

- other new discoveries of *Australopithecus afarensis* at Hadar, Ethiopia. *Nature* 368, 449-452.
- LEAKEY M, FEIBEL CS, MCDUGALL I & WALKER A (1995) New four-million-year old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature* 375, 565-571.
- SCHERER S (1993) Basic types of life. In: SCHERER S (ed) *Typen des Lebens*. Berlin: Pascal-Verlag, pp. 11-30.
- SCHRENK F, BROMAGE TG, BETZLER CG, RINGE U & JUWAYEYL YM (1993) Oldest *Homo* and Pliocene biogeography of the Malawi Rift. *Nature* 365, 833-836.
- SUSMAN RL, STERN JT & JUNGERS WL (1984) Arboreality and

- bipedality in the Hadar hominids. *Folia primatol.* 43, 113-156.
- WHITE TD, SUWA G & ASFAW B (1994) *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 371, 306-312.
- WHITE TD, SUWA G & ASFAW B (1995) Corrigendum: *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 375, 88.
- WOOD BA (1995) *Australopithecus* goes west. *Nature* 378, 239.

Eusoziale Säugetiere – Nacktmulle im Untergrund

Klaus Neuhaus, Rotkreuzstr. 39, D-85354 Freising

Zusammenfassung: Nacktmulle sind eusoziale (in Staaten lebende) Säugetiere. Es werden verschiedene Theorien zur Entstehung der Eusozialität bei Insekten und Mullen dargestellt und kritisiert. Es zeigt sich, daß die Herkunft der Eusozialität nach wie vor unbekannt ist, auch wenn unterschiedlich stark ausgeprägte soziale Beziehungen bei verschiedenen in Gemeinschaften lebenden Arten zu beobachten sind. Die allgemeine evolutionstheoretische Deutung, daß eusoziale Tiere aus einzeln lebenden Arten hervorgingen, weist im Rahmen aller bisher vorgeschlagenen Theorien erhebliche Mängel auf, so daß Anlaß besteht, eine umgekehrte Abfolge mikroevolutiver Entwicklungsstadien auf Grundtypebene (soziale Lebensweise → solitäre Lebensweise) zu postulieren.



Nacktmulle

Nacktmulle (*Heterocephalus glaber*) sind Nagetiere aus der Familie der Bathyergidae (Sandgräber). Sie leben in großen Familien mit 40-80, teilweise sogar bis 300 Tieren in Kenia, Äthiopien und Somalia. Nacktmulle sind etwa 8-10cm lang und, wie der Name sagt, fast gänzlich unbehaart. Sie graben mit ihren riesigen Nagezähnen und der kräftigen Kopfmuskulatur Gänge durch steinharten Boden. 25% der gesamten Muskelmasse sind am Kiefer vereint. (Das entspräche beim Menschen einem Bein.) Im Labor durchtunneln sie sogar Hartplastik und Beton (Abb. 2). Mulle kommen so gut wie nie an die Oberfläche; sie finden ihre Nahrung unterirdisch, sie besteht vorwiegend aus Knollen von Speicherpflanzen. Das unterirdische Gangsystem einer Kolonie kann mehrere Kilometer lang sein. Die Nacktmulle legen mehrere Nester an, benutzen aber nur das in der Nähe einer ergiebigen Futterquelle befindliche.

Abb. 1: Die Königin (links) wahrt ihre Herrschaft durch Drohen, spornt ihre Arbeiter auch an. (Abdruck mit freundlicher Genehmigung aus Spektrum der Wissenschaft Okt. 1992)

Altruismus

altru [it] = ein anderer

Uneigennützig anmutendes Verhalten von Tieren, um z.B. bei der Jungenaufzucht oder Verteidigung zu helfen. Dieses Verhalten ist nur scheinbar uneigennützig, denn es dient der Weitergabe von (eigenem) Erbgut im Genom von Geschwistern, die ähnliches Erbgut enthalten.

