

Explosive Artbildung bei ostafrikanischen Buntbarschen ¹

von Georg Menting, Lippstadt

Die ostafrikanischen Seen sind für ihre große Artenvielfalt an endemischen Buntbarschen (Cichliden) berühmt. Geologische Indizien sprechen dafür, dass sich die Bildung neuer Arten außerordentlich rasch vollzogen haben muss. Die in Rede stehende Zeiträume von wenigen Hunderttausend Jahren, ja zum Teil wohl nur Jahrtausenden, stellen eine große Herausforderung für die Evolutionsbiologie dar. Bislang liegt noch keine überzeugende Erklärung vor, doch zeichnet sich ab, dass besondere genetische Voraussetzungen vorliegen.

1. Einführung

Nach der klassisch-darwinistischen Evolutionslehre vollzieht sich die Artbildung in winzigen Schritten und unermesslich langen Zeiträumen. Für CHARLES DARWIN war der evolutive Wandel daher ein Prozess, der sich der direkten Beobachtung entzieht. Dies wird durch das folgende Zitat aus dem vierten Kapitel seines berühmten Werkes »Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl« eindrücklich belegt:

»Man kann im bildlichen Sinne sagen, die natürliche Zuchtwahl sei täglich und stündlich dabei, überall in der Welt die geringsten Veränderungen aufzuspüren und sie zu verwerfen, sobald sie schlecht sind, zu erhalten und zu vermehren sobald sie gut sind; (...) Wir sehen nichts von dieser langsam fortschreitenden Veränderung, bis der Finger der Zeit selbst anzeigt, daß ein Zeitalter abgelaufen ist, und selbst dann noch ist unsere Einsicht in die vergangene geologische Epoche so schwach, daß wir höchstens bemerken, wie verschieden die bestehenden Lebensformen von denen der Vergangenheit sind« [1].

Beispielsweise soll bei den Darwinfinken, dem Musterfall für eine *adaptive Radiation*, die Artbildung mindestens ein bis fünf Millionen Jahre gedauert haben. In diesem, gemessen an bisherigen darwinistischen Maßstäben, sogar relativ kurzen Zeitraum, sollen sich wegen des permanenten Drucks innerartlicher Konkurrenz aus einer ursprünglich einheitlichen Stammart durch Anpassung an verschiedenste Nahrungsquellen die heute lebenden vierzehn Arten von Darwinfinken entwickelt haben [vgl. 2].

Entgegen DARWINS Annahme eines unmerklich verlaufenden Wandels liegen heute eine Vielzahl von Untersuchungen vor, in denen Selektionsvorgänge beschrieben werden, die von den Forschern selbst verfolgt werden konnten und die darauf hindeuten, dass es für den evolutiven Wandel keine erdgeschichtlichen Spannen braucht [3]. Gerade für die Darwinfinken wurde nachgewiesen, dass sich ihre Schnabelgrößen in Abhängigkeit von den jeweiligen Umweltbedingungen in nur wenigen Generationen verändern [4]. Es gibt allerdings erheblich eindrucksvollere Beispiele für die Schnelligkeit evolutiver Prozesse als die Darwinfinken der Galàpagos-Inseln. An erster Stelle sind hier die Buntbarsche der ostafrikanischen Seen zu nennen.

¹ Aktualisierte Fassung eines ursprünglich in der Naturwissenschaftlichen Rundschau (08/2001) veröffentlichten Beitrages.



Abb. 1: Beispiele für die morphologische Vielgestaltigkeit von endemischen Buntbarschen aus dem Tanganjika-See: Von links nach rechts: *Xenotilapia ochrogenys*, *Neolamprologus longior* und *Eremodus caynostictus* [Photos W. STAECK].

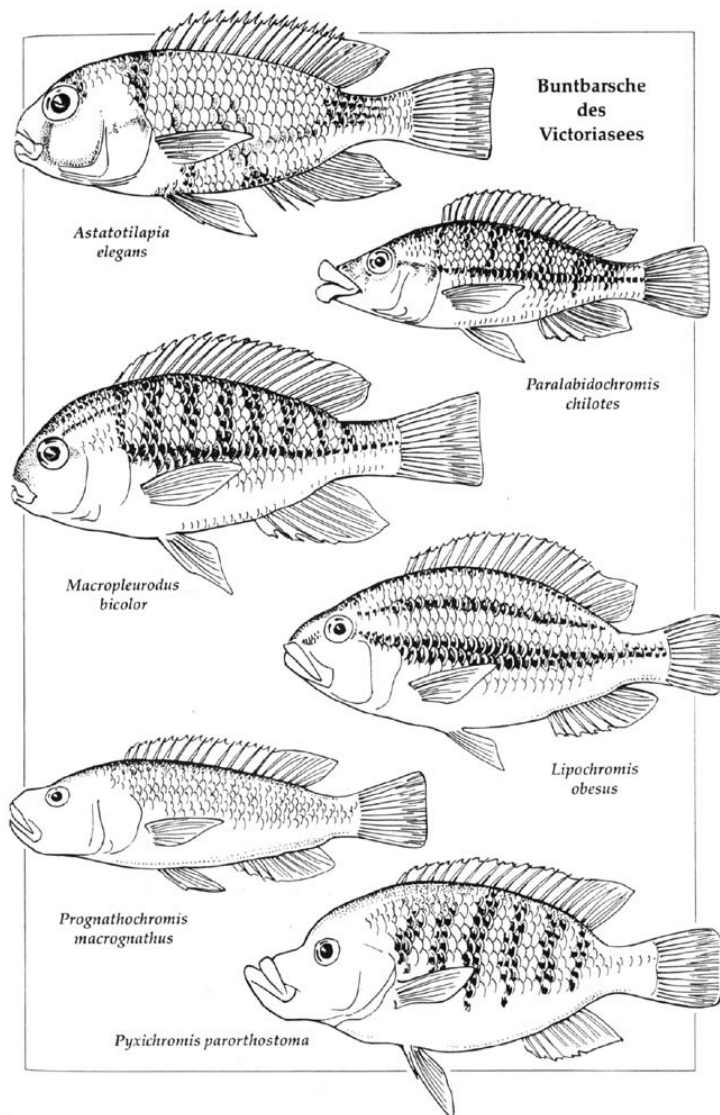


Abb. 2: Unterschiedliche Ökologie von Buntbarschen: *Astatotilapia elegans*, Lake George, unspezifischer Typ; alle übrigen aus dem Viktoria-See: *Paralabidochromis chilotes*, großes Maul mit wulstigen Lippen, Insektenfresser; *Macrolepodus bicolor*, kleines Maul, zermalmt mit seinen kieselsteinförmigen Schlundzähnen Schnecken und andere Mollusken; *Lipochromis chromisobesus*, von klobiger Form, Maul leicht vergrößert, frisst die Jungen anderer Fischarten; *Prognathochromis macrognaathus*, schlanker hechtförmiger Körper, übergroßes Maul, spitze Zähne, Fischfresser; *Pyxichromis parorthostoma*, gedrungener Kopf, nach oben gewölbtes Maul mit wulstigen Lippen, Spezialisierung noch unbekannt. Aus [37].

2. Buntbarsche - ein Paradebeispiel für rasche Artenbildung

Die Buntbarsche der drei großen ostafrikanischen Seen sind schon seit langem für ihre enorme Artenvielfalt und ihre besonders rasche Artaufspaltung bekannt. Mit mehr als 1.500 Arten in etwa 150 Gattungen sind sie die bei weitem erfolgreichste Tiergruppe bei der Besiedlung der ostafrikanischen Seen und stellen darüber hinaus eines der eindrucklichsten Beispiele für eine adaptive Radiation innerhalb der Wirbeltiere dar [5, 6]. Nicht nur im Vergleich zu den Darwinfinken nimmt ihre Artenfülle und ihre Evolutionsgeschwindigkeit geradezu »monströse Dimensionen« [7] an. Auch nach Einschätzung des Evolutionstheoretikers GORDON R. TAYLOR sind die Artbildungsprozesse bei Buntbarschen gemessen an den bisherigen evolutionären Maßstäben völlig »außer Rand und Band« geraten [8].

Neuere Untersuchungen kommen sogar zu dem Ergebnis, dass nur wenige 1.000, wenn nicht gar wenige 100 Jahre ausreichen, um eine Vielzahl verschiedener Buntbarscharten entstehen zu lassen [9, 10]. Die Radiation der ostafrikanischen Buntbarsche entwickelt sich daher zunehmend von einem eindrucksvollen Beispiel zu einem großen Problemfall für die Evolutionsbiologie.

Im Folgenden soll zunächst die beeindruckende Morphologie und Ökologie der ostafrikanischen Buntbarsche beschrieben werden. Daran anschließend wird der derzeitige Forschungsstand bezüglich der explosiven Artbildungsprozesse bei diesen Fischen dargestellt. Abschließend sollen neue Ansätze zur Erklärung dieses erstaunlichen Evolutionsprozesses diskutiert werden.

3. Morphologie, Ökologie und Verhalten der ostafrikanischen Buntbarsche

Im traditionellen zoologischen System nehmen die Buntbarsche als Cichlidae den Rang einer Familie ein. Von den echten Barschen unterscheiden sie sich durch den Bau der Schlundknochen und die Ausbildung der Nasenöffnung [11]. Die Cichliden sind kleine bis mittelgroße Süßwasserfische der Tropen und Subtropen. Unter den Aquarianern gelten sie wegen ihrer eindrucklichen Balz- und Brutpflegepraktiken als beliebte, wenn auch nicht ganz unkomplizierte Aquarienfische [12]. Die morphologischen Unterschiede der Buntbarsche, ihre Farbenpracht und insbesondere ihre ökologischen Spezialisierungen sind von beeindruckender Vielfalt (vgl. **Abb. 1**). Mindestens ebenso beeindruckend ist ihre Anpassungsfähigkeit an extreme Lebensräume, wie nährstoffarme sowie humus- oder salzreiche Gewässer [13]. Zu den morphologischen Besonderheiten der Buntbarsche, die eine besonders feine ökologische Einnischung ermöglichen, gehören zwei Paar funktionell voneinander unabhängige Kiefer. Diese als Maul- und Schlundkiefer (›pharyngeal jaw‹) bezeichnete Ausstattung gilt als ›Schlüsselerfindung‹ der Evolution der Buntbarsche und ermöglicht in Zusammenhang mit vielfältig angepassten (und anpassungsfähigen) Mund- und Zahnformen die Spezialisierung der Buntbarsche auf unterschiedlichste Ernährung. Buntbarsche leben von organischem Abfall, Plankton, Algen, Insekten, Garnelen, Fischen, Fischlarven, Mollusken und sogar Blättern (vgl. **Abb. 2**).

