unter Wasser gehend, epilithisch ablegen.

Spinaeschna THEISCHINGER, 1982

Die Imagines der beiden Arten dieser Gattung, *S. tripunctata* (MARTIN, 1901) (Taf. 6 oben) und *S. watsoni* THEISCHINGER, 1982 (Taf. 6 unten), unterscheiden sich von den offenbar nahverwandten *Notoaeschna*-Arten durch die im Vergleich zur Situation in den Vorderflügeln deutlich breiteren Diskoidaldreiecke in den Hinterflügeln sowie auch durch die erkennbar verdickten 8. und 9. Abdominalsegmente der Weibchen, deren anale Appendices zudem auffallend lang sind (Abb. 10).

Die *Spinaeschna*-Larven (Taf. 7 oben rechts) haben ein schlankeres Prämentum mit Glossen und Paraglossen, „gesägte“ Labialpalpen mit Endhaken und keine Dorsalstachel auf den Abdominalsegmenten, jedoch abdominale Seitenstachel bereits ab dem 3. Segment. Sie sind ebenfalls Bewohner montaner und submontaner Flüsse und Bäche, und *Spinaeschna*-Exuvien werden häufig zusammen mit solchen von *Notoaeschna* an denselben Stellen gefunden.

Dendroaeschna TILLYARD, 1907

Die in Richtung Flügelbasis versetzte zweite verstärkte Antenodalquerader (ax2) sollte das charakterisierende Merkmal der von BECHLY (1996) innerhalb der traditionellen Brachytroninae eingerichteten Familie Telephlebiidae sein. Als einzige „Australierin“ der Gruppe widerspricht *Dendroaeschna* dieser Zuordnung: ihre ax2 befindet sich in der normalen aeshniden-üblichen Position über dem Diskoidaldreieck (Abb. 11). *Dendroaeschna* ist monotypisch: *D. conspersa* TILLYARD, 1907 (Taf. 21). Ihre auffallend breite, an den Seitenkanten dicht borstenartig behaarte Stirn (Abb. 12) ist in Australien ohne Beispiel, hat jedoch Parallelen unter den himalajanisch-südchinesischen Genera *Gynacanthaeschna* FRASER und *Cephalaeschna* SELYS. Queradern im Basalfeld der Flügel, wie für *Telephlebia* und *Antipodophlebia* erwähnt, sind auch bei *Dendroaeschna* vorhanden.

Die Imagines der relativ kleinwüchsigen Art sind tagsüber, aber auch in der Dämmerung, aktiv, heliochrom gefärbt und wie die Arten von *Austroaeschna* und der oben behandelten Genera *Notoaeschna* und *Spinaeschna* im männlichen Geschlecht blauäugig. Sie fliegen in der Regel erst in der 2. Hälfte des Sommers und im Herbst. Die Larven leben in Bächen und kleinen Flüssen des Berg- und küstennahen Tieflands. Sie zeichnen sich durch zugespitzte Postocularlappen und dorsal gekielte

terminale Abdominalsegmente aus (Taf. 21 unten).

***Acanthaeschna* SELYS, 1883**

Neben der ebenfalls monotypischen *Dendroaeschna* ist *A. victoria* MARTIN, 1901 (Taf. 8) wohl die rätselhafteste Art der australischen Brachytroninen und zudem nur von sehr wenigen Plätzen bekannt (THEISCHINGER 2000). Die Imagines sind wie *Telephlebia* und *Antipodophlebia* aphantochrom gefärbt und haben wie diese relativ breite Flügel mit abgerundeten Spitzen. Das lange Pterostigma teilen sie lediglich mit *Telephlebia*, eine vergleichbar relativ offene Flügeladerung ist eher bei *Antipodophlebia* zu sehen. Mit den Spezies von *Austroaeschna* verbindet sie, abgesehen vom „offenen“ Geäder, die längliche Analschleife und der Mangel an akzessorischen basalen Queradern. Bemerkenswert sind einige gattungstypische Besonderheiten: der braune Längsstreif an den Thoraxseiten, eine akzessorische (zweite) Radius-Supplementärader (Rspl2), die dem Radiusast RP3/4 parallel verläuft, wobei beide Adern (RP3/4 und Rspl2) deutlich zum Flügelhinterrand umbiegen (Taf. 8 oben); der hintere Winkel des Diskoidaldreiecks stößt direkt auf die Analader (ALLBROOK & WATSON 1978) (Abb. 13).

Im Unterschied zu *Telephlebia* und *Antipodophlebia* scheint *Acanthaeschna* mehr tagaktiv zu sein. Die Larven (Taf. 8 unten) leben wahrscheinlich in stark beschatteten, tiefen Pfützen träge fließender Bäche und Fließchen des Küstentieflandes.

***Austrophlebia* TILLYARD, 1907**

Die Arten dieser Gattung sind die mit Abstand größten brachytroninen Libellen Australiens (Flügelänge über 60 mm, Abdomenlänge um 70 mm): *A. costalis* (TILLYARD, 1907) (Taf. 9 oben) und *A. subcostalis* THEISCHINGER, 1996 (Taf. 9 unten) (THEISCHINGER 1996). Es handelt sich um aphantochrome Odonaten mit goldbraunen Flügeln, die zudem ein braunes Band entlang ihres Vorderrandes aufweisen (Taf. 9). Innerhalb der Brachytroninae sind sie in ihrer Größe vergleichbar mit der japanischen *Boyeria maclachlani* SELYS und der nordamerikanischen *Epiaeschna heros* HAGEN; in ihrer Gesamterscheinung erinnern sie an gynacanthine Aeshniden. Zu ihren morphologischen Besonderheiten gehören ein relativ engmaschiges Geäder mit einer vielzelligen Analschleife, akzessorische Queradern in der Flügelbasis, eine schmale, mitten zugespitzte Stirn und das Vorhandensein eines thorakalen Metastigmalsstreifs (Taf. 9). Speziell bei den Larven gibt es eine Reihe von Merkmalen, in denen die *Austrophlebia*-Arten mit den Arten der Gattung *Austroaeschna* übereinstimmen oder ihnen ähnlich sind (THEISCHINGER 2002). Entsprechend der Größe der Imagines sind auch die reifen Larven von *Austrophlebia* (Taf. 7 unten) sehr groß

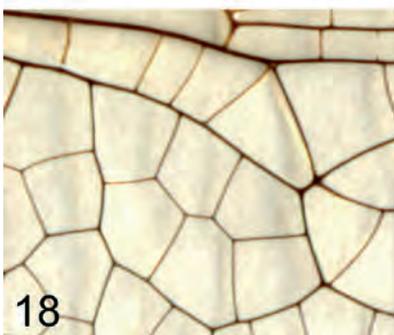
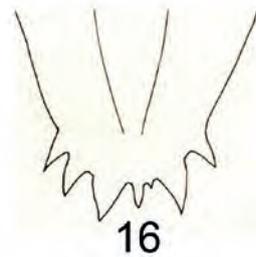
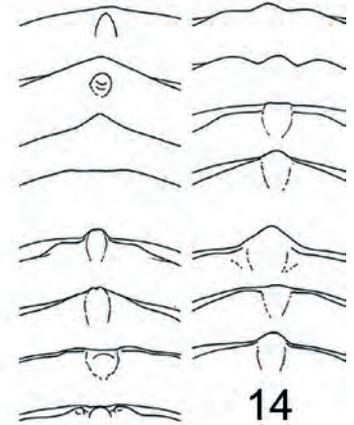
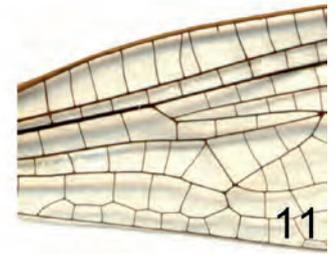
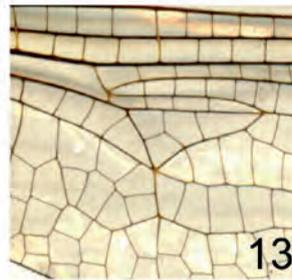
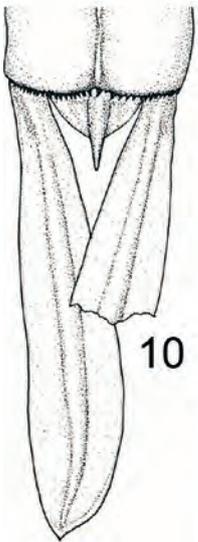
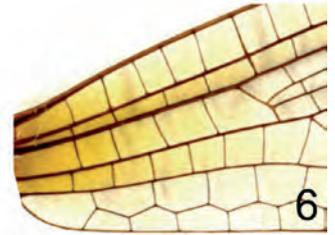
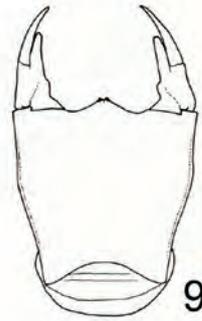
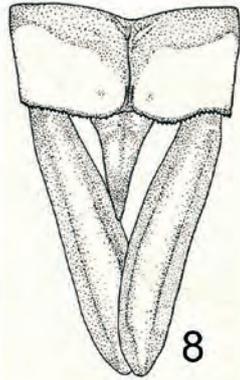
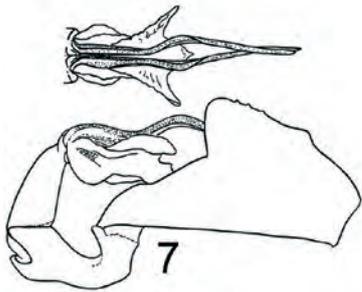
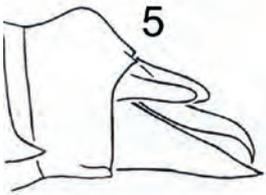
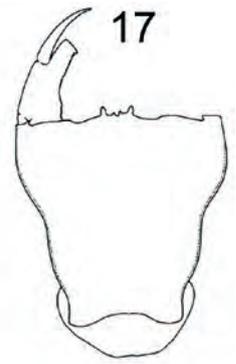
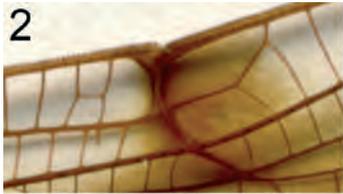
(Gesamtlänge bis 50 mm).

Durch ihre beiden Arten verkörpert *Austrophlebia* ein unter australischen Brachytroninen mehrfach wiederkehrendes disjunktes Verbreitungsmuster: *A. costalis* lebt südlich des 21. Breitengrades, *A. subcostalis* nördlich davon. Zwischen beiden Arealen befindet sich das „Paluma-Eungella gap“ (WATSON & THEISCHINGER 1984; THEISCHINGER 2001).

***Austroaeschna* SELYS, 1883**

Mit 20 oder 21 Arten stellen die bisher in dieser Gattung vereinigten Spezies die große Mehrheit der australischen Brachytroninae. Obwohl diagnostisch sicher von den übrigen australischen Genera unterscheidbar (THEISCHINGER 1982, WATSON et al. 1991), ist es schwierig, die Monophylie dieser Gruppe zu begründen. Die der Gattung zugerechneten Arten haben einen vom Augenhinterrand-Kiel separierten Postgenae-Wulst, dem bei etlichen Arten die sogenannten Postokularloben aufsitzen (Abb. 14). Bei einer ganzen Reihe von Arten ist das Occipitaldreieck auf seiner Rückseite mit einem nach hinten gerichteten pfropfenförmigen Fortsatz ausgestattet. Dieser „occipital knob“ (Abb. 15) findet sich aber auch bei den Imagines von *Notoaeschna* und *Spinaeschna*. Die basale Portion von Segment 10 der Weibchen ist als „zahntragende Platte“ mit deutlich entwickelten apikalen Zähnen ausgebildet (Abb. 16), und der Vorderrand des Labiums der Larven trägt 2 Paare von Tuberkeln, die Glossen und Paraglossen (Abb. 17). In Analogie zu *Acanthaeschna* zeigen alle Arten eine deutliche Tendenz zur axialen Streckung der Analschleife (Abb. 18).

Ausgangspunkt für die systematische Erforschung der Gattung war ihre vom Juniorautor seit langem praktizierte Unterteilung in mehrere Teilgruppen: die *A. forcipata*-Gruppe mit den Arten *A. forcipata* (TILLYARD, 1907) (Taf. 10 oben) und *A. weiskei* (FÖRSTER, 1908) (Taf. 10 unten) (bereits von FÖRSTER (1908) als *Dromaeschna* FÖRSTER herausgestellt), die *A. pulchra*-Gruppe (jetzt *Pulchaeschna* subgen. nov.) mit *A. pulchra* TILLYARD, 1909 (Taf. 11 oben), *A. eungella* THEISCHINGER, 1993 (Taf. 11 unten) und *A. muelleri* THEISCHINGER, 1982 (Taf. 12 oben), die *A. unicomis*-Gruppe mit *A. unicomis* MARTIN, 1901 (Taf. 13 oben), *A. pinheyi* THEISCHINGER, 2001 (Taf. 13 unten), *A. speciosa* SJÖSTEDT, 1917 (Taf. 14 oben), *A. cooloola* THEISCHINGER, 1991 (Taf. 14 unten), die *A. subapicalis*-Gruppe mit *A. subapicalis* THEISCHINGER, 1982 (Taf. 16 oben), *A. atrata* MARTIN, 1909 (Taf. 16 unten), *A. hardyi* TILLYARD, 1917 (Taf. 17 oben) und *A. tasmanica* TILLYARD, 1916 (Taf. 17 unten) und schließlich die *A. multipunctata*-Gruppe mit *A. multipunctata* (MARTIN, 1901) (Taf. 19 oben), *A. obscura* THEISCHINGER, 1982 (Taf. 19 unten), *A. parvistigma*



(SELYS, 1883) (Taf. 18 unten), *A. sigma* THEISCHINGER, 1982 (Taf. 20 oben) und *A. christine* THEISCHINGER, 1993 (Taf. 20 unten). Mehr oder weniger außerhalb dieser Gruppen verblieben *A. anacantha* TILLYARD, 1908 (Taf. 15 unten), *A. flavomaculata* TILLYARD, 1916 (Taf. 18 oben) und *A. inermis* MARTIN, 1901 (Taf. 12 unten).

Alle *Austroaeschna*-Imagines sind mehr oder minder von mittlerer Größe. Sie sind heliochrom gefärbt (Tafeln 11-20) und tagaktiv, obwohl die Lichtverhältnisse in Regenwaldbächen der Tropen oft dämmerungsähnlich sind. Ihre rheophilen Larven (Taf. 15 oben) leben an Bergbächen und Bergflüssen, mitunter auch in kleinen Quellrinnalen.

Zum Abschluss sei bemerkt, dass Bemühungen des Juniorautors und einer Anzahl anderer in- und ausländischer Sammler, in den letzten 14 Jahren noch unbeschriebene australische „Brachytroninen“ zu finden, bisher weitgehend erfolglos waren. Überdies konnte an den Juniorautor herangetragenen Identifikationsanforderungen bezüglich Imagines und Larven vernünftiger Größe von zahlreichen Lokalitäten Australiens in allen Fällen entsprochen werden. Damit sollte man annehmen können, dass alle existierenden Arten (nach den herkömmlichen Artbegriffen) bekannt sind und dass über die diesen Begriffen entsprechende Abgrenzung der Arten ausreichende Sicherheit besteht. Es ist jedoch auch zu bedenken, dass nur wenige Sammler ein sehr großes und an vielen Stellen schwer- bis unzugängliches

Gebiet und eine nicht gerade leicht zu sammelnde Gruppe von Libellen nicht 100%ig bewältigen können.

3. Die endemischen Taxa und ihre phylogenetischen Beziehungen

Die überraschende Vielgestaltigkeit der australischen Brachytroninen offenbart sich in den beträchtlichen generellen und speziellen morphologischen Unterschieden zwischen den Gattungen und bisweilen selbst zwischen Arten einer Gattung. Vor diesem Hintergrund machte es sich zum einen erforderlich, eine relativ hohe Anzahl von Merkmalen und Merkmalkomplexen zu untersuchen und zum anderen alle verfügbaren rezenten Genera der Neoaeshnida BECHLY, 1996 zu Vergleichen heranzuziehen. Einzig die Vielzahl der geprüften Taxa bot hinreichende Chancen für zuverlässige Lesrichtungsentscheidungen zwischen den alternativen, oft auch nur graduell abgestuften Ausprägungen der Charaktere im Sinne von „eher ursprünglich“ (plesiomorph) contra „relativ abgeleitet“ (apomorph). Außerdem erleichterte die breit angelegte Materialbasis eine Unterscheidung zwischen der Mehrfachentstehung homologer Strukturen und einer mehrfachen Reduktion derselben sowie auch das Auffinden von Abhängigkeiten (Koppelungen) in den phylogenetischen Abwandlungen von zwei oder mehr Merkmalen. Die Mehrfach-Expression resp. Mehrfach-Unterdrückung von Merkmalqualitäten in einzelnen Subtaxa eines Taxons, von BRUNDIN (1976) als „unique inside parallelisms“ und von SAETHER (1979) als „underlying synapomorphies“ bezeichnet, sind auch bei den Neoaeshnida ein generell verbreitetes und nicht gerade seltenes Phänomen.

Wir analysierten vier Komplexe von Charakteren:

- a) Merkmale des Flügelgeäders: Proportionen der basalen Flügelzellen (Basal-, Cubital- und Subdiskoidalzelle, Diskoidalendreieck, Analschleife und Analdreieck) nebst den Positionen der verstärkten Antenodalqueradern, des Arculus und Nodus sowie des „anal crossing“ (Rudiment des Cubitus posterior); Vorhandensein resp. Fehlen akzessorischer Queradern in den basalen Flügelfeldern, Position und Gestalt des Pterostigmas und der Interradius-Gabel; Besonderheiten im Verlauf der Längsadern und im Adernetz der jeweils zwischen ihnen liegenden Flügelbereiche.
- b) Strukturen und Proportionen von Kopf, Thorax und Abdomen nebst Anhangsorganen (Mundteile, Antennen, Augen, Beine, sekundäre Geschlechtsorgane, Analanhänge); Besonderheiten in den Oberflächenstrukturen und Proportionen der Körperteile, insbesondere des Kopfes und der Abdominalsegmente.
- c) Zeichnungs- und Färbungsmuster der einzelnen Körperabschnitte unter den Aspekten ihrer Ausgestal-

Abb. 2-20: (2-5) *Telephlebia*: (2) *T. tryoni* ♀, Vorderflügel; (3-5) *T. godeffroyi*: (3) ♂, Hinterflügel; (4) ♂, Kopf, dorsal; (5) ♂ Larve, Abdomenende, lateral; (6) *Antipodophlebia asthenes* ♀, Vorderflügel; (7, 8) *Notoaeschna sagittata*: (7) ♂, Penoid, lateral, und Endglied, ventral; (8) ♀, Abdomenende, dorsal; (9) *Notoaeschna sagittata* Larve, Labium, ventral; (10) *Spinaeschna tripunctata*, ♀, Abdomenende, dorsal; (11, 12) *Dendroaeschna conspersa*: (11) ♂, Vorderflügel; (12) ♀, Kopf, dorsal; (13) *Acanthaeschna victoria* ♂, Hinterflügel; (14) Augenhinterrand-Kanten und Postgenae-Kiele: (links): *Notoaeschna sagittata* ♂ (2 Ansichten), *Acanthaeschna victoria* ♂ (2 Ansichten); *Austroaeschna pulchra* ♂; *A. cooloola* ♀; *A. unicornis* ♂; *A. anacantha* ♀; (rechts): *Austrophlebia costalis* ♂ und ♀; *Dromaeschna forcipata* ♂; *D. weiskei* ♂; *Austroaeschna subapicalis* ♂; *A. flavomaculata* ♂; *A. multipunctata* ♂; (15-20) *Austroaeschna*: (15) *A. subapicalis* ♀, Kopf, dorsal; (16) *A. speciosa* ♀, Subanalplatte, ventral; (17) *A. atrata* Larve, Labium, ventral; (18, 19) *A. parvistigma* ♂: (18) Hinterflügel; (19) Vorderflügel; (20) *A. flavomaculata* ♂, Hinterflügel.

tung und Differenzierung.

d) Morphologische Merkmale, Größe und Proportionen reifer Larven anhand von Exuvien.

Im Verlaufe der Erhebungen stellten sich unserer Ausgangshypothese „Alle australischen Brachytroninae sensu DAVIES & TOBIN, 1985 konstituieren ein Monophylum“ zunehmende Argumentationsschwierigkeiten entgegen. Wir fanden Kongruenzen zwischen der australischen *Telephlebia* und den holarktisch/orientalisch verbreiteten Arten der Gattung *Boyeria* MCLACHLAN, 1896, und als ein „Stein des Anstoßes“ erwies sich auch *Dendroaeschna*. Die Individuen dieser monotypischen Gattung (*D. conspersa*) zeigen nicht nur abweichend von allen übrigen „Australiern“ (Abb. 19, 20) die zweite verstärkte Antenodalquerader (ax2) in „aeshnidengerechter“ Position über dem Diskoidaldreieck (Abb. 11), sondern stimmen auch in der extrem breiten, frontal längsgekielten Stirn (Abb. 12) mit der himalajanischen *Gynacanthaeschna* FRASER, 1921 überein. Die Frage nach eventuellen australisch-asiatischen Verbindungen von *Telephlebia* und *Dendroaeschna* hat uns über Jahre beschäftigt. Wir entwarfen, diskutierten und verwarfen fast ein Dutzend von Phylogrammen der australischen Brachytroninae mit und ohne Einschluss ihrer möglichen Verwandten außerhalb des Kontinents, ehe wir die nun hier vorzutragende Version ihrer Monophylie und inneren Hierarchie als eine diskussionswürdige Ausgangsbasis für weitere Untersuchungen erachteten. Diese Version beruht vor allem auf zwei wesentlichen Einsichten, zu denen wir im Ergebnis der komplexen Merkmalsvergleiche schließlich gekommen sind.

1. Die ax2-Verlagerung von einer Position über der Mitte des Diskoidaldreiecks auf ein Niveau zwischen seinem Basalwinkel und dem Arculus (Abb. 20) ist keine Synapomorphie der Telephlebiidae COCKERELL, 1913. Wir fanden die Verlagerung („recessed ax2“) in Beschränkung auf die Vorderflügel auch bei *Allopetalia* SELYS, 1873 und bei allen von BECHLY et al. (2001) abgebildeten Angehörigen seiner fossilen Gomphaeschnaoidinae. Es ist sogar wahrscheinlich, dass sie bereits bei der jurassischen *Eumorbaeschna* BECHLY et al., 2001 ausgebildet war (BECHLY et al. 2001, l.c., S. 140). Nach diesen Beobachtungen erscheint eine „Basalverschiebung“ von ax2 im Vorderflügel als eine Autapomorphie der Euaeschnida BECHLY (= Aeshnidae FRASER, 1957) oder doch zumindest der Neoaeshnida sensu BECHLY et al., 2001, die dann von verschiedenen Subtaxa aufgegeben wurde, so z. B. bei den Gomphaeschninae sensu BECHLY et al., 2001, repräsentiert durch *Gomphaeschna* SELYS, 1871, *Sarasaeschna* KARUBE & YEH, 2001, *Oligoaeschna* SELYS, 1889 und *Linaeschna* MARTIN, 1908, bei den brachytroninen Genera *Dendroaeschna*, *Plan-aeschna* MCLACHLAN, 1896 und *Limnetron* FÖRSTER,

1908 (bei den beiden letzteren mit individuellen Ausnahmen), bei allen Arten der *Brachytron*-Gruppe (*Brachytron* EVANS, 1845, *Aeschnophlebia* SELYS, 1883, *Epi-aeschna* HAGEN, 1875, *Nasiaeschna* SELYS, 1900, *Tetracanthagyna* SELYS, 1883) und schließlich auch bei allen Formen der Aeshninae sensu DAVIES & TOBIN, 1985 einschließlich *Basiaeschna* SELYS, 1883 und *Oplon-aeschna* SELYS, 1883.

Die Telephlebiidae COCKERELL im Umfang der ihnen von BECHLY (1996) zugesellten Gattungen zeigen die basale Verlagerung der ax2 auch in den Hinterflügeln (mit Ausnahme von *Acanthaeschna*). Die Ausdehnung der Translokation von ax2 auf die Hinterflügel dürfte eine Synapomorphie dieses Taxons sein, *Plan-aeschna* und *Dendroaeschna* wiederum ausgenommen. Es sei angemerkt, dass unsere Schwierigkeiten in der phylogenetischen Beurteilung des Merkmals „Basalverschiebung von ax2“ nicht nur im Auffinden von Merkmalabwandlungen lagen, durch deren Bewertung ihr mehrfacher Wechsel zum vertrauten „Normzustand“ (ax2 über dem Flügeldreieck) wahrscheinlich gemacht werden konnte, sondern auch darin, dass die Basalverschiebung, wie bereits von BECHLY (1996) angemerkt, ein eher quantitatives Charakteristikum darstellt: ax2 kann, abweichend von seiner reversen Position bei den Aeshninae und Gomphaeschninae, sowohl auf Höhe des basalen Viertels des Diskoidaldreiecks als auch seines basalen Winkels stehen, ferner zwischen Diskoidaldreieck- und Arculus-Niveau, auch über dem Arculus und schließlich sogar kurz vor ihm. Leicht variierende Positionen kommen individuell in allen Gattungen vor. Besonders deutlich sind sie innerhalb der westpaläarktischen *Boyeria*-Spezies. Dem Normzustand angenäherte ax2-Positionen über dem Basalwinkel des Flügeldreiecks oder gleich distal von ihm sind relativ häufig bei *Plan-aeschna*- und *Limnetron*-Individuen zu sehen.

Schließlich sei erwähnt, dass species- und gruppentypische Unterschiede in der Position einzelner Elemente des Flügelgeäders nicht auf die Stellung des ax2 beschränkt sind. Es gibt sie auch hinsichtlich der ersten verstärkten Antenodalquerader (ax1), des Arculus, des rudimentären Cubitus posterior (CuP-Kreuzung), des Nodus und Pterostigmas, der Interradius-Gabel (IR2-Gabel), um nur die auffälligsten zu nennen. Einige von ihnen werden noch im Detail zu erörtern sein.

2. Innerhalb monophyletischer Taxa niederer Hierarchiestufen, etwa auf dem herkömmlichen Familien- und Unterfamilienniveau, existiert, wie schon angedeutet, ein großes Reservoir an Parallelismen (Homoplasien), die sich in der Expression gleichförmiger homologer Merkmalausprägungen in einzelnen Subtaxa dokumentieren. Selbst Merkmale, die ausschließlich oder doch fast ausschließlich nur bei den Aeshnodea zu fin-

den sind, wie etwa die IR2-Gabel oder bestimmte Queradern im basalen Teil des Flügels, machen keine Ausnahme. Auch so auffallende „Besonderheiten“ wie eine breite Stirn, Farbmale auf den Flügeln, Verdichtung oder Vergrößerung des Geädernetzes, verbreiterte Hamular-Durchlässe, verlängerte Abdominalsegmente, Hinterleib der Männchen ohne „Taille“ usw. wurden mehrfach hervorgebracht. Sehr häufig sind Reduktionen in Struktur- und Zeichnungsmerkmalen.

Da wir anfänglich nur sehr vage Vorstellungen über eine mögliche Monophylie der brachytroninen Aeshniden Australiens hatten und da uns die Annahme einer Monophylie für die Gesamtheit ihrer in Australien existierenden Genera nach einigen Voruntersuchungen auch nur als eine von mehreren denkbaren Hypothesen erschien, begannen wir mit der phylogenetischen Analyse „von unten“: An den Anfang unserer Ermittlungen stellten wir die artenreichste und hinsichtlich der einzelnen Spezies gut bearbeitete Gattung *Austroaeschna* SELYS, 1883 (THEISCHINGER 1978, 1982, 1993, 2001). Diesem Teil der Arbeit folgte die Untersuchung der systematischen Beziehungen zwischen allen australischen Gattungen, und nach dem Entwurf einer vertretbaren Monophylie-Hypothese für deren Mehrheit stellte sich schließlich die Frage nach ihren Verwandtschaftsbeziehungen zu den außer-australischen Brachytroninen. Der Versuch, eine Antwort auf diese Frage zu finden, führte unvermeidlich zu einer Prüfung der Monophylie aller generischen und supragenerischen Taxa der Euaeshnida BECHLY, 1996. Zu unserem Bedauern, weil vermutlich Verwirrung stiftend, fielen die Prüfungen in einer Reihe von Fällen negativ aus: es fanden sich sowohl paraphyletische als auch polyphyletische „Taxa“ wie z. B. die der Gynacanthini sensu DAVIES & TOBIN, 1985. Der hier (s. Kap. 3.3.) zu offerierende Vorschlag eines phylogenetischen Systems der Euaeshnida ist das Ergebnis unserer Studien, von dem wir annehmen, dass es einen Fortschritt in der Aeshniden-Systematik darstellt, jedoch keineswegs „der Weisheit letzten Schluss“.

3.1. Das *Austroaeschna*-System

Die in der Monographie von THEISCHINGER (1982) dem Genus *Austroaeschna* zugerechneten beiden Arten der von FÖRSTER (1908) aufgestellten Gattung *Dromaeschna* (*forcipata* und *weiskei*) erwiesen sich als Schwestergruppe aller übrigen Arten von *Austroaeschna*. *Dromaeschna* ist deshalb als Genus zu revalidieren. Spezies typica ist *Dromaeschna forcipata* (TILLYARD, 1907).

Austroaeschna ist mit 18 oder 19 Spezies die auf traditionellem Gattungsniveau mit Abstand artenreichste Gruppe der australischen Telephlebiiden. An der Monophylie des Taxons ist kaum zu zweifeln. Gewisse Un-

sicherheiten im Phylogramm der Gattung (Abb. 21) betreffen die *unicornis*-Gruppe sowie die terminale Dreiergruppe *obscura/sigma/christine*. Zum einen könnte es sich erweisen, dass *A. unicornis pinheyi* THEISCHINGER, 2001 eine distinkte Spezies darstellt (wie in unserem Schema prognostiziert) und zum anderen ist nicht auszuschließen, dass nicht *A. sigma*, sondern *A. obscura* die Schwesterart von *A. christine* sein könnte.

Zum Verständnis der Auflistung der Autapomorphien der Subtaxa und Spezies von *Austroaeschna* mögen noch einige Anmerkungen nützlich sein. Vor allem müssen drei Strukturen auf der Rückseite der Kopfkapsel im Bereich des Occipitale und der Postgenae erwähnt werden, die *Austroaeschna* und z.T. auch ihre nächstverwandten Genera synapomorph kennzeichnen: Occipital-Zapfen, separate obere Postgenae-Kiele und Postocular-Zipfel.

Die Ausformung eines Occipital-Zapfens (Abb. 15) ist ein apomorpher Grundmuster-Charakter der Telephlebiiden, der allerdings im Verlaufe ihrer Stammesgeschichte in mehreren Subtaxa reduziert wurde. Er hat sich bei 2 von 6 *Telephlebia*-Spezies erhalten, bei allen vier Arten der Notoaeschnini trib. nov. (s. Kap. 3.2.) und im Falle von *Austroaeschna* bei den Spezies von *Pulchaeschna* subgen. nov., den Arten der *A. unicornis*-Gruppe, bei *A. anacantha* sowie bei zwei der vier Spezies der *A. subapicalis*-Untergruppe. Unter den non-australischen Brachytroninen fanden wir einen kleinen Occipital-Zapfen nur bei der nordamerikanischen *Nasiaeschna*.

Synapomorph auf *Austroaeschna* und *Dromaeschna* beschränkt ist die Separation der zu beiden Seiten des Occipitale verlaufenden flach-kantigen oberen Postgenae-Kiele von den Hinterkanten der Komplexaugen (Abb. 14). Die plesiomorphe Alternative besteht in der Vereinigung der Postgenae-Kiele mit den Hinterkanten der Augen in einigem Abstand jederseits des Occipitale (Abb. 14).

Auch die bei den Weibchen den Postgenae-Kielen zu beiden Seiten des Occipitale aufgesetzten Postocular-Zipfel sind wahrscheinlich eine *Dromaeschna/Austroaeschna*-Synapomorphie (Abb. 15). Eine gewisse Unsicherheit resultiert aus dem Umstand, dass sie nur bei *D. forcipata* vorhanden sind, während sich bei *D. weiskei* nicht einmal Spuren von ihnen finden lassen. Allerdings: sie fehlen bis auf geringe Reste auch den Arten der *unicornis*-Gruppe von *Austroaeschna* (mit Ausnahme von *A. inermis*, deren Weibchen meist noch kleine Postocular-Zipfel zeigen). Die Weibchen von *A. (P.) pulchra* tragen generell ein Paar Hörnchen oberhalb der weitgehend reduzierten Postocular-Zipfel (Abb. 22), und die Arten der terminalen Gruppierung *obscura/sigma/christine* haben nur „noch“ schwache Andeutungen dieser Struktur.

Aus der nachfolgenden Auflistung der Aut- und Synapomorphien der *Austroaeschna*-Subtaxa ist abzulesen, dass wesentliche Argumente zur phylogenetischen Struktur der Gattung über vergleichende Analysen der Abänderungen der hellen Zeichnungselemente an Kopf, Thorax und Abdomen gewonnen wurden. Gleiches gilt auch für die diesbezüglichen Unterschiede zwischen *Austro-*

aeschna und *Dromaeschna* (s. Kap. 3.2.). Abweichend von ihren Grundmuster-Eigenschaften können helle Streifen, Flecken und Tüpfel von Art zu Art sowohl bis zum Verschwinden verkleinert als auch vergrößert sein; einzelne Elemente können miteinander verschmelzen, und es können „neue“ (im Grundmuster nicht vorhandene) gruppen- und artspezifische Elemente hinzutreten (Abb. 24, 27, 28, 35, 38, 43, 45, 46; Taf. 10-20).

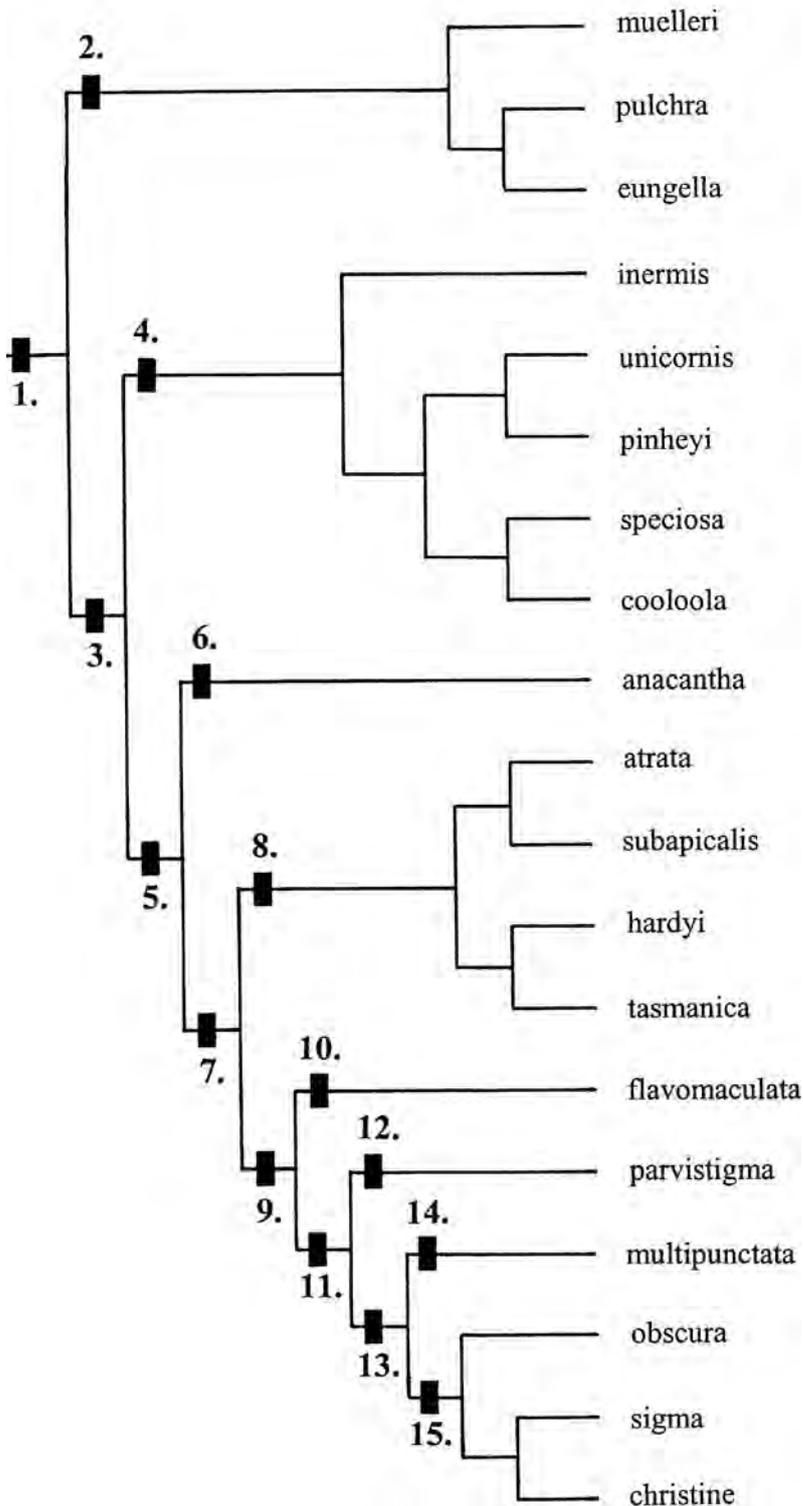


Abb. 21: Phylogramm von *Austroaeschna*.

Aut- und Synapomorphien

1. *Austroaeschna*

abdominale Anterodorsalflecken (AD) primär paarig angelegt
unpaare dorsomediane „Signalflecken“ auf den terminalen Abdominalsegmenten (underlying synapomorphy)

Augen der adulten Männchen blau

2. Subgenus *Pulchaeschna* subgen. nov. (Typusart:

Austroaeschna unicornis pulchra TILLYARD, 1909; einschließlich *A. pulchra*, *A. eungella*

THEISCHINGER und *A. muelleri* THEISCHINGER)

Stirn auf über 50% der Kopfbreite verbreitert (Taf. 11, 12 oben)

Ovipositor beim Weibchen und im letzten Larvenstadium Segment 10 deutlich überragend

Abdominalflecken bis auf die markanten Anterodorsalia (AD) reduziert (Taf. 11, 12 oben)

larvales Prämentum schlank (Längen/Breiten-Index 1.7-1.8)

2.1. *A. (P.) muelleri*

Signalflecken“ auf Abdominalsegment 9 in beiden Geschlechtern vergrößert (Taf. 12 oben)

2.2. *A. pulchra/eungella*

Postocular-Zipfel stark verkleinert (Abb. 22, 23)

Appendix inferior verbreitert (parallel so bei *A. inermis* und der *subapicalis*-Untergruppe)

terminale Abdominalsegmente der Larven dorsal gekielt

2.2.1. *A. (P.) pulchra*

Weibchen mit Hörnchen über den Resten der Postocular-Zipfel (Abb. 22)

2.2.2. *A. (P.) eungella*

einzelne Individuen mit „offener“ Analschleife (parallel zu *Dendroaeschna*) (Taf. 11 unten)

Seitenstachel am larvalen Abdominalsegment 5 winzig

3. Subgenus *Austroaeschna*

IR2-Gabel mit eingefügter mittlerer Zellreihe (Taf. 12 unten, 13, 14 oben, 15 unten, 16, 17)

Analschleife überwiegend länger als tief (Abb. 18)

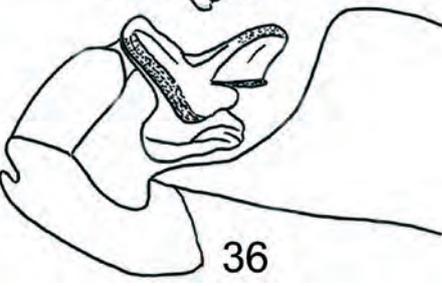
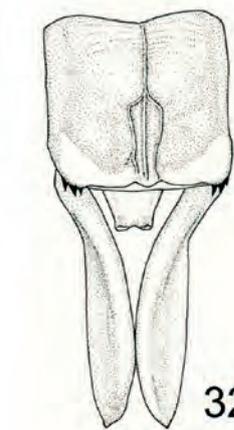
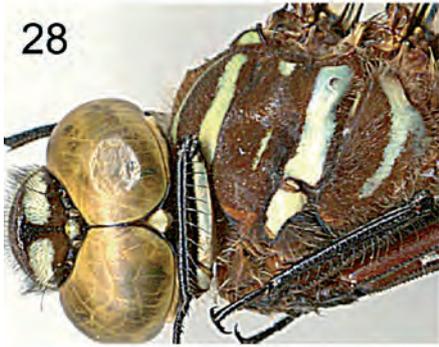
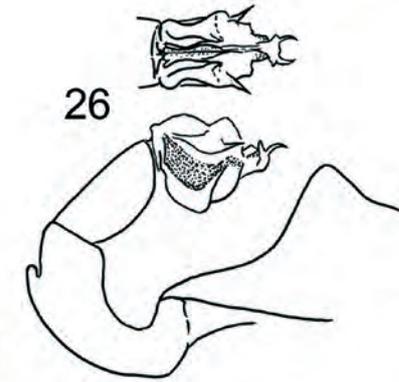
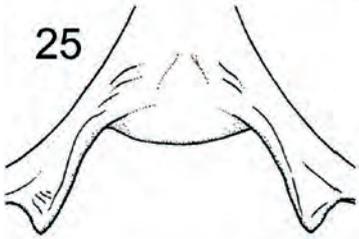
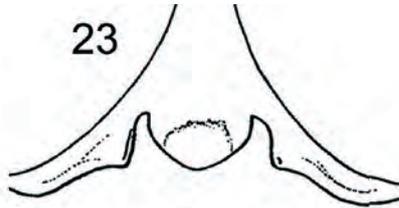
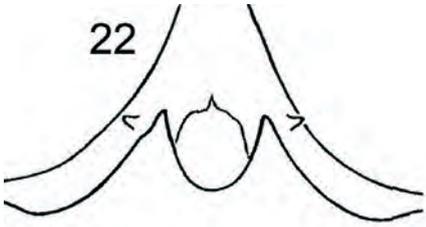
mindestens 3 Zellen zwischen Analschleife und Flügelhinterrand

Mesepimeralstreif in Tüpfel aufgelöst (Abb. 24)

Metepimeralstreif, von der ursprünglichen Schrägstellung abweichend, unterschiedlich abgewandelt

- (Abb. 24, 27, 28, 35, 38, 43, 45, 46)
 paarige helle Flecken auf den Ventralpartien der abdominalen Terga
- 4. A. unicornis-Gruppe**
 Postocular-Zipfel bis auf geringe Reste reduziert
 Mesepimeralstreif bis auf ein oberes und ein unteres Fleckchen reduziert (Abb. 24)
 Metastigmalstreif sekundär komplett (Abb. 24)
 Metepimeralstreif schmal sichelförmig, dahinter ein längliches Fleckchen (Abb. 24)
 Subgenitalplatte der Weibchen mit reduzierter Anzahl (9-5) randständiger oligomerer Dornen (Abb. 16)
- 4.1. A. inermis**
 Occipital-Zapfen mit Rückwand des Occipitale verschmolzen (Abb. 25)
 Wülste des Penoid-Endgliedes mit drei Paar Stacheln (Abb. 26)
 Appendices superiores (Männchen) kürzer als Segment 10
 nur unteres Teilfleckchen des Mesepimeralstreifs erhalten (Abb. 27)
 Larven mit auffallend langen kräftigen Beinen
- 4.2. A. unicornis-Untergruppe**
 Analschleife deutlich länger als tief (Taf. 13, 14)
 Tendenz zur Vereinigung der AD, AL (Anterolateralflecken), ML (Mediolateralflecken) und MD (Mediodorsalflecken) auf Abdominalsegment 8 zu einem „Signalfleck“ (Taf. 13, 14)
 larvaler Meso- und Metathorax mit je einem Paar deutlicher Lateralhöcker
- 4.2.1. A. unicornis/pinheyi**
 deutliche verlängertes Abdomen infolge Streckung von Segment 8: bei Männchen das 5.7-6.1 fache der Kopfbreite erreichend (Norm bei *Austroaeschna* ist das 5.2-5.4 fache; parallel so bei *Notoaeschna* und *Dromaeschna*)
- 4.2.1.1. A. unicornis (+ „intermediates“)**
 auf Segment 8 entfallen bei den Männchen 9.3-9.5% der Abdomenlänge (bei *A. pinheyi* nur 8.9-9.1%)
- 4.2.1.2. A. pinheyi**
 unterer Fleck des Mesepimeralstreifs nur als schwaches Strichelchen erhalten (Abb. 28)
 Segment 10 des Männchens im Profil steil gerundet abfallend (Abb. 29) (flach gerundet bei *A. unicornis*; Abb. 30)
- 4.2.2. A. speciosa/cooloola**
 Vorderflügel deutlich länger als Hinterflügel (bei Männchen 102-104% der Hinterflügel-Länge)
 Subanalplatte der Weibchen mit maximal 5-6 randständigen Zähnen
- 4.2.2.1. A. speciosa**
 Dorsalkante von Abdominalsegment 10 der Männchen im Profil eckig (Abb. 31)
- Appendices superiores der Männchen verkürzt und einwärts abgeknickt (Taf. 14 oben; Abb. 32)
 von Abdominalsegment 3 bis Segment 8 zunehmende Vergrößerung der MD bei Männchen (Taf. 14 oben)
 Abdominalsegment 5 der Larven ohne Seitenstachel (parallel so in *A. pinheyi*)
- 4.2.2.2. A. cooloola**
 mittlere Zellreihe der IR2-Gabel auf das äußere Drittel reduziert
 Appendices superiores (Männchen) verschmälert (Abb. 33)
- 5. A. anacantha/subapicalis/flavomaculata/parvistigma-Gruppe**
 Postocular-Zipfel groß (sekundär verkleinert bei terminalen Taxa)
 Analschleife um 50% länger als tief (Abb. 18)
 Labrum mit markantem, gelb bis orangefarbenem meist zweigeteiltem herzförmigem Fleck (Abb. 34)
 Stirn oberseits mit „Augenflecken“ (Taf. 15 unten, 17 oben, 18-20) (in der *A. subapicalis*-Untergruppe nur bei *A. hardyi*)
 alle Thoraxstreifen in Tüpfel aufgelöst (Abb. 35, 38, 43, 45, 46; Taf. 15 unten, 16-20)
 oberer Tüpfel des Mesepimeralstreifs sigmoid gebogen (Abb. 38, 43, 45, 46)
- 6. A. anacantha**
 Pterostigma verlängert
 akzessorische Analschleife
 Postocular-Zipfel auch bei Männchen
 Metastigmalstreif in 4, Metepimeralstreif in 3 Tüpfel aufgelöst (Abb. 35)
 gelber Fleck auf den Tibien (vor dem Tibia/Femur-Gelenk)
- 7. A. subapicalis/flavomaculata/parvistigma-Infra-Gruppe**
 mittlere IR2-Zellreihe proximal verkürzt oder mitten unterbrochen oder völlig aufgelöst
 Abdominalsegment 10 der Männchen mit deutlichem Dorsalhöcker (Taf. 16-20)
- 8. A. subapicalis-Untergruppe**
 mediale Lappen des Penoid-Endgliedes mit rohrartiger Führung unter den Endlappen (Abb. 36)
 Appendix inferior verbreitert und terminal meist leicht zweizipfelig (Abb. 37)
 „Augenflecken“ auf der Stirnoberseite reduziert
 Von den 2 Flecken des Metepimeralstreifs ist der obere der größere (Abb. 38)
 akzessorisches Fleckchen schräg über/hinter dem Metastigma (Abb. 38)
- 8.1. A. subapicalis/atrata**
 larvales Prämentum kurz und breit (Index 1.0-1.1), mit Kontrastfärbung auf der Ventralseite
 keine Mandibelflecken

- gelber Fleck auf den Labialpalpen kontrastvoll verstärkt (Abb. 39)
große gelbe Postorbitalflecken auf Höhe der Incisura lateralis
von vorn nach hinten leicht ansteigender brauner Streif über die Kopf- und Thoraxseiten (Taf. 16; Abb. 38) (parallel so bei *Acanthaeschna*; Taf. 8 oben)
abdominale PD reduziert, MD verlängert
- 8.1.1. *A. atrata***
keine Spur von einem Occipital-Zapfen
Dorsalhöcker auf Abdominalsegment 10 posteriad gerichtet (Abb. 40)
ventrale Abdominalflecken verkleinert
- 8.1.2. *A. subapicalis***
Occipital-Zapfen in die Rückwand des Occipitale eingezogen
dorsale Zähnen auf dem Appendix inferior präpikal situiert
larvale abdominale Seitenstachel stark entwickelt und leicht laterad abgespreizt
- 8.2. *A. hardyi/tasmanica***
4-5 Zellen zwischen Analschleife und Flügelrand
Stirn frontal sekundär braun (Abb. 41)
helle Femoralflecken reduziert
- 8.2.1. *A. hardyi***
„Augenflecken“ auf der Dorsalfläche der Stirn („reversal“)
vorderer Prothoraxfortsatz der Larve dünn, fast nadelartig
- 8.2.2. *A. tasmanica***
Abdominalsegment 8 der Männchen auf 56% der Kopfbreite verlängert
Dorsalhöcker auf Abdominalsegment 10 (Männchen) sehr groß und nach hinten gestreckt (Taf. 17 unten)
- 9. *A. flavomaculata*-Untergruppe**
Occipital-Zapfen total reduziert
Hinterkopf ganz schwarz
Pro- und Metacoxae mit gelbem Fleck
MD auf Abdominalsegment 8 der Männchen verlängert und vergrößert (Taf. 18-20)
larvaler Epiproct ventral nicht gezähnt, sondern nur fein und dicht behaart
- 10. *A. flavomaculata***
sehr kompakter Thorax (Thoraxhöhe = Kopfbreite, weshalb die Art kleinköpfig wirkt)
Diskoidaldreieck verkürzt, oft nur 2-zellig (Abb. 42)
Metepimeralstreif in 3 Fleckchen aufgelöst (Abb. 43)
AD verlängert
helle Ventralflecken nur auf Abdominalsegment 3
larvales Prämentum kompakt und breit (Index 1.1-1.2)
- 11. *A. parvistigma*-Teilgruppe**
kauende Mundteile auffallend orangerot getönt (Abb. 44)
ventro-posteriorer Rand des verkürzten Humeralstreifs mitten eingedellt (Abb. 45)
Metepimeralstreif in 2 Fleckchen aufgelöst, das untere meist das größere (Abb. 45)
- 12. *A. parvistigma***
gelber Fleck auf Meso- und Metafemur oberhalb des Tibia-Femur Gelenks
AL in Kontakt mit den ML (parallel zu *A. sigma* und *A. christine*)
abdominale Ventralflecken groß („reversal“?)
larvale Labialpalpus-Zähnen schwach
- 13. *A. multipunctata*-Komplex**
Postocular-Zipfel winzig bis fehlend
Zellmittelreihe in der IR2-Gabel bis auf terminale Reste reduziert (Taf. 19, 20)
Dornen auf der Lateralfläche der Fossa genitales auf 1-3 an ihrer Spitze reduziert
keine Mandibelflecken
Stirn frontal sekundär braun (parallel zu *A. hardyi* und *A. tasmanica*)
- 14. *A. multipunctata***
Abdominale Ventralflecken der Männchen verkleinert
larvales Prämentum breit (Index 1.2-1.3)
- 15. *A. obscura/sigma/christine***
AD nur noch auf Abdominalsegment 3 erhalten oder völlig fehlend (Taf. 19 unten, 20)
- 16. *A. obscura***
larvales Prämentum schmal (Index 1.6-1.7)
- 17. *A. sigma/christine***
Humeralstreif sekundär komplett („reversal“) (Taf. 20; Abb. 46)
- 17.1. *A. sigma***
ventrale Lappen des Penoid-Endgliedes verlängert und abwärts gebogen (Abb. 47)
- 17.2. *A. christine***
auch Abdominalsegment 3 ohne AD
ML lateral unmittelbar mit den AL verbunden
keine PD auf Abdominalsegment 8 (Weibchen) und 9 (Männchen) (Taf. 20 unten)
- Abb. 22-39: *Austroaeschna*: (22, 23) Occipitale, dorsal; (22) *A. pulchra* ♀; (23) *A. eungella* ♀; (24) *A. unicornis* ♂, Kopf + Thorax, lateral; (25-27) *A. inermis*: (25) ♀, Occipitale, dorsal; (26) ♂, Penoid, lateral, und Endglied, ventral; (27) ♂, Kopf, dorsal, + Thorax, lateral; (28, 29) *A. pinheyi*: ♂, Kopf, dorsal, + Thorax, lateral; (29) ♂, Abdomenende, lateral; (30) *A. unicornis* ♂, Abdomenende, lateral; (31, 32) *A. speciosa* ♂, Abdomenende: (31) lateral; (32) dorsal; (33) *A. coloola* ♂, Abdomenende, dorsal; (34) *A. parvistigma* ♀, Kopf, frontal; (35) *A. anacantha* ♀, Thorax, lateral; (36) *A. atrata* ♂, Penoid, lateral, und Endglied, ventral; (37-39) *A. subapicalis*: (37) ♂, Abdomenende, dorsal; (38) Kopf + Thorax, lateral; (39) Kopf, ventral.**



3.2. Das System der australischen Telephlebiidae

Ein eindeutiger Beleg für die Monophylie der endemisch-australischen „brachytroninen Aeshnidentaxa“ (s. Kap. 2) wurde nicht gefunden. Die Aufrechterhaltung der eingangs postulierten Monophylie-Hypothese beruht auch unter Ausschluss von *Dendroaeschna* auf indirekten Indizien. Zum einen sprechen „underlying synapomorphies“ für eine inklusive Verwandtschaft der australischen Taxa und zum anderen existieren, über die Gattungen „verstreut“, Zeichnungsmuster, die bei non-australischen „Telephlebiiden“ nicht vorkommen, so z. B. die fascialen braunen Längstreifen über die Thoraxseiten bei *Acanthaeschna* und *Austroaeschna subapicalis* und *A. atrata*.

Am Beispiel der Postocular-Zipfel konnte studiert werden, dass selbst ein „nur“ auf „Gattungsniveau“ beschränktes Sondermerkmal im Verlaufe der Speziationen unterschiedliche Wandlungen erfahren kann: Verstärkung der Expression (wie im Falle von *A. anacantha* ein „Übergreifen“ der Occipital-Zipfel auf das männliche Geschlecht), aber auch Verkleinerung dieser Zipfel bis hin zu ihrem völligen Verschwinden, wobei alle vorkommenden Varianten der Ausprägung des Merkmals stets artspezifisch sind (Abb. 48-51).

Abgesehen von *Nasiaeschna* wurden Occipital-Zapfen bei *Austroaeschna*, *Notoaeschna*, *Spinaeschna* sowie bei zwei von sechs *Telephlebia*-Spezies gefunden. Ihre unterschiedlich fortgeschrittene Reduktion bei *Austroaeschna* (s. Kap. 3.1.) und ihr Vorhandensein bei den beiden „fortlebenden Stammarten“ der *Telephlebia*-Subtaxa sowie ihre irreguläre Verteilung über die anhand anderer Merkmale rekonstruierten Gruppierungen der australischen Gattungen sprechen eher für ein autapomorphes Grundmuster-Merkmal („Occipital-Zapfen vorhanden“) als für eine Mehrfachentstehung dieses Charakters innerhalb der australischen Telephlebiiden. Da jedoch diese Alternative nicht eindeutig entschieden werden kann, muss der ihr übergeordnete Begriff von der „underlying synapomorphy“ (SEATHER 1979) als hinreichende Erklärung akzeptiert werden.

Ein anderes Verteilungsbild bot das Merkmal „medianer Höcker auf dem 10. Segment der Männchen“. Die Höcker sind wiederum bei den Arten von *Austroaeschna* und *Telephlebia* vorhanden, aber auch bei *Antipodophlebia* und *Austrophlebia* ausgebildet, nicht jedoch bei *Notoaeschna* und *Spinaeschna* und auch nicht bei *Dendroaeschna* und *Acanthaeschna*. Auch für sie muss die Hypothese einer „underlying synapomorphy“ in Anspruch genommen werden und zwar aus zwei Gründen. Zum ersten fehlen solche Höcker den durch Synapomorphien erschlossenen nächsten Verwandten der australischen

Telephlebiiden, nämlich den asiatischen Telephlebiiden sensu BECHLY, 1996 sowie auch *Planaeschna* und *Boyeria* durchweg (s. Kap. 3.3.). Falls sich die postulierte „underlying synapomorphy“ auf ein den „Australiern“ übergeordnetes Taxon beziehen sollte, wäre zu erwarten gewesen, dass so ein Höcker zumindest in der einen oder anderen Artengruppe der non-australischen Telephlebiiden anzutreffen ist. Dies ist jedoch nicht der Fall.

Höcker auf dem 10. Segment gibt es zum anderen auch bei einer Reihe von Aeshnini sensu DAVIES & TOBIN (einschließlich *Oplonaeschna* und *Basiaeschna*). Doch diese Höcker erheben sich über der vorderen Segmenthälfte und ihr Gipfel steht allenfalls über der Segmentmitte, während er bei den australischen Telephlebiiden stets über dessen distaler Hälfte aufragt (Abb. 40, 52, 53).

Einer vertieften Prüfung ihrer Zugehörigkeit zum fraglichen Monophylum der australischen Telephlebiiden wurden vier Gattungen unterzogen: *Telephlebia* wegen ihrer phänotypischen Ähnlichkeit mit einigen *Boyeria*-Spezies, *Dendroaeschna* wegen der Position des ax2 über dem Diskoidaldreieck, *Austrophlebia* wegen ihres sekundär verdichteten Geädernetzes und *Acanthaeschna* wegen mehrerer plesiomorpher Merkmalausprägungen und Sondermerkmale.

Die Übereinstimmungen zwischen *Telephlebia* und *Boyeria* erwiesen sich als phylogenetisch irrelevant. Ein zwischen dem Diskoidaldreieck und dem proximalen Ende des Mspl axial verlängertes, jedoch in einer Stoppzelle endendes Tspl erwies sich als die plesiomorphe Variante dieser Schaltader (Abb. 54), die in dieser Gestalt auch bei anderen Gattungen der Telephlebiidae sensu BECHLY, 1996 (*Notoaeschna*, *Cephalaeschna* SELYS, 1883, *Caliaeschna* SELYS, 1883, *Planaeschna* u. a.) zu sehen ist. Abgerundete Flügelspitzen wie bei *Telephlebia* und bei *Boyeria vimosa* (SAY, 1879) sind offenbar in Anpassung an eine besondere Flugweise mehrfach hervorgebracht worden, so auch bei *Acanthaeschna*, einigen *Cephalaeschna*-Spezies und beispielsweise auch bei *Oligoaeschna minuta* ASAHINA, 1986 und *Gynacantha bayadera* SELYS, 1891. Analoges gilt für das Merkmal „zugespitzte Stirnkante“. Indizien für eine unmittelbare Verwandtschaft zwischen *Telephlebia* und *Boyeria* wurden also nicht gefunden.

Dendroaeschna steht wegen der „Normalposition“ ihres ax2 über dem Diskoidaldreieck (Abb. 11) nicht nur in Opposition zu den übrigen australischen „Brachytroninen“, sondern zu allen Telephlebiiden sensu BECHLY, 1996. Eine Beschreibung und Ausdeutung dieses Phänomens wurde zu Beginn des Kapitels gegeben. Eine weitere Besonderheit von *Dendroaeschna*, die breite Stirn (in Relation zur Kopfbreite) (Abb. 12), dürfte

kein so exklusives Merkmal darstellen, wie es uns anfänglich erschien. Neben der diesbezüglichen Übereinstimmung mit der asiatischen *Gynacanthaeschna* (deren Weibchen eine ganz abweichend gebaute Subgenitalplatte haben) gibt es relativ breitstirnige Arten (Stirnbreite über 50% der Kopfbreite) auch in der Gattung *Cephalaeschna* in Asien sowie im Genus *Austroaeschna*, Subgenus *Pulchaeschna*, in Australien. Selbst *Brachytron* hat eine relative Stirnbreite von 53-54%. *Dendroaeschna* und *Gynacanthaeschna* scheinen nur die Extremwerte eines evolutiven Trends zur Breitstirnigkeit unter den Panbrachytronoda tax.nov. anzuzeigen. Erst eine Inspektion der Exuvien von *D. conspersa* brachte eine Lösung des Problems ihrer phylogenetischen Position. Die reifen Larven haben „Knopfaugen“, d. h. Augen mit einem stecknadelkopf-artig vorgewölbten Vorderteil, von TILLYARD (1916) als „prominent eyes“ bezeichnet. Die postorbitalen Loben tragen je einen Lateraldorn („projecting lateral spine“). Das eher schmal und hoch wirkende Abdomen hat einen über die Endsegmente 8-10 verlaufenden Längskiel, der über den hinteren Segmentkanten jeweils einen kleinen Höcker bildet. Der kurze Epiproct wirkt wie stumpf abgeschnitten („truncate“), wobei unter stärkerer Vergrößerung mitunter zwei winzige Außenzähnnchen und 1-2 mediane Höckerchen zwischen ihnen sichtbar werden. In allen diesen apomorphen Merkmalen sind die *Dendroaeschna*-Larven nicht nur von den Telephlebioda tax.nov. (s. Kap. 3.3.) verschieden, sondern sie stimmen – zu unserer Überraschung – auch Punkt für Punkt mit den Brachytroninae s. nov. überein, deren Imagines von Gattung zu Gattung ansonsten sehr unterschiedlich gebaut sind. „Knopfaugen“, Abdominalkiel, stumpf „abgeschnittener“ Epiproct: keines dieser Merkmale gibt es bei den übrigen Aeshnodea. Wenn man noch die Position des ax2 über der Mitte des Diskoidaldreiecks bei *Dendroaeschna* und den Brachytroninen hinzurechnet sowie die Ähnlichkeit im Bau der „dentigerous plate“ der Weibchen beider Taxa (randliche Bedornung, oft ein Paar vergrößerter Stachel in seitlich-terminaler Position), so bleibt nur der Schluss, *Dendroaeschna* als das gondwanische Adelphotaxon der holarktisch-orientalischen Brachytroninae s. nov. zu akzeptieren. In diesem Kontext erscheint die abdominale „Taille“ der *Dendroaeschna*-Männchen als ein plesiomorphes, das Vorhandensein von mrq im Geäder der Imagines als ein sekundär apomorphes Merkmal.

Austrophlebia ist nicht nur durch ihre besondere Körpergröße, sondern auch durch ein extrem dichtes Geäder ausgezeichnet, wobei die Annahme zulässig ist, dass beide Phänomene in einem ursächlichen Zusammenhang stehen. Das Bemerkenswerte an dieser Gattung ist, dass sie trotz der Verdichtung des Maschennetzes einschließlich des „Einzuges“ zahlreicher zusätzlicher Queradern

(anq, pnq, caq; Taf. 9) zwei Apomorphien beibehalten hat: Keine mrq (Synapomorphie der Austroaeschninae), und keine Doppelzellreihe zwischen IR2 und Rspl resp. zwischen MA und Mspl. Dieser Umstand ist bemerkenswert, weil evolutive Rückgriffe auf „alte“, d. h. genotypisch „abgeschaltete“, aber im Genom durchaus noch vorhandene Muster z. B. bei großwüchsigen gynacanthinen Aeshniden nicht selten vorkommen.

Kaum geringer als im Falle von *Dendroaeschna* sind die Probleme mit der Bestimmung der phylogenetischen Position von *Acanthaeschna victoria*, der wohl seltensten Art unter den brachytroninen Aeshniden Australiens. Wegen des kissenförmig aufgewölbten (prominenten) Vertex scheint sie zu den Telephlebiiden zu gehören. Wegen der synapomorphen Übereinstimmungen mit der *Austrophlebia/Dromaeschna/Austroaeschna*-Gruppe in einigen Geädermerkmalen (verkürzter IR1 mit entsprechend zurückgesetzter Zelldoppelreihe, voll ausgebildetes Tspl) sowie wegen des kurzen gewölbten Appendix inferior mit erhöhten Seitenkanten erscheint sie im nachstehend offerierten Phylogramm (Abb. 55) als Adelphotaxon der genannten Kronengruppe. Außerdem zeigen die Genera dieser Gruppe gemeinsam mit den Notoaeschnini und *Acanthaeschna* die apomorphe Version der IR2-Gabel (ihre symmetrische Variante) und auch die häufig vergrößerten larvalen Paraglossen. Doch wenn man bedenkt, dass die genannten Synapomorphien des Geäders ebenso wie eine Vergrößerung der larvalen Paraglossen innerhalb der brachytroninen Aeshniden mehrfach unabhängig hervorgebracht wurden, muss zugegeben werden, dass die hier erwogene Position von *Acanthaeschna* allein mit dem „parsimony principle“ nicht sicher begründet werden kann. Die Zweifel an der Einordnung der Gattung in die Austroaeschninae werden durch eine Häufung von plesiomorphen Strukturen vergrößert: ax2 steht lediglich im Vorderflügel, nicht jedoch im Hinterflügel proximal vom Innenwinkel des Diskoidaldreiecks, die ventralen Fortsätze der Hamuli anteriores zeigen keine Spuren von Behaarung, die Larven haben einen gegabelten Epiproct und tragen „noch“ Setae auf den Labialpalpen. Außerdem fehlt jede Andeutung eines Occipital-Zapfens, der ansonsten zumindest bei je einer Gattung der drei Telephlebiiden-Subtaxa (Telephlebiinae, Notoaeschnini, Austroaeschnini) gefunden wird. Es ist nicht die einzelne Plesiomorphie, die Bedenken aufkommen lässt, nachdenklich stimmt vielmehr der Umstand, dass gleich mehrere „reversals“ zu ursprünglicheren Merkmalausprägungen angenommen werden müssen, um *Acanthaeschna* als Angehörige der australischen Telephlebiiden zu legitimieren.

In der nachfolgenden sequenziellen Auflistung der Aut- und Synapomorphien der Telephlebiiden fehlt

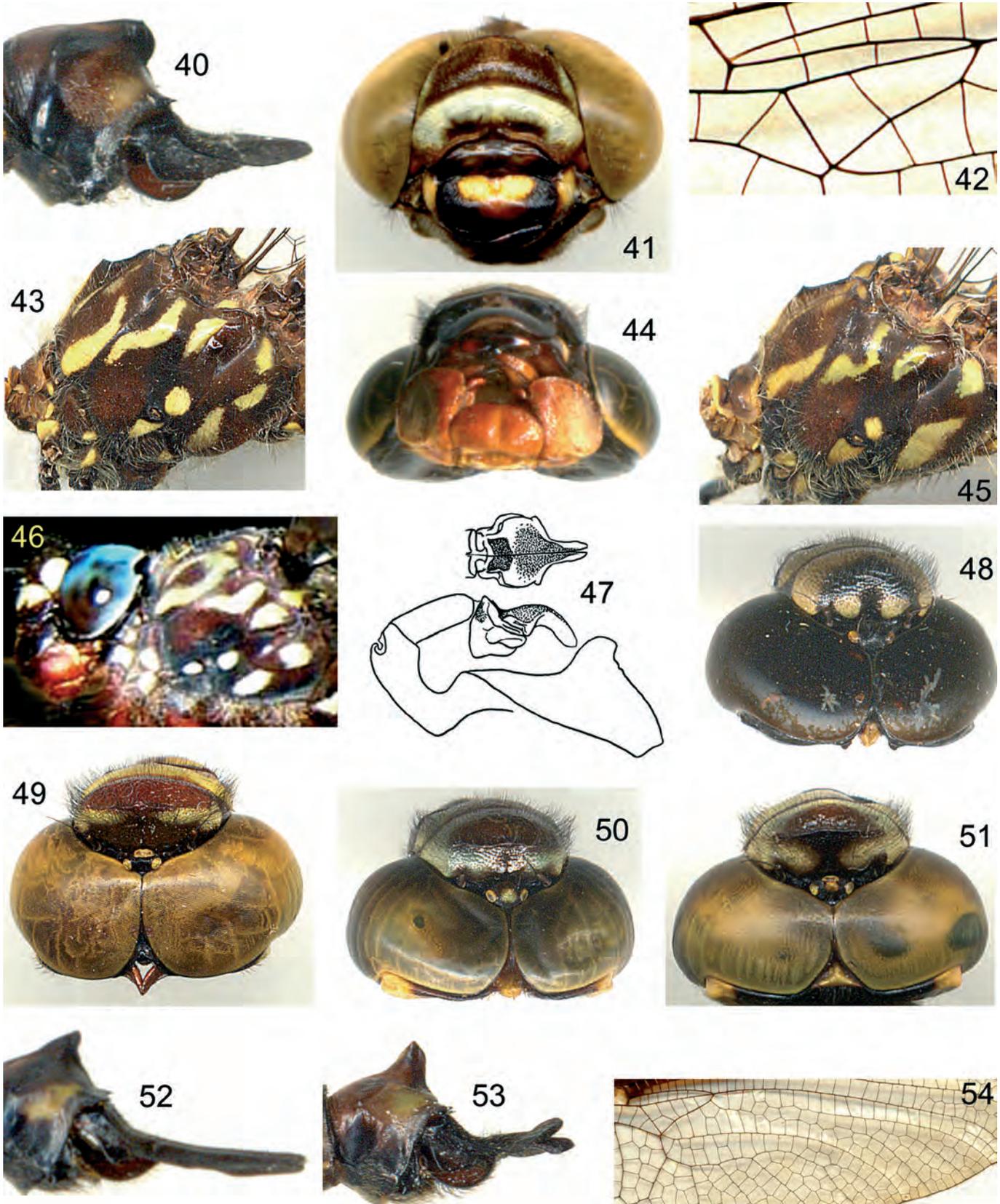


Abb. 40-54: (40-53) *Austroaeschna*: (40) *A. atrata* ♂, Abdomenenende, dorsal; (41) *A. hardyi* ♂, Kopf, frontal; (42, 43) *A. flavomaculata* ♂: (42) Vorderflügel; (43) Thorax, lateral; (44, 45) *A. parvistigma* ♀: (44) Kopf, ventral; (45) Thorax, lateral; (46, 47) *A. sigma* ♂: (46) Kopf and Thorax, lateral; (47) Penoid, lateral, und Endglied, ventral; (48) *A. anacantha* ♂: Kopf, dorsal; (49) *A. muelleri* ♀, Kopf, dorsal; (50) *A. subapicalis* ♂, Kopf, dorsal; (51) *A. atrata* ♂, Kopf, dorsal; (52) *A. sigma* ♂, Abdomenenende, lateral; (53) *A. subapicalis* ♂, Abdomenenende, lateral; (54) *Telephlebia godeffroyi* ♂, Hinterflügel.

Dendroaeschna, weil wir als sicher annehmen, dass sie zu den Brachytroniden gehört (Kap. 3.3.). Die verbleibenden Gattungen werden zu den Telephlebiidae s.nov. verbunden. Mit der hier vorgenommenen Einbindung von *Acanthaeschna* ist deren Monophylie fraglich. Ohne *Acanthaeschna* erscheinen die Telephlebiidae allein wegen des Occipital-Zapfens als ein hinreichend beglaubigtes Monophylum.

Aut- und Synapomorphien der Telephlebiidae s.nov.

1. Telephlebiidae

Vertex erhaben (mit kissen- bis kegelförmiger Prominenz)

Occipital-Zapfen vorhanden (Abb. 15, 49, 50, 56)

Dorsalhöcker in der distalen Hälfte von Abdominalsegment 10 der Männchen (Abb. 40, 52, 53)

2. Telephlebiinae

transnodale „Subcosta“ (Abb. 2)

erhöhte Anzahl von mrq and caq; anq proximal ax1

Flügelspitzen stumpfrund (Abb. 59)

Schaft des Penoids beträchtlich länger als sein Endglied (Abb. 57)

Antennen der Larven nur mit 5 oder 6 Segmenten

Larvaler Epiproct ventrad gekrümmt (Abb. 5)

Abdominalsegment 10 reifer Larven beider Geschlechter mit Dorsalhöcker (Abb. 5)

2.1. Telephlebia

Geädernetz verdichtet

braune Flügel-Fascien oder -Flecke (Taf. 1-3)

Pterostigma verlängert

Diskoidaldreieck im Vorderflügel verschmälert

Stirn schmal, mitten zugespitzt (Abb. 4)

Appendices superiores (Männchen) schmal, mit schwachem lateralem Kiel (Abb. 58)

2.1.1. *T. cyclops*-Gruppe

Appendices superiores (Männchen) fast gerade und zylindrisch (Abb. 58)

Cerci reifer Larven verlängert und mit stumpfem Apex

2.1.1.1. *T. cyclops*

Flügel-Fascien in Flecken aufgelöst (Taf. 1 oben)

2.1.1.2. *T. godeffroyi/brevicauda*

Occipital-Zapfen reduziert

Dunkler Fleck auf der Stirnoberseite verbreitert (Abb. 4)

2.1.1.2.1. *T. godeffroyi*

Flügel im Spitzenteil verschmälert (auf Höhe der 80%-Marke der Flügellänge beträgt die Breite nur 20-22% der Länge, bei *T. cyclops* und *T. brevicauda* jedoch 24-25%; analoge Verhältnisse bei *T. tillyardi*)

2.1.1.2.2. *T. brevicauda*

Appendices superiores (Männchen) verkürzt

2.1.2. *T. tillyardi*-Gruppe

Abdominalsegment 4 in beiden Geschlechtern tailliert (Abdomen mit doppelter Taille) (Taf. 2 unten, 3 oben)

Appendices superiores (Männchen) nach außen zugespitzt

2.1.2.1. *T. tillyardi*

Flügel-Fascien auch das Supratriangulum überdeckend (Taf. 2 unten)

basiventraler Vorsprung der Appendices superiores (Männchen) betont eckig

2.1.2.2. *T. tryoni/undia*

Occipital-Zapfen reduziert

Dorsalhöcker auf Segment 10 verkleinert

Appendices superiores (Männchen) verkürzt

2.1.2.2.1. *T. tryoni*

Dorsalhöcker auf Abdominalsegment 10

(Männchen) flach und mit verlängerter Basis (Taf. 3 oben)

Pterostigma auffallend verlängert (Taf. 3 oben; Abb. 59)

2.1.2.2.2. *T. undia*

Fascien bis auf je einen basalen und nodalen Fleck reduziert (Taf. 3 unten)

2.2. *Antipodophlebia asthenes*

Körpergröße stark verringert

(Vorderflügelänge ca. 35 mm)

Analdreieck 3-zellig

Membranula reduziert

3. *Austroaeschninae*

IR2-Gabel symmetrisch

Doppelzellenreihe zwischen RP1 und RP2 verkürzt (erst kurz proximal des Pterostigmas einsetzend)

keine mrq (Atavismen kommen vor)

Analdreieck 3-zellig (parallel *Antipodophlebia*)

4. *Notoaeschnini trib.nov.* (Typusgattung: *Notoaeschna* TILLYARD, 1916; einschließlich die Genera *Notoaeschna* TILLYARD und *Spinaeschna* THEISCHINGER)

mrq reduziert

MP erreicht die Flügelkante auf Nodus-Niveau

Vertex mit rundem Höcker

spezialisierte Hamuli anteriores (Abb.60 b)

Supraanalplatte der Weibchen mit deutlichem Mitteldorn (Abb. 8, 10)

Antennen der Larven 6-gliedrig

larvale Epi- und Paraprocte bestachelt (Abb. 61)

larvaler Epiproct verkürzt (parallel zu *Dendroaeschna*)

Beine der Larven sehr lang

4.1. *Notoaeschna*

Larven mit mediodorsalen Abdominalstacheln (Taf. 7 oben links)

Profemur der Larven mit Basaldorn

larvales Prämentum kurz und breit, Palpen ohne Endhaken (Abb. 9)

4.1.1. *N. sagittata*

Occipital-Zapfen des Weibchens massiv und kegelförmig

Abdominalsegment 10 des Männchens verschmälert (Taf. 5 oben)

4.1.2. *N. geminata*

Appendix inferior (Männchen) stark gewölbt und tief (Taf. 5 unten)

helle Zeichnungselemente des Kopfes und der Vorderseite des Thorax reduziert

4.2. *Spinaeschna*

Pterostigma der Männchen dunkel, der Weibchen hell (Taf. 6 oben; parallel zu *Austroaeschna*)

Anale Appendices des Weibchens sehr lang (Taf. 6 oben; Abb. 10)

Larven mit drei Prothorax-Fortsätzen
larvales Mesoprocoxale mit ausgeprägter hakenartiger Basis

4.2.1. *S. tripunctata*

ventraler Zahn an den Appendices superiores (Männchen) stark ausgeprägt (Abb. 62)

4.2.2. *S. watsoni*

Occipital-Zapfen des Weibchens vergrößert
helle Abdominalflecken verkleinert (Taf. 6 unten)

5. *Austroaeschnini*

voll ausgebildete, parallel MA verlaufende Tspl (Taf. 8-14, 15 unten -20)

Appendix inferior kurz, mit erhöhten Seitenkanten und stark gewölbt (Abb. 29, 30, 40, 52, 53)
angehobenes, ab Mitte bis zur Hinterkante erhöhtes Occipitale

6. *Acanthaeschna victoria*

Äste der IR2-Gabel distal divergierend
RP3/4 zum Flügelhinterrand gebogen (Taf. 8 oben)

akzessorische Rspl (Rspl2) in beiden Flügelpaaren (Taf. 8 oben)

Flügelspitzen stumpf-rund (Taf. 8 oben)

7. *Austrophlebia/Dromaeschna/Austroaeschna-Gruppe*

Vertex-Höcker nach vorn oben zugespitzt (Abb. 63)

Paraglossen der Larven vergrößert (Abb. 17)
keine Setae auf den larvalen Labialpalpen

8. *Austrophlebia*

sekundär verdichtetes Geädernetz (Taf. 9)

braune Fascien entlang des Flügel-Vorderandes (Taf. 9)

Aphantochromie (Taf. 9)

8.1. *A. costalis*

braune Flügel-Fascien sehr stark getönt (Taf. 9 oben)

8.2. *A. subcostalis*

Appendix inferior (Männchen) leicht verbreitert
Weibchen mit weniger Randzähnen an der Subanalplatte

larvales Prämentum verbreitert (Index < 1.4)

9. *Dromaeschna/Austroaeschna*

obere Postgenae-Kiele beiderseits des Occipitale von der Augenhinterrand-Kante separiert (s. Abb. 14)

Postocular-Zipfel mehrfach exprimiert (Abb. 15, 48, 49)

Penoid-Endglied mit deutlichen Feldern von Mikrorborsten (Abb. 47, 64)

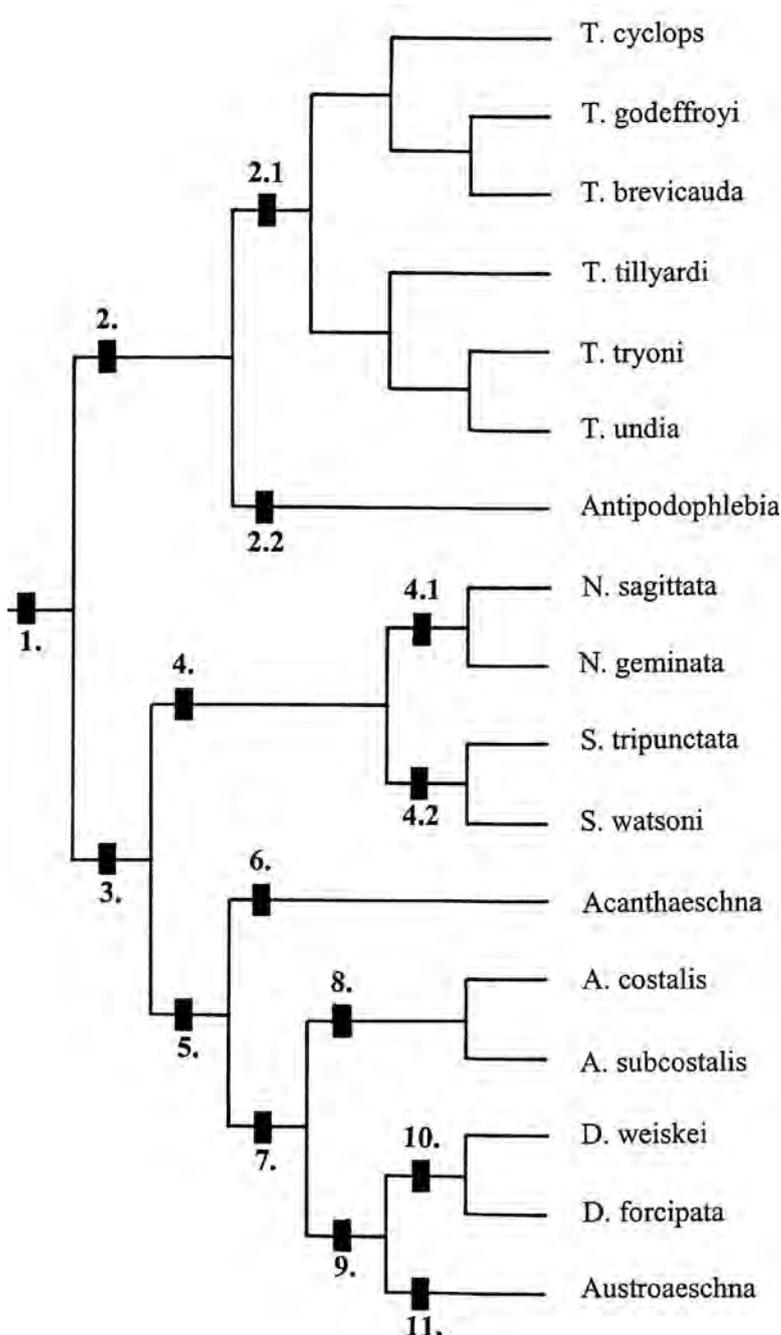


Abb. 55: Phylogramm der Telephlebiidae.

10. *Dromaeschna*

im Vorderflügel nur vereinzelt Doppelzellen zwischen RP3/4 und MA (Taf. 10 oben)
Analdreieck relativ schmal (nur 29-30% der Distanz zwischen Innenwinkel des Analdreiecks und caudalem Winkel des Diskoidaldreiecks)
Vertex-Spitze verkleinert
imaginales Labrum ganz oder fast ganz schwarzbraun (Abb. 65)
Thorax-Streifen grün (Taf. 10)
Abdomen gestreckt infolge Verlängerung des 3. Segments auf 93-95% der Kopfbreite
Basalhöcker der Appendices superiores distad verschoben

10.1. *D. weiskei*

keine Spur von Postocular-Zipfeln
Aphanthochromie (nur Thoraxstreifen grün; Taf. 10 unten)
nur abdominale MD erkennbar

10.2. *D. forcipata*

Appendices superiores (Männchen) stark einwärts gebogen (Taf. 10 oben)
Humeral- und Metastigmalstreif sekundär komplett (Taf. 10 oben)

11. *Austroaeschna*

nur 2-3 caq (Taf. 11-14, 15 unten-20)
Männchen mit nur 1 Paranalzelle (Abb. 66)
Analschleife nur mit 5 (selten 6-7) Zellen
Pterostigma der Männchen dunkel, der Weibchen hell (Parallele zu *Spinaeschna*)
Appendix inferior (Männchen) nur halb so lang wie Segment 10, meistens kürzer (Abb. 52, 53)
unpaare mediodorsale „Signalflecken“ in mehreren Subtaxa (Taf. 11-14, 15 unten, 16,17)

3.3. Die Telephlebiidae im System der Euaeschnida BECHLY, 1996

Wegen der Übereinstimmungen im Merkmal „ax2 auch im Hinterflügel auf dem Niveau des Basalwinkels des Diskoidaldreiecks oder proximal von ihm“ kamen *Boyeria* und die asiatischen Telephlebiiden sensu BECHLY, 1996 (nachfolgend als Boyeriidae s. et stat.nov. bezeichnet) von vornherein als mögliche nahe Verwandte der australischen Taxa (jetzt Telephlebiidae) in Betracht. Da jedoch eine proximad versetzte ax2 im Vorderflügel auch bei *Allopetalia* festgestellt und zuvor bereits von BECHLY et al. (2001) bei *Eumorbaeschna* vermutet und von den fossilen Gomphaeschnaoidinae beschrieben worden war, führte die Untersuchung des Wandels der ax2-Position zu einer Beschäftigung mit der Gesamtheit aller Euaeschnida. Analoge Vergleiche galten den wechselnden Positionen des Tspl bezüglich Mspl, der Ausmündung des MP am Flügelrand in Relation zur Nodus-Position sowie den Variationen in der

Anzahl der akzessorischen basalen Queradern (anq, pnq, mrq, caq).

Im Verlaufe dieser Studien wurden einige weitere phylogenetisch interessante Merkmale gefunden, deren Interpretation zum Entwurf des hier zu offerierenden Systems wesentlich beitrug. Es weicht in einigen Punkten von den Entwürfen BECHLY's ab, versteht sich jedoch als deren Vertiefung und Ausgestaltung.

Zu den von BECHLY hypothetisierten Autapomorphien der Euaeschnida sei das Merkmal „Außenseite des Analdreiecks gerade (nicht eingedellt)“ hinzugefügt (vergl. diesbezügliche Textfiguren bei BECHLY et al. 2001). Mit den Panaeschnodea tax.nov. (s. unten) tritt als neues Merkmal im Vorderflügel ein gegabelter CuA in Erscheinung, mit einem zwischen zwei Zellreihen in Richtung Flügelbasis verlaufenden Hinterast (Abb. 1), der von allen Subtaxa beibehalten wird. Ab den Aeschnodea BECHLY, 1996, existiert als weitere Autapomorphie eine kurze, meist gerade Längsader (IR1) in der Flügelspitze zwischen RP1 und RP2 (Abb. 1). Sie tritt gewissermaßen an die Stelle des reduzierten „Pseudo-IR1“, der unter dem Pterostigma von RP1 abzweigt. Letzterer fehlt „schon“ den rezenten Gomphaeschniden, doch sie haben auch „noch“ keinen IR1. Wegen des steiler gestellten, mehr in die Position einer caq gebrachten PsA stößt die innere Randader der zudem verbreiterten Analschleife nun proximal der PsA auf die Analis (Parallele bei *Gomphaeschna*).

Das die Aeschniden vor allen anderen Anisoptera auszeichnende Merkmal der Interradius-Gabel („IR2-fork“) ist keine strenge Autapomorphie der Aeschnodea, sondern eine mehrfach exprimierte „underlying synapomorphy“. Während einzelne Individuen von *Allopetalia*, *Basiaeschna* und *Oploniaeschna* allenfalls Andeutungen einer asymmetrischen IR2-Gabel zeigen, ist eine solche Variante (durchlaufender IR2 mit nach vorn abbiegendem schwächerem Gabelast) bei *Boyeria*, *Racenaeschna* CALVERT, 1958, *Telephlebia* und einigen Gattungen der Aeschnidae s.nov. ausgebildet (Abb. 59). Sie stellt offenbar den urtümlicheren Typus dieser Gabel dar, aus der in mehreren Aeschnodea-Subtaxa symmetrische IR2-Gabeln mit primärer Junktion hervorgegangen sind (BECHLY 1996). Auch von dieser Konfiguration kommen sekundäre Abwandlungen vor, insbesondere sekundär asymmetrische mit durchlaufendem Vorder- und abzweigendem Hinterast.

Ein Grundmuster-Merkmal der Euaeschnida, das „Aufreffen des MP auf den Flügelhinterrand deutlich distal der Nodus-Position“ wird in einigen Subtaxa von seiner apomorphen Variante („MP-Mündung auf Nodus-Niveau“) abgelöst (Taf. 5, 6). Dieser Merkmalzustand ist jedoch zu sporadisch exprimiert, um von einer

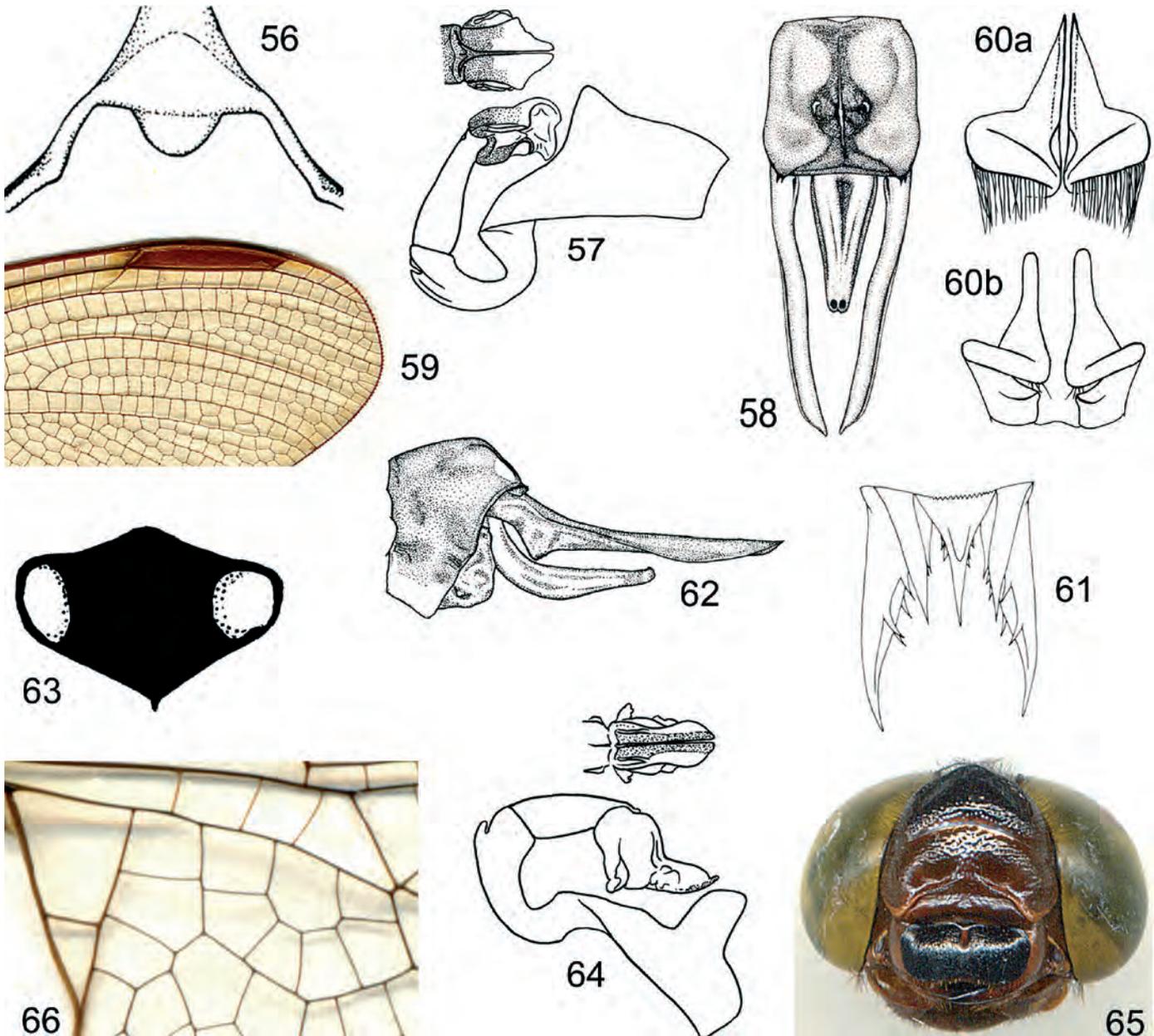


Abb. 56-66: (56-59) *Telephlebia*: (56) *T. tillyardi* ♀, Occipitale, dorsal; (57, 58) *T. godeffroyi* ♂: (57) Penoid, lateral, und Endglied, ventral; (58) Abdomenende, dorsal; (59) *T. tryoni* ♂, Vorderflügel; (60) Hamuli anteriores ♂: (a) *Austroaeschna parvistigma*; (b) *Notoaeschna sagittata*; (61, 62) *Spinaeschna tripunctata*, Adomenende: (61) ♀ Larve, dorsal; (62) ♂, lateral; (63) *Austroaeschna obscura* ♂, Vertex, dorsal; (64, 65) *Dromaeschna forcipata* ♂: (64) Penoid, lateral, und Endglied, ventral; (65) Kopf, frontal; (66) *Austroaeschna obscura* ♂, Hinterflügel.

„underlying synapomorphy“ sprechen zu können. Er findet sich bereits bei *Paramorbaeschna* BECHLY et al., 2001, dann bei den rezenten Gomphaeschninae s.nov., bei allen Aeshnidae s.nov. und den meisten Gynacanthidae s. et stat. nov. sowie schließlich bei den australischen Taxa *Dendroaeschna* und *Notoaeschnini* trib. nov. Bei jenen Gynacanthiden, die die plesiomorphe Variante des Merkmals rekapitulieren, handelt es sich interessanterweise um großwüchsige Spezies von *Gynacantha* RAMBUR, 1842 und *Neuraeschna* HAGEN, 1867, die, abgesehen von *mrq*, neben der proximalen auch die distale

„Lestiden-Schrägader“ reproduzieren, welche ansonsten allen Angehörigen der Neoaeshnida fehlt.

Für das gestaltreiche neue Taxon der Panbrachytrioda (s. unten) ist ein Kamm dichtstehender Sensillen auf den ventralen Fortsätzen der Hamuli anteriores eine charakteristische Autapomorphie (Abb. 60a). Ursprünglich ist ein spärlich-diffuser Besatz dieser Fortsätze mit feinen Härchen. Dürftig behaarte bis fast nackte ventrale Hamularfortsätze gibt es infolge Reduktion des Sensillenkammes auch in einzelnen Gattungen dieses Monophylums (*Acanthaeschna*, *Allopetalia*, *Brachytron*, *Nasi-*

aeschna, *Tetracanthagyna*, *Notoaeschna*, *Spinaeschna*). Alle Arten der Panbrachytronoda sind ferner dadurch ausgezeichnet, dass Tspl stets parallel zu Mspl verläuft (wie schon im Falle der fossilen Gomphaeschnaoidini).

Die Tendenz zur Wiederherstellung einer ax2-Position proximal vom Innenwinkel des Diskoidaldreiecks (als ein „reversal“ des Grundmuster-Merkmals der Neoaeshnida) hat sich, stammesgeschichtlich betrachtet, allmählich durchgesetzt. Im Bereich der nicht aufgelösten Trichotomie innerhalb der Telephlebioda zeigen die Genera *Limnetron* und *Planaeschna* individuell des öfteren im Vorderflügel eine ax2 über oder in der unmittelbaren Nähe des Innenwinkels des Flügeldreiecks (statt über dessen Mitte); bei *Allopetalia* ist eine Position proximal des Innenwinkels erreicht, die dann sowohl im Falle der Telephlebiidae (mit Ausnahme von *Acanthaeschna*) als auch bei den Allopetalioidea s. et stat.nov. nicht nur für die Vorderflügel gilt, sondern mehr oder minder deutlich auch auf die Hinterflügel „übergreifen“ hat.

Für die Verknüpfung von *Allopetalia*, *Boyeria* und der Caliaeschninae zu den Allopetalioidea erachten wir – wie bereits VON ELLENRIEDER (2002) – die Existenz eines paarigen Flagellums, das vom ventralen Lobus des Endgliedes der Vesica spermalis ausgeht, als Synapomorphie. Bei aller Unsicherheit in der systematischen Bewertung der Flagella und Cornua der Aeshniden, die wir mit der zitierten Autorin teilen, ist anzunehmen, dass sie von den Flagella der Notoaeschnini (Ursprung am ventralen (oberen) Ende der medianen Loben des „Pennis“) qualitativ verschieden sind.

Der Erörterung weiterer Details unseres Aeshniden-Systems muss eine sequenzielle Auflistung der beteiligten Taxa vorangestellt werden, um Eindeutigkeit und Übersicht herzustellen. Wir bedauern die in mehreren Fällen notwendig gewordene Einführung neuer Taxon-Namen, möchten jedoch zugleich betonen, dass sie mehrheitlich nur im Kontext phylogenetischer Überlegungen von Belang sind. Wie bereits im Falle des *Austroaeschna*- und Telephlebiiden-Systems wurde vermieden, „höherrangige“ Kategorialnamen für einzelne Gattungen zu geben, die denen ihrer Adelphotaxa rangmäßig entsprochen hätten (Beispiel: *Allopetalia* als Schwestergruppe der Boyeriidae). Die phylogenetische Position eines Taxons ist allein (doch dafür eindeutig) aus der hierarchisch-enkaptischen Sequenz der Monophyla ablesbar. Die gebräuchlichen und vertrauten nominalen Kategorialbegriffe der Taxonomie zur Kennzeichnung hierarchischer Subordination (z. B. Aeshnoidea – Aeshnidae – Aeshninae – Aeshnini) reichen meistens nicht aus, alle Subtaxa eines phylogenetischen Systems zu benennen.

Die Hierarchie der Monophyla der Euaeshnida

1. Euaeshnida BECHLY, 1996
2. *Eumorbaeschna* BECHLY et al., 2001
3. Neoaeshnida BECHLY, 1996
4. Gomphaeschnaoidinae BECHLY et al., 2001
5. Panaeshnodea tax.nov.
6. Gomphaeschnidae s.nov.
7. Aeshnodea BECHLY, 1996
8. Aeshnoidea LEACH, 1815; s.nov.
9. Panbrachytronoda tax.nov.
10. Brachytronidae COCKERELL, 1913; s.nov.
 - 10.1. *Dendroaeschna* TILLYARD, 1907
 - 10.2. Brachytroninae COCKERELL, 1913; s.nov.
 - 10.2.1. *Tetracanthagyna* SELYS, 1883
 - 10.2.2. Brachytronini COCKERELL, 1913; s.nov.
11. Telephlebioda tax.nov.
 - 12a. *Limnetron* FÖRSTER, 1908
 - 12b. *Planaeschna* MCLACHLAN, 1896
13. Eutelephlebioda tax.nov.
14. Telephlebiidae COCKERELL, 1913; s.nov.
15. Allopetalioidea COCKERELL, 1913; s. et stat.nov.
16. *Allopetalia* SELYS, 1873
17. Boyeriidae COCKERELL, 1913; s. et stat.nov.
18. *Boyeria* MCLACHLAN, 1896
19. Caliaeschninae BECHLY, 1996; s.nov.

Zu bestimmten Taxa dieser Euaeshnida-Hierarchie ergeben sich noch einige Bemerkungen. Entgegen der Ansicht von BECHLY nehmen wir an, dass die rezenten Gomphaeschninae sensu BECHLY et al., 2001 nicht die Schwestergruppe der fossilen Gomphaeschnaoidinae sind, sondern als Gomphaeschnidae s.nov. das Adelphotaxon der Aeshnodea darstellen. Mit letzteren teilen sie den gegabelten CuA, die Anwesenheit von 2 und mehr anq zwischen ax1 und ax2 und von Queradern im Supratrigranulum sowie die Abwesenheit eines Pseudotrigonum. Andererseits zeigen die Gomphaeschnaoidini die apomorphe Variante des Tspl-Verlaufs (parallel zum Mspl) und mehrheitlich eine sehr schräg gestellte undulierende Pterostigma-Stützader. Im Falle der in beiden Taxa (fossile Gomphaeschnaoidini und rezente Gomphaeschninae) vorkommenden „Cordulegastridenlücke“ dürfte es sich um Parallelismus handeln, zumal diese Lücke laut BECHLY auch außerhalb der Euaeshnida gefunden wurde. Die Gomphaeschnidae s.nov. bestehen aus den rezenten Genera *Linaeschna*, *Gomphaeschna*, *Sarasaeschna* und *Oligoaeschna*.

Das Taxon Aeshnoidea s.nov. entspricht weitgehend den Aeshninae sensu DAVIES & TOBIN, 1985; seine ranghöchsten Teilgruppen (Adelphotaxa) sind die Aeshnidae s.nov. und die Gynacanthidae s. et stat.nov. Die Aeshnidae sind die Aeshnini sensu DAVIES & TOBIN plus *Basiaeschna* und *Oplonaeschna*; die Gynacanthidae entsprechen den Gynacanthini der genannten Autoren, jedoch ohne *Limnetron* und *Tetracanthagyna*. Die Brachytronini werden von den Genera *Aeschnophlebia*, *Brachytron*, *Epiaeschna* und *Nasiaeschna* konstituiert.

Die im Phylogramm dargestellte Trichotomie der Telephlebiota tax.nov. ist im wesentlichen eine Widerspiegelung unzureichender Kenntnisse über *Limnetron*, *Racenaeschna* und *Planaeschna*. *Racenaeschna* kann das Adelphotaxon zu *Limnetron* sein (4-stachlige weibliche Subanalplatte), doch es gibt Diskrepanzen (*Racenaeschna*-Larven mit apomorph einspitzigem Epiproct laut DeMarmels in litt., Imagines mit plesiomorph asymmetrischer IR2-Gabel; jeweils gegenteilige Verhältnisse bei *Limnetron*). Für eine vertretbare Bestimmung der phylogenetischen Position der Gattung fehlen immer noch die Männchen. Aus diesem Grund erscheint *Racenaeschna* nicht im Phylogramm der Euaeshnida (Abb. 67). Der Vollständigkeit halber sei angemerkt, dass die Gattung in den von VON ELLENRIEDER (2002) veröffentlichten Cladogrammen als Mitglied der Aeshnodea aufgelistet ist. *Planaeschna* war uns materiell nur durch Exemplare von *P. milnei* zugänglich. Die publizierten Beschreibungen von Imagines und Larven vermitteln ebenfalls ein widersprüchliches Bild: apomorphe symmetrische IR2-Gabeln und nur eine Zellreihe zwischen IR2 und Rspl resp. MA und Mspl (parallel zu den Telephlebiiden), plesiomorph zweizipfelig gegabelte larvale Epiprocte, plesiomorphe Gelb/Schwarzfärbung der Imagines wie bei den asiatischen *Boyeria*-Spezies.

Aut- und Synapomorphien der Euaeshnida

1. Euaeshnida

- postdiskoidale Zellen in drei Reihen
- deutlich schräg gestellte Pseudo-Analis (PsA)
- keine caq
- MP trifft distal der Nodus-Position auf den Flügelhinterrand
- (die obgenannten Charaktere sind Grundmuster-Merkmale)
- distale Seite des Diskoidaldreiecks mit leichtem Knick (Ansatzpunkt des Tspl)
- Analdreieck mit gerader statt sigmoider Außenkante
- ax2 im Vorderflügel über dem Basalwinkel des Diskoidaldreiecks
- (die letztgenannten Merkmale sind Autapomorphien)

2. *Eumorbaeschna*

- Subdiskoidaldreieck im Hinterflügel meistens 2-zellig
- undeutliches Tspl in Mspl fortgesetzt
- ax2-Position über dem Basalwinkel des Diskoidaldreiecks im Vorderflügel wahrscheinlich

3. *Neoeshnida*

- Rspl zweigt im stumpfen Winkel bogig vom RP2 ab
- RP3/4 und MA nicht undulierend
- Mspl voll ausgeprägt
- Tspl in Mspl fortgesetzt
- im Supratriongulum keine Queradern
- distale „Lestiden-Schrägader“ reduziert
- postdiskoidale Zellen in 2 Reihen (häufige „reversals“ zur 3-Reihigkeit)

4. *Gomphaeschnoidinae*

- Pterostigma-Stützwader sehr schräg gestellt und leicht undulierend
- nur 1 anq zwischen ax1 und ax2

4.1. *Paramorbaeschna*

- MP erreicht den Flügelhinterrand auf Nodus-Niveau (Parallele zu den Aeshnoidea stat.nov.)
- zwischen MA und Mspl 2 Zellreihen

4.2. *Gomphaeschnoidini* (ohne *Paramorbaeschna*)

- Tspl parallel Mspl verlaufend
- Pterostigma-Stützwader sehr schräg gestellt
- distale Paranalzelle axial verlängert

5. *Panaeshnodea*

- CuA im Vorderflügel gegabelt und mit Ast in Richtung Flügelbasis
- Queradern im Supratriongulum
- Pseudo-IR1 reduziert
- mindestens 2 anq zwischen ax1 und ax2 (seltene sekundäre Reduktionen auf 1 anq)

6. *Gomphaeschnidae*

- ax2 über dem Diskoidaldreieck
- Nodus im Vorderflügel distal der halben Flügellänge
- Abdomen verjüngt (verschmälert) ab Segment 4

6.1. *Linaeschna*

- Diskoidaldreieck in Vorder- und Hinterflügel stark gestreckt
- 2 postdiskoidale Zellreihen in Vorder- und Hinterflügel

6.2. *Gomphaeschninae*

- Analschleife 3-4-zellig, schmal und quer zur Flügelachse verlängert
- Queradern im Supratriongulum weitgehend reduziert
- „Cordulegastridenlücke“ meistens vorhanden

7. *Aeshnodea*

- mehrfache Ausbildung einer IR2-Gabel (primär in asymmetrischer Form)
- IR1 als gerade Schaltader zwischen RP1 und RP2 (Abb. 1)

- mrq in mehreren Taxa exprimiert, z.T. sekundär auf Atavismen reduziert
 mindestens 1 akzessorische Cubitoanal-Querader (caq)
 PsA in Gestalt und Stellung als distale caq erscheinend
 Innenseite der verbreiterten Analschleife trifft proximal PsA auf die Analis (parallel so bei *Gomphaeschna*)
 mehrfache Entstehung einer basalen Doppelzelle im Diskoidaldreieck (primär im Hinterflügel)
 mehrfache Entstehung einer akzessorischen Analschleife
- 8. Aeshnoidea**
 ax2 über dem Diskoidaldreieck
 CuP proximad verschoben
 MP auf Nodus-Niveau ausmündend (parallel zu Gomphaeschnidae)
 „Aeshnidenmulde“ mehr oder minder deutlich ausgebildet
- 8.1. Gynacanthidae**
 Basalfeld verkürzt (Arculus proximad verschoben) ausgeprägte „Kugelaugen“ (parallel zu *Anaciaeschna*)
- 8.2. Aeshnidae** (mit *Basiaeschna* und *Oplonaeschna*)
 schmales Analdreieck (Parallelen bei einzelnen Gynacanthiden-Genera)
 „aeshnomorpher“ Hamularapparat (Hamularschleifen, Ventralfortsätze reduziert, Frontalfortsätze eingekürzt, starke Sklerotisierung)
- 9. Panbrachytronoda**
 Tspl in unterschiedlich vollkommener Ausprägung parallel Mspl verlaufend (wie bei den Gomphaeschnaoidini)
 Ventralfortsätze der Hamuli anteriores mit Sensillen-kamm (Abb. 60a)
- 10. Brachytronidae**
 ax2 über dem Diskoidaldreieck
 IR2-Gabel symmetrisch
 Pterostigma-Schrägader verschoben oder unkenntlich
 reife Larven mit stecknadelkopf-artigen „Knopfaugen“
 larvales Abdomen schmal und hoch
 larvales Abdomen mit Mittelkiel auf den hinteren Segmenten
 larvaler Epiproct stumpf („blunt“), wie mit abgeschnittener Spitze
- 10.1. Dendroaeschna**
 Queradern (mrq) im Medianraum
 Stirn sehr breit und mit medianem Kiel (Abb. 12)
 larvaler Epiproct nur halb so lang wie die Paraprocte (Taf. 21 unten)
- 10.2. Brachytroninae**
 Vertex 2-spitzig
 Männchen ohne „Taille“
- 10.2.1. Tetracanthagyma**
 extrem kurzes Basalfeld (< 10% Vorderflügel-Länge; parallel zu Gynacanthidae)
 3 postdiskoidale Zellreihen
 Weibchen mit großer mehrstachliger Subanalplatte
 larvaler Abdominalkiel auf Segm. 8 und 9 mit spitzen Höckern
- 10.2.2. Brachytronini**
 Pterostigma verlängert und Richtung Nodus verschoben (auf ein Niveau von 78-82% der Vorderflügel-Länge)
- 11. Telephlebioda**
 ax2 im Vorderflügel auf dem Niveau des Innenwinkels des Diskoidaldreiecks oder proximal davon
 larvale Paraglossen in zahlreichen Subtaxa vergrößert („underlying synapomorphy“)
- 12a. Limnetron**
 Doppelzellen zwischen IR2 und Rspl resp. MA und Mspl partiell reduziert
 Subanalplatte (Weibchen) 4-stachlig
- 12b. Planaeschna**
 je eine Zellreihe zwischen IR2 und Rspl sowie zwischen MA und Mspl
 larvale Paraprocte verkürzt
- 13. Eutelephlebioda**
 ax2 zumindest im Vorderflügel proximal des Innenwinkels des Diskoidaldreiecks
 larvaler Epiproct einspitzig (bei *Acanthaeschna* und der Mehrzahl der *Boyeria*-Spezies „noch“ 2-spitzig)
- 14. Telephlebiidae**
 ax2 auch im Hinterflügel proximal des Innenwinkels des Diskoidaldreiecks (parallel zu den Boyeriidae s. et stat.nov.; Ausnahme: *Acanthaeschna*)
 Rückwand des Occipitale mit Zapfen („underlying synapomorphy“; Abb.15, 22, 23, 48, 50)
- 15. Allopetalioidea**
 Endglied der Vesica spermalis mit paarigem Flagellum, von dessen dorsalem (unterem) Lobus ausgehend
- 16. Allopetalia**
 4-5 Zellen zwischen Analschleife und Flügelrand
 2. Abdominalsegment verlängert
 helle Thorax-Seitenstreifen reduziert
 ventrale Fortsätze der Hamuli anteriores wulstig verkürzt
- 17. Boyeriidae**
 mrq und caq relativ zahlreich, anq proximal ax1 (parallel zu *Telephlebia*)
 ax2 auch im Hinterflügel proximal des Innenwinkels des Diskoidaldreiecks (parallel zu den Telephlebiidae)

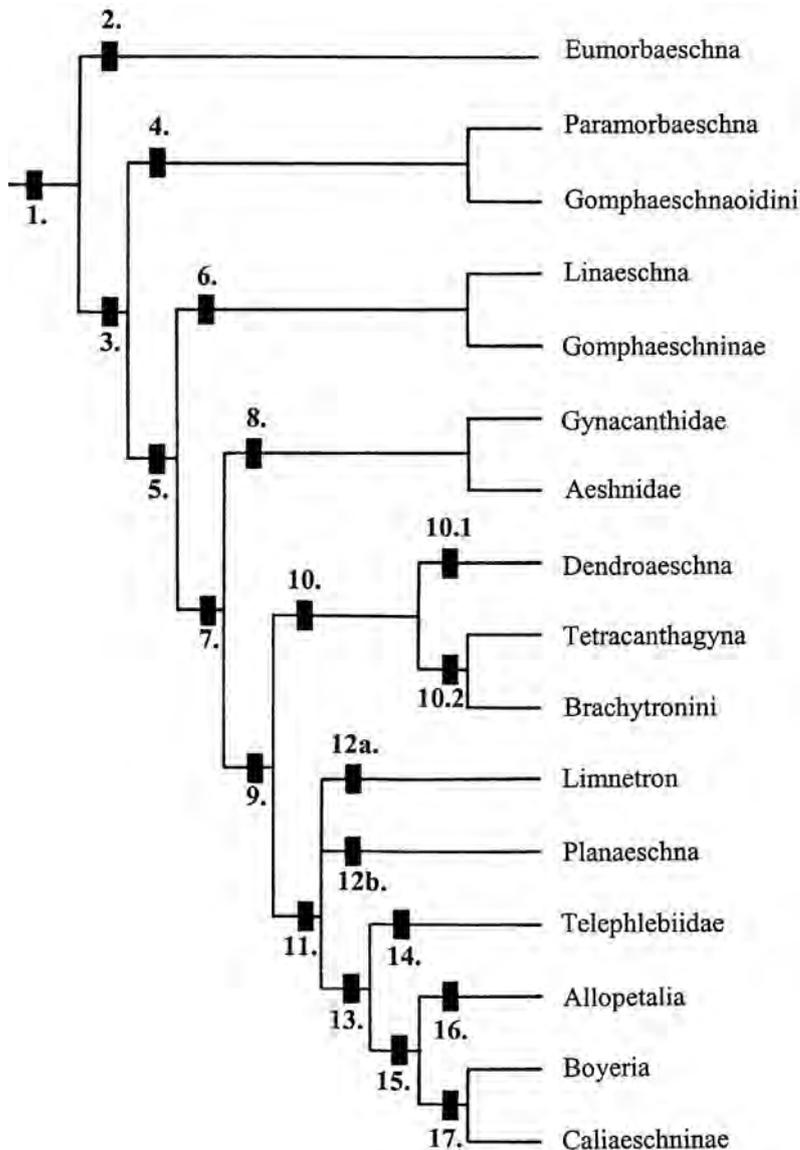


Abb. 67: Phylogramm der Euaeshnida.

18. *Boyeria*
 sehr schmale gestreckte Diskoidaldreiecke in beiden Flügelpaaren
 larvaler Occiput eckig ausgestellt
19. *Caliaeschninae*
 CuP proximal verschoben (parallel zu den Aeshnoidea)
 querverbreiteter Hamular-Durchlass (parallel zu den Notoaeschnini; Abb. 60b)

4. Areale, ihre Orientierungen, Dimensionen nebst Verbreitungsmustern, Expansions- und Schrumpfungerscheinungen

Recht allgemein schreibt WATSON (1982) über jene Gebiete Australiens, in denen brachytronine Aeshniden (=Telephlebiidae) vorkommen: „Australia is, essentially, a warm to hot, dry continent with a narrow, relatively well-watered coastal margin. The montane eastern seaboard shows a gradient from predominantly summer rainfall in the north to predominance of anticyclonic, winter rains in the south. The south-west of western Australia is an area of winter rainfall, ...“ Dem beschriebenen Szenario entsprechend erstrecken sich die Areale der brachytroninen Aeshniden, von wenigen Ausnahmen abgesehen, maximal nur über die marginalen 200 km des östlichen, südöstlichen und extrem südwestlichen kontinentalen Australiens und schließen Tasmanien ein.

Im ganzen nehmen die heutigen Areale den extremen Südwesten (Südwestecke Australiens), ein mehr ausgedehntes und geschlossenes, langgestrecktes Gebiet im Südosten und ein weniger geschlossenes Gebiet im Nordosten, einschließlich des definitiv tropischen Bereichs nördlich von 20° S, ein.

Die Areale aller Genera und supraspezifischen Taxa im Osten sind nord-süd orientiert, lang und schmal. Die größte Nord-Süd-Ausdehnung hat das Areal von *Austroaeschna*, gefolgt von *Telephlebia*, *Spinaeschna*, *Austrophlebia*, *Dendroaeschna*, *Notoaeschna*, *Antipodophlebia*, *Acanthaeschna* und *Dromaeschna* in dieser Reihenfolge. Art-Areale von polytypischen Gruppen erreichen nie die Gesamtausdehnung der Gruppe, wengleich es fast in jeder eine weit, aber mehr südlich, verbreitete Art gibt.

Durch schmale nord-süd ausgerichtete Gebiete begrenzte Existenzmöglichkeiten lassen bei Änderung gewisser klimatischer Bedingungen eine gerichtete Ausdehnung von Arealen zu, die aber zunehmend anfällig sind für Unterbrechungen und Zerstückelung. So gibt es innerhalb der Areale der meisten supraspezifischen Taxa erkennbare morphologische Disjunktionen, die in ihrer Größe u. a. von der geographischen Dimension der Arealunterbrechungen und vom Ausmaß der geologischen und klimatischen Unterschiede abhängen sowie von der Landschaftsform. Ausdehnung und Unterbrechung (Schrumpfen) von Arealen, Erkennen der morphologischen Disjunktionen und die darauf folgende taxonomische Auswertung haben entscheidend zur heute bestehenden und anerkannten Diversität der australischen Fauna der Telephlebiiden/Brachytroniden beigetragen. Ähnliche Verhältnisse wurden auch bei anderen Libellenfamilien sowie bei Plekopteren und Megalopte-

ren beobachtet (WATSON & THEISCHINGER 1984; THEISCHINGER 1999, 2001).

In der Folge wird die gesamte Fauna der Telephlebiiden/Brachytroniden Australiens kurz dargestellt, wobei auf taxonomische Disjunktionen (meist auf der Ebene von Adelphotaxa der Artgruppe), deren Vorhandensein durch Arealteilung bzw. Schrumpfung verstanden werden kann, näher eingegangen wird.

Die Entfernung zwischen dem heute für das Vorkommen von Telephlebiiden/Brachytroniden geeigneten Gebiet im Südwesten und solchen Gebieten im Südosten Australiens ist sehr groß. Nur eine Art der sonst ausschließlich östlichen Gattung *Austroaeschna*, *A. anacantha* (Adelphotaxon der im Südosten weitverbreiteten *A. subapicalis/ flavomaculata/ parvistigma*-Gruppe), kommt in Südwestaustralien vor und dort natürlich endemisch.

Im Osten haben vor allem Kombinationen von bestimmter geographischer Breite und Höhenlage, dadurch bewirktes vergleichbares/verschiedenes Klima, und ähnlicher/unterschiedlicher geologischer Untergrund nicht nur zu bisweilen weit abgelegenen nördlichen Populationen meist südlicher Arten, sondern auch zu anderen diskussionswürdigen systematisch/taxonomisch ausgewerteten Disjunktionen geführt.

So stellt zum Beispiel das Gebiet zwischen etwa 20°S und 20.5°S die Grenze dar zwischen einer definitiv tropischen Fauna, die sich aus *Dromaeschna forcipata* und *D. weiskei* (*Dromaeschna* ist das Adelphotaxon der extrem weitverbreiteten und sogar in die Tropen vorgedrungenen Gattung *Austroaeschna*), *Austroaeschna speciosa* (sehr nahe verwandt mit der weitverbreiteten *A. unicornis*), *Austrophlebia subcostalis* (Adelphotaxon der südlich weitverbreiteten und bis in das Eungella Gebiet reichenden *A. costalis*), *Spinaeschna watsoni* (Adelphotaxon der viel weiter südlich weitverbreiteten *S. tripunctata*) und *Telephlebia tilyardi* (Adelphotaxon der beiden viel weiter südlich geographisch und wohl auch ökologisch weit voneinander getrennten Spezies *T. tryoni* und *T. undia*) zusammensetzt, und Faunen mit stärker südlicher Ausrichtung.

Die südlicheren Faunen erreichen, soweit bekannt, mit *Austroaeschna christine* (Adelphotaxon der viel weiter südlich weitverbreiteten *A. sigma*) und *A. eungella* (Adelphotaxon der viel weiter südlich weitverbreiteten *A. pulchra*), *Austrophlebia costalis* (s. oben) und *Telephlebia cyclops* (das Eungella Gebiet ist der nördlichste Fundplatz dieser generell viel weiter südlich verbreiteten Art) ihre maximale Nordausdehnung im Eungella Gebiet und in Jaxut.

Bedeutend weiter südlich (ca 23°S-24°S) liegen zwei weitere, ziemlich isolierte und von Telephlebiiden/

Brachytroniden bewohnte Berggruppen, Blackdown Tableland und Carnarvon Range/Salvator Rosa. Im Blackdown Tableland erreicht möglicherweise *Austroaeschna pinheyi* (Adelphotaxon der nahe der Grenze zwischen Queensland und New South Wales anschließenden *A. unicornis*) wahrscheinlich als einzige dort vorkommende Art ihre maximale Nordausdehnung.

Austroaeschna pinheyi (s. oben) kommt aber sicher in Carnarvon Range vor, das außerdem die beiden dort wahrscheinlich endemischen Arten *Austroaeschna muelleri* (Adelphotaxon des weitverbreiteten und bis in das Eungella Gebiet reichenden Artenpaares *A. pulchra* und *A. eungella*) und *Telephlebia undia* (s. oben) und eine möglicherweise weit isolierte Population der mehr südöstlich weitverbreiteten *Dendroaeschna conspersa* beherbergt.

Vom mehr küstennahen Gebiet zwischen Blackdown Tableland und Carnarvon Range und zwischen den beiden und etwa 26.5°S sind wiederum brachytronine Aeshniden nicht bekannt mit Ausnahme der wohl mehr ökologisch gesonderten *Acanthaeschna victoria* und *Telephlebia tryoni* (siehe oben), die in einem schmalen niedrigen Küstenstreifen und auf Fraser Island nördlich wohl bis 25°S vordringen.

Im Bergland südlich von etwa 26.5°S bis zum Hunter River kommen je eine Art aller Artengruppen von *Austroaeschna* (*pulchra*, *unicornis*, *subapicalis*, *sigma*) und der Genera *Austrophlebia* (*costalis*), *Notoaeschna* (*geminata*), *Spinaeschna* (*tripunctata*), *Dendroaeschna*, *Antipodophlebia* und *Telephlebia* (*godeffroyi* und *cyclops*) vor, im daran anschließenden engen Küstenstreifen im allgemeinen nur *Acanthaeschna victoria* und *Telephlebia tryoni*, und nur in dessen nördlichem Teil die Dünenart *Austroaeschna cooloola* (Adelphotaxon der tropischen *A. speciosa*). Zwischen etwa 32°S und 33°S waren und sind Arealunterbrechungen entlang des Tals des Hunter River anscheinend Ursache für heute anerkannte taxonomische Disjunktionen in *Notoaeschna* (*geminata/sagittata*) und praktisch auch im *Austroaeschna multipunctata*-Komplex (*sigma/obscura*).

Südlich des Hunter lassen sich Faunen der hauptsächlich nördlich von 35°S gelegenen Sandsteingebirge und der hauptsächlich südlich von 35°S gelegenen Granitgebirge unterscheiden. Ungefähr entlang dieser Linie kommt es zur Ablösung der nördlichen *Austroaeschna obscura* durch *A. multipunctata* (beide *A. multipunctata*-Komplex) und von *Telephlebia godeffroyi* durch *T. brevicauda* (beide *T. cyclops*-Gruppe). Sonst kommen alle Genera des Berglandes nördlich des Hunter River auch im Bergland südlich des Hunter vor, wenn auch *Austrophlebia*, *Dendroaeschna* und *Antipodophlebia* die Südküste Australiens nicht erreichen. Von den Arten nörd-

Abb. 68: Telephlebiiden/Brachytroniden-Taxa und ihr belegtes Vorkommen in den hauptsächlich für die Gruppe bekannten Regionen.

Südwestaustralien (swA)
31.5-35°S 115-116.5°E

Südaustralien (SA)
34.5-35.5°S 138.5-139.5°E

Grampians (Gr)
37-38°S 142-143°E

Otways (Ot)
38-39°S 143-144°E

Tasmania (Tas)
40.5-44°S 144.5-148.5°E

Australian Alps (AA)
35-38°S 145.5-149°E

Ost- und Südküste von Victoria (Vces)
37-39°S 144-150°E

Neusüdwales Küste südlich des Hunter (einschliesslich Blue Mountains) (BNcs)
32.5-37°S 148-152.5°E

Neusüdwales Küste nördlich des Hunter (Ncn)
28-33°S 152-153.5°E

Barrington Tops (BT)
31.5-32.5°S 151-152°E

Warrumbungles (Wb)
31-32°S 148.5-150°E

New England Ranges (NE)
29-31.5°S 150-152°E

Bergland südlich von Brisbane (Bsm)
27.5-29°S 151.5-152°E

Bunya Mountains und nördliche und speziell östliche Vorberge (BuM)
26-27.5°S 151.5-153°E

Carnarvon Ranges (CR)
24.5-26°S 147.5-149°E

Südqueensland Südküste und Hinterland (Cc)
25-28°S 153-153.5°E

Blackdown Tableland (BITl)
23.5-24.5°S 149-149.5°E

Eungella/Clark Ranges (ECR)
20.5-21.5°S 148-148.5°E

Küste nördlich Eungella/Clarke Ranges (20n)
15-20°S 145-148.5°E

Taxa	Geographische Regionen																			
	swA	SA	Gr	Ot	Tas	AA	Vces	BNcs	Ncn	BT	Wb	NE	Bsm	BM	CR	Cc	BITl	ECR	20n	
<i>Genus Austroaeschna</i>	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
<i>A. subapicalis</i> Gruppe			o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
<i>A. subapicalis</i>			o	o		o	o	o	o			o	o							
<i>A. atrata</i>						o	o													
<i>A. tasmanica</i>					o															
<i>A. hardyi</i>					o															
<i>A. multipunctata</i> Gruppe	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
<i>A. ana/flavo/parvi</i> Gruppe	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
<i>A. parvistigma</i>		o			o		o	o		o		o	o							
<i>A. flavomaculata</i>						o														
<i>A. multipunctata</i>						o	o													
<i>A. obscura</i>								o	o											
<i>A. sigma</i>									o	o		o	o	o						
<i>A. christine</i>																			o	
<i>A. anacantha</i>	o																			
<i>A. unicornis</i> Gruppe		o			o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
<i>A. unicornis</i>		o			o	o	o	o	o	o	o	o	o	?	o	o		o		
<i>A. pinheyi</i>													?	o	o		o			
<i>A. unicornis</i>		o			o	o	o	o	o	o	o	o								
<i>A. speciosa</i>																				o
<i>A. cooloola</i>																o				
<i>A. inermis</i>						o		o												
Subgenus <i>Pulchaeschna</i>			o	o		o	o	o	o	o		o	o	o	o		?	o		
<i>A. pulchra</i>			o	o		o	o	o	o	o		o	o	o			?			
<i>A. eungella</i>																			o	
<i>A. muelleri</i>															o					
<i>Genus Dromaeschna</i>																				o
<i>D. forcipata</i>																				o
<i>D. weiskei</i>																				o
<i>Genus Austrophlebia</i>								o	o	o		o	o	o					o	o
<i>A. costalis</i>								o	o	o		o	o	o					o	
<i>A. subcostalis</i>																				o
<i>Acanthaeschna victoria</i>									o							o				
<i>Genus Spinaeschna</i>						o	o	o	o	o		o	o							o
<i>S. tripunctata</i>						o	o	o	o	o		o	?							
<i>S. watsoni</i>																				o
<i>Genus Notoaeschna</i>						o	o	o	o	o		o	o							
<i>N. sagittata</i>						o	o	o												
<i>N. geminata</i>									o	o		o								
<i>Antipodophlebia asthenes</i>								o	o			o	o							
<i>Genus Telephlebia</i>		o		o	o	o	o	o	o	o		o	o	o	o	o			o	o
<i>T. brevicauda</i> Gruppe				o		o	o	o	o	o		o	o	o					o	
<i>T. brevicauda</i>				o		o														
<i>T. godeffroyi</i>							o	o	?	o										
<i>T. cyclops</i>										o		o	o	o						o
<i>T. tillyardi</i> Gruppe										o					o	o				o
<i>T. tillyardi</i>																				o
<i>T. tryoni</i>										o						o				
<i>T. undia</i>															o					
<i>Dendroaeschna conspersa</i>							o	o	o			o			o					

lich des Hunter fehlen, wie schon erwähnt, *Austroaeschna sigma* (weitgehend) und *Notoaeschna geminata*, dazu kommen jedoch *Austroaeschna atrata*, *A. flavomaculata* und *A. inermis* und, wie schon erwähnt, *A. obscura*, *A. multipunctata*, *Notoaeschna sagittata* und *Telephlebia brevicauda*.

Die tasmanische Fauna umfasst zwei endemische Arten, *A. tasmanica* und *A. hardyi*, die zusammen die Schwestergruppe der montanen *A. subapicalis* und *A. atrata* darstellen. Außerdem kommen noch *Austroaeschna unicornis* und *A. parvistigma* in Tasmanien vor.

Bis nach Südaustralien sind offenbar nur *A. unicornis* und *A. parvistigma* vorgedrungen.

Nord-Süd Ausdehnung der Areale und deren Besiedlungscharakter

Für alle Taxa wird eingangs in Klammern die Nord-Süd Ausdehnung ihrer Areale in Graden geographischer Breite und in Kilometern angegeben. Darauf folgt ihre bekannte Verbreitung im großen Rahmen. Unter Nordosten ist das Gebiet nördlich der Queensland/New South Wales Grenze zu verstehen, unter Südosten das Gebiet südlich davon.

Genus *Telephlebia* (16-39°S; c. 2530 km)

Relativ geschlossen im Südosten, ausgenommen Grampians und Tasmania, und in den Tropen nördlich von 20°S, mehr zerstückelt im Süden des Nordostens einschließlich eines

schmalen Küstenstreifens zwischen etwa 30°S und 23°S, und wohl isoliert in Carnarvon Range sowie im Eungella Gebiet.

***Telephlebia cyclops*-Gruppe (21-39°S; c. 1980 km)**

Relativ geschlossen im Südosten, mehr zerstückelt im Süden des Nordostens und mit einer Art bis in die Tropen reichend.

***Telephlebia brevicauda* (35.5-39°S; c. 385 km)**

Relativ geschlossen im südlichen Südosten.

***Telephlebia godeffroyi* (28-35.5°S; c. 825 km)**

Relativ geschlossen im centralen und nördlichen Südosten.

***Telephlebia cyclops* (21-32°S; c. 1210 km)**

Ziemlich zerstückelt im nördlichen Südosten und südlichen Nordosten; reicht im Eungella Gebiet in die Tropen.

***Telephlebia tillyardi*-Gruppe (16-30°S; c. 1540 km)**

Relativ geschlossen in den Tropen nördlich von 20°S, zerstückelt in einem schmalen Küstenstreifen zwischen etwa 30°S und 23°S, und isoliert im Carnarvon Range.

***Telephlebia tillyardi* (16-20°S; c. 440 km)**

Relativ geschlossen in den Tropen nördlich von 20°S.

***Telephlebia tryoni* (23-30°S; c. 770 km)**

Ziemlich zerstückelt in einem schmalen Küstenstreifen zwischen etwa 30°S und 23°S.

***Telephlebia undia* (24.7-25°S; c. 30 km)**

Isoliert im Carnarvon Range.

***Antipodophlebia asthenes* (28-34°S; c. 660 km)**

Zerstückelt im mittleren und nördlichen Südosten und im südlichen Nordosten.

Genus *Notoaeschna* (26-38°S; c. 1320 km)

Relativ geschlossen im gesamten Südosten und im südlichen Nordosten.

***Notoaeschna sagittata* (32.5-38°S; c. 605 km)**

Relativ geschlossen im südlichen und mittleren Südosten (nördlich bis zum Hunter River).

***Notoaeschna geminata* (26-32.5°S; c. 715 km)**

Relativ geschlossen im nördlichen Südosten und im südlichen Nordosten (nördlich des Hunter River).

Genus *Spinaeschna* (16-38°S; c. 2420 km)

Relativ geschlossen im gesamten Südosten und weit isoliert im Nordosten im tropischen Gebiet nördlich von 20°S.

***Spinaeschna tripunctata* (31-38°S; c. 770 km)**

Relativ geschlossen im gesamten Südosten.

***Spinaeschna watsoni* (16-20°S; c. 440 km)**

Weit isoliert im Nordosten im tropischen Gebiet nördlich von 20°S.

***Acanthaeschna victoria* (25-32°S; c. 770 km)**

Wahrscheinlich zerstückelt entlang der nordöstlichen und südöstlichen Küste.

Genus *Austrophlebia* (16-35.5°S; c. 2145 km)

Ziemlich geschlossen nördlich von etwa 35.5°S im Südosten und zerstückelt einschließlich des tropischen Gebietes im Nordosten.

***Austrophlebia costalis* (20.5-35.5°S; c. 1650 km)**

Ziemlich geschlossen nördlich von etwa 35.5°S im Südosten, zerstückelt einschließlich des tropischen Gebietes südlich von 21°S im Nordosten.

***Austrophlebia subcostalis* (16-19.5°S; c. 385 km)**

Ziemlich zerstückelt im tropischen Gebiet des Nordostens nördlich von 20°S.

Genus *Dromaeschna* (15.7-19.5°S; c. 420 km)

Ziemlich geschlossen im tropischen Nordosten nördlich von 20°S.

***Dromaeschna forcipata* (15.7-19.5°S; c. 420 km)**

Ziemlich geschlossen im tropischen Nordosten nördlich von 20°S.

***Dromaeschna weiskei* (15.7-19.5°S; c. 420 km)**

Ziemlich geschlossen im tropischen Nordosten nördlich von 20°S.

Genus *Austroaeschna* (16.5-43.5°S; c. 2970 km)

Weit isoliert im extremen Südwesten, geschlossen im Südosten, einschließlich Tasmanien, und im Nordosten ziemlich zerstückelt und bis in das tropische Gebiet nördlich von ca. 20°S reichend. Isoliert im Carnarvon Range/Salvator Rosa.

Subgenus *Pulchaeschna* (20.5-39°S; c. 2035 km)

Ziemlich geschlossen mit Ausnahme Tasmaniens im Südosten, mehr zerstückelt im südlichen Nordosten; isoliert im Eungella Gebiet und im Carnarvon Range.

***Austroaeschna pulchra* (23.5-39°S; c. 1705 km)**

Ziemlich geschlossen mit Ausnahme Tasmaniens im Südosten; im Nordosten mehr zerstückelt und bis etwa 26°S reichend.

***Austroaeschna eungella* (20.5-21.3°S; c. 90 km)**

Möglicherweise weit isoliert im Eungella Gebiet und vielleicht in der Clarke Range des tropischen Nordostens.

***Austroaeschna muelleri* (24.7-25°S; c. 30 km)**

Weit isoliert in Carnarvon Range (c. 25°S/148°E).

Subgenus *Austroaeschna*

As in Genus *Austroaeschna*

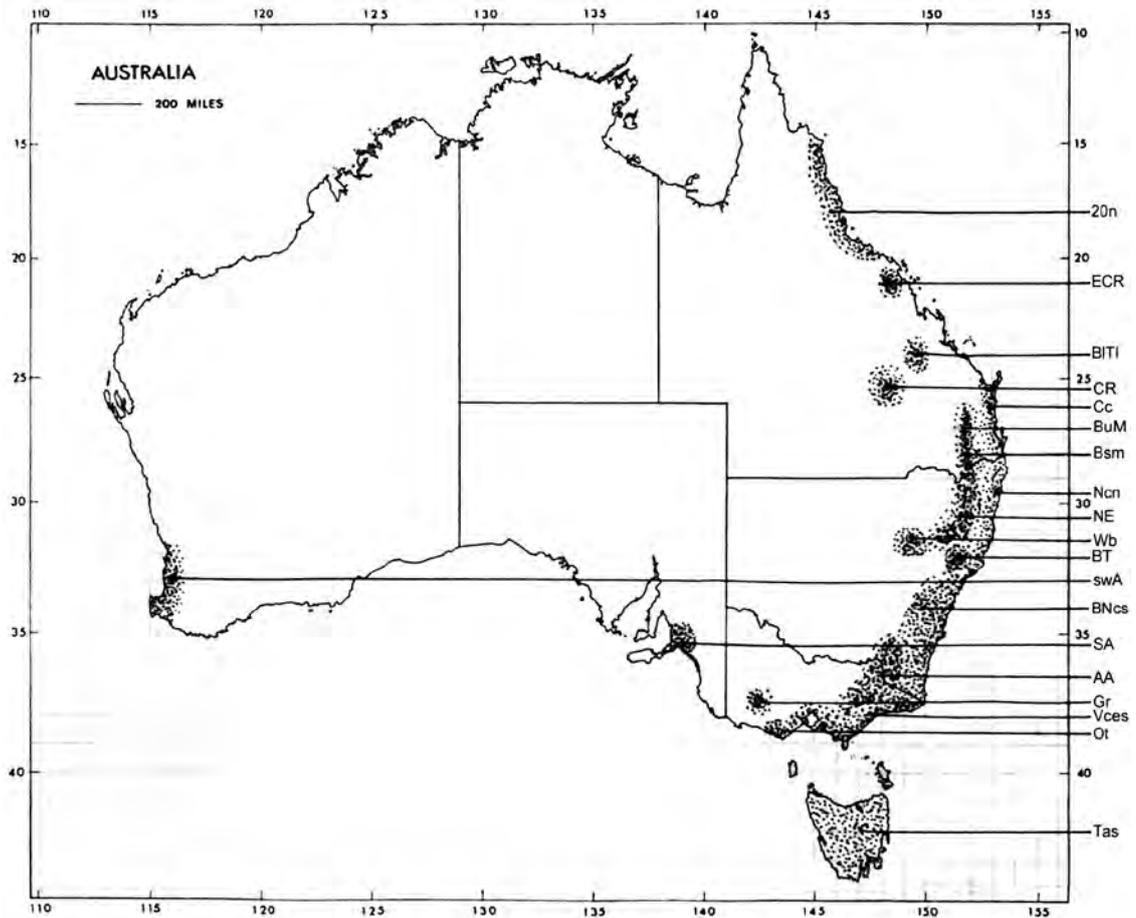
***Austroaeschna unicornis*-Gruppe (16.5-43.5°S; c. 2970 km)**

Relativ geschlossen in Südosten, mehr zerstückelt im Nordosten einschließlich die Tropen, sowie in Carnarvon Range/Salvator Rosa. Interessant erscheint das Fehlen in den Otways, Grampians und im Eungella Gebiet.

***Austroaeschna inermis* (33.5-37°S; c. 385 km)**

Im Südosten, auf das alpine Gebiet und auf höhere Lagen von Kanangra Boyd beschränkt.

Abb. 69: Übersichtskarte der Gebiete Australiens, von denen Telephlebiiden/Brachytroniden hauptsächlich bekannt sind (Abkürzungen wie in obiger Liste dieser Gebiete).



***Austroaeschna unicornis* (28-43.5°S; c. 1650 km)**

Relativ geschlossen im Südosten einschließlich der östlichen Hälfte von Tasmanien; nicht im alpinen Gebiet.

***Austroaeschna pinheyi* (23.5-28°S; c. 495 km)**

Ziemlich zerstückelt im südlichen Nordosten, westlich bis Salvador Rosa (ca. 147°E), nördlich vermutlich bis Blackdown Tableland (ca. 24°S).

***Austroaeschna speciosa* (16.5-18°S; c. 165 km)**

Relativ zerstückelt im tropischen Nordosten.

***Austroaeschna cooloola* (25-28°S; c. 330 km)**

Etwas isoliert im Dünenland des Cooloola Gebietes einschließlich Fraser und Stradbroke Islands.

***Austroaeschna anacantha* + *flavomaculata/parvistigma*-Gruppe (21-43.5°S; c. 2475 km)**

Weit isoliert im extremen Südwesten, relativ geschlossen im Südosten, einschließlich Tasmanien und ziemlich zerstückelt im südlichen Nordosten. Weit isoliert im Eungella Gebiet (ca. 21°S/148.5°E) im Nordosten. Interessant erscheint das Fehlen im Carnvon Range/Salvator Rosa.

***Austroaeschna anacantha* (31-35°S; c. 440 km)**

Weit isoliert im extremen Südwesten.

***Austroaeschna flavomaculata* (35-37.5°S; c. 275 km)**

Ziemlich zerstückelt im Südosten in hohen (meist >1450 m) Lagen des alpinen Gebietes.

***Austroaeschna parvistigma* (29-43.5°S; c. 1595 km)**

Ziemlich geschlossen im Südosten einschließlich Tasmanien in montanen Gebieten, aber ausgenommen das alpine Gebiet.

***Austroaeschna multipunctata* (35-39°S; c. 440 km)**

Relativ geschlossen im südlichen Südosten. In dessen Norden wohl nicht entlang der Küste.

***Austroaeschna obscura* (33-37.5°S; c. 495 km)**

Relativ geschlossen im mittleren Südosten; weiter südlich wohl nur entlang der Küste.

***Austroaeschna sigma* (26-33.5°S; c. 825 km)**

Relativ geschlossen im nördlichen Südosten, mehr zerstückelt und wohl nur bis ca. 26°S reichend im Nordosten.

***Austroaeschna christine* (21-21.3°S; c. 30 km)**

Möglicherweise weit isoliert im tropischen Nordosten im Eungella Gebiet (ca. 21°S/148.5°E).

***Austroaeschna subapicalis*-Gruppe (28-43.5°S; c. 1650 km)**

Praktisch auf die montanen Gebiete des Südostens des kontinentalen Australiens und auf Tasmanien beschränkt.

Austroaeschna atrata (35-38°S; c. 330 km)

Praktisch auf die höheren Lagen des alpinen Gebietes des Südostens beschränkt.

Austroaeschna subapicalis (28-39°S; c. 1210 km)

Etwas zerstückelt über die montanen Gebiete des Südostens mit Ausnahme Tasmaniens und des Großteils des alpinen Gebietes.

Austroaeschna hardyi (41-43.5°S; c. 275 km)

Auf Tasmanien beschränkt.

Austroaeschna tasmanica (41-43.5°S; c. 275 km)

Auf Tasmanien beschränkt.

Dendroaeschna conspersa (24-38°S; c. 1540 km)

Ziemlich geschlossen im Südosten ausgenommen den extremen Süden, das alpine Gebiet, Otways, Grampians und Tasmanien; im südlichen Nordosten isoliert in Carnarvon Range.

Die geographische Lage der australischen Gebiete, aus denen Telephlebiiden/Brachytroniden hauptsächlich bekannt sind, ihre Ausdehnung und die für sie gebrauchten Abkürzungen sind in der Liste neben Abb. 68 und in Abb. 69 gegeben. Abb. 68 demonstriert das Vorkommen der einzelnen Genera, Subgenera und Arten in diesen Gebieten.

5. Qualitäten der Lebensweise und die ökologische Existenzparameter der Einnischung, Larvalhabitate, Spezialisierung, Konkurrenz

Form und Ausdehnung der im vorangegangenen Kapitel behandelten Areale der australischen Telephlebiiden/Brachytroniden sind generell vom Vorhandensein kalten und sauerstoffreichen Wassers bestimmt, wie es vor allem permanente, stark fließende Bäche und Flüsse, zum Teil aber auch sumpfig/moorige Quellgerinne enthalten. Mit der passenden Mischung von Sonneneinstrahlung, Beschattung und Ufervegetation werden solche Biotope zu Jagd- und Paarungsrevieren für die Adulti und mit passendem Substrat zu Larvalhabitaten, in denen der Großteil des mindestens einjährigen Lebenszyklus stattfindet.

Geologischer Untergrund, Meereshöhe, geographische Breite, Landschaftsform (z. B. tiefe enge Schluchten), Uferbeschattung und Art, Reichtum und Ausdehnung von Vegetation (z. B. geschlossenes Kronendach im tropischen Regenwald) sind Umstände, die physikalische und chemische Eigenschaften von Gewässern und terrestrischen Habitaten maßgeblich beeinflussen und so für Ausbreitung, Vorkommen oder Fehlen und lokale Diversität von Telephlebiiden/Brachytroniden entscheidend sein können.

Verschiedene Grade der Rheophilie, unterschiedliche Temperaturtoleranz und Substratpräferenz ermöglichen einerseits eine bestimmte Abfolge von Arten entlang von Fließgewässern (Längszonierung), andererseits Sympatrie mehrerer Spezies durch eine Art Querzonierung, besser Nutzung verschiedener Biotope in denselben Gewässerabschnitten. All dies kann am besten an Beobachtungen an der Gattung *Austroaeschna* dargestellt werden und erfolgt am Ende des Kapitels.

Die Morphologie der Imagines und Larven und das ähnliche, meist crepusculare Verhalten der Imagines und die vergleichbare semiterrestrische Lebensweise der Larven weisen auf die nahe Verwandtschaft der Genera *Antipodophlebia* und *Telephlebia* hin. Ihr Verhalten und ihre Larvalhabitate sind hochspezialisiert und isoliert. Die Einnischung erscheint eher als zweite Wahl einer grundsätzlich aquatischen Gruppe. Die Spezialisierungen sind wohl auch in der kleinerwüchsigen und weniger erfolgreichen (monotypischen) *Antipodophlebia* weiter vorangetrieben als in *Telephlebia*. Die letztere Gattung zeigt heute eine ausgeprägte Nord-Süd Zweiteilung. Während in der südlichen Gruppe die Areale und damit auch die Habitate der einzelnen Arten nur eng räumig getrennt sind oder sogar geringfügig überlappen (*T. brevicauda* in den Snowy Mountains und in meist südlicheren Gebieten, *T. godeffroyi* in nördlich anschließenden, meist wärmeren Gebieten, meist je weiter nördlich desto höher; *T. cyclops* in Flecken subtropischen bis tropischen montanen Regenwaldes), haben die Arten der nördlichen *T. tillyardi*-Gruppe weit voneinander getrennte Areale und recht verschiedene Habitate inne, und zwar im tropischen Regenwald nördlich von 20° S (*T. tillyardi*), in tief eingeschnittenen Schluchten des Carnarvon Range (*T. undia*) und in tief liegenden Regenwaldflecken entlang der Zentralküste und an entsprechenden Stellen auf den küstennahen Inseln (Fraser und Stradbroke Islands).

Beide extrem rheophilen Spezies der praktisch auf den Südosten Australiens beschränkten Gattung *Notoaeschna* kommen vikariierend südlich (*N. sagittata*) und nördlich des Hunter River (*N. geminata*) vielfach syntop mit *Spinaeschna tripunctata* vor. Die Larven leben an der Unterseite von Felsblöcken.

Die anscheinend schwächer rheophile Gattung *Spinaeschna* zeigt entlang des Hunter keine nennenswerte morphologische Disjunktion und schließt mit der bedeutend dunkleren *S. watsoni* weit isoliert von der südlichen *S. tripunctata* eine Art in den Tropen nördlich von 20°S ein, die dort in schnell fließenden Bächen und Flüssen recht verschiedener Größe vorkommt.

Die Gattung *Dendroaeschna* ist monotypisch. Die Imagines sind tagaktiv, wurden aber zumindest stellen-

weise auch dämmerungsaktiv beobachtet. Ob dies ebenso wie die meist jahreszeitlich späte Flugzeit (Schlüpfen vielfach etwa Mitte April) die Konkurrenz mit größeren, syntopen *Austroaeschna* Spezies vermindert, ist nicht bekannt. Die Weibchen legen (in der Umgebung von Sydney bis Juli) die Eier in totes Holz oder auch an feuchtes moosiges Gestein. Die Larvalhabitate sind meist etwas bewachsene schattige Kolke aber auch ruhige, seichte Buchten, manchmal gebildet durch Wurzelstöcke am Ufer wachsender Bäume.

Nur wenige Exemplare der monotypischen Gattung *Acanthaeschna* sind bekannt. Obwohl sich darunter auch eine Larve befindet, kann über die Ökologie der sowohl tag- als auch dämmerungsaktiv gefundenen *A. victoria* nur spekuliert werden. Die Fundumstände des jüngst gesammelten Materials lassen es durchaus möglich erscheinen, dass küstennahe, schwach fließende temporäre Gewässer in Regenwaldflecken geringer Seehöhe der Larvalhabitat der dort nur mit *Telephlebia tryoni* vorkommenden und von allen anderen Gattungen wahrscheinlich ökologisch isolierten Art sind. Auch das saisonell frühe (Anfang Oktober) Erscheinen der Imagines spricht vielleicht für ein Schlüpfen vor der möglicherweise periodischen Austrocknung solcher Habitate.

Die Gattung *Austrophlebia* umfasst zwei Arten. Die südlichere *A. costalis* ist sehr weit verbreitet in meist niedrigeren Lagen im Süden, wurde allerdings südlich der geographischen Breite von 37°S bisher nicht gefunden. Bis zu Höhen von über 1000 m lebt sie im schon tropischen Eungella Gebiet. Unmittelbar nördlich schließt die auf die Tropen nördlich von 20°S beschränkte *A. subcostalis* an. Flugaktivität der *Austrophlebia* Imagines wird häufiger knapp vor der Dämmerung beobachtet als tagsüber, und der schnelle, unregelmäßige Flug wird durch Aufhängen an der Schattenseite von ufernahen Farnen, Farnbäumen und Büschen häufig unterbrochen. Larvalhabitat beider Arten sind meist gut beschattete, tiefe und kühle Tümpel in sonst eher schnell fließenden Bächen, meist in Regenwaldabschnitten. Die Larven sitzen vielfach verborgen in Spalten größerer Holzstücke. Konkurrenz mit potentiell syntopen anderen Telephlebiiden-Arten wird wohl durch diese Nischenbildung, die ungewöhnliche Aktivitätsperiode der Imagines und den möglicherweise damit zusammenhängenden Gigantismus der *Austrophlebia* Arten weitgehend vermieden.

Die Schwester-Gattungen *Dromaeschna* und *Austroaeschna* kommen nahezu vikariierend vor. Die zwei *Dromaeschna* Arten leben nur im tropischen Gebiet nördlich von 20°S, während alle Arten von *Austroaeschna* mit Ausnahme der wohl auch auf die Tropen nördlich von 20°S beschränkten *A. speciosa* nur südlich dieses Gebietes vorkommen.

Die Larvalhabitate von beiden *Dromaeschna* Arten sind Fließgewässer im tropischen Regenwald. Es scheint, dass die größeren und offeneren Bäche und Flüsse in niedrigerer Meereshöhe von *D. forcipata* bevorzugt werden, während die seltenere *D. weiskei* entlang dunklerer Nebenbäche und in größerer Meereshöhe in Biotopen mit mehr extremem Regenwaldcharakter überwiegt. Das hell orange Abdomenende beider Geschlechter in *D. weiskei* ist wohl eine Anpassung an diese Habitate. Die Larven beider *Dromaeschna*-Arten leben meist an oder zwischen großen Steinen und Felsblöcken.

Austroaeschna ist in zwei Subgenera *Austroaeschna* s.str. und *Pulchaeschna* subgen.nov. unterteilt. In *Austroaeschna* s.str. lassen sich drei ostaustralische Artengruppen, die *A. unicornis*-Gruppe, die *A. subapicalis*-Gruppe und die *A. flavomaculata/parvistigma/multipunctata*-Gruppe unterscheiden. In allen vier genannten Gruppen gibt es mindestens je eine mehr oder weniger in tieferen Lagen weitverbreitete Art (*A. pulchra*; *A. unicornis*; *A. subapicalis*; *A. parvistigma* und vielleicht *A. multipunctata*), mindestens eine, die in mehr oder weniger hohen Lagen des alpinen Gebiets vorkommt (*A. pulchra*; *A. inermis*; *A. atrata*; *A. flavomaculata* und vielleicht *A. multipunctata*) und eine oder einige Arten, die die weitverbreiteten Arten oder einander geographisch ablösen. Diese Arten sind oft relativ engräumig oder relikartig verbreitet. (*A. muelleri*, *A. eungella*; *A. pinheyi*, *A. speciosa*, *A. cooloola*; *A. subapicalis*, *A. hardyi*, *A. tasmanica*; *A. anacantha*; *A. obscura*, *A. sigma*, *A. christine*).

Im Kosciusko-Gebiet wurden mehrfach an ein und derselben Bachstelle *A. flavomaculata*, *A. multipunctata*, *A. inermis*, *A. atrata* und *A. pulchra* gesammelt. Die Larven von *A. flavomaculata* leben meist nur in Höhen von über 1450 m und bis 1800 m in *Sphagnum* und unter Steinen aber auch zwischen Vegetation in Quellgerinnen. *A. multipunctata* ist hauptsächlich von kleinen Bächen bekannt, wo die Larven zwischen Wasserpflanzen und an Steinen vorkommen. Die Larven von *A. inermis* leben oft im schnellfließenden Wasser an Holz und Felsen, die von *A. atrata* meist in Holzspalten und weniger häufig an Felsen und im Detritus von Tümpeln, während *A. pulchra* Larven meist im Kies nahe größeren Steinen und Felsen zu finden sind. Die Exuvienfunde an besagten Stellen im Hauptbach bestätigten dann auch gewisse Präferenzen der einzelnen Arten speziell für unterschiedliche Strömungsstärke und Substratgröße, wobei sich ein Gefälle *A. inermis/atrata* – *A. pulchra* – *A. multipunctata* ergab. *A. multipunctata* wurde zusätzlich auch noch ganz in der Nähe in Anzahl in einem winzigen Bächlein gefunden, wo sie als einzige *Austroaeschna* vorkam. *A. flavomaculata*, von der Exuvien am Hauptbach nie gefunden wurden, kam wohl von kleineren Quellgerinnen in unmittelbarer Nähe des Bachufers.

Auch *Telephlebia brevicauda*, anscheinend von feuchten Situationen an steilen überrieselten Uferstellen oder vom Rand der Quellgerinne kommend, flog mitunter an denselben Bachstellen.

Dieses syntope Vorkommen von Vertretern aller Artengruppen von *Austroaeschna* im Winter-Schneegebiet und das Ablösen dieser kaltangepassten Arten von mehr oder weniger circumpalpin weitverbreiteten Arten in geringerer Meereshöhe sind Beispiele für Einnischung als Folge von Spezialisierung auf gewisse klein- bis großräumig bedingte Habitatseigenschaften. Größe und Form von gruppen- oder artspezifischer ökologischer Toleranz sind sicher mitbestimmend für Ausbreitungspotenz, Überlebenschancen und die jeweils mögliche lokale/regionale Diversität.

Während *A. pulchra* und *A. multipunctata* sowohl alpin als auch circumpalpin verbreitet sind, unterscheiden sich ihre Habitate in höheren Lagen von denen weiter im Tal ebenso wie die Habitate von *A. unicornis* und *A. subapicalis* von denen von *A. inermis* und *A. atrata* unter anderem in Temperatur, Fließgeschwindigkeit und Substratgröße. *A. parvistigma* kommt sicher in wärmeren und stärker bewachsenen Gewässern vor als *A. flavomaculata*. Von den nördlichen geographischen Ablösearten ist *A. obscura* wahrscheinlich weniger empfindlich im Hinblick auf höhere Temperatur und Austrocknung als *A. multipunctata*, und *A. sigma* hat in niederen Lagen stellenweise sicherlich auch höhere Temperaturen auszuhalten als in den von ihr gewöhnlich bevorzugten montanen Habitaten.

Die südwestaustralische *Austroaeschna*, *A. anacantha*, hat dort als einzige Art ihrer Gattung bezüglich Temperatur und Feuchtigkeit wahrscheinlich weniger günstige Bedingungen als die Arten der *A. subapicalis* und *A. flavomaculata* Gruppe im Osten. Sie ist eine eng-räumig verbreitete kleine Art.

Bei mehr oder weniger syntopem Vorkommen von *A. pinheyi* und *A. muelleri* in Carnarvon Gorge ist *A. pinheyi* gewöhnlich am Hauptbach und am Ausgang der engen Schluchten zu finden, *A. muelleri* in den schattigen Schluchten.

Bei syntopem Vorkommen von *A. eungella* und *A. christine* im Eungella Gebiet, scheint *A. christine* mehr zurückgezogen und in steileren, dunkleren Habitaten zu überwiegen, *A. eungella* in mehr offenen, wasserreicheren Situationen.

Im Blackdown Tableland (*A. pinheyi*) und im Dünengebiet (*A. cooloola*) sind wahrscheinlich die kühleren und feuchtesten Habitate gerade noch ausreichend für je einen Vertreter der *A. unicornis* Gruppe.

Taxa	<i>A. costalis</i>	<i>A. subcostalis</i>	<i>D. weiskei</i>	<i>D. forcipata</i>	<i>A. pulchra</i>	<i>A. eungella</i>	<i>A. muelleri</i>	<i>A. unicornis</i>	<i>A. pinheyi</i>	<i>A. speciosa</i>	<i>A. cooloola</i>	<i>A. inermis</i>	<i>A. subapicalis</i>	<i>A. atrata</i>	<i>A. tasmanica</i>	<i>A. hardyi</i>	<i>A. anacantha</i>	<i>A. flavomaculata</i>	<i>A. parvistigma</i>	<i>A. multipunctata</i>	<i>A. obscura</i>	<i>A. sigma</i>	<i>A. christine</i>
<i>Austrophlebia costalis</i>	*																						
<i>A. subcostalis</i>		*								?													
<i>Dromaeschna weiskei</i>			*																				
<i>D. forcipata</i>				*																			
<i>Austroaeschna pulchra</i>					*																		
<i>A. eungella</i>						*																	
<i>A. muelleri</i>							*																
<i>A. unicornis</i>								*															
<i>A. pinheyi</i>									*														
<i>A. speciosa</i>			?							*													
<i>A. cooloola</i>											*												
<i>A. inermis</i>												*											
<i>A. subapicalis</i>													*										
<i>A. atrata</i>														*									
<i>A. tasmanica</i>															*								
<i>A. hardyi</i>																*							
<i>A. anacantha</i>																	*						
<i>A. flavomaculata</i>																		*					
<i>A. parvistigma</i>																			*				
<i>A. multipunctata</i>																				*			
<i>A. obscura</i>																					*		
<i>A. sigma</i>																						*	
<i>A. christine</i>																							*

Abb. 70: Sympatrie/Allopatrie von *Austrophlebia*, *Dromaeschna* und *Austroaeschna* Spezies.

In den Tropen nördlich von 20°S sind Habitate, die vielleicht für das Vorkommen von nicht zur *A. unicornis* Gruppe gehörende Arten geeignet wären, möglicherweise durch die Arten von *Dromaeschna* besetzt.

Im kühlen Tasmanien lebt im Norden und Osten *A. unicornis* vorzugsweise im Unterlauf von Flüssen in trockenem Sclerophyllforest und *A. parvistigma* ist in trägen Fließgewässern häufig und weit verbreitet. Die Stammart der *A. subapicalis* Gruppe hat eine Art mit stärkerer Präferenz für Regenwaldflüsse und eine Art der mehr offenen trockenen Eucalyptuswälder hervorgebracht. Beide kommen manchmal auch syntop vor. Die Larven leben vielfach an totem Holz.

In den nachfolgenden Tabellen werden die bisher gefundenen Sympatrien/Syntopien jedes einzelnen Taxons mit allen anderen Taxa aufgezeigt. Strikte Allopatrien/Allotopien zwischen Taxa können auf hochgradig verschiedenen und auch sehr ähnlichen Spezialisierungen basieren.

6. Diskussion

Wo immer es gelingt, herkömmliche „morphologische“ Arten als integrierte Fortpflanzungsgemeinschaften (evolutionäre Spezies; PETERS 1998) auszuweisen und supraspezifische Taxa als geschlossene Abstammungsgemeinschaften wahrscheinlich zu machen (AX 1984), wird es möglich, ökologische, biogeographische und paläontologische Untersuchungen auf eine objekti-

Abb. 71: Sympatrie/Allopatrie von supraspezifischen Telephlebiiden-Taxa und Spezies von *Spinaeschna*, *Notoaeschna* und *Telephlebia* und von *Dendroaeschna conspersa* (Brachytronidae).

Taxa	G. et Sg. <i>Austroaeschna</i>	<i>A. anacantha</i>	<i>A. subapicalis</i> Gruppe	<i>A. flavo/parvi</i> Gruppe	<i>A. unicornis</i> Gruppe	Subgenus <i>Pulchraeschna</i>	Genus <i>Dromaeschna</i>	Genus <i>Austrophlebia</i>	<i>Acanthaeschna victoria</i>	Genus <i>Spinaeschna</i>	<i>S. tripunctata</i>	<i>S. watsoni</i>	Genus <i>Notoaeschna</i>	<i>N. sagittata</i>	<i>N. geminata</i>	<i>Antipodophlebia asthenes</i>	Genus <i>Telephlebia</i>	<i>T. cyclops</i> Gruppe	<i>T. brevicauda</i>	<i>T. godeffroyi</i>	<i>T. cyclops</i>	<i>T. tillyardi</i> Gruppe	<i>T. tryoni</i>	<i>T. undia</i>	<i>T. tillyardi</i>	<i>Dendroaeschna conspersa</i>	
G. et Sg. <i>Austroaeschna</i>	*	*	*	*	*	*	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	
<i>A. anacantha</i>	*	*																									
<i>A. subapicalis</i> Gruppe	*		*	o	o	o		o					o	o				o	o	o	o						
<i>A. flavo/parvi</i> Gruppe	*		o	*	o	o		o		o						o	o	o	o	o	o	o				o	
<i>A. unicornis</i> Gruppe	*		o	o	*	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
Subgenus <i>Pulchraeschna</i>	*		o	o	o	*		o		o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
Genus <i>Dromaeschna</i>	o			o		*	o		o	o	o	o					o					o			o	o	
Genus <i>Austrophlebia</i>	o		o	o	o	o	o	*		o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o			o	o	
<i>Acanthaeschna victoria</i>	o				o				*								o					o	o				
Genus <i>Spinaeschna</i>	o			o	o	o	o	o		*	*	*	o	o	o		o	o	o	o	o	o			o	o	
<i>S. tripunctata</i>	o				o	o		o		*	*		o	o	o		o	o	o	o	o					o	
<i>S. watsoni</i>	o			o		o	o	o		*	*	*					o					o			o		
Genus <i>Notoaeschna</i>	o		o	o	o	o	o	o	o	o	o	*	*	*			o	o	o	o						o	
<i>N. sagittata</i>	o		o	o	o	o	o	o	o	o	o	*	*				o	o	o	o						o	
<i>N. geminata</i>	o			o	o	o	o	o	o	o	o	*	*		*		o	o	o	o	o	o				o	
<i>Antipodophlebia asthenes</i>	o			o	o	o	o	o								*	o	o	o	o	o					o	
Genus <i>Telephlebia</i>	o		o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	o
<i>T. cyclops</i> Gruppe	o		o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	*	*	*	*	*	*	*	*	*	o	
<i>T. brevicauda</i>	o		o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	*	*	*	*	?							
<i>T. godeffroyi</i>	o		o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	*	*	*	?	*						o	
<i>T. cyclops</i>	o			o	o	o	o	o							o	o	*	*				*					
<i>T. tillyardi</i> Gruppe	o				o	o	o	o	o	o	o	o					*					*	*	*	*	o	
<i>T. tryoni</i>	o				o				o								*					*	*	*	*	o	
<i>T. undia</i>	o				o	o											*					*	*	*	*	o	
<i>T. tillyardi</i>	o				o	o	o	o	o	o	o						*					*			*	o	
<i>Dendroaeschna conspersa</i>	o			o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	*	

ve systematische Grundlage zu stellen. Evolutionäre Spezies und geschlossene Abstammungsgemeinschaften sind naturhistorisch entstandene Entitäten mit individuellen Eigenschaften. Jede von ihnen ist einmalig. Wir sind uns, wie bereits im Kap. 3.1. erwähnt, hinreichend sicher, dass es sich bei den Arten von *Austroaeschna* (evtl. mit Ausnahme der noch an größerem Material zu prüfenden *A. pinheyi*) wie auch bei allen übrigen Arten der australischen „brachytroninen Aeshniden“ um evolutionäre Spezies handelt.

