

von Auslesebedingungen kämen für die beobachteten Unterschiede in Frage. „We are, then, left ... with no predictive power and no clock proper“ (AYALA 1999, 73). Die im Beitrag von AYALA vorgestellten molekularen Uhren bieten keinerlei Vorhersagemöglichkeit. Damit zeigt sich auch, daß molekulare Evolution nicht als unabhängige Stütze für morphologische Evolution gelten kann, da beides ohne Zusatzannahmen nicht zusammenpaßt.

Die Neutrale Theorie habe sich als theoretische Begründung für die „Uhr“ als unhaltbar erwiesen, meint AYALA am Schluß seines Beitrags. Dennoch sollte seiner Meinung nach das Konzept der molekularen Uhr nicht aufgegeben werden. Ohne theoretische Vorgaben sei es allerdings unmöglich vorherzusagen, wann die molekulare Uhr schwanke

und in welchem Ausmaß sie das tue. AYALA setzt darauf, daß sich unter Zugrundelegung möglichst vieler Uhren ein Trend herauskristallisieren könnte. Dies wird sich zeigen müssen; doch ändert ein solches Vorgehen nichts daran, daß die erheblichen Gangungenauigkeiten der *einzelnen* Uhren evolutionstheoretisch unverstanden sind.

Reinhard Junker

Literatur

- AYALA FJ (1999) Molecular clock mirages. *BioEssays* 21, 71-75.
 KIMURA M (1987) Die Neutralitätstheorie der molekularen Evolution. Berlin.
 OHTA T (1992) The nearly neutral theory of molecular evolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 23, 263-286.

Schnelle Artbildung ohne geographische Trennung bei Fruchtfliegen und Lachsen

Über welche Mechanismen kann eine Aufspaltung einer Art in zwei Tochterarten erfolgen, ohne daß zuvor Teilpopulationen der Ausgangsart geographisch getrennt wurden? Untersuchungen an Fruchtfliegen (HIGGIE et al. 2000) und an Lachsen (HENDRY et al. 2000) erbrachten kürzlich klare Belege dafür, daß dies durch sexuelle Reproduktionsbarrieren möglich ist (vgl. BARTON 2000). Zudem erfolgte in beiden Fällen die Artbildung bereits nach wenigen Generationen.

Fruchtfliegen. Die von HIGGIE et al. (2000) untersuchten Fruchtfliegenarten *Drosophila birchii* und *Drosophila serrata* sind morphologisch kaum unterscheidbar; ihre artliche Trennung beruht auf unterschiedlichen Sexualpheromonen (Lockstoffen). *D. birchii* lebt an der Nordostküste Australiens, die südliche Grenze ihres Verbreitungsgebietes ist ungefähr der 21. Breitengrad. *D. serrata* dagegen kommt sowohl nördlich als auch südlich des 21. Breitengrades an der australischen Ostküste vor, das heißt es gibt eine mit *D. birchii* sympatrische (im selben Gebiet vorkommende) und eine allopatrische (nicht im selben Gebiet vorkommende) Population von *D. serrata* (Abb. 1). Die innerartliche Erkennung bei der Paarung beruht auf den bereits erwähnten Sexualpheromonen, die in Form eines typischen Musters epidermaler Kohlenwasserstoffe bereitgestellt werden. Die Duftmuster der in geographischer Trennung lebenden beiden Arten ähneln einander. In den Überlappungsgebieten unterscheiden sie sich jedoch, was Paarun-

gen im Freiland verhindert. Das von *D. serrata* abgegebene Duftmuster ändert sich südlich des 21. Breitengrades (wo es keine Überlappungen mit der anderen Art gibt) abrupt.

HIGGIE et al. (2000) züchteten je drei Populationen von *D. serrata* von Orten nördlich und südlich des 21. Breitengrades mit gleichgroßen *D. birchii*-Populationen neun Generationen lang (jeweils mit Männchen und Weibchen beider Arten). Die Männchen von *D. serrata* hatten also die Möglichkeit, sich mit Weibchen ihrer eigenen oder der fremden Fruchtfliegenart zu verpaaren. Die Kohlenwasserstoffmuster der Pheromone der 10. Generation wurden untersucht: es zeigte sich, daß die drei allopatrischen *D. serrata*-Stämme ihr Muster dem der sympatrischen Stämme ihrer Art angenähert hatten; das Muster der drei sympatrischen Stämme war dagegen unverändert.