Manche haben ganz ungewöhnliche Fressgewohnheiten entwickelt: Schuppenfresser mit links oder rechts schiefem Maul raspeln beispielsweise, indem sie sich

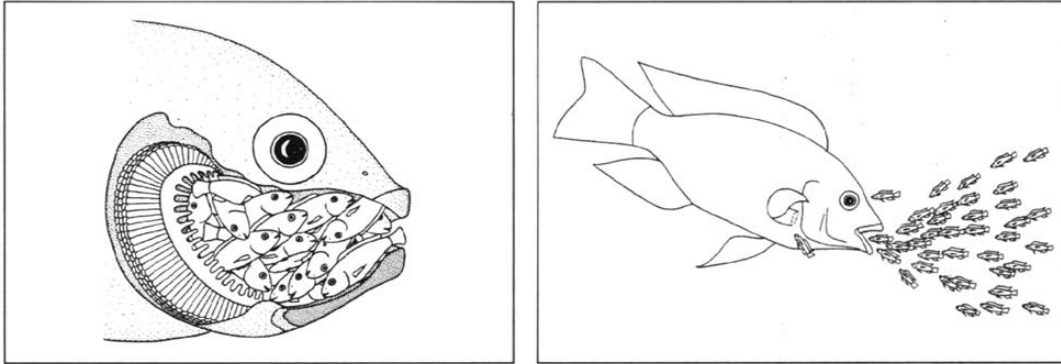


Abb. 3: Das hochentwickelte Brutpflegeverhalten gilt als eine der Ursachen für den evolutionären Erfolg der Buntbarsche. Links: Weibchen von *Tropheus duboisi* aus dem Tanganjikasee bei der Bewachung von Jungfischen [Photo W. Staeck]. – Mitte und rechts: Maulbrütendes Buntbarschweibchen der Gattung *Oreochromis* (früher *Tilapia*) mit gutentwickelten Jungen im Maul und beim Einsammeln der Brut [aus 14].

anderen Buntbarschen von hinten nähern, aus deren Flanke rasch ein Maul voll Schuppen ab. Die Schuppen werden aber nicht gleich verspeist, sondern von den Schlundkiefern wie die Seiten eines Buches zu einem hochwertigen Proteinpaket gestapelt und erst dann heruntergeschluckt [6]. Daneben gibt es Flossenbeißer, die sich von den Flossen anderer Buntbarsche ernähren. Vertreter einer besonders ›schrecklichen‹ Art (*Dimidiochromis compressiceps*, früher *Haplochromis*) schießen auf größere Fische los, schnappen zu, verschwinden und lassen eine leere Augenhöhle bei ihrem Opfer zurück. Diese erstaunliche Verhaltensweise von *Dimidiochromis compressiceps* war zunächst umstritten, weil sie nur durch die Berichte einheimischer Fischer belegt war. Durch Beobachtungen an Aquariensexemplaren konnte jedoch bestätigt werden, dass ein solch bizarrer Augenbeißer tatsächlich existiert [14]. Nach Auffassung von WOLFGANG STAECK [11] macht die Augenräuberei allerdings nur einen Teil seines Nahrungserwerbs aus.

Zu den ebenfalls seltsamen, aber eher sympathischen Merkmalen der Buntbarsche gehört die Gewohnheit vieler Arten, zunächst die befruchteten Eier während der Entwicklung und später die Jungen zum Hüten oder bei Gefahr im Maul umherzutragen (vgl. **Abb. 3**). Einige Arten sind sogar Brutschmarotzer, die ihre Eier oder Jungen – ähnlich wie die Kuckucke bei den Vögeln – anderen Buntbarsch-Eltern ›unterschmuggeln‹ [6]. Darüber hinaus gibt es auch so genannte Pädophagen, die sich auf das Rauben von Eiern oder jungen Fischen aus dem Maul anderer Buntbarsche spezialisiert haben. Einige von diesen Brutfresserarten haben dabei die Technik entwickelt, die maulbrütenden Weibchen im Kopfbereich zu rammen. Von anderen, ›maulumstülpenden‹ Pädophagen wird sogar angenommen, dass sie die Brut der maulbrütenden Buntbarsche aussaugen [15]. Die ausgeklügelten Fresstechniken

dürfen jedoch nicht darüber hinwegtäuschen, dass Buntbarsche trotz aller Spezialisierung auch Nahrungsgeneralisten geblieben sind, das heißt bei entsprechendem Nahrungsangebot problemlos in der Lage sind, fast alles zu fressen was vorhanden ist [16]. Die Anpassungsfähigkeit der Buntbarsche geht dabei im Einzelfall so weit, dass je nach vorherrschendem Nahrungsangebot individuell die Form der Zähne ausgebildet wird [6].

Buntbarsche gelten als ausgesprochen intelligente Fische. Die Einheimischen nennen sie »die Schlaunen«, weil sich Buntbarsche zum Beispiel in den Sand eingraben, um den Netzen zu entgehen oder sich bei der Beutejagd tot stellen, das heißt auf der Seite liegend im Wasser treiben, bis eine nichtsahnende Beute naht [vgl. 8]. Auch der Verhaltensforscher KONRAD LORENZ, der das Verhalten von Buntbarschen in Aquarien studierte, berichtet von der erstaunlichen Fähigkeit der Buntbarsche, Probleme zu lösen: Lorenz hatte einen männlichen Buntbarsch (*Hemichromis bimaculatus*) dabei beobachtet, wie er ein ausgerissenes Junges mit seinem Maul einfieng, um es zu seiner Mutter zurückzubringen. Kurze Zeit vorher hatte Lorenz das Buntbarschmännchen allerdings mit einem fetten Wurm gefüttert, der so groß war, dass er nicht gleich heruntergeschluckt werden konnte. Der Buntbarsch hatte nun ein Problem, nämlich zwei Dinge gleichzeitig im Maul, von denen er eines schlucken und eines sorgfältig behüten musste. Nach einer Pause von einigen Sekunden, in denen er das Maul nicht bewegte und die er gewissermaßen zum »Nachdenken« brauchte, spuckte er beide wieder aus, verschlang ohne Hast den Wurm und nahm dann den jungen Fisch, um ihn zur Mutter zu bringen [17]. Ferner ist bekannt, dass Buntbarsche über ausgefeilte Kommunikationssysteme verfügen, die unter anderem auf spezifischen Veränderungen der Körperfärbung, der Flossenstellung und sogar der Erzeugung von Tönen basieren. Dies hängt vermutlich mit ihrem ausgeprägten Sozialverhalten und der Eigenart vieler maulbrütender Cichliden zusammen, dass sie im Prinzip über eine innere Befruchtung verfügen, die unter anderem ein komplexes Balzverhalten voraussetzt [vgl. 11, 16]. Das Maulbrüter-Männchen trägt auf seiner Brustflosse gelbe Punkte, die das Weibchen für Eier hält und einzusammeln versucht. Dabei nimmt es das Spermium auf, so dass die Eier im Maul befruchtet werden.

4. Artbildungsprozesse der Buntbarsche in den ostafrikanischen Seen

Die großen ostafrikanischen Seen (Tanganjika-, Viktoria- und Malawi-See) beherbergen jeweils mehrere Hundert Arten von Buntbarschen, die zum weitaus überwiegenden Teil endemisch sind, also ausschließlich in dem jeweiligen See vorkommen (vgl. **Abb. 4**). Daraus kann man ableiten, dass die Entstehung dieser Buntbarscharten nicht länger zurückreichen kann als das Alter beziehungsweise die letzte Austrocknungsphase der verschiedenen Seen. Tatsächlich unterlagen die Wasserspiegel in der Vergangenheit starken Schwankungen. Im Folgenden wird dies für die drei großen ostafrikanischen Seen im Zusammenhang mit den Artbildungsprozessen der Buntbarsche vorgestellt [vgl. 5, 6, 13]:

Für den *Tanganjika-See*, den mit 1.500 m tiefsten und circa 10 Millionen Jahren ältesten der drei großen ostafrikanischen Seen, wird angenommen, dass der Wasserspiegel vor 75.000 bis maximal 200.000 Jahren für einen Zeitraum von mindestens 10.000 Jahre um 600 m tiefer lag als heute. Während dieser Zeit soll der See aus drei voneinander getrennten Becken bestanden haben. Die Isolation der damals

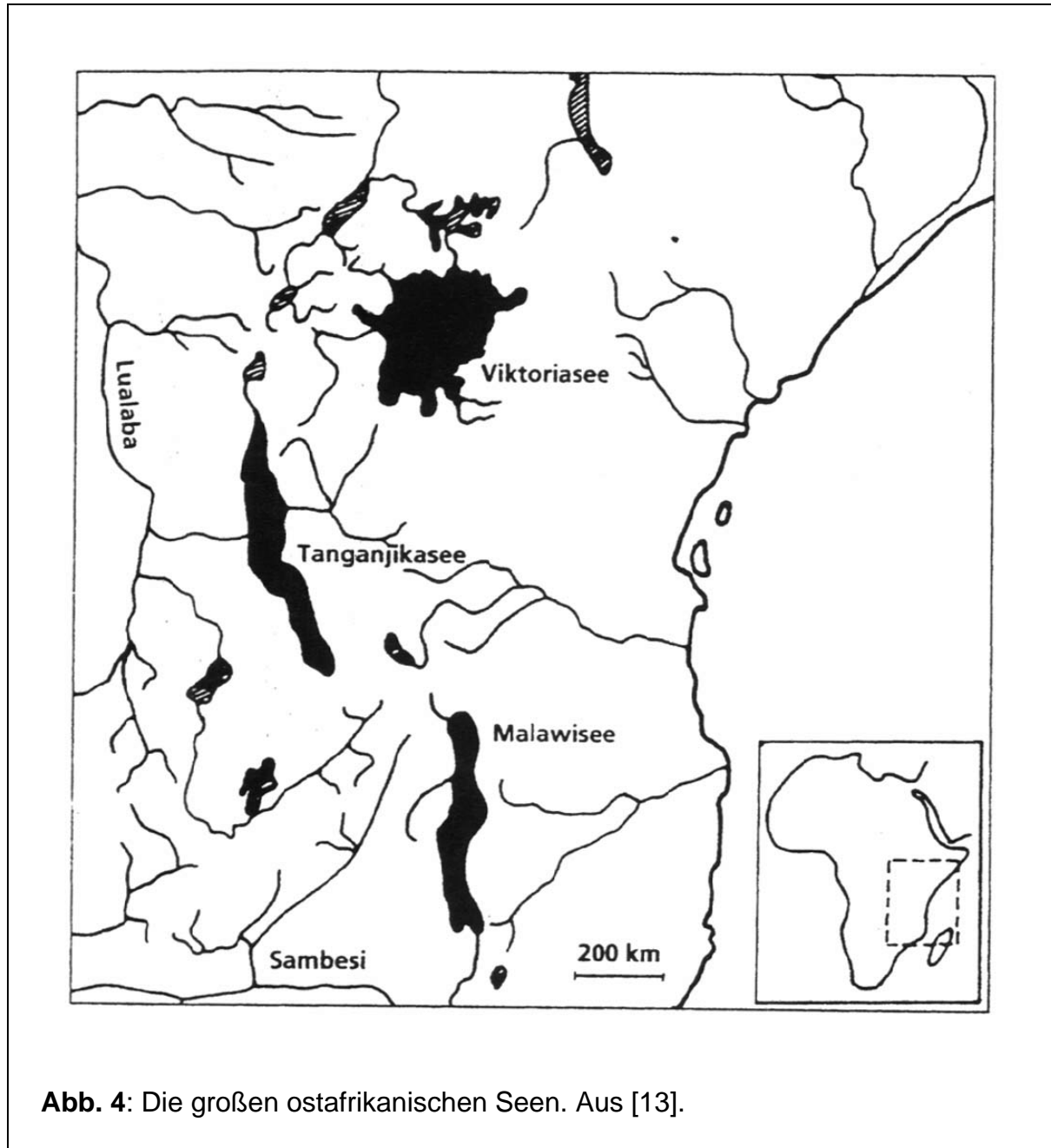


Abb. 4: Die großen ostafrikanischen Seen. Aus [13].