Aus den chorologischen und bionomisch-ökologischen Ausführungen in Kap. 4 und 5 ist zu entnehmen, dass die *Austroaeschna*-Spezies unterschiedlich hoch spezialisierte Formen darstellen. Die eng gestaffelten Nischen-Präferenzen dürften ebenso wie die an regionale geologische und klimatische Faktorengelänge, d.h. an bestimmte Boden-, Gewässer- und Vegetationsformen gebundenen Positionen und Ausdehnungen der Areale vornehmlich Ergebnisse interspezifischer und intergenerischer Konkurrenz sein. Die Ressource, um die die Larvenpopulationen der verschiedenen Arten konkurrieren, ist kühles sauerstoffreiches Wasser in Fließgewässern und (sekundär) in Quellrinnsalen und feuchtegesättigten Sickerstellen mit einem gesicherten Nah-

rungsangebot. Einem Konkurrenz- oder gar Verfolgungsdruck vonseiten anderer Wasserinsekten sowie Fischen und Vögeln scheinen die Larven nur in geringem Maße ausgesetzt zu sein.

Dem Phylogramm der *Austroaeschna*-Spezies (Abb. 21) messen wir einen hohen Wahrscheinlichkeitswert gegenüber der historischen Wirklichkeit zu. Alle Arten sind morphologisch in einem Maße untersucht worden, das eine detaillierte stammesgeschichtliche Interpretation zahlreicher Merkmale erlaubte. *Austroaeschna* ist gegenwärtig ein relativ artenreiches Taxon, das sich in einem anscheinend vergleichsweise engen Raum entfaltet hat – wenn man *A. anacantha* beiseite lässt. Durch die Existenz dieser südwestaustralischen Art wird ein gewisser „post quem non“-Zeithorizont in das Schema eingezogen: Die im obersten Miozän eingetretene nachhaltige Aridisierung großer Teile des australischen Kontinents, der „Late Miocene event“ (KEMP 1981), isolierte *A. anacantha* von ihren Verwandten in den montanen und Küstengebieten im Osten und Südosten des Kontinents. Für diese Art und ebenso für die Stammart ihres Adelphotaxons muss mithin ein Mindestalter von 5-6 Mio. Jahren angenommen werden. Aus dem Phylogramm ist ablesbar, dass die Stammarten von *Pulch-*

aeschna und der *A. unicornis*-Gruppe älter sein müssen als *A. anacantha*. Es ist durchaus möglich, dass eines glücklichen Tages fossile *Austroaeschna*-Larven oder Exuvien in mittel- bis obermiozänen limnischen Sedimenten gefunden werden.

Ökologische Erwägungen legen den Gedanken nahe, dass sich der Speziationsprozess in der Gattung *Austroaeschna* im Pleistozän fortsetzte. Die Larven von *A. flavomaculata* wachsen in flachen anmoorigen Rinnalen und Sickerquellen heran, die über einem oberflächennahen felsigen Untergrund Hangwiesen und Staudenfluren mit lockerem Gebüsch- und Baumbewuchs entwässern (Kap. 5). Diese Biotope liegen nicht nur im rezenten Winterschneegebiet der Australischen Alpen in Höhen zwischen 1450 und 1800 m, sondern sie sind auch eine Folgelandschaft der pleistozänen Firnschnee/Gletscher-Region. Da die Nische einer Art zu deren individuellen Eigenschaften gehört, in der Zeitdauer ihrer Existenz also nicht gewechselt wird, und da es nach dem Zeugnis der Geologen in Australien keine Spuren einer prä-pleistozänen Vergletscherung gibt (KEMP l.c.), muss angenommen werden, dass *A. flavomaculata* ein „Kind“ des Eiszeitalters ist, also erst seit maximal 2 Mio. Jahren existiert. Dies wäre ein „ante quem non“-Datum in der Geschichte der Gattung.

Die phylogenetische Konsequenz eines pleistozänzeitlichen Ursprungs von *A. flavomaculata* besteht darin, dass die Arten ihres Adelphotaxons, der *parvistigma*-Teilgruppe (*A. parvistigma*, *A. multipunctata*, *A. obscura*, *A. sigma* und *A. christine*), nicht älter sein können als sie, da sie alle auf eine Stammart zurückgehen, die die Schwesterart von *A. flavomaculata* war. Unter den aufgezählten Arten entspricht *A. parvistigma* aufgrund ihrer morphologischen Charaktere am ehesten einer „fortlebenden Stammart“. Ihr Naturell in Gestalt einer „präparvistigma“ kann bereits ausgeprägt gewesen sein, bevor sie sich in die rezenten Spezies *A. parvistigma* und *A. flavomaculata* teilte, und sie ist auch die einzige Art ihrer Gruppierung, die im Verlaufe der mehrfachen pleistozänen Landverbindungen die Insel Tasmanien erreichte.

Es ist fraglich, ob *A. unicornis* und die Stammart von *A. hardyi/tasmanica* die Insel ebenfalls erst im Pleistozän erreichten. Wenn die Landverbindung zwischen Tasmanien und dem Kontinent erst im Miozän verloren ging, wie GALLOWAY & CAMP (1981) vermuten, so geschah dies in einer Zeit, während der *Austroaeschna* auf dem Festland bereits weit verbreitet war (s. *A. anacantha*). Bedenklich stimmt in diesem Zusammenhang allerdings der Umstand, dass *A. pulchra*, eine wie *A. parvistigma* nicht eng spezialisierte und weitverbreitete Art auch nach Durchsicht umfangreicher Larvenaufsammlungen nicht auf Tasmanien festgestellt werden konnte, obwohl

sie die Südküste des kontinentalen Australiens erreicht. Dieser Befund deutet darauf hin, dass die Berg- und Küstenregionen von Victoria im Süden bis nach SE-Queensland im Norden so etwas wie das „Kernland“ der phylogenetischen und ökologischen Entfaltung des Taxons *Austroaeschna* ausmachen und dies gemeinsam mit einer Reihe weiterer Genera der australischen „Brachytroninen“. Es ist wahrscheinlich, dass der „episodic uplift“ dieser Region, deren „major elevation“ im späten Miozän und Pliozän stattfand (GALLOWAY & KEMP l.c.) ein geologisches Ereignis darstellt, das das Überleben und die Prosperität der gondwanischen „Aeshniden“ Australiens ursächlich beeinflusste.

Wie bereits im 3. Kapitel erörtert und belegt, ließ sich die 0-Hypothese einer Monophylie der australischen brachytroninen Aeshniden nicht verifizieren. Von den neun auf Gattungsniveau benannten Taxa gehören *Dendroaeschna* mit Sicherheit und *Acanthaeschna* möglicherweise nicht zu den verbleibenden sieben Genera, die das monophyletische Taxon der Telephlebiidae konstituieren. *Dendroaeschna* ist höchstwahrscheinlich ein Subtaxon der Brachytronidae. Bereits in den Cladogrammen von VON ELLENRIEDER (2002) erscheint die Gattung wegen des larvalen Abdominalkiels in einer entsprechenden Position. Die „Unterbringung“ von *Acanthaeschna* im Phylogramm der Telephlebiidae ist, wie in Kap. 3 dargestellt, fragwürdig und darum als provisorisch anzusehen. Wenn *Acanthaeschna* trotz der Synapomorphien mit der Kronengruppe nicht zu den Telephlebiidae gehört (denn bei den aufgelisteten Synapomorphien könnte es sich auch um Homoplasien handeln), so stellt sich die Frage, zu welchem anderen Taxon sie in einer Schwestergruppenbeziehung stehen könnte. Wegen des parallel zum MspI verlaufenden Tspl fällt sie unter die Panbrachytronoda tax.nov. Wegen des im Vorderflügel „verschobenen“ ax2 und der vergrößerten larvalen Paraglossen sollte sie zu den Telephlebioda tax.nov. gehören.

Aber die ventralen Fortsätze der Hamuli anteriores sind nackt, d.h. ohne Spur einer Behaarung, während ein Sensillenkamm (mit Reduktionserscheinungen in einigen Genera) bei allen Panbrachytronoda ausgebildet ist. Es muss daher nach weiteren, eventuell auch molekularen Merkmalen gesucht werden, um eine größere Vergleichsbasis zur Ermittlung der phylogenetischen Position von *Acanthaeschna* zu gewinnen.

Ganz unabhängig von der Lösung des *Acanthaeschna*-Problems ist der Befund festzuhalten, dass die brachytroninen Aeshniden Australiens, von WATSON (1981) zu den südlichen Gruppen der Libellenfauna gezählt, keine homogene Gruppe im Sinne einer geschlossenen Abstammungsgemeinschaft darstellen, denn zumindest *Dendroaeschna* gehört nicht zu den Telephlebi-

den. Wenn unter gondwanischen Relikten Taxa verstanden werden, deren Phylogenese sich auf einem der Tochterkontinente des Gondwana-Landes vollzogen hat, dann muss *Dendroaeschna* als das einzige überlebende gondwanische Relikt der demnach einst offenbar nahezu weltweit verbreiteten Brachytronidae angesehen werden. Auf diesen Aspekt wird noch zurückzukommen sein.

Das Taxon Telephlebiidae enthält drei Gattungsgruppen: die Telephlebiinae (7 Spezies), die Notoaeschnini (4 Spezies) und die Austroaeschnini (23 Spezies ohne *Acanthaeschna victoria*). Die beträchtliche Artenzahl letzterer geht, wie bereits diskutiert, im wesentlichen „zu Lasten“ von *Austroaeschna*, der phylogenetisch jüngsten Teilgruppe (Abb. 55). Zum Teil dürfte sich dieses Faktum mit der starken Radiation der Austroaeschnini im Jung-Tertiär und Pleistozän erklären, zum anderen eventuell aber auch mit dem höheren stammesgeschichtlichen Alter der Telephlebiinae und Notoaeschnini (höhere Aussterberate) sowie mit den hochspezialisierten Nischenbildungen ihrer Larven.

Ein auffälliges Phänomen im System der Telephlebiidae ist die Häufigkeit vikariierender Artenpaare. Es gibt sie in allen drei Teilgruppen: *Telephlebia godeffroyi/brevicauda*, *T. tryoni/undia*, *Notoaeschna sagittata/geminata*, *Spinaeschna tripunctata/watsoni*, *Austrophlebia costalis/subcostalis*, *Austroaeschna pulchra/eungella*, *A. unicornis/pinheyi*, *A. speciosa/cooloola*, *A. sigma/christine*, *A. atrata/subapicalis*. Diese Artenpaare sind keineswegs ein Kunstprodukt taxonomischen Ermessens, die man auch als „subspecies geographicae“ einer jeweils einzigen Art ausgeben könnte (evtl. abgesehen vom noch unentschiedenen Fall *A. unicornis/pinheyi*). Die Mehrzahl der Partner hat keinen unmittelbaren räumlichen Kontakt zueinander, wie dies bei üblicherweise als Subspezies deklarierten Populationsverbänden der Fall ist. Die geographisch voneinander getrennten Areale sind Ausdruck unterschiedlicher Nischenbildungen, gesteuert von differierenden mesoklimatischen Parametern (Tropen – Subtropen, Küstentiefland – collines Bergland – subalpine Region etc.) und von den physikalischen, hydrochemischen und mikroklimatischen Eigenheiten der Gewässer (Kap. 5). Artenpaare, deren Partner unmittelbaren räumlichen Kontakt zu einander haben, wie etwa *A. atrata* und *A. subapicalis*, sind, abgesehen von den Nischenpräferenzen, durch ausgeprägte autapomorphe morphologische Unterschiede als evolutionäre Spezies erkennbar. Die Entstehung der vikariierenden Artenpaare, die 20 der 34 Telephlebiiden-Spezies auf sich vereinen, verlangt nach einer evolutionsbiologischen Erklärung. Sie könnte gefunden werden, wenn die systematische Situation in anderen artenreichen Libellentaxa von vergleichbarem phylogenetischen Status, etwa

im Falle der Caliaeschninae oder der Gattung *Plan-aeschna* bekannt wäre. Nur anhangsweise sei erwähnt, dass es bei einigen relativ weit verbreiteten Arten wie etwa *A. subapicalis*, *A. unicornis* und *A. pulchra* durchaus Indizien für ihre Unterteilung in geographische Unterarten gibt.

Die Verbreitung der Telephlebiidae konzentriert sich mit geringen Abweichungen auf das Verbreitungsgebiet von *Austroaeschna*, d.h. auf die temperaten und subtropischen Gebiete Ost-Australiens. Es gibt keine Telephlebiinae und Notoaeschnini in SW-Australien und auf Tasmanien (obwohl *T. brevicauda* in Victoria auch die Südküste des Kontinents bewohnt), und auch *Austrophlebia* und *Dromaeschna* fehlen in beiden Gebieten. Der vorhin für *Austroaeschna* geprägte Begriff vom „Kernland der phylogenetischen und ökologischen Entfaltung“ gilt also für alle Genera der Telephlebiiden. Dieses „Kernland“, das ostaustralische Berg- und Küstenvorland, hat zwei für die an ein gemäßigtes und partiell subtropisches Klima adaptierten Libellen wesentliche Eigenschaften: eine hauptsächlich meridionale Extension (Nord-Süd-Orientierung) und eine vertikale Staffelung der Faktorengefüge des Makro- und Mesoklimas infolge der Höhendifferenzen. Im Falle von nicht extremen Klimaschwankungen können Tiere und Pflanzen ihre Lebensräume sowohl nach Norden oder Süden als auch berg- oder talwärts verlagern und so unabhängig von der jeweiligen Dauer eines bestimmten klimatischen Regimes überleben. Es ist anzunehmen, dass es vor allem die genannten Eigenschaften des Dividing Range und seines küstenseitigen Vorlandes waren und sind, die die Existenz der Telephlebiiden ermöglichten und die Konfiguration ihrer Verbreitungsgebiete bestimmten.

Das „Kernland“ ist sowohl Refugium als auch Ausbreitungszentrum. Im Verlaufe von für sie günstigen geographisch-klimatischen Verhältnissen gelangten *Austroaeschna*-Populationen nach SW-Australien und Tasmanien, und als die nördlichen Landstriche der Dividing Range infolge der Kontinentaldrift tropisch wurden (heute sind das die Gegenden nördlich des 20. Breitengrades), konnte sich aus einer mit *Austroaeschna* gemeinsamen Stammart auch ein rein tropisch verbreitetes Telephlebiiden-Monophylum entwickeln: *Dromaeschna* (s. Kap. 4 u. 5). Nach den Darstellungen von CROOK (1981) geriet der Norden Australiens im Verlaufe des Miozäns unter ein tropisches Regime. Vor ca. 10 Mio. Jahren verlief der 20. Paläo-Breitenkreis ungefähr auf der Höhe von Cairns. Im Gefolge von *Dromaeschna* haben nur wenige weitere Taxa eine Nische unter tropischem Klima gebildet: von den *Telephlebia*-Spezies allein *T. tillyardi*, unter den Notoaeschnini nur *Spinaeschna watsoni*, von den beiden *Austrophlebia*-Arten *A. subcos-*

talis und im Falle von *Austroaeschna* lediglich *A. speciosa*. Die Larven einiger weiterer Arten leben in Küstennähe zwar südlich des 20. Breitengrades, doch oft unter dem Dach von Regenwald-Inseln und so de facto ebenfalls unter tropischen Verhältnissen: *Telephlebia tryoni*, *Austroaeschna coolola*, *A. christine* und *A. eungella*. Diese Notierungen mögen illustrieren, dass die Telephlebiiden offensichtlich nicht aus der in Australien relativ jungen tropischen Region in temperate und gemäßigte Klimazonen eingedrungen sind, sondern dass Expansionen mehrfach in umgekehrter Richtung verliefen.

Unser Entwurf eines Stammbaums der Euaeshnida BECHLY, 1996 weicht in einigen wesentlichen Punkten von den von BECHLY (1996, 2001) und VON ELLENRIEDER (2002) publizierten Phylo- resp. Cladogrammen ab. Die zukünftige systematische Forschung wird sich um die Aufklärung der Widersprüche bemühen müssen. Erfreulich mag die Feststellung sein, dass hinsichtlich der basalen Dichotomien eine weitgehende Übereinstimmung besteht. Die Gomphaeschnidae (allerdings ohne die fossilen Gomphaeschnoidea BECHLY et al., 2001) sind das Adelphotaxon der Aeshnoidea BECHLY, 1996, die sich ihrerseits in die Schwestergruppen der „aeshnoiden“ und „brachytronoiden“ „Aeshniden“ unterteilen (Aeshnoidea s.nov. und Panbrachytronoda tax.nov.). Diese Adelphotaxa bestätigen im wesentlichen die herkömmliche Zweiteilung der Aeshnidae sensu DAVIES & TOBIN, 1985, wenn man davon absieht, dass *Basiaeschna*, *Oplonaeschna*, *Limnetron* (und wohl auch *Racenaeschna*) sowie *Tetracanthagyna* ihre jeweilige Zugehörigkeit zu einer der beiden „Unterfamilien“ getauscht haben. Bemerkenswert ist die von uns vorgenommene Aussonderung der Gomphaeschnoidea aus den Gomphaeschnidae sensu BECHLY, 1996, die nun nicht mehr bis in die Unterkreide zurückverfolgt werden können, zumal auch die von BECHLY mit bereits fraglicher Gattungszugehörigkeit aufgeführten *Gomphaeschna inferna* und *G. sibirica* wegen des sich nicht im Msppl fortsetzenden Tspl wahrscheinlich auch nicht zu den Gomphaeschnidae gehören dürften. Da aber die Gomphaeschnoidea bereits in der Unterkreide existierten, muss es zu jener Zeit zumindest auch schon die Stammart der Gomphaeschnidae und Aeshnoidea gegeben haben. Bislang jedoch scheint kein kreidezeitliches Fossil gefunden worden zu sein, das einem dieser Taxa mit Sicherheit angehörte. Eventuell könnten die beiden aus der Unterkreide Ost-Sibiriens bekannt gewordenen *Baissaeschna*-Spezies zu den ältesten Aeshnoidea gehören, doch fehlen den fossilen Flügeln die basalen Partien, so dass eine halbwegs zuverlässige Interpretation schwierig ist (BECHLY et al. 2001). Alle hinreichend gut erhaltenen tertiären Aeshnidenfossilien sind in rezent existierende Gattungsgruppen inkorporiert oder stehen diesen nahe (NEL et al. 1994). Da die Fossilüberliefe-

rung der Libellen generell spärlich ist (keine Fossilien aus der Oberkreide, nur wenige aus dem Alt-Tertiär), lässt sich nichts darüber sagen, welche Aeshniden-Taxa das „große Sterben“ am Ende der Kreidezeit überlebten.

Unter den im Phylogramm (Abb. 67) aufgeführten terminalen monophyletischen Taxa gibt es relativ wenige, die ausschließlich auf die Südkontinente beschränkte Gattungsgruppen enthalten: einige Gattungen der Aeshnidae (*Castoraeschna*, *Marmaraeschna*, *Neureclipta* und *Andaeschna* in Südamerika, drei weitere Genera im tropischen und südlichen Afrika (PETERS in Vorbereitung) sowie *Adversaeschna* in der Terra Australis (Australien, Neuseeland, Neukaledonien)), einige Gattungen der Gynacanthiden in Südamerika (*Neuraeschna*, *Staurorophlebia*, *Subaeschna*), eine Gattung der Brachytronidae (*Dendroaeschna* in Australien) und schließlich drei Gruppen der Telephlebioda (*Limnetron/Racenaeschna* und *Allopetalia* in Südamerika, Telephlebiidae einschließlich *Acanthaeschna* in Australien). Die Gomphaeschnidae, Brachytroninae, Caliaeschninae sowie *Planaeschna* und *Boyeria* sind auf den Gondwana-Kontinenten überhaupt nicht vertreten. Unter den „Aeshnidengattungen“ der südlichen Hemisphäre gibt es eine Zweiteilung zwischen solchen, die in der Tropenzone Tief- und Hügelländer besiedeln und solchen, die in der südlich gemäßigten Klimazone leben, nördlich des Wendekreises jedoch allenfalls in stark strukturiertem Gebiet, vornehmlich im höheren Bergland und Gebirge, wie weiter oben am australischen Beispiel *Austroaeschna/Dromaeschna* veranschaulicht. Zu den tiefländischen Tropenbesiedlern gehören alle aufgezählten Gynacanthiden und in Afrika *Afroaeschna*.

Als „gondwanische Elemente“ wären mithin die Genera zu bezeichnen, die im südlich-gemäßigten Klimagürtel verbreitet sind und nördlich von ihm, falls überhaupt, fast nur in Bergregionen vorkommen. Diese Zuordnung bedarf jedoch noch einer weiteren Einschränkung. Es gibt Gattungsgruppen wie etwa *Marmaraeschna* und *Neureclipta*, die mit einem transamerikanisch verbreiteten Taxon unmittelbar verwandt sind oder nur dessen Subtaxa darstellen (*Rhionaeschna*, VON ELLENRIEDER 2003). Von ihnen kann also nicht behauptet werden, dass ihr Ursprung „gondwanisch“ sei. Wenn man noch jene Genera beiseite lässt, deren nähere Verwandtschaftsbeziehungen ungeklärt sind (*Limnetron*, *Racenaeschna*), verbleiben nur wenige echte „gondwanische Elemente“: *Castoraeschna* (als einziges Genus der Aeshnidae) und *Allopetalia* (eventuell noch *Limnetron*) in Südamerika, *Adversaeschna* (WATSON 1992) und *Dendroaeschna* (als einzige Brachytronide) sowie die sieben oder acht Gattungen der Telephlebiidae in Australien. Ein Vergleich bietet sich an: die Anzahl der Genera, die für den nördlichen gemäßigten Klima-Gürtel als

autochthon gelten können, ist ähnlich bescheiden: *Aeshna* s.str., *Boyeria*, *Caliaeschna* und als nördliches Pendant zu den Telephlebiidae die Brachytronini mit 4 Gattungen. Alle genannten Taxa nördlich und südlich der Wendekreise bieten mit Ausnahme von *Aeshna* im Norden sowie *Castoraeschna*, *Adversaeschna* und den Telephlebiidae im Süden ein reliktäres Verbreitungsbild. Der Reichtum der Arten und Abstammungsgemeinschaften der Aeshnodea liegt eindeutig im Tropengürtel, wohl nicht zuletzt wegen seiner über viele Jahrmillionen fortdauernden klimatischen Stabilität.

Die hiermit der Kritik der Kollegen anheim gestellte Arbeit ist das Ergebnis einer außergewöhnlichen 9-jährigen Zusammenarbeit zwischen den Autoren in der Absicht, die Naturgeschichte und Systematik der Telephlebiiden zu verstehen. Unsere Kooperation entzündete sich an der Frage: Wer ist *Dendroaeschna* und wo gehört sie hin? Wir glauben, Wesentliches herausgefunden zu haben. Trotzdem, etliche im Text diskutierte Fragen sind offen geblieben (Beispiel *Acanthaeschna*). Wir haben uns bemüht, unsere Antworten auf die selbstgestellten Fragen nicht durch oberflächliche Kommentare als „erledigt“ erscheinen zu lassen. Der Feldzoologe und der Museumssystematiker sind sich in über 100 Briefen und schließlich auf gemeinsamen Exkursionen zu den Telephlebiiden-Habitaten darüber einig geworden, dass es unangebracht ist, den Biologen der nächsten Generation „fertige Resultate“ zu hinterlassen. Wir sind nicht in Sorge darüber, dass unsere Befunde und Schlussfolgerungen durch gegenteilige Auffassungen in Frage gestellt werden könnten. Unsere Befürchtung ist vielmehr: Gelingt es *Acanthaeschna victoria*, wohl einer der seltensten Aeshniden der Erde, den Aggressionen der „umwelt“-vernichtenden Ökonomie standzuhalten?

7. Danksagung

Wir sind Frau Natalia von Ellenrieder und Herrn Günter Bechly für anregende Diskussionen herzlich dankbar, auch wenn diese mündlich und brieflich geführten Unterhaltungen schon einige Jahre zurückliegen. Ebenso hoch schätzt der Juniorautor den langjährigen und intensiven Gedankenaustausch mit dem leider viel zu früh verstorbenen Toni (J.A.L.) Watson.

Herrn Peter Schönefeld und Frau Isolde Dorandt (Naturkundemuseum Berlin) gebührt Dank für ihre bereitwillige Hilfe bei Problemen mit unserer Kommunikation via Internet, und Frau Vera Heinrich (daselbst) fertigte dankenswerter Weise die Reinzeichnungen der Phylogramme an. Shane McEvey's (Australian Museum, Sydney) sachliche und sprachliche Hilfe wird dankbar anerkannt.

Für das Überlassen von Fotos sind wir Günther Fleck, Andre Günther, Leonard Müller, Steve Richards und Keith Wilson sehr verbunden.

Zuletzt, aber ganz besonders, danken wir unseren Ehefrauen Adelheid (Peters) und Christine (Theischinger) einerseits für die Ermöglichung unserer gemeinsamen Sammeltour durch Südostaustralien, andererseits für deren so klaglosen und angenehmen Ablauf, und auch dafür, dass beide über längere Zeit je einen zeitweilig sehr schweigsamen Partner mit Fassung ertragen haben.

8. Literatur

- ALLBROOK P. & J.A.L. WATSON (1978): The status of the Australian aeshnid genera *Acanthaeschna* SELYS and *Austroaeschna* SELYS (Odonata). — *J. Aust. ent. Soc.* **17**: 323-327.
- AX P. (1984): Das Phylogenetische System. — G. Fischer Verlag, Stuttgart.
- BECHLY G. (1996): Morphologische Untersuchungen am Flügelgädder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata) unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der *Odonata. — *Petalura*, Special Vol. **2**: 1-402.
- BECHLY G., NEL A., MARTINEZ-DELCOX X., JARZEMBOWSKI E.A., CORAM R., MARTILL D., FLECK G., ESCULIE F., WISSHAK M.M. & M. MAISCH (2001): A revision and phylogenetic study of Mesozoic Anisoptera, with descriptions of numerous new taxa (Insecta: Odonata: Anisoptera). — *Neue Paläontologische Abhandlungen* **4**: 1-219.
- BRUNDIN L. (1976): A Neocomian chironomid and Podonominae-Aphroteniinae (Diptera) in the light of phylogenetics and biogeography. — *Zool. Scr.* **5**: 139-160.
- COCKERELL T.D.A. (1913): Two fossil insects from Florissant, Colorado, with a discussion of the venation of the aeshnine dragonflies. — *Proc. U.S. natn. Mus.* **45**: 577-583.
- CROOK K.A.W. (1981): The break-up of the Australian-Antarctic segment of Gondwanaland. — In: KEAST A. (Ed.), *Ecological biogeography of Australia*, Junk, The Hague Vol. **1**: 1-14.
- DAVIES D.A.L. & P. TOBIN (1985): The dragonflies of the world: A systematic list of the extant species of Odonata. Vol. 2. Anisoptera. — *Societas Internationalis Odonatologica*, Utrecht.
- DE MARMELS J. (1993): Los generos venezolanos de la familia Aeshnidae (Insecta: Odonata). — *Trabajo de Ascenso*, Facultad de Agroomia, Universidad Central de Venezuela, Maracay.
- FÖRSTER F. (1908): Über die australischen Aeshniden der Gruppe *Brachytron* KARSCH. — *Annl. Soc. ent. Belg.* **52**: 190-194.
- GALLOWAY R.W. & E.M. KEMP (1981): Late Cainozoic environments in Australia. — In: KEAST A. (Ed.), *Ecological biogeography of Australia*, Junk, The Hague Vol. **1**: 51-80.
- HAWKING J., SUHLING F., WILSON K., THEISCHINGER G. & G. REELS (2004). Underwater and epilithic oviposition by Australian Aeshnidae (Odonata). — *International Journal of Odonatology* **7**: 33-36.
- HENNIG W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. — Deutscher Zentralverlag Berlin.

- KEMP E.M. (1981): Tertiary palaeogeography and the evolution of Australian climate. — In: KEAST A. (Ed.), *Ecological biogeography of Australia*, Junk, The Hague Vol. I: 31-50.
- LIEFTINCK M.A. (1954): Handlist of Malaysian Odonata. A catalogue of the dragonflies of the Malay Peninsula, Sumatra, Java and Borneo, including the adjacent smaller islands. — *Treubia* **22** (Suppl.): xiii+202 pp, 1 map.
- LOHMANN H. (1996): Das phylogenetische System der Anisopteren (Odonata). — *Ent. Z.* **106**: 209-296.
- MARTIN R. (1901): Les odonates du continent australien. — *Mém. Soc. Zool. Fr.* **19**: 220-248.
- MAYDEN L. (1997): A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problems. — In: CLARIDGE M.F., DAWAH H.A. & M.R. WILSON (Eds), *species. The units of biodiversity. The Systematics Ass. Spec. Vol., Series 54*: 381-424.
- NEL A., MARTINEZ-DELCLOS X., ESCUILLE F. & P. BRISAC (1994). Les Aeshnidae fossiles: Etat actuel des connaissances (Odonata, Anisoptera). — *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* **194**: 143-186.
- PATERSON H.E.H. (1993): Evolution and The Recognition Concept of species. Collected Writings of H.E.H. Paterson (Ed. S.F. McEVEY). — John Hopkins Univ. Press, Baltimore/Maryland.
- PETERS G. (1998): Der „Point of no return“ im Speciationsprozess. — *Zool. Abh. Dresden* **50**/Suppl. **6**: 69-76.
- PETERS G. (in Vorbereitung): The Genera of the Afrotropical „Aeshnini“ (Odonata, Anisoptera, Aeshnidae): *Pinheyana* gen.nov. with *P. waterstoni* spec.nov., *Zosteraeschna* gen.nov. and *Afroaeschna* gen.nov. — *Entomol. Zeitschr.*
- SAETHER O.A. (1979): Underlying synapomorphies and anagenetic Analysis. — *Zool. Scr.* **8**: 305-312.
- SUDHAUS W. & K. REHFELD (1992): Einführung in die Phylogenetik und Systematik. — G. Fischer Verlag, Stuttgart.
- TEMPLETON A.R. (1989): The meaning of species and speciation: a genetic perspective. — In: OTTE D. & J.A. ENDLER (Eds), *Speciation and its consequences*. — Sinauer, Sunderland: 3-27.
- THEISCHINGER G. (1977): The male of *Antipodophlebia asthenes* (TILLYARD, 1916) (Anisoptera: Aeshnidae). — *Odonatologica* **6**: 205-209.
- THEISCHINGER G. (1978): Libellenstudien in Australien. — *Naturk. Jahrb. Stadt Linz* **23**: 79-89.
- THEISCHINGER G. (1982): A revision of the Australian genera *Austroaeschna* SELYS and *Notoaeschna* TILLYARD (Odonata: Aeshnidae: Brachytroninae). — *Aust. J. Zool., Suppl.* **87**: 1-67.
- THEISCHINGER G. (1985): A revision of the Australian genus *Telephlebia* SELYS (Odonata: Aeshnidae: Brachytroninae). — *Aust. J. Zool.* **33**: 245-261.
- THEISCHINGER G. (1993): Two new species of *Austroaeschna* SELYS from Queensland, Australia (Odonata: Aeshnidae: Brachytroninae). — *Linzer biol. Beitr.* **25** (2): 805-819.
- THEISCHINGER G. (1996): The species of *Austrophlebia* TILLYARD (Insecta: Odonata: Anisoptera: Aeshnidae: Brachytroninae). — *Linzer biol. Beitr.* **28** (1): 305-314.
- THEISCHINGER G. (1999): Regions of taxonomic disjunction in Australian Odonata and other freshwater insects: first addendum, with the description of *Austrocordulia refracta jurzitzi* ssp. nov. (Anisoptera: Corduliidae). — *Odonatologica* **28**: 377-384.
- THEISCHINGER G. (2000): The *Acanthaeschna* story. — *Linzer biol. Beitr.* **32** (1): 235-240.
- THEISCHINGER G. (2001): Regions of taxonomic disjunction in Australian Odonata and other freshwater insects: second addendum, with the description of *Austroaeschna unicornis pinheyi* ssp.nov. (Anisoptera: Aeshnidae). — *Odonatologica* **30**: 87-96.
- THEISCHINGER G. (2002): Preliminary keys for the identification of larvae of the Australian Petaluridae, Archipetaliidae, Austropetaliidae, Telephlebiidae and Aeshnidae (Odonata). — Cooperative Research Centre for Freshwater Ecology, Thurgooda (NSW). Pp. i-iv + 1-101.
- TILLYARD R.J. (1907): New Australian species of the family Aeshnidae. — *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* **31**: 722-730.
- TILLYARD R.J. (1916): Life-histories and descriptions of Australian Aeshninae; with a description of a new form of *Telephlebia* by Herbert CAMPION. — *J. Linn. Soc. (Zool.)* **33**: 1-83.
- TILLYARD R.J. (1913): On some Australian Anisoptera, with descriptions of new species. — *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* **37**: 572-584.
- TYLER M.J., WATSON G.F. & A.A. MARTIN (1981): The Amphibia: diversity and distribution. — In: KEAST A. (Ed.), *Ecological biogeography of Australia*, Junk, The Hague: Vol. II: 1275-1301.
- VON ELLENRIEDER N. (2002): A phylogenetic analysis of the extant Aeshnidae (Odonata: Anisoptera). — *Systematic Entomology (London)* **27**: 1-31.
- VON ELLENRIEDER N. (2003): A Synopsis of the Neotropical species of „*Aeshna*“ FABRICIUS: the genus *Rhionaeschna* FÖRSTER (Odonata: Aeshnidae). — *Tijdschr. v. Entomologie* **146**: 67-207.
- WÄGELE J.W. (2000): Grundlagen der Phylogentischen Systematik. — Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- WATSON J.A.L. (1981): Odonata (dragonflies and damselflies). — In: KEAST A. (Ed.), *Ecological biogeography of Australia*, Junk, The Hague: Vol. II: 1141-1167.
- WATSON J.A.L. (1992): The affinities of *Aeshna brevistyla* (RAMBUR) (Anisoptera: Aeshnidae). — *Odonatologica* **21**: 453-471.
- WATSON J.A.L. & G. THEISCHINGER (1980): The larva of *Antipodophlebia asthenes* (TILLYARD): a terrestrial dragonfly? (Anisoptera: Aeshnidae). — *Odonatologica* **9**: 253-258.
- WATSON J.A.L. & G. THEISCHINGER (1984): Regions of taxonomic disjunctions in Australian Odonata and other freshwater insects. — *Odonatologica* **13**: 147-157.
- WATSON T., THEISCHINGER G. & H. ABBEY (1991): The Australian Dragonflies. A Guide to the Identification, Distribution and Habitats of Australian Odonata. — CSIRO, Canberra and Melbourne: 1-278.
- WILEY E.O. (1978): The evolutionary species concept reconsidered. — *Syst. Zool.* **27**: 17-26.

Anschriften der Verfasser:

Prof. Dr. Günther PETERS
Museum für Naturkunde Berlin
Invalidenstr. 43
10115 Berlin, Germany
E-Mail: guenther_e_peters@yahoo.de

Günther THEISCHINGER
NSW Department of Environment & Conservation
PO Box 29, Lidcombe NSW 1825, Australia
E-Mail: Gunther.Theischinger@environment.nsw.gov.au



Tafel 1 oben: *Telephlebia cyclops* TILLYARD: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral; unten: *Telephlebia godeffroyi* SELYS: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral.



Tafel 2 oben: *Telephlebia brevicauda* TILLYARD: ♂ dorsal, ♂ lateral; unten: *Telephlebia tillyardi* CAMPION: ♀ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral.



Tafel 3 oben: *Telephlebia tryoni* TILLYARD: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ dorsal; unten: *Telephlebia undia* THEISCHINGER: ♂ lateral, ♀ lateral.



Tafel 4 oben: *Telephlebia godeffroyi* SELYS: Exuvie dorsal; unten: *Antipodophlebia asthenes* (TILLYARD): ♂ lateral, ♀ lateral.



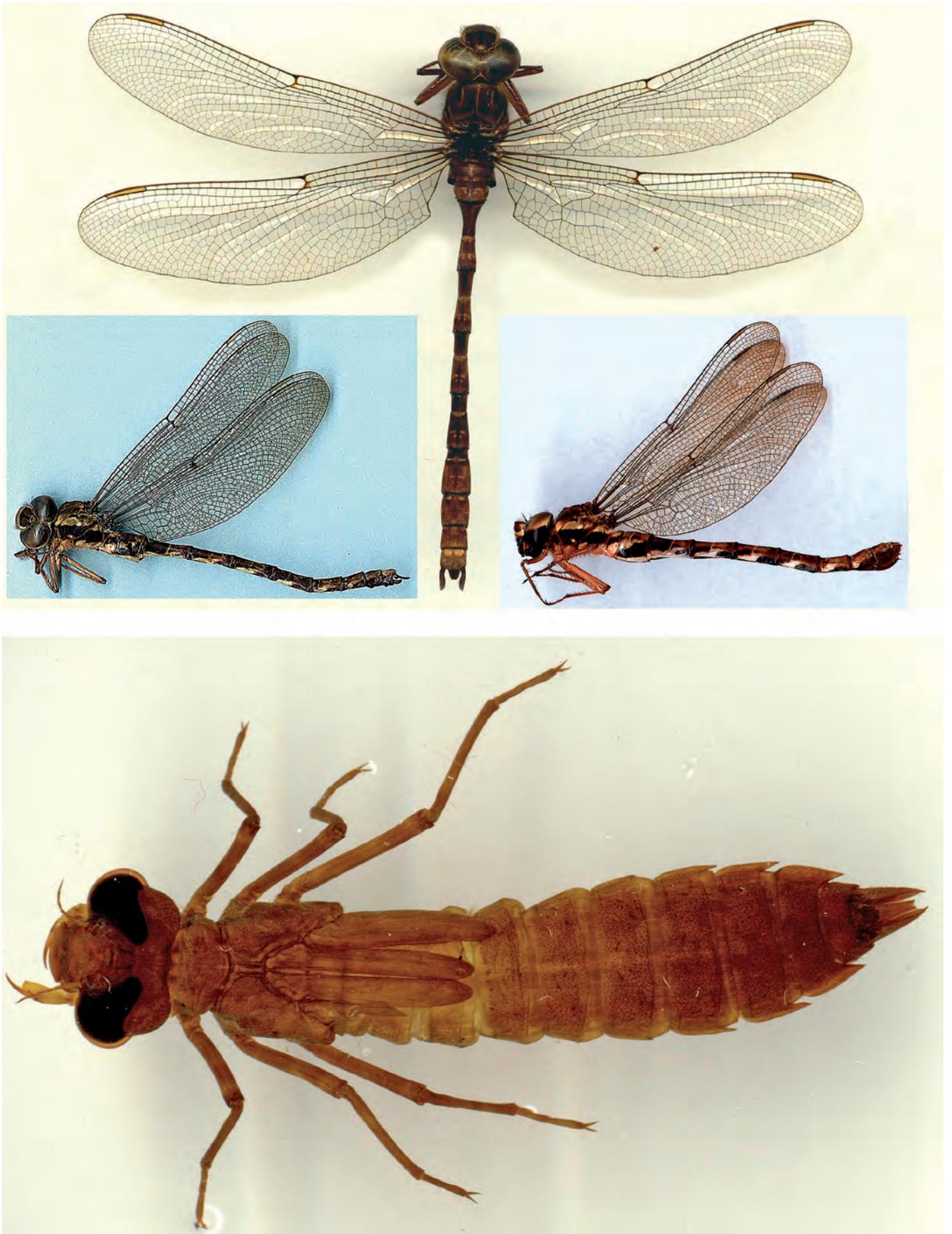
Tafel 5 oben: *Notoaeschna sagittata* (MARTIN): ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral; unten: *Notoaeschna geminata* THEISCHINGER: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral.



Tafel 6 oben: *Spinaeschna tripunctata* (MARTIN): ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral; unten: *Spinaeschna watsoni* THEISCHINGER: ♂ lateral.



Tafel 7 oben links: *Notoaeschna sagittata* (MARTIN): Larve dorsal; oben rechts: *Spinaeschna watsoni* THEISCHINGER: Larve dorsal; unten: *Austrophlebia costalis* (TILLYARD): Exuvie dorsal.



Tafel 8 *Acanthaeschna victoria* MARTIN: oben: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral; unten: Larve dorsal.



Tafel 9 oben: *Austrophlebia costalis* (TILLYARD): ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral; unten: *Austrophlebia subcostalis* THEISCHINGER: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ dorsal.



Tafel 10 oben: *Dromaeschna forcipata* (TILLYARD): ♂ dorsal, ♀ lateral, ♀ lateral; unten: *Dromaeschna weiskei* (FÖRSTER): ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral.



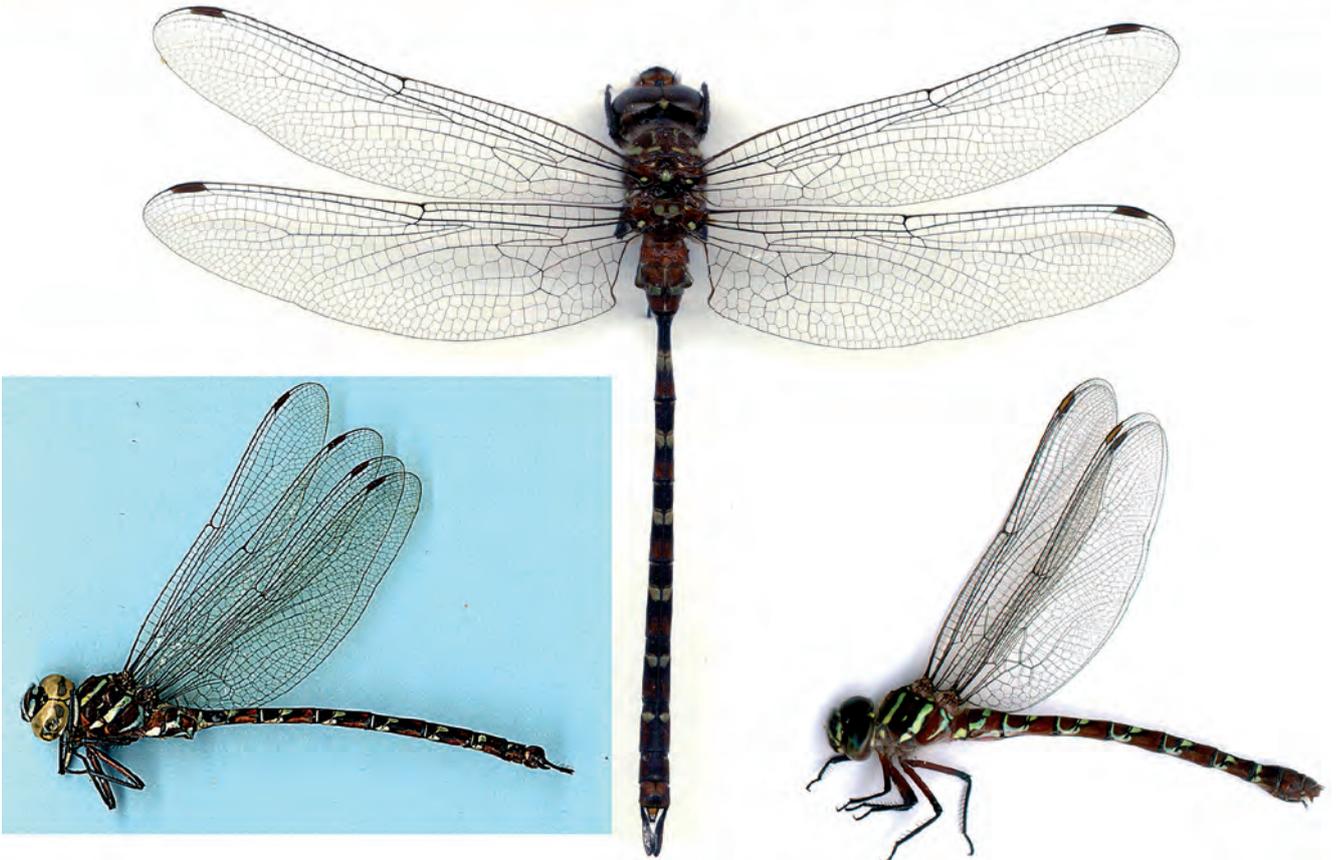
Tafel 11 oben: *Austroaeschna pulchra* TILLYARD: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral; unten: *Austroaeschna eungella* THEISCHINGER: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral.



Tafel 12 oben: *Austroaeschna muelleri* THEISCHINGER: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral; unten: *Austroaeschna inermis* MARTIN: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ dorsal.



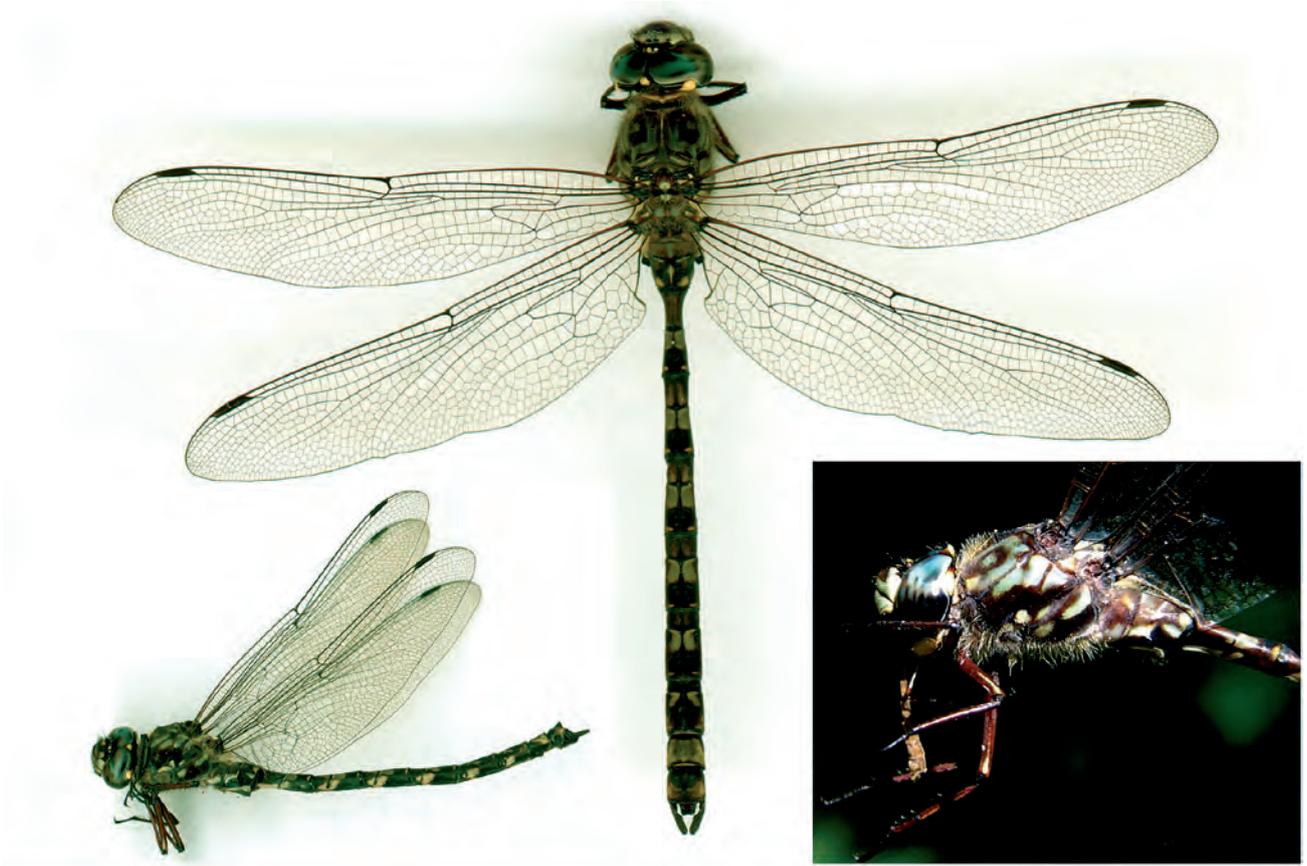
Tafel 13 oben: *Austroaeschna unicornis* (MARTIN): ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral; unten: *Austroaeschna pinheyi* THEISCHINGER: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral.



Tafel 14 oben: *Austroaeschna speciosa* SJÖSTEDT: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral; unten: *Austroaeschna cooloola* THEISCHINGER: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral.



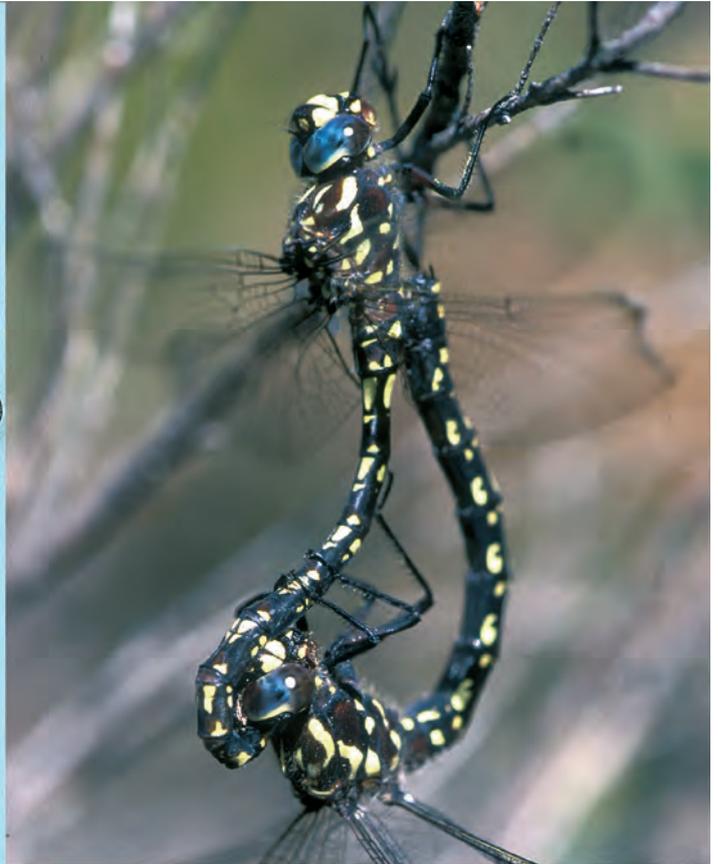
Tafel 15 oben: *Austroaeschna unicornis* (MARTIN): Larve dorsal; unten: *Austroaeschna anacantha* TILLYARD, 1908: ♂ dorsal, ♂ (Kopf) dorsal, ♀ lateral.



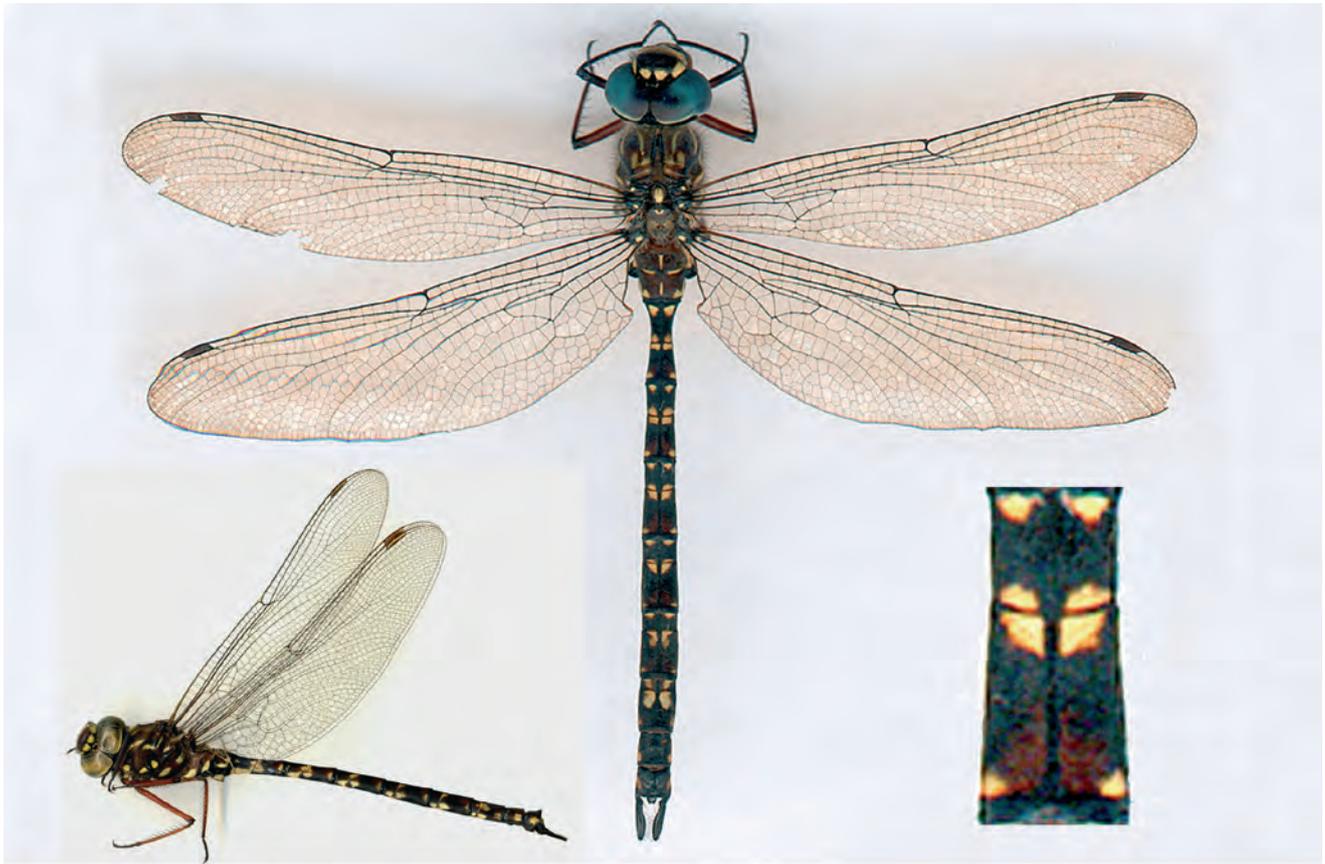
Tafel 16 oben: *Austroaeschna subapicalis* THEISCHINGER: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♂ lateral; unten: *Austroaeschna atrata* MARTIN: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ (Kopf) dorsal.



Tafel 17 oben: *Austroaeschna hardyi* TILLYARD: ♂ lateral, ♀ lateral; unten: *Austroaeschna tasmanica* TILLYARD: ♂ lateral.



Tafel 18 oben: *Austroaeschna flavomaculata* TILLYARD: ♂ dorsal, Copula; unten: *Austroaeschna parvistigma* (SELYS): ♀ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral.



Tafel 19 oben: *Austroaeschna multipunctata* (MARTIN): ♂ dorsal, ♂ lateral, ♂ (Abdominalsegment 5) dorsal; unten: *Austroaeschna obscura* THEISCHINGER: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♂ (Abdominalsegment 5) dorsal.



Tafel 20 oben: *Austroaeschna sigma* THEISCHINGER: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral; unten: *Austroaeschna christine* THEISCHINGER: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral.



Tafel 21: *Dendroaeschna conspersa* (TILLYARD): oben: ♂ dorsal, ♂ lateral, ♀ lateral; unten: Exuvie, dorsal.

Ohrwürmer, die unterschätzten Untermieter

F. HAAS

Ohrwürmer haben je nach Region sehr unterschiedliche Namen: mancher Orts heißen sie Ohrenkneifer, Öhrling, Ohrenkriecher, Ohrenhöhlen oder Ohrenschliefer. In anderen, wie in der finnischen und spanischen Sprache oder dem Thai werden die Ohrwürmer übrigens nach dem auffälligsten Körpermerkmal, den Hinterleibszangen ohne Bezug zu Ohren benannt, und dann in etwa „kleine Zangen“, „kleine Scheren“ oder „Doppelschwänze“ genannt, womit diese Gruppe von Insekten recht anschaulich bezeichnet ist.

Woher der Bezug zu den Ohren in vielen indoeuropäischen Sprachen kommt ist nicht so ganz klar. Selbstverständlich kriechen Ohrenkneifer mal in menschliche Ohren, früher, als unser Leben weniger steril-aufgeräumt war, öfters als heute. Tierohren scheinen aber nie betroffen gewesen zu sein. Das Ohr als Versteck nutzen gleichfalls viele andere Insekten, ohne nach diesen benannt zu sein. Ohrwussler suchen Ohren nie gezielt auf, geschweige denn, dass sie darin nisten. Einleuchtender scheint mir, dass der Name durch ein antikes Rezept entstanden ist, bei dem getrocknete und zerriebene Ohrwürmer mit Öl gemischt und ins Ohr geträufelt gegen Ohrenscheren helfen sollen, zumal der altdeutsche Begriff „Wurm“ auf Übelkeit und Verderben hinweist. In Ausdrücken, wie ‘da ist der Wurm drin’ oder ‘Drehwurm’ findet man diesen Bezug bis zum heutigen Tage. Wie dem auch sei, wissenschaftlich sind es immer die ‘Dermaptera’, eine der Ordnungen der Insekten.

Die Fauna, kleine und große Ohrwürmer

Im deutschsprachigen Raum gibt es insgesamt nur etwa 10 Arten (weltweit etwa 2.200), von denen ausschließlich der Gemeine Ohrwurm *Forficula auricularia* LINNAEUS, 1758, mit dem Menschen in engerem Kontakt lebt und so über die ganze Welt verbreitet wurde (Abb. 1). Er ist die bekannteste Art, deren Bild den meisten erscheint, wenn von Ohrwürmern die Rede ist. Weniger bekannt ist unser größter Ohrwurm, der Sandohrwurm *Labidura riparia* (PALLAS, 1773), da er nur zerstreut auf sandigen Flächen, häufig entlang von Küsten und Flussufern (Name!) vorkommt (Abb. 2). Eine vollständige Artenliste der Dermaptera im deutschsprachigen Raum findet sich am Ende dieses Beitrags.

Die größte Art *Labidura herculeana* (FABRICIUS, 1789), nahe mit letzterer verwandt, ist mit einiger Sicherheit durch Zerstörung ihres Habitates auf der atlantischen Insel St. Helena, ihrem einzigen Lebensraum, ausgerottet worden. Sie erreicht mit Zangen etwa 80 mm Körperlänge. Die kleinste Art *Eugerax peocilium* HEbard, 1917 erreicht nur 3,5 mm Körperlänge und kommt in Mittelamerika vor.

Die Zangen

Die Hinterleibszangen (Cerci) sind das auffälligste Körpermerkmal der Ohrwürmer und ihre Verwendung ist so vielfältig wie ihre Gestalt. Sie werden bei der Paarung eingesetzt, wobei sich die Partner nie umklammern (Abb. 2), sie dienen zur Verteidigung der Eier und jungen Larven, gegen Rivalen und Feinde, halten bei karnivoren Arten das Beutetier fest (ALBOUY & CAUSANEL 1990) und entfalten die Hinterflügel (HAAS et al. 2000, KLEINOW 1971). Die Hinterleibszangen sind immer mit einer kräftigen Muskulatur ausgestattet und in der Lage fest zuzupacken, womit sie schon mal einen Insektensammler schmerzhaft zwicken können. Da sie aber nicht giftbewehrt sind, sind sie völlig ungefährlich.

Trotz der großen Variabilität der Zangen lassen sich einige Konstanten bei ihrer Ausbildung quer durch das phylogenetische System der rund 2.200 Dermapterenarten finden (HAAS 2003). Wenn die Zangen von Männchen und Weibchen unterschiedlich sind, und das sind sie meistens, sind die der Männchen, größer, stärker gebogen und mit Zähnen oder Dornen bewehrt. Dieser Sexualdimorphismus nimmt bei abgeleiteteren Arten zu und ist bei den ganz ursprünglichen Arten relativ gering. Die Zangen der Larven ähneln denen der Weibchen, und bei stark modifizierten Zangen der Männchen zeichnet sich die Form bereits im vorletzten und letzten Larvenstadium ab. Innerhalb einer Gattung sind die Zangen relativ ähnlich gebaut, so dass Gattungen daran recht gut bestimmt werden können. In weitläufig verwandten Gattungen können trotzdem ähnliche Zangenformen auftreten.



Abb. 1: Männchen des heimischen „Gemeinen Ohrwurms“ *Forficula auricularia* am Grashalm. Die Spitzen der Flügelpakete sind mit kleinen hellbraunen Flecken verziert. Foto: Fabian Haas.

Die Verwechslung

Durch ihre Zangen und kurzen Flügeldecken können Dermaptera kaum mit einer anderen Gruppe von Insekten verwechselt werden. Zwei Ausnahmen gibt es aber dennoch. Zum einen die Japygiden (Diplura, Doppelschwänze), urtümliche, primär flügellose Insekten, die durch konvergente Evolution gleichfalls zangenförmige Cerci tragen. Die Japygidae kommen in unseren Breiten selten vor und sind wesentlich kleiner als unsere Ohrwürmer. In wärmeren Gegenden trifft beides nicht unbedingt zu. Zum anderen, die Staphylinidae, die Kurzflügelkäfer, ebenfalls lang gestreckte Insekten mit konvergent evolvierten, kurzen Flügeldecken. Vergrößert wird die Ähnlichkeit durch verschiedentlich auftretende Hinterleibsanhänge, die den Cerci ähneln ohne welche zu sein.

Übrigens unterließ LINNAEUS, der 1758 das zoologische System entworfen hatte, der gleiche Fehler. Er ordnete zunächst den Kleinen Ohrwurm *Labia minor* unter den Kurzflügelkäfern als *Staphylinus minor* ein, bevor er ihn als *Forficula minor* (LINNAEUS, 1758) richtig im System der Insekten platzierte.

Trotz oberflächlicher Ähnlichkeit der Ohrwürmer (Dermaptera) mit den Kurzflügelkäfern (Staphylinidae), sind sie aber keine Käfer, sondern gehören in die Verwandtschaftsgruppe der Schaben (Blattodea), d.h.



Abb. 2: Ein Paar des vor allem auf sandigen Flächen anzutreffenden Sandohrwurms *Labidura riparia* bei der Kopulation. Sehr deutlich wird dabei die extreme Flexibilität des Hinterleibs, die nicht nur bei Kopulationen von Vorteil ist. Das Männchen umfasst dabei nie mit den Zangen den Hinterleib des Weibchens. Foto: Fabian Haas.

ihre Larven sehen in etwa so aus wie die adulten Tiere. Es fehlen ihnen im Wesentlichen nur ausgebildete Flügel. Ebenso wenig haben Ohrwürmer, die bei Käfern und Schmetterlingen übliche Puppe, die sich zwischen dem Engerling oder der Raupe einschaltet und trotz der scheinbaren, äußerlichen Ruhe, tief greifende innere Veränderungen durchläuft.

Die Flügelfaltung

Zurück jedoch zu der Ähnlichkeit mit den Kurzflügelkäfern, die eine erstaunliche konvergente Evolution in einer bestimmten Körperregion erzeugt. Die Ähnlichkeit mit den Kurzflügelkäfern ergibt sich zunächst aus der allgemeinen Körpergestalt. Dermaptera und Staphylinidae sind beides schlanke und gestreckte Tiere, die sich durch eine hohe Agilität auszeichnen (Abb. 1, 2). Um diese zu erreichen wurden in beiden Organismengruppen während der Evolution jeweils unabhängig die vormals langen und steifen Flügeldecken zu kurzen, aber funktionellen Stummeln reduziert. Dadurch gewinnt der Hinterleib an Beweglichkeit: er ist nicht mehr von den langen und steifen Flügeldecken begrenzt, sondern kann nach Belieben nach oben und seitlich gekrümmt werden, was zum Beispiel das Durchkriechen von Spalten in Erde und zwischen Blättern enorm erleichtert.

Damit stellt sich ein Problem: sollen die Tiere weiterhin flugfähig sein, dürfen aus physikalischen Gründen die Flügel eine vom Körpergewicht abhängige Fläche nicht unterschreiten. Wie bei Flugzeugen dürfen die Flügel nicht zu klein sein, wenn das Tier weiterhin fliegen soll. Diese Fläche ist aber um einiges größer als die fast schon stummelförmigen Flügeldecken.

Daraus folgen drei logische Möglichkeiten: auf die Flügel wird verzichtet und die Tiere bleiben ans Substrat gebunden (Abb. 3). Obwohl damit die Ausbreitung, Nahrungssuche und anderes erschwert wird, haben bis zu 40 % der Dermaptera ihre Flugfähigkeit verloren. Dabei sind alle Abstufungen des Verlustes zu beobachten. Manche Arten wie der Sandohrwurm (*Labidura riparia* (PALLAS, 1773)) haben scheinbar flugtaugliche Flügel, können aber trotzdem nicht fliegen, denn wie mit einer Sektion nachzuweisen ist, fehlt die entsprechende Flugmuskulatur (KLEINOW 1971). Bei anderen Arten sind die Flügeldecken normal ausgebildet, dagegen die Hinterflügel deutlich kleiner bis sie über Formen mit kleinen Läppchen, schließlich ganz verschwunden sind. Dann gibt es Arten, wie den Waldohrwurm (*Chelidura acanthopygia* (GÉNÉ, 1832)), bei denen die Flügel ganz verschwunden sind und die Flügeldecken (das erste Flügelpaar) so klein und schmal sind, dass sie nur als rudimentäre Läppchen am zweiten Bruststück zu finden sind (Abb. 4). Bei einigen Arten sind weder Flügeldecken



Abb. 3: Eine geflügelte Blattlaus. Blattläuse, die meistens ungeflügelt sind, richten durch ihre Fähigkeit zur Massenvermehrung oft erheblichen Schaden an. Die Besiedlung neuer Pflanzen erfolgt aber meistens nicht „zu Fuß“, sondern durch geflügelte Tiere, die sich auf geeigneten Stellen niederlassen und dort eine Kolonie gründen. Sobald eine geeignete Pflanze gefunden ist, beginnt die Massenvermehrung von ungeflügelten Tieren. Foto: Fabian Haas.



Abb. 4: Ein männlicher Waldohrwurm *Chelidura acanthopygia* hält sich meistens in der Laubschicht auf, allerdings krabbelt er nachts schon mal ein Stück an einem Baum hoch. Die Vorderflügel sind gerade noch als kleine Läppchen erkennbar und die Flügel fehlen vollständig. Foto: Fabian Haas.

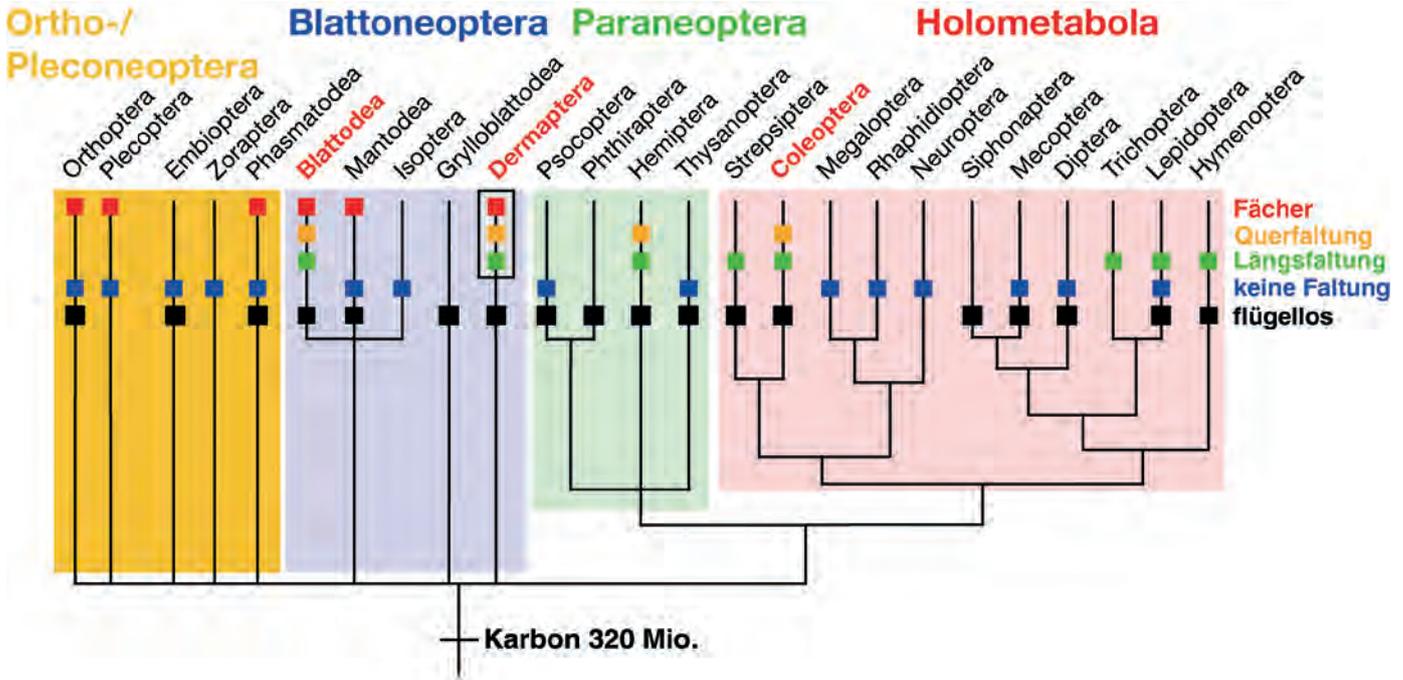


Abb. 5: Schematische Darstellung der Verwandtschaftsverhältnisse der primär geflügelten Insekten (ohne Libellen und Eintagsfliegen), zusammengestellt aus verschiedenen Quellen. Die für uns wichtigsten Insektengruppen – Ohrwürmer (Dermaptera), Schaben (Blattodea) und Käfer (Coleoptera) – sind rot hervorgehoben. Die farbigen Quadrate zeigen bei welcher Gruppe von Insekten ein bestimmter Faltpyp vorliegt. Die verschiedenen Faltpypen sind aber nicht immer bei allen Arten gleichzeitig ausgebildet. So haben flügellose Arten selbstverständlich keine Längsfaltung des Flügels.

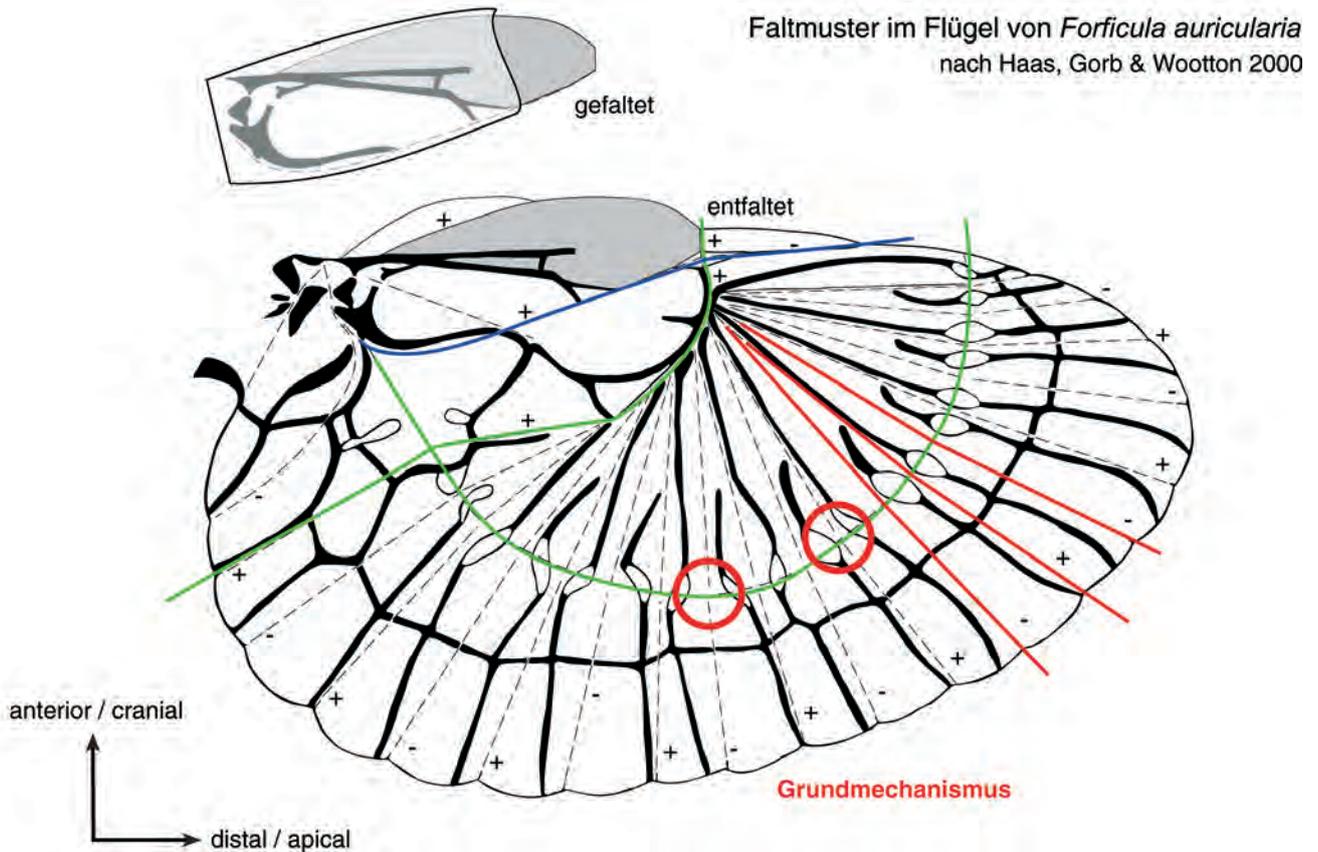


Abb. 6: Gefalteter und entfalteter Hinterflügel des Gemeinen Ohrwurms *Forficula auricularia* in maßstäblicher Darstellung (!). Die Umrisslinie im oberen Bild entspricht dem verkürzten Vorderflügel. Rote Linien: Längsfalten des Fächers. Grüne Linien: Querfaltung des Flügels. Blaue Linie: Längsfaltung des gesamten Flügels. Die roten Kreise zeigen einige der Grundmechanismen. „+“ Bergfalte (konvex); „-“ Talefalte (konkav).

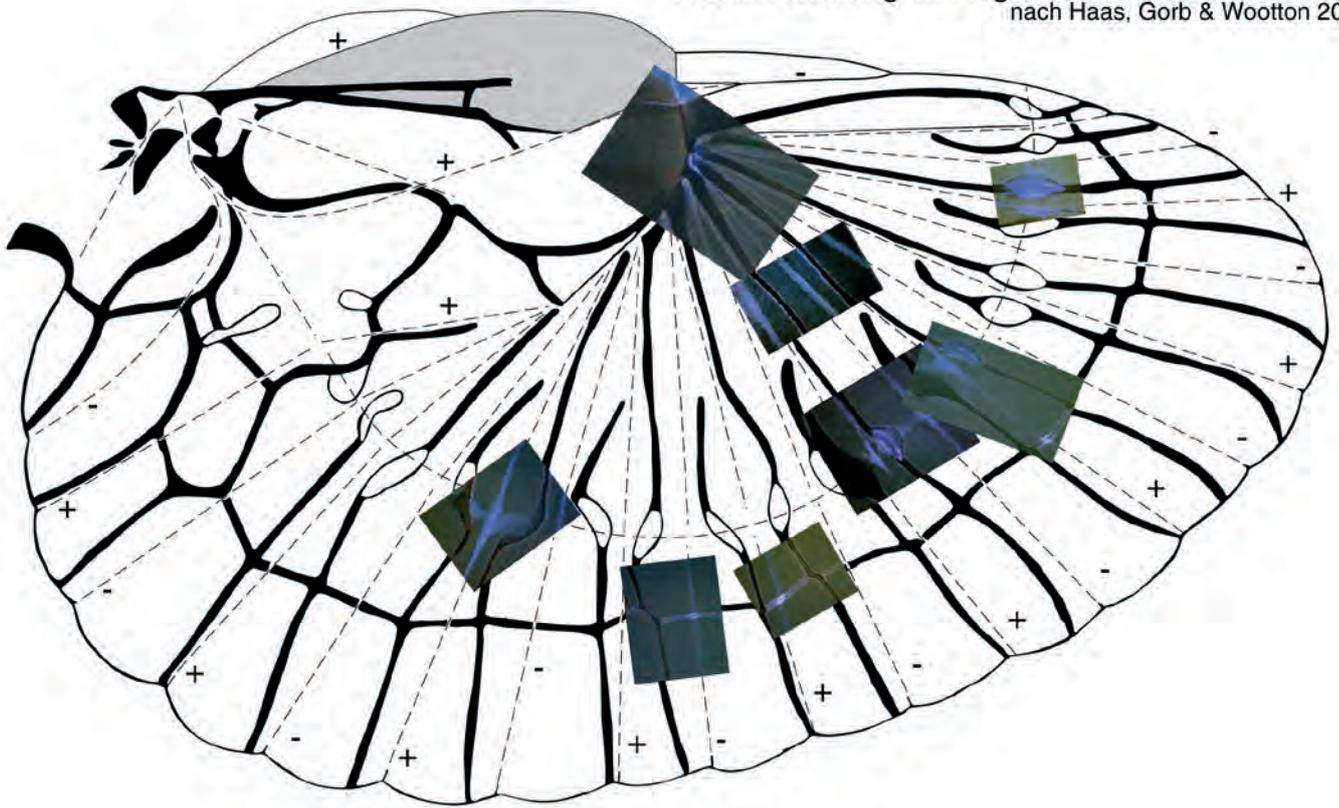


Abb. 7: Resilinverteilung im Hinterflügel des Gemeinen Ohrwurms *Forficula auricularia*. Resilin ist ein fast gummiartig elastisches Protein, das mechanisches Energie speichern kann, und auch im Sprungapparat von Flöhen und Heuschrecken zu finden ist. Hier erreichen diese Resilinflexen die selbsttätige Zusammenfaltung des Hinterflügels, sobald zwei Sperren im Flügel gelöst werden.

noch Hinterflügel äußerlich feststellbar. All diese Übergänge sind bei unseren einheimischen Arten zu beobachten.

Der hohe Prozentsatz der Reduktion des Flugapparates bei Ohrenschliefern deutet daraufhin, dass die Flugfähigkeit im Allgemeinen für diese Insektengruppe nicht allzu wichtig sein kann. Dennoch haben Dermaptera ihren Platz im Ökosystem behauptet und sich erfolgreich fortentwickelt.

Die zweite Möglichkeit, wie man mit kleinen Flügeldecken und großen Flügeln umgehen kann, ist, die letzteren einfach überstehen zu lassen. Dies wird aber nur von wenigen Insekten realisiert, wie zum Beispiel bei den Kurzdeckenböcken (Kleiner Kurzdeckenbock: *Molorchus minor* LINNAEUS, 1758).

Die Evolution

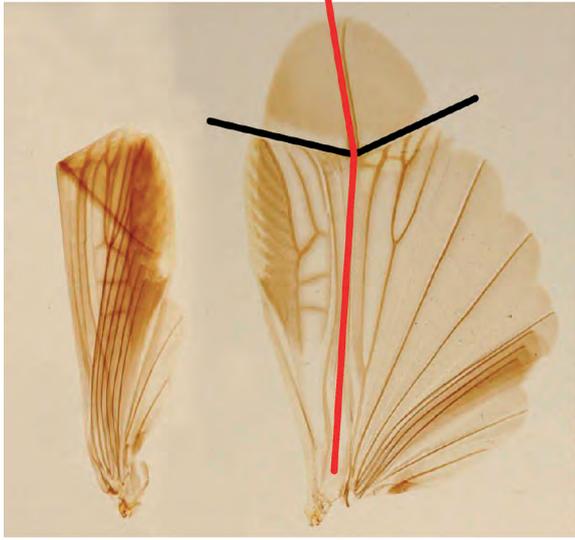
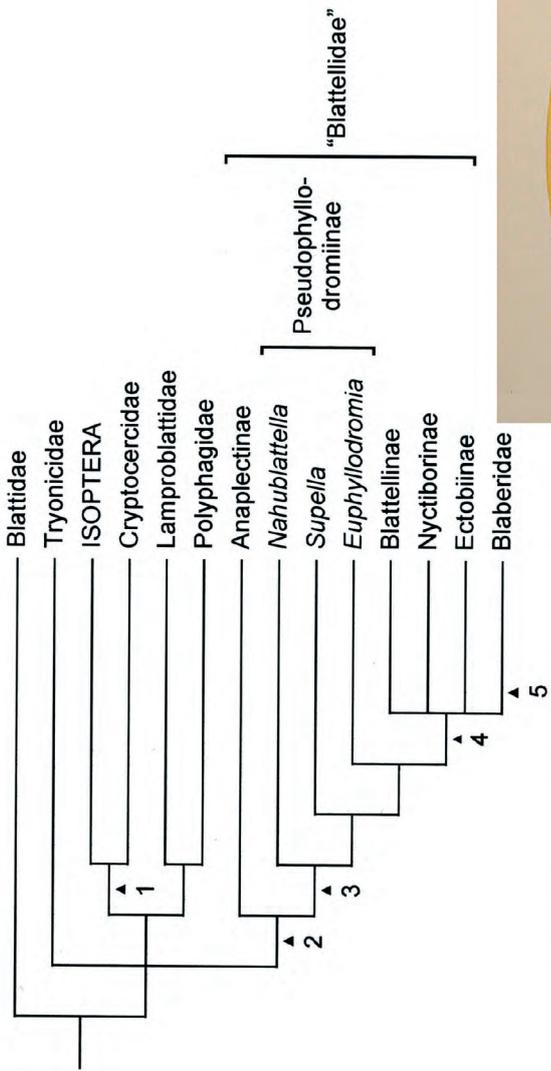
Die dritte und am häufigsten anzutreffende Möglichkeit besteht aber in der Faltung der Flügel. So wie ein großes Papiertaschentuch aus einer kleinen Verpackung kommt, sind die großen und häutigen Hinterflügel unter die schmalen und kurzen Flügeldecken geborgen. Dabei ist aus evolutiver Sicht besonders interessant, dass Flügelfaltungen wenigstens zehn mal neu ent-

standen sind (Abb. 5, Haas im Druck). Dazu gehören die Ohrwürmer und die Kurzflügelkäfer: die Faltungen der Hinterflügel haben sich völlig unabhängig voneinander entwickelt, limitiert durch die Gegebenheiten beim jeweiligen Vorfahren.

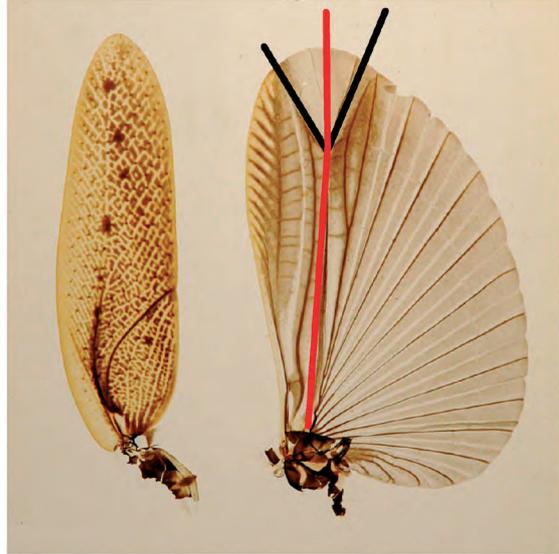
Das lässt sich anhand bekannter Verwandtschaftsverhältnisse zeigen. Ohrwürmer und Käfer sind aufgrund vieler, vom Flugapparat unabhängiger Merkmale als nur weitläufig miteinander verwandt anzusehen. Die völlig unterschiedliche Gestaltung der Flügelfaltung, d. h. Aderung, Faltmechanik und -muster zusammen, erlaubt es nicht, beide auf einen gemeinsamen Vorfahren zurückzuführen. Trotz der konvergenten Evolution der kurzen Flügeldecken und der dichten Faltung haben die jeweiligen Vorfahren der Dermaptera und Staphylinidae deutliche Spuren in dem Wie der Realisierung dieser Faltung hinterlassen, die es uns erlauben, die getrennten Wege der Organevolution detailliert nach zu verfolgen.

Die Faltmechanik bei den Dermaptera

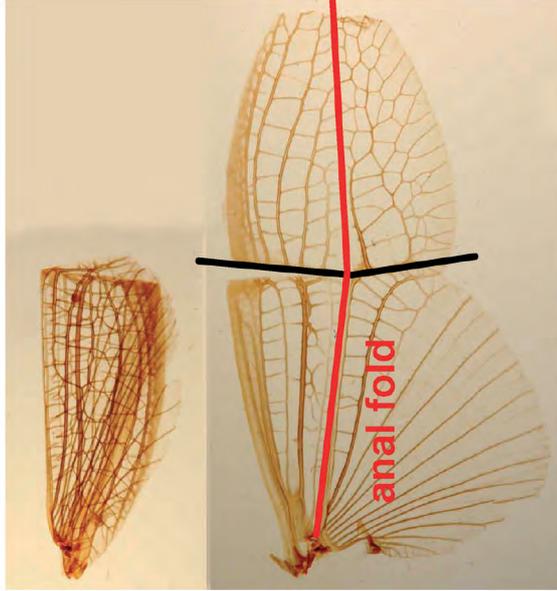
Vergleichen wir zunächst bei den Dermaptera den Endzustand, wie wir ihn heute vorfinden, mit der Faltung wie sie bei nächst verwandten Insekten, den Schaben, vorliegt (HAAS & KUKALOVÁ-PECK 2001). Der Hinterflügel der rezenten Dermaptera (Abb. 6) besteht aus einem



Anaplecta sp.



Ectobius sylvestris



Diploptera punctata

Abb. 8: Die einfache und mehrfach unabhängig entstandene Faltung der Hinterflügel einiger Schaben (Blattodea), die immer aus einem einfachen Grundmechanismus besteht – sofern die Flügel nicht reduziert sind, wie bei dieser heimischen Schabe (*Ectobius* sp.). Fotos: Fabian Haas.

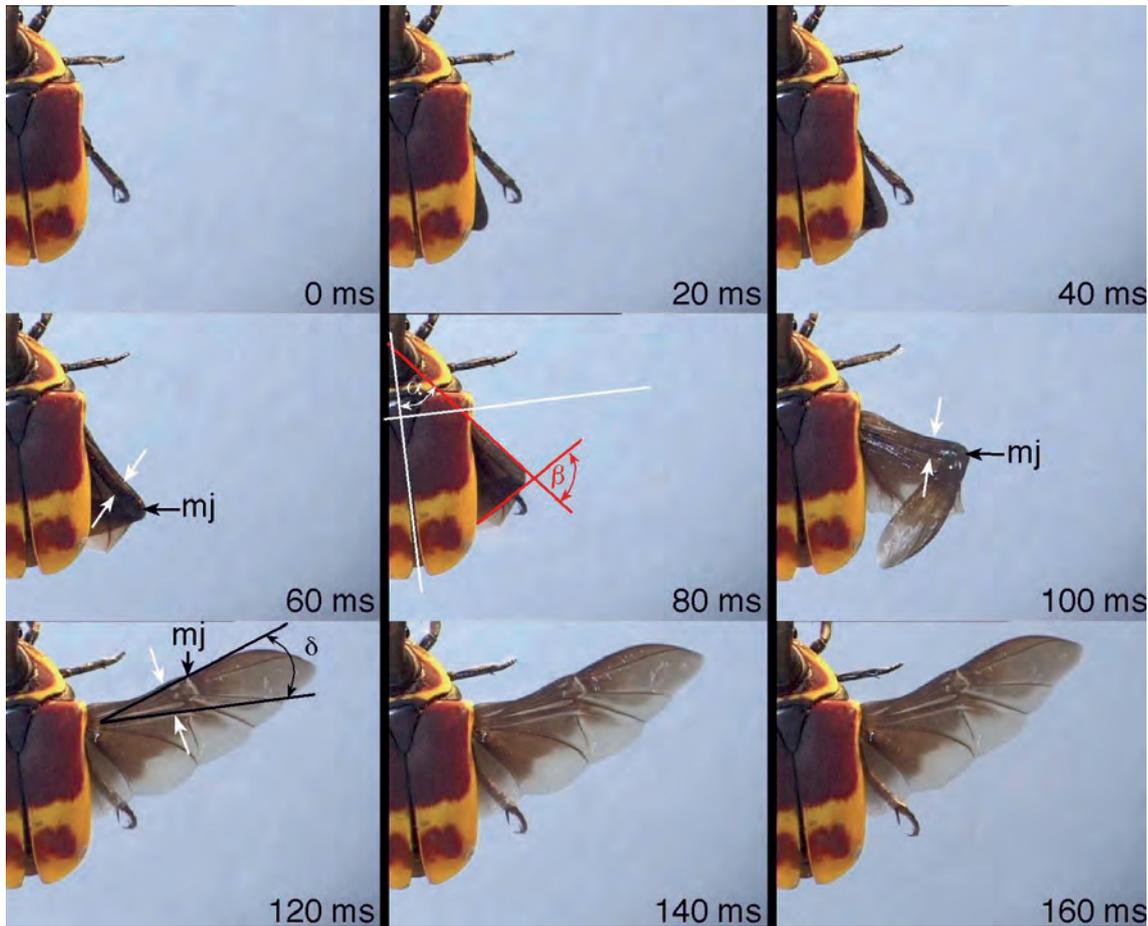


Abb. 9: Videosequenz eines afrikanischen Rosenkäfers *Pachnoda marginata* der gerade seine Hinterflügel entfaltet. Die Hinterflügel werden, noch gefaltet, unter den Vorderflügeln hervorgezogen und erst nach dem Vorschwenken in die Flugposition entfaltet (100 ms), was immer von der Spreizung der beiden Hauptadern bewerkstelligt wird (weiße Pfeile bei 60, 100 und 120 ms). Fotos: Fabian Haas.

großen fächerförmig gefalteten Anteil, der einmal längs und zusätzlich zweimal quer gefaltet wird. Obwohl Längs- und Querfaltungen bei anderen Insekten vorkommen, wird sonst nirgends (mit einer wichtigen Ausnahme) ein fächerartig gefalteter Teil des Flügels quer gefaltet. Ebenso ist die Mechanik der Entfaltung und Zusammenfaltung der Flügel einzigartig (KLEINOW 1966): die Ohrenkriecher entfalten ihre Hinterflügel, in dem sie das Flügelpaket (d.h. den gefalteten Flügel) mit Hilfe der Thoraxmuskulatur aufstellen. In dieses, leicht geöffnete Paket greifen jetzt die Hinterleibszangen (Cerci) ein, und streifen es aus, so oft bis zwei elastische Mechanismen im Hinterflügel einrasten und ihn flugtauglich versteifen. Dies geschieht mit den beiden Flügeln nacheinander. Darin ist der Grund zu sehen, weshalb Ohrwussler bei Störungen nicht wegfliegen, sondern sich fallen lassen.

Nach der Landung der Tiere werden die beiden Versteifungsmechanismen, vermutlich über eine Bewegung im Flügelgelenk gelöst, und der Hinterflügel faltet sich aufgrund der vielen Stellen mit Resilin (Abb. 7), einem gummiartigen Protein, aufgrund seiner eigenen Elastizität weitgehend selbsttätig zusammen. Ein Eingreifen der Beine oder der Hinterleibszangen ist in der Regel nicht erforderlich (HAAS et al. 2000).

Dieser Mechanismus ist einer der wenigen im ganzen Tierreich bei dem für die beiden antagonistischen Bewegungen zwei unterschiedliche Antriebe verwendet werden. Ein anderes Beispiel sind Spinnenbeine, die mittels eines hydraulischen Druckes gestreckt werden, aber mittels intrinsischer, d.h. im Bein befindlicher, Muskulatur gebeugt werden.

Umfangreiche Untersuchungen, die das ganze phylogenetische System der Dermaptera umfassen, haben ergeben, dass das Falt- und Adermuster und die Lage der Resilinflecken, weitgehend konstant sind (HAAS & KUKALOVÁ-PECK 2001). Daraus ist zweierlei zu schließen: ersten, dass der letzte gemeinsame Vorfahre aller heutigen Dermaptera bereits über diese ausgefeilte Faltmechanik verfügte und zweitens, dass alle heute lebenden Dermapteren ihre Hinterflügel mit der gleichen Prozedur entfalten. Dies ist deshalb besonders interessant, weil die Form und Länge der Hinterleibszangen ganz erheblich variiert, bei verschiedenen Arten, gleichfalls bei Weibchen und Männchen einer Art. Die Ausgestaltung der Hinterleibszangen scheint wenig Einfluss auf die Entfaltmechanik zu haben.

Das Aussehen des letzten gemeinsamen Vorfahrens der Dermapteren wurde bis zu diesem Punkt nur theoretisch rekonstruiert. Spannend ist es aber zu sehen, ob es

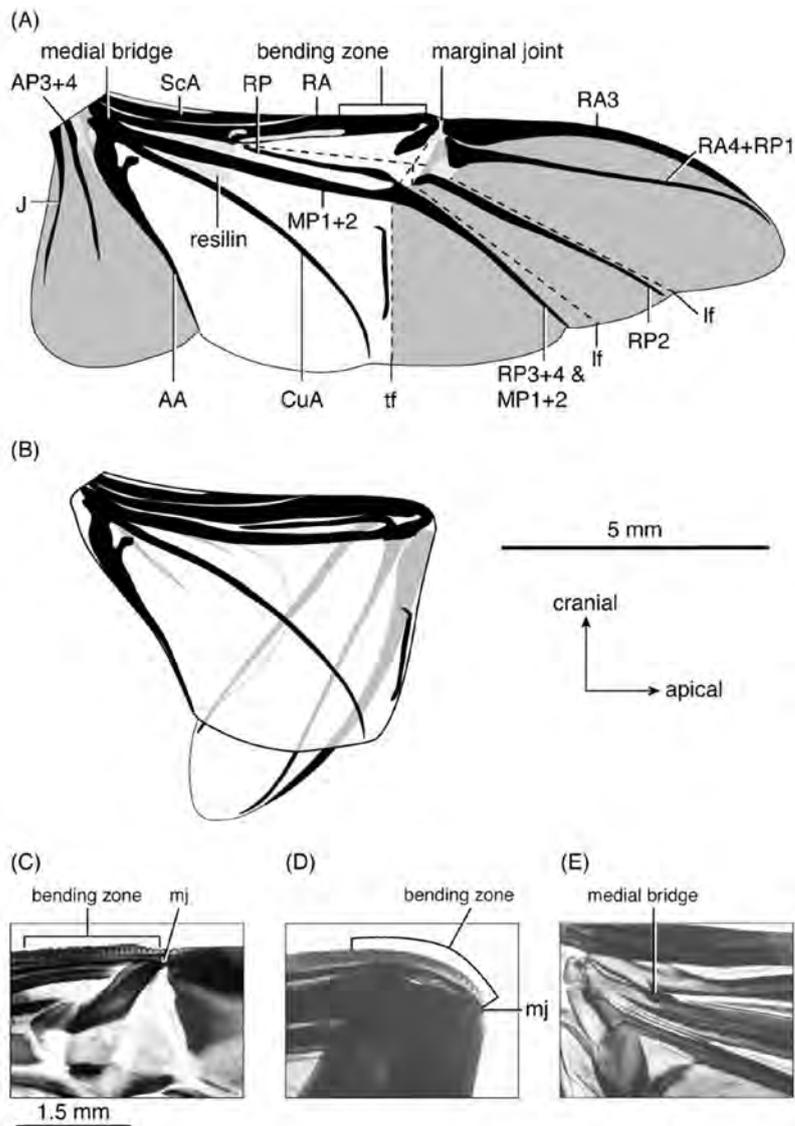


Abb. 10: Schematische Darstellung des Hinterflügels des afrikanischen Rosenkäfers *Pachnoda marginata* mit Aderung, Faltlinien und Resilin. Fotos: Fabian Haas.

nicht Fossilien gibt, die uns besseren Aufschluss über diesen Vorfahren geben. Möglicherweise ergeben sich durch deren Untersuchung Anhaltspunkte zur Aufklärung der Evolution der Flügelfaltung.

Fossilgeschichte und Evolution der Dermaptera

Fossile Ohrenkneifer sind aus dem Unteren Jura (rund 200 Mio. Jahre alt) des kasachischen Karatau belegt, einer reichen Lagerstätte für Insekten. Diese frühen Dermapteren unterscheiden sich äußerlich kaum von den heutigen. Diese Vorfahren sind schlanke gestreckte Insekten mit Laufbeinen, kurzen Flügeldecken, einem langen beweglichen Hinterleib und, hier gibt es einen Unterschied: langen gegliederten Hinterleibsanhängen, die erst später in der Evolution zu Zangen wer-

den. Aufgrund der großen Ähnlichkeit mit rezenten Arten wurden fossile Dermapteren nur selten anderen Gruppen, wie Käfern, zugeordnet.

Die Fossilfunde legen nahe, dass die heutige Faltmechanik schon vor dem Unteren Jura entstanden ist, schließlich verfügen Fossilien wie rezenten Arten über ähnliche Flügelpakete. Die kasachischen, fossilen Ohrwürmer geben folglich keine Auskunft darüber, wie die Faltung der Hinterflügel entstanden ist, ebenso wenig wie die Untersuchung der rezenten Dermapteren in dieser Hinsicht weiterhilft. Wir stoßen auf bereits 'perfekte' Ohrwürmer und so lässt sich aussagen, dass der Habitus, die generelle Körperform, der Dermaptera seit dem Unteren Jura, immerhin seit 200 Mio. Jahre unverändert ist, vielleicht mit Ausnahme der Evolution langer Hinterleibsanhänge.

Die Evolution der Faltung

Um die Evolution der Faltmechanik zu verstehen, müssen wir den weiteren und älteren Verwandtschaftskreis der Dermapteren untersuchen. Studien an rezenten Insekten haben ergeben, dass die Schaben (Blattodea) recht nahe mit den Ohrwürmern verwandt sind (HAAS & KUKALOVÁ-PECK 2001). Schaben haben einfach gefaltete Hinterflügel, die Vorderflügel sind ähnlich wie bei den Ohrwürmern verdickt und fest, bedecken den Hinterleib aber auf seiner ganzen Länge (Abb. 8). Die Hinterflügel haben vorne einen großen ungefalteten Teil, dahinter einen kleineren fächerförmigen Teil, der unter den vorderen untergeschlagen wird. Das so entstandene Flügelpaket wird durch Vorschwenken des Flügels von der Ruheposition über dem Hinterleib in die Flugposition geöffnet. Hilfe durch die Beine (oder andere Körperteile) ist nicht von Nöten und das Tier hat keine eigene Kontrolle über die Entfaltung. Die Flügel sind immer entfaltet, wenn sie in der Flugposition sind. Übrigens findet sich bei einigen Schaben ferner eine Querfaltung im Bereich der Flügelspitze. Diese, innerhalb der Schaben mehrfach unabhängig entstandene Querfaltung wird mit gleicher Mechanik wie der ganze Rest des Hinterflügels entfaltet, durch einfaches Vorschwenken.

Trotz der erwähnten Querfaltung helfen die Verhältnisse bei rezenten Schaben nicht zum Verständnis der Evolution der komplexen Flügelfaltung, durch die sich die Ohrenkriecher auszeichnen. Hilfreicher sind schabenartige Insekten aus dem Perm Kansas (USA), die vor etwa 300-250 Mio. Jahren fossilisiert wurden. Bei diesen Stücken, es sind isolierte Hinterflügel, ist deutlich zu erkennen, wie eine Querfalte den fächerförmig gefalteten Teil des Flügels kreuzt; eine Situation, die nur bei rezenten Ohrenschliefern zu finden ist! Ein eindeutiger Beweis für die enge Verwandtschaft mit den Dermaptera und ein bedeutender evolutiver Schritt in der Entste-

hung eines komplexen Systems, ein klassisches Missing Link. Dieses Stück ist wenigstens 50 Millionen Jahre älter als die Dermaptera aus dem kasachischen Unteren Jura. In diesem Zeitraum, der Trias, muss die Transformation von schabenartigen Insekten zu einem Ohrwurm stattgefunden haben. Die Fossilien zeigen, wie und wann vor Jahrmillionen die Transformationen, die wir aus der Rekonstruktion der Verwandtschaftsverhältnisse annehmen müssen, stattgefunden haben.

Allerdings fehlt bisher die zweite Querfaltung des Flügels. Und wirklich gibt es dafür ein, leider nach wissenschaftlichen Regeln unbeschriebenes Fossil. Es ist wiederum ein den heutigen Schaben ähnlicher Organismus mit recht langen Hinterflügeln, die von verstärkten Vorderflügeln bedeckt werden. Der Fächer wird tatsächlich zweimal quergefaltet. Im Fundstück ist dadurch ein Zickzack-Muster des Hinterflügels klar erkennbar. Bisher ist nicht geklärt, wie diese Tiere ihre, aufgrund der Größe wahrscheinlich flugtauglichen, Flügel öffneten.

Über den Vergleich rezenter Tiere miteinander, die Erforschung der Faltmechanik und der Einbeziehung einiger Fossilien, die nicht weniger als 200 Mio. Jahre alt sind, lässt sich jetzt ein vollständiges Bild für die Evolution der Faltung der Hinterflügel der Ohrwussler rekonstruieren.

Evolution und Mechanik der Flügelfaltung der Coleoptera

Gleiches lässt sich für die konvergent entstandene Faltung bei den Coleoptera durchführen, was nur kurz skizziert werden soll. Entscheidend für die Faltmechanik in dieser Insektengruppe ist eine Ader im Hinterflügel, die ganz im Gegensatz zu allen anderen Insekten im Flügel selbst beweglich ist. Sie kann um wenige Grad (in etwa 5-10 Grad) nach hinten gezogen werden, und entfaltet auf diese Art und Weise die Flügelspitze (HAAS & BEUTEL 2001). Hebelsystemartig wird eine scherenartige Bewegung der Ader in eine Vorschwenkbewegung und Entfaltung der Flügelspitze transformiert (Abb. 9, 10). Dies geschieht, wie umfangreiche Untersuchungen zeigten, gezielt und unabhängig vom Vorschwenken der Flügel. Daher kann man Käfer, aber keine Schaben, photographieren, die zwar ihre Hinterflügel in der Flugposition halten, deren Flügelspitze dennoch gefaltet bleibt (Abb. 11, 12, 13). Käfer besitzen im Gegensatz zu Schaben eine eigenständige Kontrolle über Entfaltung.

Im Flug bleibt der Hinterflügel durch Versteifungsfalten offen, so dass die Spitze konträr zu den Vögeln (Abb. 14) beim Aufschlag nicht eingezogen werden kann.

Angetrieben wird die Spreizung, d.h. das Zurückschwenken der Ader, indirekt von einem Steuermuskel für den Flug, der bei allen anderen fliegenden Insekten



Abb. 11: Deutlich zeigt sich das Faltmuster bei der Entfaltung der Hinterflügel beim gelbbrauner Weichkäfer *Rhagonychia fulva*. Die Vorderflügel sind bei dieser Gruppe von Käfern fast so lange wie die Hinterflügel. Foto: Fabian Haas.



Abb. 12: Der Schatten des rechten Hinterflügels auf dem Blatt verrät die Faltung der Flügelspitze beim Feuerkäfer *Pyrochroa coccinea* kurz vor dem Abheben. Sehr auffällig ist die fast senkrechte Haltung des hinteren Bruststücks und die dadurch entstehende ‚S‘-Form des Körpers. Damit wird die Ebene des Flügelschlages in eine zum Abheben günstige Lage gebracht.

vorhanden ist. Die Evolution nutzt hier bereits bestehende Strukturen um neue Funktionen zu realisieren. Dieser Schlüsselinnovation, der beweglichen Ader und der damit verbundenen Flügelfaltung und Flügeldecken

Abb. 13: Das Abheben eines Schnellkäfers im Freiland. Trotz der enormen Schnelligkeit des Vorgangs ist im zweiten Bild noch die gefaltete Flügelspitze erkennbar. Im dritten Bild fällt wieder die ‚S‘-Form des Körpers aus, bevor der Käfer im vierten Bild schon entfliegen ist. Fotos: Fabian Haas.



Abb. 14: Zwar falten Vögel ebenfalls ihre Flügel (wegen der Platzersparnis), allerdings befinden sich Muskeln in der eigentlichen Flügelfläche, die den Flügel selbst während des Fluges aktiv verformen und einklappen können. Dies ist bei Insekten nicht möglich, da ihre Flügel niemals Laufbeine waren, im Gegensatz zu den aus Vorderbeinen der ‚Reptilienvorfahren‘ umgebildeten Flügeln und deswegen nie über eine interne Muskulatur verfügten. Foto: Fabian Haas.

haben die Coleoptera ihre enorme Diversifizierung in über 360.000 Arten zu verdanken. Wie bei den Dermaptera entwickelte sich die Faltung in der Perm-Trias-Periode. Demgegenüber ist die Artenzahl der Ohrwussler mit kaum 2.200 Arten sehr bescheiden für entomologische Verhältnisse. Einzelne Gruppen der Dermaptera haben sich in ihrer Lebensweise kaum differenziert, ohne dass dafür klar erkennbare Gründe bekannt wären.

Nach dem Flug stellt sich für Käfer das gleiche Problem wie für Ohrenkriecher: die Hinterflügel müssen unter den kleineren Vorderflügeln verstaut werden. Das besagte Papiertaschentuch muss wieder in die Verpackung. Die geschieht bei den Ohrwürmern weitgehend durch die in Resilinflexen gespeicherte Elastizität (Abb. 7). Käfer beschreiten einen anderen Weg: Auf dem Hinterleib befinden sich mit bloßen Auge nicht sichtbare Härchen, die mit pumpend-bürstenden Bewegungen den ungefalteten Hinterflügel nach vorne zusammenschieben. Dazu werden mehrere Zyklen benötigt, wodurch das, z.B. von Marienkäfern bekannte, langsame und schrittweise Einziehen der Hinterflügel unter die Flügeldecken entsteht. Das geschieht mit bei-

den Flügeln simultan. Unter den Flügeldecken ist bei Staphylinidae so wenig Platz, dass die Flügelpakete nicht getrennt nebeneinander liegen können, sondern ineinander gefaltet werden müssen. Im Unterschied zu dem Dermaptera, verhalten sich die Faltpakete von rechtem und linkem Flügel nicht spiegelbildlich zueinander, sondern sind so angelegt, dass sie wie Brief und Umschlag ineinander passen. Interessanterweise sind die Rollen nicht festgelegt: jeder der beiden Flügel kann Umschlag oder Brief sein, und dies kann nach jedem Zusammenfallen vertauscht sein. Aufgrund dessen finden sich beide Konfigurationen zu jeweils etwa 50 %, und 'Rechts-' oder 'Linkshänder' scheint es nicht zu geben. Strukturelle Differenzierungen für das Faltpakete fehlen, demzufolge ist am entfalteten Flügel nicht erkennbar, ob er Brief oder Umschlag sein wird.

Die Geschichte prägt die Gegenwart

Wie bei den Dermaptera werden für die antagonistischen Bewegungen zwei völlig unterschiedliche Mechanismen verwendet. Die Flügelfaltungen bei Ohrwürmern und Kurzflügelkäfern haben sich völlig isoliert voneinander entwickelt und unterscheiden sich nicht nur in Details. So ist das Flügelpaket bei Ohrwürmern nur ein Zehntel der Fläche des entfalteten Flügels (Faltquotient 10) und steht unter die Flügeldecken hervor (Abb. 6), während bei den Staphylinidae das Flügelpaket ganz bedeckt wird und einen Faltquotienten von nur 4,5 erreicht. Die Aderung in beiden Taxa unterscheidet sich grundlegend. Käferflügel haben keinen fächerförmig gefalteten Anteil und einen engen Ansatz am Körperstamm, was sie ihrer nahen Verwandtschaft mit den Flor- und Schlammfliegen (Planipennia, Megaloptera) zu verdanken haben (Abb. 5, 10). Dieser ist bei Schaben und Ohrwürmern sehr viel breiter und hat darüber hinaus eine Bedeutung für die Flügelentfaltung.



Abb. 15: Der heimische Gebüschohrwurm *Aperygida media* mit fast normalen langen Flügeldecken, aber ohne sichtbare Flügelstummel. Foto: Fabian Haas.

Trotz der vielen Ähnlichkeiten und der konvergenten Evolution in beiden Gruppen sind die erreichten Lösungen sehr unterschiedlich und verraten die unterschiedlichen Verwandtschaftsverhältnisse von Dermaptera und Staphylinidae.

Weitere Informationen und Literatur

Alphabetische Liste der in Deutschland, Österreich und der Schweiz vorkommenden Ohrwürmer

Aktuelle Informationen finden sie auf der Website: <http://www.earwigs-online.de/faunas.html>

Art	Deutscher Name	DE	AT	CH	Abb.
<i>Anechura bipunctata</i> (FABRICIUS, 1781)	Zweipunkt-Ohrwurm	+	+	+	
<i>Aperygida media</i> (HAGENBACH, 1822)	Gebüschohrwurm	+	+	+	15
<i>Chelidura acanthopygia</i> (GÉNÉ, 1832)	Waldohrwurm	+	+	+	4
<i>Chelidura aptera</i> (MEGERLE, 1825)				+	
<i>Chelidura mutica</i> KRAUSS, 1886			+	+	
<i>Forficula auricularia</i> LINNAEUS, 1758	Gemeiner Ohrwurm, Ohrwurm, Öhrling, Ohrenkriecher, Ohrenkneifer, Ohrenhöher	+	+	+	1
<i>Forficula decipiens</i> GÉNÉ, 1832				+	
<i>Labia minor</i> (LINNAEUS, 1758)	Kleiner Ohrwurm, Zwergohrwurm	+	+		
<i>Labidura riparia</i> (PALLAS, 1773)	Sandohrwurm, Uferohrwurm	+	+	+	2

Literatur

Zu vielen der genannten Punkte gibt es keine allgemeinverständlichen Darstellungen, zu frisch sind die Forschungsergebnisse. Einiges werden Sie auf meiner Website finden (<http://www.earwigs-online.de>), die wegen der größeren Reichweite in Englisch verfasst ist. Dort finden sich auch einige Originalarbeiten zum Herunterladen.

Alte klassische Literatur steht zum Beispiel bei AnimalBase (<http://www.animalbase.org>) und in der französischen Nationalbibliothek (<http://gallica.bnf.fr>) zur Online-Ansicht bereit. Weitere elektronische Bibliotheken unter http://www.gti-kontaktstelle.de/toolkit/task_7.html.

Als Einführung in die wissenschaftliche Entomologie sind DATHE H. (2005): Lehrbuch Speziellen Zoologie, Spektrum Akademischer Verlag, und DETTNER K. (2003): Lehrbuch der allgemeinen und angewandten Entomologie, Spektrum Akademischer Verlag, geeignet.

Folgende Originalarbeiten wurden zitiert

- ALBOUY V. & C. CAUSSANEL (1990): Dermaptères ou Perce-oreilles [Dermaptera or earwigs]. — Faune de France **75**: 1-245.
- HAAS F. (2005): 12. Ordnung Dermaptera, Ohrwürmer. — In DATHE H. (Hrsg.), Lehrbuch der Speziellen Zoologie I/5: 173-180.
- HAAS F. & R.G. BEUTEL (2001): Control of wing folding and the functional morphology of the wing base in Coleoptera. — Zoology **104**: 123-141.
- HAAS F., GORB S. & R.J. WOOTTON (2000): Elastic joints in dermapteran hind wings: Materials and wing folding. — Arthropod Structure and Development **29** (2): 137-146.
- HAAS F. & J. KUKALOVÁ-PECK (2001): Dermaptera hindwing structure and folding: New evidence for familial, ordinal and superordinal relationships within Neoptera (Insecta). — European Journal of Entomology **98**: 445-509.
- HAAS F. & R.J. WOOTTON (1996): Two basic mechanisms in insect wing folding. — Proceedings of the Royal Society of London, Series **B 263**: 1651-1658.
- KLEINOW W. (1966): Untersuchungen zum Flügelmechanismus der Dermapteren. — Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere **56**: 363-416.
- KLEINOW W. (1971): Morphometrische Untersuchungen an den Flugapparaten flugfähiger Dermapteren. — Zoologischer Anzeiger **187**: 175-184.
- LINNAEUS C. (1758): Systema naturae. 10. ed. — Holmiae (Laur. Salvii). **1**, **2**: 1-824.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Fabian HAAS
Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
Rosenstein 1
70191 Stuttgart
Germany
E-Mail: webmaster@earwigs-online.de

Die Evolution der Schmetterlinge (Lepidoptera)

M. NUSS

Abstract: The evolution of Lepidoptera is illustrated based on published examples. The huge reproductive potential (*Plodia interpunctella* (HÜBNER, 1813)) and modification of species (*Biston betularia* (LINNAEUS, 1758), *Zygaena ephialtes* (LINNAEUS, 1767)) is explained to demonstrate the acting of natural selection. Industrial melanism of the peppered moth and heredity of phenotypic characters in *Zygaena ephialtes*, which follows Mendelian rules and takes part in the evolution of Müllerian mimicry are in the centre of interest. Two examples of very young speciation processes are given: the radiation in the genus *Omiodes* GUENÉE, 1854 on Hawaii within the last 1,400 years and the evolution of host plant races of *Ostrinia nubilalis* (HÜBNER, 1796) within the last 500 years. Based on the evolution of the mouth parts, it is explained how to get a phylogenetic reconstruction of the Lepidoptera. Based on the phylogenetic reconstruction, it is shown how to date certain evolutionary events by fossils and molecular clocks. So far, evolutionary research in zoology has been based exclusively on the assumption that new species evolve by diversification of a stem species. However, new research results on *Heliconius* KLUG, 1802 demonstrate that speciation can happen by homoploid hybridisation as well. It is proven that research on Lepidoptera will still require centuries to discover most of the species living on earth as well as to learn their life histories, while the existence of many species is critically endangered by human activities and some of those species especially interesting for science are already believed to be extinct.

Key words: Lepidoptera; *Zygaena ephialtes* (LINNAEUS, 1767); *Plodia interpunctella* (HÜBNER, 1813); *Omiodes* GUENÉE, 1854; *Ostrinia nubilalis* (HÜBNER, 1796); *Biston betularia* (LINNAEUS, 1758); *Heliconius heurippa* (HEWITSON, 1853); reproductive potential; industrial melanism; natural selection; Mendelian heredity; Müllerian mimicry; young speciation; phylogenetic reconstruction; mouth parts; fossils; molecular clock; homoploid hybridisation; recent extinction, Hawaii.

Einleitung

Noch ist nicht bekannt, wie viele Schmetterlingsarten auf unserer Erde leben. Allein in drei jüngeren Publikationen variieren die Angaben über die Zahl der bislang wissenschaftlich beschriebenen Arten von 137.500 (BECCALONI et al. 2003) über 148.500 (GAEDTKE & HÄUSER 2003) bis 171.000 (KRISTENSEN 1998). Nachfolgende Publikationen zeigen, dass für einzelne Gruppen der Schmetterlinge die Anzahl bekannter Arten noch weitaus größer ist (z. B. BROWN 2005; BALDIZZONE et al. 2006). Diese großen Abweichungen erklären sich aus der Tatsache, dass es trotz der Einrichtung moderner Datenbanken noch kein Verzeichnis gibt, in dem alle Schmetterlingsarten vollständig aufgelistet sind. Es gibt auch keine Buchreihe, in der alle Schmetterlinge der Welt beschrieben sind. Würde man nur eine Seite benutzen, um eine Art zu beschreiben – ihr Aussehen, in welchem Lebensraum sie vorkommt, von welchen Pflanzenarten sich Falter und Raupen ernähren, wie weit sie verbreitet ist und vielleicht noch Bilder von Falter, Puppe, Raupe und Ei ergänzt – müsste man eine Buchserie von 150 Bänden mit jeweils 1.000 Seiten drucken. Zum Vergleich: Die umfangreichste je gedruckte Buchreihe in der Menschheitsgeschichte ist

wohl das Oxford Dictionary of National Biography (Oxford University Press 2004), welches mit 60 Bänden à 1.000 Seiten, die im Bücherregal 3,60 m beanspruchen, nicht einmal halb so umfangreich ist.

So sind die Entomologen immer noch wie im 18. und 19. Jahrhundert auf Museumssammlungen angewiesen, in denen Belegexemplare von Schmetterlingen systematisch geordnet werden. Diejenigen Entomologen, die sich mit der Beschreibung und Klassifizierung von Arten beschäftigen, sind meist auf eine engere Verwandtschaftsgruppe von überschaubarer Artenzahl spezialisiert. Keiner von ihnen kann alle Schmetterlingsarten kennen – es sind einfach zu viele.

Bei der Arbeit, Ordnung in diese Vielfalt zu bringen, entdecken die Entomologen immer noch neue Arten, die dann wissenschaftlich beschrieben werden. Allerdings kann es auch vorkommen, dass eine Art irrtümlich mehrfach beschrieben wird. Dann wird der jeweils jüngere Name ein Synonym des älteren. Dieses Procedere sorgt dafür, dass sich die Zahl bekannter Schmetterlingsarten fast täglich ändert. Allein im Jahr 1990 wurden weltweit 922 Schmetterlingsarten entdeckt und wissenschaftlich beschrieben, gleichzeitig aber auch 356 zuvor beschriebene Artnamen synony-



Abb. 1-10: Mitteleuropäische Vertreter der Lepidoptera. (1) Micropterigidae: *Micropterix shaefferi* HEATH, 1975 (Bayern, Riedenburg, 7.5.2002). (2) Eriocraniidae: *Eriocrania subpurpurella* (HAWORTH, 1828) (Bayern, Mettenbach, 30.4.2001). (3) Hepialoidea, Hepialidae: *Phymatopus hecta* (LINNAEUS, 1758) (Nordtirol, Pertisau, 10.07.1998). (4) Incurvarioidea, Incurvariidae: *Incurvaria masculella* (DENIS & SCHIFFERMÜLLER, 1775) (Bayern, Sittlerhof, 04.05.2004). (5-7) Tineoidea. (5) Tineidae: *Triaxomera parasitella* (HÜBNER, 1796) (Bayern, Wolfsbach, 03.06.2003). (6-7) Psychidae: *Dahlia triquetrella* (HÜBNER, 1813). (6) Flügelloses Weibchen aus der Puppe schlüpfend (Bayern, Läuterkofen, 18.03.2001). (7) Männchen (Bayern, Obernzell, 16.04.2006). (8) Gracillarioidea, Gracillariidae, Lithocolletinae: *Cameraria ohridella* DESCHKA & DIMIC, 1986 (Roskastanienminiermotte) (Bayern, Attenkofen). (9-10) Gelechioidea, Coleophoridae: *Coleophora ballotella* (FISCHER VON RÖSLERSTAMM, 1843) (Brandenburg, Grieben / Neiße). (9) Larve (29.05.2004). (10) Falter (20.06.2004).
Fotos: P. Lichtmannecker.

misiert (EDWARDS 1990, 1991). Somit ist die absolute Anzahl bekannter Schmetterlingsarten 1990 nicht um 922, sondern „nur“ um 566 gestiegen.

Begonnen hat alles im Jahr 1758, als Carl LINNÉ (lat. Carolus LINNAEUS; 1762 geadelt, seither Carol von LINNÉ) mit der Einführung der binären Nomenklatur und eines hierarchischen Ordnungssystems die moderne Zoologie begründete. Unterstellen wir, dass seit 1758 (= 250 Jahre) 171.000 Schmetterlingsarten beschrieben wurden (siehe oben), so sind das pro Jahr durchschnittlich etwa 684 Arten. Es wird aber geschätzt, dass etwa doppelt so viele, also 342.000 Schmetterlingsarten tatsächlich auf unserer Erde leben. Unterstellt man weiter, dass die Beschreibung der verbleibenden 171.000 Arten mit ähnlicher Geschwindigkeit erfolgen wird, wird es noch einmal 250 Jahre erfordern, um alle verbleibenden Schmetterlingsarten zu entdecken und wissenschaftlich zu beschreiben.

Dabei ist die Beschreibung einer neuer Art erst der Anfang ihrer Erforschung. Von vielen bislang beschriebenen Arten wissen wir noch nichts über ihre Lebensweise. Dies mag verdeutlichen, wie viel Forschungsarbeit über die Schmetterlinge noch zu leisten sein wird. Wir dürfen ganz sicher noch auf manche spektakuläre Entdeckungen gefasst sein.

Aber woher kommen eigentlich die vielen Schmetterlingsarten? Die universelle naturwissenschaftliche Antwort auf diese Frage lautet, dass sie durch Evolution entstanden sind (DARWIN 1859; MAYR 2005) und dies soll im Folgenden anhand einiger Beispiele erläutert werden.

Natürliche Selektion und Anagenese – Die Veränderlichkeit von Arten

Charles DARWIN (1859) erkannte, dass Populationen ein Vermehrungspotential haben, dass ihre Größe exponentiell zunehmen könnte, doch kommt es in der Realität nicht dazu. Vielmehr bleiben die einzelnen Populationen, global betrachtet und von einigen Schwankungen abgesehen, über längere Zeit gleich groß. Ein Grund dafür ist, dass sie nur begrenzte Ressourcen zur Verfügung haben, wie beispielsweise Nahrung oder Lebensraum, um welche die einzelnen Individuen konkurrieren. Ein solcher Zusammenhang wurde ursprünglich von Thomas MALTHUS (1798) für die menschliche Gesellschaft diskutiert. DARWIN (1859) griff dies auf und bezeichnete die Konkurrenz zwischen Individuen einer Art als den „Kampf ums Dasein“.

DARWIN (1859) beobachtete auch, dass es keine zwei Individuen in einer Population gibt, die sich absolut gleich sind und schlussfolgerte daraus, dass sie sich

im Hinblick auf ihre Überlebenswahrscheinlichkeit unterscheiden, dass heißt, es findet natürliche Selektion statt. Und er stellte fest, dass zumindest ein Teil der Unterschiede zwischen den Individuen einer Population erblich bedingt ist und natürliche Selektion deshalb über mehrere Generationen zur Evolution führt.

Der Dörrobstmotte ist die Küche zu klein!

Gemeinsam mit der Stubenfliege (*Musca domestica* LINNAEUS, 1758) und den Schaben (z. B. *Blatta orientalis* (LINNAEUS, 1758), *Periplaneta americana* (LINNAEUS, 1758), *Blattella germanica* (LINNAEUS, 1767)) gehört sie zum bekanntesten Küchenungeziefer unserer Tage: die Dörrobstmotte (*Plodia interpunctella* (HÜBNER, 1813) (Abb. 17). Fast jeder hat sich schon einmal über diese Tierart geärgert, deren rosafarbene, später gelbgrünliche Larven, die bis zu 13 mm lang werden, sich durch Trockenfrüchte, Nüsse, Schokolade, Getreideprodukte, Sämereien, trockene Kräuter etc. fressen, diese mit ihren Seidenfäden durchziehen und dort ihre Exkremente hinterlassen. Dabei kann ihr die Nahrung fast nicht zu trocken sein. Selbst wenn darin nur noch 5% Restfeuchte enthalten ist, können sich die Larven noch normal entwickeln (SHOJAADDINI 2005) und so trieb die Dörrobstmotte ihr Unwesen wahrscheinlich schon in den Tonkrügen des Altertums. Sie gilt heute weltweit als der wichtigste Schädling in der Lebensmittelverarbeitenden Industrie. Verluste, Überwachung, Bekämpfung, Reklamationen und Rücknahmeaktionen belaufen sich vermutlich auf Milliardenbeträge. Der Umsatz mit Pheromonfallen für Vorratsschädlinge beträgt allein in den USA jährlich mehrere Millionen Dollar (NANSEN et al. 2004). In Mitteleuropa kommt die Dörrobstmotte unter freiem Himmel vor allem in der Umgebung von Lagerhäusern vor (CAMPBELL & ARBOGAST 2004).

Wie bei allen Schmetterlingen verläuft die Entwicklung vom Ei, aus dem eine Larve schlüpft, die sich mehrmals häutet, sich dann zu einer Puppe verwandelt, aus welcher schließlich das adulte Insekt schlüpft (umgangssprachlich: Falter, Schmetterling). Diese vollständige Verwandlung haben die Schmetterlinge mit allen anderen Holometabola gemeinsam. Die Entwicklung der Dörrobstmotte wird von der verfügbaren Nahrung, der relativen Luftfeuchtigkeit und der Temperatur beeinflusst. ARBOGAST (2006) züchtete die Dörrobstmotte im Labor auf Maissamen, um die Entwicklungsdauer vom Ei bis zum Falter zu untersuchen. Er variierte die Temperatur und die relative Luftfeuchte in 18 verschiedenen Kombinationen. Unterhalb 15 °C und oberhalb 40 °C schlüpften weniger als ein Prozent der Larven, aber zwischen 20-35 °C korrelierte der Schlupf positiv mit zunehmender Temperatur und es dauerte in diesem

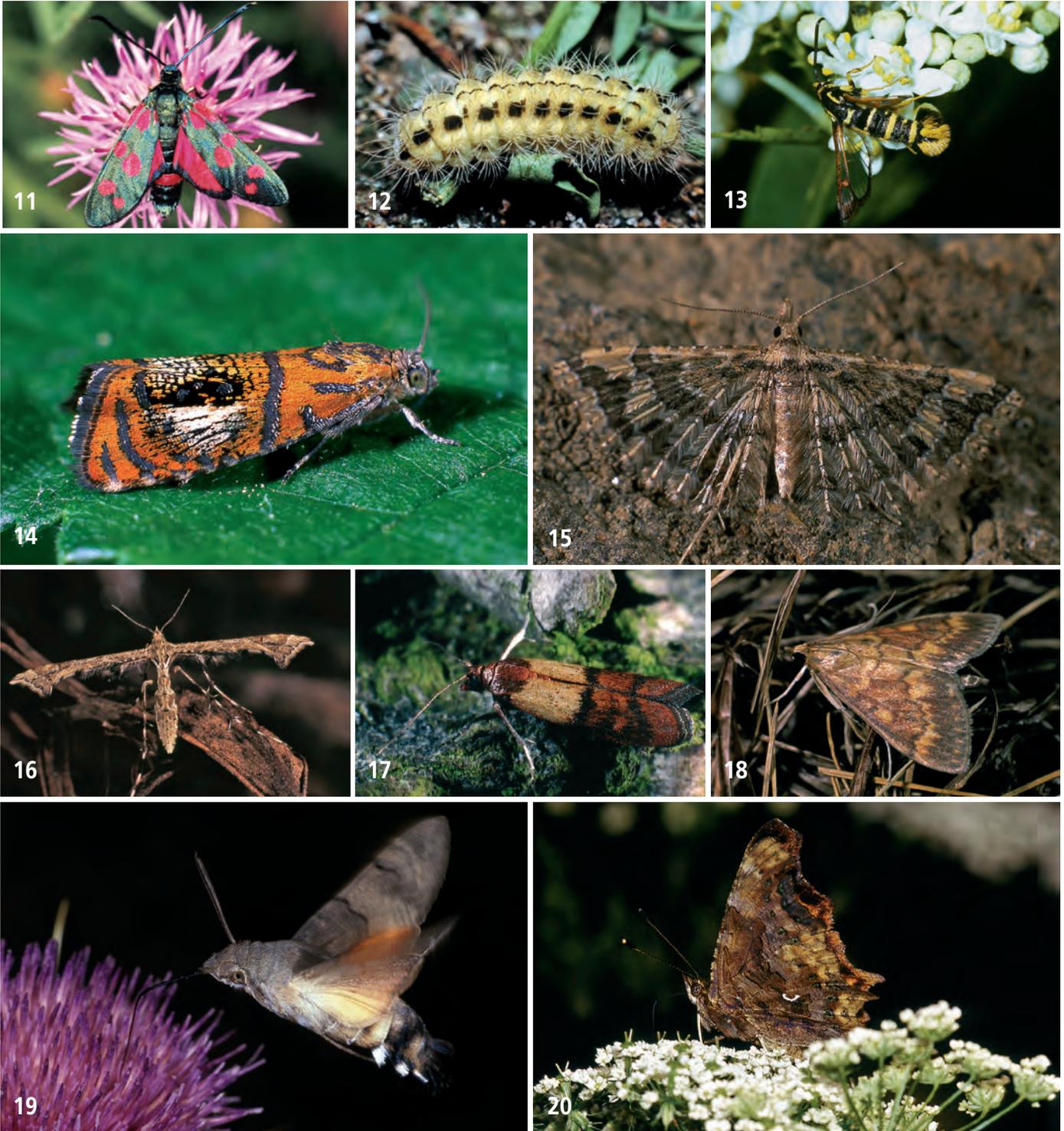


Abb. 11-20: Mitteleuropäische Vertreter der Lepidoptera. **(11-12)** Zygaenoidea, Zygaenidae: *Zygaena ephialtes* (LINNAEUS, 1767). **(11)** Falter (Sachsen, westlich Meißen). **(12)** Larve (gleiche Lokalität). **(13)** Sesiioidea, Sesiidae: *Synanthedon vespiformis* (LINNAEUS, 1761), Bulgarien, Burgas, Juni 1984 (Foto: M. Förster, Archiv Museum für Tierkunde Dresden). **(14)** Tortricidae: *Olethreutes arcuella* (CLERCK, 1759) (Bayern, Kallmünz, 16.05.2002). **(15)** Alucitoidea, Alucitidae: *Pterotopteryx dodecadactyla* (HÜBNER, 1813) (Bayern, Eining, 26.07.2003). **(16)** Pterophoridae: *Amblyptilia punctidactyla* (HAWORTH, 1811) (Bayern, Rambachtal, 15.10.2005). **(17)** Pyralidae: *Plodia interpunctella* (HÜBNER, 1813) (Dörrobstmotte). **(18)** Crambidae: *Ostrinia nubilalis* (HÜBNER, 1796) (Maisünslers). (Bayern, Wolfsbach). **(19)** Bombycoidea, Sphingidae: *Macroglossum stellatarum* (LINNAEUS, 1758) (Taubenschwänzchen) (Ungarn, 10.08.1992). **(20)** Papilionoidea, Nymphalidae: *Polygonia c-album* (LINNAEUS, 1758) (Dresden). Deutlich sichtbar sind die für Tagfalter in der Ruhestellung charakteristisch nach oben zusammengelegten Flügel sowie die distal verdickten Fühlerspitzen (Foto: G. Hoffmann, Archiv Museum für Tierkunde Dresden). Fotos 11-12: T. Keil; 14-19: P. Lichtmannecker.

Tab. 1: Das Vermehrungspotential der Dörrobstmotte in 12 Monaten. Ein Weibchen kann bis zu 500 Eier ablegen, aus denen sich jeweils 50 % Männchen und Weibchen entwickeln.

Weibchen	Eier	Männchen und Weibchen
Januar 1	x 500 =	500
Februar 250	x 500 =	125.000
März 62.500	x 500 =	31.250.000
April 15.625.000	x 500 =	7.812.500.000
Mai 3.906.250.000	x 500 =	1.953.125.000.000
Juni 976.562.500.000	x 500 =	488.281.250.000.000
Juli 244.140.625.000.000	x 500 =	122.070.312.500.000.000
August 61.035.156.250.000.000	x 500 =	30.517.578.125.000.000.000
September 15.258.789.062.500.000.000	x 500 =	7.629.394.531.250.000.000.000
Oktober 3.814.697.265.625.000.000.000	x 500 =	1.907.348.632.812.500.000.000.000
November 953.674.316.406.250.000.000.000	x 500 =	476.837.158.203.125.000.000.000.000
Dezember 238.418.579.101.562.500.000.000.000	x 500 =	119.209.289.550.781.250.000.000.000.000

Temperaturbereich durchschnittlich 3,1 bis 8,5 Tage von der Eiablage bis zum Schlupf der Larven. Die Entwicklungsdauer von der Eiablage bis zum Schlupf des Falters nimmt in dem Temperaturbereich von 20-31,1 °C mit steigender Temperatur von 67,6 auf 30,1 Tage ab, dann aber, bei einer Temperaturzunahme auf 35 °C, steigt sie wieder auf 38,5 Tage. Unter optimalen Bedingungen können sich also innerhalb eines Jahres bis zu 12 Generationen entwickeln. Da ein Weibchen bis zu 500 Eier legen kann, ergibt sich daraus ein riesiges Vermehrungspotential (Tab. 1).

Tabelle 1 zeigt, dass ausgehend von einem einzigen Weibchen, dass vielleicht im Januar mit Trockenprodukten in die Küche eingetragen wurde, schon im April mehr Dörrobstmotten resultieren würden, als heute Menschen auf unserer Erde leben und zu Weihnachten gäbe es die schöne Bescherung von über 119 Quadrillionen Dörrobstmotten! Dass ein solcher Zustand nicht nur für den menschlichen Betrachter, sondern auch für die Motten sogar in einer geräumigeren Küche etwas eng werden würde, lässt sich leicht errechnen. Das Körpervolumen einer Dörrobstmotte beträgt etwa 9 mm × 1,5 mm × 1,5 mm = 20,25 mm³. Wird dieser scheinbar vernachlässigbare Rauminhalt mit den 1,19 × 10²⁹ Dörrobstmotten multipliziert, ergibt das ein Volumen von 2,4 × 10²¹ m³! Wird der Küche nun eine Quaderform unterstellt, gibt die Kubikwurzel aus diesem Volumen die Kantenlänge der Küche an: 13.415 km. Das entspricht etwa einem Drittel der Länge unseres Erdäquators (Umfang etwa 40.075 km).

Der Industriemelanismus des Birkenspanners

Als DARWIN (1859) mit seinem Buch „On the origin of species“ die Evolutionstheorie begründete, lieferte er dafür eine überwältigende Fülle von Belegen, doch führten Kritiker an, dass ein entscheidender Beweis ausstehe: ein Beispiel für Evolution in Aktion. Dabei ereigne-

ten sich zu DARWINs Lebzeiten (1809-1882) dramatische Veränderungen in der Umwelt Englands. Mit der Industrialisierung ging eine nach heutigen Maßstäben unvorstellbare Luftverschmutzung einher. Es ist überliefert, dass in Manchester aufgrund durchziehender Rauchwolken selbst zur Mittagszeit der Himmel nicht sichtbar war und Mütter kaum die Umrisse ihrer auf den Straßen spielenden Kinder ausmachen konnten. Jährlich gingen etwa 50 Tonnen Ruß pro Quadratmeile auf die Stadt nieder. Bäume, Häuser und jede andere Oberfläche in der Umgebung von Manchester waren mit Ruß bedeckt. Wenn im Sommer ein Gewitterregen niederging, lief der Ruß in Rinnsalen an der Rinde hinab und das schwefelsaure Regenwasser zerstörte die Flechten, die auf den Bäumen wuchsen (HOOPER 2003). In dieser Viktorianischen Hölle wurde 1848 im Gebiet von Manchester erstmalig ein seltener, schwarzer Phänotyp des ansonsten hellen Birkenspanners *Biston betularia* (LINNAEUS, 1758) (Geometroidea: Geometridae) (Abb. 21) nachgewiesen, der in den Folgejahren immer häufiger wurde und schließlich den hellen Phänotyp zahlenmäßig deutlich übertraf. Bis 1890 nahm der Anteil der schwarzen Tiere fast überall in England zu und 1895 gehörten 98 % aller Birkenspanner in Manchester zum schwarzen Phänotyp (EDLESTON 1865; TUTT 1896; KETTLEWELL 1961; STEWARD 1977; MAJERUS 1998).

Da der Melanismus des Birkenspanners der Industrialisierung und der damit einhergehenden Luftverschmutzung in Großbritannien folgte, stellte TUTT (1896) die Hypothese auf, dass der helle Phänotyp des Birkenspanners beim Ruhen an mit Flechten bewachsenen Oberflächen visuell besser getarnt sei und dass der schwarze Phänotyp in Industriegebieten häufiger wurde, weil die Oberflächen, auf welchen die Falter tagsüber ruhen, sich aufgrund der industriellen Luftverschmutzung verändert haben: Auf den dunklen und relativ gleichmäßig verrußten Baumstämmen würden Falter des schwarzen Phänotyps besser vor den Blicken insektenfressender Vögel getarnt sein als jene des hellen Phäno-

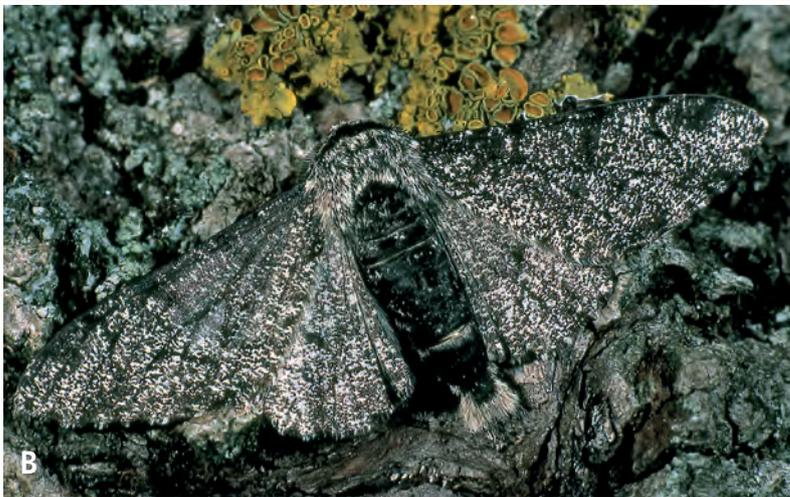


Abb. 21: Der Birkenspanner (*Biston betularia* (LINNAEUS, 1758)) (Geometridae). **(A)** Der helle Phänotyp ('Forma typica') (Bayern, Eglberg, 26.05.1999). **(B)** Der intermediäre Phänotyp ('Forma insularia') (Ungarn, Boly, 22.07.1997). **(C)** Der schwarze Phänotyp ('Forma carbonaria'). Die in der Literatur für die drei Phänotypen des Birkenspanners verwendeten Namen typica, insularia und carbonaria sind infrasubspezifisch und nach ICZN (2000) nicht verfügbar. Foto A-B: P. Lichtmannecker; C: G. Ebert.

typs. Mit TUTTS (1896) Publikation war eine Lehrbuchgeschichte par excellence geboren: der Industriemelanismus des Birkenspanners als ein Beispiel natürlicher Selektion, das vor unseren Augen abläuft. Es war zunächst das einzige Beispiel für Evolution in Aktion und erregte entsprechende Aufmerksamkeit.

Noch in der Mitte des 20. Jahrhunderts dominierte der schwarze Phänotyp in weiten Teilen Großbritanniens und das Vorkommen des hellen Phänotyps beschränkte sich auf den Westen Englands und den Norden Schottlands (KETTLEWELL 1961). Im Norden von Wales gehörten zu jener Zeit 90% oder mehr zum schwarzen Phänotyp. Nach Süden reduzierte sich dieser Anteil und erreichte an der Südwestküste von England 5% oder weniger, womit das Vorkommen des schwarzen Phänotyps mit den großen Industriestandorten korrelierte (COOK 2003). In den 1970er Jahren zeigt LEES (1981), dass das Vorkommen des schwarzen Phänotyps grobenteils mit den Gebieten hoher Luftverschmutzung (mittlere Staubpartikelkonzentration im Winter größer als 45 mg/m³ Luft und mittlere Schwefeldioxidkonzentration im Winter größer als 50 mg/m³ Luft) übereinstimmt.

Nachdem in den 1950er Jahren in Großbritannien der Clean Air Act erlassen wurde, ging die Luftverschmutzung nach und nach zurück. Dies bedingte auch eine Wiederbesiedlung der Bäume mit Flechten sowie einen Rückgang des schwarzen Phänotyps in den Populationen des Birkenspanners zugunsten des intermediären grauen sowie des hellen Phänotyps (COOK 2000, 2003; COOK et al. 1999, 2002, 2004). Bereits Anfang der 1980er Jahre beschränkten sich Populationen mit einer Häufigkeit des schwarzen Phänotyps von 90% und mehr auf eine Industrieregion in Nordengland und nur eine Dekade später sank ihre Häufigkeit hier auf 50% (COOK 2003).

Damit korreliert das Vorkommen des schwarzen Phänotyps des Birkenspanners zeitlich und räumlich mit starken, industriell bedingten Luftverschmutzungen. Die Zu- und Abnahme des schwarzen Phänotyps vollzog sich in Großbritannien in nur 150 Jahren. Ähnliche Korrelationen wurden für Deutschland (CLEVE 1970), die Niederlande (BRAKEFIELD & LIEBERT 2000) und Nordamerika (GRANT & WISEMAN 2002) gefunden.

Genetisch wird das Auftreten der drei Phänotypen des Birkenspanners durch die Vererbung mehrerer Allele an einem Locus erklärt, wobei der schwarze Phänotyp dominant vererbt wird (GRANT 2004).

Adulte Birkenspanner sind nachtaktiv und während des Fluges der Gefahr des Gefressenwerdens durch Fledermäuse (Mammalia: Chiroptera) ausgesetzt. Allerdings besitzen die Falter ein Tympanalorgan zur Ortung

der Ultraschalllaute der Fledermäuse und sind somit grundsätzlich in der Lage, bei Wahrnehmung der Ortungslaute den Fledermäusen zu entkommen. Wie dieses Räuber-Beute-System quantitativ genau funktioniert ist zwar noch nicht untersucht, aber dass Fledermäuse mit ihrem akustischen Ortungssystem die verschiedenen Phänotypen des Birkenspanners aufgrund ihres Melanisierungsgrades unterschiedlich selektieren, ist unwahrscheinlich. Tagsüber ruhen Birkenspanner nicht, wie in den meisten Lehrbüchern gezeigt, an Baumstämmen, sondern vorwiegend an der Unterseite von mit Krustenflechten bewachsenen Zweigen sowie in Stamm-Astgabeln (MIKKOLA 1979; MAJERUS 1998; MAJERUS et al. 2000). Hier sind die Falter insektenfressenden Vögeln ausgesetzt und der helle Phänotyp ist ihnen gegenüber visuell deutlich besser getarnt als der schwarze. Sterben die Flechten aufgrund von Luftverschmutzung jedoch ab, kehrt sich dies um und die schwarzen Phänotypen sind besser getarnt als die hellen (MAJERUS et al. 2000). Dass Vögel die jeweils weniger getarnten Birkenspannerfalter fressen, wurde durch mehrere Studien belegt (vgl. KETTLEWELL 1961).

Damit sind genetische Variabilität, Umweltveränderungen und natürliche Selektion die Faktoren, die bei der Zu- und Abnahme des Melanismus des Birkenspanners eine wichtige Rolle spielen und so liefert der Birkenspanner ein Beispiel für Evolution in Aktion. Allerdings gestaltet sich die Untersuchung dieser Zusammenhänge als sehr aufwendig, da (1) die Individuendichte der Birkenspannerfalter in freier Natur sehr niedrig ist, (2) ein Falter in einer Nacht bis zu 2,5 km fliegt und deren Mobilität konkrete Standortfaktoren überlagert und (3) entwickelt sich pro Jahr nur eine Generation, so dass die Reaktion auf eine Umweltveränderung nur mit einer zeitlichen Verzögerung von mehreren Jahren erfolgt.

***Zygaena ephialtes* (LINNAEUS, 1767) – eine Art erhält 150 Namen!**

Blutströpfchen (*Zygaena* FABRICIUS, 1775) sind Schmetterlinge mit schmalen, metallischblauen Vorderflügeln, die mit kontrastierenden roten Punkten oder Bändern versehen sind (Abb. 11). In dieser auffälligen Gestalt ruhen die Falter auf blumenreichen Wiesen gern auf lilafarbenen Blüten und lassen sich im Wind schaukeln. Oft sitzen sie gesellig auf einer Blüte, lassen sich nur wenig stören und selbst wenn sie leicht mit dem Finger berührt werden, schicken sie sich kaum an, davon zu fliegen. Diese scheinbare Gelassenheit hat einen Grund: Blutströpfchen sind giftig! Sie synthetisieren in ihrem Körper die Cyanglykoside Linamarin und Lotaustralin (DAVIS & NAHRSTEDT 1979, 1987), welche die Larven in Hohlräumen der 2. und 3. Thorax-, sowie der

1. bis 8. Abdominalsegmente einlagern. Bei Gefahr können die Cyanglykoside in einer katalytischen Reaktion zu dem extrem giftigen Cyanwasserstoff (HCN) zersetzt und in Form eines farblosen Flüssigkeitstropfens (Blausäure) nach Außen abgegeben werden. Bei der Häutung werden die Cyanglykoside auf das nächste Larvenstadium, die Puppe und den Falter sowie von den Weibchen bei der Ablage der Eier auch auf diese weitergegeben. Damit im Umgang mit dem Gift auch nichts schief geht, sind die Tiere in der Lage, HCN durch einen enzymatischen Prozess zu entgiften (WITTHOHN & NAUMANN 1987). Zu den potentiellen Feinden der Blutströpfchen gehören Ameisen, Frösche, Kröten, Eidechsen, Mäuse und Vögel. Unerfahrene Stare wurden beobachtet, wie sie versuchten, die Larven von Blutströpfchen zu fressen, diese aber sofort wieder losließen und sich lange danach den Schnabel reinigten. Daraufhin zeigten sie für geraume Zeit keinerlei Interesse an Insekten, lernten im Laufe der Zeit aber, ausschließlich Insekten mit dem aposematischen Zeichnungsmuster (= Warnfarben) der Blutströpfchen zu meiden.

Es könnte angenommen werden, dass ein Zeichnungsmuster, das den Feinden der Blutströpfchen Erinnerungen an sehr unangenehme Erfahrungen wach zu halten scheint, in den Blutströpfchenpopulationen wenig variiert, um zu vermeiden, dass eine leichte Abweichung einen Vogel dazu verführen könnte, einen Außenseiter zu probieren. Tatsächlich ist genau das Gegenteil dessen der Fall. Beispielsweise variiert die Art *Zygaena ephialtes* so stark, dass für ihre verschiedenen Phänotypen bis in die sechziger Jahre des 20. Jahrhunderts mehr als 150 Namen beschrieben wurden (REISS & TREMEWAN 1967). So gibt es Tiere mit fünf oder sechs Flecken auf den Vorderflügeln und die Flecken können jeweils rot, gelb, orange oder weiß sowie die Hinterflügel rot oder gelb mit einem schwarzen Rand oder völlig schwarz mit einem weißen Vorderrandfleck sein. Zudem zeigt jede dieser Kombinationen individuelle Variationen.

In den Jahren 1912–1914 unternahm BURGEFF (1921) Kreuzungen zwischen einigen dieser Phänotypen, die er aufgrund des beginnenden Krieges jedoch nicht zu Ende führen konnte. Er schlussfolgerte aber schon, dass die Farbvariationen an zwei Erbfaktoren gebunden sind: der eine bestimmt die rote oder gelbe Pigmentierung, der andere die Ausdehnung (peucedanoi-des Merkmal) oder Reduktion (ephialtoides Merkmal) dieses Pigments.

Diese Studie wurde schließlich von BOVEY (1934, 1941, 1948, 1966) in der Schweiz, POVOLNY & PIJÁČEK (1949; vgl. POVOLNY 1999) in Tschechien, DRYJA (1959) in Polen sowie TREMEWAN (2006) aufgegriffen. Die Wissenschaftler erbrachten unabhängig voneinan-



A



B



C



D



E



F



G



H



I



Abb. 22: Phänotypen von *Zygaena ephialtes* (LINNAEUS, 1767). **(A)** Peucedanoid, 5 Flecken, rot; Tschechien, Mähren. **(B)** Peucedanoid, 6 Flecken, rot; Tschechien, Mähren. **(C)** Peucedanoid, 5 Flecken, gelb; Ungarn. **(D)** Peucedanoid, 6 Flecken, gelb; Tschechien, Mähren. **(E)** Ephialtoid, 5 Flecken, rot; Tschechien, Mähren. **(F)** Ephialtoid, 6 Flecken, rot; Österreich, Wachau. **(G)** Ephialtoid, 5 Flecken, gelb; Tschechien, Erzgebirge. **(H)** Ephialtoid, 6 Flecken, gelb; Kroatien, Istrien. **(I)** Peucedanoid, 5 Flecken, orange; Österreich, Lengfeld bei Krems.

Abb. 23: Noctuoidea: Arctiidae: *Amata phegea* (LINNAEUS 1758) Sachsen, Waldheim (alle Tiere: Museum für Tierkunde Dresden).

der in langjährigen Kreuzungsexperimenten den Beweis, dass sich die polymorphen Farbvarianten bei *Zygaena ephialtes* durch die Mendelschen Vererbungsregeln (MENDEL 1866) erklären lassen, die erst um 1900 wieder entdeckt wurden.

Zygaena ephialtes bringt in Mitteleuropa nur eine Generation pro Jahr hervor und manche Individuen benötigen für ihre Entwicklung sogar ein zweites Jahr. So fing BOVEY (1934) die ersten Weibchen für seine Zuchtversuche im Jahr 1930 und erhielt die homozygoten (reinerbigen) Eltern (P-Generation) 1931, mit denen er die erste Kreuzung vornahm, aus der er 1932 die Falter der ersten Tochtergeneration (F1-Generation) erhielt, die er wiederum kreuzte und 1933 die ersten Falter der F2-Generation erhielt, doch überwinterten viele Larven dieser Generation ein zweites Mal, so dass nicht alle Ergebnisse zur Publikation vorlagen. 1931 kreuzte er in vier Zuchten ♀ rot peucedanoid × ♂ rot ephialtoid und erhielt in der F1-Generaiton insgesamt 163♂ und 151♀ rot peucedanoid sowie in weiteren drei Zuchten ♀ rot ephialtoid × ♂ rot peucedanoid und erhielt insgesamt 71♂, 62♀ rot peucedanoid. Dann kreuzte BOVEY ♀ Hybrid F1 × ♂ Hybrid F1 und erhielt in der F2 11♂, 1♀ rot peucedanoid und 2♂, 1♀ rot ephialtoid, was nahezu einem Verhältnis von 1:3 zwischen den Phänotypen ephialtoid und peucedanoid entspricht (Ungenauigkeit: ein Teil der Raupen überwinterte ein zweites Mal und ging nicht in die Auswertung ein).

Mit diesem Experiment war bewiesen, (1) dass die Hybriden aus zwei reinerbigen Rassen alle gleich aussehen (Uniformitätsregel) und (2), dass das Merkmal peucedanoid dominant gegenüber dem Merkmal ephialtoid ist, das heißt, die Merkmale trennen sich in der F2 Generation wieder auf (Spaltungsregel). Damit folgen die Merkmale peucedanoid und ephialtoid den MENDELschen Vererbungsregeln. Das Ergebnis lässt sich wie in Tabelle 3 dargestellt vereinfacht zusammenfassen:

Tab. 2: Nomenklatur der *Zygaena ephialtes* Phänotypen (nach BOVEY 1934; NAUMANN et al. 1999). **R:** Rot dominant. **r:** rot rezessiv (= gelb). **P:** 'peucedanoid' (Vorderflügelflecken und Hinterflügel rot oder gelb, letztere mit schwarzem Rand). **p:** 'ephialtoid' (Vorderflügelflecken weiß, mit Ausnahme der beiden Basalflecke und Hinterflügel vollständig schwarz, mit Ausnahme eines weißen Fleckes am distalen Ende der Diskoidalzelle). All diese Phänotypen kommen mit 5 oder 6 Flecken im Vorderflügel vor, letztere ist rezessiv.

Zygote			5 Flecke	6 Flecke
peucedanoid	rot	PR	athamanthae	peucedani
	gelb	Pr	aeacus	icterica
ephialtoid	rot	pR	medusa	ephialtes
	gelb	pr	trigonellae	coronillae

Tab. 3: Mendelsche Vererbung der peucedanoiden und ephialtoiden Phänotypen von *Zygaena ephialtes*.

P	peucedanoid	x	ephialtoid
F1	peucedanoid		
F2	3 peucedanoid		1 ephialtoid

In der Folge setzte BOVEY (1941) seine Experimente fort, und kreuzte rote peucedanoide Phänotypen vom Fuß des Jura, rote ephialtoide Phänotypen aus Martigny und gelbe ephialtoide Phänotypen aus Fischamend bei Wien. Diese Studien belegen, dass (1) der rote Typ (RR) den gelben (rr) dominiert und (2), dass die beiden Merkmalskomplexe peucedanoid/ ephialtoid und rot/gelb als Dihybridismus interpretiert werden müssen, da sie unabhängig voneinander vererbt werden (Unabhängigkeitsregel).

Es soll hier der Vollständigkeit halber darauf hingewiesen werden, dass es noch eine weitere Farbvariante von *Zygaena ephialtes* gibt, ein orangefarbener Phänotyp, der in der Natur nur sehr selten auftritt und durch drei multiple Allele R (rot), r¹ (stark gelb) und rⁱ (schwach gelb) erklärt wird (BOVEY 1966).

Interessanterweise sind die einzelnen Phänotypen innerhalb des Verbreitungsgebietes von *Zygaena ephialtes*, das sich von der Atlantikküste Frankreichs bis nach

Tab. 4: Die Unterarten von *Zygaena ephialtes* (nach NAUMANN et al. 1999).

Unterart	Flügelmerkmale	Verbreitung
<i>Z. e. ephialtes</i> (LINNAEUS, 1767)	6-Flecken, rot, ephialtoid	Schweiz
<i>Z. e. albaflavens</i> (VERITY, 1920)	6-Flecken, gelb ephialtoid	Mittelitalien
<i>Z. e. coronillae</i> ([DENIS & SCHIFFERMÜLLER], 1775)	6-Flecken, gelb ephialtoid	östliches Niederösterreich, Tschechien, Slowakei
<i>Z. e. peucedani</i> (ESPER, 1780)	5 oder 6 Flecken, rot, peucedanoid (ephialtoid selten)	Nordfrankreich, Deutschland, Böhmen, Österreich, Polen, Russland, Ukraine
<i>Z. e. medusa</i> (PALLAS, 1771)	5 Flecken, rot ephialtoid	Südrussland
<i>Z. e. tymphrestica</i> HOLIK, 1948	6 Flecken, rot ephialtoid (gelb selten)	Mittelgriechenland
<i>Z. e. smolikana</i> NAUMANN & ROSE, 1981	5 oder 6 Flecken, rot, Kombination peucedanoider und ephialtoider Merkmale	Nordwestgriechenland
<i>Z. e. wagneriana</i> REISS, 1929	6-Flecken, rot, peucedanoid	West- und Zentralanatolien
<i>Z. e. senescens</i> STAUDINGER, 1887	6-Flecken, rot, peucedanoid	Östliches Taurusgebirge bis Hazar Gölü (Türkei)

West Sibirien und von 56° nördlicher Breite bis zum Mittelmeer erstreckt, ungleich verteilt. Rot, peucedanoide Phänotypen kommen überwiegend im Norden und die gelb, ephialtoiden Phänotypen im Süden sowie gemischte Populationen im zentralen und östlichen Bereich des Areals vor. Einige Populationen sind vollständig rot, andere vollständig gelb und einige gemischt rot/gelb, peucedanoid/ephaltoide. Orange Phänotypen kommen nur in gemischten rot/gelb Populationen vor. In Niederösterreich folgt die Trennung roter und gelber Individuen der 9°C Isotherme (REICHL 1958). NAUMANN et al. (1999) schlagen eine systematische Untergliederung der *Zygaena ephialtes* in geographisch determinierte Unterarten vor (Tab. 4).

Die gelben ephialtoiden Phänotypen von *Z. ephialtes* sind sehr ähnlich zu einigen Arten der Gattung *Amata* FABRICIUS, 1807 (Noctuoidea: Arctiidae). So kommt *Z. ephialtes albaflavens* in Mittelitalien als Falter syntop (in demselben Biotop) und synchron (zur gleichen Zeit) mit *Amata phegea* (LINNAEUS, 1758) und *A. ragazii* (TURATI, 1917) vor (SBORDONI & BULLINI 1971; SBORDONI et al. 1979). Während alle Entwicklungsstadien der *Zygaena*-Arten giftigen Cyanwasserstoff (HCN) freisetzen können (JONES et al. 1962; DAVIS & NAHRSTEDT 1979, 1987), schützen sich die *Amata*-Arten durch Pyrrolizidinalkaloide vor Fraßfeinden (NAUMANN et al. 1999). Dieses räumliche und zeitliche Zusammentreffen von zwei ähnlichen Arten, die beide giftig sind, wird als Müllersche Mimikry bezeichnet. Sie ist nach dem deutschen Johann Friedrich Theodor „Fritz“ MÜLLER benannt, der anhand von Tagfaltern im Amazonasregenwald dazu folgendes Szenario kalkulierte: In einem Gebiet leben zwei ungenießbare Arten, von der einen 10.000 Individuen, von der anderen 2.000 Individuen. Die in demselben Gebiet lebenden Fressfeinde mögen jährlich 1.200 Individuen einer ungenießbaren Art vertilgen, bis sie sie als solche erkannt haben und meiden. So viel würde jede Art verlieren, wenn sie verschieden wären. Sind sie aber so ähnlich, dass die an einer Art gemachten Erfahrungen auch der anderen zugute kommen (und umgekehrt), so wird die erste Art 1.000 (10%) und die andere 200 (10%) Individuen verlieren – erstere also durch die Ähnlichkeit 200 Individuen (2%), letztere hingegen 1.000 Individuen (50%) gewinnen (MÜLLER 1878).

Zurück nach Mittelitalien, ins Fioio-Tal. Hier beginnt *A. phegea* Mitte Juni zu fliegen und erreicht am Ende der ersten Julidekade eine Populationsstärke von etwa 300.000 Individuen. Während dieses Höhepunktes der Flugaktivität beginnen die Falter von *A. ragazii* und *Z. ephialtes* zu schlüpfen. *Amata ragazii* erreicht eine Populationsstärke von etwa 10.000 Tieren am 15. Juli,

während sich *Z. ephialtes* damit bis zur letzten Juliwoche Zeit lässt und mit nur 2.000-3.000 Individuen erscheint. Die Flugaktivität der Falter aller drei Arten geht dann gemeinsam in der ersten Augustdekade zu Ende (SBORDONI et al. 1979). Ausgehend von MÜLLERS Kalkulation (1878) ergibt sich nun folgendes Szenario: Bei einem Gesamtverlust durch Fressfeinde von 10% würde *A. phegea* 30.000, *A. ragazii* 1.000 und *Z. ephialtes* etwa 250 Individuen verlieren. Aufgrund ihrer Giftigkeit und Ähnlichkeit zueinander gewinnt *A. phegea* jedoch 1.250 Individuen (0,4%), während die Verluste aufgrund der deutlich größeren Populationsstärke von *A. phegea* bei den beiden anderen Arten gegen Null tendieren würden.