Eusozialität

eu- [gr] = schön, gut

Sozialität [lat] = Gemeinschaft

- mindestens 2 Generationen leben zusammen
- 1 bis wenige fortpflanzende Individuen (Königin)
- sterile Arbeiter helfen bei der Aufzucht der Jungen
- Die meisten Nachkommen wandern nie ab (im Gegensatz z. B. zu Wölfen) und verbringen ihr Leben bei den Eltern

Beispiele: einige Hautflügler (Bienen, Wespen, Ameisen), Termiten, Garnelen und Mulle



Abb. 2: Die Arbeiter einer Nacktmullkolonie kooperieren beim Bau der Gänge nach Art einer Tunnelfräsmaschine mit Förderbandanlage: Das vorderste Tier der Eimerkolonne beißt mit den vier riesig ausgebildeten Schneidezähnen Erdreich los, befördert den Abraum unter seinem Bauch hinweg zum nächsten Tier, das ihn – rückwärts laufend – dem letzten Tier der Kolonne, dem „Kicker“, übergibt und dann über die anderen Tiere hinweg wieder nach vorne kriecht. Der Kicker befördert den Abraum mit den Hinterbeinen in einer Fontäne nach außen (JARVIS & SALE; PENISI & MENDEZ, nach WEHNER & GEHRING 1990).

Eusoziale Gemeinschaften

Eine Sensation war es, als 1981 die Mulle als eusoziale Tiere vorgestellt wurden (vgl. JARVIS 1981). Bisher kannte man nur von den Insekten eusoziale Staaten (vergl. Kasten „Eusozialität“). Aber auch bei den Mullen gibt es nur ein einziges reproduktives Weibchen, die Königin. Mit Abstand ist sie auch das größte Individuum. Sie patrouilliert, zumindest im Labor, ständig durch die Gänge und sorgt für Ordnung in ihrem Staat (Abb. 1). Ob die Königin dies auch im Freiland tut, ist nicht bekannt. Sie ist oft trächtig und sicher nicht immer in der Lage, Patrouillen durchzuführen. Der von der Königin ausgehende soziale Streß hemmt wahrscheinlich die Fortpflanzung der übrigen Kolonienmitglieder. Die Arbeitszuteilung der übrigen richtet sich nach der Körpergröße. Die kleineren und jüngeren Tiere halten das Nest in gutem Zustand, graben neue Gänge und suchen Futter. Die älteren Tiere hingegen scheinen auf den ersten Blick eher inaktiv zu sein. Sie liegen oft dösend im Nest. Kommt jedoch eine Schlange, der gefährlichste Feind der Nacktmulle, so werden die „Alten“ aktiv und bilden eine Bürgerwehr. Es dauert nur wenige Minuten und die bedrohten Röhren sind verschlossen. Bei den Graumullen ist jeweils ein älteres Männchen fortpflanzungsaktiv (König), bei den Nacktmullen sind es mehrere. Insgesamt herrscht unter Nacktmullen starke Inzucht und die einzelnen Tiere sind genetisch sehr einheitlich. Nur Labortiere, die auf Einheitlichkeit gezüchtet wurden, übertreffen die Mulle in dieser Hinsicht (FAULKES et al. 1990, REEVE et al. 1990).

Eusozialität und Evolution

Nicht viele Tierarten leben in eusozialen Verbänden. Bekannte Beispiele dafür sind Bienen, Ameisen und Termiten. Neuerdings wurden auch eusoziale Garnelen entdeckt (DUFFY 1996). Drei Merkmale sind für diese Lebensweise charakteristisch: Zumindest zwei Generationen leben zusammen; nur wenige Individuen pflanzen sich fort; und Individuen ohne eigenen Nachwuchs helfen bei der Aufzucht der Jungen (vergl. Kasten „Altruismus“ und „Eusozialität“; SHERMAN et al. 1992, SEIBT & WICKLER 1989, DUFFY 1996). Hinzu kommt, daß die jungen normalerweise nicht abwandern, sonst könnte man z. B. Wölfe zu den eusozialen Tieren rechnen. Hier wandern aber die Jungtiere ab und bilden eigene Rudel.

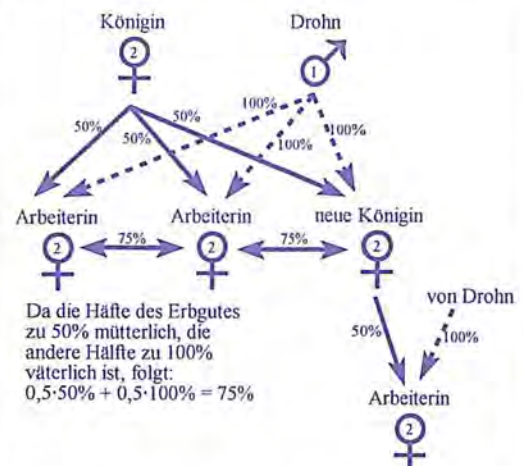
Haplo-Diploidie

Honigbienen (und andere Hautflügler) besitzen einen etwas eigenartig anmutenden Erbgang.