In einem weiteren Experiment wurde ermittelt, daß allopatrische *D. serrata*-Männchen in Gegenwart von *D. birchii* etwa 50% weniger Weibchen ihrer eigenen Art befruchteten, während sympatrische *D. serrata*-Männchen keinen Unterschied in der Befruchtungsrate in Gegenwart oder Abwesenheit von *D. birchii* zeigten. Erfolgreiche zwischenartliche Befruchtungen sind sehr selten. Die Autoren schließen aus den geschilderten Befunden, daß unter Laborbedingungen die Entstehung eines Unterschieds des Duftmusters in ähnlicher Weise

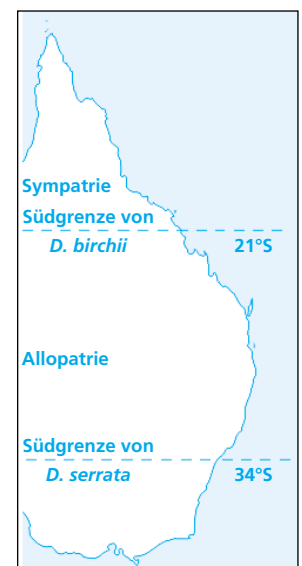


Abb. 1: Geographische Verteilung von *Drosophila birchii* und *D. serrata* in Ostaustralien. Sympatrie: im gleichen Gebiet lebend; Allopatrie: in verschiedenen Gebieten lebend.

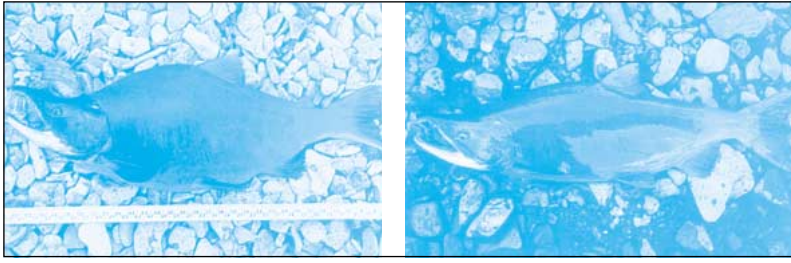


Abb. 2: Unterschiedliche Körperproportionen bei den im Washington-See lebenden Lachsen (links) und den im seichten Flußwasser lebenden (rechts, mit flacherem Körper). (Aus GUSTAVSON et al. 2001)

erfolgte wie zuvor bei den sympatrisch lebenden Arten im Freiland. Offenbar liegt ein sehr starker Selektionsdruck auf der korrekten Erkennung eines Weibchens der eigenen Art, so daß bereits nach neun Generationen eine reproduktive Isolation infolge der in dieser kurzen Zeit etablierten Duftunterschiede entsteht.

Lachse. HENDRY et al. (2000) beschreiben ein Beispiel für reproduktive Isolation, die in nur 13 Generationen aufgetreten ist: Die sechs Arten umfassende Gattung *Oncorhynchus* (Pazifische Lachse aus der Familie der Salmonidae) ist an der Nordwestküste der USA verbreitet und für die Fischerei wichtig. Zwischen 1937 und 1945 wurde der Blaurückenlachs (*Oncorhynchus nerka*) im Cedar River, einem Zufluß des Lake Washington im Nordwesten der USA, neu eingeführt. 1957 wurden erstmals Lachse beobachtet, die nicht im Fluß, sondern an einem Strand des Lake Washington etwa 7 km nördlich des Cedar River laichten. Derzeit leben in Fluß und See zwischen 100.000 und 350.000 Lachse. Die Strandpopulation entstammt offensichtlich der Flußpopulation und ist um zwei Größenordnungen kleiner.

