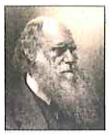
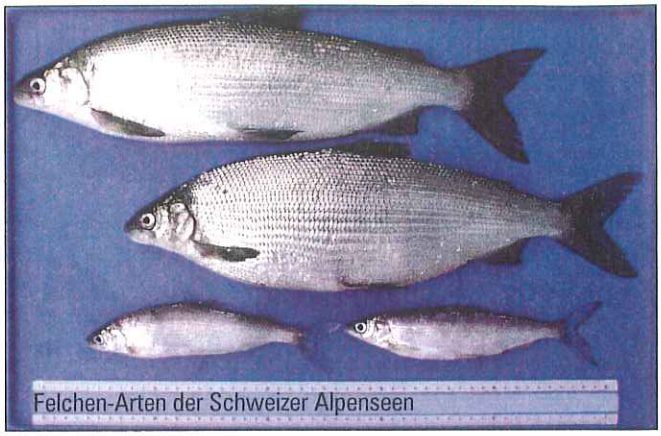


Bern – Artbildung in Seen

Entstehung und Niedergang der Arten



Felchen-Arten der Schweizer Alpenseen

Fotos (5): Ole Seehausen

Eine bunte Vielfalt an Organismen bewohnt die Erde. Wie kam es dazu? Die Arbeitsgruppe von Ole Seehausen aus Bern und Luzern untersucht die Artbildung bei Fischen in Seen. Ihre Ergebnisse erklären auch den umgekehrten Prozess: die Extinktion.

Wie entsteht Biodiversität? Diese Frage wurde seit Darwin nur im Allgemeinen beantwortet, im Detail herrscht Unklarheit. Passen sich Organismen unterschiedlichen ökologischen Nischen an und entwickeln sich deshalb auseinander, wie es der Vater der Evolutionsbiologie angenommen hat? Oder spalten sie sich unabhängig von ökologischen Faktoren auf, etwa weil ein Kontinent auseinander bricht und die auf ihm lebenden Individuen für Jahrtausende genetisch isoliert Mutationen anhäufen?

In den 1940er Jahren, in der sogenannten Modernen Synthese der Evolutionsbiologie, führten Darwin-Schüler wie Ernst Mayr, Theodosius Dobzhansky oder Julian Huxley ihre Erkenntnisse mit der Mendelschen Genetik zusammen. Seitdem werden beide Möglichkeiten in Betracht gezogen.

Einen integrativen Ansatz, Ökologie mit Genetik verbindend, verfolgt auch die Arbeitsgruppe um Ole Seehausen von der Universität Bern und der Eidgenössischen Anstalt für Wasserversorgung, Abwasserreinigung und Gewässerschutz (Eawag), dem Wasserforschungsinstitut der ETH. Diesem gehören auch mehrere Schweizer Universitäten und Forschungsanstalten an.

Arten-Auffächerung in afrikanischen Seen

Zu den Modellorganismen der Arbeitsgruppe zählt die stark aufgefächerte Gruppe der Felchen aus den alpinen Seen sowie

Stichlinge, die seit rund 130 Jahren in der Schweiz ansässig sind und sich in dieser kurzen Zeit beachtlich differenziert haben. Die Forscher untersuchen auch das wohl eindruckvollste Beispiel für die Auffächerung einer Art in spezialisierte Arten (adaptive Radiation): die stark differenzierten Cichliden des ostafrikanischen Victoria-, Tanganjika- und Malawi-Sees. Etwa 1.300 Buntbarsch-Arten haben sich in diesen drei Seen entwickelt. Davon rund 500 im Victoriasee, nachdem dieser sich vor etwa 15.000 Jahren nach einer langen Trockenperiode wieder mit Wasser füllte. Für die Evolution ist das ein extrem kurzer Zeitraum.

„In den letzten Jahren haben wir immer besser verstanden, warum sich die ostafrikanischen Buntbarsche in so atemberaubendem Tempo in so viele verschiedene Arten aufgefächerten", sagt Seehausen. Er begann seine Karriere als Biologe in Deutschland und den Niederlanden und leitet heute das Berner Departement für Aquatische Ökologie und Evolution und die Eawag-Abteilung für Fischökologie und Evolution.

Seine Kollegen und er haben immer mehr Teilaspekte des Prozesses herausgearbeitet, in dem sich unterschiedlich ge-

färbte Arten mit Vorlieben für verschiedene Lebensräume oder mit unterscheidbaren Verhaltensweisen entwickelt haben.

Der Sensory Drive

Heute glauben die Forscher: sowohl ökologische Umwelteinflüsse als auch sexuelle Selektion und wiederholter Genaustausch zwischen unverwandten Arten spielten dabei eine Rolle. Im Oktober 2008 veröffentlichten sie in *Nature* experimentelle Daten, die ein integratives Modell unterstützen (*Nature* 2008, 455(7213):620-6). Das Modell greift auf die sogenannte *Sensory drive*-Hypothese zurück.