Männliche Bienen (Drohnen) besitzen nur einen Satz Chromosomen (haploid), denn sie gehen aus unbefruchteten Eiern hervor, die ja nur einen Chromosomensatz der Mutter (Königin) enthalten.

Weibliche Bienen (Königinnen und Arbeiterinnen) haben aber den doppelten Satz Erbgut (diploid), denn sie entstehen aus befruchteten Eiern mit je einem Satz Chromosomen vom Vater bzw. von der Mutter.

Daraus ergibt sich folgendes Bild von Verwandtschaftsgraden:



Es erscheint also vorteilhafter, fortpflanzungsfähige Schwestern (75%) als eigene Töchter (50%) aufzuziehen. Dieses Beispiel ist aber ein Spezialfall und gilt nur für haplo-diploide Tiere und wenn die Königin von nur einem Männchen begattet wird, was bei den Honigbienen – wie sich herausstellte – nicht der Fall ist. Bei mehreren Männchen sind die Arbeiterinnen im Mittel weniger miteinander verwandt, da sie mit echten Schwestern zwar zu 75%, mit Stiefschwestern aber nur zu 25% verwandt sind.

Für die DARWINSCHE Theorie werfen die Eusozialität und das dadurch bedingte altruistische Verhalten eine Reihe sehr heikler Probleme auf. DARWIN selbst bezeichnete den Altruismus als „... die eine große Schwierigkeit, die mir zunächst unüberwindbar erschien und tatsächlich tödlich für meine ganze Theorie“ (DARWIN 1859, zit. nach BURDA 1994). DARWIN löste das Problem, indem er annahm, daß die Selektion nicht nur an Individuen, sondern auch an ganzen Familien angreifen kann. Diese Idee wurde nach der Entdeckung der Gene zur Theorie der Verwandtenauslese ausgebaut und zur Sozio-biologie erweitert.

Trotzdem bleibt die Frage: Wie konnte sich Eusozialität im Laufe der Evolution entwickeln? Welche Faktoren sind hinreichende, welche notwendige Ursachen?

Verwandtschaftstheorie (HAMILTON 1964)

Altruistisches Verhalten kommt Verwandten zugute, weil damit eigenes Erbgut indirekt weitergegeben wird. Eine extreme Form von Altruismus ist Eusozialität. Bei der Honigbiene hat HAMILTON dieses Modell quantifiziert. Siehe dazu Kasten „Haplo-Diploidie“.

Festungstheorie (ALEXANDER 1974)

Entwickelte Elternfürsorge, sicheres Nest (für künftige Generationen) und Speicherung von Nahrungsvorräten bedingte die Entstehung der Eusozialität.

Kooperationstheorie (JARVIS & BENNETT 1990, modifiziert von LOVEGROVE 1991)

Durch Kooperation zwischen Verwandten unter schwierigen Umständen (in Trockengebieten) hat sich Eusozialität entwickelt.

Modell Nacktmulle: In Trockengebieten ist die Nahrung weit verteilt. Viele Familienmitglieder erhöhen den Aktionsradius und damit die Fundhäufigkeit der Nahrung.

In der modifizierten Version dieser Theorie werden die „schwierigen Umstände“ genauer gefaßt:

- a) Wie ist die Nahrung tatsächlich verteilt? (Relative Trockenheit, d.h. trotz gleicher Regenmengen kann der Lebensraum – je nach Klima – eine andere Nahrungsverteilung aufweisen. Weit verteilte große Knollen bedingen eher Eusozialität)
- b) Wie ist die Verteilung der Körpergröße und der Stoffwechselrate? (Kleinheit und hohe Stoffwechselrate bedingen eher Eusozialität, da die Tiere ständig auf Nahrung angewiesen sind. Größere Tiere können sich Hungerperioden eher leisten.)

Theorie der phylogenetischen Zwänge

(BURDA 1993)

Modell Mulle: Monogamie (Einehe) und lange Tragzeiten bzw. langes Jugendstadium lassen als extreme Form Eusozialität entstehen.