Allerdings hätte *Z. ephialtes* im mittelitalienischen Fioio-Tal auch dann einen Vorteil, wenn sie dort im rot-peucedanoiden Phänotyp auftreten würde, da im gleichen Tal und zur gleichen Zeit verwandte *Zygaena*-Arten vorkommen: *Z. filipendulae* (LINNAEUS, 1758), *Z. transalpina* (ESPER, 1780), *Z. loniceriae* (SCHEVEN, 1777), *Z. romeo* DUPONCHEL, 1835 und *Z. oxytropis* BOISDUVAL, 1828. Diese fünf Arten erreichen Ende Juli zusammen eine Populationsstärke von über 15.000 Faltern. Wird nach dem MÜLLERSchen Beispiel (1878) ein Verlust durch Fressfeinde von 1750 Faltern unterstellt, entfallen davon 1.500 auf die *Z. filipendulae*-Gruppe und 250 auf *Z. ephialtes*. Aufgrund ihrer Giftigkeit und Ähnlichkeit zueinander gewinnt die *Z. filipendulae*-Gruppe 250 Individuen (1,6%), *Z. ephialtes* hingegen 1.500 Individuen (60%). Auch dies wäre immer noch ein gewaltiger Vorteil, den *Z. ephialtes* in Mittelitalien aus einer solchen Mimikry gewinnen würde, wenngleich nicht von dem Ausmaß wie bei dem gelb-peucedanoiden Phänotyp. Somit erscheint die Farbvariation der *Z. ephialtes* nicht wie anfangs vermutet ein Nachteil, sondern ein beträchtlicher Vorteil zu sein (SBORDONI et al. 1979). Dass in bestimmten Gebieten nur bestimmte Phänotypen von *Z. ephialtes* vorkommen, kann somit durch natürliche Selektion erklärt werden.

Kladogenese I: Die Entstehung neuer Arten

Im vorangegangenen Kapitel wurde anhand von Beispielen gezeigt, dass Arten veränderlich sind. Wie aber entstehen neue Arten? Eine der gängigsten Lehrbuchmeinungen besagt, dass Arten durch allopatrische Artbildung entstehen. Danach kann eine neue Art entstehen, wenn eine Population von ihrer Ausgangspopulation geographisch getrennt wird und dann neue Isolationsmechanismen erwirbt. MAYR (2005) äußert seine Überzeugung, dass neue Arten von Vögeln und Säugtieren ausschließlich durch allopatrische Artbildung entstehen, was die Möglichkeit der sympatrischen Art-

bildung, das heißt ohne geographische Isolation, bei anderen Lebewesen jedoch nicht ausschließt. Für Insekten wird sympatrische Artbildung seit dem 19. Jahrhundert für den Fall angenommen, dass eine wirtsspezifische, phytophage Art durch den Wechsel auf eine neue Pflanzenart mit nachfolgender Adapatation entsteht (BERLOCHER & FEDER 2002; DRÈS & MALLET 2002). Der Vorgang der Artbildung, bei dem aus einer Stammart zwei Tochterarten entstehen, erklärt uns, warum es so viele Organismenarten auf unserer Erde gibt: Sie sind durch einen Prozess fortwährender Artbildung entstanden (MAYR 2005). Die fast 270.000 Arten der Landpflanzenarten (LECOINTRE & LEGUYADER 2005) bieten den meist phytophagen Schmetterlingsarten eine große Anzahl von Nischen, die sie besetzen können. Dies erklärt, warum so viele Schmetterlingsarten evolvieren konnten.

Wie schnell aber entstehen neue Arten? Um dies herauszufinden bedarf es spezieller Umstände, die einen eng begrenzten zeitlichen Rahmen für die Entstehung neuer Arten vorgeben. Ein solcher Umstand ist beispielsweise die Entstehung einer vulkanischen Insel im Ozean, deren Erscheinen über der Wasseroberfläche mit geologischen Methoden recht genau datierbar ist. Für die Azoren, Madeira und Kanaren bedeutet dies immer noch, Zeiträume von 1 Million Jahre und weit darüber hinaus in Betracht zu ziehen, auch wenn die Besiedlung durch eine einzelne Art vielleicht erst in deutlich jüngerer Zeit erfolgte (NUSS et al. 1998). Betrachtet man hingegen die Tätigkeit des Menschen, beispielsweise bei der Einfuhr von Kulturpflanzen in Regionen, in denen diese Arten zuvor nicht vertreten waren, trifft man auf Artbildungen, die sich in historisch kurzen Zeiträumen ereigneten.

Schnelle Radiation in der Gattung *Omiodes* auf Hawaii

Die durch Wasser am weitesten isolierte Inselgruppe auf unserer Erde ist der Hawaiiarchipel im Nordpazifik, der etwa 3.800 km entfernt von Nordamerika im Osten als auch von den Marquesasinseln im Süden liegt. Das Alter der einzelnen Hawaiiinseln reicht von weniger als 700.000 bis etwa 6-30 Millionen Jahren und das Gesamtalter des Archipels, von dem viele Inseln durch Erosion schon lange wieder versunken sind, reicht bis 70 Millionen Jahre zurück. Auf diesen Inseln kommen etwa 10.000 endemische Insektenarten vor. Die Erforschung ihrer Stammesgeschichte deutet darauf hin, dass diese vielen Arten auf lediglich 350-400 Vorfahren zurückgehen, welche die riesige Distanz über das Wasser zurücklegten, lebend die Inseln erreichten und hier ihre Nachkommen hinterließen. Ein solches Ereignis erscheint schier außergewöhnlich, aber tatsächlich musste es im Verlauf der letzten 70 Millionen Jahre nur alle

175.000 Jahre einmal stattfinden, um die Existenz der heute auf dem Hawaiiarchipel vorkommenden Arten erklären zu können (HOWARTH & MULL 1992).

Mit der Ankunft der Polynesier auf den Hawaiiinseln vor 1.400-1.200 Jahren (ZIMMERMAN 1958; HURLES et al. 2003) nahm der Mensch Einfluss auf den weiteren Verlauf der Evolution, insbesondere durch die Einfuhr neuer Tier- und Pflanzenarten (KEGEL 2000; HURLES et al. 2003). So brachten die Polynesier die Kulturbanane (*Musa* sp.) mit auf die Inseln. Bis dahin gab es weder die Kulturbanane noch andere Arten der Gattung *Musa* auf den Hawaii-Inseln und es gibt auch keine heimischen Bananenarten auf den Inseln des Zentralpazifiks (ZIMMERMAN 1958, 1960).

Bemerkenswert ist nun, dass heute von den 23 auf dem Archipel endemischen Arten der Gattung *Omiodes* GUENÉE, 1854 (= *Hedylepta* LEDERER, 1863; Pyraloidea: Crambidae: Spilomelinae) die Raupen von fünf Arten ausschließlich an Banane fressen: *O. euryprora* MEYRICK, 1899, *O. fullawayi* SWEZEY, 1913, *O. maia* SWEZEY, 1909, *O. meyricki* SWEZEY, 1907 und *O. musicola* SWEZEY, 1909. Wie lässt sich dies anders erklären, als dass diese Arten nach Einführung der Banane auf dem Archipel, also in weniger als 1.400 Jahren entstanden sind (ZIMMERMAN 1958, 1960)?

Für *Omiodes meyrickii* berichtet SWEZEY (1907) von einer Entwicklungsdauer der sechs Larvenstadien von 25 Tagen sowie des Puppenstadiums von 11 Tagen. Dazu sollten noch 14 Tage für das Eistadium sowie die ersten Tage der Falter bis zur Eiablage addiert werden, was eine Generationszeit von etwa 50 Tagen und für ein Jahr die Entwicklung von sieben Generationen ergibt. Somit haben sich seit Einfuhr der Banane auf den Hawaiiinseln vor 1.400 Jahren etwa 9.800 *Omiodes*-Generationen entwickelt, im Verlauf derer diese fünf an Banane lebenden *Omiodes*-Arten entstanden sind. Damit dürften sie zu den jüngsten Schmetterlingsarten gehören, die wir kennen, doch gemessen an der Anzahl der Generationen sind sie wahrscheinlich sogar älter als der moderne Mensch (*Homo sapiens* LINNAEUS, 1758), der schon vor etwa 150.000-50.000 Jahren entstand (vgl. JOBLING & TYLER-SMITH 2003), mit einem angenommenen mittleren Generationsabstand (Altersunterschied zwischen Eltern und ihren Kindern) von 25 Jahren bislang aber nur etwa 6.000-2.000 Generationen hervorbrachte. Das Alter einer Art ist also etwas sehr Relatives!

Sympatrische Artbildung beim Maiszünsler?

1796 wurde *Ostrinia nubilalis* (Abb. 18) von HÜBNER mit dem deutschen Beinamen „Finsterbrauner Zünsler“ aus Deutschland und Ungarn beschrieben (Pyraloidea:

Crambidae: Pyraustinae). Seine Larven fressen in vielen Pflanzen als Stengelbohrer, wobei unter den einheimischen Arten Beifuß (*Artemisia vulgaris* L.) und Hopfen (*Humulus lupulus* L.) die am häufigsten genutzten Nahrungspflanzen sind (MARTEL et al. 2003). Nach 1492 wurde aus Südamerika der Mais (*Zea mays* L.) nach Europa eingeführt, woraufhin *O. nubilalis* auch diese Pflanze als Larvennahrung annahm, was ihm den deutschen Beinamen Maiszünsler einbrachte. Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wurde *O. nubilalis* nach Amerika eingeschleppt, wo er sich zu einem gefürchteten Schädling entwickelte und jährlich Schäden im Wert von schätzungsweise 1-2 Milliarden Dollar durch Ertragsverluste und Pflanzenschutzmaßnahmen im Mais verursacht (HYDE et al. 2001)¹. 1957 schreibt HERING über *Ostrinia nubilalis*, dass die Art in Nordamerika ein berühmter Maisschädling ist und die in Europa an *Humulus* lebende Form nicht an *Zea* geht. Zumindest für einige Regionen in Mitteleuropa ist bekannt, dass *O. nubilalis* hier erst in jüngster Zeit als Maisschädling auftritt (SCHNEE 2007).

ROELOFS et al. (1985) untersuchten in vier Populationen von *O. nubilalis* in New York die Pheromonbouquets aus den Drüsen weiblicher Individuen. Dazu sammelten sie Larven und Puppen in bivoltinen Populationen mit Flugzeiten im Juni und August sowie univoltinen Populationen mit einer Flugzeit im Juli. Von diesen war (1) eine Population bivoltin und mit dem Pheromon (Z)-11-Tetradecenylacetat ($C_{16}H_{30}O_2$) als primärer Pheromonkomponente sowie dessen Isomer (E)-11-Tetradecenylacetat als sekundärer Komponente ausgestat-

tet (Verhältnis Z / E = 97 : 3), (2) eine Population univoltin Z und (3) zwei gemischte Populationen mit jeweils einem bivoltinen Biotyp, der mit dem E-Pheromon assoziiert ist (Verhältnis E / Z = 99:1) sowie einem univoltinen Biotyp, der mit dem Z-Pheromon assoziiert ist. Sexuelle Isolation basiert auf der stereotypen Reaktion der Männchen auf diese Pheromone, aber die genetische Kompatibilität ist ausreichend, so dass fertile Hybriden in freier Natur gefunden werden (ROELOFS et al. 1987).

Untersuchungen in Frankreich, basierend auf sechs Enzymen sowie 2294 Basenpaaren des mitochondrialen Genoms, zeigen, dass Individuen des Maiszünslers, deren Larven sich auf Beifuß oder Hopfen entwickelten, eine hohe genetische Übereinstimmung zeigen, während Individuen von Mais von diesen deutlich divergierten (BOURGUET et al. 2000; MARTEL et al. 2003).

Kopulationen zwischen Individuen desselben Pheromontyps fanden deutlich häufiger statt als zwischen den E- und Z-Linien, aber es konnten keine Kopulationen zwischen Z-Weibchen und E-Männchen gefunden werden. Die Z-Weibchen legten ihre Eier fast ausschließlich auf Mais, während die E-Weibchen die Eier bevorzugt, aber nicht ausschließlich auf Beifuß ablegten (BETHENOD et al. 2005).

Diese Befunde belegen, dass sich in weniger als 500 Jahren auf dem Mais eine Wirtsrace von *Ostrinia nubilalis* entwickelt hat, die von der an Beifuß und Hopfen lebenden Rasse stark isoliert ist. Die Tatsache, dass in der Natur noch Hybride zwischen beiden Rassen gefunden werden belegt aber, dass die reproduktive Isolation noch nicht vollständig ist.

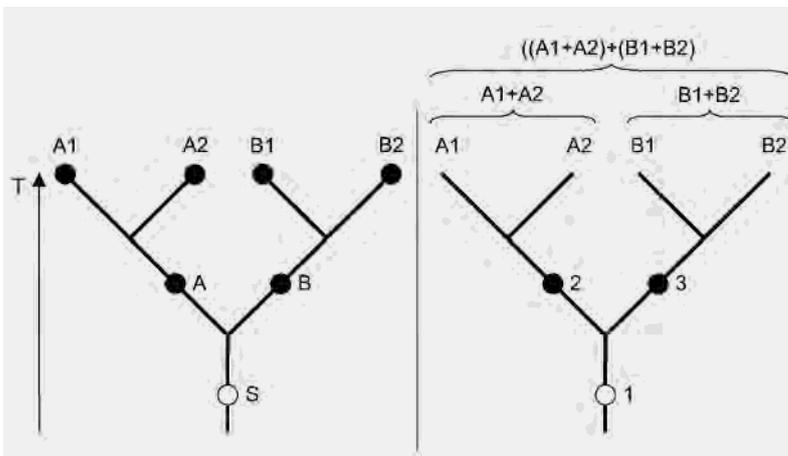


Abb. 24: Einige Grundannahmen der phylogenetischen Systematik. Aus einer Stammart S entstehen im Verlauf der Zeit (T) zwei Tochterarten A und B, sowie aus A zwei Tochterarten A1 und A2 sowie aus B zwei Tochterarten B1 und B2 (links). Um diese verwandtschaftlichen Beziehungen zu rekonstruieren, wird nach Merkmalen, die A1 und A2 von ihrer Stammart A, B1 und B2 von ihrer Stammart B sowie A1, A2, B1 und B2 gemeinsam von der Stammart S geerbt haben, gesucht. Solche Merkmale, die in sich geschlossene Abstammungsgemeinschaften auszeichnen (hier: A1+A2, B1+B2 sowie ((A1+A2)+(B1+B2))), werden als Synapomorphien bezeichnet (1, 2, 3). A1+A2 und B1+B2 sind jeweils Schwesterarten sowie zueinander Schwestergruppen (rechts).

Kladogenese II: Rekonstruktion der Stammesgeschichte

Im vorangegangenen Kapitel wurde anhand von zwei Beispielen gezeigt, wie aus jeweils einer Stammart zwei oder mehrere Tochterarten entstehen und dass dieser zeitlich fortschreitende Prozess von Artbildungen nicht abgeschlossen ist. Daraus lässt sich erkennen, dass die Arten, die heute auf der Erde leben, das Ergebnis vergangener Evolutionsereignisse sind.

Um die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Arten (Stammesgeschichte), die heute auf unserer Erde leben zu erforschen, bedarf es einer eigenen Methodik,

¹ Eine gegenwärtig in der öffentlichen Diskussion stehende Bekämpfungsmaßnahme ist der Anbau von transgenen Maissorten, die ein proteinkodierendes Gen von *Bacillus thuringiensis* BERLINER 1915 enthalten. Von dem Namen dieses Bakteriums leitet sich die Bezeichnung Bt-Mais sowie Bt-Protein bzw. Bt-Toxin ab. Letzteres ist für die Larven von Käfern, Fliegen und Schmetterlingen giftig und führt beim Maiszünsler zu einem nahezu 100 %igem Bekämpfungserfolg (HYDE et al. 2001).

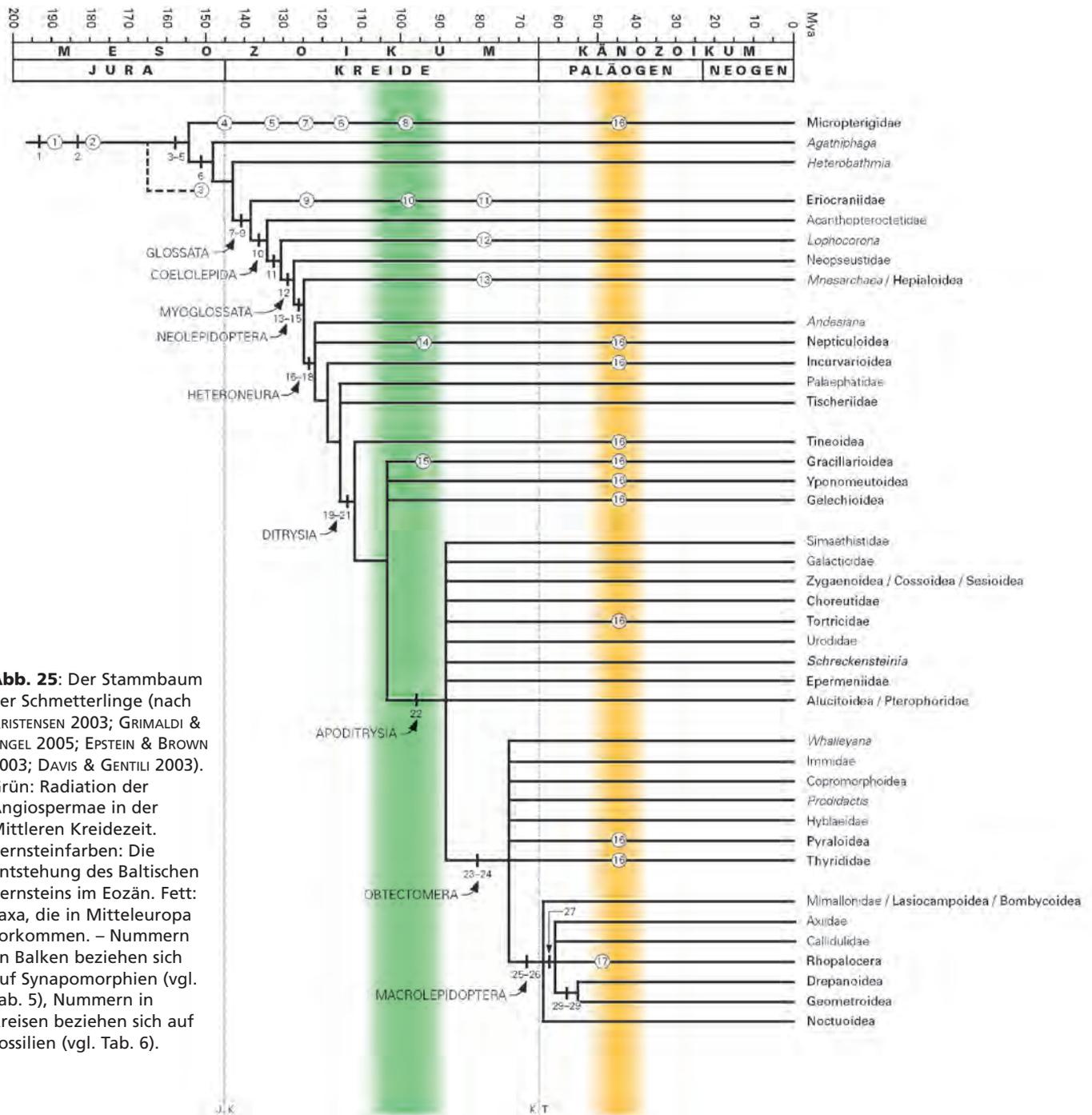


Abb. 25: Der Stammbaum der Schmetterlinge (nach KRISTENSEN 2003; GRIMALDI & ENGEL 2005; EPSTEIN & BROWN 2003; DAVIS & GENTILI 2003). Grün: Radiation der Angiospermae in der Mittleren Kreidezeit. Bernsteinfarben: Die Entstehung des Baltischen Bernsteins im Eozän. Fett: Taxa, die in Mitteleuropa vorkommen. – Nummern an Balken beziehen sich auf Synapomorphien (vgl. Tab. 5), Nummern in Kreisen beziehen sich auf Fossilien (vgl. Tab. 6).

da dieser Prozess nicht wiederholbar ist: er hat eine Vorgeschichte von vielen Millionen Jahren. Die theoretischen Grundlagen für die Rekonstruktion der Stammesgeschichte, die phylogenetische Systematik, begründete der deutsche Entomologe Willi HENNIG (1950).

Die Erforschung der Stammesgeschichte der Schmetterlinge hat in den letzten Jahrzehnten eine erstaunliche Fülle von Details zutage gefördert. Zusammenfassungen dieses Wissens finden sich bei KRISTENSEN (1998, 2003), GAEDIKE & HÄUSER (2003) sowie GRIMALDI & ENGEL (2005). Seit Ende der 1990er Jahre setzt in diesem Forschungszweig ein großer Umbruch

ein: Beruhte die Erforschung der Stammesgeschichte bislang vor allem auf morphologischen Befunden, gewinnen nunmehr molekulargenetische Methoden an Bedeutung (z.B. FRIEDLANDER et al. 1996, 2000; WIEGMANN et al. 2000; CATERINO et al. 2001; REGIER et al. 2001; WIEGMANN et al. 2002; MEGENS et al. 2004; ZAKHAROV et al. 2004; HUNDSDOERFER et al. 2005; WAHLBERG et al. 2005; MITCHELL et al. 2006; WAHLBERG 2006; NAZARI et al. 2007).

Der wissenschaftliche Name Lepidoptera meint Schuppenflügler (griech. λεπτις, lepis (Gen.: lepidós) (= Schuppen) und πτερόν, pterón (= Flügel)) und be-

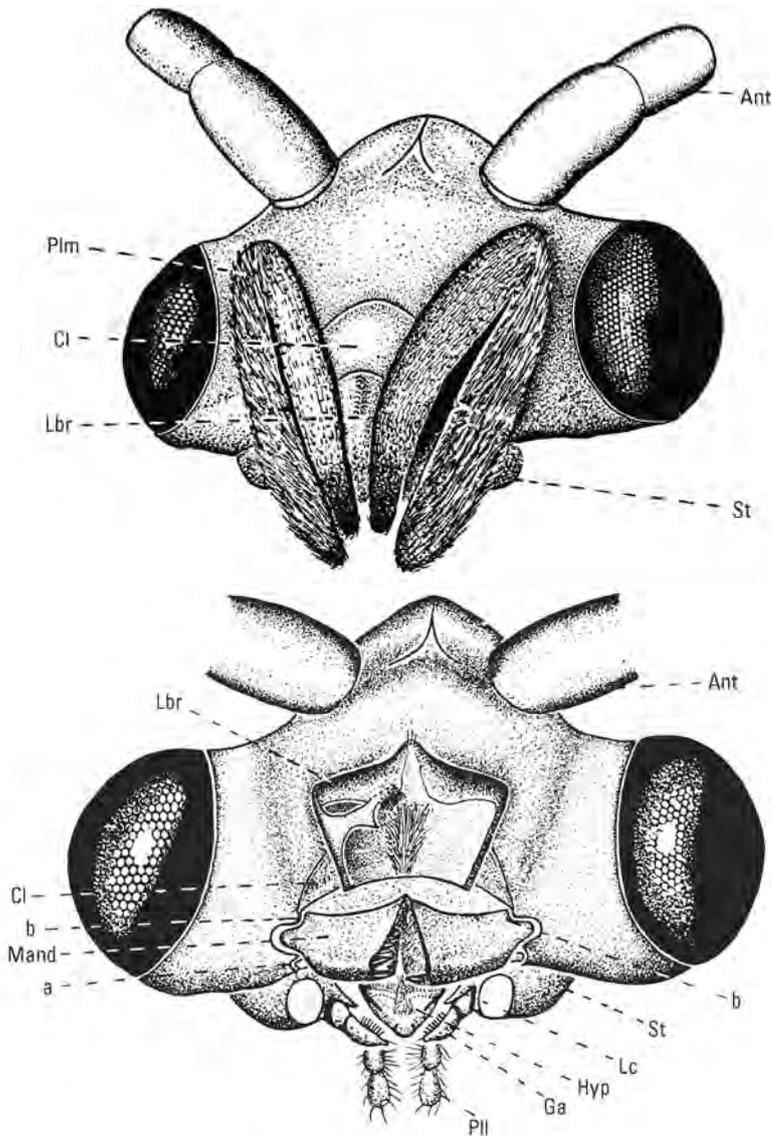


Abb. 26: Kopf von *Micropterix calthella* (LINNAEUS 1761), ohne Beschuppung dargestellt. **Links:** Frontalansicht, etwas schräg von links gesehen; die großen Maxillarpalpen (**Plm**) verdecken Clypeus (**Cl**) und Labrum (**Lbr**). **Rechts:** Frontalansicht ohne Maxillarpalpen. Das Labrum (**Lbr**) ist nach oben geklappt, so dass die Mandibeln (**Mand**) sichtbar werden. Von den Maxillen sind Stipes (**St**), Lacinia (**Lc**) und Galea (**Ga**) sichtbar. Der Hypopharynx (**Hyp**) verdeckt das ventral anliegende Labium (**Lb**), von welchem die Labialpalpen (**Pil**) hervorstehen. **Ant:** Antenne. **a:** primäres Mandibelgelenk. **b:** sekundäres Mandibelgelenk. Aus HANNEMANN 1956, verändert.

zieht sich auf die Bedeckung der Schmetterlingsflügel mit Schuppen. Schuppen sind modifizierte Setae. Das Vorhandensein von Setae auf den Flügeln ist eine Synapomorphie der Trichoptera + Lepidoptera. Zusammen mit weiteren 19 morphologischen Merkmalen begründet der Besitz von Setae auf den Flügeln das Schwestergruppenverhältnis der Lepidoptera + Trichoptera (= Amphiesmenoptera) (KRISTENSEN 1984; KRISTENSEN & SKALSKI 1998). Im Gegensatz zu den spatelförmigen Schuppen der Schmetterlinge sind die Setae der Trichoptera haarförmig (griech. θρηξ, thrix (Nom.);

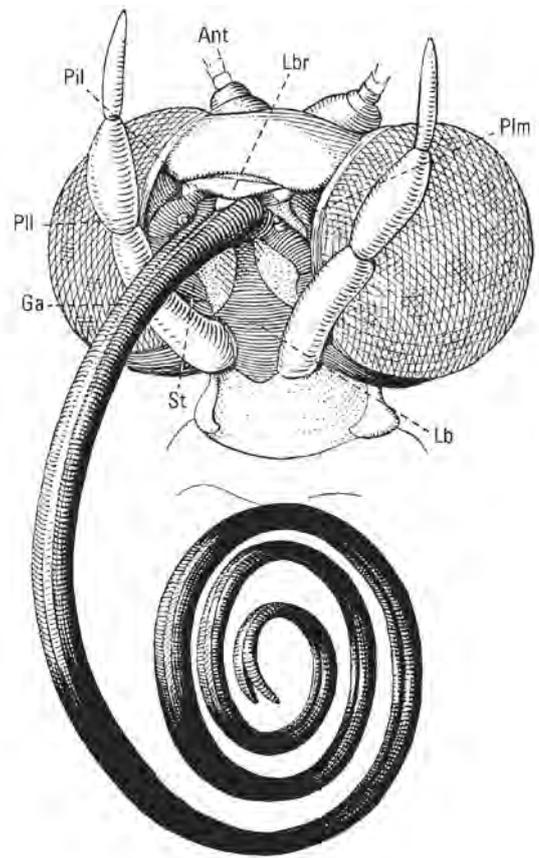


Abb. 27: Kopf von *Pieris brassicae* (LINNAEUS 1758), ohne Beschuppung dargestellt. Abkürzungen wie in Abb. 26, sowie **Pil:** Pilifer. Aus KAESTNER 1973, verändert.

τριχός, trichós (Gen.)). Spatelförmige Schuppen sind eine Synapomorphie aller Schmetterlinge (von Reduktionen, z. B. bei einigen Psychidae abgesehen) – sie müssen also schon bei der Stammart aller Schmetterlinge vorhanden gewesen sein. 26 weitere Synapomorphien zeichnen die Schmetterlinge als eine natürliche Abstammungsgemeinschaft aus (KRISTENSEN 1984; KRISTENSEN & SKALSKI 1998).

Innerhalb der rezenten Schmetterlinge ist es wie in kaum einer anderen Insektenordnung möglich, die Evolution von generalisierten, bissend-kauenden zu stark abgeleiteten saugenden Mundwerkzeugen zu analysieren (KRISTENSEN 1968).

Die ursprünglichsten Schmetterlinge, in unserer heimischen Natur vertreten durch die „Urmotten“ (Micropterigidae) (Abb. 1, 26), besitzen funktionsfähige Mandibeln, mit denen sie Blütenpollen fressen (HANNEMANN 1956; LORENZ 1961). Das Labrum ist gut entwickelt und mit Muskeln inseriert. Es ist an dem Transport des durch die Mandibeln zerquetschten Pollen zum Hypopharynx beteiligt (HANNEMANN 1956; KRISTENSEN 1968).

Tab. 5: Bedeutende Synapomorphien in der Rekonstruktion der Phylogenie der Lepidoptera (nach KRISTENSEN 1998; GRIMALDI & ENGEL 2005).

Lepidoptera	<ol style="list-style-type: none"> 1. Körperoberfläche der Adulten mit Schuppen bedeckt (anstatt haarförmiger Setae der Trichoptera) 2. Verlust des medianen Ocellus 3. Tergum 1 stark desklerotisiert 4. Verlust der Cerci 5. Tibia der Vorderbeine an den Innenseiten mit beweglicher Epiphysse
<i>Agathiphaga</i> + <i>Heterobathmia</i> + Glossata	<ol style="list-style-type: none"> 6. Verlust der Paraglossae in den adulten Mundwerkzeugen
Glossata	<ol style="list-style-type: none"> 7. Mandibeln der adulten Mundwerkzeuge sind nicht mehr funktionsfähig bzw. gehen verloren; Lacinia reduziert 8. Galeae lang, eine Proboscis (Rüssel) bildend, der in Ruhe gewöhnlich eingerollt ist 9. Larve mit Öffnung der Spinndrüsen an der Spitze eines sklerotisierten Fortsatzes
Coelolepida	<ol style="list-style-type: none"> 10. Hohle Schuppen auf der Flügelfläche (<i>Agathiphaga</i> besitzt ebenfalls hohle Schuppen, was als Parallelentwicklung angesehen wird)
<i>Lophocorona</i> + Myoglossata	<ol style="list-style-type: none"> 11. Radius-Ader (versus Rs) im Vorderflügel immer unverzweigt
Myoglossata	<ol style="list-style-type: none"> 12. Rüssel mit innerer Muskulatur
Neolepidoptera	<ol style="list-style-type: none"> 13. Pupae aedeagatae (Puppe mit immobilen Mandibeln); Pupae obtectae (Beine, Flügel und Rüssel frei an den Körper anliegend und mobil; Abdominalsegmente immobil, mit Ausnahme von A5-A6 in beiden Geschlechtern und A7 bei den Männchen; bei einigen Arten auch A3-A4 mobil). 14. Puppen dorsal mit nach posterior gerichteten Dornreihen auf den Tergiten 15. Abdominalsegmente 3-6 und 10 der Larven mit Hakenbewehrten Bauchfüßen und Nachschieber.
Heteroneura	<ol style="list-style-type: none"> 16. Verzweigungen der Radius-Adern im Hinterflügel reduziert (Aderung im Vorder- und Hinterflügel verschieden, Name!) 17. Flügelkopplung mit Frenulum und Retinaculum (einstelle eines Jugums bei den basaleren Lepidoptera) 18. Verlust des abdominalen Sternums 1
Ditrysia	<ol style="list-style-type: none"> 19. Weibliche Genitalien mit separaten Oviporus und Ostium bursae; Ductus seminalis verbindet Oviductus und Ductus bursae 20. Lange Apodeme im adulten Abdominalsternit 2 21. Muskeln in der Proboscis mit kurzen Bändern anstatt langen Fasern
Apoditrysia	<ol style="list-style-type: none"> 22. Apodeme des Abdominalsternites 2 verkürzt und mit vergrößerten Ansatzstellen
Obtectoidea	<ol style="list-style-type: none"> 23. Pupae obtectae (Beine, Flügel und Rüssel mit dem Körper verbunden; die meisten Abdominalsegmente immobil, A5-A6 meist mobil) 24. Verlust der dorsalen Dornreihen auf den Tergiten der Puppe
Macrolepidoptera	<ol style="list-style-type: none"> 25. Vollständiger Verlust der Ader CuP 26. Hakenkranz der Bauchfüße älterer Larvenstadien in einer Mesalreihe angeordnet („Klammerfüße“; parallel bei Zygaenidae)
Axiidae+ Callidulidae+ Rhopalocera + (Drepanoidea + Geometroidea)	<ol style="list-style-type: none"> 27. Reduktion der Fenestrae laterales im adulten Metathorax
Drepanoidea + Geometroidea	<ol style="list-style-type: none"> 28. Vorderbeine der Puppe überragen anterior die Rüsselbasis 29. Abdominalsegment 10 der Puppe mit dorsaler Querrinne

Bei *Agathiphaga* DUMBLETON, 1952 sind große, von Muskeln inserierte Mandibeln vorhanden, aber ihre Funktion bei den adulten Tieren ist unbekannt. Lediglich die Paraglossae sind bei *Agathiphaga* sowie *Heterobathmia* KRISTENSEN & NIELSEN, 1979 und den Glossata reduziert (KRISTENSEN 1998).

Bei den Eriocraniidae sind die Mandibeln nur noch im Puppenstadium funktionsfähig, um vor dem Schlupf des Imagos die Puppenhülle aufzubeissen. Anschließend histolysieren die Muskeln der Mandibeln und letztere bilden von ihrem Vorderrand bis zur Kopfkapsel ein Kontinuum. Das Labrum ist bei den Eriocraniidae beweglich. Die Lacinia ist reduziert. Die Galeae sind lang und bilden eine Proboscis (Rüssel), die in Ruhe ge-

wöhnlich eingerollt ist. Eriocraniiden sind keine Blütenbesucher. Sie benutzen ihre Proboscis, um Wasser oder Pflanzensaft, der aus Blattverletzungen austritt, aufzusaugen. Die Proboscis der Eriocraniidae ist morphologisch relativ einfach gebaut und besitzt noch keine innere Muskulatur (KRISTENSEN 1984, 1998). Das Vorhandensein einer Proboscis ist das gemeinsame Merkmal aller Glossata. Ihr Name leitet sich von dem griechischen Wort γλωσσα, Glossa (= Zunge) (nicht zu verwechseln mit der Glossa des Labiums!) ab und geht auf FABRICIUS (1775) zurück.

Eine innere Muskulatur der Proboscis ist erst bei den Myoglossata nachweisbar, von denen die basalsten Vertreter lange Muskelfasern aufweisen. Bei den Ditry-

Tab. 6: Bedeutende Fossilien (nach KRISTENSEN & SKALSKI 1998; GRIMALDI & ENGEL 2005, verändert).

1. <i>Archaeolepis mane</i> aus England, Dorset (WHALLEY 1985)
2. Acht Taxa aus Deutschland, Grimmen (AHSORGE 2002)
3. <i>Auliepterix</i> , <i>Eolepidopterix</i> , <i>Karataunia</i> , <i>Paleolepidopterix</i> , <i>Protolepis</i> aus Kasachstan, Karatau (KOZLOV 1989; RASNITSYNSYN 1983)
4. <i>Auliepterix minima</i> , Mongolei; <i>Undopterix sukatshevae</i> aus Russland, Sibirien (SKALSKI 1979)
5. <i>Daiopterix olgae</i> und <i>D. rasnitsyni</i> aus Russland, Transbaikal (SKALSKI 1984)
6. <i>Gracilepterix pulchra</i> , <i>Parasabatinca caldasae</i> , <i>Undopterix carirensis</i> aus Brasilien, Santana Formation (MARTINS-NETO & VULCANO 1989)
7. <i>Parasabatinca aftimacra</i> , Libanesischer Bernstein (WHALLEY 1978)
8. <i>Micropterix pervetus</i> , Burmesischer Bernstein (COCKERELL 1919)
9. Glossata Larve, Libanesischer Bernstein (GRIMALDI 1996, 1999)
10. Glossata Imago, Burmesischer Bernstein (GRIMALDI et al. 2002)
11. Glossata Larve, Kanadischer Bernstein (MACKAY 1970)
12. <i>Lophocorona</i> -ähnliche Motte, Sibirischer Bernstein (KRISTENSEN & SKALSKI 1998)
13. <i>Mnesarchaea</i> -ähnliche Motte, Sibirischer Bernstein (SKALSKI 1976)
14. Blattminen von Nepticuliden aus den USA, Dakota Formation (LABANDEIRA et al. 1994)
15. Blattminen von Gracillariiden aus den USA, Dakota Formation (LABANDEIRA et al. 1994)
16. Zahlreiche Fossilien, Baltischer Bernstein (SKALSKI 1990)
17. <i>Praepapilio</i> , <i>Riodinella</i> aus den USA, Green River Formation (DURDEN & ROSE 1978)

sia ist die innere Muskulatur der Proboscis in zahlreiche kurze Bänder unterteilt (KRENN & KRISTENSEN 2004). Abbildung 27 zeigt die Mundwerkzeuge des Großen Kohlweißlings *Pieris brassicae* (LINNAEUS, 1758) (Ditrysia: Rhopalocera).

Die Analyse der Merkmalsunterschiede der Mundwerkzeuge sowie weiterer Merkmalsunterschiede der Lepidoptera ermöglicht die Rekonstruktion eines Stammbaums, der die Evolution der Lepidoptera widerspiegelt. Ein solcher Stammbaum, der auf zahlreichen morphologischen Merkmalsänderungen basiert, ist in Abbildung 25 gezeigt. Erste molekulare Untersuchungen bestätigen teilweise das mit morphologischen Merkmalen rekonstruierte Szenario der frühen Evolution der Schmetterlinge, doch steht eine Erweiterung des Datensatzes, um eine bessere phylogenetische Auflösung zu erreichen, noch aus (WIEGMANN et al. 2002).

Datierung von Stammbäumen

Ein auf morphologischen, molekularen und/oder anderen Merkmalen basierender Stammbaum zeigt die Verwandtschaftsverhältnisse seiner terminalen Taxa an (in der Abb. 25 z. B. Micropterigidae, *Agatiphaga*, *Heterobathmia* usw.). Um jedoch das Alter einzelner Stammlinien zu ermitteln, werden fossile Belege benötigt, die aufgrund ihres Fundortes eindeutig datiert und aufgrund noch vorhandener Merkmale eindeutig einer bestimmten Stammlinie zugeordnet werden können. Für die Lepidoptera gibt es im Vergleich zu anderen Insektenord-

nungen leider nur sehr wenige Fossilien, insbesondere solche, die aus den Epochen vor dem Paläogen stammen, sind sehr rar (KRISTENSEN & SKALSKI 1998). Das älteste Fossil, das eindeutig den Lepidoptera zugeordnet werden kann, ist *Archaeolepis mane* aus dem frühen Jura (WHALLEY 1985). Bis zur Radiation der Blütenpflanzen in der mittleren Kreidezeit (LABANDEIRA et al. 1994; GRIMALDI 1999) liegen zwar nicht für alle basalen Gruppen der Lepidoptera Fossilbelege vor, doch immerhin liegen aus der Zeit von vor 97 Millionen Jahren fossilisierte Minen aus breitblättrigen Angiospermae vor, die den Gattungen *Stigmella* SCHRANK, 1802 und *Ectoedemia* BUSCHK, 1907 (Nepticulidae) sowie den Phyllocnistinae (Gracillariidae) zugeordnet werden können (LABANDEIRA et al. 1994). Damit ist belegt, dass Lepidopterenlarven bereits während der Radiation der Blütenpflanzen diese als Nahrungsquelle erschlossen hatten. Mit dem Nachweis von Gracillariiden-Minen in der Kreidezeit ist außerdem die Existenz der Ditrysia aus der Zeit der Radiation der Blütenpflanzen belegt. Hier sei an die weit entwickelte Proboscis der Ditrysia erinnert, die eine innere Muskulatur aufweist, welche in zahlreiche kurze Bänder strukturiert ist (KRENN & KRISTENSEN 2004) und möglicherweise eine wichtige Voraussetzung für die Koevolution der Lepidoptera als Blütenbestäuber auf der einen und der Blütenpflanzen auf der anderen Seite darstellte. Sowohl die Angiospermae als auch die Ditrysia gehören rezent zu den artenreichsten Organismengruppen: die Angiospermae mit etwa 234.000 Arten (LECOINTRE & LEGUYADER 2005) sowie die Ditrysia mit etwa 168.00 Arten (KRISTENSEN 1998).

Während des Paläogens, im Eozän, war die Zeit der „Bernsteinwälder“. Das von den Kiefern (*Pinus succinifera* GOEPP.) herabtropfende Harz konservierte Pflanzen- und Tierreste aus dieser Epoche (WEITSCHAT & WILCHARD 1998) und hinterließ etwa 500 bekannt gewordene Einschlüsse von Lepidoptera im Baltischen Bernstein (KRISTENSEN & SKALSKI 1998). So umfangreich dieser fossile Nachweis aus dem Eozän auch ist, für die Datierung der Stammlinien der Lepidoptera ist er nur bedingt geeignet, da zu dieser Zeit die Großgruppen der Lepidoptera bereits existierten (vgl. Abb. 25). Viele Einschlüsse im Baltischen Bernstein zeigen Lepidoptera, die in ihrer Gestalt zu heutigen Arten so ähnlich sind, dass sie sogar rezenten Gattungen zugeordnet werden können, soweit entsprechende Merkmale sichtbar sind (vgl. z. B. NAUMANN et al. 1999 für Zygaenidae).

Eine weitere Möglichkeit, Stammbäume zu datieren, bieten die molekularen Uhren (ZUCKERKANDL & PAULING 1965). Sie werden benutzt, um den Zeitpunkt der Aufspaltung zweier Arten von einem gemeinsamen Vorfahren zu bestimmen und um die Evolutionsdauer abzuschätzen. Ihr Takt wird durch die Mutationen in der

DNS-Sequenz vorgegeben und je mehr Mutationen vorliegen, desto länger ist die Entwicklungszeit einer Stammlinie. Schwierig ist es jedoch, die Mutationsrate zu bestimmen und damit die Ganggeschwindigkeit der Uhr zu kalibrieren, da die Mutationsrate sowohl zwischen verschiedenen Proteinen als auch zwischen verschiedenen Arten variieren kann (AYALA 1997). Voraussetzung, um die Mutationsrate der DNS als Zeitmaß nutzen zu können ist jedoch, dass zumindest einige wenige Fossilien in der jeweiligen Organismengruppe zur Kalibrierung zur Verfügung stehen (DOUZERY et al. 2003).

Molekulare Uhren wurden bereits mehrfach verwendet, um das Alter einzelner Teilgruppen der Lepidoptera zu ermitteln, wobei die Ergebnisse zum Teil widersprüchlich zu bestehenden Hypothesen sind. So wird basierend auf molekularen Uhren für die Rhopalocera ein deutlich älterer Ursprung, vor etwa 100 Millionen Jahren in der Kreidezeit (NAZARI et al. 2007) sowie für die Nymphalidae, einer Teilgruppe Rhopalocera, ein Alter von mehr als 70 Millionen Jahren errechnet (WAHLBERG 2006).

Artbildung durch Hybridisierung

Fast alle phylogenetischen Hypothesen, die gegenwärtig in der Zoologie Bestand haben, beruhen auf der Annahme, dass neue Arten durch die Aufspaltung einer Stammart in zwei Tochterarten entstehen. Dass neue, sich sexuell fortpflanzende Tierarten durch Hybridisierung entstehen, wurde bislang abgelehnt (MAYR 2005). Allerdings konnten SALAZAR et al. (2005) und MAVÁREZ et al. (2006) zeigen, dass die in Kolumbien vorkommende Art *Heliconius heurippa* (HEWITSON, 1853) ein Hybrid aus den Arten *H. cydno* (DOUBLEDAY, 1847) und *H. melpomene* (LINNAEUS, 1758) ist. *H. heurippa* hat eine zu *H. cydno* und *H. melpomene* intermediäre Flügelzeichnung. Den Autoren gelang die Kreuzung der beiden letztgenannten Arten, und schon nach zwei Generationen zeigte die Hybridart die für *H. heurippa* charakteristische Flügelzeichnung.

Erzwungene Kreuzungsversuche weiblicher *H. heurippa* mit männlichen *H. cydno* und *H. melpomene* mislang und männliche *H. heurippa* paarten sich 10 x mehr mit *H. heurippa*-Weibchen als mit den Weibchen von *H. cydno* und *H. melpomene*. Hatten die Falter bei der Paarung freie Wahl, erfolgten Kreuzungen zwischen *H. heurippa* und *H. cydno* zu weniger als 10 %, sowie zwischen *H. heurippa* und *H. melpomene* zu weniger als 25 %. Diese assortative Paarung, in Kombination mit geographischer Isolation von *H. cydno* und postzygoter Isolation von *H. melpomene* beförderten die Artbildung von *H. heurippa* durch homoploide Hybridisierung. MALLET et al. (2007) bestätigen diese Ergebnisse und

weisen darauf hin, dass in der Gattung *Heliconius* 26-29 % der Arten in freier Natur interspezifische Hybriden hervorbringen.

Dass Hybridisierung bei Schmetterlingsarten in der Natur möglicherweise häufiger vorkommt, als bislang angenommen, deuten auch Ergebnisse an europäischen Rhopalocera (GUILLAUMIN & DESCIMON 1976) sowie nordamerikanischen *Papilio* (SPERLING 1990) an.

Ausblick

Ein Meilenstein in der gegenwärtigen Erforschung der Evolution der Schmetterlinge ist die Bewilligung von Finanzmitteln durch die National Science Foundation in den USA (Assembling the Tree of Life 2005; MITTER & WELLER 2006). Im Rahmen dieses Projektes werden 24 Kerngene (18kb) von 250 Exemplaren aus 126 Familien der Lepidoptera sequenziert und mittels Analyse dieser Daten Stammbäume berechnet. Die Ergebnisse dieser Forschungsarbeiten dürfen mit Spannung erwartet werden, versprechen sie doch die Auflösung vieler noch ungeklärter Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Lepidoptera und möglicherweise lassen sie die eine oder andere bestehende Hypothese in einem neuen Licht erscheinen.

So groß und wichtig dieses Forschungsprojekt auch sein mag, es nimmt sich bescheiden aus im Vergleich zu der riesigen Anzahl jener Arten, die mit der flüchtigen Beschreibung einiger weniger morphologischer Merkmale und der Vergabe eines Namens lediglich in die wissenschaftliche Literatur eingeführt worden sind und über die, abgesehen von der Herkunft der Typenexemplare, nichts weiter bekannt ist sowie die nur schätzbare Anzahl jener Arten, die der Wissenschaft noch gänzlich unbekannt sind. In der Einleitung wurde gezeigt, dass ihre Erforschung noch Jahrhunderte in Anspruch nehmen wird. Die Beispiele des Birkenspanners *Biston betularia* und des Blutströpfchens *Zygaena ephialtes* mögen veranschaulicht haben, wie viele interessante Aspekte die Erforschung einer einzigen Art zutage fördern kann und dass der daraus erzielte Erkenntnisgewinn weit über das, was eine Art an sich betrifft, hinausgehen kann.

Und die *Omiodes*-Arten auf Hawaii? Bereits ZIMMERMAN (1958) erwähnt, dass die 23 auf Hawaii endemischen *Omiodes*-Arten stark von fremdländischen Parasitoiden befallen werden und aufgrund dessen viele dieser Arten nur noch sehr selten gefunden werden. Von den fünf Arten, die innerhalb der letzten 1.400 Jahre auf den von den Polynesiern eingeführten Bananen evolvierten, gelten *O. euryprora*, *O. fullawayi*, *O. meyrickii* und *O. musicola* als ausgestorben (HAINES et al. 2004). Sollten diese Arten nicht wieder entdeckt werden, wird die eingehende Erforschung einer der jüngsten bekanntesten Ra-

diationen der Lepidoptera nicht mehr möglich sein. Jenen Biologen, die sich mit welchem Thema auch immer der Erforschung der Lepidoptera widmen, sollte es daher ein besonderes Bedürfnis sein, sich für den Erhalt der Artenvielfalt der Lepidoptera einzusetzen.

Zusammenfassung

Die Evolution der Lepidoptera wird anhand publizierter Beispiele beschrieben. Es wird auf das große Vermehrungspotential (*Plodia interpunctella* (HÜBNER, 1813)) und die Veränderlichkeit von Arten (*Biston betularia* (LINNAEUS, 1758), *Zygaena ephialtes* (LINNAEUS, 1767)) eingegangen, um das Wirken der natürlichen Selektion zu veranschaulichen. Dabei stehen der Industriemelanismus des Birkenspanners sowie die Vererbung phänotypischer Merkmale bei *Zygaena ephialtes* nach den Mendelschen Regeln und die Bildung Müllerscher Mimikry im Mittelpunkt. Zwei Beispiele sehr junger Artbildungsprozesse werden beschrieben: die Radiation in der Gattung *Omiodes* GUENÉE, 1854 auf Hawaii innerhalb der letzten 1.400 Jahre sowie die Entstehung von Wirtspflanzenrassen bei *Ostrinia nubilalis* (HÜBNER, 1796) innerhalb der letzten 500 Jahre. Am Beispiel der Evolution der Mundwerkzeuge wird die Stammbaumrekonstruktion der Lepidoptera erläutert und darauf aufbauend die Datierung einzelner Evolutionsereignisse mit Fossilien und molekularen Uhren dargestellt. Beruhte die zoologische Evolutionsforschung bislang ausschließlich auf der Annahme, dass neue Arten durch die Aufspaltung einer Stammart in zwei Tochterarten entstehen, weisen neue Forschungsergebnisse über *Heliconius* KLUK, 1802 auch auf Artbildung durch homoploide Hybridisierung hin. Es wird nachgewiesen, dass die Erforschung der Schmetterlinge noch mehrere Jahrhunderte in Anspruch nehmen wird, um die meisten der auf der Erde lebenden Arten zu entdecken und ihre Lebensweise kennen zu lernen, während durch die Tätigkeit des Menschen die Existenz vieler Arten bereits stark gefährdet ist und einige für die Wissenschaft besonders interessante Arten bereits als ausgestorben gelten.

Danksagung

Für Diskussionen zur Evolution der Lepidoptera gilt mein ganz besonderer Dank meinen Kollegen Christian SCHMIDT und Francesca VEGLIANTE. Bernard LANDRY (Genf), Geoff MARTIN (London) und Heinz SCHNEE (Großpösna) unterstützten meine Arbeit mit wertvollen Literaturhinweisen. Den Herren Günter EBERT (Karlsruhe; Foto 21 C), Thomas KEIL (Dresden; Fotos 11-12) und Peter LICHTMANNECKER (Adlkofen; Fotos 1-10, 14-19, 21 A, B) danke ich für die Bereitstellung von Fotos sowie Markward FISCHER (Dresden) für die technische Bearbeitung sämtlichen Bildmaterials.

Literatur

- ANSORGE J. (2002): Revision of the „Trichoptera“ described by Geinitz and Handlirsch from the Lower Toarcian of Dobbertin (Germany) based on new material. — *Nova Supplementa Entomologica* **15**: 55-74.
- ARBOGAST R.T. (2006): A wild strain of *Plodia interpunctella* (HÜBNER) (Lepidoptera: Pyralidae) from farm-stored maize in South Carolina: Development under different temperature, moisture, and dietary conditions. — *Journal of Stored Products Research* **43** (2): 160-166.
- Assembling the Tree of Life (AToL) (2005): URL: <http://atol.sdsc.edu/index.htm>
- AYALA F.J. (1997) Vagaries of the molecular clock. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **94**: 7776-7783.
- BALDIZZONE G., LANDRY J.-F. & H. VAN DER WOLF (2006): Coleophoridae, Coleophorinae (Lepidoptera). — *World Catalogue of Insects* 8. Apollo Books, Stenstrup: 1-171.
- BECCALONI G.W., SCOBLE M.J., ROBINSON G.S. & B. PITKIN (Hrsg.) (2003): *The Global Lepidoptera Names Index (LepIndex)*. — <http://www.nhm.ac.uk/entomology/lepindex> [besucht: 22.07.2006]
- BERLOCHER S.H. & J.L. FEDER (2002): Sympatric speciation in phytophagous insects: Moving beyond controversy? — *Annual Review of Entomology* **47**: 773-815.
- BETHENOD M.-T., THOMAS Y., ROUSSET F., FRÉROT B., PÉLOZUELO L., GENESTIER G. & D. BOURGUET (2005): Genetic isolation between two sympatric host plant races of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* HÜBNER. II: assortative mating and host-plant preferences for oviposition. — *Heredity* **94**: 264-270.
- BOURGUET D., BETHENOD M.T., TROUVÉ C. & F. VIARD (2000): Host-plant diversity of the European corn borer *Ostrinia nubilalis*: what value for sustainable transgenic Bt maize? — *Proceedings of the Royal Society of London (B)* **267**: 1177-1184.
- BOVEY P. (1934): Recherches génétiques sur *Zygaena ephialtes* L. Résultats de croisements entre *Zygaena ephialtes* L. et sa variété peucedani Esp.: F₁, F₂ et croisements de retour. — *Revue Suisse de Zoologie* **41** (24): 397-403.
- BOVEY P. (1941): Contribution à l'étude génétique et biogéographique de *Zygaena ephialtes* L. — *Revue Suisse de Zoologie* **48** (1): 1-90, 1 Karte, 1 Taf.
- BOVEY P. (1948): Déterminisme génétique des formes orange chez *Zygaena ephialtes* (L.). — *Archiv der Julius Klaus Stiftung für Vererbungsforschung, Sozialanthropologie und Rassenhygiene* **23** (3/4): 499-502.
- BOVEY P. (1966): Le problème des formes orange chez *Zyg. ephialtes* L. — *Revue Suisse de Zoologie* **73** (fasc. 2, no. 9): 193-218, 1 Taf.
- BRAKEFIELD P.M. & T.G. LIEBERT (2000): Evolutionary dynamics of declining melanism in the peppered moth in The Netherlands. — *Proceedings of the Royal Society of London (B)* **267**: 1953-1957.
- BROWN J.W. (2005): Tortricidae (Lepidoptera). — *World Catalogue of Insects* 5. Apollo Books, Stenstrup: 1-741.
- BURGEFF H. (1921): Polymorphismus und Erbllichkeit bei *Zygaena ephialtes* (L.). — *Entomologische Zeitschrift, Frankfurt a.M.* **35**: 21-22, 26, 31, 35, 38-40, 43-44.
- CAMPBELL J.F. & R.T. ARBOGAST (2004): Stored-product insects in a flour mill: population dynamics and response to fumiga-

- tion treatments. — *Entomologia Experimentalis et Applicata* **112** (3): 217-225.
- CATERINO M.S., REED R.D., KUO M.M. & F.A.H. SPERLING (2001): A partitioned likelihood analysis of swallowtail butterfly phylogeny (Lepidoptera: Papilionidae). — *Systematic Biology* **50**: 106-127.
- CLEVE K. (1970): Die Erforschung der Ursachen für das Auftreten melanistischer Schmetterlingsformen im Laufe der letzten hundert Jahre. — *Zeitschrift für angewandte Entomologie* **65**: 371-378.
- COCKERELL T.D.A. (1919): Two interesting insects in Burmese amber. — *Entomologist* **52**: 193-195.
- COOK L.M. (2000): Changing views on melanic moths. — *Biological Journal of the Linnean Society* **69**: 431-441.
- COOK L.M. (2003): The rise and fall of the carbonaria form of the peppered moth. — *Quarterly Review of Biology* **78**: 399-417.
- COOK L.M., DENNIS R.L.H. & M. DOCKERY (2004): Fitness of insularia morphs of the peppered moth *Biston betularia*. — *Biological Journal of the Linnean Society* **82**: 359-366.
- COOK L.M., DENNIS R.L.H. & G.S. MANI (1999): Melanic morph frequency in the peppered moth in the Manchester area. — *Proceedings of the Royal Society of London (B)* **266**: 293-297.
- COOK L.M., RILEY A.M. & I.P. WOIWOD (2002): Melanic frequencies in three species of moths in post industrial Britain. — *Biological Journal of the Linnean Society* **75**: 475-482.
- DARWIN C. (1859): On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. — John Murray, London. [URL: <http://www.literature.org/authors/darwin-charles/the-origin-of-species/index.html>]
- DAVIS D.R. & P. GENTILI (2003): Andesianidae, a new family of monotrysian moths (Lepidoptera: Andesianoidea) from austral South America. — *Invertebrate Taxonomy* **17**: 15-26.
- DAVIS R.H. & A. NAHRSTEDT (1979): Linamarin and lotaustralin as the source of cyanide in *Zygaena filipendulae* L. (Lepidoptera). — *Comparative Biochemistry and Physiology* **64 B**: 395-397.
- DAVIS R.H. & A. NAHRSTEDT (1987): Biosynthesis of cyanogenic glucosides in butterflies and moths. Effective incorporation of 2-methylpropanenitrile and 2-methylbutanenitril into linamarin and lotaustralin by *Zygaena* and *Heliconius* species (Lepidoptera). — *Insect Biochemistry* **17**: 689-693.
- DOUZERY E.J.P., DELSUC F., STANHOPE M.J. & D. HUCHON (2003): Local molecular clocks in three nuclear genes: divergence times for rodents and other mammals, and incompatibility among fossil calibrations. — *Journal of Molecular Evolution* **57**: S201-S213.
- DRÈS M. & J. MALLET (2002): Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation. — *Proceedings of the Royal Society of London (B)* **357**: 471-492.
- DRYJA A. (1959): *Badania nad polimorfizmem Krasnika Zmienego (Zygaena ephialtes L.)*. — *Warschau*: 1-403, 7 Taf.
- DURDEN C.J. & H. ROSE (1978): Butterflies from the Middle Eocene. The earliest occurrence of fossil Papilionoidea (Lepidoptera). — *Pearce Sellards Series (Texas Memorial Museum, Austin)* **29**: 1-25.
- EDLESTON R.L. (1865): *Amphydasis betularia*. — *Entomologist* **2** (10): 150.
- EDWARDS M.A. (Hrsg.) (1990): *Zoological Record 1989/1990. Insecta Part D: Lepidoptera*. — BIOSIS Philadelphia & London. xx + 1-350.
- EDWARDS M.A. (Hrsg.) (1991): *Zoological Record 1990/1991. Insecta Part D: Lepidoptera*. — BIOSIS Philadelphia & London. xxvii + 1-584.
- EPSTEIN M.E. & J.W. BROWN (2003): Early stages of the enigmatic *Prodidactis mystica* (MEYRICK) with comments on its new family assignment (Lepidoptera: Prodidactidae). — *Zootaxa* **247**: 1-16.
- FABRICIUS J. C. 1775: *Systema entomologicae, sistens insectorum classes, ordines, genera, species, adjectis synonymis, locis, descriptionibus, observationibus*. — Kortii, Flensburgi et Lipsiae. i-xxx + 1-832.
- FRIEDLANDER T.P., REGIER J.C., MITTER C. & D.L. WAGNER (1996): A nuclear gene for higher level phylogenetics: phosphoenolpyruvate carboxykinase tracks mesozoic-age divergences within Lepidoptera (Insecta). — *Molecular Biology and Evolution* **13**: 594-604.
- FRIEDLANDER T.P., REGIER J.C., MITTER C., WAGNER D.L. & Q.Q. FANG (2000): Evolution of heteroneuran Lepidoptera (Insecta) and the utility of dopa decarboxylase for Cretaceous age phylogenies. — *Zoological Journal of the Linnean Society* **130**: 213-234.
- GAEDIKE R. & C.L. HAUSER (2003): *Ordnung Lepidoptera, Schmetterlinge*. — In: DATHE H.H. (Hrsg.), *Insecta. – Lehrbuch der Speziellen Zoologie* **1** (5). — Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg und Berlin: 672-733.
- GRANT B.S. (2004): Allelic melanism in American and British Peppered Moths. — *Journal of Heredity* **95** (2): 97-102.
- GRANT B.S. & L.L. WISEMAN (2002): Recent history of melanism in American peppered moths. — *Journal of Heredity* **93**: 86-90.
- GRIMALDI D.A. (1996): *Amber. Window to the past*. — Abrams, New York and American Museum of Natural History, New York: 1-216.
- GRIMALDI D.A. (1999): The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. — *Annals of the Missouri Botanical Garden* **86**: 373-406.
- GRIMALDI D.A., ENGEL M.S. & P.C. NASCIBENE (2002): Fossiliferous Cretaceous amber from Myanmar (Burma): Its discovery, biotic diversity, and palaeontological significance. — *American Museum Novitates* **3361**: 1-72.
- GRIMALDI D.A. & M.S. ENGEL (2005): *Evolution of the insects*. — Cambridge University Press. i-xvi + 1-755.
- GUILLAUMIN M. & H. DESCIMON (1976): La notion d'espèce chez les lépidoptères. — In: BOCQUET C., *Les Problèmes de l'Espèce dans le Règne Animal*. — Société zoologique de France, Paris.
- HAINES W.P., GIFFIN J. & D. FOOTE (2004): Rediscovery of five species of *Omiodes* GUENÉE (Lepidoptera: Crambidae) on Hawai'i Island. *Bishop Museum Occasional Papers* **79**: 45-49.
- HANNEMANN H.-J. (1956): Die Kopfmuskulatur von *Micropteryx* [sic] *calthella* (L.) (Lep.). Morphologie und Funktion. — *Zoologische Jahrbücher. Zeitschrift für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* **75**: 177-206.
- HENNIG W. (1950): *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. — Deutscher Zentralverlag, Berlin: 1-370.

- HERING E.M. (1957): Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa. Einschliesslich des Mittelmeerbeckens und der Kanarischen Inseln. — Dr. W. Junk, 's-Gravenhage.
- HOOPER J. (2003): Of moths and men: An evolutionary tale. The untold story of science and the peppered moth. — W.W. Norton & Company, New York & London. xx + 377 pp.
- HOWARTH F.G. & W.P. MULL (1992): Hawaiian insects and their kin. — Honolulu, University of Hawaii Press: 1-160.
- HÜBNER J. (1796-1833 [imprint „1796“]): Die Zünsler; nach der Natur geordnet, beschrieben und vorgestellt (continued by C. Geyer). — Sammlung europäischer Schmetterlinge **6**. Augsburg: [i]-[iv], [i-ii], [i-ii], 1-30, [i-ii], [i-iii], pls. 1-32.
- HUNDSDOERFER A.K., KITCHING I.J. & M. WINK (2005): A molecular phylogeny of the hawkmoth genus *Hyles* (Lepidoptera: Sphingidae, Macroglossinae). — Molecular Phylogenetics and Evolution **35**: 442-458.
- HURLES M.E., MATISOO-SMITH E., GRAY R.D. & D. PENNY (2003): Untangling oceanic settlement: the edge of the knowable. — Trends in Ecology and Evolution **18** (10): 531-540.
- HYDE J., MARTIN M.A., PRECKEL P.V. & C.R. EDWARDS (2001): The economics of bt corn: Adoption implications. — Purdue University Cooperative Extension Service, West Lafayette, Indiana. ID 219. [URL: <http://www.ces.purdue.edu/extmedia/ID/ID-219.pdf>]: 1-12.
- International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN) (2000): Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur. — Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg (N.F.) **34**: 1-232. (offizieller deutscher Text).
- JOBLING M.A. & C. TYLER-SMITH (2003): The human y-chromosome: An evolutionary marker comes of age. — Nature Reviews Genetics **4**: 598-612.
- JONES D.A., PARSONS J. & M. ROTHSCHILD (1962): Release of hydrocyanic acid from crushed tissues of all stages in the life-cycle of species of the Zygaeninae (Lepidoptera). — Nature **193**: 52-53.
- KAESTNER A. (1973): Lehrbuch der speziellen Zoologie. Band I: Wirbellose. 3. Teil B. — Gustav Fischer Verlag, Jena.
- KEGEL B. (2000): Die Ameise als Tramp. Von biologischen Invasoren. — Ammann Verlag, Zürich.
- KETTLEWELL H.B.D. (1961): The phenomenon of industrial melanism in Lepidoptera. — Annual Review of Entomology **6**: 245-262.
- KOZLOV M.V. (1989): New Lepidoptera (Papilionoidea) from Upper Jurassic and Lower Cretaceous. — Palaeontologicheskij Zhurnal **4**: 37-42 (in Russisch).
- KRENN H.W. & N.P. KRISTENSEN (2004): Evolution of proboscis musculature in Lepidoptera. — European Journal of Entomology **101**: 565-575.
- KRISTENSEN N.P. (1968): The morphological and functional evolution of the mouthparts in adult Lepidoptera. — Opuscula Entomologica **33**: 1-2.
- KRISTENSEN N.P. (1984): Studies on the morphology and systematics of primitive Lepidoptera. — Steenstrupia **10**: 141-191.
- KRISTENSEN N.P. (Hrsg.; 1998): Lepidoptera, Moths and Butterflies. Volume 1: Evolution, systematics, and biogeography. — In: FISCHER M. (Hrsg.), Handbook of Zoology. Volume IV Arthropoda: Insecta, Part 35. Walter de Gruyter, Berlin.
- KRISTENSEN N.P. (Hrsg.; 2003): Lepidoptera, Moths and Butterflies. Volume 2: Morphology, physiology and development. — In: FISCHER M. (Hrsg.), Handbook of Zoology. Volume IV Arthropoda: Insecta, Part 36. Walter de Gruyter, Berlin.
- KRISTENSEN N.P. & A.W. SKALSKI (1998): Palaeontology and phylogeny: pp. 7-25. — In: KRISTENSEN N.P. (Hrsg.), Lepidoptera, Moths and Butterflies. Volume 1: Evolution, systematics, and biogeography. In: FISCHER M. (Hrsg.), Handbook of Zoology. Volume IV Arthropoda: Insecta, Part 35. Walter de Gruyter, Berlin.
- LABANDEIRA C.C., DILCHER D.L., DAVIS D.R. & D.L. WAGNER (1994): Ninety-seven million years angiosperm-insect association: Palaeobiological insights into the meaning of coevolution. — Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA **91**: 12278-12282.
- LECOINTRE G. & H. LE GUYADER (2005): Biosystematik. Alle Organismen im Überblick. — Springer, Berlin und Paris. XII + 1-696.
- LEES D.R. (1981): Industrial melanism: Genetic adaptation of animals to air pollution. — In: BISHOP J.A. & L.M. COOK, Genetic consequences of man made change. — Academic Press, London: 129-176.
- LINNAEUS C. (1758): Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. — Laurentii Salvii, Holmiae. 1-824.
- LORENZ R.E. (1961): Biologie und Morphologie von *Micropterix calthella* (L.). — Deutsche entomologische Zeitschrift (N.F.) **8** (1-2): 1-23.
- MACKAY M.R. (1970): Lepidoptera in Cretaceous amber. — Science **167**: 379-380.
- MAJERUS M.E.N. (1998): Melanism: evolution in action. — Oxford University Press: 1-338.
- MAJERUS M.E.N., BRUNTON C.F.A. & J. STALKER (2000): A bird's eye view of the peppered moth. — Journal of Evolutionary Biology **13**: 155-159.
- MALLET J., BELTRÁN M., NEUKIRCHEN W. & M. LINARES (2007, im Druck): Natural hybridization in heliconiine butterflies: the species boundary as a continuum. — BMC Evolutionary Biology **7**: 28.
- MALTHUS T. (1798): An essay on the principle of population, as it affects the future improvement of society with remarks on the speculations of Mr. Godwin, M. Condorcet, and other writers. — Printed for J. Johnson, in St. Paul's Church-Yard, London. [URL: <http://www.esp.org>]: 8 + 1-126
- MARTEL C., RÉJASSE A., ROUSSET F., BETHENOD M.T. & D. BOURGUET (2003): Host-plant-associated genetic differentiation in northern french populations of the European corn borer. — Heredity **90**: 141-149.
- MARTINS-NETO R.G. & M.A. VULCANO (1989): Amphiesmenoptera (Lepidoptera + Trichoptera) na Formação Santana (Cretáceo Inferior) Bacia do riápe, Nordeste do Brasil. I – Lepidoptera (Insecta). — Anais de Academia Brasileira de Ciências **61**: 459-466.
- MAVÁREZ J., SALAZAR C.A., BERMINGHAM E., SALCEDO C., JIGGINS C.D. & M. LINARES (2006): Speciation by hybridization in *Heliconius* butterflies. — Nature **441**: 868-871.
- MAYR E. (2005): Das ist Evolution. — Goldmann, München: 1-378.
- MEGENS H.-J., VAN MOORSET C.H.M., PIEL W.H., PIERCE N.E. & R. DE JONG (2004): Tempo of speciation in a butterfly genus from Southeast Asian tropics, inferred from mitochondrial and nuclear DANN sequence data. — Molecular Phylogenetics and Evolution **31**: 1181-1196.

- MENDEL J.G. (1866). Versuche über Pflanzen-Hybriden. — Verhandlungen des naturforschenden Vereins in Brünn **4**, Abhandlungen 1865. [URL: http://www.biologie.uni-hamburg.de/b-online/d08_mend/mendel.htm]: 3-47
- MIKKOLA K. (1979): resting site selection of *Oligia* and *Biston* moths (Lepidoptera: Noctuidae and Geometridae). — *Annales Entomologici Fennici* **45** (3): 81-87.
- MITCHELL A., MITTER C. & J.C. REGIER (2006): Systematics and evolution of the cutworm moths (Lepidoptera: Noctuidae Noctuoidea): evidence from two protein-coding nuclear genes. — *Systematic Entomology* **31** (1): 21-46.
- MITTER C. & S. WELLER (2006): Phylogeny of Lepidoptera: A genomics-inspired, community collaboration. — URL: <http://leptree.net>.
- MÜLLER J.F.T. (1878): Ueber die Vortheile der Mimicry bei Schmetterlingen. — *Zoologischer Anzeiger* **1** (3): 54-55.
- NANSEN C., PHILLIPS T.W. & S. SANDERS (2004): Effects of height and adjacent surfaces on captures of Indian meal moth (Lepidoptera: Pyralidae) in pheromone-baited traps. — *Journal of Economic Entomology* **97** (4): 1284-1290.
- NAUMANN C.M., TARMANN G.M. & W.G. TREMEWAN (1999): The Western palaeartic Zygaenidae (Lepidoptera). — *Apollo Books*, Stenstrup: 1-304.
- NAZARI V., ZAKHAROV E.V. & F.A.H. SPERLING (2007): Phylogeny, historical biogeography, and taxonomic ranking of Parnassiinae (Lepidoptera, Papilionidae) based on morphology and seven genes. — *Molecular Phylogenetics and Evolution* **42**: 131-156.
- NUSS M., KARSHOLT O. & M. MEYER (1998): A taxonomic revision of the Scopariinae from the Macaronesian Region (Lepidoptera: Pyraloidea: Crambidae). — *Entomologica Scandinavica* **28** (1997) (4): 509-551.
- POVOLNY D. (1999): Mendelian Dihybridism in Central European polymorphic populations of aposematic burnet-moth *Zygaena ephialtes* (LINNAEUS, 1767) and its Müllerian-Batesian Mimicry (Lepidoptera: Zygaenidae). — *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis* **47** (4): 41-66.
- POVOLNY D. & J. PJIÁČEK (1949): Příspěvek k otázké polymorphismu *Zygaena ephialtes* L. — *Přírodovědeckého Sborníku Ostravského Kraje* **10** (4): 1-11.
- RASNITSYN A.P. (1983): First find of a moth from the Jurassic. — *Doklady Akademie Nauk SSSR* **84**: 467-471. (in Russisch)
- REGIER J.C., MITTER C., FRIEDLANDER T.P. & R.S. PEIGLER (2001): Phylogenetic relationships and evolution of hostplant use in Sphingidae (Lepidoptera). — *Molecular Phylogenetics and Evolution* **20**: 311-325.
- REICHEL E.R. (1958): *Zygaena ephialtes* L. I. Formenverteilung und Rassengrenzen im niederösterreichischen Raum. — *Zeitschrift der Wiener entomologischen Gesellschaft* **43** (11): 250-265, Karten 1-2.
- REISS H. & W.G. TREMEWAN (1967): A systematic catalogue of the genus *Zygaena* FABRICIUS (Lepidoptera: Zygaenidae). — *Series entomologica 2*. Dr. W. Junk, Den Haag: xvi + 1-329.
- ROELOFS W.L., DU J.-W., TANG X.-H., ROBBINS P.S. & C.J. ECKENRODE (1985): Three European corn borer populations in New York based in sex pheromones and voltinism. — *Journal of Chemical Ecology* **11** (7): 829-836.
- ROELOFS W.L., GLOVER T., TANG X.-H., SRENG I., ROBBINS P., ECKENRODE C., LÖFSTEDT C., HANSSON B.S. & B.O. BENGSSON (1987): Sex pheromone production and perception in European corn borer moths is determined by both autosomal and sex-linked genes. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **84**: 7585-7589.
- SALAZAR C.A., JIGGINS C.D., ARIAS C.F., TOBLER A., BIRMINGHAM E. & M. LINARES (2005): Hybrid incompatibility is consistent with a hybrid origin of *Heliconius heurippa* HEWITSON from its close relatives, *Heliconius cydno* DOUBLEDAY and *Heliconius melpomene* LINNAEUS. — *Journal of Evolutionary Biology* **18**: 247-256.
- SBORDONI V. & L. BULLINI (1971): Further observations on the Mimikry in *Zygaena ephialtes* (Lepidoptera, Zygaenidae). — *Fragmenta entomologica* **8**: 49-56, Taf. 1-2.
- SBORDONI V., BULLINI L., SCARPELLI G., FORESTIERO S. & M. RAMPINI (1979): Mimikry in the burnet moth *Zygaena ephialtes*: population studies and evidence of a Batesian-Müllerian situation. — *Ecological Entomology* **4**: 83-93, Taf. 1.
- SCHNEE H. (2007): Neues vom Maiszünsler (*Ostrinia nubilalis*) in Sachsen. — *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes* **59** (im Druck).
- SHOJAADDINI M. (2005): Effects of moisture content of pistachio kernels on development and fecundity of Indian meal moth, *Plodia interpunctella* HÜBNER. — *Belgian Journal of Entomology* **7** (1): 71-80.
- SKALSKI A.W. (1976): Les lépidoptères fossils de l'ambre. Etat actuel de nos connaissances. — *Linneana Belgica* **6-7**: 154-169; **8**: 195-208; **9**: 221-233.
- SKALSKI A.W. (1979): Records of oldest Lepidoptera. — *Nota lepidopterologica* **2**: 61-66.
- SKALSKI A.W. (1984): A new Lower Cretaceous Lepidoptera (Homoneura). — *Bulletin of the Polish Academy of Sciences, Biological Sciences* **32**: 389-392.
- SKALSKI A.W. (1990): Lepidoptera in fossil resins with emphasis on new investigations. — *Prace Muzeum Ziemi* **41**: 163-164.
- SPERLING F.A.H. (1990): Natural hybrids of *Papilio* (Insecta: Lepidoptera): poor taxonomy or interesting evolutionary problem? — *Canadian Journal of Zoology* **68**: 1790-1799.
- STEWART R.C. (1977): Industrial and non-industrial melanism in the peppered moth *Biston betularia* L. — *Ecological Entomology* **2**: 231-243.
- SWEZEY O.H. (1907): The sugar-cane leaf roller (*Omiodes accepta*) with an account of allied species and natural enemies — *Hawaiian Sugar cane Planters' Association, Experiment Station Entomological Bulletin* **5**: 1-60, Fig. 1-3, Taf. 1-6.
- TREMEWAN W.G. (2006): Ecology, Phenotypes and the Mendelian genetics of burnet moths (*Zygaena* FABRICIUS, 1775). — *GEM Publishing Company*, Wallingford: 1-390.
- TUTT J.W. (1896): *British moths*. — *George Routledge*, London.
- WAHLBERG N. (2006): That awkward age for butterflies: Insights from the age of the butterfly subfamily Nymphalinae (Lepidoptera: Nymphalidae). — *Systematic Biology* **55** (5): 703-714.
- WAHLBERG N., BROWER A.V.Z. & S. NYLIN (2005): Phylogenetic relationships and historical biogeography of tribes and genera in the subfamily Nymphalinae (Lepidoptera: Nymphalidae). — *Biological Journal of the Linnean Society* **86**: 227-251.
- WEITSCHAT W. & W. WICHARD (1998): *Atlas der Pflanzen und Tiere im Baltischen Bernstein*. — *Friedrich Pfeil*, München: 1-256.

- WHALLEY P.E.S. (1978): New taxa of fossil and recent Micropterigidae with a discussion of their evolution and a comment on the evolution of the Lepidoptera (Insecta). — *Annals of the Transvaal Museum* **31**: 72-86.
- WHALLEY P.E.S. (1985): The systematics and palaeogeography of the Lower Jurassic insects of Dorset, England. — *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology* **39**: 107-189.
- WIEGMANN B.M., MITTER C., REGIER J.C., FRIEDLANDER T.P., WAGNER D.M. & E.S. NIELSEN (2000): Nuclear genes resolve Mesozoic-aged divergences in the insect order Lepidoptera. — *Molecular Phylogenetics and Evolution* **15**: 242-259.
- WIEGMANN B.M., REGIER J.C. & C. MITTER (2002): Combined molecular and morphological evidence on phylogeny of the earliest lepidopteran lineages. — *Zoologica Scripta* **31**: 67-82.
- WITTHOHN K. & C.M. NAUMANN (1987): Cyanogenesis – a general phenomenon on the Lepidoptera? — *Journal Chemical Ecology* **13**: 1789-1809.
- ZAKHAROV E.V., CATERINO M.S. & F.A.H. SPERLING (2004): Molecular phylogeny, historical biogeography, and divergence time estimates for swallowtail butterflies of the genus *Papilio* (Lepidoptera: Papilionidae). — *Systematic Biology* **53** (2): 193-215.
- ZIMMERMAN E.C. (1958): Lepidoptera: Pyraloidea. — *Insects of Hawaii* **8**. University of Hawaii Press, Honolulu. xii + 1-456.
- ZIMMERMAN E.C. (1960): Possible evidence of rapid evolution in Hawaiian moths. — *Evolution* **14** (1): 137-138.
- ZUCKERKANDL E. & L. PAULING (1965): Evolutionary Divergence and Convergence in Proteins. — In: BRYSON V. & H.J. VOGEL, *Evolving Genes and Proteins*. Academic Press, New York.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Matthias NUSS
 Staatliche Naturhistorische Sammlungen Dresden
 Museum für Tierkunde
 Königsbrücker Landstr. 159
 01109 Dresden
 Germany
 E-Mail: matthias.nuss@snsd.smwk.sachsen.de

Ameisen und ihre Evolution

J. HEINZE

Abstract: The evolution of ants. Ants (Formicidae) are among the greatest successes in animal evolution. They are nearly ubiquitous and play a dominant role in almost all terrestrial ecosystems, from tropical rainforests to the tundra-taiga ecotone. One obvious reason for their evolutionary triumph is sociality: all ants live in societies, which are characterized by a seemingly perfect division of labour between reproductives (queens) and non-reproductives (workers). Aim of this paper is to give a short overview on two aspects of ant evolution: the evolutionary mechanisms underlying the origin of cooperation and apparent altruism in social insects in general and the course of the diversification of ants during the last 100 million years as reflected in the fossil record.

Today most evolutionary biologists agree that the origin of animal societies with sterile castes is explained by "inclusive fitness theory" (HAMILTON 1964), according to which "genes for altruistic behaviour" can spread in a population when an individual instead of reproducing helps a relative and in this way significantly increases the number of the relative's offspring. Relatedness and the costs and benefits of helping therefore play a fundamental role in the evolution of non-reproducing workers. The importance of inclusive fitness is nicely documented by the dynamics of kin conflicts, which under certain circumstances govern the life in insect societies.

Haplodiploid sex determination, i.e., the development of unfertilised eggs to males and of fertilised eggs to females, has long been considered to be one of the driving forces in the multiple convergent evolution of sociality in the Hymenoptera. However, its role and the importance of the resulting relatedness asymmetries are currently questioned, and other characters of aculeate Hymenoptera, such as the occurrence of a strong sting in females, intensive maternal brood care, and nest provisioning might have been more decisive in the early evolution of social bees, wasps, and ants.

The oldest known ant fossils are from 100 million year old Cretaceous amber, and according to a recent phylogenetic analysis the origin of the monophylum Formicidae may date back as far as the middle Jurassic. Ants were much less abundant during these early periods than they are today. Their diversification and radiation is assumed to have taken speed with the advance of the angiosperms and respective herbivorous invertebrates that became available as prey for predatory ants, and the evolution of trophobiotic interactions with plant-sap feeding insects.

Key words: Ants, social evolution, inclusive fitness, radiation, haplodiploidy.

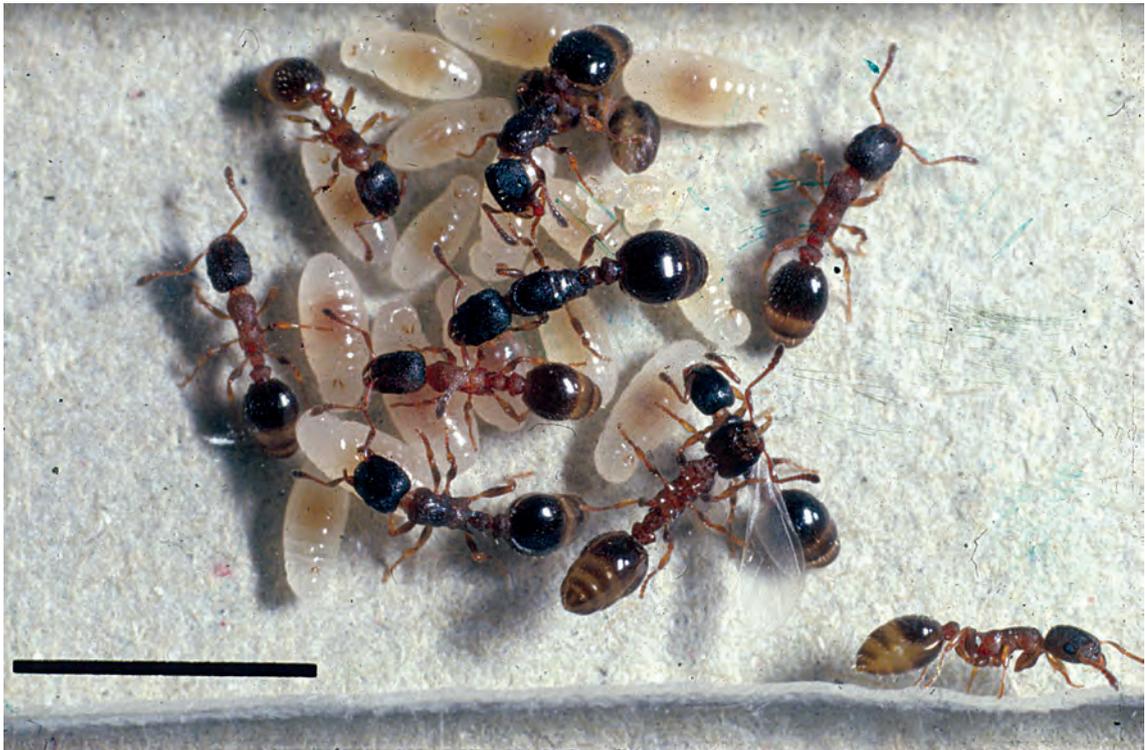
Einleitung

Ameisen (Formicidae) gehören weltweit zu den am weitesten verbreiteten und ökologisch erfolgreichsten Landtieren. Sie treten in nahezu allen terrestrischen Lebensräumen auf und spielen in fast allen Ökosystemen eine wichtige Rolle, von den Regenwäldern Südamerikas und afrikanischen Savannen bis hin zu den Nadelwäldern der nördlichen Hemisphäre. Nach einer viel zitierten Schätzung stellen sie in tropischen Regenwäldern gemeinsam mit den Termiten rund 1/4 der tierischen Biomasse, und auch aus den Mischwäldern gemäßiger Breiten sind sie als Räuber kleiner Wirbelloser und Beutetiere für größere Insekten und viele Wirbeltiere nicht wegzudenken (WILSON 1971; HÖLDOBLER & WILSON 1990).

Der evolutionäre Erfolg von Ameisen hat seine Ursache sicherlich in ihrem außergewöhnlichen Sozialverhalten. Im Gegensatz zu den meisten anderen Tier-

arten leben Ameisen immer in Gruppen zusammen. Einzige Ausnahme hiervon ist die kurze Phase der Koloniegründung durch Jungköniginnen. „Ameisenstaaten“ bestehen je nach Art aus einer oder mehreren Königinnen und Dutzenden, Tausenden oder sogar Millionen von Arbeiterinnen (Abb. 1). Sie sind durch eine effiziente Arbeitsteilung gekennzeichnet, in der die Königinnen Eier legen und die Arbeiterinnen die Brut der Königinnen aufziehen, sie mit Nahrung versorgen, das Nest gegen Feinde verteidigen und selbst zeitlebens meist keine Nachkommen produzieren. Männliche Tiere spielen im sozialen Leben dieser Staaten nur eine geringe Rolle: sie beteiligen sich nicht an den Arbeiten im Nest und sterben kurz nach der Paarung mit den Jungköniginnen. Ihr Spermium wird aber über Jahre oder sogar Jahrzehnte in einer Samentasche (Receptaculum seminis) im Hinterleib der Königin aufbewahrt und kann noch 20 oder 25 Jahre nach der Paarung Eier befruchten.

Abb. 1: Labornest einer nordamerikanischen *Leptothorax*-Art mit Arbeiterinnen, Königin (auf dem Bruthaufen in der Mitte des Nests), einer geflügelten Jungkönigin (teilweise von einer Arbeiterin verdeckt) und Larven. Natürliche Kolonien umfassen ebenfalls nur wenige Dutzend Individuen.



Beim Betrachten des störungsfreien Verkehrs auf einer Ameisenstraße, des fließbandartigen Blatttransports durch Blattschneiderameisen oder der sorgfältig aufeinander abgestimmten Brutpflege im Nest wird klar, dass ein reibungsloses Zusammenleben so vieler Individuen gut ausgeprägte Mechanismen der Kommunikation voraussetzt. Ameisen verständigen sich durch chemische Signale (Pheromone), die an den unterschiedlichsten Stellen des Körpers in speziellen Drüsen hergestellt wer-

den. Manche Pheromone markieren Nest, Territorium oder den Weg zur Futterquelle, andere dienen der Alarmierung der Nestgenossinnen oder sind Erkennungssignal der Königin (HÖLLDOBLER & WILSON 1990).

Abb. 2: Aggressive Interaktionen im Ameisenstaat. Im oberen Bild schlägt eine dominante *Leptothorax*-Arbeiterin (links) eine sich subordinat duckende Arbeiterin mit ihren Antennen, im unteren Bild (Foto: K. Kolmer) versuchen zwei *Pachycondyla*-Königinnen, sich gegenseitig zu stechen. Aggressive Interaktionen führen zur Ausbildung von Hierarchien im Staat, in denen die ranghohen Individuen ihre Interessen auf Kosten der rangniederen Individuen durchsetzen.



Trotz der scheinbaren Harmonie im Staat können einzelne Individuen unterschiedliche Interessen haben, was die Aufteilung der Reproduktion oder die Aufzucht von weiblichen und männlichen Geschlechtstieren betrifft. Dadurch kommt es zu Konflikten zwischen der Königin und den Arbeiterinnen, zwischen Königinnen und auch innerhalb der Arbeiterinnenschaft. Sie äußern sich gelegentlich in offener Aggression (Abb. 2), in der Ausbildung von Dominanzhierarchien und im Fressen von Eiern und Brut und bestimmen maßgeblich die Struktur des Staates, der oft von gegenseitiger Kontrolle, Manipulation und Gegenmanipulation geprägt ist (HEINZE et al. 1994; BOURKE & FRANKS 1995; CROZIER & PAMILO 1996; HEINZE 2004; RATNIEKS et al. 2006).

Die Rolle von Ameisen in Ökosystemen, ihre Artenvielfalt und die Mechanismen, die ihrer Arbeitsteilung und ihrer leistungsfähigen Kommunikation zugrunde liegen, werden seit langem gründlich von Wissenschaftlern untersucht. Genauso intensiv wird aber auch die Entstehung ihrer Kooperation untersucht, denn hier bestehen augenscheinliche Parallelen zwischen den Ameisen und anderen sozialen Insekten einerseits und andererseits den wenigen Wirbeltieren, die in kooperativen Gruppen zusammenleben – inklusive des Menschen. Ob diese Ähnlichkeiten rein zufällig sind oder

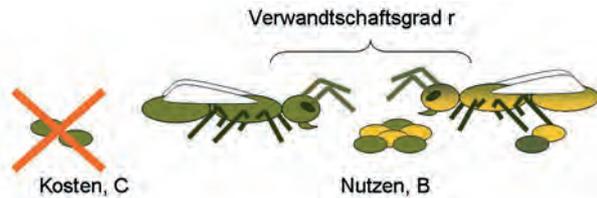


Abb. 3: Versinnbildlichung der „inclusive fitness theory“ HAMILTONS (1964). Anstatt selbst zwei Eier zu legen und zu erwachsenen Nachkommen heranzuziehen, hilft das linke Individuum einer Verwandten und führt dazu, dass sie zusätzlich zu ihren zwei Nachkommen sechs weitere produzieren kann. Ein solches, vermeintlich altruistisches Verhalten kann sich ausbreiten, wenn die Kosten der Hilfe (C) kleiner sind als der mit dem Verwandtschaftsgrad r gewichtete Nutzen (B): $C < rB$.

von den gleichen, grundlegenden Mechanismen der Evolution bedingt werden, kann nur die genaue Analyse der Entstehung und Aufrechterhaltung der Kooperation bei Tieren beantworten. Die hierbei zentrale Frage nach dem Ursprung von Ameisenstaaten beinhaltet zwei Aspekte, nämlich zum einen den der evolutionsbiologischen Prozesse, die eine Zusammenarbeit zwischen an sich egoistischen Individuen und die Aufgabe ihrer Autonomie überhaupt möglich gemacht haben, zum anderen den der tatsächlichen Vorgänge bei der Evolution von einzeln lebenden Vorfahren zu modernen Ameisenstaaten. Beide Aspekte sollen im Folgenden näher untersucht werden.

Egoistische Gene für altruistisches Verhalten

Fast ausnahmslos stimmen Biologen darin überein, dass DARWINs Evolutionstheorie und die darauf aufbauenden Theorien des „Neodarwinismus“ die Entstehung der vielfältigen Erscheinungsformen und Merkmale von Lebewesen am besten erklären (z. B. FUTUYMA 2005, KUTSCHERA 2006). Nach DARWIN (1859) konkurrieren Individuen miteinander ständig um Nahrung, Wasser, Schlafplätze und Paarungspartner, und sie müssen mit Krankheitserregern und Räubern fertig werden. Diejenigen, die in diesem „Kampf ums Dasein“ („struggle for life“, DARWIN 1859) auf Grund besonderer genetischer Merkmale erfolgreicher sind als andere, können mehr Nachkommen produzieren und damit auch mehr Kopien ihrer Gene in die nächste Generation vererben. Auf Dauer setzen sich somit diejenigen Gene in der Evolution durch, die den Organismus am besten an die Umwelt und den Konkurrenzkampf angepasst sein lassen. DAWKINS (1976) beschreibt dies mit seiner Metapher des „egoistischen Gens“.

Für Gene, die zu aufopferndem (altruistischen) oder gar selbstmörderischem Verhalten führen, wie etwa zum Stich der Honigbiene oder zur Explosion der sekretge-

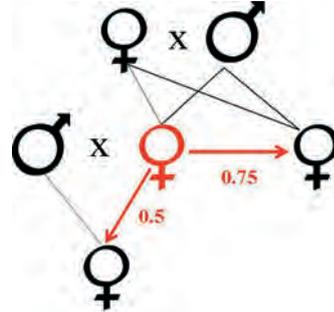


Abb. 4: Verwandtschaftsgrade, die sich aus der Haplodiploidie der Hymenopteren ergeben. Ein Hymenopterenweibchen ist mit seinen eigenen Nachkommen weniger eng verwandt ($r = 0.5$) als mit einer Schwester ($r = 0.75$).



Abb. 5: Ameise im baltischen Bernstein. Foto: S. Buchhauser.

füllten Arbeiterinnen der tropischen Ameise *Camponotus saundersi*, scheint in DARWINs Evolutionstheorie kein Platz zu sein. Wie sollten sich denn Gene durchsetzen, die bewirken, dass eine Ameisenarbeiterin sich nicht fortpflanzt, sondern für den Staat umbringt? Obwohl bereits DARWIN (1859) einen möglichen Ausweg aus diesem vermeintlichen Dilemma der Evolutionsbiologie skizziert hatte, wurde die Entstehung von Kooperation und Altruismus bei Tieren noch lange im Sinne LORENZ' (1963) „Selektion zum Wohl der Art“ interpretiert. Erst in den 60er Jahren machten WILLIAMS (1966) und andere Evolutionsbiologen deutlich, dass diese Vorstellungen nicht haltbar sind und die dauerhafte Entstehung von Kooperation und Altruismus nicht erklären können.

Einfacher und korrekter lassen sich solche Phänomene vom Standpunkt „egoistischer Gene“ aus verstehen. Für ein Gen in einem Organismus macht es keinen Unterschied, ob seine Kopien über die direkten Nachkom-

men des Organismus oder indirekt über die Nachkommen naher (Bluts)Verwandter weitergegeben werden (HAMILTON 1964). Nehmen wir an, eine besondere Genvariante (Allel) an einem bestimmten Genort führe dazu, dass ein Individuum auf eigene Nachkommen verzichtet, stattdessen aber einem Verwandten bei der Brutaufzucht hilft und dadurch die Anzahl der Nachkommen des Verwandten erhöht. Ein solches Allel kann sich erfolgreich in der Population ausbreiten, wenn in den, durch die Hilfe entstandenen, zusätzlichen Nachkommen mehr Kopien des Allels vorhanden sind als in den eigenen Nachkommen des Helfers vorhanden gewesen wären. Für die erfolgreiche Entstehung dieses vermeintlich altruistischen Verhaltens muss daher die Ungleichung $C < rB$ erfüllt sein, wobei C für die Kosten der Hilfe steht (Anzahl der direkten Nachkommen, die nicht produziert werden), B für den Nutzen der Hilfe (Anzahl der durch die Hilfe vom Empfänger der Hilfe produzierten Nachkommen) und r für die Verwandtschaft zwischen Helfer und Empfänger (Abb. 3). Die Verwandtschaft ist wiederum ein Maß für die Wahrscheinlichkeit, dass beide Individuen von gemeinsamen Vorfahren abstammungsidetische Kopien des Allels erhalten haben. Was auf der Ebene des Individuums wie Altruismus aussieht, ist auf der Ebene der Gene tatsächlich eine Möglichkeit der indirekten, egoistischen Ausbreitung.

Es mag eingewandt werden, dass diese Theorie der Verwandtenselektion (HAMILTON 1964) zwar tadellos auf dem Papier funktioniert, bisher aber noch kein einziges „Gen für altruistisches Verhalten“ identifiziert worden ist. Dies wird vermutlich auch so bleiben, denn genauso wenig, wie es **das eine** Gen für Aggression, für Intelligenz oder für den Stoffwechsel gibt, wird auch das komplexe Verhalten von Arbeiterinnen sozialer Insekten von Dutzenden oder Hunderten von Genen beeinflusst. Die erfolgreiche Züchtung von Haustieren mit besonderen Eigenschaften zeigt aber, dass auch komplexe Merkmale, die von vielen und bislang nicht einzeln ansprechbaren Genen bestimmt werden, eine erbliche Basis haben können und durch entsprechende Selektionsdrücke verstärkt oder abgeschwächt werden. Das Bild des „Gens für Altruismus“ ist daher ebenso eine Metapher wie das des „egoistischen Gens“, um nur schwer in exakte Worte zu fassende, populationsgenetische Vorgänge zu beschreiben.

Theoretisch könnte Altruismus auch zwischen Individuen entstehen, die nicht miteinander verwandt sind, aber durch Zufall in einem Altruismus-Gen (oder Gen-Komplex) übereinstimmen (HAMILTON 1964). DAWKINS (1976) beschrieb dies anschaulich als „Grüner-Bart-Effekt“. Individuen mit einem besonderen Erkennungsmerkmal, in DAWKINS' Beispiel eben einem grünen Bart, verzichten auf die eigene Fortpflanzung und helfen ande-

ren Grünbärtigen. Dadurch wird die Häufigkeit des Allels für grüne Bärte in der Population ansteigen. Allerdings ist der genetische Egoismus dieses Allels mit Kosten für alle anderen Gene im Genom des Helfers verbunden, da sie in den Nachkommen eines unverwandten Grünbärtigen nur mit einer geringeren Wahrscheinlichkeit in abstammungsidetischen Kopien vorliegen als in den direkten Nachkommen des Helfers. Durch die sich dadurch ergebenden Konflikte innerhalb des Genoms sollten Grüne-Bart-Allele rasch wieder verschwinden. Sind Helfer und Empfänger jedoch miteinander verwandt, so liegen alle Gene des Helfers mit der gleichen Wahrscheinlichkeit in abstammungsidetischen Kopien im Empfänger vor und intragenomische Konflikte bleiben aus. Ohne eine Verwandtschaftsbeziehung zwischen dem Helfer und dem Empfänger der Hilfe kann ein Verzicht auf die eigene Reproduktion in der Evolution auf Dauer nicht bestehen (FOSTER et al. 2006).

Es ist einleuchtend, dass Altruismus-Gene einen Organismus nicht in jeder Situation gleichermaßen beeinflussen dürfen, denn sonst würden alle Verwandten versuchen, sich gegenseitig zu helfen und niemand würde sich mehr fortpflanzen. Vielmehr muss sich der gleiche Genotyp unter unterschiedlichen Umweltbedingungen zum Helfer oder zum Empfänger der Hilfe entwickeln können. Die Kastendifferenzierung bei sozialen Insekten ist tatsächlich eines der besten Beispiele für eine solche „phänotypische Plastizität“ (WEST-EBERHARD 2003): befruchtete Eier, die sich zu Königinnen oder Arbeiterinnen entwickeln, unterscheiden sich meist nicht in ihrer genetischen Ausstattung, sondern nur darin, welche Gene zu welchem Zeitpunkt angeschaltet sind und welche nicht. Untersuchungen an Larven von Honigbienen, Hummeln und Termiten zeigen, dass in der sensitiven Phase der Kastendetermination unter anderem regulatorische Gene und Gene für Stoffwechsellzyme unterschiedlich stark aktiv sind (EVANS & WHEELER 2000; SCHARF et al. 2003; PEREBOOM et al. 2005). Ob eine weibliche Larve zur Jungkönigin oder zur Arbeiterin heranwächst, wird durch Umwelteinflüsse, wie Temperatur und Nahrungsverfügbarkeit, und durch das Vorhandensein ein Königin bestimmt. Bei den meisten Arten entstehen Jungköniginnen erst dann, wenn der Staat eine bestimmte Größe erreicht hat und es ausreichend Arbeiterinnen gibt, um die Brut der Königin zu versorgen.

Haplodiploidie und Verwandtenselektion

Der Verwandtschaftsgrad r ist einer der drei Faktoren in HAMILTONS Ungleichung $C < rB$, die die Evolution von Kooperation und altruistischem Verhalten beschreibt. Hilfe kann sich bei einem entsprechend günstigen Kosten-Nutzen-Verhältnis auch bei niedriger Ver-

wandschaft auszahlen. Falls ein Weibchen keinen Paarungspartner oder keine Nistmöglichkeit findet und kein enger Verwandter in seiner Nähe ist, so kann es Kopien der eigenen Gene immer noch besser dadurch indirekt verbreiten, dass es einer Cousine bei der Birtaufzucht hilft, als wenn es gar nichts tut. Ein hoher Verwandtschaftsgrad erleichtert aber die Entstehung von Altruismus.

Bei den meisten staatenbildenden Insekten, nämlich den sozialen Hymenopteren (Bienen, Wespen und Ameisen) liegen besonders enge Verwandtschaftsverhältnisse zwischen Schwestern vor. Dies ist auf die haplodiploide Geschlechtsbestimmung zurückzuführen: Männchen entstehen aus unbefruchteten Eiern, sind haploid und vererben ihren einen Chromosomensatz komplett an ihre Töchter. Weibchen entstehen aus befruchteten Eiern, sind diploid und geben nur die Hälfte ihrer Gene an ihre Nachkommen weiter. Schwestern stimmen daher in 50 % ihrer von der Mutter geerbten Gene und in 100 % der väterlichen Gene überein (Abb. 4). Im Mittel ergibt sich somit eine Übereinstimmung von 75 %, d. h. ein Verwandtschaftsgrad r von 0.75. Im Gegensatz dazu beträgt der Verwandtschaftsgrad von Geschwistern beim Menschen und anderen Tieren, bei denen sowohl Männchen wie Weibchen diploid sind, nur 0.5.

Die speziellen Verwandtschaftsverhältnisse bei Hymenopteren und die sich darüber hinaus aus der Haplodiploidie ergebenden Phänomene, wie etwa, dass Männchen keine Söhne und keine Väter haben, spielen in Überlegungen zu Konflikten in Insektenstaaten eine wichtige Rolle. Welche Bedeutung der Haplodiploidie in der Evolution und Aufrechterhaltung und Strukturierung von Insektenstaaten zukommt, ist aber nicht eindeutig geklärt (REEVE 1993; JAFFE 2001; KORB & HEINZE 2004). Wegen der Haplodiploidie ist ein Hymenopterenweibchen mit seinen eigenen Nachkommen zu $r = 0.5$ verwandt, also weniger eng als mit seinen Schwestern ($r = 0.75$; Abb. 4). Scheinbar kann es daher Kopien seiner Gene besser dadurch verbreiten, dass es als Arbeiterin auf die eigenen Nachkommen verzichtet und seiner Mutter, der Königin, bei der Aufzucht zusätzlicher, fortpflanzungsfähiger Schwestern (Jungköniginnen) hilft. Hierin wird gelegentlich die Ursache dafür gesehen, dass Sozialverhalten bei Haplodiploiden mehr als zehnmals unabhängig voneinander entstanden ist, bei Tieren mit anderen Mechanismen der Geschlechtsbestimmung – darunter Termiten und Nacktmullen – aber nur fünf- oder sechsmal. Leider ist diese nahe liegende Erklärung in mehrfacher Hinsicht zu oberflächlich. Zum einen sind die dargestellten Verwandtschaftsverhältnisse nur für Staaten mit einer einzigen Königin (Monogynie), die sich nur mit einem Männchen ge-

paart hat (Monandrie), gültig. Vor allem bei Ameisen kommen aber sehr häufig Staaten mit vielen Königinnen vor (Polygynie), und bei einigen sozialen Insekten, beispielsweise Honigbienen, Blattschneider- und Wanderameisen, paaren sich die Königinnen mit mehreren Männchen (Polyandrie). Zum anderen haben wir die Rechnung ohne die männlichen Tiere aufgestellt. Mit ihren Brüdern sind Hymenopterenweibchen nur zu 0.25 verwandt, und wenn die Königin gleich viele Söhne wie Töchter produziert, mittelt sich die Verwandtschaft zwischen Arbeiterinnen und ihren Geschwistern zu 0.5. Der vermeintliche Vorteil aus der Haplodiploidie geht dadurch verloren.

Der erste Einwand kann teilweise dadurch entkräftet werden, dass Polygynie und Polyandrie vielleicht abgeleitete Merkmale sind, die erst sekundär und lange nach der eigentlichen Staatenbildung entstanden sind. Haben Arbeiterinnen im Lauf der Evolution monogynen und monandrischer Staaten erst einmal die Fähigkeit, sich zu paaren und befruchtete Eier zu legen, verloren, dann können sie ihre Fitness auch dann nur noch durch die Aufzucht der weiblichen Nachkommen der Königin erhöhen, wenn sich diese mehrfach verpaart haben sollte. Polygynie und Polyandrie sind tatsächlich mehrfach unter besonderen Lebensbedingungen aus Monogynie und Monandrie entstanden, während eine Rückkehr zu den ursprünglichen Verhältnissen eher selten vorkommt (HEINZE & FOITZIK, Manuskript). Polygynie scheint begünstigt zu sein, wenn die Überlebenswahrscheinlichkeit von Jungköniginnen bei der solitären Koloniegründung gering ist. In Gegenden mit langen, kalten Wintern, wie beispielsweise in Nordskandinavien oder Ostsibirien, sind die meisten Ameisenarten polygyn, und neue Kolonien entstehen durch Abspaltung von Königinnen und Arbeiterinnen aus etablierten Kolonien (HEINZE 1993).

Arbeiterinnen könnten die niedrige Verwandtschaft zu den Brüdern prinzipiell ausgleichen, indem sie unbefruchtete Eier zu eigenen Söhnen heranziehen. Bei den meisten Bienen, Wespen und Ameisen können sich Arbeiterinnen zwar nicht paaren und daher auch keine Töchter aus befruchteten Eiern produzieren, sie haben aber Ovarien und können aus unbefruchteten Eiern Söhne aufziehen. Dennoch durchbrechen Arbeiterinnen nur bei wenigen Arten das reproduktive Monopol der Königin (HAMMOND & KELLER 2004; HEINZE 2004). Hier gilt erneut, dass die heutige Situation vielleicht nicht die Verhältnisse bei der Entstehung von Insektenstaaten widerspiegelt. Damit die aus der Haplodiploidie resultierenden asymmetrischen Verwandtschaftsverhältnisse die Evolution der Staatenbildung fördern konnten, müssten einzelne, vielleicht ungepaarte Weibchen vorzugsweise männliche Nachkommen,

Weibchen, deren erste Töchter ihnen als Arbeiterinnen halfen, aber weibliche Nachkommen produziert haben.

In den Diskussionen darüber, welche Kräfte die Evolution der Staatenbildung bei Hymenopteren vorangetrieben haben, sind in den letzten Jahren verstärkt ökologische Faktoren an die Stelle der Haplodiploidie getreten, Faktoren, die letztlich das Verhältnis von Kosten und Nutzen in HAMILTONS Ungleichung bestimmen. Insbesondere sind hier das Vorhandensein eines stabilen Nests für die Brut und die Vorteile, die sich aus der Arbeitsteilung zwischen einem Individuum, das im sicheren Nest die Brut bewacht, und einem anderen, das Nahrung herbeischafft, zu nennen. Die Betonung von Kosten und Nutzen der Hilfe unabhängig von der Höhe des Verwandtschaftsgrads erleichtert es, die Entstehung von Tierstaaten auch bei Organismen zu erklären, die nicht haplodiploid sind. Hierzu gehören die Termiten, die immerhin die älteste und neben den Ameisen erfolgreichste Gruppe sozialer Insekten sind. Frühe Versuche, bei Termiten aufgrund von Inzuchtzyklen oder genetischen Besonderheiten der Geschlechtschromosomen Verwandtschaftsasymmetrien wie bei den haplodiploiden Bienen, Wespen und Ameisen nachzuweisen, durch die Geschwister untereinander enger verwandt gewesen wären als Eltern mit den Nachkommen, schlugen letztlich fehl (CROZIER & LUYKX 1985). Die Vorfahren der Termiten lebten vermutlich in Familienverbänden in verrottenden Holzstücken, die ihnen gleichzeitig als Nest und Nahrung dienten. Unter diesen Bedingungen war es günstiger, im sicheren Nest zu verbleiben und Verwandten bei der Aufzucht der Nachkommen zu helfen, als auszuwandern und sich ein eigenes Nest und einen Paarungspartner zu suchen.

Auch bei solitär lebenden Wespen und Bienen sind stabile Nester und Brutpflege weit verbreitet. Hinzu kommt, dass Weibchen über einen Wehrstachel verfügen, mit dem sie ihre Brut verteidigen können. Solitäre Hymenopteren verfügen damit in Ökologie und Verhalten über einige Voraussetzungen, die den Übergang zur Staatenbildung erleichtert haben könnten. Vorteile aus der Haplodiploidie, die sich für die Helfer aus der oben geschilderten Konzentration mancher Weibchen auf die Produktion von Töchtern ergaben, könnten die Evolution von Insektenstaaten zusätzlich beschleunigt haben.

Von solitär zu sozial

War die Frage nach den Mechanismen, die zur Kooperation zwischen Individuen und zur Entstehung von Insektenstaaten führten, schon nicht leicht zu beantworten, so muss auch die Antwort auf die Frage nach den tatsächlichen Übergängen zwischen einzeln lebenden und sozialen Tierarten und die Herkunft der Ameisen

vorläufig bleiben. Neue Fossilfunde und genetische Daten verlegen den Ursprung von Ameisen immer weiter in die Vergangenheit zurück. Insekten aus über 90 Millionen Jahre altem Bernstein, u. a. aus Frankreich, Nordamerika und Ostsibirien, belegen, dass bereits in der Kreidezeit mehrere Familien von Ameisen vorkamen. Vermutlich lebten sie bereits genauso in Staaten wie die heutigen Ameisen. Als Ur-Ameise galt lange die bereits vor 40 Jahren in New Jersey entdeckte *Sphecomyrma freyi*. Sie ist durch das Vorhandensein einer Metathorakdrüse eindeutig als Ameise charakterisiert, zeigt aber gleichzeitig Merkmale, die an solitäre Wespen erinnern, und steht damit an der Basis der Evolution und Radiation der Ameisen. In den letzten Jahren sind weitere Fossilfunde hinzugekommen, und derzeit gelten *Gerontofornica cretatica* aus dem französischen Departement Charente-Maritime und verschiedene Taxa aus Myanmar mit rund 100 Millionen Jahren als älteste bekannte Ameisen (NEL et al. 2004; ENGEL & GRIMALDI 2005). Die vergleichsweise große morphologische Vielfalt der Funde aus der Kreidezeit lässt darauf schließen, dass Ameisen bereits sehr viel früher entstanden sind. Dies wird durch phylogenetische Analysen auf der Basis von Gensequenzen rezenter Ameisen bestätigt. Unter Annahme einer gleichmäßig laufenden molekularen Uhr lässt sich für das Monophylum Formicidae ein Alter von rund 140 – 170 Millionen Jahren berechnen, d. h. die Ursprünge der Ameisen lagen im mittleren Jura (MOREAU et al. 2006). Von welchen wespenartigen Vorfahren Ameisen damals entstanden sind und welche der verschiedenen Vespoidea heute ihre nächsten rezenten Verwandten darstellen, ist immer noch unklar (RONQUIST et al. 1999). Die bereits in der Kreidezeit ausgestorbenen Armaniidae gelten als Bindeglied zwischen Ameisen und anderen Hymenopteren, ihre Lebensweise ist jedoch weitgehend unbekannt (GRIMALDI & AGOSTI 2000).

Fossilien von Ameisen machen nur weniger als ein Tausendstel der Insekten im Bernstein der Kreidezeit aus. Dies bedeutet, dass Ameisen in diesem Erdzeitalter wohl bei weitem noch nicht die gleiche ökologische Bedeutung hatten wie heute. Die größere Diversifizierung von Ameisen begann erst vor rund 50 bis 60 Millionen Jahren mit der Radiation räuberischer Ameisen. Rezentere Vertreter der Unterfamilie Ponerinae zeigen auch heute noch relativ ursprüngliche Merkmale: sie leben meist in kleinen Kolonien, die oft durch deutliche Interessenskonflikte zwischen Individuen gekennzeichnet sind (HEINZE et al. 1994), und die morphologischen Unterschiede zwischen Königinnen und Arbeiterinnen sind recht gering. Beispielsweise verfügen die Arbeiterinnen zahlreicher Arten über ein Receptaculum seminis, können sich paaren und befruchtete Eier legen. Bei einigen Arten wurden Königinnen im Lauf der Evoluti-

on sogar komplett durch begattete Arbeiterinnen ersetzt (PEETERS 1991). Die Lebensweise einiger als ursprünglich angesehener Ameisen zeigt eine Reihe von Ähnlichkeiten zu der ursprünglicher Termiten, so dass es daraus vielleicht möglich ist, die Anfänge der Staatenbildung bei beiden Gruppen zu rekonstruieren, auch wenn es bei ihnen im Gegensatz zu Bienen und Wespen keine Übergänge zwischen solitärer Lebensweise und Staatenbildung gibt. THORNE & TRANIELLO (2003) heben hier unter anderem die weite Verbreitung aggressiver Interaktionen im Nest, beispielsweise in Form von Dominanzhierarchien und Eifraß, und die einfache Arbeitsteilung hervor. Aggressionen und eingeschränkter Kastendimorphismus sind allerdings ebenfalls Kennzeichen einiger Arten der als „modern“ angesehenen Unterfamilie Myrmicinae und könnten daher eher Anpassungen an kleine Koloniegößen als Relikte einer ursprünglichen Lebensweise sein.

Bereits im rund 45 Millionen Jahre alten baltischen Bernstein (Abb. 5) gehören Ameisen der „modernen“ Unterfamilien Formicinae, Myrmicinae und Dolichoderinae zu den am häufigsten auftretenden Insekten. Die anfänglich langsame Radiation der Ameisen wurde im mittleren Tertiär wohl dadurch beschleunigt, dass Ameisen sich durch Symbiosen mit Blattläusen und anderen Pflanzensaftsaugern zusätzliche Nahrungsquellen erschlossen (GRIMALDI & AGOSTI 2000; WILSON & HÖLDOBLER 2005). Das Zusammenleben mit Säftesaugern geht heute soweit, dass Königinnen einiger *Acropyga*-Arten beim Hochzeitsflug eine Wurzellaus zwischen den Mandibeln halten, die den Grundstock für die spätere „Läuseherde“ der Kolonie stellt (BUSCHINGER et al. 1987), und dass südostasiatische *Dolichoderus* mit ihren Blattläusen von Pflanze zu Pflanze ziehen (MASCHWITZ & HÄNEL 1985). Funde im dominikanischen Bernstein belegen, dass Ameisen bereits vor 15 bis 20 Millionen Jahren eng mit Läusen zusammenlebten (JOHNSON et al. 2000). Mit der Entstehung dieser Symbiose verbunden war vermutlich die Evolution der Fähigkeit, Exkrete von Blattläusen und andere flüssige Nahrung im Kropf zu transportieren, bei Bedarf hervorzuwürgen und an Nestgenossinnen zu verfüttern. Bei den meist räuberischen Ponerinen kommt eine solche „Trophallaxis“ nicht vor. Besonders artenreich sind Ameisen der Gattungen *Camponotus*, zu denen die mitteleuropäischen Rossameisen *C. ligniperda* und *C. herculeanus* gehören, und *Pheidole*, die im Mittelmeerraum zwar nur durch *P. pallidula* vertreten ist, alleine in Amerika aber über 600 Arten umfasst (WILSON 2003).

In jüngster Zeit hat die Erfolgsgeschichte der Ameisen eine neue Wendung erfahren. Durch menschliche Aktivitäten, wie den weltweiten Handel mit Früchten oder Zierpflanzen, wurden viele Tier- und Pflanzenarten

über biogeografische Barrieren hinweg verschleppt (KEGEL 1999). Darunter sind auch zahlreiche Ameisenarten. Mit der versehentlichen Einschleppung verbunden ist eine Reduktion der genetischen Variabilität, was offensichtlich dazu führt, dass der Nestgeruch, d. h. die Koloniespezifität der kutikularen Kohlenwasserstoffe, verloren geht. Invasive Ameisenarten haben daher meist keine voneinander abgegrenzten Einzelkolonien, die miteinander konkurrieren und sich gegenseitig in Schach halten. Vielmehr bilden alle Nester einer Population eine außergewöhnlich große und dichte „Superkolonie“ (TSUTSUI et al. 2000). In weiten Bereichen des westlichen Mittelmeerraums und Kaliforniens ist die ursprünglich aus Südamerika stammende Argentinische Ameise *Linepithema humile* mittlerweile die mit Abstand häufigste Ameisenart, was auf Grund ihres Beutespektrums weit reichende Konsequenzen für die Arthropodenfauna und wegen ihres anderen Verhaltens bei der Ausbreitung von Pflanzensamen sogar für die Flora hat (NESS & BRONSTEIN 2004). Mit zunehmendem Tourismus und dem seit kurzem zu beobachtenden Handel mit exotischen Ameisenkolonien als Haustier wird die globale Homogenisierung der Ameisenfauna weiter zunehmen (BUSCHINGER 2004). Die sich daraus für die Struktur und Stabilität natürlicher Ökosysteme ergebenden Gefahren lassen sich nicht abschätzen.

Zusammenfassung

Ameisen (Formicidae) gehören zu den erfolgreichsten Landtieren. Sie kommen nahezu weltweit vor und spielen in fast allen terrestrischen Ökosystemen, von tropischen Regenwäldern bis hin zum Übergang zwischen Taiga und Tundra, eine dominante Rolle. Ihr evolutionärer Erfolg ist durch ihre Sozialität begründet: Alle Ameisen leben in Staaten mit einer scheinbar perfekten Arbeitsteilung zwischen reproduktiven Königinnen und nicht-reproduktiven Arbeiterinnen. Ziel dieses Aufsatzes ist es, einen kurzen Überblick über zwei Aspekte der Evolution der Ameisen zu geben: zum einen die evolutionären Mechanismen, die zur Entstehung von Kooperation und vermeintlich altruistischen Verhaltensweisen geführt haben, zum anderen die Ursachen der Diversifizierung von Ameisen während der letzten 100 Millionen Jahren.

Literatur

- BOURKE A.F.G. & N.R. FRANKS (1995): *Social Evolution in Ants*. — Princeton University Press, Princeton, N.J.: ix + 1-529.
- BUSCHINGER A. (2004): Risiken und Gefahren zunehmenden internationalen Handels mit Ameisen zu Privat-Haltungszwecken (Hymenoptera: Formicidae). — *Myrmekol. Nachr.* **6**: 79-82.

- BUSCHINGER A., HEINZE J., JESSEN K., DOUWES P. & U. WINTER (1987): First European record of a queen ant carrying a mealybug during her mating flight. — *Naturwissenschaften* **74**: 139-140.
- CROZIER R.H. & P. LUYKX (1985): The evolution of termite eusociality is unlikely to have been based on a male-haploid analogy. — *Am. Nat.* **126**: 867-869.
- CROZIER R.H. & P. PAMILO (1996): *Evolution of Social Insect Colonies. Sex Allocation and Kin Selection.* — Oxford University Press, Oxford: vii + 1-306.
- DARWIN C. (1859): *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life.* — John Murray, London: 1-513.
- DAWKINS R. (1976): *The Selfish Gene.* — Oxford University Press, Oxford: xii + 1-224.
- ENGEL S. & D.A. GRIMALDI (2005): Primitive new ants in Cretaceous amber from Myanmar, New Jersey, and Canada (Hymenoptera: Formicidae). — *Am. Mus. Nov.* **3485**: 1-23.
- EVANS J.D. & D.E. WHEELER (2000): Expression profiles during honeybee caste determination. — *Genome Biol.* **2**: research0001.1-0001.6.
- FOSTER K.R., WENSELEERS T. & F.L.W. RATNIEKS (2006) Kin selection is the key to altruism. — *Trends Ecol. Evol.* **21**: 57-60.
- FUTUYMA D. (2005): *Evolution.* — Sinauer Ass., Sunderland, Mass.: 1-543.
- GRIMALDI D.A. & D. AGOSTI (2000): A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **97**: 13678-13683.
- HAMILTON W.D. (1964): The genetical evolution of social behaviour, I, II. — *J. theor. Biol.* **7**: 1-52.
- HAMMOND R.L. & L. KELLER (2004) Conflict over male parentage in social insects. — *PLoS Biol.* **2**: e248.
- HEINZE J. (1993): Life history strategies of subarctic ants. — *Arctic* **46**: 354-358.
- HEINZE J. (2004): Reproductive conflict in insect societies. — *Adv. Stud. Behav.* **34**: 1-57.
- HEINZE J. & S. FOITZIK (Manuskript) The evolution of queen numbers in ants: from one to many and back.
- HEINZE J., HÖLDOBLER B. & C. PEETERS (1994) Cooperation and conflict in ant societies. — *Naturwissenschaften* **81**: 489-497.
- HÖLDOBLER B. & E.O. WILSON (1990): *The Ants.* — Harvard University Press, Cambridge, Mass.: xii + 1-733.
- JAFFE K. (2001): On the relative importance of haplodiploidy, assortative mating and social synergy on the evolutionary emergence of social behavior. — *Acta Biotheor.* **49**: 29-42.
- JOHNSON C., AGOSTI D., DELABIE J.H.C., DUMPERT K., WILLIAMS D.J., VON TSCHIRNHAUS M. & U. MASCHWITZ (2000): *Acropyga* and *Azteca* ants (Hymenoptera: Formicidae) with scale insects (Sternorrhyncha: Coccoidea): 20 million years of intimate symbiosis. — *Am. Mus. Nov.* **3335**: 1-18.
- KEGEL B. (1999): *Die Ameise als Tramp.* — Ammann Verlag, Zürich: 1-420.
- KORB J. & J. HEINZE (2004): Multilevel selection and social evolution of insect societies. — *Naturwissenschaften* **91**: 291-304.
- KUTSCHERA U. (2006): *Evolutionsbiologie, 2. Auflage.* — Uni Taschenbücher, Stuttgart: 1-304.
- LORENZ K. (1962) *Das sogenannte Böse.* — Borotha-Schoeler, Wien: xv + 1-415.
- MASCHWITZ U. & H. HÄNEL 1985. The migrating herdsman *Dolichoderus (Diabolus) cuspidatus*: an ant with a novel mode of life. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* **17**: 171-184
- MOREAU C.S., BELL C.D., VILA R., ARCHIBALD S.B. & N.M. PIERCE (2006): Phylogeny of the ants: diversification in the age of Angiosperms. — *Science* **312**: 101-104.
- NEL A., PERRAULT G., PERRICHOT V. & D. NÉRAUDEAU (2004): The oldest ant in the Lower Cretaceous amber of Charente-Maritime (SW France) (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). — *Geol. Acta* **2**: 23-29.
- NESS J.H. & J.L. BRONSTEIN (2004): The effects of invasive ants on prospective ant mutualists. — *Biol. Inv.* **6**: 445-461.
- PEETERS C. (1991): The occurrence of sexual reproduction among ant workers. — *Biol. J. Linn. Soc.* **44**: 141-152.
- PEREBOOM J.J.M., JORDAN W.C., SUMNER S., HAMMOND R.L. & A.F.G. BOURKE (2005): Differential gene expression in queen-worker caste determination in bumble-bees. — *Proc. R. Soc. Lond.* **B 272**: 1145-1152.
- REEVE H.K. (1993): Haplodiploidy, eusociality and absence of male parental and alloparental care in Hymenoptera: a unifying genetic hypothesis distinct from kin selection theory. — *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **B 342**: 335-352.
- RATNIEKS F.L.W., FOSTER K.R. & T. WENSELEERS (2006): Conflict resolution in insect societies. — *Annu. Rev. Entomol.* **51**: 581-608.
- RONQUIST F., RASNITSYN A.P., ROY A., ERIKSSON K. & M. LINDGREN (1999): Phylogeny of the Hymenoptera: A cladistic reanalysis of Rasnitsyn's (1988) data. — *Zool. Script.* **28**: 13-50.
- SCHARF M.E., WU-SCHARF D., PITTENDRIGH B.R. & G.W. BENNETT (2003): Caste- and development-associated gene expression in a lower termite. — *Genome Biol.* **3**: R62.
- THORNE B.L. & J.F.A. TRANIELLO (2003): Comparative social biology of basal taxa of ants and termites. — *Annu. Rev. Entomol.* **48**: 283-286.
- TSUTSUI N.D., SUAREZ A.V., HOLWAY D.A. & T.J. CASE (2000): Reduced genetic variation and the success of an invasive species. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **97**: 5948-5953.
- WEST-EBERHARD M.J. (2003): *Developmental Plasticity and Evolution.* — Oxford University Press, Oxford: 11 + 1-794.
- WILLIAMS G.C. (1966): *Adaptation and Natural Selection.* — Princeton University Press, Princeton, N.J.: 10 + 1-307.
- WILSON E.O. (1971): *The Insect Societies.* — Harvard University Press, Cambridge, Mass.: 15 + 1-548.
- WILSON E.O. (2003): *Pheidole in the New World.* — Harvard University Press, Cambridge, Mass.: 1-818.
- WILSON E.O. & B. HÖLDOBLER (2005): The rise of the ants: A phylogenetic and ecological explanation. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **102**: 7411-7414.

Anschrift des Verfassers:

Jürgen HEINZE
 Biologie I
 Universität Regensburg
 93040 Regensburg
 Germany

E-Mail: juergen.heinze@biologie.uni-regensburg.de

Wege der Mikroevolution und Artbildung bei Bienen (Apoidea, Hymenoptera): Populationsgenetische und empirische Aspekte

K. MAZZUCCO & R. MAZZUCCO

Abstract: Bees are haplodiploid organisms: haploid males develop from unfertilized eggs, diploid females from fertilized eggs. Under haplodiploidy, deleterious mutations are effectively purged by purifying selection on haploid males. Therefore, genetic load and inbreeding depression are low in bees, which allow them to exist in very small populations, and facilitate the colonization of new areas and habitats by single fertilized females. Exceptions caused by distinct modes of genetic sex-determination are discussed. Owing to the purifying selection and the higher rate of genetic drift in small populations, the genetic variation of bees is only one third of the variation of diploid insects. As a consequence, bees have less genetic adaptability to environmental change, for which they compensate by exhibiting higher learning ability and greater behavioural plasticity than many other insect taxa.

Most bee species need specific microclimatic conditions to perform the proper flight behaviour to provision their nests with larval food. Energy flow and metabolic rates in flight muscles of bees are among the highest ever measured in animal tissue. The temperature dependence of the enzymes which drive the flight muscle metabolism is therefore of critical importance for the functioning of the system. Mutations which change the thermal tolerance range of one of those enzymes might lead to changing habitat requirements, and parapatric or allochronous population divergence. The fact that bees choose their nesting site very carefully already hints at the critical role, temperature and humidity ranges play for bee development. Experiments show a remarkable dependence of learning ability and behaviour on developmental temperatures.

Evolutionary and ecological aspects of social behaviour, social and cleptoparasitism, and flower choice in bees are discussed. Possible paths of population divergence and speciation are pointed out. The reproduction rate of bees is closer to the rates of primates than to that of other insects. Compared to other insects, bees evolve only slowly.

Key words: Hymenoptera, bees, microevolution, haplodiploidy, arrhenotoky, thelytoky, sex determination, purifying selection, effective population size, genetic variation, inbreeding depression, colonization, adaptability, evolution rate, habitat choice, microclimate, flight physiology, thermoregulation, nesting site, development, social behaviour, social parasitism, cleptoparasitism, intraspecific parasitism, voltinism, food, larval provision, flower choice, pollen collecting behaviour, pollen requirements, competition, population structure, metapopulation, mobility, expansion, courtship behaviour.

Inhalt

1. Einleitung	618
2. Hymenopteren und ihr genetisches System	620
2.1. Hymenopteren	620
2.2. Das genetische System der Hymenopteren	621
Männchen-Haploidie und Arrhenotokie	621
Thelytokie	621
Populationsgenetische und evolutionsbiologische Aspekte der Haplodiploidie	621
Geschlechtsbestimmende Mechanismen bei Hymenopteren	623
Inzuchtdepression und Populationsgröße unter Haplodiploidie und CSD	624
Genetische Vielfalt, Adaptationsfähigkeit und Evolutionsgeschwindigkeit bei Hymenopteren	625
Wie wirkt sich die geringere genetische Vielfalt auf die Evolutionsgeschwindigkeit aus?	626
3. Die Lebensweise der Bienen: Ökologie, Populationsstruktur und Mobilität	627
3.1. Ökologie	628
3.1.1. Mikroklima	628
Physiologische Thermoregulation.	631
Verhalten im Dienst der Thermoregulation, thermophysiologische Aspekte diurnaler Rhythmen, des Voltinismus und der Habitatwahl	633

3.1.2 Nest: Nistplatzwahl, Entwicklung; Sozialverhalten; Brutparasitismus	636
Nistplatzwahl	636
Entwicklung	637
Sozialverhalten	641
Nestparasitismus	646
3.1.3 Nahrung und Futter	654
Pollenbedarf	662
Konkurrenz um Pollen; Schwankungen im Pollenangebot	664
Evolutionenbiologische Aspekte des Ressourcensammelns	666
Die Beziehung zwischen Pflanzen und ihren Bienenbestäubern	668
3.2. Populationsstruktur, Mobilität, Populationsdynamik und Paarungssysteme	669
3.2.1. Populationsstruktur	669
3.2.2. Mobilität	670
3.2.3. Populationsdynamik	672
3.2.4. Paarungssysteme	672
4. Zusammenfassung	674
5. Danksagung	674
6. Literatur	675

1. Einleitung

Die Evolutionsbiologie besteht aus zwei großen Forschungsbereichen: der Erforschung der Evolutionsgeschichte und der Aufklärung der Evolutionsmechanismen (FUTUYMA 1990).

Die Erforschung der Evolutionsgeschichte beschäftigt sich mit der Abbildung der Makroevolution vom Beginn des Lebens bis zur Jetztzeit. Merkmale geologisch datierbarer Fossilfunde und rezenter Taxa liefern das Material, das zur Erstellung von phylogenetischen Stammbäumen im weitesten Sinn und deren Einordnung in Zeittafeln führt. Waren früher die verwendeten Merkmale meist morphologischer Natur, so sind in den letzten zwei Jahrzehnten durch die Entwicklung hochspezifischer molekularbiologischer Analysemethoden Gene direkt analysier- und vergleichbar geworden und können damit über ausgefeilte Statistikprogramme phylogenetisch ausgewertet werden (RAMBOUT & BROMHAM 1998, RAMBAUT 2000, KISHINO et al. 2001, PARADIS 2006). Die Durchsequenzierung ganzer Genome verschiedener Pro- und Eukaryoten ermöglicht nun auch die Verwendung von Merkmalen der Genomorganisation für phylogenetische Untersuchungen (z. B. ZDOBNOV et al. 2005). Diese Einbeziehung molekularbiologisch gewonnener Merkmalsätze in die Evolutionsforschung hat zu einer Fülle neuer Ergebnisse und Ansichten über den Ablauf evolutiver Ereignisse geführt. Eine Datenbank, die die verfügbaren Datierungen des Divergierens von Taxa mit allen Literaturangaben enthält, ist über das Internet frei zugänglich (HEDGES et al. 2006).

Während durch Gen- oder Genomanalyse gewonnene Ergebnisse auf methodisch nicht einschlägig versierte Biologen manchmal eine geradezu suggestive Wirkung der Endgültigkeit auszuüben scheinen, werden sie

unter Fachleuten oft durchaus kontroversiell diskutiert (z.B. GRAUR & MARTIN 2004, HEDGES & KUMAR 2004). Bei ihrer Bewertung ist zu berücksichtigen, dass die Richtigkeit vom Zutreffen einer Reihe von Annahmen und Festlegungen abhängt, die vor Beginn der Untersuchungen getätigt oder aus anderen Arbeiten mehr oder weniger kritisch übernommen worden sind. Einige methodische Fehlerquellen sind u.a. von WILLMANN (2003) zusammengestellt worden.

Weiters ist festzuhalten, dass Gen-Stammbäume nicht identisch mit den Stammbäumen von Arten, aus denen die verglichenen Gene stammen, sein müssen, woraus Fehler in der zeitlichen Einordnung, aber auch in der Darstellung der Verwandtschaftsverhältnisse resultieren können (NICHOLS 2001). Gewöhnlich wird den Arbeiten die Annahme zu Grunde gelegt, dass die molekulare Evolution in gleichmäßigem Tempo abläuft, sodass die Größe des Unterschieds zwischen Genen ein Maß für die Koaleszenz-Zeit darstellt (ZUCKERKANDL & PAULING 1965, DOOLITTLE et al. 1996). Diese „molecular clock“-Hypothese hat sich zwar im Großen und Ganzen bewährt, im einzelnen können aber signifikante Abweichungen davon auftreten (BROMHAM & PENNY 2003, ZDOBNOV et al. 2005, siehe auch BARRACLOUGH & NEE 2001). Die Evolutionsraten von Genen können nicht nur innerhalb eines Genoms unterschiedlich sein, sondern auch zwischen Taxa. Darüber hinaus findet etwa ein Fünftel des mit der Artbildung assoziierten Basenaustauschs der DNA, abweichend von der „molecular clock“, gemessen an den langen evolutiven Zeitabläufen in punktartigen Schüben statt (PAGEL et al. 2006). Wenn auch neu entwickelte statistischer Methoden für die Bestimmung von Divergenzzeiten aus molekulargenetischen Analysen all das zu berücksichtigen versuchen („relaxed molecular clock“), sind doch viele

Ergebnisse noch immer mit Unsicherheiten behaftet (THORNE & KISHINO 2005).

Wenn sich Taxa in ihren Evolutionsraten voneinander unterscheiden, scheinen dafür hauptsächlich Unterschiede in populationsgenetischen Aspekten (effektiven Populationsgrößen, Generationszeiten, Paarungssysteme etc) verantwortlich zu sein (ZDOBNOV et al. 2005). Insbesondere die Effizienz der Säuberung des Genoms von schwach schädlichen Mutationen („purifying selection“) ist bei diploiden Organismen stark von der effektiven Populationsgröße abhängig. Da aber auch diese so wie andere Populationsmerkmale einem geschichtlichen Wandel unterliegt, kann sich theoretisch auch die Evolutionsrate in einer Linie ändern.

Evolution ist also ein Prozess, der sich auf der Ebene von Populationen abspielt (LYNCH 2006). Dieser Umstand verbindet den ersten, geschichtlichen Forschungsbereich der Evolutionsbiologie mit dem zweiten, der Aufklärung der Evolutionsmechanismen.

Unter Mikroevolution versteht man die Differenzierung von Populationen unter dem Einfluss von Drift, Mutation, Rekombination und Selektion. Der relative Anteil, den diese vier Faktoren an der Differenzierung haben, hängt u. a. von spezifischen populationsgenetisch wirksamen Merkmalen wie den Ploidieverhältnissen, dem Paarungssystem, der Generationszeit und –folge, dem Sozialverhalten, der Mobilität und anderen die effektive Populationsgröße beeinflussenden Faktoren ab. Als Artbildung bezeichnet man jene Vorgänge im Zuge der Differenzierung zweier Populationen, die zu einer faktischen (unter Sympatrie) oder potentiellen (unter Allopatrie) Reduktion des Genflusses auf ein relativ zu den Differenzierungskräften unerhebliches Ausmaß führen (siehe auch COYNE & ORR 2004). Der Aufbau von Barrieren gegen den Genfluss kann prä- oder/und postzygotisch erfolgen, beginnt meist allopatrisch, kann sympatrisch vervollständigt werden, unter bestimmten Voraussetzungen aber auch vollständig para- oder sympatrisch ablaufen (COYNE & ORR 2004, VIA 2001, TURELLI et al. 2001, DIECKMANN et al. 2004). Er kann weiters im Verlauf der Differenzierung früher oder später einsetzen sowie rascher oder langsamer vonstatten gehen.

Taxonomen und Systematiker vermitteln manchmal den Eindruck zu glauben, dass Evolution ein rein historisches Phänomen sei oder zumindest so langsam ablaufe, dass sie für überschaubare Zeiträume keine Relevanz habe. Tatsächlich laufen evolutive Vorgänge ständig und vor unseren Augen ab und viele Aspekte können an lebenden Populationen im Freiland studiert werden. VIA (2002) stellt treffend fest: „The process of speciation ... can be studied „in action“ through the analysis of causes of reproductive isolation in contempo-

rary populations of taxa that are close to the species boundary“ (siehe auch TAUTZ 2004).

Bienen sind relativ groß, robust und wegen ihrer Tagaktivität und Abhängigkeit von Blüten leicht zu finden und zu erbeuten. Die europäische Apidenfauna ist mehr als 150 Jahre lang von Spezialisten in allen Teilen des Kontinents so gut bearbeitet worden, dass man die Klärung der meisten systematischen Fragen erwarten hätte können. Dennoch gibt es selbst in Mitteleuropa eine ganze Reihe von manchmal sogar häufigen Taxa aus verschiedenen Gattungen (*Andrena*, *Lasioglossum*, *Nomada*, *Hylaeus*, *Colletes* u.a.), die der Via'schen Anforderung „close to the species boundary“ entsprechen, deren Status mit klassischen morphologischen Methoden kaum endgültig entschieden werden kann und dementsprechend von verschiedenen Autoren, oft in apodiktischer Form und ohne wirklich schlüssige Begründung, unterschiedlich interpretiert worden ist. Entweder ist ihre morphologische Trennung nur teilweise oder nur in manchen Gebieten möglich (z. B. *Lasioglossum sexstrigatum/sabulosum* – EBMER 1988) oder es besteht Unklarheit darüber, ob eine bivoltine Art vorliegt oder es sich um zwei Zwillings-Arten handelt, die zu verschiedenen Jahreszeiten fliegen (z. B. GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002 für einige *Andrena*-Arten). Anders als bei vielen Insektengruppen aus anderen Ordnungen können nächstverwandte Bienenarten mit wenigen Ausnahmen (z. B. *Halictus* s.l. – EBMER 1969) genitalmorphologisch schlecht differenziert werden. Biochemische und molekularbiologische Untersuchungen liefern zwar neue Einsichten (z. B. PACKER et al. 1992, BLANCHETOT & PACKER 1992), sind aber bis jetzt nur in wenigen Problemfällen durchgeführt worden. Durch diese Methodik wurden darüber hinaus auch bislang unbeschriebene kryptische Arten, die morphologisch so gut wie gar nicht unterschieden werden können, entdeckt (PACKER et al. 1999). PACKER & TAYLOR 1997 schätzen die Zahl der solcherart unentdeckten Arten sogar auf 50 % der bekannten Spezies.

Manchmal sind Verbreitungsareale morphologisch gut trennbarer Formen so klein und untypisch situiert, dass das Vorliegen von guten Arten nicht für möglich gehalten wird (z. B. *Andrena danuvia* – PITTIONI & STOECKHERT 1950 vs. BLÜTHGEN 1961, WARNCKE 1967). Auch neue Arten werden aus Mitteleuropa noch immer beschrieben. Diese haben entweder ebenfalls sehr kleine Verbreitungsareale oder treten so vereinzelt auf, dass sie bis jetzt übersehen worden sind (*Nomada alpigena* – SCHWARZ et al. 1999; *Lasioglossum pleurospeculum* – HERRMANN 2001; *Osmia steinmanni* – MÜLLER 2002; *Osmia mazzucchi* – SCHWARZ et al. 2005).

Viele dieser Fälle entsprechen der Via'schen Anforderung, „close to the species boundary“ zu sein, sodass

durch deren Studium wertvolles Material zu Fragen der Mikroevolution von Bienen gewonnen werden kann.

2. Hymenopteren und ihr genetisches System

2.1. Hymenopteren

Über 45 % aller bekannten lebenden Tier-Arten gehören zu den holometabolen Insekten (HAMMOND 1992), 97,5 % davon sind auf vier große Ordnungen, nämlich die Käfer (Coleoptera), Schmetterlinge (Lepidoptera), Fliegen/Mücken (Diptera) und Bienen/Wespen/ Ameisen (Hymenoptera) verteilt. Die phylogenetisch älteste und damit Schwester-Gruppe zu den drei anderen dürften die Hymenopteren sein (SAVARD et al. 2006, ZDOBNOV & BORK 2006).

Mit ihren ca. 135.000 beschriebenen Arten (geschätzt nach DATHE 2003) entsprechen sie in der Artenzahl etwa den Dipteren und den Lepidopteren. Nur die Coleopteren sind fast dreimal so artenreich. Man schätzt, dass höchstens die Hälfte der Hymenopteren-Arten auf der Erde bereits beschrieben ist (GASTON 1993).

In der Individuenzahl und Biomasse übertreffen die Hautflügler die anderen drei holometabolen Insektenordnungen jedoch deutlich, besonders in wärmeren Klimazonen. In tropischen Regenwäldern Amazoniens ist die Biomasse der Hymenopteren so groß wie die aller anderen Insekten zusammen (FITTKAU & KLINGE 1973), die der Ameisen allein beträgt das Vierfache der Biomasse aller Vertebraten zu Land und zu Wasser (WILSON 1990).

Grund für diese quantitative Dominanz ist eine Tendenz zur eusozialen Lebensweise innerhalb der Ordnung der Hautflügler. Eusoziale Gemeinschaften sind gekennzeichnet durch kooperative Brutfürsorge, Arbeitsteilung in eine reproduzierende und eine meist sterile, in der Aufzucht der Brut tätige Kaste und Generationenüberlappung in der Weise, dass Nachkommen den Eltern assistieren (WILSON 1973). Eusozialität ist im Verlauf der Phylogenese der Hautflügler mindestens elfmal, wahrscheinlich aber öfter unabhängig voneinander entstanden (HÖLLDOBLER & WILSON 1990), kommt jedoch bei anderen Insektenordnungen mit Ausnahme der Termiten nur ganz vereinzelt (bei Thripsen, Blattläusen und einer Käferart) und in geringer Ausprägung vor (CROZIER & PAMILO 1996). Dies hat zu verschiedenen Überlegungen über eine Prädisposition des genetischen Systems der Hymenopteren für die Evolution von Eusozialität geführt (HAMILTON 1964, LINKSVAYER & WADE 2005). Die höchst evoluierten Formen der Eusozialität, die „Staaten“ der Ameisen, der Honigbiene (und der Termiten), haben mit ihren komplexen Kommunikati-

ons- und Kooperationssystemen seit jeher den forschenden Menschen in einem für Insekten ungewöhnlichen Ausmaß fasziniert. Diesem Umstand ist es wohl zu verdanken, dass in den letzten Jahren bedeutende Mittel der Erforschung des Honigbienen-Genoms zugeflossen sind und zu dessen nahezu völliger Durchsequenzierung und damit zu einem ganz großen Sprung in der Hymenopteren-Forschung geführt haben (THE HONEYBEE GENOME SEQUENCING CONSORTIUM 2006).

Der Erwerb von Eusozialität steigert erheblich die Konkurrenzfähigkeit bei der Kompetition um Ressourcen, die Fähigkeit zur Abwehr von Brutparasiten und die Potenz zur Schaffung genau definierter Umweltbedingungen für die Aufzucht des Nachwuchses. Die effektive Populationsgröße wird durch Eusozialität nicht erhöht, weil nur wenige Individuen eines Sozialverbandes an der Weitergabe von Genen an die nächste Generation beteiligt sind. Die effektive Populationsgröße hängt u. a. von der Zahl der Individuen ab, die ihre Gene an die fortpflanzungsfähigen Nachkommen weitergeben und hat große Bedeutung für die evolutiven Möglichkeiten einer Population.

Die stark gesteigerte Fähigkeit zur Ausbeutung von Ressourcen durch Eusozialität hat dazu geführt, dass der Mensch die Honigbiene als Nutztier verwenden kann. Ähnlich erfolgreich wie die Honigbiene bei der Ausbeutung von Nektar- und Pollenangeboten sind Ameisen bei der Verwertung Protein-haltiger Ressourcen. Sie sind daher bei weitem die wichtigsten Prädatoren von Arthropoden und anderen Tieren geeigneter Größe in Ökosystemen gemäßigter und warmer Klimazonen und bewerkstelligen zusammen mit den parasitoiden Wespen eine effektive Regulation pflanzenfressender Insekten.

Die Hymenopteren spielen aber nicht nur wegen ihrer Quantität eine Schlüsselrolle bei der Gestaltung und Strukturierung terrestrischer Ökosysteme. Einige ihrer Taxa sind auch Partner in wichtigen Pflanzen-Insekten-Mutualismen (BRONSTEIN et al. 2006, ADDICOTT et al. 1990), ohne deren Existenz das Pflanzenkleid der Erde heute vermutlich anders aussehen würde. Man denke nur an die erdgeschichtlich annähernd gleichzeitige Diversifikation von Blütenpflanzen und ihren wichtigsten Bestäubern, den Bienen (SOLTIS et al. 2005, DANFORTH et al. 2006). Gemessen an ihrer Auswirkung auf terrestrische Ökosysteme gemäßigter und warmer Klimazonen sind die Hymenopteren daher eine der erfolgreichsten Tiergruppen überhaupt.

2.2. Das genetische System der Hymenopteren

Hymenopteren haben als einzige der vier großen holometabolen Insektenordnungen einen haplodiploiden Reproduktionsmodus. Das bedeutet, dass im Normalfall die Männchen haploid, die Weibchen diploid sind. Bei

Käfern, Schmetterlingen und Fliegen hingegen sind beide Geschlechter diploid.

Männchen-Haploidie und Arrhenotokie

Männchen-Haploidie tritt bei etwa 20% aller bekannten tierischen Organismen auf (BULL 1983, CROZIER & PAMILO 1996). Wenn die haploiden Männchen wie bei den Hautflüglern aus nicht fertilisierten Eiern, also parthenogenetisch, entstehen, und die Weibchen aus fertilisierten, spricht man von Arrhenotokie. Entdeckt wurde dieser genetische Modus an Honigbienen, und zwar erstmals bereits 1845 von einem schlesischen Pfarrer namens Johann Dzierzon, Jahrzehnte bevor in anderen Tiergruppen Geschlechtschromosomen festgestellt wurden (PAGE et al. 2002). Neben den Hymenopteren findet man arrhenotoke Haplodiploidie auch bei monogononten Rädertierchen, Nematoden, Thripsen, vielen verschiedenen Milben, Schildläusen (Margarodidae und Coccidae), Mottenschildläusen (Aleyrodidae) und einigen Käfern aus den Familien Scolytidae und Micromalthidae (MABLE & OTTO 1998).

Arrhenotokie bietet den Vorteil, dass das Geschlecht eines Eies vom legenden Weibchen bestimmt werden kann. Wird von diesem vor der Eiablage die Spermathek zum Ovidukt hin „willentlich“ geöffnet, so dass Spermien hindurchtreten können, entsteht ein weibliches Ei, bleibt sie geschlossen, ein männliches. Wegen des physiologischen Vorganges der Valven-Öffnung nimmt die Ablage eines weiblichen Eies längere Zeit in Anspruch als die eines männlichen (GERBER & KLOSTERMEYER 1970). Die Fähigkeit der Hymenopteren-Weibchen, das Geschlecht eines zu legenden Eies zu bestimmen, ermöglicht die zeitliche Staffelung der Produktion von Arbeiterinnen und Geschlechtstieren in eusozialen Gesellschaften (WILSON 1971), aber auch – bei Vorliegen eines Sexualdimorphismus in der Größe – die Abstimmung von Eigengeschlecht und zur Verfügung stehender Futtermenge für das Aufwachsen der Larve. Bestimmte parasitoiden Wespen bestimmen das Geschlecht des zu legenden Eies nach der Größe des vorgefundenen potentiellen Wirtes (CHARNOV 1982).

Thelytokie

Bei rund 2300 Arten von Hautflüglern ist Thelytokie als Reproduktionsmodus festgestellt worden. Thelytoke Arten bestehen aus Weibchen, die parthenogenetisch Töchter produzieren. Es sind mehrere cytologische Mechanismen bekannt, die von Arrhenotokie zu Thelytokie führen. Thelytokie wurde in abnehmender Häufigkeit bei Cynipoidea, Chalcidoidea, Tenthredoidea, Ichneumonoidea und ganz selten bei Vespoidea, Proctotrupeoidea, Bethyloidea und Apoidea gefunden (van WILGENBURG et al. 2006). Unter den Bienen ist das Beispiel der Kap-Honigbiene (*Apis mellifera capensis*) am

besten bekannt, bei der Arbeiterinnen parthenogenetisch Königinnen-Eier legen und damit sozial parasitieren können (ONIONS 1912, TUCKER 1958, LATTORFF et al. 2005). Daly vermutet Thelytokie auch bei den Keulhornbienen *Ceratina dallatorreana* und *C. acantha* (DALY 1973, 1983), weil bei diesen Arten keine Männchen gefunden werden. Bei vielen Cynipoidea wechseln einander thelytoke und arrhenotoke Generationen ab (CROZIER 1975). Als Auslöser der Umwandlung vom arrhenotoken zum thelytoken Reproduktionsmodus wurden bei verschiedenen Chalcidoidea, Cynipoidea und Ichneumonoidea *Wolbachia*-Bakterien festgestellt (STOUTHAMER et al. 1999, van WILGENBURG et al. 2006). In manchen dieser Fälle gelingt deshalb mittels Antibiotika eine Rückwandlung zur Arrhenotokie (STOUTHAMER et al. 1990, PANNEBAKKER et al. 2005).

Populationsgenetische und evolutionsbiologische Aspekte der Haplodiploidie

Unter Idealbedingungen werden in einer Population von Diplo-diploiden 4 Gensätze mal der Zahl der an der Fortpflanzung beteiligte Individuen an die nächste Generation übertragen, bei Haplodiploiden sind es nur 3. Dementsprechend beträgt die populationsgenetisch so wichtige effektive Populationsgröße von Haplodiploiden nur $\frac{3}{4}$ der einer gleich individuenstarken Population von Diplo-diploiden. Das hat Auswirkungen auf Zufallsverlust und Zufallsfixierung von Allelen (Gen-drift), die mit sinkender effektiver Populationsgröße ansteigen. In gleichem Ausmaß sinken die genetische Vielfalt in der Population und damit die Anpassungsfähigkeit an Umweltveränderungen.

Ein zweiter wichtiger Unterschied zwischen den beiden genetischen Systemen liegt im Schicksal von Mutationen. Bei vergleichbarer Zensus-Populationsgröße, gleichem Geschlechterverhältnis und gleicher Mutationsrate treten bei Haplodiploiden pro Generation und Basenpaar wegen der geringeren Zahl der Genkopien weniger populationsgenetisch wirksame neue Mutationen auf als bei Diplo-diploiden und zwar im Verhältnis der effektiven Populationsgrößen (WERREN 1993). Mutationen können letal, schädlich, neutral oder vorteilhaft für die Fitness des Trägers sein. Vorteilhafte Mutationen treten am seltensten auf. Neutrale Mutationen unterliegen abgesehen von Fällen der Koppelung oder einer Bedeutung für die Genomarchitektur nur der Drift (siehe oben), nicht aber der Selektion. Letale und schädliche Allele sind meistens rezessiv, also im heterozygoten Zustand maskiert. Sie bilden die genetische Bürde, die bei kleinen Populationen oder unter Inzucht zu den Erscheinungen der Inzuchtdepression führt. Andererseits tragen sie zur genetischen Vielfalt in einer Population bei. Da ein unter bestimmten Umweltbedingungen schädliches Allel sich bei Änderung dieser Bedingungen zu einem vorteilhaften wandeln oder

sich ein Vorteil nach einer weiteren Mutation ergeben kann, ist eine genetische Bürde wie auch neutraler „genetischer Müll“ gleichzeitig eine evolutionsbiologische Chance (LYNCH 2006).

Da die Männchen der Haplodiploiden hemizygot sind, daher bei ihnen keine Maskierung mutanter Allele möglich ist, unterscheiden sich haplodiploide von den verbreiteten und ausführlich studierten rein diploiden Systemen bezüglich der Änderung der Allelhäufigkeiten unter Selektionsdruck ganz wesentlich. Nachteilige Allele werden rascher und ohne wesentliche Beeinträchtigung der Reproduktionsrate aus der Population entfernt, die Fixierung vorteilhafter Allele wird befördert. Haplodiploidie ist daher weniger empfindlich gegenüber Inzuchtdepression.

Wir wollen diese spezifischen Unterschiede an einem simplen Modell deutlich machen, und zwar betrachten wir eine Population, in der an einem bestimmten Genlocus zwei Allele + und – vorkommen. Das Allel – sei der Extremfall eines nachteiligen Allels, nämlich eine rezessive, letale Mutation, sodass also der Genotyp –/– (bzw. – im Fall haploider Männchen) sofort versterbe, ohne sich weiter an der Fortpflanzung zu beteiligen, während die Fitness der Genotypen +/+ und +/- jeweils gleich sei. Weiters nehmen wir nichtüberlappende Generationen und zufällige Verpaarung der Individuen an und interessieren uns nun für die Teilpopulation der fortpflanzungsfähigen Weibchen, die wir von Generation zu Generation verfolgen wollen. Geringfügige Fluktuationen in der Zahl der Männchen beeinträchtigen den Fortpflanzungserfolg der Gesamtpopulation im Fall der bei Hautflüglern üblichen Polygynie nicht wesentlich und können daher hier vernachlässigt werden. Die relative Häufigkeit der Allele + und – in dieser Teilpopulation seien mit q und p bezeichnet. (Es gilt natürlich $q = 1 - p$.) Die relative Häufigkeit von – in der Ausgangspopulation sei p_0 .

In einer rein diploiden Art findet man unter diesen Bedingungen ein Hardy-Weinberg-Gleichgewicht zwischen den möglichen Genotypen: die Häufigkeiten der Typen +/+ : +/- : –/– verhalten sich wie $q^2 : 2pq : p^2$. In jeder Generation fallen nun die Homozygoten –/– für weitere Fortpflanzung aus, was die Häufigkeit des Allels – von Generation zu Generation reduziert. Sei p' die relative Häufigkeit in der Folgegeneration, dann ergibt sich $p' = 2pq / (q^2 + 2pq)$, was sich leicht umformen lässt auf den einfacheren Ausdruck $p' = p / (1 + p)$.

Anders in einer haplodiploiden Art. Wenn die Allele + und – in den Gameten der Weibchen mit den relativen Häufigkeiten q und p vorkommen, so enthalten die Gameten der haploiden Männchen immer das Allel +, da der haploide Genotyp – ja per Voraussetzung nicht

lebens- und daher auch nicht fortpflanzungsfähig ist. Daher treten bei den diploiden Weibchen nur die voll fortpflanzungsfähigen Genotypen +/+ und +/- auf, eben mit den relativen Häufigkeiten q und p . Davon können nur die Heterozygoten das Allel – weitergeben, und zwar mit einer Wahrscheinlichkeit $\frac{1}{2}$. Es ist daher $p' = p/2$; in jeder Generation reduziert sich die relative Häufigkeit des Allels – um die Hälfte.

Für die Allelhäufigkeiten in aufeinanderfolgenden Generationen im haplodiploiden Fall ergibt sich also die Folge $p_0, p_0/2, p_0/4, p_0/8, \dots$ usw. Im diploiden Fall hängt diese Folge von der Ausgangshäufigkeit p_0 ab und erfolgt umso rascher, je größer diese ist. Im Grenzfall $p_0 \rightarrow 0$ bleibt p von Generation zu Generation nahezu konstant, im Grenzfall $p_0 \rightarrow 1$ ergibt sich in der ersten Generation ein Abfall der Häufigkeit um nahezu die Hälfte (wie im haplodiploiden Fall), in der zweiten auf nahezu ein Drittel der Ausgangshäufigkeit, in der dritten auf fast ein Viertel usw. Die Grenzwertfolge $p_0, p_0/2, p_0/3, p_0/4, \dots$ usw. beschränkt die möglichen Abfälle der Allelhäufigkeit im diploiden Fall, kann aber praktisch nicht erreicht werden, da im Fall $p_0 = 1$ ja keine überlebensfähigen Individuen mehr existieren. Diese Zusammenhänge sind in Abb. 1 graphisch dargestellt.

Wir halten fest: Der normale Abfall der Häufigkeit eines rezessiv letalen Allels im haplodiploiden Fall erfolgt deutlich rascher als im diploiden Fall auch nur theoretisch möglich ist. Dabei erfolgt das Ausscheiden dieses Allels aus dem Genpool nur über haploide Männchen, deren Ausfall durch die verbleibenden Männchen in hohem Maß kompensiert werden kann, sodass der Reproduktionserfolg der Population darunter nicht wesentlich leidet, während im diploiden Fall immer zur Hälfte auch Weibchen betroffen werden, der Reproduktionserfolg der Population dadurch also grundsätzlich verringert wird. In jeder Generation ist, gemessen an der Zahl der Nachkommen, die haplodiploide Population erfolgreicher als die rein diploide, und zwar um einen Faktor $(1 - p^2)^{-1}$, der im Fall, dass p deutlich größer als Null ist, sehr nennenswert werden kann (Abb. 2).

Diese Erkenntnisse bleiben qualitativ richtig, wenn das nachteilige Allel nicht letal rezessiv ist, sondern nur die Fitness seiner Träger verringert, z. B. schwach schädlich oder auch partiell rezessiv ist; allerdings werden die Formeln, die dann die relative Fitness der Genotypen enthalten müssen, komplexer.

Über dieses vereinfachende Modell hinausgehende Betrachtungen der Thematik finden sich u.a. bei WERREN (1993), HARTL (1972), LANDE & BARRACLOUGH (1987) und HEDRICK (2000).

Die bisherigen Betrachtungen beziehen sich auf Gene, die in beiden Geschlechtern exprimiert werden. Vie-

le Gene sind in ihrer Funktion jedoch Sex-limitiert. Man denke z. B. an Bienen, bei denen die Geschlechter morphologisch (und auch im Verhalten) oft so verschieden sind, dass sie nicht ohne weiteres als zu einer Art zugehörig identifiziert werden können, eine Folge der Brutvor- oder -fürsorge, die ausschließlich den Weibchen obliegt. Für diese Weibchen-limitierten Merkmale gelten zwar die obigen Ableitungen nicht, nach WERREN (1993) ist aber die Belastung mit schädlichen Mutationen wegen deren geringerer Zahl pro Generation bei Haplodiploiden ebenfalls deutlich niedriger als bei Diploiden. Außerdem führt ein Leben in kleineren Populationen, das durch effiziente Reinigung („purging“) des Genoms von schädlichen Mutationen im männlichen Geschlecht möglich ist, natürlich auch zu häufigerem homozygoten Auftreten Weibchen-limitierter schädlicher Merkmale und damit besseren Selektionsmöglichkeiten gegenüber diesen. Eine damit vergleichbare „Inzuchtgeschichte“ mit längerem „purging“ macht auch diploide Insekten (*Drosophila!*) resistenter gegenüber Inzuchtdepression in plötzlich auftretenden „bottleneck“-Situationen (SWINDELL & BOUZAT 2006a, 2006b).

Sind Genloci gekoppelt, d. h. liegen sie auf einem Chromosom, dann können sie einander in ihrem Verhalten gegenüber Selektion beeinflussen. Liegt z. B. ein schwach schädliches Allel auf einem Chromosom, das ein stark positiv selektiertes Allel auf einem anderen Genort aufweist, so wird es durch die positive Selektion „mitgeschleppt“ (genetic hitchhiking, MAYNARD-SMITH & HAIGH 1974). Besonders in kleinen Populationen kann es auf diese Weise zur Fixierung und Anhäufung schädlicher Mutationen kommen (LYNCH et al. 1995). Solchen Hill-Robertson-Interferenzen (HILL & ROBERTSON 1966) wirkt die meiotische Rekombination entgegen, weil sie ungünstige (allerdings auch günstige) Kopplungen auseinanderbrechen kann und damit schädliche Mutationen wieder der Selektion aussetzt. Es wird deshalb auch vermutet, dass die Rekombinationshäufigkeit über modifier-Gene als Antwort auf das Vorliegen von Hill-Robertson-Interferenzen einer indirekten Selektion unterliegt (ROZE & BARTON 2006). Die Haplodiploidie wäre im Hinblick darauf ein ungünstiges System, weil erstens die effektive Populationsgröße bei gleicher Zensusgröße kleiner als bei Diploiden ist, zweitens aber, weil nur die weiblichen Gameten eine Meiose durchlaufen, die männlichen aber nicht, sodass die Rekombinationsmöglichkeit gegenüber Diploiden halbiert ist. Es ist deshalb interessant, dass das Genom der Honigbiene eine zehnmal höhere Rekombinationsrate als andere bisher analysierte höhere Eukaryoten aufweist (BEYE et al. 2006). Diese hohe Rate ist genomweit verteilt und macht die genannten Nachteile der Haplodiploidie bei weitem wett. Es muss allerdings angefügt werden, dass bei der Erdhummel (*Bombus terrestris*) kei-

ne erhöhten Rekombinationswerte gefunden wurden (GADAU et al. 2001), so dass zur Beurteilung der Relevanz des Honigbienen-Befundes für Hymenopteren allgemein weitere vergleichende Untersuchungen abgewartet werden müssen.

Die vorher im Text verwendeten Bezeichnungen „letale“, „schädliche“ und „vorteilhafte“ Mutation beziehen sich überwiegend auf sogenannte qualitative Merkmale des Organismus, das sind Merkmale, die von einem einzigen Gen oder ganz wenigen Genen gesteuert werden und daher gegen Mutationen vergleichsweise anfällig sind. Diese sind es auch, die beim Auftreten einer Inzuchtdepression eine Rolle spielen. Quantitative (polygene) Merkmale hingegen sind ziemlich resistent gegenüber Inzucht (WERREN 1993) und können deshalb hier vernachlässigt werden.