vorhandenen Buntbarschpopulationen soll dabei eine beschleunigte Evolution und damit die große Artenvielfalt der Buntbarsche in diesem See verursacht haben, wobei einige Autoren davon ausgehen, dass der Evolutionsprozess durch eine mehrmalige Wiederholung des Absenkungsprozesses beschleunigt wurde. Dieses Modell der Artbildung entspricht der von der neodarwinistischen Evolutionslehre für die Tierwelt generell angenommenen »allopatrischen Speziation«, das heißt der Bildung von Arten durch räumliche Trennung (Separation). Die zeitweise genetisch und ökologisch isolierten Populationen sollen nach dem Wegfall der geographischen Barrieren (in diesem Fall durch das Steigen des Wasserspiegels) so unterschiedlich geworden sein, dass sie sich nicht mehr fruchtbar fortpflanzen konnten. Heute leben im Tanganjika-See etwa 200 Buntbarscharten (in 49 Gattungen), von denen über 97 % en-

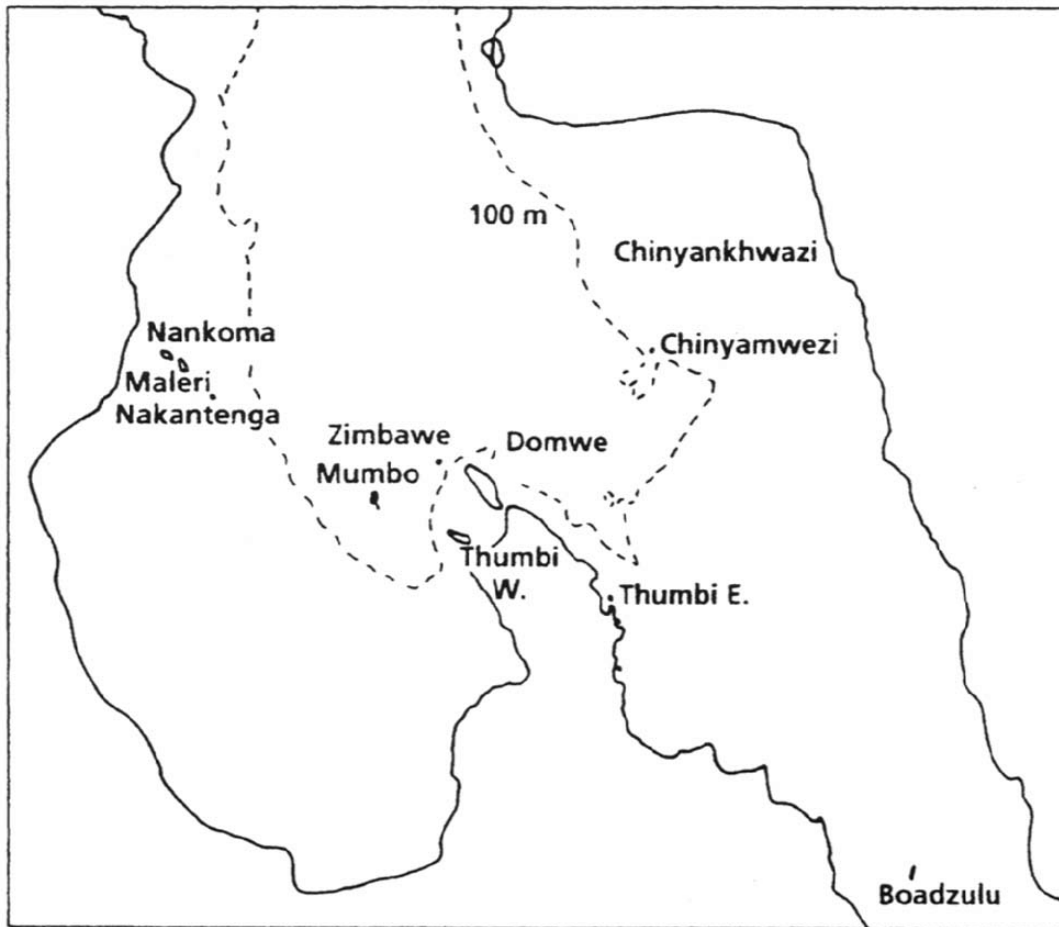


Abb. 5: Unterschiedliche Wasserstände des Malawi-Sees. Die gestrichelte 100 m-Linie gibt den ungefähren Umriss des Sees beim letzten größeren Absinken des Wasserspiegels vor 200 Jahren wieder. Nach [9] aus [13].

demisch sind. Die im Vergleich zu den anderen beiden großen ostafrikanischen Seen relativ lange Evolutionsgeschichte spiegelt sich darin wider, dass die Morphologie, die Ökologie und das Verhalten der Buntbarsche des Tanganjika-Sees gegenüber den Buntbarschen der anderen Seen die meisten Unterschiede aufweist. Vor dem Hintergrund bisheriger evolutionärer Maßstäbe muss der für die Entwicklung der Artenvielfalt im Tanganjika-See benötigte Zeitraum jedoch als relativ kurz bezeichnet werden.

Der *Viktoria-See* ist der größte, mit nur maximal 80 m Tiefe der flachste und mit einem Alter von ca. 250.000 bis 750.000 Jahre zugleich der jüngste der ostafrikanischen Seen. Bisher war man davon ausgegangen, dass der See während der letzten Eiszeit einen sehr niedrigen Wasserstand erreichte. Der Fischbestand soll während der Absenkung des Wasserspiegels in mehreren abgegrenzten Lachen über-

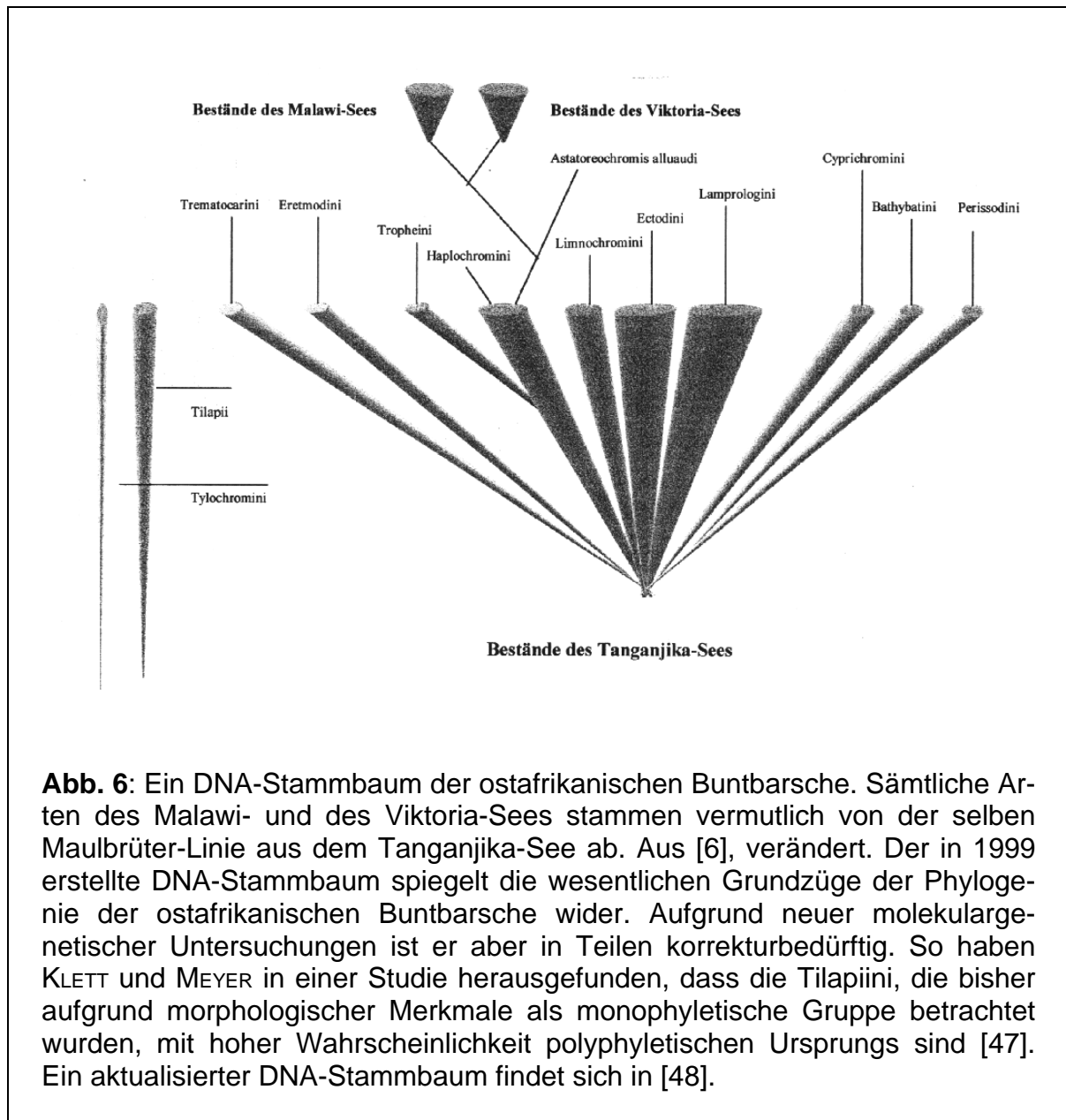
lebt und sich, ähnlich wie beim Tanganjika-See, in diesen Lachen getrennt voneinander zur heutigen Artenvielfalt entwickelt haben. Die weitgehend endemische Buntbarschfauna des Viktoria-Sees umfasst mehr als 500 Arten in etwa acht Gattungen. Die weitaus meisten von ihnen gehören jedoch zu der Gattung *Haplochromis*, einer spezialisierten Linie von Maulbrütern. Aufgrund von molekulargenetischen Berechnungen (basierend auf dem Vergleich von Mutationsereignissen in selektionsneutralen Abschnitten der Mitochondrien-DNA) glaubte man bisher, dass der gesamte Evolutionsprozess der Buntbarsche des Viktoria-Sees etwa 200.000 Jahre gedauert habe. Inzwischen konnte jedoch durch seismische Untersuchungen des Seegrundes nachgewiesen werden, dass der Viktoria-See vor etwa 12.000 Jahren mit hoher Wahrscheinlichkeit komplett ausgetrocknet war [10]. Dies würde bedeuten, dass sich die gesamte Buntbarschfauna des Viktoria-Sees erst im Laufe der letzten 12.000 Jahre entwickelt hat.

