

und *H. anomalus*, eine hybridogene Art mit den beiden vorigen Arten als mutmaßlichen Eltern. Die beiden ersteren Arten sind im Westen der Vereinigten Staaten weit verbreitet und bilden in Berührungsgebieten Bastardschwärme. Letztere sind weitgehend steril, da sie sich u.a. in der Anordnung der Chromosomensegmente unterscheiden und es dadurch in der Meiose zu Störungen kommt. Der Samenansatz liegt bei nur etwa 1% (RIESEBERG et al. 1995). Die hybridogene Art *H. anomalus* wächst innerhalb des Areals der Eltern in den Bundesstaaten Arizona und Utah und ist dort auf Feuchtstandorte und Sanddünen beschränkt.

Um den möglichen Entstehungsweg von *H. anomalus* nachvollziehen zu können, stellten RIESEBERG und Mitarbeiter drei verschiedene Hybridlinien her, ausgehend vom gemeinsamen Bastard und nachfolgenden Geschwisterpaarungen und Rückkreuzungen. Nach fünf Generationen wurden die drei Linien mit Hilfe der RAPD-Technik analysiert. Das Ergebnis war in zweifacher Hinsicht überraschend: 1. Die drei Linien waren trotz unterschiedlicher Entstehungsweise sehr ähnlich. 2. Die künstlich erzeugten Hybriden hatten nahezu denselben Genbestand wie die hybridogene Art. Offenbar sind bestimmte Genkombinationen sehr stark gegenüber anderen bevorzugt, so daß Selektionsprozesse reproduzierbar in fast dieselbe Richtung zielen. So waren die wesentlichen Schritte zur Entstehung der hybridogenen Art *H. anomalus* schon nach wenigen Generationen abgeschlossen.

Das überraschende Ergebnis der Kreuzungsexperimente sowohl bei *Mimulus* als auch bei *Helianthus* ist also dasselbe: Es scheint grundsätzlich möglich, daß Artbildung einen Prozeß von nur wenigen Generationen darstellt. Zwar sind die Untersuchun-

gen nicht in der Lage, verbindliche Auskunft darüber zu geben, was sich in der Vergangenheit tatsächlich ereignet hat. Aber immerhin stecken sie einen Rahmen des Möglichen ab. Es bleibt noch die Frage, ob die beiden genannten Beispiele repräsentativ sind. Das bleibt abzuwarten. So werden weitere Untersuchungen mit Spannung erwartet. Einiges spricht dafür, daß die beiden Fälle keine untypischen Situationen darstellen. Denn wie im Beispiel von *Mimulus* gibt es zahlreiche Artenpaare innerhalb von Gattungen, die sich durch ihre Anpassung an spezielle Bestäuber unterscheiden, und wie im Beispiel von *Helianthus* ist ein erheblicher Anteil unserer heutigen Pflanzenarten hybridogener Herkunft.

Herfried Kutzelnigg

Literatur

- BRADSHAW JR HD, WILBERT SM, OTTO KG & SCHEMSKE DW (1995) Genetic mapping of floral traits associated with reproductive isolation in monkeyflowers (*Mimulus*). *Nature* 376, 762-765.
- COYNE J (1995) Speciation in monkeyflowers. *Nature* 376, 726-727.
- COYNE J (1996) Speciation in action. *Science* 272, 700-701.
- KUTZELNIGG H (1996) Schnelle Artbildung bei der Gauklerblume (*Mimulus*) durch Variation von Blütenmerkmalen? *Stud. Int. J.* 3, 37-39.
- RIESEBERG LH, SINERVO B, LINDER CR, UNGERER MC & ARIAS DM (1996) Role of gene interactions in hybrid speciation: Evidence from ancient and experimental hybrids. *Science* 272, 741-745.
- RIESEBERG LH, VAN FOSSEN C & DESROCHERS M (1995) Hybrid speciation accompanied by genomic reorganization in wild sunflowers. *Nature* 375, 313-316.

Neues zur Systematik der Arthropoden

Die Stammesgeschichte und Systematik der Metazoen (vielzellige Tiere) ist eines der beherrschenden Themen der speziellen Zoologie. Dennoch sind auf diesem Gebiet überzeugende Fortschritte nicht absehbar. Zu dieser Einschätzung gelangt Graham E. BUDD von der Universität Uppsala, Schweden, in einem Überblick über ein Symposium über Verwandtschaftsbeziehungen bei Arthropoden, das im April 1996 am Naturhistorischen Museum in London stattfand (BUDD 1996). Der gegenwärtige Kenntnisstand soll im folgenden in enger Anlehnung an die Analyse von BUDD referiert werden.