Diese Hypothese bringt die natürliche und die sexuelle Selektion zueinander in Beziehung und erklärt, warum zufällige genetische Variationen innerhalb einer Population aufgrund bestimmter Umweltbedingungen zur Artbildung führen können. Zentral für diesen Vorgang ist die Annahme, dass sich Sinnesorgane an lokale Umweltbedingungen anpassen und zur Entstehung von Subpopulationen mit genetisch fixierter unterschiedlicher Wahrnehmung führen können.

Im Falle der Buntbarsche spielen hier die Sehpigmente (Opsine) eine Rolle. In unterschiedlichen Habitaten herrschen unterschiedliche Lichtverhältnisse, so dass Sehpigmente mit bestimmten Absorptionseigenschaften die Nahrungssuche erleichtern. Das wirkt sich auf die innerartlichen Signalsysteme aus. Weil die unterschiedlich angepassten Sehpigmente verschiedene chromatische Absorptionsmaxima haben, sind Weibchen für entsprechend gefärbte Männchen besonders sensibel und wählen solche Männchen daher auch häufiger für die Paarung aus.

Die Männchen der verschiedenen *Pundamilia*-Arten (vorne, *Pundamilia nyererei*) unterscheiden sich farblich stark, die Weibchen (dahinter) dagegen sind meist gräulich-gelb.

Männchen mit zum Beispiel blauer Färbung verpaaren sich häufiger mit Weibchen, deren Rezeptoren im blauen Bereich sensibel sind. Rote Männchen bekommen hingegen eher eine Chance bei Weibchen mit rotsensitiven Sehpigmenten. Schließlich bilden sich in zwei Lichthabitaten zwei Subpopulationen mit unterschiedlichen Sehpigmenten und dazu passend gefärbten Phänotypen aus.

In der Tiefe wird es rot

Gibt es im Victoria-See tatsächlich solche elitären Fortpflanzungszirkel? Wie werden aus ihnen eigenständige, genetisch isolierte Arten? An fünf Standorten im See untersuchten Seehausen und seine Mitarbeiter jeweils Populationen der zwei Buntbarscharten *Pundamilia nyererei* und *Pundamilia pundamilia*. Die Männchen der ersteren sind rötlich, die der zweiten sind bläulich. Die Weibchen beider Arten sind jeweils gräulich-gelb.

An den fünf Standorten unterscheiden sich vor allem die Lichtverhältnisse, denen die zwei Arten ausgesetzt sind. Die Lichtverhältnisse in einem See variieren mit der Klarheit des Wassers und der Wassertiefe. Je tiefer das Wasser, desto mehr Plankton- und andere Schwebeteilchenschichten muss das Sonnenlicht passieren, es verschiebt sich in den roten Bereich (anders als in einem Ozean, wo eine Blau-Verschiebung zu beobachten ist, weil die Zusammensetzung des Wassers hier zu anderen Absorptionscharakteristika führt).

Bei steilen Lichtgradienten – wenn die Rotverschiebung auf einer kurzen Strecke stark ansteigt – grenzen Wasserschichten mit unterschiedlichen Sichtverhältnissen nahe aneinander. Bei seichten Lichtgradienten sind sie weit von einander getrennt. Begünstigt diese Trennung die Artbildung? Und welche Rolle spielt dabei der sensorische Apparat der Fische?

In der erwähnten *Nature*-Arbeit zeigen die Berner Forscher, wie der Artbildungsprozess im Victoria-See ausgesehen haben könnte. An den Standorten mit steilen Lichtgradienten fanden sie, dass rötliche und bläuliche Fische derselben Art angehörten. Unter den Fischen gab es auch wenig Vielfalt an „Sichtgenen" und diese waren nicht mit Balzfarben gekoppelt. Bei mittleren Gradienten fanden sie blaue Fische im flachen Wasser und rote in allen Tiefen.

Die Phänotypen waren an neutralen DNA-Loci nur leicht differenziert, in ihren „Sichtgenen" aber stark: Rote Fische hatten mehr langwellig-absorbierende Pigmente, blaue mehr kurzwellig-absorbierende Pigmente. Es gab zudem intermediäre Genotypen mit roter Farbe aber eher „blauer Sicht" und umgekehrt. Bei flachen Lichtgradienten gab es blaue Phänotypen in geringen Tiefen und rote ausschließlich in größeren Tiefen. Die Phänotypen unterschieden sich zudem auch an neutralen DNA-Loci deutlich.

Die Fische, die in den tieferen Wasserschichten vorzufinden waren, hatten schließlich auch deutlich andere Sehpigmente. „Die Opsine der Langwellen-Rezeptoren dieser Fische haben Absorptionsmaxima, die im Vergleich zu denjenigen der Fische aus eher seichten Gewässern tiefer in den roten Bereich verschoben sind", erklärt Seehausen.

Weitere Gene?