Mit der explosiven Radiation des Haplochromis-Artenschwarmes des Viktoria-Sees ist aber noch keineswegs das Maximaltempo der Entstehung von Buntbarscharten erreicht. Bei einer umfangreichen Untersuchung des maximal ca. 700 m tiefen *Malawi-Sees*, in dem ca. 1.000 Buntbarscharten leben, kamen überraschende Ergebnisse zu Tage. So wurde festgestellt, dass fast jeder felsige oder sandige Ufer- und Inselbereich des Malawi-Sees seine eigenen Fischarten besitzt, und zwar mit einer hohen Anzahl von Endemiten im strengsten Sinn, nämlich beschränkt auf den jeweiligen Insel- oder Uferbereich. Von besonderem Interesse ist die farbenprächtige Mbuna-Fauna – benannt nach dem lokal gebräuchlichen Chi-Tumbuku-Namen [16] – der felsigen Ufer- und Inselbereiche, weil fast jede felsige Erhebung des Malawi-Sees ihre eigenen Arten besitzt. Auch der Wasserspiegel des Malawi-Sees hat starken Schwankungen unterlegen. Nachweislich lag er bis vor etwa 200 Jahren noch über 100 m tiefer (vgl. **Abb.5**). Da viele der heutigen Inseln, Schichtköpfe (kleinere felsige Erhebungen) und Uferbereiche mit ihren endemischen Fischfaunen bis vor wenigen Jahrhunderten also noch trockenes Land waren, muss die Etablierung eines Großteils der einzigartigen Buntbarschfauna des Malawi-Sees in den letzten 200 Jahren stattgefunden haben. Die Explosivität der damit verbundenen Artbildungsprozesse steht im völligen Gegensatz zu bisherigen Vorstellungen über die Evolutionsgeschwindigkeit.

Zusammenfassend ist festzuhalten, dass hier nach bisherigen evolutionären und geologischen Maßstäben vernachlässigbare Zeiträume für die Entstehung neuer Arten ausreichen. Weitere erstaunliche Ergebnisse hat die molekulargenetische Untersuchung der verwandtschaftlichen Beziehungen unter den ostafrikanischen Buntbarschen geliefert.

5. Verwandtschaftsbeziehungen und Konvergenzen

Schon vor dem Einsatz genetischer Untersuchungen ist von Forschern postuliert worden, dass frühe, aus westafrikanischen Flüssen stammende Buntbarschlinien zunächst den Tanganjika-See, den ältesten der drei Seen, besiedelt haben und von dort aus erst viel später über Flüsse in den Malawi- und den Viktoria-See eingewandert sind. Diese Vorstellung konnte durch moderne, molekulargenetische Analysemethoden, die auf dem Vergleich von Nucleotidsequenzen der Mitochondrien-DNA basieren, bestätigt werden [vgl. 5, 6, 17, 18]. So wurde festgestellt, dass die Bunt-



barsch-Arten aus dem Tanganjika-See nicht nur morphologisch, sondern auch genetisch beträchtlich voneinander differieren und vermutlich auf weniger als ein Dutzend Stammarten zurückgehen (vgl. **Abb. 6**). Ganz anders die gut 400 Buntbarsch-Arten des jüngeren Viktoria-Sees: Diese Fische sind sich trotz ihrer morphologischen Unterschiede und ökologischen Spezialisierungen einander genetisch ausgesprochen ähnlich. Sie unterscheiden sich genetisch sogar weniger voneinander als die Individuen einer einzigen Pfeilschwanzkrebsart oder die heutigen Menschen. Die Buntbarsche des Viktoria-Sees sind daher nach JUDITH FEHRER ein Beispiel für ein bemerkenswertes Tempo ökologischer und morphologischer Diversifikation ohne gleichzeitige Beschleunigung der molekularen Evolution [13]. Auch von ROGER LEWIN werden die ostafrikanischen Buntbarsche als ein bestechendes Beispiel für die Entkopplung von genetischem und morphologischen Wandel bezeichnet [20].

Aus der enormen genetischen Ähnlichkeit der Buntbarsche des Viktoria-Sees haben AXEL MEYER und Mitarbeiter in 1996 abgeleitet, dass praktisch alle Arten dieses Sees – auch wenn sie von der Morphologie oder der ökologischen Spezialisierung noch so verschieden sind – mit hoher Wahrscheinlichkeit von nur einer einzigen Linie von Maulbrütern aus dem Tanganjika-See abstammen [5], (vgl. auch **Abb. 6**). Fast alle Buntbarsche des Viktoria-Sees sind daher Bestandteil eines so genannten monophyletischen Artenschwarms, das heißt einer Artengruppe, die auf eine einzige, nur ihnen gemeinsame Stammart zurückgeht. Dieser genetische Befund bedeutete zugleich das endgültige Aus für eine zu Beginn der 1980er Jahre von dem renommierten Buntbarschforscher HUMPHRY GREENWOOD angestrebte, systematische Revision der Buntbarsch-Taxonomie [vgl. 15]. GREENWOOD hatte versucht, verschiedene Buntbarscharten des Viktoria-Sees aus der alten Gattung *Haplochromis* herauszulösen und sie zusammen mit morphologisch ähnlichen Buntbarscharten aus den anderen Seen im Sinne einer phylogenetischen Systematik in die alte Gattung *Haplochromis* und eine Anzahl von neuen Gattungen zu stellen. Diese auf morphologische Ähnlichkeiten gegründete systematische Ordnung wurde durch den genetischen Befund der engen Verwandtschaft des haplochrominen². Artenschwarmes des Viktoria-Sees nicht gedeckt.

Allerdings weisen neuere phylogenetische Analysen von DNA-Sequenzen aus der schnell evolvierenden mitochondrialen Kontroll-Region darauf hin, dass der Viktoria-See-Artenschwarm offenbar nicht strikt monophyletisch ist [42]. Diese Untersuchungen haben in Übereinstimmung mit früheren Studien gezeigt, dass die haplochrominen Buntbarsche der Viktoria-See-Region, d. h. des Viktoria-, Edward-, George- und Albert-Sees Bestandteil eines ›Super-Artenschwarmes‹ sind. Zu diesem Super-schwarm gehören mit Ausnahme einer Art (*Haplochromis gracilor*) auch die bisher nicht untersuchten Haplochrominen des Kivu-Sees. *H. gracilor* scheint die am nächsten verwandte Schwesterart dieses Super-Artenschwarmes zu sein. Eine Haplotypen-Netzwerk-Analyse³ der DNA-Sequenzen hat zudem ergeben, dass die Besiedlung der Viktoria-See-Region vom Kivu-See ausgegangen ist, und dass der Viktoria-See vermutlich von zwei Abstammungslinien besiedelt wurde. Dies würde bedeuten, dass der Viktoria-See-Artenschwarm nicht streng mono- sondern diphyletisch ist. Ferner wurde aus einer für die Kontroll-Region der Buntbarsch-Mitochondrien-DNA kalibrierten molekularen Uhr abgeleitet, dass die maximale Radiation der Buntbarschfauna der Viktoria-See-Region vor 100. 000 bis 130.000 Jahren stattfand und die Buntbarschfauna von Viktoria- und Kivu-See vor weniger als 30 bis 40.000 Jahren getrennt wurden. Wenn diese Ergebnisse stimmen, kann der Viktoria-See vor 12.000 Jahren nicht – wie bisher aufgrund geologischer Befunde angenommen wurde – vollständig ausgetrocknet sein, sondern ein Großteil der damals vorhandenen Buntbarscharten muss in Tümpeln oder Flussmündungen überlebt haben. Diese neue Interpretation der Buntbarsch-Radiation ist allerdings heftig umstritten [43, 44].

² Als »Artenschwarm« (»species flock«) wird eine Gruppe nächstverwandter Arten bezeichnet, die im gleichen Areal koexistieren.

³ In Abgrenzung zur Gattungsbegriff »*Haplochromis*« ist der Begriff »Haplochrominen« keine systematische Kategorie mehr, sondern umfasst mehrere Gattungen einer spezialisierten Linie von maulbrütenden Buntbarschen. Die weitaus überwiegende Zahl der Haplochrominen kommt im Viktoria- und Malawi-See vor, während es im Tanganjika- See fast keine Haplochrominen gibt.

Ähnlich, und doch nicht verwandt

Tanganjika-See

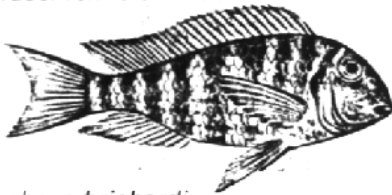
Malawi-See



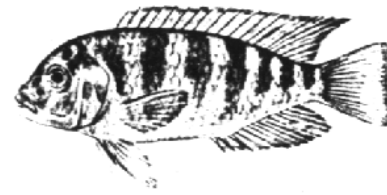
Julidochromis ornatus



Melanochromis auratus



Tropheus brichardi



Pseudotropheus microstoma



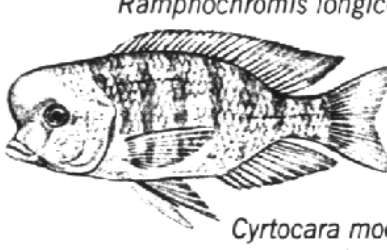
Bathybates ferox



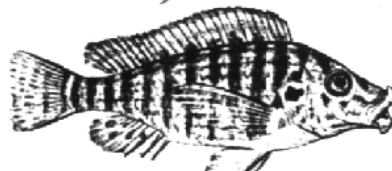
Ramphochromis longiceps



Cyphotilapia frontosa



Cyrtocara moorei



Loboichilotes labiatus



Placidochromis milomo

Die Malawi-See-Arten sind miteinander näher verwandt als mit denen des Tanganjika-Sees.