Die Arthropodensystematik ist in Bewegung. Unter allen Großgruppen stellen die Verwandtschaftsbeziehungen der Arthropoden (Gliederfüßer; s. Kasten) derzeit die größte Herausforderung dar. Nach den

Arbeiten von MANTON (1977) wird von einigen Zoologen sogar bezweifelt, daß die vertrauten Arthropodenklassen (s. Kasten) überhaupt eine natürliche Einheit bilden; die Gruppen könnten sich ebenso gut unabhängig voneinander aus verschiedenen



Arthropoden (Gliederfüßer)

Tierstamm der Gliedertiere, deren Körper mit einer Chitinkutikula (Außenskelett) überzogen ist; besitzen mindestens im vorderen Körperdrittel paarige Extremitäten. Diese bestehen aus gelenkig miteinander verbundenen, starren Gliedern. Mindestens eines dieser Gliedmaßenpaare ist als Fühler oder als Mundwerkzeug ausgebildet.

Zu den Arthropoden gehören u. a. die Spinnentiere (Arachnida), Krebse (Crustacea), Tausendfüßer (Myriapoda), Insekten (Insecta) und die ausgestorbenen Trilobiten (Trilobita).

Gene, die die Embryonalentwicklung steuern

Homöotische Gene können bei homöotischen Mutationen einen Körperteil in einen anderen umwandeln, etwa wenn bei der Fruchtfliege *Drosophila* ein Bein statt einer Antenne wächst.

Homöotische Mutationen bewirken, daß sich Zellen in einem bestimmten Teil des Körpers so verhalten, als befänden sie sich in einem anderen Teil. Absonderliche Bauplanstörungen sind die Folge.

Vorfahren entwickelt haben. Die Neubearbeitung der fossilen Arthropodenfaunen der mittelmambri-schen Burgess-Schiefer, die eine Vielzahl neuer Taxa geliefert hat, scheint diese Sichtweise zu unterstützen (GOULD 1991; vgl. STEPHAN 1994). Und selbst wenn man die Arthropoden als (mehr oder minder) monophyletische Gruppe akzeptiert, so finden sich in der Literatur doch zahlreiche Meinungen über die Beziehungen der Arthropodengruppen untereinander.

Von zwei Seiten erhielt die Arthropodensystematik nach 1980 frische Impulse. Zum einen stellte sich heraus, daß die Burgess-Schiefer nicht die einzige sehr gut erhaltene kambri-sche Fossilagerstätte darstellen (CONWAY MORRIS 1989). Etwa 30 weitere sind bislang beschrieben worden. Einen zweiten Impuls vermittelte der zunehmende Einsatz molekularbiologischer Techniken, vor allem die Analyse der ribosomalen RNA, in die systematische Forschung (FIELD et al. 1988). Die Hoffnung, mit Hilfe der neuen Daten ließe sich alsbald ein klares Bild entwickeln, erwies sich jedoch als trügerisch. Vielmehr geriet der bis dahin gültige Konsens zur Arthropodensystematik auch noch ins Wanken. Ein Beispiel: nach gängigem Lehrbuchwissen sind die Myriapoden (Tausendfüßer) und die Insekten ohne Zweifel nächste Verwandte. Demgegenüber wurden in einigen Beiträgen des Londoner Symposiums Daten vorgelegt, die auf eindrucksvolle Weise andere Schlüsse nahelegen. Insbesondere sind Gemeinsamkeiten zwischen Insekten und einigen Crustaceen im Bau des Nervensystems und der Augen bekannt geworden, welche die Myriapoden nicht teilen. Sind die Insekten also abgeleitete Krebse? Und wo sind die Myriapoden einzuordnen?

Auch die gängige Annahme, daß die Arthropoden aus Anneliden-artigen Vorfahren (Ringelwürmer) hervorgingen und deshalb mit diesen die segmentale Körpergliederung gemeinsam haben, ist aus molekularbiologischer, ontogenetischer und paläontologischer Perspektive unter Beschuß geraten.