Verwandtschaftstheorie

Eine der bekanntesten Erklärungen (und ein „Muß“ für alle Biologie-Studenten) ist sicherlich die Verwandtschaftstheorie von William HAMILTON (1964). Er quantifizierte Mitte der sechziger Jahre die genetischen Vor- und Nachteile des Altruismus bei Hautflüglern (Bienen, Wespen, Ameisen). Bei diesen Insekten entwickeln sich die Männchen aus unbefruchteten Eiern, die Weibchen aus befruchteten (vergl. Kasten „Haplo-Diploidie“). Dadurch verteilt sich das Erbgut asymmetrisch auf die jeweiligen Nachkommen. Die Arbeiterinnen sind mit ihren Schwestern (die eventuell Königinnen werden) zu jeweils 75% verwandt. Demzufolge lohnt es sich, sich mehr um die Aufzucht der Geschwister zu kümmern als sich selbst fortzupflanzen, da der Verwandtschaftsgrad mit den eigenen Nachkommen nur 50% beträgt. Diese Theorie hat jedoch ihre Schwachstellen. Die Erklärung faßt nur, wenn man voraussetzt, daß die Königin von nur einem Männchen befruchtet wird, was aber bei z.B. der Honigbiene nicht der Fall ist. Manchmal sind in einem Bienenstock sogar verschieden gefärbte Arbeiterinnen zu finden, je nachdem, von welchem Vater sie stammen. Außerdem sind nicht alle haplo-diploiden Tiere eusozial, denn es gibt viele einzeln lebende Bienen (sog. Solitärbiene). Und nicht alle eusozial lebenden Tiere sind haplo-diploid, wie die Termiten beweisen. HAMILTONS Idee ist also eine „Im-Nachhinein-Erklärung“, die zwar einen vorhandenen Sachverhalt erklärt, aber keine Voraussagen ermöglicht bzw. durch Gegenbeispiele widerlegt wurde. Damit ist sie für die Erklärung einer möglichen Entstehung von Eusozialität wertlos.

Festungstheorie

Der Insektenkundler und Evolutionsbiologe Richard ALEXANDER (1974) war aus den oben genannten Gründen mit der Erklärung für Eusozialität unzufrieden. Seiner Ansicht nach sind es zwei Aspekte der Verhaltensökologie, die eine Erklärung für Eusozialität bieten. Eusoziale Insekten haben eine entwickelte Elternfürsorge. Sie bauen ein sicheres, nach außen abgeschlossenes Nest, in dem Futtervorräte gespeichert werden können. Warum sind dann Vögel oder Säuger nicht eusozial, wenn sie doch auch für den Nachwuchs sorgen und Nester bauen? Vielleicht sind ihre Nester und Nahrungsressourcen zu offen und zu weit voneinander getrennt. ALEXANDER wagte deshalb eine Voraussage: „Der fiktive [eusoziale] Säuger sollte, wie die Termiten, zwar relativ klein und verletzlich sein, allerdings in einem supersicheren, expandierbaren Nest (das auch künftige Generationen unterbringen könnte) – zum Beispiel unter der Erde – leben und dort auch seine Nahrung finden. Eine ausreichende (um die Konkurrenz zwischen Indivi-



Warum ist der Nacktmull nackt?

Im Zusammenhang mit den kuriosen Nacktmullen (*Heterocephalus glaber*) ergibt sich noch ein weiteres Problem, über welches diskutiert wird: die Nacktheit der Nacktmulle. Einige Autoren sehen darin den höchsten Grad der Anpassung unter Tage. Allerdings sind alle anderen unterirdisch lebenden Tiere behaart. Abgesehen von einigen im Wasser lebenden Säugern und Haustieren gibt es auch eine Fledermausart, die unbehaart ist. Die reduzierte Behaarung des Menschen (und von Elefanten) wird ja auch nicht als unterirdische Anpassung erklärt.

Eine genauere Erklärung lautet, die Nacktheit sei eine Bewegungsanpassung, damit die Mulle in den Gängen besser vor- und zurücklaufen können. Aber auch behaarte unterirdisch lebende Tiere können gut vor- und rückwärts laufen. Das Fell eines Maulwurfs (welcher kein Nagetier ist) hat z.B. keinen Strich.

Spekuliert wird auch, ob Nacktheit vielleicht ein Schutz gegen Parasiten sein könnte. Aber es konnte gezeigt werden, daß auch die behaarten Graumulle parasitenfrei sind.

Vielleicht sind die Tiere aber nackt, weil sie eine schlechte Thermoregulation haben und dies in den gleichwarmen Gängen des Baus auch nicht brauchen. Es ist aber sicher eher wahrscheinlich, daß die Tiere aufgrund ihrer Nacktheit eine schlechte Thermoregulation haben.

