

natürlichen Bedingungen keine Kreuzungen mit fruchtbarer Nachkommenschaft mehr vorkommen und somit die Arttrennung (im Sinne der Biospezies) vollzogen ist. Diese Abfolge entspricht der Vorstellung der allopatrischen Speziation (Artbildung nach räumlicher Trennung).

Ebenfalls schon lange wird aber auch diskutiert, ob eine Artentrennung auch sympatrisch möglich ist, d. h. ohne daß die Ausgangsart räumlich vollständig getrennt wird. Dies wurde meist für nicht möglich gehalten, da nicht klar war, wie unter diesen Umständen der Genfluß unterbunden werden konnte. Genfluß (aufgrund von Kreuzungen) aber verwischt eventuelle eintretende Unterschiede.

Immer wieder wurde von Fällen berichtet, in denen doch eine sympatrische Artbildung erfolgt sein dürfte – oft bei symbiotischen Wirt-Gast-Beziehungen. Von einem Beispiel dieser Art berichten GROMAN & PELLMYR (2000). Sie entdeckten, daß einige Individuen einer Motte, *Prodoxus quinquepunctellus* (Lepidoptera, Prodoxidae), ihren Wirt gewechselt hatten. Diese Motten legen ihre Eier in Blütenstiele der Palmilie *Yucca*. Die schlüpfenden Larven ernähren sich ca. 30 Tage lang im Blütenstiel. Dort überwintern sie auch und verpuppen sich im Frühjahr im Blattstiel. Die Motten schlüpfen vor der Blütezeit. Sie ruhen tagsüber in den Blüten und vollziehen dort auch die Paarung.

Im Osten der Vereinigten Staaten wurde vor etwa 500 Jahren zusätzlich zur heimischen Art *Yucca filamentosa* die Art *Y. aloifolia* eingeführt. Sie ist mittlerweile von der *Prodoxus*-Motte besiedelt. Genetische Analysen der mtDNA zeigen, daß sie von *P. quinquepunctellus* stammen. Die auf *Y. aloifolia* lebenden Motten sind in allen Merkmalen deutlich kleiner. Sie entwickeln sich später, da ihr Wirt erst mit der Blütezeit beginnt, wenn die einheimische *Y. filamentosa* bereits fast vollständig verblüht ist. Die auf dem neuen Wirt lebenden Motten zeigen eine deutlich verringerte Variation, was auf einen Flaschenhalseffekt kurz nach der Neubesiedlung des eingeführten Wirtes zurückgeführt werden kann. Aus dem Befunden kann geschlossen werden, daß eine rasche sympatrische Artbildung möglich ist. Im Rahmen der Grundtypenbiologie kann sympatrische Artbildung als eine Möglichkeit zu rascher Diversifikation interpretiert werden. [GROMAN JD & PELLMYR O (2000) Rapid evolution and specialization following host colonization in a yucca moth. J. Evol. Biol. 13, 223-236.] RJ

Abb. 1: Schwertkärpfling mit schwertförmig verlängerten Flossentrahlen.



Noch schneller – Artbildung durch Paarungsgesang

„Wes Brot ich fress, des Lied ich sing“, könnte das Motto der Darwinfinken sein. Podos (2001) fand mittels Tonbandaufnahmen heraus, daß es einen Zusammenhang zwischen der Schnabelform bzw. Größe und dem Gesang der Finken gibt. Je größer der Schnabel, desto eintöniger sind die Gesänge und umkehrt, bei kleinschnäbeligen Arten sind die Gesänge abwechslungsreicher und mit einem größerem Tonumfang. Bislang ging man davon aus, daß die Artaufspaltungen bei den Darwinfinken vorwiegend auf unterschiedliche Nutzung von Nahrungsquellen zurückgeht. So knacken die dickschnäbeligen Arten Samen, während andere mit kleineren und schlankeren Schnäbeln z. B. Insekten fangen. Podos folgert aus seinen Ergebnissen, daß nicht nur die unterschiedlichen Nahrungsquellen für eine Artaufspaltung verantwortlich sind, sondern – quasi als unausweichliche Folge von verschiedenen Schnabelformen – auch der Gesang. Der Gesang ist ein wichtiges Merkmal, um den „richtigen“ Partner zu erkennen. Die Artaufspaltung hat sich also durch die Entwicklung unterschiedlicher Paarungsgesänge katalysiert und beschleunigt und läuft damit schneller als bislang vermutet ab. Ähnliche Vorgänge sind bei Florfliegen schon länger bekannt. Sie locken sich gegenseitig über vibrierende Blätter an. Man entdeckte, daß eine Morphospezies (*Chrysoperla carnea*) mehrere Gesangstypen enthält, die sich nicht mehr miteinander paaren und damit per Definition getrennte Arten darstellen. Es wird vermutet, daß sich in Zukunft aus den verschiedenen Gesangstypen auch verschiedene Morphospezies entwickeln.