Abb. 7: Verblüffende Konvergenzen bei Buntbarschen aus dem Tanganjika- und dem Malawi-See. Übereinstimmende Farbmusterung bei *Julidochromis ornatus* und *Melanochromis auratus*. Kurzköpfige Aufwuchsfresser *Tropheus brichardi* und *Pseudotropheus microstoma*. Längliche Fischfresser *Bathybates ferox* und *Ramphochromis longiceps*. Buckelbildung im Kopfbereich bei *Cyphotilapia frontosa* und *Cyrtocara moorei*. Hypertrophie der Lippen bei *Loboichilotes labiatus* und *Placidochromis milomo*. Die Malawi-Seearten sind trotz ihres unterschiedlichen Aussehens näher untereinander verwandt als mit den morphologisch, farblich und ökologisch fast identischen Arten aus dem Tanganjika-See. Aus [6], verändert.

Noch verblüffendere Ergebnisse als die enorme genetische Ähnlichkeit der haplochrominen Buntbarsche aus der Viktoria-See-Region lieferte die genetische Untersuchung der zum Teil hochgradigen farblichen, morphologischen und ökologischen Konvergenzen zwischen Buntbarsch-Arten aus verschiedenen Seen (vgl. [6]): Es kommt beispielsweise häufig vor, dass ein bestimmter Fisch aus dem Viktoria- oder aus dem Malawi-See fast genauso aussieht wie einer aus dem Tanganjika-See (vgl. **Abb. 7**). Die Ergebnisse der genetischen Untersuchungen zeigen jedoch, dass seine DNA-Sequenz nicht den Mustern eines morphologisch vergleichbaren Buntbarsches aus einem anderen See ähneln, sondern denen von äußerlich völlig anderen Buntbarschen aus seinem eigenem Heimatgewässer. Zum Verwechseln ähnliche morphologische, farbliche und ökologische Merkmale müssen sich also in den verschiedenen Seen unabhängig entwickelt haben. Solche »Zwillingsarten« kommen darüber hinaus nicht nur in verschiedenen Seen, sondern auch bei unterschiedlichen Buntbarschlinien im selben See vor [21].

Die Molekulargenetiker MELANIE STIASSNY und AXEL MEYER resümieren die überraschenden Ergebnisse ihrer genetischen Studien mit der Feststellung, »dass sich in der Evolution bei gleichen ökologischen Herausforderungen durchaus gleiche Lösungen unabhängig voneinander wiederholen« [6]. STURMBAUER spricht in diesem Zusammenhang von »vorhersehbaren Selektionsprozessen« oder »Reiterationen eines evolutionären Prozesses«, die zu »sehr ähnlichen Ergebnissen« gelangt sind [20]. Er fügt allerdings – einen genetischen Einfluss andeutend – hinzu, dass dies nur für »Vertreter derselben Fischfamilie mit demselben evolutionären Potential« gilt.

Die meisten Evolutionsbiologen stellen somit selektionsgesteuerte, anpassungsbedingte Konvergenzen in den Vordergrund. Die Entstehung der verblüffenden Übereinstimmungen ist aber durch die Annahme hochgradig deterministischer Selektionen bei vergleichbaren Umweltbedingungen noch keineswegs befriedigend gelöst [21].

6. Erklärungsversuche für den evolutiven Erfolg von Buntbarschen

Nach JUDITH FEHRER werden von den Evolutionsbiologen bisher vor allem folgende Faktoren als Ursache für den evolutiven Erfolg der Buntbarsche in Erwägung gezogen (vgl. [13]):

- Das hochentwickelte Brutverhalten, d. h. der besondere Schutz und die weitreichende Fürsorge der Eltern für den Nachwuchs. Viele Buntbarsche sind Maulbrüter, mit für Fischen ausgesprochen kleinen Gelegen.
- Individuenarme Gesamtpopulationen, durch die evolutive Veränderungen und damit die Ausbildung neuer Arten begünstigt werden. In kleinen Populationen pflegen sich Mutationen schneller als in großen Populationen in allen Individuen zu fixieren.
- Die rasche Diversifikation sozialer und sexueller Verhaltensmerkmale, die anderen Merkmalsänderungen vorausleitet und zu einem schnellen Aufbau von Reproduktionsbarrieren führt. So sind insbesondere Buntbarschweibchen ausgesprochen wählerisch bei der Partnerwahl.

- Die ausgeprägte Territorialität, d. h. die Verteidigung der gleichen Reviere über mehrere Jahre hinweg. Dies führt zu einem geringen Aktionsradius, starker Isolation und eingeschränktem Genfluss, wodurch sich neue Arten schneller etablieren können. Da die Reviere vieler Buntbarscharten häufig nicht größer als ein ›Wohnzimmer‹ sind, kommen in den verschiedenen Teilsegmenten eines Sees verschiedene Arten vor, die jeweils die gleichen Nahrungsressourcen nutzen, aber genetisch isoliert sind.
- Die morphologische Besonderheit, dass Buntbarsche über zwei Paar funktionell unabhängige Kiefer verfügen, die eine gegenüber anderen Fischarten feinere ökologische Einnischung und dadurch einen größeren Spielraum für Artbildung ermöglichen. Buntbarsche sind ›Weltmeister‹ in der Spezialisierung und vermeiden dadurch die Konkurrenz zu anderen im gleichen Habitat lebenden Buntbarscharten.
- Die Erstbesiedlung der Seen durch Buntbarsch-Generalisten, die – gefördert durch fehlende Konkurrenz – alle verfügbaren ökologischen Nischen nutzen konnten.
- Die ökologische Instabilität der Gewässer, die zusammen mit einer wiederholten räumlichen Trennung der Populationen die Artbildung begünstigt hat. Dazu können vulkanische Aktivitäten im Bereich des ostafrikanischen Grabens ebenso beigetragen haben, wie wiederholt aufgetretene Wasserspiegelschwankungen.

Die Auflistung zeigt, dass in erster Linie das soziale und sexuelle Verhalten betreffende Faktoren und die Anpassung an vorhandene oder sich verändernde Umweltbedingungen für die besondere Radiation der Buntbarsche verantwortlich gemacht werden. Variierende Umweltbedingungen und ethologische Isolationsmechanismen (vgl. hierzu auch [23]) haben sicherlich einen erheblichen Anteil an dem außergewöhnlich großen evolutiven Erfolg der Buntbarsche. Mit diesen Faktoren ist aber kaum zu erklären, warum nach bisherigen Vorstellungen evolutionär vernachlässigbare Zeiträume ausgerechnet bei diesen Fischen für die Entstehung einer Vielzahl deutlich unterscheidbarer Arten ausreichen.

WOLFGANG STAECK gibt hier zu bedenken, dass mit dem Faktor »Anpassung an verschiedene Umweltbedingungen« die Formenvielfalt der Buntbarsche nur unzureichend erklärt werden kann, weil nach seinem Eindruck die Zahl der Buntbarscharten im Tanganjika-See die Zahl der in diesem See vorhandenen ökologischen Nischen bei weitem übersteigt [11]. Er will mit dieser etwas paradoxen Aussage wohl andeuten, dass die enorme Formenvielfalt nicht allein durch (passive) Anpassung an vorhandene oder sich ändernde Umweltbedingungen entstanden sein kann. GEOFFREY FRYER UND T. D. ILES machen darauf aufmerksam, dass die explosive Radiation der Buntbarsche keineswegs durch die fehlende Konkurrenz von Mitbewerbern verursacht worden ist, weil die ostafrikanischen Seen auch eine reiche Fischfauna von Nicht-Buntbarschen beherbergen [14]. Und LOTHAR SEEGERs und Mitarbeiter, die die Buntbarsch-Evolution in einem kleineren Buntbarschschwarm in den östlich vom Viktoria-See gelegenen Natron- und Magadi-Seen untersucht haben, stellen bezüglich der Entstehung morphologisch ähnlicher Buntbarsch-Varianten in den verschiedenen Seen die Frage, warum im Natron-See die gleichen oder doch sehr ähnliche Mor-

photypen wie im Tanganjika- und Malawi-See vorkommen, wo doch die felsigen Küsten, an die diese Morphotypen in den beiden großen Seen optimal angepasst sein sollen, im kleineren Natron-See gar nicht vorkommen [21].

Die Situation verkompliziert sich noch dadurch, dass die Prozesse der Artbildung bei den verschiedenen Buntbarschlinien nicht einheitlich ablaufen. Je nach Art scheint das evolutive Geschehen bald schnell, bald langsam zu gehen und oft sogar für lange Zeiträume stillzustehen (vgl. [6]). Bedarf an zusätzlichen Erklärungsversuchen für die Buntbarsch-Evolution ergibt sich, wenn man neben der enormen Geschwindigkeit der Artbildung und der ungeheuren ökologischen und morphologischen Vielfalt der Buntbarsche auch die verblüffenden Konvergenzen in die Betrachtung mit einbezieht. Für die hochgradigen ökologischen und morphologischen Übereinstimmungen zwischen Buntbarschen aus verschiedenen Seen oder aus unterschiedlichen Buntbarschlinien im gleichen See gibt es – abgesehen von der Betonung rein anpassungsbedingter Ähnlichkeiten (vgl. z. B. [6, 21, 25]) – bislang keine befriedigende Erklärung.

7. Suche nach weiteren Erklärungsmodellen für die explosiven Artbildungsprozesse

Neue Erklärungsmodelle für explosive Artbildungsprozesse basieren auf der Einschätzung, dass ein derart schneller und vielfältiger evolutiver Wandel, wie er bei Buntbarschen zu beobachten ist, für die Erzeugung neuer Gene oder Genwirkketten durch ein kleinschrittiges, akkumulatives Zusammenwirken von zufälligen Mutationseignissen und natürliche Auslese keinen genügenden zeitlichen Spielraum lässt. Vielmehr wird angenommen, dass wir es bei der Radiation der Buntbarsche mit einem Prozess zu tun haben, der nicht allein durch äußere Faktoren (außergewöhnlich starke Selektionsdrücke, reiches Angebot zur Nischenbildung, ökologische Instabilität), sondern maßgeblich auch durch innere Faktoren möglich wurde. Insbesondere ist hier an eine besondere genetische Ausstattung der Buntbarsche zu denken. Dies würde auch erklären, warum bei anderen in den gleichen ostafrikanischen Seen vorkommenden Fischarten keine auch nur annähernd vergleichbare Artaufspaltung zu beobachten ist.