Nacktheit erscheint manchmal als Mutation auch bei anderen Säugern. Möglicherweise konnten aber nur wenige Tiere wie der Nacktmull den Verlust des Haarkleides (durch ihre Eusozialität) verkraften, und sie wurde durch die Inzucht der Tiere geradezu gefördert und weitergegeben (BURDA 1994). Damit würde die Nacktheit aber gar nicht im Sinne einer Anpassung zu verstehen sein. Zeichnung: Marion HÄBERLE, nach einem Foto von Paul SHERMAN

duen auszuschließen) Nahrungsquelle unter der Erde wird von knollentragenden Kräutern gebildet. [... Dieses Tier], wahrscheinlich ein Nagetier, sollte in einer tropischen Halbwüste leben, wo solche Pflanzen besonders gedeihen.“ (zit. nach BURDA 1996, S. 111) Nach einem solchen Vortrag über Eusozialität meldete sich ein Zuhörer aus dem Auditorium und sagte, daß die Beschreibung perfekt auf den sogenannten Nacktmull passen würde, aber ob der Mull eusozial sei, wüßte er nicht. Er verwies aber ALEXANDER an Jennifer JARVIS, die sich damals mit Nacktmullen beschäftigte.

JARVIS hatte versucht, in einem Labor eine Zucht mit Nacktmullen aufzubauen, um die Stoffwechselphysiologie dieser kuriosen Tiere zu erforschen.

Doch ihre Bemühungen waren frustrierend. In Gefangenschaft pflanzte sich höchstens ein Weibchen pro Kolonie fort. Als JARVIS einen Brief von ALEXANDER bekam, taten sich ihr auf einmal die Augen auf: Die Nacktmulle sind eusozial.

In der Evolutionsbiologie gelten Voraussagen als schwierig. ALEXANDERS Voraussage ist durch ihre (anscheinend) glänzende Bestätigung schon bald Legende geworden, und Karl SIGMUND (1995) schreibt in seinem Buch „Spielpläne“: „... eine glänzende Leistung der theoretischen Biologie vom selben Range wie die Vorhersage des Planeten Neptun durch die Astronomen“ (zit. nach BURDA 1994, S. 19). Doch diese Voraussage wird von BURDA (1994) kritisiert: „Aber was ist da eigentlich bestätigt worden? Das „Festungsmodell“ erlaubt keine Voraussage: Die elterliche Fürsorge und ein sicheres Nest mögen zwar Voraussetzungen für die Entstehung bzw. Erhaltung der Eusozialität sein, bestimmt sind sie jedoch keine hinreichende Voraussetzung und schon gar nicht die Ursache oder der Auslöser der Eusozialität, für die sie, nach der glänzenden Bestätigung von ALEXANDERS Voraussage, gehalten wurden. [Denn] Nacktmulle sind nicht die einzigen unterirdisch lebenden Nagetiere. Mindestens 150 von 1700 Nagetierarten [leben streng unterirdisch]. Sie verlassen kaum ihre nach außen abgeschlossenen Gangsysteme, und sie finden ihre Nahrung ausschließlich unter Tage. Und trotzdem sind die meisten Einzelgänger. In der Tat, wie Eviatar NEVO (1979, NEVO & REIG 1989), Evolutionsbiologe aus der Universität Haifa, zeigte, fördern die ökologischen Bedingungen im unterirdischen Ökotope Konkurrenz, Territorialität und Unduldsamkeit eher als Vergesellschaftung“ (zit. nach BURDA 1994, S. 19).

Kooperationstheorie

Da also auch ALEXANDER nicht den Kern des Problems trifft, wie die Eusozialität bei Nacktmullen entstanden ist, wurde von JARVIS & BENNETT (1990) eine andere Erklärung vorgeschlagen. Während die unterirdische Lebensweise allen Sandgräbern gemeinsam ist, scheint das Habitat (Lebensraum) bezüglich der Eusozialität eine Rolle zu spielen. Nacktmulle leben in der Trockensavanne. Die knollentragenden Kräuter sind über eine viel größere Fläche verteilt und die Knollen sind in der Regel größer, als dies in feuchteren Regionen der Fall ist. Weil unterirdisch lebende Nagetiere ihre Nahrung nur per Zufall finden, müssen sie in trockenen Gebieten natürlich mehr graben. Für viel Arbeit braucht man auch viele Arbeiter. Ist eine Knolle oder Knollengruppe aber erst einmal entdeckt, kann sie viele Arbeiter für längere Zeit ernähren.