Umweltrelevante Mutationen sind nur gegenüber einer definierten Umwelt schädlich oder vorteilhaft. Die Beziehung zwischen Umwelt und Organismus kann grundsätzlich auch von seiten des Organismus durch Aufsuchen einer passenden neuen Umwelt verändert werden, sofern er über ausreichende Mobilität und entsprechende populationsgenetische Voraussetzungen verfügt, „bottleneck“-Situationen durchzustehen. Nach den bisherigen Betrachtungen scheint das haplodiploide System diese Voraussetzungen wegen seiner Resistenz gegen Inzuchtdepression und der Möglichkeit, vorteilhafte Mutationen schneller zu fixieren, zu besitzen.

Geschlechtsbestimmende Mechanismen bei Hymenopteren

Arrhenotokie ist ein Vererbungsmodus, jedoch noch kein geschlechtsbestimmender Mechanismus, obwohl aus nicht fertilisierten Eiern (fast) immer haploide Männchen entstehen. Dass dies nicht grundsätzlich so sein muss, zeigen Untersuchungen von BEUKEBOOM et al. (2007): Ihnen gelang durch gezielte Weiterzucht einer gynandromorphen Linie von *Nasonia vitripennis* (Pteromalidae, Chalcidoidea) die Erzeugung von haploiden Weibchen, die allerdings nicht voll fertil waren.

Damit die genetische Kaskade zur Entwicklung eines bestimmten Geschlechts eingeschaltet wird, bedarf es eines Primärsignals. Diese Primärsignale weisen eine überraschende Variabilität quer durch die Eukaryoten, oft auch innerhalb von Insektenordnungen, auf, während die weiteren Entwicklungswege stärker einander angenähert, also evolutionsbiologisch konservierter sind. WILKINS (1995) stellte deshalb die These auf, dass die ancestralsten Gene am Schluss der Kaskade wirken und während der Evolution neue regulatorische Elemente jeweils an deren Beginn hinzugefügt werden (zitiert nach BEYE et al. 2003).

Primärsignale sitzen oft auf Sex-Chromosomen, wo sie entweder durch deren Mengenverhältnis zu den Autosomen oder über bestimmte Geschlechtschromosomgebundene Faktoren wirken. Hymenopteren-Männchen haben jedoch keine Väter. Deshalb ist eine Steuerung der Geschlechtsentwicklung bei Hautflüglern über Sex-Chromosomen wie bei den meisten anderen Insekten und vielen Eukaryoten nicht möglich. Das am längsten bekannte (WHITING 1943), am weitesten verbreitete (COOK & CROZIER 1995) und am besten erforschte (BEYE et al. 2003) Primärsignal-System bei Hymenopteren ist die komplementäre Geschlechtsbestimmung (CSD). Sie beruht darauf, dass ein Sex-Gen (complementary sex determiner, *csd*) im heterozygoten Zustand die Entwicklung zum Weibchen steuert, im homo- oder hemizygoten jedoch nicht. In diesen Fällen, aber auch, wenn das Gen molekularbiologisch außer Funktion gesetzt wird, entstehen Männchen, zu deren Entwicklung daher kein spezielles Signal notwendig ist (BEYE et al. 2003). Die bei Homozygotie des Sexlokus entstehenden diploiden Männchen sind entweder nicht lebensfähig oder steril oder produzieren diploide Gameten, die nach Verpaarung zu triploiden, sterilen Nachkommen führen. Da sie sich anstatt der vom legenden Weibchen intendierten weiblichen Nachkommen entwickeln, reduzieren sie die Fitness der Population (COOK & CROZIER 1995). Jede Kombination von verschiedenen Allelen am Sexlocus führt gleichermaßen zu Weibchen, daher besteht ein Selektionsdruck zur Erzeugung möglichst vieler Allele in möglichst gleicher Häufigkeit, ein gutes Beispiel für balancierende Selektion. Tatsächlich lässt sich positive Selektion in einigen Bereichen der *csd*-Allele der Honigbiene über die McDonald-Kreitman-Methode (MCDONALD & KREITMAN 1991) deutlich nachweisen (HASSELMANN & BEYE 2004). Die Zahl der Allele in einer großen Hymenopteren-Population mit single locus-CSD beträgt zwischen 9 und 20 (COOK & CROZIER 1995), möglicherweise bis 86 (van WILGENBURG et al. 2006). Diploide Männchen treten auf, wenn ein Weibchen sich mit einem Männchen paart, dessen *sl-csd* Allel mit einem der beiden Weibchen-Allele ident ist („matched mating“). In diesem Fall sind 50 % der diploiden Nachkommen des Weibchens Männchen. Die Zahl der produzierten diploiden Männchen in einer Population steigt mit Verringerung der effektiven Populationsgröße und besonders unter Inzucht.

CSD wurde bis jetzt bei fast 70 Hymenopteren-Arten von den Symphyten bis zu den Aculeaten nachgewiesen, sie fehlt nur bei den Gall- und Erzwespen. Bei den Braconiden kommt sie neben anderen Formen der Geschlechtsbestimmung vor, manchmal sogar innerhalb einer Gattung (*Cotesia*, van WILGENBURG et al. 2006). Wegen ihrer weiten Verbreitung quer durch die

Hymenopteren wird sie von den meisten Autoren als die für Hautflügler ancestrale Form der Geschlechtsbestimmung angesehen (z. B. CROZIER & PAMILO 1996). Über die Wirkweise anderer Formen der Geschlechtsdetermination bei Hymenopteren gibt es Hinweise und Vermutungen, aber noch wenig Gesichertes (z. B. TRENT et al. 2006). Die erratische Verteilung verschiedener Formen von Primärsignalen bei den Braconiden weist auf evolutionäre Labilität hin (WU et al. 2005).

Inzuchtdepression und Populationsgröße unter Haplodiploidie und CSD

Haplodiploidie kann nach dem oben Gesagten als ein genetisches System charakterisiert werden, das wegen der größeren Resistenz gegen Inzuchtdepression die Existenz kleinerer Populationen mit höherem Inzuchtgrad als das diplodiploide System ermöglicht, damit aber auch eine bessere Ausnutzung stark fragmentierter und kleiner Lebensräume erlaubt und unter bestimmten Umständen sogar Kolonisierungen, founder events und Ausbreitungen über unbewohnbare Gebiete durch einzelne verpaarte Weibchen erleichtert. Die komplementäre Geschlechtsbestimmung, besonders die *sl*-CSD, wirkt diesen Vorzügen jedoch diametral entgegen, da sie mit einer deutlichen Inzuchtdepression verbunden ist. Die genetische Bürde, die durch *sl*-CSD entsteht, ist signifikant höher als die, die durch schädliche Mutationen zustande kommt. UNRUH & MESSING (1993) bezeichnen daher *sl*-CSD als „clearly maladapted to an inbreeding lifestyle“.

Diese scheinbar widersprüchlichen Eigenschaften der *sl*-CSD zum haplodiploiden genetischen System haben Bearbeitern immer wieder intellektuelle Probleme bereitet. WERREN (1993) weist darauf hin, dass auffallend viele haplodiploide Lebewesen (neben Hymenopteren auch Milben, Oxyuren und Xyleboriden) einen Inzucht-Lebensstil besitzen, leitet theoretisch ab, warum der Übergang von Auszucht zu Inzucht bei Haplodiploiden leichter möglich ist als bei Diplodiploiden, stellt aber dann fest, dass konträr zu den anderen haplodiploiden Spezies solche Arten, die eine *sl*-CSD besitzen, große Schwierigkeiten haben würden, Nischen zu besetzen, die Inzucht erfordern. Weil aber trotzdem viele Arten tatsächlich inzüchten, sei entweder die *sl*-CSD „evolutionary labil“ oder nur auf bestimmte Taxa der Hymenopteren beschränkt. Van WILGENBURG et al. (2006) stellen schon im Titel ihrer Arbeit über *sl*-CSD die Frage, ob diese „an unintelligent design“ sei.

Entgegen theoretischer Erwägungen lassen Feldbeobachtungen vermuten, dass manche Hautflügler mit *sl*-CSD über längere Zeit in sehr kleinen Populationen existieren können und/oder offenbar auch Inzucht nicht vermeiden. Es müssen bei diesen Arten Mechanismen

existieren, die die Nachteile der sl-CSD für einen solchen Lebensstil verringern oder ausschalten. Genauer untersucht wurde in dieser Hinsicht die solitäre Faltenwespe *Euodynerus foraminatus*, eine von mehreren Arten mit ähnlichem Lebensstil. Die Wespe weist sl-CSD auf (STAHLHUT & COWAN 2004) und hat eine hohe Inzuchtrate. Die dabei nach der Theorie entstehenden diploiden Männchen sind jedoch fertil, produzieren haploide Gameten und erzeugen daher diploide, voll fertile biparentale Weibchen (COWAN & STAHLHUT 2004). Allerdings bleibt als Nachteil, dass das Weibchen die Kontrolle über das Geschlecht der gelegten Eier verliert und mehr Männchen zu Ungunsten von Weibchen produziert werden.

PAXTON et al. (2000) untersuchten Inzuchtrate und Produktion diploider Männchen bei der kommunalen Biene *Andrena carantonica*, einer Art mit CSD, und fanden eine große Diskrepanz zwischen der Inzuchtrate (44 % Bruder-Schwester-Paarungen) und der Anzahl diploider Männchen, die für den Fall, dass sl-CSD vorläge, viel zu gering war. Van WILGENBURG et al. (2006) diskutieren eine Reihe von Möglichkeiten, die solche Befunde erklären könnten, darunter multi-locus CSD und selektive Fertilisation. Diese und andere Autoren warnen auf Grund des derzeitigen beschränkten Kenntnisstandes über Ausformung, Auswirkung und Verbreitung der Primärsignale für die Geschlechtsentwicklung bei Hymenopteren vor voreiligen Schlussfolgerungen und Verallgemeinerungen im Zusammenhang mit diesem Thema (z. B. in ZAYED & PACKER 2005, ZAYED et al. 2004).

Das tatsächliche Ausmaß von Inzuchtdepression bei Haplodiploiden wurde experimentell besonders an mehreren leicht zu züchtenden parasitoiden Wespenarten untersucht. Die Ergebnisse bestätigen die theoretischen Voraussagen über im Mittel deutlich geringere Inzuchtdepression als bei Diploiden, ergaben jedoch auch eine große Schwankungsbreite, d.h. adaptive Veränderlichkeit zwischen den Arten in Abhängigkeit von deren Lebensstil (ANTOLIN 1999, HENTER 2003).

Inzuchtversuche mit Erdhummel (*Bombus terrestris*) ergaben unterschiedliche Inzuchtdepression in Abhängigkeit von der Familie, aus der die Partner stammten. Ingezüchtete Kolonien waren im Mittel deutlich kleiner, zeigten aber hinsichtlich der Erzeugung reproduzierender Nachkommen oder der kumulativen Fitness keine Depression (GERLOFF & SCHMID-HEMPEL 2005). Dies ist besonders bemerkenswert, weil die Erdhummel zu den Arten mit sl-CSD gehört. Selbst solche Arten können daher bottleneck-Situationen gut überstehen und als Kolonisatoren (founder) mit wenigen Exemplaren neue Gebiete erobern.

Die Erdhummel z. B. hat sich ab 1992 in 5 Jahren über die meisten Teile Tasmaniens hinweg ausgebreitet. Populationsgenetischen Untersuchungen zufolge, nach denen etwa 50 % der Königinnen diploide Männchen produzieren, dürfte die Kolonisation von einem einzigen befruchteten Weibchen ausgegangen sein! (BUTTERMORE et al. 1998). Ein weiteres Beispiel für erfolgreiche Kolonisation einer sl-CSD-Art mit wenigen Exemplaren liefert die Feuerameise (*Solenopsis invicta*). Diese breitete sich nach Einschleppung in den 1930er-Jahren invasionsartig über die östlichen und zentralen Teile der südlichen USA aus. Gegenüber den Populationen in ihrer Heimat (Südamerika) sind die Kolonisatoren genetisch verarmt und produzieren einen hohen Anteil diploider Männchen. Den offensichtlichen Erfolg, der die Ameise stellenweise zu einem Problem für den Menschen macht, argumentiert man mit dem Fehlen natürlicher Feinde und Konkurrenten im neu eroberten Gebiet (ROSS et al. 1993).

Genetische Vielfalt, Adaptationsfähigkeit und Evolutionsgeschwindigkeit bei Hymenopteren

Die Variation einzelner Genloci, meist indirekt gemessen an Allozym-Polymorphismen, beträgt bei Hymenopteren im Mittel nur etwa ein Drittel der anderer Insekten (GRAUR 1985, UNRUH & MESSING 1993). Innerhalb der Hautflügler ist sie am geringsten bei Bienen, besonders bei eusozialen, und am höchsten bei Symphyten (PACKER & OWEN 2001). Die Schwankungsbreite zwischen den Taxa ist hoch, manche erreichen durchaus die Werte anderer Insekten. Als Erklärungsversuche für die geringere genetische Vielfalt qualitativer Loci bei Hymenopteren werden teils Gründe genannt, die sich direkt aus dem haplodiploiden genetischen System ergeben: kleinere effektive Populationsgröße, weniger Mutationen, effektiveres „purging“, schnellere Fixierung vorteilhafter Mutationen etc. (LESTER & SELANDER 1979, GRAUR 1985, UNRUH & MESSING 1993, PACKER & OWEN 2001). Teils werden aber auch Gründe angeführt, die indirekt mit der Haplodiploidie zusammenhängen: Tendenz zu mehr Inzucht und kleineren Populationen (GRAUR 1985), standardisierte Aufzuchtbedingungen durch Brutvor- oder -fürsorge (SNYDER 1974), Sozialverhalten etc. (HAMILTON 1967).

Wir teilen hier die Auffassung GRAURS (1985), dass die geringere qualitative genetische Vielfalt bei Hymenopteren nicht allein durch Gründe erklärt werden kann, die sich direkt aus der Haplodiploidie ergeben. Vielmehr scheint die indirekt durch die Haplodiploidie ermöglichte Bildung von kleineren Populationen und Metapopulationsstrukturen mit dem Auftreten von bottleneck-Situationen und founder events sowie Inzuchtereignissen bzw. Inzuchtlebensstilen wesentlich zur geringeren genetischen Vielfalt der Hymenopteren

beizutragen. Je mehr dies tatsächlich der Fall sein sollte, desto mehr würde Zufallsverlust von Allelen (Drift) relativ zu „reinigender“ Selektion am Zustandekommen der geringen genetischen Vielfalt beteiligt sein.

Bedeutsamer als die eben besprochenen qualitativen, single locus- oder Mendel'schen Merkmale sind für das adaptive Potential einer Art die quantitativen Merkmale, die durch die kombinierte Wirkung von Umweltfaktoren und mehr oder weniger zahlreichen Genen zustande kommen. Die Variabilität quantitativer Merkmale ist bei Hymenopteren wenig untersucht worden (UNRUH & MESSING 1993), so dass Vergleiche mit anderen holometabolen Insekten nicht angestellt werden können. Theoretische Berechnungen der quantitativen Variation an diploiden Organismen ergeben zwar bei Populationsverkleinerung komplexere Ergebnisse als im single locus-Fall, wobei unter bestimmten Voraussetzungen sogar eine vorübergehende Erhöhung der Variation möglich ist, Jedenfalls ist die Variation quantitativer Merkmale bei Diploiden weniger beeinträchtigt durch Inzucht und erholt sich nach Populations-„bottlenecks“ um 2-3 Zehnerpotenzen schneller als die qualitative Variation (LANDE & BARRACLOUGH 1987, UNRUH & MESSING 1993). Letztlich sollte jedoch Drift auch zu einer Erosion der Variation von „quantitative trait loci“ (QTL) führen (LANDE & BARRACLOUGH 1987, WILLI et al. 2006). Insgesamt kann man daher davon ausgehen, dass das adaptive Potential und die Evolvierbarkeit bei kleinen Populationen verringert sind (WILLI et al. 2006), besonders bei Haplodiploiden (durch geringere effektive Populationsgröße bei gleicher Zensusgröße), was zu den Befunden über die genetische Variation passt. Die durch Haplodiploidie erworbene größere Inzuchtresistenz, der leichtere Übergang zu eusozialer Lebensweise, das bessere Vorankommen in kleinen Populationen, das bessere Überstehen von bottlenecks und damit eine bessere Kolonisationsfähigkeit werden also erkaufte durch ein geringeres Adaptationspotential und langsamere Evolvierbarkeit.

Hohes genetisches Adaptationspotential, gepaart mit hohen Reproduktionsraten, geringer Mobilität, weitgehendem Fehlen von Brutvor- oder gar -fürsorge, geringer Lernfähigkeit und geringem physiologisches Anpassungsvermögen sind Merkmale, die im r-K-Kontinuum der Lebensstrategien (FUTUYMA 1990) nahe dem r-Ende liegen. Viele Hymenopteren, besonders die mit der geringsten genetischen Vielfalt (Bienen), haben aber geringe Reproduktionsraten, hohe Mobilität (körperliche Robustheit), ein hohes Maß an Brutvor- oder -fürsorge und eine für Insekten überraschende Lernfähigkeit und liegen damit eher im K-Bereich. Damit verbunden ist eine höherer Grad an Stenözie, ein rasches Erreichen der Kapazität eines Lebensraums und größere Bedeutung

Dichte-abhängiger Einflüsse. Das geringere adaptive Potential wird bei Bienen und anderen Aculeaten ersetzt durch die Schaffung relativ konstanter Aufzuchtbedingungen für den Nachwuchs über den Bau von Nestern und deren Verproviantierung und aktives Ausweichen der Imagines bei Verschlechterung der Umweltbedingungen, sei es durch dichteunabhängige oder dichteabhängige Faktoren. Wenn es eine solche Ausweichstrategie gibt, muss es auch die Fähigkeit, günstige Habitats zu erkennen, geben. Es ist zu erwarten, dass das Suchbild dafür unmittelbar von den Eigenschaften und deren genetischen Hintergründen beeinflusst wird, die für die Stenözie verantwortlich sind. Insofern könnte eine Mutation, die solche Eigenschaften verändert, unter der Voraussetzung, dass sie exprimiert werden kann, auch zu einer Veränderung des Suchbildes führen. Ein aktives Ansteuern eines genetisch determinierten ökologischen Optimums wäre gleichzusetzen mit einem hohen Selektionsfaktor für eine vorteilhafte Mutation und würde die Fixierung derselben stark befördern.

Wie wirkt sich die geringere genetische Vielfalt auf die Evolutionsgeschwindigkeit aus?

Wie bei so vielen anderen populationsgenetischen und evolutionsbiologischen Themen wurde die Theorie dazu trotz der großen Bedeutung der Hymenopteren für Ökosysteme fast ausschließlich an diploiden Organismen entwickelt. Nach KIMURA (1983) und OHTA (1987) sollte sich die Geschwindigkeit des Basenaustauschs bei einer Verringerung der effektiven Populationsgröße erhöhen, weil die Fixierungsrate für schwach schädliche bzw. „nahezu neutrale“-Mutationen steigt. BROMHAM & LEYS (2005) untersuchten im Hinblick darauf die molekularen Evolutionsraten von eusozialen Arten im Vergleich zu ihren nicht sozialen Verwandten (darunter 19 Hymenopteren-Paare) in der Erwartung, dass eusoziale Arten wegen ihrer geringeren effektiven Populationsgröße größere Raten aufweisen. Dies war nicht der Fall, was sie zum Schluss führte, dass möglicherweise der Einfluss der effektiven Populationsgröße auf die Geschwindigkeit der molekularen Evolution nicht so einfach wie vorhergesagt sei. Tatsächlich könnten sich bei Haplodiploiden u.a. wegen des effizienteren „purging“ schädlicher Mutationen durch die Exposition bei den haploiden Männchen andere Verhältnisse von Drift und Selektion ergeben als bei Diploiden.

Bevor wir der Frage der Evolutionsgeschwindigkeit bei Hymenopteren weiter nachgehen, müssen wir den Blick auf einen dritten Bereich mutativer Veränderungen, die Chromosomenmutationen, darunter in erster Linie die Genduplikationen, werfen. Genduplikationen bieten die Möglichkeit der evolutiven Weiterentwicklung von Genen, die ansonsten durch Mutation in ihrer

Funktion beeinträchtigt würden, indem eine Kopie die alte Funktion beibehält, die zweite sich aber zu einer neuen Funktion weiterentwickeln kann (Neofunktionalisation, OHNO 1970). Wiederholt sich der Prozess mehrfach, so können Genfamilien entstehen, deren Evolution mittels eines Stammbaumes darstellbar ist. Von besonderem Interesse für Artbildungsprozesse sind Genfamilien, die Funktionen im Erkennen und Hydrophilisieren von lipophilen Fremdstoffen erfüllen, wie z.B. die Cytochrom-P-450-monooxygenasen. CYP-450-Proteine von Insekten spielen neben der Wahrnehmung von Aufgaben im Prozessieren von Hormonen und Pheromonen eine wichtige Rolle in der Entgiftung von pflanzlichen Abwehrstoffen (Allelochemikalien, sekundäre Inhaltsstoffe). Im chemischen „Rüstungswettlauf“ zwischen Pflanzen und Pflanzenfressern gehören sie daher zu den wichtigsten „Waffen“ auf seiten der Pflanzenfresser.

Einem Insekt, das in der Lage ist, ein Art- oder Gattungsspezifisches Pflanzengift unschädlich zu machen, ist es auch möglich, die Pflanzen zu fressen, die sich damit giftig machen. Damit trägt die Ausstattung mit Entgiftungsenzymen wesentlich zur Nahrungs-Spezialisierung phytophager Insekten bei. Das CYP-450-System unterscheidet nicht zwischen natürlichen und artifiziell erzeugten Chemikalien, sondern nur zwischen Fremdstoff-Strukturen, sodass es auch an der Metabolisierung von Insektiziden und der Resistenzentwicklung gegen diese beteiligt ist. Insekten besitzen im Mittel etwa 100 verschiedene Cyp-450-Enzyme, die Ausstattung weist große Artspezifität auf (SCHULER 1996, FEYEREISEN 1999, LI et al. 2007). Über das Vorkommen und die Vielfalt von Cyp-450-Enzymen bei Hymenopteren weiß man wenig, lediglich von der Honigbiene ist bekannt, dass sie nur etwa die Hälfte der Entgiftungsenzyme besitzt wie *Drosophila*, was mit der hohen Empfindlichkeit der Bienen gegenüber Pestiziden in Verbindung gebracht wird (CLAUDIANOS et al. 2006). Hingegen ist eine andere Genfamilie in einer für Insekten außergewöhnlichen Vielfalt im Honigbienen-Genom vertreten: die Familie der Geruchsrezeptoren weist nicht weniger als 163 funktionelle Gene, mehr als doppelt so viel wie bei *Drosophila* oder *Anopheles*, auf (ROBERTSON & WANNER 2006).

Genduplikationen entstehen durch ungleiches crossing over während der Meiose. Da bei Haplodiploiden nur die Gameten der Weibchen durch komplette Meiose entstehen, ist bei Hymenopteren die Möglichkeit zur Entstehung von Genduplikationen kleiner. Auch geringere effektive Populationsgrößen tragen wie bei anderen Mutationen dazu bei, dass solche Ereignisse insgesamt seltener auftreten. Die Möglichkeiten der genetischen Fixierung von Genduplikationen in Populationen sind theoretisch erst ansatzweise, und natürlich nur für di-

ploide Organismen, behandelt worden, wobei in Betracht zu ziehen ist, dass nicht nur Neofunktionalisation, sondern auch Subfunktionalisation (beide Kopien steuern komplementär zur alten Funktion bei) für die Evolution von Bedeutung sein können (LYNCH et al. 2001, CLÉMENT et al. 2006).

Wie wirken sich alle diese Faktoren auf die Geschwindigkeit der Makroevolution bei Hymenopteren aus? Das komplett sequenzierte Genom der Honigbiene gibt darüber Auskunft.

Der Vergleich mit den *Drosophila*- und *Anopheles*-Genomen weist darauf hin, dass das Honigbienen-Genom das deutlich am langsamsten evoluiere von den bisher sequenzierten Insekten-Genomen ist. Dazu passt, dass die Biene mehr genetische Ähnlichkeit mit Wirbeltieren aufweist als die Fliege. 762 Proteine, die die Honigbiene mit zumindest einem Wirbeltier gemeinsam hat, fehlen bei *Drosophila*, ungefähr ebenso viele bei *Anopheles* (THE HONEYBEE GENOME SEQUENCING CONSORTIUM 2006). Bei dieser langsamen Evolutionsrate sollte es nicht zu sehr verwundern, wenn die bis vor kurzem als das älteste Bienen-Fossil geltende *Cretotrigona prisca* (Meliponinae, Fam. Apidae) aus dem New Jersey-Bernstein, datiert mit einem Alter von 65 Ma., eine ungewöhnlich große Ähnlichkeit mit rezenten *Trigona*-Arten aufweist (MICHENER & GRIMALDI 1988).

3. Die Lebensweise der Bienen: Ökologie, Populationsstruktur und Mobilität

Fast 17.000 rezente Arten von Bienen sind bis jetzt beschrieben worden. Der früheste Fossilfund mit deutlichen Bienenmerkmalen, *Melittosphex burmensis*, wurde in burmesischem Bernstein, der in das Albium der Unterkreidezeit (vor 100 Ma) datiert wird, gefunden. Das Tier zeigt noch Übergänge zu den Crabroniden, jedoch schon einige deutliche Merkmale, die auf das Sammeln von Pollen hinweisen (POINAR & DANFORTH 2006). Dies ist ein weiterer Hinweis darauf, dass die Radiation von Blütenpflanzen und Bienen annähernd gleichzeitig erfolgt ist. Rund 70 % der ca. 250.000 Angiospermen-Arten werden von Insekten bestäubt (SCHONHOVEN et al. 1998), davon sind Bienen die spezialisiertesten und wichtigsten Bestäuber (DANFORTH et al. 2006). Daraus kann der Schluss gezogen werden, dass Bienen eine zentrale Rolle bei der Radiation der Blütenpflanzen gespielt haben (siehe auch GRIMALDI 1999).

Von den sieben rezenten Bienenfamilien stehen phylogenetisch nach DANFORTH et al. (2006) die Melitidae sowie die langrüsseligen Bienenfamilien Apidae und Megachilidae an der Basis der Bienenradiation.

Dieses auf umfangreichem molekularbiologischen Datenmaterial beruhende Ergebnis passt wesentlich besser zu den bekannten Fossilfunden als die früher vorherrschende Meinung einer basalen Stellung der Colletidae (DANFORTH et al. 2006). Aus dieser phylogenetischen Relation ergibt sich, dass Oligolektie offenbar die ancestrale Form des Pollensammelns war und Eusozialität bereits früh in der Stammesgeschichte der Bienen aufgetreten ist.

3.1. Ökologie

Die Lebensräume von Wildbienen werden in ökologisch-faunistischen Arbeiten oft nach Kategorien eingeteilt, die einer menschlichen Sicht von Landschaftsstrukturen entsprechen („Magerrasen“, „Waldränder“, „Waldlichtungen“, „Weinbergbrachen“, „Hochwasserdämme“, „Moore“ etc.). Diese Vorgangsweise ist insofern sinnvoll, als sie regional das Auffinden bestimmter Bienenarten erleichtert und dem Naturschutz wertvolle Argumente für die Bewahrung solcher Landschaftselemente gibt. Andererseits kann dadurch der Eindruck erweckt werden, dass eine Bindung von Bienenarten an solche Biotoptypen bestünde. Es muss aber immer bewusst bleiben, dass derartige Kategorien nicht per se Habitate bestimmter Bienenarten sind, sondern bestenfalls solche unter gewissen Voraussetzungen beherbergen können.

Das Habitat einer bestimmten Bienenart ist durch das Vorhandensein eines geeigneten Mikroklimas, eines passenden Blütenangebotes und artspezifischer Nistmöglichkeiten bestimmt; außerdem benötigen manche Arten zusätzliche Materialien wie Pflanzenharze, feuchten Lehm, verschiedene Blattstücke, Blütenblätter oder Pflanzenwolle zum Bau ihrer Nester, in den amerikanischen Tropen auch pflanzliche „Parfums“ für die Partnerwerbung (WESTRICH 1989, WCISLO & CANE 1996, MAZZUCCO 2006). Wo in einem Lebensraum- (DELARZE et al. 1999) oder Biotoptyp (POTT 1996) ein artspezifisches Mikroklima mit entsprechendem Blütenangebot und Nistplätzen sowie etwaigen anderen der genannten „Requisiten“ (WESTRICH 1989) kombiniert ist, wird dieser als Bienenhabitat in Frage kommen. Andere aus menschlicher Sicht oft kennzeichnende Charakteristika solcher Kategorien sind für Bienen meist irrelevant.

Daraus ergibt sich, dass das Zusammenfallen von Lebensraumtyp und Bienenhabitat gewöhnlich geographisch limitiert ist, daher sind Charakterisierungen von Bienenhabitaten durch Biotoptypen nicht oder nur eingeschränkt bzw. in Ausnahmefällen überregional verwendbar. Eine Bienenart kann etwa in Mitteleuropa Felssteppen bewohnen, im Mediterran aber vornehmlich in feuchteren Lebensräumen zu finden sein; eine

andere in Westeuropa offene Landschaften besiedeln, sich im kontinentalen Osten dagegen in lichten Wäldern oder an Waldrändern aufhalten. Dies ist zu erwarten, wenn die Habitatansprüche der Bienen konstant bleiben, das Makroklima der Landschaften aber verschieden ist. Würde eine Biene sowohl im Mediterran als auch in Mitteleuropa Felssteppen bewohnen, wäre sie entweder stark eurytherm oder die Populationen in den beiden Klimaten wären hinsichtlich ihrer Thermotoleranz genetisch, d.h. mikroevolutionär differenziert.

Blütenangebot und Nistmöglichkeiten müssen bei solitären Arten so nahe beisammen liegen, dass der Fortpflanzungserfolg nicht durch die Länge der Pollensammelflüge beeinträchtigt wird (siehe z.B. PETERSON & ROITBERG 2006). Für Bienen, die hinsichtlich der drei genannten Hauptfaktoren für die Habitatwahl steinökö sind, finden sich geeignete Habitate gewöhnlich nur in kleinen begrenzten Bereichen und in der Landschaft zerstreut vor.

3.1.1. Mikroklima

Unter dem Begriff „Mikroklima“ versteht man die charakteristische Häufigkeitsverteilung der Werte von Klimaelementen (z.B. der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit) in der bodennahen Luftschicht eines räumlich abgrenzbaren Bereichs einschließlich deren typischer Aufeinanderfolge sowie tages- und jahreszeitlicher Schwankungen. Im Mikroklima wird das Makro- und Mesoklima modifiziert durch

- a) geomorphologische Gegebenheiten wie Relief der Umgebung, Hanglage und Exposition (beeinflussen Sonnenscheindauer, Einstrahlung sowie lokale Wind- und Wetterverhältnisse);
- b) Substrateigenschaften (maßgebend für das Ausmaß und den zeitlichen Verlauf möglicher Wärmespeicherung, Abstrahlung, und Verdunstung);
- c) die Art der Vegetation (Windpufferung, Modifizierung der Sonneneinstrahlung, Licht-Schattenmosaik, Luftfeuchtigkeit);
- d) das Vorhandensein oder Abwesenheit von Wasser in der Umgebung in Form von offenen Gewässern oder feuchten Böden;
- e) anthropogene Einflüsse, z.B. Energieproduktion (Städte-, Siedlungsklima).

Temperatur ist makroklimatisch eine Hauptdeterminante für die geographische Verbreitung eines Organismus, mikroklimatisch für die Eignung eines Lebensraums als dessen Habitat (HOCHACHKA & SOMERO 2002). Das Mikroklima beeinflusst den Temperaturhaushalt eines Lebewesens entweder durch direkte Beeinflussung der Körpertemperatur oder durch Auslösung von Verhaltensweisen und physiologischen Reaktionen, die die

Körpertemperatur regulieren. Bei vorgegebenen makroklimatischen Verhältnissen steigern längere und stärkere Sonneneinstrahlung, ein steilerer Einstrahlungswinkel und wärmespeichernde Substrate die Eignung eines Lebensraumes für thermophile Arten, häufigerer Niederschlag, Wind und höhere Luftfeuchtigkeit senken sie.

Alle Lebensvorgänge sind in hohem Maß temperaturabhängig. Temperatur beeinflusst die Geschwindigkeit biochemischer Reaktionen und übt entscheidenden Einfluss auf die Stabilität der höheren Struktur von Proteinen, aber auch zellulären Membranen aus. Sowohl Proteine als auch Membranen können ihre biologische Funktion nur erfüllen, wenn die richtige Balance zwischen Flexibilität und Stabilität ihrer Struktur gegeben ist (HOCHACHKA & SOMERO 2002). Ein ausreichendes Maß an Flexibilität ist notwendig, um die zur Durchführung der biologischen Funktionen notwendigen temporären Strukturänderungen zu gewährleisten, die Stabilität muss aber gleichzeitig ausreichen, um zu weitreichenden, irreversiblen Strukturänderungen und damit Funktionsbeeinträchtigungen und –verlusten durch steigende Temperaturen entgegenzuwirken. Daher werden an tiefere Temperaturen angepasste Organismen flexiblere Strukturen aufweisen als an höhere Temperaturen angepasste, um gleiche Funktionalität zu erreichen (HOCHACHKA & SOMERO 2002). Flexibilität und Stabilität von zellulären Membranen sind durch das Verhältnis und die Verteilung einer Vielzahl von organischen Molekülen, die die Membran aufbauen, und deren physiko-chemisches Verhalten gegeben, daher grundsätzlich über die Regulation von Synthese und Abbau dieser Molekültypen stufenlos über einen größeren thermischen Bereich einstellbar, wie sich bei Akklimationsversuchen mit ektothermen Organismen zeigt (HOCHACHKA & SOMERO 2003).

Bei katalytisch wirkenden Proteinen (Enzymen) hingegen sind Flexibilität bzw. Stabilität der Tertiärstruktur bei einer bestimmten Temperatur durch die Abfolge der Aminosäuren in der Primärstruktur des Moleküls vorgegeben, also genetisch festgelegt. Die einzelnen Aminosäuren unterscheiden sich stark voneinander in ihren Möglichkeiten, stabilisierende Nebenvalenzen auszubilden und sterische Beweglichkeiten in der räumlichen Struktur des von ihnen aufgebauten Enzyms zuzulassen. Der Austausch auch nur einer Aminosäure durch eine andere an bestimmten Stellen eines Enzyms kann deshalb dessen thermische Eigenschaften deutlich verändern (HOCHACHKA & SOMERO 2002). Solche Mutationen unterliegen natürlich der Selektion durch das Mikroklima des Habitats oder führen zu einer Änderung der Habitatwahl, sofern sie phänotypisch in Erscheinung treten. Nordamerikanische Heufalter (Genus *Colias*, Fam. Pieridae) weisen einen allelischen Poly-

morphismus der Phosphoglucose-Isomerase, eines wichtigen Enzyms des Glucose-Stoffwechsels, auf. Die verschiedenen Morphen des Enzyms sind unterschiedlich temperatursensitiv. Das gegen Hitze empfindlichste, also flexibelste Allel findet sich bevorzugt in *Colias meadii*, einer Tundrabewohnerin, das Hitze-resistenteste, also stabilste hingegen in *Colias alexandra*, die im Hochsommer Colorados fliegt, und deutlich weniger häufig in *Colias philodice eriphyle*, die im gleichen Gebiet bivoltin während der kühleren Jahreszeiten vor und nach der Flugzeit von *C. alexandra* vorkommt (WATT 1977, WHEAT et al. 2006).

Jedes Enzym erfüllt also seine katalytische Funktion innerhalb eines definierten Temperaturbereichs, oberhalb und unterhalb dessen funktionelle Beeinträchtigungen und Ausfälle eintreten. Dieser Bereich kann mehr oder weniger breit sein, man kann daher von eury- oder stenothermen Enzymen sprechen. Bei unterschiedlichen Organismen kann er verschiedene Bereiche der Temperaturskala umfassen, wenn das Mikroklima des artigen Habitats unterschiedlich ist. Daraus ergibt sich, dass die Änderung der thermischen Eigenschaften eines Schlüsselenzyms durch eine einzige Mutation an geeigneter Stelle als qualitatives Merkmal für die Mikroevolution von erheblicher Bedeutung sein kann.

Innerhalb des thermischen Funktionsbereichs eines Enzyms steigt die Geschwindigkeit der katalysierten Reaktion um einen Faktor 2-3 pro 10°C Steigerung der Körpertemperatur. Bei Erreichen der oberen Temperaturbeständigkeitsgrenze der räumlichen Enzymstruktur können Hilfsproteine, sog. Chaperone, die Aggregation und damit irreversible Zerstörung denaturierter Enzymmoleküle verhindern und diese teilweise wieder zur Renaturierung führen. Solche Chaperone sind konstitutive Bestandteile jeder Zelle, werden aber im Fall diverser Stress-Situationen, z. B. nach Hitzeschock („heat shock proteins“), vermehrt synthetisiert (HOCHACHKA & SOMERO 2002). Die Fähigkeit zur vermehrten Synthese nach Hitzeschock ist von Art zu Art verschieden. Die Blattschneiderbiene *Megachile apicalis* produziert im obersten noch tolerierbaren Temperaturbereich deutlich mehr davon als die weniger hitzeresistente Verwandte *Megachile rotundata* (BARTHELL et al. 2002). Chaperone spielen auch am unteren Ende des thermischen Funktionsbereichs eine protektive Rolle. Eine konstitutive Erhöhung der Synthese des heat shock proteins hsp 70 wurde bei der Blattschneiderbiene *Megachile rotundata* während der winterlichen Diapause der Vorpuppe beobachtet (YOCUM et al. 2005).

Enzyme steuern den Stoffwechsel, daher steigt ihre Aktivität mit steigenden Stoffwechselraten. Je höher die Stoffwechselraten, umso empfindlicher sind Organismen gegenüber „falschen“ Temperaturen. Bei Insek-

ten werden hohe Stoffwechselaktivitäten einerseits während der larvalen Wachstumsphasen, andererseits während der lokomotorischen Aktivität der Imagines beobachtet. Bei den Bienen findet die Wachstumsphase der Entwicklungsstadien im thermisch nach außen gepufferten Milieu des Bienennestes statt und ist damit plötzlichen starken Schwankungen des Mikroklimas weitgehend entzogen.

Die Imagines hingegen sind wie wenig andere Insektengruppen in ihrem Fortpflanzungserfolg von einer vollkommen intakten Flugfähigkeit abhängig. Bienenweibchen (bzw. Arbeiterinnen bei eusozialen Arten) müssen Pollen und Nektar im Flug von Blüte zu Blüte sammeln und die relativ zum Körpergewicht oft schwere Last fliegend zum Nest transportieren. Dieses Fliegen von Blüte zu Blüte verleiht Bienen schließlich jene herausragende Rolle als Bestäuber von Blütenpflanzen. Das Mikroklima eines Bienenhabitats muss daher ausreichend Flugaktivität zur Verproviantierung des Nachwuchses ermöglichen, d.h. Flugphysiologie der Biene und Mikroklima des Habitats müssen zueinander passen.

Der Insektenflug ist außerordentlich energieaufwändig. Während des Fluges weisen die Flugmuskeln der Honigbienen massenspezifische Stoffwechselraten und Energieflüsse auf, die annähernd dreimal höher sind als die der Flugmuskeln schwirrender Kolibris (SUAREZ et al. 2000) und damit zu den höchsten gehören, die im Tierreich bisher beobachtet worden sind (SACKTOR 1976, ROBERTS et al. 2004, DARVAUX et al. 2005). Die Energiegewinnung ist rein aerob. Die hohen Stoffwechselraten erfordern daher hohe Mitochondrien-Dichten. Bei den tropischen Orchideenbienen (Euglossini) machen die Mitochondrien 43 % der Muskelmasse aus (CASEY et al. 1992), bei Kolibris nur 35 % (SUAREZ et al. 1991). Außerdem ist die Oberflächendichte der mitochondrialen Cristae bei Honigbienen deutlich höher als bei kleinen Säugetieren und Vögeln (SUAREZ et al. 2005, LOLI & BICUDO 2005). Diese Befunde deuten darauf hin, dass die Masse der Brennstoff-liefernden Enzyme in den Flugmuskeln der Bienen die obere Grenze dessen erreicht, was aus sterischen Gründen möglich ist, ohne die Masse der Myofibrillen so weit einzuschränken, dass damit die Muskelkraft geschwächt wird. Die Elektronentransfer-Raten zwischen den Enzymen der Atmungskette sind in den Flugmuskeln der Honigbienen die höchsten, die je in Tieren gemessen wurden, ein Hinweis darauf, dass zusätzlich zu ihrer höheren Dichte diese Enzyme nahe ihrer maximalen katalytischen Kapazität arbeiten (SUAREZ et al. 2000).

Soweit bisher bekannt, verwenden Bienen als Brennstoff für den Flug ausschließlich Kohlenhydrate (CRABTREE & NEWSHOLME 1975, BLATT & ROCES 2001, SUAREZ et al. 2005). Dies bedeutet, dass zahlreiche En-

zyme und Enzymkaskaden der Brennstoffbereitstellung, der Glykolyse, der Atmungskette und des Krebs-Zyklus so zusammenwirken müssen, dass die notwendigen hohen Energieflüsse für den Flug möglich sind. Die Regulation derartiger in Serie arbeitender und miteinander verknüpfter Enzymsysteme ist komplex (siehe HOCHACHKA & SOMERO 2002), der Anteil der Einzelenzyme an der Regulation des Energieflusses ist schwierig zu bestimmen (für Bienen siehe SUAREZ et al. 1996, 1997, 2005, DARVAUX et al. 2005) und ihre Evolution ist durch unterschiedliche funktionelle Anforderungen bestimmt (SALVADOR & SAVAGEAU 2006). Die thermischen Eigenschaften dieser Enzyme sind jedoch entscheidend dafür, welche Flugleistungen bei bestimmten Temperaturen erreicht werden können bzw. welche thermoregulatorischen Fähigkeiten notwendig sind, um entsprechende Flugleistungen sicherzustellen. Wahrscheinlich ist, dass einzelne dieser Enzyme für den Energiefluss thermophysiologisch limitierend wirken.

Die maximale Leistungsfähigkeit der Flugmuskulatur ist bei Bienen nur innerhalb eines relativ kleinen Intervalls der Thoraxtemperatur gegeben (ROBERTS & HARRISON 1998). Dieses Temperaturintervall wird hier im weiteren „Betriebstemperatur“ genannt. Honigbienen starten ihre Sammelflüge bei 37 °C Thoraxtemperatur (HEINRICH 1993), können aber den Flug zwischen 29 und 49 °C Thoraxtemperatur aufrechterhalten. Dies gelingt ab einer Mindest-Umgebungstemperatur (im Schatten) von 15-16 °C (ROBERTS & HARRISON 1999). In einem viel engeren Temperaturintervall, nämlich bei 45±2 °C, hält die amerikanische Wüstenbiene *Centris pallida* (Fam. Anthophoridae) im Fliegen ihre Thoraxtemperatur (ROBERTS et al. 1998). Bei 55 verschiedenen Bienenarten aus 6 Familien wurden während des Fluges bei 22 °C Lufttemperatur Thoraxtemperaturen zwischen 27,6 und 42 °C gemessen (STONE & WILLMER 1989).

Die Differenz zwischen der notwendigen Betriebstemperatur der Flugmuskeln und der Lufttemperatur kann also zur Tageszeit, zu der der Flug gestartet werden soll, besonders in gemäßigten Klimazonen sehr groß sein und muss durch Aufheizen überwunden werden. Dazu stehen grundsätzlich zwei Möglichkeiten offen: Endogenes Aufheizen durch Generieren von Stoffwechselwärme und/oder Nutzung exogener Wärmequellen (z. B. Sonnenstrahlung) über geeignete Verhaltensmaßnahmen. Endogenes Aufheizen verursacht hohe Energiekosten und wird nur dann von der Evolution bevorzugt sein, wenn der Fitnessgewinn durch Verbesserung der Konkurrenzsituation beim Pollen- und Nektarsammeln den Verlust durch den Heizungsaufwand deutlich übersteigt. Je kleiner eine Biene ist, desto unwirtschaftlicher wird endogene Heizung, weil die Abstrahlung durch die Vergrößerung des Oberflächen/Volumen-Verhältnisses

steigt, desto größer wird daher die Bedeutung der exogenen Wärmeengewinnung werden. Behaarung wirkt als thermische Isolation und begünstigt die Effizienz endogener Wärmeengewinnung. Die Möglichkeit zu exogener Wärmeengewinnung hängt naturgemäß noch stärker von mikroklimatischen Gegebenheiten ab als die Erzeugung von Stoffwechselwärme.

Für das obere Segment der Betriebstemperatur des Bienenflugs gelten ähnliche Überlegungen hinsichtlich der dann notwendigen Kühlung.

Physiologische Thermoregulation

Bienen können wie auch andere Insekten ihre Thoraxtemperatur regulieren, sind also regional und temporär endotherm. Liegt die Umgebungstemperatur unter der für den Flug erforderlichen Betriebstemperatur des Thorax, wärmen sie diesen durch Muskelzittern auf. Bei diesem arbeiten die beiden Hauptflugmuskel-Gruppen, Dorso-ventral- und Longitudinalmuskel, durch Umschaltung von myogenem auf neurogenen Aktionsmodus synchron gegeneinander statt alternierend gegen die Flügel (HEINRICH 1993, LOLI & BICUDO 2005). Die Aufwärmgeschwindigkeit hängt vom Verhältnis Wärmeerzeugung/ Wärmeabstrahlung ab und ist daher außer von der Effizienz der Wärmeerzeugung auch von der Größe der Biene und der Isolierung des Thorax gegen andere Körperteile und nach außen abhängig. Sie kann deshalb von Art zu Art sehr verschieden sein (STONE & WILLMER 1989). Es ist fraglich, ob bei sehr kleinen Bienen (z. B. *Nomioides* spp., manche *Lasioglossum*- und *Ceratina*-Arten, *Hylaeus* spp etc.) eine derartige Thermogenese überhaupt möglich ist.

NEWSHOLME et al. postulierten 1972 das Vorliegen einer zitterfreien Thermogenese im Thorax von Hummeln. Sie fanden in deren Flugmuskel annähernd gleich große hohe Konzentrationen des glykolytischen Enzyms Phosphofruktokinase und des glukoneogenetischen Enzyms Fruktose-1,6-bisphosphatase und schlossen daraus auf die Existenz eines rein biochemischen Substratzklus, der durch einen „Kurzschluss“ im Energiestoffwechsel zu einem Nettoabbau von ATP unter Erzeugung von Wärme bei niedrigen Temperaturen führt. Diese These schien zunächst sehr attraktiv, bot sie doch eine Erklärung dafür, dass viele Hummelarten noch bei Temperaturen gegen Null Grad normal fliegen können und mit dieser Fähigkeit nicht nur einen großen Konkurrenzvorteil beim Pollensammeln in gemäßigten Breiten genießen, sondern auch Gebiete bis zum Polarkreis und im Gebirge bis in die alpinen Regionen besiedeln konnten. Sie fand deshalb große Beachtung in Lehrbüchern der Insektenphysiologie (z. B. HOFFMANN 1995) und Übersichtsarbeiten (z. B. LOLI & BICUDO 2005), wo sie fast ebenso ausführlich wie die Thermogenese durch Muskelzittern behandelt wurde. HEINRICH (1993) be-

tonte jedoch, dass kein sicherer Nachweis für eine Thermogenese ohne Muskelzittern vorliege und STAPLES et al. (2004) fanden, dass nordamerikanische Hummeln mit Ausnahme von *Bombus rufocinctus* keine erhöhten Werte von Fruktose-1,6-bisphosphatase relativ zu Phosphofruktokinase aufwiesen und daher bei ihnen ein Substratzklus der beschriebenen Art keine Bedeutung haben könne. Sie relativierten die mögliche Bedeutung einer zitterfreien Thermogenese auch hinsichtlich des Ausmaßes ihrer Wärmeproduktion und billigten ihr höchstens eine supplementierende Funktion bei der Aufwärmung zu (Diskussion bei LOLI & BICUDO 2005).

Die Fähigkeit zur Thermogenese kann auch zu anderen Zwecken als zum Beheizen des Thorax genutzt werden: Honigbienen halten damit im Nest eine Temperatur von über 30°C aufrecht. Bei Hummeln bebrüten Königinnen, Arbeiterinnen und Drohnen Eier, Larven und Puppen, indem sie das Abdomen darauf pressen. Dies erfordert die bei der Gattung *Bombus* gut ausgebildete Möglichkeit zur Ableitung der im Thorax erzeugten Wärme in das Abdomen. Bei *Bombus polaris* wird durch Beheizung des Abdomens mit „Abwärme“ der Flugmuskeltätigkeit die Entwicklung der Ovarien so weit beschleunigt, dass dadurch und mittels der Bebrütung der Präimaginalstadien die Entwicklungszyklen innerhalb des kurzen arktischen Sommers abgeschlossen werden können (HEINRICH 1993).

Der morgendliche Start zum ersten Flug findet gewöhnlich bei Erreichen einer artspezifisch bestimmten Außentemperatur statt. Gut beobachten lässt sich dies an künstlichen Nistkästen für solitäre Bienen. Die nestbesitzenden Weibchen, aber auch Männchen, die in leeren Nestern übernachtet haben, sitzen morgens bei steigender Temperatur lange in den Nesteingängen und strecken gelegentlich die Fühlerspitzen heraus. An den distalen Fühlergliedern der Bienen sitzen Temperatur- und Feuchtigkeitsrezeptoren (STABENTHEINER & RÖMER 1999). Bei Erreichen einer bestimmten Lufttemperatur verlassen fast alle Tiere einer Art nahezu gleichzeitig ihre Nester. Vermutlich ist das jene Temperatur, bei der ein endogenes Aufwärmen des Thorax nach einem Blütenbesuch oder einer kurzen Unterbrechung des Sonnenscheins noch leicht möglich ist. Im zeitigen Frühjahr kommt es in Städten mit ihren großen Temperatur-Gegensätzen zwischen besonnten Stellen und schattigen Straßenschluchten nicht selten zu „Unfällen“, bei denen Bienen (z. B. *Andrena gravida*, *Osmia cornuta*) in Luftschichten geraten, die um 5-7°C kälter sind als die ihrer Starttemperatur. Solche Tiere können dann offenbar die für den Flug notwendige Betriebstemperatur des Thorax nicht mehr aufrechterhalten und landen bewegungsunfähig auf dem Gehsteig. Trägt man sie von dort in die Sonne, fliegen sie nach kurzem Aufwärmen weiter. Von der im gleichen Lebensraum zur gleichen Jah-

reszeit vorkommenden deutlich größeren *Anthophora plumipes*, deren morgendliche Starttemperatur niedriger als die der beiden anderen genannten Arten liegt, kennen wir derartige Unfälle nicht.

Abgesehen von Sonderfällen der beschriebenen Art reicht die als Nebenprodukt der Flugmuskulararbeit produzierte Wärme aus, um den Thorax während des Fluges auf Betriebstemperatur zu halten und Wärmeverluste auszugleichen. Die Wärmebilanz des Thorax und damit seine Temperatur ergeben sich aus dem Wärmegewinn durch endogene Stoffwechsel- und exogene Strahlungswärme minus Konvektions- und Evaporationswärmeverlust. Der Wärmegewinn durch Sonnenstrahlung kann bei der Honigbiene an einem klaren Tag während des Fluges bei 45 °C fast das Doppelte der erzeugten Stoffwechselwärme betragen (ROBERTS & HARRISON 1999). Die Betriebstemperatur für den Flug kann daher bei höheren Lufttemperaturen nur gehalten werden, wenn effektive Kühlmethoden zur Verfügung stehen. In Taxon-spezifischer Weise werden dafür bei Bienen drei Verfahren eingesetzt: Konvektion, Evaporation und Reduktion des Stoffwechsels.

a) Konvektion könnte man als „Flugwindkühlung“ bezeichnen. Sie entsteht durch die Bewegung von Biene und Umgebungsluft relativ zueinander, also entweder, wenn Wind über eine sitzende Biene streicht oder – im gegenständlichen Fall – wenn eine Biene in ruhiger Luft fliegt oder sich fliegend anders als die umgebende Luft bewegt (d.h. nicht bei reiner Windverdriftung). Sie wird größer, je schneller Luft über die Bienenoberfläche streicht und je größer der Temperaturunterschied zwischen Biene und Luft ist und geht gegen Null, wenn die Lufttemperatur die Körpertemperatur der Biene erreicht. Verbesserung der Wärmeisolation der Bienenoberfläche, z. B. durch Behaarung, senkt das Ausmaß der Konvektionskühlung.

Aktive Thermoregulation durch Konvektionskühlung bedeutet aktive Verteilung der im Thorax generierten Stoffwechselwärme auf Abdomen und Kopf, da normalerweise die Temperatur in diesen beiden Körperteilen viel niedriger ist als im Thorax. Das bekannteste Beispiel für diese Art der Thermoregulation bieten Hummeln. Über besondere physiologische Einrichtungen können Hummeln überschüssige Thoraxwärme in das Abdomen abführen und damit die Konvektionskühlung steigern (HEINRICH 1993). Bei vielen Arten der Gattung *Xylocopa* scheint neben dem Abdomen auch der Kopf für die Verteilung der Thorakalwärme von Bedeutung zu sein (HEINRICH 1993). Die Honigbiene und *Centris pallida* hingegen verfügen über keine aktiven Mechanismen zur Steigerung der Konvektionskühlung (ROBERTS & HARRISON 1998).

b) Evaporation: Verdunstung findet bei der Honigbiene zwischen 21 und 33 °C über die Tracheenatmung passiv in vorhersagbar mit dem Stoffwechsel steigendem Ausmaß statt. Über 33 °C ist der Wasserverlust jedoch 4,5x höher als bis 33 °C, die Verdunstungskühlung wird zur wichtigsten thermoregulatorischen Maßnahme. Der Mechanismus dieser aktiven Thermoregulation ist nicht genau bekannt, auch sind verschiedene Fragen im Zusammenhang mit der bei diesen Temperaturen negativen Wasserbilanz noch offen (ROBERTS & HARRISON 1999). Einige Bienenarten (*Apis mellifera*, *Xylocopa varipuncta*, *Centris pallida*) führen bei sehr hohen Temperaturen Zungenbewegungen („tongue lash“) aus, die vermutlich der Steigerung der Evaporation dienen. Das Heraufwürgen von Nektartröpfchen und deren Verteilen auf Labrum und Mandibeln bei Honigbienen scheint den gleichen Zweck zu verfolgen (ROBERTS & HARRISON 1998). Steigende Luftfeuchtigkeit erschwert die Evaporationskühlung, ihre Grenzen sind erreicht, wenn der Flüssigkeitsnachschub mit der Verdunstung nicht Schritt halten kann und die Hämolymphe dadurch hyperosmotisch wird.

c) Reduktion des Stoffwechsels in den Flugmuskeln. HEINRICH (1993) war der Meinung, dass die Stoffwechselrate im Flugmuskel durch die aerodynamischen Anforderungen des Bienenflugs festgelegt und daher nicht thermoregulatorisch veränderbar sei. Untersuchungen an fliegenden *Apis mellifera* und *Centris pallida* zeigten jedoch, dass die Regulation der metabolischen Wärmeproduktion den größten Anteil an der Regulation der Thoraxtemperatur dieser Bienen hat (ROBERTS & HARRISON 1998). Die Grenzen dieser Methode sind erreicht, wenn die Flugfähigkeit so beeinträchtigt wird, dass bestimmte Aufgaben, z. B. das Transportieren von Pollenladungen, nicht mehr adäquat bewältigt werden können.

Zuletzt sei erwähnt, dass die Euglossini der amerikanischen Tropen zwar eine Aufwärmphase vor dem Start zum Flug kennen, nicht aber eine Thermoregulation während des Fluges, was wohl mit den relativ gleichmäßigen Lufttemperaturen ihres Lebensraums zusammenhängt (ROBERTS & HARRISON 1998).

Verhalten im Dienst der Thermoregulation, thermophysiologische Aspekte diurnaler Rhythmen, des Voltinismus und der Habitatwahl

Die endogene Wärmeproduktion in der Aufwärmphase kann durch ein Verhalten ergänzt oder ersetzt werden, das die exogene Wärmezufuhr erhöht. Viele Bienen der gemäßigten Zonen sonnen sich im Frühjahr oder morgens an windgeschützten Stellen unter einem möglichst steilen Winkel zur Strahlung, um Radiationswärme zu nutzen. *Anthophora plumipes*-Männchen kön-

nen auf diese Weise die Generierung von Wärme verdoppeln, müssen also nur halb so viel endogene Energie aufwenden, um Flugfähigkeit zu erlangen, wie ohne Sonne (STONE et al. 1995). Andere Arten wiederum (in Europa z. B. die Männchen verschiedener *Osmia*-, *Megachile*-Arten, *Hylaeus angustatus* – K. M.) nutzen auch Konduktionswärme, in dem sie sich flach auf die warmen Flächen von Steinen etc. setzen und sich dadurch von oben durch die Strahlung, von unten durch Konduktion aufheizen lassen. Diese ektotherme Energiegewinnung ist zwar energiesparend, bringt aber eine höhere Prädationsgefährdung mit sich. Sehr kleine Bienen können sich wahrscheinlich nur ektotherm auf die Betriebstemperatur für den Flug aufheizen. In wärmeren und vor allem Sonnen-reicheren Klimaten dürfte ektothermes Aufheizen eine größere Rolle spielen als in gemäßigten Breiten, da z. B. im Mediterran viele Bienenarten ihre tägliche Flugaktivität entgegen den Erwartungen deutlich später beginnen als die meisten Bienen in Mitteleuropa (K. M.).

Auch im oberen Segment der Betriebstemperatur für den Flug können Verhaltensweisen die endogene Thermoregulation, d. h. die Kühlung, ersetzen oder ergänzen. Manche Bienenarten beginnen bei hohen Lufttemperaturen direkte Sonnenstrahlung zu meiden und bewegen sich mehr im Halbschatten. So erscheint z. B. im Mediterran die in ihrer Verbreitung bis nach Mitteleuropa reichende Wollbiene *Anthidium septemdentatum* vormittags als erste *Anthidium*-Art an den äußersten, am stärksten sonnenbeschienenen Blütenständen des Keuschstrauchs (*Vitex agnus castus*), zieht sich aber gegen Mittag in die inneren Halbschattenzonen des Strauches zurück, wo sie über die Mittagsstunden weiter aktiv ist und Blüten besucht, während an den sonnenbeschienenen äußeren Blütenständen nun *Anthidium florentinum* und andere hochmediterrane Arten anzutreffen sind. Ähnliches kann man von der Mauerbiene *Osmia andreoides* beobachten (K. M.).

Zu den Ausweichstrategien vor zu hohen Temperaturen gehört auch häufiges Unterbrechen des Fluges oder bei Weibchen das Aufsuchen des Nestes während der heißesten Tageszeit. Das Vorliegen thermischer Gründe für eine bimodale diurnale Aktivität muss allerdings im Einzelfall nachgewiesen werden, weil auch andere Ursachen (z. B. das Ressourcenangebot) dafür maßgeblich sein könnten (STONE et al. 1999). Die Sägehornbiene *Melitta tricincta* sammelt zu Beginn ihrer Flugzeit Ende August im burgenländischen Seewinkel ausschließlich vormittags Pollen und ist ab Mittag völlig verschwunden. Im kühleren September trifft man sie auch über Mittag und am Nachmittag beim Pollensammeln an (K. M.)

Nur wenige Bienenarten sind ganztätig aktiv. Einzig einige extrem eurytherme Hummeln beginnen in den gemäßigten Klimazonen ihre Flugaktivität bereits vor Sonnenaufgang, setzen sie über die heißen Mittagsstunden fort und beenden sie erst in der beginnenden Abenddämmerung. Die gleichen Arten fliegen gewöhnlich auch das ganze Jahr über vom zeitigen Frühjahr bis in den späten Herbst. Andere Bienen beginnen ihre Flüge zwar tageszeitlich später und stellen sie früher ein als die genannten Hummeln, sind aber doch während des größten Teils des Tages beim Pollensammeln oder auf Partnersuche anzutreffen. Als europäisches Beispiel sei *Andrena flavipes* genannt. Diese eurytherme Art ist nicht nur in verschiedenen Klimazonen verbreitet, sondern auch in der Lage, zwei oder mehr Generationen zu klimatisch sehr unterschiedlichen Jahreszeiten auszubilden.

Die Flugaktivität der meisten Bienenarten beschränkt sich jedoch auf wenige Stunden am Tag. In Mitteleuropa sind viele Bienen nur während zwei oder drei Stunden am späten Vormittag aktiv, die Weibchen ziehen sich zu Mittag in ihr Nest zurück und verschließen den Eingang, die Männchen beenden ihre Paarungsflüge. Jeder faunistisch tätige Melittologe weiß, dass er mit der kompletten jahreszeitlichen Bienenfauna eines Gebietes eigentlich nur während zweier Stunden des späteren Vormittags rechnen kann, was die Erforschung der Fauna größerer Landstriche sehr erschwert. Als Ausnahmen beginnen einige wenige Arten (z. B. die Salz-Buntbiene *Camptopoeum friesei* – K. M.) ihre Flugaktivitäten in Mitteleuropa erst gegen Mittag und bleiben über die heißesten Stunden des Tages aktiv. Im Gegensatz dazu legen einige große Bienenarten in den Wüstengebieten von Kalifornien, Arizona und New Mexico (*Colletes stephani*, *Martinapis luteicornis*, *Caupolicana yarrowi* sowie *Centris*-, *Anthophora*-, *Tetralonia*- und *Ptiloglossa*-Arten) ihre Aktivität in die Morgendämmerung und die späten Abendstunden und weichen damit den heißen Tageszeiten aus (HEINRICH 1993). Ähnlich verhält es sich mit der ostmediterranen *Xylocopa olivieri* (DAPHNA et al. 2005)

Was immer die ultimativen Ursachen für diese diurnalen Aktivitätsrhythmen sein mögen (es kommen auch Ressourcenangebot und Konkurrenz um Ressourcen in Frage), so ist damit auch (fast) immer eine Einschränkung des thermischen Regimes verbunden, dem diese Arten ausgesetzt sind. WILLMER (1991, 1993) sieht in der Reduktion der thermophysiologischen Kosten die Hauptursache für die tageszeitliche Einschränkung der Flugaktivität von Bienen. Demnach wäre das Ressourcenangebot der Blütenpflanzen eher der möglichen Bestäuber-Aktivität angepasst als umgekehrt. Lediglich die stark polylektischen und eurythermen Hummeln schei-

nen ihre Flugaktivität nach dem Nektar-Angebot zu richten (WILLMER 1991). Gesamtverbreitung und Biotopwahl lassen den Schluss zu, dass die meisten der Arten mit eingeschränkter diurnaler Aktivität stenotherm sind.

Stenotherme Arten können im Gegensatz zu eurythermen keine Generationen in klimatisch verschiedenen Jahreszeiten ausbilden. Sind sie bivoltin, fliegen die beiden Generationen zu klimatisch annähernd gleichartigen Jahreszeiten. Dies trifft bei *Andrena fulvicornis* zu, die im pannonischen Osten Österreichs zwei Generationen im Mai und Juli ausbildet. Die ganz nahe verwandte, von manchen (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002) für konspezifisch gehaltene, jedoch in etwas kühlerem Klima fliegende *Andrena nitidiuscula* ist univoltin, fliegt im Pannonikum im August, kommt im Gegensatz zu *A. flavicornis* auch in den nördlichen Voralpen vor, fliegt aber dort schon im Juli (K. M.). Die von GUSENLEITNER & SCHWARZ (2002) vermutete Konspezifität von *Andrena nitida* und *limata* ist nicht nur aus ökologischen, sondern auch aus thermophysiologischen Gründen unwahrscheinlich, da sich das Mikroklima ihrer Habitate zu den Flugzeiten April/Anfang Mai (*A. nitida*, univoltin) bzw. Juni und August (*A. limata*, bivoltin) recht deutlich unterscheidet (K. M.).

Stenotherme Bienen scheinen nicht nur jahreszeitlich, sondern auch über ihr Verbreitungsareal hinweg hinsichtlich ihrer mikroklimatischen Nische recht konservativ zu sein, was sich in verschiedenen Klimazonen durch unterschiedliche Biotopwahl äußert. Z.B. fliegt die mediterrane Wollbiene *Anthidium septemdentatum* in Niederösterreich an heißen, etwas windgeschützten Stellen von südexponierten Felssteppen, im Mediterran findet man sie dagegen hauptsächlich in feuchterem Kulturland, an der Küste oder in Wassernähe. Ähnliches kann man von der Mauerbiene *Osmia andrenoides* beobachten. Die Sandbiene *Andrena lagopus* bewohnt im pannonischen Klima Ostösterreichs lichte Wälder, Waldränder und lückige Gebüsch, während sie nach Westrich (mdl.) im ozeanisch beeinflussten Westeuropa durchaus als Offenlandsart bezeichnet werden kann. Die Biene breitet sich seit dreißig Jahren in Niederösterreich aus (ZETTEL et al. 2002) und sucht dabei aktiv die genannten Lebensräume auf

Die beiden Steppenbienen *Nomioides minutissimus* und *N. variegatus*, zusammen mit *N. facilis* und *Ceratina parvula* die kleinsten Bienen Europas und als solche vermutlich nicht in der Lage, sich aktiv bis zur Betriebstemperatur für den Flug aufzuwärmen, leben an den wenigen Stellen ihres Vorkommens in Mitteleuropa ausschließlich auf teils offenen Sandböden (WESTRICH 1989, MÜLLER et al. 1997), während zumindest *Nomioides variegatus* in den mediterranen Zentren seiner

Verbreitung ganz andere Lebensräume bevorzugt. Die Durchsetzung des Sandes mit Luft verringert dessen Wärmeleitfähigkeit, so dass bei Sonneneinstrahlung an der Oberfläche schnell Temperaturen entstehen, die exogen die Flugfähigkeit dieser kleinen Arten gewährleisten (MAZZUCCO 1997). Das größte Vorkommen von *N. minutissimus* im niederösterreichischen Marchfeld erlosch Mitte des letzten Jahrhunderts, nachdem der Lebensraum im Gefolge der Unterschutzstellung von Sandrasen überwachsen wurde und damit sein Mikroklima änderte, neue Vorkommen entstanden jedoch auf neu geschaffenen offenen Sandflächen in der weiteren Umgebung (K. M.).

Die Schmalbiene *Lasioglossum brevicorne*, in Europa sehr selten und bis Südschweden verbreitet, bewohnt in den nördlichen Bereichen ihrer Verbreitung ebenfalls Sandböden, von Tirol südwärts aber gewöhnlich verschiedene andere Bodenarten (EBMER 1988, WESTRICH 1989). Aus Niederösterreich sind einige Sandvorkommen bekannt, andererseits ein Vorkommen auf südexponierten, heißen Felssteppen in der Wachau. Das für die Biene verbindende an den beiden für menschliche Augen so verschiedenen Lebensräumen sowie den südlichen Biotopen ist wohl die Möglichkeit, ihre konservative mikroklimatische Nische darin wiederzufinden.

Fälle regionaler Stenözie (KÜHNELT 1943), d.h. einer starken Reduktion der Lebensraumtypen, in denen eine Art aus mikroklimatischen Gründen vorkommen kann, im Bereich der Arealgrenzen finden sich bei Bienen häufig. Eine Reihe von Beispielen bietet die scharfe Grenze zwischen ozeanischem und kontinentalem Klima entlang der Thermenlinie in Niederösterreich, an der das feucht-milde Sommerklima der Wienerwaldlandschaft innerhalb weniger hundert Meter vom heiß-trockenen pannonischen Sommer abgelöst wird. Zwei der im Europa westlich dieser Grenze häufigsten, von WESTRICH (1989) für Baden-Württemberg als ausgesprochen ubiquitär, von EBMER (1988) als euryök bezeichneten Furchenbienen, *Halictus tumulorum* und *Lasioglossum leucozonium*, zeigen ganz plötzlich östlich der Grenze starke regionale Stenözie, indem sie nur mehr weit verstreut und selten an wenigen feucht beeinflussten Stellen wie z. B. den Donauau-/Marchauen und dem Neusiedlerseegebiet vorkommen. Noch auffällender ist die Bindung an Feuchtigkeit (feuchte Auwiesen und feuchte Wälder) im Pannonikum bei *Lasioglossum zonulum*, die von WESTRICH (1989) für Westeuropa als „typische Offenlandsart, die vor allem auf trockenen Wiesen, Hochwasserdämmen und Ruderalstellen vorkommt“, bezeichnet wird. Mangel an Feuchtigkeit als limitierender Faktor für die Verbreitung fällt natürlich im trockenen Pannonikum besonders auf. Wohl deshalb legte der Wiener Melittologe Bruno Pittioni in seinem unveröf-

fentlichten Manuskript über „Die Bienen des Wiener Beckens und des Neusiedlersee-Gebietes“ aus der Mitte des vorigen Jahrhunderts so großen Wert darauf, die von ihm festgestellten Arten ökologisch als „hylophil“ oder „eremophil“ zu charakterisieren. *Lasioglossum zonulum* stufte auch er bereits als hylophil ein. *Halictus tumulorum* und *Lasioglossum leucozonium* aber waren nach den von ihm zusammengestellten Daten damals im Pannikum viel weiter verbreitet als heute und wurden von ihm dementsprechend als hypereuryök-intermediär bzw. euryök-eremophil bezeichnet (Pittioni unveröff.). Der Rückgang beider Arten im österreichischen Pannikum in den letzten Jahrzehnten könnte entweder mit den ausgedehnten Entwässerungen, die hier stattgefunden haben, oder mit der Zunahme trocken-heißer Wetterphasen im Sommer zusammenhängen.

Die letzten Beispiele zeigen, dass auch Feuchtigkeit ein für die Verbreitung wichtiger mikroklimatischer Habitatfaktor sein kann. Schon MALYSHEV (1935) weist darauf hin, dass „besides temperature, humidity also has doubtless a great influence on the geographical distribution of bees“. Feuchtigkeit wurde von uns bis jetzt nur als ein Aspekt des mikroklimatischen Thermoregimes und der physiologischen Thermoregulation behandelt. In diesem Zusammenhang könnte etwa die Permeabilität der Kutikula zwischen Bienenarten unterschiedlich sein. Relative Luftfeuchtigkeit, Niederschläge und Verfügbarkeit von Wasser können aber auch darüber hinaus Bedeutung für das Leben von Bienen haben, etwa für das Anlegen von Nestern oder für das Sammeln von Pollen und Nektar. Hummeln scheinen z. B. Pollen nur zur trockensten, wärmsten Zeit des Tages zu sammeln (PEAT & GOULSON 2005).

Die angeführten Beispiele lassen vermuten, dass Bienen in der Lage sind, mikroklimatisch als Habitat geeignete Lebensräume aktiv aufzusuchen und als solche zu erkennen und umgekehrt nicht mehr geeignete zu verlassen. Bei der relativ geringen Reproduktionsrate, den kleinen effektiven Populationsgrößen und der geringen genetischen Vielfalt der Bienen kann als Überlebensstrategie nur eine aktive Wahl des richtigen Habitats erfolgreich sein. Wie dieses erkannt wird, ist derzeit noch unklar.

Bienen verfügen über recht unterschiedliche Flugfähigkeiten. Ein erfahrener Bienenkundler ist gewöhnlich in der Lage, die meisten Bienen im Feld auf Grund ihres Fluges höheren Taxa zuzuordnen. Den reissenden Flügen und geschickten Flugmanövern mit Schwebeflug und plötzlichen Wendungen, zu denen viele Megachilidae und Anthophoridae fähig sind, stehen die langsameren, geradlinigeren Flüge mit geringerer Flügelschlagfrequenz der meisten Andrenidae und Halictidae

gegenüber. Flugleistungen des ersten Typs benötigen vermutlich mehr Energie und höhere Thoraxtemperaturen als die der zweiten Art. Es ist anzunehmen, dass Megachilidae und Anthophoridae, zwei phylogenetisch alte Familien, in warmen Klimazonen entstanden und Zweige in verschiedenen Stadien der Phylogenese in kühlere Zonen divergiert sind, Andrenidae und Halictidae, zwei phylogenetisch sehr junge Familien, in gemäßigten Klimazonen entstanden und Zweige in wärmere Zonen divergiert sind. Es gibt aber auch ökologische Gründe für eine Verringerung der Flugleistungsfähigkeit: Brutparasiten unter den Bienen, die nicht mehr „im Flug von Blüte zu Blüte“ Pollen sammeln müssen, sind häufig schlechtere Flieger als ihre Wirte (STONE & WILLMER 1995).

Bienenarten können sich in vielen thermophysiologischen Charakteristika voneinander unterscheiden: in der Aufwärmgeschwindigkeit, der Starttemperatur zum Flug, dem Betriebstemperatur-Intervall, der Art und dem Ausmaß der endogenen Regulationsfähigkeit der Thoraxtemperatur, der Größe, der Behaarung, den Temperaturcharakteristika der Stoffwechsellzyme und der Induktion einer Chaperonsynthese bei Temperaturextremen. Manche dieser Merkmale sind quantitativ (polygen), Unterschiede werden sich dann in genetischer Isolation und wegen der meist geringen genetischen Vielfalt der Bienen langsam entwickeln, daher hauptsächlich zwischen höheren Taxa zu finden sein. Andere sind qualitativer Natur. In diesem Fall könnte eine Mutation unter bestimmten Umständen selbst über die Veränderung der Habitatwahl zu einer partiellen oder vollständigen Reduktion des Genflusses zwischen zwei Populationen führen und damit die Möglichkeit zu einer Artbildung einleiten. Die Artenpaare *Andrena danuvia/cineraria* und *Andrena propinqua/dorsata* könnten dafür Beispiele sein. Deshalb sollte besonders jene in der Einleitung genannten Fälle von Formen „close to the species boundary“ (VIA 2002) sowie Arten mit sehr kleinen und untypisch situierten Verbreitungsarealen auf ihre mikroklimatischen Nischen untersucht werden. Auch bei plötzlicher Ausbreitung einer Art gegen einen Klimatrend sollte die Hypothese einer qualitativen Mutation im thermophysiologischen Bereich geprüft werden. Als Beispiel sei die Ausbreitung der Weidenröschen-Blattschneiderbiene *Megachile lapponica*, einer ursprünglich boreo-montan verbreiteten Art, nach Süddeutschland genannt (SCHMID-EGGER 1998). Leider gibt es nur ganz wenige vergleichende Untersuchungen über die Thermophysiologie von Bienen. Wo aber untersucht wurde, konnten bemerkenswerte und aufschlussreiche Unterschiede mit Relevanz für mikroklimatische Präferenzen gefunden werden (STONE & WILLMER 1995, STONE 1994).

3.1.2 Nest: Nistplatzwahl, Entwicklung; Sozialverhalten; Brutparasitismus

Relativ zu vielen anderen Insektengruppen legen Bienen als K-Selektanten weniger Eier, investieren dafür aber mehr Energie in die Sicherung des Aufwachsens ihrer Nachkommen. Der energetische Hauptaufwand fließt dabei in die Konstruktion eines Nestes zur Aufnahme der Entwicklungsstadien und dessen Verproviantierung mit Larvenfutter (mit ganz wenigen Ausnahmen Pollen und Nektar).

Als Nest dient ein gegen das Außenmilieu abgeschlossener oder abschließbarer (Hohl-)Raum oder Gang von artspezifischer Dimension, je nach Bienenart entweder bereits vorgefunden und für Brutzwecke adaptierbar oder selbst in artspezifisch verschiedenen Materialien ausgeschachtet, der innen in arttypischer Weise strukturiert wird. Hauptbauelemente im Inneren des Nestes sind die Zellen, Kompartimente von der Größe einer ausgewachsenen Bienenlarve mit artspezifischer Neigung, Lage und Anordnung innerhalb des Nestes. Jede dieser Zellen dient der Aufnahme eines einzelnen Eies zusammen mit dem geschlechtsspezifisch ausreichenden Proviant zur Larvenentwicklung (Ausnahmen in Mitteleuropa: Hummeln, *Osmia brevicornis*, in anderen Faunengebieten z. B. Allodapini). Zellwände sind – wiederum Taxon-spezifisch – recht unterschiedlich gestaltet, sowohl was das Material (Blattstücke, Pflanzenwolle, Harz, Mörtel, Erde etc.) als auch, was die innere Beschichtung betrifft (z. B. mehr oder weniger geglättete Wände, exokrine Sekrete). Nach der Eiablage wird die Zelle verschlossen, sodass sie zur Außenwelt doppelt geschützt ist: 1. Durch die Zellwand mit ihren durch die Bautätigkeit der Mutter vorgegebenen physikalischen Eigenschaften (Permeabilität, Festigkeit) und 2. durch die Isolation des Nestes nach außen (mehr oder weniger dicke Erd-, Holz- oder Pflanzengewebsschichten, verfestigter Mörtel etc.). Der Zellinhalt – Biennachwuchs und Proviant – ist dadurch gegenüber witterungsbedingten Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen der Außenluft mehr oder weniger gut abgepuffert und nach dem Verschließen der Zellen und des Nestes vor Nachstellungen durch Feinde weitgehend geschützt. Sekrete exokriner Drüsen, mit denen bei vielen Bientaxa (Colletidae, Andrenidae, Halictidae, Anthophoridae) die Innenwände der Zellen beschichtet werden, haben nicht nur eine Funktion bei der Kontrolle der Feuchtigkeit im Zellinneren, sondern oft auch fungizide und bakterizide Wirkung (AYASSE & PAXTON 2002 und darin zitierte Literatur).

Die Taxon-Spezifität von Nistplatzwahl und Nestkonstruktion lässt vermuten, dass darin ein großes Potential für phylogenetische Radiation und Mikroevolution liegt.

Taxonspezifische Charakteristika der Nestarchitektur und ihre Variationsbreite finden sich mit zahlreichen Literaturverweisen u.a. bei MALYSHEV (1935), WESTRICH (1989) und MICHENER (2000) abgehandelt. Eine kurze, aber außerordentlich treffende Darstellung der Nistbiologie europäischer Bienen liefern auch MÜLLER et al. (1997).

Nistplatzwahl

Über die Nistplatzwahl schreibt WESTRICH (1989): „Alle Bienenarten sind in der Wahl ihrer Nistplätze mehr oder weniger spezialisiert. Es ist daher von entscheidender Bedeutung für die Verbreitung einer Bienenart, ob und in welcher Häufigkeit geeignete, nämlich artspezifische Nistplätze zur Verfügung stehen.“ Nach MÜLLER et al. (1997) nisten 51 % der Bienenarten Deutschlands, Österreichs und der Schweiz in selbst gegrabenen Nestern im Erdboden, 19 % in vorgefundenen Hohlräumen, 5 % in selbst genagten Nestern in dünnen Stängeln oder im Holz und 1 % in selbstgebauten freistehenden Nestern aus Mörtel oder Pflanzenharz. Der Rest besteht aus Brutparasiten bei anderen Bienen. WESTRICH (1989) ermittelte unter den nestbauenden Bienen Deutschlands 73 % Erdnister, was nur geringfügig höher ist als der Wert von MÜLLER et al. (nach Westrichs Rechnung 67 %!).

Viele in der großen Gruppe der im Erdboden nistenden Arten sind hinsichtlich ihrer Substratwahl besonders anspruchsvoll: sie bevorzugen je nach Art verschiedene Bodentypen wie Sand oder Löss, salzhaltige oder Lehmböden, horizontale oder vertikale Flächen, bewachsene, schütter oder unbewachsene Böden, sie nisten im Boden stark besonnter xerothermer Hänge oder im Waldboden etc. (MICHENER et al. 1958, CANE 1991).

Solche Bevorzungen könnten mit der Grabfähigkeit der betreffenden Bienenart zusammenhängen, weil verschiedene Substrate unterschiedliche Festigkeit aufweisen und daher leichter oder schwerer zu bearbeiten sind (z. B. POTTS & WILLMER 1997). Nester, die von einer Bienenart in härteren Böden angelegt werden, sind meist weniger tief als in weicheren Böden gebaute (MALYSHEV 1935), was dafür spricht, dass die Substrathärte ein limitierender Faktor für die Nistplatzwahl sein kann. Zum Graben verwenden Bienen Mandibeln und Beine. Im Gegensatz zu den Grabwespen, bei denen man von der Morphologie der Vorderbeine auf das Nistsubstrat schließen kann (MAZZUCCO 1997), sind bei Bienen aber bis jetzt kaum Unterschiede der Beinmorphologie bekannt geworden, die als Anpassung an unterschiedlich feste Nistsubstrate gedeutet werden könnten. Die delikate Funktion aller drei Beinpaare beim Sammeln und Prozessieren von Pollen scheint einer weitgehenden Anpassung an die robuste Grabetätigkeit in der Erde

entgegenzustehen. Schon eher könnten die Mandibeln mit ihrer manchmal recht unterschiedlichen Ausformung zwischen nahe verwandten Arten solche Anpassungen aufweisen, wurden aber bis jetzt nicht daraufhin untersucht.

Jedoch ändert sich nicht selten die Bevorzugung bestimmter Substrattypen mit der Änderung des Großklimas, was eher dafür spricht, dass die im gewählten Substrat herrschenden Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse eine entscheidende Rolle für dessen Wahl als Nistplatz spielen. Besonders auffallend ist dies bei Arten, die in Europa, je weiter nördlich oder westlich sie verbreitet sind, umso stärkere Bindung an Sandsubstrate zeigen (MAZZUCCO 1997). *Lasioglossum brevicorne* und *Nomioides variegatus* wurden in diesem Zusammenhang bereits erwähnt. Aber auch die Frühlings-Seidenbiene *Colletes cunicularius*, im Norden und Westen Europas als typischer Sandbewohner eingestuft (WESTRICH 1989, MÜLLER et al. 1997, VEREECKEN et al. 2006), nistet im pannonischen Osten überwiegend in Lösswänden, lössig-lehmigen Südhängen und ähnlichen Substraten mit im Vergleich zu Sand unterschiedlichen thermischen Eigenschaften (K. M.).

Man kann also annehmen, dass die sorgfältige Wahl des Niststandortes das Erreichen der artspezifisch notwendigen Temperaturen und Feuchtigkeitsverhältnisse in den Brutzellen über eine Zeit, die den zügigen Abschluss der dynamischen Entwicklungsstadien (siehe unten) ermöglicht, gewährleisten soll. Wahrscheinlich noch wichtiger ist die Beeinflussung von Verhalten (TAUTZ et al. 2003) und Kurzzeitlernen und -gedächtnis (JONES et al. 2005), wie sie bei der Honigbiene festgestellt wurden, durch die Entwicklungstemperaturen, da Verhaltensplastizität, Lernen und Gedächtnis eine zentrale Rolle in der Überlebensstrategie von Bienen spielen. Nur hoch eusoziale Bienen und Hummeln verfügen über Mechanismen der Mikroklima-Regulation im Nest (JONES & OLDROYD 2006, GARDNER et al. 2007).

Für die Bedeutung des Mikroklimas spricht auch das zähe Festhalten der Weibchen vieler Bienenarten am Niststandort, an dem sie selbst geschlüpft sind, der daher „erwiesenermaßen“ die für die Entwicklung notwendigen Bedingungen bietet, oft über viele Generationen hinweg, sofern er sich nicht durch Pflanzensukzession oder menschliche Eingriffe verändert. Diese Philopatrische erspart dem Weibchen einer Bienenart, die hinsichtlich ihrer Entwicklung stenotherm ist, ein aufwändiges Suchverfahren mit ungewissem Ausgang und die prospektive Einschätzung von Substratbedingungen während der Imaginalentwicklung (ROSENHEIM 1990).

Die häufig bei verschiedensten solitären und sozialen Bienenarten vorkommenden Nestaggregationen

(MICHENER 1974) entstehen einerseits aus dem geschilderten philopatrischen Verhalten heraus, können sich andererseits aber auch spontan (ROZEN & BUCHMANN 1990), z.B. nach Entstehung eines neuen potentiellen Niststandorts, bilden. Sie könnten ebenfalls ein Hinweis auf die Notwendigkeit der besonderen klimatischen Eignung eines gewählten Standorts als Nistplatz sein (z.B. POTTS & WILLMER 1997). Dabei ist zu berücksichtigen, dass durch die Nestposition nicht nur die mikroklimatischen Bedingungen für die Entwicklung gesichert sein sollen, sondern auch eine Synchronisation des Schlüpfens mit der Blütezeit der Hauptfutterquellen gewährleistet sein muss. MICHENER et al. (1958) halten eine „substrate limitation“-Hypothese nicht für ausreichend, aggregiertes Nisten zu erklären, gehen dabei aber mehr von der Substratbeschaffenheit als von mikroklimatischen Aspekten aus. Die Substrat-Limitation-Hypothese ist Teil eines Erklärungsversuchs, der allgemein die ungleichmäßige Verteilung von Schlüsselressourcen (z.B. auch Pollen und Nektar) zum Gegenstand hat (ALEXANDER 1974). Eine andere – allerdings kontroversiell diskutierte – Hypothese betrifft die mögliche Verringerung des Räuber- und Parasitoiddrucks (ALEXANDER 1974, ROSENHEIM 1990, WCISLO & CANE 1996, siehe auch Bemerkungen unter „Nestparasitismus“). Unserer Meinung nach ist auch die Vermeidung von Allee-Effekten durch Schaffung ausreichender lokaler Populationsgrößen mit dem Nebeneffekt einer ontogenetischen Synchronisation durch gleiches Mikroklima für die Entwicklung ein möglicher ultimativer Faktor für das Zustandekommen von Nestaggregationen. Besonders bei Vorliegen von sl-CSD als Geschlechtsbestimmungsmechanismus wäre aggregiertes Nisten vorteilhaft. Diese Erklärungen schließen sich nicht wechselseitig aus. Verschiedene proximate Mechanismen des Entstehens von Nestaggregationen werden bei WCISLO & CANE (1996) diskutiert. In jedem Fall muss der Fitness-Gewinn durch aggregiertes Nisten größer sein als der -Verlust, der durch verstärkte intraspezifische Konkurrenz und leichtere Übertragung von Pathogenen entsteht (ROSENHEIM 1990). Studien über etwaige Änderungen der Nistweise (aggregiert vs. einzeln) über das Verbreitungsareal einer Art hinweg bzw. detaillierte Vergleiche zwischen den zahlreichen einzeln nistenden Arten und denen, die Nestaggregationen bilden, im gleichen Gebiet sollten mehr Aufschlüsse über ultimative Gründe des aggregierten Nistens bringen.

Entwicklung

Eine solitäre univoltine Biene verbringt mit ihren Juvenilstadien 10-11 von 12 Monaten des Jahres, also zwischen 80 und 90 % ihrer gesamten Lebenszeit, in der räumlich fixierten, gerade der Größe der Imago entsprechenden Brutzelle und ist dort Temperaturen ausgesetzt, die durch das Mikroklima an der Oberfläche des Nestes,

mehr oder weniger stark gepuffert durch die thermischen Eigenschaften der gesamten Zell- und Nestummantelung, zustande kommen. Für die Entwicklung sind diese Temperaturen aber nur während 1-2 Monaten von größerer Bedeutung, nämlich zu den Zeiten, in denen Wachstums- oder Umwandlungsvorgänge stattfinden, die erhöhte biochemische bzw. molekularbiologische Aktivität erfordern. Die Zeit der Larvalentwicklung und das Puppenstadium sind daher die Entwicklungsabschnitte mit der bei weitem höchsten Temperatursensitivität. Die Pufferung gegen größere Temperaturschwankungen durch die Nestanlage ist wohl in dieser Zeit besonders wichtig. Die richtige Balance der Feuchtigkeit hingegen ist auch während der Ruhezeiten von Bedeutung, weil einerseits Larven und Puppen bei zu großer Trockenheit leicht absterben, andererseits die hygroskopischen Nahrungsvorräte bei zu großer Feuchtigkeit zerfließen oder der Zellinhalt verschimmelt.

Aus dem Bienen-Ei schlüpft gewöhnlich schon nach 3-5 Tagen die Larve. Diese frisst innerhalb von 1-4 Wochen den Larvenproviant auf und erreicht das Stadium der Ruhelarve (Vorpuppe), in dem bei stark reduziertem Stoffwechsel eine allfällige Diapause (z. B. die Überwinterung) absolviert wird. Während der Diapause ist die Empfindlichkeit gegenüber Umwelteinflüssen, z. B. der Temperatur, stark herabgesetzt. Nach Beendigung der Diapause verpuppt sich die Ruhelarve. Während des Puppenstadiums wandeln sich die larvalen in die Imaginalstrukturen um und zu dieser Zeit wird die Ausprägung einiger Merkmale beeinflusst, die der Systematiker zur Unterscheidung nahe verwandter Taxa verwendet (z. B. Behaarung, Pigmentierung, Punktierung und Chagrinerung der Körperoberfläche). Vor etwa hundert Jahren war es unter Schmetterlingszüchtern beliebt, Puppen extremen Temperaturen auszusetzen und die daraus entstehenden farb- und zeichnungsvarianten Schmetterlinge als Aberrationen speziell zu benennen (z. B. LAMPERT 1907). Uns sind derartige Versuche mit Puppen solitärer Bienen nicht bekannt, doch wäre zu erwarten, dass deren Puppen unter einem derartigen experimentellen Regime insgesamt weniger Toleranz zeigen und eher absterben als Schmetterlingspuppen, damit auch weniger phänotypisch variieren.

Der geschilderte Ablauf der Entwicklung gilt zwar für den Großteil aller Bienenarten, doch gibt es auch Ausnahmen. Bei Arten gemäßigter Klimazonen, die im zeitigen Frühjahr fliegen, überwintern nicht die Vorpuppen, sondern die Imagines. Die gesamte Entwicklung wird also im gleichen Jahr abgeschlossen, die Adulten verlassen aber erst nach der Überwinterung ihre Zelle. Pittoni (unveröff.) berichtet von einem Männchen der Frühlings-Seidenbiene *Colletes cunicularius* aus dem Wiener Naturhistorischen Museum, das am 12. August

in den Donauauen gefangen worden war, und vermeint, dass es „zu früh geschlüpft“ sei, „wie dies ja auch bei anderen Apiden-Genera, z. B. *Andrena*, nicht selten vorkommt“. Bei einigen Arten (*Ceratina* spp., *Xylocopa* spp.) schlüpfen die Imagines schon im Herbst, nehmen Nahrung zu sich, überwintern dann und beginnen erst im Frühjahr mit der Verpaarung und dem Nestbau. Die meisten Furchenbienen (*Halictus*, *Lasioglossum*) und Hummeln (*Bombus*) sowie deren Schmarotzerbienen *Sphecodes* und *Psithyrus* schlüpfen und paaren sich im Herbst, beginnen aber erst nach der Überwinterung als Imagines mit dem Brutgeschäft. Bienen-Imagines leben etwa 1-2 Monate, bei einigen eusozialen Furchenbienen und bei Hummeln beträgt die Lebensdauer der Eierlegenden Weibchen (Königinnen) etwa ein Jahr. Die Königinnen von *Lasioglossum marginatum* und *Apis mellifera* sind mehrjährig (5-6 Jahre), *Lasioglossum fratellum*-Weibchen sind offenbar zweijährig (FIELD 1996) und manche Xylocopinae leben bis zu drei Jahren (MICHENER 1990a).

Die Zahl der pro Jahr ausgebildeten Generationen ist bei manchen Arten über das Verbreitungsareal hinweg flexibel, bei anderen feststehend. Manchmal ist die Generationenfolge nicht geklärt bzw. wird offenbar eine erste oder zweite Generation nur teilweise gebildet. Die Fähigkeit zum Überliegen, d. h. die Verlängerung der Ruhephase um ein Jahr oder mehrere Jahre, finden wir so wie bei vielen anderen Insekten auch bei Bienen. Bei Megachiliden, die künstliche Nistkästen annehmen, kann dies leicht festgestellt werden. MÜLLER et al. geben für diese Arten den Prozentsatz der Überlieger mit 1-60 % an. Schwieriger ist Überliegen bei Arten zu ermitteln, die im Erdboden nisten. Hier helfen manchmal indirekte Hinweise. Die Nistplätze von *Camptopoeum friesei* sind z. B. zur Flugzeit der Imagines in manchen Jahren völlig überschwemmt, die Biene erscheint dann nicht, fliegt aber im darauf folgenden Jahr an den gleichen Stellen in gewohnter Häufigkeit (K. M.). DANFORTH (1999) hat das Überliegen der terrikolen Wüstenbiene *Macrotera portalis* in Arizona eingehend untersucht. Nur annähernd die Hälfte der Ruhelarven verpuppte sich unter optimalen Bedingungen im ersten Jahr, das Überliegen dauerte maximal drei Jahre, unter den schwersten Ruhelarven fanden sich die meisten Überlieger. Der Autor wertet die Fähigkeit zu überliegen als eine Strategie der Risikostreuung („bet hedging“), die das Überleben in Lebensräumen mit jährlich schwankender Ressourcenlage sichern soll, Bedingungen, die in Mitteleuropa auch auf viele oligolektische Bienenarten zutreffen. Zu den bekanntesten Überliegern bei Schmetterlingen gehören bezeichnenderweise Ruderalarten wie die beiden Beifuß-Mönche *Cucullia absinthii* und *C. artemisiae*.

Entwicklungsprozesse unterliegen grundsätzlich chemischen und physikalischen Gesetzen, daher sind sie neben der Quantität und Qualität der Larvennahrung auch durch Temperatur und Feuchtigkeit beeinflussbar. Die Auswirkung der Temperatur auf die Geschwindigkeit biochemischer Prozesse und die Stabilität und Flexibilität molekularbiologischer Strukturen wurde bereits im Kapitel 3.1.1 abgehandelt. Demnach wird es auch für die Larvalentwicklung und für die Metamorphose im Puppenstadium ein artspezifisches Temperaturoptimum sowie ein mehr oder weniger breites Intervall geben, in dem die Entwicklung zu einem bestimmten Phänotyp normal abläuft. Der Phänotyp eines Organismus wird im Verlauf der Entwicklung durch eine mehr oder weniger präzise Abfolge von Zellteilungen, -wanderungen, -determinationen und -differenzierungen, ausgelöst durch den qualitativ richtigen Einfluss in der quantitativ richtigen Dosierung zur richtigen Zeit und am richtigen Ort, bestimmt, wobei Stoffgradienten, Gewebs- und Zellwechselwirkungen zu positionsabhängiger Qualität und Quantität der Genexpression in den Zellen führen. Ein geringes Maß an phänotypischer Variation entsteht bereits durch Zufallsschwankungen in den Entwicklungsabläufen. Ein weiterer Anteil ist genetisch bedingt und wird durch Mutationen in Entwicklungsgenen sowie cis-regulatorischen Elementen, von denen aus die Expression des im DNA-Strang nachfolgenden Gens gesteuert wird, und Transkriptionsfaktoren, die die cis-regulatorischen Elemente aktivieren, hervorgerufen. Ein großer Teil ist jedoch durch externe Faktoren bewirkt und wird dann phänotypische Plastizität genannt. Diese kann je nach ihrer Auswirkung auf die Fitness entweder durch Abpufferung der externen Einflüsse (Bienenester!) oder durch physiologische Regulationsmechanismen minimiert oder aber zugelassen und für adaptive Zwecke genutzt werden. Ändern sich Phänotypen graduell mit gradueller Änderung eines externen Einflusses, spricht man von Reaktionsnormen, wenn aber durch Umwelteinflüsse zwei oder mehr diskrete Phänotypen ohne intermediäre Formen entstehen, liegt Polyphänismus vor. Polyphänismus kann zwei verschiedene Ursachen haben: entweder werden verschiedene Individuengruppen einer Art durch diskrete Unterschiede eines Umweltfaktors beeinflusst, wie z. B. die beiden Generationen des Landkärtchen-Schmetterlings (*Araschnia levana*), oder ein kontinuierlich schwankender Umweltfaktor bewirkt bei Erreichen eines Schwellenwerts das Umschalten von einem Entwicklungsweg zu einem anderen (NIJHOUT 2003). WEST-EBERHARD (2005) hält phänotypische Plastizität für eine Voraussetzung zur Entstehung adaptiver Veränderungen, wobei genetische Akkomodation (NIJHOUT 2003) von Schwellenwerten in der Folge das Auftreten eines vorteilhaften Phänotyps fixiere.

Phänotypische Variabilität ist bei Bienen meist nicht besonders auffallend, jedoch qualitativ und quantitativ in Taxon-spezifischer Weise vorhanden. Die Größe einer Biene ist als Reaktionsnorm durch die Futtermenge bestimmt, die ihr als Larve zugeteilt war. Sie schwankt gewöhnlich innerhalb einer Bienenart nicht so stark wie bei den nächstverwandten Grabwespen, weil Pollen und Nektar besser portionierbar sind als ganze Arthropoden, die Larvennahrung der Grabwespen, daher die Zuteilung zu den Brutzellen gleichmäßiger erfolgen kann. Gewollte Unterschiede bestehen bei der Verproviantierung von Brutzellen mit Eiern verschiedenen Geschlechts dann, wenn ein Sexualdimorphismus in der Größe der Imagines vorliegt. In vielen Taxa sind die Männchen kleiner als die Weibchen und haben dementsprechend weniger Larvenproviant zugeteilt bekommen. Diploide Männchen erhalten allerdings als „gedachte“ Weibchen eine Weibchen-Portion Proviant und sind daher häufig größer als ihre haploiden Artgenossen. Bei der Wollbiene *Anthidium manicatum* sind die Männchen oft mehr als doppelt so groß wie die Weibchen, es gibt allerdings auch Männchen von Weibchen-Größe und Übergänge zwischen den Extremen. Die großen Männchen besetzen und verteidigen Territorien, die kleinen wandern herum, d. h. die Paarungsstrategie ändert sich mit der Größe. Größere Territoriumsbesitzer paaren sich öfter als kleinere (STARKS & REEVE 1999). Die Entscheidung eines Weibchens, wie viel Proviant es einem männlichen Ei zuteilt, hat also nicht nur Auswirkungen auf die Größe des adulten Männchens, sondern auch über dessen Verhalten und Paarungserfolg und damit auch über seinen eigenen Fortpflanzungserfolg. Alternative Paarungsstrategien sind im Tierreich verbreitet (GROSS 1996).

KIM & THORP (2001) stellten bei *Megachile apicalis* einen Saison-Dimorphismus in der Größe fest: Die Weibchen der ersten Generation waren größer und legten mehr, aber mit weniger Proviant versehene Eier, die Weibchen der Sommergeneration waren dementsprechend kleiner und legten weniger, dafür aber besser verproviantierte Eier. Wie unter 3.1.1. ausgeführt, überhitzen kleinere Individuen einer Art während des Fluges bei hohen Umgebungstemperaturen weniger leicht als größere. Dementsprechend nimmt die Größe bei manchen Arten mit großer Nord-Süd-Erstreckung ihres Verbreitungsareals (z. B. *Megachile apicalis*, *M. deceptor* – K. M.) im Einklang mit der Bergman'schen Klimaregel mit sinkenden Durchschnittstemperaturen deutlich zu. Bei anderen Arten (z. B. *Anthidium septemdentatum*, *Andrena flavipes*, *A. ovatula* – K. M.) kann allerdings über mehrere Breitengrade hinweg kein statistisch signifikanter Größenunterschied gefunden werden (K. M.).

Besonders bedeutsam für adaptive Evolution ist die allometrische Variation von morphologischen Strukturen. Allometrisches Wachstum ist dadurch gekennzeichnet, dass ein Wachstumsimpuls während der Entwicklung (z. B. durch vermehrt zur Verfügung stehendes Futter) sich auf die drei Dimensionen einer anatomischen Struktur ungleich auswirkt, wodurch neue Proportionen entstehen. Das Potential für allometrisches Wachstum ist bei den Bienenarten recht unterschiedlich. EBMER (1974) stellt grafisch die Variation der Gesichtsform (Länge vs. Breite) bei den Weibchen dreier nahe verwandter *Lasioglossum*-Arten (*fulvicorne*, *subfulvicorne*, *fratellum*) mit mäßiger Variabilität dar. In der genannten Reihenfolge werden die Gesichter relativ länger, wobei die Indizes sich bei den Weibchen nicht überschneiden, bei den Männchen jedoch schon. Dies deutet auf eine Vernischung zwischen den drei teils syntop vorkommenden Arten annähernd ähnlicher Größenklasse bezüglich der Form der besuchten Blüten hin. Lange, schmale Gesichter ermöglichen besser die Nutzung von Röhrenblüten als kurze, breite. Die Furchenbiene *Lasioglossum morio* ist andererseits in der Gesichtsform so variabel, dass man bei den gegensätzlichen Extremen versucht ist, Zweifel an der Zugehörigkeit zur gleichen Art zu hegen. Dies verringert die intraspezifische Konkurrenz, indem verschiedenen Individuen verschiedene Blütenformen präferieren können. In Gattungen, in denen Arten mit wenig variablen langen, schmalen Gesichtern oder zumindest verlängerten Wangen auftreten (z. B. *Lasioglossum*, *Colletes*, *Eucera*), finden sich meist auch Arten mit großer Variabilität der Gesichtsproportionen, was für eine Präformation der Fähigkeit zu allometrischem Gesichtswachstum in der Gattung spricht, die in einzelnen Fällen adaptiv genutzt und genetisch akkomodiert wurde. Im Sinne West-Eberhards scheint hier adaptive Evolution an vorgegebener allometrischer Variabilität anzusetzen (WEST-EBERHARD 2003).

Ein bemerkenswerter und gut dokumentierter Fall von Polyphänismus durch allometrisches Wachstum liegt im Männchen-Dimorphismus der nordamerikanischen Biene *Macrotera portalis* (Fam. Andrenidae) vor. Die Art nistet kommunal, wobei bis zu 30 Weibchen ein Nest benützen, jedoch jeweils nur ihre eigenen Zellen versorgen. In den Nestern befinden sich darin geschlüpfte, großköpfige, jedoch auf Grund reduzierter Flugmuskulatur flugunfähige Männchen, die sich mit den Weibchen vor deren Eiablage zu paaren suchen und dabei untereinander Kämpfe austragen, die bis zum Tod führen können. Eine zweite Männchen-Form hat kleine Köpfe, ist flugfähig und verlässt nach dem Schlüpfen sofort das Nest. Diese Männchen suchen auf Blüten nach Weibchen (DANFORTH 1991a, b). Eine vergleichende Untersuchung, bei der sieben andere Arten der Gattung

Macrotera einbezogen wurden, ergab, dass allometrisches Kopfwachstum mit artspezifisch unterschiedlichem Koeffizienten auch bei den anderen Arten vorhanden ist, dort aber zu einer kontinuierlichen Variation, also einem Männchen-Polymorphismus führt (DANFORTH & DESJARDINS 1999). Die Autoren sehen im Männchen-Dimorphismus bei *Macrotera portalis* einen abgeleiteten Zustand, der aus dem Männchen-Polymorphismus einer ancestralen Art durch Selektion gegen die im Kampf um Weibchen nicht konkurrenzfähigen Zwischenformen entstanden ist. Da größere Männchen disproportional größere Köpfe haben und die Größe einer Biene von der Menge des Proviants abhängt, der ihr als Larve zur Verfügung gestanden hat, hätten Weibchen die Möglichkeit, mit der Menge des einem Männchen-Eies zuteilten Proviants zu entscheiden, ob sie großköpfige, aggressive, stationäre oder kleine, dispergierende Männchen erzeugen wollen, dies in ähnlicher Weise, wie die Weibchen von Arten mit Sexualdimorphismus in der Größe die Futtermenge in einer Zelle nach dem Geschlecht des zu legenden Eies zuteilen. Die Selektion gegen intermediäre Männchen würde daher beim Verproviantierungsverhalten der Weibchen ansetzen können. Als ultimativen Faktor für die Entstehung des Männchen-Dimorphismus bei *Macrotera portalis* vermuten DANFORTH & DEJARDINS (l.c.) die Dichte der Weibchen, weil sie meinen, dass bei höherer Weibchendichte im Nest aggressivere Männchen im Vorteil seien. Strikter Männchen-Dimorphismus scheint bei Bienen sehr selten aufzutreten, dokumentiert ist er nur in einer weiteren Bienenfamilie (Halictidae) bei *Lasioglossum hemichalceum* (KUKUK & SCHWARZ 1988).

Auch die Pigmentierung kann bei manchen Arten einer phänotypischen Variation unterliegen. *Andrena cineraria*, *A. limata*, *A. pilipes* u.a. zeigen mit Zunahme der Durchschnittstemperaturen als Reaktionsnorm eine Zunahme der Flügelpigmentierung. Ein Polyphänismus der Gesichtsbehaarung tritt bei den beiden Generationen von *Andrena minutula* auf: die Frühlingsgeneration hat ein mehr oder weniger schwarz behaartes Gesicht, der Sommergeneration fehlen schwarze Gesichtshaare. Die Schwärzung der Gesichtsbehaarung ist auch bei einigen anderen *Andrena*-Arten variabel, die proximalen Gründe dafür sind jedoch nicht so offenkundig wie beim vorigen Beispiel. Farbvarianten innerhalb einer Population treten bei einigen Hummelarten und bei einigen Arten der Gattung *Anthophora* auf, auch in diesen Fällen sind jedoch die Ursachen ungenügend erforscht. Wohl genetisch bedingt ist das Auftreten von Männchen-Merkmalen in Form einer Weißfleckung des Nebengesichts bei Weibchen einiger östlicher Populationen von *Andrena schencki* und die komplette Schwarzfärbung beider Geschlechter von *Andrena scita*, einer Art mit ansonsten rotem Hinterleib, in Teilen des östlichen Bereichs ihrer Verbreitung.

Sozialverhalten

Artspezifische Niststandorte, die in der Landschaft nur in endlicher Zahl, lokal begrenzt und diskontinuierlich zur Verfügung stehen, stellen einen Dichte-abhängigen Selektionsfaktor dar. Die Tendenz zu Nestaggregationen und die Fähigkeit zu gemeinsamer Benützung von Nestern durch verschiedene Weibchen (kommunales Nisten) verringert den Selektionsdruck durch diesen Faktor, erhöht aber gleichzeitig die intraspezifische Konkurrenz um Pollen und Nektar, einer weiteren Ressource mit Dichte-abhängiger Selektionswirkung. Aggregiertes und kommunales Nisten wird nur dann die Fitness steigern, wenn die Futterressourcen (Futter = Larvennahrung) innerhalb des Aktionsradius der Bienen nicht limitierend wirken. Dies ist dann der Fall, wenn sie in deutlich größerer Menge, als es dem Bedarf der Aggregation entspricht, zur Verfügung stehen und nicht zu sehr durch interspezifische Konkurrenz dezimiert werden. Durch Polylektie und Vergrößerung ihres Aktionsradius kann eine Bienenart evolutiv das zur Verfügung stehende Futterangebot vergrößern, eine Steigerung der Sammeleffizienz z. B. durch höhere Sammelgeschwindigkeit und größere Mengen transportierten Pollens pro Sammelflug (Megachiliden, *Dasygaster*) verbessert die interspezifische Konkurrenzfähigkeit.

Erheblich steigern könnte ein Bienenweibchen seine Konkurrenzfähigkeit und damit seine Fitness auch, wenn es ihm gelänge, uneigennützig, d. h. nicht auf eigene Fortpflanzung bedachte Helfer für das Futtersammeln und die Brutpflege zu gewinnen. Genau dies ist bei der Evolution eusozialen Verhaltens gelungen. Unter Eusozialität versteht man das Zusammenwirken von kooperativer Brutpflege, Generationenüberlappung und Arbeitsteilung bei der Reproduktion. Wie bereits in Kap. 2.1 ausgeführt, scheint die Evolution von Eusozialität durch das genetische System der Haplodiploidie gefördert zu werden. Im Verlauf der Bienen evolution ist offenbar Eusozialität mindestens achtmal unabhängig voneinander entstanden. Sie tritt uns heute bei den Bienen in zwei verschiedenen Formen gegenüber: einer einfacheren, manchmal im Schrifttum als „primitiv“ bezeichneten, und einer fortgeschrittenen, hoch entwickelten Form.

Als primitiv eusozial bezeichnet man Arten mit solitärer Nestgründungsphase, meist einjährigem Staat, geringen morphologischen Kastenunterschieden, beschränkt auf die Größe, und Fehlen bestimmter Formen höherer Verständigung und Kooperation. Fortgeschrittene Eusozialität ist gekennzeichnet durch eine soziale Gründungsphase des Staates, mehrjährige Staaten, große morphologische Kastenunterschiede und hochkomplexe Verständigungs- und Kooperationsformen zwischen den Mitgliedern eines Nestes. Zur ersten Gruppe gehören die Hummeln (Bombini) und einige Gruppen

der Furchenbienen (Halictinae) sowie in schwächerer Ausprägung die Xylocopinae (Allodapini, Xylocopini, Ceratinini) und wenige Arten von Euglossini. Die Gruppe der hoch eusozialen Bienen umfasst die artenreichen Stachellosen Bienen (Meliponini) sowie die wenigen Arten der Honigbienen (Apini) (WILSON 1971, MICHENER 1974).

Neben den hochsozialen Formen und den Hummeln haben in den letzten Jahrzehnten die Halictinae bezüglich ihrer Sozialstrukturen das meiste Forschungsinteresse auf sich gezogen. Von den über 3.500 beschriebenen Arten sind annähernd 830 eusozial (MICHENER 2000, BRADY et al. 2006). Dadurch ist eine breite Palette verschiedener artspezifischer Ausformungen eusozialen Verhaltens gegeben, die reiches Studienmaterial für die Erforschung der Evolution des Sozialverhaltens bei Bienen bietet (siehe MICHENER 1990b). Eusozialität ist innerhalb der Halictinae dreimal unabhängig voneinander entstanden und hat sich im Verlauf der Phylogenese innerhalb der drei eusozialen Kladen auch mehrfach wieder zurückgebildet (DANFORTH 2002). Darüber hinaus wurden eine Reihe von Arten gefunden, die sowohl eusoziale als auch solitär nistende Populationen aufweisen, darunter *Lasioglossum calceatum* (SAKAGAMI & MUNAKATA 1972), *Lasioglossum albipes* (PLATEAUX-QUÉNU 1992), *Halictus rubicundus* (EICKWORT et al. 1996, SOUCY & DANFORTH 2002) und *Halictus sexcinctus* (RICHARDS et al. 2003). Die solitären Populationen dieser Arten fliegen in kühleren Klimazonen mit kürzerer „bienentauglicher“ Jahreszeit, die eusozialen in Bereichen mit längeren Sommern. *Halictus sexcinctus* nistet in Mitteleuropa solitär, in südgriechischen Populationen kommen als einziges bisher bekanntes Beispiel dieses Typs sozialer Polymorphie eusoziale und kommunale Niststrukturen nebeneinander vor (RICHARDS et al. 2003). Während die hoch entwickelte Eusozialität der Apini und Meliponini in der Kreidezeit während der Frühzeit der Bienen evolution vor mehr als 65 Millionen Jahren entstanden sein muss und irreversibel zu sein scheint, ist die primitive Eusozialität der Halictinae nach DNA-Sequenz-Studien erst 20-22 Millionen Jahre alt und noch sehr labil. Die Ursprünge der Sozialstruktur der drei eusozialen Kladen der Halictinae scheinen in eine Periode der globalen Erwärmung gefallen zu sein (BRADY et al. 2006).

Bei Arten mit primitiver Eusozialität verhält sich das nestgründende Weibchen zunächst wie eine solitäre Biene, beendet aber die Brutpflege nicht mit der Verproviantierung der Brutzellen, der Eiablage und dem Verschluss des Nestes, sondern geht zu subsozialem Verhalten über, d. h. es kontrolliert und betreut weiterhin das Nest bis zum Schlüpfen der neuen Imagines. Die Fähigkeit zu subsozialem Verhalten ist nach LINKSVAYER &

WADE (2005) eine Voraussetzung für die Evolution von Eusozialität. Das System der Subsozialität böte die Möglichkeit der progressiven Fütterung der Larven und damit der Verteilung der Last des Futtersammelns auf einen größeren Zeitraum, was bei starker interspezifischer Konkurrenz um Pollen und Nektar ein Vorteil sein könnte. Diese evolutive Möglichkeit ist aber nur bei den hoch eusozialen Honigbienen, in verschiedenem Ausmaß bei den primitiv eusozialen Hummeln und *Allodapini* genutzt worden, bei allen anderen Bienen wird, soweit bekannt, die Gesamtmenge des zur Larvenentwicklung nötigen Futters vom Weibchen vor der Eiablage, zumindest vor dem Schlüpfen der Larve, bereitgestellt. Möglicherweise bestehen bei vielen Arten thermophysiologische Hemmnisse, die Flugzeit zu verlängern. Honigbienen und Hummeln sind gute Thermoregulierer und können auch in Gebieten mit starken jahreszeitlichen Temperaturschwankungen mit Ausnahme des Winters das ganze Jahr über fliegen, *Allodapini* sind als tropische bis subtropische Arten meist nicht mit großen jahreszeitlichen Temperaturschwankungen konfrontiert, sodass bei diesen Gruppen durch eine jahreszeitliche Verlängerung der Flugaktivität keine thermophysiologischen Probleme entstehen.

Der nun schlüpfende Nachwuchs besteht im Normalfall aus Töchtern mit unterentwickelten Ovarien, die als Arbeiterinnen die Betreuung weiterer Generationen übernehmen, während das Gründerweibchen sich nun als „Königin“ nur mehr der Eiablage und der Beeinflussung bzw. Aktivierung ihrer Arbeiterinnen widmet, meist auch das Nest nicht mehr verlässt. Mit dem Eintritt dieser Generationenüberlappung und Arbeitsteilung ist die Phase der Eusozialität erreicht. In Gebieten mit stärkeren jahreszeitlichen Temperaturschwankungen sind die zur wärmeren Jahreszeit fliegenden Arbeiterinnen mehr oder weniger deutlich kleiner als die zur kühleren Jahreszeit flugaktiven Geschlechtstiere (MICHENER 1990b), was thermophysiologisch das Problem der Ausdehnung der Flugaktivität über Jahreszeiten mit unterschiedlichen Temperaturcharakteristika lösen hilft. Die nächste oder übernächste, im Herbst schlüpfende Generation, alles noch Kinder des Gründerweibchens, sind dann wieder (normal große) Geschlechtstiere, mit denen ein neuer Zyklus beginnt. Die Dauer eines Zyklus beträgt also in Klimazonen mit Jahreszeiten bei den meisten Arten ein Jahr. Durch die Steigerung der Konkurrenzfähigkeit um Futterressourcen über die Gewinnung reproduktiv uneigennütziger Helfer und zeitlicher Erstreckung der gesamten Sammelaktivität der Kolonie, damit einer Vergrößerung des Angebots an Futterressourcen, gelingt es einem Gründerweibchen, wesentlich mehr Nachkommen in der nächsten Geschlechtsgeneration pro Jahr zu erzielen als ihr dies bei solitärer Lebensweise möglich gewesen wäre.

Eine bemerkenswerte Ausnahme von der Jährlichkeit der Koloniezyklen in gemäßigten Klimazonen zeigt die Furchenbiene *Lasioglossum marginatum*. Bei ihr dauert ein Koloniezklus entsprechend der Lebenszeit der Königin 5-6 Jahre, die Futtersammelaktivität ist auf wenige Wochen im Frühjahr beschränkt, in der übrigen Zeit ruhen die Tiere im Nest. Gegen Ende des Zyklus entstehen Geschlechtstiere. Nur die Männchen verlassen im Herbst das Nest und suchen frisch geschlüpfte Weibchen in anderen Nestern. Verpaarte Weibchen werden im nächsten Frühjahr zu Nestgründerinnen (PLATEAUX-QUÉNU 1959, WESTRICH 1989). Bei dieser Art finden Futterflüge nur zu einer Jahreszeit statt, Königin und Arbeiterinnen sind an der Größe nicht zu unterscheiden.

Von dem geschilderten theoretischen Ablauf der Entstehung primitiv eusozialer Kolonien gibt es in der Realität viele Abweichungen, die individuell oder in verschiedenen Populationen bzw. Arten, temporär oder ständig, in bestimmten Prozentsätzen der Kolonien oder allgemein auftreten, zufallsbedingt, ökologisch oder durch sonstige Einflüsse verursacht sein können (siehe z. B. WYMAN & RICHARDS 2003). Bei manchen dieser Variationen ist die Definition der Eusozialität nicht mehr erfüllt. Wenn Individuen der gleichen Generation gemeinsame Brutpflege betreiben, jedes Weibchen jedoch aktive Ovarien hat und Eier legt, d.h. keine Arbeitsteilung in der Reproduktion besteht, nennt man die Struktur quasisozial. Semisozial ist eine Bienenkolonie mit gemeinsamer Brutpflege und Arbeitsteilung in der Reproduktion, die aus Tieren der gleichen Generation besteht, also keine Generationenüberlappung aufweist. Semisozialität entwickelt sich oft bei ansonsten eusozialen Arten vorübergehend bei der Nestgründung oder wenn das Gründerweibchen ausfällt und durch eine Arbeiterin ersetzt wird, bei manchen Halictinae ist sie aber konstitutiv (DANFORTH 2002). Quasisoziale Episoden treten selten auf und münden meist in eine semisoziale Struktur. Bei manchen Arten der Gattung *Ceratina* entwickeln sich alle drei Arten des Zusammenwirkens von Weibchen bei der Brutpflege, quasisozial, semisozial und eusozial, alternativ aus präreproduktiven Überwinterungsgesellschaften, wobei die Kolonie meist nicht mehr als zwei Weibchen umfasst. Quasi- und semisoziale Kolonien wurden auch bei manchen *Allodapini*, z.B. *Exoneura bicolor*, festgestellt (MICHENER 1990a).

PAXTON et al. (2002) untersuchten die soziogenetische Organisation von 18 Kolonien der Furchenbiene *Lasioglossum malachurum*, der Art mit der höchst entwickelten Eusozialität unter den primitiv eusozialen Halictinae (WESTRICH 1989), vermittelt Mikrosatellitenanalyse der adulten weiblichen Insassen und Puppen. Alle Kolonien hatten im Einklang mit früheren Untersuchungen nur eine Königin. Die Königinnen waren fa-

kultativ polyandrisch. Manche Insassen einer Kolonie waren untereinander nicht verwandt, am wahrscheinlichsten wegen der Übernahme des Nestes durch ein anderes Weibchen in der Frühphase des Koloniezklus vor dem Schlüpfen der Arbeiterinnen. Arbeiterinnen, die nicht von der regierenden Königin abstammten, waren im Stande, befruchtete Eier zu legen, die sich in Gegenwart der Königin erfolgreich zu Weibchen entwickelten. Die von der Königin abstammenden Arbeiterinnen taten dies nie.

Zum Verständnis der Sozialität ist in Erinnerung zu rufen, dass Bienen eine hervorragende Riechfähigkeit besitzen, für Insekten bemerkenswert lernfähig sind und ihr differenziertes Verhalten äußeren Gegebenheiten anpassen können. Die Riechfähigkeit begründet sich auf eine große Zahl von verschiedenen Geruchsrezeptoren (OR). Die Honigbiene besitzt 163 funktionelle OR-Gene und etwa ebenso viele Glomeruli im Antennallobus, mehr als doppelt so viel wie *Drosophila* (ROBERTSON & WANNER 2006). Neuronen mit dem gleichen Typ Geruchsrezeptor münden in denselben Glomerulus (JACQUIN-JOLY & MERLIN 2004). Mit dieser sinnesphysiologischen Ausstattung sind Bienen in der Lage, Pflanzenarten über ihre Duftbouquets zu unterscheiden und zu lokalisieren (GALIZIA & MENZEL 2001), ja sogar verschiedene Genotypen einer Blütenpflanze zu erkennen (WRIGHT et al. 2002). Sie registrieren olfaktorisch Fußabdrücke von Art- bzw. Gattungsgenossen auf Blüten und verschwenden dadurch keine Zeit auf einen vergeblichen Besuch (GOULSON et al. 1998, ELTZ 2006), sind darüber hinaus sogar imstande, individuelle Duftmarken von Artgenossen auf Blüten zu erkennen und damit möglicherweise auf Dominanzverhältnisse zu reagieren (GILBERT et al. 2001). Olfaktorische Signale spielen die Hauptrolle bei der Geschlechterfindung und Beurteilung der Paarungsbereitschaft von Weibchen durch die Männchen (AYASSE et al. 2001, SIMMONS et al. 2003), sie können maßgebend für die Erkennung des eigenen Nestes sein (WCISLO 1990, 1992, BENNET et al. 2006) und ermöglichen bei sozialen Bienen die Unterscheidung von Nestangehörigen und Nest-fremden Artgenossen sowie die Einschätzung des Verwandtschaftsgrades zwischen Individuen einer Art (MICHENER & SMITH 1987, INOUE et al. 1999). Intra- und interspezifische Signale werden hauptsächlich durch Kohlenwasserstoffe vermittelt, die in verschiedenen Mischungen mit wenigen Haupt- und zahlreichen Nebenkomponenten verschiedener Kettenlänge und verschiedenen Substituenten entweder die Kutikula imprägnieren oder von verschiedenen exokrinen Drüsen sezerniert werden (HOWARD & BLOMQUIST 2005). Dieses System ermöglicht auch Variationen der Duftbouquets zwischen Individuen und damit Individualität.

Die Möglichkeit, zu lernen und Erfahrungen zu nutzen, wurde hauptsächlich an der Honigbiene (ZHANG et al. 2006) und Hummeln (siehe CHITTKA & RAINE 2006), untersucht. ZHANG et al. (2006) kommen zu dem Schluss, dass „...the bee with a tiny brain possesses a sophisticated memory, and is able to remember tasks within a temporal context. Honey bees can thus „plan“ their activities in time and space, and use context to determine which action to perform and when.“ Verhalten ist also bei Bienen zum Teil von Erfahrungen abhängig. Diese Variabilität ergänzt die phänotypische Plastizität des Verhaltens als Reaktion auf Umwelteinflüsse während der Entwicklung, wie wir sie bei den Paarungsstrategien der Männchen von *Macrotera portalis* und *Anthidium manicatum* kennengelernt haben. Die Möglichkeit der Einpassung des Verhaltens an Umweltbedingungen durch die beiden genannten Mechanismen ist bei K-Selektanten wie den Bienen mit geringer Vermehrungsrate und geringer genetischer Variabilität z. T. eine Alternative zur verringerten genetische Anpassungsfähigkeit. Vergleichende systematische Untersuchungen von Sinnesphysiologie, Lernen und Verhalten, dieser für die Evolution so bedeutsamen Merkmale, fehlen leider – wohl wegen der experimentellen Schwierigkeiten der Haltung vieler Bienen in Gefangenschaft – fast völlig. Die Ausprägung der damit zusammenhängenden Fähigkeiten wird jedoch je nach Lebensweise und Ökologie von Art zu Art bzw. zwischen den Taxa verschieden sein. Z. B. finden viele Bienenarten die Eingänge zu ihren Nestern nicht über den Geruchssinn, wie oben angeführt, sondern rein optisch (INOUE 2000).

Wie kommt es zur Kastenbildung bei den primitiv eusozialen Arten und warum ist die Ovarialentwicklung bei der ersten Tochtergeneration des Gründerweibchens gehemmt? Durch die Kastenbildung bei eusozialen Bienen ist das Prinzip der Arbeitsteilung bei der Reproduktion verwirklicht. Bei den primitiv eusozialen Halictinae laufen in der Solitärphase der nestgründenden Weibchen zunächst alle zur Reproduktion gehörenden Verhaltensweisen (Verpaarung, Nestbau, Anlage von Zellen, Futtersammelflüge und Verproviantierung der Zellen, Eiablage, Verschluss der Zellen) in der richtigen zeitlichen Reihenfolge ab. Mit dem Übergang zur eusozialen Phase, d.h. mit dem Schlüpfen der Töchter, kommt es in beiden Kasten, der nunmehrigen Königin und den Arbeiterinnen, zu Ausfällen in dieser Verhaltensabfolge. Bei der Königin sind manche Nestbauaktivitäten wie die Anlage von Zellen, besonders aber deren Verproviantierung unterdrückt, bei den Arbeiterinnen treten eben diese Aktivitäten heterochron auch ohne vorherige Verpaarung und Ovariolenreifung auf.

Eiablage in nicht selbst gebaute und verproviantierte Zellen, d.i. das Herauslösen und Verselbständigen der

Eiablage aus einem Kontext von Verhaltensabläufen, kommt außer bei eusozialen Arten nur bei nestparasitischen Bienen vor. Die Fähigkeit dazu ist wohl für die Evolution in beide Richtungen eine Voraussetzung. In diesem Zusammenhang ist erwähnenswert, dass auch ein anderes Verhaltenselement mancher Brutparasitischer Bienen, das Auffressen fremder Eier, in eusozialen Bienengesellschaften bei Auftreten von Reproduktionskonkurrenz zwischen Weibchen oder Arbeiterinnen mit entwickelten Ovarien verbreitet ist (RÖSELER & van HONK 1990, ENGELS & IMPERATRIZ-FONSECA 1990). Eine evolutive Weiterentwicklung dieser Verhaltensweisen ist die Produktion von „Nähreiern“ für die Königin durch Arbeiterinnen (ENGELS & IMPERATRIZ-FONSECA 1990). Man könnte vermuten, dass kommunales Nisten, Eusozialität und Brutparasitismus drei alternative Wege der Evolution zur Ausnützung optimaler Niststandorte sind, wobei mit der Aquisition von Eusozialität oder Brutparasitismus auch das durch eine Konzentration reproduzierender Bienen am selben Ort entstehende Problem der intraspezifischen Futterkonkurrenz gelöst wird. Tatsächlich kommen zusätzlich zur solitären Lebensweise alle drei genannten Lebensformen bei den Halictinae alternativ nebeneinander vor (MICHENER 1990b, BRADY et al. 2006).

Der reguläre Ablauf der weiblichen Reproduktionsaktivitäten erfolgt nach einem Programm, das durch komplexe interne Regulationsmechanismen unter Einschluss bestimmter hormoneller Konstellationen und durch externe Auslöser gesteuert wird. Viele molekularbiologische und biochemische Details dieser Kaskade sind noch wenig bekannt, so dass auch die Bedingungen für eine Entkoppelung der einzelnen Schritte theoretisch nicht benannt werden können. Bei den primitiv eusozialen Bienen ist Folgendes zu beobachten: Mit dem Schlüpfen der Töchter eines Gründerweibchens, aber auch bei Gründung einer semisozialen Struktur durch zwei oder mehrere Weibchen entsteht zwischen den Weibchen eines Nestes eine Rangordnung, die bei den Halictinae durch bestimmte Verhaltensweisen etabliert wird. Das präsumptiv dominante Tier, offenbar immer das älteste Weibchen, erreicht seine Stellung in der Rangordnung durch agonistisches Verhalten, z. B. durch leichte Kopfstöße bei Begegnung mit Nestgefährtinnen. Auch das mehrere Zentimeter weite rasche Rückwärtslaufen in den engen Gängen des Nestes bei Begegnungen ist ein Attribut der Dominanz. Nach Etablierung der Rangordnung nehmen agonistische Auseinandersetzungen ab. Die nunmehr subordinaten Mitglieder der Gemeinschaft, die Arbeiterinnen, haben gelernt, das dominante Tier, ihre Königin, jetzt am Individualgeruch zu erkennen und versuchen, direkte Kontakte mit ihm in unterschiedlichem Ausmaß – der nächsthöchste Rang mehr, die niedrigsten Ränge weniger – zu vermeiden. Die

Stellung einer Biene in der Rangordnung wirkt sich auf die Ovarialentwicklung aus: je niedriger der Rang, desto weniger entwickelt das Ovar. Mit dem Rang der Königin sind neben der vollkommenen Ovarialentwicklung und den Verhaltensweisen der Dominanz auch das Einstellen der eigenen Futtersammelflüge, eine längere Lebensdauer und ein hohes Maß an Aktivität im Nest verbunden. Diese Rastlosigkeit treibt offenbar die Arbeiterinnen zu mehr „Fleiß“ an, da diese bei Verlust der Königin ihre Aktivität stark reduzieren. Auch unter den Arbeiterinnen ist das Verhalten nach der Rangordnung differenziert. Die in der Rangordnung nach der Königin nächste Arbeiterin hat bei den Halictinae das am zweitweitesten entwickelte Ovar. Sie hält sich mehr im Nest auf und führt weniger Futtersammelflüge durch als die niedrigeren Ränge. Sie versieht vornehmlich die Position der Wächterin im Nesteingang, wodurch sie weniger in direkten Kontakt mit der Königin kommt. Bei Verlust der Königin springt sie als Ersatzkönigin ein und verhält sich dann genau so wie eine Gründerkönigin, nimmt die Dominanz-Verhaltensweisen an und legt normal Eier und wenn sie vorher verpaart war, auch weibliche. Die durch die Dominanz der Königin induzierte Hemmung der Ovarialentwicklung inklusive der damit zusammenhängenden Verhaltensänderungen ist also reversibel, wenn sie nicht zu lange währt. Verpaart können Arbeiterinnen manchmal deshalb sein, weil in der ersten Filialgeneration der Gründerkönigin in artspezifisch verschiedenem, meist jedoch sehr geringem Prozentsatz auch Männchen vorhanden sein können, die sich mit Arbeiterinnen paaren. Arbeiterinnen können bei manchen Arten auch in erheblichem Umfang an der Produktion von Männchen-Eiern in der letzten (Geschlechts-)generation beteiligt sein, was damit erklärt wird, dass wegen der dann erreichten Größe der Kolonie der supprimierende Einfluss der Königin auf die Ovarialentwicklung der Arbeiterinnen nachlässt oder die Königin bereits gestorben ist (zusammengefasst nach MICHENER 1990b). Bei Hummeln ist die Differenzierung der Arbeiterkaste viel ausgeprägter als bei den Halictinae. Sie bilden in dieser Hinsicht einen Übergang zu den hoch eusozialen Formen. Die Tiere, die Futter sammeln, haben aber auch bei ihnen den niedrigsten Rang und das am wenigsten entwickelte Ovar (RÖSELER & van HONK 1990).

Das Alter ist der wichtigste prädisponierende Faktor für die Rangordnung. In einer Kolonie mit Gründerweibchen und ihren weiblichen Nachkommen wird daher immer das Gründerweibchen die Königin sein, die weiblichen Nachkommen verbleiben als Arbeiterinnen im Nest. Bei manchen Arten kann ein Teil der geschlüpften Tiere das Nest auch verlassen, sich paaren und später, meist nach Diapause, selbst ein Nest gründen (YANEGA 1988, MICHENER 1990b). Gibt es in einem Nest mehrere Gründerweibchen oder wird eine Königin

durch eine Arbeiterin ersetzt, so können andere Faktoren wie z. B. die Größe für die Dominanzentwicklung entscheidend sein. Da Größe durch die Futtermenge, die der Larve zur Verfügung steht, entschieden wird, wird damit die Entstehung einer Prädisposition in das Larvenstadium verlegt.

Bei den Bientaxa mit hoch entwickelter Eusozialität wird im Gegensatz zu den primitiv eusozialen Arten die Kaste eines adulten Weibchens durchwegs im frühen Larvenstadium festgelegt, und zwar entweder durch Unterschiede in der Qualität des Futters (Weisefutter bei *Apis*) oder über genetische Prädisposition bzw. Quantität des Futters (bei Meliponini – ENGELS & FONSECA-IMPERATRIZ 1990). Auch bei Hummeln, die auch in dieser Hinsicht einen Übergang von der primitiv eusozialen zur hoch eusozialen Lebensweise bilden, wird die Kaste durch den vermuteten Einfluss eines von der Königin stammenden Pheromons bereits im frühen Larvenstadium bestimmt (PEREBOOM et al. 2005). Pheromone der Königin spielen bei den hoch eusozialen Bienen eine entscheidende Rolle bei der Steuerung der Kolonie. Die Differenzierung der Arbeiterkaste ist viel stärker ausgeprägt als bei den primitiv eusozialen Arten, die Aufgaben ändern sich bei den Honigbienen mit dem Alter einer Arbeiterin nach einem feststehenden Programm (ENGELS & IMPERATRIZ-FONSECA 1990).

Zusammenfassend lässt sich über die Entwicklung zur Eusozialität anhand der Beobachtungen an primitiv eusozialen Taxa, die sich noch in dynamischer Mikroevolution befinden, Folgendes sagen: Voraussetzung für die Entstehung von Generationenüberlappung und damit zusammenhängender Kastenbildung und Arbeitsteilung in der Reproduktion ist das Verbleiben im Nest und Aufrechterhalten bestimmter Pflegearbeiten zunächst solitärer Gründerweibchen bis zum Schlüpfen der nächsten Generation (Subsozialität). Mutationen, die subsoziales Verhalten bewirken, sind bei Gruppen mit geringer genetischer Variation und daher geringem genetischem Adaptationspotential besonders vorteilhaft, da sie die Überlebensrate früher Entwicklungsstadien erhöhen und damit die Fitness der Brutpflegerin steigern (LINKSVAYER & WADE 2005). Es sei daran erinnert, dass vorteilhafte Mutationen bei Haplodiploiden, besonders bei geringen effektiven Populationsgrößen bzw. unter Inzucht wie im Fall der Bienen, schneller fixiert werden und weniger leicht durch Drift verloren gehen als bei Diploidiploiden.

Beim ersten Nachwuchs eines Furchenbienen-Gründerweibchens, dessen Aufwachsen von ihm noch als Solitärbiene betreut wurde, ist das Geschlechterverhältnis stark bis ganz zu Gunsten von Weibchen verschoben. Diese bleiben gewöhnlich nach dem Schlüpfen im Nest. Es gibt allerdings einige Arten, bei denen

schon in dieser Generation einige Weibchen das Nest verlassen, sich verpaaren und – oft nach einer Diapause – zu neuen Gründerweibchen werden. In Klimazonen ohne ausgeprägte Jahreszeiten kann die Anzahl solcher Weibchen bis zu 50 % ansteigen. Etwa im gleichen Ausmaß steigt dann die Zahl der Männchen in der Generation (Beispiele bei MICHENER 1990b). Die letzte Generation im Koloniezyklus besteht zur Gänze aus Geschlechtstieren, die das Nest verlassen, sofern eine Jährlichkeit im Zyklus besteht.

Die Prädisposition zum Verbleiben im Nest wird bei Hummeln durch die Kastenbestimmung im Larvenstadium festgelegt. Bei Halictinae scheint die Körpergröße, die ja ebenfalls im Larvenstadium durch die verfügbare Futtermenge bestimmt wird, eine Prädisposition für das Verlassen als zukünftiges Gründerweibchen oder Bleiben als Arbeiterin darzustellen. Bei den hinsichtlich Größe gleichen *Lasioglossum marginatum*-Weibchen ist es die Verpaarung, die den Ausschlag für das weitere Schicksal gibt. Im Detail sind aber die proximalen Mechanismen, die den weiblichen Nachwuchs im Nest halten und zu Arbeiterinnen werden lässt, noch nicht geklärt.

ANDERSSON (1984) und ALEXANDER et al. (1991) vermuten, dass der Vorteil, erprobte Neststandorte für die Aufzucht nutzen zu können, einen Selektionsdruck zum Verbleiben im Nest ausübt. Bei den mehrjährigen Xylocopini und Ceratinini, bei denen die Arbeiterin des ersten Jahres nach dem Ableben der Königin im zweiten Jahr das Nest für die Aufzucht des eigenen Nachwuchses benützt (MICHENER 1990a), kann dies direkt zutreffen, bei den Halictinae indirekt nur dann, wenn die soziogenetische Situation für die Arbeiterinnen einen „inclusive fitness“-Vorteil (HAMILTON 1964) bietet. Das Verbleiben im Nest wird auch durch Kasten-prädisponierende Faktoren wie geringe Größe gefördert.

Die im Nest verbleibenden Töchter sind ab nun maternaler Manipulation, meist aus agonistischem Verhalten bestehend, ausgesetzt, wodurch Dominanz-Subordinationsverhältnisse induziert werden. Diese bewirken, dass über die Mediation von Hormonkonstellationen physiologische und Verhaltenskaskaden der Reproduktion entkoppelt und kastenspezifisch umprogrammiert werden, wodurch bei der nunmehrigen Arbeiterkaste heterochron, d. h. präreproduktiv, Verhaltensweisen der Brutpflege induziert werden. Kastenunterschiede lassen sich daher an Unterschieden in der Genexpression erkennen, und zwar erstmals schon ab dem Zeitpunkt, zu dem sie induziert worden sind (EVANS & WHEELER 1999, PEREBOOM et al. 2005). Dies ist eine bemerkenswerte Form von Entwicklungspolyphänismus, die sich zunächst auf physiologische und Verhaltensmerkmale beschränkt und erst bei den hoch entwickelten Eusozialen auch zu morphologischen Unterschieden führt.

Die Fähigkeit zur Rekrutierung von uneigennützi- gen Hilfskräften bei der Reproduktion verleiht der Mut- ter einen großen Konkurrenzvorteil bei der Kompetition um Futterressourcen und hilft, einen günstigen Nist- standort optimal auszunützen, was sich in einer gegen- über solitärer Lebensweise größeren Nachkommen- schaft an Geschlechtstieren widerspiegelt (siehe STROHM & BORDON-HAUSER 2003) und damit eine dop- pelt positive (Neststandort, Futterressourcen) Dichte- abhängige Selektion bewirkt. Der Vorteil besteht nur dann, wenn aus klimatischen Gründen eine Verlänge- rung der Nistsaison möglich ist.

Andere Sichtweisen der Eusozialität gehen nicht vom Fitness-Zuwachs der Mutter, sondern von dem der Töchter aus: So wurde lange Zeit als ultimate Ursache für die Entwicklung eines altruistischen Verhaltens bei der Eusozialität die genetische Asymmetrie im Mutter- Tochter- und Schwester-Schwester-Verhältnis ange- sehen, die bei Haplodiploiden gegeben ist: Schwestern haben zu 75 % identische Gene, zwischen Mutter-Toch- ter gibt es aber nur 50 % genetische Übereinstimmung, daher sollte das Interesse einer Tochter größer sein, Schwestern groß zu ziehen als ihren eigenen Nach- wuchs, weil damit mehr der eigenen Gene in die näch- ste Generation weitergegeben werden (kin selection, in- clusive fitness-Theorie, HAMILTON 1964). Diese Erklä- rung wurde später von vielen Autoren in Frage gestellt, weil Brüder zu Schwestern nur zu 25 % genetisch ver- wandt sind (zu 50 % bei Diploiden) und daher kein In- teresse von Schwestern an deren Aufzucht bestehen könnte, ferner das kin selection-System nur bei strenger Monandrie des Gründerweibchens funktionieren kann, eine Bedingung, die nicht immer gegeben ist (CROZIER & PAMILO 1996, LINKSVAYER & WADE 2005, darin wei- tere Literatur und ausführliche Diskussion). Nach SMITH (1987) hängt die Subordination und damit die Bereitschaft von Arbeiterinnen, an ihrer Königin vor- beizukriechen, ebenso vom Verwandtschaftsgrad ab wie das Ausmaß der Aggression der Königin gegen Arbei- terinnen. Zur Königin weniger verwandte Arbeiterinnen zeigten stärkere Ovarialentwicklung als näher verwand- te. CANT & FIELD (2005) entwickelten ein kin selecti- on-Modell für Dominanzhierarchien, in dem Rangord- nung, Hilfsaufwand und Fitness-Kosten der Mitglieder zum Reproduktionserfolg des dominanten Tiers in Be- ziehung gesetzt werden

Wie die vorher besprochenen Untersuchungserge- bnisse über die soziogenetische Struktur von Kolonien der Furchenbiene *Lasioglossum malachurum* von PAXTON et al. (2002) zeigen, können in deren Nestern auch Tie- re vorkommen, die von anderen Eltern abstammen als ihre Schwestern, eine Situation, die de facto brutparasi- tische Elemente enthält, ohne aus Brutparasitismus ent-

standen sein zu müssen. Ein intraspezifischer Brutparasi- tismus wurde von PACKER (1986) bei *Halictus ligatus* ver- mutet, von MICHENER (1990b) wurden seine Beobach- tungen jedoch als „inconclusive“ relativiert. Dennoch scheint gerade *Halictus ligatus* eine Art zu sein, bei der in einem Nest ein größeres genetisches Spektrum an Indi- viduen vorhanden sein kann (MICHENER 1990b). WCIS- LO (1987) zitiert weitere Beispiele für intraspezifischen Brutparasitismus, FIELD (1992) gibt eine Übersicht über Ausmaß und Form von intraspezifischen Brutparasiti- smen bei Wespen und Bienen. Umfangreichere verglei- chende Untersuchungen der soziogenetischen Zusam- mensetzung von Furchenbienen-Kolonien nach der Metho- dik von PAXTON et al. (2002) wären notwendig, um die Frage nach dem Verwandtschaftsgrad, bei dem eine Verhaltensbeeinflussung des Phänotyps eines Individuus durch ein anderes möglich ist und damit eusoziale Strukturen entstehen können sowie Fragen nach den Ursprüngen bestimmter Formen des Brutparasitismus zu klären. Manches deutet darauf hin, dass der Verwandt- schaftsgrad zwischen Königin und Arbeiterinnen, zu- mindest die Kompatibilität bestimmter entwicklungsge- netischer Strukturen, die Leichtigkeit der Ausbildung einer Dominanz-Subordinations-Struktur beeinflusst und damit ab einer gewissen genetischen Distanz die Ausbildung von Eusozialität verhindert und die Entste- hung von Brutparasitismus erleichtert. Es stellt sich auch die Frage nach etwaigen artspezifischen Unter- schieden in der Toleranz gegenüber wachsender gene- tischer Distanz.

Primitive Eusozialität bietet viele interessante Auf- schlüsse über das Zusammenspiel von Entwicklungsplas- tizität und Evolution (WEST-EBERHARD 1986). Sie scheint allerdings eine größere Rolle bei allochro- ner Art- veränderung als bei synchroner Artbildung zu spielen.

Nestparasitismus

Während der Großteil der Hymenopteren seine Eier einfach auf oder in die potentielle Larvennahrung legt und sie dann ihrem Schicksal überlässt, verbergen Acu- leaten ihren Nachwuchs in eigens dafür konstruierten oder rekrutierten Nestern und versehen diese mit dem nötigen Larvenfutter. Sie entziehen ihn damit nicht nur Wetterunbillen, sondern auch dem hohen Räuber- und Parasitoiddruck, dem freilebende Larven ausgesetzt sind. Als Folge der verringerten Larvenmortalität kann die Zahl der gelegten Eier reduziert werden. Es findet damit eine Umschichtung der Ressourcenallokation der Bie- nenweibchen von der Zahl der Nachkommen auf Schutzmaßnahmen für die Brut mit dem Gewinn gleich- mäßiger Entwicklungsbedingungen statt. Gleichmäßige, definierte Entwicklungsbedingungen sind möglicherwei- se für die Neuralentwicklung von Bedeutung. Wenn auch durch dieses System die Anzahl der Feinde, die di-

rekt oder indirekt den Nachwuchs dezimieren, deutlich verringert wird, so schaffen es doch einige Spezialisten, manchmal auf komplizierte Weise in die Nester von Bienen zu gelangen und dort als Brutparasiten ihre Wirte mehr oder weniger stark zu schädigen.

In den Nestern finden sich zwei Arten von Gütern, die für Brutparasiten von Interesse sein können: die Larven der Wirte und deren Nahrungsvorräte. Demnach gibt es Parasitoide bzw. Räuber, die sich von den Larven ernähren, und Kleptoparasiten, die die Larvennahrung auffressen (=Raub- und Futterparasiten nach MÜLLER et al. 1997). Auch Kleptoparasiten zerstören mit ganz wenigen Ausnahmen vor dem Verzehr der Larvennahrung das Ei oder die Larve des Wirtes, gegebenenfalls auch weitere anwesende Futterparasiten und beseitigen damit Konkurrenten. Manche Brutparasiten verzehren sowohl Larven als auch den Futtermittelvorrat. Eine sorgfältig zusammengestellte Übersicht über die in Mitteleuropa vorkommenden Arten von Bienenfeinden und damit auch Brutparasiten sowie deren Wirtsspektrum und Lebensweise gibt WESTRICH (1989).

Über das Ausmaß der Brutparasitierung bei Bienen gibt es nur wenige systematische Untersuchungen und diese gewöhnlich bei Arten, deren Nisten experimentell manipuliert werden kann (Honigbiene, Hummeln sowie Arten, die künstliche Nisthilfen annehmen). Zahlreiche andere Berichte sind mehr anekdotischer Natur. Die festgestellten Parasitierungsraten sind außerordentlich verschieden und sehr von Faktoren wie dem Jahr, der Jahreszeit, dem Wetter, der Gegend, dem Biotoptyp, der Qualität des Habitats (ULBRICH & SEIDELMANN 2001), der Dichte der Wirte u.ä. abhängig. Die Wirtsdichte kann entweder negativ oder positiv mit dem Parasitierungsgrad korreliert sein (ROSENHEIM 1990, WCISLO & CANE 1996). Die erhöhte Nestdichte in künstlichen Nisthilfen führt gewöhnlich zu verstärkter Parasitierung (WESTRICH 1989).

MICHENER (1985) stellte die Hypothese auf, dass Erdnester, weil für Parasiten in einem zweidimensionalen Suchschema liegend, stärker parasitiert sein sollten als Nester in dreidimensionalen Strukturen. WCISLO & CANE (1996) können aus den vorliegenden Daten keine Bestätigung für diese These erkennen, auch eine detaillierte Analyse einschlägiger Literatur durch WCISLO (1996) brachte keine klaren Ergebnisse. Bienenlarven in Stängelnestern sind durch seitliches Anstechen mit dem Legebohrer auch für parasitoide Hymenopteren erreichbar, die Larven in Holz-, Löss- oder Erdnestern nicht parasitieren können (WESTRICH 1989), andere Nestparasiten hingegen (z. B. Ameisenwespen - Mutillidae) sind schon auf Grund der Flügellosigkeit ihrer Weibchen auf Erdnester angewiesen. Eine Wirtsspezifität von Nestparasiten ist selten, eine Lebensraumspezi-

fität dagegen üblich, daher haben Bienen in unterschiedlichen Lebensräumen auch unterschiedliche Parasitenspektren.

Die verschiedenen Untersuchungen über das Ausmaß der Brutparasitierung von Bienennestern ergaben Parasitierungsgrade von 0-100 % der Zellen. Der Durchschnitt lag bei ca. 30 % (WCISLO 1996), am häufigsten wurden zwischen 10-30 % parasitierte Zellen festgestellt (PACKER 1988, MÜNSTER-SVENDSEN 2000, GONZALEZ et al. 2002, WYMAN & RICHARDS 2003 u.a.). In einigen Fällen wurde die Entwicklung der Brutparasitierung über mehrere Jahre hinweg verfolgt: WCISLO et al. (1996) fanden in einer Nestaggregation der nordamerikanischen *Dieunomia triangulifera* (Fam. Halictidae) in drei aufeinanderfolgenden Jahren einen Anstieg der befallenen Zellen von 11 über 19 bis zu 30 %, wobei der Hauptparasit von *Heterostylum* (Bombyliidae) zu *Rhipiphorus* (Meloidae) wechselte. In einer mehr als 500.000 Nester umfassenden Aggregation der Alkalibiene *Nomia melanderi* betrug die Parasitierungsrate durch *Heterostylum* mehr als 90 %. Im darauf folgenden Jahr war die Populationsgröße der Biene auf die Hälfte gesunken, die Parasitierungsrate fiel auf 50 %. Im dritten Jahr blieb die Populationsgröße stabil und nur mehr 30 % der Zellen waren von *Heterostylum* befallen (BOHART et al. 1960). Der nordamerikanische Ölkäfer *Tricranya stansburyi* befahl 15 Jahre lang die Brutzellen der in Löchern nistenden *Osmia lignaria* zu 1-3,7 %, im 16., sehr trockenen Jahr stieg die Befallsrate auf fast 33 % (TORCHIO & BOSCH 1992).

Diese Beispiele zeigen deutlich die Dynamik des Brutparasitismus bei Bienen, dessen Abhängigkeit von Umweltfaktoren und Auswirkungen auf die Populationsentwicklung. Teilpopulationen der Wirte können unter bestimmten Bedingungen erheblich geschädigt (WESTRICH 1989), ja sogar ausgerottet werden (BATRA 1966, KROMBEIN 1967). An den Bienen-reichsten Stellen zweier niederösterreichisch/pannonischer Naturschutzgebiete, Oberweiden und Eichkogel, beide bekannt für ihren außerordentlichen Artenreichtum (Pittioni Mskr., MAZZUCCO & ORTEL 2001), traten Ende des letzten Jahrhunderts in großer Zahl Ölkäfer auf (*Meloe proscarabaeus* in Oberweiden, *M. scabriusculus*, *M. uralensis* und *M. rugosus* am Eichkogel). In den Folgejahren waren sowohl Arten- als auch Individuenzahlen der gefundenen Frühjahrsbienen mit wenigen Ausnahmen (*Colletes cucicularius*, *Lasioglossum marginatum*) stark reduziert, eine ganze Reihe von Arten war ganz verschwunden. Die wenigen gefangenen Bienen wiesen ausnahmslos einen starken Befall mit Triungulinus-Larven auf. Die auffallende Bienenarmut hält dort noch immer an, aber auch Ölkäfer werden nur mehr ganz vereinzelt und in sehr kleinen Exemplaren gefunden (K. M.).

Zweifelloso übt der Nestparasitismus einen starken Selektionsdruck auf Bienen aus. Dieser Selektionsdruck kann jedoch bei einer Bienenart in verschiedenen Jahren, Regionen und Jahresgenerationen aus den bereits genannten Gründen in verschiedene Richtungen gehen. Die Vielfalt unspezifischer Brutparasiten von Bienen mit völlig unterschiedlichem Parasitierungsverhalten und die große Kontext-spezifische Variabilität der damit zusammenhängenden Selektionsdrücke führen dazu, dass die Evolution hauptsächlich an der von den meisten Brutparasiten genutzten Schwachstelle des Systems „Aculeatennest zum Schutz des Nachwuchses gegen Räuber und Parasiten“ ansetzen kann. Diese Schwachstelle ist die Zeit der Verproviantierung des Nestes durch das Weibchen. In dieser Zeit sind sowohl Nesteingang als auch Zugänge zu Zellen offen sowie noch nicht verschlossene Zellen vorhanden, die Nestbesitzerin ist häufig abwesend und ein Brutparasit kann dann ungestört in das Nest eindringen und offene Zellen befallen. Eine Gegenstrategie kann nur in einer Verkürzung der Zeit der „offenen Tür“ und einer Verlängerung der Anwesenheit relativ zur Abwesenheit der Nestbesitzer bestehen.

Tatsächlich werden die Eingänge der Nester bodennistender Bienen meist nach Abschluss der täglichen Verproviantierungsflüge durch die Besitzerin von innen her verschlossen. Da die tägliche Flugaktivität mancher Arten sehr kurz sein kann und sich auf wenige Vormittagsstunden beschränkt, sind deren Nester die meiste Zeit vor dem Zugriff von Wirts-unspezifischen Parasiten, deren diurnale Aktivität viel länger als die der Biene dauert, geschützt. In einer aus mehr als 50 Nestern bestehenden dichten Aggregation der Hosenbiene *Dasygaster argentata* herrschte z. B. um 11 Uhr vormittags lebhaftes Kommen und Gehen der Bienen, um 14 Uhr wollte ich diese Besonderheit bei optimalem Wetter einem Freund zeigen: kein einziger Nesteingang war mehr kenntlich, die Fläche mit der Bienenaggregation unterschied sich in nichts von den benachbarten Sandflächen, der Freund glaubt mir noch heute nicht, dass dort Bienen nisteten (K. M.).

Nur wenige Arten verschließen den Nesteingang beim Verlassen vor jedem Futtersammelflug von außen (GEBHARDT & RÖHR 1987, WESTRICH 1989). Wahrscheinlich stehen Energiekosten und Fitnessgewinn eines solchen Verschlusses nur in seltenen Ausnahmen, z. B. bei weiten, langdauernden Futtersammelflügen und weichem Substrat, in einem günstigen Verhältnis zueinander, zumal manche Parasiten in der Lage sind, sich durch einen Verschluss durchzugraben (GEBHARDT & RÖHR 1987). Bienen, die Zellgruppen am Ende von Seitengängen des Nestes anlegen, füllen den Gang zu einer Zellgruppe nach deren Fertigstellung mit Erde auf und

versiegeln damit Teile des Nestes so schnell wie möglich (MALYSHEV 1935). Die Anlage von zwei oder mehreren Nestern nacheinander durch ein Bienenweibchen könnte zumindest bei Erdnistern eine Methode der Risikostreuung, auch im Hinblick auf möglichen Brutparasitismus, sein (siehe auch BISCHOFF 2003). Eine solche Strategie kann nur dann evolvieren, wenn der Fitnessgewinn die Kosten für den zusätzlichen Arbeitsaufwand übersteigt. Das Verschließen des Nestes der primitiv eusozialen Halictinae in gemäßigten Klimaten nach jeder Versorgungsphase für 3-4 Wochen wird von MITESSER et al. (2006) anhand eines theoretischen Modells durch einen Fitnessgewinn, der durch verbesserten Schutz der Brut vor Parasitierung (Raub) relativ zum Produktionsverlust entsteht, begründet. Zu verschiedenen anderen Formen des Schutzes von Nesteingängen siehe WCISLO & CANE (1996).

Wenn das Nest unverschlossen ist, steigt die Wahrscheinlichkeit, dass eine Zelle parasitiert wird, mit der Zeit, in der sie offen und vom Weibchen unbewacht ist (SEIDELMANN 2006, DANFORTH & VISSCHER 1993, GOODELL 2003). Bienen benötigen weniger lang, eine Zelle zu verproviantieren und zu verschließen, wenn Larvenfutter in ausreichendem Maß in möglichst großer Nähe zum Nest und unter möglichst geringer interspezifischer Konkurrenz zur Verfügung steht (ULBRICH & SEIDELMANN 2001). Sie halten sich offenbar dann zwischen den Versorgungsflügen länger im Nest auf als bei schlechterer Habitatqualität (GOODELL 2003). Die Nistplatzwahl kann also nicht nur aus mikroklimatischen Gründen sehr heikel sein, sondern muss darüber hinaus auch eine spätere ausreichend rasche Versorgung der Nester mit Larvenproviant sicher stellen, um Fitnessverluste der Weibchen durch Brutparasitismus zu minimieren. Ist die „Habitatqualität“ (ULBRICH & SEIDELMANN 2001) schlecht, wird bei Bienen, die in Löchern oder Pflanzenstängeln nisten und ihre Brutzellen hintereinander in Serie anordnen müssen (Linienbauten – WESTRICH 1989), das Geschlechterverhältnis zu Gunsten der kleineren, außen liegenden Zellen von Männchen verschoben (PETERSON & ROITHBERG 2006). Der Fitnessverlust der Nestbesitzerin wird bei steigender Parasitierung dadurch verringert, dass vermehrt Männchen-Zellen, die mit geringerem Energieaufwand errichtet werden als die innen liegenden Weibchen-Zellen, betroffen sind. SEIDELMANN (2006) sieht ganz allgemein den Grund für die Anordnung der – kleineren – männlichen Zellen bei Löcher- bzw. Stängel-nistenden Arten nach außen, also gegen den Nesteingang zu, in der physiologischen und anatomischen Abnutzung der alternen Nestbesitzerinnen, durch die die Effizienz der Versorgungsflüge verringert, deren Dauer erhöht und damit eine Steigerung der Parasitierungsrate gegen Ende der Nestversorgung bewirkt wird. Eine Weiterentwicklung

dieses Systems scheint die Anlage einer Leerzelle als Abschluss des Linienbaues nach außen bei *Chelostoma florissomne* gegen die Parasitierung von *Sapyga clavicornis* zu sein. Die Wespe legt ihr Ei durch den äußeren Nestverschluss in die Leerzelle statt in eine Männchen-Zelle, die Larve muss darin verhungern (MÜNSTER-SVENDSEN & CALABUIG 2000).

Gegenüber Nestparasiten in der Nähe der Nesteingänge verhalten sich Solitärbiene gewöhnlich indifferent (WCISLO & CANE 1996). Im Nestinneren kann es aber zu aggressiven Auseinandersetzungen kommen. TORCHIO (1972) und WESTRICH (1989) berichten von Attacken der Nestinhaber gegenüber *Sapyga*-Arten. MÜLLER et al. (1997) bezeichnen die Beziehungen zwischen Wirt und Brutparasit als „von Aggressivität gekennzeichnet“. Bei den Parasitenarten, die ihre Eier in den Wirtszellen deponieren, warten die Weibchen in der Nähe des Nesteinganges, bis der Wirt das Nest verlassen hat, um dieses dann zu inspizieren und eventuell darin Eier zu deponieren (GEBHARDT & RÖHR 1987, WESTRICH 1989). Ein derartiges Verhalten macht den Zusammenhang zwischen Dauer der Abwesenheit des Wirtweibchens im Nest und dem Parasitierungsgrad plausibel.

Manche Kleptoparasiten finden Wirtsnester, indem sie pollenbeladenen Weibchen auf dem Flug zum Nest folgen, z. B. die Satellitenfliege *Leucophora* (Fam. Anthomyiidae) und andere Trabantenfliegen (Miltogramminae, Fam. Sarcophagidae). Die Bienen versuchen, mit Flugmanövern die Fliegen abzuschütteln, was *Andrena agilissima* mittels Zickzack-Flügen bei *Leucophora* häufig gelingt. Auch diese Fliege scheut sich, bei Anwesenheit von Bienen in das Nest zu schlüpfen bzw. verlässt es rasch wieder, wenn eine Biene zurückkehrt. *Andrena agilissima* nistet kommunal und bezieht daraus offenbar u.a. auch den Vorteil, dass durch häufige Anwesenheit von Bienen im Nest die Parasitierungsrate durch *Leucophora* sehr gering bleibt (POLIDORI et al. 2005). Mehrfach wurde hypothesiert, dass kommunales Nisten und Eusozialität durch Parasitendruck entstanden oder begünstigt worden sein könnten (WCISLO et al. 1988, LIN & MICHENER 1972). Die Funktion des „Wächters“ in Nestern primitiv eusozialer Arten legt eine derartige Sicht nahe, scheint aber in erster Linie einer intraspezifischen Zugangskontrolle zu dienen (MICHENER 1990b). Durch kommunales Nisten könnte sich zwar unspezifischer Brutparasitismus verringern, gleichzeitig steigt jedoch die Gefahr eines intraspezifischen Parasitismus durch die enge Nachbarschaft nicht miteinander verwandter Weibchen in den Nestern (WARD & KUKUK 1998).

Einige Hauptgruppen von Kleptoparasiten werden von der Anwesenheit einer Biene im Nest nicht tangiert, weil sie nicht als Imagines ins Wirtsnest gelangen

und dort Eier in Zellen legen, sondern als Larven: Ölkäfer (Meloidae) z. B. als winzige Triungulinus-Larven, die sich an die Nestinhaberinnen anklammern und auf diese Weise ins Nest transportieren lassen oder Bombyliidae, die als Larven ins Nest kriechen, nachdem deren Eier von den Weibchen in die Nähe der Nesteingänge geworfen worden waren. Andere Brutparasiten wiederum (z. B. *Sphcodes*) sind so aggressiv, dass Auseinandersetzungen mit den regulären Nestinsassen häufig mit deren Tod enden (WESTRICH 1989 und dort zitierte Literatur). Eine Strategie gegen den Brutparasitismus, die auf eine Verkürzung der „Öffnungszeiten“ des Nestes oder eine Verlängerung der Anwesenheit eines „Aufpassers“ im Nest setzt, kann daher den Druck durch unspezifische Parasiten nur verringern.

Wirt-Parasiten-Beziehungen tendieren im Verlauf der Evolution generell zu einem Gleichgewichtszustand, in dem der Wirt so wenig wie möglich geschädigt wird und damit als Art für den Parasiten weiterhin in ungeschmälerter Populationsstärke zur Verfügung steht. Je spezifischer die Wirt-Parasiten-Beziehung ist, desto leichter kann evolutiv ein Gleichgewicht entstehen. Zwischen Bienen und ihren meisten Brutparasiten ist wegen der mangelnden Spezifität des Verhältnisses ein solches Gleichgewicht schwer zu erzielen. Die Adaptibilität ist aus den bereits genannten genetischen Gründen bei einigen Brutparasiten (Dipteren, Coleopteren) größer als bei den Bienen, bei denen eher Verhaltensplastizität zu erwarten wäre. Wie gezeigt wurde, gerät das Wirt-Parasiten-Verhältnis auch immer wieder lokal aus dem Gleichgewicht und kann dann zu Populationszusammenbrüchen führen. Dieser Umstand begünstigt Metapopulationsstrukturen. Tatsächlich ist die Mehrzahl der Bienenarten in mehr oder weniger getrennten Teilpopulationen mit unterschiedlich starkem Austausch von Individuen organisiert. Bienen können bei Ausbreitung in neue Gebiete trotz geringer genetischer Vielfalt außerordentlich erfolgreiche Kolonisatoren sein, wenn die Brutparasiten „zurückgelassen“ wurden (ALLEN et al. 2007). BISCHOFF (2003) beobachtete in einer Nestaggregation von *Andrena vaga* im Verlauf von 4 Jahren einen Rückgang der Population bei gleichzeitigem Anstieg der *Bombylius major*-Dichte und vermutete in dem von ihr festgestellten Verschwinden von 50% der geschlüpften *A. vaga*-Weibchen vor Brutbeginn eine Abwanderung als Teil einer Risiko-Streuungs-Strategie, die zwar ultimat hauptsächlich durch die Instabilität der Nisthabitate von *A. vaga* verursacht sei, aber auch dem Anstieg der Parasitierung entgegenwirke.