So wird von den Biologen REINHARD JUNKER und SIEGFRIED SCHERER die explosive Artbildung bei ostafrikanischen Buntbarschen als ein Prozess betrachtet, der von genetisch »polyvalenten« Stammformen verursacht wird, die über ein verborgenes Variationspotential verfügen, das bei Bedarf auf noch unbekannt Weise aktiviert werden kann [25]. Bereits fünfzehn Jahre zuvor hatte der Evolutionstheoretiker GORDON R. TAYLOR in seinem Buch »Das Geheimnis der Evolution« eine ähnliche Auffassung vertreten [8]. Er war davon überzeugt, dass das Genom die Fähigkeit besitzen würde, potentiell brauchbare Formen zu erzeugen und zu speichern sowie zu aktivieren, wenn die Umstände eine Änderung verlangen. Nicht einzelne Mutationen sondern angesammelte »Mutationskomplexe« seien daher für die Entstehung neuer Formen verantwortlich. Das Genom könnte bei diesem Mechanismus zuletzt alle ihm gegebenen Möglichkeiten erschöpfen und schließlich sogar ein Ende der Evolution herbeiführen. Wenn ein Mechanismus dieser Art existieren würde, könnte damit sowohl die explosive Artbildung bei Buntbarschen mit ihren verblüffenden morphologi-

schen und ernährungsbiologischen Konvergenzen als auch der evolutive Stillstand, wie er besonders ausgeprägt (und aus darwinistischer Perspektive immer sehr rätselhaft) bei den sogenannten »lebenden Fossilien« vorherrscht, erklärt werden.

Das Problem dieser Vorstellung ist allerdings, zu erklären, wie aufeinander abgestimmte Merkmalskomplexe (Koadaptationen) ohne Erprobung und damit selektiver Vervollkommnung entstehen und im Genom bereitgehalten werden können. Ferner setzt es voraus, dass gleichzeitig mehrere Individuen solche neuen Formkomplexe realisieren, denn anderenfalls könnten diese sich nicht in einer Population durchsetzen. Für JUNKER und SCHERER, die bekanntlich Anhänger des Schöpfungsglauben sind, stellen sich diese Probleme gar nicht, da für sie polyvalente Stammformen Produkte oder »Grundtypen« einer »genialen« Schöpfung sind [Im Originalbeitrag ist diese Bemerkung in Abstimmung mit der NR-Redaktion gestrichen worden, um keine Leser zu verschrecken, G. M.]. Eine naturwissenschaftliche Lösung des Problems liefert die organismus- statt umweltzentrierte sogenannte »Frankfurter Konstruktions- und Evolutionstheorie«. Ihre Anhänger gehen davon aus, dass Organismen keine passiven Entitäten im Spielfeld einer aktiv gedachten Umwelt sind, sondern sich als hochgradig autonom erweisen und ihre Lebensräume nach Maßgabe interner Konstruktionsprinzipien erschließen [vgl. 38, 39]. Diese Vorstellung ist allerdings nicht allgemein akzeptiert.

Dafür, dass Organismen über ein größeres »verborgenes« genetisches Potential verfügen, gibt es konkrete Anhaltspunkte: TAYLOR [8] führte hier die »Nonsense«-, »Junk«-, oder »Müll«-DNA, die so genannt wird, weil sie keine Bauanleitungen für Proteine enthält. Wegen der auffälligen Wiederholungen der Sequenzen wird die »Nonsense«-DNA in der Fachsprache als »repetitive DNA« bezeichnet. Sie liegt verstreut im ganzen Genom vor und macht beim Menschen immerhin ca. 45% der gesamten DNA aus. Auch von den Molekulargenetikern wird inzwischen vermutet, dass die repetitiven Elemente kein Ballast, sondern ein Rohstoff sind, mit dem die Evolution neue DNA-Stücke ins Genom einbringen und ausprobieren kann [40]. Die bereits von TAYLOR postulierte Bedeutung der scheinbar nutzlosen DNA für Evolutionsvorgänge wurde mittlerweile experimentell bestätigt. Nach E. RICHARD MOXON und CHRISTOPHER WILLS sind repetitive, auch als »Stottertexte« bezeichnete Basenfolgen dafür verantwortlich, dass einige Gene die Fähigkeit zu einer besonders raschen Evolution besitzen [26]. Mit solchen Genen ausgerüstete Lebewesen besäßen daher die Fähigkeit, sich schnell an wechselnde Umweltbedingungen anzupassen. Einschränkung ist allerdings anzufügen, dass die Fähigkeit bei Bedarf das Evolutionstempo zu steigern, bisher erst bei Bakterien nachgewiesen werden konnte und dass damit noch nicht der von TAYLOR postulierte Mechanismus beschrieben ist, der das Genom befähigen soll, potentiell brauchbare Typen zu erzeugen und zu speichern.

Neben der scheinbar überflüssigen DNA sei aber auch an Atavismen erinnert, die als Hinweis gedeutet werden können, dass im Genom ein »verborgenes Formenpotential« mitgeschleppt wird. Im Unterschied zu der repetitiven DNA, die als Rohmaterial der Evolution interpretiert wird, handelt es sich bei »Entwicklungsrückschlägen« aber um uralte, »selektionserprobte« Merkmale bzw. Gensequenzen, die lediglich durch besondere Mutationen wieder reaktiviert werden. So gibt es z. B. bei Schmetterlingen und Vögeln Beispiele, wo in weiter stammesgeschichtlicher und auch geographischer Entfernung die gleichen Farbmuster immer wieder »neu« entstehen. Hier werden offenbar atavistische Entwicklungsgene re-exprimiert, die lange Zeit in der Evolution in ihrer Expression reprimiert, aber durchaus die ganze Zeit im Genom vorhanden waren [41]. Da die Suche nach versteckten DNA-Erbgutresten bisher erfolg-

los blieb, wird neuerdings in Zusammenhang mit neuen Vererbungsmechanismen über ein Archiv mit RNA-Abschriften spekuliert [45]

Andere Forscher sehen die Ursache für die explosiven Radiationen bei der Buntbarschevolution weniger in der Erzeugung und Speicherung von Formenpotentialen in der überschüssigen DNA (wie z. B. TAYLOR) als in einer besonderen Gen-Ausstattung. Hier ist vor allem auf die homeotischen Gene (Hox-Gene) hinzuweisen, bei denen ein einziger Mutationsschritt ganze Entwicklungsprogramme ändern kann. Mutationen in Hox-Genen können deshalb einen drastischen Effekt auf die Morphogenese haben (Übersicht in [46]). Der Buntbarschspezialist LOTHAR SEEGERs schlug für Radiationen, die zu neuen Morphotypen geführt haben, folgenden Evolutionsmechanismus vor, mit dem zugleich auch die verblüffenden Konvergenzen zwischen Arten aus verschiedenen Seen besser verstanden werden können:

»It seems not unlikely that there are very few genes (or one gene only?) which may be the ›master switch‹ to switch on a cascade of subordinate genes. If this ›master switch‹ is affected, the morphotype ›thick lips‹ (...) for example is the result, and in fact this now seems to have happened three times independently in the East African lakes« [28].

Die Ursache für die Auslösung solcher Prozesse sieht SEEGERs in einem erhöhten Mutationsdruck, der durch Umweltstress wie geologische Krisen, hohe Wassertemperaturen, hohen Salzgehalt oder hohe Strahlungsintensität ausgelöst werden kann. Interessant ist in diesem Zusammenhang, dass auch neuere zellbiochemische Untersuchungsergebnisse darauf hinweisen, dass in ökologischen Krisenzeiten mit einem stark erhöhten Mutationsdruck zu rechnen ist. So wurde bei der Untersuchung der Wirkung von Hitzeschockproteinen (HSP) festgestellt, dass eines von ihnen, nämlich das HSP60 offensichtlich auch als Puffer für genetische Variabilität dient [29]: »Unter Normalbedingungen unterdrückt es die Auswirkungen von Mutationen und ermöglicht so die Bewahrung eines Veränderungspotentials auf der Gen-Ebene bei gleichzeitiger Einheitlichkeit auf der Umsetzungs-Ebene, das heißt beim Phänotyp. Kommt es durch veränderte Umweltbedingungen hingegen zu extremen Belastungen, wird die Variabilität freigesetzt und manifestiert sich in einer Vielzahl von neuen Phänotypen«. Noch ist hier allerdings zu prüfen, ob die an Tauflieden durchgeführten Untersuchungen auch auf andere Arten übertragbar sind.

Grundsätzlich unterscheidet SEEGERs [28] ein *Lake Natron pattern* (vergleichbar dem Evolutionsmuster im Tanganjika- und Malawi-See), bei dem makroevolutionäre Schritte einen sprunghaften Wechsel herbeiführen (oder herbeigefügt haben) von einem *Lake Victoria pattern*, bei dem mikroevolutionäre Schritte in einem graduellen Prozess geringe morphologische Veränderungen bewirken. Während das *Lake Victoria pattern* in etwa dem bekannten neodarwinistischen Evolutionsprozess entspricht, beschreibt das *Lake Natron pattern* einen neuen, vornehmlich von Mutationsdruck und genetischen Faktoren gesteuerten Evolutionsmechanismus, der mehr einen sprunghaften (saltatorischen) als einen graduellen Prozess darstellt (vgl. auch [22]). Die beiden vorgenannten Prozesse schließen sich allerdings nicht aus, sondern sollen sich nach SEEGERs gegenseitig ergänzen; wobei das *Lake Victoria pattern* in ökologisch ruhigen Zeiten und das *Lake Natron pattern* vornehmlich in ökologischen Krisenzeiten auftritt. SEEGERs und Mitautoren resümieren ihre Ausführungen

zum Einfluss von morphologischen Grundmustern sowie von Mutations- und Selektionsdruck auf die Evolution der Buntbarsche wie folgt:

»If such basal pattern already exist in the genes of a phylogenetic lineage it seems only logical that mutation pressure is more important than selection pressure in evolving a radiation of these morphotypes, and then a given morphotype may be expressed even in absence of the corresponding ecological niche« [24].

Auch andere Forscher wie zum Beispiel der amerikanische Evolutionsgenetiker JOHN C. AVICE haben sich bereits die Frage gestellt, ob die Besonderheiten der Buntbarschevolution mit einer besonderen genetischen Ausstattung zu erklären sind [30]. Und eine Forschergruppe um den Konstanzer Molekulargenetiker und Evolutionsbiologen AXEL MEYER hat sogar angekündigt, dies zu überprüfen, indem transgene Zebrafische erzeugt werden sollen, die einzelne Gene von Buntbarschen tragen [31]. Bei diesen Experimenten müssen jedoch die für die Auslösung der explosiven Artbildungsprozesse entscheidenden Erbanlagen erst noch gefunden werden.

8. Die Bedeutung artspezifischer Erkennungsmechanismen

Die auf einem besonderen Genpotenzial und einen erhöhten Mutationsdruck basierenden, neuen Erklärungsmodelle für die Artbildungsprozesse bei Buntbarschen setzen voraus, dass die neuen Merkmale gleichzeitig bei mehreren Individuen auftreten (s.o.). Da diese Artbildungsprozesse überwiegend *sympatrisch*, d. h. im gleichen Lebensraum oder Habitat ablaufen, ist eine restriktive Partnerwahl im Rahmen der sexuellen Selektion ein wichtiger Bestandteil dieser Erklärungsmodelle. Anderenfalls bestünde die Gefahr, dass eine neue Variante durch Bastardierung mit nahe verwandten Formen gleich wieder »eingeebnet« wird (vgl. [32]).