Kein allgemein anerkanntes System. Was bleibt nun angesichts der Demontage vermeintlich fester Eckpfeiler an gesicherter Kenntnis übrig? Sehr wenig, so das Resümee von BUDD. Er zitiert den Beitrag des Tschechen JAN ZRZAVY, demzufolge molekulare und morphologische Daten, getrennt betrachtet, zu gut begründeten Stammbäumen führen, die unterein-

ander jedoch inkompatibel sind. Die entmutigende Folgerung ist, daß entweder die molekularen oder die morphologischen Ansätze (oder womöglich beide) schlichtweg falsch sind. Die Protagonisten einer umfassenden Sichtweise („total evidence“) versuchen, das Dilemma zu bewältigen, indem sie die paläontologischen, morphologischen und molekularen Daten kombinieren (WHEELER et al. 1993), doch ist zu bezweifeln, daß durch reine Vermehrung der zur Klassifizierung verwendeten Daten ein klareres Bild entsteht.

Die Renaissance der Fossilien. Trotz der allgemeinen Konfusion zeichnete sich während des Londoner Symposiums auf einigen wenigen Gebieten ein gewisser Konsens ab. Das betrifft zuerst die Lobopoda (Tardigraden [Bärtierchen] und Onychophoren [Stummelfüßer]), die nicht als monophyletischer Zweig, sondern als paraphyletische (nicht nächstverwandte) Gruppe nahe der Basis des Arthropodenstammes aufgefaßt werden. Zum zweiten herrscht weitgehende Einigkeit darüber, daß die Insekten und die Crustaceen nächstverwandte sind, und daß womöglich die Insekten eigentlich zu den Krebstieren gehören. Letztlich wurde auch deutlich, daß kein Teilgebiet allein, weder die Molekularbiologie noch die Morphologie oder der Fossilbericht, den Schlüssel zur Lösung aller Probleme liefern können. In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, daß dem Fossilbericht wieder mehr Gewicht in der Systematik und Phylogenetik beigemessen wird. Dessen Bedeutung war in den letzten Jahren sehr in Frage gestellt worden (PATTERSON 1981).

Neue Perspektiven. Ein wenig beachteter Fragenkreis betrifft die tieferen Gründe für die Schwierigkeiten, die Verwandtschaftsverhältnisse der Arthropoden zu verstehen. Es scheint zunehmend klarer zu werden, daß sich hinter dem verwirrenden Schauspiel morphologischer Vielfalt eine begrenzte Zahl verbreiteter und konservativer genetischer Mechanismen verbirgt, unter denen die „homöotischen Gene“ erwähnt werden sollen (AKAM 1995; s. Kasten). Der Einfluß dieser genetischen „Toolbox“, so BUDD, mag in verschiedenen Entwicklungslinien zur Ausprägung gleicher Phänotypen geführt haben. Solche Mechanismen könnten helfen, die zahlreichen Konvergenzerscheinungen bei Arthropoden und insgesamt bei den Metazoen besser zu verstehen.

Wege zur Vielfalt? Das von BUDD angesprochene genetische Instrumentarium der Morphogenese beinhaltet nach derzeitigem Kenntnisstand ein hierarchisches System von Kontrollgenen, über das je nach Organismus und Organ aus einer Grundausstattung morphogenetischer Möglichkeiten die jeweils „passende“ realisiert wird. Dabei ist die Grundausstattung innerhalb größerer systematischer Gruppen wenig verschieden, und die Gestaltunterschiede der Untergruppen und Arten resultie-



ren sozusagen aus der unterschiedlichen Benutzung desselben Baukastens. Vor diesem Hintergrund kann etwa in einem gedachten Ur-Arthropoden ein beachtliches Arsenal an Gestaltmöglichkeiten vermutet werden, das vornehmlich durch Variation der Kontrollinstanz zu der vorliegenden Formenfülle geführt haben könnte. In den derzeit gängigen Kategorien und Begriffen der Systematik, die aus morphologischen Merkmalsmustern auf die Phylogenese und die natürliche Verwandtschaft der Organismen schließen sollen, findet ein solches Konzept einer genetisch komplexen Stammform und der differenziellen Gestaltverwirklichung keinen Widerhall. Vielmehr wird deutlich betont, daß zwischen Merkmalen des Grundbauplans (Apomorphien) sowie Parallelentwicklungen, die auf keiner Verwandtschaft beruhen (Konvergenzen), streng zu trennen sei. Sollte sich die Vorstellung eines umfassenden genetischen „Grundbaukastens“ festigen, so müßten diese Begriffe und die darauf beruhenden Systeme auf ihre Schlüssigkeit angesichts der genetischen Gegebenheiten überprüft werden.