Bienen sind nicht nur Opfer von Brutparasiten aus anderen Insektengruppen. Mindestens 2-3 Dutzend Mal ist Brutparasitismus auch innerhalb der Bienen unabhängig voneinander entstanden (MICHENER 2000). Et-

wa 2500 parasitische Bienenarten sind derzeit weltweit bekannt (MICHENER 2000), der Anteil von Brutparasiten an der Bienenfauna steigt mit steigender Saisonalität des Klimas auf bis zu 25-30% an (WCISLO 1987). Man unterscheidet zwischen Sozial- und Kleptoparasiten. Sozialparasiten übernehmen das Nest einer primitiv eusozialen Biene, indem sie die Königin entmachten, vertreiben oder töten und dann selbst als neue Königin fungieren. Sie durchlaufen keine Solitärphase, sondern nützen das Arbeitspotential der vorhandenen Arbeiterinnen, also der Töchter der Vorgängerin, um den eigenen Nachwuchs großziehen zu lassen. Es sind derzeit mehr als 50 obligat sozialparasitische Bienenarten bekannt, fast alle bei Hummeln und Allodapini, einige wenige auch bei Halictini (MICHENER 2000). Die große Mehrheit der parasitischen Bienen hat ein kleptoparasitische Lebensweise („Kuckucksbienen“). Sie legt Eier in verproviantierte Zellen und nutzt so die durch die Wirtsbiene geschaffene Infrastruktur für die Entwicklung des eigenen Nachwuchses. Brutparasitische Bienen sind entweder art- oder gattungsspezifisch, selten ist die Wirtsspezifität breiter.

Sozialparasiten sind phylogenetisch meist ganz nahe mit ihren Wirten verwandt, oft sogar die nächsten Verwandten (Regel von Emery), sodass eine Ableitung von den Wirten nahe liegt (MICHENER 2000). Auch bei einigen Kleptoparasiten ist dies der Fall. Als erste Stufe der Genese von parasitischen Bienenarten ist daher die Abspaltung einer parasitischen von einer nicht-parasitischen Form zu betrachten. Im Weiteren scheint für die Radiation der Parasiten neben allopatrischem Divergieren die Artbildung durch Wirtswechsel eine Rolle zu spielen (WCISLO & CANE 1996 und dort zitierte Literatur). Während aber Artbildung durch Wirtswechsel bei den Sozialparasiten selten ist und eigentlich nur bei den Hummeln (*Psithyrus*) bedeutsamer zu sein scheint, dürfte sie bei manchen Kleptoparasiten, insbesondere bei der Gattung *Nomada* mit ca. 800 Arten, hauptverantwortlich für die Artenfülle sein. Beide Formen der Artbildung könnten unter bestimmten Voraussetzungen sympatrisch ablaufen, wengleich für die Ableitung der Parasiten von den Wirten auch allopatrische Modelle skizziert wurden (RICHARDS 1953, diskutiert in WILSON 1971, WCISLO 1987).

Nomada-Weibchen werden bei der Paarung mit einer Imitation des Duftes aus der Dufourdrüse des Wirtes konfrontiert, die das *Nomada*-Männchen aus seiner Mandibeldrüse sezerniert (TENÖ & BERGSTRÖM 1976, 1977). Dufour-Drüsen-Sekretre werden von den Wirten zur Imprägnierung von Neststrukturen (z.B. Zellen) verwendet und markieren somit auch das Nest (MICHENER 2000, AYASSE & PAXTON 2002). Die wirtsspezifischen *Nomada*-Arten finden ihre Wirtsnester olfakto-

risch (CANE 1983). Aus diesen Prämissen wurden verschiedene Hypothesen konstruiert, z.B. dass *Nomada*-Weibchen bei der Paarung den Nestgeruch ihres Wirtes über das Mandibeldrüsen-Bouquet des Männchens kennenlernen (Diskussion siehe MICHENER 2000). Die Duftbouquets der Bienen sind Mischungen verschiedener Komponenten, deren Zusammensetzung innerhalb gewisser Grenzen auch schwanken kann (BERGSTRÖM et al. 1982, AYASSE et al. 1990, 2001, VEREECKEN et al. 2007). Eine genetisch induzierte Änderung der Zusammensetzung des männlichen Mandibeldrüsen-Sekrets könnte auf die skizzierte Weise zu einem neuen Wirt führen. MICHENER (2000) hält allerdings derartige Spekulationen für wenig wahrscheinlich. Einige *Nomada*-Arten parasitieren bei mehreren *Andrena*-Arten (siehe WESTRICH 1989). Untersuchungen über die Mechanismen der Verbreiterung des Wirtsspektrums sind bei diesen *Nomada*-Arten nicht durchgeführt worden.

In anderen kleptoparasitischen Bienengattungen (z. B. *Stelis*, *Coelioxys*, *Epeolus*) findet man Arten mit einem verbreiterten Wirtsspektrum häufiger als bei *Nomada*. Manchmal werden von solchen Arten auch Wirte stark unterschiedlicher Größe befallen. Die aus deren Nestern geschlüpften Kuckucksbienen können dann infolge der unterschiedlichen Futterportionen, die ihnen für die Entwicklung zur Verfügung gestanden haben, verschiedene Größenklassen bilden (MICHENER 2000), wie dies in Mitteleuropa am auffälligsten bei *Stelis punctulatissima* zu sehen ist (K. M.). PACKER et al. (1995) stellten zwischen zwei Größenklassen von *Coelioxys funearia*, die aus zwei verschiedenen, syntop vorkommenden Wirten stammten, keinerlei genetische Differenzierung fest, sodass man von ungehindertem Genfluss zwischen ihnen ausgehen muss, obwohl den Beobachtungen nach verschiedene große *Coelioxys* jeweils nur ihren Wirt zu attackieren schienen. Dieser Befund wird wahrscheinlich auch auf andere Kuckucksbienen mit mehreren verschieden großen Wirten übertragbar sein, sofern diese syntop oder zumindest sympatrisch vorkommen und der Unterschied nicht so groß ist, dass assortative (übereinstimmende) Verpaarung vermutet werden muss. Es gibt aber auch anders gelagerte Fälle. In der Gattung *Epeolus* sind verschiedene Wirtsformen mancher Arten nicht nur sehr verschieden groß, sondern über weite Bereiche auch nicht sympatrisch, und schon gar nicht syntop verbreitet. Im *Epeolus cruciger*-Komplex schmarotzt eine Form bei *Colletes succinctus*, eine andere, viel kleinere bei *C. marginatus* und eine dritte von der Größe der ersten bei *C. graeffei*. Die Wirtsbienen sind innerhalb der Gattung *Colletes* nicht näher miteinander verwandt, bewohnen verschiedene Habitats und ihre Verbreitung überschneidet sich nur selten. Nach dem derzeitigen Stand des Wissens ist die Parasitierung gerade dieser *Colletes*-Arten statt

vieler anderer, näher miteinander verwandter, durch *Epeolus* „*cruciger*“ nicht erklärbar.

Eine ökologische Trennung zweier Formen finden wir in der Gattung *Parammobatodes*, Kuckucksbienen bei *Camptopoeum*, vor. Die beiden mitteleuropäischen *Camptopoeum*-Arten bewohnen völlig verschiedene Habitate, *C. frontale* nistet in Lösswänden, die halobionte *C. friesei* in Solontschak-Böden. Beide Lebensräume finden sich kaum nebeneinander. Die beiden *Parammobatodes*-Formen, *P. minutus* und *P. schmidtii*, sind daher vermutlich weitgehend reproduktiv isoliert. In solchen Fällen, in denen der Genfluss zumindest stark reduziert sein müsste, hat Mikroevolution wahrscheinlich zu einer genetischen Differenzierung geführt, die aber noch nicht unbedingt bis zur Artbildung gediehen sein muss. Jede „Bearbeitung“ dieser Problematik sollte molekulare Methoden mit einschließen, da sich die morphologische Merkmale der Parasiten infolge der gleich bleibenden Lebensform und damit eines gleichbleibenden Selektionsdrucks vermutlich langsamer ändern als sinnesphysiologische und Verhaltens-Merkmale, die ausschlaggebend für den Wirtswechsel waren. Molekulare Marker, besonders selektionsneutrale, helfen daher am besten, eine allfällige genetische Differenzierung durch reproduktive Isolation aufzuspüren.

Während also die zweite Ebene der Artbildung, die Radiation von Parasiten, weil damit keine Änderung der Lebensstrategie verbunden ist, mit so geringen morphologischen Änderungen vonstatten geht, dass Artunterschiede oft durch phänotypische Variation verschleiert werden und die sichere Artbestimmung in vielen Gattungen von Kuckucksbienen nur durch Spezialisten oder gar nicht gelingt, ist die erste Ebene, die Evolution eines Parasiten aus einem Nichtparasiten, durch dramatische morphologische Veränderungen gekennzeichnet. Im Detail behandelt MICHENER (2000) die morphologischen „Anpassungen“, die die Veränderungen der Lebensstrategie vom Nestbauer zum Parasiten begleiten. Kurz zusammengefasst: Bei den weiblichen Imagines rudimentieren oder verschwinden Strukturen, die dem Pollensammeln und verschiedenen Bautätigkeiten im Nest dienen, dagegen werden Strukturen zum Schutz vor Aggressionen oder der Verbesserung der eigenen Durchsetzungsfähigkeit verstärkt. So ist z. B. das Integument der meisten Kleptoparasiten kräftiger und wirkt geradezu wie ein Panzer. Es ist anzunehmen, dass dadurch Wärmeabstrahlung, Konvektion und Evaporation beeinträchtigt sind, was nur teilweise durch den Verlust des Haarkleids ausgeglichen werden kann. Die Flugleistungen der Parasiten sind wohl auch in Zusammenhang damit geringer als die ihrer Wirte. Hohe Flugleistungen werden aber von Brutparasiten auch nicht benötigt. Bei den Larven bildet sich außer in den Fällen, in denen das Parasitenweibchen bereits das Wirtsei zerstört (*Spheco-*

des!), ein temporäres „Mörderstadium“ heraus, in dem die heranwachsende Parasitenlarve sich fortbewegen und mit scharfen Mandibeln andere, um die Nahrung konkurrierende Larven töten kann. Auch in der Reproduktionsphysiologie sind konvergente Änderungen zu beobachten. Viele Nestparasiten haben im Vergleich zum plesiomorphen Zustand gleichzeitig mehr legereife Oozyten im Ovar, sodass mehrere Eier knapp hintereinander gelegt werden können (MICHENER 2000, ROZEN 2003). Die Zahl der Ovariolen ist bei den Nomadini größer als bei den meisten nestbauenden Arten. Die Eiablage erfolgt bei den Kleptoparasiten, die in noch offene Zellen legen, versteckt in den Zellwänden oder ähnlichen Zellbegrenzenden Strukturen, die Eier sind in diesen Fällen kleiner und im Expositionsbereich mit Tarn- oder Schutzoberflächen ausgestattet (ROZEN 2003).

Die Evolution der morphologischen Besonderheiten des Parasitenstatus scheint nach MICHENER (2000) sehr rasch zu erfolgen. Er erwähnt die Kuckucksbiene *Echthralictus*, ein parasitisches Derivat von *Homalictus*, beide nur auf Samoa vorkommend, und schließt aus der Entstehungsgeschichte Samoas, dass die Evolution von *Echthralictus* weniger als 2,6 Ma. gedauert haben muss. Angesichts der reduzierten Adaptierfähigkeit und Evolvierbarkeit von Bienen im allgemeinen (siehe Kap. 2.2) liegt die Vermutung nahe, dass zumindest teilweise präformierte Entwicklungsprogramme zur Expression einiger der Parasiten-Merkmale benutzt werden (phänotypische Plastizität, siehe WEST-EBERHARD 2003). Z. B. fand ROZEN (1984) Larvenstadien mit langen Mandibeln auch bei nicht-parasitischen Bienen, WUELLNER (1999) stellte mehrere legereife Oozyten im Ovar bei einer Gruppe von *Dieunomia triangulifera*-Weibchen fest, die möglicherweise als intraspezifische Kleptoparasiten fungierten. WCISLO (1999) vermutet in diesem Sinn die Expression von Männchen-Merkmalen bei Parasiten-Weibchen und findet in einem von ihm angestellten Vergleich zwischen dem Sozialparasiten *Lasioglossum asteris* und seinem Wirt *L. imitatum* Argumente für seine These (siehe auch WCISLO et al. 2004). MICHENER (2000) schlägt anhand des *Echthralictus*-Beispiels zur Klärung solcher Fragen einen Vergleich zwischen molekularer und morphologischer Evolutionsgeschwindigkeit vor, wobei er hofft, dass die molekulare Evolution gleichmäßiger erfolgt als die morphologische. Wie wir in der Einleitung ausgeführt haben, muss dies allerdings gerade während der Artbildung nicht der Fall sein (PAGEL et al. 2006).

Als eine mögliche Ausgangssituation für die Evolution zum obligaten Brutparasiten wird eine Tendenz zu intraspezifischem Nestparasitismus angesehen (siehe WILSON 1971, WCISLO 1987, MICHENER 2000). FIELD

(1992) unterscheidet sechs Varianten von intraspezifischem Parasitismus bei nestbauenden solitären Bienen und Wespen, wovon zwei für die Evolution des Brutparasitismus bei Bienen von Interesse sind: Nest-Usurpation (Nestraub, Aneignung von Nestern) und intraspezifischer Kleptoparasitismus.

Die Aneignung fremder Nester kommt bei solitären Bienen sowohl intra- (WCISLO 1987, WESTRICH 1989 u.v.a.) als auch interspezifisch vor (WESTRICH 1989) und ist ein Effekt der Konkurrenz um geeignete Neststandorte. Je knapper Nistmöglichkeiten relativ zu Nistplatz-suchenden Weibchen sind, desto eher wird es darüber zu kompetitiven Auseinandersetzungen kommen. Nestraub wurde allerdings auch in Situationen beobachtet, in denen kein Mangel an Nistmöglichkeiten herrschte (BOSCH & VICENS 2006, VIEIRA de JESUS & GARÓFALO 2000). Am häufigsten wurde die Usurpation von Nestern bei Arten festgestellt, die in natürlichen Hohlräumen (Käferfraßgänge, Mauerlöcher, hohle Pflanzenstängel etc.) nisten. Bei intraspezifischen Auseinandersetzungen um einen Nistplatz vertreibt fast stets das größere Weibchen das kleinere (BARTHELL & THORPE 1995, KIM 1997, BOSCH & VICENS 2006 u.a., weitere Literatur und Diskussion in ZOBEL & PAXTON 2007). Ist die Aneignung des fremden Nestes geglückt und der Vorbesitzer vertrieben, werden bereits vorhandene Zellen sowohl bei inter- als auch intraspezifischer Usurpation gewöhnlich überbaut, d.h. es wird nur die Ressource „Nistplatz“ und nicht allfällig gelagertes Futter genutzt (WESTRICH 1989 und darin zitierte Literatur). Diese Art des Nestraubs kann daher bei Solitärbiene nicht als Vorstufe zum Kleptoparasitismus angesehen werden.

Unter erdnistenden Bienen wurde Nestraub weniger häufig nachgewiesen als bei Grabwespen (FIELD 1992). WCISLO (1987) nimmt an, dass es Arten, die ihr Nest in der Erde ausschachten, seltener an geeigneten Nistplätzen mangelt als denen, die oberirdisch natürliche Hohlräume zu Nistzwecken adaptieren. Eine solche Annahme wird wegen der hohen mikroklimatischen Ansprüche vieler Bienen an den Neststandort nicht immer gerechtfertigt sein (WUELLNER 1999). Mit der Aneignung eines Erdnestes ist jedoch durch Wegfall der Grabetätigkeit auch eine erhebliche Energie- und Zeiteinsparung und damit ein gegenüber der Usurpation natürlicher Hohlräume zusätzlicher Fitnessgewinn verbunden. Der exakte Nachweis eines Nestraubs ist jedoch schwierig und fast nur in farbmarkierten Populationen möglich. Bei *Halictus scabiosae* wurde interspezifischer Raub von Erdnestern verschiedener Bienenarten, besonders *LasioGLOSSUM nigripes*, beobachtet (KNERER & PLATEUX-QUÉNU 1967). Viele Erdnester zeigen eine Tendenz, Teile des mütterlichen Nestes wiederzubenutzen (MALYSHEV

1935), was zu intraspezifischen Auseinandersetzungen führen könnte. Voraussetzung ist, dass im artspezifischen Verhaltensinventar intraspezifische Aggression und Rangordnungskämpfe, Dominanz und Subordination innerhalb eines Geschlechts vorgesehen sind. Dies muss nicht immer der Fall sein: Kommunal nistende Arten zeichnen sich dadurch aus, dass ihr intraspezifisches Aggressionspotential niedrig ist und Kooperationsbereitschaft unterschiedslos gegenüber allen Artgenossen geübt wird (PAXTON et al. 1999). Diese Eigenschaft unterdrückt anscheinend sowohl die Evolution zur Eusozialität als auch zum Brutparasitismus, wie das Beispiel der großen Bienenfamilie der Andrenidae vermuten lässt, die zwar viele kommunale, aber weder eusoziale Arten noch Brutparasiten hervorgebracht hat.

Intraspezifischer Kleptoparasitismus ist ebenso schwer nachweisbar wie Nestraub. In einigen Fällen wurde er aber direkt beobachtet (z.B. EICKWORT 1975, VIEIRA de JESUS & GARÓFALO 2000). Die parasitierenden Bienen brachen mit den Mandibeln eine leicht erreichbare Brutzelle des konspezifischen Wirtes auf, zerstörten das Wirtsei, legten ihr eigenes Ei in die Zelle und verschlossen diese wieder kunstgerecht ganz in der Weise, wie manche obligate Kleptoparasiten vorgehen würden. Dies zeigt, dass Verhaltensweisen der Reproduktionskaskade generell entkoppelt werden können und dann einzeln konditional abrufbar sind. Außerdem scheinen auch Verhaltenselemente wie das Eindringen in verschlossene Brutzellen der eigenen Art und das Zerbeißen fremder Eier genetisch präformiert in den Entwicklungsprogrammen vorhanden zu sein und in bestimmten Situationen der Eusozialität und des Kleptoparasitismus exprimiert werden zu können. Dies spricht für die Annahme von WEST-EBERHARD (1989, 2003), dass Verhaltensplastizität an der Basis vieler evolutiver Veränderungen steht und morphologischen Veränderungen voranschreitet. Ancestrale Verhaltenselemente können, wie man sieht, einzeln und artspezifisch in sehr verschiedene Handlungsabläufe eingebaut werden. Zu ergänzen ist, dass in den beobachteten Fällen von intraspezifischem Kleptoparasitismus die Bienenweibchen vor ihren parasitischen Aktionen eigene Zellen versorgt hatten, in diesen Fällen also ein Wechsel individuell von solitär Nest-versorgender Vorgangsweise zu Kleptoparasitismus erfolgt ist (VIEIRA de JESUS & GARÓFALO 2000).

In einigen Fällen wurde indirekt auf Vorliegen von Kleptoparasitismus geschlossen. So berichtete ROZEN (1984) von Nestern der dämmerungsaktiven amerikanischen Wüstenbiene *Ptiloglossa arizonensis*, in denen er Zellen mit zwei Eiern gefunden hatte. WCISLO (1987) schloss daraus auf das Vorliegen von intraspezifischem Kleptoparasitismus. Bemerkenswerter Weise haben die

Larven dieser Bienenart Mandibeln, mit denen sie u. U. sogar Larven artfremder Kleptoparasiten (*Triepeolus*) zu töten imstande sind und auch Zweiteier der eigenen Art anzubeissen versuchen (ROZEN 1984). Bei den obligaten Kleptoparasiten zerstören vor der eigenen Eiablage nur die Weibchen der Arten die Wirtseier, deren Larven keine funktionstüchtigen Mandibeln aufweisen, bei den anderen beseitigen die Larven etwaige Konkurrenten. Sollte Wcislos Annahme richtig sein, wäre bei *Ptiloglossa* sogar Larven-morphologisch eine Situation gegeben, die die Entwicklung einer bestimmten Form des Kleptoparasitismus erleichtern würde. In der Familie Colletidae, zu denen *Ptiloglossa* gehört, sind allerdings bis jetzt keine Arten bekannt geworden, die sich zu Kleptoparasiten entwickelt haben.

WUELLNER (1999) beobachtete in einer großen Nestaggregation der nordamerikanischen *Dieunomia triangulifera* (Fam. Halictidae) zwei Verhaltensgruppen von Weibchen: die einen flogen pollenbeladen zielstrebig und regelmäßig ihre Nester an, um sie zu verproviantieren, die anderen suchten der Reihe nach verschiedene Nester auf, ohne Pollen in den Scopae geladen zu haben („searching bees“). Die zweite Gruppe war im Durchschnitt kleiner als die erste, hatte häufiger Pollen im Kropf und mehr reife Oozyten im Ovar als die erste. Die Autorin hält auf Grund der genannten Befunde diese Gruppe für intraspezifische Kleptoparasiten und die zwei verschiedenen Verhaltensweisen der *Dieunomia*-Weibchen für alternative Reproduktionsstrategien, wobei Kleptoparasitismus dann ausgeübt würde, wenn auf Grund einer Benachteiligung durch Größe, Alter etc. die Verproviantierung eines eigenen Nestes nicht effizient genug ausgeführt werden könnte. Diese Deutung würde gut zu den vorher geschilderten Fällen von Kleptoparasitismus passen, die an Weibchen, die bereits eigene Nester verproviantiert hatten und daher schon älter waren, beobachtet wurden. Die Verproviantierungseffizienz von Bienen-Weibchen sinkt aus verschiedenen Gründen mit steigendem Alter (SEIDELMANN 2006). Auch Tiere, die in der Größe nicht gut an die zur Flugzeit herrschenden Temperaturen angepasst, d. h. zu klein oder zu groß sind, sollten im Vergleich zu ihren „richtig“ dimensionierten Artgenossinnen entweder weniger häufig Verproviantierungsflüge durchführen können, weil das Zeitfenster ihrer Flugaktivität aus thermophysiologischen Gründen kleiner ist, oder relativ zur Körpergröße geringere Pollenlasten tragen, um den erhöhten Energieaufwand für die Thermoregulation auszugleichen. Auch für diesen Fall sinkt die Effizienz, ein eigenes Nest zu verproviantieren. Sollte die Deutung der „searching bees“ als Bienen mit alternativer, kleptoparasitischer Reproduktionsstrategie richtig sein, wäre bemerkenswert, dass bei ihnen eine reproduktionsphysio-

logische „Anpassung“ von obligaten Kleptoparasiten, nämlich die gleichzeitige Reifung von Oozyten, präformiert ist.

Alle genannten Beispiele von intraspezifischem Kleptoparasitismus stammen aus Nestaggregationen. Aggregiertes Nisten scheint die Anwendung dieser alternativen parasitischen Reproduktionsstrategie zu erleichtern. Doch nicht bei allen aggregiert nistenden Bienen konnte intraspezifischer Kleptoparasitismus festgestellt werden. Beveridge unterzog die Weibchen von 31 Nestern der westaustralischen monandrischen Wüstenbiene *Amegilla dawsoni* samt ihrem 208 Präpuppen umfassenden Nachwuchs einer Mikrosatellitenanalyse und fand keinen Hinweis auf intraspezifischen Kleptoparasitismus (BEVERIDGE et al. 2006).

Bei primitiv eusozialen Bienen scheinen Nest-An eignungen in der Gründungsphase der Nester häufig vorzukommen (Literatur in ZOBEL & PAXTON 2006). Zumindest bei *Lasioglossum malachurum* dürfte Nestraub nach Kampf aber selten sein. Trotz einer bemerkenswert großen Zahl von „searching bees“ mit einem Verhalten ähnlich dem von der solitären *Dieunomia triangulifera* beschriebenen (WUELLNER 1999) blieben aggressive Auseinandersetzungen zwischen diesen und Nestbesitzerinnen selten. Erfolgreiche Nest-Usurpation wurde in zwei aufeinanderfolgenden Jahren nur in 3 bzw. 8 % der Fälle von Kontakt zwischen Nestbesitzerin und nestsuchendem Weibchen am Nest beobachtet (ZOBEL & PAXTON 2006). Die Autoren vermuten, dass die alternative Reproduktionsstrategie der „searching bees“ sich auf Nester richtet, deren Besitzerin verunglückt ist. Ein Kleptoparasitismus, wie bei *Dieunomia* vermutet, wäre bei einer primitiv eusozialen Biene nur dann erfolgversprechend, wenn der eigene Nachwuchs zur Reproduktion käme. Eine Nest-Usurpation hingegen würde zu intraspezifischem Sozialparasitismus führen und könnte somit eine erfolgreiche Alternativstrategie der Reproduktion sein. PAXTON et al. (2002) fanden an Hand einer Mikrosatellitenanalyse in 20 % der Nester von *Lasioglossum malachurum* Arbeiterinnen, die nicht mit der Königin verwandt waren.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass Nestraub und intraspezifischer Sozialparasitismus eher aus einer Position der Überlegenheit heraus erfolgen, während intraspezifischer Kleptoparasitismus mehr als Zeichen einer temporären oder permanenten Unterlegenheit zu werten ist und möglicherweise im Verhalten Ähnlichkeiten mit der Suche nach verwaisten Nestern hat. In besonderen Fällen sind jedoch auch Übergänge zwischen Nestraub und Kleptoparasitismus zu beobachten (EICKWORT 1975). Während die meisten obligaten Kleptoparasiten unter den Bienen Auseinandersetzungen mit dem Wirt vermeiden, sind *Sphecodes*-Arten aggressiv und tö-

ten oft sogar die Wirtsbienen. Interessanterweise scheint es in der Gattung *Sphcodes* und bei nahen Verwandten auch Sozialparasiten zu geben (MICHENER 2000), sodass in diesem Fall eine Entstehung des Kleptoparasitismus über Sozialparasitismus möglich erscheint.

3.1.3 Nahrung und Futter

Im Einklang mit den Usancen in der Ornithologie werden hier als Nahrung jene Substanzen bezeichnet, die die Bienenimagines für den Eigenbedarf, also als Energiespender und Hilfsmoleküle für die Aufrechterhaltung ihres Betriebsstoffwechsels und zu einem ganz kleinen Teil für den Aufbau von Keimzellen benötigen. Futter hingegen dient zur Ernährung der Larven, ist also jenes organische Material, das vom Bienenweibchen gesammelt, ins Nest verfrachtet und für die Aufzucht des Nachwuchses bereitgestellt wird.

Als Nahrung dient Bienen fast ausschließlich Nektar. Nektar ist eine wässrige Lösung verschiedener Zucker, vornehmlich Saccharose, Glucose und Fruktose. Deren Konzentration im Nektar beträgt durchschnittlich etwa 40 %, kann aber je nach Pflanzenart zwischen 8 und 76 % schwanken. Weiters sind geringe Mengen von Aminosäuren, Proteinen, organischen Säuren, Phosphaten, Vitaminen und Enzymen im Nektar enthalten (BARTH 1991). Glucose (Traubenzucker) ist der ideale Brennstoff für den energieaufwändigen Bienenflug, da sie unmittelbar ohne chemische Umwandlung zur Energieerzeugung verwendet werden kann. Von Bienen wird fast ausschließlich Blütennektar zur Energiegewinnung genutzt, nur von Honigbienen (WESTRICH 1989) und ganz wenigen anderen eusozialen Arten (z. B. *Trigona* – NOLL et al. 1997) ist die Nutzung von extrafloralen Nektarien und anderen Zuckerquellen wie Obstsaften und Blattlausauscheidungen bekannt, wie sie bei einigen anderen Aculeaten-Gruppen (Grab-, Wegwespen) häufig beobachtet wird.

Der für den Aufbau der Keimzellen, besonders der Oozyten, benötigte Stickstoff wird aus Pollen gewonnen. Pollen befinden sich zur Zeit der Eireifung stets in unterschiedlicher Menge im Kropf von Bienenweibchen, und zwar auch der Arten, die den Kropf nicht für den Transport von Pollen zum Nest benutzen (siehe z. B. WUELLNER 1999), was für eine aktive Aufnahme zur Zeit der Eireifung spricht. Ganz wenige Bienenarten saugen häufig an stickstoffhaltigen Produkten von Säugetieren wie Harn, Kot oder auch Käse (z. B. *Nomioides* – Pittioni unveröff., FRANZ 1982) und salzhaltigen Exkreten wie Schweiß (Halictinae, Meliponini – MICHENER 2000). Die proximativen Gründe dafür sind allerdings nicht bekannt.

Das als universales Lösungsmittel im Organismus, zur Aufrechterhaltung der osmotischen Homöostase, für die

Kühlung beim Flug, zur Befeuchtung von Baumaterialien mittels Speichel etc. benötigte Wasser wird bei Bienen mit dem Nektar aufgenommen. Nur ganz wenige Arten (z. B. *Apis*, *Ptilothrix* – MICHENER 2000) trinken direkt Wasser, verwenden dieses aber dann in erster Linie zu extraphysiologischen Zwecken. Bei der Honigbiene ist eine eigene Gruppe von Arbeiterinnen für die Rekrutierung und den Transport von Wasser zum Stock zuständig. Dieses wird dort hauptsächlich zur Aufrechterhaltung der notwendigen Nest-Temperatur durch Evaporation verwendet (MICHENER 2000, siehe auch JONES & OLDROYD 2006). Die Bedeutung des Nektars als Wasserspender ist bis jetzt wenig beachtet worden. Wohl wegen dieser Funktion ist aber bei den meisten Bienen Nektar mit sehr hohem Zuckergehalt ebenso wenig beliebt wie solcher mit sehr geringer Konzentration. Die Blüten des Gemeinen Dosts (*Origanum vulgare*), die sehr hoch konzentrierten Nektar enthalten, werden neben vielen anderen Insekten hauptsächlich von Honigbienen, seltener aber von anderen Bienenarten besucht (K. M.).

Die Nektaraufnahme der Bienen ist wenig blüten-spezifisch. Eine angeborene Bevorzugung des Nektars bestimmter Pflanzenarten, -gattungen oder -familien in Analogie zur Pollennutzung ist bis jetzt bei Bienen nicht bekannt geworden, wenngleich viele Arten während des Pollensammelns auch Nektar trinken und diesen daher bei Vorliegen von Oligolektie hauptsächlich von einer Pflanzenart, -gattung oder -familie zu sich nehmen. Andererseits fällt gerade bei oligolektischen Arten auf, dass sie zur Nektaraufnahme auch andere Blüten besuchen als zum Pollensammeln (WESTRICH 1989). Z. B. trinkt die ausschließlich auf Ackerwinde Pollen sammelnde Spiralhornbiene *Systropha curvicornis* Nektar mit Vorliebe von Disteln und ist deshalb auf diesen besonders im männlichen Geschlecht fast ebenso häufig anzutreffen wie auf Ackerwinden (K. M.). Die Blüten des Gilbweiderichs (*Lysimachia*) führen keinen Nektar, die auf das Sammeln von Pollen und Öl der *Lysimachia*-Blüten spezialisierten Bienenweibchen der Gattung *Macropis* benötigen in ihrem Habitat daher zusätzlich Nektar-spendende Blütenpflanzen, um ihren Bedarf an Energie decken zu können (WESTRICH 1989).

Die Breite der von Bienen zur Nektaraufnahme genutzten Blütenpalette ist allerdings auf Artniveau durch etwaige morphologische Inkompatibilitäten eingeschränkt. Besonders für kurzrüsseligen Bienen ist in Röhren verborgener Nektar nicht erreichbar, langrüsselige Arten hingegen können, zumal aus dem Schwebeflug heraus, auch offen dargebotenen Nektar trinken und sind daher bezüglich der Nektaraufnahme als Generalisten zu bezeichnen (WCISLO & CANE 1996, BORRELL 2005). Auf dem Niveau von Individuen schränken oft durch Lernen erworbene Präferenzen und Gewohnhei-

ten die Auswahl der Nektarspender ein (siehe CHITKA & RAINE 2006). Von vielen Blütenpflanzen wird Nektar tageszeitlich begrenzt angeboten (siehe WESTRICH 1989). Schließlich engt auch die vor Ort gegebene Konkurrenz um Nektar die Vielfalt des Angebots ein. Dennoch ist die Nahrungsaufnahme offenbar kein Faktor, der die genetische Differenzierung zwischen Populationen einer Art fördert und mikroevolutionär von auffällender Bedeutung wäre. Im Gegensatz zur bemerkenswerten Reichhaltigkeit der Geruchsrezeptoren verfügen Bienen nur über wenig verschiedene Geschmacksrezeptor-Proteine, die Honigbiene z.B. nur über 10, viel weniger als manche Dipteren besitzen (ROBERTSON & WANNER 2006). Regionale Unterschiede in der Verfügbarkeit von Nektar werden offenbar durch Verhaltensplastizität und Lernfähigkeit ausgeglichen.

Anders liegen die Verhältnisse beim Futter. Als Futter für die Larven dienen bei Bienen fast ausschließlich Pollen, der in artspezifisch unterschiedlichem Ausmaß mit Nektar, bei ganz wenigen Spezialisten mit Pflanzenölen (VOGEL 1976, BUCHMANN 1987) vermischt wird. In seltenen Fällen werden die Komponenten noch aufbereitet, z.B. durch Gärung, oder mit Sekreten aus eigenen Drüsen versetzt (WESTRICH 1989). Als einzig bekannte Abweichung von diesem Schema verwenden einige südamerikanische *Trigona*-Arten zu Futtersaft verarbeitetes Aas statt Pollen für die Aufzucht der Larven (NOLL et al. 1997, MICHENER 2000). Zwei Gattungen der Meliponini, die südamerikanische *Lestrimelitta* und die afrikanische *Cleptotrigona*, rauben den benötigten Pollen ausschließlich aus Nestern anderer Meliponini (MICHENER 2000). Alle anderen nicht-parasitischen Bienen sammeln Pollen aus den Blüten einer artspezifisch verschieden breiten Palette von Angiospermen-Arten.

Selten sind die Fälle, wo über das gesamte Verbreitungsgebiet hinweg nur an einer Pflanzenart gesammelt wird. Meist gibt es diesfalls keine Alternativen aus der gleichen Pflanzengattung wie etwa bei den nordamerikanischen *Larrea*-Spezialisten (WCISLO & CANE 1996). Die beiden allopatrisch verbreiteten europäischen *Colletes*-Arten *C. anchusae* und *C. wolffi* sammeln ausschließlich an je einer in ihrem Areal vorkommenden *Cynoglossis*-Art (MÜLLER & KUHLMANN 2003), würden aber vermutlich auch die andere Art akzeptieren, käme sie sympatrisch vor. Die Gelblein-Mauerbiene *Osmia mocsaryi* nimmt an den meisten Stellen ihres ostösterreichischen Vorkommens nur Pollen von *Linum flavum* und beachtet gleichzeitig blühendes *L. austriacum* bzw. *L. tenuifolium* nicht, einige Individuen einer kleinen Teilpopulation sammeln aber auch an *L. hirsutum* als Pollenspender. *Linum hirsutum* begründet jedoch keine Ansiedlung von *O. mocsaryi* (MAZZUCCO & ORTEL

2001). In ihren mediterranen Vorkommen dienen andere *Linum*-Arten als Futterpflanzen (MÜLLER et al. 2006). *Colletes graeffei* benötigt zum Pollensammeln in Niederösterreich ausschließlich *Allium flavum* und negiert alle anderen gleichzeitig blühenden *Allium*-Arten, in Slowenien hingegen ist sie an das nahe verwandte *Allium pulchellum* gebunden (MAZZUCCO & ORTEL 2001). Scheinbare Artsspezifität ist also gewöhnlich das Ergebnis eingeschränkter Möglichkeiten (LINSLEY 1958).

Häufig werden aber mehrere Arten einer Pflanzengattung genützt. Die europäische Sägehornbiene *Melitta tricincta* sammelt sowohl am gelbblühenden Zahntrost *Odontites lutea* als auch am fleischroten *Odontites vulgaris*. Die heimische Sandbiene *Andrena florea* bezieht Pollen von beiden Arten der Gattung *Bryonia*. Einige Bienen sind auf Glockenblumen (*Campanula*) spezialisiert, z.B. *Andrena curvungula*, *A. pandellei*, *A. paucisquama*, *Melitta haemorrhoidalis*, *Osmia mitis*. Bei gleichzeitigem Vorkommen mehrerer Glockenblumenarten können artspezifisch unterschiedliche Bevorzugungen beobachtet werden, manche Arten (z.B. *Campanula glomerata*) werden dann kaum genutzt. Bestimmte Kleinarten oder Standortformen des *Campanula rotundifolia*-Komplexes werden gerne besucht, andere völlig verschmäht (K. M.). Die Langhornbiene *Tetralonia fulvescens* holt sich Pollen von *Inula hirsuta* und *I. ensifolia*, meidet aber strikt *I. oculus-christi* und *I. germanica* und wechselt bei Mangel an den beiden ersten *Inula*-Arten eher auf *Buphthalmum* als die beiden anderen *Inula*-Arten zu besammeln (K. M.). Diese wenigen recht willkürlich gewählten Beispiele aus der mitteleuropäischen Bienenfauna zeigen, dass die ökologische Valenz hinsichtlich des Pollensammelns schon bei Spezialisten, die sich auf Pflanzengattungen beschränken, verschieden breit sein kann.

Verstärkt ist dies bei Bienen zu beobachten, die Pollen innerhalb einer Pflanzenfamilie nutzen. Die Futterpflanzen von *Andrena lathyri* sind z.B. Platterbsen (*Lathyrus*) und Wicken (*Vicia*) aus der großen Familie der Fabaceae, weitere Pollenspender wurden bis jetzt nicht bekannt (WESTRICH 1989). *Trachusa byssina* besammelt fast ausschließlich *Lotus* und *Onobrychis*, andere Fabaceen werden zumindest in Ostösterreich höchstens aus einer Notsituation heraus genommen, können aber kein *Trachusa*-Vorkommen begründen (K. M.). Eine wesentlich größere Zahl von Gattungen der Brassicaceae dient *Andrena lagopus*, *A. oralis*, *A. distinguenda*, *A. niveata*, *A. aciculata*, *Panurginus labiatus*, *Lasioglossum trichopygum*, *Osmia brevicornis* u.v.a. als Futterquelle, sodass man bei diesen Arten tatsächlich von einer Familienpräferenz sprechen kann, von der nur wenige Kreuzblütler-Gattungen ausgenommen sind. Zwischen diesen Extremen liegen auch die anderen auf Pflanzenfamilien beschränkten Pollenspezialisten.

Bienen, die auf Pollensammeln innerhalb einer Pflanzengattung oder -familie spezialisiert sind, bezeichnet man als oligolektisch und stellt sie den polylektischen Arten gegenüber, deren Pollenvalenz über eine Familie hinaus reicht. Die Begriffe stammen von ROBERTSON (1925) und werden seit ihrer Formulierung generell in der Literatur verwendet (z. B. WESTRICH 1989, WCISLO & CANE 1996, MICHENER 2000). Wie die genannten Beispiele zeigen, erfolgt die Erweiterung der Pollenpräferenz jedoch kontinuierlich und nicht in konkreten Schüben, sodass der Begriff „oligolektisch“ zwar problematisch, aber noch nachvollziehbar, die Bezeichnung „polylektisch“ aber vielfach missverständlich ist. Deshalb gibt es immer wieder Bemühungen, die unbefriedigende Terminologie zu verbessern und den tatsächlichen Gegebenheiten anzunähern (z. B. CANE & SIPES 2006). CANE & SIPES bezeichnen die Bienenarten, die ihre Pollenwirte innerhalb einer Pflanzengattung oder in ein, zwei nahe verwandten Gattungen finden (Beispiel *Andrena lathyri*, *Trachusa*) als „enge Oligolegen“ und unterscheiden sie von den „Oligolegen“, deren Wirtsspektrum-Breite etwa dem vorher erwähnten Beispiel der Brassicaceen-Spezialisten entspricht.

Manche der oligolektischen Arten sind imstande, bei zeitweiser Nichtverfügbarkeit der spezifischen Pollenpflanzen kurzfristig andere Futterquellen zu nutzen, wechseln aber sofort wieder zum „richtigen“ Futter zurück, wenn art eigene Pollenwirte aufblühen (LINSLEY & MACSWAIN 1958, WCISLO & CANE 1996). CANE & SIPES (2006) sprechen in diesen Fällen von „fakultativen Oligolegen“. Nicht alle oligolektischen Bienen sind jedoch dazu in der Lage: Die Weibchen der Gelblein-Mauerbiene *Osmia mocsaryi* verschwanden in einem Jahr, in dem *Linum flavum* zur Flugzeit der Biene nicht aufgeblüht war, vollständig von einem ihrer Vorkommen in Niederösterreich. Die Art tauchte dort erst 10 Jahre später wieder auf (MAZZUCCO & ORTEL 2001). CANE & SIPES (2006), die weitere ähnliche Beispiele anführen, nennen diese Bienen obligate Oligolegen.

Die Mechanismen, mittels derer naive oligolektische Bienen ihre Futterpflanzen erkennen, sind nicht bekannt. Zweifellos spielen angeborene Schemata unter Verwendung visueller und/oder olfaktorischer Pflanzensignale eine Rolle bei der Kontaktherstellung. Hinweise auf die Art dieser Signale können aus dem Verhalten der proterandrischen Männchen von Arten gewonnen werden, die ihre Weibchen durch Patrouillieren an den Futterpflanzen finden. Die Männchen von *Osmia adunca*, einer oligolektisch auf *Echium* sammelnden Art, patrouillieren vor dem Aufblühen von *Echium* und dem Erscheinen der Weibchen vornehmlich an *Salvia pratensis*, desgl. die Männchen von *Eucera interrupta*, einem Oligolegen an violett blühenden *Vicia*-Arten. In Nie-

derösterreich konnte ich (K. M.) die Männchen des *Campanula*-Spezialisten *Andrena curvungula*, bevor Glockenblumen aufgeblüht und Weibchen erschienen waren, in großer Zahl an Diptam patrouillieren sehen. Gelegentlich unterbrachen sie den Flug und saugten an den Blüten von *Geranium sanguineum*, ohne diese Blüten in ihre Flugbahnen von Diptam zu Diptam einzubeziehen. In diesen Fällen ist es wohl ein angeborenes optisches Schema, in dem die Bienen-Blütenfarbe eine Rolle spielt, das den ersten Kontakt zur Futterpflanze bzw. dem Rendezvous-Ort herstellt. Die Perfektionierung der Beziehung wird wohl durch Lernen vermittelt. Im Fall obligater Oligolektie scheint das angeborene Schema nicht ersetzt werden zu können, bei der fakultativen Oligolektie dürfte Lernen an seine Stelle treten, wenn kein geeigneter Auslöser vorhanden ist.

Die Zahl der Pflanzenfamilien, die von den bisher als „polylektisch“ bezeichneten Arten zum Pollensammeln verwendet werden, kann entsprechend unserer These von einer allmählichen und kontinuierlichen Erweiterung des Pollen-Wirtsspektrums von Bienenart zu Bienenart sehr verschieden sein und reicht in Mitteleuropa von 2 bis zu 18 Familien, wobei die Mehrheit der Arten nur wenige Familien nutzt (WESTRICH 1989). CANE & SIPES (2006) unterteilen folgerichtig dieses nach dem Ausschlussprinzip („polylektisch sind alle Bienen, die nicht oligolektisch sind“) konstruierte Paket an Bienenarten in mehrere Kategorien. Sie bezeichnen Bienenarten als mesolektisch, deren Pollenwirte 2-3 Pflanzenfamilien angehören, führen für Arten, die voraussagbar über das Verbreitungsareal hinweg alternativ zwei bis drei Futterpflanzen aus nicht näher verwandten Pflanzentaxa nutzen, den Begriff „eklektische Oligolektie“ ein und unterteilen den übrig gebliebenen Rest der Bienen in „polylektische“ und „breit polylektische“ Arten.

Gut für mitteleuropäische Verhältnisse anwendbar ist der Begriff „Mesolektie“. CANE & SIPES (2006) verweisen bereits selbst auf das Beispiel der Wollbienen *Anthidium oblongatum* und *A. manicatum*. *Anthidium oblongatum* nutzt quer über ihr Verbreitungsgebiet als Pollenspende Crassulaceae, vornehmlich *Sedum reflexum*, Resedaceae und Fabaceae, davon in erster Linie Hornklee und Esparsette (WESTRICH 1989). Einzelne größere Büschel von *Reseda* auf einer größeren Trockenwald-Lichtung oder in einem Garten können bereits ein Vorkommen von *Anthidium oblongatum* begründen, ähnlich attraktiv ist *Sedum reflexum* (K. M.). Von den Fabaceen müssen größere Bestände vorhanden sein, damit die Biene sich ansiedelt, was vermutlich auf die Quantität der präsentierten Pollen bzw. deren Erreichbarkeit zurückzuführen ist (MÜLLER et al. 2006). *Anthidium manicatum* sammelt auf Lamiaceae, Scrophulariaceae und

Fabaceae, einer Kombination von Pollenwirten, der man bei mesolektischen Bienen öfter begegnet (siehe WESTRICH 1989). Z. B. nutzt *Osmia gallarum* meist Fabaceen, in erster Linie *Lotus*, auf heißen pannonischen Felssteppen dient ihr jedoch fast ausschließlich *Acinos arvensis* (Lamiaceae) als Futterpflanze; sie erreicht damit, offenbar mangels Pollen-Konkurrenten, höhere Populationsdichten als in den Gebieten, in denen sie *Lotus* besammelt (K. M.). Die genannten Beispiele lassen vermuten, dass die Gemeinsamkeit der Pollenwirte aus den verschiedenen Pflanzenfamilien in der morphologischen Kompatibilität mit der morphologischen und Verhaltens-Ausstattung ihrer Futtergäste besteht (MÜLLER 1995, 1996a, b, MÜLLER et al. 2006). Oder umgekehrt, dass morphologische Gegebenheiten und Verhaltensplastizität der betreffenden Bienen nicht ausreichen, um weitere Pollenquellen effizient zu besammeln.

Weniger klar und eindeutig als „Mesolektie“ dürfte der Begriff „eklektische Oligolektie“ sein. CANE & SIPES (2006) erwähnen neben drei Beispielen aus den USA auch die europäische *Osmia rufa*, die nach von ihnen zitierten 3 Literaturstellen in Frankreich und England überwiegend Eichen- oder Hahnenfußpollen mit geringfügigem Birnen- und Weißdornpollen-Anteil zur Verproviantierung ihrer Nester verwendet. WESTRICH (1989), der die Art für „ausgesprochen polylektisch“ (18 Pflanzenfamilien!) hält, weist darauf hin, dass die hohe Blütenstetigkeit der Weibchen zu Nestern führen kann, die nur einen Pollentyp enthalten, dass aber auch Mischverproviantierungen von Zellen vorkommen. Dies deckt sich mit unseren Erfahrungen, so dass es sich bei *Osmia rufa* wohl um eine Art handelt, die einen Übergang von eklektischer Oligolektie zu Polylektie darstellt.

Ein ähnliches Beispiel liefert die Sandbiene *Andrena labiata*. Diese in Niederösterreich diskontinuierlich verbreitete Art weist an Stellen mit größeren Teilpopulationen eine hohe Blütenstetigkeit auf. Nicht nur die Weibchen der Teilpopulation sammeln dann, soweit feststellbar, an einem Pollenwirt, sondern auch die proterandrischen Männchen patrouillieren, bevor die ersten Weibchen erscheinen, bereits an dieser Futterpflanze. Bei den meisten Vorkommen handelte es sich dabei um *Veronica chamaedrys* oder *V. austriaca*, einmal um *Sedum acre* und bei einem sehr großen Vorkommen um *Ornithogalum*. In diesem letzten Fall änderte sich der Pollenwirt über 20 Jahre hinweg nicht, obwohl auch *Veronica austriaca* und *Sedum acre* in großer Zahl zur Flugzeit der Biene blühten. Da die Männchen eines Gebiets bereits vor dem Erscheinen der Weibchen „wissen“, an welchen Blüten sie diese später antreffen werden, ist in Fällen eklektischer Oligolektie nicht auszuschließen, dass Prägungsvorgänge auf chemische Schlüsselsubstan-

zen während der Präimaginalstadien im Nest die spätere Wahl des Pollenwirtes beeinflussen (CANE & SIPES 2006). WESTRICH (1989) ist gegenüber der Prägungshypothese im Einklang mit Eickwort skeptisch, bezieht sich in seiner Meinung jedoch nicht ausdrücklich auf den Sonderfall der eklektischen Oligolektie. Tatsächlich zeigte die polylektische *Megachile rotundata*, wenn sie künstlich mit Karottenpollen aufgezogen wurde, später keine Bevorzugung von Karotten als Pollenwirt, sondern unterschied sich bei der Auswahl ihrer Futterpflanzen nicht von ihren auf vom Weibchen selbst gesammeltem Futter aufgewachsenen Artgenossen (WCISLO & CANE 1996 nach Tepedino unpubl.).

Ein weiteres gutes Beispiel bietet *Colletes marginatus*. Diese kleine psammophile Seidenbiene ist in Ostösterreich bereits sehr selten, die wenigen bekannten Vorkommen sind weit voneinander entfernt, der Genfluss zwischen ihnen ist wahrscheinlich sehr gering. In einem der Gebiete waren trotz eines sehr vielfältigen Blütenangebots alle beobachteten Exemplare auf *Reseda* zu finden, die entnommenen Weibchen hatten zu >90% *Reseda*-Pollen geladen. In einem weiteren patrouillierten die Männchen und sammelten die Weibchen an zwei *Allium*-Arten mit kurzen Antheren, im dritten Gebiet war *Thymus* (wie in manchen Sandgebieten Ungarns) die gewählte Futterpflanze, wobei in diesem letzten Fall die Zahl der beobachteten und untersuchten Exemplare sehr klein war. An allen drei Standorten waren die jeweils anderen Pollenwirte ebenfalls reichlich vorhanden, ohne dass *C. marginatus* daran zu beobachten war. WESTRICH (1989) gibt für die westdeutschen Vorkommen Fabaceae als Pollenquelle an. Die Tiere der an *Allium* sammelnden Population waren deutlich größer als die anderen, was für eine günstigere Konkurrenzsituation durch Besammeln dieser ungewöhnlichen Futterpflanze im Vergleich zu den an *Reseda* bzw. *Thymian* sammelnden Populationen spricht. Zu untersuchen wäre jeweils, ob sich hinter eklektischen Oligolekten nicht bereits kryptische Arten verbergen. Eklektische Oligolektie würde sich unter den Bedingungen, wie sie für *Colletes marginatus* skizziert wurden, gut als Weg zur Populationsdifferenzierung und Artbildung eignen, weil damit assortatives Paarungsverhalten verknüpft ist, welches den Genfluss zwischen Spezialisten für unterschiedliche Wirte einschränkt. Die Artbildung könnte auch parapatratisch oder sympatratisch, wenn auch nicht syntop, vonstatten gehen. Gerade einige Artengruppen in der Gattung *Colletes* scheinen noch in dynamischer Populationsdifferenzierung bzw. Mikroevolution bis hin zur Artbildung begriffen zu sein, wobei der Wechsel der Futterpflanze oft eine zentrale Rolle spielt (VERHOEFF 1943, Pittioni unveröff., SCHMIDT & WESTRICH 1993, WESTRICH & AMIET 1996, PŘIDAL 1999). Auch die oligolektisch auf Cerinthe spezialisierte *Osmia cerinthidis*,

die sich morphologisch nur geringfügig von *O. rufa* unterscheidet, dürfte sich auf diesem Weg von der Stammform abgespalten haben.

Nicht leicht in das Schema von CANE & SIPES (2006) einzuordnen ist die bivoltine europäische Sandbiene *Andrena bicolor*. Nach dem Pollensammel-Verhalten der 2. Generation würde man sie für einen fakultativen Oligolegen halten, da diese überwiegend an Glockenblumen sammelt. Zur Flugzeit der ersten Generation im April blühen jedoch noch keine Glockenblumen, die Weibchen nutzen dann eine Vielzahl von Pollenwirten entsprechend einer breit polylektischen Art (WESTRICH 1989).

Polylektie tritt hauptsächlich, aber nicht ausschließlich, bei Arten auf, die eusozial, bi- oder trivoltin sind oder eine längere Flugzeit haben, als es der üblichen Blühdauer einer Pflanzenart entspricht (CANE & SIPES 2006). Abgesehen von den oligolektischen *Salix*-Gästen sind auch unter den ersten Bienenarten des Jahres in gemäßigten Klimazonen auffallend viele Polylegen. Polylektie ist als Pollen-Sammelstrategie auf ein wechselndes und nicht genau vorherbestimmbares Ressourcenangebot gerichtet, wobei sowohl die Phänologie der Pflanzen mit ihrer qualitativ und temporär unterschiedlichen Eignung als Ressourcenquelle als auch die temporär und räumlich unterschiedliche Konkurrenz um Ressourcen das variiierende Angebot mitbestimmen. Bienen mit dieser Sammelstrategie dürfen in ihrer Aufmerksamkeit gegenüber Blüten nicht so stark durch ein angeborenes Schema eingeschränkt sein als es obligate Oligolegen wahrscheinlich sind. Lernfähigkeit und Erfahrung müssen allfällige angeborene Präferenzen überspielen können (GIURFA et al. 1995, JONES 2001). Weiters müssen polylektische Arten ihre Sammeltechnik den verschiedenen Blütentypen anpassen können und daher auch in dieser Hinsicht über Lernfähigkeit, entsprechendes Gedächtnis und die Fähigkeit, Erfahrungen kurz- und langfristig abrufen zu können, sowie über Verhaltensplastizität verfügen. Naive polylektische Bienen müssen unter Einsatz all ihrer sinnesphysiologischen Fähigkeiten lernen, welche Blüten wann guten Ertrag versprechen und wie dieser Ertrag am schnellsten zu ernten ist (PEAT & GOULD 2005). Sie benötigen Erfahrung, d. h. mehrere Blütenbesuche, bis sie in der Lage sind, so effizient zu arbeiten, dass der Ertrag den Aufwand übersteigt. Hummeln erreichen maximale Sammeleffizienz z. B. erst nach 30 Ausflügen (PEAT & GOULD 2005).

Für breit polylektische Arten gilt in verstärktem Maß die Dominanz des Lernens und der Erfahrung über angeborene Restriktionen der Sammelvalenz. CANE & SIPES (2006) definieren breite Polylegen als Arten, die mehr als 10% der melittophilen Flora vor Ort besammeln. Der Begriff entspricht etwa der von WESTRICH (1989) gewähl-

ten Bezeichnung „ausgesprochen polylektisch“. *Andrena flavipes*, *A. bicolor* (mit den vorher erwähnten Einschränkungen), *A. fulva*, *A. fulvida*, *A. haemorrhoea*, *A. carantonica*, *A. minutula*, *A. nigroaenea*, *A. nitida*, *A. thoracica*, *A. varians*, *Anthophora plumipes*, die meisten *Bombus*-Arten, *Halictus tumulorum*, *Hylaeus communis*, *Lasioglossum calceatum*, *L. leucozonium*, *L. malachurum*, *L. nitidulum*, *L. pauxillum*, *Osmia bicolor*, *O. cornuta* und *O. rufa* werden von WESTRICH (1989) für Westeuropa dieser Kategorie zugeteilt, wir möchten *Halictus maculatus*, *H. simplex*, *Lasioglossum laevigatum*, *L. marginatum* und einige *Hylaeus*-Arten für Mitteleuropa hinzufügen. Die eusoziale, aber trotzdem nur kurze Zeit im Frühjahr fliegende *Lasioglossum marginatum* kommt gewöhnlich an ihren Flugplätzen zu Tausenden vor und nutzt dann überwiegend jene Blüten als Pollenwirt, die in großer Anzahl in der Umgebung vorhanden sind (siehe auch WESTRICH 1989). Dieses Verhalten kann manchmal den Eindruck einer Oligolektie erwecken (POURSIN 1982), weil Blüten, die nur in geringer Anzahl vorkommen, nicht beachtet werden. Hingegen werden häufig für Bienen ungewöhnliche Pollenwirte wie Bärlauch (*Allium ursinum*), Pfeilkresse (*Cardaria draba*), Flaumeiche (*Quercus pubescens*), wenn sie in großer Zahl auftreten, ebenso intensiv besammelt wie etwa ausgedehnte Weißdornfluren oder Löwenzahnfelder (K. M.). Die größte Gruppe innerhalb der aufgezählten breit polylektischen Arten stellen die Frühjahrsbienen dar. Nicht alle Arten dieses Sammeltyps müssen auch erfolgreich sein: Die einstmals häufige *Andrena thoracica* ist z. B. aus Europa in den letzten 50 Jahren aus ungeklärten Gründen fast verschwunden, *A. fulvida* ist seit jeher sehr selten.

Über die Sinnesphysiologie, Neuroethologie und Psychophysik der Blüten-Erkennung der breit polylektischen, eusozialen Honigbienen und Hummeln sind wir heute bereits gut informiert (CHITTKA & RAINE 2006). Leider fehlen vergleichende Untersuchungen mit Bientaxa, die andere Lebensformen repräsentieren, fast völlig, sodass über die Zusammenhänge zwischen Evolution und Ökologie im Bereich der Sinnesphysiologie und Neuroethologie wenig Aussagen gemacht werden können. Diese Schieflage der Bienenforschung, bei der das Forschungsinteresse in erster Linie Honigbienen und Hummeln, dann in stark abfallendem Ausmaß anderen eusozialen Arten, Arten, die Nisthilfen annehmen und Arten, die aggregiert nisten, zuteil wird, finden wir leider in allen Bereichen der Bienenbiologie, in denen experimenteller Aufwand oder Laborfazilitäten erforderlich sind. Häufig wird in diesem Schrifttum bemerkenswerter Weise ebenso wie in der uninformierten Öffentlichkeit der Begriff „Biene“ mit „Honigbiene“, manchmal ergänzt durch Hummeln, gleichgesetzt. Beide Taxa sind ausgesprochen untypisch für die große Mehrheit der Bienen. Andere, besonders solitäre, einzeln nistende Arten wer-

den nur von Systematikern und Phylogenetikern wahrgenommen. Die Gründe dafür liegen nur teilweise in der methodischen Machbarkeit und der Verfügbarkeit von ausreichendem Material für die Laborforschung. Diese Einseitigkeit erschwert selbst die Interpretation der an den verwendeten Forschungsobjekten gewonnenen Ergebnisse, da deren Gültigkeitsbereich oft schwer beurteilt werden kann. Einer von manchen Forschern beschworenen „globalen Bestäubungskrise“ (KEARNS et al. 1998, STEFFAN-DEWENTER et al. 2005, BIESMEIJER et al. 2006) wird man mit diesem Mangel an systematischem Vorgehen in der experimentellen Erforschung der Bienenbiologie nicht beikommen können.

Eine Methode von Polylegen, die Sammeleffizienz bei grundsätzlicher Beibehaltung der Flexibilität rasch zu steigern, ist temporäre Blütenstetigkeit (WESTRICH 1989, WCISLO & CANE 1996, zu neurophysiologischen Aspekten und Ursachen siehe CHITTKA et al. 1999). Blütenstetigkeit bedeutet nicht nur die Ausbeutung einer als lohnend erkannten Ressourcenquelle, sondern auch das Ausnützen einer erreichten Perfektion beim Sammeln von Ressourcen, so lange sich diese Taktik auszahlt. Für die Blattschneiderbiene *Megachile wilughbiella* z. B. erfordert es völlig verschiedene Vorgangsweisen, Pollen von *Campanula persicifolia*, von *Lathyrus latifolius* oder von *Cirsium vulgare*, drei bei der Art besonders beliebten Pollenwirten mit völlig unterschiedlichem Blütenbau, zu ernten. Das Abrufen der dazu nötigen verschiedenen motorischen Verhaltensmuster aus dem Langzeit- in das Kurzzeitgedächtnis der Biene ist in einem derartigen Fall aufwändig und kostet Zeit (CHITTKA & THOMSON 1997), Blütenkonstanz ist hier daher von Vorteil. Die Blütenkonstanz wird beeinflusst durch die Dynamik des Arbeits-(Kurzzeit-)gedächtnisses. Bei Honigbienen und Hummeln beträgt die Dauer des Arbeitsgedächtnisses etwa 5-8 Sekunden und ist möglicherweise den Verhältnissen beim Ressourcensammeln angepasst (CHITTKA & RAINE 2006). Blütenkonstanz kann gewahrt werden, wenn der Wechsel von Blüte zu Blüte, unabhängig von deren Distanz, innerhalb dieser Zeit stattfindet. Dauert der Wechsel länger, verblasst die Erinnerung an die letzte Blüte und ältere Erfahrungen beeinflussen gleichermaßen die Blütenwahl (CHITTKA et al. 1997, MENZEL 2001, ZHANG et al. 2005). RAINE et al. (2006) fanden zwischen drei *Bombus*-Arten Unterschiede im Ausmaß der Blütenkonstanz und stellten diese in Beziehung zum Sammelerfolg. Überraschenderweise hatte die am wenigsten blütenkonstante Art, *Bombus pascuorum*, den besten Sammelerfolg, was die Autoren damit zu erklären versuchen, dass auch andere Faktoren als die Sammeltechnik, z. B. verschiedene Wahl distinkter Mikrohabitate mit deren räumlicher Blütenverteilung den Sammelerfolg beeinflussen könnten. Nicht angesprochen wurde die Art des

Blütenwechsels: Der Wechsel zwischen zwei unähnlichen, jeweils kompliziert gebauten Blüten ist zeitaufwändiger als zwischen ähnlich gebauten oder einfachen.

Eine weitere Möglichkeit, die Sammelstätigkeit nach Erfahrungen zu schematisieren und damit Such-, Entscheidungs- und Adaptierungszeit zu sparen und die Sammeleffizienz zu steigern, ist die Kontrolle von Blüten bzw. blühenden Pflanzengruppen nach einer feststehenden, vorgegebenen Reihenfolge („traplining“, THOMSON et al. 1997). Voraussetzung für den Erfolg einer derartigen Methode ist, dass sich die gesuchten Ressourcen an gleich bleibenden Stellen in vorhersehbarer Geschwindigkeit erneuern, wie das bei Pollen und Nektar der Fall ist (OHASHI et al. 2007). Zunehmende Erfahrung und Kenntnis des Gebietes, aus dem Futter geholt wird, verbessert die Routenstruktur und verstärkt die Routenkonstanz bei Hummeln (OHASHI et al. 2007). Ein Vergleich des Erfolges (Ressourcenertrags) zwischen Routen-konstanter und Zufallssuche bei Hummeln ergab keinen Unterschied bei Darbietung großer Blüten, aber eine deutliche Überlegenheit der Routenkonstanz bei kleinen Blüten (RAINE et al. 2006). Dies ist erklärbar durch das räumliche Auflösungsvermögen der Bienenaugen: um eine Blüte von 1 cm Durchmesser zu erkennen, darf eine Biene nicht weiter als 11,5 cm davon entfernt sein (CHITTKA & RAINE 2006). Eingetübte Routen helfen dann merkbar, solche Ressourcenquellen schnell zu lokalisieren. Ebenso scheint traplining einen Vorteil bei zerstreutem Vorkommen von Ressourcenquellen zu bedeuten (THOMSON et al. 1982). Routenkonstanz muss nicht gleichzeitig Blütenkonstanz bedeuten. Gelegentlich können andere Blüten als die vorher besuchten in die Route eingebaut werden (THOMSON et al. 1982, CHITTKA et al. 1999).

Routenkonstanz wurde vornehmlich bei Hummeln und Honigbienen genauer beobachtet und experimentell untersucht. Bei diesen eusozialen Taxa ist der Anteil von Nektar an den in das Nest verbrachten Ressourcen besonders hoch. Nektar erneuert sich gewöhnlich schneller als das Pollenangebot, deshalb mag die Routenkonstanz hier besonders auffallen. Die Fähigkeit, eine Serie von Objekten, z. B. Blütenpflanzen, wiederholt in bestimmter Reihenfolge abzufliegen, ist bei Bienen jedoch ancestral und wird besonders von den Männchen oligolektischer Arten zur Suche von Weibchen an den artspezifischen Pollenpflanzen oder auf anderen Patrouillier-Routen eingesetzt (ALCOCK et al. 1978, ALCOCK 1996), wobei auch Duftmarkierungen als Landschaftsmarken zur Attraktion von Weibchen und als Signal für andere Männchen eine Rolle spielen können (AYASSE et al. 2001). Hingegen gibt es wenig Berichte über den Einsatz dieser Methode beim Pollensammeln oligolektischer Arten, obwohl anekdotische Beobach-

tungen besonders bei Arten, die sich nur kurz zum Sammeln von Pollen auf Blüten aufhalten (*Osmia mocsaryi*, *Dasypoda* spp. – K. M.), nahe legen, dass sie weit verbreitet ist. In einem Sonderfall hat jedoch die Traplining-Fähigkeit sogar zu einer Koevolution von Pollenpräsentation einer Pflanze und Sammelverhalten einer Biene geführt: Die südamerikanische *Cajophora arechavaletae* (Fam. Loasaceae) präsentiert Pollen mit zeitlicher Verzögerung von einigen Minuten nach mechanischer Stimulierung durch Nektar-saugende Gäste. Die Biene *Bicolletes pampeana* fliegt konstante Routen zwischen 30-60 Blüten ab, trinkt dort Nektar und kehrt ziemlich genau zu dem Zeitpunkt, zu dem durch die erste Stimulierung Pollen präsentiert werden, zum Ausgangspunkt zurück, um nun eine Pollensammelroute zu beginnen (WITTMANN & SCHLINDWEIN 1997).

Viel Zeit beim Ressourcensammeln ersparen sich Bienen durch die Fähigkeit, olfaktorisch an Fußabdrücken Blüten zu erkennen, deren Ressourcen vor kurzem selbst, von Artgenossen oder Angehörigen der gleichen Gattung geerntet worden waren (CAMERON 1981, SCHMITT et al. 1991, GIURFA & NÚÑEZ 1992, GOULSON et al. 1998, GILBERT et al. 2001, ELTZ 2006). Die Haltbarkeit bestimmter Komponenten dieser Fußabdrücke scheint umgekehrt proportional mit der Geschwindigkeit der Nektarerneuerung korreliert zu sein (GILBERT et al. 2006, siehe jedoch ELTZ 2006!).

Das Pollensammeln selbst besteht aus dem Erntevorgang und der Umlagerung des Ernteguts in Transportvorrichtungen. Sowohl in der Art des Erntens als auch in der Umlagerung als auch im Pollentransport bestehen große Unterschiede zwischen den Taxa, was sich auch in der Morphologie der dazu verwendeten Strukturen („Anpassungen“) ausdrückt. Eine ausgezeichnete Übersicht über diese Thematik mit vielen Literaturverweisen stammt von THORP (1979) mit Ergänzungen in THORP (2000). Die wichtigsten Aspekte seien hier in aller Kürze zusammengefasst.

Die Pollenernte hat eine passive, wahrscheinlich ancestrale, und eine aktive Komponente. Passive Pollenaufnahme kommt in zwei Varianten vor: Entweder die Biene bewegt sich mit einem möglichst behaarten Körperteil über einen Pollen-präsentierenden Blüten teil und streift dabei mehr oder weniger unabsichtlich Pollen ab oder die Blüte ist in der Lage, über bestimmte mechanische Vorrichtungen Pollen auf der Biene abzuladen. Folgendes Beispiel sei für den ersten Fall genannt: Die Frühlings-Seidenbiene *Colletes cunicularius*, ein Oligolege für Weidenpollen (WESTRICH 1989), nistet oft weitab von ihren Pollenquellen. Nach einer Phase schlechten Wetters tanken die Bienen vor dem Flug zu den Pollenquellen, wenn möglich, Nektar von nahegelegenen Löwenzahnblüten. Beim Kriechen über das

Blütenköpfchen des Löwenzahns nehmen sie mit den weichen, langen, gefiederten Trochanter-Haaren und den Sammelbürsten-Haaren des letzten Beinpaars so viele Löwenzahn-Pollen auf, dass man das Sammelgut mit einer unvollständig gesammelten Pollenladung verwechseln könnte, wären die Pollen besser gepackt. Vermutlich werden diese Fremdpollen schließlich als Larvenfutter verwendet. MÜLLER et al. (2006) halten *C. cunicularius* auf Grund von Pollenanalysen der Zellinhalte vielleicht deshalb für polylektisch. Auf den regulär zur Pollenernte genutzten Weidenblüten läuft das Pollensammeln zumindest teilweise ähnlich passiv ab, weil Pollen in beiden Fällen oberflächlich abgestreift werden können. Auf die gleiche Weise dürfte die weiche Ventralbehaarung im Bereich des letzten Beinpaars bei vielen Furchenbienen funktionieren. Furchenbienen mit dieser Behaarung bevorzugen, obwohl grundsätzlich polylektisch, stark Asteraceae als Pollenwirte. Die Fiederung der Haare und der Übergang zu Pollenfutter bei den Bienen sind die beiden Hauptunterschiede zwischen Bienen und Grabwespen aus der Überfamilie Apoidea, die sich vor etwa 100 Ma getrennt haben, und sind funktionell wahrscheinlich miteinander verknüpft, wenngleich gefiederte Haare in anderen Bereichen des Körpers, z. B. dem Thorax, auch andere Funktionen, z. B. den Schutz vor Austrocknung, erfüllen könnten (MICHENER 2000).

Der zweite Fall passiven Pollenerwerbs, das Platzieren von Pollen auf der Biene durch eine mechanische Vorrichtung der besuchten Blüte, ist nur für die Pflanze, nicht aber für die Biene vorteilhaft, da die Pollen gewöhnlich an Stellen deponiert werden, die der Biene nicht zugänglich sind, z. B. der Thoraxmitte, der Pollen daher nicht als Futter verwendet werden kann.

Pollensammeln erfordert Effizienz, daher wird eine rein passive Pollenaufnahme auf Blüten mit quantitativ ergiebiger oberflächlicher Pollenpräsentation beschränkt sein. Bei vielen Blütenpflanzen ist jedoch der Zugang zu Pollen auf mannigfache Weise erschwert, wohl um Pollenvergeudung durch Generalisten einzudämmen (WESTERKAMP 1996). Verschiedenste Verhaltensweisen werden von Bienen eingesetzt, um in diesen Fällen Pollen aktiv zu extrahieren. Vornehmlich Gesicht, Mandibeln, Proboscis und Vorderbeine, Flügelmuskel, bei Megachiliden auch Abdomen und Hinterbeine, werden Art- und Kontext-spezifisch verwendet, um Pollen zu ernten (WESTRICH 1989). In seltenen Fällen unterstützen besondere morphologische Strukturen („Anpassungen“) den Einsatz dieser Körperteile zur Pollenextraktion (MÜLLER 1995, 1996a, 1996b, 2004). Solche Strukturen sind meist artspezifisch und dienen manchmal als Schlüsselmerkmale für die Bestimmung (z. B. *Rophites* – EBMER & SCHWAMMBERGER 1986).

Die angewendeten Verhaltensweisen entstammen großteils einem ancestralen Verhaltensrepertoire, das zu verschiedensten Zwecken, etwa bei Nestbauhandlungen, eingesetzt werden kann. Sonikation z. B., d. h. das gegeneinander in Bewegung Bringen von Partikeln bzw. Auflockern von Gemengen, auch Lösen schwacher Bindungen durch hochfrequenten Schall, von Bienen und Grabwespen durch Zittern der indirekten Flugmuskulatur erzeugt, wird von beiden Taxa vielfach beim Ausschachten von Erdbauten verwendet, ist also eine ancestrale Verhaltensweise. Viele, aber nicht alle Bienenarten vermögen diese Methode jedoch auch anzuwenden, um Pollen aus den poriziden Antheren mancher Blütenpflanzen auszuschütteln („buzz pollination“ – BUCHMANN 1983, THORP 2000) und damit zu gewinnen. Porizide Antheren verbergen ihre Pollen in den Schläuchen und entlassen bei Summ-Bestäubung einen Teil durch schmale Schlitz nach außen. Honigbienen verfügen nicht über die Methode der Sonikation und können daher Pflanzen mit poriziden Antheren nicht bestäuben. Von manchen Bienen wird Sonikation zur Erleichterung der Pollenernte auch bei Blüten mit anderer Pollenverfügbarkeit eingesetzt (BUCHMANN 1985). Ein bemerkenswertes Beispiel dafür liefert MÜLLER (1996b): Die europäische Pelzbiene *Anthophora furcata*, spezialisiert auf nototribische Lamiaceae, selten Scrophulariaceae, presst ihren Kopf gegen deren Antheren und schüttelt durch Sonikation die Pollenkörner zwischen besonders geformte Haare ihres Clypeus. *Anthophora furcata* nistet nicht in der Erde, sondern in selbstgenagten Gängen in morschem Holz (WESTRICH 1989), verfügt aber trotzdem über die Möglichkeit der Sonikation. Umgekehrt wendet die Blattschneiderbiene *Megachile deceptor* laut hörbar Sonikation zum Ausschachten ihrer Erdbauten an (K. M.), eine Anwendung beim Pollensammeln ist nicht bekannt und nicht zu erwarten, da die Megachiliden mit wenigen Ausnahmen (z. B. *Megachile willughbiella* aus einer anderen Untergattung) Sonikation nicht zum Pollensammeln einsetzen (THORP 2000). Ähnliche Verhältnisse wie bei der Sonikation würde man vermutlich auch bei anderen zum Pollenernten eingesetzten Verhaltensweisen finden.

Es zeigt sich auch bei der Futtersuche so wie schon bei der Behandlung der Eusozialität und des Brutparasitismus, dass ancestrale Verhaltenselemente bei verschiedenen Taxa in unterschiedlichen Verhaltenszusammenhängen funktionell werden können. Die Evolution nutzt offenbar besonders im Verhaltensbereich die Möglichkeit, genetisch vorgegebene Elemente entwicklungsbiologisch in verschiedener Weise zu kombinieren und daraus artspezifische Verhaltensmuster zu konstruieren. Darüber hinaus verfügen viele polylektische Arten über plastisches Verhalten, das je nach Bedarf eingesetzt werden kann. Jedoch sind diesbezüglich meist nur Fallbeispiele und anekdotische Beobachtungen bekannt gewor-

den. Gründliche vergleichende Untersuchungen über die beim Pollensammeln qualitativ und quantitativ im Kontext bestimmter Blüten angewendeten Verhaltensweisen, ihr Ursprung und ihre sonstige Funktion, ihre Variabilität und allenfalls Unterlegung und Verstärkung durch morphologische Strukturen fehlen im Sinne einer Bienen-Ethologie mit Ausnahme einiger weniger, dafür aber vorbildlicher Beiträge (z. B. MÜLLER 1995, 1996a, b, MÜLLER & BANSAC 2004, WESTRICH 1989) leider fast vollkommen und sind wegen der Geschwindigkeit der Verhaltensabläufe wohl auch nur unter hohem technischen Aufwand und ausgeklügelten experimentellen Anordnungen durchzuführen.

Die Umlagerung des Pollens in die Transportspeicher erfolgt durch modifizierte Putzbewegungen der Beine (MICHENER 2000), wobei der „Zuständigkeitsbereich“ der Beinpaare für die Körperregionen sich zwischen höheren Taxa geringfügig ändern kann, indem z. B. die Mittelbeine mehr oder weniger weit auf den Thorax übergreifen (JANDER 1976, THORP 1979, WESTRICH 1989). Zum Pollen-Umlagern setzen sich manche Bienenarten nach dem Besuch einer Serie von Blüten auf ein Blatt oder dgl. und führen etwa 30 Sekunden, manchmal auch länger die entsprechenden Putzbewegungen aus, um nachher weiter zu sammeln oder zum Nest zu fliegen. Andere Arten führen diese Tätigkeit vermutlich im Schwebflug (MÜLLER & BANSAC 2004) oder bereits an den Blüten durch.

Der Pollentransport erfolgt entweder in bestimmten, räumlich abgegrenzten und anatomisch dafür ausgestatteten Bereichen der Körperoberfläche (Scopae und Körbchen) oder selten mehr diffus in größeren, durch die Art der Behaarung dafür geeigneten Körperregionen wie Teilen der Tergite des Metasomas (*Systropha*) oder zusätzlich zur Beinbürste ventralen Teilen des Meso- und Metasomas (einige *Lasioglossum*-Arten) (THORP 1979, WESTRICH 1989). Wenige Taxa transportieren Pollen ausschließlich im Kropf, z. B. Euryglossinae, Hylaeinae (MICHENER 2000), ihnen fehlen dann externe Pollentransport-Speicher. Andere sind wahrscheinlich Kropfsammler wie 11 von etwa 35 Arten der *Colletes fasciatus*-Gruppe mit reduzierten Scopae (KUHLMANN 2006) oder teilweise Kropfsammler wie die Arten der Gattungen *Ceratina* und *Xylocopa* (WESTRICH 1989). Bei manchen Gruppen (z. B. den Gattungen *Melitta*, *Melitturga*, *Eucera* u. a.) werden die Pollen nach der Umlagerung mit Nektar befeuchtet und so zum Nest transportiert (WESTRICH 1989, weitere Beispiele MICHENER 2000).

Die Art und Lage der Pollenspeicherung für den Transport ist zwischen höheren Taxa (Familie, mindestens Gattung) sehr verschieden, innerhalb davon aber mit ganz wenigen Ausnahmen recht einheitlich. Dieser

grundsätzlichen phylogenetischen Konservativität und damit geringen Evolutionsgeschwindigkeit in der Art und Lage der Transportsysteme steht eine große evolutive Dynamik in deren Ausgestaltung gegenüber. Unterschiede in der Behaarung von Bürsten, Körbchenumrandungen und anderen zum Pollentransport dienenden Strukturen dienen in den Bestimmungsschlüsseln einiger Bienengattungen, z. B. *Andrena*, *Eucera*, als Untergattungs- oder Artmerkmale (SCHMID-EGGER & SCHEUCHL 1997, RISCH 1997). Pollen variieren je nach Pflanzenart stark in der Größe, in der Form, der Struktur ihrer Außenhülle und in der Haftfähigkeit. Die Struktur der Haare der Transporteinrichtungen muss mit den Eigenschaften des zu transportierenden Pollens korrespondieren, um die erforderliche Effizienz des Transports im Hinblick auf Haftung, Packungsdichte und Aufnahmemenge an Pollen erzielen zu können. Haare der Transporteinrichtungen können verschieden dick, lang, steif oder wollig, dichter oder weniger dicht gestellt sowie verschieden eng und lang gefiedert sein.

Die Haarbildung der Transportbürsten zeigt bei Arten aus verschiedenen Taxa, aber mit gleicher Pollenspezialisierung, oft auffällige Konvergenzerscheinungen. Z. B. besitzen auf Asteraceen spezialisierte Oligolegen der Gattungen *Andrena*, *Colletes* und *Eucera* meist auffällig dicht und lang gefiederte Scopalhaare. Ein besonders bemerkenswertes Beispiel von Konvergenz bietet eine Gilde von Bienen, die im südöstlichen Mittelmeerraum oligolektisch an kleinköpfigen Dipsacaceen sammelt: Die Haare der Schienenbürsten von *Andrena cubiceps*, *Eucera fufurea* und die der Bauchbürste von *Osmia bisulca* sind ähnlich lang und biegsam, ähnlich locker gestellt und weisen eine ähnliche Fiederung auf; insgesamt sind sie untereinander viel ähnlicher als zu den im gleichen Gebiet fliegenden Verwandten der drei Arten (K. M.). Generalisten besitzen, wie zu erwarten, Sammelbürsten ohne auffallende Extreme, variieren aber untereinander, sodass von der Ausprägung der Sammelbürste her die Bevorzugung bestimmter Pollenwirte, die man bei den meisten Generalisten feststellen kann, verständlich wird.

Veränderungen in den genannten Aspekten des Haarkleids einer Bienenart haben sowohl thermophysiologische Bedeutung, besonders wenn sie dorsale und laterale Haarpartien betreffen, als auch Bedeutung für die Pollensammelpotenz, vor allem im ventralen Bereich, im Gesicht und an den Beinen und sind daher für die Mikroevolution von großer Bedeutung, da sie in evolutionsbiologisch relativ kurzer Zeit auftreten können. Deutliche Unterschiede in der Ausgestaltung von Haaren bestimmter Körperpartien lassen sich bei manchen Arten schon auf der Ebene von Subspezies oder Populationen feststellen (z. B. *Andrena pilipes*-Komplex – SCHMID-EGGER & PATINY 1997, SCHMID-EGGER &

SCHEUCHL 1997; *Andrena bimaculata*-Komplex – K. M.). Sie sollten daher in Hinkunft hinsichtlich ihres Anpassungswertes stärker beachtet werden. Aus den Haarzellen der Bienenepidermis entstehen, gesteuert durch Entwicklungsprogramme, während der Metamorphose bei jeder Art in spezifischer Weise an der Körperoberfläche regional sehr verschiedene Gebilde: Haare unterschiedlichster Ausprägung, Borsten, Schuppen. Es bedarf also nur einer Umprogrammierung der Haarzellsteuerung an einer bestimmten Stelle, um dort Gebilde wachsen zu lassen, wie sie vielleicht anderswo an der Oberfläche desselben Körpers schon entstehen. Jede Änderung im Haarkleid hat hohe adaptive Bedeutung, da sie die mögliche Habitat-Wahl sowohl im Hinblick auf das Mikroklima als auch auf die Blütenpräferenz mitbestimmt.

Mehrfach wurde bereits betont, dass die Effizienz des Pollensammelns, d. h. der Ertrag relativ zur aufgewendeten Zeit, einen wichtigen Fitnessfaktor darstellt. Die Selektion, die in diesem Fall hauptsächlich durch Konkurrenzdruck, Brutparasitismus und ungünstige Witterung ausgeübt wird, bevorzugt jene Individuen, die in der Lage sind, auf dem „Bestäubungsmarkt“ (RAINE et al. 2006) aus dem Vollen zu schöpfen, die Zeit der „offenen Tür“ zum Nest für Brutparasiten möglichst kurz zu halten und günstige Wetterperioden effizient auszunützen. Deshalb ist beim Einsatz aller während des Pollensammelns benötigter sinnesphysiologischer, neuroethologischer und Verhaltensfähigkeiten ein Abgleich zwischen der Genauigkeit der Durchführung und der Geschwindigkeit der Lösung der zu bewältigenden Aufgaben zu erwarten (siehe CHITTKA & RAINE 2006). Bei Hummeln wurden individuelle Unterschiede in der Geschwindigkeit vs. Genauigkeit beim Lösen von Aufgaben im Zusammenhang mit dem Ressourcensammeln gefunden. Es gab also flotte und pedantische Hummeln. Die flotten Hummeln konnten durch Pönalisierung falscher Entscheidungen zu mehr Genauigkeit veranlasst werden (CHITTKA et al. 2003). Auch in diesem Zusammenhang wird wieder die Lernfähigkeit von Bienen deutlich. Wo immer genetisch bedingte individuelle Unterschiede in einer Bienenpopulation auftreten, können diese der Selektion unterliegen. Dies trifft auch für die Lage des Gleichgewichts zwischen Geschwindigkeit und Genauigkeit der Durchführung von Aufgaben beim Ressourcensammeln zu.

Pollenbedarf

MÜLLER et al. (2006) haben den Pollenbedarf von Bienen für die Versorgung ihrer Brut quantifiziert und auf Grund ihrer Ergebnisse eine Regressionsgleichung aufgestellt, mit Hilfe derer man aus dem mittleren Trockengewicht einer Bienenart angenähert den Bedarf an Pollenvolumen für die Versorgung einer Brutzelle er-

rechnen kann. Bei Oligolegen kann weiters aus der Kenntnis des Pollengehalts der Wirtsblüten auf die Zahl der dafür benötigten Blüten bzw. Pflanzen geschlossen werden. Z.B. würde nach dieser Berechnung die 8-11 cm lange *Osmia brevicornis* im Durchschnitt das Pollenangebot von 3 Pflanzen des Schweizer Schöterichs *Erysimum rhaeticum* für die Verproviantierung einer Larve aufwenden müssen. Da in der Praxis hauptsächlich wegen der Tätigkeit von Konkurrenten nur etwa 40% des gesamten Pollens einer Blüte für ein Bienenweibchen verfügbar seien (MÜLLER et al. 2006), würde das in der Realität 7,5 Pflanzen für eine, 112,5 Pflanzen für 15 Larven bedeuten. Diese Anzahl von Larven wird in den zellenlosen Nestern der Art häufig gefunden (WESTRICH 1989). Eine Teilpopulation mit nur 10 Weibchen der *O. brevicornis* würde bereits 1.125 Pflanzen für die Versorgung ihres Nachwuchses benötigen, eine Zahl, die an den Standorten der auf Trockenrasen und Felshängen locker verteilten Pflanze (LAUBER & WAGNER 1996) an einem Standort selten erreicht werden wird. Die Populationsdichte der *O. brevicornis* kann daher, wenn die Berechnungen richtig sind, bei einer Abhängigkeit von dieser Futterpflanze nicht hoch sein, außer die Konkurrenz um die Wirtspollen ist geringer als in der Berechnung angenommen, die Zahl der Nachkommen pro Nest ist reduziert oder es wachsen noch andere Pollenwirte im Habitat. In Ostösterreich erreicht *O. brevicornis* an vielen Stellen mit *Brassica*-, *Sinapis*- oder *Sisymbrium*-Fluren und damit viel größerem Blütenangebot pro Flächeneinheit sowie ausreichend Nistgelegenheiten manchmal Dichten, die sehr viel höher sind als die, die mit *Erysimum rhaeticum* in der Schweiz theoretisch erreicht werden könnten. (K. M.). Dieses Beispiel macht sichtbar, wie stark die Populationsdichte von Bienen von der Art und Dichte der verfügbaren Futterpflanzen abhängt.

Ein Beispiel für den Einfluss der regional gewählten Wirtspflanze auf die erreichbare Populationsdichte einer Biene liefert *Andrena tscheki*. Diese auf Brassicaceen spezialisierte Frühlingsbiene nutzt im pannonischen Österreich, wohl aus mikroklimatischen Gründen, hauptsächlich das in lichten Wäldern und Gebüsch wachsende Turmkraut (*Turritis*) als Pollenwirt. Das Kraut wächst zerstreut und pro Pflanze stehen nur wenige Blüten für die Pollenernte zur Verfügung. Die Weibchen benötigen viele Pflanzen für eine Pollenladung, die Dichte der von *Turritis* abhängigen Tiere ist daher sehr gering. An ganz wenigen Stellen kommt in Waldnähe *Alyssum montanum* vor. Dieser in vielblütigen Aggregationen wachsende Kreuzblütler bietet pro Flächeneinheit wesentlich mehr Pollen als *Turritis*, die Populationsdichte von *Andrena tscheki* steigt auf das drei- bis vierfache an, wenn *Alyssum montanum* statt *Turritis* als Pollenwirt genutzt werden kann (K. M.).

Bei Berechnungen, ob eine flächenbezogene Blüten-dichte eine bestimmte Zahl an Bienenweibchen mit dem nötigen Pollen versorgen kann, ist vom Aktionsradius der Bienen beim Sammeln auszugehen. Dieser wird im Mittel bei etwa 150-250 m im Umkreis des Nestes liegen (siehe WESTRICH 1989), bei kleinen Arten weniger, bei großen manchmal mehr. Große, besonders eusoziale Bienen können zur Futtersuche mehrere km fliegen, doch sind solche Distanzen die Ausnahme. Je näher die Futterquellen am Nest liegen, desto schneller kann dieses verproviantiert werden, desto höher ist der Fitnessgewinn für die sammelnden Weibchen und desto günstiger wird die Populationsentwicklung sein. Die Einbeziehung des Pollenbedarfs von Bienen in die Planung von Schutzmaßnahmen ist von entscheidender Bedeutung für den Erfolg von Erhaltungsbestrebungen (siehe MÜLLER et al. 2006). In Ostösterreich gehören heute falsche Pflegemaßnahmen in Naturschutzgebieten, wie z.B. die Radikalmahd pannonischer Streuwiesen zur falschen Zeit und die Intensivbeweidung von Felssteppen, pannonischen Saumflächen und Sukzessionsstadien in Trockenlebensräumen, zu den Hauptursachen für die Dezimierung der Reste der Bienenfauna, die die agrarischen Veränderungen im letzten Drittel des vorigen Jahrhunderts dort überlebt haben (K. M.).

Pollen ist die für das Wachstum der Entwicklungsstadien notwendige Protein-Nahrung. Die Protein-Gehalte von Pollen verschiedener Pflanzen betragen zwischen 2,5 und 60%, die Gehalte der von Bienen besammelten Pflanzenarten bewegen sich zwischen mindestens 15 und 60% (ROULSTON et al. 2000). Die Endgröße einer Biene und damit auch die Größe der daraus geschlüpften Biene steigen bei *Lasioglossum zephyrum* linear mit dem Protein-Gehalt des gefressenen Pollens zwischen 20 und 37% um etwa 25%, darüber hinaus werden adverse Einflüsse beobachtbar (ROULSTON & CANE 2002). Unterschiedlicher Protein-Gehalt des Pollens verschiedener Pflanzenarten scheint von sammelnden polylektischen Bienen jedoch nicht wahrgenommen zu werden. Bei der Entscheidung des Weibchens über die zukünftige Größe eines Nachkommens durch Zuteilung einer bestimmten Pollenmenge kann deshalb der Protein-Gehalt des Pollens nicht mitberücksichtigt werden und kann daher die zuge dachte Größe verzerren (ROULSTON & CANE 2002). MÜLLER et al. (2006) argumentieren, dass der Protein-Gehalt verschiedener Pollen die Gültigkeit des von ihnen mathematisch formulierten Zusammenhangs zwischen Pollenbedarf und Biene ngewicht nur unwesentlich beeinflusst. Experimentell wurde mehrfach nachgewiesen, dass oligolektische Bienenlarven auch auf anderen als den arteigenen genutzten Pollen gut gedeihen, sodass anzunehmen ist, dass nicht diätetische Anforderungen der Larven oder die Pollenqualität, sondern Fitness-fördernde Verhaltensspeziali-

sierungen beim Pollensammeln die Entstehung der Oligolektie beeinflussten (WCISLO & CANE 1996).

Konkurrenz um Pollen; Schwankungen im Pollenangebot

Bienen verteilen sich beim Pollensammeln nicht gleichmäßig auf die in einem Gebiet vorkommenden entomophilen Blütenpflanzen, sondern bevorzugen bestimmte Pflanzenarten auffällig und meiden andere weitgehend. Die bevorzugten Pflanzen dienen sowohl mehreren oligo- als auch polylektischen Bienenarten als Pollenwirte. Sie zeichnen sich durch Vielblütigkeit, eine lange Blütezeit, große Mengen an leicht erntbarem Pollen und gut erreichbarem Nektar aus, blühen verlässlich zur Hauptflugzeit der lokalen Bienenfauna, wachsen in dichten, persistierenden Fluren und bieten daher eine vorhersehbare Ressourcenfülle (WCISLO & CANE 1996). Ein derartiges Angebot an Pollen und Nektar in der Nähe des Nestes reduziert für ein Bienenweibchen erheblich die Suchkosten, steigert die Ernteeffizienz und hilft damit, die Zahl der Nachkommen zu maximieren. Häufig gibt es Pflanzen, die in den genannten Merkmalen den bevorzugten Pflanzenarten sehr ähnlich, manchmal sogar mit diesen nahe verwandt sind und trotzdem von Bienen eher gemieden werden. Die Ursachen für dieses Phänomen sind nicht bekannt (MICHENER 2000). Bienenarten, die obligat oder fakultativ das gleiche Pollenangebot nutzen, bezeichnet man als Gilde.

In Nordamerika gelten Sonnenblumen (*Helianthus*) als Beispiel für einen Pollenwirt für eine größere Bienen-gilde (WCISLO & CANE 1996, MICHENER 2000). In den Agrarlandschaften Mitteleuropas gehören einige Ruderalpflanzen, wie z. B. bestimmte *Sisymbrium*-Arten, *Melilotus* und *Carduus acanthoides* zu den von Bienen bevorzugten Arten. In einer neu entstandenen Flur einer dieser Pflanzen wird die Zahl der Pollensammelnden Bienen-Individuen von Jahr zu Jahr rasch bis zu einer Dichte ansteigen, bei der nicht mehr genügend Pollen vorhanden ist, um allen eine effiziente Ernte zu ermöglichen. Konkurrenz um die Ressourcen bestimmt nun die weitere Entwicklung. Die schnelleren, geschickteren, anatomisch und im Verhalten besser auf die Ausbeutung der spezifischen Ressource eingestellten Arten bzw. Individuen haben jetzt einen Vorteil, werden einen größeren Anteil an Pollen lukrieren als die Generalisten und sich deshalb besser vermehren. Das Verhältnis zwischen Spezialisten und Generalisten wird sich also zu Gunsten der ersten Gruppe verändern. Unter den Spezialisten wird die Konkurrenz zu einer räumlichen, tages- und jahreszeitlichen Vermischung führen. Die Generalisten werden teilweise auf andere Pollenquellen ausweichen.

Leider gibt es nur wenige Untersuchungen zum Thema „Konkurrenz um Futterressourcen“ zwischen

Bienen, durch die dieses Szenario bestätigt wird (MINCKLEY et al. 1994). Meist steht die Konkurrenz zwischen Wild- und Honigbienen oder die Konkurrenz zwischen Hummelarten im Vordergrund des Forschungsinteresses (siehe WESTRICH 1989). Deshalb sei hier auf eigene anekdotische Beobachtungen über die qualitative und quantitative Zusammensetzung der *Sisymbrium*-Gilde auf zwei verschiedenen alten Brachen im pannonischen Ostösterreich, die überwiegend mit *Sisymbrium* bestanden waren, zurückgegriffen. Die beiden Brachen lagen etwa 20 km voneinander entfernt und wurden zur gleichen Jahreszeit, etwa in der Mitte der Blütezeit von *Sisymbrium*, besucht:

Beispiel 1: Auf der seit 2 Jahren bestehenden Brache waren 80 % der Individuen der *Sisymbrium*-Gilde Generalisten (*Andrena pilipes*, *A. chrysopyga* u. a.), 20 % Spezialisten (*Andrena truncatilabris*, *Osmia brevicornis*). Die Sättigungsdichte von Bienen an *Sisymbrium* war nicht einmal zu 10 % erreicht.

Beispiel 2: Auf einer seit 5 Jahren bestehenden Brache waren 25 % der Individuen Generalisten (*A. pilipes*, *A. chrysopyga*, *A. combinata* u. a.), 75 % dagegen Spezialisten (*Andrena nobilis*, *A. truncatilabris*, *A. oralis*, *A. niveata*, *Lasioglossum trichopygum*, *Osmia brevicornis*). Der Gesamtbestand von Bienen an *Sisymbrium* bewegte sich nahe der Sättigungsdichte. Unter den Spezialisten stellte die größte Art, *A. nobilis* 50 % der Individuen, die zweitgrößte, *A. truncatilabris*, 30 %. Die *A. nobilis*-Weibchen waren ziemlich frisch geschlüpft, eine größere Zahl von Männchen patrouillierte noch über dem Teil des *Sisymbrium*-Bestandes, in dem die Weibchen sammelten. *A. truncatilabris* war teilweise etwas abgeflogen, nur mehr ein Männchen patrouillierte. Die wenigen *A. oralis*-Weibchen waren bereits stark abgeflogen, von *A. niveata*, *L. trichopygum* und *O. brevicornis* wurde nur mehr je 1 Exemplar gefunden. Die Spezialisten schlüpfen also jahreszeitlich in der Reihenfolge zunehmender Größe, was natürlich Zufall sein könnte. *A. nobilis* besetzte den dichtesten und breitesten Teil der *Sisymbrium*-Flur, *A. truncatilabris* Bereiche, in denen sich der *Sisymbrium*-Bestand verschmälerte, die anderen und die Generalisten wurden in den Randzonen gefunden. Diese Befunde widersprechen zumindest der vorher aufgestellten These nicht, dass in einer Konkurrenzsituation Spezialisten sich besser durchsetzen als Generalisten und dass Spezialisten dazu tendieren, einander räumlich und jahreszeitlich auszuweichen.

Als Pollenwirte oligolektischer Bienen dienen auch Pflanzen mit anderer Wuchsform, Blütendichte und Ökologie als die genannten Ruderalarten, wie z. B. *Campanula* spp., *Allium*, *Linum* etc. Solche Arten zeigen in gemäßigten Klimazonen oft vom Witterungsverlauf abhängig starke jährliche Schwankungen in der Blüten-

bildung, sodass in manchen Jahren mit vermindertem Blütenangebot starke intra- und interspezifische Konkurrenz unter den Pollengästen entstehen wird. Dementsprechend findet man auch unter den Sammelgilden solcher Pflanzengruppen jahreszeitliche und räumliche Differenzierungen zwischen den Bienenarten.

In seltenen Fällen blüht eine als Pollenwirt fungierende Pflanze in einem Jahr lokal gar nicht. Dies zieht den völligen Zusammenbruch der betroffenen Teilpopulation eines obligaten Oligolegen nach sich, wobei es vermutlich zur Abwanderung der verpaarten Weibchen kommt. In dem bereits angeführten Fall des Zusammenbruchs einer niederösterreichischen Teilpopulation von *Osmia mocsaryi* nach dem völligen Ausbleiben der Blüte ihrer Wirtspflanze *Linum flavum* vor Ort wurde erst 10 Jahre später ein Wiederauftreten festgestellt (MAZZUCO & ORTEL 2001), nach 17 Jahren war die Population noch nicht einmal auf die Hälfte der vor dem Zusammenbruch vorhandenen Individuenzahl angewachsen (K. M.).

Für das optimale Funktionieren der mutualistischen Beziehung zwischen Bienen und ihren Wirtspflanzen sollte die Phänologie der Partner synchronisiert sein. Die Synchronisation zwischen dem Beginn der Wirtsbüte und dem Erscheinen einer oligolektischen Biene ist in den gemäßigten Klimazonen jedoch häufig ungenau. Manchmal erscheinen oligolektische Bienenweibchen früher als die Blüten ihrer Wirtspflanzen (siehe auch WCISLO & CANE 1996), in manchen Jahren erst um Wochen später. Als Beispiel aus Ostösterreich sei für den ersten Fall das um etwa 10 Tage verfrühte Auftreten der *Andrena mocsaryi*-Weibchen gegenüber der Hauptblütezeit ihres ausschließlichen Pollenwirts *Ornithogalum* im Jahr 2000 angeführt. Für den zweiten Fall sei der um 14 Tage verspätete Flugbeginn der *Colletes graeffei*-Weibchen im Vergleich zur Blüte von *Allium flavum*, ihrer einzigen Pollenquelle, im Jahr 2005 genannt. In beiden Fällen wird die Nutzung des Pollenangebots durch den Oligolegen und damit wahrscheinlich dessen Fitness zeitlich eingeschränkt, im zweiten Fall vermutlich stärker. Trotz dieses Selektionsdrucks scheint eine bessere Synchronisation schwer erreichbar zu sein, wie beliebig vermehrbare Beispiele in der Art der angeführten zeigen. Unklar ist, wodurch Bienenweibchen erkennen, wann sie abwandern müssen, weil keine Blüten zu erwarten sind wie im Beispiel der Gelbleinbiene und wann sie das Aufblühen ihres Pollenwirts abwarten können.

In bestimmten ökologischen Situationen hat die Evolution statt zu verbesserter Synchronisation zwischen der Phänologie von Wirtsbüte und Flugzeit zu obligater Abwanderung und zum aktiven Aufsuchen von Lebensräumen mit geeignetem Blütenangebot ge-

führt. In den Wüstengebieten im Südwesten Nordamerikas wird das Blühen der lokalen Flora durch Regenfälle ausgelöst, die unregelmäßig und unvorhersehbar und an verschiedenen Stellen zu verschiedenen Zeiten fallen. ROZEN & BUCHMANN (1990) untersuchten eine aus über eineinhalb Millionen Nestern bestehende Aggregation der nordamerikanischen großen Wüstenbiene *Centris caesalpiniae* (Fam. Anthophoridae) und fanden, dass die frisch geschlüpften Weibchen alle nach der Verpaarung aus dem Nistgebiet verschwanden und auch in 1,5 km Umkreis nicht mehr gefunden werden konnten. Sie stellten weiters fest, dass das Schlüpfen der Art und die Blütezeit des Hauptpollenwirts, des Kreosotbusches (*Larrea tridentata*), nicht synchronisiert waren, weil dieser schon verblüht war, während die Bienen erst zur Hälfte an der Erdoberfläche erschienen waren. Das Verlegen der Nistplätze nach einer Saison oder wenigen Brutzyklen, das man auch bei einigen anderen großen amerikanischen Wüstenbienen finde, sei vermutlich eine Strategie gegen den Brutparasitismus (ROZEN & BUCHMANN 1990). Ein bei Bienen wahrscheinlich weit verbreitetes fakultatives Verhalten, bei Mangel an art-eigenen Wirtsblüten das Geburtsgebiet zu verlassen, ist im Falle dieser großen Wüstenbienen zu einer obligaten Lebensstrategie geworden. Die Größe der Bienen macht sie für den Flug über weitere Strecken geeignet. Neben der Distanzierung von Brutparasiten ist mit der Abwanderung auch ein verstärkter Genaustausch über das Verbreitungsgebiet der Art hinweg verbunden.

Umgekehrt kann die Evolution einer verbesserten Synchronisation zwischen Blüten- und Bienenphänologie in einem solchen Lebensraum zu verstärkter genetischer Isolation und genetischer Differenzierung von Teilpopulationen führen. Bei der kleinen oligolektischen und kommunal nistenden Wüstenbiene *Macrotetra portalis* wurden Regenfälle als Auslöser für das Schlüpfen nachgewiesen (DANFORTH 1999). Die genetische Differenzierung zwischen Teilpopulationen der Art war tatsächlich außergewöhnlich hoch (DANFORTH et al. 2003). Es wurde vermutet, dass allochrone Isolation von Teilpopulation in diesen Gebieten auch bei der Artbildung eine Rolle spielen und mitverantwortlich für die hohe Artenzahl an Bienen in den Wüstengebieten des amerikanischen Südwestens sein könnte (DANFORTH 1999).

Auch der tageszeitliche Verlauf des Pollenangebots kann Anlass zu Nischenbildungen beim Pollensammeln geben. Bei den meisten entomophilen Blütenpflanzen der gemäßigten Klimabereiche ist das Pollenangebot morgens am höchsten. Bereits die ersten an den Blüten sammelnden Bienen können den vorhandenen Pollen um ein Drittel reduzieren (WCISLO & CANE 1996). Im Verlauf des Tages wird der Pollenstand durch verschiedene

Konsumenten, in erster Linie Bienen, aber auch andere Hymenopteren wie Blattwespen, Käfer etc. weiter verringert. Da viele Bienen mittags ihre Pollensammelaktivität vermutlich aus thermophysiologischen Gründen einstellen, schließen sich auch manche Blüten bereits um diese Zeit wieder (Löwenzahn, Wegwarte etc.). Als erste Biene an der Wirtsblüte zu sein, wäre also ein Vorteil. Andererseits bevorzugen Hummeln zum Pollensammeln die Mittagszeit, wahrscheinlich weil dann Pollen trockener und leichter zu handhaben sind (PEAT & GOULD 2005). In der Praxis ist die Sammelaktivität bei den meisten Bienenarten in Mitteleuropa im Mai/Juni zwischen 9 und 12 Uhr am höchsten. Die Arten unterscheiden sich zu dieser Jahreszeit eher in der Zeit der Beendigung der Aktivität als an den Beginnzeiten, wobei auch dies wieder thermophysiologisch bedingt sein wird. Anders mag die Situation im zeitigen Frühling, März/April, sein. Bessere Thermoregulierer wie *Anthophora plumipes*, Hummeln und *Osmia cornuta* können zu dieser Jahreszeit früher am Tag aktiv werden und die Aktivität später beenden als andere, schlechter regulierende Arten. Das große Blütenangebot und die breite Polylektie vieler Frühjahrsarten bewirken jedoch, dass Konkurrenz um Pollen nur in Sonderfällen Bedeutung erlangt.

Einen interessanten Fall von tageszeitlicher Differenzierung beim Pollensammeln boten drei auf einer südostgriechischen Insel vorkommende kleine polylektische Blattschneiderbienen aus der *Eutricharea/Neoeutricharea*-Gruppe: Zur Flugzeit der ersten Generation standen in manchen Gebieten des gemeinsamen Vorkommens nur zwei ergiebige Pollenquellen zur Verfügung: *Thymus capitatus* und *Ononis hispanica* (= *O. natrix*), wobei sich Hauhechel (*Ononis*) größerer Beliebtheit, auch bei anderen Bienen, erfreute. *Megachile semicircularis* und *M. dimidiativentris*, die beiden geringfügig kleineren Arten, sammelten an den Blüten beider Pflanzen, eine nahe mit *M. pilipes* verwandte, noch unbeschriebene Art jedoch nur auf *Ononis*. In auffälligem Kontrast zu den beiden ersten *Megachile*-Arten und anderen polylektischen Bienen erschien die *M. pilipes*-Verwandte in großer Zahl bereits um neun Uhr, einer für das Mittelmeer ungewöhnlichen Pollensammelzeit, an den Blüten der Hauhechel, während die anderen beiden Arten ebenso zahlreich, aber erst eine Stunde später daran zu sammeln begannen, zu einer Zeit, als *M. pilidens* aff.-Weibchen bereits die ersten Pollenladungen in die Nester geflogen hatten. Die Zahl der Bienenindividuen an Hauhechel war wahrscheinlich in der Nähe der Sättigungsdichte, auch weil einige große Bienen (*Nomia unidentata*, *Andrena variabilis* etc.) daran sammelten (K. M.).

Vornehmlich in den Wüstengebieten im Südwesten der USA und in den Neotropen gibt es eine Reihe von

Dämmerungs- und nachtaktiven Bienen, die Blüten nutzen, die nächtens ihre Ressourcen, wohl in erster Linie für Nachtschmetterlinge, anbieten. (WCISLO & CANE 1996). Eher als das Ausweichen vor Pollenkonkurrenz gelten bei den Wüstenarten thermophysiologische Gründe (HEINRICH 1993), bei den tropischen Arten das Ausweichen vor Nestparasiten (WCISLO et al. 2004) als ultimative Ursachen für die Evolution dieses Verhaltens. Andere Bienen sammeln Pollen in einem zweigipfeligen Aktivitätsrhythmus im Einklang mit dem Ressourcenangebot ihres Pollenwirtes (STONE et al. 1999). Uns scheint, dass in den tageszeitlichen Beziehungen zwischen Bienen und Blüten in erster Linie thermophysiologische Beschränkungen das Aktivitätsmuster der Bienen bestimmen und sich aus populationsgenetischen Gründen die rascher evolvierbaren Pflanzen leichter an die Aktivität von Bienen anpassen können als die langsam evolvierenden Bienen an ein zeitlich festgelegtes Ressourcenangebot von Pflanzen.

Evolutionenbiologische Aspekte des Ressourcensammelns

Alle nicht-parasitischen Bienenarten lassen sich hinsichtlich der Wahl ihres Larvenproviantes auf einer Skala anordnen, die von eng oligolektisch bis breit polylektisch reicht. In dem Maß, wie der Einfluss angeborener Auslöser für die Pollenwahl von eng oligolektisch bis breit polylektisch abnimmt, nimmt die Bedeutung erlernter Signale und Erfahrungen zu. Angeborene Farbpräferenzen lassen sich zwar selbst bei breiten Polylegen wie den Hummeln noch experimentell nachweisen (RAINE et al. 2006), spielen aber nur mehr für die ersten Blütenkontakte eine Rolle und werden schnell durch assoziatives Lernen und Erfahrung in den Hintergrund gedrängt. Bei Hummeln wurden sowohl hinsichtlich der angeborenen Farbpräferenz als auch der Lernfähigkeit individuelle, Populations- und Artunterschiede festgestellt, was der Mikroevolution die Möglichkeit zur Selektion von regionalen Anpassungen gibt (RAINE et al. 2006).

Obligat oligolektische Bienen hingegen erkennen das arteigene Pollenfutter ausschließlich über angeborene optische und olfaktorische Signale, z. B. bestimmte Geruchsstoffe im Pollenkitt. DOBSON & BERGSTRÖM (2000) ermittelten das Protoanemonin im Pollenkitt von Hahnenfuß als Auslöser für das Erkennen der Wirtspflanze bei naiven *Chelostoma florissomme*-Weibchen, DÖTTERL et al. (2005) fanden 1,4-methoxybenzol aus Weidenblüten in gleicher Funktion für *Andrena vaga*. Lernen spielt auch bei obligaten Oligolegen eine wichtige Rolle: Die Funktion der genannten Duftstoffe für das Erkennen des artspezifischen Pollens wurde rasch abgelöst durch die assoziativ erlernten und auf weitere Distanz wirksamen Gerüche der ganzen Pflanze (DOBSON & BERGSTRÖM 2000, DÖTTERL et al. 2005), die

schließlich neben optischen Signalen allein die Bienen zum richtigen Pollenwirt leiteten. Andere als die artspezifisch verwendeten Pollen können bei obligaten Oligolegen noch nicht als potentiell Aufzuchtfutter erkannt werden, bei fakultativen Oligolegen ist diese Ausweitung der Lernfähigkeit bereits möglich, aber nur dann, wenn kein artspezifischer Pollen vorhanden ist.

Nach dem Erkennen der „richtigen“ Pollen bei oligolektischen Bienen oder dem Erlernen „günstiger“ Pollen bei polylektischen Arten sind es die vermutlich aus verschiedenen ancestralen Verhaltensweisen zusammengesetzten Sammeltechniken, die je nach der Breite des gesammelten Pollenspektrums mehr oder weniger plastisch, d. h. mehr oder weniger durch Lernen modifizierbar sein können. Wiederum wird sich auf der Skala von obligat oligolektisch bis breit polylektisch das Verhältnis von angeborener Verknüpfung zu erlernter Kombination von Verhaltenselementen in Richtung Lernen verändern. Morphologische Gegebenheiten („Anpassungen“) können die Nutzung des Pollens bestimmter Pflanzen erleichtern oder erschweren.

Lange wurde unter Melittologen diskutiert, ob Oligolektie oder Polylektie unter den Bienen als ancestral zu betrachten sei (siehe WCISLO & CANE 1996). Die allgemeine evolutionsbiologische Vorstellung, dass der Weg der Evolution vom Generalisten zum Spezialisten führt, schien für Polylektie als plesiomorphe Kondition und Oligolektie als den abgeleiteten Zustand zu sprechen, doch fiel schon früh auf, dass viele basale Zweige von Bienen-Kladen überwiegend aus Oligolegen zusammengesetzt waren (MICHENER 2000). Die unter Einbeziehung morphologischer und molekularbiologischer Kriterien durchgeführten Untersuchungen von DANFORTH et al. (2006) über die Bienen-Phylogenie ergaben, dass die überwiegend oligolektischen Melittidae an der Basis der Bienen-Evolution stehen und liefern daher ein sehr starkes Argument für die Ansicht, dass Oligolektie der ancestrale Zustand sei.

Der Übergang von Oligolektie zu Polylektie, d. h. die Bewegung auf unserer Skala zwischen obligater Oligolektie und breiter Polylektie von links nach rechts, scheint unter der Voraussetzung, dass nicht extreme morphologische und Verhaltensspezialisierungen diesen Weg erschweren, evolutionsbiologisch relativ leicht möglich zu sein und hat sich im Verlauf der Phylogenie öfters ereignet. MÜLLER (1996a) untersuchte das Pollensammelverhalten der Anthidiini Europas, Nordafrikas und Kleinasien und setzte es zu deren Phylogenie in Beziehung. Er stellte fest, dass es mindestens vier Übergänge von Oligo- zu Polylektie gegeben haben musste.

Auch der umgekehrte Weg von der Polylektie zur Oligolektie wurde in der Phylogenie der Bienen mehrfach besprochen (MINCKLEY et al. 2000, MICHENER 2000, SIPES & TEPEDINO 2005), die Evolution zur Polylektie ist also reversibel. Beide Übergänge erfordern eine Veränderung im Verhältnis der Bedeutung von angeborenen zu erlernten Signalen bei der Erkennung von Futterpollen.

Die dritte Möglichkeit einer evolutiven Veränderung des Sammelverhaltens ist der Übergang von einer Gruppe (Gattung, Familie) von Pollenwirten zu einer anderen, also ein Wechsel der Futterpflanzen innerhalb der Oligolektie. Diese evolutive Veränderung scheint im Verlauf der Phylogenie jedenfalls nicht häufiger vorgekommen zu sein als die zwischen verschiedenen breiten Sammelvalenzen (siehe MINCKLEY et al. 2000, MÜLLER 2006a).

Im Vergleich zur Gesamtzahl der Artbildungen während der Phylogenie der Bienen spielt Artbildung durch einen Wechsel des Pollenwirts selbst in Gattungen mit hohem Anteil an Oligolegen, die auf Pflanzen verschiedener Familien spezialisiert sind, eine geringe Rolle: In einer Gruppe von 25 Arten der amerikanischen Gattung *Diadasia* (Fam. Apidae) scheint im Verlauf der Evolution ein Wechsel des Pollenwirts nur viermal vorgekommen zu sein, die Mehrzahl der Speziationen hatte andere Ursachen (SIPES & TEPEDINO 2005).

Übergänge zu bestimmten Pflanzengruppen sind häufiger zu beobachten als andere. Z. B. sind Wechsel oligolektischer Bienen von diversen Pflanzengruppen auf Asteraceen im Verlauf der Phylogenie mehrfach feststellbar (*Dasygaster* – MICHEZ et al. 2004, *Eucera* – RISCH 1999, *Megachile* – MÜLLER & BANSAC 2004 etc.). Asteraceen sind eine phylogenetisch relativ junge, ubiquitär vorkommende Pflanzenfamilie mit starker Radiation, in Köpfchen zusammengefassten Infloreszenzen und meist leicht erreichbarem Pollen.

Als Weg zu einem derartigen Übergang scheint eklektische Oligolektie, wie bereits festgestellt, eine günstige Voraussetzung zu bieten, da hier kein angeborenes, sondern ein während der Entwicklung erworbenes Erkennungsschema für die Futterpollen vorliegt. Geschlechterfindung durch Suchflüge der Männchen an den Wirtspflanzen und eine wollige Ventralbehaarung, damit ein hoher Anteil an passiv aufgenommenen Pollen sind weitere Voraussetzungen, die eine Artbildung durch Wechsel der Pollenwirte erleichtern.

Eine Änderung im Pollensammelverhalten kann in evolutionsbiologisch kurzer Zeit erfolgen: Die 21 *Larrea tridentata*-Spezialisten der amerikanischen Wüsten hatten weniger als 30.000 Jahre, nämlich die Zeitspanne, seit der *Larrea* von dort bekannt ist, Zeit, sich von Oli-

golegen anderer Pollenwirte bzw. von Polylegen zu *Larrea*-Oligolegen zu entwickeln. Keine der Bienenarten stammt von Ausgangsformen ab, die auf südamerikanischen *Larrea*-Arten oder auf anderen Zygophyllaceen sammeln (WCISLO & CANE 1996, MINCKLEY et al. 2000).

Einige Bienengattungen sind außerordentlich konservativ in ihrer obligat oligolektischen Blütenpräferenz, z.B. *Macropis*, *Systropha*, *Proteriades* (MICHENER 2000). Eine Artbildung mit Wechsel des Pollenwirts hat in diesen Gattungen im Verlauf der Phylogenese offensichtlich nicht stattgefunden.

Bei der Bewertung der Bedeutung von morphologischen und Verhaltensmerkmalen im Dienste des Ressourcensammelns muss so wie bei allen anderen Merkmalen immer die Möglichkeit eines Verlustes der früheren Funktion durch eine Veränderung der Lebensumstände berücksichtigt werden. RAINE et al. (2006) untersuchten z.B. die adaptive Bedeutung des berühmten Schwänzeltanzes der Honigbiene, mittels dessen Sammelbienen im Stock ihren Kolleginnen Lage und Entfernung einer reichen Ressourcenquelle anzeigen. Sie unterdrückten experimentell in manchen Stöcken die Möglichkeit zu tanzen und verglichen das Sammelergebnis in diesen Stöcken mit dem von Stöcken, in denen die Bienen tanzen konnten. In Europa konnte überraschenderweise kein Unterschied festgestellt werden. Führte man das gleiche Experiment in tropischen Wäldern durch, war das Ergebnis der Bienen, die den Schwänzeltanz korrekt durchführen konnten, um mehr als das Fünffache besser als das der am Tanz gehinderten. Die Autoren nehmen an, dass der Schwänzeltanz ein Relikt aus der Zeit sei, in der Vorfahren der Honigbiene tropische Wälder bewohnten (RAINE et al. 2006).

Die Beziehung zwischen Pflanzen und ihren Bienenbestäubern

Blütenökologie ist nicht Thema dieser Arbeit. Der interessierte Leser sei auf ausgezeichnete Bücher (HESS 1983, BARTH 1991, WASER & OLLERTON 2006, siehe dazu auch WESTRICH 1989) und Übersichtsartikel (WESTERKAMP 1996) verwiesen. Hier sei nur auf ganz wenige für das Verständnis der Bienenrevolution wichtige Aspekte eingegangen.

Bienen müssen daran interessiert sein, in möglichst kurzer Zeit möglichst viele Ressourcen sammeln zu können. Pflanzen sind daran interessiert, möglichst wenig Pollen und Nektar für möglichst hohe Bestäubungseffizienz zu bieten (WESTERKAMP 1996, MÜLLER 1996b). Pflanzen können die Wahrscheinlichkeit einer Fremdbestäubung erhöhen, indem sie die Zahl der Bestäuberarten durch Erschwerung des Zugangs zur „Belohnung“ (Nektar, Pollen) verringern, ohne aber auf nur eine Art

angewiesen zu sein. Bienen sind besonders ideale Bestäuber, weil sie beim Ressourcensammeln rasch von Blüte zu Blüte fliegen. Oligolektie und Blütenkonstanz polylektischer Bienen sind Eigenschaften, die auch den zu bestäubenden Pflanzen entgegenkommen. Vom Standpunkt der Pflanze aus sollten Bienen nicht zu viele Pollen in einer Blüte bekommen, weil sie dann weniger Stationen auf ihrem Sammelkurs absolvieren müssen, bis ihre Transportbehälter voll sind. Bienen sind im Gegensatz dazu daran interessiert, möglichst wenige Stationen anfliegen zu müssen, bis ihre Transporteinrichtungen gefüllt sind. Aus diesem Interessenskonflikt zwischen Pflanze und Bestäuberbiene wird ein Abgleich der Interessen in der Weise resultieren, dass die Pflanze gerade genügend Pollen bietet, um den Bestäuber am Abwandern zu einer günstigeren Pollenpflanze zu hindern. Manchen Pflanzen gelingt es, ohne Verlust von Ressourcen und zu deren Schaden Bienen anzuziehen, indem sie sie mit Bienen-spezifischen Sexuallockstoffen oder Ressourcen-versprechenden Lock-Arrangements ködern (PAULUS & GACK 1990, AYASSE et al. 2001, WONG & SCHIESTL 2002, SCHIESTL 2005). Manchen Bienen gelingt es, auf von der Pflanze nicht vorgesehenem Weg, also ohne Bestäubungsdienste zu leisten, zu Ressourcen zu gelangen, die für eigentlich andere Arten vorgesehen wären (siehe WESTRICH 1989). Aus diesen teils gemeinsamen, teils entgegengesetzten Interessen hat Selektion das Spektrum jener überwiegend mutualistischen Pflanzen-Bienen-Beziehungen geformt, dem wir heute begegnen, wobei zu beachten ist, dass Pflanzen gewöhnlich schneller evolvieren können als Bienen. Als „Interessen“ werden hier potentielle Fitnessgewinne verstanden.

Eine echte Koevolution, also eine symmetrische Spezialisierung zwischen einer Pflanzen- und einer Bienenart (-gattung), findet man sehr selten, am ehesten zwischen Öl-sammelnden Bienen und ihren Wirtspflanzen (BUCHMANN 1987, MICHENER 2000). In diesen Fällen können auffallende morphologische Entsprechungen („Anpassungen“) zwischen Sammeleinrichtungen der Bienen und Blütenbau der Bienenwirte festgestellt werden (VOGEL 1974, 1976, 1984, 1986). In den mutualistischen Beziehungen zwischen Pflanzen und ihren Bestäubern dominieren hingegen asymmetrische Spezialisierungen, d.h. Beziehungen zwischen einem Spezialisten und einem Generalisten (VÁSQUEZ & AIZEN 2004). Asymmetrische Spezialisierungen fördern die Langzeitkoexistenz und erleichtern die Aufrechterhaltung der Biodiversität (BASCOMPTE et al. 2006)

3.2. Populationsstruktur, Mobilität, Populationsdynamik und Paarungssysteme

3.2.1. Populationsstruktur

Nur selten sind Bienenarten über eine klimatisch passende Landschaft kontinuierlich verteilt. Nicht einmal 10% der in Niederösterreich nachgewiesenen rund 610 Bienenspezies besiedeln ihr Verbreitungsareal mehr oder weniger gleichmäßig. Es handelt sich dabei durchwegs um Arten, die in ihren Ansprüchen an Mikroklima, Blütenangebot und Nistplatz wenig wählerisch sind. Die große Mehrheit der im Land heimischen Bienen kommt jedoch fleckenartig zerstreut in der Landschaft vor, bildet also eine Metapopulationsstruktur aus. Die Teilpopulationen können je nach Art und deren Grad an Stenözie mehr oder weniger weit voneinander entfernt und mehr oder weniger groß sein. Bei Bienen mit dieser Verbreitungsstruktur handelt es sich um Arten mit stenöken Habitatansprüchen. Der Anspruch, einen Neststandort, der z. B. hohe Entwicklungstemperaturen gewährleistet, ein ausreichend großes Blütenangebot einer bestimmten Pflanzenart und eventuell artspezifische Nestbaumaterialien in einem geeigneten Mikroklima und in einer Distanz zueinander, die sich nicht nachteilig auf die Zahl der Nachkommen auswirkt, vorzufinden, ist eben nur an bestimmten Stellen der Landschaft zu erfüllen (siehe auch WESTRICH 1996). Unmittelbar einschichtig ist dies bei Arten, die nur in Sand- oder Salzböden nisten, deren Vorkommen an Löss gebunden ist oder die selten vorkommende Pflanzen als Pollenwirte nutzen, aber auch alle anderen fleckenartig verbreiteten Arten haben eng definierte Habitatansprüche.

KLEMM (1996) und WESTRICH (1996) vermuten, dass die Primärhabitats einer großen Zahl von Bienenarten West- und Zentraleuropas vor der Rodung und Agrarisierung der Landschaft durch die Dynamik von Flusssystemen geschaffen wurden. Es ist anzunehmen, dass in einer solchen sich ständig verändernden Landschaft Metapopulationsstrukturen vorherrschten, ebenso bei Bienen anderer damaliger Primärhabitats wie Felssteppen, Sandlebensräumen und offenen Waldstellen (KLEMM 1996, WESTRICH 1996). WESTRICH (1996) beschreibt natürliche Habitats der beiden Mauerbienen *Osmia dalmatica* und *O. andrenoides* auf Felssteppen in Südwesteuropa und stellt fest, dass jeweils nur 6-10 Weibchen jeder Biene pro Vorkommen und Jahr zu beobachten waren. Ähnliche Erfahrungen machten wir mit der Blattschneiderbiene *Megachile flabellipes*, die Felssteppen in Niederösterreich bewohnt, wenn genügend große Bestände ihres Pollenwirts *Centaurea stoebe* vorhanden sind. Dies ist nur an wenigen, 2-50 km voneinander entfernten und durch für die Art unbesiedelbares Gelände getrennten Stellen der Fall. Die Vorkommen umfassten jeweils nicht mehr als 4-10 Weibchen.

Insgesamt sind jährlich kaum mehr als 50 Weibchen in einem etwa 930 km² großen Gebiet vorhanden. Der Bestand ist seit mindestens 70 Jahren stabil. Zweifellos sind Arten mit derartiger Metapopulationsstruktur inzuchtresistent und können auch keine single-locus-Geschlechtsbestimmung besitzen. Mit den Vorstellungen von der „minimal viable population size“ (SHAFFER 1981) sind solche Befunde nicht leicht in Einklang zu bringen, zumal die haplodiploiden Bienen nur Dreiviertel der effektiven Populationsgröße aufweisen wie diploide Arten und eine Metapopulationsstruktur die effektive Populationsgröße weiter verringert (WHITLOCK & BARTON 1997). PACKER et al. (2005) untersuchten die genetische Variation von oligolektischen im Vergleich zu polylektischen Bienen in der Atacama-Wüste in Chile und fanden eine deutliche Reduktion der genetischen Vielfalt. Sie führten dies auf die stärkere Isolierung der Spezialisten-Populationen voneinander, also die stärkere Metapopulationsstruktur und die damit verbundene geringere effektive Populationsgröße zurück.

Die meisten Bienen der Fauna Niederösterreichs sind wahrscheinlich mit der Ausbreitung des Ackerbaues von Anatolien über das Ostmediterranean und die pannonischen Ebenen bis an die Grenze des Pannonikums, manchmal auch etwas weiter, gelangt. Sie sind ausgesprochen trockenheitsliebend und unterscheiden sich diesbezüglich von der Fauna im Westen Europas.

In diesen alten Ackerbaugebieten herrschte eine unglaubliche Blütenfülle von Ruderalpflanzen. Man kann dies heute noch in Anatolien, schon seltener im Ostmediterranean und in den pannonischen Ebenen, wo man bereits die Wirkung von Herbiziden zu schätzen gelernt hat, beobachten. Wenn sich in diesen Lebensräumen aus edaphischen oder geomorphologischen Gründen Teilpopulationen ausbildeten, dann waren sie sehr groß.

In Ostösterreich hat die Agrarreform in den Siebzigerjahren des letzten Jahrhunderts solche Flächen stark reduziert und fragmentiert. Reste der einstigen Blütenpracht sind nur mehr in kleinräumig strukturierten Weinbaugebieten, im Bereich von Schottergruben, seltener auf Acker- oder Industriebrachen und auf Bahndämmen zu finden. Manche Bienen der alten Agrarlandschaft sind in der Lage, eine Metapopulationsstruktur mit sehr kleinen Teilpopulationen zu bilden und auf diese Weise insgesamt eine ausgeglichene Populationsdynamik zu entwickeln. Die auf Ochsenzunge (*Anchusa*) spezialisierte Sandbiene *Andrena nasuta* ist dafür ein Beispiel. Andere Arten, wie die ebenfalls auf *Anchusa* sammelnde Seidenbiene *Colletes nasutus*, können dies offenbar nicht. Sie kommen heute nur mehr in Bereichen vor, die wegen der großen räumlichen Ausdehnung blütenreicher Ruderalflächen eine große Po-

pulation tragen können. Solche Gebiete gibt es in Niederösterreich jedoch nur mehr zwei bis drei. Andere Arten, die nur in solchen Gebieten überlebt haben, sind z. B. *Colletes collaris*, *Melitturga clavicornis*, *M. praestans*, *Andrena gallica*, *Tetralonia hungarica*, *Halictus patellatus* und *Lasioglossum elegans*, alle Arten, die noch vor 70 Jahren in Niederösterreich viel weiter verbreitet waren als heute (siehe auch MAZZUCCO 2001). Die Gründe für die unterschiedliche Fähigkeit, sich in fragmentierten Lebensräumen zu behaupten, sind nicht bekannt. Sie könnten im genetischen Bereich (sl-CSD!) oder aber in Unterschieden im Mobilitätsverhalten liegen.

Zur Theorie der Metapopulationen sei der Leser auf einschlägige Bücher (HANSKI & GILPIN 1997, HANSKI 1999) und Übersichtsarbeiten (WHITLOCK & BARTON 1997, PANNELL & CHARLESWORTH 2000) verwiesen. Leider wird Haplodiploidie darin wenig berücksichtigt.

3.2.2. Mobilität

Bienenweibchen bewegen sich zum Pollensammeln selten weiter als 250 m von ihrem Nest weg (WESTRICH 1989, 1996 und darin zit. Literatur). Auch das Heimfindervermögen bei Translokationsexperimenten sinkt ab etwa dieser Distanz unter 50 % (GATHMANN & TSCHARNTKE 2002). Je weiter weg von ihrem Nest Weibchen transferiert wurden, desto länger brauchten sie, zurück zu finden. Größere Arten haben einen weiteren Aktionsradius als kleinere. Bienen und Hummeln können ihre Sammelflüge auf mehrere km ausdehnen, ebenso manche Euglossini und *Xylocopa*-Arten (WESTRICH 1989, GATHMANN & TSCHARNTKE 2002). Allgemein gilt für Bienen: Je näher Nest und Pollenquelle beisammen liegen, desto günstiger ist dies aus den bereits in den vorangegangenen Abschnitten besprochenen Gründen für den Bruterfolg.

Wie funktioniert die Metapopulationsdynamik bzw. wie kommen die Besiedlung neu entstandener und die Wiederbesiedlung aufgegebener Lebensräume zustande? Jeder neu entstandene, bienenfreundlich gestaltete Garten, auch wenn er weitab von gleichartigen Biotopen gelegen ist, jede neue Ackerbrache mitten in bienenfeindlichem Matrixgelände, jede neu entstandene Insel im Meer viele km von der Küste entfernt (HAESELER 1988) wird im Lauf der Zeit von Bienen kolonisiert, wobei die Reihenfolge des Erstauftretens einzelner Arten kaum vorhersehbar ist und oftmals bemerkenswerte Überraschungen an seltenen Arten birgt. Wo kommen diese Tiere her?

Der kritische Zeitraum für eine allfällige aktive Abwanderung eines Bienenweibchens aus dem Bereich des mütterlichen Nestes liegt in der Zeit unmittelbar nach dem Schlüpfen und nach der Verpaarung. Zu diesem Zeitpunkt kann eine Abwanderung entweder mehr oder

weniger obligat oder reaktiv auf Grund temporär fehlender Voraussetzungen für ein Verbleiben am Geburtsort, z. B. wegen einer Änderung des Mikroklimas oder des Ressourcenangebots, erfolgen.

Obligate Abwanderungen von nordamerikanischen Wüstenbienen aus dem Nistgelände ihrer Mütter beschreiben ROZEN & BUCHMANN (1990). BISCHOFF (2003) beobachtete ein Verschwinden von 50 % der frisch geschlüpften Weibchen von *Andrena vaga* aus den Nestaggregationen und vermutet obligate Auswanderung als eine Art Risikostreunungsstrategie im Hinblick auf mögliche Überschwemmungen des Nistgeländes. Keines der von ihr individuell markierten verschwundenen Weibchen wurde in unmittelbar benachbarten Nistaggregationen wiedergefunden, sodass die Auswanderung über weitere Strecken erfolgt sein musste. Populationsgenetische Studien von Mohra et al., zitiert in BISCHOFF (2003), ergaben, dass die *Andrena vaga*-Aggregationen entlang des Rheintales untereinander eine sehr geringe genetische Differenzierung aufwiesen, was die These einer obligaten Teilauswanderung und damit ständigen genetischen Durchmischung der Gesamtpopulation stützt. Genfluss über das europäische Verbreitungsgebiet hinweg wurde von NEUMANN & SEIDELMANN (2006) auch für die geringe genetische Differenzierung bei *Osmia rufa*, festgestellt durch Mikrosatellitenanalyse, verantwortlich gemacht. Lediglich die Tiere Zyperns unterschieden sich deutlich von den anderen 9 untersuchten Populationen.

Auf eine reaktive Abwanderung vom Geburtsort auf Grund einer Verschlechterung der Habitatqualität kann nur indirekt durch das Verschwinden einer Biene von ihrem Nistplatz geschlossen werden. Eine Teilabwanderung von Bienenweibchen könnte auch durch starken intra- oder interspezifischen Konkurrenzdruck veranlasst werden. Wahrscheinlich tritt ein solches Ereignis häufig ein, jedoch sind die konkreten Auslöser für die Entscheidung, abzuwandern oder am Schlüpfort zu verbleiben, nicht bekannt. BEVERIDGE & SIMMONS (2006) stellten, wiederum mit Hilfe von Mikrosatellitenanalysen, eine geringe genetische Differenzierung zwischen 13 Populationen der australischen Wüstenbiene *Amegilla dawsoni* fest und vermuten, dass Blütenmangel durch ausbleibende Regenfälle in manchen Gebieten die dortige Population zum Auswandern veranlasst und damit Panmixie zwischen den Populationen herbeiführt.

Über die zurückgelegten Distanzen im Zuge solcher Abwanderungen ist wenig bekannt. Aus der Besiedlungsgeschichte einiger neu entstandener nordfriesischer Inseln durch Bienen (HAESELER 1988) muss geschlossen werden, dass Entfernungen bis zu 20 km von den meisten Bienenarten im Laufe der Zeit überwunden werden können. Andererseits zeigen Feldbeobachtungen recht deutlich, dass neu entstandene Habitate im

Umkreis von starken Vorkommen einer Bienenart („central“ oder „core populations“ – siehe WESTRICH 1996) viel schneller gefunden werden als dort, wo solche Vorkommen nicht vorhanden sind. Selbst potentielle Habitate, die durch breite Flächen unbesiedelbaren Geländes von Zentralpopulationen getrennt sind, werden u.U. aufgefunden: Eine kleine Ansammlung von etwa 30 *Inula hirta*-Pflanzen auf einer Wiese mitten im Wienerwald wurde von 2 Weibchen des auf pannonischen Trockenrasen vorkommenden *Inula*-Oligolegen *Tetralonia fulvescens* besammelt. Das nächste bekannte Vorkommen dieser Art liegt 3,5 km entfernt und ist durch zusammenhängendes Waldgebiet von der kleinen Exklave getrennt (K. M.)

Andererseits werden für eine bestimmte Bienenart geeignete Habitate lange nicht gefunden, wenn keine größeren Vorkommen dieser Art in der Nähe sind: Die auf Malven spezialisierte Langhornbiene *Tetralonia macroglossa* bildet in einem größeren Gebiet an der Ostgrenze Niederösterreichs an bestimmten Stellen teils große Bestände. In dieser Gegend werden wie im zuletzt gegebenen Beispiel sogar wenige Pflanzen der Strauchpappel *Lavatera thuringiaca*, die entlang einem Forstweg mitten in einem großen Wald wachsen, über eine Distanz von 2 km von einem größeren Vorkommen hinweg aufgefunden und ausgebeutet. Ein potentielles Habitat mit ausreichendem Bestand an *Lavatera thuringiaca* in 50 km Entfernung wurde jedoch im Verlauf von 25 Jahren nicht besiedelt (K. M.).

Gelegentlich beobachtet man deutliche Ausbreitungen von Bienenarten. Eine Arealausweitung von Bienenarten kann verschiedene Ursachen haben:

1. Ein Ausbreitungshindernis wurde überwunden. Ein solches Ausbreitungshindernis könnte in einem Gebirgszug oder in klimatisch für die Biene ungeeigneten Landschaften bestehen.

Zu dieser Kategorie gehört im Osten Österreichs wahrscheinlich *Andrena lagopus*. Sie wurde 1975 im burgenländischen Seewinkel und 1991 erstmals an der Ostgrenze Niederösterreichs festgestellt (GUSENLEITNER 1984, ZETTEL et al. 2002). Die Überwindung baumlosen, trockenen Geländes vom Seewinkel über 20 km nach Norden scheint nicht auf direktem Weg möglich gewesen zu sein, da sie erst 16 Jahre später an der Ostgrenze Niederösterreichs gefunden wurde. Von dort breitete sie sich bis 2004 70 km entlang der Donau in durchwegs mikroklimatisch geeignetem Gelände nach Westen aus. Dies bedeutet eine pro Jahr zurückgelegte Strecke von etwa 5 km, was etwa der maximalen Abwanderungsdistanz von Bienenweibchen dieser Größe vom Geburtsort weg entsprechen wird. *Andrena lagopus* ist zwar wärmeliebend, meidet aber zu trockenes Mikro-

klima. Sie ist eine westeuropäische Art (GUSENLEITNER & SCHWARZ 2002), die offenbar die für sie klimatisch ungeeigneten Gebiete des Alpenvorlandes und der inneralpinen Täler erst umgehen musste, um nach Niederösterreich zu gelangen.

2. Das Klima hat sich verändert. Die Änderung von Klimawerten im letzten Jahrzehnt hat sich in Niederösterreich in erster Linie durch einen Rückzug feuchtigkeitsliebender Arten aus den trockenen Bereichen des Pannonikums (K. M.) und Zunahme der Teilpopulationen wärmeliebender Arten innerhalb ihres Verbreitungsareals (z. B. *Megachile pilicrus* – ZETTEL et al. 2002) manifestiert. Doch gibt es auch ein Beispiel für Neuauf-treten und fortschreitende Besiedlung durch eine mediterrane Biene: *Ceratina nigrolabiata* wurde erstmals 1997 an der Ostgrenze Niederösterreichs festgestellt und besiedelt heute fast den ganzen pannonischen Bereich des Landes (siehe auch ZETTEL et al. 2002). Vermutlich wird die kleine Art manchmal übersehen, doch kann die Ausbreitungsgeschwindigkeit nicht kleiner gewesen sein als die von *Andrena lagopus*. Die Distanz vom Punkt des Erstauftretens zum westlichsten derzeitigen Vorkommen würde eine Ausbreitungsgeschwindigkeit von 5,5 km pro Jahr nahe legen.

3. Eine Bienenart hat sich durch eine qualitative Mutation verändert (siehe 3.1.1.) und kann nun neue Klimabereiche besiedeln. Auf das möglicherweise hierher passende Beispiel der Ausbreitung von *Megachile lapponica* (SCHMID-EGGER 1988) wurde bereits hingewiesen.

Windverdriftung von Bienen kommt zweifellos häufig vor. Besonders Männchen, die viel mehr Zeit für das Fliegen aufwenden als Weibchen, sind davon betroffen. Einige Beispiele vermutlicher Verdriftung 13 bzw. 7 km über das Meer, hauptsächlich Männchen betreffend, hat HAESELER (1988) zusammengestellt. In Wien treten nach Stürmen die Männchen von *Andrena danuvia* auffällig an verschiedenen Stellen der Innenstadt auf, die zwar Blüten bieten, aber zum Nisten nicht geeignet sind. An der Nordküste der griechischen Insel Samos trieben nach einem heftigen Fallwind von den dort steil ansteigenden Bergen tausende von Bienen, in der Mehrzahl Honigbienen, aber auch zahlreiche Wildbienen wie z. B. *Andrena limata*, im Wasser einer Meeresbucht (K. M.).

Mit Windvertriftung oder Flucht vor Trockenheit hat vielleicht auch das erratische Auftreten einzelner südlicher Bienenarten weit jenseits ihrer Arealgrenze in Ostösterreich zu tun. Beispiele dafür sind *Nomia diversipes*, *Andrena bisulcata* (Pachinger mdl.) *Andrena cordialis* (PACHINGER 2003), *Lasioglossum mesosclerum* (Hözlner mdl.) etc. Gelegentlich gelingt es einer dieser Arten, ei-

ne kleine Population aufzubauen (*Nomia diversipes*, *Andrena bisulcata*), doch bricht diese nach wenigen Jahren meist wieder zusammen. Diese Art von Auftreten unterscheidet sich von einer langsamen Ausbreitung dadurch, dass Individuen einer Art plötzlich gleichzeitig an weit auseinanderliegenden Stellen gefunden werden, im nächsten Jahr die Art aber von den meisten dieser Plätze wieder verschwunden ist.

Bienen sind keine Weitwanderer. Wegen der ausschließlichen Verwendung von Kohlehydraten für den Flug sind sie nicht geeignet für Langstreckenflüge und müssen, wenn sie über größere Distanzen fliegen, zwischendurch Nektar trinken. Deshalb ist die Wahrscheinlichkeit groß, dass beim Auftreten der vorher genannten Arten mehr als 100 km weit vom kontinuierlich besiedelten Areal entfernt Windverdriftung im Spiel ist.

Die Besiedlung verschiedener großer Inseln der Erde im Verlauf der Bienen evolution durch Verdriftung von Bienen über das Meer wird von MICHENER (2000) diskutiert. Auch FULLER et al. (2005) halten eine Ausbreitung der Gattung *Braunsapis* (Allodapini) 450 km über das Meer von Afrika nach Madagaskar für die wahrscheinlichste Erklärung der vorhandenen Daten. Sie schlagen entweder Windverdriftung oder Flößen der Larven in ihren Holznestern als Weg vor und meinen, dass auf diese Weise sogar der Indische Ozean über Zwischenaufenthalte auf heute versunkenen Inseln von Bienen überwunden werden konnte.

3.2.3. Populationsdynamik

Solitäre Erdbodennister produzieren gewöhnlich im Verlauf ihres Imaginallebens nicht mehr als 5-10 mit Eiern belegte Brutzellen. Das ist eine Reproduktionsrate, die der von Primaten gleicht (MINCKLEY & ROULSTON 2006). Stängelnister scheinen durchschnittlich etwas mehr Nachwuchs zu haben, MÜLLER et al. (1997) geben deshalb unter günstigen Bedingungen 10-30 Zellen für alle solitären Bienen an. Eusoziale Arten können einige Dutzend bis über hundert Nachkommen haben. Hoch eusoziale Arten haben die höchsten Reproduktionsraten.

Das Geschlechterverhältnis des Nachwuchses solitärer Arten ist bei günstiger Ressourcenlage ausgeglichen. *Megachile rotundata* produziert unter schlechten Bedingungen mehr männliche als weibliche Zellen (PETERSON & ROITBERG 2006).

Eine ausgeglichene Populationsentwicklung kann bei Erdbodennestern noch erreicht werden, wenn etwa 50% der Zellen parasitiert oder von Mikroben befallen sind (BOHART et al. 1960).

Nur wenige eurytherme Bienenarten (z.B. *Andrena flavipes*, *A. ovatula*) können in gemäßigten Klimazonen

zwei Generationen zu klimatisch verschiedenen Jahreszeiten ausbilden. Stenotherme Arten unterliegen thermophysiologischen Beschränkungen nach oben und nach unten und können nur dann bivoltin sein, wenn beide Flugzeiten ein annähernd gleiches Temperaturspektrum bieten. Bei *Andrena fulvicornis* und *A. limata* ist dies der Fall. Die Sandbiene *Andrena proxima* bildet im Pannonikum nur eine Frühjahrs generation aus, in den kühleren Landesteilen tritt zusätzlich im Spätsommer die Form *A. alutacea* auf, die entweder eine zweite Generation von *A. proxima* darstellt oder bereits eine eigene Art ist. In einigen anderen Fällen ist der Status zweier zu verschiedenen Jahreszeiten fliegender Formen ebenfalls nicht endgültig geklärt (z.B. *Andrena flavilabris/decipiens*). Zusätzliche Schwierigkeiten bereitet möglicher partieller Bivoltinismus: Die ersten „Generationen“ von *Andrena bluethgeni* und *Andrena limata* umfassen um eine Zehnerpotenz weniger Individuen als die zweiten, sodass die Frage zu stellen ist, ob es sich bei ihnen um partiellen Bivoltinismus oder um verschobene Flugzeiten handelt. Bei *Megachile apicalis*, die in heißen Klimazonen zwei Generationen produziert, wurde allerdings festgestellt, dass die Weibchen der ersten Generation ihre Brutzellen mit weniger Futter versorgen und dafür mehr davon anlegen, während die Weibchen der zweiten Generation umgekehrt handeln, sodass die zweite Generation zahlreicher, dafür aber kleiner ist als die erste, die erste umgekehrt größer, aber weniger zahlreich (KIM & THORP 2001). Die vielen offenen Fragen im Zusammenhang mit dem Voltinismus sollten rasch mittels molekularbiologischer Methoden gelöst werden. Qualitative genetische Veränderungen, die zu unterschiedlichen Flugzeiten von Teilpopulationen führen, könnten eine sympatrische, allochrone Speziation einleiten, weil damit eine genetische Isolation verbunden ist. Das Artenpaar *Andrena rosae/eximia* mag ein Beispiel dafür sein. Wegen der starken Abhängigkeit der Flugfähigkeit der Bienen vom Mikroklima können jahreszeitliche Verschiebungen von Flugzeiten ein Bereich sein, in dem Evolution nach VIA (2002) erlebbar wird.

3.2.4. Paarungssysteme

Die Methoden der Partnerfindung, die von Bienenmännchen eingeschlagen werden, hängen davon ab, ob die Weibchen monandrisch oder polyandrisch sind. Sind die Weibchen monandrisch, d. h. paaren sie sich nur einmal, werden die Männchen bei der Partnersuche am erfolgreichsten sein, wenn sie beim Erscheinen eines unverpaarten Weibchens als erstes zur Stelle sind. Die sehr starke Konkurrenz unter den Männchen um die Weibchen führt einerseits zu einer Selektion, die Protandrie, d. h. das Ausschlüpfen der Männchen vor den Weibchen, fördert, andererseits eine bemerkenswerte Rastlosigkeit der Männchen auf Weibchensuche. Der

Beobachter hat den Eindruck, dass Männchen zu den Tageszeiten, zu denen Weibchen zu erwarten sind, unentwegt in hastigem Flug, nur manchmal unterbrochen durch kurzes Nektarsaugen, die potentiellen Rendezvousplätze entlang patrouillieren und auf diese Weise gewaltige Flugleistungen erbringen. Taucht ein unverpaartes Weibchen auf, stürzen sich meist mehrere Männchen darauf und kämpfen miteinander heftig um den Besitz. Große Männchen sind bei solchen Kämpfen immer die Gewinner. Bei manchen Bienenarten hat sich ein Männchen-Dimorphismus herausgebildet, bei dem kleine Männchen der Konkurrenz mit großen Männchen ausweichen und eine völlig andere Paarungsstrategie als die großen Männchen verfolgen, sodass sie zumindest gelegentlich die Chance auf Erfolg haben (z. B. ROZEN & BUCHMANN 1990, siehe auch Kap. 3.1.2). In jedem Fall sorgt die starke Konkurrenz der Männchen untereinander dafür, dass nur die fittesten sich paaren können. Für die Bienengenetik bedeutet das, dass die Selektion gegenüber schwach negativen Mutationen bei den haploiden Männchen im Sinne einer „purifying selection“ entscheidend verstärkt und damit eine mögliche Inzuchtdepression verhindert wird (siehe Kap. 2.2).

Drei Varianten des Suchverhaltens von Männchen proterandrischer Bienen kennt man (ALCOCK et al. 1978, EICKWORT & GINSBERG 1980):

1. Patrouillieren über der Nestaggregation. Diese Taktik wird vom überwiegenden Teil der Männchen von Arten ausgeführt, die in Aggregationen nisten. Männchen lokalisieren schlüpfende Weibchen schon olfaktorisch, wenn sie noch nicht an der Oberfläche erschienen sind und graben sich manchmal dem Weibchen entgegen, um die Paarung im Inneren des Nestes zu vollziehen.

2. Patrouillieren an den Blüten der Pollenwirte bei oligolektischen Bienen. Eine große Zahl von blühenden Pflanzen wird in einer mehr oder weniger konstanten Route immer wieder abgeflogen, wobei von Männchen aufgebrauchte Duftmarken eine Rolle spielen können (AYASSE et al. 2001).

3. Bestimmte Rendezvousplätze werden von zahlreichen Männchen umschwärmt. Diese Suchform wird von polylektischen, nicht in Aggregationen nistenden Arten gewählt.

Zwischen 1 und 2 gibt es Übergänge: Ein Teil der Männchen kann über der Nestaggregation, ein anderer Teil an den Vorzugspflanzen patrouillieren.

Sind die Weibchen polyandrisch, ist nicht das erste Männchen, mit dem sich das Weibchen paart, im Vorteil, sondern das letzte, weil dessen Spermien als erste

zur Befruchtung von Eiern herangezogen werden, daher sind diese Arten proterogyn. In Europa gehören die Arten der Gattungen *Anthidium* und *Panurgus* zu dieser Gruppe (WESTRICH 1989). Die Männchen sind meist größer als die Weibchen und verteidigen Reviere an besonders ergiebigen Nektar- und Pollenquellen. Auch in diesem Fall verstärkt der Stress, das Revier ständig verteidigen zu müssen, die purifying selection.

Alle Bienenmännchen (mit Ausnahme der Honigbiene) sind in der Lage, sich mehrmals hintereinander zu paaren.

Bienenmännchen erkennen paarungsbereite Weibchen olfaktorisch hauptsächlich an einer artspezifischen Pheromonmischung, mit der die abdominale Kutikula imprägniert ist. Auch Pheromone anderer exokriner Drüsen können dabei eine Rolle spielen (AYASSE et al. 2001). Nach der Paarung verliert sich die Attraktivität des Weibchens für Männchen sehr schnell.

Die artspezifischen Sexpheromon-Mischungen der Weibchen unterliegen einer gewissen geographischen Variation (VERECKEN et al. 2007). Die Komponenten entstammen den gleichen Chemikalien-Klassen, aus denen auch Blütendüfte zusammengesetzt sind, sodass Interferenzen von Blütendüften mit Sexpheromon-Mischungen möglich wären. Ein Signal für potentielle Partner sollte sich aber vom Hintergrund deutlich abheben (BOUGHMAN 2002). Es wäre daher nicht verwunderlich, wenn in verschiedene Richtung wirkende Selektion zu einer geographischen Differenzierung der Pheromonmischungen führte wie im Fall von *Colletes cunicularius* (VERECKEN et al. 2007). Überraschenderweise bevorzugen Männchen dieser Seidenbiene aber nicht die Weibchen der eigenen Population, sondern die „fremden“ Weibchen. Die Pheromondifferenzierung ist also nicht mit assortativem Verhalten der Männchen verknüpft, das eine genetische Differenzierung der Populationen rasch verstärken würde. Eine sexuelle Selektion als Motor für Artbildung ist daher in diesem Fall nicht gegeben.

Morphologisch besonders auffallend ist die artspezifisch sehr verschiedene Ausgestaltung der männlichen Sternite, besonders der distalen (MICHENER 2000). Oft bieten Unterschiede in der Bildung der letzten Sternite die besten Erkennungsmerkmale bei nahe verwandten Arten (siehe z. B. REBMANN 1968, RISCH 1997). Leider ist über die Funktion dieser Strukturen wie überhaupt über Details des Paarungsverhaltens von Bienen kaum etwas bekannt (siehe WCISLO & BUCHMANN 1995). Wahrscheinlich spielen sie eine Rolle bei der Erkennung des richtigen Partners und unterliegen daher der sexuellen Selektion. Sexuelle Selektion gehört zu den stärksten Triebfedern der allopatrischen Artbildung (LANDE 1981,

PANHUIS et al. 2001) und könnte unter bestimmten Voraussetzungen auch zu sympatrischer Artbildung führen (van DOORN et al. 2004). In manchen Gruppen (z.B. *Nomia* – WARNCKE 1976) ist auch der Bau der Beine einer sexuellen Selektion unterworfen.

4. Zusammenfassung

Als wichtigste Bestäuber der meisten Blütenpflanzen spielen Bienen eine zentrale Rolle in vielen Ökosystemen der Erde. Sie gehören zu den 20% terrestrischer Organismen mit dem genetischen System der Haplodiploidie: Die Männchen sind haploid und entstehen aus unbefruchteten Eiern, befruchtete Eier entwickeln sich zu diploiden Weibchen. Da schädliche Mutationen über die haploiden Männchen sofort eliminiert werden, weisen Bienen eine geringe genetische Bürde und niedrige Inzuchtdepression auf. Dies ermöglicht die Existenz sehr kleiner Populationen und Kolonisierungen durch einzelne verpaarte Weibchen. Positive Mutationen werden deutlich schneller fixiert als bei Diploiden und gehen daher in den kleinen Populationen weniger leicht durch Drift verloren. Rasche Selektion schädlicher Mutationen und Allelverluste durch Drift infolge der geringen effektiven Populationsgrößen bewirken, dass die genetische Vielfalt bei Bienen im Durchschnitt nur ein Drittel der anderer Insektengruppen beträgt. Dies bedeutet eine geringere genetische Anpassungsfähigkeit an Umweltveränderungen. Dafür ist die Lernfähigkeit besonders hoch und das Verhalten Kontext-bezogen meist bemerkenswert veränderlich. Mögliche Auswirkungen bestimmter Formen der Geschlechtsbestimmung bei Bienen auf deren Populationsbiologie werden diskutiert.

Die meisten Bienen sind mikroklimatisch stenök. Dies wird einerseits auf die Anforderungen der Flugphysiologie der Imagines, andererseits auf notwendige Bedingungen für die Larvalentwicklung zurückgeführt. Während des Fluges weisen Bienen in den Flugmuskeln Stoffwechselraten und Energieflüsse auf, die zu den höchsten im Tierreich überhaupt beobachtbaren gehören. Diese Leistung kann nur unter bestimmten thermischen Bedingungen stattfinden, da die Funktion der beteiligten Enzyme temperaturabhängig ist. Thermoregulatorische Möglichkeiten der Biene und Mikroklima des Habitats müssen deshalb zueinander passen. Die Veränderung der Temperaturcharakteristik eines an der Flugmuskulararbeit beteiligten Stoffwechsellenzym durch eine Mutation könnte daher zu einer Veränderung des Habitat-Anspruchs und damit zu einer allochronen sympatrischen oder synchronen parapatrischen Populationsdivergenz führen. Die Larvalentwicklung findet bei Bienen in Nestern an sorgsam ausgewählten Standorten statt. Experimentelle Ergebnisse lassen vermuten, dass

die Nesttemperatur neben der Auswirkung auf die Gesamtentwicklung besonders die Lernfähigkeit und Verhaltensplastizität der Bienen beeinflusst.

Die ökologische und evolvutorische Bedeutung des Sozialverhaltens und des Brutparasitismus werden diskutiert. Zwischen Eusozialität und intraspezifischem Sozialparasitismus gibt es alle Übergänge. Die Königinnen agieren in beiden Fällen aus einer Position der physischen Überlegenheit, Kleptoparasiten unter den Bienen sind hingegen den Nestinhabern meist unterlegen (Ausnahme: *Sphecodes*). Sowohl Sozial- als auch Kleptoparasitismus von Bienen entstehen vermutlich primär meist über intraspezifischen Parasitismus, sekundär durch Wirtswechsel. Bei der Entstehung von Kleptoparasiten aus Nichtparasiten scheinen Präadaptionen und Veränderungen in der Kombination vorhandener Verhaltenselemente eine Rolle zu spielen.

Oligolektie dürfte die ancestrale Form der Blütenpräferenz sein. Übergänge von Oligolektie zu Polylektie sind im Verlauf der Evolution mindestens ebenso häufig vorgekommen wie die Aufspaltung eines Oligolekten in zwei an verschiedenen Pflanzen sammelnde oligolektische Bienen. Der Übergang von Oligo- zu Polylektie erfordert eine Zurückstufung der Bedeutung angeborener Pflanzenerkennungs-Signale zu Gunsten erlernter Merkmale. Eklektische Oligolektie scheint eine Möglichkeit für sym- oder parapatrische Artbildung durch Futterpflanzenwechsel bei Oligolekten zu bieten. Insgesamt aber ist die Zahl der Artbildungen, die auf einen Wechsel der Futterpflanze zurückgeführt werden könnten, im Vergleich zu Artbildungen durch verschiedenes Mikroklima auffallend gering und auf bestimmte Biengruppen beschränkt. Bei der Beurteilung von „Anpassungen“ der Bienen an die Blütenmorphologie von Pflanzen ist immer zu bedenken, dass die meisten Angiospermen ein höheres Adaptationspotential besitzen als Bienen. Die Bedeutung allometrischer Variabilität bei der Entstehung von „Anpassungen“ wird diskutiert.

Die Reproduktionsrate von Bienen ist mit der von Primaten vergleichbar, lediglich die Generationenfolge ist deutlich schneller. Insgesamt aber haben Bienen im Vergleich zu Dipteren oder anderen holometabolen Insekten eine geringe Evolutionsrate.

5. Danksagung

Für die Beschaffung von Literatur danken wir F. Tobil, F. Gusenleitner, M.A. Fischer, M. Kriechbaum, B. Pachinger und G. Hölzler. F. Gusenleitner danken wir für die Anregung zu dieser Arbeit und unserer Frau und Mutter E. Mazzucco für die Geduld, mit der sie deren Entstehen begleitet hat.