Wenn die Theorie vom passenden Habitat stimmt, dann müssen auch andere unterirdisch lebende Nagetiere, die unter ähnlichen ökologi-

schen Bedingungen leben, eusozial sein. Zunächst konnte dies auch an den Damara-Graumullen in Südafrika bestätigt werden. Auch diese leben eusozial, doch dann zeigten sich bei dieser Theorie Schwachstellen. Die außerhalb von Wüstengebieten lebenden Hottentotten- und Natal-Graumulle sind ebenfalls sozial, vielleicht sogar eusozial. Dahingegen leben die großen Sandgräber (*Bathergus*), ebenfalls in den Trockengebieten Südafrikas, einzeln. Außerdem gibt es in den Halbwüsten des Nahen Ostens unterirdisch lebende Blindmäuse (*Spalax*), die Einzelgänger sind. Von der Kooperationstheorie konnte außerdem nicht vorausgesehen werden, daß Sambische Kleingraumulle, die in relativ feuchten Gegenden mit kleinen knollentragenden Kräutern leben, eusozial sind.

Diese Befunde erfordern eine modifizierte Kooperationstheorie. Anscheinend spielen energetische Zwänge eine Rolle. So haben LOVEGROVE & WISSEL (1988) ein mathematisches Modell entwickelt, welches diese Widersprüche auszuräumen scheint. Ob eusozial oder nicht, entscheidet sich nicht nur an der Verteilung der Nahrungsquellen, sondern auch an der Körpergröße und Stoffwechselrate der Tiere, sowie der relativen Trockenheit des Habitats. Das heißt, die Tiere sollten eusozial sein, wenn die Knollen aufgrund der Trockenheit weit verteilt sind und wenn die Tiere relativ klein sind und damit eine höhere Stoffwechselrate haben. Es gibt nun eine Art eines Riesengraumull (*Cryptomys mehowi*), der in feuchten Regionen lebt. Diese Art wurde nun zum Prüfstein für die Kooperationstheorie. JARVIS sagte voraus, daß dieser Riesengraumull wahrscheinlich weniger sozial oder einzelgängerisch lebt. Aber auch diese Vorhersage war falsch. Riesengraumulle sind eusozial (BURDA & KAWALIKA 1993).

Die Kooperationstheorie verwechsle – so BURDA (1996) – Qualität (sozial – eusozial) mit Quantität (Gruppengröße). Sie erkläre nur, wieso für eine große Gruppe die kooperative Nahrungssuche vorteilhafter ist, sage jedoch nichts darüber aus, warum die Gruppe eusozial ist. Insgesamt scheint also auch die Kooperationstheorie „aus dem Rennen“ zu sein.

Möglicherweise aber, so ein Einwand, spiegelt die Eusozialität die klimatischen Verhältnisse, unter denen sich die Mulle entwickelt haben, wider. Die Eusozialität der Riesengraumulle müßte sich dann in Trockengebieten entwickelt haben. Später sind die Riesengraumulle in feuchtere Regionen eingewandert und haben ihre Eusozialität beibehalten. Dieser Einwand läßt sich aber über chromosomale Untersuchungen widerlegen. Tiere in Trockengebieten haben fast immer eine höhere Chromosomenzahl als Verwandte in feuchteren Regionen. Ein Beispiel ist *Spalax ehrenbergi*, ein unterirdisch lebendes Nagetier aus Israel. Chromosomenuntersuchungen zeigten, daß die Anzahl der diploiden Chromosomen mit der Aridität (Trockenheit) der

Umwelt ansteigt. Im Norden des Landes haben die Tiere den diploiden Satz $2n = 52$, weiter südlich $2n = 58$ und ganz im Süden $2n = 60$ (NEVO 1979). Wäre nun die Eusozialität des Riesengraumulls in Trockengebieten entstanden, so wäre im Verhältnis zu anderen *Cryptomys*-Arten mit einer großen Anzahl diploider Chromosomen zu rechnen. Aber der Riesengraumull hat die niedrigste Chromosomenzahl aller Mulle überhaupt ($2n = 40$) und stammt somit nicht von in Trockengebieten lebenden Mullen ab. Damit wäre auch dieser Einwand widerlegt (BURDA & KAWALIKA 1993, BURDA 1994, 1996).