Die Bedeutung artspezifischer Erkennungssysteme bei Buntbarschen konnte inzwischen durch mehrere Untersuchungen bestätigt werden: So wurde von MADELEINE J. H. VAN OPPEN und Mitarbeitern festgestellt, dass es im Malawi-See selbst bei im gleichen Habitat lebenden, nahe verwandten Buntbarscharten so gut wie keinen Genfluss zwischen den anhand farblicher Polymorphismen unterscheidbaren Populationen gibt ([33], vgl. bezüglich der Kopplung von farblichen Polymorphismen und ökologischen und trophischen Differenzierungen auch die Forschungsergebnisse an mittelamerikanischen Cichliden [34]). Demgegenüber haben Untersuchungen von OLE SEEHAUSEN und Mitarbeitern an verschmutzten, trüben Stellen des Viktoria-Sees gezeigt, dass es dort aufgrund von Fehlpaarungen vermehrt zu Bastardierungen zwischen nahe verwandten Buntbarscharten kommt [35]. Das Endresultat ist eine dramatische, offenbar durch die schlechten Sichtverhältnisse in solchen verschmutzten Gewässern verursachte Abnahme der Artenvielfalt.

Der rasche Zusammenbruch der Artengrenze, der bei Störung der isolierend wirkenden Partnererkennungsmechanismen stattfindet, legt ein interessantes Experiment nahe. Nach SCHERER wäre es interessant zu sehen, ob dieser Prozess reversibel ist: »Kann aus den neu entstandenen (bastardierten, G. M.) Populationen bei geänderten Umweltbedingungen wiederum eine neue Artenvielfalt in kurzer Zeit entstehen? Dies wäre ein experimentelles Indiz dafür, dass ein verborgenes Variation-

spotential von polyvalenten Stammformen eine explosive Artbildung zur Folge haben kann«[32].

9. Resümee

Die explosive Artbildung bei ostafrikanischen Buntbarschen ist ein Prozess, der mit dem neodarwinistischen Evolutionsmechanismus nur unzureichend verstanden werden kann. Die enorme Geschwindigkeit des evolutiven Wandels und die verblüffenden Konvergenzen in den verschiedenen Seen können nicht mit rein zufälligen Mutationen und natürlicher Auslese erklärt werden. Für diese Evolutionsfaktoren stehen weder die ›unermesslich‹ langen Zeiträume noch die vielfältigen Selektionsdrücke durch andauernde Umweltveränderungen zur Verfügung. Zudem ist es bei anderen in den gleichen ostafrikanischen Seen vorkommenden Fischarten zu keiner auch nur annähernd vergleichbaren Radiation gekommen. Deshalb liegt der Verdacht nahe, dass ostafrikanische Buntbarsche über eine besondere Genausstattung verfügen. Es wurden verschiedene genetisch basierte Hypothesen, wie die Ansammlung sowie Freisetzung von Mutationskomplexen und die Bedeutung regulatorischer Gene (»master switch genes«) in Zusammenhang mit verstärktem Umwelt vorgestellt. Zweifellos sind bei den im vorliegenden Beitrag diskutierten Mechanismen für die Erklärung explosiver Artbildungen bei ostafrikanischen Cichliden noch viele Fragen bezüglich deren genetischer Verankerung und Funktionsweise offen. In Umkehrung einer klassischen Charakterisierung des darwinistischen Evolutionsmechanismus durch den Evolutionstheoretiker GEORG WALD zeigt die explosive Artbildung bei Buntbarschen aber, dass die Zeit hier jedenfalls nicht der Held der Handlung sein kann, die das Wunder der Evolution in den ostafrikanischen Seen vollbringt [vgl. 36].

Literatur

- [1] DARWIN, C. (1996, zuerst 1859): Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl. – Stuttgart
- [2] GLAUBRECHT, M. (1995): Der lange Atem der Schöpfung – Was Darwin gern gewusst hätte.– Hamburg
- [3] ENDLER, J.A. (1986): Natural Selection in the Wild. – Princeton
- [4] GRANT, P.R. (1991): Aktuelle Selektion bei Darwinfinken. – In: Spektrum der Wissen. (12) 64 - 72
- [5] MEYER, A., MONTERO, C.M. & SPREINAT, A. (1996): Molecular Phylogenetic Inferences About the Evolutionary History of East African Cichlid Fish Radiations. – In: JOHNSON, T. C. & ODADA, E.O. (Hg.): The Limnology, Climatology and Paleoclimatology of the East African Lakes. – Amsterdam, 303-324
- [6] STIASSNY, M.L.J. & MEYER, A. (1999): Buntbarsche – Meister der Anpassung. – In: Spektrum der Wissen. (6) 36-43
- [7] QUAMMEN, D. (1998): Der Gesang des Dodo. – München
- [8] TAYLOR, G.R. (1983): Das Geheimnis der Evolution. – Frankfurt/M.
- [9] OWEN, R.B. et al. (1990): Major low levels of lake Malawi and their implications for speciation rates in cichlid fishes. – In: Proc. R. Soc. Lond. B 240, 519-553
- [10] JOHNSON, T.C. et al. (1996): Pleistocene Desiccation of Lake Victoria and rapid evolution of cichlid fishes. – In: Science 273, 1091-1093
- [11] STAECK, W. (1975): Cichliden – Verbreitung, Verhalten, Arten. – Wuppertal
- [12] MAYLAND, H.J. (1985) : Süßwasser-Aquarium. – Niedernhausen/Ts.
- [13] FEHRER, J. (1997): Explosive Artbildung bei Buntbarschen der ostafrikanischen Seen. – In: Studium Integrale 4 (2) 51-55
- [14] FRYER, G.& ILES, T.D (1972): The Cichlid Fishes of the great lakes of Africa –Their biology and evolution. – Edinburgh
- [15] GOLDSCHMIDT, T. (1999): Darwins Traumsee. – München
- [16] KONINGS, A. (1995): Malawi Cichliden in ihrem natürlichen Lebensraum. Bd. 2
- [17] LORENZ, K. (1964): Er redete mit dem Vieh, den Vögeln und den Fischen. – München
- [18] MEYER, A., KOCHER, T.D., BASASIBWAKI, P. & WILSON, A.C (1990): Monophyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences. – In: Nature 347, 550-553
- [19] STURMBAUER, C. & MEYER A. (1992): Genetic divergence, speciation and morphological stasis in a lineage of African cichlid fishes. – In: Nature 358, 578-581

- [20] LEWIN, R. (1998): Die molekulare Uhr der Evolution. Gene und Stammbäume. – Heidelberg & Berlin
- [21] STURMBAUER, C. (2000): Die Seen Ostafrikas und ihre Buntbarsche. – In: Biologie in unserer Zeit 30 (6) 354-363
- [22] TICHY, H. & SEEGER, L. (1999): The *Oreochromis alcalicus* flock (Teleostei: Cichlidae) from lakes Natron and Magadi, Tanzania and Kenya: a model for the evolution of »new« species flocks in historical times? – In: Ichthyological Exploration of Freshwaters 10 (2) 147-174
- [23] WINKLER, H. (1994): Tierisches Verhalten – ein Motor der Evolution.– In: WIESER, B. (Hg.): Die Evolution der Evolutionstheorie. Von Darwin zur DNA. – Heidelberg & Berlin, 194-218
- [24] SEEGER, L., SONNENBERG, R. & YAMAMOTO, R. (1999): Molecular analysis of the *Alcolapia* flock from lakes Natron and Magadi, Tanzania and Kenya (Teleostei: Cichlidae), and implications for their systematics and evolution. – In: Ichthyological Exploration of Freshwaters 10 (2) 175-199
- [25] MAYR, E. (1991): Eine neue Philosophie der Biologie. – München
- [26] JUNKER, R. & SCHERER, S. (1998): Evolution – Ein kritisches Lehrbuch.– Gießen
- [27] MOXON, E.R. & WILLS, C. (1999): Stottertexte im Erbgut. Scheinbar nutzlose DNA beschleunigt die Evolution. – In: Spektrum d. Wiss. (8) 62-67
- [28] SEEGER, L. (1996): The fishes of the lake Rukwa drainage. In: – Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Sciences Zoologiques 278. – Tervuren, 1-407
- [29] GROSS, M. (1999): Hitzeschockprotein hilft Evolution auf die Sprünge. – In: Spektrum der Wissen. (2) 12-16
- [30] AVICE, C.J. (1990): Flocks of African fishes. – In: Nature 347, 512-513
- [29] MÜLLER-JUNG, J. (2000): Spuren der gallopiierenden Evolution. – In: Frankfurter Allgemeine Zeitung vom 27. 9. 2000, S. N3.
- [32] SCHERER, S. (1998): Abnehmender Sexappeal von männlichen Buntbarschen durch Umweltverschmutzung des Viktoriasees. – In: Studium Integrale 5 (2) 85-86
- [33] VAN OPPEN, M.J.H. et al. (1998): Assortative mating among rock-dwelling cichlid fishes supports high estimates of species richness from Lake Malawi. – In: Molecular Ecol. 7, 991-1001
- [34] WILSON, A.B., NOACK-KUNNMANN, K. & MEYER, A. (2000): Incipient speciation in sympatric Nicaraguan crater lake cichlid fishes: sexual selection versus ecological diversification. – In: Proc. R. Soc. Lond. B 267, 2133-2041
- [35] SEEHAUSEN, O., VAN ALPHEN, J.J.M & WITTE, F. (1997): Cichlid fish diversity threatened by eutrophication that curbs sexual selection. – In: Science 277, 1808-1811.