[Podos J (2001) Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. Nature 409, 185-188; HENRY-CHARLES S (1994) Singing and cryptic speciation in insects. Tr. Ecol. Evol. 9, 388-392.] KV

Schwertträger-Fische: Beispiel für polyvalente Stammform

Einige Arten lebendgebärender Karpfen aus der Tribus Xiphophorini besitzen im männlichen Geschlecht als sekundäres Geschlechtsmerkmal ein langes Schwert (Verlängerung der untersten Strahlen der Schwanzflosse), das sich unter Sexualhormoneinfluß ausbildet und eine Rolle bei der Balz der Männchen (Wiegebalz) spielt (Abb. 1). Andere Arten haben ein kürzeres Schwert oder sind schwertlos. Sämtliche Arten der Xiphophorini sind in ihrem natürlichen Lebensraum oder unter Aquarienbedingungen miteinander kreuzbar, gehören also zum selben Grundtyp. Nach bisherigen Vorstellungen soll die schwertlose Ausprägung der Schwanzflosse ursprünglich gewesen sein. Das

Schwert soll durch sexuelle Selektion entstanden sein. Neuere molekularbiologische Studien führen jedoch zu einer Phylogenie der Xiphophorini, wonach die schwerttragenden Arten unsystematisch im Dendrogramm verteilt sind. Dies spricht dafür, daß die „Schwert“-Gene in den Ausgangsformen bereits vorhanden waren und später unterschiedlich exprimiert wurden, so daß es zu einem wiederholten Verlust und erneuter Aktivierung im Laufe der Artspaltungen kam (MEYER 1994; MEYER 1999, 150f.). Dies wird dadurch unterstützt, daß durch Testosteron-Behandlung in manchen Fällen bei normalerweise schwertlosen Formen eine Schwertchenbildung ausgelöst wird. Diese Befunde lassen sich zwanglos im Rahmen der Vorstellung polyvalenter Grundtypen deuten.

[MEYER A (1994) Recurrent origin of a sexually selected trait in *Xiphophorus* fishes inferred from a molecular phylogeny. *Nature* 368, 539-542; MEYER A (1999) Homology and homoplasy: the retention of genetic programmes. In: Homology. Novartis Foundation Symposium 222. Chichester, pp 141-157.] RJ

Schneller Augenverlust bei Höhlenfischen

Blinde Höhlenfische der Art *Astyanax mexicanus* (Silbersalmmler, Fam. Characidae; Abb. 1) werden seit Jahrzehnten intensiv genetisch untersucht (s. z. B. CULVER 1982). *Astyanax* lebt in Seen und Flüssen Afrikas sowie Nord- und Mittelamerikas. Zahlreiche Populationen leben in Höhlen und sind dort äußerlich meist augenlos. Ihre Haut ist weitgehend unpigmentiert, besitzt aber – wahrscheinlich als Kompensation zum Augenverlust – deutlich mehr Geschmacksknospen. Die Höhlenformen haben außerdem mehr Zähne. Frühere Studien zeigten, daß mehrere Gendefekte zum Augenverlust geführt haben (vgl. z. B. WILKENS 1988). Für diese Entwicklung wurden mindestens mehrere Zehntausend Jahre veranschlagt (vgl. PENNISI 2000). YAMANO & JEFFERY (2000) konnten nun aber nachweisen, daß der Augenverlust auch auf eine einzige Mutation zurückgehen und damit in kürzester Zeit erfolgen kann.

Die beiden Autoren wählten Süßwasserpopsulationen für ihre Studie aus. Bei beiden Varietäten (Freiwasser und Höhle) werden eine Augenanlage und ein Linsenbläschen angelegt, wobei sich die Embryonalentwicklung während der ersten 24 Stunden nicht unterscheidet. (Das Auge entwickelt sich bei Wirbeltieren aus einer Ausstülpung des Gehirns und einer ektodermalen Linsenanlage.) Beim Höhlenfisch erleiden die Zellen der Linsenanlage kurz danach einen programmierten Zelltod, die Netzhaut differenziert sich nicht in ihre verschiedenen Schichten, Hornhaut, Iris und Vorderkammer werden nicht angelegt, und die ganze



Abb. 1: Der blinde und bleiche Höhlensalmmler *Astyanax mexicanus*

Augenanlage wird schließlich von einem Integument überdeckt. Bei den im Freiwasser lebenden Formen läuft die Augenentwicklung dagegen ohne jede Störung ab.

Bei Wirbeltieren hat die Linse eine zentrale Rolle in der Augenentwicklung inne. Darum wurde in der Studie 24 Stunden alten Embryonen der höhlenwohnenden und der freilebenden Varietät eines der beiden Linsenbläschen entnommen und der jeweils anderen Varietät transplantiert. Freilebende Embryonen, die eine Linsenanlage eines Höhlenfisches enthielten, entwickelten kein Auge, während umgekehrt die Linsenanlage der freilebenden Varietät im Höhlenfisch die Ausbildung eines morphologisch normalen Auges induzierte. Durch die Markierung der transplantierten Linsenanlage mit Farbstoff konnte gezeigt werden, daß lediglich die Linse von dem Transplantat stammte, alle anderen Strukturen des Auges wurden vom Empfänger gebildet.

Genetische Untersuchungen ergaben, daß in der höhlenbewohnenden Variante das Homöobox-Gen *Sonic hedgehog* während der Embryonalentwicklung in den Regionen, die später den Kopf bilden, verstärkt exprimiert wird. YAMANO & JEFFERY vermuten, daß dies zugleich den Verlust des Auges (indem die Linsenanlage nicht die nötige Mindestzellzahl erhält) wie die vermehrte Anlage von Zähnen und Geschmacksknospen verursacht.

[CULVER DC (1982) Cave Life. Harvard Univ. Press, Cambridge and London; PENNISI E (2000) Embryonic lens prompts eye development. *Science* 289, 522-523; VOGEL G (2000) A mile-high view of development. *Science* 288, 2119-2120; WILKENS H (1988) Evolution and genetics of epigeal and cave *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces): Support for the neutral mutation theory. In: HECHT MK & WALLACE B (eds) Evolutionary Biology Vol. 23. New York and London, pp 271-368; YAMANO & JEFFERY WR (2000) Central role for the lens in cave fish eye degeneration. *Science* 289, 631-633.] WL