Theorie der phylogenetischen Zwänge

Mulle haben eine für Nagetiere ungewöhnlich lange Tragzeit, auch das Jugendstadium dauert relativ lange. Die Mütter sind wie die Jungtiere auf die Versorgung durch andere Familienmitglieder angewiesen. Möglicherweise stand am Anfang des hypothetischen Prozesses hin zur Eusozialität die Monogamie (Einehe), denn alle eusozialen Mulle sind monogam bzw. einige polyandrisch. Monogamie ist zwar im Tierreich eher selten, aber nicht außerordentlich. Vielleicht, so BURDA (1994, 1996), ist die Eusozialität der Mulle lediglich eine extreme Ausprägung der Monogamie. Auch bei anderen monogamen Tieren verbleiben Jungtiere erst einmal im Elternnest und helfen bei der Aufzucht jüngerer Geschwister. Dann wandern sie aber ab und bilden eigene Familien. Bei den Mullen unterbleibt dies jedoch nach bisherigen Erkenntnissen in der Regel (JARVIS et al. 1994). Die Frage bleibt: Wieso? Somit klärt auch dieser Ansatz die Entstehung der Eusozialität nicht. Er bringt wieder kaum mehr als Rahmenbedingungen für die Entstehung von Eusozialität. Andere Autoren vertreten sogar die Auffassung, daß die lange Trag- und Entwicklungszeit nicht eine Ursache, sondern eine Konsequenz der Eusozialität sei. „In der Sicherheit des Familiennestes kann man sich ein langsames Heranreifen gönnen!“ (zit. nach BURDA 1994, S. 23)

Bewertung und Ausblick

Zum Abschluß möchte ich nochmals BURDA (1996) zu Wort kommen lassen: „Es ist schon zu einem Sport der „Mullologen“ geworden, nach einer Erklärung für die Eusozialität zu suchen. Bei der Beantwortung der Fragen „Warum?“, „Wozu?“ werden oft die Funktion, Ursache, Konsequenzen und Korrelationen verwechselt oder gleichgesetzt. Es bleibt immer nur bei Gedankenexperimenten, die schnell als Spekulationen abgewertet werden können“ (BURDA 1996, S. 23).

Trotz all der genannten Schwierigkeiten, Eusozialität zu erklären, bzw. aus einem evolutiven Pro-

Das Grundtypmodell (SCHERER 1993)

Definition

- Zwei Arten, die durch zwischenartliche Kreuzungen miteinander verbunden sind, gehören zu einem Grundtyp.
- Zwei Arten, welche mit einer dritten Art durch Kreuzungen verbunden sind, gehören zum gleichen Grundtyp.

Folgerungen und Anwendungen

- Die Grundtypkategorie liegt in der Regel auf Gattungs- bis Familien-niveau
- Verschiedene Grundtypen sind durch Merkmalskomplexe klar von einander getrennt.
- Es erweist sich als schwierig, die zu einem Grundtyp gehörenden Arten im Rahmen einer „Stammbaum-Phylogenie“ anzuordnen. Stattdessen können eher „Stammbüsche“ mit vielfältigen Überkreuzungen angenommen werden.
- Die Verteilung von Merkmalen auf die Arten eines Grundtyps läßt die Deutung zu, daß die hypothetischen Stammformen polyvalent waren. Die Differenzierung in die heutige Artenvielfalt ist vermutlich durch mikro-evolutive Vorgänge (inklusive Speziation) abgelaufen. Die heutigen Arten würden demnach über ein tendenziell geringeres Variationspotential als ihre Ahnen verfügen.

Beispiele für beschriebene Grundtypen

- Streifenfarngewächse (Aspleniaceae)
- Weizenartige (Triticeae)
- Kernobstgewächse (Maloideae)
- Entenvögel (Anatidae)
- Fasanenartige (Phasianidae)
- Hundartige (Canidae)
- Pferdartige (Equidae)