Nach maximal 56 Jahren getrennter Entwicklung (13 Generationen) unterscheiden sich die beiden Populationen morphologisch und genetisch: Strandmännchen haben eine signifikant größere Körpertiefe (Länge vom Rücken zum Bauch), Strandweibchen eine signifikant geringere Körperlänge als Flußmännchen bzw. -weibchen. Flußmännchen sind damit schlanker und können dadurch besser im bewegteren Wasser des Flusses schwimmen. Die Strandmännchen üben aufgrund ihrer Proportionen einen stärkeren Sexappeal auf Weibchen aus. Die längeren Flußweibchen können tiefere Nester für ihre Eier bauen, in denen sie im fließenden Wasser besser geschützt sind (am Strand entfällt diese Notwendigkeit).

Anhand der temperaturabhängigen Zusammensetzung der Otolithen (Kalkkristalle im Gleichgewichtsorgan) kann bestimmt werden, ob die Lachse im temperaturschwankenden Fluß- oder im temperaturstabilen Strandwasser aufgewachsen sind. Es stellte sich heraus, daß erstaunlicherweise etwa 40 % der am Strand gefangenen Lachse im Fluß aufgewachsen waren („Strandeinwanderer“) – sie hatten intermediäre Körperproportionen. Die Median- und Mittelwerte der Körpermaße der Strandmännchen bzw. -weibchen lagen im

Extrembereich, aber noch innerhalb der Variationsbreite der Flußpopulation.

An sechs Mikrosatelliten-Genorten wurde die Allelvariation bei Strandlachsen, Flußlachsen und Strandeinwanderern ermittelt, um ihre genetische Verschiedenheit abzuschätzen. Flußlachse und Strandeinwanderer zeigten keine genetische Verschiedenheit, waren aber beide genetisch signifikant verschieden von Strandlachsen.

Statistische Abschätzungen ergaben, daß bei einer so hohen „Einwanderungsrate“ (40 % der am Strand gefangenen Lachse waren im Fluß aufgewachsen) die ermittelten genetischen und morphologischen Unterschiede nur aufrechterhalten werden können, wenn sich die eingewanderten und einheimischen Strandlachse nicht miteinander paaren, also bei Existenz einer reproduktiven Isolation. Damit handelt es sich um zwei Arten, deren Artbarrieren innerhalb maximal 13 Generationen aufgebaut worden sein müssen.

Beide Studien belegen eine Spezialisierung, die von einer polyvalenteren Ausgangsform ausgeht.

Beide Studien belegen mikroevolutionäre Vorgänge der Spezialisierung, ausgehend von einer polyvalenteren Ausgangsform: Die Lachse am Strand haben hinsichtlich Körpermaße bezeichnenderweise *Extremwerte* der Ausgangspopulation; die allopatrischen Fruchtfliegen entwickeln ein *ähnliches* Pheromon wie ihre sympatrischen Artgenossen. Letzteres deutet auf die Ausnutzung programmierter Variabilität hin, nicht auf eine *de novo* Entstehung eines Pheromons: die große, oft kolonie- oder individuenspezifische Variation von Pheromonen ist oft nachgewiesen worden (WEHNER & GEHRING 1995). Die Zeitspannen, in denen sich die Änderungen vollzogen – 9 bzw. 13 Generationen – erscheinen zudem viel zu kurz, um eine Neuentstehung vorher nicht vorhandener Strukturen denkbar erscheinen zu lassen.

Wolfgang B. Lindemann

Literatur

- BARTON N (2000) The rapid origin of reproductive isolation. *Science* 290, 462-463.
 GUSTAVSON RG, WAPLES R et al. (2001) Evolution of sockeye salmon ecotypes. *Science* 291, 251.
 HIGGIE M, CHENOWETH S & BLOWS MW (2000) Natural selection and the reinforcement of mate recognition. *Science* 290, 519-521.
 HENDRY AP, WENBURG JK, BENTZEN P, VOLK EC & QUINN TP (2000) Rapid evolution of reproductive isolation in the wild: evidence from introduced salmon. *Science* 290, 516-518.
 WEHNER R & GEHRING W (1995) *Zoologie*. Stuttgart, S. 348-350.