6. Literatur

- ADDICOTT J.F., BRONSTEIN J. & F. KJELLBERG (1990): Evolution of mutualistic life cycles: *Yucca* moths and Fig wasps. — In: GILBERT F. (Ed.), *Insect Life Cycles. Genetics, Evolution and Co-ordination*. Springer Verl. London-Berlin-Heidelberg-New York-Paris-Tokyo-Hongkong: 143-161.
- ALCOCK J. (1996): Site fidelity and homing ability of males of Dawson's burrowing bee (*Amegilla dawsoni*) (Apidae, Anthophorini). — *J. Kansas Ent. Soc.* **69**: 182-190.
- ALCOCK J., BARROWS E.M., GORDH G., HUBBARD L.J., KIRKENDALL L., PYLE D.W., PONDER T.L. & F.G. ZALOM (1978): The ecology and evolution of male reproductive behaviour in the bees and wasps. — *Zool. J. Linnean Soc.* **64**: 293-326.
- ALEXANDER R.D. (1974): The evolution of social behavior. — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **5**: 325-383.
- ALEXANDER R.D., NOONAN K.M. & B.J. CRESPI (1991): The evolution of eusociality. — In: SHERMAN J.U., JARVIS M. & R.D. ALEXANDER (Eds), *The Biology of the Naked Mole Rat*. Princeton Univ. Press, Princeton (N.J.).
- ALLEN G.R., SEEMAN O.D., SCHMID-HEMPEL P. & R.E. BUTTERMORE (2007): Low parasite loads accompany the invading population of the bumblebee, *Bombus terrestris* in Tasmania. — *Insect. Soc.* **54**: 56-63.
- ANDERSSON M. (1984): The evolution of eusociality. — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 165-189.
- ANTOLIN M.F. (1999): A genetic perspective on mating systems and sex ratios of parasitoid wasps. — *Res. Popul. Ecol.* **41**: 29-37.
- AYASSE M. & R.J. PAXTON (2002): Brood protection in social insects. — In: HILKER M. & Th. MEINERS (Eds), *Chemoecology of insect eggs and egg deposition*. Blackwell Publ. Berlin-Vienna: 117-148.
- AYASSE M., PAXTON R.J. & J. TENGÖ (2001): Mating behavior and chemical communication in the order Hymenoptera. — *Annu. Rev. Ent.* **46**: 31-78.
- AYASSE M., LEYS R., PAMILO P. & J. TENGÖ (1990): Kinship in communally nesting *Andrena* (Hymenoptera; Andrenidae) bees is indicated by composition of Dufour's gland secretions. — *Biochem. Syst. Ecol.* **18**: 453-460.
- BARRACLOUGH T.G. & S. NEE (2001): Phylogenetics and speciation. — *Trends Ecol. Evol.* **16**: 391-399.
- BARTH F.G. (1991): *Insects and flowers. The biology of a partnership*. — Princeton Univ. Press, Princeton, N.J., 408 pp.
- BARTHELL J.F., HRANITZ J.M., THORP R.W. & M.K. SHUE (2002): High temperature responses in two exotic leafcutting bee species: *Megachile apicalis* and *M. rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae). — *Pan-Pacific Entomologist* **78**: 235-246.
- BARTHELL J.F. & R.W. THORPE (1995): Nest usurpation among females of an introduced leaf-cutter bee, *Megachile apicalis*. — *Southwest. Entomol.* **20**: 117-124.
- BASCOMPTE J., JORDANO P. & J.M. OLESEN (2006): Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. — *Science* **312**: 431-433.
- BATRA S.W.T. (1966): The life cycle and behavior of the primitively social bee *Lasioglossum zephyrum* (Halictidae). — *Univ. Kansas Sci. Bull.* **46**: 359-423.
- BENNET T.L., SILBERBAUER L.X. & R.M. CREWE (2006): Nest and nest-mate recognition cues in a primitively social bee, *Allodape rufogastra* LEPELETIER & SERVILLE (Hymenoptera: Apidae). — *Afrikan Ent.* **14**: 175-183.
- BERGSTRÖM G., TENGÖ J., REITH W. & W. FRANKE (1982): Multicomponent mandibular gland secretions in 3 species of *Andrena* bees (Hym., Apoidea). — *Z. Naturforsch.* **37 C**: 1124-1129.
- BEUKEBOOM L.W., KAMPING A., LOUWER M., PIJNACKER L.P., KATJU V., FERREE P.M. & J.H. WERREN (2007): Haploid females in the parasitic wasp *Nasonia vitripennis*. — *Science* **315**: 206.
- BEVERIDGE M. & L.W. SIMMONS (2006): Panmixia: An example from Dawson's burrowing bee (*Amegilla dawsoni*) (Hymenoptera: Anthophorini). — *Molec. Ecol.* **15**: 951-957.
- BEVERIDGE M., SIMMONS L.W. & J. ALCOCK (2006): Genetic breeding system and investment patterns within nests of Dawson's burrowing bee (*Amegilla dawsoni*) (Hymenoptera: Anthophorini). — *Mol. Ecol.* **15**: 3459-3467.
- BEYE M., HASSELMANN M., FONDRK K.M., PAGE R.E. Jr. & S.W. OMHOLT (2003): The Gene *csd* is the primary signal for sexual development in the honeybee and encodes an SR-type protein. — *Cell* **114**: 419-429.
- BEYE M., GATTERMEIER I., HASSELMANN M., GEMPE T., SCHIOETT M., BAINES J.F., SCHLIPALIUS D., MOUGEL F., EMORE Ch., RUEPELLO O., SIRVIÖ A., GUZMÁN-NOVOA E., HUNT G., SOLIGNAC M. & R.E. Jr. PAGE (2006): Exceptionally high levels of recombination across the honey bee genome. — *Genome Res.* **16**: 1339-1344.
- BIESMEIJER J.C., ROBERTS S.P.M., REEMER M., OHLEMÜLLER R., EDWARDS M., PEETERS T., SCHAFFERS A.P., POTTS S.G., KLEUKERS R., THOMAS C.D., SETTELE J. & W.E. KUNIN (2006): Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. — *Science* **313**: 351-354.
- BISCHOFF I. (2003): Population dynamics of the solitary digger bee *Andrena vaga* PANZER (Hymenoptera, Andrenidae) studied using mark-recapture and nest counts. — *Popul. Ecol.* **45**: 197-204.
- BLANCHETOT A. & L. PACKER (1992): Genetic variability in the social bee *Lasioglossum marginatum* and a cryptic undescribed sibling species, as detected by DNA fingerprinting and allozyme electrophoresis. *Insect. Molec. Biol.* **1**: 89-97.
- BLATT J. & F. ROCES (2001): Haemolymph sugar levels in foraging honeybees (*Apis mellifera carnica*): Dependence on metabolic rate and in vivo measurement of maximal rates of trehalose synthesis. — *J. Exp. Biol.* **204**: 2709-2716.
- BLÜTHGEN P. (1961): Neues und Wissenswertes über mitteleuropäische Aculeaten und Goldwespen IV. — *Nachr.bl. Bayer. Ent.* **10**: 29-31.
- BOHART G.E., STEPHEN W.P. & R.K. EPPLEY (1960): The biology of *Heterostylum robustum* (Diptera: Bombyliidae), a parasite of the alkali bee. — *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **53**: 425-435.
- BORELL B.J. (2005): Long tongues and loose niches: Evolution of Euglossine bees and their nectar flowers. — *Biotropica* **34**: 664-669.
- BOSCH J. & N. VICENS (2006): Relationship between body size, provisioning rate, longevity and reproductive success in females of the solitary bee *Osmia cornuta*. — *Behav. Eol. Sociobiol.* **60**: 26-33.
- BOUGHMAN J.W. (2002): How sensory drive can promote speciation. — *Trends Ecol. Evol.* **17**: 571-577.
- BRADY S.G., SIPES S., PEARSON A. & B.N. DANFORTH (2006): Recent and simultaneous origins of eusociality in halictid bees. — *Proc. R. Soc. B* **273**: 1643-1649.
- BROMHAM L. & R. LEYS (2005): Sociality and the rate of molecular evolution. — *Mol. Biol. Evol.* **22**: 1393-1402.

- BROMHAM L. & D. PENNY (2003): The modern molecular clock. — *Nature Rev. Genet.* **4**: 216-224.
- BRONSTEIN J.L., ALARCON R. & M. GEBER (2006): The evolution of plant-insect mutualisms. — *New Phytologist* **172**: 412-428.
- BUCHMANN S.L. (1983): Buzz pollination in Angiosperms. — In: JONES C.E. & R.J. LITTLE (Eds), *Handbook of experimental pollination biology*. — Van Nostrand Reinhold, New York: 73-113.
- BUCHMANN S.L. (1985): Bees use vibration to aid pollen collection from non-poroidal flowers. — *J. Kansas Entomol. Soc.* **58**: 517-525.
- BUCHMANN S.L. (1987): The ecology of oil flowers and their bees. — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **18**: 343-369.
- BULL J.J. (1983): Evolution of sex determining mechanisms. — Benjamin/Cummings Publ. Co., Menlo Park, Ca.: 1-316.
- BUTTERMORE R.E., POMEROY N., HOBSON W., SEMMENS T. & R. HART (1998): Assessment of the genetic base of Tasmanian bumble bees (*Bombus terrestris*) for development as pollination agents. — *J. Apicult. Res.* **37**: 23-25.
- CAMERON S.A. (1981): Chemical signals in bumblebee foraging. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* **9**: 257-260.
- CANE J.H. (1983): Olfactory evaluation of *Andrena* host nest suitability by cleptoparasitic *Nomada* bees. — *Anim. Behav.* **31**: 138-144.
- CANE J.H. (1991): Soils of ground-nesting bees (Hymenoptera: Apoidea): Texture, moisture, cell depth and climate. — *J. Kansas Ent. Soc.* **64**: 406-413.
- CANE J.H. & S. SIPES (2006): Characterizing floral specialization by bees: Analytical methods and a revised lexicon for oligolecty. — In: WASER N.M. & J. OLLERTON (Eds), *Plant-Pollinator Interactions. From Specialization to Generalization*. Univ. Chicago Press, Chicago-London: 99-122.
- CANT M.A. & J. FIELD (2005): Helping effort in a dominance hierarchy. — *Behav. Ecol.* **16**: 708-715.
- CASEY T.M., ELLINGTON C.P. & J.M. GABRIEL (1992): Allometric scaling of muscle performance and metabolism: insects. — In: SUTTON J.R., COATES G. & C.S. HOUSTON (Eds), *Hypoxia and mountain medicine*. Pergamon Press Oxford: 152-162.
- CHARNOV E.L. (1982): The theory of sex allocation. — *Monogr. Population Biol.* **18**, Princeton Univ. Press, Princeton: 1-355.
- CHITTKA L. & N.E. RAINE (2006): Recognition of flowers by pollinators. — *Curr. Opin. Plant Biol.* **9**: 428-435.
- CHITTKA L. & J.D. THOMSON (1997): Sensori-motor learning and its relevance for task specialization in bumble bees. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* **41**: 385-398.
- CHITTKA L., GUMBERT A. & J. KUNZE (1997): Foraging dynamics of bumble bees: correlates of movements within and between plant species. — *Behav. Ecol.* **8**: 239-249.
- CHITTKA L., THOMSON J.D. & N.M. WASER (1999): Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. — *Naturwiss.* **86**: 361-377.
- CHITTKA L., DYER A.G., BOCK F. & A. DORNHAUS (2003): Bees trade off foraging speed for accuracy. — *Nature* **424**: 388.
- CLAUDIANOS C., RANSON H., JOHNSON R.M., BISWAS S., SCHULER M.A., BERENBAUM M.R., FEYEREISEN R. & J.G. OAKESHOTT (2006): A deficit of detoxification enzymes: pesticide sensitivity and environmental response in the honeybee. — *Insect Mol. Biol.* **15**: 615-636.
- COOK J.M. & R.H. CROZIER (1995): Sex determination and population biology in Hymenoptera. — *Trends Ecol. Evol.* **10**: 281-186.
- COWAN D.P. & J.K. STAHLHUT (2004): Functionally reproductive diploid and haploid males in an inbreeding hymenopteran with complementary sex determination. — *Proc. Natl. Acad. Sci.* **101**: 10374-10379.
- COYNE J.A. & H.A. ORR (2004): *Speciation*. — Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Mass.: 1-545.
- CRABTREE B. & E.A. NEWSHOLME (1975): Comparative aspects of fuel utilization and metabolism by muscle. — In: USHERWOOD P.N.R. (Ed.), *Insect Muscle*. — Academic Press London: 405-491.
- CROZIER R.H. (1975): *Animal cytogenetics. Vol. 3 Insecta. 7 Hymenoptera*. — Gebr. Borntraeger, Berlin: 1-95.
- CROZIER R.H. & P. PAMILO (1996): *Evolution of Social Insect Colonies*. — Oxford Univ. Press, Oxford-New York-Tokyo: 1-306.
- DALY H.V. (1973): Bees of the genus *Ceratina* in America north of Mexico. — *Univ. Calif. Publ. Entom.* **74**: 1-113.
- DALY H.V. (1983): Taxonomy and ecology of Ceratinini of North Africa and the Iberian Peninsula (Hymenoptera: Apoidea). — *Syst. Ent.* **8**: 29-62.
- DANFORTH B.N. (1991a): Female foraging and intranest behaviour of a communal bee, *Perdita portalis* TIMBERLAKE (Hymenoptera: Andrenidae). — *Ann. Ent. Soc. Amer.* **84**: 537-548.
- DANFORTH B.N. (1991b): The morphology and behavior of dimorphic males in *Perdita portalis* (Hymenoptera: Andrenidae). — *Behav. Ecol. Sociobiol.* **29**: 235-247.
- DANFORTH B.N. (1999): Emergence dynamics and bet hedging in a desert bee, *Perdita portalis*. — *Proc. R. Soc. Lond.* **266 B**: 1985-1994.
- DANFORTH B.N. (2002): Evolution of sociality in a primitively eusocial lineage of bees. — *Proc. Natl. Acad. Sci.* **99**: 286-290.
- DANFORTH B.N. & C.A. DESJARDINS (1999): Male dimorphism in *Perdita portalis* (Hymenoptera, Andrenidae) has arisen from pre-existing allometric patterns. — *Insect. Soc.* **46**: 18-28.
- DANFORTH B.N. & P.K. VISSCHER (1993): Dynamics of a host-cleptoparasite relationship: *Holcopasites ruthae* as a parasite of *Calliopsis pugionis* (Hymenoptera: Anthophoridae, Andrenidae). — *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **86**: 833-840.
- DANFORTH B.N., FANG J. & S. SIPES (2006): Analysis of family-level relationships in bees (Hymenoptera: Apiformes) using 28S and two previously unexplored nuclear genes: CAD and RNA polymerase II. — *Mol. Phylogen. Evol.* **39**: 358-372.
- DANFORTH B.N., JI S. & L.J. BALLARD (2003): Gene flow and population structure in an oligolectic desert bee, *Macrotera (Macroteropsis) portalis* (Hymenoptera: Andrenidae). — *J. Kansas Ent. Soc.* **76**: 221-235.
- DANFORTH B.N., SIPES S., FANG J. & S.G. BRADY (2006): The history of early bee diversification based on five genes plus morphology. — *Proc. Natl. Acad. Sci.* **103**: 15118-15123.
- DAPHNA G., TAMAR K., AVI SH. & M. UZI (2005): Possible foraging benefits of bimodal daily activity in *Proxycopa olivieri* (LEPELETIER) (Hymenoptera: Anthophoridae). — *Environ. Entomol.* **34**: 417-424.
- DARVAUX Ch.-A., HOCHACHKA P.W., ROUBIK D.W. & R.K. SUAREZ (2005): Allometric scaling of flight energetics in orchid bees: evolution of flux capacities and flux rates. — *J. Exp. Biol.* **208**: 3593-3602.
- DATHE H.H. (2003): 31. Ordnung Hymenoptera, Hautflügler. — In: DATHE H. (Hrsg.), *Lehrbuch der Speziellen Zoologie 2*.

- Aufl. Bd. I, Teil 5 Insecta. Spektrum Verl. Heidelberg-Berlin: 585-651.
- DELARZE R., GONSETH Y. & P. GALLAND (1999): Lebensräume der Schweiz. Ökologie, Gefährdung, Kennarten. Ott Verl. Thun: 1-415.
- DIECKMANN U., DOEBELI M., METZ J.A.J. & D. TAUTZ [Eds] (2004): Adaptive speciation. — Cambridge Ser. Adaptive Dynamics No. **3**, Cambridge University Press: 1-476.
- DOOLITTLE R.F., FENG D.F., TSANG S. CHO G. & E. LITTLE (1996): Determining divergence times of the major kingdoms of living organisms with a protein clock. — *Science* **271**: 470-477.
- EBMER P. A.W. (1969): Die Bienen des Genus *Halictus* LATR. S. I. im Großraum von Linz (Hymenoptera, Apidae). Systematik, Biogeographie, Ökologie und Biologie mit Berücksichtigung aller bisher aus Mitteleuropa bekannten Arten. Teil I. — *Naturk. Jb. Stadt Linz* **1969**: 133-183.
- EBMER P. A.W. (1974): Die Bienen des Genus *Halictus* LATR. S. I. im Großraum von Linz (Hymenoptera, Apoidea). Nachtrag und zweiter Anhang. — *Naturk. Jb. Stadt Linz* **1973**: 123-158 (+ Tafeln).
- EBMER P. A.W. (1988): Kritische Liste der nicht-parasitischen Halictidae Österreichs mit Berücksichtigung aller mitteleuropäischen Arten (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Halictidae). — *Linzer biol. Beitr.* **20** (2): 527-711.
- EBMER P. A.W. & K.H. SCHWAMMBERGER (1986): Die Bienengattung *Rophites* SPINOLA 1808 (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Halictidae: Dufoureaeinae). Illustrierte Bestimmungstabellen. — *Senckenbergiana biol.* **66**: 271-304.
- EICKWORT G.C. & H.S. GINSBERG (1980): Foraging and mating behavior in Apoidea. — *Annu. Rev. Entomol.* **25**: 421-446.
- EICKWORT G.C., EICKWORT J.M., GORDON J. & M.A. EICKWORT (1996): Solitary behavior in a high-altitude population of the social sweat bee *Halictus rubicundus* (Hymenoptera: Halictidae). — *Behav. Ecol. Sociobiol.* **38**: 227-289.
- ELTZ Th. (2006): Tracing pollinator footprints on natural flowers. — *J. Chem. Ecol.* **32**: 907-915.
- ENGELS W. & V.L. IMPERATRIZ-FONSECA (1990): Caste development, reproductive strategies, and control of fertility in Honey bees and Stingless bees. — In: ENGELS W. (Ed.), *Social Insects. An Evolutionary Approach to Castes and Reproduction*. Springer-Verl. Berlin-Heidelberg-New York-London-Paris-Tokyo-Hong Kong: 167-230.
- EVANS J.D. & D.E. WHEELER (1999): Differential gene expression between developing queens and workers in the honey bee, *Apis mellifera*. — *Proc. Natl. Acad. Sci.* **96**: 5575-5580.
- FEYERISEN R. (1999): Insect P450 enzymes. — *Annu. Rev. Entomol.* **44**: 507-533.
- FIELD J. (1992): Intraspecific parasitism as an alternative reproductive tactic in nest-building wasps and bees. — *Biol. Rev.* **67**: 79-126.
- FIELD J. (1996): Patterns of provisioning and iteroparity in a solitary halictine bee, *Lasioglossum (Evyllaesus) fratellum* (PÉREZ), with notes on *L. (E.) calceatum* (SCOP.) and *L. (E.) villosulum* (K.). — *Insect. Soc.* **43**: 167-182.
- FITTKAU E.J. & H. KLINGE (1973): On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. — *Biotropica* **5**: 2-14.
- FRANZ H. (1982): Die Hymenopteren des Nordostalpengebietes und seines Vorlandes. — *Österr. Akad. Wiss., Springer-Verl., Wien-New York*: 1-370.
- FULLER S., SCHWARZ M. & S. TIERNEY (2005): Phylogenetics of the alodapine bee genus *Braunsapis*: historical biogeography and long-range dispersal over water. — *J. Biogeogr.* **32**: 2135-2144.
- FUTUYMA D.J. (1990): *Evolutionsbiologie*. — Birkhäuser Verl. Basel-Boston-Berlin: 1-679.
- GADAU J., GERLOFF Ch.U., KRÜGER N., CHAN H., SCHMID-HEMPEL P., WILLE A., R.E. JR. PAGE (2001): A linkage analysis of sex determination in *Bombus terrestris* (L.). — *Heredity* **87**: 234-242.
- GALIZIA C.G. & R. MENZEL (2001): The role of glomeruli in the neural representation of odours: Results from optical recording studies. — *J. Insect Physiol.* **47**: 115-130.
- GARDNER K.E., FOSTER R.L. & S. O'DONNELL (2007): Experimental analysis of worker division of labor in Bumblebee nest thermoregulation (*Bombus huntii*, Hymenoptera: Apidae). — *Behav. Ecol. Sociobiol.* **61**: 783-792.
- GASTON K.J. (1993): Spatial Patterns in the Description and Richness of the Hymenoptera. — In: LASALLE J. & I.D. GAULD (Eds), *Hymenoptera and Biodiversity*. CAB Int., Oxon-New York: 277-293.
- GATHMANN A. & T. TSCHARNTKE (2002): Foraging ranges of solitary bees. — *J. Anim. Ecol.* **71**: 757-764.
- GEBHARDT M. & G. RÖHR (1987): Zur Bionomie der Sandbienen *Andrena clarkella* (KIRBY), *A. cineraria* (L.), *A. fuscipes* (KIRBY) und ihrer Kuckucksbienen (Hymenoptera: Apoidea). — *Drosera* **87**: 89-114.
- GERBER H.S. & E.C. KLOSTERMEYER (1970): Sex control by bees: a voluntary act of fertilization during oviposition. — *Science* **162**: 82-84.
- GERLOFF Ch. & P. SCHMID-HEMPEL (2005): Inbreeding depression and family variation in a social insect, *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae). — *Oikos* **111**: 67-80.
- GILBERT F., AZMEH S., BARNARD Ch., BEHNKE J., COLLINS S.A., HURST J., SHUKER D. & THE BEHAVIOURAL ECOLOGY FIELD COURSE (2001): Individually recognizable scent marks on flowers made by a solitary bee. — *Anim. Behav.* **61**: 217-229.
- GIURFA M. & J. NÚÑEZ (1992): Honeybees mark with scent and reject recently visited flowers. — *Oecologia* **89**: 113-117.
- GIURFA M., NÚÑEZ J., CHITTKA L. & R. MENZEL (1995): Colour preferences of flower-naïve honeybees. — *J. Comp. Physiol.* **A 177**: 247-259.
- GONZALEZ V.H., BROWN B.V. & M. OSPINA (2002): A new species of *Megaselia* (Diptera: Phoridae) associated with brood provisions of nests of *Neocorynura* (Hymenoptera: Halictidae). — *J. Kansas Ent. Soc.* **75**: 73-79.
- GOODELL K. (2003): Food availability affects *Osmia pumila* (Hymenoptera: Megachilidae) foraging, reproduction, and brood parasitism. — *Oecologia* **134**: 518-527.
- GOULSON D., HAWSON S.A. & J.C. STOUT (1998): Foraging bumblebees avoid flowers already visited by conspecifics or by other bumblebee species. — *Anim. Behav.* **55**: 199-206.
- GRAUR D. (1985): Gene diversity in Hymenoptera. — *Evolution* **39**: 190-199.
- GRAUR D. & W. MARTIN (2004): Reading the entrails of chickens: molecular timescales of evolution and the illusion of precision. — *Trends Genet.* **20**: 80-86.
- GRIMALDI D. (1999): The co-radiation of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. — *Ann. Mo. Bot. Gard.* **86**: 373-406.

- GROSS M.R. (1996): Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. — *Trends Ecol. Evol.* **11**: 92-98.
- GUSENLEITNER F. (1984): Faunistische und morphologische Angaben zu bemerkenswerten *Andrena*-Arten aus Österreich (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Andrenidae). — *Linzer biol. Beitr.* **16** (2): 211-276.
- GUSENLEITNER F. & M. SCHWARZ (2002): Weltweite Checkliste der Bienengattung *Andrena* mit Bemerkungen und Ergänzungen zu paläarktischen Arten. — *Entomofauna Suppl.* **12**: 1-1280.
- HAESLER V. (1988): Kolonisationserfolg von Ameisen, Wespen und Bienen auf jungen Düneninseln der südlichen Nordsee (Hymenoptera: Aculeata). — *Drosera* **88**: 207-236.
- HAMILTON W.D. (1964): The genetical evolution of social behaviour I/II. — *J. Theor. Biol.* **7**: 1-52.
- HAMILTON W.D. (1967): Extraordinary sex ratios. — *Science* **156**: 477-488.
- HAMMOND P. (1992): Species inventory. — In: GROOMBRIDGE B. (Ed.), *Global biodiversity*. Chapman & Hall, London: 17-39.
- HANSKI I. (1999): *Metapopulation Ecology*. — Oxford Univ. Press, Oxford-New York: 1-313.
- HANSKI I.A. & M.E. GILPIN (1997): *Metapopulation biology. Ecology, Genetics, and Evolution*. — Academic Press San Diego-London-Boston-New York-Sydney-Tokyo-Toronto: 1-512.
- HARTL D.L. (1972): A fundamental theorem of natural selection for sex linkage or arrhenotoky. — *Amer. Nat.* **106**: 516-524.
- HASSELMANN M. & M. BEYE (2004): Signatures of selection among sex-determining alleles of the honey bee. — *Proc. Natl. Acad. Sci.* **101**: 4888-4893.
- HEDGES S.B., DUDLEY J. & S. KUMAR (2006): TimeTree: a public knowledge-base of divergence times among organisms. — *Bioinformatics* **22**: 2971-2972.
- HEDGES S.B. & S. KUMAR (2004): Precision of molecular time estimates. — *Trends Genet.* **20**: 242-247.
- HEDRICK P.W. (2000): *Genetics of populations*. 2. ed. — Jones & Bartlett Publ., Sudbury Mass.: 1-553.
- HEINRICH B. (1993): *The hot-blooded insects. Strategies and mechanisms of thermoregulation*. — Springer Verl. Berlin-Heidelberg-London-Paris-Hongkong-Barcelona-Budapest: 1-601.
- HENTER H.J. (2003): Inbreeding depression and haplodiploidy: experimental measures in a parasitoid and comparisons across diploid and haplodiploid insect taxa. — *Evolution* **57**: 1793-1803.
- HERRMANN M. (2001): *Lasioglossum (Evylaeus) pleurospeculum* spec.nov. – eine neue Furchenbienenart aus Mitteleuropa (Hymenoptera, Apidae). — *Linzer biol. Beitr.* **33** (2): 709-721.
- HESS D. (1983): *Die Blüte. Eine Einführung in Struktur und Funktion, Ökologie und Evolution der Blüten. Mit Anleitung zu einfachen Versuchen*. — Verl. E. Ulmer, Stuttgart: 1-458.
- HILL W.G. & A. ROBERTSON (1966): The effect of linkage on limits to artificial selection. — *Genet. Res.* **8**: 269-294.
- HOCHACHKA P.W. & G.N. SOMERO (1973): Strategies of biochemical adaptation. — W.B. Saunders Comp., Philadelphia: 1-358.
- HOCHACHKA P.W. & G.N. SOMERO (2002): *Biochemical adaptation. Mechanism and process in physiological evolution*. — Oxford Univ. Press, New York: 1-466.
- HOFFMANN K.H. (1995): Stoffwechsel. — In: GEWECKE M. (Hrsg.), *Physiologie der Insekten*. Gustav Fischer Verl. Stuttgart-Jena-New York: 1-60.
- HÖLDOBLER B. & E.O. WILSON (1990): *The Ants*. — Springer Verl. Berlin-Heidelberg-London-Paris-Tokyo-Hong Kong, 732 pp.
- HOWARD R.W. & G.J. BLOMQUIST (2005): Ecological, behavioural, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. — *Annu. Rev. Ent.* **50**: 371-393.
- INOUE T., ROUBIK D.W. & T. SUKA (1999): Nestmate recognition in the stingless bee *Melipona panamica* (Apidae, Meliponini). — *Insect. Soc.* **46**: 208-218.
- INOUE B.D. (2000): Use of visual and olfactory cues for individual nest hole recognition by the solitary bee *Epicharis metatarsalis* (Apidae, Anthophorinae). — *J. Insect Behav.* **13**: 231-238.
- JACQUIN-JOLY E. & Ch. MERLIN (2004): Insect olfactory receptors: Contributions of molecular biology to chemical ecology. — *J. Chem. Ecol.* **30**: 2359-2397.
- JANDER R. (1976): Grooming and pollen manipulation in bees (Apoidea): The nature and evolution of movements involving the foreleg. — *Physiol. Ent.* **1**: 179-194.
- JONES J.C. & B.P. OLDROYD (2006): Nest thermoregulation in social insects. — *Adv. Insect Physiol.* **33**: 153-191.
- JONES J.C., HELLIWELL P., BEEKMAN M., MALESZKA R. & B.P. OLDROYD (2005): The effects of rearing temperature on developmental stability and learning and memory in the honey bee, *Apis mellifera*. — *J. Comp. Physiol.* **191 A**: 1121-1129.
- JONES K.N. (2001): Pollinator-mediated assortative mating: causes and consequences. — In: CHITTKA L. & J.D. THOMSON (Eds), *Cognitive Ecology of Pollination. Animal Behavior and Floral Evolution*. — Cambridge Univ. Press, Cambridge-New York: 259-273.
- KEARNS C.A., INOUE D.W. & N.M. WASER (1998): Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **29**: 83-112.
- KIM J.-Y. (1997): Female size and fitness in the leaf-cutter bee *Megachile apicalis*. — *Ecol. Entomol.* **22**: 275-282.
- KIM J.-Y. & R.W. THORP (2001): Maternal investment and size-number trade-off in a bee, *Megachile apicalis*, in seasonal environments. — *Oecologia* **126**: 451-456.
- KIMURA M. (1983): *The neutral theory of molecular evolution*. — Cambridge Univ. Press, Cambridge: 1-367.
- KISHINO, THORNE J.L. & W.J. BRUNO (2001): Performance of a divergence time estimation method under a probabilistic model of rate evolution. — *Mol. Biol. Evol.* **18**: 352-361.
- KLEMM M. (1996): Man-made bee habitats in the anthropogenous landscape of central Europe – substitutes for threatened or destroyed riverine habitats? — In: MATHESON A., BUCHMANN St.L., O'TOOLE Ch., WESTRICH P. & I.H. WILLIAMS (Eds), *The conservation of bees*. Academic Press London-San Diego-New York-Boston-Sydney-Tokyo-Toronto: 17-34.
- KROMBEIN K.V. (1967): *Trap-Nesting Wasps and Bees*. — Smithsonian Inst., Washington, D.C.: 1-570.
- KUHLMANN M. (2006): Scopa reduction and pollen collecting of bees of the *Colletes fasciatus*-group in the winter rainfall area of South Africa (Hymenoptera: Colletidae). — *J. Kansas Entomol. Soc.* **79**: 165-175.
- KÜHNELT W. (1943): *Die Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere*. — *Biol. Gen.* **17**: 106-146.

- KUKUK P.F. & M. SCHWARZ (1988): Macrocephalic male bees as functional reproductives and probable guards. — *Pan-Pacific Entomologist* **64**: 131-137.
- LAMPERT K. (1907): Die Großschmetterlinge und Raupen Mitteleuropas mit besonderer Berücksichtigung der biologischen Verhältnisse: Ein Bestimmungswerk für Sammler, Schulen, Museen und alle Naturfreunde. — Schreiber Esslingen-München: 1-308.
- LANDE R. (1981): Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. — *Proc. Natl. Acad. Sci.* **78**: 3721-3725.
- LANDE R. & G.F. BARRACLOUGH (1987): Effective population size, genetic variation, and their use in population management. — In: SOULÉ M.E. (Ed.), *Viable populations for conservation*. Cambridge Univ. Press: 87-123.
- LASALLE J. & I.D. GAULD (1993): Hymenoptera, Their Diversity and Their Impact on the Diversity of Other Organisms. — In: LASALLE J. & I.D. GAULD (Eds), „Hymenoptera and Biodiversity“, CAB International Wallingford-New York: 1-26.
- LATTORFF H.M.G., MORITZ R.F. A. & S. FUCHS (2005): A single locus determines thelytokous parthenogenesis of laying honeybee workers (*Apis mellifera capensis*). — *Heredity* **94**: 533-537.
- LAUBER K. & G. WAGNER (1996): *Flora Helvetica*. — P. Haupt Verl. Bern-Stuttgart-Wien: 1-1613.
- LESTER L.J. & R.K. SELANDER (1979): Population genetics of haplodiploid insects. — *Genetics* **92**: 1329-1345.
- LI X., SCHULER M.A. & M.R. BERENBAUM (2007): Molecular mechanisms of metabolic resistance to synthetic and natural xenobiotics. — *Annu. Rev. Entomol.* **52**: 231-153.
- LIN N. & C.D. MICHENER (1972): Evolution of sociality in insects. — *Quart. Rev. Biol.* **47**: 131-159.
- LINKSVAYER T.A. & M.J. WADE (2005): The evolutionary origin and elaboration of sociality in the Aculeate Hymenoptera: maternal effects, sib-social effects, and heterochrony. — *Quart. Rev. Biol.* **80**: 317-336.
- LINSLEY E.G. (1958): The ecology of solitary bees. — *Hilgardia* **27**: 543-599.
- LINSLEY E.G. & J.W. MACSWAIN (1958): The significance of floral constancy among bees of the genus *Diadasia*. (Hymenoptera: Anthophoridae). — *Evolution* **12**: 219-223.
- LOLI D. & J.E.P.W. BICUDO (2005): Control and regulatory mechanisms associated with thermogenesis in flying insects and birds. — *Biosci. Rep.* **25**: 169-180.
- LYNCH M. (2006): The origins of eukaryotic gene structure. — *Mol. Bio. Evol.* **23**: 450-468.
- LYNCH M., CONERY J. & R. BÜRGER (1995): Mutational meltdowns in sexual populations. — *Evolution* **49**: 1067-1080.
- LYNCH M., O'HELY M., WALSH B. & A. FORCE (2001): The probability of preservation of a newly arisen gene duplicate. — *Genetics* **159**: 1789-1804.
- MABLE B.K. & S.P. OTTO (1998): The evolution of life cycles with haploid and diploid phases. — *BioEssays* **20**: 453-462.
- MALYSHEV S.I. (1935): The nesting habits of solitary bees. — *EOS* **11**: 201-309.
- MAYNARD-SMITH J. & J. HAIGH (1974): The hitchhiking effect of a favourable gene. — *Genet. Res.* **23**: 25-35.
- MAZZUCCO K. (1997): Tierwelt der Sanddünen. — In: WIESBAUER H. & K. MAZZUCCO, *Dünen in Niederösterreich*. Amt der NÖ. Landesregierung, Naturschutzabteilung, St. Pölten: 43-70.
- MAZZUCCO K. (2001): Untersuchungen zur Stechimmenfauna des Truppenübungsplatzes Großmittel im Steinfeld, Niederösterreich (Hymenoptera: Apoidea, Sphecidae, Pompilidae, Vespoidea, Scoliidae, Chrysididae, Tiphiidae, Mutillidae). — *Stapfia* **77**: 189-204.
- MAZZUCCO K. (2006): Bienen und Wespen. — In: OBERLEITNER I., WOLFRAM G. & A. ACHATZ-BLAB (Red.), *Salzlebensräume in Österreich*, Umweltbundesamt Wien: 146-152.
- MAZZUCCO K. & J. ORTEL (2001): Die Wildbienen (Hymenoptera: Apoidea) des Eichkogels bei Mödling. — *Beitr. Entomofaun.* **2**: 87-115.
- MCDONALD J.H. & M. KREITMAN (1991): Adaptive evolution at the *adh* locus in *Drosophila*. — *Nature* **351**: 652-654.
- MENZEL R. (2001): Behavioral and neural mechanisms of learning and memory as determinants of flower constancy. — In: CHITTKA L. & J.D. THOMSON (Eds), *Cognitive Ecology of Pollination. Animal Behavior and Floral Evolution*. Cambridge Univ. Press, Cambridge-New York: 21-40.
- MICHENER C.D. (1974): The social behaviour of bees. — *Harvard Univ. Press, Cambridge*: 1-404.
- MICHENER C.D. (1985): From solitary to eusocial: Need there be a series of intervening species? — In: HÖLLDOBLER B. & M. LINDAUER (Eds), *Experimental Behavioral Ecology and Sociobiology*. Fischer Verl. Stuttgart: 293-305.
- MICHENER C.D. (1990a): Castes in Xylocopine bees. — In: ENGELS W. (Ed.), *Social Insects. An Evolutionary Approach to Castes and Reproduction*. Springer Verl. Berlin-Heidelberg-New York-London-Paris-Tokyo-Hong Kong: 123-146.
- MICHENER C.D. (1990b): Reproduction and castes in social Halictine bees. — In: ENGELS W. (Ed.), *Social Insects. An Evolutionary Approach to Castes and Reproduction*. Springer Verl. Berlin-Heidelberg-New York-London-Paris-Tokyo-Hong Kong: 77-121.
- MICHENER C.D. & D.A. GRIMALDI (1988): The oldest fossil bee: Apoid history, evolutionary stasis, and antiquity of social behavior. — *Proc. Natl. Acad. Sci.* **85**: 6424-6426.
- MICHENER C.D. & B.H. SMITH (1987): Kin recognition in primitively eusocial insects. — In: FLETCHER D.J.C. & C.D. MICHENER (Eds), *Kin recognition in animals*. Wiley, Chichester-New York: 209-242.
- MICHENER C.D., LANGE R.B., BIGARELLA J.J. & R. SALAMUNI (1958): Factors influencing the distribution of bee's nests in earth banks. — *Ecology* **39**: 207-217.
- MICHEZ D., TERZO M. & P. RASMONT (2004): Phylogénie, biogéographie et choix floraux des abeilles oligolectiques du genre *Dasypoda* LATREILLE 1802 (Hymenoptera: Apoidea: Melittidae). — *Ann. Soc. Entomol. Fr.* **40**: 421-435.
- MINCKLEY R.L., CANE J.H. & L. KERVIN (2000): Origins and ecological consequences of pollen specialization among desert bees. — *Proc. R. Soc. London B* **276**: 265-271.
- MINCKLEY R.L., WCISLO W.T., YANEGA D. & St.L. BUCHMANN (1994) Behavior and phenology of a specialist bee (*Dieunomia*) and sunflower (*Helianthus*) pollen availability. — *Ecology* **75**: 1406-1419.
- MITESSER O., WEISSEL N., STROHM E. & H.-J. POETHKE (2006): The evolution of activity breaks in the nest cycle of annual eusocial bees: a model of delayed exponential growth. — *BMC Evol. Biol.* **6**: 45.
- MÜLLER A. (1995): Morphological specializations in central European bees for the uptake of pollen from flowers with anthers hidden in narrow corolla tubes (Hymenoptera: Apoidea). — *Entomologia Generalis* **20**: 43-57.

- MÜLLER A. (1996a): Host-plant specialization in western Palearctic anthidiine bees (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). — *Ecol. Monogr.* **66**: 235-257.
- MÜLLER A. (1996b): Convergent evolution of morphological specializations in Central European bee and honey wasp species as an adaptation to the uptake of pollen from nototribic flowers (Hymenoptera, Apoidea and Masaridae). — *Biol. J. Linnean Soc.* **57**: 235-252.
- MÜLLER A. (2002): *Osmia (Melanosmia) steinmanni* sp.n., a new bee species from the Swiss Alps (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae). — *Rev. Suisse Zool.* **109**: 803-812.
- MÜLLER A. & N. BANSAC (2004): A specialized pollen-harvesting device in western Palearctic bees of the genus *Megachile* (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae). — *Apidologie* **35**: 329-227.
- MÜLLER A. & M. KUHLMANN (2003): Narrow flower specialization in two European bee species of the genus *Colletes* (Hymenoptera: Apoidea: Colletidae). — *Eur. J. Ent.* **100**: 631-635.
- MÜLLER A., KREBS A. & F. AMIET (1997): Bienen. Mitteleuropäische Gattungen, Lebensweise, Beobachtung. — NaturBuch Verl. München: 1-384.
- MÜLLER A., DIENER St., SCHNYDER S., STUTZ K., SEDIVY C. & S. DORN (2006): Quantitative pollen requirements of solitary bees: Implications for bee conservation and the evolution of bee-flower relationships. — *Biol. Conserv.* **130**: 604-615.
- MÜNSTER-SWENDBSEN M. & I. CALABUIG (2000): Interaction between the solitary bee *Chelostoma florissomne* and its nest parasite *Sapyga clavicornis* – empty cells reduce the impact of parasites. — *Ecol. Entomol.* **25**: 63-70.
- NEUMANN K. & K. SEIDELMANN (2006): Microsatellites for the inference of population structures in the Red Mason bee *Osmia rufa* (Hymenoptera, Megachilidae). — *Apidologie* **37**: 75-83.
- NEWSHOLME E.A., CRABTREE B., HIGGINS S.J., THORNTON S.D. & C. START (1972): The activities of fructose diphosphatase in flight muscles from the bumblebee and the role of this enzyme in heat generation. — *Biochem. J.* **128**: 89-97.
- NICHOLS R. (2001): Gene trees and species trees are not the same. — *Trends Ecol. Evol.* **16**: 358-364.
- NIJHOUT H.F. (2003): Development and evolution of adaptive polyphenisms. — *Evol. Devel.* **5**:1: 9-18.
- NOLL F.B., ZUCCHI R., JORGE J.A. & S. MATEUS (1997): Food collection and maturation in the necrophagous stingless bee, *Trigona hypogaea*. — *J. Kansas Ent. Soc.* **69**: 287-293.
- OHASHI K., THOMSON J.D. & D. D'SOUZA (2007): Trapline foraging by bumble bees: IV. Optimization of route geometry in the absence of competition. — *Behav. Ecol.* **18**: 1-11.
- ONIONS G.W. (1912): South African „fertile-worker“ bees. — *South African Agric. J.* **1**: 720-728.
- OHNO S. (1970): Evolution by gene duplication. — Springer Verl., New York.
- OHTA T. (1987): Very slightly deleterious mutations and the molecular clock. — *J. Mol. Evol.* **26**: 1-6.
- PACHINGER B. (2003): *Andrena cordialis* MORAWITZ 1877 – eine neue Sandbiene für Österreich und weitere bemerkenswerte Vorkommen ausgewählter Wildbienen-Arten (Hymenoptera: Apidae) in Wien, Niederösterreich und Kärnten. — *Linzer biol. Beitr.* **35** (2): 927-934.
- PACKER L. (1986): The biology of a subtropical population of *Halictus ligatus*. IV: A cuckoo-like caste. — *J. New York Ent. Soc.* **94**: 458-466.
- PACKER L. (1988): The effect of *Bombylius pulchellus* (Diptera; Bombyliidae) and other mortality factors upon the biology of *Halictus ligatus* (Hymenoptera; Halictidae) in southern Ontario. — *Canad. J. Zool.* **66**: 611-616.
- PACKER L. & R. OWEN (2001): Population genetic aspects of pollinator decline. — *Conserv. Ecol.* **5** (1): 4.
- PACKER L., OWEN R.E. & C. PLATEAUX-QUÉNU (1992): *Lasioglossum (Evylaeus) mediterraneum* as a species distinct from *L. (E.) laticeps*, with notes on its phylogenetic position. — *Can. Entomologist* **124**: 371-380.
- PACKER L. & J. TAYLOR (1997): How many hidden species are there? An application of the phylogenetic species concept to genetic data for some comparatively well known bee species. — *Can. Entomologist* **129**: 587-594.
- PACKER L., DZINAS A., STRICKLER K. & V. SCOTT (1995): Genetic differentiation between two host „races“ and two species of cleptoparasitic bees and between their two hosts. — *Biochem. Genet.* **33**: 97-109.
- PACKER L., PORSA A., PLATEAUX-QUÉNU C. & L. PLATEAUX (1999): A cryptic species allied to *Evylaeus villosulus* (KIRBY) (Hymenoptera: Halictidae). — *Annls. Soc. Ent. France* **35**: 165-171.
- PACKER L., ZAYED A., GRIXTI J. C., RUZ L., OWEN R. E., VIVALLO F. & H. TORO (2005): Conservation genetics of potentially endangered mutualisms: reduced levels of genetic variation in specialist versus generalist bees. — *Conserv. Biol.* **19**: 195-202.
- PAGE R.E. Jr., GADAU J. & M. BEYE (2002): The emergence of Hymenopteran genetics. — *Genetics* **160**: 375-379.
- PAGEL M., VENDITTI Ch. & A. MEADE (2006): Large punctuational contribution of speciation to evolutionary divergence at the molecular level. — *Science* **314**: 119-121.
- PANHUIS T.M., BUTLIN R., ZUK M. & T. TREGENZA (2001): Sexual selection and speciation. — *Trends Ecol. Evol.* **16**: 364-371.
- PANNEBAKKER B.A., SCHIDLO N.S., BOSKAMP G.J.F., DEKKER L., VAN DOOREN T.J.M., BEUKEBOOM L.W., ZWAAN B.J., BRAKEFIELD M. & J.J.M. VAN ALPHEN (2005): Sexual functionality of *Leptopillina clavipes* (Hymenoptera: Figitidae) after reversing *Wolbachia*-induced parthenogenesis. — *J. Evol. Biol.* **18**: 1019-1028.
- PANNELL J.R. & B. CHARLESWORTH (2000): Effects of metapopulation processes on measures of genetic diversity. — *Phil. Trans. R. Soc. London* **B 355**: 1851-1864.
- PARADIS E. (2006): Analysis of Phylogenetics and Evolution with R. Springer-Verl. New York: 1-211.
- PAULUS H.F. & C. GACK (1990): Pollinators as prepollinating isolation factors: Evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae). — *Israel J. Bot.* **39**: 43-79.
- PAXTON R.J., AYASSE M., FIELD J. & A. SORO (2002): Complex socio-genetic organization and reproductive skew in a primitively eusocial sweat bee, *Lasioglossum malachurum*, as revealed by microsatellites. — *Mol. Ecol.* **11**: 2405-2416.
- PAXTON R.J., THORÉN P.A., GYLLENSTRAND N. & J. TENGÖ (2000): Microsatellite DNA analysis reveals low production of diploid males in a communal bee with inbreeding. — *Biol. J. Linn. Soc.* **69**: 483-502.
- PEAT J. & D. GOULSON (2005): Effects of experience and weather on foraging rate and pollen versus nectar collection in the

- bumblebee, *Bombus terrestris*. — Behav. Ecol. Sociobiol. **58**: 152-156.
- PEREBOOM J.J.M., JORDAN W.C., SUMNER S., HAMMOND R.L. & A.F.G. BOURKE (2005): Differential gene expression in queen-worker caste determination in bumble-bees. — Proc. R. Soc. **B** **272**: 1145-1152.
- PETERSON J.H. & B.D. ROITBERG (2006): Impacts of flight distance on sex ratio and resource allocation to offspring in the leafcutter bee, *Megachile rotundata*. — Behav. Ecol. Sociobiol. **59**: 589-596.
- PITTONI B. (unveröff.): Die Bienen des Wiener Beckens und des Neusiedlersee-Gebietes. — Mskr. (einzusehen im Naturhistorischen Museum Wien, Austria).
- PITTONI B. & E. STOECKHERT (1950): Über einige neue und verkannte *Andrena*-Arten (Hymenoptera, Andrenidae). Beiträge zur Kenntnis paläarktischer Apiden III. — Anln. naturh. Mus. Wien **57** (1949/50): 284-295.
- PLATEAUX-QUÉNU C. (1959): Une nouveaux type de société d'insectes: *Halictus marginatus* BRULLÉ (Hym., Apoidea). — Ann. Biol. **35**: 325-444.
- PLATEAUX-QUÉNU C. (1992): Comparative biological data in two closely related eusocial species: *Evyllaes calceatus*, Scop., and *Evyllaes albipes*, F., (Hym. Halictinae). — Insect. Soc. **39**: 351-364.
- POINAR G.O. Jr. & B.N. DANFORTH (2006): A fossil bee from early Cretaceous Burmese amber. — Science **314**: 614.
- POLIDORI C., SCANNI B., SCAMONI E., GIOVANETTI M., ANDRIETTI F. & R.J. PAXTON (2005): Satellite flies (*Leucophora personata*, Diptera: Anthomyiidae) and other dipteran parasites of the communal bee *Andrena agilissima* (Hymenoptera: Andrenidae) on the island of Elba, Italy. — J. Nat. Hist. **39**: 2745-2758.
- POTT R. (1996): Biotoptypen. Schützenswerte Lebensräume Deutschlands und angrenzender Regionen. — Verl. Eugen Ulmer, Stuttgart: 1-448.
- POTTS S.G. & P. WILLMER (1997): Abiotic and biotic factors influencing nest-site selection by *Halictus rubicundus*, a ground-nesting halictine bee. — Ecol. Ent. **22**: 319-328.
- POURSIN J.M. (1982): Niches écologiques de quelques Halictinae. II. Régimes alimentaires. — Apidologie **13**: 227-240.
- PRĪDAL A. (1999): Bee-species *Colletes inexpectatus* NOSKIEWICZ, 1936 – species revocata (Hymenoptera, Colletidae). — Acta Univ. Agricult. Silvicult. Mendelianae Brunensis **47**: 55-60.
- RAINE N.R., INGS T.C., DORNHAUS A., SALEH N. & L. CHITKA (2006): Adaptation, genetic drift, pleiotropy, and history in the evolution of bee foraging behavior. — Adv. Study Behav. **36**: 305-354.
- RAMBAUT A. (2000): Estimating the rate of molecular evolution: incorporating non-contemporaneous sequences into maximum likelihood phylogenies. — Bioinformatics **16**: 395-399.
- RAMBAUT A. & L. BROMHAM (1998): Estimating divergence dates from molecular sequences. — Mol Biol. Evol. **15**: 442-448.
- REBMAN O. (1968): 3. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Megachile* LATR. (Hym., Apidae): Subgenus *Eutricharea* und seine bisher bekanntgewordenen Arten. — Deutsche Ent. Z. NF. **15**: 21-48.
- RICHARDS O.W. (1953): The Social Insects. — Harper & Brothers, New York: 1-219.
- RICHARDS M.H., von WETTBERG E.J. & A.C. RUTGERS (2003): A novel social polymorphism in a primitively eusocial bee. — Proc. Natl. Acad. Sci. **100**: 7175-7180.
- RISCH S. (1997): Die Arten der Gattung *Eucera* SCOPOLI 1779 (Hymenoptera, Apidae). Die Untergattung *Pteneucera* (TKALCŮ 1984). — Linzer biol. Beitr. **29** (1): 555-580.
- ROBERTS St.P. & J.F. HARRISON (1998): Mechanisms of thermoregulation in flying bees. — Amer. Zool. **38**: 492-502.
- ROBERTS St.P. & J.F. HARRISON (1999): Mechanisms of thermal stability during flight in the Honeybee *Apis mellifera*. — J. Exp. Biol. **202**: 1523-1533.
- ROBERTS St.P., HARRISON J.F. & R. DUDLEY (2004): Allometry of kinematics and energetics in carpenter bees (*Xylocopa varipunctata*) hovering in variable-density gases. — J. Exp. Biol. **207**: 993-1004.
- ROBERTS St.P., HARRISON J.F. & N.F. HADLEY (1998): Mechanisms of thermal balance in flying *Centris pallida* (Hymenoptera: Anthophoridae). — J. Exp. Biol. **201**: 2321-2331.
- ROBERTSON C. (1925): Heterotropic bees. — Ecology **6**: 412-436.
- ROBERTSON H.M. & K.W. WANNER (2006): The chemoreceptor superfamily in the honey bee, *Apis mellifera*: Expansion of the odorant, but not gustatory, receptor family. — Genome Res. **16**: 1395-1403.
- ROSENHEIM J.A. (1990): Density-dependant parasitism and the evolution of aggregated nesting in the solitary Hymenoptera. — Ann. Ent. Soc. Am. **83**: 277-286.
- RÖSELER P-F. & C.G.J. VAN HONK (1990): Castes and reproduction in bumblebees. — In: ENGELS W. (Ed.), Social Insects. An Evolutionary Approach to Castes and Reproduction. Springer Verl. Berlin-Heidelberg-New York-London-Paris-Tokyo-Hong Kong: 147-166.
- ROSS K.G., VARGO E.L., KELLER L. & J.C. TRAGER (1993): Effect of a founder event on variation in the genetic sex-determining system of the fire ant *Solenopsis invicta*. — Genetics **135**: 843-854.
- ROULSTON T.H. & J.H. CANE (2002): The effect of pollen protein concentration on body size in the sweat bee *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera: Apiformes). — Evol. Ecol. **16**: 49-65.
- ROULSTON T.H., CANE J.H. & S.L. BUCHMANN (2000): What governs the protein content of pollen grains: pollinator preferences, pollen-pistil interactions, or phylogeny? — Ecol. Monogr. **70**: 617-643.
- ROZE D. & N.H. BARTON (2006): The Hill-Robertson effect and the evolution of recombination. — Genetics **173**: 1793-1811.
- ROZEN J.G. Jr. (1984): Nesting biology of Diaphaglossine bees (Hymenoptera, Colletidae). — Amer. Mus. Nov. **2786**: 1-33.
- ROZEN J.G. (2003): Eggs, ovariole number, and modes of parasitism of cleptoparasitic bees, with emphasis on neotropical species (Hymenoptera: Apoidea). — Amer. Mus. Nov. **3413/1**: 1-36.
- ROZEN J.G. & St.L. BUCHMANN (1990): Nesting biology and immature stages of the bees *Centris caesalpiniae*, *C. pallida*, and the Cleptoparasite *Ericrocis lata* (Hymenoptera: Apoidea: Anthophoridae). — Amer. Mus. Nov. **2985**: 1-30.
- SACKTOR B. (1976): Biochemical adaptations for flight in the insect. — Biochem. Soc. Symp. **41**: 111-131.
- SAKAGAMI S.F. & M. MUNAKATA (1972): Distribution and bionomics of a transpalearctic eusocial halictine bee, *Lasioglossum (Evyllaes) calceatum* in northern Japan with notes on its solitary life cycle at high altitude. — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Der. VI Zool. **18**: 411-439.

- SALVADOR A. & M.A. SAVAGEAU (2006): Evolution of enzymes in a series is driven by dissimilar functional demands. — Proc. Natl. Acad. Sci. **103**: 2226-2231.
- SAVARD J., TAUTZ D., RICHARDS S., WEINSTOCK G.M., GIBBS R.A., WERREN J.H., TETTELIN H. & M.J. LERCHER (2006): Phylogenomic analysis reveals bees and wasps (Hymenoptera) at the base of the radiation of Holometabolous insects. — Genome Res. **16**: 1334-1338.
- SCHIESTL F.P. (2005): On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. — Naturwiss. **92**: 255-264.
- SCHMID-EGGER Ch. (1998): *Megachile lapponica* THOMSON, 1872 in Süddeutschland und der Schweiz (Hymenoptera, Apidae). — Bembix **11**: 19-22.
- SCHMID-EGGER Ch. & S. PATINY (1997): Anmerkungen zur *Andrena pilipes*-Gruppe (= *carbonaria* auct.). — Bembix **8**: 37-42.
- SCHMID-EGGER Ch. & E. SCHEUCHL (1997): Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs unter Berücksichtigung der Arten der Schweiz. Band III: Andrenidae. — Eigenverl. Velden/Vils: 1-180.
- SCHMIDT K. & P. WESTRICH (1993): *Colletes hederæ* n.sp., eine bisher unerkannte, auf Efeu (*Hedera*) spezialisierte Bienenart (Hymenoptera, Apoidea). — Ent. Z. **103**: 89-93.
- SCHMITT U., LÜBKE G. & W. FRANKE (1991): Tarsal secretion marks food sources in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). — Chemoecology **2**: 35-40.
- SCHONHOVEN L.M., JERMY T. & J.J.A. VAN LOON (1998): Insect-plant biology: from physiology to evolution. — Chapman & Hall, London: 1-409.
- SCHULER M.A. (1996): The role of cytochrom P450 monooxygenases in plant-insect interactions. — Plant Physiol. **112**: 1411-1419.
- SCHWARZ M., GUSENLEITNER F. & K. MAZZUCCO (1999): Weitere Angaben zur Bienenfauna Österreichs. Vorstudie zu einer Gesamtbearbeitung der Bienen Österreichs III (Hymenoptera, Apidae). — Entomofauna **20**: 461-524.
- SCHWARZ M., GUSENLEITNER F. & T. KOPF (2005): Weitere Angaben zur Bienenfauna Österreichs sowie Beschreibung einer neuen *Osmia*-Art. Vorstudie zu einer Gesamtbearbeitung der Bienen Österreichs VIII (Hymenoptera, Apidae). — Entomofauna **26**: 117-164.
- SEIDELMANN K. (2006): Open-cell parasitism shapes maternal investment patterns in the Red Mason bee *Osmia rufa*. — Behav. Ecol. **17**: 839-848.
- SHAFFER M.L. (1981): Minimum population sizes for species conservation. — BioScience **31**: 131-134.
- SIMMONS L.W., ALCOCK J. & A. REEDER (2003): The role of cuticular hydrocarbons in male attraction and repulsion by female Dawson's burrowing bee, *Amegilla dawsoni*. — Anim. Behav. **66**: 677-685.
- SIPES S.D. & V.J. TEPEDINO (2005): Pollen-host specificity and evolutionary patterns of host switching in a clade of specialist bees (Apoidea: *Diadasia*). — Biol. J. Linnean Soc. **86**: 487-505.
- SMITH B.H. (1987): Effects of genealogical relationships and colony age on the dominance hierarchy in the primitively eusocial bee *Lasioglossum zephyrum*. — Anim. Behav. **35**: 211-217.
- SNYDER T.P. (1974): Lack of allozym variability in three bee species. — Evolution **28**: 687-689.
- SOLTIS D.E., SOLTIS P.S., ENDRESS P.K. & M.W. CHASE (2005): Phylogeny and evolution of Angiosperms. — Sinauer Assoc.: 1-370.
- SOUCY S.L. & B.N. DANFORTH (2002): Phylogeography of the socially polymorphic sweat bee *Halictus rubicundus* (Hymenoptera: Halictidae). — Evolution **56**: 330-341.
- STABENTHEINER A. & H. RÖMER (1999): Temperatur- und Feuchterezeption. — In: DETTNER K. & W. PETERS (Hrsg.), Lehrbuch der Entomologie. Gustav Fischer Verl. Stuttgart-Lübeck-Jena-Ulm, Kap. 11: 298-302.
- STAHLHUT J.K. & D.P. COWAN (2004): Single-locus complementary sex determination in the inbreeding wasp *Euodynerus foraminatus* SAUSSURE (Hymenoptera: Vespidae). — Heredity **92**: 189-196.
- STAPLES J.F., KOEN E.L. & T.M. LAVERTY (2004): „Futile cycle“ enzymes in the flight muscles of North American bumblebees. — J. Exp. Biol. **207**: 749-754.
- STARKS P.T. & H.K. REEVE (1999): Condition-based alternative reproductive tactics in the wool-carder bee, *Anthidium manicatum*. — Ethol. Ecol. Evol. **11**: 71-75.
- STEFFAN-DEWENTER I., POTTS S.G. & L. PACKER (2006): Pollinator diversity and crop pollination services are at risk. — Trends Ecol. Evol. **20**: 651-653.
- STONE G.N. (1994): Patterns of evolution of warm-up rates and body temperatures in-flight in solitary bees of the genus *Anthophora*. — Funct. Ecol. **8**: 324-335.
- STONE G.N., LODER P.M.J. & T.M. BLACKBURN (1995): Foraging and courtship behaviour in males of the solitary bee *Anthophora plumipes* (Hymenoptera: Anthophoridae). — Ecol. Entomol. **20**: 169-183.
- STONE G.N., GILBERT F., WILLMER P., POTTS S., SEMIDA F. & S. ZALAT (1999): Windows of opportunity and the temporal structuring of foraging activity in a desert solitary bee. — Ecol. Entomol. **24**: 208-221.
- STONE G.N. & P.G. WILLMER (1989): Warm-up rates and body temperatures in bees: The importance of body size, thermal regime and phylogeny. — J. Exp. Biol. **147**: 303-328.
- STOUTHAMER R., LUCK R.F. & W.D. HAMILTON (1990): Antibiotics cause parthenogenetic *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) to revert to sex. — Proc. Natl. Acad. Sci. **87**: 2424-2427.
- STOUTHAMER R., BREEUWER J.A.J. & G.D.D. HURST (1999): *Wolbachia pipientis*: microbial manipulator of arthropod reproduction. — Annu. Rev. Microbiol. **53**: 71-102.
- STROHM E. & A. BORDON-HAUSER (2003): Advantages and disadvantages of large colony size in a halictid bee: the queen's perspective. — Behav. Ecol. **14**: 546-553.
- SUAREZ R.K., DARVEAU Ch.-A., WELCH K.C. Jr., O'BRIEN D.M., ROUBIK D.W. & P.W. HOCHACHKA (2005): Energy metabolism in orchid bee flight muscles: Carbohydrate fuels all. — J. Exp. Biol. **208**: 3573-3579.
- SUAREZ R.K., LIGHTON J.R.B., BROWN G.S. & O. MATHIEU-COSTELLO (1991): Mitochondrial respiration in hummingbird flight muscles. — Proc. Natl. Acad. Sci. **88**: 4870-4873.
- SUAREZ R.K., LIGHTON J.R.B., JOOS B., ROBERTS S.P. & J.F. HARRISON (1996): Energy metabolism, enzymatic flux capacities, and metabolic flux rates in flying honeybees. — Proc. Natl. Acad. Sci. **93**: 12616-12620.
- SUAREZ R.K., STAPLES J.F., LIGHTON J.R.B. & O. MATHIEU-COSTELLO (2000): Mitochondrial function in flying honeybees (*Apis mellifera*): Respiratory chain enzymes and electron flow

- from complex III to oxygen. — *J. Exp. Biol.* **203**: 905-911.
- SUAREZ R.K., STAPLES J.F., LIGHTON J.R.B. & T.G. WEST (1997): Relationships between enzymatic flux capacities and metabolic flux rates: Nonequilibrium reactions in muscle glycolysis. — *Proc. Natl. Acad. Sci.* **94**: 7065-7069.
- SWINDELL W.R. & J.L. BOUZAT (2006a): Selection and inbreeding depression: effects of inbreeding rate and inbreeding environment. — *Evolution* **60**: 1014-1022.
- SWINDELL W.R. & J.L. BOUZAT (2006b): Ancestral inbreeding reduces the magnitude of inbreeding depression in *Drosophila melanogaster*. — *Evolution* **60**: 762-767.
- TAUTZ D. (2004): Phylogeography and patterns of incipient speciation. — In: DIECKMANN U., DOEBELI M., METZ J.A. J. & D. TAUTZ (Eds), Adaptive speciation. Cambridge Univ. Press, Cambridge: 305-321.
- TAUTZ J., MAIER S., GROH C., RÖSSLER W. & A. BROCKMANN (2003): Behavioral performance in adult honey bees is influenced by the temperature experienced during their pupal development. — *Proc. Natl. Acad. Sci.* **100**: 7343-7347.
- TENGÖ J. & G. BERGSTRÖM (1976): Odor correspondence between *Melitta* females and males of their nest parasite *Nomada flavopicta* K. — *J. Chem. Ecol.* **2**: 57-65.
- TENGÖ J. & G. BERGSTRÖM (1977): Cleptoparasitism and odor mimetism in bees: Do *Nomada* males imitate the odor of *Andrena* females? — *Science* **196**: 1117-1119.
- THE HONEYBEE GENOME SEQUENCING CONSORTIUM (2006): Insights into social insects from the genome of the honeybee *Apis mellifera*. — *Nature* **443**: 931-949.
- THOMSON J.D., MADDISON W.P. & R.C. PLOWRIGHT (1982): Behavior of bumblebee pollinators of *Aralia hispida* Vent. (Araliaceae). — *Oecologia* **54**: 326-336.
- THOMSON J.D., SLATKIN M. & B.A. THOMSON (1997): Trapline foraging by bumble bees. II. Definition and detection from sequence data. — *Behav. Ecol.* **8**: 199-210.
- THORNE J.L. & H. KISHINO (2005): Estimation of divergence times from molecular sequence data. — In: NIELSEN R. (Ed.), Statistical methods in molecular evolution. Springer-Verl. New York: 233-256.
- THORP R.W. (1979): Structural, behavioral, and physiological adaptations of bees (Apoidea) for collecting pollen. — *Ann. Missouri Bot. Gard.* **66**: 788-812.
- THORP R.W. (2000): The collection of pollen by bees. — *Plant Syst. Evol.* **222**: 211-223.
- TORCHIO P.F. (1972): *Sapyga pumila* CRESSON, a parasite of *Megachile rotundata* (F.) (Hymenoptera: Sapygidae, Megachilidae). I. Description and immature stages. — *Melanderia* **10**: 1-22.
- TORCHIO P.F. & J. BOSCH (1992): Biology of *Tricrania stansburyi*, a meloid beetle cleptoparasite of the bee *Osmia lignaria propinqua* (Hymenoptera: Megachilidae). — *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **85**: 713-721.
- TRENT C., CROSBY C. & J. EAVEY (2006): Additional evidence for the genomic imprinting model of sex determination in the haplodiploid wasp *Nasonia vitripennis*: isolation of biparental diploid males after X-ray mutagenesis. — *Heredity* **96**: 368-376.
- TUCKER K.W. (1958): Automictic parthenogenesis in the honeybee. — *Genetics* **43**: 299-316.
- TURELLI M., BARTON N.H. & J.A. COYNE (2001): Theory and speciation. — *Trends Ecol. Evol.* **16**: 330-343.
- ULBRICH K. & K. SEIDELMANN (2001): Modeling population dynamics of solitary bees in relation to habitat quality. — *Web Ecol.* **2**: 57-64.
- UNRUH T.R. & R.H. MESSING (1993): Intraspecific biodiversity in Hymenoptera: implications for conservation and biological control. — In: LA SALLE J. & I.D. GAULD (Eds), Hymenoptera and Biodiversity. CAB Int., Oxon-New York: 27-52.
- VAN DOORN G.S., DIECKMANN U. & F.J. WEISSING (2004): Sympatric speciation by sexual selection: a critical evaluation. — *Amer. Naturalist* **163**: 709-725.
- VAN WILGENBURG E., DRIESSEN G. & L.W. BEUKEBOOM (2006): Single locus complementary sex determination in Hymenoptera: an "unintelligent" design? — *Frontiers Zool.* **3**, art. nr. 1: 1-15.
- VÁSQUEZ D.P. & M.A. AIZEN (2004): Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. — *Ecology* **85**: 1251-1257.
- VEREecken N.J., MANT J. & F.P. SCHIESTL (2007): Population differentiation in female sex pheromone and male preferences in a solitary bee. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* **61**: 811-821.
- VEREecken N., TOFFIN E., GOSSELIN M. & D. MICHEZ (2006): Observations relatives à la biologie et à la nidification de quelques abeilles sauvages psammophiles d'intérêt en Wallonie. 1. Observations printanières. — *Parc et Réserves* **61**: 8-13.
- VERHOEFF P.M.F. (1943): Opmerkingen over Hymenoptera aculeata. — *Tijdschr. Ent.* **86**: 39-42.
- VIA S. (2001): Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. — *Trends Ecol. Evol.* **16**: 381-390.
- VIA S. (2002): The ecological genetics of speciation. — *Amer. Nat.* **159** (Suppl.): S1-S7.
- VIEIRA DE JESUS B.M. & C.A. GARÓFALO (2000): Nesting behaviour of *Centris (Heterocentris) analis* (FABRICIUS) in southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae, Centridini). — *Apidologie* **31**: 503-515.
- VOGEL S. (1974): Ölblumen und ölsammelnde Bienen. — *Tropische und subtropische Pflanzenwelt (Mainz)* **7**: 1-267.
- VOGEL S. (1976): *Lysimachia*: Ölblumen der Holarktis. — *Naturwiss.* **63**: 44-45.
- VOGEL S. (1984): The *Diascia* flower and its bee – an oil-based symbiosis in southern Africa. — *Acta Bot. Neerland.* **33**: 509-518.
- VOGEL S. (1986): Ölblumen und ölsammelnde Bienen, zweite Folge. — *Tropische und subtropische Pflanzenwelt (Mainz)* **54**: 1-168.
- WADE M.J. (2001): Maternal effect genes and the evolution of sociality in haplodiploid organisms. — *Evolution* **55**: 844-858.
- WARD S.A. & P.F. KUKUK (1998): Context-dependent behavior and the benefits of communal nesting. — *Amer. Nat.* **152**: 249-263.
- WARNCKE K. (1967): Beitrag zur Klärung paläarktischer *Andrena*-Arten (Hym. Apidae). — *Eos* **43**: 171-318.
- WARNCKE K. (1976): Zur Systematik und Verbreitung der Biengattung *Nomia* LATR. In der Westpaläarktis und dem turkestanischen Becken (Hymenoptera, Apoidea). — *Reichenbachia* **16**: 93-120.
- WASER N.M. & J. OLLERTON (2006): Plant-Pollinator Interactions. From Specialization to Generalization. — Univ. Chicago Press, Chicago-London: 1-445.

- WATT W.B. (1977): Adaptation at specific loci: Natural selection on phosphoglucose isomerase of *Colias* butterflies: biochemical and population aspects. — *Genetics* **87**: 177-194.
- WCISLO W.T. (1987): The roles of seasonality, host synchrony, and behaviour in the evolutions and distributions of nest parasites in Hymenoptera (Insecta), with special reference to bees (Apoidea). — *Biol. Rev.* **62**: 515-543.
- WCISLO W.T. (1990): Olfactory cues in nest recognition by solitary bees (*Lasioglossum figueresi*; Halictidae) as a preadaptation for the evolution of kin associations. — In: VEERESH G.K., MALLIK B. & C.A. VIRAKTAMATH (Eds), *Social Insects and the Environment*. Oxford & IBH Publ. Co., New Delhi: 412-413.
- WCISLO W.T. (1992): Nest localization and recognition in a solitary bee, *Lasioglossum (Dialictus) figueresi* WCISLO (Hymenoptera: Halictidae), in relation to sociality. — *Ethology* **92**: 108-123.
- WCISLO W.T. (1996): Parasitism rates in relation to nest site in bees and wasps (Hymenoptera: Apoidea). — *J. Insect Behav.* **9**: 643-656.
- WCISLO W.T. (1999): Transvestism hypothesis: A cross-sex source of morphological variation for the evolution of parasitism among sweat bees (Hymenoptera: Halictidae). — *Ann. Ent. Soc. Amer.* **92**: 239-242.
- WCISLO W.T. & S.L. BUCHMANN (1995): Mating behaviour in the bees, *Dieunomia heteropoda* and *Nomia tetrazonata*, with a review of courtship in Nomiinae. — *J. Nat. Hist.* **29**: 1015-1027.
- WCISLO W.T. & J.H. CANE (1996): Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. — *Annu. Rev. Entomol.* **41**: 257-286.
- WCISLO W.T., GONZALEZ V.H. & L. ARNESON (2004): A review of deviant phenotypes in bees in relation to brood parasitism, and a gynandromorph of *Megalopta genalis* (Hymenoptera: Halictidae). — *J. Nat. Hist.* **38**: 1443-1457.
- WCISLO W.T., WEST-EBERHARD M.J. & W.G. EBERHARD (1988): Natural history and behavior of a primitively social wasp, *Auplopus semialatus*, and its parasite, *Irenangelus eberhardi* (Hymenoptera: Pompilidae). — *J. Insect Behav.* **1**: 247-260.
- WCISLO W.T., MINCKLEY R.L., LESCHEN R.A.B. & S. REYES (1994): Rates of parasitism by natural enemies of a solitary bee, *Dieunomia triangulifera* (Hymenoptera, Coleoptera and Diptera) in relation to phenologies. — *Sociobiology* **23** (3): 265-274.
- WCISLO W. T., ARNESON L., ROESCH K., GONZALEZ V., SMITH A. & H. FERNANDEZ (2004): The evolution of nocturnal behaviour in sweat bees, *Megalopta genalis* and *M. ecuadoriana* (Hymenoptera: Halictidae): an escape from competitors and enemies? — *Biol. J. Linnean Soc.* **83**: 377-387.
- WERREN J.H. (1993): The evolution of inbreeding in haplodiploid organisms. — In: WILMSEN THORNHILL N. (Ed.), *The natural history of inbreeding and outbreeding*. Univ. Chicago Press, Chicago: 42-59.
- WEST-EBERHARD M.J. (1986): Alternative adaptations, speciation, and phylogeny (a review). — *Proc. Natl. Acad. Sci.* **83**: 1388-1392.
- WEST-EBERHARD M.J. (1989): Phenotypic plasticity and the origins of diversity. — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **20**: 249-278.
- WEST-EBERHARD M.J. (2003): Developmental plasticity and evolution. — Oxford Univ. Press Oxford New York: 1-794.
- WEST-EBERHARD M.J. (2005): Developmental plasticity and the origin of species differences. — *Proc. Natl. Acad. Sci.* **102**, suppl. **1**: 6543-6549.
- WESTERKAMP C. (1996): Pollen in bee-flower relations – Some considerations in melittophily. — *Bot. Acta* **109**: 325-332.
- WESTRICH P. (1989): Die Wildbienen Baden-Württembergs Teil I und II. — Verl. Eugen Ulmer, Stuttgart: 1-972.
- WESTRICH P. (1996): Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. — In: MATHESON A., BUCHMANN St.L., O'TOOLE Ch., WESTRICH P. & I.H. WILLIAMS (Eds), *The conservation of bees*, Linnean Symp. Ser. **18**. Acad. Press London-San Diego-New York-Boston- Sydney-Tokyo-Toronto: 1-16.
- WESTRICH P. & F. AMIET (1996): Der taxonomische Status von *Colletes sierrensis* FREY-GESSNER 1901 mit Beschreibung des noch unbekanntes Männchens (Hymenoptera, Apidae). — *Linzer biol. Beitr.* **28** (2): 1161-1167.
- WHEAT Ch.W., WATT W.B., POLLOCK, D.D. & P.M. SCHULTE (2006): From DNA to fitness differences: sequences and structures of adaptive variants of *Colias* phosphoglucose isomerase (PGI). — *Mol. Biol. Evol.* **23**: 499-512.
- WHITING P.W. (1943): Multiple alleles in complementary sex determination of *Habrobracon*. — *Genetics* **28**: 365-382.
- WHITLOCK M.C. & N.H. BARTON (1997): The effective size of a subdivided population. — *Genetics* **1346**: 427-441.
- WILKINS A.S. (1995): Moving up the hierarchy: a hypothesis on the evolution of a genetic sex determination pathway. — *BioEssays* **17**: 71-77.
- WILLI Y., van BUSKIRK J. & A.A. HOFFMANN (2006): Limits to the adaptive potential of small populations. — *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **37**: 433-458.
- WILLMANN R. (2003): Phylogene und System der Insecta. — In: DATHE H.H. (Hrsg.), *Lehrbuch der Speziellen Zoologie 2. Aufl. Bd. I, Teil 5 Insecta*. Spektrum-Verl. Heidelberg-Berlin: 1-65.
- WILLMER P.G. (1991): Constraints on foraging by solitary bees. — In: GOODMAN L.J. & R.S. FISCHER (Eds), *The behaviour and physiology of bees*. — CAB Int., Wallingford.
- WILLMER P.G. (1993): Thermal constraints on activity patterns in nectar-feeding insects. — *Ecol. Entomol.* **8**: 455-469.
- WILSON E.O. (1971): *The insect societies*. Belknap Press Cambridge-London: 1-548.
- WILSON E.O. (1990): *Success and dominance in ecosystems: The case of the social insects*. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe: 1-104.
- WITTMANN D. & C. SCHLINDWEIN (1997): Micro-foraging routes of *Bicolletes pampeana* (Colletidae) and bee-induced pollen presentation in *Cajophora arechavoletae* (Rosaceae). — *Bot. Acta* **110**: 177-183.
- WONG B.B. M. & F.P. SCHIESTL (2002): How an orchid harms its pollinator. — *Proc. R. Soc.* **B 269**: 1529-1532.
- WRIGHT G.A., SKINNER B.D. & B.H. SMITH (2002): Ability of honeybee, *Apis mellifera*, to detect and discriminate odors of varieties of canola (*Brassica rapa* and *B. napus*) and snapdragon flowers (*Antirrhinum majus*). — *J. Chem. Ecol.* **28**: 721-740.
- WU Z., HOPPER K.R., ODE P.J., FUESTER R.W., TUDA M. & G.E. HEIMPEL (2005): Single-locus complementary sex determination absent in *Heterospilus prosopidis* (Hymenoptera: Braconidae). — *Heredity* **95**: 228-234.

- WUELLNER C.T. (1999): Alternative reproductive strategies of a gregarious ground-nesting bee, *Dieunomia triangulifera* (Hymenoptera: Halictidae). — J. Insect Behav. **12**: 845-863.
- WYMAN L.M. & M.H. RICHARDS (2003): Colony social organization of *Lasioglossum malachurum* KIRBY (Hymenoptera, Halictidae) in southern Greece. — Insect. Soc. **50**: 1-12.
- YANEGA D. (1988): Social plasticity and early diapausing females in a primitively social bee. — Proc. Natl. Acad. Sci. **85**: 4374-4377.
- YOCUM G.D., KEMP W.P., BOSCH J. & J.N. KNOBLETT (2005): Temporal variation in overwintering gene expression and respiration in the solitary bee *Megachile rotundata*. — J. Insect Physiol. **51**: 621-629.
- ZAYED A. & L. PACKER (2005): Complementary sex determination substantially increases extinction proneness of haplodiploid populations. — Proc. Natl. Acad. Sci. **102**: 10742-10746.
- ZAYED A., ROUBIK D.W. & L. PACKER (2004): Use of diploid male frequency data as an indicator of pollinator decline. — Proc. R. Soc. London **B 271**: S9-S12.
- ZDOBNOV E.M. (2006): Quantification of insect genome divergence. — Trends Genet. **23**: 16-20.
- ZDOBNOV E. M., VON MERING CH., LETUNIC I. & P. BORK (2005): Consistency of genome-based methods in measuring Metazoan evolution. — FEBS Lett. **579**: 3355-3361.
- ZETTEL H., HÖZLER G. & K. MAZZUCCO (2002): Anmerkungen zu rezenten Vorkommen und Arealerweiterungen ausgewählter Wildbienen-Arten (Hymenoptera: Apidae) in Wien, Niederösterreich und dem Burgenland (Österreich). — Beitr. Entomofaunistik **3**: 33-58.
- ZHANG S., BOCK F., SI A., TAUTZ J. & M.V. SRINIVASAN (2005): Visual working memory in decision making by honey bees. — Proc. Natl. Acad. Sci. **102**: 5250-5255.
- ZHANG S., SCHWARZ S., PAHL M., ZHU H. & J. TAUTZ (2006): Honeybee memory: a honeybee knows what to do and when. — J. Exp. Biol. **209**: 4420-4428.
- ZUCKERKANDL E. & L. PAULING (1965): Molecules as documents of evolutionary history. — J. Theor. Biol. **8**: 357-366.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Karl MAZZUCCO
Schweizertalstraße 31 A
1130 Wien
Austria
E-Mail: karl.mazzucco@meduniwien.ac.at

Dr. Rupert MAZZUCCO
Evolution and Ecology Program
IIASA – Institute for Applied Systems Analysis
Schlossplatz 1
2361 Laxenburg
Austria
E-Mail: mazzucco@iiasa.ac.at

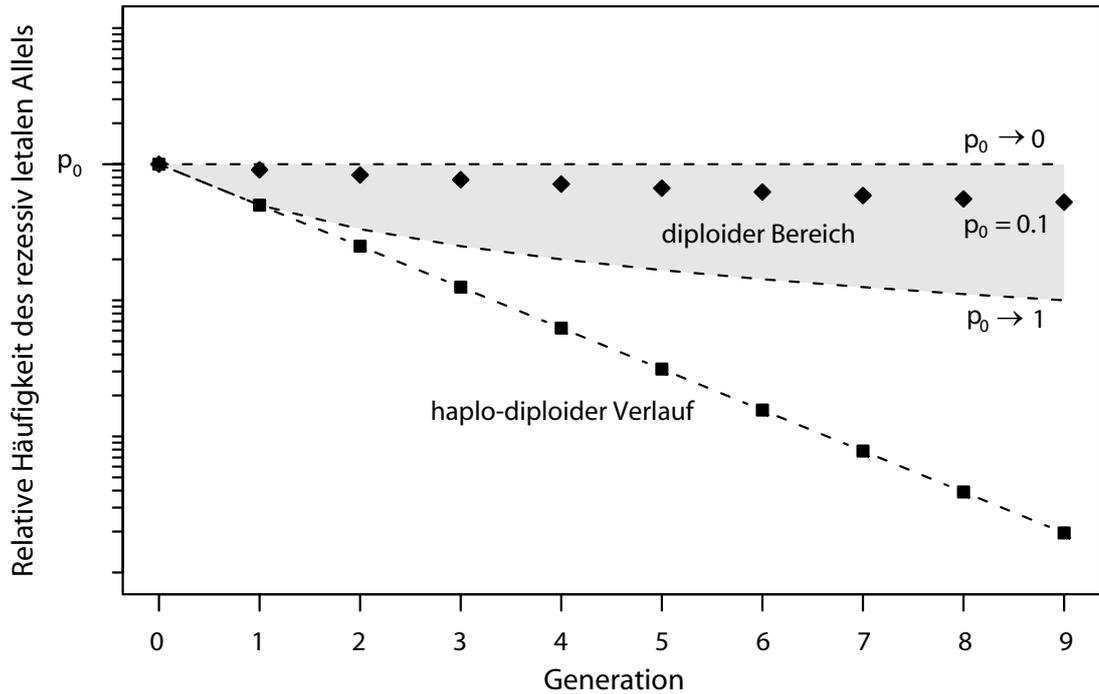


Abb. 1: Relative Häufigkeit eines rezessiv letalen Allels in der Population fortpflanzungsfähiger Weibchen. Im rein diploiden Fall hängt der Abfall von p_0 ab. Im haplo-diploiden Fall stellt sich der Verlauf in der semilogarithmischen Auftragung als Gerade dar.

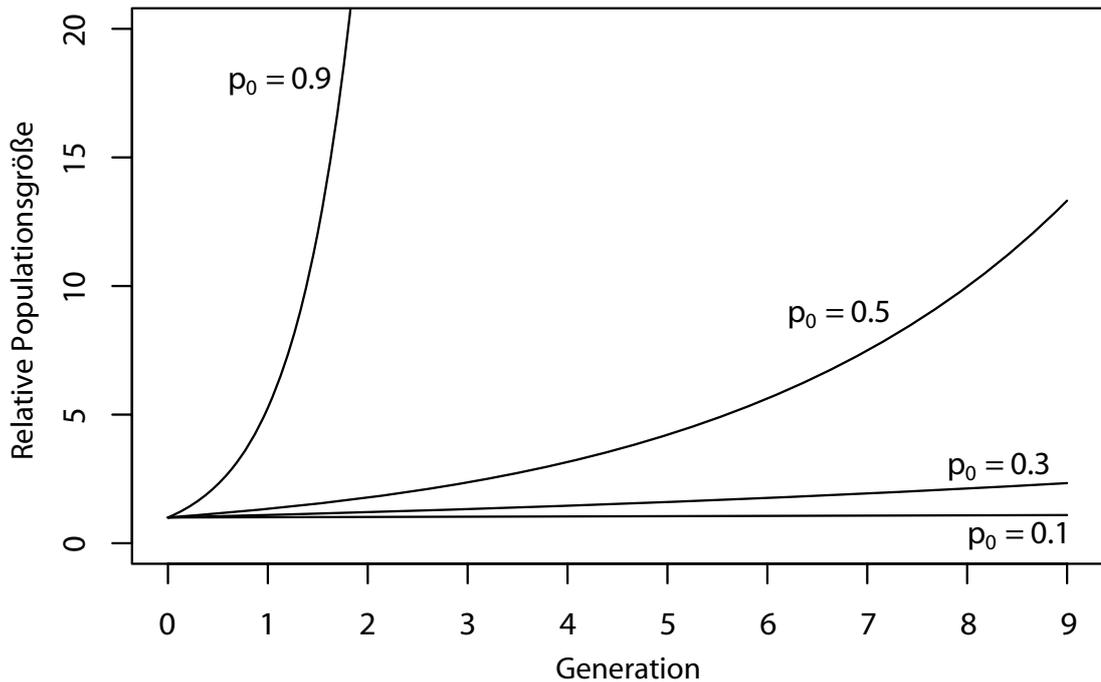


Abb. 2: Verhältnis der Populationsgrößen fortpflanzungsfähiger Weibchen zwischen einer sich haplodiploid und einer sich rein diploid fortpflanzenden Population gleicher Ausgangsgröße. Bei großer Ausgangshäufigkeit p_0 des rezessiv letalen Allels bewirkt der ständige Verlust homozygoter $-/-$ Weibchen aus der diploiden einen deutlich höheren Fortpflanzungserfolg der haplodiploiden Population.

Die Fossilgeschichte der Bienen und ihrer nächsten Verwandten (Hymenoptera: Apoidea)

M. OHL & M.S. ENGEL

Abstract: Fossil history of the bees and their relatives. The bees (Apoidea: Anthophila) first diverged from the spheciform wasps sometime in the later part of the Early Cretaceous, about 125 million years ago. The sister group of the bees is probably the Crabronidae within the paraphyletic Sphecidae, which contains about 90% of the described spheciform diversity. The palaeontological data for sphecids are relatively poorly understood, but support the assumption of an early Cretaceous origin of the Apoidea (bees + sphecids). Cladistic, paleobotanical, and paleoclimatological evidence suggests that the bees and sphecids originated in semi-arid regions of Gondwanaland and diversified from there. By the Late Cretaceous the major lineages had been established and these persisted into the Early Tertiary, with seemingly little affect from the K-T mass extinction event. The bees appear to have experienced more significant losses during the dramatic episode of global cooling marking the Eocene-Oligocene transition (one of the famed, “lesser“ mass extinction events). Indeed, at this time several lineages of eusocial bees became extinct, leaving the four distinctive survivors of the corbiculate bees (i.e., honey bees, bumble bees, orchid bees, and stingless bees). Incorporating these “missing“ tribes into phylogenetic studies supports the single origin hypothesis for eusocial and advanced eusocial behavior within this group of bees. During the Oligocene the bee and sphecid wasp fauna took on a relatively modern appearance and as such can be thought of as the epoch in which the modern bee fauna was born. Bees from the Oligocene and younger deposits provide evidence of localized extinctions (e.g., losses of several genera from the West Indian islands), recent episodes of diversification (e.g., speciation events among the honey bees), and other smaller-scale, evolutionary phenomena.

Key words: Apoidea, Anthophila, Sphecidae, apoid wasps, fossils, geological history.

Einleitung

Es wird häufig übersehen, dass etwa 99% der globalen Lebewelt bereits ausgestorben ist. Organismengruppen erscheinen, diversifizieren sich, existieren für eine gewisse Zeit, bis schließlich ein gewisser Teil der Nachfahren der – bereits ausgestorbenen – Ahnen dieser Organismen wieder ausstirbt, und nicht selten trifft es den größten Teil. Entsprechend sind Aussterbeprozesse ein wesentlicher Faktor der organismischen Evolution, der nachhaltig die biologische Vielfalt formt, aber häufig von Neontologen, besonders von Entomologen, ignoriert wird. Selbst eine oberflächliche Analyse der meisten Insektengruppen zeigt nachdrücklich, dass ein signifikanter Teil der meisten Taxa heute bereits nicht mehr existiert. Dieser historische Abschnitt der organismischen Vielfalt hat erheblichen Einfluss auf unsere Interpretation genealogischer Beziehungen und unser Verständnis biogeografischer Muster und der Evolution biologischer Phänomene. Die paläontologische Dimension der organismischen Evolution ist daher essentieller Teil evolutiver Erklärungen und zeigt die Bedeutung historischer Prozesse für die gegenwärtige Biodiversität. Dies betrifft besonders Aussterbeereignisse, auch wenn diese manchmal nicht durch einen befriedigenden Fos-

silnachweis dokumentiert sind. Unabhängig von der Zahl untersuchter Merkmale, sequenzierter Gene und berücksichtigter rezenter Arten, unser Bild von Evolutionsprozessen bleibt ohne einen paläontologischen Rahmen unvollständig.

Als die wichtigsten Bestäuber von Blütenpflanzen sind die Bienen (Apoidea: Anthophila) eine der ökologische bedeutsamsten Tiergruppen überhaupt und verdienen damit zweifellos besondere Aufmerksamkeit. Einblicke in ihre Evolution – ihr Ursprung und die sich anschließende Diversifikation, die zu ihrer enormen Diversität führenden Faktoren, ihre Biogeografie, sowie die Bedeutung spezifischer Verhaltens- und anderer biologischer Merkmale – sind von zentraler Bedeutung für ein tieferes Verständnis der Rolle der Bienen in dem komplexen Netzwerk der biologischen Vielfalt. Auch wenn heute Bienen immerhin eine globale Artenzahl von mindestens 20.000 erreichen (MICHENER 2000), ist dies zweifellos nur ein Bruchteil der Arten, die seit ihrem ersten Auftreten vor etwa 125 Millionen Jahren existiert haben. Der erdgeschichtliche Blick auf die Bienen schließt die Frage nach dem Ursprung der Bienen ein, was in moderner Terminologie gleichbedeutend ist mit der Frage nach ihren nächsten Verwand-

ten. Es ist heute unzweifelhaft, dass dies die Grabwespen (Apoidea: Sphecidae) oder eine ihrer Teilgruppen sind (Abb. 1). Erst die paläontologische Betrachtung der Stammesgeschichte der Bienen und ihrer Grabwespen-Verwandten erlauben tiefere Einblicke in die historischen Prozesse, die zur heutigen globalen Diversität, aber auch zur Entstehung hochkomplexer Verhaltensstrategien, wie beispielsweise der Evolution von Sozialität bei Bienen, geführt haben. Bienen- und Grabwespenfossilien sind selten, aber ihre Zahl hat im Laufes des letzten Jahrzehnts dramatisch zugenommen (ENGEL 2001a; OHL 2004). In der vorliegenden Arbeit wollen wir zusammenfassen, was uns die bisher bekannten Fossilien von Bienen und Grabwespen über ihre wechselhafte Geschichte zu erzählen haben.

Ursprünge: Eine Gondwana-Story

Woher kommen die Bienen? Die Bienen, oder Anthophila, sind eine stark abgeleitete Gruppe der Überfamilie Apoidea, die wiederum eine abgeleitete Gruppe der aculeaten Hymenopteren sind, der so genannten Wehrstachelimmen. Die Aculeata (eine Teilgruppe der Vespomorpha innerhalb der Apocrita, derjenigen Wespen mit Einschnürung zwischen dem ersten und zweiten Abdominalsegment, also mit Wespentaille) sind fossil seit der frühesten Kreide bekannt. Auch wenn die bereits ausgestorbene, spät-jurassische Überfamilie Bethyloynoidea (innerhalb der Paraculeata) wahrscheinlich in die Stammgruppe der Aculeata gehört, sind eindeutig den Aculeata angehörende Fossilien erst seit der Unterkreide bekannt. Aus dieser Zeit gibt es diverse Fossilnachweise basaler Aculeaten, insbesondere zahlreiche morphologisch ursprüngliche Chrysidoidea und Vespoidea, aber auch einige auffallend urtümliche Vertreter der Angarosphecidae, die wahrscheinlich Stammgruppenvertreter der Apoidea, also von Grabwespen und Bienen, sind. Unter den hochrangigen Teilgruppen der Grabwespen sind wahrscheinlich die Crabronidae (z. B. PRENTICE 1998; MELO 1999) oder eine Teilgruppe der Crabronidae (z. B. ALEXANDER 1992; OHL & BLEIDORN 2006) die nächsten Verwandten der Bienen (Abb. 1). Die so genannten „höheren“ Grabwespen (das sind die Crabronidae und Sphecidae im engeren Sinne) erscheinen im Fossilbefund in der späteren Phase der Unterkreide. Die ältesten, definitiven Vertreter der Crabronidae stammen aus dem Bumesischem Bernstein der obersten Unterkreide (Alb) (ANTROPOV 2000; ENGEL pers. Beob.) und sind nicht notwendigerweise ursprüngliche Vertreter dieser Familie. Dies bedeutet, dass die Crabroniden-Bienen-Aufspaltung zu einem Zeitpunkt von vor mehr als 110 Millionen Jahren stattgefunden haben muss. Auf der Basis des gesamten Fossilnachweises von Grabwespen scheint dieser Zeitpunkt bei eher 120-125 Millionen Jahren zu liegen und gibt uns so ei-

ne Näherung an das Maximalalter der Bienen. Da fossile Reste von Halictinen-Nestern bereits aus der frühesten Oberkreide (Cenoman) und ein Ganzkörperfossil einer abgeleiteten, corbiculaten Apinae aus der Oberkreide (Abb. 2a; *Cretotrigona prisca*) nachgewiesen sind, haben anscheinend die Bienen vergleichsweise schnell nach ihrer Entstehung eine enorme Diversifikation erfahren. Entsprechend viele kladogenetische Ereignisse haben in der Zeit zwischen der Entstehung der Bienen und dem Auftreten von Halictinen und Meliponinen später in der Kreide stattgefunden. Trägt man diese Fossilnachweise auf einen aktuellen Stammbaum der Apoidea auf und kalibriert man diesen mit Hilfe fossiler Sphecidae (im engeren Sinne), Crabronidae, den Halictinen-Nester und schließlich der oberkreidezeitlichen Meliponine, ergibt sich ein Zeitfenster von etwa 110-95 Millionen Jahre vor heute für die hauptsächlichsten Diversifikationsereignisse der Bienen (Abb. 1), was bemerkenswert gut mit der hervorragend dokumentierten, adaptiven Radiation der Blütenpflanzen übereinstimmt.

In welchem geografischen Gebiet der Erde fand nun die Entstehung der Bienen und ihre erste Diversifikation mutmaßlich statt? Die begrenzten Belege scheinen darauf hinzudeuten, dass die ursprünglichen Bienen (und Grabwespen) eine Gondwana-Verbreitung hatten. Heutzutage kommen Bienen und Grabwespen in einer großen Zahl unterschiedlicher Habitats vor, vom dichten, tropischen Urwald, den Steppen und Wäldern der gemäßigten Zonen, bis hin zu den ariden Wüsten. Eine Analyse der Habitatpräferenzen der meisten morphologisch ursprünglichen Bienen- und Grabwespengruppen deutet daraufhin, dass der Ursprung der Bienen und der Apoidea klimatisch in ariden, subtropischen bis gemäßigten Regionen zu vermuten ist (ENGEL 2001a). Es ist in der Tat so, dass viele rezente reliktdäre Bienenengruppen auch heute noch in derartigen Habitats leben, z. B. viele Paracolletinae, die Scaptrinae, einige Diphaglossinae, die Penapini, einige ursprüngliche Andreninae, die Euerbstiinae, Meganomiinae, Fideliini, Pararhophitini, einige ursprüngliche Lithurginae und schließlich die Manueliini. Ähnliches gilt auch für offenbar reliktdartig verbreitete Grabwespengruppen, so beispielsweise einige Dolichurini, die meisten ursprünglichen Sphecini, Astatini und Dinetini, Laphyragogini, Entomosericini, sowie einige andere Gruppen. Da die Bienen sich irgendwann im späteren Verlauf der frühen Kreide von den Grabwespen-Vorfahren abgetrennt haben, sollte man für diese geologische Zeit das Vorkommen entsprechender Habitats erwarten. Es ist in der Tat so, dass die allgemeine Durchschnittstemperatur der Erde damals signifikant höher war als heute und dass die warmen Regionen sich weit in Richtung der Pole erstreckten. Wahrscheinlich haben sich zudem die Angiospermen ursprünglich in den trockenen Teilen Gondwanas entwickelt und diversifiziert (RAVEN & AXELROD 1974; TAYLOR & HICKEY

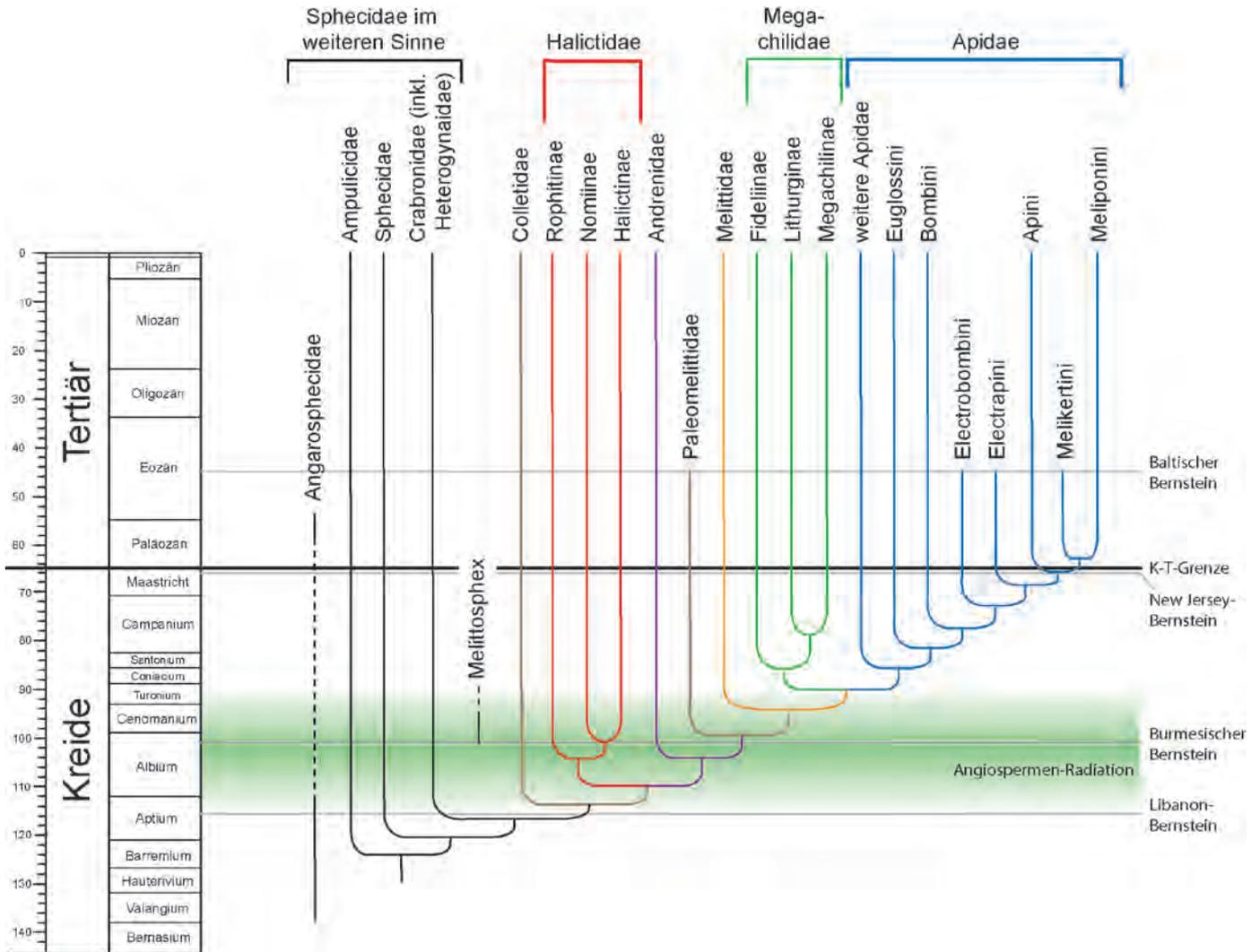


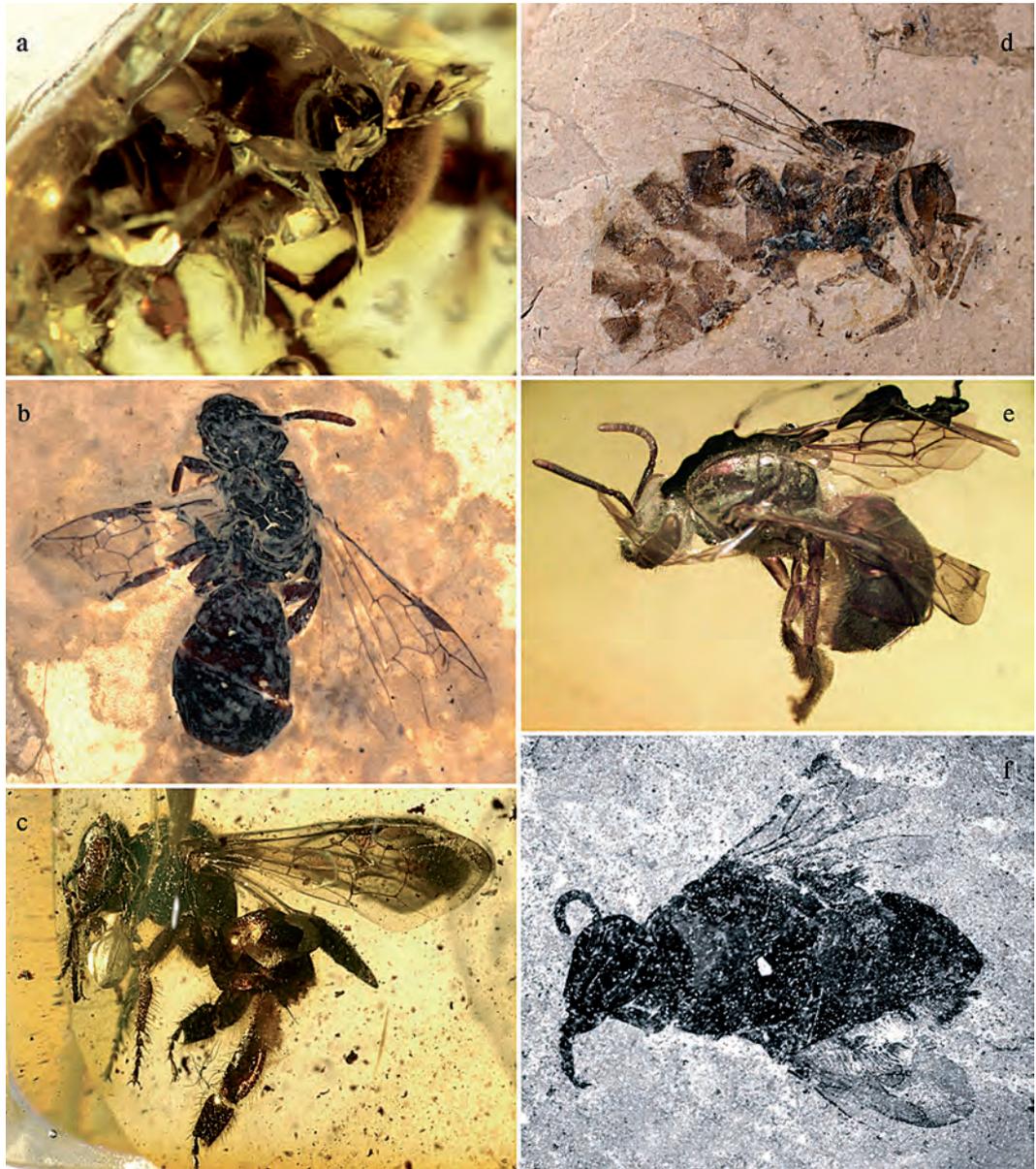
Abb. 1: Verwandtschaftsschema der Apoidea mit geologischer Zeitachse und Kennzeichnung einiger wesentlicher Insektenfundlagerstätten und dem mutmaßlichen Zeitabschnitt der Hauptphase der Angiospermenradiation. Zusammengefasst nach mehreren Autoren (Details im Text).

1992), und diese Hypothese ist ein wichtiges Puzzleteil für die Rekonstruktion der Ursprungsregion von Bienen und Grabwespen. Aber erst die Kombination dieser drei Elemente – die paläoklimatischen Daten im Zusammenhang mit der mutmaßlichen Habitatpräferenz der „Protobiene“ und die frühe Angiospermen-Radiation – ist die Grundlage für eine robuste historisch-geografische Hypothese (ENGEL 2001a). Ursprüngliche Linien wie die Paracolletinae schafften es, sich weit über die südlichen Kontinente auszubreiten bevor die Landmassen sich trennten. Vorfahren anderer Bienen Gruppen dagegen differenzierten sich entweder erst später in der mittleren Kreide (als die Bedeutung von Meeresarmen zwischen den neu entstandenen Kontinenten als isolierende Barriere dramatisch zunahm), oder sie starben zu einem nicht geringen Teil deutlich später in der Kreide oder – was noch wahrscheinlicher ist – erst im Tertiär beim Übergang vom Eozän zum Oligozän aus. Die Fideliinae

beispielsweise waren mit Sicherheit einst weit verbreitet, aber nachdem sich im Tertiär das globale Klima signifikant änderte, beschränkt sich seitdem ihre Verbreitung auf Reliktvorkommen in Chile, Marokko (entlang des Atlas-Gebirges) und in Afrika südlich der Sahara, wo entsprechende trocken-warme Habitate weiterhin zur Verfügung standen und noch stehen (ENGEL 2002, 2004a). Es ist daher wahrscheinlich so, dass hohe Aussterberaten einen erheblichen Teil der gegenwärtigen Bienen-Biogeografie erklären können. Viele Insektengruppen mit „südlich-disjunkter“ Verbreitung zeigen in Wirklichkeit ein „südlich-reliktäres“ Vorkommen (siehe Beispiele in GRIMALDI & ENGEL 2005), und dies scheint bei vielen Bienen Gruppen zutreffen.

Bienen sind letztlich nichts anderes als pollenophage, also pollenfressende Wespen, deren Larven sich im Gegensatz zu ihrer Wespen-Verwandtschaft von einer

Abb. 2a-f: Verschiedene fossile Bienen. **(a)** *Cretotrigona prisca* (MICHENER & GRIMALDI) (New Jersey-Bernstein; Oberkreide: ENGEL 2000a). **(b)** *Halictus* sp. (Rubielos de Mora-Becken, Spanien; Frühes Miozän: ENGEL & PEÑALVER 2006). **(c)** *Melissites trigona* ENGEL (Baltischer Bernstein, Mittleres Eozän: ENGEL 2001a). **(d)** *Apis henshawi* COCKERELL (Rott, Deutschland; Oligozän: ENGEL 1998). **(e)** *Oligochlora eickworti* ENGEL (Dominikanischer Bernstein, Frühes Miozän: ENGEL 1996). **(f)** *Protobombus messelensis* ENGEL & WAPPLER (Messel, Deutschland; Mittleres Eozän: WAPPLER & ENGEL 2003). Copyright von Abb. 2a-f: M.S. Engel.



Pollen-Nektar-Mischung statt von toten oder gelähmten Körpern verschiedener Arthropodengruppen ernähren. Wie aber könnte der folgenschwere Übergang von zoophager zu phytophager Larvenernährung stattgefunden haben? Diese Frage ist eng verknüpft mit den Fragen, wie Bienen überhaupt entstanden sind und wie die erste Biene – die Protobiene – aussah. Die adulte Protobiene wird mäßig robust gewesen sein, mit mäßiger Behaarung, einer kurzen Zunge und einer breiten Glossa, ganz so wie es bei den meisten Grabwespen der Fall ist (ENGEL 2001a). Pollen wurde äußerlich transportiert (und nicht in einem Kropf wie bei Hylaeinen und Euryglossinae), und das Weibchen wird ein einfaches Bodennest angelegt haben, das in eine oder nur wenige Brutzellen mündet, denen die zellophanartige Auskleidung fehlt, wie sie von heutigen Colletidae bekannt ist (ENGEL 2001a). Wie es dazu kam, dass die Protobiene begann, Pollen statt tierischer Beute als Larvennahrung

einzutragen, ist unklar. Es scheint aber sinnvoll zu sein, von der Zwischenstufe einer omnivoren Larve auszugehen. Es ist denkbar, dass Wespen, nachdem sie ihre Beute auf frühen Angiospermen-Blüten gefangen haben und in ihre Nest zurückkehrten, oder zumindest ihre Beute erheblich von Pollen bedeckt waren. In der frühesten Phase geschah die larvale Pollenaufnahme daher rein zufällig, während die Arthropodennahrung weiterhin die primäre Nährstoffquelle der Larven blieb (ENGEL 2001a). Nachdem die Wespenlarve also zufällig die Möglichkeit bekommen hatte, Pollen aufzunehmen und dann auch als Proteinquelle zu verwerten, war es nur noch ein kurzer Weg, bis Pollen als Larvennahrung die primäre und bald einzige Nahrungsquelle wurde. Eine weibliche Grabwespe (oder Protobiene) konnte auf diese Weise die aufwändige Suchzeit nach Larvennahrung reduzieren, weil Blüten mit auffälligen Signalen um Bestäuber werben (wie sie es in der Kreide bereits für Kä-

fer- und Fliegenbestäuber getan haben) und weil tierische Beute mobil ist und aktiv versucht, sich vor dem Jäger zu verstecken. Die Bedeutung anderer, negativer Konsequenzen, wie beispielsweise das Risiko von Verletzungen oder sogar Tod des Larvennahrung suchenden Weibchens durch wehrhafte, sich selbst verteidigende Beute, nimmt durch die Bevorzugung pflanzlicher Nahrung ebenfalls signifikant ab. Im Rahmen eines solchen Szenarios würde ein entsprechender Selektionsdruck den Übergang von tierischer Larvennahrung von Grabwespen zu obligatorisch-vegetarischer Ernährung von Bienen deutlich begünstigen (ENGEL 2001a). Diese bescheidenen unterkreidezeitlichen Anfänge waren der Ausgangspunkt für die Diversifikation der Apoidea zu einer der bedeutendsten und vielfältigsten Insektengruppen überhaupt.

Grabwespen: Die liebe Verwandtschaft

Grabwespen sind mit etwa 10.000 derzeit bekannten Arten ebenfalls sehr umfangreich und stellen sich als eine morphologisch und verhaltensbiologisch sehr heterogene Wespengruppe dar. Als Adulte sind alle Grabwespen-Arten Blütenbesucher und ernähren sich von Pollen und Nektar. Die Weibchen tragen für ihre Nachkommenschaft durch Stiche gelähmte Arthropoden ein, die sehr unterschiedlichen systematischen Gruppen angehören können, die häufig aber für die einzelnen Grabwespen artspezifisch sind. Bis auf sehr wenige Ausnahmen (die südamerikanische Gattung *Microstigmus*) bauen alle Grabwespen Einzelnester, auch wenn diese nicht selten in umfangreichen Nestaggregationen vorkommen. Die kleinsten Grabwespenarten haben eine Körperlänge von kaum mehr als 1,0 Millimeter, während die größten Arten über 50 Millimeter lang werden können.

Im Gegensatz zu Bienen, die eine ganze Reihe typischer Erkennungsmerkmale aufweisen, ist es nicht möglich, auch nur ein Einzelmerkmal zu nennen, an dem Grabwespen als Grabwespen erkannt werden können. Dies ist kein artifizielles Problem sondern liegt in den Grabwespen selbst begründet (Abb. 1). Phylogenetische Untersuchungen haben unzweifelhaft gezeigt, dass es sich bei den Grabwespen nicht um ein natürliches Taxon handelt, das auf eine, ihr allein angehörende Stammart zurückgeht (z. B. PRENTICE 1998; MELO 1999; OHL & BLEIDORN 2006). Vielmehr sind die Grabwespen eine künstliche Gruppierung von in altertümlichen (plesiomorphen) Merkmalen ähnlichen Arten, die daher auch kein einmaliges Eigenmerkmal (Apomorphie) besitzen. Der paraphyletische, also nicht-natürliche Status der Grabwespen hat dabei verschiedene Implikationen für das Verständnis ihrer Evolution.



Abb. 3a-b: Blattschneider-Bienen (*Megachile* spp.) und ihre Spuren. **(a)** Eine häufige *Megachile*-Art in Kansas (USA). **(b)** Ein Dicotyledonen-Blatt aus dem mittleren Eozän mit auf Blattschneider-Bienen zurückgehenden Beschädigungen (WAPPLER & ENGEL 2003). Copyright von Abb. 3a-b: M.S. Engel.

Da kein Zweifel daran besteht, dass Grabwespen und Bienen zusammen ein durch zahlreiche evolutive Innovationen gut begründetes Monophylum sind (das üblicherweise den Namen Apoidea trägt), impliziert der paraphyletische Status der Grabwespen, dass nicht die gesamten Grabwespen die Schwestergruppe der Bienen sein können, sondern nur ein Teil. Welches aber dieser Teil ist, wird weiterhin kontrovers diskutiert. Es scheint allerdings vieles dafür zu sprechen, dass es sich um die so genannten Crabronidae handelt, die mit etwa 9000 beschriebenen Arten etwa 90% des Artenspektrums aller Grabwespen umfassen (Abb. 1; OHL & BLEIDORN 2006).

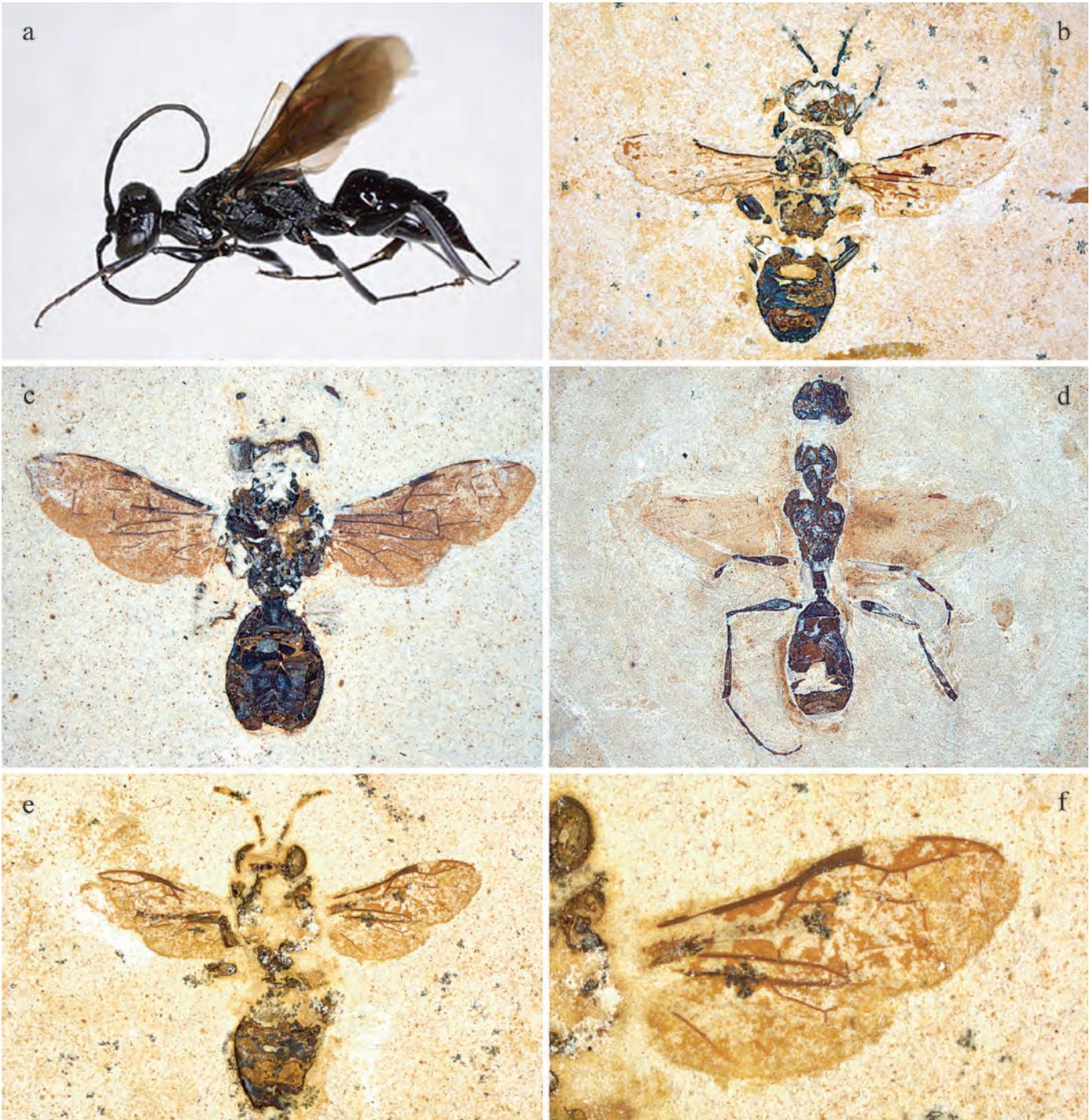


Abb. 4a-f: (a) Weibchen einer unbeschriebenen, rezenten *Dolichurus*-Art von Papua Neuguinea (Bishop Museum, Honolulu); (b-f) fossile Apoidea aus der Santana-(oder Crato-)Formation aus Brasilien, Unterkreide, Aptium bis Albium: (b) *Angarosphex magnus* (DARLING) (Museum für Naturkunde, Berlin, Nr. MB.I.2009); (c) *Angarosphex* sp. (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Nr. 66300); (d) mögliche Ampulicidae (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Nr. 66294); (e-f) *Angarosphex parvus* (DARLING) (Museum für Naturkunde, Berlin, Nr. MB.I.2010): (e) Habitus; (f) Flügeldetail. Copyright von Abb. 4a-b, e-f: M. Ohl; Abb. 4c-d Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart.

Die Paraphylie der Grabwespen, und damit das Fehlen apomorpher, also abgeleiteter Eigenmerkmale der Grabwespen führt dazu, dass Fossilien, selbst wenn sie unzweifelhaft den Aculeata oder sogar den Apoidea zugeordnet werden können, im Grunde nicht positiv als Grabwespen erkennbar sind. Erst die Merkmalskombi-

nation „Besitz der Apomorphien der Apoidea“ und „Fehlen der Apomorphien der Bienen“ charakterisieren eine Grabwespe unzweifelhaft. Eine der wichtigsten Apomorphien der Apoidea aber, der Besitz eines abgerundeten Pronotallobus am Thorax, ist bei Fossilien, insbesondere bei Sedimentfossilien mit dorsoventraler

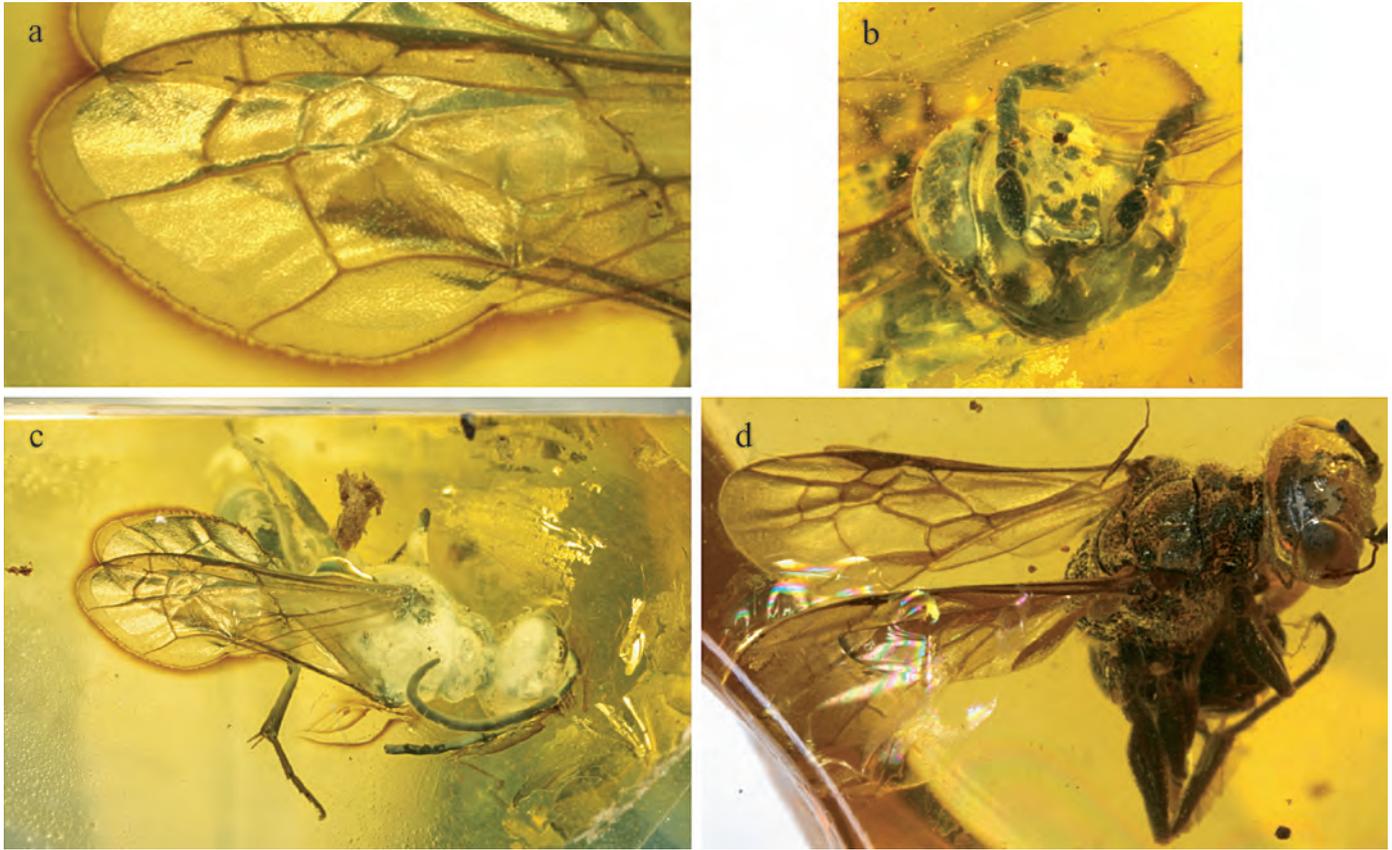


Abb. 5a-d: (a-c) *Dolichurus heevansi* OHL (Baltischer Bernstein, Mittleres Eozän; OHL 2004). (a) linker Vorderflügel mit Details der Flügelladerung. (b) Kopf in Frontalansicht mit charakteristischer Frontalplatte zwischen den Antennenbasen. (c) Gesamthabitus. (d) *Protodolichurus* sp. (Baltischer Bernstein, Mittleres Eozän; Privatsammlung Janzen). Abb 5a-c aus OHL 2004, Journal of the Kansas Entomological Society. Copyright von Abb. 5d: M. Ohl.

Kompression, häufig nicht erkennbar. Zusätzlich scheinen die Angarosphecidae, mutmaßliche Stammgruppenvertreter der Apoidea, zumindest teilweise keinen Pronotallobus zu besitzen, so dass sie hierin ursprünglicher zu sein scheinen als die rezenten Grabwespen. Aus pragmatischen Gründen wurden daher fossile Aculeata mir Grabwespen-ähnlicher Flügelladerung und ohne die Apomorphien der Bienen oder eines der Teiltaxa der Vespoidea in der mit Sicherheit ebenfalls paraphyletischen Gruppe der Angarosphecidae zusammengefasst. Außer der generellen Übereinstimmung im allgemeinen Körperbau und besonders der Flügelladerung, was auch eine Plesiomorphie sein oder auf Konvergenz zurückgehen kann, gibt es wenige Argumente, die für eine definitive Position der meisten frühkretazischen „Grabwespen“ innerhalb der Apoidea oder der Aculeata sprechen.

Das älteste, zweifellos den Apoidea angehörende Fossil entstammt dem Libanesischem Bernstein (Apt; Abb. 1) und zeigt einige der Apomorphien der Apoidea und auch der Ampulicidae (siehe OHL 2004). Die meisten der anderen, als Grabwespen interpretierten Kreidefossilien gehören ebenfalls zu den Ampulicidae (z.B. *Gallosphex cretaceus* SCHLÜTER, 1978, aus Französischem

Bernstein, oder die Arten der Apodolichurini, Cretampulicini und Mendampulicini (ANTROPOV 2000)) oder den paraphyletischen Angarosphecidae. Nur wenige kretazische Arten wie zum Beispiel *Lisponema singularis* EVANS, 1969 zeigen trotz ihres reduzierten Merkmalssets Affinitäten zu anderen, rezenten Grabwespentaxa höheren Ranges.

Es ist bemerkenswert, dass *Eosphecium naumanni* BROTHERS & ARCHIBALD, 2000 aus dem frühen Eozän Kanadas als Vertreter der Angarosphecidae gesehen wird (PULAWSKI et al. 2000). Dies ist damit der erste Nachweis der Angarosphecidae aus dem Känozoikum, während diese Gruppe bislang nur aus kreidezeitlichen Fundstätten bekannt geworden ist (Abb. 1). Die genaue phylogenetische Bedeutung der Angarosphecidae aber ist weiterhin unklar und bedarf einer detaillierten phylogenetischen Analyse.

Auch wenn anzunehmen ist, dass wegen des frühkreidezeitlichen Entstehens der Bienen die hauptsächlichen Linien der Grabwespen ebenfalls in der frühen Kreide entstanden sein dürften, sind die meisten Grabwespentaxa erst aus dem Känozoikum bekannt. Der Baltische Bernstein (Abb. 1, 2c, 5a-d) liefert hier eine enorme Zahl an Grabwespen-Inklusen, wobei naturge-

mäß kleine, holznistende Arten bei weitem überwiegen. Dies betrifft insbesondere viele Arten der Crabronini (z. B. die Gattung *Crossocerus* und Verwandte), die erst zu einem Bruchteil wissenschaftlich erfasst sind (OHL, pers. Beob.). In Bernstein sehr viel seltener, aber dank auffälliger morphologischer Merkmale meist gut erkennbar, sind die auf Baumrinde schnell laufenden oder fliegenden Schabenjäger der Familie Ampulicidae (Abb. 4a, 5a-d; siehe z. B. OHL 2004).

Viele Grabwespen, besonders die verhältnismäßig ursprünglichen Vertreter der Sphecidae im engeren Sinne, besitzen eine bedeutende Körpergröße, und es ist daher wenig wahrscheinlich, dass sie in Harzen konserviert werden. Einige oligozäne und miozäne Fossilien sind den rezenten Gattungen *Ammophila* und *Sphex* zugeordnet worden, aber diesen Interpretationen liegen meist oberflächliche Ähnlichkeiten des allgemeinen Körperbaus und der Flügeladerung zugrunde.

Für Grabwespen ist generell die paläoentomologische Datenbasis sehr viel schlechter als für Bienen, was unter anderem auch an systematischen Problemen der Erkennung der Grabwespen selber liegt. Darüber hinaus sind aber fossile Grabwespen bislang nur wenig beachtet worden, und insbesondere übergreifende, paläobiologische und paläoökologische Untersuchungen von Grabwespen fehlen bislang völlig. Es ist aber zu erwarten, dass die Fossilgeschichte der Grabwespen zahlreiche interessante Aspekte liefern kann, und insbesondere in Hinsicht auf die Entstehung der Bienen und ihrer Grabwespen-Schwestergruppe ist ein genauerer Blick auf fossile Grabwespe zweifellos nutzbringend.

Melittosphex – To bee or not to bee

Der jüngst publizierte Nachweis einer Biene aus Kreide-Bernstein (POINAR & DANFORTH 2006) ist ein bemerkenswerter Beitrag zur Fossilgeschichte der Apoidea. Das Fossil wurde mit großem Aufhebens als die „älteste fossile Biene“ in *Science* publiziert und erfuhr dadurch breite mediale Aufmerksamkeit. Aber ist diese Biene wirklich eine Biene? Es macht den Eindruck, als hätten die Autoren die Definition von „Biene“ auf bestimmte Merkmale einschränken müssen, um *Melittosphex* zur Biene zu „machen“. Die definitorisch derart erweiterten Bienen schließen nun Organismen ein, die die zentrale ökologische Funktion der Bienen – besonders ihre mutualistische Verbindung mit den Blütenpflanzen – besitzen können oder auch nicht. Während traditionell in den Bienen vorwiegend vegetarische Abkömmlinge von Grabwespen gesehen werden, also adulte Organismen, die Pollen und Nektar sammeln, der dann von den Bienenlarven konsumiert wird, begründen POINAR & DANFORTH ihre Zuweisung des kritischen Fossils zu den Bie-

ne einzig mit gefiederten Haaren und einem leicht verbreiterten Hinterbasitarsus. Grundsätzlich kann aber nicht ausgeschlossen werden, dass *Melittosphex* genau wie andere Grabwespen räuberisch gewesen sein mag. So wird ihr Status als Biene einzig durch ihre offenbar enge verwandtschaftliche Beziehung zu den eigentlichen Bienen bestimmt, aber nicht durch den Nachweis eigentlicher Bienenmerkmale. Die Behauptung, gefiederte Haare würden notwendigerweise Pollensammeln implizieren, ist falsch, da es räuberische bzw. parasitische, also nicht-pollensammelnde Wespen mit derartigen Haaren gibt, wie z.B. bei Sapygiden und Mutilliden, während andere Wespen wie die Masarinen, eine Crabronide und auch einige Bienen auch ohne gefiederte Haare sehr erfolgreich Pollen sammeln. Das einzige verfügbare Individuum von *Melittosphex* ist zudem ein verhältnismäßig schlecht erhaltenes Männchen, und es ist eben dieses Geschlecht, das selbst wenn es eine Biene wäre, keinen Pollen sammelt und als Larvennahrung transportiert. Jeder Pollen auf diesem Tier, so er denn wirklich vorhanden ist, wird daher zufällig auf den Körper gelangt sein. Die meisten aculeaten Hymenopteren beiderlei Geschlechts besuchen regelmäßig Blüten, um selber Nektar zu konsumieren, nicht aber, um Pollen für ihre Larven zu sammeln. Es gibt daher keinerlei Hinweis darauf, dass *Melittosphex* seine Brutzellen mit Pollen proviantiert hat. Dies allerdings ist ein grundsätzliches Problem der Interpretation von Stammgruppen-Fossilien und impliziert die Frage, ab welchem Punkt in der Phylogese der Apoidea wir von „Biene“ und nicht mehr von „Wespe“ sprechen wollen. Diese Abgrenzung ist zweifellos in gewisser Weise willkürlich, aber wo immer wir sie setzen, können fossile Stammgruppenvertreter erwartet werden, die zwar bereits einige Merkmale der „Bienen“ besitzen, in anderen aber den plesiomorphen Zustand der Grabwespen repräsentieren. Bemerkenswerterweise wurde diese „Falle“ möglicher Fehlinterpretationen von kreidezeitlichen Stammgruppenvertretern der Anthophila bereits von ENGEL (2001a: S. 155–158) vorhergesehen, und POINAR & DANFORTH scheinen genau in diese Falle geraten zu sein. Aus unserer Sicht ist das einzige wirklich verlässliche Merkmal zur Abgrenzung von Bienen und Wespen die Spezialisierung auf Pollennahrung durch die Larven, und fehlt diese, haben wir nichts anderes als spezielle Wespen. Da Hinweise auf vegetarische Larvennahrung von *Melittosphex* komplett fehlen und vor dem Hintergrund, dass die phylogenetische Position von *Melittosphex* offensichtlich außerhalb der „wahren“ Bienen anzunehmen ist, sollte *Melittosphex* als das gesehen werden, was das Fossil wirklich ist – nur eine weitere, apoide Wespe aus der Kreide, die einer Biene oberflächlich ähnlich ist. Man begibt sich auf unsicheres Pflaster, wenn das Set an Merkmalen, das ein bestimmtes Taxon charakterisiert,

willkürlich verändert wird. POINAR ist bekannt dafür, durch Erweiterung oder Einschränkung von Merkmalssets Taxa neu zu umfassen, um bestimmte Fossilien zu den jeweils ältesten, oder eben nicht den ältesten einer bestimmten Gruppe zu „machen“. Jüngst wurde beispielsweise *Sphecomyrma* aus den „Ameisen“ ausgeschlossen, um die zeitliche Verbreitung der Ameisen auf das Tertiär zu beschränken (POINAR et al. 1999; GRIMALDI & AGOSTI 2000). Sollen also Bienen all diejenigen Organismen sein, die einen leicht verbreiteten Hinterbasitarsus besitzen, dessen biologische Funktion unklar ist? Oder sind Bienen nicht eher diejenigen ökologisch-dominanten, apoiden Wespen, deren Adulte Pollen und Nektar als alleinige Larvennahrung eintragen? Die Antwort auf diese Fragen ruht bereits unfreiwillig in dem für dieses Fossil gewählten, ziemlich passenden Namen, *Melittosphex*, der „Bienenwespe“ oder „Bienen-ähnliche Wespe“ bedeutet.

Das Ende des Mesozoikums naht

Zum Ende der Kreidezeit waren alle großen Bienen- und Grabwespenlinien (also die typischerweise als Familien, Unterfamilien und wahrscheinlich viele der als Tribus kategorisierte Gruppen) bereits vorhanden oder zumindest durch fossile Stammgruppen-Vertreter nachweisbar (Abb. 1). Die Pflanzen der zweiten Hälfte der Kreide zeigten bereits eine bedeutende Vielfalt apomorpher Reproduktionsstrukturen in Anpassung an spezialisierte Bestäuber (CREPET 1996). An fossilen Blüten der Oberkreide ist bereits die enge strukturelle Verknüpfung mit Bienenbestäubern (Apinae) erkennbar, was gleichzeitig auch ein Beleg für das Vorhandensein recht stark abgeleiteten Bienen zu dieser Zeit ist (CREPET & NIXON 1998). Auch wenn mesozoische Körper- und Spurenfossilien von Bienen selten sind, ist die Diversität an Bienen in der späten Kreide bereits bedeutend. Dies belegen insbesondere das Auftreten von Halictinen-Nestern aus der frühesten Oberkreide (Cenoman) von Arizona (ELLIOTT & NATIONS 1998), einer Reihe von Bienennestern verschiedener Familien und Unterfamilien aus der Oberkreide des südlichen Südamerikas (GENISE & VERDE 2000, und schließlich das Auftreten einer abgeleiteten Bienengruppe (Meliponini) aus oberkreidezeitlichem Bernstein von New Jersey (MICHENER & GRIMALDI 1988; ENGEL 2000a: Abb. 1a). Schon allein die Meliponine des New Jersey-Bernsteins, *Cretotrigona prisca* (MICHENER & GRIMALDI), zeigt, dass die wesentlichen, cladogenetischen Phasen der Evolution der Hauptlinien der Bienen bis zum Ende der Kreide abgeschlossen waren.

Das Ende der Kreidezeit ist durch ein Massensterben vieler Organismengruppen gekennzeichnet, das allgemein als Folge des Einschlags eines oder mehrerer extraterrestrischer Objekte, also beispielsweise eines Asteroi-

den oder Kometen, interpretiert wird (ALVAREZ et al. 1980). In dieser Zeit kam es zu einem mehreren Impakt-Ereignissen innerhalb einer relativ kurzen Zeitspanne, die möglicherweise nur 300.000 Jahre umfasste (KELLER et al. 2004). Bis zum Ende der Kreide (Maastricht) waren bereits viele Tiergruppen, wie beispielsweise die Dinosaurier, deutlich zurückgegangen, und die endkreidezeitliche Katastrophe vollendete mit einem Schlag diesen Aussterbeprozess. Der Umfang der „globalen Vernichtung“ durch dieses Impakt-Ereignis wird dabei möglicherweise überbewertet, da zahlreiche Organismengruppen scheinbar unbeeinträchtigt die K-T-Grenze überschritten haben. Es scheint in der Tat so, dass die Impakt-Ereignisse Katastrophen auslösten, die zwar einige bereits schwindende Gruppen endgültig zum Aussterben brachten, andere, verhältnismäßig widerstandsfähige Taxa aber verschonten. Der Chicxulub-Einschlag, der möglicherweise nahezu 300.000 Jahre vor der eigentlichen K-T-Grenze lag, war der Beginn einer Reihe von kleineren Impakt-Ereignissen in der Nordsee und der Ukraine (STEWART & ALLEN 2002; KELLEY & GUROV 2002). Der Shiva-Impakt direkt an der K-T-Grenze bezeichnete dabei möglicherweise das endgültige Finale dieser Prozesse (CHATTERJEE 1997). Unmittelbar am „Ground Zero“ (in Yucatan oder an einer anderen Stelle) und in den Umgebungsbereichen der Einschläge ereilte unzählige Organismen der Tod, es kam zu enormen, lokalen Extinktionen. Tiergruppen mit weiter Verbreitung dagegen überstanden diese Ereignisse und erholten sich wahrscheinlich schnell nach jedem Impakt-Ereignis. Ein Beispiel sind die Meliponinen, die einst im nördlichen Nordamerika vorkamen, die aber dort nicht bis in das Tertiär überdauern konnten. Nach der globalen Abkühlung am Eozän-Oligozän-Übergang waren stachellosen Bienen nicht mehr in der Lage, eine derart nördlich gelegene und nun kühlere Region wiederzubesiedeln. Die Vermutung, *Cretotrigona* und die offenbar unbeschadet die K-T-Grenze überschreitenden Meliponinen seien ein Beleg dafür, dass der Yucatan-Impakt zum Ende der Oberkreide (oberes Maastricht) von geringerer Bedeutung für das K-T-Aussterben gewesen sein als bisher angenommen (KOZISEK 2003; ZAFFOS 2005), ist wohl übertrieben. Stattdessen ist es denkbar, dass die Meliponinen das nördliche Nordamerika während der jüngsten Kreide besiedelten und durch den K-T-Impakt lokal ausgelöscht wurden. Danach besiedelten sie während des Tertiärs fortschreitend die noch vorhandenen tropischen Regionen der Neuen Welt und erreichten im frühen Miozän auch die westindischen Inseln, wie *Proplebeia* aus dem Dominikanischen Bernstein zeigt. Insgesamt scheint es so, als ob Bienen und Grabwespen, ähnlich wie andere Insektenlinien (GRIMALDI & ENGEL 2005), die K-T-Massnextinktion weitgehend unbeschadet überstanden haben. Mehr noch, sie setzten ihre in

der Kreide begonnene Diversifikation fort und erreichten schließlich im Paläozän und besonders im Eozän einen ersten Höhepunkt der globalen Vielfalt.

Paläobiologie und Datierung: Jenseits der Bienen

Funde fossiler Bienen sind geografisch weit verstreut und zudem selten. Neben den Überresten der Bienen selber bleiben allerdings auch hin und wieder Spuren ihrer Aktivitäten fossil erhalten, die neben ihrer Eigenschaft als indirekter Fossilnachweis einen Einblick in die Lebensweise der Bienen ermöglichen. Dies können organische Fossilien sein, aber auch Überreste von Bienennestern. So sind beispielsweise Fossilnachweise von Blattschneiderbienen der Gattung *Megachile* relativ selten (ENGEL 1999c), die verhältnismäßig detaillierten paläobotanischen Daten liefern aber indirekte Nachweise des Vorkommens abgeleiteter *Megachile*-Arten trotz des Fehlens von Bienenüberresten selber. Zu derartigen abgeleiteten Gruppen innerhalb von *Megachile* gehören die bekannten eigentlichen Blattschneiderbienen (Abb. 2a), deren auffällige, halbkreisförmige Ausschnitte aus den Rändern von Blättern und Blüten leicht erkennbar sind. Obwohl es keine Nachweise fossiler *Megachile* aus der Fossilagerstätte Eckfeld in Deutschland (mittleres Eozän) gibt, belegen fossilisierte Blätter mit den für *Megachile*-Arten typischen Beschädigungen das einstige Vorhandensein von Blattschneiderbienen in dieser Fauna (Abb. 2b; WAPPLER & ENGEL 2003). Diese und zahlreiche andere derartige Spuren sind für die Bestimmung des Entstehungsalters von Blattschneiderbienen von großer Bedeutung und verschieben zudem das Alter basaler Gruppen der Megachilini sowie anderer, hochrangiger Teilgruppen der Megachilidae weiter nach hinten (ENGEL & PERKOVSKY 2006).

In Ergänzung derartiger paläobotanischer Nachweise können fossile Bienennester zu einem gewissen Maß bestimmte Bienengruppen oder aber zumindest das Vorkommen nestbauender Bienen in einer bestimmten Paläofauna belegen. Tatsächlich repräsentieren derartige Spurenfossilien einige der ältesten Fossilnachweise von Bienen überhaupt (ELLIOTT & NATIONS 1998; GENISE & VERDE 2000). Unzweifelhaft ist der größte Erkenntnisgewinn über die Geschichte einer Organismengruppe durch die gemeinsame Analyse aller verfügbaren Daten zu erwarten (siehe z. B. GENISE & ENGEL 2000). Allerdings müssen paläoichnologische Befunde, also Spurenfossilien, mehr noch als die paläontologischen Daten kritisch überprüft werden, bevor auf ihnen weit reichende Interpretationen aufgebaut werden, da hier die Gefahr von Fehlbestimmungen und -zuordnungen besonders groß ist. So wurde beispielsweise auf der Basis fehlbestimmter Käferfraßgänge aus der Trias der Ursprung

der Bienen noch weit vor die Angiospermen und sogar noch vor den Ursprung der gesamten Aculeata gelegt (HASIOTIS et al. 1995).

Andererseits erlauben Spurenfossilien nicht selten begründete Annahmen zur Paläobiologie der Bienen. So ist es beispielsweise bei den Blattschneiderbienen möglich, das Entstehen des namensgebenden Blattschneiderverhaltens bis mindestens in das frühe Eozän zu datieren (ENGEL 1999c). In seltenen Fällen erlaubt der Fossilbefund sogar, bestimmte mutualistische Beziehungen zwischen Bienen und anderen Tieren zu rekonstruieren. Ein relativ gut bekanntes Beispiel ist der Bienen-Milben-Mutualismus: Bestimmte Bienen-Arten haben so genannte Acarinarien entwickelt, bei denen es sich um morphologische Körperstrukturen zur Aufnahme und zum Transport phoretischer Larvenstadien von Milben handelt. Diese Form des Mutualismus ist innerhalb der Bienen weit verbreitet und ist bei bestimmten großen Holzbienen-Arten (*Xylocopa* spp.) am stärksten ausgeprägt. Leider gibt es bei den meisten Bienengruppen, für die eine mutualistische Beziehung mit Milben nachgewiesen ist, entweder keinen Fossilnachweis oder aber die Art der Fossilhaltung lässt keine Aussage über mögliche Milben zu. Bei einer der Bienengruppen mit Milbenmutualismus aber, den Augochlorini, gibt es doch paläobiologische Belege für die Existenz von Milben auf Bienen. Unter den rezenten Augochlorini ist diese Bienen-Milben-Verknüpfung besonders stark bei *Thectochlora alaris* ausgeprägt, die ein deutlich entwickeltes Acarinarium, eine taschen- oder höhlenartige Struktur zur Aufnahme von Milben, auf dem ersten Metasomaltergit besitzt. Die dazugehörige Milbe heißt *Thectochloracarus neotropicalis* (FAIN et al. 1999). Einige Arten der offenbar zu den Augochlorini gehörenden aber ausgestorbenen Gattung *Oligochlora* (Abb. 1e) haben ebenfalls Acarinarien an der gleichen Position, wenn diese auch schwächer als bei *Thectochlora* ausgebildet sind. Einige dieser Acarinarien sind sogar mit erkennbaren Milben erhalten (ENGEL 1996) und belegen damit, dass die enge Assoziation zwischen augochlorinen Bienen und Milben mindestens 20 Millionen Jahre alt ist. Parasiten an Bienen sind ebenfalls fossil nachgewiesen. Triungulinus-Larven – das parasitische erste Larvenstadium der Käferfamilie Meloidae – wurden auf einem Individuum von *Protolithurgus ditomeus* ENGEL aus dem mitteleozänen Baltischen Bernstein gefunden, und zwar zudem an den gleichen Positionen auf dem Bienenkörper wie bei rezenten Bienenarten (ENGEL 2005).

Die wahrscheinlich bemerkenswertesten aber auch widersprüchlichsten paläobiologischen Daten betreffen die Evolution von Eusozialität bei den corbiculaten Apinae: Wie häufig ist Eusozialität innerhalb dieser

Gruppe entstanden, und wie häufig und aus welchen Gründen sind höherrangige Taxa innerhalb dieses Monophylums ausgestorben? Der paläontologische Befund ist bei corbiculaten Bienen, und besonders bei Honigbienen, wesentlich umfangreicher als für jede andere Bienengruppe (ENGEL 1998; Abb. 1d). Die phylogenetischen Beziehungen zwischen den vier rezenten, höherrangigen Gruppen innerhalb der corbiculaten Bienen sind dabei allerdings umstritten (SCHULTZ et al. 2001 und hier zitierte Arbeiten). Im Fossilbefund gibt es zudem eine Vielzahl corbiculater Bienen, bei denen Merkmalssets rezenter Bienengruppen vermischt sind und deren spezifische Merkmalskombination von zentraler Bedeutung für das Verständnis der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Bienen ist (ENGEL 2001a). Die Kombination fossiler und rezenter Arten zu einem gemeinsamen Datensatz für phylogenetische Analysen resultiert in einer einzelnen Verwandtschaftshypothese, die die Annahme des einmaligen Ursprungs eusozialen Verhaltens und des einmaligen Ursprungs höherer Eusozialität bei corbiculaten Bienen (die „single-origin theory“) unterstützt (ENGEL 2000b, 2001b; SCHULTZ et al. 2001). Bemerkenswerterweise belegen die paläontologischen Befunde das Aussterben von mindestens drei eusozialer Bienengruppen, der *Electrobombini*, der *Electrapini* (Abb. 1f) und der *Melikertini* (Abb. 1c), von denen die *Melikertini* höhere Eusozialität aufwiesen (ENGEL 2000b, 2001a, b).

Paradise Lost: Das späteozäne Aussterben und der Ursprung der rezenten Fauna

Wenn auch einige bemerkenswerte Wirbeltiere und andere Tiergruppen die K-T-Grenze nicht überschreiten konnten, haben Bienen und Grabwespen das Tertiär relativ unbeschadet von der erdgeschichtlichen Katastrophe am Ende des Mesozoikums erreicht. Das globale Klima im frühen Tertiär war weiterhin warm, und tropische und subtropische Lebensräume reichten bis weit in die nördliche Hemisphäre. Selbst Regionen wie Nordeuropa, das heute für sein kaltes Klima bekannt ist, waren ganzjährig üppig und warm. Irgendwann in der mittleren Kreide wagten sich die Bienen aus ihren eigentlichen, trockenen Habitaten und besiedelten schnell andere ökologische Zonen, so dass zu Beginn des Tertiärs eine bereits etablierte tropische Bienenfauna existierte. Bis zum Ende des Eozäns sollte sich allerdings das globale Klima signifikant ändern. Der Eozän-Oligozän-Übergang ist eine gut dokumentierte Phase klimatischer Veränderungen und Extinktionen (PROTHERO 1994). Während dieser Übergangsperiode fielen die globalen Temperaturen von durchschnittlich 22-23 °C auf 12-13 °C, und Regionen mit ehemals üppigem, warmem Klima in

der Nähe der Pole wurden kalt-gemäßigt und gerieten in den nördlichsten und südlichsten Regionen sogar unter Dauerfrostbedingungen.

Nach dem jähen Rückgang der globalen Durchschnittstemperaturen an der Eozän-Oligozän-Grenze wurden die Klimabedingungen verhältnismäßig „modern“, und wir sehen im Oligozän die Geburt der modernen Bienen- und Grabwespenfauna. Während sich die Bienen des Eozäns und vorhergehender Epochen als ein Konglomerat darstellten, das aus relativ wenigen Arten in rezenten oder mit diesen nah verwandten Gattungen sowie einer Vielzahl von Arten in heute ausgestorbenen, höheren Taxa bestand, gehören alle Arten des Oligozäns oder jüngerer Zeitabschnitte in moderne Familien, Unterfamilien oder Tribus. Es ist sogar so, dass die meisten im Oligozän oder später nachgewiesenen Bienen und Grabwespen problemlos rezenten Gattungen oder ihren nächsten Verwandten zugeordnet werden können.

Auch wenn die oligozäne bis pleistozäne „Neo-Bienen“-Fauna nur wenige Informationen zur Phylogenie der höheren Bientaxa beitragen kann, liefert sie doch andere wichtige Befunde, wie beispielsweise die oben genannten paläobiologischen Daten. Einige der wohl wichtigsten Implikationen dieser Bienenfunde betreffen die spärkänozoische Biogeografie. Die oligozänen und miozänen Bienen haben einmalige Einblicke in lokale Faunenveränderungen ermöglicht. So enthält der frühmiozäne Dominikanische Bernstein beispielsweise eine bemerkenswerter Vielfalt von Bienen, die rezenten Taxa ungewöhnlich ähnlich sind. Trotzdem kommen viele der Gruppen der Paläofauna heute nicht mehr auf den Westindischen Inseln (z. B. stachellose Bienen, *Neocorynura*, *Oligochlora*, *Chilicola*) oder Hispaniola (zum Beispiel die Orchideenbienen) vor, was ein Beleg für lokale Aussterbeereignisse dieser ansonsten kontinental verbreiteten Gruppen ist (ENGEL 1995, 1996, 1999a, b; CAMARGO et al. 2000). Eine bemerkenswerte Ausnahme scheint die Bienengattung *Heterosarus* aus dem Dominikanischen Bernstein (ROZEN 1996) zu sein, von der bislang angenommen wurde, dass sie ein derartiges Aussterben repräsentiere, zu der aber seitdem eine nahverwandte, aber rezente Art auf Hispaniola gefunden wurde (ENGEL, pers. Beobachtung). Ein anderes Beispiel ist die stachellose Bienengattung *Nogueirapis*, die heutzutage ein relativ nördliches Vorkommen in Costa Rica aufweist, im Oligozän und Miozän aber eine wesentlich weitere Verbreitung inklusive des südlichen Mexikos hatte (WILLE 1959; ENGEL 2004b). Ein ähnliches Muster kann man auch bei einigen bekannteren Bienen- und Grabwespengruppen sehen, so bei den Honigbienen. Heute kommen die Riesenhonigbienen in Südostasien vor, sowohl auf dem Festland als auch auf vielen Inseln, ihre Ver-

breitung beschränkt sich aber auf den südlichen Teil Ostasiens. Zumindest im Miozän aber traten Arten von Riesenhonigbienen viel weiter nördlich auf, so zum Beispiel auf der Iki-Insel zwischen Korea und dem südlichen Japan (ENGEL 2006). Diese Region eignet sich wegen ihres gemäßigten Klimas heute nicht mehr für Riesenhonigbienen.

Epilog

Bienen und Grabwespen haben seit ihrer Entstehung vor etwa 125 Millionen Jahren bemerkenswert vielfältige, historische Prozesse durchlaufen – von der Entstehung der Blütenpflanzen bis hin zu globale Biodiversitätskrisen vor 65 und vor 34 Millionen Jahren sowie in der Gegenwart. Ihre Fossilien sind Nachweise der Komplexität und Diversität ihrer eigenen Historie. Wenn auch die morphologischen Daten von Fossilien meist lückenhaft sind, liefern die fossilen Grabwespen und Bienen einmalige Informationen insbesondere über frühe Evolutionsprozesse dieser vielfältigen Gruppen.

Zusammenfassung

Bienen (Apoidea: Anthophila) entstanden irgendwann im späteren Verlauf der Unterkreide, also vor etwa 125 Millionen Jahren, aus Grabwespen-ähnlichen Vorfahren. Die Schwestergruppe der Bienen sind wahrscheinlich die Crabronidae innerhalb der paraphyletischen Sphecidae, die etwa 90 % der bekannten Grabwespendiversität umfassen. Die paläontologischen Daten sind bei Grabwespen nur unzureichend untersucht, unterstützen aber die Annahme eines unterkreidezeitlichen Ursprungs der Apoidea (Bienen und Grabwespen). Kladistische, paläobotanische und paläoklimatologische Belege lassen vermuten, dass Bienen und Grabwespen in semi-ariden Gebieten Gondwanas entstanden und sich von hier aus diversifizierten. Bis zur Oberkreide hatten sich alle wesentlichen Linien etabliert und überdauerten bis in das frühe Tertiär, offenbar wenig beeinträchtigt durch das Massenaussterben an der K-T-Grenze. Stattdessen erlitten insbesondere die Bienen stärkere Verluste während der dramatischen Phase der globalen Abkühlung, die den Übergang vom Eozän zum Oligozän kennzeichnet (eine der bekannten, weniger signifikanten Massenextinktionen). In dieser Zeit starben eine Reihe von eusozialen Bientaxa aus, und nur vier Gruppen eusozialer Bienen überlebten bis heute (die Honigbienen, die Hummeln, die Prachtbienen und die stachellosen Bienen). Phylogenetische Analysen der Beziehungen innerhalb der Bienen unter Einbeziehung der ausgestorbenen eusozialen Gruppen stützen die Annahme eines einmaligen Entstehens eusozialen und höheren eusozialen Verhaltens innerhalb dieser

Bienen. Während des Oligozäns nahm die Bienen- und Grabwespenfauna kontinuierlich moderne Gestalt an, und so kann diese Epoche als Geburtsstunde der modernen Bienen- und Grabwespenfauna angesehen werden. Bienen des Oligozäns und jüngerer Fossilagerstätten belegen lokale Extinktionen (z. B. der Verlust einiger Bienengattungen von den Westindischen Inseln), relativ rezente Diversifikationsereignisse (z. B. Speziationen bei Honigbienen) sowie andere, weniger bedeutsame Evolutionsereignisse.

Dank

Wir bedanken uns bei Dr. Till Osten, der die Abbildungen 4c-d von fossilen Apoidea aus dem Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, vermittelte. Die diesem kurzen Überblick zugrunde liegenden Forschungsarbeiten wurden finanziell unterstützt durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Sachmittelbeihilfe OH 81/4 an MO) und die U. S. National Science Foundation (grants EF-0341724 und DEB-0542909 an MSE).

Literatur

- ALEXANDER B.A. (1992) An exploratory analysis of cladistic relationships within the superfamily Apoidea, with special reference to sphecid wasps (Hymenoptera). — *Journal of Hymenoptera Research* **1**: 25-61.
- ALVAREZ L.W., ALVAREZ W., ASARO F. & H.V. MICHEL (1980): Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. — *Science* **208** (4448): 1095-1108.
- ANTROPOV A.V. (2000): Digger wasps (Hymenoptera, Sphecidae) in Burmese amber. — *Bull. Nat. Hist. Mus., Geol.* **56** (1): 59-77.
- CAMARGO J.M.F., GRIMALDI D.A. & S.R.M. PEDRO (2000): The extinct fauna of stingless bees (Hymenoptera: Apoidea: Meliponini) in Dominican amber: Two new species and redescription of the male of *Proplebeia dominicana* (WILLE and CHANDLER). — *Amer. Mus. Novitates* **3293**: 1-24.
- CHATTERJEE S. (1997): Multiple impacts at the KT boundary and the death of the dinosaurs. — In: *Comparative Planetology, Geological Education, History of Geology: Proceedings of the 30th International Geological Congress* [vol. 26]. International Science Publishers, Leiden.
- CREPET W.L. (1996): Timing in the evolution of derived floral characters: Upper Cretaceous (Turonian) taxa with tricolpate and tricolpate-derived pollen. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* **90** (3-4): 339-359.
- CREPET W.L. & K.C. NIXON (1998): Fossil Clusiaceae from the Late Cretaceous (Turonian) of New Jersey and implications regarding the history of bee pollination. — *Amer. J. Bot.* **85** (8): 1122-1133.
- ELLIOTT D.K. & J.D. NATIONS (1998): Bee burrows in the Late Cretaceous (Late Cenomanian) Dakota Formation, northeastern Arizona. — *Ichnos* **5** (4): 243-253.
- ENGEL M.S. (1995): *Neocorynura electra*, a new fossil bee species from Dominican amber (Hymenoptera: Halictidae). — *J. New York Entomol. Soc.* **103** (3): 317-323.

- ENGEL M.S. (1996): New augochlorine bees (Hymenoptera: Halictidae) in Dominican amber, with a brief review of fossil Halictidae. — *J. Kansas Entomol. Soc., Suppl.*, **69** (4): 334-345.
- ENGEL M.S. (1998): Fossil honey bees and evolution in the genus *Apis* (Hymenoptera: Apidae). — *Apidologie* **29** (3): 265-281.
- ENGEL M.S. (1999a): The first fossil *Euglossa* and phylogeny of the orchid bees (Hymenoptera: Apidae; Euglossini). — *Amer. Mus. Novitates* **3272**: 1-14.
- ENGEL M.S. (1999b): A new xeromelissine bee in Tertiary amber of the Dominican Republic (Hymenoptera: Colletidae). — *Entomol. Scandinavica* **30** (4): 453-458.
- ENGEL M.S. (1999c): *Megachile glaesaria*, the first megachilid bee fossil from amber (Hymenoptera: Megachilidae). — *Amer. Mus. Novitates* **3276**: 1-13.
- ENGEL M.S. (2000a): A new interpretation of the oldest fossil bee (Hymenoptera: Apidae). — *Amer. Mus. Novitates* **3296**: 1-11.
- ENGEL M.S. (2000b): Fossils and phylogeny: A paleontological perspective on social bee evolution. — In: *Anais do IV Encontro sobre Abelhas*. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.
- ENGEL M.S. (2001a): A monograph of the Baltic amber bees and evolution of the Apoidea (Hymenoptera). — *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **259**: 1-192.
- ENGEL M.S. (2001b): Monophyly and extensive extinction of advanced eusocial bees: Insights from an unexpected Eocene diversity. — *Proc. Natl. Acad. Sci., USA* **98** (4): 1661-1664.
- ENGEL M.S. (2002): Phylogeny of the bee tribe Fideiini (Hymenoptera: Megachilidae), with the description of a new genus from southern Africa. — *African Entomol.* **10** (2): 305-313.
- ENGEL M.S. (2004a): Fideiini phylogeny and classification revisited (Hymenoptera: Megachilidae). — *J. Kansas Entomol. Soc.* **77** (4): 821-836.
- ENGEL M.S. (2004b): Arthropods in Mexican amber. — In: *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento* [Vol. IV]. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- ENGEL M.S. (2005): An Eocene ectoparasite of bees: The oldest definitive phoretic meloid triungulins (Coleoptera: Meloidae; Hymenoptera: Megachilidae). — *Acta Zool. Cracov.* **48B** (1-2): 43-48.
- ENGEL M.S. (2006): A giant honey bee from the middle Miocene of Japan (Hymenoptera: Apidae). — *Amer. Mus. Novitates* **3504**: 1-12.
- ENGEL M.S. & E. PEÑALVER (2006): A Miocene halictine bee from Rubielos de Mora basin, Spain (Hymenoptera: Halictidae). — *Amer. Mus. Novitates* **3503**: 1-10.
- ENGEL M.S. & E.E. PERKOVSKY (2006): An Eocene bee in Rovno amber, Ukraine (Hymenoptera: Megachilidae). — *Amer. Mus. Novitates* **3506**: 1-12.
- FAIN A., M.S. ENGEL, C.H.W. FLECHTMANN & B.M. O'CONNOR (1999): A new genus and species of Acaridae (Acarida) phoretic on *Thectochlora alaris* (Hymenoptera: Halictidae: Augochlorini) from South America. — *Intl. J. Acarol.* **25** (3): 163-172.
- GENISE J.F. & M.S. ENGEL (2000): The evolutionary history of sweat bees (Hymenoptera: Halictidae): Integration of paleoentomology, paleoichnology, and phylogeny. — In: *International Meeting on Paleoarthropodology: Abstracts*. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.
- GENISE J.F. & M. VERDE (2000): *Corimbatichnus fernandezi*: A cluster of fossil bee cells from the Late Cretaceous-Early Tertiary of Uruguay. — *Ichnos* **7** (2): 115-125.
- GRIMALDI D. & D. AGOSTI (2000): The oldest ants are Cretaceous, not Eocene: Comment. — *Canadian Entomologist* **132**: 691-693.
- GRIMALDI D. & M.S. ENGEL (2005): *Evolution of the Insects*. — Cambridge University Press, Cambridge.
- HASIoTIS S.T., DUBIEL R.F. & T.M. DEMKO (1995): Triassic hymenopterous nests: Insect eusociality predates angiosperm plants. — *Rocky Mountain Sect., Geol. Soc. Am. Regional Meeting* **27**: 13.
- KELLER G., ADATTE T., STINNESBECK W., REBOLLEDO-VIEYRA M., FUCUGAUCHI J.U., KRAMER U. & D. STÜBEN (2004): Chicxulub impact predates the K-T boundary mass extinction. — *Proc. Natl. Acad. Sci., USA* **101**: 3753-3758.
- KELLEY S.P. & E. GUROV (2002): Boltysh, another end-Cretaceous impact. — *Meteoritics Planet. Sci.* **37** (8): 1031-1043.
- KOZISEK J.M. (2003): New implications for the Cretaceous-Tertiary asteroid impact theory based upon the persistence of extant tropical honeybees (Hymenoptera: Apidae). — *J. Vertebrate Paleontol., Suppl.* **23** (3): 69A.
- MELO G.A.R. (1999): Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the crabronid wasps. — *Sci. Pap., Nat. Hist. Mus., Univ. Kansas* **14**: 1-55.
- MICHENER C. D. (2000): *The Bees of the World*. — John Hopkins University Press, Baltimore.
- MICHENER C.D. & D.A. GRIMALDI (1988): A *Trigona* from Late Cretaceous amber of New Jersey (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). — *Amer. Mus. Novitates* **2917**: 1-10.
- OHL M. (2004): The first fossil representative of the wasp genus *Dolichurus* Latreille, 1809, with a review of fossil Ampulicidae (Hymenoptera: Apoidea). — *J. Kansas Ent. Soc.* **77**: 332-342.
- OHL M. & C. BLEIDORN (2006): The phylogenetic position of the enigmatic wasp family Heterogynaidae based on molecular data, with description of a new, nocturnal species (Hymenoptera: Apoidea). — *Syst. Ent.* **31**: 321-337.
- POINAR G.O. Jr., ARCHIBALD B. & A. BROWN (1999): New amber deposit provides evidence of early Paleogene extinctions, paleoclimates, and past distributions. — *Canadian Entomologist* **131**: 171-177.
- POINAR G.O. Jr. & B.N. DANFORTH (2006): A fossil bee from early Cretaceous Burmese amber. — *Science* **314**: 614.
- PRENTICE M.A. (1998): *The Comparative Morphology and Phylogeny of Apoid Wasps* (Hymenoptera: Apoidea). — Unpublished Ph.D. Dissertation, University of California, Berkeley.
- PROTHERO D.R. (1994): *The Eocene-Oligocene Transition: Paradise Lost*. — Columbia University Press, New York.
- PULAWSKI W.J., RASNITSYN A.P., BROTHERS D.J. & S.B. ARCHIBALD (2000): New genera of Angarosphecinae: *Cretosphecium* from Early Cretaceous of Mongolia and *Eosphecium* from Early Eocene of Canada (Hymenoptera: Sphecidae). — *J. Hym. Res.* **9**: 34-40.
- RAVEN P.H. & D.I. AXELROD (1974): Angiosperm biogeography and past continental movements. — *Ann. Missouri Bot. Gard.* **61**: 329-391.
- ROZEN J.G. Jr. (1996): A new species of the bee *Heterosarus* from Dominican amber (Hymenoptera: Andrenidae; Panurginae). — *J. Kansas Entomol. Soc., Suppl.* **69** (4): 346-352.