- [36] WALD, G. (1954): The origin of life. – In: *Scient. Americ.* 8, 44-53
- [37] WILSON, E.O. (1997): *Der Wert der Vielfalt. Die Bedrohung des Artenreichtums und das Überleben des Menschen.* – München
- [38] EDLINGER, K. (1994): Das Spiel der Moleküle – Reicht das Organismusverständnis des molekularbiologischen Reduktionismus? – In: *Natur u. Museum* 124, 199-206
- [39] GUTMANN, W.F. (1995): *Die Evolution hydraulischer Konstruktionen – Organismischer Wandel statt altdarwinistische Anpassung.* – Frankfurt/M.
- [40] FISCHER, E.P. (2002): *Das Genom.* – Frankfurt/M.
- [41] WERNER KUNZ, Institut für Genetik der Universität Düsseldorf, Mail vom 02.11.02
- [42] VERHEYEN, E., SALZBURGER, W. SNOEKS, J. & MEYER, A. (2003): Origin of the Superflock of Cichlid Fishes from Lake Victoria, East Afrika. – In: *Science* 300, 325-329
- [43] STAGER, J.C., DAY, J.J. & SANTINI, S. (2004): Comment on »Origin of the Superflock of Cichlid Fishes from Lake Victoria, East Afrika«. – In: *Science* 304, 963b
- [44] VERHEYEN, E., SALZBURGER, W. SNOEKS, J. & MEYER, A. (2003): Response to Comment on »Origin of the Superflock of Cichlid Fishes from Lake Victoria, East Afrika«. – In: *Science* 304, 963c
- [45] LOLLE, S.J., VICTOR, J.L., YOUNG, J.M. & PRUITT, R.E. (2005): Genome-wide non-mendelian inheritance of extra-genomic information in *Arabidopsis*, *Nature* 434, 505–509
- [46] GEHRING, W.J. (2001): *Wie Gene die Entwicklung steuern – Die Geschichte der Homeobox.* – Basel, Boston & Berlin
- [47] KLETT, V. & MEYER, A. (2002): What, if Anything, is a Tiliapia? – Mitochondrial ND2 Phylogeny of Tilapiines and the Evolution of Parentals Care System in the African Cichlid Fishes. – *Mol. Biol. Evol.* 19 (6) 865-883
- [48] SALZBURGER, W. & MEYER, A. (2004): The species flocks of East African cichlid fishes: recent advances in molekular phylogenetics and population genetics. – In: *Naturwissenschaften* 91, 277-290

Leserbrief u. Replik

Dr. Martin Mahner, Darmstadt, veröffentlicht in der NR (02/2002):

Dem Schöpfungsmodell der deutschen Kreationisten zufolge hat Gott vor nur wenigen tausend Jahren nicht etwa jede heutige Art einzeln erschaffen, sondern so genannte Grundtypen oder Stammformen auf der Ebene von Gattungen oder Familien, aus denen sich durch Mikroevolution – die im Gegensatz zur Makroevolution zugestanden wird – die heutigen Arten entwickelt haben sollen. Dazu wurden die Stammformen mit einer vorprogrammierten Variabilität ausgestattet, die im Zuge der »Mikroevolution« ausgeschöpft werden kann. »Polyvalente Stammformen« heißt das dann im kreationistischen Jargon.

Mit Befremden musste ich feststellen, dass derartige kreationistische Pseudowissenschaft in dem Artikel von Georg Menting über die Artbildung bei ostafrikanischen Buntbarschen beworben wird. Auf S. 408 zitiert er das Buch *Evolution – ein kritisches Lehrbuch* von R. Junker und S. Scherer, dessen Ziel es ist, die angeblichen Probleme der Evolutionstheorie so herauszustellen, dass nur noch das Schöpfungsmodell der Autoren als plausible Alternative übrig bleibt. Auf S. 409 wird wiederum Scherer mit einer Arbeit im *Studium Integrale Journal* zitiert, einem »evolutionskritischen Magazin«, aus dem übrigens schon auf S. 403 [13] eine Arbeit über Buntbarsche zitiert wurde. Was »evolutionskritisches Magazin« genau heißt, brauche ich kaum auszuführen. Wenn man zudem weiß, dass Menting des Öfteren als Autor in der zwar nicht speziell evolutions-, aber allgemein »geschichtskritischen« Zeitschrift *Zeitensprünge* auftritt und dort im Zusammenhang mit den »polyvalenten Stammformen« etwas ungenierter von einem »intelligenten Programmierer« spricht (z. B. *Zeitensprünge* 4/2000, S. 579), dann deutet das darauf hin, dass es sich kaum um das Versehen eines arglosen Autors handeln kann.

Diese Bemerkungen sollen nicht als Vorwurf an die Redaktion gesehen werden, die nicht auch noch jedes einzelne Zitat eines Autors überprüfen kann. Vielmehr diene dieser Hinweis dazu, auf die subtile Strategie der kaum bekannten, aber sehr aktiven deutschen Kreationisten hinzuweisen, die im Gegensatz zu dem eher brachialen Vorgehen ihrer amerikanischen Kollegen versuchen, Einfluss auf Schule und Universität zu gewinnen. In äußerst geschickt aufgemachten Büchern und Zeitschriften wird viel normale und durchaus gute Biologie präsentiert, um schließlich bei passender Gelegenheit möglichst viele »Probleme der Evolutionstheorie« herauszustellen, für die dann mehr oder weniger gut kaschierte »schöpfungstheoretische« Erklärungsalternativen angeboten werden. Vor allem Biologielehrer sollten hier wachsam sein.

Ebenfalls veröffentlichte Anmerkung der NR-Redaktion:

Im Artikel wird unter anderem die Position von Junker und Scherer vorgestellt, zugleich werden die Schwierigkeiten ihres »Modells« explizit genannt. Wir überlassen es dem Leser, sich ein eigenes Urteil zu bilden. Bezüglich der Aktivitäten der deutschen Kreationisten verweisen wir auf unsere Januarausgabe (S. 60-61).

Replik vom Autor, veröffentlicht in der NR (06/2002)

Dr. Martin Mahner kritisiert in seinem Leserbrief, dass ich in meinem Beitrag zur Buntbarschevolution »kreationistische Pseudowissenschaft bewerbe« und die besonders »subtile Strategie« der deutschen Kreationisten unterstütze, »gute Biologie mit mehr oder weniger gut kaschierten ›schöpfungstheoretischen‹ Erklärungsalternativen« zu vermengen, um »Einfluss auf Schule und Universität zu gewinnen«. Mahner stützt seinen Verdacht auf zwei Indizien: Erstens hätte ich (ohne Wissen der Redaktion) aus drei Veröffentlichungen von Kreationisten zitiert, ohne mich genügend davon zu distanzieren, und zweitens in einer Veröffentlichung in einer geschichtskritischen Zeitschrift (»Zeitensprünge-Bulletin«) »ungeniert« von einem »intelligenten Programmierer« gesprochen. Dazu ist folgendes richtig zustellen:

Der NR-Redaktion ist durchaus bekannt gewesen, dass ich u. a. auch Autoren zitiert habe, die dem Schöpfungsglauben nahe stehen. Wir waren aber übereingekommen, dass es möglich sein sollte, bestimmte Erklärungsansätze vorzustellen, um sie vorbehaltlos zu prüfen und vor allem dem Leser ein eigenes Urteil zu überlassen. Ferner bestand Einigkeit darin, dass auch in Veröffentlichungen der Anhänger des Schöpfungsglauben interessante, naturwissenschaftlichen Standards genügende Evolutionsmodelle diskutiert werden. Diese überschreiten erst dort die Grenzen naturwissenschaftlicher Verifizierbarkeit, wo bestimmte Probleme, wie z. B. die ungeklärte Frage nach der Entstehung von Formenpotentialen ausklammert werden. Ihrem Schöpfungsglauben folgend müssen von den Kreationisten bekanntlich solche Formenpotentiale bzw. »polyvalente Stammformen« als Produkte oder »Grundtypen« der Schöpfung verstanden werden. In meinem Artikel habe ich in Abstimmung mit der Redaktion auf solche Hinweise weltanschaulichen Charakters bewusst verzichtet, da sie auf viele Leser abschreckend gewirkt und eine Auseinandersetzung in der Sache abgeblockt hätten. Der Leserbrief von Mahner zeigt, dass solche Zurückhaltung wohl falsch war, weil ein solcher Hinweis vielleicht dazu beigetragen hätte, bei ›Kennern‹ Irritationen zu vermeiden. Es wird in der Kritik auch übersehen, dass das »polyvalente Modell« keinesfalls als ›die große Lösung‹ propagiert wird, denn dessen Unzulänglichkeiten wurden von mir explizit genannt.

Die Passage aus dem Zeitensprünge-Bulletin, in dem ich »ungeniert« von einem »intelligenten Programmierer« gesprochen hätte und die nach Mahner belegen soll, dass es sich bei meiner Anführung kreationistischer Positionen nicht um das »Versehen eines arglosen Autors« handelt, lautet: »Vielmehr ist jedermann einsichtig, dass für die Weiterentwicklung von Textverarbeitungssystemen die Intelligenz eines Programmierers erforderlich ist«. Von einem intelligenten Wesen, das – wie Mahner suggeriert – in die ›Schöpfung‹ eingreift, ist hier keine Rede. Vielmehr war meine unmissverständliche Absicht, mit dieser Analogie deutlich zu machen, dass die Entstehung von Formenpotentialen bzw. genetisch polyvalenten Ausgangspopulationen durch zufallsbestimmte Prozesse unwahrscheinlich ist und die Evolutionsbiologie bezüglich dieses Problems bisher weder experimentell noch theoretisch eine befriedigende Antwort gefunden hat. Zwischen den Extrempolen »intelligente Schöpfung« und »zufallsbestimmte Entstehung« von Formenpotentialen muss es nach meiner Auffassung aber noch andere denkbare Lösungen geben.

In dem selben Beitrag habe ich übrigens nur wenige Seiten vorher betont, dass ich die evolutionsbiologisch engagierten Anhänger des Schöpfungsglauben gerade, wenn es um Evolution geht, zwar für höchst interessante Gesprächspartner halte, selbst aber ihren Schöpfungsglauben nicht teile. Ich bin mir sicher: Die katholische Inquisition im 16. Jahrhundert hat fairer und sorgfältiger als Mahner recherchiert, um zu einem Urteil zu kommen. Im übrigen trifft Mahners Kritik vieler besser auf den Ultra-Darwinisten Richard Dawkins zu. In seinem bekannten Buch »Der Blinde Uhrmacher« bezeichnet er das darwinsche Erklärungsmodell als eine Theorie, die es Wissenschaftlern wie ihm ermöglicht, ein intellektuell erfüllter Atheist zu sein. Da kein Zweifel daran besteht, dass auch der Atheismus eine Weltanschauung ist, missbraucht Dawkins hier offenbar die Evolutionstheorie zur Absicherung seiner weltanschaulichen Grundeinstellung. Ein solch fundamentales weltanschauliches Interesse an einer Theorie hat sicherlich keinen günstigen Einfluss auf eine möglichst unbefangene Prüfung ihrer Tauglichkeit. Dies ist bei den von Ultra-Darwinisten bevorzugten Erklärungsmodellen offenbar nicht anders als bei denen der Kreationisten, wobei ich allerdings persönlich den Eindruck habe, dass die kreationistisch gesonnenen Evolutionstheoretiker im allgemeinen ein ernsthafteres Verständnis der Gegenseite an Tag legen als umgekehrt.

Ein renommierter Spezialist für die Buntbarschevolution schrieb mir, dass er von meiner Kenntnis der Literatur und der verschiedenen Argumente zum Problem, sehr beeindruckt sei. Weshalb reagieren andere Evolutionsbiologen so unsicher und ängstlich auf den gleichen Artikel? Sicherlich ist es kein Zeichen von gutem wissenschaftlichem Stil, wenn Autoren, die auf gewisse Lücken und Unzulänglichkeiten auch noch der heutigen darwinistischen Erklärungsmodelle hinweisen, quasi gezwungen sind, ein weltanschauliches Bekenntnis abzulegen, um ihre Reputation zu retten.