Martin Adler

Literatur

- AKAM M (1995) Hox genes and the evolution of diverse body plans. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* 349, 313-319.
- BUDD GE (1996) Progress and problems in arthropod phylogeny. *Trends Ecol. Evol.* 11, 356-358.
- CONWAY MORRIS S (1989) The persistence of Burgess Shale-type faunas: implications for the evolution of deeper-water faunas. *Trans. R. Soc. Edinb. Earth Sci.* 80, 271-283.
- FIELD KG et al. (1988) Molecular phylogeny of the animal kingdom. *Science* 239, 748-753.
- GOULD SJ (1991) Zufall Mensch. Das Wunder des Lebens als Spiel der Natur. München.
- MANTON SA (1977) *The Arthropoda*. Oxford.
- PATTERSON C (1981) Significance of fossils in determining evolutionary relationships. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 12, 195-223.
- STEPHAN M (1994) Neuere Forschungen zur Lebewelt im Kambrium und Jung-Präkambrium - ein Überblick. *Stud. Int. J.* 1, 4-11.
- WHEELER WC, CARTWRIGHT P & HAYASHI CY (1993) Arthropod phylogeny: a combined approach. *Cladistics* 9, 1-39.

S T R A F E I F L I C H T E R

Anfangsstadien der Artbildung

Ein See auf der Halbinsel Yucatan (Mexico) beherbergt fünf eng miteinander verwandte Fischarten der Gattung *Cyprinodon*, die nur dort vorkommen (endemische Arten). Während des Eozäns war der See noch eine Lagune, die durch Anhebung der Halbinsel heute ca. 100 km vom Meer entfernt liegt. Im heutigen See herrschen extreme chemische Bedingungen, unter denen nur wenige Tier- und Pflanzenarten überleben können. Geologische Untersuchungen lassen vermuten, daß der See vor etwa 8000 Jahren fast vollständig ausgetrocknet war, was drastische Folgen für das gesamte Ökosystem gehabt haben muß. Als nächster Verwandter der fünf Fischarten gilt ein Vertreter derselben Gattung (*C. artifrons*), der in Küstenlagunen Yucatans unter ähnlich extremen Bedingungen lebt.

Untersuchungen eines sehr variablen Genabschnitts der mitochondrialen DNA dieser Fische zeigen, daß die Artbildung im See in für evolutionäre Verhältnisse extrem kurzer Zeit stattgefunden haben muß, nämlich erst im Laufe der letzten 8000 Jahre. Die fünf Arten unterscheiden sich genetisch nur sehr wenig voneinander. Die genetische Vielfalt der Lagunenart *C. artifrons* ist sogar deutlich größer als die zwischen den fünf verschiedenen endemischen Arten. Die geringe Vielfalt läßt sich durch eine kleine Anzahl von Gründerindividuen erklären oder aber durch einen extremen Populationsengpaß

durch die fast völlige Austrocknung des Sees. Nach diesem Ereignis könnte in dem durch Steigen des Wasserspiegels neu entstandenen Habitat die Voraussetzung für eine konkurrenzlose rasche Radiation der Arten gegeben gewesen sein. Die Verteilung der genetischen Marker macht es möglich, einen einzigen Typ der mitochondrialen DNA anzugeben, von dem aus sich die heute existierenden Variationen ableiten lassen. Dieser Typ der DNA ist der häufigste unter den endemischen Arten und kommt ebenfalls bei einigen Individuen der Lagunenart vor. Die Ableitung der fünf neuen Arten von der Lagunenart *C. artifrons* ist daher plausibel. Eine Art der endemischen Fische (*C. beltrani*) ähnelt ihr sehr stark und gleicht ihr auch in der Ernährungsweise – beide leben von den wenigen Algenarten, die in diesen Gewässern existieren können. Die übrigen vier Arten sind Fleischfresser. Sie können in Gefangenschaft leicht gekreuzt werden und bilden fruchtbare Hybriden mit *C. beltrani*. Möglicherweise bildet *C. beltrani* eine Brücke zwischen der Lagunenart und den Seearten.

Modelle wie dieses können dazu dienen, Artbildung quasi in ihrem Anfangsstadium zu studieren. [STRECKER U, MEYER CG, STURMBAUER C & WILKENS H (1996) Genetic divergence and speciation in an extremely young species flock in Mexico formed by the genus *Cyprinodon* (Cyprinodontidae, Teleostei). *Mol. Phyl. Evol.* 6, 143-149] JF