zeß herzuleiten, wird z.B. von WEHNER & GEHRING (1990) an der Verwandtschaftstheorie von HAMILTON festgehalten. Sie schreiben außerdem: „Alle Staaten der Hymenopteren (Hautflügler) und Termiten sind Familienverbände, die sich aus den Brutpflegebeziehungen solitärer Verwandter entwickelt haben“ (WEHNER & GEHRING 1990, S. 489). Es ist jedoch nach wie vor schwierig, das Komplexe aus dem Einfachen herzuleiten; das Umgekehrte erscheint oft einfacher. Was spricht aber gegen den Gedanken, daß nicht die solitären, sondern die eusozialen Arten am Anfang standen? Die einzeln lebenden Arten wären dann durch Degeneration (auf mikroevolutiver Ebene) aus den eusozialen hervorgegangen, nicht umgekehrt (vgl. Kasten „Grundtypmodell“). Tatsächlich werden aber alle Übergangsstufen, die von solitär zu eusozial bei den Insekten existieren, evolutionstheoretisch in der Richtung solitär → (eu)sozial gedeutet. Diese Deutung ist aber nur eine evolutionstheoretisch begründete Vermutung bzw. Forderung, die aber keineswegs zwingend ist. Denn tatsächlich vorkommende Zwischenstufen belegen, für sich gesehen, noch keine Richtung.

Die Diskussion der Entstehungstheorien von Eusozialität hat gezeigt, daß alle theoretischen Modelle ihre jeweiligen Schwachstellen haben. Auch

empirisch hat sich keines von ihnen bewährt. Ursache und Konsequenz werden zu leicht verwechselt oder gleichgesetzt. Die eigentliche Ursache für Eusozialität ist nach wie vor unbekannt.

Dank

Danken möchte ich Stephan MARHOLD (Frankfurt a. M.) für die kritische Durchsicht des Manuskripts und Prof. Hynek BURDA (Essen) für ergänzende Anmerkungen.

Literatur

- ALEXANDER RD (1974) The evolution of social behavior. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5, 325-383.
- BURDA H (1994) Eine perfekte Familie im Untergrund. Auf der Suche nach der Erklärung für die Eusozialität der Mulle. *Forschung Frankfurt* 3, 16-27.
- BURDA H (1996) Eine perfekte Familie im Untergrund. *Biol. in unserer Zeit* 26, 110-115.
- BURDA H & KAWALKA M (1993) Evolution of eusociality in the Bathyergidae. *Naturwissenschaften* 80, 235-237.
- FAULKES GC, ABBOTT DH & MELLOR A (1990) Investigation of genetic diversity in wild colonies of naked mole-rats (*Heterocephalus glaber*) by DNA fingerprinting. *J. Zool. London* 221, 87-97.
- HAMILTON WD (1964) The genetical evolution of social behavior. I, II. *J. Theor. Biol.* 7, 1-52.
- JARVIS JUM (1981) Eusociality in a Mammal: Cooperative Breeding in Naked Mole-Rat Colonies. *Science* 212, 571-573.
- JARVIS JUM & BENNET NC (1990) The evolutionary history, population biology, and social structure of African mole-rats: Family Bathyergidae. In: NEVO E & REIG OA (eds) *Evolution of Subterranean Mammals at the Organismal and Molecular Levels*. New York, Wiley-Liss, 97-128.
- LOVEGROVE BG (1991) The evolution of eusociality in mole-rats (Bathyergidae): a question of risks, numbers, and costs. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28, 37-45.
- LOVEGROVE BG & WISSEL C (1988) *Oecologia* 74, 600-606.
- NEVO E (1979) Adaptive Convergence and Divergence of Subterranean Mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10, 269-308.
- NEVO E & REIG OA (eds, 1990) *Evolution of Subterranean Mammals at the Organismal and Molecular Levels*. New York, Wiley-Liss, 97-128.
- REEVE HK, WESTNEAT DF, NOON WA, SHERMAN PW & AQUADRO CF (1990) DNA fingerprinting reveals high levels of inbreeding in colonies of the eusocial naked mole-rat. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87, 2496-2500.
- SCHERER S (1993) Basic types of life. In: Scherer S (Hg) *Typen des Lebens*. Berlin, S. 11-30.
- SEIFT U & WICKLER W (1989) *Soziale Spinnen*. Spektrum Wissensch. 12, 72-83.
- SHERMAN PW, JARVIS JUM & BRAUDE SH (1992) Die enge Gemeinschaft der Nacktmulle. *Spektrum Wissensch.* 10, 90-98.
- SIGMUND K (1995) *Spielpläne: Zufall, Chaos und die Strategien der Evolution*. Hamburg.
- WEHNER R & GEHRING W (1990) *Zoologie*. Thieme Verlag, Stuttgart, New York. 22. Auflage.