- SCHULTZ T.R., ENGEL M.S. & J.S. ASCHER (2001): Evidence for the origin of eusociality in the corbiculate bees (Hymenoptera: Apidae). — *J. Kansas Entomol. Soc.* **74** (1): 10-16.
- STEWART S.A. & P.J. ALLEN (2002): A 20-km-diameter multi-ringed impact structure in the North Sea. — *Nature* **418** (6897): 520-523.
- TAYLOR D.W. & L.J. HICKEY (1992): Phylogenetic evidence for the herbaceous origin of angiosperms. — *Plant Syst. Evol.* **180**: 137-156.
- WAPPLER T. & M.S. ENGEL (2003): The middle Eocene bee faunas of Eckfeld and Messel, Germany (Hymenoptera: Apoidea). — *J. Paleontol.* **77** (5): 908-921.
- WILLE A. (1959): A new stingless bee (Meliponini) from the amber of Chiapas, Mexico. — *J. Paleontol.* **33** (5): 849-852.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Michael OHL
 Museum für Naturkunde
 der Humboldt-Universität zu Berlin
 Sektion Entomologie
 Invalidenstr. 43
 10115 Berlin
 Germany
 E-Mail: michael.ohl@museum.hu-berlin.de

Prof. Dr. Michael S. ENGEL
 Division of Entomology and
 Department of Ecology & Evolutionary Biology
 1501 Crestline Drive-Suite #140
 University of Kansas
 Lawrence, Kansas 66049-2811, USA
 E-Mail: msengel@ku.edu

und
 Division of Invertebrate Zoology
 American Museum of Natural History
 Central Park West at 79th Street
 New York, New York 10024-5192, USA

Evolution verschiedener Lebensformtypen innerhalb basaler Teilgruppen der Faltenwespen (Hymenoptera, Vespidae)

V. MAUSS

Abstract: Evolution of different life forms within basal taxa of the diplopterous wasps (Hymenoptera, Vespidae). The diplopterous wasps offer the possibility to reconstruct the evolutionary history of the formation of different life forms, since the phylogenetic relationships within the monophylum are sufficiently known and bionomical information is available for at least some members of all relevant taxa. Nutrition and nesting behaviour are summarized for all basal taxa of the Vespidae and hypotheses are worked out about the evolution of the different life forms within the basal clades. Within the stem line of the Vespidae three apomorphic behavioural complexes evolved. First of all, this is the construction of a subterranean, multicellular nest before searching for prey. The nest is excavated by the nester in hard ground and surmounted by an entrance turret constructed from earth extracted from within the burrow. Excavation is facilitated by softening the soil with water collected at water sites. Secondly, egg-laying precedes brood cell provisioning, and thirdly, brood cells are mass-provisioned with several small larvae of holometabolic insects. Adult nutrition corresponds with the plesiomorphic state in the ground pattern of the [Scoliidae + Vespidae], that is they take up nectar from open flowers and use pollen as their main protein source. This life form is still present in the recent members of the Euparagiinae. It probably also existed in the stem species of the [Masarinae + Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae]. From this plesiomorphic condition a bee-like life form has evolved within the stem line of the Masarinae, so that females at present provision their brood cells with pollen and nectar as larval diet. The stem species of the Masarinae retained the plesiomorphic state of nesting in hard ground in self-excavated burrows. From this ground pattern aerial nests consisting of mud-cells attached to stones or plants evolved two times independently within the Masarinae. The transition from ground to aerial nesting occurred several times within the Eumeninae as well. Within the stem line of the [Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] a distinct change in adult nutrition took place. Prey became the major protein source of the females whereas the importance of pollen diminished. However, carbohydrates were still mainly obtained in the form of nectar from flowers with open nectaries. Within the Vespidae social communities with at least temporal division of labour evolved only once in the stem line of the [Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae]. This was accompanied by the formation of an aerial nest with brood cells arranged in a comb.

Key words: Vespidae, evolutionary scenario, bionomics, behaviour, nest, nutrition.

Einleitung

Die Rekonstruktion der Entwicklungsgeschichte verschiedener Lebensformen innerhalb einer geschlossenen Abstammungsgemeinschaft (einem Monophylum sensu AX 1984: 31) erfordert neben einer Verwandtschaftsanalyse umfangreiche Informationen zur Bionomie der zugehörigen Taxa. Als bionomische Merkmale werden dabei alle ethologischen, ökologischen und physiologischen Eigenschaften sämtlicher Entwicklungsstadien eines Taxons aufgefasst. Sie können ebenso wie morphologische Merkmale homologisiert und rational in distinkte, alternative Merkmalszustände unterteilt werden (HENNIG 1982, WENZEL 1992, MILLER & WENZEL 1995), auch wenn die Charakterisierung der Merkmalszustände manchmal schwieriger sein kann (WENZEL 1992).

Grundsätzlich lassen sich qualitative und quantitative bionomische Merkmale unterscheiden. Bei qualitativen bionomischen Merkmalen stehen die Kategorien der Merkmalszustände nicht in zahlenmäßiger Beziehung zueinander und die gewonnenen Daten sind dementsprechend nominalskaliert. So verwenden z. B. viele Faltenwespenarten Beutetiere als Larvenproviant, während andere dafür Pollen nutzen. Im Gegensatz dazu unterscheiden sich die Merkmalszustände quantitativer bionomischer Merkmale nur hinsichtlich der Größe oder Frequenz der jeweiligen Variablen und sind mindestens ordinalskaliert. Typische quantitative Merkmale wären beispielsweise die mittlere Paarungsfrequenz oder Kopulationsdauer verschiedener Taxa. Die Erhebung bionomischer Daten ist oft schwierig, insbesondere weil viele Arten selten oder schwer im

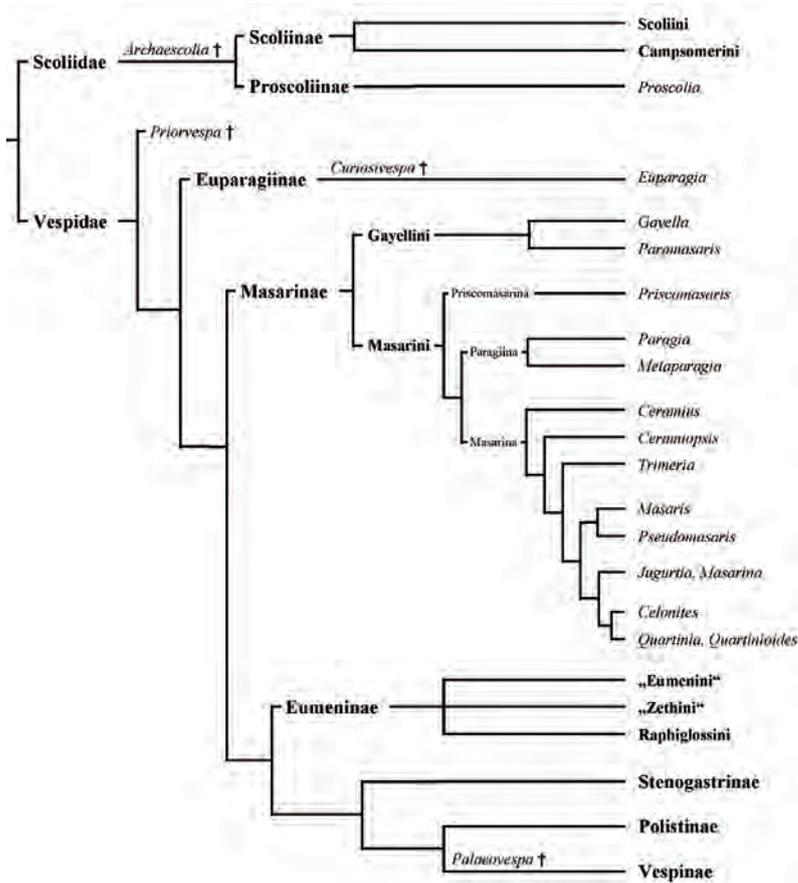


Abb. 1: Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der [Vespidae + Scoliidae] kombiniert nach CARPENTER 1982, 1988a, 1993, 1996, 2003, CARPENTER & CUMMING 1985, CARPENTER & RASNITSYN 1990, GESS 1998, KRENN et al. 2002, OSTEN 1988, POINAR 2005, RASNITSYN 1993. († = Taxon nur fossil bekannt; potentielle Stammgruppenvertreter sind oberhalb der Stammlinie eines Taxons verzeichnet).

Gelände zu beobachten sind. Auch die Haltung im Labor ist häufig nicht oder nur eingeschränkt möglich, so dass standardisierte, vergleichende Erfassungen sehr zeitaufwendig sind. Für etliche Taxa liegen daher bisher lediglich unsystematisch erhobene Zufallsbeobachtungen qualitativer bionomischer Merkmale vor, von vielen anderen ist die Bionomie praktisch unbekannt. Metaanalysen publizierter bionomischer Daten werden darüber hinaus oft durch Defizite in der Dokumentation der Beobachtungen erschwert, denn nur ausreichend detaillierte Beschreibungen erlauben eine nachträgliche Abschätzung der Homologiewahrscheinlichkeit der Merkmale.

Faltenwespen gehören zu den bekanntesten Insekten und sind auch dem Laien vertraut. Weltweit umfasst die Gruppe mehr als 4600 Arten (CARPENTER 1982), von denen etwa 80 in Mitteleuropa vorkommen (MAUSS & TREIBER 1994). Sie bieten gute Voraussetzungen für die Rekonstruktion der Entstehungsgeschichte verschiedener Lebensformtypen, da die Verwandtschaftsbeziehungen der Teilgruppen hinreichend

bekannt sind und qualitative bionomische Daten zumindest von einzelnen Vertretern aller relevanten Taxa vorliegen.

Viele Untersuchungen zur Bionomie von Faltenwespen folgen soziobiologischen Fragestellungen und konzentrieren sich daher auf die sozialen Teilgruppen. Die ebenso interessanten, solitär lebenden, basalen Taxa wurden dagegen bisher wenig berücksichtigt. Ziel des nachfolgenden Szenarios ist es, einen Überblick über die Bionomie dieser basalen Teiltaxa der Faltenwespen zu geben und Hypothesen zur Evolution der verschiedenen Lebensformtypen innerhalb dieser Taxa zu formulieren. Dabei bleibt das Paarungssystem unberücksichtigt, weil hierzu bisher nur von wenigen Arten vergleichbare Untersuchungen vorliegen.

Stammesgeschichte der Faltenwespen (Vespidae)

Die Monophylie der Faltenwespen ist durch eine Reihe von Apomorphien gut gesichert. Besonders auffällig sind dabei die stark verlängerte erste Medialzelle im Vorderflügel (CARPENTER 1982), mehrere abgeleitete Merkmale im Bau des Mesosomas (BROTHERS & CARPENTER 1993) und spitze Paramere im männlichen Genitalapparat (CARPENTER 1982). Die Schwestergruppe der Faltenwespen sind wahrscheinlich die Dolchwespen (Scoliidae) (Abb. 1; BROTHERS & CARPENTER 1993, BROTHERS 1999, RONQUIST 1999). Die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Vespidae wurden von ARÉVALO et al. (2004), CARPENTER (1982, 1987, 1988a, b, 1993, 1996), CARPENTER & CUMMING (1985), CARPENTER & PERERA (2006), CARPENTER & RASNITSYN (1990), GESS (1998) und KRENN et al. (2002) überwiegend anhand morphologischer Merkmale eingehend untersucht. Im Widerspruch zu den Ergebnissen dieser Arbeiten stehen molekulare Sequenzdaten der 16S mt-rDNA und der 28S rDNA von SCHMITZ & MORITZ (1998, 2000), die das Schwesterngruppenverhältnis zwischen den Stenogastrinae und den [Polistinae + Vespinae] nicht unterstützen. Eine Simultananalyse aller morphologischen, bionomischen und genetischen Merkmale nach Optimierung des Alignments der Sequenzdaten bestätigte aber erneut die in Abbildung 1 dargestellten Verwandtschaftsbeziehungen (CARPENTER 2003).

Fossil sind die Faltenwespen ebenso wie die Dolchwespen bereits aus der unteren Kreidezeit bekannt (CARPENTER & RASNITSYN 1990, RASNITSYN 1993). Die ältesten Vertreter sind Arten der ausgestorbenen Gattung *Priorvespa*, die gemeinsam die Schwestergruppe zu allen rezenten Faltenwespen bilden (CARPENTER & RASNITSYN 1990; Abb. 1). Vertreter von *Curiosivespa*

lebten vor etwa 90 Millionen Jahren in der mittleren und oberen Kreide und gehören bereits in die Stammgruppe der Euparagiinae (CARPENTER & RASNITSYN 1990, BROTHERS 1992). Reste einer fossilisierten Wabe zeigen, dass in der oberen Kreide, vor etwa 63 Millionen Jahren, auch schon eusoziale Vertreter der [Polistinae + Vespinae] vorhanden waren (WENZEL 1990, 1991). Die Trennung der basalen Teilgruppen der Faltenwespen war zu diesem Zeitpunkt also bereits abgeschlossen. Die ältesten Nachweise der Vespinae sind Funde von *Palaeovespa*-Arten aus Baltischem Bernstein (COCKERELL 1909, POINAR 2005). Sie stammen aus dem Eozän und sind etwa 40 Millionen Jahre alt (POINAR 2005).

Evolution verschiedener Lebensformtypen

Lebensweise von rezenten Vertretern der Dolchwespen (Scoliidae)

Die rezenten Vertreter der Scoliidae leben solitär und sind proterandrisch (BETREM 1928). Die wichtigste Kohlenhydratquelle der Imagines ist Nektar (MICHÁ 1927, OSTEN 1982), den sie von einem breiten Spektrum an Blütenpflanzen sammeln (STEINBERG 1962). Besucht werden dabei Pflanzensippen mit mäßig nektarhaltigen bis nektarreichen Blüten mit offen liegenden Nektarien, die zu Blütenkörben (Abb. 2), Dolden, Rispen, Doldenrispen oder anderen kopfigen bzw. traubigen Blütenständen mit einer ausreichenden Aufsitz- und Bewegungsfläche aggregiert sind (LANDECK 2002). Typische Nektarquellen sind dementsprechend verschiedene Asteraceae, Umbelliferae, Polygonaceae, Buddlejaceae, aber auch Lamiaceae wie Minze (*Mentha* sp.), Günsel (*Ajuga* sp.) oder Thymian (*Thymus* sp.) (OSTEN 1982). Imagines von *Proscolia* (Proscoliinae; OSTEN 1988) und mehrerer Arten der Campsomerini (MAUSS 2000) fressen in größerem Umfang Pollen. Es kann daher angenommen werden, dass Pollen eine wichtige Proteinquelle für die Imagines dieser Taxa darstellt und dass Pollenkonsumtion durch die Imagines vermutlich ein Grundmustermerkmal der Scoliidae war.

Soweit bekannt sind alle Dolchwespen Ektoparasitoide von Blatthornkäferlarven (Scarabaeoidea), selten auch von Rüsselkäferlarven (Curculionoidea) (GOULET & HUBER 1993: 211). Nach der Begattung graben die Weibchen im Boden nach Wirtslarven (OSTEN 1982), die in lockeren Böden leben. Beim Graben arbeiten die kräftigen Mandibeln der Weibchen schaufelartig gegeneinander (BETREM 1928, OSTEN 1982), wodurch sie auf die Dauer stark abgenutzt werden können (BETREM 1928). Die dichte Borstenreihe auf der Unterseite der Mandibeln funktioniert als Bürste: Einerseits wird der von den Mandibeln gelockerte Sand in Richtung auf die



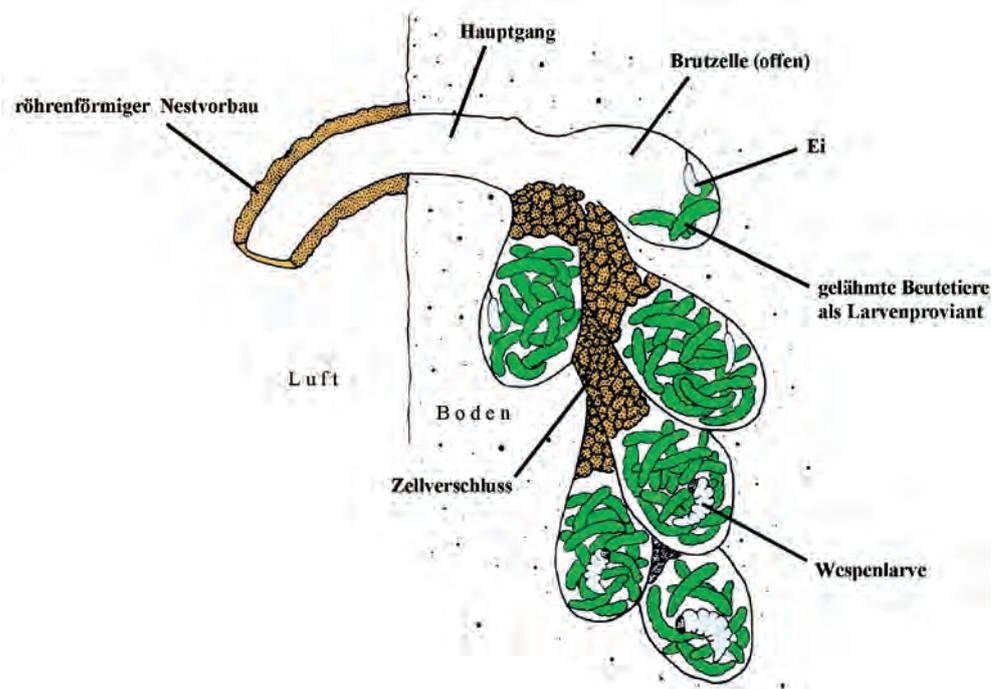
Abb. 2: Weibchen der Dolchwespe *Megascolia maculata* (DRURY) auf dem Blütenstand einer Eselsdistel (*Onopordum* spec.). Die Dolchwespen bilden vermutlich die Schwestergruppe der Faltenwespen. Sie leben als Parasitoide. Dies entspricht der Lebensform im Grundmuster der Aculeata.

Extremitäten gefegt, andererseits werden lose Partikel auf dem Boden des entstehenden Hohlraums nach außen an die Wand gekehrt (OSTEN 1982). Das Labrum und der Labiomaxillarkomplex sind ebenfalls an der Grabtätigkeit beteiligt und dienen der Bewegung feiner Partikel (OSTEN 1982). Die gelockerte Erde wird mit den Vorderbeinen, deren Tibien und Tarsen seitlich lange Dornen tragen, nach hinten weggeharkt (BETREM 1928). Die Mittel- und Hinterbeine schieben die Erde mittels ihrer kranzförmig am Ende der Tarsenglieder vorhandenen langen Dornen weiter nach hinten. Hierdurch wird der Körper gleichzeitig in die ausgegrabene Höhlung nach vorn geschoben. Wenn ein Dolchwespenweibchen eine Käferlarve im Boden gefunden hat, paralyisiert es diese mit seinem Giftstachel. Dann legt das Weibchen ein Ei auf das Beutetier und lässt es im Boden zurück. Später schlüpft aus dem Ei eine Dolchwespenlarve, die die Käferlarve nach und nach auffrisst. Dabei häutet sie sich wahrscheinlich viermal, bevor sie sich verpuppt (BETREM 1928). Nach Ablauf der Puppenruhe schlüpft die Imago der Dolchwespe und gräbt sich bis an die Bodenoberfläche nach oben. Das Grabverhalten tritt auch in Zusammenhang mit dem Ruheverhalten der Tiere auf, die sich regelmäßig über Nacht in den Boden eingraben (PIEK 1988).

Lebensform im Grundmuster der [Scoliidae + Vespidae]

Aufgrund von Außengruppenvergleichen mit anderen Vertretern der Vespoidea kann postuliert werden, dass die Lebensform der Stammart der [Scoliidae + Vespidae] der von rezenten Vertretern der Dolchwespen

Abb. 3: Schematischer Längsschnitt durch ein Nest des in Steilwänden nistenden *Odynerus spinipes* (L.) (nach BRISTOWE 1948 verändert). Plesiomorphe Merkmale aus dem Grundmuster der Vespidae sind die Anlage eines Nestes im Boden, der röhrenförmige Nestvorbau, die einfachen Wände der Brutzellen, die Eiablage vor der Verproviantierungsphase einer Zelle, die Massenverproviantierung der Brutzelle mit mehreren Beutetieren und der Zellverschluss.



ähnelte. Die Imagines waren wahrscheinlich Blütenbesucher, die Nektar aus offen liegenden Nektarien nutzen und zumindest in mäßigem Umfang Pollen fraßen (HUNT et al. 1991, MAUSS 2000). Die Weibchen haben mit Hilfe ihrer Mandibeln im Boden nach Insektenlarven gegraben, an denen sich ihre Nachkommen als Ektoparasitoide entwickelten. Dabei konsumierte jeder Nachkomme jeweils nur eine Wirtslarve, die dementsprechend ungefähr zehnmal schwerer sein musste als ihr Parasitoid (SCHWERDTFEGER 1978: 334).

Veränderungen der Lebensform in der Stammlinie der Faltenwespen (Vespidae)

In der Stammlinie der Vespidae entstanden drei wichtige apomorphe Verhaltenskomplexe:

- (1) Anlage eines unterirdischen, multizellulären Nestes vor der Beutejagd

Bei allen rezenten Faltenwespenarten, mit Ausnahme der stark abgeleiteten sozialparasitischen Taxa, legen die Weibchen, vor der Beutejagd, bzw. vor der Verproviantierungsphase, ein Nest an. Es ist daher anzunehmen, dass das Nestbauverhalten in der Stammlinie der Vespidae entstanden ist. Die Weibchen der Stammart der Vespidae haben ihre Nester wahrscheinlich in den Boden gegraben, so wie dies heute noch bei *Euparagia* (Euparagiinae) und einigen im Boden nistenden basalen Vertretern der Masarini (Masarinae) und Eumenini (Eumeninae) der Fall ist (Abb. 3). Dementsprechend ist der Ausgangspunkt für die Entwicklung des Nestes vermutlich das Grabverhalten der Weibchen der Stammart der [Scoliidae + Vespidae] gewesen, wobei dies sowohl

im Kontext mit der Beutejagd als auch in Zusammenhang mit dem Ruheverhalten erfolgt sein könnte.

Die Nester und auch die mit dem Nestbau assoziierten Verhaltensweisen stimmen bei den genannten hypogäisch nistenden basalen Vertretern der Vespidae in vielen Details überein. Es ist deshalb wahrscheinlich, dass es sich um homologe Bildungen handelt. Aus dem Vergleich der Nester und des Nestbauverhaltens dieser Taxa lässt sich das folgende Grundmuster für die Vespidae rekonstruieren:

Das Nest wird in den Boden gegraben und besteht aus einem Hauptgang, der am Ende in eine Zelle mündet. Weitere Zellen werden nachfolgend am Ende von Seitengängen angelegt. Die Wände des Ganges und insbesondere der Brutzellen sind geglättet und verfestigt. Die Zellverschlüsse werden aus Bodensubstrat hergestellt, das aus dem Nest stammt und mit Flüssigkeit vermischt wird. Nach Fertigstellung aller Brutzellen wird abschließend auch der Nesteingang mit diesem Material verschlossen (Abb. 12). Wie bei den Dolchwespen graben die Weibchen mit den Mandibeln und bei manchen Taxa, zu denen detaillierte Beobachtungen vorliegen, wurden zusätzlich auch kratzende Bewegungen der Vorder- und Mittelbeine beobachtet (MAUSS & MÜLLER 2000, Mauss unpubl.). Im Gegensatz zu den Scoliidae wird das Substrat aber beim Graben zusätzlich durch regurgitierte Flüssigkeit (möglicher Weise gleichzeitig auch durch Labialdrüsensekrete) aufgeweicht. Das aufgeweichte Bodensubstrat wird dann mit den Mandibeln abgeschabt und unter Beteiligung des Labiomaxillarkomplexes zu einem Kügelchen geformt. Sobald das Kü-

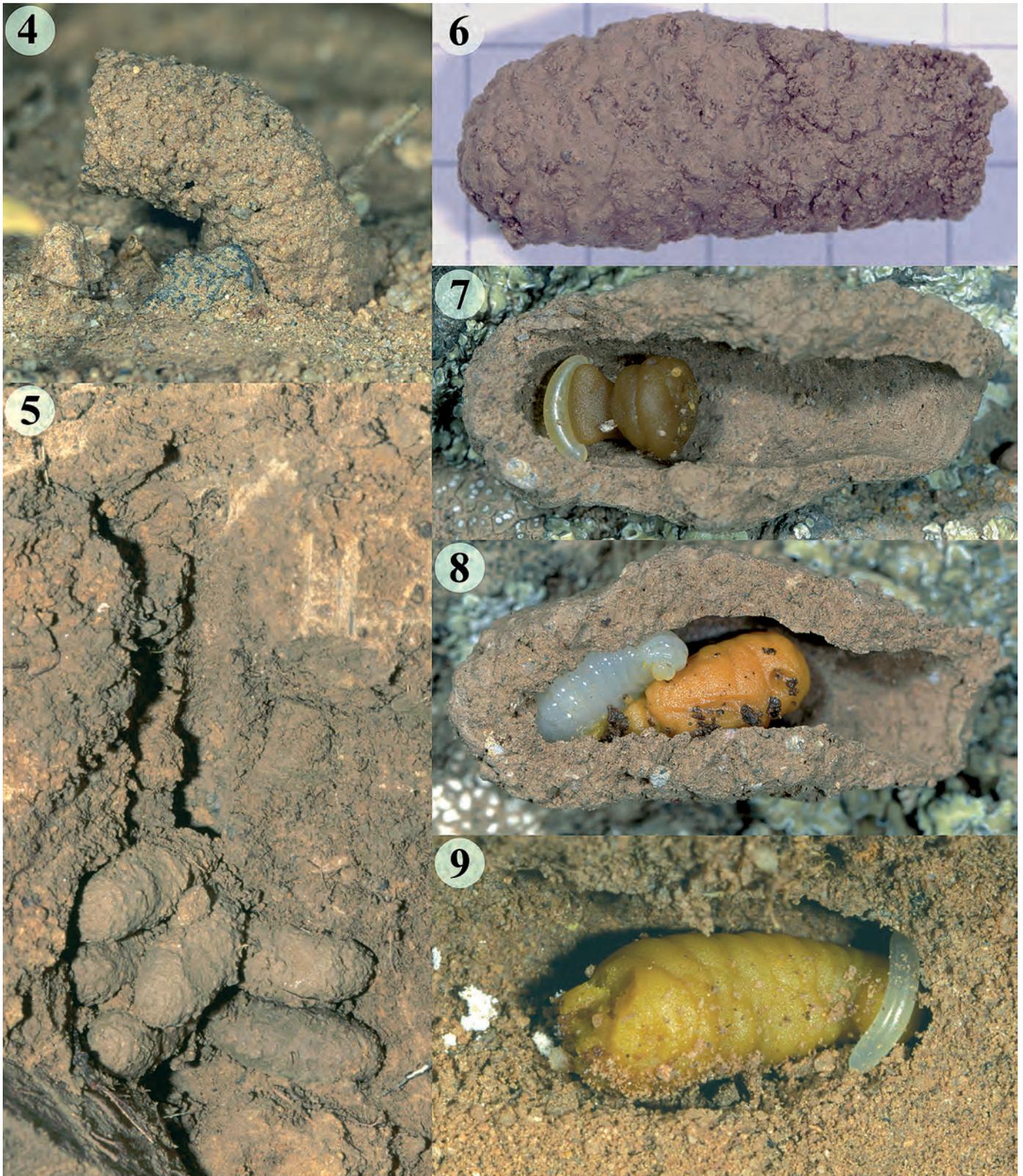


Abb. 4-9: Unterirdische Nestanlage bei Pollenwespen der Gattung *Ceramius*. (4) Röhrenförmiger Nestvorbau von *C. fonscolombei* LATR. (5) Aufgegrabenes Nest von *C. luteoclypeata* DUSMET in Seitenansicht mit Hauptgang und unten daran angrenzenden Lehmzellen. (6) Lehmzelle von *C. palaestinensis* (GIORDANI SOIKA) in Seitenansicht, verschlossene Zellöffnung zeigt nach rechts (7) Geöffnete Lehmzelle von *C. palaestinensis* in Seitenansicht mit Ei und begunnenem Larvenproviant am distalen Pol (8) Geöffnete Lehmzelle von *C. palaestinensis* in Seitenansicht mit mittelgroßer Larve, die an Pollenvorrat frisst (9) Aufgegrabene Brutzelle von *C. fonscolombei* in Seitenansicht, Ei am distalen Pol, davor Pollenvorrat. Die Zellwände sind verfestigt, eine Lehmzelle fehlt.

gelchen groß genug ist, wird es rückwärts laufend aus dem Nest gebracht (Abb. 10) und im Flug ein kurzes Stück vom Nest wegtransportiert und abgeworfen, wobei es die ganze Zeit mit den Mundwerkzeugen gehalten wird (Abb. 11). Während der Bauphasen besuchen die Weibchen regelmäßig Wasserstellen, wo sie die benötigte Flüssigkeit mit den Mundwerkzeugen aufnehmen und dann im Kropf zum Nest transportieren (Abb. 14-15). Vor dem Nesteingang errichten die Weibchen einen röhrenförmigen Nestvorbau aus Bodensubstrat, das aus dem Nest stammt (Abb. 4). Beim Bau des Nestvorbaus werden einzelne noch feuchte Substratkügelchen zunächst ringförmig um die Nestöffnung am Boden, später dann rund um das distale Ende der entstehenden Lehmrohre angesetzt. Dabei befinden sich der Kopf und die Vorderbeine auf der Innenseite der röhrenförmigen Vorbaus, während sich die Wespe außen mit Mittel- und Hinterbeinen festhält und ihr Metasoma stark anteroventrad krümmt, so dass sein distales Ende auf der Außenseite der Röhre beim Anbau und Glätten des feuchten Substrates als Widerlager für die Mundwerkzeuge dient (Abb. 13).

(2) Eiablage vor der Verproviantierungsphase

Bei allen basalen Teiltaxa der Vespidae erfolgt die Eiablage in eine leere Brutzelle vor Beginn der Verproviantierungsphase. Dabei wird in jeder Zelle ein einziges Ei mit Hilfe eines dünnen Fadens am analen Pol fest an die Zellwand angeheftet (Abb. 3). Die Eiablage in eine leere Zelle ist daher wahrscheinlich bereits ein Grundmustermerkmal der Vespidae. Der Vorteil dieser Verhaltensweise könnte darin liegen, dass die eigenen Nachkommen einen Entwicklungsvorsprung vor eventuell vorhandenen Brutschmarotzern erhalten, was die Fitnessverluste durch Brutparasiten vermindern würde (COWAN 1991).

(3) Massenverproviantierung (= mass provisioning)

Unter Massenverproviantierung versteht man, dass in die Brutzelle für einen Nachkommen während einer eng begrenzten Verproviantierungsphase vor Beginn der Larvalentwicklung mehrfach Larvenproviant eingetragen wird (Abb. 3). Nach Abschluss der Verproviantierungsphase wird die Brutzelle verschlossen. Erst danach schlüpft die Larve. Ein möglicher Selektionsvorteil der Massenverproviantierung gegenüber der Verproviantierung mit einem einzigen Beutetier besteht darin, dass auch kleinere Beutetiere genutzt werden können, was zu einer deutlichen Verschiebung des Beutespektrums führt. Massenverproviantierung tritt bei allen bisher untersuchten Euparagiinae, Masarinae und den meisten Eumeninae auf. Die Weibchen der Stammart der Vespidae haben sehr wahrscheinlich so wie alle rezenten Euparagiinae und Eumeninae paralyisierte Larven holome-

taboler Insekten als Larvenproviant eingetragen, wobei unsicher ist, ob es sich dabei wie bei den Scolidae um Käferlarven oder um Schmetterlings- oder Blattwespenlarven gehandelt hat.

Vorraussetzung für die Evolution der Massenverproviantierung in der Stammlinie der Vespidae war zunächst die Anlage eines wenigstens einfachen Nestes, das als zentraler Orientierungspunkt dienen konnte. Weitere Schritte waren dann die oberirdische Jagd und der Transport der paralyisierten Beutetiere zum Nest. Das Eintragen von mehreren, kleineren Beutetieren erfordert neben der unmittelbar aufeinander folgenden Wiederholung der Verhaltenssequenz von Beutesuche, Paralisieren und Beutetransport zum Nest zusätzlich auch das Abschätzen der eingetragenen Gesamtbeutemenge in einer Zelle bis zum Abschluss der Verproviantierungsphase (O'NEILL 2001: 322).

Lebensweise rezenter Vertreter der Euparagiinae

Arten der Gattung *Euparagia* leben solitär. Die Imagines besitzen kurze Mundwerkzeuge (BRADLEY 1922), mit denen sie Nektar aus Blüten mit leicht zugänglichen Nektarien aufnehmen. Bislang wurden sie beim Besuch von *Eriogonum*- (Polygonaceae), *Euphorbia*- und *Croton*- (Euphorbiaceae), *Larrea*- (Zygophyllaceae), *Oenothera*- (Onagraceae), *Coldenia*- (Boraginaceae) sowie *Calochortis*-Blüten (Liliaceae) beobachtet (BOHART 1948, 1989, CLEMENT & GRISEL 1968). Größere Mengen von Pollen, die im Darmtrakt von *Euparagia*-Weibchen festgestellt wurden, lassen auf einen zumindest mäßigen Pollenkonsum der Imagines schließen (MAUSS 2000).

Das Nestbauverhalten wurde bisher nur bei *Euparagia scutellaris* CRESSON untersucht (WILLIAMS 1927, CLEMENT & GRISEL 1968, TORCHIO 1970, TROSTLE & TORCHIO 1986, MOORE 1975). Die Nester werden unterirdisch in hartem, lehmigem Boden angelegt (WILLIAMS 1927). Beim Graben erweichen die Weibchen das Substrat, indem sie im Bereich der Mundöffnung eine Flüssigkeit abgeben. Dabei handelt es sich vermutlich um regurgitiertes Wasser, denn zumindest Weibchen von *E. richardsi* BOHART besuchen regelmäßig Wasserstellen, wo sie auf der Wasseroberfläche landen und Wasser aufnehmen (LONGAIR 1985). Die aufgeweichte Erde entfernen die Weibchen von *E. scutellaris* mit Hilfe ihrer Mandibeln (CLEMENT & GRISEL 1968). Am Nesteingang errichtet das Weibchen eine schornsteinartige, rechtwinklig gebogene Eingangsröhre aus Lehm (CLEMENT & GRISEL 1968, TROSTLE & TORCHIO 1986). Das Material für diesen Nestvorbau stammt aus dem Nest. Es wird vom Weibchen portionsweise, in Form von feuchten Kügelchen, mit den Mandibeln aus dem Nest transportiert (TROSTLE & TORCHIO 1986).



Abb. 10-15: Nestbau und Wasseraufnahme bei Pollenwespen der Gattung *Ceramius*. (10) Weibchen von *C. palaestinensis* transportiert Lehmkügelchen mit den Mundwerkzeugen beim Graben rückwärts aus dem Nesteingang (rechts im Vordergrund abgeworfene Kügelchen). (11) Abflug mit dem ausgegrabenen Bodensubstrat. Ein Erdbrocken wird zwischen den Mandibeln gehalten. (12) Weibchen von *C. luteoclypeata* beim Verschließen des Nesteinganges nach Abschluss und Verproviantierung aller Brutzellen. (13) Weibchen von *C. palaestinensis* beim Anbau von angefeuchtem Substrat aus dem Nest an den Nestvorbau. (14) Weibchen von *C. palaestinensis* bei der Wasseraufnahme von nassem Boden (15) Weibchen von *C. bureschi* bei der Wasseraufnahme von der Wasseroberfläche.

und dann mit Hilfe der Mandibeln, der Beine und der Metasoma-Spitze am Rand der Öffnung angebaut (CLEMENT & GRISELL 1968). Nach Fertigstellung des Nestvorbaus werden die nachfolgenden, beim Graben anfallenden Substratkügelchen jeweils während eines kurzen kreisförmigen Fluges etwa 0,5-1,5 m vom Nest entfernt abgeworfen (CLEMENT & GRISELL 1968).

Das Nest besteht aus einem weitgehend senkrechten Hauptgang und mehreren Brutzellen. Die erste Brutzelle befindet sich terminal am Hauptgang, weitere Brutzellen werden am Ende von Seitengängen angelegt (CLEMENT & GRISELL 1968). Zusätzlich können einzelne Zellen auch in Linie unmittelbar vor einer zuvor verschlossenen Brutzelle in einem Seitengang angelegt werden (TROSTLE & TORCHIO 1986). Die Seitenwände der Brutzellen sind verfestigt, aber nicht mit Lehm ausgekleidet. Die Zellverschlüsse bzw. die Trennwände zwischen zwei in Linie errichteten Brutzellen, werden aus angefeuchtetem Bodensubstrat gebaut, das aus dem Nest stammt.

Nach der Fertigstellung einer Brutzelle erfolgt die Eiablage. Dabei heftet das Weibchen ein Ei am distalen Ende der Zelle mit Hilfe eines dünnen Fadens am posterioren Pol fest an die Zellwand (TROSTLE & TORCHIO 1986). Anschließend beginnt die Verproviantierungsphase (MOORE 1975, TROSTLE & TORCHIO 1986). Das Weibchen jagt Rüsselkäferlarven der Gattungen *Anthonomus* (CLEMENT & GRISELL 1968), *Ceuthorrhynchus* (WILLIAMS 1927) oder cf. *Smicronyx* (TROSTLE & TORCHIO 1986), die es mit Hilfe des Giftstachels paralyisiert. In eine Brutzelle werden 11 bis 36 Käferlarven eingetragen (TROSTLE & TORCHIO 1986, MOORE 1975). Danach wird die Brutzelle verschlossen. Nachdem die *Euparagia*-Larve geschlüpft ist, frisst sie den gesamten Proviant auf, wobei sie fünf Larvenstadien durchläuft. Im letzten Stadium spinnt sich die Larve dann einen Kokon, in dem sie als Praepuppe überwintert (TROSTLE & TORCHIO 1986). Bei ansteigenden Temperaturen verpuppt sich die Larve (TROSTLE & TORCHIO 1986) und schließlich schlüpft die Imago. Populationen von *Euparagia*-Arten sind vermutlich univoltin (Funddaten in BOHART 1948, 1989).

Die Lebensform in der Stammlinie der [Masarinae + Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae]

Die Lebensweise der Stammart der [Masarinae + Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] wurde vermutlich weitgehend unverändert aus dem Grundmuster der Vespidae übernommen. Darauf weist das weit gestreute Auftreten von Merkmalen der Lebensform aus dem Grundmuster der Vespidae innerhalb verschiedener Teiltaxa der Masarinae bzw. der Eumeni-

nae hin, bei gleichzeitigem Fehlen von synapomorphen bionomischen Merkmalen der [Masarinae + Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae].

Die Lebensweise von rezenten Vertretern der Pollenwespen (Masarinae)

In der Stammlinie der Masarinae entstand eine grundlegende Veränderung der Lebensform. Die Weibchen verproviantieren die Brutzellen nicht mehr mit paralyisierten Beutetieren, sondern mit Nektar und Pollen, der die einzige Proteinquelle der Larven darstellt (Abb. 7-9). Die Lebensform der Pollenwespen entspricht damit der von Bienen.

Fast alle bisher untersuchten Vertreter der Pollenwespen leben solitär (GESS 1996). Lediglich bei *Trimeria howardi* BERTONI beobachteten ZUCCHI et al. (1976) auch kommunale Nester, was aber in einer Studie von MECI (1999) nicht bestätigt werden konnte. Für die Stammart der Masarinae ist daher eine solitäre Lebensweise zu postulieren, die unverändert aus dem Grundmuster der [Masarinae + Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] übernommen wurde. Zum Grundmuster der Masarinae gehören Mundwerkzeuge mit kurzer Glossa, die mit dem plesiomorphen Zustand aus dem Grundmuster der Vespidae weitgehend übereinstimmen (KRENN et al. 2002). Solche ursprünglichen Mundwerkzeuge finden sich heute noch bei den Gayellini (CARPENTER 1988a) und bei *Priscomasarina* (GESS 1998, KRENN et al. 2002), dem basalsten Teiltaxon der Masarini. Zur Nektaraufnahme besuchen diese Taxa daher Blüten mit leicht zugänglichen Nektarien (GESS 1996, GESS 2001). Vermutlich in Anpassung an die Aufnahme von Nektar aus abgeleiteten Blütentypen mit engen Kronröhren, wie z. B. Blüten von Fabaceae (Abb. 17), Lamiaceae und Pontederiaceae, evolvierte innerhalb der Masarinae zweimal unabhängig voneinander ein verlängerter Saugrüssel, nämlich in der Stammlinie von *Metaparagia* (Paragiina) und in der Stammlinie der Masarina (CARPENTER 1996, KRENN et al. 2002). Die konvergente Entstehung dieser verlängerten Mundwerkzeuge lässt sich dabei nicht nur aus den Verwandtschaftsbeziehungen rekonstruieren, sondern zeigt sich noch heute darin, dass bei den Taxa verschiedene Abschnitte des Labiums abgewandelt sind. Während bei *Metaparagia* die geteilte Spitzenregion der Glossa und die proximal von den Paraglossae gelegenen Teilen des Labiums verlängert sind (CARPENTER 1996), erfolgte bei den Masarina die Verlängerung der Glossa unter Bildung eines geschlossenen Saugrohres im Abschnitt zwischen den Paraglossae und der kurzen geteilten Spitzenregion (KRENN et al. 2002).

Pollenkonsum durch die Imagines ist ein plesiomorphes Grundmustermerkmal der Masarinae, das bereits



Abb. 16-19: Blütenbesuchsverhalten von Pollenwespen. (16) Weibchen von *C. luteoclypeata* frisst Pollen direkt aus den Antheren einer Sonnenröschenblüte (*Helianthemum* spec.). (17) Männchen von *C. palaestinis* bei der Nektaraufnahme aus der engen Kronröhre einer Kleeblüte (*Trifolium* spec.). (18) Weibchen von *C. abbreviatus* bei der Nektaraufnahme an *Satureja thymbra* L. (Lippenblütler). Gleichzeitig wird Pollen mit der Stirnbehaarung aus den nototriben Antheren der Blüte gesammelt. (19) Von Zeit zu Zeit wird der Pollen mit den Vordertarsen aus der Stirnbehaarung gebürstet, zur Mundöffnung gebracht und gefressen.

aus dem Grundmuster der [Scoliidae + Vespidae] stammt. Mitteldarm, Ileum und Rektum von adulten Pollenwespen enthalten dementsprechend oft große Mengen von Pollen (Mauss unpubl.), der ihnen vermutlich als Proteinquelle dient. Daneben speichern die Weibchen Pollen im Kropf zur Verproviantierung der Brutzellen. Ursprünglich fressen die Imagines den Pollen direkt aus den Antheren (Abb. 16) (GESS & GESS 1989). Bei den Masarini bilden die Setae auf den distalen Enden der Vordertibien und den verkürzten und verbreiterten Vordertarsen eine Pollenbürste (RICHARDS 1962: 35), mit deren Hilfe Pollen zusätzlich aus den Antheren zur Mundöffnung gebürstet werden kann (GESS & GESS 1989, NEFF & SIMPSON 1985). In Zusammen-

hang mit dem Besuch nototriber Blüten ist innerhalb der Masarini mehrfach eine indirekte Aufnahme von Pollen mit Hilfe des Exoskeletts entstanden. Dabei gelangt der Pollen zunächst auf dorsale Bereiche des Exoskeletts, von wo er dann in einem zweiten Schritt mit Hilfe der Pollenbürsten an den Vorderbeinen zur Mundöffnung gebracht wird. Eine solche, noch wenig spezialisierte Verhaltenssequenz findet sich bei *Ceramius tuberculifer* SAUSSURE (MAUSS 1996) und *C. bureschi* ATANASSOV (MAUSS et al. 2006). Weiter vorangeschritten ist die Spezialisierung bei *Celonites abbreviatus* (VILLERS), bei dem die indirekte Pollenaufnahme aus den nototriben Blüten verschiedener Lippenblütler (Lamiaceae) durch morphologisch spezialisierte Sammelhaare

auf der Stirn erfolgt (Abb. 18). Mit dieser Sammelbehaarung wird Pollen mit Hilfe reibender Bewegungen des Kopfes aktiv aus den Antheren herausgebürstet (SCHREMMER 1959, BELLMANN 1984, MÜLLER 1996, MAUSS 2006). Anschließend werden die Pollenkörner mit den Vordertarsen von der Stirn zur Mundöffnung gebracht und verschluckt (Abb. 19).

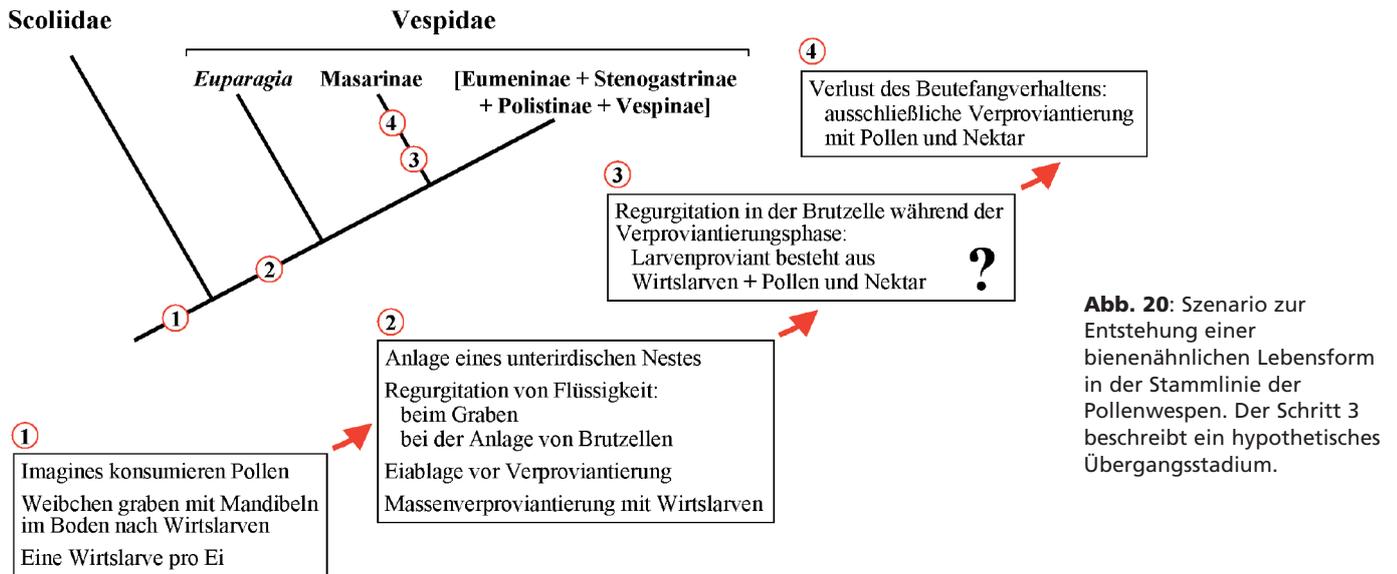
Die hypogäischen Nester der basalen Taxa der Masarini, d.h. von *Priscomasaris* (GESS 2001), *Paragia* (HOUSTON 1984, NAUMANN & CARDALE 1987), *Ceramius* (GESS 1996, MAUSS 1996, MAUSS & MÜLLER 2000, MAUSS et al. 2003, 2005, 2006), (ggf. *Ceramiopsis* (BERTONI 1921), unzureichend beschrieben)), *Trimeria* (ZUCCHI et al. 1976), *Jugurtia* (GESS & GESS 1980, GESS 1996: 94-98) und *Masarina* (GESS & GESS 1988a, GESS et al. 1997) entsprechen in ihrem Bau der Nestarchitektur im Grundmuster der Vespidae (s. oben; Abb. 4-5). Ebenso wie bei *Euparagia*, graben die Weibchen das Nest mit den Mandibeln unter Beteiligung des Labiomaxillarkomplexes in Hartböden (Abb. 10-11), wobei zumindest bei mehreren Arten der Gattung *Ceramius* zusätzlich auch kratzende Bewegungen mit den Vorder- und Mittelbeinen ausgeführt werden (MAUSS & MÜLLER 2000, Mauss unpubl.). Das Substrat wird bei allen Arten mit regurgitierter Flüssigkeit aufgeweicht. Im Grundmuster besuchen die Weibchen dieser Taxa daher regelmäßig Wasserstellen. Dabei landen die Weibchen von *Priscomasaris* (GESS 2001), *Paragia* (NAUMANN & CARDALE 1987) und einer Reihe von *Ceramius*-Arten (GESS 1996, GESS 1999) ebenso wie die Weibchen von *Euparagia* zur Wasseraufnahme auf der Wasseroberfläche (Abb. 15). Es ist daher wahrscheinlich, dass die Weibchen der Stammart der Masarini, und darüber hinaus auch der Stammart der Vespidae, Wasser von der Wasseroberfläche aufgenommen haben. Die Aufnahme von Wasser vom Rand des Gewässers oder auf feuchtem Boden (Abb. 14) ist demgegenüber vermutlich abgeleitet und wurde interessanter Weise bisher nur bei Arten beschrieben, deren Glossa ein geschlossenes medianes Nahrungsrohr bildet (KRENN et al. 2002).

Eine Besonderheit innerhalb der Masarini ist die Anlage von Lehmzellen („constructed mud cells“ sensu GESS & GESS 1986; Abb. 5-6). Diese Lehmzellen werden im Boden in einen zuvor ausgegrabenen Hohlraum hineingebaut, dessen Volumen dem späteren Außendurchmesser der Lehmzelle entspricht. Die Lehmzellen werden aus angefeuchtetem, lehmigem Bodensubstrat gefertigt, das aus dem Nest stammt. Die zur Anlage von Lehmzellen erforderliche Verhaltenssequenz ist daher komplex und es ist anzunehmen, dass die Anlage solcher Lehmzellen ein homologes Merkmal darstellt. Recent finden sich Lehmzellen in den Nestern von *Priscomasaris*, *Paragia*, *Ceramius* (mit Ausnahme der Artgrup-

pen 1, 4 und 8), sowie *Jugurtia* (GESS 1996, 2001, GESS & GESS 1980, 1986, 1988b, 1990, 1992, GESS et al. 1995, HOUSTON 1984, 1986, MAUSS 1996, MAUSS & MÜLLER 2000, NAUMANN & CARDALE 1987). Vermutlich ist die Anlage von Lehmzellen daher in der Stammlinie der Masarini oder sogar schon der Masarinae entstanden (dies ist nicht zu entscheiden, da *Gayella* oberirdisch nistet (s. unten) und Lehmzellen in den Außengruppen fehlen). Die Anlage von Lehmzellen wäre dann mehrfach konvergent wieder zugunsten von einfach ausgeschachteten Brutzellen mit imprägnierten Wänden (Abb. 9) reduziert worden (GESS 1996, 1999, GESS & GESS 1988b, GESS et al. 1997, HOUSTON 1995, MAUSS et al. 2003, 2005, 2006, ZUCCHI et al. 1976).

Die Anlage von hypogäischen Nestern in Böden mit sandigem Lockersubstrat erfordert spezielle Anpassungen, da sich die Bodenpartikel aufgrund ihrer Korngröße und geringen Haftung nicht unmittelbar für die plesiomorphe, aus dem Grundmuster der Vespidae übernommene Grabtechnik eignen. In Zusammenhang mit der Besiedlung von Sandhabitaten ist es innerhalb von *Metaparagia* zweimal zur Ausbildung einer Psammophore zwischen Kopf, Propleuren und Vorderbeinen gekommen (CARPENTER 1996). Sie wird an den Rändern durch lange Setae („Ammochoetae“) begrenzt (SNELLING 1986, HOUSTON 1995). Beim Graben werden Sandkörner in dieser Psammophore rückwärts laufend aus dem Nest transportiert und dann im Flug, etwas vom Neststandort entfernt abgeworfen (HOUSTON 1995). Eine andere Lösung findet sich bei *Quartinia vagepunctata* SCHULTHESS. Die Weibchen dieser Art stabilisieren den Nestvorbau, die Wände und die Zellen ihres Nestes indem sie die Sandkörner mit einer Seide verkleben, die sie im Bereich der Mundöffnung abgeben (GESS & GESS 1992).

Innerhalb der Masarinae wurde die unterirdische Nistweise vermutlich dreimal zugunsten der Anlage oberirdischer Nester aufgegeben, nämlich in der Stammlinie der Gayellini (CLAUDE-JOSEPH 1930) von *Pseudomasaris* (BEQUAERT 1940, HUNGERFORD 1937, PARKER 1967, RICHARDS 1963, TORCHIO 1970) (oder von [*Pseudomasaris* + *Masaris*], was derzeit nicht zu entscheiden ist, da zur Nistweise von *Masaris* nur ungenaue und widersprüchliche Beobachtungen vorliegen (MORICE 1900, FERTON 1920)) und von *Celonites* (LICHTENSTEIN 1869, FERTON 1910, BELLMANN 1984, 1995, GESS & GESS 1992, GESS 1996, GESS et al. 1997). Solche oberirdischen Nester bestehen aus Lehmzellen, die an geschützten Orten wie Steinen oder Zweigen unmittelbar auf dem Untergrund errichtet werden. Das Baumaterial wird mit den Mundwerkzeugen an einer Lehmsammelstelle am Boden aufgenommen (GESS 1996, TORCHIO 1970), und als kleine Kugel fliegend zum



Neststandort transportiert. Dabei weist das Verhalten der Weibchen bei Gewinnung und Transport der Lehmkügelchen (TORCHIO 1970) detaillierte Übereinstimmungen mit den entsprechenden Verhaltensweisen beim Graben hypogäisch nistender Pollenwespen-Taxa auf (MAUSS & MÜLLER 2000). Das Verhalten beim Anbauen eines solchen Lehmkügelchens am distalen Ende einer in Bau befindlichen Brutzelle ist dem Ansetzen von Lehmkügelchen an den röhrenförmigen Nestvorbau bei hypogäisch nistenden Pollenwespen-Arten (Abb. 13) ebenfalls auffällig ähnlich (BELLMANN 1984, 1995, TORCHIO 1970). Die Fähigkeit einen oberirdischen, röhrenförmigen Hohlraum aus Lehm zu errichten, kann daher auf eine phylogenetisch ältere Verhaltenssequenz zurückgeführt werden, die bereits aus dem Grundmuster der Masarinae und darüber hinaus der Vespidae stammt. Bei der Anlage oberirdischer Brutzellen ist demnach lediglich die Abfolge einzelner Verhaltensweisen in der Sequenz und ihr jeweiliger Kontext abgeleitet: Apomorph wäre demnach die Existenz einer räumlich vom Neststandort getrennten Lehmsammelstelle, der Ortswechsel zwischen Gewinnung und Anbau eines Lehmkügelchens und schließlich die Eiablage in den röhrenförmigen oberirdischen Hohlraum unmittelbar nach seiner Fertigstellung, der damit zur Brutzelle wird. Abgeleitet ist ferner das bei allen oberirdisch nistenden Taxa festgestellte Abdecken der Zellen mit einer gemeinsamen Erdschicht nach Abschluss der Zellanlage (CLAUDE-JOSEPH 1930, TORCHIO 1970, GESS & GESS 1992, GESS 1996, BELLMANN 1984). Aufgrund seiner Position am Ende der Verhaltenssequenz beim Nestbau wäre es denkbar, dass sich dieses Verhalten vom Bau des Nestverschlusses bei hypogäisch nistenden Taxa (Abb. 12) ableitet.

Interessanter Weise ist es innerhalb von *Celonites* sekundär wieder zur Verlagerung von Nestern in den

Boden gekommen: *C. wahlenbergiae* GESS errichtet seine Brutzellen in bereits vorhandenen unterirdischen Hohlräumen (GESS & GESS 1992, GESS 1996). Noch stärker abgeleitet ist das Verhalten von *C. latitarsis* GESS, der mit Hilfe von Grabdornen an den Vorderbeinen einen Nestgang in Lockersubstrat gräbt, an dessen Ende dann nachfolgend eine Brutzelle angelegt wird. Die sekundäre Natur dieser Neststandorte ist in beiden Fällen daran zu erkennen, dass das Baumaterial für die Brutzelle jeweils von einer außerhalb des Nestes gelegenen Lehmsammelstelle herantransportiert wird (GESS & GESS 1992).

Die Eiablage erfolgt bei allen Masarinae vor der Verproviantierungsphase einer Brutzelle (Abb. 7) (BELLMANN 1984, CLAUDE-JOSEPH 1930, GESS 1996, GESS 1999, 2001, MAUSS et al. 2003, 2006). Dieses plesiomorphe Merkmal stammt bereits aus dem Grundmuster der Vespidae und wurde unverändert in das Grundmuster der Masarinae übernommen. Wie im Grundmuster der Vespidae hängt das Ei bei *Gayella* an einem Filament von der Zelldecke herab (CLAUDE-JOSEPH 1930). Bei den Masarini ist dieses Filament reduziert und das Ei wird direkt am distalen Pol der Brutzelle abgelegt (BELLMANN 1984, GESS & GESS 1980, GESS 1996, 1999, 2001, HOUSTON 1984, 1986, 1995 MAUSS & MÜLLER 2000, MAUSS et al. 2003, 2005, 2006, TORCHIO 1970). Dabei kann es mit einem Pol an der Wand angeheftet sein oder es befindet sich in unmittelbarem Kontakt mit dem Pollenproviant frei in der Zelle (Abb. 7).

Der Transport von Pollen und Nektar zum Nest während der Verproviantierungsphase erfolgt bei allen Pollenwespenarten im Kropf. Kropfsammeln ist daher ein Grundmustermerkmal der Masarinae. Der Spezialisierungsgrad der Taxa hinsichtlich der von ihnen genutzten Pollenquellen variiert innerhalb der Masarinae.

Die meisten Arten sind oligolektisch (sammeln Pollen ausschließlich von Sippen einer Pflanzenfamilie) oder eng polylektisch (sammeln Pollen von Sippen einer eng begrenzten Auswahl von Pflanzenfamilien) (COOPER 1952, GESS 1996: 17). Vereinzelt wurden aber auch weit polylektische Arten (sammeln Pollen von Sippen aus vielen Pflanzenfamilien) nachgewiesen (TEPEDINO 1979, MAUSS 1996, MAUSS & MÜLLER 2000). Das Grundmuster lässt sich für die Masarinae derzeit nicht rekonstruieren, da nur wenige Informationen zum Blütenbesuch von Arten der Gayellini vorliegen.

Nach dem Schlupf verzehrt die Larve den Pollenvorrat (Abb. 8), wobei sie sich mehrfach häutet. Die genaue Zahl der Larvenstadien ist nicht bekannt. Das letzte Larvenstadium (vermutlich L5) spinnt sich einen Kokon und überwintert als Praepuppe (CLAUDE-JOSEPH 1930, GESS 1996: 58, MAUSS 1996, TORCHIO 1970, ZUCCHI et al. 1976). Die Verpuppung erfolgt etwa zwei Wochen vor dem Schlupf der Imago (TORCHIO 1970). Die meisten Arten sind wahrscheinlich univoltin (GESS 1996), aber *Priscomasaris* und *Trimeria howardi* sind bivoltin (GESS 2001, ZUCCHI et al. 1976). Insgesamt entspricht der Entwicklungszyklus der Masarinae somit dem von *Euparagia*. Er ist daher wahrscheinlich plesiomorph und stammt bereits aus dem Grundmuster der Vespidae.

Szenario zur Evolution der bienenartigen Lebensform der Pollenwespen

Ein Schlüsselereignis in der Evolution der Pollenwespen ist der Übergang von der Verproviantierung der Brutzellen mit Beutetieren zur Verproviantierung mit Pollen und Nektar. Ausgangspunkt dieser Entwicklung in der Stammlinie der Masarinae war vermutlich die Pollenkonsumtion durch die Imagines (Abb. 20) die dazu führte, dass die Weibchen während der Verproviantierung der Zelle, die zu diesem Zeitpunkt der Entwicklung noch ausschließlich mit Wirtslarven erfolgte, in ihrem Kropf bereits Pollen zur eigenen Proteinversorgung speicherten. Es kann postuliert werden, dass die Tiere zu Beginn des Überganges damit begonnen haben, Teile ihres Kropfinhaltes im Bereich der Brutzelle während der Verproviantierungsphase zu regurgitieren. Das Regurgitieren von Kropfinhalt im Bereich der Zellen ist eigentlich ein plesiomorphes Merkmal, dass bereits aus dem Grundmuster der Vespidae stammt. Hier tritt es aber zu einem früheren Zeitpunkt in der Verhaltenssequenz auf, nämlich beim Graben und bei der Stabilisierung der Zellwände während der Bauphase einer Zelle. Dementsprechend war der entscheidende Neuerwerb in der Stammlinie der Masarinae vermutlich die Verlängerung des Zeitraums, während dessen Kropfinhalt in der Brutzelle regurgitiert wurde, von der Bauphase in die Verproviantierungsphase einer Zelle hinein. Das Aufsu-

chen von Blüten und die Aufnahme von Pollen waren demgegenüber bereits als Präadaptionen vorhanden. Während eines hypothetischen Übergangsstadiums bestand der Larvenproviant dann sowohl aus Wirtslarven als auch aus Pollen und Nektar. Durch Selektion wurden Individuen mit höherem Pollenanteil in der Larvennahrung gefördert, so dass das Beutefangverhalten in den Populationen schließlich völlig verloren ging und alle Nachkommen ausschließlich mit Pollen und Nektar versorgt wurden.

Die Lebensform in der Stammlinie der [Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae]

Ein wichtiger Neuerwerb in der Stammlinie der [Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] ist die Ernährung der adulten Weibchen von Beutetieren. Diese werden intensiv mit den Mandibeln durchgekaut (= malaxiert) (Abb. 24) und dabei teilweise oder vollständig von der Wespe konsumiert (CHILCUTT & COWAN 1992, TURILLAZZI 1991, EDWARDS 1980: 144, HUNT 1994, SPRADBERY 1973: 44, 147). Die beim Malaxieren aufgenommenen Nahrungsstoffe werden zumindest teilweise assimiliert (HUNT 1984) und stellen eine wichtige Proteinquelle für die Weibchen dar. Daneben wird in geringem Maße auch noch Pollen aufgenommen (HUNT et al. 1991). Die wichtigste Kohlenhydratquelle der Imagines ist wie im Grundmuster der Vespidae Nektar aus Blüten mit offen liegenden Nektarien (SPRADBERY 1973: 44, HUNT 1994) (Abb. 26).

Die übrigen Merkmale der Lebensform der Stammart der [Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] wurden vermutlich weitgehend unverändert aus dem Grundmuster der Vespidae übernommen.

Lebensweise rezenter Vertreter der Eumeninae (Lehmwespen)

Die Imagines der meisten Arten der Eumeninae leben solitär. Für die Stammart der Eumeninae ist daher ebenfalls eine solitäre Lebensweise anzunehmen, die aus dem Grundmuster der [Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] übernommen wurde. Innerhalb der Eumeninae ist es mehrfach konvergent zur Ausbildung einer parasozialen Lebensweise gekommen (COWAN 1991). Bei parasozialen Taxa nutzen mehrere Weibchen einer Population, die derselben Generation angehören, ein gemeinsames Nest.

Die Mundwerkzeuge sind im Grundmuster der Eumeninae kurz, entsprechen also dem Grundmuster der Vespinae. Die wichtigste Kohlenhydratquelle der Imagines ist Nektar, den sie meist an leicht zugänglichen, offenen Blüten oder an extrafloralen Nektarien aufnehmen (EVANS 1966, KUGLER 1970: 148). Häufig besucht



Abb. 21-24: (21) Weibchen der Eumeninae *Euodynerus annulatus* (SAY) bei der Wasseraufnahme von der Oberfläche eines Tümpels. (22) Weibchen von *Euodynerus notatus* (JURINE) (Eumeninae) beim Verschließen ihres Nestes mit feuchtem Lehm in einem Bohrloch in einem Holzklötz. (23) Nestgründungsgemeinschaft fertiger Weibchen von *Polistes* cf. *smithii* SAUSSURE (Polistinae). Das Papiernest besteht aus einer Wabe mit einem zentralen Aufhängestiel. Dies ist ein Grundmustermerkmal der [Polistinae + Vespinae]. (24) Arbeiterin von *Polistes biglumis* (L.) beim Malaxieren von Beute vor dem Verfüttern an die Larven.

werden z. B. verschiedene Sippen der Umbelliferae, Euphorbiaceae, Rosaceae und Asteraceae (EVANS 1966, SPRADBERY 1973: 43). Daneben wird auch Honigtau konsumiert (SPRADBERY 1973: 43). Ein verlängerter Saugrüssel, der die Aufnahme von Nektar aus Blüten mit stärkerer Nektarbergung erlaubt, ist konvergent u. a. bei den Rhaphiglossini (RICHARDS 1962: 7), bei *Eumenes* (OSTEN 1982) und bei *Pterocheilus* (HAESLER 1975) entstanden. An der Bildung dieses Saugrüssels sind bei allen Taxa neben dem Labium auch die Maxillen beteiligt. Ausgehend vom Grundmuster der Vespidae ist die Entwicklung verlängerter Mundwerkzeuge innerhalb der Eumeninae damit jeweils deutlich anders verlaufen

als innerhalb der Masarini, bei denen der Saugrüssel ausschließlich aus Teilen des Labiums aufgebaut ist. Die wichtigste Proteinquelle für die Weibchen sind Beutetiere, die sie mit den Mandibeln kräftig durchkauen, wobei sie Körpersäfte aber auch Gewebeteile der Beute aufnehmen (CHILCUTT & COWAN 1992, SPRADBERY 1973: 44). Manchmal werden die Beutetiere auch vollständig konsumiert. Die Menge aufgenommener Beute ist positiv mit dem Reproduktionserfolg der Weibchen korreliert (CHILCUTT & COWAN 1992). Die Ernährung der adulten Weibchen von Beutetieren ist ein Grundmustermerkmal der Eumeninae, dass unmittelbar von der Stammart der [Eumeninae + Stenogastrinae + Polis-

tinae + Vespinae] übernommen wurde. Pollen ist zwar gelegentlich in geringem bis mäßigem Umfang im Darmtrakt der Imagines von manchen Arten vorhanden (HUNT et al. 1991), seine relative Bedeutung als Proteinquelle für die Weibchen ist aber vermutlich deutlich geringer als im Grundmuster der Vespidae.

Das Nestbauverhalten weist innerhalb der Eumeninae eine große interspezifische Variabilität auf (CARPENTER & CUMMING 1985). Grundsätzlich kann man nach der Art der Nestanlage drei Haupttypen unterscheiden (IWATA 1976):

- (1) Anlage von unterirdischen, selbst gegrabenen Nestern (Abb. 3);
- (2) Anlage von Nestern in bereits vorhandenen unter- oder oberirdischen Hohlräumen (Abb. 22);
- (3) Anlage von freien, oberirdischen Nestern.

Die phylogenetische Bewertung dieser Verhaltensunterschiede ist schwierig, weil zumindest bei manchen Taxa auch eine ausgeprägte intraspezifische Plastizität beim Nestbauverhalten auftritt (z.B. COOPER 1979, GESS & GESS 1991, WEAVING 1994). Weitere Probleme ergeben sich aus der gegenwärtigen, in einigen Fällen vermutlich unnatürlichen Gattungsklassifikation, sowie aus ungenauen oder zweifelhaften Literaturangaben (CARPENTER & CUMMING 1985). Typische, in Hartböden gegrabene, hypogäische Nester, die mit dem Grundmuster der Vespidae weitgehend übereinstimmen, finden sich bei einer Reihe von Taxa, insbesondere bei verschiedenen *Odynerus*-Arten (MIOTK 1979, HAESELER 1997, LITH 1956) und *Paragymnomerus* (MÓCZÁR 1960, 1962), aber z.B. auch bei Vertretern von *Allepipona* (GESS & GESS 1991), *Antepipona* (GESS & GESS 1991), *Paravespa* (GESS & GESS 1988c) und *Tricarinodeynerus* (GESS & GESS 1991). Die Nestarchitektur und das Verhalten, sowohl beim Graben als auch beim Errichten des Nestvorbaus, weisen bei diesen Taxa detaillierte Übereinstimmungen mit der Nestarchitektur und dem Nestbauverhalten von *Euparagia* und den primär hypogäisch nistenden Masarini auf: So wird beispielsweise das harte Bodensubstrat beim Graben mit regurgitierter Flüssigkeit aufgeweicht, mit den Mandibeln abgeschabt und zu einem Kügelchen geformt. Dieses Kügelchen wird dann mit den Mandibeln unter Beteiligung des Labiomaxillarkomplexes festgehalten und rückwärts laufend aus dem Nest transportiert. Am Anfang verwenden die Weibchen die feuchten Substratkügelchen, um damit einen Nestvorbau zu errichten. Beim Ansetzen eines Kügelchens halten sich die Weibchen auf der Außenseite des Nestvorbaus mit den Mittel- und Hinterbeinen fest, während sich ihre Mandibeln und Vorderbeine auf der Innenseite befinden und das Metasoma außen winklig zur Ventralseite hin abgelenkt wird (OL-

BERG 1959, BELLMANN 1995: 144). Nach Fertigstellung des Nestvorbaus werden die Kügelchen meist fliegend vom Nest wegtransportiert und an einer bestimmten Abwurfstelle fallen gelassen. Bei der zum Graben verwendeten Flüssigkeit handelt es sich ursprünglich, wie im Grundmuster der Vespidae, vermutlich um Wasser, da die Weibchen vieler Arten Wasserstellen besuchen, wo sie, taxonspezifisch verschieden, entweder am Rand oder auf der Wasseroberfläche sitzend (Abb. 21) Wasser aufnehmen (LONGAIR 1984). Abgeleitet ist die Verwendung von Wassertropfen auf Blättern bei *Synagris cornuta* (L.) (LONGAIR 2004) und von Sekreten der Schaumzikade *Philaenus spumarius* L. bei *Odynerus spinipes* L. (MIOTK 1979). Neben der regurgitierten Flüssigkeit wird vielleicht zusätzlich auch noch Labialdrüsensekret verwendet (COWAN 1991). Alle bislang untersuchten Arten erstellen die Brutzellen durch das Ausgraben eines Hohlraumes, dessen Wand lediglich verfestigt wird (GESS & GESS 1976, 1988c, 1991, MÓCZÁR 1960, OLBERG 1959: 141). Das Baumaterial für die Zellverschlüsse, bzw. Zwischenwände stammt aus dem Nest.

Aufgrund dieser vielfältigen Übereinstimmungen zwischen der Nestarchitektur und dem Nestbauverhalten der hypogäisch, in selbst gegrabenen Nestern nistenden Eumeninae, Euparagiinae und Masarinae, ist die Homologiewahrscheinlichkeit für diese Art der Nestanlage hoch. Daher ist die Anlage eines hypogäischen, in Hartboden gegrabenen Nestes vermutlich ein plesiomorphes Grundmustermerkmal der Eumeninae, das bereits aus dem Grundmuster der Vespidae stammt. Diese Hypothese steht im Einklang mit den Auffassungen von IWATA (1976) und PARKER (1966), die ebenfalls die Anlage unterirdischer, selbst gegrabener Nester innerhalb der Eumeninae für ursprünglich halten. Sie setzt allerdings ein hohes Maß an Homoplasie hinsichtlich der beiden anderen Nesttypen innerhalb der Eumeninae voraus (CARPENTER & CUMMING 1985) und bedarf daher weiterer kritischer Überprüfung.

Innerhalb der Eumeninae finden sich modifizierte Formen selbst gegrabener, unterirdischer Nester, deren Architektur sich leicht vom Grundmuster der Eumeninae ableiten lässt. So fehlt z.B. bei *Pseudepipona* (SPRADBERY 1973:46) und *Tropidodeynerus* (FERTON 1895, ARENS 1999) der Nestvorbau, bei letzterem sind die Nester zusätzlich stets nur unizellulär. Bei *Parachilus* sind die Brutzellen durch eine feine Zwischenwand aus Lehm in ein distales Ei- und ein oder mehrere proximale Proviantkompartimente unterteilt (GESS 1976, GESS & GESS, 1988c).

Ähnlich wie bei den Masarinae sind auch innerhalb der Eumeninae in Zusammenhang mit der Besiedlung von Sandhabitaten mehrfach konvergent spezielle morphologische Anpassungen an das Graben in wenig bin-

digem Lockersubstrat entstanden. Es handelt sich dabei um Psammophoren, die durch verlängerte, abgeplattete und mit langen Setae bestandene Labialpalpen und bei *Pterocheilus* zusätzlich durch lange Setae an den Mandibeln und den Genae gebildet werden (BOHART 1940, CARPENTER & CUMMING 1985). Der so gebildete Korb ermöglicht den Transport von Sandkörnern unter Beibehaltung der plesiomorphen Grabtechnik mit den Mandibeln aus dem Grundmuster der Eumeninae (GRISSELL 1975).

Mehrfach konvergent ist die Anlage von Nestern in bereits vorhandenen, oberirdischen Hohlräumen entstanden (CARPENTER & CUMMING 1985), wie z. B. natürlichen Spalten und Höhlungen im Boden, Fraßgängen im Holz (Abb. 22), alten Nestern, Schneckenhäusern etc. (NIELSEN 1932, SPRADBERY 1973). In abgeleiteten Fällen kann der Nestgang auch durch Ausfressen von markhaltigen Stengeln selbst angelegt werden. Die Brutzellen sind bei vielen Taxa seitlich einfach durch die Wandung des Hohlraums begrenzt und werden vorne und hinten durch Lehmzwischenwände voneinander getrennt (SPRADBERY 1973: 52), so dass Linienbauten entstehen. Bei manchen Arten, wie z. B. *Gymnomerus laevipes* (SHUCKARD), werden die Zellen vollständig mit Lehm ausgekleidet (BRISTOWE 1948). Gegenüber dem Grundmuster der Eumeninae ist das Nestbauverhalten bei Nestern dieses Typs dadurch abgeleitet, dass die Weibchen zusätzlich zur Wassersammelstelle und zum Neststandort eine Lehmsammelstelle aufsuchen und das Baumaterial von dort fliegend zum Neststandort transportieren müssen. Zusätzlich ist das Grabverhalten reduziert. Alle übrigen Verhaltenselemente, insbesondere das Errichten der Zellverschlüsse, sind bereits im Grundmuster der Eumeninae vorhanden.

Ebenfalls mehrfach entstanden ist die Anlage freier, oberirdischer Zellen, z. B. an Steinen oder Zweigen (CARPENTER & CUMMING 1985). Nester dieses Typs finden sich z. B. innerhalb der „Zethini“ (DUCKE 1914, BOHART & STANGE 1965), bei verschiedenen „Eumenini“, wie z. B. *Hypodynerus*, *Montezumia*, *Synagris* oder *Ancistrocerus oiventris* (Wesmael) und *Eumenes* s.l. (ROUBAUD 1910, NIELSEN 1932, CARPENTER & CUMMING 1985, OLBERG 1959: 122-141, BETTAG 1990, BELLMANN 1995: 140-141, 148). Die charakteristischen, urnenförmigen Brutzellen mit einem trichterförmigen Rand um die Zellöffnung von *Eumenes* s.l. stellen dabei eine Synapomorphie dieser monophyletischen Gruppe dar (CARPENTER & CUMMING 1985). Inwieweit sich solche oberirdischen Nester von Nestern in Hohlräumen (wie vermutlich bei *Ancistrocerus oiventris*) oder aber direkt von hypogäisch gegrabenen Nestern ableiten, ist derzeit unsicher.

Das beim Nestbau verwendete Material ist bei Vertretern der „Eumenini“ angefeuchtetes, lehmiges Bo-

densubstrat. Die bisher untersuchten „Zethini“ (z. B. *Discoelius*, *Zethus*, *Calligaster*) und Raphiglossini (*Raphiglossa*, *Psiliglossa*) verwenden stattdessen zerkautes Pflanzenmaterial und Blattstücke, die oft zusätzlich mit größeren Mengen Speichel vermischt werden (FERTON 1920, BISCHOFF 1927: 211ff., BLÜTHGEN 1961: 216, BOHART & STANGE 1965, KROMBEIN 1991). Innerhalb der Eumeninae ist die Verwendung von Pflanzenmaterial wahrscheinlich abgeleitet, während die Nutzung von Lehm ein plesiomorphes Grundmustermerkmal darstellt, das ursprünglich bereits aus dem Grundmuster der Vespidae stammt. Für diese Hypothese spricht, dass bei *Euparagia* und bei den Masarinae als Außengruppen, ausschließlich angefeuchtetes Bodensubstrat als Baumaterial genutzt wird. Darüber hinaus sind innerhalb der Eumeninae alle Taxa die pflanzliches Material zum Nestbau verwenden abgeleitet hinsichtlich der Art ihrer Nestanlage, nutzen also vorhandene Hohlräume oder bauen freie, oberirdische Nester. Schließlich unterscheidet sich der von den „Zethini“ hergestellte Pflanzenmörtel mit den groben Blattstücken deutlich von dem feineren, papierartigen, aus Pflanzenfasern gewonnenen Nestmaterial der sozialen Taxa und ist daher vermutlich nicht mit diesem homolog.

Die Eiablage erfolgt im Grundmuster der Eumeninae vor Beginn der Verproviantierungsphase einer Brutzelle (CARPENTER & CUMMING 1985, COWAN 1991). Dieses plesiomorphe Merkmal wurde aus dem Grundmuster der Vespidae übernommen. Bei einem Großteil der Arten wird das Ei mit Hilfe eines Filaments an der Wand der Brutzelle befestigt (COWAN 1991), nur vereinzelt wird es direkt an die Zellwand angeheftet (z. B. *Raphiglossa zethoides* Saussure, FERTON 1920) oder frei am Boden der Zelle abgelegt (z. B. *Gymnomerus laevipes*, BRISTOWE 1948). Ein Filament zur Befestigung des Eies findet sich auch in den Brutzellen von *Euparagia* (Euparagiinae) und *Gayella* (Masarinae) (s. oben). Es ist daher wahrscheinlich, dass es sich dabei um ein plesiomorphes Merkmal handelt, das bereits in der Stammlinie der Vespidae entstanden ist und später in das Grundmuster der Eumeninae übernommen wurde.

Die Verproviantierung der Brutzellen erfolgt beim überwiegenden Teil der Eumeninae als Massenverproviantierung, was ein plesiomorphes Grundmustermerkmal dieser Gruppe darstellt (CARPENTER & CUMMING 1985, COWAN 1991). Vereinzelt kann es dabei unter ungünstigen äußeren Bedingungen fakultativ zu Verzögerungen bei der Verproviantierung kommen, so dass die Larve bereits geschlüpft ist, bevor die Verproviantierungsphase beendet und die Zelle verschlossen wird (COWAN 1991). Dies bezeichnet COWAN (1991) als verzögerte Verproviantierung (= delayed provisioning). Mindestens dreimal hat sich konvergent innerhalb der Eumeni-

nae daraus eine progressive Verproviantierung (= progressive provisioning) entwickelt (CARPENTER & CUMMING 1985, COWAN 1991, DUCKE 1914, KROMBEIN 1978, 1991). Bei diesen Taxa verbringen die Weibchen nach der Eiablage einen großen Teil ihrer Zeit in der Brutzelle und gehen nur in Abhängigkeit vom Futterbedarf der sich entwickelnden Larve auf die Jagd (COWAN 1991, LONGAIR 2004). Progressiv verproviantierende Arten versorgen ihre Larven mit auffällig immobil, vermutlich stets ausgiebig malaxierten Beutetieren (COWAN 1991). Die Weibchen von *Synagris cornuta* füttern ihre Larven sogar direkt mit malaxierten Beutestückchen (ROUBAUD 1910, LONGAIR 2004). Nach Abschluss der Verproviantierungsphase wird jede Brutzelle vom Weibchen mit einem Deckel verschlossen.

Die meisten Eumeninae jagen Schmetterlingsraupen (IWATA 1976, KROMBEIN 1979), was vermutlich den ursprünglichen Zustand innerhalb der Eumeninae darstellt (CARPENTER & CUMMING 1985). Abgeleitet davon ist die Nutzung von Blattwespen- (Tenthredinidae) und Käferlarven (Chrysomelidae und Curculionidae) als Larvenproviant. Der Spezialisierungsgrad einzelner Taxa hinsichtlich ihres Beutespektrums ist unterschiedlich (GATHMANN & TSCHARNTKE 1999, BUDRIENE 2003), aber eine phylogenetische Bewertung der Unterschiede ist derzeit nicht möglich (CARPENTER & CUMMING 1985). Das Verteilungsmuster der Stiche, mit denen die Beute paralytisiert wird, über die einzelnen Körpersegmente des Beutetieres, unterscheidet sich zwischen einzelnen Taxa (EVANS 1966). Es wird dabei stärker von der phylogenetischen Stellung eines Taxons als vom Beutetyp beeinflusst (BUDRIENE & BUDRYS 2004).

Wie im Grundmuster der Vespidae werden bei den Eumeninae während der Ontogenese fünf Larvenstadien durchlaufen (SPRADBERY 1973: 61). Ruhestadium ist wie bei Euparagiinae und Masarinae das Praepuppenstadium und die Verpuppung erfolgt etwa zwei Wochen vor Beginn der nächsten Flugzeit der Imagines (SPRADBERY 1973: 62). Die Zahl der Generationen in einem Jahr wird von ökologischen Faktoren beeinflusst. Typische Bodennester, die ihre Nester selber graben, wie z. B. *Odynerus*, *Paragymnomerus* aber auch verschiedene afrotropische Arten sind univoltin (MIOTK 1979, MÓCZÁR 1962, GESS 1981). Demgegenüber sind (oberirdische) Hohlraumnester auch in gemäßigten Breiten oft bivoltin (zusammengefasst in COWAN 1991). In tropischen Habitaten mit gleichförmigem Klima ist die Populationsgröße manchmal nur einer geringen saisonalen Populationsdynamik unterworfen (BROOKE 1981), aber in einigen Fällen treten auch hier deutliche Schwankungen in der Populationsdichte auf (IWATA 1964). Für die Stammart der Eumeninae ist zu vermuten, dass sie ähnlich wie die Stammart der Vespidae in semiariden Gebieten gelebt

und Nester in Hartböden gegraben hat. Sie war dementsprechend vermutlich univoltin und diapausierte über einen langen Zeitraum im Praepuppenstadium.

Entstehung der Sozialität innerhalb der [Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae]

Innerhalb der Stammlinie der [Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] sind einfache soziale Gemeinschaften entstanden. Diese umfassten zunächst nur wenige, miteinander verwandte Weibchen, die ein gemeinsames Nest nutzten und zwischen denen es temporär zur Ausbildung reproduktiver Arbeitsteiligkeit kam (WEST-EBERHARD 1978, CARPENTER 1991). Frisch geschlüpfte Tiere verhielten sich dabei zunächst funktionell wie Arbeiterinnen, wurden dann aber mit zunehmendem Alter ebenfalls fertil und erzeugten eigene Nachkommen, wobei sie in der Dominanzhierarchie ihres Geburtsnests aufstiegen oder eigene Nester gründeten. Nach der Klassifikation von WEST-EBERHARD (1978, modifiziert nach CARPENTER 1991) befinden sich solche Gemeinschaften im Stadium rudimentärer Kastendifferenzierung (Abb. 25). Rezent ist diese einfache soziale Organisationsform noch bei basalen Taxa der Stenogastrinae vorhanden (CARPENTER 1991, TURILLAZZI 1991) und findet sich auch innerhalb von Nestgründungsgemeinschaften fertiler Weibchen bei basalen Teiltaxa der Polistinae (Abb. 23). Sie ist daher wahrscheinlich sowohl Bestandteil des Grundmusters der Stenogastrinae als auch der [Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae]. Im weiteren Verlauf der Phylogenese haben sich die Kastenunterschiede sowohl innerhalb der Stenogastrinae als auch in der Stammlinie der [Polistinae + Vespinae] unabhängig voneinander weiter verstärkt und es ist schließlich zur Ausbildung einer dauerhaft sterilen Arbeiterinnenkaste gekommen ist (CARPENTER 1991, TURILLAZZI 1991). Aus solchen eusozialen Gemeinschaften haben sich dann innerhalb der [Polistinae + Vespinae] mehrfach unabhängig voneinander langfristig monogyne und dauerhaft polygyne Sozietäten entwickelt (Abb. 25) (CARPENTER 1991).

Mehrere Synapomorphien der [Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] stehen in unmittelbarem Zusammenhang mit der Entstehung sozialer Nestgemeinschaften. Es sind dies die adult-adult Trophallaxis, die Kooperation mehrerer Weibchen bei der Betreuung der Brut, die simultane progressive Verproviantierung mehrerer Larven durch ein Weibchen mit malaxierter Arthropoden – Beute und die Betreuung der Larven bis zum Puppenstadium (CARPENTER 1988b, 1991). Die Brutzellen werden bei manchen Arten der Stenogastrinae zu Beginn des Praepuppenstadiums noch von den Weibchen verschlossen (TURILLAZZI 1991). Dies ist ein plesiomorphes Merkmal, das bereits aus dem Grundmuster der Vespidae stammt (CARPENTER 1991). Innerhalb der Stenogastrinae und in

Solitäres Stadium

Weibchen leben solitär

gemeinsame Nestnutzung
durch verwandte Weibchen
Zunahme der reproduktiven
Dominanz einzelner Weibchen

Stadium rudimentärer Kastendifferenzierung

Weibchen bilden kurzfristig oder fakultativ
Familiengruppen mit nur zeitweiliger
reproduktiver Arbeitsteiligkeit.

Verstärkung der
Kastenunterschiede

Eusoziales Stadium

Weibchen leben obligatorisch zumindest zeitweise in
polygynen Familiengruppen mit steriler Arbeiterinnenkaste.
Kolonien sind während der Gründungsphase kurzzeitig
monogyn. In Nestgründungsgemeinschaften wird die
Monogynie durch Dominanzverhalten aufrecht erhaltenen.

abnehmende Dominanz
und/oder größere Gruppen

Kolonien langfristig polygyn
(Schwarmgründung)

zunehmende Dominanz
und/oder kleinere Gruppen

Kolonien langfristig monogyn
(matrifilial)

der Stammlinie der [Polistinae + Vespinae] ist der Zellverschluss dann konvergent reduziert worden, so dass der Kokondeckel von außen frei zugänglich ist.

Ein weiterer Neuerwerb der [Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] ist die Anlage oberirdischer Nester. Diese werden vollständig aus gesammeltem Material errichtet und ragen frei vom Substrat auf (CARPENTER 1988b). Im ursprünglichen Zustand sind die Brutzellen in offenen Waben angeordnet, eine Nesthülle fehlt (CARPENTER 1988b). Die Form des Nestes wurde sowohl innerhalb der Stenogastrinae (TURILLAZZI 1991) als auch innerhalb der [Polistinae + Vespinae] (WENZEL 1991) vielfältig abgewandelt.

Die Stammart der [Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] fertigte ihre Nester vermutlich aus Lehm (CARPENTER 1988b), wie dies heute noch bei einigen basalen Taxa der Stenogastrinae der Fall ist (TURILLAZZI 1991). Dieses ist ein plesiomorphes Merkmal, das aus dem Grundmuster der [Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] übernommen wurde und schon in der Stammlinie der Vespidae entstanden ist. Unabhängig voneinander kam es später innerhalb der Stenogastrinae und in der Stammlinie der [Polistinae + Vespinae] zur Verwendung von Pflanzenfasern als Baumaterial. Diese Entwicklung vollzog sich vermutlich konvergent, da zwischen dem papierähnlichen Nestmaterial der [Polistinae + Vespinae] und dem der Stenogastrinae deutliche Unterschiede bestehen (HANSELL 1985). Das typische Wespenpapier der [Polistinae + Vespinae] ist wesentlich fester als das der Stenogastrinae und ist ver-

mutlich in Zusammenhang mit der Ausbildung eines stabilen, zentralen Aufhängestiels an der Wabe entstanden (Abb. 23). Dieses stabile Material war eine Voraussetzung für den Bau größerer Nester, ohne die eine Zunahme der Koloniegröße innerhalb der [Polistinae + Vespinae] nicht möglich gewesen wäre (HANSELL 1985, 1987). Das Sammeln von Pflanzenfasern als Baumaterial erfolgt bei verschiedenen Vertretern der [Polistinae + Vespinae] weitgehend ähnlich. Die Substratoberfläche wird mit Labialdrüsensekret angefeuchtet und die Fasern langsam, rückwärts, parallel zur Maserung laufend mit Bewegungen der Mandibeln abgeschabt (Abb. 27). Das so gewonnene Material wird hinter den Mandibeln mit den Palpi zu einem Kügelchen geformt und fliegend zum Nest transportiert (EDWARDS 1980: 48-49). Dieses Verhalten ähnelt dem Grabverhalten im Grundmuster der Vespidae und ist ihm daher vermutlich homolog.

Die Ernährungsweise der Imagines wurde weitgehend unverändert aus dem Grundmuster [Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] übernommen. Wichtigste Proteinquelle der adulten Weibchen sind Eiweiße aus Beutetieren, die von den Wespen beim Malaxieren von Beuteteilen konsumiert werden (TURILLAZZI 1991, EDWARDS 1980: 144, HUNT 1984, 1994, SPRADBERY 1973: 44, 147). Daneben kann in geringem Maße auch noch Pollen aufgenommen werden (HUNT et al. 1991). Eine wichtige Kohlenhydratquelle der Imagines ist wie im Grundmuster der Vespidae Nektar aus Blüten mit offen liegenden Nektarien (Abb. 26), daneben sind aber auch Baumsäfte und reifes Obst von großer Bedeutung (SPRADBERY 1973: 44, EDWARDS 1980, HUNT 1994).

Abb. 25: Szenario zur Entstehung eusozialer Gemeinschaften innerhalb der [Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae]. Das solitäre Stadium bildet den plesiomorphen Ausgangszustand im Grundmuster der [Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] (verändert nach WEST-EBERHARD 1978 und CARPENTER 1991).



Abb. 26-27: (26) Männchen von *Dolichovespula saxonica* (F.) (Vespinae) bei der Nektaraufnahme an Blüten des Doldengewächses *Angelica sylvestris* L. (27) Arbeiterin von *Vespula germanica* (F.) (Vespinae) beim Sammeln von Holzfasern. Dieses komplexe Verhalten weist detaillierte Übereinstimmungen mit dem Grabverhalten beim Nestbau im Grundmuster der Vespidae auf und ist ihm vermutlich homolog.

Zusammenfassung

Die Ernährungs- und Nistweisen der basalen Teiltaxa der Faltenwespen werden zusammenfassend dargestellt und Hypothesen zur Evolution verschiedener Lebensformen innerhalb dieser Taxa formuliert. Die Faltenwespen bieten gute Voraussetzungen für die Rekonstruktion der Entstehungsgeschichte verschiedener Lebensformtypen, da die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den höheren Taxa hinreichend bekannt sind und bionomische Daten zumindest von einzelnen Vertretern aller relevanten Taxa vorliegen.

Innerhalb der Stammlinie der Vespidae entstanden drei apomorphe Verhaltenskomplexe. Es waren dies die Anlage eines unterirdischen, mehrzelligen Nestes vor der Beutejagd, das mit Hilfe von Wasser in Hartböden gegraben wurde. Ferner die Eiablage vor der Verproviantierungsphase einer Brutzelle und die Massenverproviantierung der Brutzellen mit mehreren, kleinen Larven holometaboler Insekten. Die Ernährungsweise der Imagines entsprach dem plesiomorphen Zustand im Grundmuster der [Scoliidae + Vespidae], d.h. sie nahmen Nektar an Blüten mit offenen Nektarien auf und nutzten Pollen als wichtigste Proteinquelle. Diese Lebensform findet sich rezent noch bei den Euparagiinae und war auch bei der Stammart der [Masarinae + Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespidae] noch vorhanden.

In der Stammlinie der Masarinae hat sich daraus eine bienenähnliche Lebensform entwickelt, d.h. die Brutzellen werden mit Pollen und Nektar als Larven-

nahrung verproviantiert. Die Stammart der Masarinae nistete wie die Stammart der Vespidae in selbst gegrabenen Nestern in hartem Boden. Sekundär ist daraus zweimal eine oberirdische Nistweise mit freien Lehmzellen entstanden. Ein solcher Übergang zur oberirdischen Nistweise hat auch innerhalb der Eumeninae mehrfach stattgefunden.

In der Stammlinie der [Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespidae] kam es zu einer deutlichen Verschiebung im Nahrungsspektrum der Imagines. Als Proteinquelle dienen den Weibchen nun überwiegend Eiweiße aus Beutetieren, während Pollen nur von geringer Bedeutung ist. Kohlenhydrate werden aber weiterhin vorwiegend in Form von Nektar aus leicht zugänglichen Blüten aufgenommen.

Soziale Gemeinschaften sind innerhalb der Vespidae nur einmal innerhalb der Stammlinie der [Stenogastrinae + Polistinae + Vespidae] entstanden. Eng damit verbunden war die Entstehung von oberirdischen Nestern mit Brutzellen, die in einer Wabe angeordnet sind.

Literatur

- ARENS W. (1999): Zum Verhalten von *Tropidodynerus interruptus* (BRULLÉ) 1832 (Vespoidea, Eumenidae) und seines Brutparasits *Chrysis jaxartis* SEM. am Nest. — Linzer biol. Beitr. **31** (1): 147-158.
- ARÉVALO E., ZHU Y., CARPENTER J.M. & J.E. STRASSMANN (2004): The phylogeny of the social wasp subfamily Polistinae: evidence from microsatellite flanking sequences, mitochondrial COI sequence, and morphological characters. — BMC Evolutionary Biology (<http://www.biomedcentral.com/1471-2148/4/8>) **4**: 8.
- AX P. (1984): Das Phylogenetische System – Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese. — G. Fischer, Stuttgart, Jena, New York: 1-349.
- BELLMANN H. (1984): Beobachtungen zum Brutverhalten von *Celonites abbreviatus* VILLERS (Hymenoptera, Masaridae). — Zool. Anz. **212**: 321-328.
- BELLMANN H. (1995): Bienen, Wespen, Ameisen: die Hautflügler Mitteleuropas. — Kosmos Naturführer. Franckh-Kosmos, Stuttgart: 1-336.
- BEQUAERT J. (1940): Notes on the distribution of *Pseudomasaris* and the food plants of Masaridinae and Gayellinae (Hymenoptera Vespidae). — Bull. Brooklyn ent. Society **35** (2): 37-45.
- BERTONI A. DE W. (1921): Novedades Himenopterologicos. — Rev. Soc. cient. Paraguay **1**: 11-12.
- BETREM J.G. (1928): Monographie der indo-australischen Scoliidten mit zoogeographischen Betrachtungen. — Wageningen: 1-388.
- BETTAG E. (1990): Zur Bionomie und Artunterscheidung westeuropäischer *Eumenes* F.- 1. Beitrag. — Mainzer Naturw. Archiv **28**: 47-80.
- BISCHOFF H. (1927): Biologie der Hymenopteren. — Springer, Berlin: 1-598
- BLÜTHGEN P. (1961): Die Faltenwespen Mitteleuropas (Hymenoptera, Diploptera). — Abh. Dt. Akad. Wiss., Berlin 1961 (2): 1-249.
- BOHART R.M. (1940): A revision of the North American species of *Pterocheilus* and notes on related genera (Hymenoptera, Vespidae). — Ann. Ent. Soc. Amer. **33**: 162-208.
- BOHART R.M. (1948): The genus *Euparagia* in North America (Hymenoptera, Vespidae, Euparagiinae). — Pan-Pac. Entomol. **24**: 149-154.
- BOHART R.M. (1989): A review of the genus *Euparagia* (Hymenoptera: Masaridae). — J. Kans. Entomol. Soc. **62** (4): 462-467.
- BOHART R.M. & L.A. STANGE (1965): A revision of the genus *Zethus* in the Western Hemisphere (Hymenoptera, Eumenidae). — Univ. Calif. Publ. Entomol. **40**: 1-208.
- BRADLEY J.C. (1922): The taxonomy of the masarid wasps, including an monograph on the north american species. — Univ. Calif. Publ. Technical Bulletins College of Agriculture, Agricultural Experiment Station Entomology **1** (9): 369-464, pl. 2-16.
- BRISTOWE W.S. (1948): Notes on the habits and prey of twenty species of British hunting wasp. — Proc. Linn. Soc. Lond. **160**: 12-37.
- BROOKE M. de L. (1981): The nesting biology and population dynamics of the Seychelles potter wasp *Eumenes alluaudi* PÉREZ. — Ecol. Entomol. **6**: 365-377.
- BROTHERS D.J. (1992): The first Mesozoic Vespidae (Hymenoptera) from Southern Hemisphere. — J. Hym. Res. **1**: 119-124.
- BROTHERS D.J. (1999): Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysididae, Vespoidea and Apoidea). — Zool. Scripta **28**: 233-250.
- BROTHERS D.J. & J.M. CARPENTER (1993): Phylogeny of Aculeata: Chrysididae and Vespoidea. — J. Hym. Res. **2**: 227-302.
- BUDIENE A. (2003): Prey of *Symmorphus* wasps (Hymenoptera: Eumeninae) in Lithuania. — Acta Zool. Lituanica **13**: 306-310.
- BUDIENE A. & E. BUDRYS (2004): Hunting behaviour of predatory wasps (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae): is the distribution of stinging effort phylogenetically inherited or dependent on the prey type? — Ann. Soc. ent. France (N.S.) **40**: 259-268.
- CARPENTER J.M. (1982): The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). — Syst. Entomol. **7**: 11-38.
- CARPENTER J.M. (1987): Phylogenetic relationships and classification of the Vespinae (Hymenoptera: Vespidae). — Syst. Entomol. **12**: 413-431.
- CARPENTER J.M. (1988a): The phylogenetic systems of the Gayellini (Hymenoptera: Vespidae, Masarinae). — Psyche **95**: 211-241.
- CARPENTER J.M. (1988b): The phylogenetic system of the Stenogastrinae (Hymenoptera, Vespidae). — J. New York ent. Soc. **96**: 140-175.
- CARPENTER J.M. (1991): Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae. — In: ROSS K.G. & R.W. MATTHEWS (Eds), The Social Biology of Wasps. Cornell University, Ithaca: 7-32.
- CARPENTER J.M. (1993): Biogeographic Patterns in the Vespidae (Hymenoptera): Two Views of Africa and South America. — In: GOLDBLATT P. (Ed.), Biological Relationships Between Africa and South America Proceedings of the 37th Annual Systematics Symposium, held at Missouri Botanical Gardens, 4-6 October 1990. Yale Univ. Press, NewHaven, London: 139-155.
- CARPENTER J.M. (1996): Generic classification of the Australian pollen wasps (Hymenoptera: Vespidae; Masarinae). — J. Kans. Entomol. Soc. **69** (4 Suppl.): 384-400.
- CARPENTER J.M. (2003): On "molecular phylogeny of Vespidae (Hymenoptera) and the evolution of sociality in wasps". — Am. Mus. Novitates **3389**: 1-20.
- CARPENTER J.M. & J.M. CUMMING (1985): A character analysis of the North American potter wasps (Hymenoptera; Vespidae; Eumeninae). — J. nat. Hist. **19**: 877-916.
- CARPENTER J.M. & E.P. PERERA (2006): Phylogenetic relationships among Yellowjackets and the Evolution of Social parasitism (Hymenoptera: Vespidae, Vespinae). — Am. Mus. Novitates **3507**: 1-19.
- CARPENTER J.M. & A.P. RASNITSYN (1990): Mesozoic Vespidae. — Psyche **97**: 1-20.
- CHILCUTT C.F. & D.P. COWAN (1992): Carnivory in adult female eumenid wasps (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) and its effect on egg production. — Great Lakes Entomol. **25**: 297-301.
- CLAUDE-JOSEPH F. (1930): Recherches biologiques sur les prédateurs du Chili. — Ann. des Sc. Nat., Zool., 10e série **13**: 289-354.

- CLEMENT S.L. & E.E. GRISELL (1968): Observations on the nesting habits of *Euparagia scutellaris* CRESSON (Hymenoptera: Masaridae). — Pan-Pac. Entomol. **44**: 34-37.
- COCKERELL T.D.A. (1909): Descriptions of Hymenoptera from Baltic amber. — Mitt. Geol.-Pal. Inst. Bernsteins. Univ. Königsberg **50**: 1-20.
- COOPER K.W. (1952): Records and flower preferences of masarid wasps. II. Polytrophy or oligotrophy in Pseudomasaris. — Amer. Midland Nat. **48**: 103-110.
- COOPER K.W. (1979): Plasticity in nesting behaviour of a renting wasp, and its evolutionary implications. Studies on eumeneine wasps VIII (Hymenoptera, Aculeata). — J. Wash. Acad. Sc. **69**: 151-158.
- COWAN D.P. (1991): The solitary and presocial Vespidae. — In: ROSS K.G. & R.W. MATTHEWS (Eds), The Social Biology of Wasps. Cornell University, Ithaca: 33-73.
- DUCKE A. (1914): Über Phylogenie und Klassifikation der sozialen Vespiden. — Zool. Jb. Anat. **36**: 303-330.
- EDWARDS R. (1980): Social wasps. — Rentokil Limited, East Grinstead: 1-398.
- EVANS H.E. (1966): The behaviour patterns of solitary wasps. — Ann. Rev. Entomol. **11**: 123-154
- FERTON C. (1895): L'instinct de quelques hyménoptères du genre *Odynerus* LATREILLE. — Actes Soc. linn. Bordeaux **48**: 219-230.
- FERTON C. (1910): Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs. 6e Série. — Ann. Soc. Ent. Fr. **79**: 145-178.
- FERTON C. (1920): Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs avec la description deux espèces nouvelles. (9e Série). — Ann. Soc. Ent. Fr. **89**: 329-375.
- GATHMANN A. & T. TSCHARNTKE (1999): Landschafts-Bewertung mit Bienen und Wespen in Nisthilfen: Artenspektrum, Interaktionen und Bestimmungsschlüssel. — Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. **73**: 277-305.
- GESS F.W. (1981): Some aspects of an ethological study of the aculeate wasps and the bees of a karroid area in the vicinity of Grahamstown, South Africa. — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) **14**: 1-80.
- GESS F.W. (1998): *Priscomasaris namibiensis* GESS, a new genus and species of Masarinae (Hymenoptera: Vespidae) from Namibia, southern Africa, with a discussion of its position within the subfamily. — J. Hym. Res. **7**: 296-304.
- GESS F.W. & S.K. GESS (1976): An ethological study of *Parachilus insignis* (SAUSSURE) (Hymenoptera: Eumenidae) in the Eastern Cape Province of South Africa. — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) **11**: 83-102.
- GESS F.W. & S.K. GESS (1980): Ethological studies of *Jugurtia confusa* RICHARDS, *Ceramius capicola* BRAUNS, *C. linearis* KLUG and *C. lichtensteinii* (KLUG) (Hymenoptera: Masaridae) in the eastern Cape Province of South Africa. — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) **13**: 63-83.
- GESS F.W. & S.K. GESS (1986): Ethological notes on *Ceramius bicolor* (THUNBERG), *C. clypeatus* RICHARDS, *C. nigripennis* SAUSSURE and *C. socius* TURNER (Hymenoptera: Masaridae) in the Western Cape Province of South Africa. — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) **16**: 161-178.
- GESS F.W. & S.K. GESS (1988a): A contribution to the knowledge of the taxonomy and the ethology of the genus *Masarina* RICHARDS (Hymenoptera: Masaridae). — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) **16**: 351-362.
- GESS F.W. & S.K. GESS (1988b): A further contribution of the ethology of the genus *Ceramius* LATREILLE (Hymenoptera: Masaridae) in the southern and western Cape Province of South Africa. — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) **18**: 1-30.
- GESS F.W. & S.K. GESS (1988c): A contribution to the knowledge of the ethology of the genera *Parachilus* GIORDANI SOIKA and *Paravespa* RADOSZKOWSKI (Hymenoptera: Eumenidae) in southern Africa. — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) **18**: 57-81.
- GESS F.W. & S.K. GESS (1990): A fourth contribution to the knowledge of the ethology of the genus *Ceramius* LATREILLE (Hymenoptera: Vespoidea: Masaridae) in southern Africa. — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) **18**: 183-202.
- GESS F.W. & S.K. GESS (1991): Some aspects of the ethology of five species of Eumenidae (Hymenoptera) in southern Africa. — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) **18**: 245-270.
- GESS F.W. & S.K. GESS (1992): Ethology of three Southern African ground nesting Masarinae, two *Celonites* species and a silk-spinning *Quartinia* species, with a discussion of nesting by the subfamily as a whole (Hymenoptera: Vespidae). — J. Hym. Res. **1**: 145-155.
- GESS F.W., GESS S.K. & R.W. GESS (1995): An Australian Masarine, *Rolandia angulata* (RICHARDS) (Hymenoptera: Vespidae): Nesting and evaluation of association with *Goodenia* (Goodeniaceae). — J. Hym. Res. **4**: 25-32.
- GESS S.K. (1996): The pollen wasps - Ecology and natural history of the Masarinae. — Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts: 1-340.
- GESS S.K. (1999): Distribution and ethology of *Ceramius damarinus* TURNER (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae) in Namibia. — Univ. Kansas Nat. Hist. Mus. Spec. Publ. **24**: 25-32.
- GESS S.K. (2001): Distribution and ethology of *Priscomasaris* GESS (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae: Priscomasarina) in Namibia. — J. Hym. Res. **10**: 16-28.
- GESS S.K. & F.W. GESS (1989): Flower visiting by masarid wasps in southern Africa (Hymenoptera: Vespoidea: Masaridae). — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) **18**: 95-134.
- GESS S.K., GESS F.W. & R.W. GESS (1997): Update on the flower associations of southern african Masarinae with notes on the nesting of *Masarina strucki* GESS and *Celonites gariensis* GESS (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae). — J. Hym. Res. **6**: 75-91.
- GOULET H. & J.T. HUBER (1993): Hymenoptera of the world: An identification guide to families. — Centre for Land and Biological Resources Research Ottawa, Ontario; Research Branch. IV. Series : Agriculture Canada Publication 1894/E Ottawa: 1-668.
- GRISELL E.E. (1975): Ethology and Larvae of *Pterocheilus texanus* (Hymenoptera: Eumenidae). — J. Kans. Entomol. Soc. **48**: 244-253.
- HAESLER V. (1975): *Pterocheilus phaleratus* (Hymenoptera: Vespoidea), ein Nektardieb an den Blüten von *Lotus corniculatus* (Fabales: Fabaceae). — Entomol. Ger. **1**: 213-221.
- HAESLER V. (1997): Die *Odynerus*-Arten *O. eburneofasciatus* DUSMET 1903, *O. antigai* DUSMET 1903 sowie *O. annulicornis* BLÜTHGEN 1956 und zur Biologie von *O. eburneofasciatus* DUSMET 1903 (Vespoidea: Eumenidae). — Linzer biol. Beitr. **29**: 151-166.
- HANSELL M.H. (1985): The nest material of Stenogastrinae (Hymenoptera Vespidae) and its effect on the evolution of social behaviour and nest design. — Actes Coll. Ins. Soc. **2**: 57-63.

- HANSELL M.H. (1987): Nest building as a facilitating and limiting factor in the evolution of eusociality in the Hymenoptera. — In: HARVEY P.H. & L. PARTRIDGE (Eds), *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* **4**, Oxford University Press, Oxford: 155-181.
- HENNIG W. (1982): Phylogenetische Systematik. — *Pareys Studien-entexte* **34**, Parey, Hamburg: 1-246.
- HOUSTON T.F. (1984): Bionomics of a pollen-collecting wasp, *Paragia tricolor* (Hymenoptera: Masarinae), in Western Australia.. — *Rec. West. Aust. Mus.* **11**: 141-151.
- HOUSTON T.F. (1986): Biological notes on the pollen wasp *Paragia (Cygnaea) vespiformis* (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae) with description of a nest. — *Aust. ent. Mag.* **12**: 115-118.
- HOUSTON T.F. (1995): Notes on the ethology of *Rolandia maculata* (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae), a pollen wasp with a psammophore. — *Rec. West. Aust. Mus.* **17**: 343-349.
- HUNGERFORD H.B. (1937): *Pseudomasaris orientalis* (CRESSON) in Kansas (Hymenoptera-Vespidae). — *J. Kans. Entomol. Soc.* **10**: 133-134.
- HUNT J.H. (1984): Adult nourishment during larval provisioning in a primitively eusocial wasp, *Polistes metricus* SAY. — *Insectes Soc.* **31**: 452-460.
- HUNT J.H. (1994): Nourishment and social evolution in wasps sensu lato. — In: HUNT J.H. & C.A. NALEPA (Eds), *Nourishment & Evolution in Insect Societies*. Westview's Studies in Insect Biology, Westview Press, Oxford: 211-244.
- HUNT J.H., BROWN P.A., SAGO K.M. & J.A. KERKER (1991): Vespid wasps eat pollen (Hymenoptera: Vespidae). — *J. Kans. Entomol. Soc.* **64**: 127-130.
- IWATA K. (1964): Bionomics of nonsocial wasps in Thailand. — *Nat. Life Southeast Asia* **3**: 323-383.
- IWATA K. (1976): Evolution of instinct - comparative ethology of Hymenoptera. — *New Dehli*: 1-535.
- KRENN H.W., MAUSS V. & J. PLANT (2002): Evolution of the suctorial proboscis in pollen wasps (Masarinae, Vespidae). — *Arthropod Structure & Development* **31**: 103-120.
- KROMBEIN K.V. (1978): Biosystematic studies of Ceylonese wasps. III. Life history, nest and associates of *Paraleptomenes mephitis* (CAMERON) (Hym.: Eumenidae). — *J. Kans. Entomol. Soc.* **51**: 721-734.
- KROMBEIN K.V. (1979): Vespoidea. — In: KROMBEIN K.V., HURD P.D., SMITH D.R. & B.D. BURKS (Eds), *Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico* **2**, Smithsonian Institution Press, Washington: 1469-1522.
- KROMBEIN K.V. (1991): Biosystematic studies of Ceylonese wasps XIX: Natural history notes in several families (Hymenoptera: Eumenidae, Vespidae, Pompilidae and Crabronidae). — *Smithson. Contrib. Zool.* **515**: i-iv, 1-41.
- KUGLER H. (1970): Blütenökologie. — *Gustav Fischer, Stuttgart*: 1-345.
- LANDECK I. (2002): Nektarpflanzen der Borstigen Dolchwespe *Scolia hirta* in der Lausitz (Mitteleuropa) bei Berücksichtigung von Blütenfarbe, Blüten- und Blütenstandsmorphologie (Hymenoptera: Scoliidae). — *Entomol. Gener.* **26**: 107-120.
- LICHTENSTEIN J. (1869): [no title.] — *Ann. Soc. Ent. Fr.* (4) **9**: xxix.
- LITH H.P. van (1956): *Hoplomerus (Hoplomerus) spinipes* (L.) en *Hoplomerus (Spinicoxa) reniformis* (GMEL.). — *Ent. Ber.* **16**: 259-263.
- LONGAIR R.W. (1984): Male mating behaviour in solitary vespid wasps (Hymenoptera: Vespidae). — Ph. D. thesis, Colorado State University, Fort Collins, Colorado: i-ix, 1-113.
- LONGAIR R.W. (1985): Male behavior in *Euparagia richardsi* BOHART (Hymenoptera: Vespidae). — *Pan-Pac. Entomol.* **61**: 318-320.
- LONGAIR R.W. (2004): Tusked males, male dimorphism and nesting behavior in a subsocial afro-tropical wasp, *Synagris cornuta*, and weapons and dimorphism in the genus (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). — *J. Kans. Entomol. Soc.* **77**: 528-557.
- MAUSS V. (1996): Contribution to the bionomics of *Ceramius tuberculifer* SAUSSURE (Hymenoptera, Vespidae, Masarinae). — *J. Hym. Res.* **5**: 22-37.
- MAUSS V. (2000): Anatomie des Darmtraktes von Pollenwespen (Hymenoptera, Vespidae, Masarinae): Anpassungen an Pollentransport und -konsumtion. — *Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent.* **12**: 571-574.
- MAUSS V. (2006): Observations on flower association and mating behaviour of the pollen wasp species *Celonites abbreviatus* (VILLERS, 1789) in Greece (Hymenoptera: Vespidae, Masarinae). — *J. Hym. Res.* **15**: 266-269.
- MAUSS V. & A. MÜLLER (2000): A study of the bionomy of the Spanish pollen wasp *Ceramius hispanicus* DUSMET (Hymenoptera, Vespidae, Masarinae): Nesting, mating, and flower association. — *J. Hym. Res.* **9**: 1-17.
- MAUSS V. & R. TREIBER (1994): Bestimmungsschlüssel für die Faltenwespen (Hymenoptera: Masarinae, Polistinae, Vespinae) der Bundesrepublik Deutschland. — *DJN Selbstverlag, Hamburg*: 4-53.
- MAUSS V., MÜLLER A. & R. PROSI (2006): Mating, Nesting and flower association of the east mediterranean pollen wasp *Ceramius bureschi* in Greece (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae). — *Entomol. Gener.* **29**: 1-26.
- MAUSS V., MÜLLER A. & E. YILDIRIM (2003): Nesting and flower association of the pollen wasp *Ceramius fonscolombei* LATREILLE, 1810 (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae) in Spain. — *J. Kans. Entomol. Soc.* **76**: 1-15.
- MAUSS V., MÜLLER A. & E. YILDIRIM (2005): First contribution to the bionomics of the pollen wasp *Ceramius caucasicus* ANDRÉ 1884 (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae) in Turkey. — *J. Kans. Entomol. Soc.* **78**: 201-220.
- MECHI M.R. (1999): Nesting behavior and distribution of nests in the pollen-wasp *Trimeria howardi* (Masarinae, Vespoidea). — *Naturalia* **24**: 75-90.
- MICHA I. (1927): Beiträge zur Kenntnis der Scoliiden (Hym. Acul.). — *Mitt. zool. Mus. Berlin* **13**: 1-155.
- MILLER J.S. & J.W. WENZEL (1995): Ecological characters and phylogeny. — *Ann. Rev. Entomol.* **40**: 389-415.
- MIOTK P. (1979): Zur Biologie und Ökologie von *Odynerus spinipes* (L.) und *O. reniformis* (GMEL.) an den Löbständen des Kaiserstuhls (Hymenoptera: Eumenidae). — *Zool. Jb. Syst.* **106**: 374-405.
- MÓCZÁR L. (1960): The Loess wall of Tihany and the nesting of *Odynerus spiricornis* SPIN. (Hymenoptera, Eumenidae). — *Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung. Zool.* **52**: 383-409.
- MÓCZÁR L. (1962): Data on the development of *Odynerus spiricornis* SPIN. (Hymenoptera, Eumenidae). — *Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung. Zool.* **54**: 339-351.
- MOORE W.S. (1975): Observations on the egg laying and sleeping habits of *Euparagia scutellaris* CRESSON (Hymenoptera, Masaridae). — *Pan-Pac. Entomol.* **51**: 286.

- MORICE F.D. (1900): An Excursion to Egypt, Palestine, Asia Minor, & c., in search of Aculeate Hymenoptera. — Ent. Mon. Mag. **36**: 164-172.
- MÜLLER A. (1996): Convergent evolution of morphological specializations in Central European bee and honey wasp species as an adaptation to the uptake of pollen from nototribic flowers (Hymenoptera, Apoidea and Masaridae). — Biol. J. Lin. Soc. **57**: 235-252.
- NAUMANN I.D. & J.C. CARDALE (1987): Notes on the behaviour and nests of an Australian masarid wasp *Paragia (Paragia) decipiens decipiens* SHUCKARD (Hymenoptera: Vespoidea: Masaridae). — Aust. ent. Mag. **13**: 59-65.
- NEFF J.L. & B.B. SIMPSON (1985): Hooked Setae and Narrow Tubes: Foretarsal Pollen Collection by *Trimeria buyssoni* (Hymenoptera: Masaridae). — J. Kans. Entomol. Soc. **58**: 730-732.
- NIELSEN E.T. (1932): Sur les habitudes des Hyménoptères aculéates solitaires: II (Vespidae etc.). — Ent. Medd. **18**: 84-174.
- O'NEILL K.M. (2001): Solitary wasps.. — Cornell University Press, Ithaca, London: 1-406.
- OLBERG G. (1959): Das Verhalten der solitären Wespen Mitteleuropas (Vespidae, Pompilidae, Sphecidae). — VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin: 1-401.
- OSTEN T. (1982): Vergleichend-funktionsmorphologische Untersuchungen der Kopfkapsel und der Mundwerkzeuge ausgewählter „Scolioidea“ (Hymenoptera, Aculeata). — Stutt. Beitr. Naturk. Ser. A (Biol.) **354**: 1-60.
- OSTEN T. (1988): Die Mundwerkzeuge von *Proscolia spectator* DAY (Hymenoptera: Aculeata). Ein Beitrag zur Phylogenie der „Scolioidea“. — Stutt. Beitr. Naturk. Ser. A (Biol.) **414**: 1-30.
- PARKER F.D. (1966): A revision of the North American species in the genus *Leptochilus* (Hymenoptera: Eumenidae). — Misc. Publ. Ent. Soc. Am. **5**: 151-229.
- PARKER F.D. (1967): Notes on the nests of three species of *Pseudomasaris* ASHMEAD (Hymenoptera: Masaridae). — Pan-Pac. Entomol. **43**: 213-216.
- PIEK T. (1988): Variation in some scoliid wasps of the French Mediterranean coast (Hymenoptera: Scoliidae). — Ent. Ber. **48**: 37-43.
- POINAR G. Jr. (2005): Fossil Trigonaliidae and Vespidae (Hymenoptera) in Baltic Amber. — Proc. Entomol. Soc. Wash. **107**: 55-63.
- RASNITSYN A.P. (1993): Archaeoscolinae, an extinct subfamily of scoliid wasps (Insecta: Vespida = Hymenoptera: Scoliidae). — J. Hym. Res. **2**: 85-95.
- RICHARDS O.W. (1962): A revisional study of the masarid wasps (Hymenoptera, Vespoidea). — British Museum (Natural History), London: 1-294.
- RICHARDS O.W. (1963): The species of *Pseudomasaris* ASHMEAD (Hymenoptera: Masaridae). — Univ. Calif. Publ. Entomol. **27**: 283-310.
- RONQUIST F. (1999): Phylogeny of the Hymenoptera (Insecta): The state of the art. — Zool. Scripta **28**: 3-11.
- ROUBAUD E. (1910): The natural history of the solitary wasps of the genus *Synagris*. — Annual report of the Smithsonian Institution: 507-525, pls. 1-3.
- SCHMITZ J. & R.F.A. MORITZ (1998): Molecular phylogeny of Vespidae (Hymenoptera) and the evolution of sociality in wasps. — Mol. Phyl. Evol. **9**: 183-191.
- SCHMITZ J. & R.F.A. MORITZ (2000): Molecular evolution in social wasps. — In: AUSTIN A.D. & M. DOWTON (Eds), Hymenoptera: Evolution, Biodiversity and Biological Control. International Hymenopterists Conference (4th., 1999: Canberra, A.C.T.), Collingwood / Australia, CSIRO: 84-89.
- SCHREMMER F. (1959): Der bisher unbekannte Pollensammelapparat der Honigwespe *Celonites abbreviatus* VILL. (Vespidae, Masarinae). — Z. Morph. Ökol. Tiere **48**: 424-438.
- SCHWERDTFEGER F. (1978): Lehrbuch der Tierökologie. — Pareys Studentexte, Parey Verlag, Hamburg: 1-384.
- SNELLING R.R. (1986): The taxonomy and nomenclature of some Australian paragiine wasps (Hymenoptera: Masaridae). — Contr. Sci. **378**: 1-19.
- SPRADBURY J.P. (1973): Wasps. — Sidgwick & Jackson, London: 1-408.
- STEINBERG A.M. (1962): Scoliidae (Hym.). — Fauna der UdSSR **13**, Moskau: 1-185.
- TEPEDINO V.J. (1979): Notes on the flower-visiting habits of *Pseudomasaris vespoides* (Hymenoptera: Masaridae). — South-west Naturalist **24**: 380-381.
- TORCHIO P.F. (1970): The ethology of the wasp *Pseudomasaris edwardsii* (CRESSON), and a description of its immature forms. — Contr Sci **202**: 1-32.
- TROSTLE G.E. & P.F. TORCHIO (1986): Notes on the nesting biology and immature development of *Euparagia scutellaris* CRESSON (Hymenoptera: Masaridae). — J. Kans. Entomol. Soc. **59**: 641-647.
- TURILLAZZI S. (1991): The Stenogastrinae. — In: ROSS K.G. & R.W. MATTHEWS (Eds), The Social Biology of Wasps, Cornell University, Ithaca: 74-98.
- WEAVING A.J.S. (1994): Nesting behaviour in three Afrotropical trap-nesting wasps, *Chalybion laevigatum* (KOHLE) *Proepipona meadewaldoi* BEQUAERT and *Tricaridinodynerus guerinii* (SAUSSURE), (Hymenoptera: Sphecidae, Eumenidae). — The Entomologist **113**: 183-197.
- WENZEL J.W. (1990): A social wasp's nest from the Cretaceous period, Utah, USA, and its biogeographical significance. — Psyche **97**: 21-29.
- WENZEL J.W. (1991): Evolution of nest architecture. — In: ROSS K.G. & R.W. MATTHEWS (Eds), The Social Biology of Wasps-Cornell University, Ithaca: 480-519.
- WENZEL J.W. (1992): Behavioral homology and phylogeny. — Annu. Rev. Ecol. Syst. **23**: 361-381.
- WEST-EBERHARD M.J. (1978): Polygyny and the evolution of social behaviour in wasps. — J. Kans. Entomol. Soc. **51**: 832-856.
- WILLIAMS F.X. (1927): *Euparagia scutellaris* CRESSON, a Masarid wasp that stores its cells with the young of a curculionid beetle. — Pan-Pac. Entomol. **4**: 38-39.
- ZUCCHI R., YAMANE S. & F. SAKAGAMI (1976): Preliminary notes on the habits of *Trimeria howardi*, a neotropical communal wasp, with description of the mature larva (Hymenoptera: Vespoidea). — Insect. Matsum. NS **8**: 47-57.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. Volker MAUSS
 Staatliches Museum für Naturkunde
 Abt. Entomologie
 Rosenstein 1
 70191 Stuttgart, Germany
 E-Mail: volker.mauss@gmx.de

Evolution der Säugetiere (Mammalia): Molekularbiologie versus Paläontologie

E. THENIUS

Abstract: A review of the newest molecularbiological data for the Proto-, Meta- and Eutheria with several supertrees. Particularly the molecular evidence for four major clades of placental mammals: Xenarthra, Laurasiatheria, Euarchonta + Glires and Afrotheria. Molecular evidence is strongly supported a monophyly of the northern hemisphere group (Boreoeutheria with Laurasiatheria and Euarchonta + Glires). In the southern hemisphere group (= Afrotheria and Xenarthra) the Afrotheria are monophyletic. Within the Afrotheria the clades Tethytheria (Proboscidea + Sirenia) and Paenungulata (Proboscidea + Sirenia + Hyracoidea) are confirmed by molecular evidence. The name for the new (sub-)clade Afrosoricida for Chrysochloroidea and Tenrecoidea (WADDELL et al. 1999) is preoccupied by the Zalambdodonta GILL (1884). The Xenarthra are an early monophyletic branch of placental mammals. It is consistent with the Epitheria Conception (MCKENNA 1975). The molecular evidence for the superorder Cetartiodactyla (Cetacea + Artiodactyla) confirms the suggested relationships from the morphological evidence for the close affinities between whales and artiodactyls.

The molecular evidence is very important for the estimate relationships from "adaptive" strongly altered species (e.g. Aye-Aye, Polar Bear, Giant Panda, Aardvark, whales and dolphins), because the "adaptive" evolution is more quickly than the molecular evolution.

Key words: Phylogeny of mammals, molecular evolution, "adaptive" evolution, supertrees, Xenarthra, Afrotheria, Euarchonta, Glires, Laurasiatheria.

Was ist ein Säugetier?

Säugetiere werden in der Regel als Wirbeltiere definiert, die ihre Jungen mit Milch säugen, ihre Körpertemperatur mehr oder weniger konstant halten können (Homöothermie), ein Haarkleid und drei Gehörknöchelchen besitzen. Das Kiefergelenk ist als Squamoso-Dentalgelenk ausgebildet. Es sind dies sog. „Schlüsselmerkmale“ der Säugetiere.

Eine Definition, die für die Kloakentiere oder Eierleger (Monotremata mit Schnabeltier und Ameisenigel; die Zusammengehörigkeit dieser äußerlich stark unterschiedlichen Kloakentiere ist durch etliche Synapomorphien gesichert) nur bedingt zutrifft (die Jungen lecken die aus den Milchdrüsen des Muttertieres austretende Milch auf), ganz abgesehen davon, dass sie im Gegensatz zu den übrigen rezenten Säugetieren keine lebenden Jungen zur Welt bringen, sondern Eier legen, wie die meisten Reptilien. Ferner besitzen sie wie diese eine Kloake und einen reptilhaften Schultergürtel. Im Innenohr ist keine eingerollte Cochlea (Schnecke) ausgebildet.

Damit ist ein Evolutionsgeschehen angesprochen, das als **Mosaikmodus** oder **Heterobathmie der Merk-**

malsevolution bezeichnet wird, zugleich aber die Frage aufwirft, sind die Säugetiere lediglich ein evolutives Niveau oder eine monophyletische, also nur einmal entstandene Gruppe. Fossilfunde lassen vermuten, dass die Entstehung des sekundären Kiefergelenkes und damit auch die drei Gehörknöchelchen als schalleitender Apparat im Mittelohr nicht nur einmal im Lauf der Evolution, sondern zweimal oder sogar mehrmals entstanden sein könnte (MAISCH 2005).

Die obige Definition, mit der die Zuordnung der Monotremen zu den übrigen Säugetieren diskutabel erscheint, enthält auch physiologische Eigenschaften, die an fossilen Wirbeltieren nicht oder kaum beurteilt werden können. Dies erschwert die Abgrenzung von anderen Wirbeltieren noch zusätzlich, so dass sich der Paläontologe auf fossil erhaltungsfähige Merkmale beschränken muß, wie das Squamoso-Dentalgelenk als sog. sekundäres Kiefergelenk und drei Gehörknöchelchen im Mittelohr (vgl. Kasten).

Amphibien und Reptilien besitzen lediglich ein Gehörknöchelchen (Columella auris), was seinerzeit Anatonen veranlasst hat, eine stammesgeschichtliche Ableitung der Säugetiere von Reptilien abzulehnen. Eine Auffassung, die insofern zutrifft, als die Stammform der

Nach der eingangs erwähnten Definition durch sog. „Schlüsselmerkmale“ sind das Schnabeltier (*Ornithorhynchus anatinus*) und die Schnabeligel (Gattungen *Zaglossus* und *Tachyglossus*) als Angehörige der Monotremata durch **synapomorphe Merkmale** (sekundäres Kiefergelenk und drei Gehörknöchelchen) als Säugetiere ausgewiesen. Sie besitzen lediglich zahlreiche **ursprüngliche (plesiomorphe) Merkmale**, wie sie für Reptilien kennzeichnend sind (z. B. Oviparie, Neonaten mit Eizahn, Kloake, keine Ohrmuscheln, keine eingerollte Cochlea, freie Halsrippen, „reptilhafter“ Schultergürtel, Ausbildung der Chromosomen, der roten Blutkörperchen und der Spermien). Damit ist zugleich die Frage der **Lesrichtung der Evolution** aufgeworfen, die zweifellos von „reptilartigen“ zu säugetierartigen Merkmalen verläuft. Ein weiteres, damit verbundenes Problem sei hier aufgezeigt. Reptilien und Säugetiere sind zwei höhere taxonomische Einheiten, die gegenwärtig eindeutig voneinander getrennt und damit auch leicht unterscheidbar sind. Mit der im Kapitel 2 diskutierten stammesgeschichtlichen Herkunft der Säugetiere ist zwangsläufig auch der Begriff **Makroevolution** (von FILIPCHENKO 1927 geprägt) für die transspezifische, d. h. die über das Artniveau hinausgehende organismische Evolution verbunden und damit die „Entstehung“ höherer taxonomischer Einheiten (z. B. Gattung, Familien, Ordnung, Klasse). Letztere sind zweifellos fiktive, also künstliche Konstruktionen, die jedoch bei der Beurteilung verwandtschaftlicher Beziehungen nützlich bzw. notwendig sind. Wie die Genetik belegt, gibt es keine Makromutationen, die plötzlich zur Entstehung von Kategorien, wie etwa Klassen (als solche gelten Reptilien und Säugetiere) geführt haben. Die Artbildung erfolgt einerseits durch **Speziation**, d. h. Aufspaltung einer Art in zwei Folgearten oder – was von Kladistikern grundsätzlich abgelehnt wird – durch **Transformation**, also Umwandlung einer Art im Laufe der Zeit in eine neue Art. Dies führt – wie Ax (1995) postuliert hat – dazu, dass eine Stammart als Stammlinie über Jahrmillionen hindurch bestanden hat und im konkreten Fall aus bereits zur Karbonzeit existierenden Reptilien (Synapsida) im frühen Mesozoikum die Säugetiere hervorgebracht hat. Fossilfunde sind übrigens die einzigen **realhistorischen Belege** für die Stammesgeschichte, die zugleich für die Kalibrierung (= Eichung) von sog. „molekularen Uhren“ herangezogen werden, wenn es darum geht, den mutmaßlichen Zeitpunkt der Aufspaltung von taxonomischen Einheiten in der Vorzeit zu beurteilen (schätzen). Die Molekularbiologie kann (von äußerst seltenen Ausnahmen abgesehen) ihre Analysen und Befunde nur an rezenten Organismen vornehmen bzw. gewinnen. Andererseits können Fossilfunde kaum oder nur indirekt Auskunft geben über physiologische Eigenschaften, wie etwa Art der Fortpflanzung, Brutpflege und Temperaturregelung (vgl. KERMAK & KERMAK 1984).

Säugetiere nicht unter rezenten Reptilien (= Sauropsida) zu suchen ist. Woher kommen also die Säugetiere? Diese Frage soll uns im nächsten Kapitel beschäftigen.

Die stammesgeschichtliche Herkunft der Säugetiere

Die stammesgeschichtliche Herkunft der Säugetiere ist von Zoologen lange diskutiert worden. So sehr die rezenten Monotremen auch für eine solche von Reptilien zu sprechen schien, so stand einer Abstammung von Reptilien die Tatsache entgegen, dass – wie bereits erwähnt – Säugetiere **drei Gehörknöchelchen** (Hammer, Amboß und Steigbügel), Reptilien hingegen stets nur **ein Gehörknöchelchen** (Columella) im Mittelohr besitzen. Die Natur kann nicht wie ein Techniker plötzlich zusätzliche Elemente einbauen, wie sie für eine verstärkte Effizienz bei der Schallübertragung erforderlich

wären. Woher kamen die zusätzlichen Gehörknöchelchen bei den Säugetieren, nämlich Hammer (Malleus) und Amboß (Incus)? Die Columella entspricht dem Steigbügel (Stapes), sie sind als morphologisch einander homologe Elemente zu bezeichnen.

Dazu ist es notwendig, sich die Situation bei Reptilien anzusehen: Bei diesen ist das Kiefergelenk als Quadrato-Articulargelenk und damit als primäres Kiefergelenk ausgebildet, wobei das Quadratum als Schädelknochen mit dem Articulare als Unterkieferelement das Gelenk bildet. Der Unterkiefer selbst besteht bei Reptilien aus zahlreichen Knochen (Angulare, Articulare, Coronoid, Dentale, Praearticular, Supraangulare und Spleniale). Bei den rezenten (erwachsenen) Säugetieren wird der Unterkiefer ausschließlich aus dem Dentale gebildet.

Auf Grund vergleichend-embryologischer Untersuchungen an rezenten Reptilien und Säugetieren homologisierte der deutsche Anatom C. REICHERT bereits im Jahr 1837 Hammer und Amboß der Säugetiere mit dem Quadratum und Articulare der Reptilien. Nach dieser Auffassung hätten sich die Elemente des primären Kiefergelenkes der Reptilien in das Mittelohr der Säugetiere verlagert. Diese, später durch den Zoologen GAUPP (1913) fundierte und seither als Reichert-Gauppsche Theorie bezeichnete Interpretation wurde ursprünglich von vielen Anatomen mit der Begründung abgelehnt, derart anzunehmende Zwischenformen seien nicht lebensfähig und könnten daher gar nicht existiert haben. Setzte doch diese Theorie eine Umwandlung von zwei Elementen des Kauapparates in solche des Gehörapparates und damit einen **Funktionswechsel** voraus. Da die Evolution nur in kleinen Schritten durch Mutationen als **Mikroevolution** erfolgt, müssten derartige Zwischenformen tatsächlich existiert haben. Den Nachweis derartiger Übergangsformen und die Art und Weise wie die Natur das Problem meisterte konnte die Paläontologie durch Fossilfunde tatsächlich liefern.

So sind etwa mit *Probainognathus* (Fam. Probainognathidae) aus der jüngeren Mittel-Trias von Südamerika und *Diarthrognathus* (Fam. Triheledontidae) aus der Ober-Trias von Südafrika Angehörige von Therapsiden (= „mammal-like reptiles“) überliefert, die in ihren Merkmalen zwischen Reptilien (Synapsida) und Säugetieren (Mammalia) vermitteln, indem sie ein Doppelgelenk besitzen (Abb. 1). Dieses Doppelgelenk besteht aus dem primären Quadrato-Articulargelenk und dem lateral davon liegenden Squamoso-Dentalgelenk. Bei der Entstehung des Säugetiertyps konnten Quadratum und Articulare in das unmittelbar benachbarte Mittelohr verlagert werden und –zusammen mit dem Stapes – die Funktion von Gehörknöchelchen übernehmen.

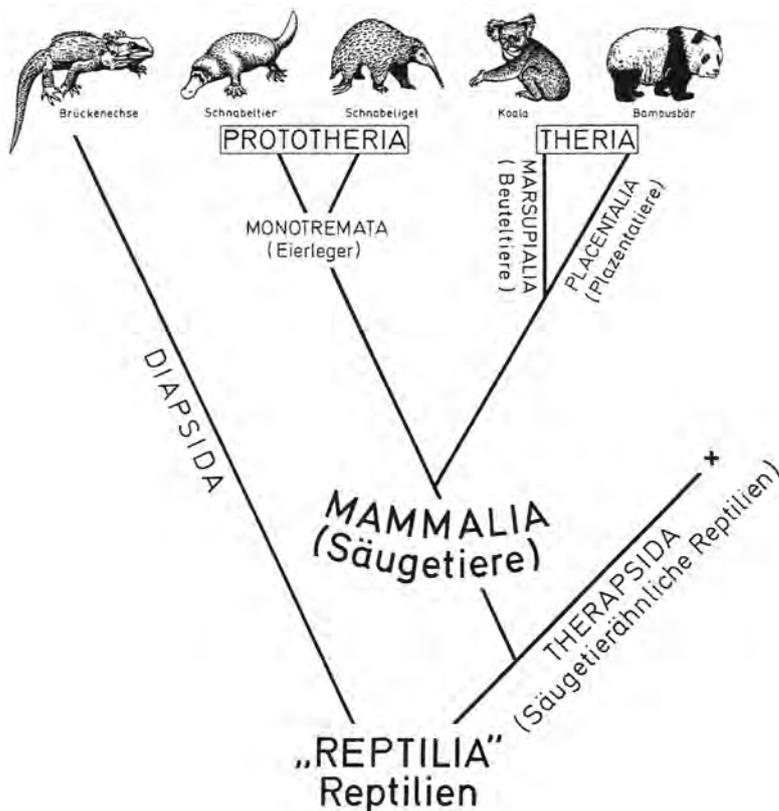


Abb. 3: Die Großgruppen („crown groups“) der Säugetiere (Theria mit den Beutel- und den Placentatieren sowie die Prototheria mit den Eierlegern), aus THENIUS (2000).

ter der Triconodonta (MAISCH 2006). Diese Säugetiere zeigen im postcranialen Skelett Anpassungen, wie sie einerseits beim heutigen Schnabeltier (*Ornithorhynchus anatinus*), andererseits bei rezenten „Insektenfressern“ (Lipotyphla) aus der Verwandtschaft der Maulwürfe (z. B. Desmane wie *Desmana moschata*) bestens bekannt sind.

Berücksichtigt man lediglich die Ernährungsweise, die aus dem Gebiss erschlossen werden kann, so reicht die Palette der mesozoischen Säugetiere von insectivoren über carnivoren und omnivoren bis zu rein herbivoren Typen. Letztere sind vornehmlich unter den in der jüngeren Jura- und in der Kreidezeit artenreich vertretenen Multituberculata zu finden und erreichen mit den Gondwanatheria (z. B. *Gondwanatherium* und *Ferugliotherium*) in der jüngeren Kreidezeit auf der Südhemisphäre (Gondwana) mit hypsodonten, also hochkronigen und dauernd wachsenden Backenzähnen Formen, wie sie Jahrtausende später erst durch Nagetiere (Rodentia) im Känozoikum (Erdneuzeit) entwickelt wurden (KRAUSE & BONAPARTE 1990). Als Futterpflanzen der mesozoischen Säugetiere kommen Cycadeen, Koniferen, Palmen und andere Angiospermen in Betracht. Ob bereits damals Gräser (Poaceen) existiert haben, wie Molekularbiologen annehmen, ist fraglich, auch wenn in jüngster Zeit in Koprolithen von Dinosauriern Phytolithen von Gräsern nachgewiesen werden konnten (KULL 2006).

Zu den Docodonta und Multituberculata kommen noch etliche weitere Säugetiergruppen, wie die bereits erwähnten Triconodonta, die Symmetrodonta und die (Eu-)Pantotheria, die jeweils durch eigene Merkmalskombinationen charakterisiert sind. Aus letzteren haben sich vermutlich in der älteren Kreidezeit die Theria mit den Beuteltieren (Marsupialia mit *Sinodelphys*) und den Placentatieren (Placentalia oder Eutheria mit *Eomaia*) entwickelt (Abb. 2) (vgl. KIELAN-JAWOROWSKA et al. 2004).

Nach den bisherigen Fossilfunden sind Beuteltiere nicht vor den Placentatieren entstanden, sondern gleichzeitig, auch wenn manche molekularbiologische Befunde für erstere Annahme sprechen (KUMAR & HEDGES 1998). Abgesehen von den Backenzähnen (Zahl und Ausbildung der Zahnkronen), die einen derartigen Evolutionsverlauf erkennen lassen, sind altertümliche Merkmale, wie etwa zwei Beutelknochen für die Pantotheria charakteristisch. Derartige Beutelknochen finden sich übrigens auch bei den ältesten Eutheria (Proteutheria; z. B. *Kennalestes* aus der Kreidezeit). Damit wollen wir uns der Großgliederung der Säugetiere zuwenden.

Die Großgliederung der Säugetiere

Betrachtete man ursprünglich die Säugetiere als Vertreter von drei aufeinanderfolgenden Entwicklungsstufen, was auch in der Namensgebung Prototheria (für die Monotremata), Metatheria (für die Beuteltiere) und Eutheria (für die Placentatiere) zum Ausdruck kommt, so zeigte sich, dass es sich um jeweils unabhängig voneinander entstandene Großgruppen handelt, deren Ursprung verschieden weit zurückliegt. Die Monotremen (Eierleger) bilden die Schwestergruppe der Theria (Marsupialia und Placentalia), während Beutel- und Placentatiere Schwestergruppen und zugleich die sog. Kronengruppen der Säugetiere sind (Abb. 3). Nach WIBLE & HOPSON (1993) bilden die Monotremen die Schwestergruppe der Multituberculaten, nach KIELAN-JAWOROWSKA et al. (1987) sind die Eierleger Abkömmlinge prä-tribosphenischer Theria. Die stammesgeschichtliche Herkunft der Eierleger ist bis heute ungeklärt, ihre Entstehung erfolgte jedoch längst vor jener der Theria. Die heutigen Eierleger und keineswegs primitive „Ursäuger“, sondern hochspezialisierte Überlebende aus der Vorzeit. Die von GREGORY (1947) vertretene Palimpsest-Theorie, wonach Monotremata und Marsupialia eine Groß-Einheit (Marsupionta) bilden, wird von molekularbiologischer Seite insofern gestützt als beide als Schwestergruppen gelten (KIRSCH & MAYER 1998) andererseits die Monotremata genetisch völlig von den Theria getrennt sind (MUSSER & ARCHER 1998).

Von den einst auf dem Gondwanakontinent weiter verbreiteten Prototheria (vgl. *Monotrematum* aus dem Paleozän Südamerikas) haben sich gegenwärtig lediglich das hochspezialisierte Schnabeltier und die Ameisenigel in der australischen Region (Australien, Neuguinea und Tasmanien) erhalten. Als älteste Angehörige der Monotremen gelten *Steropodon* und *Kollikodon* aus der Unter-Kreide Australiens (FLANNERY et al. 1995, MUSSER & ARCHER 1998).

Neuerdings werden die Monotremen, zusammen mit einigen Fossilformen aus der Kreidezeit der Südhemisphäre wie *Ambondro* von Madagaskar und *Ausktribosphenos* von Australien als Australosphenida den Boreosphenida (Marsupialia und Placentalia) der Nordhemisphäre gegenübergestellt unter der Annahme einer zweimaligen Entstehung tribosphenischer Molaren. Weiters dürfte der Fersensporn (mit Giftdrüse) der rezenten Monotremen nach HURUM, LUO & KIELAN-JAWOROWSKA (2006) ein altes Erbe mesozoischer Säugetiere sein.

Die Metatheria (Marsupialia oder Beuteltiere)

Beuteltiere waren einst viel weiter verbreitet als gegenwärtig, wo sie praktisch auf die Neotropis und die australische Region beschränkt sind. Ausnahmen: Beuterratten (*Didelphis virginiana*), seit etwa 1 Million Jahre in Nordamerika, einige Arten von Kuskus derzeit auf Inseln des östlichen Indonesien. Sie zeigen eine disjunkte Verbreitung. Der Ursprung der Beuteltiere ist nach der Fossildokumentation auf der Nordhemisphäre zu suchen. Sie sind vermutlich in Asien entstanden (z.B. *Sinodelphys szalayi* aus der Unter-Kreide [Barrême] von China als ältestes Beuteltier; LUO et al. 2003) und haben sich in der Ober-Kreide nach Nordamerika und in der frühen Tertiärzeit nach Südamerika ausgebreitet. Auf der Nordhemisphäre wurden sie anscheinend von den Placentaliern verdrängt, um Eurasien erst wieder im Eozän zu besiedeln. Sie haben dort mit *Amphiperatherium frequens* bis ins ältere Mittelmiozän (MN6-Zone) überlebt (ZIEGLER 1999). Von Südamerika haben sie sich im Alttertiär, entsprechend der paläogeographischen Situation (vgl. Plattentektonik und Kontinentdrift) über die Antarktis bis in die australische Region ausgebreitet (Abb. 4), was indirekt durch den Nachweis von Polydolopiden (*Antarctodolops* und *Eurydolops*) als Angehörige der Paucituberculata aus dem Eozän der Westantarktis bestätigt wird.

Die Beuteltiere haben durch einen eigenen Fortpflanzungsmodus einen bestimmten Säugetiertypus hervorgebracht, der in der Erdneuzeit (Känozoikum) in Südamerika und in Australien durch Radiationen ge-

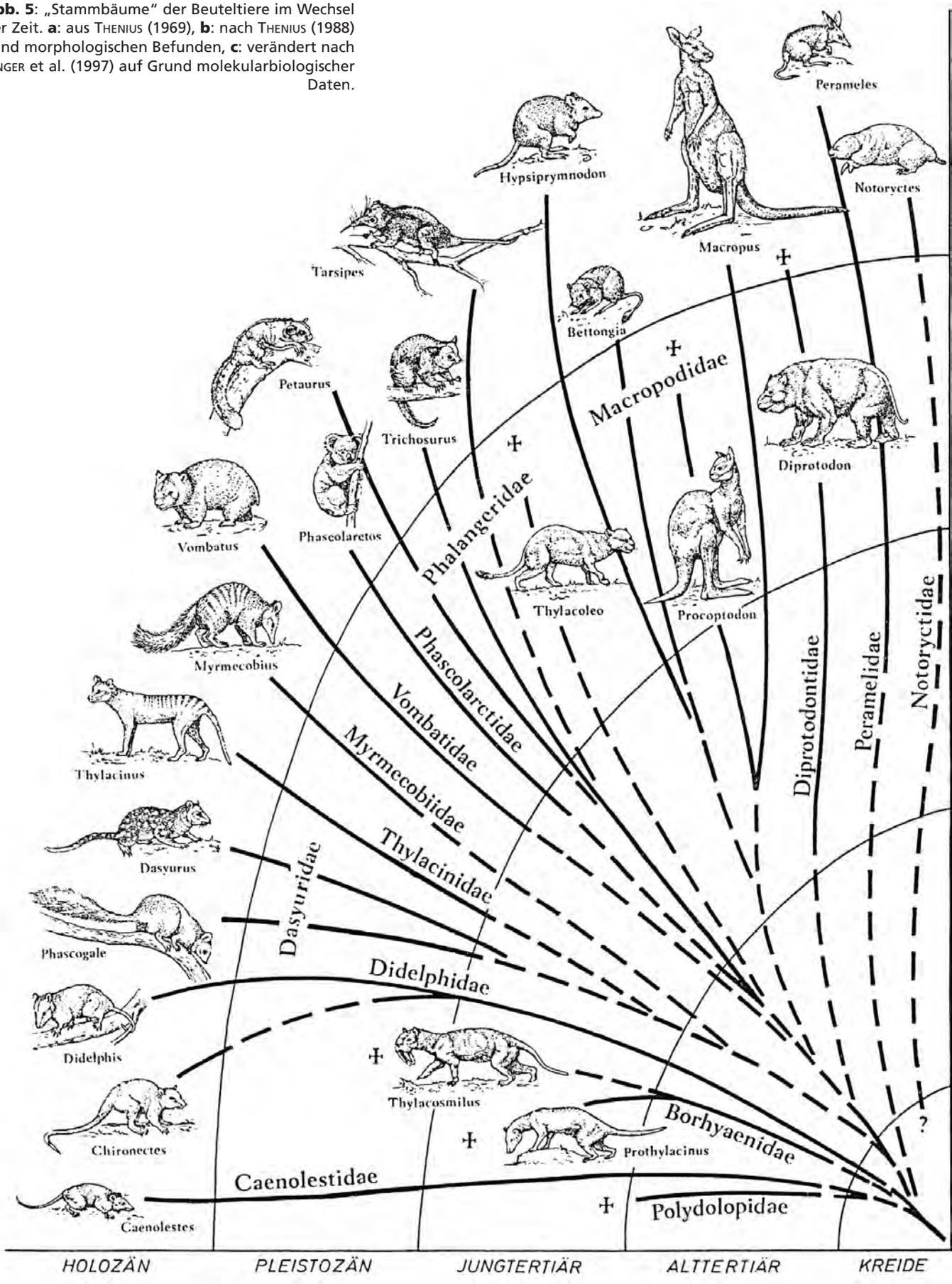


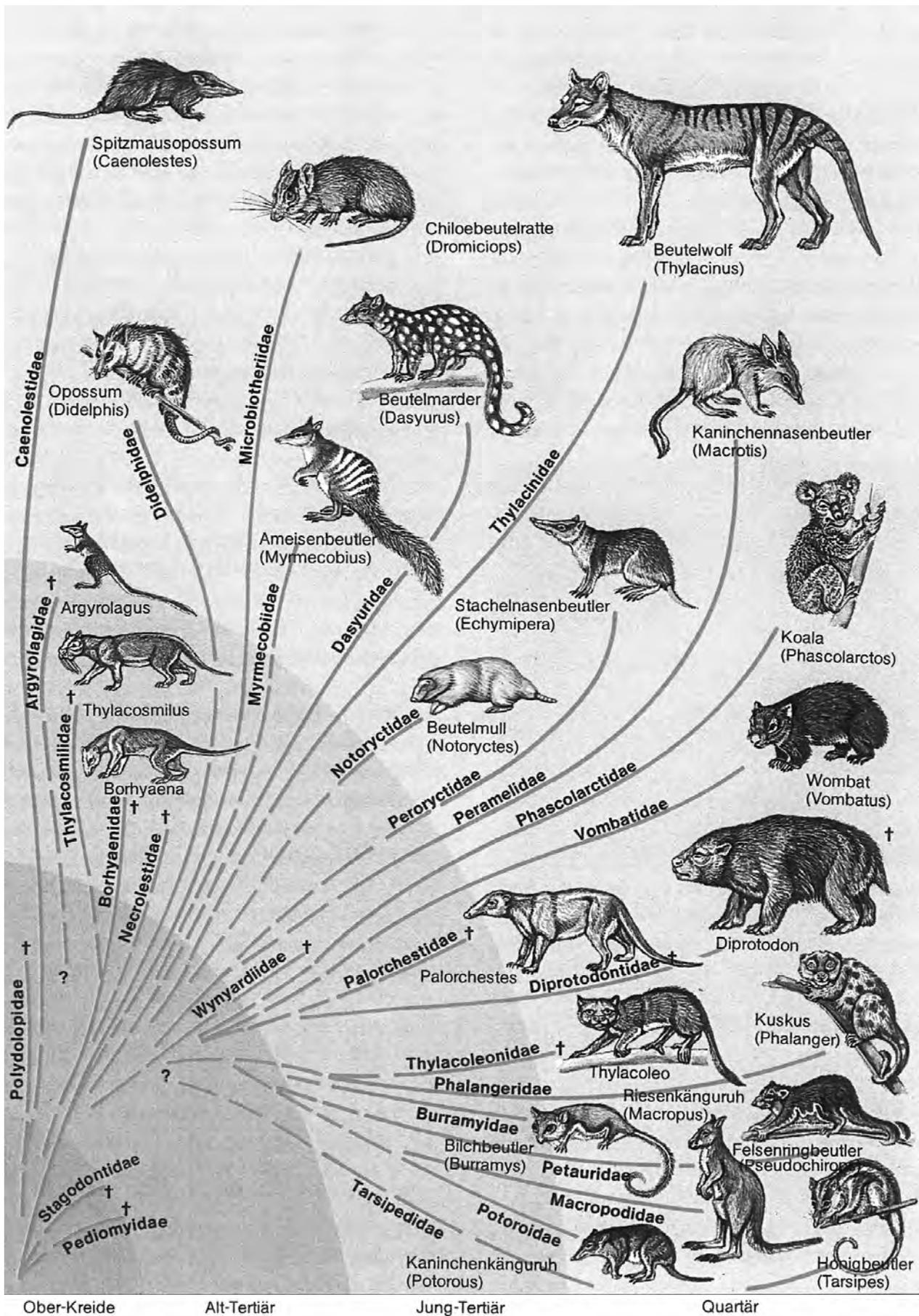
Abb. 4: Die paläogeographische Situation der Südkontinente im Alt-Eozän vor ca. 55 Millionen Jahren und die vermutlichen Ausbreitungswege von Südamerika über die damals noch nicht vereiste Antarktis in die australische Region, verändert nach KEMP (2005).

kennzeichnet ist und zu zahlreichen Konvergenzerscheinungen zu den Placentaliern geführt hat. Sie sind auf die jeweils lange Isolation der beiden Kontinente zurückzuführen. Zu den bekanntesten dieser Konvergenzen zählen Beutewolf (+ *Thylacinus*), Beutelbär (*Koala*), Beutelmarder (*Dasyurus*), Beuterratten (*Didelphis*), Flugbeutel (*Petaurus* etc.), Beutelmull (*Notoryctes*) und Beutellöwe (+ *Thylacoleo*). Zu den bemerkenswertesten Konvergenzen zählen jedoch die Säbelzahnbeutel (*Thylacosmilus*) in Südamerika zur jüngsten Tertiärzeit. Sie verschwanden mit dem Eindringen „echter“ Raubtiere (Marder, Waschbären, Bären, Hunde und Katzen) im Pliozän. Diese Invasion führte zum Aussterben aller größeren Fleischfresser (mit über 50 kg Gewicht) in Südamerika.

Über die systematische Großgliederung wird diskutiert, ganz abgesehen davon, ob die Beuteltiere als Angehörige einer Ordnung oder etwa sieben derartiger Einheiten anzusehen sind. Der US-Paläontologe SZALAY (1982) unterscheidet nach morphologischen Merkmalen (Bau des Tarsalgelenkes) zwei Großgruppen, nämlich die **Ameridelphia** mit den neuweltlichen Caenolestiden, den Didelphiden und den nur fossil bekannten

Abb. 5: „Stammbäume“ der Beuteltiere im Wechsel der Zeit. **a:** aus THENIUS (1969), **b:** nach THENIUS (1988) und morphologischen Befunden, **c:** verändert nach SPRINGER et al. (1997) auf Grund molekularbiologischer Daten.





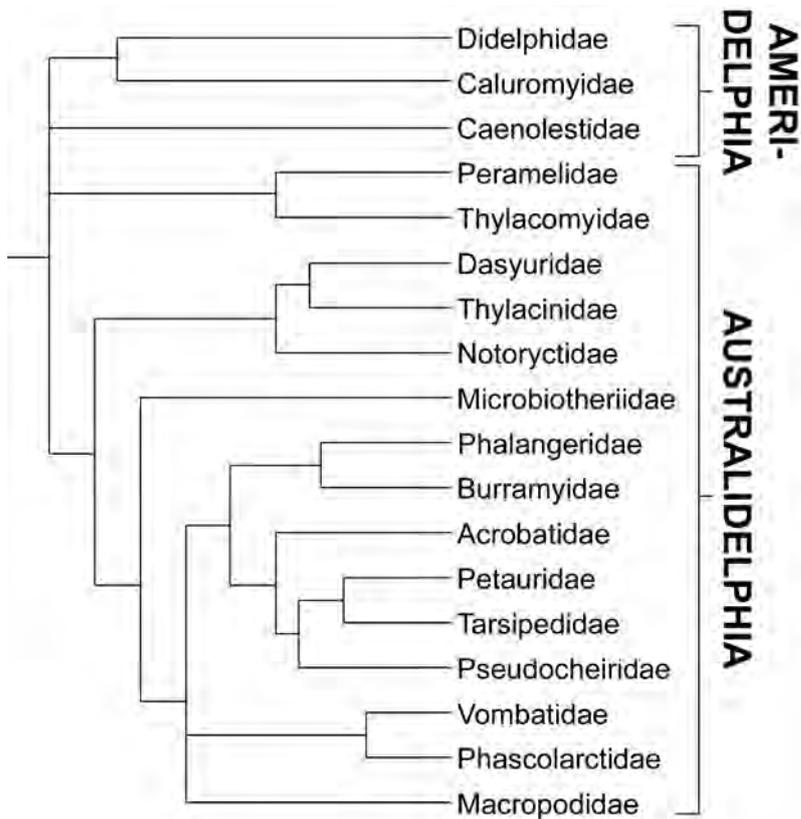


Abb. 5c

Borhyaenomorphen (= Sparassodonta) und die **Australidelphia** mit den südamerikanischen Microbiotheriiden und den Beutlern der australischen Region.

Für die Großgliederung der Beuteltiere hat seit altersher einerseits die Gebissmorphologie (Polyprotodontie bzw. Diprotodontie im Unterkiefergebiss), andererseits die Fußstruktur (Syndactylie der 2. und 3. Zehe) eine entscheidende Rolle gespielt. Wie molekularbiologische Daten bestätigt haben ist sowohl die Diprotodontie als auch die Syndactylie innerhalb der Beuteltiere mindestens zweimal unabhängig voneinander entstanden. Die Diprotodontie ist bei den australischen Diprotodontia und den neuweltlichen Paucituberculata unabhängig voneinander erworben worden (AMRINE-MADSEN et al. 2003). Die unabhängig voneinander erworbene Syndactylie der Diprotodontia (Känguruhs etc.) und der Peramelemorphia (Nasenbeutler) gilt als gesichert (SPRINGER et al. 1997). Interessant ist, dass die Anlage zu einer derartigen Syndactylie auch bei Beutelratten der Neotropis (z. B. *Caluromys*) zu beobachten ist, so dass bei Beuteltieren fast allgemein von einer Art Prädisposition bei diesem Merkmal gesprochen werden kann.

Molekularbiologische Befunde haben die Zugehörigkeit der südamerikanischen Chiloe-Beutelratte (*Dromiciops gliroides* = „australis“) als einzige rezente Angehörige der zur Tertiärzeit in Südamerika verbreiteten Microbiotheriiden zu den (australischen) Australidel-

phia bestätigt, indem *Dromiciops* als Schwestertaxon der Diprotodontia anzusehen ist. Die Microbiotheria sind nach SZALAY (1994) als Wurzelgruppe der australasiatischen Radiation anzusehen. *Dromiciops gliroides* gilt übrigens als „lebendes Fossil“ (THENIUS 2000).

Den bereits erwähnten Peramelemorphia (Nasenbeutler) kommt insofern eine Sonderstellung zu, als sie als eine Art „outgroup“ den restlichen australischen Beutlern (einschl. *Dromiciops*) gegenübergestellt werden. Die durch einzelne Synapomorphien angenommene nähere Verwandtschaft zwischen Beutelbär (*Phascolarctos cinereus*) als Vertreter der Phascolarctidae und den Wombats (Gattungen *Vombatus* und *Lasiorhinus*) als Angehörige der Vombatidae (Plumpbeutler) erscheint durch molekularbiologische Daten gesichert (Schwestergruppenverhältnis; Abb. 5).

Abgesehen von einer Radiation der Beuteltiere zur jüngeren Kreidezeit in Nordamerika und vermutlich auch in Asien kam es im Alttertiär Südamerikas und Australiens zu weiteren Radiationen. In Südamerika entwickelten die Beutler mit den Didelphomorphia, den „Borhyaenoidea“, den Microbiotheria und den Paucituberculata eine Fülle von Arten und Gattungen, von denen die Microbiotheria mit *Dromiciops gliroides* gegenwärtig auf ein Reliktareal in den Anden beschränkt sind, während von den Paucituberculata heute auch nur einige wenige Arten als Angehörige von drei Gattungen (*Caenolestes*, *Lestoros* und *Rhyncholestes*) in Südamerika überlebt haben. Die ausgestorbenen „Borhyaenoidea“ haben zahlreiche carnivore Formen entwickelt (z. B. *Mayulestes*, *Prothylacinus*, *Cladosictis*, *Borhyaena*) und mit dem bereits erwähnten Säbelzahnbeutler *Thylacosmilus* ein Gegenstück zu den Säbelzahnkatzen unter den Feliformia innerhalb der Placentalia hervorgebracht.

Die Radiation in der australischen Region hat zu einer Formenfülle geführt, von der unter den Diprotodontia zwar zahlreiche Großformen wie etwa die Palorchestiden (z. B. *Palorchestes*), Diprotodontiden (z. B. *Diprotodon*) und Thylacoleoniden (z. B. *Thylacoleo*) im Jung-Pleistozän wieder ausgestorben sind, die übrigen jedoch auch gegenwärtig arten- und formenreich überlebt haben. Der ausgerottete australische Beutelwolf (*Thylacinus cynocephalus*) wurde verschiedentlich als Verwandter der südamerikanischen Borhyaeniden angesehen, ist jedoch ein Angehöriger der Dasyuomorphia, zu denen auch der Ameisenbeutler (*Myrmecobius fasciatus*) zu zählen ist.

Die größte Artenfülle haben die Diprotodontia mit den Kletterbeutlern, Flugbeutlern, Bilchbeutlern, Honigbeutlern, Koalas, Wombats und den Känguruhverwandten auch gegenwärtig erreicht. Unter letzteren zählt das Moschusrattenkänguruh (*Hypsiprymnodon moschatus*) in den Regenwäldern von Nordostqueensland

zu einer Überlebenden aus dem Miozän Australiens. Es kann als „lebendes Fossil“ bezeichnet werden.

Die Eutheria (Placentalia oder Placentatiere)

Zur Großgliederung der Eutheria hat die Molekularbiologie in den letzten Jahren wesentliche neue Erkenntnisse geliefert, welche einerseits althergebrachte Vorstellungen ins Wanken gebracht, andererseits einige davon bestätigt haben. So haben sich die von etlichen Autoren, wie WEBER (1904) (vgl. THENIUS 1969) auf Grund morphologisch-anatomischer Merkmale und serologischer Befunde angenommenen verwandtschaftlichen Beziehungen von Walen (Cetacea) zu (primitiven) Paarhufern (Artiodactyla) über gemeinsame Wurzeln bestätigt (Cetartiodactyla), auch wenn nähere Verwandtschaftsverhältnisse zwischen Flusspferden (Hippopotamidae) und Cetaceen nicht anzunehmen sind. Die Flusspferde sind erdgeschichtlich junge Abkömmlinge von primitiven Suoidea (Tayassuidae) und sind nicht von Anthracotheriiden abzuleiten. Auch die näheren verwandtschaftlichen Beziehungen der Schliefer (Hyracoidea) zu den Tethytheria (Proboscidea und Sirenia + Desmostylia) wurden durch die Molekularbiologie gefestigt und damit durch die in jüngster Zeit wieder vertretene Zugehörigkeit der Schliefer zu den Unpaarhufern (Perissodactyla), wie sie M.S. FISCHER (1986) vertritt, nicht bestätigt. Im Prinzip wurde jedoch die alte Gruppierung der „Subungulaten“ (= Paenungulata SIMPSON 1945: Hyracoidea, Sirenia und Proboscidea als sog. Fasthuftiere) durch den Nachweis ihrer Monophylie auf Grund der mitochondrialen (12S)r RNA bekräftigt (vgl. LAVERGNE et al. 1996, NOVACEK, WYSS & MCKENNA 1988, SPRINGER et al. 1999). Durch das Konzept der auf Gondwana entstandenen Gruppe der Afrotheria konnte nicht nur die bisher ungeklärte taxonomische Stellung der Erdferkel (Tubulidentata) und der Rüsselspringer (Macroscelidea) geklärt werden, sondern auch jene der Zalambdodonta (s. str.) in Form der Afrosericida (Tenrecidae und Chrysochloridae).

Nach molekularbiologischen Daten sind innerhalb der rezenten Placentalia vier Hauptgruppen zu unterscheiden (Abb. 6) (MURPHY et al. 2001, SCALLY et al. 2002):

1. **Xenarthra** (Gürteltiere, Faultiere und Ameisenfresser)
2. **Afrotheria** (Proboscidea, Sirenia, Hyracoidea, Tubulidentata, Macroscelidea und Afrosericida)
3. **Laurasiatheria** (Eulipotyphla, Chiroptera, Carnivora, Pholidota, Cetartiodactyla und Perissodactyla)
4. **Euarcho** (Dermoptera, Primates und Scandentia) und **Glires** (Lagomorpha und Rodentia).

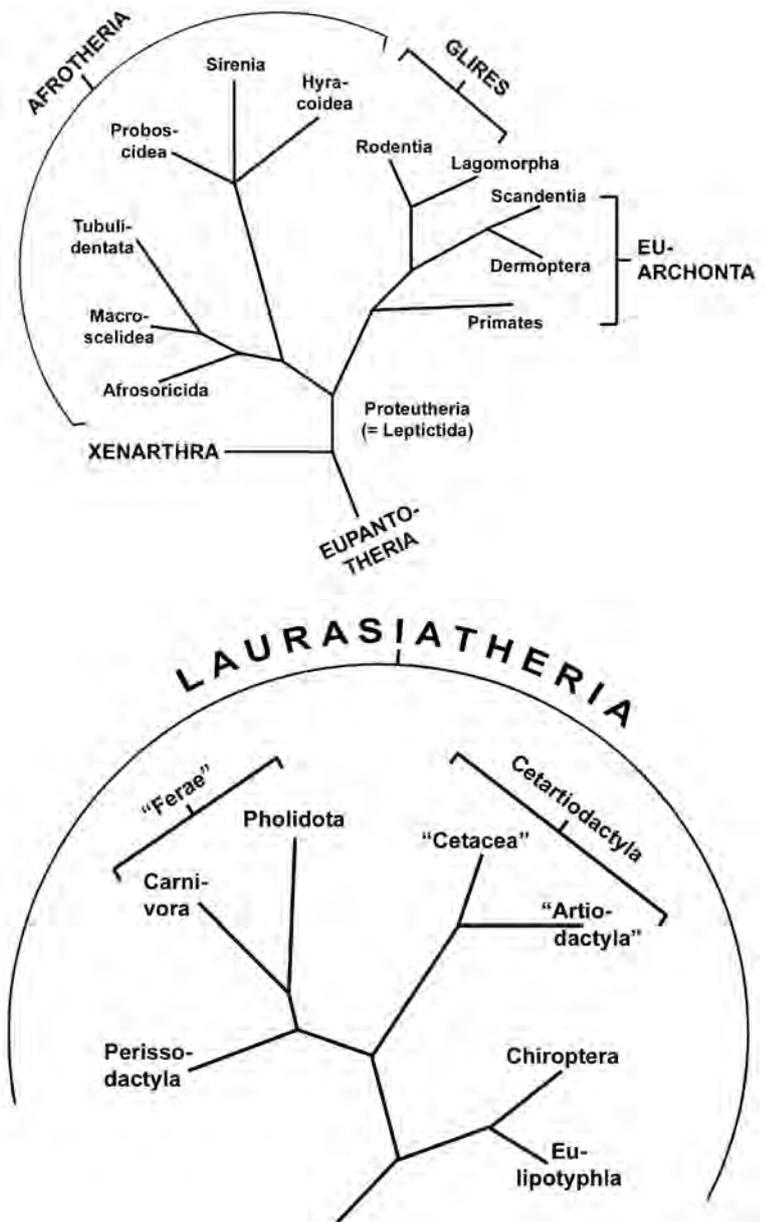


Abb. 6: Kladogramme zur Großgliederung der Placentalia nach molekularbiologischen Daten, verändert nach SCALLY et al. (2002).

Die beiden letztgenannten Großgruppen werden als monophyletische Einheit Boreoeutheria zusammengefaßt. Diese und die Afrotheria werden nach MCKENNA (1975) als Epitheria den Xenarthra gegenübergestellt. Unstimmigkeiten gibt es noch hinsichtlich des Zeitpunktes der Abspaltung der Afrotheria bzw. der Xenarthra. Während nach MURPHY et al. (2001) sich die Afrotheria vor den Xenarthra getrennt haben, ist die Trennung der Xenarthra nach LIU et al. (2001) bzw. SCALLY et al. (2002) bereits vor jener der Afrotheria erfolgt, was auch nach morphologisch-anatomischen Befunden und der einstigen paläogeographischen Situation eher zutreffen dürfte.

Über die Zugehörigkeit von rezenten Säugetieren zu den **Xenarthra** (= Fremdgelenker oder Nebengelenktiere) besteht durch die zusätzlichen Wirbelgelenke praktisch kein Zweifel. Diese anatomische Besonderheit kennzeichnet sie – zusammen mit anderen morphologischen Eigenschaften – als monophyletische Verwandtschaftsgruppe, was angesichts des äußeren Erscheinungsbildes keineswegs selbstverständlich erscheint, jedoch auch durch molekularbiologische Daten gestützt wird. Der berühmte Zoologe Georges CUVIER fasste sie mit den Schuppentieren (Pholidota), dem Schnabeltier und den Ameisenigeln (Monotremata) als Edentata (Zahnlose bzw. Zahnarme) zusammen, obwohl innerhalb der Xenarthra nur die Ameisenfresser tatsächlich zahnlos sind.

Für etliche Fossilformen ist allerdings die Zugehörigkeit zu den Xenarthren nicht sicher. So ist heute die Zuordnung von *Eurotamandua* aus dem Eozän von Messel (BRD), dessen Deutung als Ameisenfresser durch STORCH (1981) für große Aufregung unter den Biogeographen sorgte, keineswegs gesichert. *Eurotamandua* ist entweder ein Angehöriger der Pholidota (MCKENNA & BELL 1997) oder der Palaeanodonta als deren Schwestergruppe (ROSE 1997). Fehlt doch dieser Form die xenarthrale Wirbelgelenkung. Damit wäre der Nachweis von Xenarthren im Eozän Europas noch zu erbringen.

Die Gürteltiere (Cingulata) und die Faultiere (Pilosa bzw. Phyllophaga) waren einst viel arten- und formenreicher in der Neuen Welt verbreitet als gegenwärtig. So kennt man derzeit jeweils etwa hundert ausgestorbene Gattungen von Gürteltieren und (Boden-) Faultieren. Riesenformen, wie sie als Riesengürteltiere (z.B. *Glyptodon*, *Doedicurus*) oder als Riesenfaultiere (z.B. *Mylodon*, *Megatherium*) bekannt wurden, waren noch zur ausgehenden Tertiärzeit und zur Eiszeit in Südamerika verbreitet. Sie verschwinden ähnlich den großen Raubbeutlern nach der Entstehung der Panamabrücke, die eine „Invasion“ von placentalen Säugetieren aus Nordamerika ermöglichte. Zugleich machte diese Landbrücke auch eine Auswanderung nach Norden möglich, sodass Großformen unter den Faultieren (*Glossotherium*, *Paramylodon*) und den Gürteltieren (*Glyptotherium*, *Pampatherium*) noch im Jung-Pleistozän Nordamerikas existierten. Bemerkenswert ist, dass die heutigen Baumfaultiere (*Choloepus* und *Bradypus*) unabhängig voneinander aus zwei Gruppen hervorgegangen sind.

Nun zu den **Afrotheria**: als wichtigste Angehörige gelten die Proboscidea, Sirenen und die Schliefer. Sie sind zwar gegenwärtig mit nur wenigen Arten und Gattungen vertreten, waren jedoch – wie zahlreiche Fossilfunde belegen – in der Vorzeit arten- und formenreich und wesentlich weiter verbreitet als gegenwärtig.

Die Proboscidea (Rüsseltiere) sind heute mit den Elefanten nur durch drei Arten, die zwei Gattungen angehören (*Elephas* und *Loxodonta*) in der Paläotropis heimisch. Im Alttertiär auf den afrikanischen Kontinent beschränkt, waren sie im Jungtertiär mit den Mastodonten (z.B. *Gomphotherium*, *Anancus*, *Platybelodon*, *Rhynchotherium*) in ganz Eurasien und Nordamerika heimisch. Im jüngsten Känozoikum haben sie mit *Haplo-mastodon*, *Notiomastodon* und *Cuvieronius* auch Südamerika erreicht. Die Dinotherien sind mit *Dinotherium* hingegen über die Alte Welt nicht hinausgekommen. Die australische Region haben die Proboscidea nie besiedelt. Interessant ist, dass Elefanten während der Eiszeit Zwergformen auf Inseln (z.B. Mittelmeer, Celebes und die Santa Rosa-Insel vor Kalifornien) entwickelt haben.

Mit *Phosphatherium* aus dem Jung-Paleozän von Marokko ist der älteste Vertreter der Proboscidea nachgewiesen (GHEERBRANT et al. 1998). Mit *Numidotherium* und *Moeritherium* aus dem Eozän Algeriens bzw. Ägyptens sind weitere Angehörige der Rüsseltiere bekannt.

Mit der Gattung *Arsinoitherium* und verwandten Formen sind Vertreter der ausgestorbenen Embrithopoden aus dem Alttertiär Afrikas, SO-Europas und Vorderasien genannt, die meist als Schwestergruppe der Proboscidea bzw. Tethytheria gelten (vgl. FISCHER & TASSY 1993, KEMP 2005).

Die Sirenia (Seekühe) sind gegenwärtig als (Sub-)Tropenbewohner gleichfalls nur mit zwei Gattungen (*Trichechus* und *Dugong*) vertreten. *Hydrodamalis* (= „*Rhytina*“) *gigas*, die Stellersche Seekuh oder das Borkentier der Bering-See ist als einstige Kaltwasserform in historischer Zeit, 1768, nur 27 Jahre nach ihrer Entdeckung, ausgerottet worden. Bereits 1816 erkannte H.M. Ducrotay de BLAINVILLE die nähere Verwandtschaft mit den Rüsseltieren, die MCKENNA (1975) mit dem Begriff Tethytheria zum Ausdruck brachte. Die ältesten Seekühe stammen – wenn man von *Khamsaconus* aus dem Paleozän von Marokko absieht – aus dem Eozän Ägyptens und Jamaikas (*Eotheroides*, *Eotherium* und *Prorastomus*). *Pezosiren* aus dem Mitteleozän Jamaikas zeigt, dass es sich um eine quadrupede Sirene mit verlängertem Rumpf handelt, deren Gliedmaßen noch eine Fortbewegung an Land ermöglichten (DOMNING 2001).

Innerhalb der Sirenen werden zwei Gruppen unterschieden. Die Dugongs oder Gabelschwanzsirenen mit dem Dugong und den jungtertiären Metaxytherien (z.B. *Metaxytherium*), aus denen sich *Hydrodamalis gigas* entwickelte, und die Rundschwanzsirenen oder Manatis.

Die Schliefer (Hyracoidea) sind in der Jetztzeit gleichfalls nur durch wenige Arten vertreten, die drei nah verwandten Gattungen (*Procavia*, *Heterohyrax* und *Dendrohyrax*) zugeordnet werden. Sämtliche Arten sind

Kleinformen und wurden früher als Kaninchen angesehen. Gegenwärtig auf Afrika und Vorderasien beschränkt, belegen Fossilfunde nicht nur ihre einst weite Verbreitung, die im Jungtertiär große Teile Europas und Asiens betraf, sondern auch die einstige Artenfülle mit richtigen Großformen (z. B. *Pliohyrax*, *Postschizotherium*). Im Alttertiär Afrikas stellten die Hyracoidea in Ermangelung „echter“ Huftiere neben den Proboscidea die dominanten mittelgroßen Pflanzenfresser (z. B. *Bunohyrax*, *Sagatherium*, *Geniohyus*, *Megalohyrax*, *Titanohyrax*), die verschiedene Lebensräume bewohnten. Mit *Antilohyrax* ist bereits im Jung-Eozän Afrikas ein antilopenhafter „browser“ (Blattfresser) mit selenodonten Backenzähnen und einem *Cynocephalus*-ähnlichen Vordergebiss im Unterkiefer nachgewiesen worden (RASMUSSEN & SIMONS 2000). Aus dem Jungtertiär Afrikas ist mit „*Megalohyrax*“ *championi* ein Schliefer mit dreizehigen Laufgliedmaßen bekannt geworden ähnlich *Merychippus* unter den Pferdeartigen in Nordamerika bzw. *Diadiaphorus* als Angehöriger der (ausgestorbenen) Litorpina in Südamerika.

Derartige Formen und die Lebensweise der heutigen Schliefer lassen vermuten, dass letztere zu sekundären Kleinformen und praktisch zu Sohlengängern wurden, die als ökologische Nischenformen (Klipp-, Busch- bzw. Steppen- und Baumschliefer) verschiedene Lebensräume besiedeln.

Auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der Hyracoidea wurde bereits oben verwiesen. Die nächsten lebenden Verwandten sind die Rüsseltiere und Seekühe, unter den fossilen Formen sind es wohl die Urhuftiere („Condylarthra“), nicht jedoch die Unpaarhufer (Perisodactyla).

Lange Zeit wurde das Erdferkel (*Orycteropus afer*) als einziger lebender Vertreter der Tubulidentata (Röhrenzähler) gleichfalls als Abkömmling von Urhuftieren angesehen. Anatomische Befunde haben jedoch gezeigt, dass keine verwandtschaftlichen Beziehungen zu Urhuftieren und zu „modernen“ Huftieren bestehen, sondern eher zu altertümlichen Säugetieren (THEWISSEN 1985), was durch molekularbiologische Daten und damit auch die Zugehörigkeit zu den Afrotheria bestätigt wird (ASHER et al. 2003). Die ältesten, den Tubulidentaten zuzuordnende Fossilfunde sind aus dem Oligozän Afrikas bekannt. Sämtliche bisherigen – auch aus Europa und Asien bekannten – Fossilformen lassen sich als Angehörige der Orycteropodidae klassifizieren.

Das Erdferkel ist von seiner äußeren Gestalt mit keinem anderen Säugetier zu verwechseln. Die röhrenförmige Schnauze, die großen Ohren und die mit kräftigen Grabklauen versehenen Vorderfüße sind äußerlich kennzeichnend. Dies und die lange wurmförmige Zunge

sowie die stark entwickelten Speicheldrüsen stehen mit der Ernährung in Zusammenhang. Die Verbreitung des Erdferkels entspricht meist jener von Riesentermiten (*Macrotermes*). Die wenigen wurzel- und schmelzlosen Backenzähne bestehen aus zahllosen prismatischen Dentinröhrchen, die von einer Zementschicht zusammengehalten werden. Dies ist einmalig unter den Säugetieren, was die Vermutung nicht ganz von der Hand weisen läßt, dass das Gebiß nach einer völligen Reduktion erst sekundär wieder gebildet wurden. Neben Termiten und anderen Insekten bildet nämlich eine Kürbisart (*Cucumis humifructus* = „aardvark-cucumber“ in Südafrika) einen wesentlichen Nahrungsbestandteil.

Mit dem Erdferkel wurde bereits ein Angehöriger der Afrotheria genannt, der auf eine Abstammung von frühen Placentaliern hinweist. Mit den Rüsselspringern (Macroscelidea) ist eine Gruppe von kleinen Säugetieren erwähnt, deren verwandtschaftliche Beziehungen lange Zeit sehr umstritten waren. Zunächst als Insektenfresser, zusammen mit den Spitzhörnchen als Angehörige der Menotyphla klassifiziert, wurden sie dann meist als Verwandte von Huftieren angesehen. Gegenwärtig werden sie als Vertreter einer eigenen Ordnung, nämlich der Macroscelidea, angesehen. Erst dank molekularbiologischer Methoden ließen sich ihre tatsächlichen verwandtschaftlichen Beziehungen klären. Diese besagen, dass die Macroscelidea als Angehörige einer alten Radiation afrikanischer placentaler Säugetiere anzusehen und damit den Afrotheria zuzuordnen sind.

Rüsselspringer sind heute mit einigen wenigen Gattungen (z. B. *Rhynchocyon*, *Macroscelides*, *Elephantulus*) als Angehörige einer einzigen Familie in weiten Teilen Afrikas verbreitet. Die ältesten Fossilfunde (*Chambius*) stammen aus dem Mittel-Eozän von Tunesien. Rüsselspringer sind – ähnlich wie die Schliefer – aus dem Jungtertiär artenreich nachgewiesen und entwickelten mit den Myohyraciden im Miozän Afrikas richtige Pflanzenfresser (z. B. *Myohyrax*, *Mylomygale*), die ursprünglich als Angehörige der Hyracoidea klassifiziert wurden. Andere fossile Macroscelidea (*Palaeothentoides*) wurden zunächst als Beuteltiere beschrieben.

Als letzte Gruppe innerhalb der rezenten Afrotheria sind die Afrosoricida (STANHOPE et al. 1998) zu nennen, wie man heute die Borstenigel oder Tenreks (Tenrecidae) und die Goldmulle (Chrysochloridae) zu bezeichnen pflegt. Beide sind ursprünglich als Angehörige der Insektenfresser (Insectivora) klassifiziert worden, jedoch wegen verschiedener, z.T. primitiver Merkmale, wie etwa eine Kloake (gemeinsame Öffnung für den Urogenital- und den Analtrakt), niedrige, variable Körpertemperatur sowie den eigentümlichen Zahnbau (sog. Zalambdodontie [v-förmiges Molarenmuster] gegenüber der Dilambdodontie [w-förmiges Muster] bei den übri-

gen Insektenfressern). Aus diesem Grund wurden sie verschiedentlich als Zalambdodonta von den übrigen Insektenfressern getrennt, meist jedoch unter Einschluß von *Solenodon* (Schlitzrüßler), einen soricomorphen Vertreter der Lipotyphla mit sekundär vereinfachten v-förmigen Zahnmuster (vgl. THENIUS 1969).

Die Tenreciden (i.e.S.) sind auf Madagaskar beschränkt, wo eine Radiation in völliger Isolation zur heutigen Formenfülle mit igel-, spitzmaus-, maulwurfs- und otterähnlichen Formen mit über 20 Arten bei 8 Gattungen (z. B. *Tenrec*, *Setifer*, *Limnogale*, *Hemicentetes*, *Geogale*) führte. Die manchmal als Angehörige einer eigenen Familie (Potamogalidae) abgetrennten Otterspitzmäuse West- und Ostafrikas (*Potamogale* und *Micropotamogale*) sind wie *Limnogale* otterartig spezialisiert. Als *Parageogale* ist lediglich ein zalambdodonter Molar aus dem Miozän Ostafrikas beschrieben worden.

Die Goldmulle (Chrysochloridae), die in Afrika südlich der Sahara heimisch sind, entsprechen nach ihrer subterranean Lebensweise den Maulwürfen bzw. Blindmäusen (*Spalax*) der nördlichen Hemisphäre. Die Arten- und Gattungszahl gleicht etwa jener der Tenreks, ohne dass es zu einer ökologischen Differenzierung wie bei diesen gekommen ist. Die wichtigsten Gattungen sind *Chrysochloris*, *Chrysospalax*, *Amblysomus* und *Eremitalpa*. Die bisherigen ältesten Fossilformen (*Prochrysochloris*) stammen aus dem Alt-Miozän Ostafrikas und gehören zur Familie Chrysochloridae. Sie geben keine Hinweise auf die stammesgeschichtliche Herkunft der Goldmulle.

Damit wollen wir uns den **Euarchonta** und den Glires zuwenden. Der Begriff Archonta geht auf den US-Paläontologen GREGORY (1910) zurück, den dieser für die Ordnungen Menotyphla, Dermoptera, Chiroptera und Primates geprägt hat und der letztlich auf den von LINNÉ (1758) eingeführten Begriff Primates (für Affen, Riesengleiter und Fledertiere) – wenn auch in etwas erweiterter Form – beruht.

Als Euarchonta (i.S. der Molekularbiologen) werden nur die Scandentia, Primates und Dermoptera zusammengefasst, nicht jedoch die Chiroptera. Über die nähere Verwandtschaft zwischen Dermoptera, Primates und Scandentia herrscht Übereinstimmung zwischen Morphologen und Molekularbiologen, auch wenn die Stellung der Scandentia (Spitzhörnchen oder „tree shrews“) lange Zeit umstritten war. Die äußerlich an Eichhörnchen (Nagetiere) erinnernden Spitzhörnchen wurden ursprünglich als Insektenfresser (Menotyphla), später als Subprimaten und damit als Angehörige der Primaten klassifiziert, bis sie letztlich als Angehörige einer eigenen Ordnung Scandentia eingestuft wurden. Damit ist zugleich ausgedrückt, dass sie keine näheren Verwandten der Rüsselspringer sind. Die wenigen rezenten Arten wer-

den sechs Gattungen (z. B. *Tupaia*, *Dendrogale*, *Ptilocercus*) zugeordnet. Sie sind vorwiegend Bewohner tropischer Regenwälder von Indien, Südchina bis zu den Philippinen und Indonesien. Fossilfunde sind seit dem Eozän (*Eodendrogale*) Asiens bekannt. Die Gattung *Tupaia* (= „*Palaeotupaia*“) ist seit dem Miozän nachgewiesen.

Damit wollen wir uns den Primaten (Halbaffen, Affen und Mensch) zuwenden. Sie zählen zusammen mit den Scandentia und Dermoptera zu einer frühen Radiation der placentalen Säugetiere, deren Beginn in das ausgehende Erdmittelalter zurückreicht. Als älteste Form wurde ursprünglich *Purgatorius* aus der Ober-Kreide Nordamerikas genannt. Nach neueren Erkenntnissen stammen die Reste von *Purgatorius* aus der frühesten Erdneuzeit (Alt-Paleozän) und sind überdies einer ausgestorbenen Gruppe von Säugetieren (Plesiadapiformes) zuzuordnen, die heute von den Primaten getrennt wird, aber zweifellos Angehörige basaler Euarchonta sind. Die Plesiadapiden werden als Schwestergruppe der übrigen Primaten (Euprimates) angesehen.

Die rezenten Primaten werden im normalen Sprachgebrauch nach der Organisationshöhe in Halbaffen und Affen gegliedert, was jedoch nicht den tatsächlichen verwandtschaftlichen Beziehungen entspricht, da die als Halbaffen bezeichneten Koboldmakis (Gattung *Tarsius*) Südostasiens als Tarsiiformes nicht den eigentlichen Halbaffen (Strepsirhini mit den Lemuren, Galagos und Loris), sondern als Angehörige der Haplorhini (Tarsier und Affen) den Affen näher stehen. Die Trennung von Strepsirhini und Haplorhini erfolgte nach PURVIS (1995) im Paleozän, jene der Tarsier und Affen (Anthropoidea) im Alt-Eozän.

Unter den Strepsirhini sind die Lemuriformes Madagaskars und die Lorisiformes der Palaeotropis zu unterscheiden. Erstere haben in der Isolation Madagaskars durch eine Radiation eine Arten- und Formenfülle hervorgebracht, die zu richtigen Großformen (z. B. *Megaladapis*) führte. Problematisch bleibt allerdings der Zeitpunkt der Besiedelung Madagaskars durch die Lemuren. Verwandte Primaten waren mit den Adapiformes im Alttertiär auf der Nordhemisphäre verbreitet. Alter und Stellung von *Bugtilemur* aus dem Oligozän Pakistans als angebliche Schwestergattung von *Cheirogaleus* bleibt umstritten. Galagos und Loris waren – entsprechend des Nachweises von *Karanisia* und *Saharogale* – bereits im Jung-Eozän getrennt (SEIFFERT et al. 2003).

Während das madagassische Fingertier oder Aye-Aye (*Daubentonia madagascariensis*), das ursprünglich als Nagetier klassifiziert wurde, nach morphologischen Kriterien den übrigen Lemuren gegenübergestellt werden müsste, bildet es nach molekularbiologischen Daten die Schwestergruppe der Indriiden (*Avahi*, *Propithecus* und *Indri*).

Unter den Haplorhini sind innerhalb der Affen (Anthropoidea) zwei Gruppen (Platyrrhini und Catarrhini) zu unterscheiden. Erstere sind auf die Neotropis, letztere auf die Alte Welt (Eurasien und Afrika) beschränkt. Das Problem lautet: Woher kommen die Neuweltaffen (mit den Krallenäffchen und den Kapuzinerartigen)? Stammen sie von alttertiären nordamerikanischen Primaten ab oder sind sie von altweltlichen abzuleiten? Auf Grund morphologischer Kriterien bilden Alt- und Neuweltaffen Schwestergruppen. Die ältesten Platyrrhini oder Breitnasenaffen sind mit *Branisella* aus dem Jung-Oligozän Südamerikas bekannt. Diese Gattung zeigt im Gebiß Ähnlichkeiten mit *Proteopithecus* aus dem Alttertiär Afrikas.

Angehörige der Catarrhini sind hingegen bereits aus dem Eozän Asiens und Afrika nachgewiesen, sodaß über Ursprung und Herkunft der Anthropoidea (Alt- und Neuweltaffen) diskutiert wird. Das Fehlen von fossilen Platyrrhinen in Afrika und das Vorkommen „echter“ Catarrhinen im Alt-Oligozän Afrikas spricht für eine Aufspaltung von Breit- und Schmalnasenaffen bereits im Eozän. Damit ist die Möglichkeit einer Immigration der Vorfahren der Platyrrhinen (per Drift auf Bauminseln für Kleintiere) direkt aus Afrika nicht auszuschließen, da damals der Südatlantik wesentlich schmaler war. Das gleiche Problem liegt bei der Herkunft der südamerikanischen Caviomorphen als Nagetiere vor (s.u.).

Bei den Breitnasenaffen erfolgte im Miozän eine Radiation der Kapuzineraffen (Cebidae), die u.a. zur Entstehung der Brüllaffen (*Alouatta*) und der höchstspezialisierten Greifschwanzaffen mit Klammer- (*Ateles*) und Spinnenaffen (*Brachyteles*) führte. Als ältester Cebide gilt *Chilicebus* aus dem Alt-Miozän Chiles. Die Krallenäffchen (Callithricidae) mit *Callithrix*, *Saguinus*, *Leontopithecus*, *Callimico* und anderen Gattungen haben sekundär Krallen anstelle von Plattnägeln entwickelt, weshalb sie in gewisser Hinsicht die Rolle der in der Tertiärzeit in Südamerika fehlende Hörnchen einnehmen.

Unter den Schmalnasenaffen (Catarrhini) kommen im jüngeren Alttertiär zunächst Vertreter von basalen Hominoidea (z. B. *Aegyptopithecus*, *Propliopithecus*) vor. Auch im Miozän Afrikas herrschen zunächst Angehörige der Hominoidea (z. B. *Proconsul*, *Limnopithecus*, *Dryopithecus*) vor, während Vertreter der Cercopithecoidea sehr selten sind (*Victoriapithecus*, *Prohylobates*). Die heutige Artenfülle der Cercopithecidae entstand erst ab dem jüngeren Miozän mit den Meerkatzen (*Cercopithecus*), Mangaben (*Cercocebus*), Makaken (*Macaca*) und Pavianen (*Papio* und *Theropithecus*) vor allem in Afrika, jene der Schlankaffen (Colobidae) mit den Languren (*Presbytis*), Kleider- (*Pygathrix*) und Nasenaffen (*Nasalis*) in Asien sowie den Stummelaffen (*Colobus*) in Afrika. Mit der Zunahme der Hundsaffen und der Gibbons

(*Hylobates*) wurden die Menschenaffen (*Pongo*, *Gorilla*, *Pan*) seltener.

Die Dermoptera (Riesengleiter) sind gegenwärtig mit nur zwei Arten der Gattung *Cynocephalus* auf die tropischen Regenwälder Südostasiens (einschließlich der Philippinen) beschränkt. Eine hauptsächlich zwischen den Gliedmaßen ausgespannte Flughaut ermöglicht den pflanzenfressenden Tieren einen Gleitflug in den Wäldern. Fossilfunde aus dem älteren Alttertiär Nordamerikas (z. B. *Plagiomene*, *Planetetherium*) zeigen, dass bereits damals Verwandte der heutigen Riesengleiter in Waldgebieten existierten. Die Riesengleiter sind daher als alte Placentaliagruppe ausgewiesen.

Nun aber zu den Vertretern der **Glires** (Lagomorpha und Rodentia). Unter diesen Namen hat LINNÉ (1758) die Nagetiere und die Hasenartigen zusammengefasst. Das „Glires“-Konzept ist wie kein anderes Problem innerhalb der Eutheria so intensiv und kontrovers diskutiert worden. Den beträchtlichen Unterschieden zwischen beiden Untergruppen wurde seinerzeit durch die Bezeichnungen Duplicidentata (Hasenartige) und Simplicidentata (Nagetiere) Rechnung getragen. Aber erst mit der Aufwertung der Hasenartigen als eigene Ordnung Lagomorpha durch GIDLEY (1912) sollte ihre Eigenständigkeit betont werden. Denn nach einzelnen morphologisch-anatomischen Merkmalen (z. B. Rhinarium, Nasopalatinal Ductus) sind die Lagomorpha und die Rodentia zwar näher miteinander verwandt, doch ist nicht auszuschließen, dass dies mit den gliriformen, also wurzellosen Incisiven funktionell zusammenhängt. Manche molekularbiologische Daten sprechen für ein Schwestergruppenverhältnis (LIU et al. 2001, SCALLY et al. 2002), manche dagegen (CZELUSNIAK et al. 1990, LIU et al. 1999).

Für die Lagomorphen sind im Gegensatz zu den Rodentia (= Simplicidentata) **zwei** Paar Schneidezähne im Praemaxillare als Schlüsselmerkmal charakteristisch, daher auch der Name Duplicidentata. Nach den Fossilfunden sind Lagomorpha und Rodentia sehr alte Gruppen, die einerseits mit *Mimotona* und *Gomphos*, andererseits mit *Sinomylus* und *Tribosphenomys* bereits im jüngeren Paleozän in Asien deutlich getrennt waren (LI & TING 1993, MENG et al. 1994, MCKENNA & MENG 2001, ASHER et al. 2005). Dies wird nicht nur durch die Ausbildung des Gebisses, sondern auch durch postcraniale Elemente bestätigt. Die Ausbildung gliriformer Schneidezähne ist übrigens auch bei anderen Säugetieren unabhängig voneinander entstanden (z. B. *Daubentonia*, *Sinclairiella*, *Vombatus*, *Catopsalis*, *Taeniolabis*).

Mit *Paramys* und verwandten Gattungen aus dem Jung-Paleozän-Eozän sind bereits Vertreter der Protrogomorpha und damit der Sciuromorpha (i.w.S.) aus

Nordamerika und Europa nachgewiesen. In Asien sind mit *Cocomys* aus dem Alt-Eozän Chinas Nagetiere bekannt geworden, die neben Beziehungen zu Sciuromorphen auch solche zu den heute afrikanischen Ctenodactyloidea und damit letztlich auch zu den Hystricomorphen erkennen lassen. Mit dieser Nagetiergruppe ist das Problem der Herkunft der Hystricognathi (= Caviomorpha) in Südamerika verknüpft. Die ältesten Angehörigen der Caviomorpha sind aus dem ältesten Oligozän (Tinguirirican) Südamerikas bekannt geworden (WYSS et al. 1993), ähnlich den platyrrhinen Primaten (s.o.). Bei den Caviomorphen sind die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen alt- und neuweltlichen Hystricomorphen nach anatomischen Befunden eindeutig, wie GORGAS (1967) gezeigt hat. Allerdings ist die Frage, ob allein eine einmalige Immigration (durch Baumflöße über den Südatlantik) im Eozän erfolgte, nicht geklärt. Die Caviomorphen erlebten jedenfalls im Tertiär eine Radiation, die zu richtigen Riesenformen (z. B. *Eumegamys*, *Phoberomys*) führte, eine Gruppe, von der bis heute nur das Pakarana (*Dinomys branickii*) überlebte. Eine weitere Großgruppe unter den Nagetieren bildet die Myomorpha mit den Mäuseartigen, die gegenwärtig am artenreichsten vertreten sind.

Nach diesen wenigen Bemerkungen über die Lagomorpha und Rodentia wollen wir uns der letzten Großgruppe unter den Placentalia, den **Laurasiatheria**, zuwenden. Wie bereits oben erwähnt, werden unter diesem Begriff von den Molekularbiologen die Eulipotyphla, Chiroptera, Pholidota, Carnivora, Cetartiodactyla und die Perissodactyla vereint.

Zunächst zu den als Eulipotyphla bezeichneten Säugtieren. Es sind dies Angehörige der Insektenfresser („Insectivora“). Nachdem man erkannt hatte, dass unter diesem Begriff sehr heterogene Einheiten zusammengefasst wurden, trennte HAECKEL (1866) die Spitzhörnchen und die Rüsselspringer u.a. wegen des fehlenden Blinddarms als Menotyphla von den übrigen rezenten Insectivora ab (Lipotyphla). Da seither nicht nur die Rüsselspringer und die Spitzhörnchen als Macroscelidea bzw. Scandentia, sondern auch die Tenreciden und Chrysochloriden als eigene Einheit (Afrosoricida) abgetrennt wurden, war ein neuer Name (= Eulipotyphla WADDELL et al. 1999) erforderlich. Damit ist der Kern der Insectivora, nämlich die Igelartigen (Erinaceomorpha) sowie die Spitzmausartigen und die Maulwürfe (Soricomorpha einschließlich *Solenodon*) gemeint.

Die ältesten Angehörigen der Erinaceomorpha sind aus dem Paleozän Nordamerikas (*Litolestes*) bekannt. Vertreter der Haarigel, die gegenwärtig mit drei Gattungen (*Echinosorex*, *Hylomys* und *Podogymnura*) auf Südostasien (samt Philippinen) beschränkt sind, waren im Jungtertiär in Eurasien und Nordamerika (z. B. *Galerix*,

Lanthanotherium, *Deinogalerix*) verbreitet. Im jüngeren Alttertiär treten erstmalig auch Angehörige der Stacheligel mit *Amphexinus* auf der nördlichen Hemisphäre auf. Erst im Miozän erreichten sie auch Afrika. Auch die Soricomorpha waren bereits im Mittel-Eozän mit *Domnina* (= „*Protosorex*“) in Nordamerika vertreten, Maulwurfverwandte kennt man seit dem Jung-Eozän (*Eotalpa*). Unter den Spitzmäusen (Soricidae) werden die Weißzahn- (Crociodurinae) und die Rotzahnspitzmäuse (Soricinae) unterschieden, die sich seit dem Mittel-Miozän artenreich entwickelt haben. Angehörige der Soricomorphen sind auch die Schlitzrüssler (Solendodontidae mit *Solenodon* von Kuba und Haiti), deren taxonomische Stellung wegen ihres zalambodonten Backenzahnggebisses lange Zeit umstritten war. Unter den Maufwurfsartigen (Talpidae) bilden die Spitzmausmaulwürfe oder Ohrensputzmäuse mit *Uropsilus soricipes* die ursprünglichsten Formen. Heute auf Südchina und Burma (Myanmar) beschränkt, waren die Ohrensputzmäuse im Jungtertiär auch in Nordamerika (*Mystipterus*) heimisch. Sie werden den übrigen Talpiden als Schwestergruppe gegenübergestellt (SHINOHARA et al. 2003). Die Talpiden haben zahlreiche subterran lebende (z. B. *Talpa*, *Scaptochirus*, *Scapanus*) und hemiaquatische Formen (*Desmana*, *Galemys*) hervorgebracht. Letztere waren im Jungtertiär in Europa und sogar auch in Nordamerika (z. B. *Mygalea*, *Desmanella*) heimisch. Talpinae und Desmaninae bilden Schwestergruppen.

Die Vorfahren der Eulipotyphla sind unter den Protutheria (= Leptictida) der Ober-Kreide (z. B. *Kennalestes*) zu suchen.

Nun zu den Fledertieren (Chiroptera). Bilden die Fledermäuse (Microchiroptera) und die Flughunde (Megachiroptera) eine monophyletische Gruppe oder haben sich die Flughunde unabhängig von den Fledermäusen entwickelt? (vgl. dazu JONES & GENOWAYS 1970, PETTIGREW et al. 1989). Nach molekularbiologischen Daten bilden die Megachiroptera eine monophyletische Gruppe, die sich aus Microchiroptera (Rhinolophoidea) entwickelt hat (JONES et al. 2002, SPRINGER et al. 2001). Die ältesten, nicht ganz unumstrittenen Fossilfunde von Megachiropteren (*Archaeopteropus*) stammen aus dem Oligozän Italiens. Demgegenüber sind fossile Fledermäuse mit *Archaeonycteris* und *Icaronycteris* bereits aus dem Alt-Eozän von Europa bzw. Nordamerika bekannt. Es sind bereits voll flugfähige Chiropteren, die, von minimalen Unterschieden abgesehen, bereits modernen Fledermäusen entsprechen. Wie weitere Fossilfunde aus dem Mittel-Eozän belegen, waren diese Fledermäuse nach der Flugweise bereits damals weitgehend spezialisiert und orientierten sich auch schon nach dem Echolot-Prinzip, allerdings gibt es keine morphologischen Hinweise darüber, ob sie sehr hoch frequenten

Ultraschall benutzt haben (HABERSETZER 1998). D.h., es gibt keine intermediären Stadien und auch keine Hinweise auf die Herkunft und Entstehung der Chiropteren. Archaeonycteriden konnten übrigens auch im älteren Eozän Australiens nachgewiesen werden (HAND et al. 1994).

Flughunde sind nur aus der Alten Welt bekannt. Auch ein Argument, daß sie im Eozän, als Nordamerika und Europa noch eine Landmasse bildeten, nicht existierten. Die Echolot-Ortung bei den Megachiropteren (Gattung *Rousettus* als Höhlenflughunde) ist unabhängig erworben worden, da die Schallerzeugung durch die Zunge und nicht durch den Kehlkopf wie bei den Fledermäusen erfolgt.

Mit den Schuppentieren (Pholidota: Gattung *Manis*) ist eine artenarme Gruppe von hochspezialisierten Säugetieren genannt, die nach molekularbiologischen Daten in die Nähe der Raubtiere bzw. als ihre Schwestergruppe eingestuft wird. Ursprünglich mit den Xenarthren und dem Erdferkel als „Edentata“ (Zahnarme) zusammengefasst, haben sich die gemeinsamen Merkmale als Konvergenzen erwiesen, die primär mit einer ähnlichen Ernährung und Lebensweise in Zusammenhang stehen. Es ist eine eigenständige, ausschließlich altweltliche Gruppe, deren Anfänge bis ins Mittel-Eozän (*Eomanis*) zurückverfolgt werden können. Sie haben sich seither kaum verändert. Wie weit sie mit den altertären Palaeodonten (z. B. *Metacheiromys*) verwandt sind wird diskutiert. Auf *Eurotamandua* aus dem Eozän wurde bereits oben verwiesen.

Mit den Raubtieren (Carnivora) ist eine Säugetiergruppe genannt, deren Monophylie gesichert erscheint. Die Gliederung in Landraubtiere (Fissipedia) und Robben (Pinnipedia) entspricht zwar nicht mehr modernen Gesichtspunkten, erweist sich jedoch als praktisch. Lange Zeit war die stammesgeschichtliche Herkunft der Robben umstritten, sogar eine diphyletische Entstehung wurde angenommen: Marderartige (*Potamothereium*, *Semantor*) x → Seehunde, Hundartige x → Ohrenrobber. *Semantor macrurus* aus dem Jung-Miozän von Kasachstan ist ein hochspezialisierter Lutriner ähnlich dem Seeotter (*Enhydra*). Sämtliche Robben sind Abkömmlinge arctoider Raubtiere. Zahlreiche Parallelerscheinungen erschweren die Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Raubtiere.

Nach Fossilformen ist eine frühe Trennung der Raubtiere in zwei Hauptgruppen erfolgt: Arctoidea oder Caniformia und Aeluroidea oder Feliformia. Die Arctoidea umfassen die Marderartigen (Mustelidae), Waschbären (Procyonidae einschl. Ailuridae), Bären (Ursidae) und die Hundartigen (Canidae). Als Felioidea werden Schleichkatzen (Viverridae und Herpesti-

dae), die Katzenartigen (Felidae) und die Hyänen (Hyaenidae) klassifiziert.

Erstere (Arctoidea) werden auf Miacidae (erstmalig im Jung-Paleozän), letztere auf Viverridae (erstmalig im Alt-Paleozän) zurückgeführt. Als ausgestorbene Felioidea kommen noch die Nimravidae, die im Jung-Eozän (z. B. *Nimravus*) erscheinen und mit *Sansanosmilus* im mittleren und *Barbourofelis* im jüngeren Miozän richtige Säbelzahnkatzen hervorgebracht haben. Die echten Katzen (Felidae) erscheinen mit *Proailurus* im Alt-Oligozän. Im Mio-Pliozän sind es nicht nur Großkatzen (*Panthera*) und Kleinkatzen (*Felis*), sondern auch Säbelzahnkatzen, die erst im Jung-Pleistozän (*Smilodon*) ausgestorben sind. Unter den Feliden nimmt der Gepard (*Acinonyx*) eine Sonderstellung ein, weshalb er als Schwestertaxon der übrigen Katzenartigen betrachtet wird (BNINDA-EMONDS et al. 1999). Im Plio-Pleistozän waren Geparde (*Miraonyx*) auch in Nordamerika heimisch.

Die Schleichkatzen sind mit *Stenoplesictis* seit dem Alt-Oligozän (?Jung-Eozän) nachgewiesen. Eine Radiation auf Madagaskar führte zu etlichen Gattungen, von denen die Frettkatze (*Cryptoprocta ferox*) durch katzenähnliche Eigenschaften eine Sonderstellung einnimmt. Aber auch in Asien und Afrika entwickelten die Schleichkatzen eine Arten- und Formenfülle, von der nur Mangusten (*Mungos*) und Erdmännchen (*Suricata*) stellvertretend genannt seien.

Aus der Sicht der Paläontologen sind die Hyänen (Hyaenidae) Abkömmlinge von Schleichkatzen, die mit *Herpestides* aus dem Miozän Afrikas und Europas als älteste Gattung nachgewiesen sind. Mit den Ictitherien (z. B. *Ictitherium*) waren sie im Jungtertiär häufig. Mit *Hyaena* und *Crocota* sind typische Hyänen erwähnt, während der Erdwolf (*Proteles cristatus*) eine Sonderstellung einnimmt. Gegenwärtig sind die Hyänen auf die Alte Welt beschränkt. Im Plio-Pleistozän waren sie mit *Chasmaporthetes* auch in Nordamerika verbreitet. Nach molekularbiologischen Daten bilden Feliden und Hyänen Schwestergruppen.

Unter den Arctoidea sind die Marderartigen und die Waschbärenartigen oder Kleinbären untereinander näher verwandt, wobei dem Katzenbär oder kleinen Panda (*Ailurus fulgens*) nicht nur wegen seiner altweltlichen Verbreitung eine Sonderstellung zukommt, die verschiedentlich zur Abtrennung als eigene Familie (Ailuridae) geführt hat (NAGEL 2003). Nähere verwandtschaftliche Beziehungen zum Bambusbären oder großen Panda (*Ailuropoda melanoleuca*) bestehen nicht (THENIUS 1979). Unter den Procyoniden zählen die Katzenfretts (*Bassariscus*) zu den ursprünglichsten Angehörigen. Sie sind seit dem Mittel-Miozän in Nordamerika heimisch.

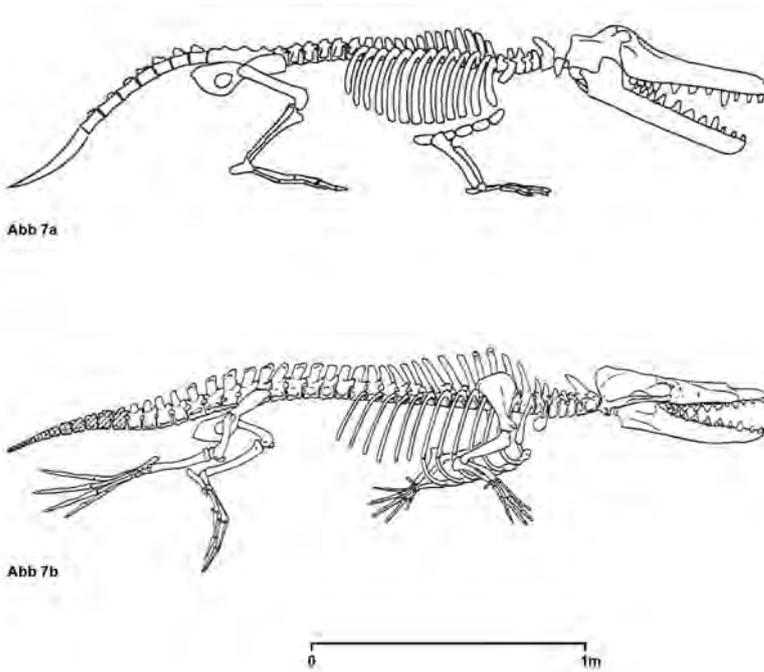


Abb. 7: Skelettrekonstruktion von primitiven Urwalen (sog. „Laufwale“) aus dem Alt- bzw. Mittel-Eozän von Pakistan. **a:** *Ambulocetus natans* (Ambulocetidae) nach THEWISSEN et al. (1996), **b:** *Rodhocetus kasrani* (Protocetidae), verändert nach GINGERICH et al. (2001).

Von den Marderartigen (Mustelidae), die eine Fülle verschiedenster Formen hervorgebracht haben, seien hier nur die Fischotter erwähnt, die mit *Semantor macrurus* im Jung-Miozän Zentralasiens einen Fischotter entwickelt haben, der an den heutigen Seeotter (*Enhydra lutris*) des Nordpazifik erinnert. *Semantor* wurde vielfach als Ahnenform der Robben angesehen, was nicht nur wegen des erdgeschichtlichen Alters, sondern auch aus morphologischen Gründen nicht in Betracht kommt.

Mit *Procynodictis* und *Prohesperocyon* aus dem Eozän Nordamerikas ist der Eigenweg der Hundartigen (Canidae) und ihre Entstehung in der Neuen Welt belegt. Mit diesem frühen Eigenweg wird verschiedentlich die Eigenständigkeit der Canoidea (neben Arctoidea und Feloidea) begründet. Durch *Hesperocyon* und andere Gattungen aus dem Alttertiär Nordamerikas ist die weitere Entwicklung dokumentiert. Unter den heutigen Caniden sind zwei Gruppen zu unterscheiden: Die Wolfsartigen mit *Canis*, *Lycaon* und *Cuon* sowie den südamerikanischen „Füchsen“ (z. B. *Dusicyon*, *Cerdocyon* und *Chrysocyon*) und die Fuchsartigen mit *Vulpes* und *Otocyon* sowie die primitivste Gattung *Urocyon*. Unter den Wolfsartigen ist *Nyctereutes* die ursprünglichste rezente Gattung.

Unter den rezenten Großbären (Ursidae) sind zwei Gruppen, die Bären der Nordhemisphäre mit *Ursus* etc. und die neuweltlichen Kurzschnauzbären mit *Tremarctos* zu unterscheiden. Letztere waren mit Großfor-

men (z. B. *Arctodus*) im Pleistozän Nordamerikas verbreitet. Als früher Seitenzweig ist der Bambusbär (*Ailuropoda melanoleuca*) Chinas anzusehen, der auf Grund morphologisch-anatomischer, physiologischer und ethologischer Eigenschaften als Angehöriger einer eigenen Familie (Ailuropodidae POCOCC) zu klassifizieren ist (THENIUS 1979). Für die Molekularbiologen ist der Bambusbär das Schwestertaxon der übrigen Großbären. Ein anderes Problem betrifft die Abstammung des Eisbären (*Ursus [Thalarctos] maritimus*). Einst als früher Seitenzweig der Ursidae angesehen (USPENSKI 1979), bestätigen nunmehr molekularbiologische Daten die von THENIUS bereits 1953 vertretene Auffassung, dass sich der Eisbär erst in erdgeschichtlich jüngster Zeit (Pleistozän) vom Braunbären (*Ursus arctos*) abgespalten hat (TALBOT & SHIELDS 1996). Er ist zugleich ein Beispiel der Phylogeographie, wonach er sich aus Populationen vom Alaska-Braunbären entwickelt hat.

Aus alttertiären Bärenverwandten haben sich die Robben entwickelt, die mit *Enaliarctos* erstmals im älteren Miozän nachgewiesen sind. Die einst vertretene Abstammung von hundartigen Raubtieren wird heute nicht mehr vertreten. Unter den Robben lassen sich zwei Hauptgruppen, nämlich die Phocoidea (Seehunde oder Hundsrobber) und die Otarioidea (Ohrenrobber und Walroß) unterscheiden. Ihre Aufspaltung erfolgte im frühen Miozän. Mit *Enaliarctos* aus dem ältesten Miozän sind die ersten Ohrenrobber im Bereich des Nordpazifik nachgewiesen. Ihre Ausbreitung mit den Seelöwen (*Otaria*, *Zalophus*) und Seebären (*Arctocephalus*) erfolgte im Jungtertiär. Als Schwestergruppe gelten die Walrosse (*Odobenus*), die mit etlichen Gattungen (z. B. *Prorosmarus*, *Alachtherium*) einst weiter verbreitet waren als gegenwärtig. Die Phociden waren mit *Devinophoca* und den Mönchsrobber (z. B. *Monotherium*) als Warmwasserformen im Bereich der Tethys und der Paratethys im Jungtertiär verbreitet. Heute sind die Mönchsrobber (*Monachus*) nur mehr disjunkt verbreitet. Im Jungtertiär haben sich einerseits die Lobodontinen mit *Lobodon*, *Ommatophoca* und *Hydrurga* in der Antarktis, andererseits die See-Elefanten (*Mirounga*) entwickelt. Die Angehörigen der Phocinae (z. B. *Phoca*, *Erignathus*, *Cystophora*) sind Bewohner der Nordhemisphäre.

Damit wollen wir uns den Walen (Cetacea) als gegenwärtig ausschließlichen Wasserbewohnern zuwenden. Sie haben sich im Alttertiär aus landbewohnenden Säugetieren entwickelt die – wie jüngste Fossilfunde belegen – den Wurzelformen der Paarhufer (Artiodactyla) am nächsten stehen. Eine Erkenntnis, die in jüngster Zeit – wie bereits oben kurz angedeutet – durch molekularbiologische Daten bestätigt wurde. Daher auch der Begriff Cetartiodactyla für eine als monophyletisch eingestufte Gruppe von Säugetieren.

Zunächst aber zu den Cetaceen selbst. Innerhalb der Wale werden – unter Einschluß von Fossilformen – die Urwale (Archaeoceti), die Zahn- (Odontoceti) und die Bartenwale (Mysticeti) unterschieden. Urwale sind seit langem aus dem Jung-Eozän Nordafrikas (z. B. *Protoce-tus*, *Dorudon*, *Basilosaurus*) bekannt. Es sind bereits voll dem Wasserleben angepasste Säugetiere, die jedoch im Bau von Schädel und Gebiß viel ursprünglicher sind als die heutigen Zahnwale. In den letzten Jahren sind Reste von Urwalen aus dem älteren und mittleren Eozän Pakistans beschrieben worden, die nach Schädel und Gebiß zwar als primitive Zahnwale ausgewiesen sind, nach dem postcranialen Skelett jedoch als quadrupede, wohl amphibisch lebende Küstenbewohner einzustufen sind (z. B. *Ichthyolestes*, *Pakicetus*, *Ambulocetus*, *Artiocetus*) (THEWISSEN & FISH 1997, THEWISSEN et al. 2001, GINGERICH et al. 2001). Die Gliedmaßen dieser „Laufwale“ erinnern an jene primitiver Paarhufer, wie sie etwa mit *Diacodexis* aus dem Alt-Eozän Nordamerikas als Angehörige der Dichobuniden (Artiodactyla) seit langem bekannt sind (Abb. 7). Befunde, welche Wale und Paarhufer als verwandte Säugetiergruppen ausweisen, zugleich aber auch nähere Beziehungen zu Mesonychiden als Angehörige der „Condylarthra“ ausschließen sollten.

Damit haben sich die einst von Anatomen und Zoologen immer wieder betonten Affinitäten zwischen Walen und Paarhufern bestätigt (s.o.). Aus Urwalen entwickelten sich zunächst die Squalodontiden als „echte“ Zahnwale (nach dem Schädelbau), um im Jungtertiär die verschiedensten Arten, von primitiven Flussdelphinen (z. B. *Inia*, *Platanista*) bis zu den Delphinen und Schweinswalen (z. B. *Delphinus*, *Orca*, *Phocaena*) sowie zum Pottwal (*Physeter*) hervorzubringen.

Über die Herkunft der Bartenwale ist die Fossildokumentation etwas spärlich. Mit *Aetiocetus* aus dem Ober-Oligozän und (?) *Janjucetus* aus dem Jungtertiär sind Wale mit einem etwas reduzierten Gebiss bekannt geworden, die möglicherweise zur Wurzelgruppe der Mysticeti gehören. Die seinerzeit von ABEL (1914) als Ahnenformen der Bartenwale beschriebenen Formen (*Patriocetus* und *Agriocetus*) aus dem Oligozän Oberösterreichs sind Angehörige der Zahnwale ohne direkte Beziehungen zu den Mysticeti. Früheste Angehörige der Bartenwale selbst sind mit *Llanocetus* und *Eumysticetus* aus dem Oligozän und mit *Cetotherium* als Cetotheriiden aus dem Miozän bekannt. Mit *Cetotheriopsis lintianus* (H. v. MEYER) (= „*Squalodon ehrlichi*“ BRANDT) ist ein primitiver Vorläufer der Bartenwale aus den oligozänen Linzer Sanden bekannt (THENIUS 1958).

Die Paarhufer (Artiodactyla) sind gegenwärtig die artenreichste Gruppe unter den Huftieren. Die ältesten Angehörigen sind aus dem Alt-Eozän (z. B. *Diacodexis* als Dichobunide) bekannt. Das Backenzahngebiß ist bu-

nodont, das postcraniale Skelett zeigt bereits das für Paarhufer typische Tarsalgelenk.

Unter den Paarhufern lassen sich drei Hauptgruppen unterscheiden: Die Schweineartigen im weitesten Sinn als Suiformes, die Schwielensohler (Tylopoda) und die Wiederkäuer (Ruminantia). Unter den Suiformes ist die Herkunft und Stellung der Flusspferde (Hippopotamidae) umstritten. Einerseits werden sie als nächste Verwandte tertiärzeitlicher Anthracotheriiden (z. B. *Anthracotherium*, *Merycopotamus*) angesehen, andererseits werden sie mit den Schweineartigen (i.e.S.) in Verbindung gebracht. Reste von Flusspferden sind erstmalig mit *Hexaprotodon* aus dem Jung-Miozän bekannt, also erdgeschichtlich sehr junge Formen. Am ehesten kommen – zumindest dem Gebiß nach – Vertreter der Tayassuiden (z. B. *Kenyapotamus*) aus dem Mittel-Miozän Ostafrikas als Ahnenformen in Betracht. Demgegenüber wird *Kenyapotamus* von BOISSERIE et al. (2005) nicht als Tayassuide, sondern als Angehöriger der Kenyapotaminae und damit als Vertreter der Hippopotamidae klassifiziert. Die Nabelschweine (Tayassuiden) sind gegenwärtig zwar auf die Neotropis beschränkt (*Tayassu*, *Catagonus*), sie waren jedoch im Tertiär auch in Eurasien und Afrika heimisch. Über ihren Ursprung (Nordamerika oder Asien, *Perchoerus* bzw. *Egatochoerus*; vgl. DUCROCQ 1994) wird diskutiert. In Europa erscheinen die Tayassuiden im Alt-Oligozän (*Doliochoerus*). In der Alten Welt verschwinden sie im Mio-Pliozän.

Die Schweineartigen (Suidae) erscheinen mit *Palaeochoerus* erstmalig im Oligozän Europas. Mit *Hyothe-rium* und *Chleuastochoerus* waren sie im Miozän Eurasiens verbreitet. Die Gattung *Sus* ist seit dem Pliozän bekannt. Die Neue Welt haben die Suiden nie erreicht. In Afrika haben sie im Jungtertiär und im Pleistozän mit Formen aus der weiteren Verwandtschaft von Warzenschwein (*Phacochoerus*) und Riesenswaldschwein (*Hyl-choerus*) eine große Artenfülle mit etlichen Gattungen (z. B. *Kolpochoerus*, *Potamochoeroides*, *Metridiochoerus*, *Stylochoerus*) entwickelt.

Die in Nordamerika entstandenen Tylopoden sind gegenwärtig in ihrem Ursprungsland ausgestorben. Die im Jungtertiär Nordamerikas häufigen Lamas sind heute auf Südamerika (*Lama*, *Vicugna*) beschränkt. In Asien sind die Schwielensohler mit Kamelen („*Paracamelus*“) im späten Jungtertiär (Turolium) eingewandert. Die heute in weiten Teilen Australiens verbreiteten Dromedare sind Nachkommen eingeführter, verwilderter Haustiere.

Mit den eigentlichen Wiederkäuern (Ruminantia: Tragulina und Pecora) ist die erfolgreichste Paarhufergruppe genannt. Ihre Entstehung hängt mit der Ausbreitung von Savannen und damit der Gräser (Poaceen

= „Gramineen“), die so richtig im ausgehenden Alttertiär begann, zusammen. Zunächst dominierten noch die Tragulina mit den Zwerghirschen (Tragulidae, z. B. *Dorcatherium*), ferner die Moschustiere (Moschidae: *Dremotherium*, *Amphitragulus*) und die Hirsche (Cervidae) unter den Pecora. Unter letzteren herrschen im Jungtertiär zunächst die Muntjakhirsche (Muntiacinae mit *Procervulus*, *Dicroceros* und *Euprox*) vor. Mit dem Rothirsch (*Cervus elaphus*), den ausgestorbenen Riesenhirschen (z. B. *Megaloceros*) und dem Elch (*Alces alces*) erreichten die Cerviden im Plio-Pleistozän ihre „Evolutionsspitze“.

Giraffenartige waren im Jungtertiär Eurasiens und Afrikas mit den Palaeomeryciden (z. B. *Palaeomeryx*) und den Giraffiden (z. B. *Palaeotragus*, *Samotherium*, *Bramatherium*) artenreich vertreten. Während sie in Afrika mit *Giraffa* und *Okapia* überlebten, starben sie in Eurasien im Plio-Pleistozän aus. Die Neue Welt haben Giraffen nie erreicht.

Dafür entwickelten sich in Nordamerika als Verwandte des heutigen Gabelbockes (*Antilocapra americana*) in Ermangelung echter Antilopen die Merycodontinen mit zahlreichen Arten und Gattungen (z. B. *Merycodus*, *Ramoceras*, *Cosoryx*). Sie starben im frühen Pliozän, vor etwa 5 Millionen Jahren aus. Von den eigentlichen Gabelböcken (Antilocapridae) hat nur *Antilocapra* überlebt. Die Antilocapriden stehen den Boviden näher als den Cerviden.

Die artenreichste Gruppe von Wiederkäuern ist jedoch jene der Hornträger (Bovidae), die gegenwärtig in Afrika und in weiten Teilen Eurasiens und Nordamerikas mit über 120 Arten, die 45 Gattungen angehören, heimisch sind. *Eotragus* aus dem Miozän Europas und Afrikas gilt als älteste Gattung der Hornträger. Aus dem Miozän Eurasiens und Afrikas sind zahlreiche Arten und Gattungen in Form von Duckern, Böckchen, Gazellen und verschiedenen Antilopen sowie die Ziegenartigen (Caprinae) und die Rinderartigen (Bovinae) bekannt. Unter den letzteren bildet die Nilgauantilope (*Boselaphus tragocamelus*) Indiens die ursprünglichste rezente Art. Unter den eigentlichen Rindern zählt die Gattung *Bos* (mit *Bos primigenius*) zur evolviertesten.

Als letzte Gruppe unter den Laurasiatheria sind die Unpaarhufer (Perissodactyla) zu erwähnen. Gegenwärtig sind sie mit den Einhufern (Equidae), Tapiren (Tapiridae) und den Nashörnern (Rhinocerotidae) vertreten. Die geringe Zahl der heutigen Arten deutet darauf hin, dass es sich um eine im Vergleich zu den Paarhufern im Niedergang befindliche Gruppe handelt, was durch Fossilfunde bestätigt wird. Der stammesgeschichtliche Höhepunkt der Perissodactylen war im Alttertiär erreicht worden, als etliche Familien in Nordamerika und Eurasien verbreitet waren und auch völlig ausgestorbene

Gruppen (z. B. Brontotherioidea und Chalicotherioidea) existierten. Durch Fossilfunde konnte auch die Verbreitungsgeschichte der heutigen Familien aufgeklärt werden. So sind etwa die Einhufer in ihrem Ursprungsland (Nordamerika) ausgestorben. Es kam drei mal zu einer Einwanderung in Eurasien (*Anchitherium*, *Hipparion* und *Equus*).

Unter den Perissodactyla sind zwei Hauptgruppen zu unterscheiden, die Hippomorpha mit den Equiden und den ausgestorbenen Palaeotheriiden (z. B. *Propalaeotherium*, *Palaeotherium*) und die Ceratomorpha oder Tapiomorpha mit den Tapiren und den Nashörnern. Die beiden letztgenannten sind Schwestergruppen. Alle Unpaarhufer lassen sich von Urhuftieren (Condylarthra i.e.S.) des ältesten Tertiärs (z. B. *Phenacodus*, *Hyopsodus*) ableiten. Mit *Radinskya* aus dem Jung-Paleozän Chinas ist der älteste Angehörige der Unpaarhufer bekannt. *Hyracotherium* (= „Eohippus“) aus dem Alt-Eozän von Nordamerika und Europa ist der älteste Angehörige der Equiden. Es ist eine dreizehige und vierfingrige katzen-große Form mit niedrigkronigen Backenzähnen. Besonders bekannt wurde die sog. Pferdreihe mit *Orohippus* (Mittel-Eozän), *Mesohippus* (Oligozän), *Merychippus* (Miozän), *Pliohippus* (Mio-Pliozän) und *Equus* (Pliozän-Quartär) aus Nordamerika, welche die Umwandlung von vierfingrigen zu einhufigen Arten dokumentiert. Zugleich kam es zu einer Größenzunahme und zur Umwandlung der ursprünglich bunodonten, niedrigkronigen Backenzähne zu lophoselenodonten, hochkronigen Molaren. Weiters erfolgte eine Molarisierung der Prämolaren (außer P 1/1). Die ursprünglichen Blatt- und Zweigfresser („browser“) der Urwälder wurden im Lauf der Evolution zu Grasfressern („grazer“) der Savannen bei entsprechender Umgestaltung des Darmtraktes.

Unter den Ceratomorpha sind die gegenwärtig disjunkt verbreiteten Tapire in vieler Hinsicht die altertümlichsten Unpaarhufer. Sie sind mit *Radinskya* aus dem Jung-Paleozän Chinas bzw. mit *Heptodon* (Helaletidae) erstmalig aus dem Alt-Eozän von Asien und Nordamerika nachgewiesen. Angehörige der Tapiriden erscheinen erst im Oligozän (*Eotapirus*). Die Gattung *Tapirus* (i.w.S.) ist seit dem Jung-Miozän bekannt. Die Trennung der neotropischen und asiatischen Tapire dürfte bereits im frühen Miozän, vor mehr als 20 Millionen Jahren erfolgt sein, weshalb für den asiatischen Schabrackentapir („*Tapirus*“ *indicus*) auch verschiedentlich die gattungsmäßige Trennung als *Acrocodia* vorgezogen wird (GROVES 2006).

Von den fünf lebenden Nashornarten (Rhinocerotidae) ist das Sumatranashorn als Angehörige der seit dem Jung-Oligozän bekannten Gattung *Dicerorhinus* die altertümlichste Art (*Dicerorhinus sumatrensis*). Sie ist akut vom Aussterben bedroht. *Rhinoceros*, *Diceros* und *Cerato-*

therium treten erst im Jung-Miozän auf. Die Rhinocerotiden waren noch zur Tertiärzeit durch verschiedene kleine, agile Formen, durch semiaquatische flusspferdähnliche Arten sowie auch Riesenformen als „browser“ (z. B. *Indricotherium*), aber auch durch „grazer“ mit hochkronigen, dauernd nachwachsenden Backenzähnen, wie *Iranotherium* und *Elasmotherium* (im Pleistozän) formenreich vertreten. Mit dem Aufstieg der Paarhufer (Ruminantia) setzte der Rückgang der Rhinocerotiden ein.

Fazit

Molekularbiologische Daten haben zweifellos wertvolle Hinweise zur Klärung verwandtschaftlicher Beziehungen innerhalb der Säugetiere erbracht. Besonders bei „adaptiv“ stark veränderten Formen (z. B. Bambusbär, Erdferkel, Eisbär, Dschelada, Fingertier, Wale) hat die Molekularbiologie Klarheit über die stammesgeschichtliche Herkunft erbracht und dadurch die Arbeitshypothese des Verfassers (1976a, 1989) bestätigt, dass die Protein-Evolution die adaptiv bedingten, jedoch taxonomisch wichtigen morphologischen Veränderungen nicht widerspiegelt. Die „adaptive“ Evolution ist besonders dann beschleunigt, wenn eine neue ökologische Nische okkupiert wird (ARNASON et al. 1995).

Zusammenfassung

Nach einer Definition des Begriffes Säugetier werden die neuesten Befunde und Erkenntnisse der Molekularbiologie und der Paläontologie bzw. Morphologie an Hand der Prototheria (Monotremata), der Metatheria (Marsupialia) und der Eutheria (Placentalia) einander gegenübergestellt.

Konkret betreffen die Ergebnisse vor allem die Großgliederung der Placentalia, indem nach molekularen Daten vier Großgruppen (Xenarthra, Afrotheria, Euarchonta + Glires und Laurasiatheria) unterschieden werden. Damit wurde die Sonderstellung der Xenarthra bestätigt, denen bereits durch MCKENNA (1975) die übrigen Placentalia als Epitheria gegenübergestellt wurden. Mit den Afrotheria wurde die Stellung der Macroscelidea und der Tubulidentata geklärt, mit den „Afrosoricida“, die den Zalambdodonta GILL (1884) entsprechen, ist ihre Sonderstellung gegenüber den den restlichen „Insectivora“ bestätigt worden. Mit dem Begriff Paenungulata SIMPSON (1945) werden die Sirenia, Proboscidea und Hyracoidea als näher verwandte Ordnungen anerkannt. Mit der Bezeichnung Euarchonta wurde der von GREGORY (1912) geprägte Begriff Archonta wieder aufgegriffen (allerdings ohne Chiroptera). Mit dem bereits von LINNÉ (1758) eingeführten Begriff Glires (Lagomorpha und Rodentia) ist eine hinsichtlich ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen nach wie vor

heftig diskutierte „Einheit“ von placentalen Säugetieren genannt.

Unter den Laurasiatheria sind mit den Cetartiodactyla (Cetacea + Artiodactyla) die von Morphologen längst vermuteten verwandtschaftlichen Beziehungen bestätigt worden. Mit den Eulipotyphla ist die „Kerngruppe“ der Insectivoren genannt aber auch die Chiroptera (mit den Micro- und Megachiroptera) als monophyletisch erkannt worden. Überraschend ist hingegen das Schwestergruppenverhältnis zwischen Carnivora und Pholidota (= Ferae).

Molekularbiologische Daten haben zweifellos nicht nur wertvolle Fortschritte für die Beurteilung verwandtschaftlicher Beziehungen der Großgruppen innerhalb der Säugetiere erbracht, sondern auch für „adaptiv“ stark veränderte Arten (Bambusbär, Fingertier, Erdferkel, Eisbär, Robben, Wale). Letztere sind eine Bestätigung der vom Verf. seit Jahrzehnten vertretenen Arbeitshypothese, dass die „adaptive“ Evolution rascher verläuft als die molekulare oder „Protein“-Evolution.

Zugleich ist damit jedoch aufgezeigt, dass molekulare Daten für die Phylogenie wichtiger sind als für die Taxonomie.

Danksagung

Für den Arbeitsplatz am Institut für Paläontologie der Universität Wien sei deren jeweiligen Vorständen mein verbindlichster Dank ausgesprochen.

Für die Umsetzung des handschriftlichen Manuskriptes in den druckfertigen Text (CD) möchte ich Frau Karin Lippert vom og. Institut herzlichst danken. Für die oft mühevollen Beschaffung von Literatur sei hier stellvertretend für alle Bibliothekar/innen Herrn Prof. Mg. Dr. Karl Rauscher, Institut für Paläontologie der Universität Wien, bestens gedankt. Den Herren David Marjanovic, Wien, und Prof Dr. Jens Rust, Bonn, danke ich für Literaturhinweise.

Für die Anfertigung von Graphiken bin ich Herrn Johannes Rauch † (Biologiezentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen) zu Dank verpflichtet.

Literatur

- ABEL O. (1914): Die Vorfahren der Bartenwale. — Denkschr. K. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. **90**: 155-224.
- AMRINE-MADSEN H., SCALLY M., WESTERMANN M., STANHOPE M., KRAJEWSKI M.J. & M.S. SPRINGER (2003): Nuclear gene sequences provide for the monophyly of australidelphian marsupials. — *Molec. Phylogenetics & Evol.* **28**: 186-196.
- ANDERSON S. & J. KNOX JONES (eds; 1984): Orders and families of recent mammals of the World. 2nd ed. — New York (John Wiley & Sons): xii + 1-686.
- ARNASON U., BODEN K., GULLBERG A., LEDJE C. & S. MOUCHATY (1995): A molecular view of pinnipeds relationships with particular emphasis on the true seals. — *J. Molec. Evol.* **40**: 78-85.
- ASHER R.J., MENG J., WIBLE J.R., MCKENNA M.C., ROUGIER G.W., DASHZEVEG D. & M.J. NOVACEK (2005): Stem Lagomorpha and the antiquity of Glires. — *Science* **307**: 1091-1104.
- ASHER R.J., NOVACEK M.J. & J.H. GEISLER (2003): Relationships of endemic African mammals and their fossil relatives based on morphological and molecular evidence. — *J. Mammal. Evol.* **10**: 131-194.
- AX P. (1988): Systematik in der Biologie. — Stuttgart (G. Fischer), UTB **1502**: ix + 1-178.
- AX P. (1995): Das System der Metazoa. — Stuttgart (G. Fischer): 1-228.
- BININDA-EMONDS O.R.P., GITTLEMAN J.L. & A. PURVIS (1999): Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). — *Biol. Rev.* **74**: 143-175.
- BLAINVILLE H.M. Ducrotay de (1816): Prodrôme d'une nouvelle distribution systématique du règne animal. — *Bull. Sci. Soc. Philom. Paris* (3) **3**: 105-124.
- BOISSERIE J.-R., F. LIHOREAU & M. BRUNET (2005): The position of Hippopotamidae within Cetartiodactyla. — *Proc. Nation. Acad. Sci.* **102**: 1537-1541.
- BRANDT J.F. (1855): Beiträge zur näheren Kenntnis der Säugetiere Russlands. — *Mém. Acad. Imper. Sci. St. Pétersbourg* (6) **9** (1): 1-365.
- BUTLER P.M. (1988): Phylogeny of the insectivores. — In: JOYSEY K.A. & T.S. KEMP (eds): Studies in vertebrate evolution. Edinburgh (Oliver & Boyd): 253-265.
- CZELUSNIAK J., GOODMAN M., KOOP B.F., DE JONG W.W. & G. MATSUDA (1990): Perspectives from amino acid and nucleotide sequences on cladistic relationships among higher taxa of Eutheria. — *Current Mammal.* **2**: 545-572.
- DOMNING D.P. (2001): The earliest known fully quadrupedal sirenian. — *Nature* **413**: 625-627.
- DUROCQ St. (1994): An Eocene peccary from Thailand and the biogeographical origins of the artiodactyl family Tayassuidae. — *Palaeontology* **37**: 765-779.
- FISCHER M.S. (1986): Die Stellung der Schliefer (Hyracoidea) im phylogenetischen System der Eutheria. — *Courier Forsch. Inst. Senckenberg* **84**: 1-129.
- FISCHER M.S. & P. TASSY (1993): The interrelation between Proboscidea, Sirenia, Hyracoidea, Mesaxonia: the morphological evidence. — In: SZALAY F.S., NOVACEK M.J. & M.C. MCKENNA (eds): Mammal phylogeny, vol. II, Placentals, New York (Springer): 217-234.
- FLANNERY T.F., ARCHER M., RICH T.H. & R. JONES (1995): A new family of monotremes from the Cretaceous of Australia. — *Nature* **377**: 418-420.
- GAUPP E. (1913): Die Reichert'sche Theorie (Hammer, Amboß- und Kieferfrage). — *Arch. Anat. Entw. Gesch.* 1912 (Suppl.): 1-416.
- GHEERBRANDT E., SUDRE J., CAPETTA H. & G. BIGNOT (1998): *Phosphatherium esculliei* from the Thanetien of the Ouled Abdoun Basin (Morocco), oldest known Proboscidean (Mammalia) from Africa. — *Geobios* **31**: 247-269.
- GIDLEY J.W. (1912): The lagomorphs an independent order. — *Science* n.s. **36** (922): 285-286.
- GINGERICH P.D., HAQ M., ZALMONT J.S., KHAN J.H. & M.S. MALKANI (2001): Origin of whales from early artiodactyls: hand and feet of Eocene Protocetidae from Pakistan. — *Science* **293**: 2239-2242.
- GORGAS K. (1967): Vergleichend-anatomische Untersuchungen am Magen-Darmkanal der Rodentia. — *Z. wiss. Zool.* **175**: 237-404.
- GREGORY W.K. (1910): The order of mammals — *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* **27**: 1-524.
- GREGORY W.K. (1947): The monotremes and the palimpsest theory. — *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* **88**: 1-52.
- GROVES C.P. (2006): Taxonomie und Phylogenie der Tapire. — In: TODD CH. & U. GANSLOBER (Hrsg.): Die Tapire. Fürth (Filander Verlag): 11-23.
- HABERSETZER J. (1998): Echoortung im Alttertiär. — In: KOENIGSWALD W.V. & G. STORCH (Hrsg.): Messel. Ein Pompeji der Paläontologie. Thorbecke Species **2**, Sigmaringen (Thorbecke Verlag): 134-135.
- HAECKEL E. (1866): Generelle Morphologie der Organismen II. — Berlin: 1-462.
- HAND S., NOVACEK M., GODTHELP H. & M. ARCHER (1994): First Eocene bats from Australia. — *J. Vertebr. Paleont.* **14**: 375-381.
- JONES J.K. & H.H. GENOWAYS (1970): Chiropteran Systematics. — In: SLAUGHTER B.H. & D.W. WALTON (eds): About Bats: a chiropteran symposium. Dallas (South. Methodist Univ. Press): 3-21.
- JONES K.E., PURVIS A., MACLARNON A., BININDA-EMONDS O.R.P. & N.B. SIMMONS (2002): A phylogenetic supertree of the bats (Mammalia: Chiroptera). — *Biol. Rev.* **77**: 223-259.
- KEMP T.S. (2005): The origin and evolution of mammals. — Oxford (Univ. Press): x + 1-331.
- KERMACK D.M. & K.A. KERMACK (1984): The evolution of mammalian characters. — Washington (Kapitan Szabo Publ.): x + 1-149.
- KIELAN-JAWOROWSKA Z., CIFELLI R.L. & Z.-X. LUO (2004): Mammals from the Age of Dinosaurs. Origins, evolution and structure. — New York (Columbia Univ. Press): xv + 1-630.
- KIELAN-JAWOROWSKA Z., CROMPTON A.W. & F.A. JENKINS (1987): The origin of egg-laying mammals. — *Nature* **326**: 871-873.
- KIRSCH J.A.W. (1977): The comparative serology of Marsupialia, and a classification of marsupials. — *Austr. J. Zool. Ser.* **52**: 1-152.
- KIRSCH J.A.W. & G.C. MAYER (1998): The platypus is not a rodent. DNA hybridisation, amniote phylogeny and the palimpsest theory. — *Philos. Trans. Roy. Soc. (B)* **353**: 1221-1237.
- KRAUSE D.W. & J.F. BONAPARTE (1990): The Gondwanatheria, a new suborder of Multituberculata from South America. — *J. Vertebr. Paleont.* **9**, Suppl. to No. 3: 48A.
- KULL U. (2006): Dinosaurier als Weidetiere. — *Naturw. Rdsch.* **59**: 261.

- KUMAR S. & B. HEDGES (1998): A molecular time scale for vertebrate evolution. — *Nature* **392**: 917-920.
- LA VERGNE A., DOUZERY E., STICKLER T., CATZEFLIS F.M. & M.S. SPRINGER (1996): Interordinal mammalian relationships: Evidence for paenungulate monophyly by complete mitochondrial 12SrRNA sequences. — *Molec. Phylogenetics & Evol.* **6**: 245-258.
- LI C.-K. & S.-Y. TING (1993): New cranial and postcranial evidence for the affinities of the eurymylids (Rodentia) and mimotomids (Lagomorpha). — In: SZALAY F.S., NOVACEK M.J. & M.C. MCKENNA (eds.): *Mammal phylogeny: Placentals*. New York (Springer): 151-158.
- LINNÉ C. (1758): *Systema naturae*. vol. 1. Regnum animale. 10. Aufl. — Stockholm (Laurentii Salvii): 1-824.
- LIU F.-G.R. & M.M. MIYAMOTO (1999): Phylogenetic assessment of molecular and morphological data for eutherian mammals. — *System. Biol.* **48**: 54-64.
- LUO Z.-X., CIFELLI R.L. & Z. KIELAN-JAWOROWSKA (2001): Dual origin of tribosphenic mammals. — *Nature* **409**: 53-57.
- LIU F.-G.R., MIYAMOTO M.M., FREIRE N.P., ONG P.Q., TENNANT M.R., YANG T.S. & K.F. GUGEL (2001): Molecular and morphological supertree for eutherian (placental) mammals. — *Science* **291**: 1786-1789.
- LUO Z.-X., WIBLE J.R. & C.-X. YUAN (2003): Early Cretaceous tribosphenic mammal and metatherian evolution. — *Science* **302**: 1934-1940.
- MACDONALD D. (Hrsg.; 2004): *Die große Enzyklopädie der Säugetiere*. — Königswinter (Tandem Verlag): xxxi + 1-930.
- MAIER W. (1993): Cranial morphology of the Therian common ancestor. — In: SZALAY F.S.M., NOVACEK J. & M.C. MCKENNA (eds.): *Mammal Phylogeny, Mesozoic differentiation etc.* New York (Springer): 165-181.
- MAISCH M. (2005): Mehrfach unabhängige Entstehung des Säugetiermittelohres? — *Naturw. Rdsch.* **58**: 434-436.
- MAISCH M. (2006a): Ein grabender Säuger aus dem Oberjura. — *Naturw. Rdsch.* **59**: 321-322.
- MARTIN Th. (2006b): Fischotterähnliche Säuger aus dem Jura entdeckt. — *Natur & Mus.* **136**: 134-135.
- MARTIN Th. (2006): Ein „Wassermaulwurf“ aus der Jurazeit. — *Natur & Mus.* **136**: 184-185.
- MCKENNA M.C. (1975): Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. — In: LUCKETT W.P. & F.S. SZALAY (eds.): *Phylogeny of Primates*. New York (Plenum Publ. Corp.): 21-46.
- MCKENNA M.C. & S.K. BELL (1997): Classification of mammals above the species level. — New York (Columbia Univ. Press): xii + 1-631.
- MCKENNA M.C. & J. MENG (2001): A primitive relative of rodents from the Chinese Paleocene. — *J. Vertebr. Paleont.* **21**: 565-572.
- MENG J., WYSS A.R., DAWSON M. & R.-J. ZHAI (1994): Primitive fossil rodent from Inner Mongolia and its implications for mammalian phylogeny. — *Nature* **370**: 134-136.
- MUZZON Ch. de (2001): Walking with whales. — *Nature* **413**: 259-260.
- MURPHY W.J., EIZIRIK E., JOHNSON W.E., ZHANG Y.P., RYDER O.A. & S.J. O'BRIEN (2001): Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. — *Nature* **409**: 614-618.
- MUSSER A.M. & M. ARCHER (1998): New information about the skull and dentary of the Miocene platypus *Obdurodon dicksoni*, and a discussion of ornithorhynchid relationships. — *Philos. Trans. Roy. Soc. (B)* **353**: 1063-1079.
- NAGEL D. (2003): Carnivora from the Middle Miocene hominoid locality of Candir (Turkey). — *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg* **240**: 113-131.
- NOVACEK M.J., WYSS A.R. & M.C. MCKENNA (1988): The major groups of eutherian mammals. — In: BENTON M.J. (ed.): *The Phylogeny and classification of the Tetrapods. 2. Mammals*. Oxford (Clarendon Press), System. Assoc. Spec. vol. **35 B**: 31-71.
- PETTIGREW J.P., JAMIESON B.G.M., ROBSON S.K., HALL L.S., McNALLY K.J. & H.M. COOPER (1989): Phylogenetic relations between microbats, megabats and primates. — *Philos.-Trans. Roy. Soc. B* **325**: 489-554.
- PURVIS A. (1995): A composite estimate of primate phylogeny. — *Philos. Trans. Roy. Soc. B* **348**: 405-421.
- RASMUSSEN D.T. & E.L. SIMONS (2000): Ecomorphological diversity among paleogene hyracoids (Mammalia): A new cursorial browser from the Fayum, Egypt. — *J. Vertebr. Paleont.* **20**: 167-176.
- REICHERT C. (1837): Über die Visceralbögen der Wirbeltiere im allgemeinen und deren Metamorphosen bei den Vögeln und Säugetieren. — *Arch. Anat. Physiol. wiss. Medizin* **1837**: 120-222.
- ROSE K.D. (1999): Eurotamandua and Palaeonodonta: Convergent or related? — *Paläont. Z.* **73**: 395-401.
- SCALLY M., MADSEN O., DOUADY C.J., DE JONG W.W., STANHOPE M.J. & M.S. SPRINGER (2002): Molecular evidence for the major clades of Placental mammals. — *J. Mammal. Evolution* **8**: 239-277.
- SEIFFERT E.R., SIMONS E.L. & Y. ATTIA (2003): Fossil evidence for an ancient divergence of lorises and galagos. — *Nature* **422**: 421-424.
- SHINOHARA A., CAMPBELL K.L. & H. SUZUKI (2003): Molecular phylogenetic relationships of moles, shrew moles, and desmans from the New and Old World. — *Molec. Phylogenetics & Evol.* **27**: 247-258.
- SIMPSON G.G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. — *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* **85**: xvi + 1-530.
- SPRINGER M.S., KIRSCH J.A.W. & J.A. CASE (1997): The chronicle of marsupial evolution. — In: GIVNISH H.J. & K.J. SYTSMAN (eds.): *Molecular evolution and adaptive radiation*. Cambridge (Univ. Press): 129-157.
- SPRINGER M.S., AMRINE H.M., BURK A. & M.J. STANHOPE (1999): Additional support for Afrotheria and Paenungulata, the performance of mitochondrial versus nuclear genes. — *System. Biol.* **48**: 65-75.
- STANHOPE M.J., WADDELL V.G., MADSEN O., DEJONG W.W., HEDGES S.B., CLEVEN G.C., KAO D. & M.S. SPRINGER (1998): Molecular evidence for multiple origins of Insectivora and for a new order of endemic African insectivore mammals. — *Proc. Nation. Acad. Sci. USA* **95**: 9967-9972.
- STORCH G. (1981): *Eurotamandua joresi*, ein Myrmecophagide aus dem Eozän der "Grube Messel" bei Darmstadt (Mammalia: Xenarthra). — *Senckenbergiana lethaea* **61**: 247-289.
- TALBOT S.L. & G.F. SHIELDS (1996): Phylogeography of brown bears (*Ursus arctos*) of Alaska and the paraphyly within the Ursidae. — *Molec. Phylogenetics & Evol.* **5**: 477-494.

- THENIUS E. (1953): Zur Analyse des Gebisses des Eisbären, *Ursus (Thalarcos) maritimus* PHIPPS, 1774. — Säugetierkd. Mitt. **1**: 1-7.
- THENIUS E. (1958): The whale of Ausria – a witness of the past. — Norsk Hvalfangst – Tidende **47**(4), 172-176. Sandefjord.
- THENIUS E. (1969): Phylogenie der Mammalia. Stammesgeschichte der Säugetiere. — Handb. Zool. VIII, Teil 2. Berlin (W. de Gruyter): viii + 1-722.
- THENIUS E. (1976a): Protein Evolution and „adaptive“ Evolution. Bemerkungen zu einer Arbeitshypothese. — Natur & Mus. **106**: 363-370.
- THENIUS E. (1976b): Allgemeine Paläontologie. — Wien, Eisenstadt (Prugg Verlag): 1-157.
- THENIUS E. (1979): Zur systematischen und phylogenetischen Stellung des Bambusbären. — Z. Säugetierkunde **44**: 286-305.
- THENIUS E. (1988): Stammesgeschichte (der Beuteltiere). — München (Kindler): 219-231.
- THENIUS E. (1989): Molekulare und „adaptive“ Evolution, Kladi-stik und Stammesgeschichte. Ergänzungen zu einer Arbeitshypothese. — Z. zool. System. Evol. Forschg. **27**: 94-105.
- THENIUS E. (2000): Lebende Fossilien. Oldtimer der Tier- und Pflanzenwelt. Zeugen der Vorzeit. 2. Aufl. —München (Pfeil-Verlag): 1-227.
- THEWISSEN J.G.M. (1985): Cephalic evidence for the affinities of Tubulidentata. — Mammalia **49**: 257-284.
- THEWISSEN J.G.M. & R.E. FISH (1997): Locomotor evolution in the earliest Cetaceans: functional model, modern analogues and paleontological evidence. — Paleobiology **23**: 482-490.
- THEWISSEN J.G.M., MADAR S.J. & S.T. HUSSAIN (1996): *Ambulocetus natans*, an Eocene cetacean (Mammalia). — Courier Forsch. Inst. Senckenberg **191**: 1-86.
- THEWISSEN J.G.M., WILLIAMS E.M., ROE L.J. & S.T. HUSSAIN (2001): Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationships of whales to artiodactyls. — Nature **413**: 277-281.
- USPENSKI S.M. (1979): Der Eisbär. — Die Neue Brehm-Bücherei **201**, Wittenberg (Ziemsen): 1-112.
- WADDELL P.J., OKADA N. & N. HASEGAWA (1999): Toward resolving the interordinal relationships of placental mammals. — System. Biol. **48**: 1-6.
- WEBER M. (1904): Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. — Jena (G. Fischer): xii + 1-866.
- WIBLE J.R. & J.A. HOPSON (1993): Basicranial evidence for early mammal phylogeny. — In: SZALAY F.S., NOVACEK M.J. & M.C. MCKENNA (eds.): Mammal Phylogeny. Multituberculates, Monotremes etc. New York (Springer): 45-62.
- WYSS A.R., FLYNN J.J., NORFELL M.A., SWISHER C.C., CHARRIER R., NOVACEK M.J. & M.C. MCKENNA (1993): South America's earliest rodent and recognition of a new interval of mammalian evolution. — Nature **365**: 434-437.
- ZIEGLER R. (1999): Order Marsupialia. *Amphiperatherium*, the last European opossum. — In: RÖSSNER G. & K. HEISSIG (eds): The Miocene Land Mammals of Europe. München (Pfeil-Verlag): 49-52.

Anschrift des Verfassers:
 Univ.-Prof. Dr. Erich THENIUS
 Institut für Paläontologie der Universität, Geozentrum
 Althanstrasse 14
 1090 Wien
 Austria

Evolution, Migration und Klimageschichte in den Alpen am Beispiel der Bären (Ursidae, Mammalia)

G. RABEDER

Abstract: Evolution and migration of bears and the climatic history in the Alpine region. The discovery of cave bear-diversity in the Alps is based on excavations in two caves in Upper Austria. Via analysis of mitochondrial DNA three different evolutionary lineages were discovered, which differ only in their morphodynamic indices because of unequal parallel evolution.

The former model of distribution of brown bears and cave bears in the Alps can be announced with migration events, several of them are dated. Possible coherences between climatic changes and migration will be discussed.

Key words: Cave bears, brown bears, migration, Totes Gebirge.

Entdeckung der Vielfalt

Vor 80 Jahren gab es nur eine vage Vermutung. Der Paläontologe Kurt Ehrenberg hatte im Jahre 1925 in der in 2250 m hochgelegenen Schreiberwandhöhle am Dachstein gegraben und zahlreiche Zähne und Knochen eines kleinwüchsigen Bären gefunden (EHRENBERG 1929). Im Vergleich mit den Höhlenbärenresten aus der Drachenhöhle bei Mixnitz fiel ihm auf, dass die Reste aus dieser Dachsteinhöhle nicht nur viel kleiner sondern auch primitiver waren als die entsprechenden Stücke aus der Drachenhöhle. Wie war diese „hochalpine Kleinform“, wie er sie nannte, zu erklären? Die geringere Körpergröße könnte man als Anpassung an die viel schlechteren Lebensbedingungen im Hochgebirge deuten: die Sommer waren viel kürzer, die Winter viel länger; das bedeutet für einen reinen Pflanzenfresser, wie es der Höhlenbär war, dass er im Hochgebirge eine wesentlich kürzere Fressphase hatte, aber einen längeren Winterschlaf als seine Artgenossen im Tiefland und Mittelgebirge.

Damit aber nicht zu erklären waren die urtümlichen Züge im Gebiss. Stammt der Dachsteinbär aus einer älteren Warmzeit als der Bär der Drachenhöhle? Darauf konnte damals keine Antwort gegeben werden, weil die Methoden der absoluten Datierung noch nicht entwickelt waren. Die Reste von Bären und anderen Großsäugern der alpinen Höhlen wurden zeitlich allgemein der Riss/Würm-Warmzeit zugeordnet, die man nun in den Zeitraum von 130.000 bis 120.000 Jahre vor heute setzt. Wer das geringere Evolutionsniveau der „hochalpinen Kleinformen“ mit einem höheren geologischen Alter begründen wollte, musste diese Bärenres-

te einem noch älterem Interglazial etwa dem Mindel/Riss zuordnen, weil das damals gültige quattuorglaziale (vierteilige) Gliederungssystem (Günz, Mindel, Riss, Würm) von A. Penck keine andere Deutung zuließ. Obwohl Kurt Ehrenberg bei den Grabungen (1939 bis 1964) in der auf 2000 m gelegenen Salzofenhöhle wieder auf diese kleine Bärenform stieß, war an eine taxonomische Konsequenz damals nicht zu denken. Der sogenannte „alte“ Bärenstammbaum (Abb. 3) behielt noch lange seine Gültigkeit.

Erst die Grabungen in der Ramesch-Knochenhöhle (1960 m) brachten den Umschwung und neue Impulse in die Problematik der hochalpinen Höhlenbären. Erstmals wurden die Unterschiede zwischen den Höhlenbärenfaunen quantitativ ausgewertet, zunächst für die Fauna der Drachenhöhle von Mixnitz im Vergleich zur Rameschfauna. Als besonders aussagekräftig wurde die Morphologie der Prämolaren (P4 im Ober- und p4 im Unterkiefer) erkannt (RABEDER 1983). Durch die Entwicklung einer morphostatistischen Methode war es möglich, die beträchtlichen Unterschiede zwischen den Faunen zu erfassen. Die Bären der Drachenhöhle waren nicht nur um fast zehn Prozent größer sondern in der Evolution der P4 und p4 um so viel weiter fortgeschritten als die Rameschbären, dass zunächst die Möglichkeit wieder diskutiert wurde, ob hier ein beträchtlicher Altersunterschied der beiden Faunen vorläge. Es war ein besonders glücklicher Umstand, dass etwa in der gleichen Zeit die Methoden der absoluten Datierung von fossilen Knochen einen Quantensprung erlebten. Durch die Zusammenarbeit zwischen den Instituten für Isotopenforschung und Kernphysik (P. Hille, E. Wild) sowie für Paläontologie der Universität Wien war es plötzlich



Abb. 1: Die Ramesch-Knochenhöhle in der Nordwand des Ramesch (Warscheneckgruppe).



Abb. 2: Der Haupteingang der Gamssulzenhöhle (Warscheneckgruppe).

möglich, nicht nur mit der Radiokarbon-Methode bis auf 50.000 Jahre zurück, sondern mit der Uran-Serien-Methode bis weit in das Mittelpleistozän zurück zu datieren.

Die Überraschung war groß, als sich herausstellte, dass die meisten Schichten der Ramesch-Knochenhöhle im Mittelwürm (vor 65.000 bis 31.000 Jahren) abgelagert worden waren. Die Bären der Rameschhöhle können daher nicht um so viel älter sein als die Mixnitzer Bären, dass die Evolution derartige Unterschiede hervorgebracht hätte.

Die Höhlenbären bewohnten also das Hochgebirge in einer Zeitspanne, die man bis dahin höchstens für mäßig warm gehalten hatte. Ein kälteres Klima als heu-

te würde die Höhle aber vereisen lassen, weil schon die heutige Temperatur das ganze Jahr nur 2 °C beträgt. Andererseits wären die Äsungsmöglichkeiten für die Bären noch wesentlich schlechter gewesen als heute: Höhlenbären waren Pflanzenfresser, die es vor allem auf hochwertige alpine Kräuter abgesehen hatten, wie sie heute 400 bis 500 Höhenmeter unter der Höhle wachsen. Die heutige Umgebung der Ramesch-Knochenhöhle besteht aus nacktem Fels mit spärlichem Grasbewuchs und Latschenstreifen. Dass die Bären die Höhle nicht nur im Winter zum Schlafen aufgesucht haben, beweisen die großen Mengen von Milch-Eckzähnen, welche die Jungbären im 2. Sommer ihres Lebens während der Fressphase verlieren.

Die Diskussion über die taxonomische Stellung der Hochgebirgs-Höhlenbären kam dadurch wieder in Gang. Solange die großen, hoch entwickelten Bären nur aus dem Grazer Bergland bekannt waren, bestand noch die Möglichkeit, die morphologischen Differenzen durch die regionale Trennung der beiden Höhlenbären-Gruppen (über längere Zeit?) als Ursache zu vermuten.

Durch die Grabungsergebnisse in der Gamssulzenhöhle (1988 bis 1991) wurden wir eines Besseren belehrt. Diese Höhle wurde über einen Zeitraum von mindestens 25.000 Jahren von sehr großen, hoch evoluierten Höhlenbären bewohnt, die den Mixnitzer Bären nahe stehen. Damit hat der „Gamssulzenbär“, wie wir ihn nun nennen, über fast 20.000 Jahre im gleichen Gebiet gewohnt wie der „Rameschbär“. Die beiden Höhlen liegen nicht nur im gleichen Gebirge sondern direkt übereinander. Ein geübter Wanderer kann die Strecke von 700 Höhenmetern von der Rameschhöhle bis zur Gamssulzenhöhle in zwei Stunden bewältigen, für einen Bären war das natürlich keine trennende Distanz. Die beiden Bärengruppen müssen sich im Weidegebiet begegnet sein, haben sich aber offensichtlich nicht vermischt. Wären Kreuzungen erfolgt, gäbe es keine messbaren morphologischen Unterschiede.

Schon damals (1995) wurde die Möglichkeit einer artlichen Trennung (Rameschbär und Gamssulzenbär als zwei Species) in Erwägung gezogen (Speziationshypothese). Als Erklärung wurden zwei Denkmodelle vorgestellt (RABEDER 1995: 81) „Auch zu anderen absolut datierten Bärenfaunen des Mittelwürm bestehen ungewöhnliche Evolutionsunterschiede, die nur dadurch erklärt werden können, daß entweder die Evolution in diesem Zeitbereich sprunghaft verlief (**Saltationshypothese**) oder eine hochevoluierte Bärenpopulation aus einem bisher noch unbekanntem Areal in die Ostalpen vorstieß (**Immigrationshypothese**).“

Neun Jahre später konnte die erst genannte Hypothese verworfen werden, die zweite jedoch bekam den

Charakter einer ernst zu nehmenden Theorie. Das war nur durch einen völlig neuen Zugang zu den stammesgeschichtlichen Problemen möglich: durch die Analyse der fossilen DNA.

Die Verwandtschaft von taxonomischen Gruppen (Gattungen, Arten) lässt sich genetisch an der sogenannten mitochondrialen DNA überprüfen. Die Sequenzierung kennzeichnender Abschnitte ist nicht nur bei rezenten Organismen sondern in beschränktem Ausmaß auch bei Fossilien möglich. Voraussetzung ist eine gute Erhaltung von Eiweißstrukturen in Knochen und Zähnen, wie das besonders bei Funden aus Höhlen der Fall ist. Für viele fossile Bärenreste aus Höhlen kann nicht nur das verbliebene Kollagen für die Radiokarbondatierung verwendet werden, es ist auch möglich, die sogenannte „fossile DNA“ zu entschlüsseln und für phylogenetische Zwecke zu nutzen.

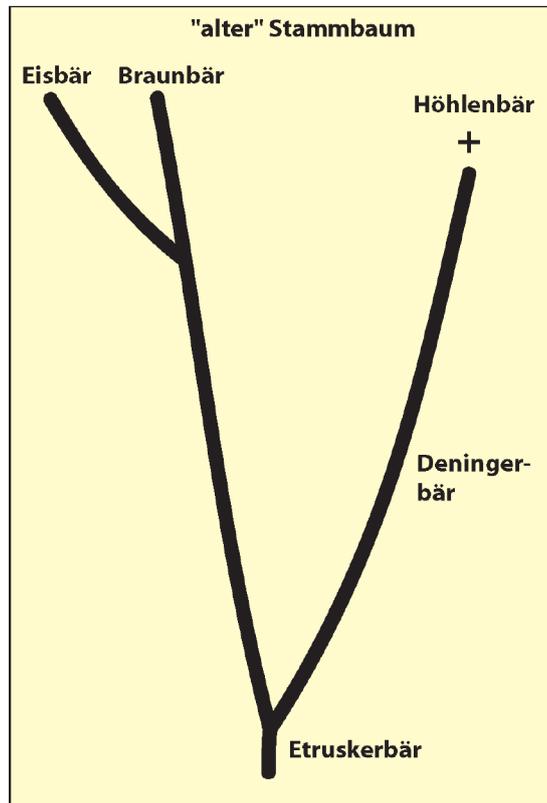
Die Lösung der Problematik rund um die „hochalpine Kleinform“ der Höhlenbären verdanken wir dem Institut für evolutionäre Anthropologie der Max Planck-Gesellschaft in Leipzig (M. Hofreiter), wo die Proben analysiert wurden. Aus zahlreichen Zahn- und Knochenfragmenten von alpinen Höhlen konnte verwertbares Genmaterial gewonnen werden, das untereinander und mit schon vorhandenen Sequenzen aus Höhlen Deutschlands und Frankreichs verglichen wurde.

Weniger überraschend als befriedigend war die Bestätigung, dass die Bären der Gamssulzenhöhle einer anderen Art angehören als die Rameschbären. Die beiden Linien haben sich vor etwa 600.000 Jahren von einander getrennt. Unerwartet jedoch war ein weiteres Resultat: im Mittelwurm gab es in den Alpen noch eine dritte Bärenform, die zunächst nur aus der Conturineshöhle (2800 m) in den Dolomiten bekannt war (HOFREITER et al. 2002, HOFREITER 2004, RABEDER et al. 2004, RABEDER & HOFREITER 2004). Und alle drei Gruppen waren in unterschiedlichem Grad vom typischen Höhlenbären, *Ursus spelaeus*, verschieden. Das Ausmaß dieser genetischen Unterschiede wird beim sogenannten „genetischen Stammbaum“ benutzt, um die möglichen verwandtschaftlichen Beziehungen zu charakterisieren.

Um diesem Stammbaum gerecht zu werden, wurden im Jahre 2004 drei neue Höhlenbären-Taxa errichtet) und der schon lange bekannten Art *U. spelaeus* gegenübergestellt:

Ursus spelaeus spelaeus ROSENMÜLLER, 1794; Typischer Höhlenbär, Typuslokalität Zoolithenhöhle, 437 m, Fränkische Alb;

Ursus spelaeus eremus RABEDER et al., 2004; „Rameschbär“, Typuslokalität Ramesch-Knochenhöhle, 1960 m, Totes Gebirge;



Ursus spelaeus ladinicus RABEDER et al., 2004; „Conturinesbär“, Typuslokalität Conturineshöhle, 2800 m, Dolomiten;

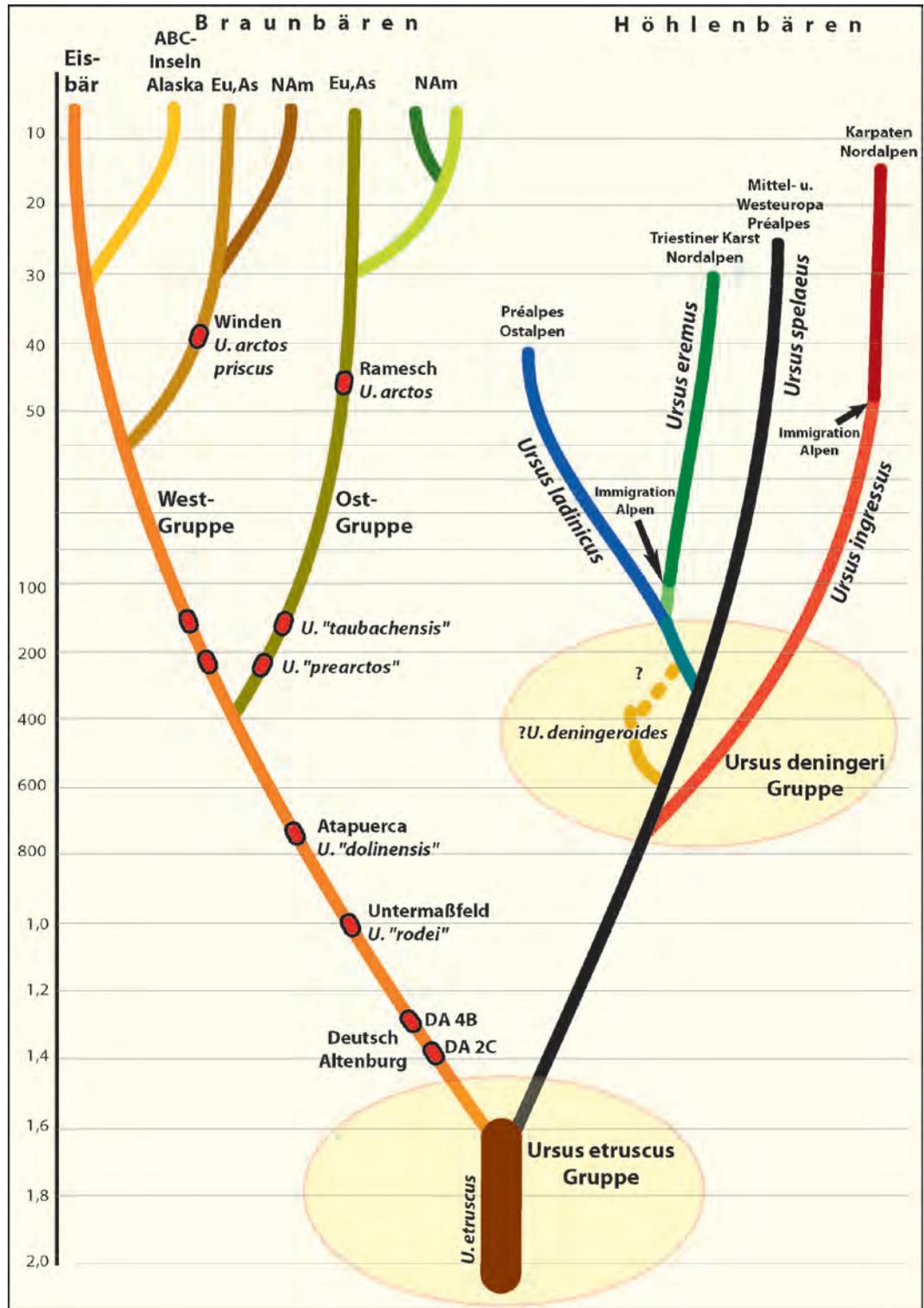
Ursus ingressus RABEDER et al., 2004; „Gamssulzenbär“, Typuslokalität Gamssulzenhöhle, 1300 m, Totes Gebirge.

Aus dieser Aufstellung ist ersichtlich, dass wir den Ramesch- und den Conturinesbären ursprünglich nur als Unterarten des typischen Höhlenbären angesehen haben, weil die genetischen Distanzen zwischen den drei Taxa relativ gering d.h. nicht größer als zwischen den rezenten Braunbären-Unterarten sind.

Ein Jahr später kam es zur nächsten Sensation (RABEDER et al. 2005). Die DNA-Sequenzen von *Ursus s. ladinicus* wurden in Knochenresten aus der Brieglersberghöhle bei Tauplitz im Totes Gebirge gefunden! Vor 50.000 Jahren lebte auf dem riesigen Plateau neben dem Rameschbären auch der Conturinesbär. Die Brieglersberghöhle (1960 m) liegt etwa in der gleichen Höhe wie die Ramesch-Knochenhöhle und die Salzofenhöhle, aus denen bisher nur der Rameschbär nachgewiesen werden konnte. Da es auch hier offensichtlich zu keinen Vermischungen gekommen ist, kann davon ausgegangen werden, dass diese beiden Bärengruppen genetisch so weit auseinander liegen, dass sie als eigene Arten betrachtet werden können: *Ursus eremus* und *U. ladinicus*.

Abb. 3: Der „alte“ Stammbaum der Braun- und Höhlenbären (Grafik: N. Kavecik).

Abb. 4: Der neue Stammbaum der Braun- und Höhlen-Bären (Grafik: N. Kavcik, Entwurf: G. Rabeder).



Parallel, doch ungleich schnell, oder...

... so kann man den Modus der Evolution in den verschiedenen Linien der Höhlenbären-Entwicklung charakterisieren. Auch wenn sich die einzelnen Fossil-Assoziationen in statistischen Werten deutlich unterscheiden, z. B. in den Mittelwerten und Variationsbreiten, aber vor allem in den diversen morphodynami-

schen Indices der Zähne und Metapodien, die Zuordnung von Einzelstücken oder auch Fossilpopulationen mit geringen Stückzahlen ($n < 20$) zu den Taxa der Höhlenbärengruppe stößt auf große Schwierigkeiten. Bis jetzt sind keine eindeutigen Merkmale bekannt, nach denen eine Zuordnung zu den drei Höhlenbärenarten (*U. ladinicus*, *U. eremus* und *U. ingressus*) erfolgen kann. Die unterschiedliche Körpergröße ist von der Hö-

Dimensionen des letzten Unterkiefermahlzahnes (m3) im Vergleich

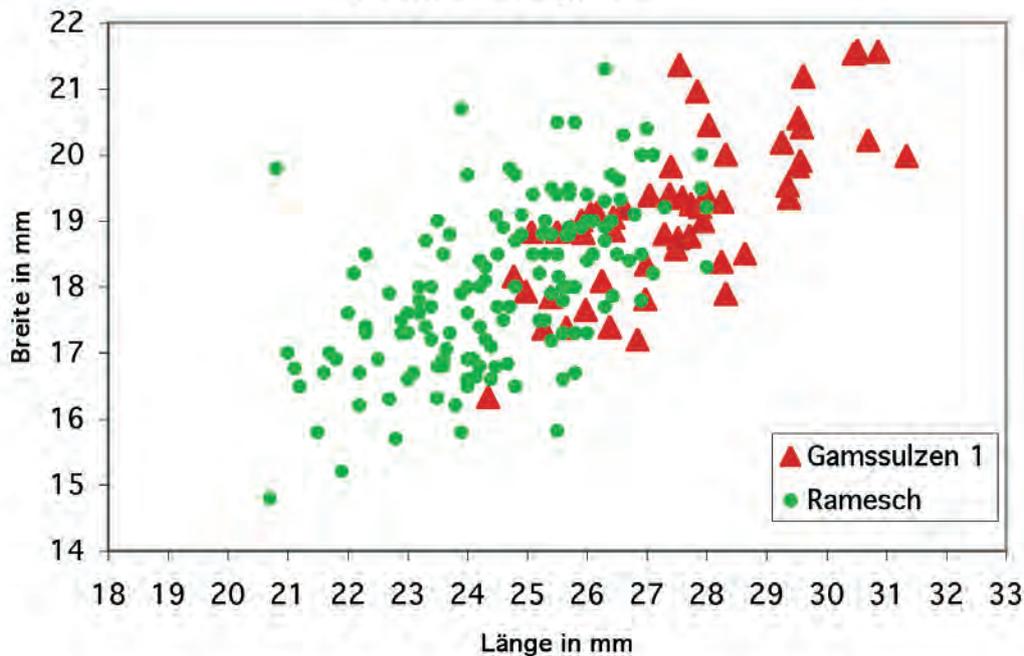


Abb. 5: Größenvergleich der m3 aus der Ramesch-Knochenhöhle und aus der Gamssulzenhöhle.

henlage abhängig, außerdem überlappen sich die Dimensionen der männlichen hochalpinen Exemplare und die der weiblichen Knochen und Zähne aus tiefer gelegenen Höhlen.

Bessere Möglichkeiten bieten die morphodynamischen Indices besonders der P4 sup. und p4 inf. sowie der M2 sup. und m2 inf. Damit können die etwa gleich alten Faunen des Mittelwürms unterschieden werden (RABEDER & HOFREITER 2004, RABEDER et al. 2005). Fragen wir jedoch nach den Wurzeln dieser drei Gruppen, stoßen wir sofort auf das Problem „Parallelevolution“. Alle diese Indices (vgl. RABEDER 1999) verändern sich im Laufe der Zeit in allen Linien, nur in unterschiedlichen Geschwindigkeiten. Die Indices der Prämolaren (p4-, P4- und P4/4-Index) wachsen in der *U. ingressus* am schnellsten, der Enthyoconid-Index des m2 inf. entwickelt sich in der *U. ladanicus*-Gruppe am raschesten. Auch in der Verplumpung der Extremitätenknochen und in der Reduktion der medialen Finger- und Zehenstrahlen weicht der Gamssulzenbär am stärksten von den gemeinsamen Vorfahren (*U. deningeri*-Gruppe) ab, der Rameschbär am wenigsten. Wir können zwar innerhalb der Deningeri-Gruppe verschiedene Evolutionsniveaus unterscheiden, eine direkte phylogenetische Verbindung von den mittelpleistozänen *U. deningeri* bzw. *U. deningeroides* (z. B. Hundsheim, Repolusthöhle, Vindija) zu den jungpleistozänen Höhlenbärenformen ist derzeit noch nicht möglich, weil die DNA-Methode bis jetzt noch nicht so weit zurück reicht.

Migrations-Ereignisse

Die geographische Verbreitung der großen Bären lässt sich nur durch mehrfache Wanderungen erklären, das gilt für die alpinen Höhlenbären und fossilen Braunbären ebenso wie für die rezenten Braunbären. Es gab Immigrationen, Überschichtungen, Konkurrenzverhalten und Verdrängungen.

Die Braunbären sind heute über die ganze Paläarktis verbreitet, vom Polargebiet bis in die Subtropen. Man hat zahlreiche geographische Unterarten aufgestellt, die sich vor allem in den Dimensionen, in Allometrien am Schädel und in der Fellfärbung unterscheiden. Moderne Untersuchungen der mitochondrialen DNA haben ergeben, dass es zwei große Gruppen von Braunbären gibt (TABERLET & BOUVET 1994), die als „Westgruppe“ und „Ostgruppe“ bezeichnet werden, die ihrerseits wieder aufgespalten sind. Nach den „genetischen Distanzen“ muss die gemeinsame Wurzel-Gruppe mindestens vor 300.000 Jahre, das heißt im frühen Mittelpleistozän gelebt haben.

Für Nordamerika sind die Einwanderungswellen aus Asien gut datiert. Die erste Welle erfolgte vor 50.000 Jahren (wahrscheinlich um 65.000 Jahre vor heute). Angehörige beider Gruppen wanderten ein (BARNES et al. 2002). Eine zweite Einwanderungsphase begann nach dem Zurückweichen der Eismassen nach 21.000 Jahren v.h.; wieder gelangten Immigranten von beiden Gruppen nach Alaska.

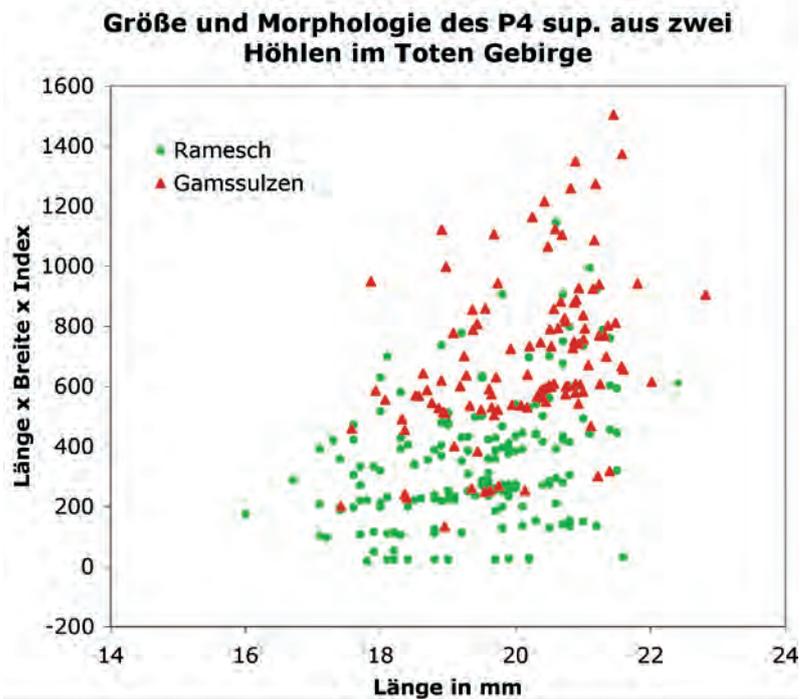


Abb. 6: Vergleich der Dimensionen und des morphodynamischen Index der P4 sup. (Oberkiefervormahlzähne) aus der Ramesch-Knochenhöhle und der Gamssulzenhöhle.

Für Diskussion über den Zusammenhang zwischen DNA und taxonomischen Status sorgte das überraschende Ergebnis, dass die Eisbären genetisch nur einem Seitenzweig der „Westgruppe“ entsprossen sind, obwohl *Ursus maritimus* in Morphologie und Verhalten so weit von den Braunbären abweichen, dass er als eigenständige Spezies gilt.

Auch in Europa sind beide Braunbärengruppen nachgewiesen worden. Zur „Westgruppe“ gehören die rezenten Braunbären der Alpen, Pyrenäen und Abruzzen sowie der Balkanländer, aber auch in den südlichen Gebieten Skandinaviens ist die DNA dieser Gruppe festgestellt worden. Zur „Ostgruppe“ sind die Bären der Karpaten sowie Nordskandinaviens zu zählen, in Rumänien überlappen sich beide Gruppen. Derzeit lässt sich dieses komplizierte Verbreitungsmuster nicht erklären. Im Mittelwurm waren beide Gruppen in den Alpen präsent: in der Ramesch-Knochenhöhle ist ein Vertreter der Ostgruppe nachgewiesen worden, er lebte hier vor rund 50.000 Jahren, während in der Windener Bärenhöhle (Burgenland) ein „Westler“ vor rund 40.000 Jahren gelebt hat (HOFREITER et al. 2004b). Um die Wanderungen der Braunbären verstehen zu können, bedarf es noch vieler DNA- und C14-Daten.

In der Geschichte der Höhlenbären lässt sich ein Ereignis gut fassen. Es ist die Einwanderung von *U. ingressus* vor etwa 50.000 Jahren in den Alpenbereich. Wahrscheinlich aus dem Osten kommend wanderte die-

ser große und plumpe Bär in den Ostalpenraum ein und „besetzte“ Territorien, die vorher nur vom *U. eremus* bewohnt war.

Konkurrenz

Höhlenbären waren reine Pflanzenfresser. Das erkennen wir nicht nur am Gebiss sondern auch an den Isotopenverhältnissen (Stickstoff 15N, und Kohlenstoff 13C) in den fossilen Knochen (BOCHERENS 2004).

Einwandernde Höhlenbären stoßen daher auf Konkurrenten, sowohl bei der Nahrung als auch bei den Überwinterungsplätzen. Die Frage: „wie reagiert der angestammte Bär auf die Immigration einer größeren und kräftigeren Art, die ihm Futter und Lagerplatz streitig macht?“ können wir am Beispiel zweier fossilreicher Höhlen beantworten (RABEDER 1999). Im zwei Meter mächtigen Profil der Ramesch-Knochenhöhle ist in den unteren Schichten eine allgemeine Zunahme der Dimensionen und morphologischen Indices festzustellen. Ab einer Tiefe von 50 cm unter Nullniveau ist eine Abnahme der Mittelwerte von Länge und Breite der Zähne zu konstatieren, auch das morphodynamische Evolutionsniveau geht deutlich zurück. Ist das die Antwort auf die „feindliche Übernahme“ der günstigsten Weidegebiete in gemäßigten Höhenlagen? Wurde der Rameschbär in höhere Lagen zurückgedrängt, wo die Sommer kürzer und die Winter länger sind als in den tiefer gelegenen Vegetationsräumen?

Ganz ähnliche Phänomene sind in der Herdengelhöhle bei Lunz (Niederösterreich) zu erkennen. Zunächst d. h. vor ca. 50.000 Jahren kam es zur Reduktion der Dimensionen und der meisten morphodynamischen Indices (RABEDER 1999: 94-96) im Schichtpaket 3, die nach der DNA-Analyse nur Reste von *U. eremus* enthält, während in den hängenden Schichten 4 bis 6 nur noch der eingedrungene *U. ingressus* vorkommt.

Deutung: In beiden Fällen dürften die Populationen des Rameschbären (*U. eremus*) auf das Eindringen des Konkurrenten *U. ingressus* mit Verringerung der Dimensionen reagiert haben, weil sie in schlechtere Weidegründe abgedrängt worden sind. Das Evolutionsniveau des Gebisses ging zurück, weil die Optimierung des Kauapparats gegenüber anderen Faktoren wahrscheinlich an Bedeutung verlor. Im Beispiel der Ramesch-Knochenhöhle wurde der Rameschbär durch den Gamssulzenbären aus den günstigeren Äsungsgebieten aber nicht aus der Höhle verdrängt. Beide Arten lebten mindestens 15.000 Jahre im gleichen Gebiet, der Rameschbär verschwand um 30.000 Jahre vor heute auf Grund der Klimaverschlechterung, während der Gamssulzenbär in den tiefer gelegenen Räumen noch bis 25.000 Jahre vor heute gelebt hat.

Alter und Höhenlage alpiner Höhlenbärenfaunen

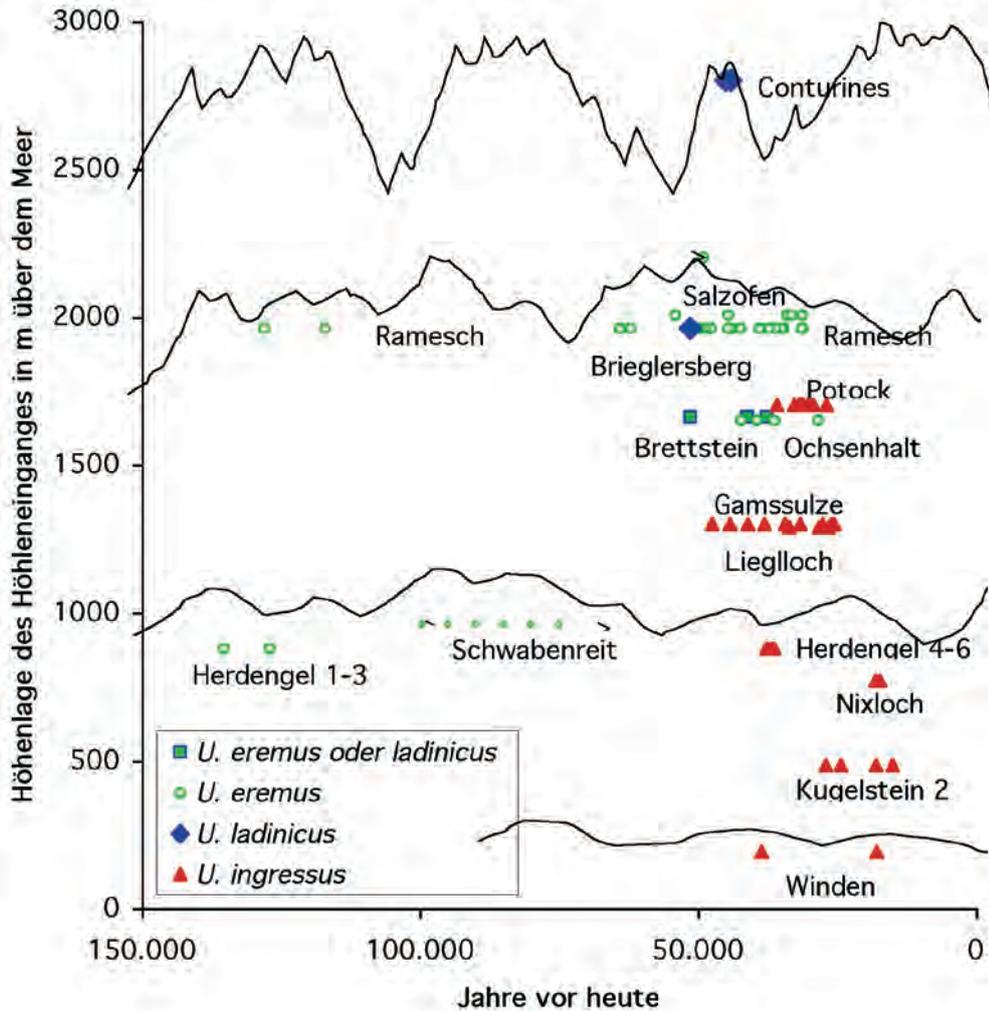


Abb. 7: Absolut datierte und DNA-analytierte Höhlenbärenfaunen der Ostalpen in Beziehung zur Höhenlage der Höhleneingänge.

Im Falle der Herdengelhöhle zeichnet sich ab, dass der Gamssulzenbär den Rameschbären auch aus der Höhle verdrängt hat. Ob sich *U. eremus* in der weiteren Umgebung von Lunz in höher gelegenen Gebieten (z.B. am Dürrenstein-Plateau) noch länger gehalten hat, lässt sich heute auf Grund fehlender Fundstellen noch nicht sagen.

Zusammenfassung

Die Entdeckung der Höhlenbären-Vielfalt in den Alpen beruht auf den Grabungen in zwei oberösterreichischen Höhlen. Bis jetzt wurden durch die Analyse der mitochondrialen DNA drei unterschiedlichen Evolutionslinien entdeckt, die sich morphologisch wegen der unterschiedlich rasch verlaufenden Parallelevolutionen nur an morphodynamischen Indices unterscheiden lassen.

Das einstige Verbreitungsmuster von Braunbären und Höhlenbären in den Alpen lässt sich nur durch Migrationserreignisse erklären, die z.T. datiert werden konnten. Mögliche Zusammenhänge zwischen Klimaänderungen und Migrationen werden diskutiert.

Literatur

- BARNES I., MATHEUS P., SHAPIRO B., JENSEN D. & A. COOPER (2002): Dynamics of Pleistocene Population Extinctions in Beringian Brown Bears. — *Science* **295**: 2267-2270.
- BOCHERENS H. (2004): Cave bear palaeoecology and stable isotopes: checking the rules of the game. — In: PHILIPPE M., ARGANT A. & J. ARGANT (Eds), Proceedings of the 9th International Cave Bear Conference, Cahiers scientifiques du Centre de Conservation et d'Etude des Collections (Muséum d'Histoire naturelle de Lyon) Hors Série **2**: 183-188.
- DÖPPES D. & G. RABEDER (Hrsg.; 1997): Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs. Ein Katalog der wichtigsten Fossilfundstellen und ihrer Faunen. — Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. **10**: 267.
- EHRENBERG K. (1929): Die Ergebnisse der Ausgrabungen in der Schreiberwandhöhle am Dachstein. — *Paläont. Z.* **11** (3): 261-268.
- HILLE P. & G. RABEDER (Hrsg.; 1986): Die Ramesch-Knochenhöhle im Toten Gebirge. — Mitt. Komm. Quartärforsch. österr. Akad. Wiss. **6**: 1-66.
- HOFREITER M., CAPELLI C., KRINGS M., WAITS L., CONARD N., MÜNDEL S., RABEDER G., NAGEL D., PAUNOVIC M., JAMBRESIC G., MEYER S., WEISS G. & S. PÄÄBO (2002): Ancient DNA Analyses Reveal High Mitochondrial DNA Sequence Diversity and Parallel Morphological Evolution of Late Pleistocene Cave Bears. — *Molecular Biology and Evolution* **19** (8): 1244-1250.
- HOFREITER M., RABEDER G., JAENICKE-DESPRÉS V., WITHALM G., NAGEL D., PAUNOVIC M., JAMBRESIC G. & S. PÄÄBO (2004a): Evidence for Reproductive Isolation between Cave Bear Populations. — *Current Biol.* **14**. Elsevier Sci. Ltd: 40-43.
- HOFREITER M., SERRE D., ROHLAND N., RABEDER G., NAGEL D., CONARD N., MÜNDEL S. & S. PÄÄBO (2004b): Lack of phylogeography in European mammals before the last glaciation. — *Proc. Nat. Acad. Sci (PNAS)* **101** (35): 12963-12968.
- RABEDER G. (1983): Neues vom Höhlenbären: zur Morphogenetik der Bakkenzähne. — *Die Höhle* **34** (2): 67-85.
- RABEDER G. (Hrsg.; 1995): Die Gamssulzenhöhle im Toten Gebirge. — Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. **9**: 1-133.
- RABEDER G. (1999): Die Evolution des Höhlenbärengebisses. — Mitt. Quartärkomm. Österr. Akad. Wiss. **11**: 1-102.
- RABEDER G. & M. HOFREITER (2004): Der neue Stammbaum der Höhlenbären. — *Die Höhle* **55** (1-4): 58-77.
- RABEDER G., HOFREITER M., NAGEL D. & G. WITHALM (2004): New Taxa of Alpine Cave Bears (Ursidae, Carnivora). — *Cahiers scientifique. / Dép. Rhône - Mus. Lyon, Hors* **2**: 49-67.
- RABEDER G., HOFREITER M. & E. WILD (2005): Die Bären der Brieglersberghöhle (1625/24). — *Die Höhle* **56** (1): 36-43.
- TABERLET P. & J. BOUVET (1994): Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography, and conservation genetics of the brown bear *U. arctos* in Europe. — *Proc. Royal Soc. London* **255**: 195-200.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. Gernot RABEDER
Institut für Paläontologie
Geozentrum, Universität Wien
Althanstrasse 14
1090 Wien
Austria
E-Mail: gernot.rabeder@univie.ac.at

Naturwissenschaftliche Forschungssammlungen unersetzbare Ressource der Evolutionsforschung – Naturerbe der Menschheit

F. F. STEININGER

Abstract: Natural History Collections – resources for evolutionary and phylogenetical studies – a Natural Worldheritage of mankind. The scientific and political value of natural history collections is stressed and their mission for the fields of botany, zoology, anthropology, mikroorganismen, paleontology, mineralogy and geology is discussed. Briefly also the significance of natural history libraries, an other sort of natural history collection, is outlined. The importance and mission of natural history science institutions for today is pointed out.

Key words: Natural history collections, biology, paleontology, mineralogy, resources, depositories, type specimens, evolution, phylogeny, scientific significance, political significance.

Einleitung

Seit um die Mitte des 18. Jahrhunderts der Schwede Carl von Linné die methodischen Grundlagen für die systematische Erforschung der Artenvielfalt des Planeten Erde legte, haben sich die Kenntnisse der Biosphäre unseres Planeten grundlegend verändert. In der 10. Auflage seines berühmten Werkes „Systema naturae“ erwähnt LINNÉ 4162 Tier- und 6691 Pflanzenarten. Seither ist unser systematisches Wissen auf rund 1,5 Millionen lebende und mehrere Millionen fossile Tier- und Pflanzenarten angestiegen. Die Evolutionsforschung hat damit eine unerschöpfliche Quelle von Grundlagenmaterial an der Hand.

In letzter Zeit beginnt sich auch allmählich die Erkenntnis durchzusetzen, dass die Erforschung der Biodiversität, der Mechanismen ihrer Entstehung, Evolution und Aufrechterhaltung, hochaktuelle und für das Überleben des Menschen essentielle Arbeitsgebiete der biologischen Wissenschaften sind. Weniger klar wird dabei oft, welche zentrale, unverzichtbare Rolle die wissenschaftlichen Sammlungen für diese Forschungsrichtungen spielen: Sie sind die Archive vergangener Lebensvielfalt, aber auch die Grundlage für die Bearbeitung und Rekonstruktion der rezenten Organismenvielfalt und damit ihrer Stammesgeschichte. Dies gilt für die verschiedensten Komplexitätsstufen bis in den molekularen Bereich, bis hin zur DNA, die auch noch an viele Jahrzehnte alten Sammlungsexemplaren gewonnen und untersucht werden kann. So sind denn wissenschaftliche Sammlungen eine unverzichtbare Grundla-

ge verschiedenster aktueller Forschungsansätze. Darauf kann – gerade in einer Zeit knapper werdender öffentlicher Mittel – nicht oft genug hingewiesen werden.

Wissenschaftlicher Erkenntnisgewinn ist heute in den Naturwissenschaften mehr denn je „Teamarbeit“. Wissenschaftler stehen über den Globus hinweg in Kontakt, bearbeiten Projekte gemeinsam, konkurrieren aber natürlich auch um Ressourcen. Für die Zukunft der Evolutions- und Biodiversitätsforschung ist daher die Abstimmung und Vernetzung nicht nur der Forschergruppen sondern auch der wissenschaftlichen Sammlungen von besonderer Bedeutung.

Naturwissenschaftlichen Forschungssammlungen stehen heute immer intensiver im internationalen und nationalen Spannungsfeld von Forschung, Ausbildung und wissenschaftlicher Service-Funktion. Sie dokumentieren den Forscherfleiß einer Reihe von Forscher-Generationen; ihre wichtigsten und umfangreichsten Bestände stammen in Europa aus dem 19. und 20. Jahrhundert. Die wissenschaftlichen Bestände solcher Forschungssammlungen bergen einen einmaligen und ständig im Steigen begriffenen, genutzten Anteil am Weltwissen über unser Naturerbe – der belebten wie der unbelebten Natur.

Noch vor wenigen Jahren schienen diese Sammlungen für die Lösungen der Fragestellungen der modernen Biologie, Paläontologie, Mineralogie und Geologie eher nebensächlich. Wie nicht selten in der Geschichte der Wissenschaften hat sich das Blatt in kürzester Frist gewendet. Denn eine wichtige Erkenntnis ist neu

in das Bewusstsein der Öffentlichkeit getreten: Die Zukunft des Menschen auf dem Globus ist von einer nachhaltig funktionierenden Umwelt abhängig, von der langfristig gesicherten Verfügbarkeit von Nahrung, Wasser, Luft und Energie sowie biologischer und mineralischer Rohstoffe und anderer lebensnotwendiger Ressourcen. Sie alle sind mehrheitlich Produkte und Leistungen lebender und fossiler in einem stammesgeschichtlichen Zusammenhang stehender Organismen und der mineralogischen und geologischen Ausstattung des Planeten Erde. Damit unsere Umwelt funktioniert und im Gleichgewicht bleibt, muss das aktuelle Spektrum und die Vielfalt artenreicher Lebensräume und ihre Leistungen bewahrt werden. Unabdingbar dazu sind funktionierende Kreisläufe zwischen Biosphäre, Atmosphäre, Hydrosphäre und Lithosphäre, also Erde, Wasser und Luft und den sie bewohnenden Lebewesen.

Eine zuverlässige und umfassende Erforschung der biologischen und anorganischen Grundausrüstung unseres Planeten ist aus diesem Grund eine unverzichtbare Voraussetzung für das Verständnis der komplexen Vielfalt und ihrer funktionellen Zusammenhänge. Die prinzipiellen Grundlagen dafür bieten die in den Forschungssammlungen lagernden Objekte, die für die wissenschaftliche Nutzung langfristig bewahrt, erfasst und erschlossen werden müssen.

Naturkundliche Sammlungen sind daher bedeutende Datenspeicher der beschreibenden Naturwissenschaften, die unverzichtbare Arbeitsgrundlage moderner naturwissenschaftlicher Forschung. Ohne Rückgriff auf die in diesen Sammlungen vorhandenen Informationen ist eine Erforschung der Grundausrüstung des Planeten Erde, ihrer stammesgeschichtlichen Zusammenhänge und Funktionen nicht möglich.

Zur wissenschaftlichen Bedeutung der naturwissenschaftlichen Forschungssammlungen

Zur Verdeutlichung der weltweiten Bedeutung von naturwissenschaftlichen Forschungssammlungen sollen hier nur drei qualitative Argumente angeführt werden:

- Sammlungen werden in Europa im Schnitt bereits seit mehr als 150 Jahren aufgebaut, bewahrt und bearbeitet. Daher liegen vor allem in diesen europäischen Sammlungen besonders viele historische Belege von heute ausgestorbenen oder ausgerotteten Pflanzen und Tieren
- ebenso finden sich hier die Belege von Pflanzen und Tieren der ursprünglichen Besiedlung von heute nicht mehr existenten oder durch den menschlichen Einfluss verschwundenen Arealen und Orten
- und ferner liegen in diesen europäischen Sammlun-

gen, weltweit gesehen, die meisten sogenannten „Holotypen“, das sind jene Exemplare, auf welchen die Namen der einzelnen Arten unserer Pflanzen und Tiere beruhen. Dies ist durch die über Jahrhunderte andauernde und hochqualifizierte systematisch/taxonomische Forschungsdisziplin in Europa bedingt.

Zur politische Bedeutung naturwissenschaftlicher Forschungssammlungen

Die Bedeutung wissenschaftlicher Kenntnisse und verlässlicher Grundlagendaten zur Biodiversität, sowie der abiologischen Ausstattung des Planeten Erde für ein nachhaltiges Umweltmanagement zur Lösung der Probleme des Globalen Wandels ist seit längerer Zeit erkannt. Dementsprechend wird die Verfügbarmachung bzw. Bereitstellung von gesicherten Informationen der in den Forschungssammlungen bewahrten Daten im zunehmenden Maße im internationalen wie nationalen Umfeld gefordert (CBD 2000, Art. 12, 16-18; WBGU 2000). Ein wesentlicher Teil des vorhandenen Grundlagenwissens beruht auf Daten von Belegen und Objekten aus Forschungssammlungen, die allerdings bisher kaum in nennenswertem Umfang mit zeitgemäßen Methoden dokumentiert oder erschlossen sind. Naturkundliche Sammlungen bilden zudem als gemeinsames, universelles Archiv die wesentliche Infrastruktur zur Erforschung der Biosphäre und ihrer evolutionären Grundlage und im besondern zur wissenschaftlichen Inventur der natürlichen Ressourcen unseres Planeten (vgl. WBGU 2000: 401). Der grundlegende gesellschaftliche Wert und die zukunftssichernde Bedeutung naturkundlicher Forschungssammlungen als Daten- und Informationsspeicher zur Bewältigung der globalen Umweltprobleme hat daher bereits in mehreren internationalen Abkommen und Initiativen ihren Niederschlag gefunden:

Im Rahmen des völkerrechtlich verbindlichen Übereinkommens der Vereinten Nationen zur biologischen Vielfalt („Biodiversitätskonvention“, CBD) wird der Zugang zu Kenntnissen und der Verfügbarmachung von Daten zur Biodiversität besondere Bedeutung beigemessen. Nach Artikel 7 der Konvention sind alle Vertragsstaaten der CBD verpflichtet, Kenntnisse und Daten für die Identifizierung und Beobachtung (monitoring) der Biodiversität zu erzeugen und bereitzustellen.

Die 6. Vertragsstaatenkonferenz (COP6) der CBD hat im April 2002 in Den Haag als Querschnittsaufgabe der Konvention die „Global Taxonomy Initiative“ (GTI) verabschiedet, mit der dem weltweiten Rückgang wissenschaftlicher Kapazitäten und Ressourcen auf dem Gebiet biosystematischer Forschung entgegengewirkt werden soll. Gemäß dem zweiten Leitziel des verabschiedeten GTI-Arbeitsprogrammes besteht für alle CBD-Vertragsstaaten ausdrücklich die Verpflichtung,

notwendige Ressourcen und Infrastruktur für die taxonomische Forschung, i.b. biologische Sammlungen zu erhalten, zu pflegen und weiter auszubauen.

Die zum 1. März 2001 auf Grundlage einer offenen zwischenstaatlichen Übereinkunft begründete „Global Biodiversity Information Facility“ (GBIF) verfolgt das Ziel, umfassend wissenschaftliche Biodiversitäts-Information über ein digitales Netzwerk verknüpfter Datenbanken weltweit verfügbar zu machen. Die GBIF beigetretenen Staaten und internationalen Organisationen (in Summe bisher 55 Mitglieder, darunter Österreich) haben sich verpflichtet, auf nationaler Ebene durch die Bereitstellung in ihrer Obhut befindlicher Daten einen Beitrag zu leisten. Eines der von GBIF als prioritär festgelegten, konkreten Ziele ist die digitale Erschließung der in den naturkundlichen Sammlungen der Welt enthaltenen biologischen Präparate und Sammlungsobjekte und damit assoziierten Daten.

Das unter dem Dach der „Earth System Science Partnership“ (ESSP) angesiedelte internationale Biodiversitäts-Forschungsprogramm DIVERSITAS hat in seinem unlängst verabschiedeten Aktionsplan (Science Plan) innerhalb des „Core Project 1“ (Discovering biodiversity and predicting its changes) unter dem „Focus 1.1“ (Assessing current biodiversity) das Ziel gesetzt, gezielt eine Synthese von Sammlungs-basierten Biodiversitäts-Daten mit geographischen Informationssystemen und deren Anwendungen zu fördern, um einen Zugang zum Verständnis der räumlichen Verbreitung von Organismen zu gewinnen.

Bedeutende, in öffentlichem Besitz befindliche naturkundliche Sammlungen unterliegen als Teil des jeweiligen nationalen Kulturgutes dem Schutz der Haager Konvention (UNESCO), zu deren Einhaltung alle Vertragsstaaten völkerrechtlich verpflichtet sind. Im Rahmen des zweiten Protokolls der Haager Konvention (1999) gilt die Verpflichtung zum Schutz und zur Bewahrung der nationalen Anteile des Weltkulturerbes auch außerhalb von Zeiten der Bedrohung durch internationale Krisen und Konflikte.

Das auf dem 2. Weltumweltgipfel in Johannesburg (WSSD) für den gesamten Bereich der Biodiversität definierte Leitziel, bis zum Jahre 2010 die allgemeine Verluste von Biodiversität signifikant zu reduzieren, wird auch auf wissenschaftlicher Ebene zusätzliche Anstrengungen erfordern. Zur Beurteilung und Überprüfung jeglicher Maßnahmen für die Erreichung dieses Zieles werden wissenschaftliche Grundlagendaten zur Biodiversität, i.b. zu Vorkommen, Verbreitung und Häufigkeiten einzelner Arten und Populationen eine wesentliche Basis darstellen. Derartige Daten und wissenschaftliche Erkenntnisse zur Biodiversität werden daher zu-

sätzliche Bedeutung für eine handlungsorientierte Forschung wie für umweltpolitische Maßnahmen gewinnen. Neben dem globalen Ansatz des „2010 Zieles“ werden i.b. auf nationaler Ebene absehbar in den kommenden Jahren zusätzliche Aufgaben auf die UN-Mitgliedsstaaten und ihre über Kompetenz und Informationen zu Biodiversität verfügenden Institutionen zukommen.

Forschungssammlungen: Aufgaben und Bedeutung für die modernen Naturwissenschaften

In kurzen Abschnitten soll auf die unterschiedlichen Forschungssammlungs-„Typen“ eingegangen werden, wobei versucht wird, deren Charakteristika, Sammelaufgaben und Bedeutung für die modernen Naturwissenschaften darzustellen.

Botanische Sammlungen

Pflanzen sind die Primär-Produzenten, von deren Leistungen die Gesamtheit aller anderen Arten, mithin das Leben überhaupt, abhängt. Zwar gehören weniger als ein Viertel der bisher beschriebenen Arten im weitesten Sinne in den Bereich der Botanik, nimmt man aber statt der Artenvielfalt die Biomasse als Kriterium, so stellen die Farn- und Blütenpflanzen den weitaus größten Teil des Lebens auf unserem Planeten dar. Nicht von ungefähr gilt das Interesse der systematischen /taxonomischen, stammesgeschichtlichen, ökologischen und angewandt-biologischen Forschung in weit größerem Maße den höheren Pflanzen, als deren Artenreichtum – eine runde Viertelmillion Arten – die dies zu rechtfertigen scheint.

In den Forschungssammlungen werden die Belege zu Pflanzen aus aller Welt in Form der Herbarien aufbewahrt, die Grundlage, Belege und Forschungsinstrumente zu allen Forschungsfeldern der Botanik sind.

Zweckmäßig gelagerte Herbarpflanzen gestatten noch nach vielen Jahren eine zuverlässige Analyse ihrer Inhaltsstoffe, wie der Nukleinsäuren, die Träger der genetischen Information. Sequenzanalysen der Bausteine dieser Großmoleküle, die zum grundlegenden Instrumentarium moderner Verwandtschaftsforschung gehören, lassen sich oftmals erfolgreich an Herbarbelegen durchführen – so auch bei inzwischen ausgestorbenen Pflanzen.

Diese Herbarsammlungen sind aber auch traditionell aufs engste mit jenen lebender Organismen verbunden, oft in ein- und derselben Institution. Durch die enge Verbindung von Garten und Herbar wird die systematische Forschung am lebenden Objekt angeregt und erleichtert.

Die zoologischen Sammlungen

Etwa 80 % aller bekannten Organismenarten gehören dem Tierreich an, das heisst etwa 1,2 Millionen Arten. Diese Relation wird sich in den nächsten Jahrzehnten voraussichtlich sogar noch stärker zu Gunsten des Tierreiches verschieben, wenn im Rahmen der internationalen Zusammenarbeit die Erforschung des biologischen Inventars der Erde weiter vorangetrieben wird.

Höhere Pflanzen und Tiere stehen in einem engen wechselseitigen Verhältnis und keiner der beiden Partner für sich allein genommen, könnte dauerhaft existieren. Da Tiere nicht unmittelbar an die Photosynthese gebunden sind, können sie sogar in Lebensräumen wie den Weiten der Tiefsee existieren. Hier ernähren sie sich von biologischer Materie, die in Form von Abbauprodukten der oberen Wasserschichten als absinkende Partikel (Detritus) eingetragen wird.

Aufgrund der sehr unterschiedlichen äusseren und inneren Strukturen bedürfen tierische Organismen in der Regel komplexer Konservierungsverfahren um sie für eine wissenschaftliche Bearbeitung und die Archivierung in wissenschaftlichen Sammlungen zu erschließen (z. B. in flüssigen Fixierungsmedien; in getrockneter Form und als Gewebeproben für die elektronenmikroskopischen Präparate der molekularbiologische Forschung).

Wesentlich für die rezente und paläontologische Erforschung der Stammesgeschichte und Evolution der Tiere des Planeten Erde sind die Sammlungen mariner Organismen. Nahezu alle bekannten Großgruppen wirbelloser Tiere sind im Meer vertreten. Dies hängt nicht zuletzt damit zusammen, dass bis an die Basis der Entstehung lebender Systeme im Proterozoikum fast alle großen Evolutionsschritte ausschließlich in den Weltmeeren abgelaufen sind. So sind z. B. auch alle in den letzten fünfzig Jahren neu entdeckten Stämme (Bauplan-Typen) des Tierreiches ausschließlich aus dem marinen Bereich bekannt geworden.

Von ebensolcher Bedeutung sind die Sammlungen von Insekten und anderen Gliedertieren, ebenso wie die Wirbeltiere. Die in den Sammlungen vorhandenen Wirbeltiere spielen aber auch für das Verständnis der Biologie des Menschen eine wichtige Rolle.

Anthropologische Sammlungen

Als moderne Naturwissenschaft hat sich die physische Anthropologie, auch unter Anwendung molekularbiologischer Methoden, von der deskriptiven Bestandsaufnahme konsequent zu einer Bevölkerungsbiologie des prähistorischen und historischen Menschen entwickelt, wobei die Bevölkerungsentwicklung des Menschen und die Rahmenbedingungen, unter denen sie erfolgte, rekonstruiert und analysiert werden.

In den anthropologischen Sammlungen werden Überreste der Menschen, meist menschliche Skelettreste vergangener Epochen restauriert, magaziniert und wissenschaftlich bearbeitet, wobei diese menschliche Skelettfunde auch Gewebebanken darstellen, welche einen etwa 10.000 Jahre währenden Zeitabschnitt abdecken und damit molekularbiologisch ausgewertet werden können.

Wissenschaftlich können mit Hilfe dieser Sammlungen Aussagen zu den Ursachen der raum/zeitlichen Variabilität der menschlichen Individualentwicklung, dem Wandel der Bevölkerungsstruktur, des Krankheitsspektrums, der Ernährungs- und Wirtschaftsweise und der Rekonstruktion kultur-, sozial- und religionsgeschichtlicher Aspekte erarbeitet werden.

Anthropologische Sammlungen stehen stets im Spannungsfeld zwischen Natur- und Kulturwissenschaften und sind Anlass zu engen Kooperationen mit Vorgesichtsforschern und Archäologen. Die genannten Problemfelder berühren jedoch auch viele Aspekte der biologischen und medizinischen Forschung.

Kultursammlungen von Mikroorganismen, Zellkulturen und Viren – lebende Bibliotheken mit Arche-Noah-Funktion

Das „World Data Centre“ registriert zur Zeit über 500 Kultursammlungen weltweit, darunter sind kleine hochspezialisierte Stammsammlungen genauso wie Servicesammlungen mit einem breiten Spektrum an unterschiedlichen Taxa und Abstammungen. Mehr als 700.000 Kulturen werden dort bewahrt. Wobei es durch den Einsatz molekularbiologischer Methoden klar ist, dass die Anzahl der neu entdeckten mikrobiologischen Arten wesentlich höher ist als die der zur Zeit in Sammlungen hinterlegten (< 1 %).

Alle Sammlungen verstehen sich als Bewahrer mikro-biologischer Vielfalt, die von kompetenten Wissenschaftlern identifiziert und charakterisiert, in genetisch möglichst stabilem Zustand aufbewahrt und zusammen mit umfangreichen Dokumentationen für Interessenten bereit gehalten wird.

Sie bieten der Industrie und Forschung authentisches biologisches Material für die Grundlagenforschung im Rahmen der Evolutions- und ökologischen Forschung, aber auch zur Lösung von Umweltproblemen, für industrielle Produktionsprozesse und ökologische Entwicklungen.

Es kann daher zukünftig nicht mehr nur um die Arche-Noah-Funktion, nämlich das Sammeln, Bewahren, Dokumentieren und Bereithalten von biologischem Material gehen, sondern auch darum, das riesige Potenzial der biologischen Sammlungen in Form von Daten-

banken speziellen biologisch-molekularen Inhalts den Nutzen fachübergreifend als Service für die Forschung weltweit zur Verfügung zu stellen.

Die paläontologischen Sammlungen

Paläontologische Sammlungen sind die Archive der Geschichte des Lebens auf der Erde. Sie dokumentieren den historischen Ablauf der Evolution, Stammesgeschichte und der räumlichen und zeitlichen Verteilung der Tiere und Pflanzen.

Wie in der modernen Biologie beginnt sich in jüngster Zeit auch in der Paläontologie ein molekularer Zweig als höchst innovatives Forschungsgebiet zu etablieren. Ausgangspunkt der Molekularpaläobiologie sind die chemischen Überreste der Zersetzung früherer Lebewesen in den Gesteinen (Chemofossilien), deren Spuren sich bereits über 3,7 Milliarden Jahre zurückverfolgen lassen. Diese Chemofossilien enthalten Informationen über die fossilen Organismen, ihrer Verwandtschaftsverhältnisse und ihre Umwelt.

Grundlage aller paläontologischen Forschung sind die Sammlungsarchive. Diese gingen vom 16. Jahrhundert an von der systematisch-taxonomischen Beschreibung der historischen (fossilen) Vielfalt der Organismen aus. Heute haben sich diese Archive wesentlich erweitert, um den modernen Forschungsaufgaben gerecht zu werden. Die Objekte werden meist unter folgenden Sammlungs-Strukturen erfasst: Systematisch/taxonomische Sammlungen; zeitlich geordnete, stratigraphische Sammlungen; Lithotheken; Bohrungen und Geotope.

Besonders die systematisch/taxonomischen Sammlungen repräsentieren die Biodiversität der Vergangenheit. Sie ermöglichen es, die vergangene Vielfalt von Pflanzen- und Tierwelt, deren Verwandtschaftsbeziehungen, die phylogenetischen Verbindungen, ihr Erscheinen und Aussterben in Zeit und Raum zu rekonstruieren. Hierauf greifen sowohl die Forscher der paläobiologischen als auch der molekularen Richtung zurück.

Die geowissenschaftlichen Sammlungen

Geologie und Mineralogie sind die Wissenschaften der festen Erde. Diese bildet das Fundament, auf dem sich das Leben entwickelt hat. Über das Geschehen auf anderen Planeten erfahren wir durch Meteorite, die auf die Erde fallen.

Die Mineralogie mit ihren klassischen Teildisziplinen Kristallographie, Petrologie, Geochemie und Lagerstättenkunde hat sich von einer zunächst nur beschreibenden und ordnenden Naturlehre zu einer modernen, analysierenden, experimentellen und interpretierenden Basiswissenschaft entwickelt. Untersuchungsobjekte sind natürliche Minerale und synthetische Kristalle so-

wie Festkörper, die aus vielen Kristallen bestehen (z. B. Gesteine und Erze) und Gläser.

Geologische Sammlungen weisen viele Gemeinsamkeiten mit mineralogischen Sammlungen auf, setzen aber andere Akzente. Sie sind häufig stark regional bezogen: Gesteine einer Region, Bohrkerne einer Tiefenerkundung oder Abfolge von Gesteinen in geologischen Profilen. Typische geologische Phänomene wie Sedimentstrukturen oder Kleintektonik können weitere Sammlungsobjekte sein.

Alle geowissenschaftlichen Sammlungen sind Datenbanken zur Zusammensetzung der festen Erdkruste und des Planetensystems. Vielfach enthalten sie einmalige Unikate, die nicht wieder beschafft werden können. Als Referenzexemplare (Typen) müssen sie für laufende und zukünftige Untersuchungen bereit gehalten werden. Ihr Wert besteht weniger in dem 'Marktwert' einiger Edelstein- oder Mineralproben, sondern in ihren vielfältigen wissenschaftlichen Nutzungsmöglichkeiten. Die immer weiter fortschreitende Entwicklung moderner Untersuchungsmethoden (z. B. Elektronenmikroskopie, Mikrosonden, Atomabsorptionsspektrometer etc.) ermöglicht ständig neue Erkenntnisse über die Sammlungsobjekte und damit über die Zusammensetzung und Entstehung der Erdkruste.

Naturwissenschaftliche Spezialbibliotheken

Naturwissenschaftliche Spezialbibliotheken dokumentieren das Wissen unserer Zeit und das aller früheren Forschergenerationen über Tiere, Pflanzen, Fossilien und Mineralien. Sie sind auf das Engste mit den Sammlungen selbst und mit allen sammlungsbezogenen Forschungen verknüpft, die ohne Zugang zu ihren historischen und rezenten Quellen nicht in sinnvoller Weise genutzt werden können. So stellen die Bibliotheken der Forschungssammlungen zugleich eine unerlässliche Ergänzung zu den Bibliotheken der Universitäten und der außeruniversitären Forschungseinrichtungen dar. Viele dieser Spezialbibliotheken betreuen spezifische Sammelgebiete. Der meist bescheidene Erwerbsetat dieser Spezialbibliotheken wird oft wesentlich durch den Austausch gegen institutseigene Periodika ergänzt.

Die Aufgaben der naturwissenschaftlichen Forschungsmuseen

Durch die in Rio vor Jahren beschlossene „Agenda Systematik 2000 – Erschließung der Biosphäre“ ist der naturwissenschaftlichen Forschung und ihren Sammlungen mit diesem Ziel der Erfassung und der Erschließung der gesamten Biosphäre des Planeten Erde eine wahrhaft gigantische Aufgabe erwachsen. Um die Dimension dieser Arbeit vor Augen zu führen, sollen hier zusammenfassend nur die drei wesentlichen Aufgaben,

die es auf internationaler und nationaler Ebene zu bewältigen gilt, benannt werden:

1. die Bestandsaufnahme und Beschreibung der Artenvielfalt des Planeten Erde,
2. das systematische Ordnen dieser Vielfalt,
3. der Aufbau eines internationalen Informationsnetzwerkes.

Nur wenn diese Aufgaben einigermaßen lösbar sind, können wir die heute noch vorhandene biologische Vielfalt bewahren und nachhaltig zu unserem Wohle nutzen. Bisher kennen wir insgesamt ca. 1,75 Millionen Arten von Organismen. Konservative Schätzungen beziffern die Gesamtzahl der heute existierenden Organismen auf 15 bis 20 Millionen, andere Schätzungen gehen von bis zu 200 Millionen aus – besonders dann, wenn wir die bisher fast völlig unbekanntes Mikroorganismen, welche unseren Planeten in allen Lebensräumen besiedeln und in vieler Hinsicht steuern, mit berücksichtigen. Daraus wird deutlich, wie wenige von den heute lebenden Formen bekannt sind, geschweige denn, dass wir wissen, in welchen verflochtenen Systemen diese Organismen leben. Selbst bei den Säugetieren, und hier bei den Primaten, dachte man, alle heute lebenden Arten längst registriert zu haben. Alleine in den letzten Jahren wurden jedoch auf Madagaskar 4 neue Primatenarten entdeckt.

Das hochgesteckte Ziel der Agenda 2000 ist natürlich nur mit einem entsprechenden Aufwand zu erreichen. So hat der weithin bekannte Vater des Biodiversitätsgedankens, E.O. WILSON, bereits 1985 eine Berechnung über den Einsatz von Wissenschaftlerinnen und Wissenschaftlern zur Erfassung der Biodiversität des Planeten angestellt. Er denkt, es müssten wahrscheinlich 25.000 Wissenschaftlerinnen und Wissenschaftler ein Leben lang arbeiten, um dieses Ziel zu erreichen. In der Agenda wird errechnet, dass ein Programm mit einer 25-jährigen Laufzeit installiert und jährlich mit 2 bis 2,5 Milliarden Euro dotiert werden müsste. Ein für den dadurch zu erzielenden Gewinn verschwindend kleiner Betrag, auch im Vergleich mit den Ausgaben für Rüstung und Weltraumprogramme. Doch heute werden für den Zweck der Erfassung der weltweiten Artenvielfalt jährlich nur etwa 0,4 Milliarden Euro aufgewendet – damit ließe sich das Ziel der Agenda erst in 150 Jahren erreichen. Wenn dem so ist, kann davon ausgegangen werden, dass bei dem derzeit anhaltenden rasanten Artenschwund viele Organismen verloren gehen werden, ohne dass wir sie jemals kennen gelernt haben, geschweige denn für die Menschheit nutzen konnten.

Ausblick

In fast allen Ländern der Welt gibt es für diese große Aufgabe der taxonomischen und systematischen Erfassung der biologischen Vielfalt des Planeten Erde, eine Aufgabe, die uns alle angeht, denn davon hängt sicherlich die weitere Existenz der Menschheit ab, unterstützende Programme. In den meisten Ländern ist es der Öffentlichkeit bewusst geworden, dass diese Aufgabe nur in Zusammenarbeit mit der in den naturwissenschaftlichen Forschungsmuseen, deren Sammlungen und der hier vorhandenen Expertise zu bewältigen ist.

Für die Taxonomie und Systematik – also jener biologische Wissenszweig, der sich dem Erfassen und Klassifizieren der Artenvielfalt verschrieben hat und die Basis für jede weitere biologische Arbeit darstellt, gibt es aber gerade in Europa in vielen Ländern weder für die Erfassung, noch für die systematisch/taxonomische Bearbeitung, noch für die Bewahrung und elektronische Katalogisierung dieser Sammlungen von den dafür zuständigen Stellen entsprechende und ausreichende Langzeitprogramme. Dies wird zum Teufelskreis, denn die vorhandene taxonomische und systematische Expertise geht langsam aber sicher durch die „Pensionierung“ und damit dem Verlust der noch vorhandenen Spezialisten verloren. Taxonomie und Systematik werden heute an den Universitäten nur marginal gelehrt – ein Trend der sich letzten Zeit noch verstärkt.

Danksagung

Mein Dank gilt allen Kollegen der Direktorenkonferenz der Naturwissenschaftlichen Forschungssammlungen Deutschlands („DNFS“) und insbesondere Herrn Dr. Michael Tuerkay für die intensiven Diskussionen und Bemühungen um dieses Thema.

Zusammenfassung

Kurz wird auf die wissenschaftliche, aber auch politische Bedeutung der naturwissenschaftlichen Forschungssammlungen hingewiesen. Die wesentlichen Aufgaben und die Bedeutung von Forschungssammlungen für die modernen Naturwissenschaften, insbesondere im Rahmen der Stammesgeschichte und Phylogenie der Organismen, werden für die einzelnen Disziplinen wie Botanik, Zoologie, Anthropologie, Kulturensammlungen von Mikroorganismen, Paläontologie, Mineralogie und Geologie besprochen. Ferner wird den Naturwissenschaftlichen Spezialbibliotheken in diesem Kontext ein kurzer Absatz gewidmet. Abschließend werden die Aufgaben der naturwissenschaftlichen Forschungsmuseen heute diskutiert.

Weiterführende Literatur

- GLEICH M., MAXEINER D., MIERSCH M. & F. NICOLAY (2000): Life Counts. Eine globale Bilanz des Lebens. — Berlin Verlag, Berlin.
- GREUTER W., NAUMANN C.M., STEININGER F.F., BREYER R., HÄUSER Ch.L. & F. HAAS (Hrsg.; 2005) : Schatzkammern des Lebens und der Erde. — Kleine Senckenbergreihe **47**; Verlag Schweizerbarth, Stuttgart: 83 S., 46 Abb.
- GROLLE J. (Hrsg.; 2005): Evolution – Wege des Lebens. — Deutsche Verlagsanstalt, München: 1-224.
- STEININGER F.F. (Hrsg.; 1996): Agenda Systematik 2000. Erschließung der Biosphäre. — Kleine Senckenberg Reihe **22**. Waldemar Kramer, Frankfurt a.M: 1-55.
- STEININGER F.F. (2004): Naturwissenschaftliche Forschungssammlungen. – Bibliotheken der anderen Art. – In Verantwortung und im Spannungsfeld zwischen nationalem Auftrag und internationaler Bedeutung. — In: Sponsoring & Lobbyismus – Chancen und Grenzen. Hessischer Bibliothekstag 2004 in Friedberg. Deutscher Bibliotheksverband (DBV), Giessen: 24-38.
- STEININGER F.F. & M. TUEKAY (2005): Naturkundliche Forschungssammlungen in Deutschland. – Natur und Wissen. — Mitteilungen aus dem naturwissenschaftlichen Verein in Hamburg, I: Heft II. Hamburg: 10-12.
- WILSON E.O. (1992): Der Wert der Vielfalt. – Die Bedrohung des Artenreichtums und das Überleben des Menschen. — Piper, München, Zürich: 1-512.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. Fritz F. STEININGER
Krahuletz Museum
Krahuletz Platz 1
3730 Eggenburg
Austria
E-Mail: fritz.steinger@senckenberg.de