In größeren Wassertiefen sind die Weibchen also tatsächlich sensibler für rote Männchen. Im seichten Wasser hingegen findet man Weibchen, die eher blauempfindlich sind. Das führt möglicherweise dazu, dass sich Farbphänotypen selektiv verpaaren, wie es die *Sensory drive*-Hypothese voraussagt.

Sind also die unterschiedlichen Lichthabitate im Victoria-See weit genug von einander entfernt (wobei es sich hier nur um einige zehn bis hundert Meter handelt), dann gehören die Fische mit roten und die Fische mit blauen Männchen tatsächlich auch zwei Arten an und stellen nicht nur Variationen einer einzigen Art dar.

Warum ist eine räumliche Auftrennung wichtig?

Mit steigender Wassertiefe verändern sich ökologische Faktoren wie die Zusammensetzung der Nahrung, das Vorkommen von Fressfeinden und der Sauerstoffgehalt des Wassers: Auf die durch sexuelle Selektion getrennten Phänotypen wirken unter-

schiedliche natürliche Selektionsdrücke. Diese beschleunigen die Artbildung und stabilisieren die Koexistenz der Arten. So ist, wo die Artbildung funktioniert, die rote *Pundamilia*-Art ein Planktonfresser, die blaue hingegen ein Insektenfresser. Die beiden nehmen also unterschiedliche Funktionen im Ökosystem wahr.

Ein Ergebnis passt allerdings nicht in die simpelste Version des *Sensory drive*-Modells: Der Opsin-Genotyp der Weibchen beeinflusst ihre Vorliebe für entsprechend gefärbte Männchen wahrscheinlich nicht direkt. In Aquarien kreuzten Seehausen und seine Mitarbeiter ihre zwei Fischarten miteinander und bildeten Hybriden zweiter Generation. Sie wählten Fische von demjenigen ihrer fünf Standorte im Victoria-See, an dem der Lichtgradient eine mittlere Steigung hat, die genetischen Unterschiede sind dort zwischen den zwei Arten gering und sie können sich untereinander paaren.

Die meisten Weibchen der zweiten Hybridgeneration haben keine bestimmte Vorliebe für die Farbe ihrer Sexualpartner. Bei einigen trennen sich die unterschiedlichen Allele für sexuelle Präferenz jedoch auf. Einige bevorzugen dann blaue und andere wiederum rote Männchen.

Die Opsin-Gene dieser Hybridweibchen korrespondierten jedoch nicht signifikant mit ihrer Farb-Vorliebe. Weibchen mit Präferenzen für blaue Männchen hatten nicht unbedingt blausensitive Opsine geerbt und umgekehrt.

„Es muss noch andere Gene geben, die die Partnerwahl der Weibchen beeinflussen, und die durch einen *Reinforcement*-ähnlichen Prozess mit den Opsingenen und den Farbgenen während der Artbildung assoziiert werden", sagt Seehausen. Welche Gene das sind, ist derzeit Thema der Abteilung

Die exemplarischen Ergebnisse aus der *Nature*-Arbeit legen nahe, dass sich die Artbildung der Buntbarsche im Victoria-See zum Teil deshalb rapide entwickelt hat, weil der Licht-Lebensraum extrem heterogen ist. Gleiches könnte für andere Seen gelten: In ihrer Arbeit an den Felchen der Alpenseen finden die Berner Forscher ähnliche Zusammenhänge.

Trübe Aussichten für Biodiversität

Seehausen und Co wollen aber nicht nur verstehen, welche Prozesse die adaptive Radiation von Gattungen beeinflussen können, sondern auch wissen, welche Mechanismen das Aussterben von Arten begünstigen können. Denn sowohl die Felchen in den alpinen Seen der Schweiz als auch die Buntbarsche in den ostafrikanischen Seen stellen gute Beispiele für eine exorbitante Extinktion dar. Seit den 1980er Jahren ist allein im Victoria-See die Hälfte der Cichliden-Arten ausgestorben (etwa 300 von 600 Arten). Bei den Felchen schätzt Seehausen die Extinktion auf mindestens 25 Prozent in den letzten 50 Jahren. Schuld ist seiner Ansicht nach der Mensch, der die Seen in den letzten Jahrzehnten sukzessive eutrophiert hat.

„In überdüngten Seen verändern sich die Lichtverhältnisse durch Schwebeteilchen dramatisch", erklärt der Biologe. „Solche Seen sind trüb, die Fische können wahrscheinlich gar keine Farben mehr unterscheiden." Aus diesem Grund werden ökologische Spezialisierung und sexuelle Selektion auf Balzfärbung erschwert. Weil zudem der Lichtgradient in verschmutzten Seen extrem steil ist, sind die Arten auch räumlich nicht getrennt.

Die Coexistenz verschiedener Arten in gleichen Wasserschichten aber ist schwierig, entweder vermischen sie sich genetisch untereinander oder sie verdrängen sich ökologisch. Schon vor elf Jahren konnte Seehausen in einer *Science*-Arbeit zeigen, dass mit der Überdüngung von Gewässern die Vielfalt an Arten und Farbmorphen stark abnimmt (*Science* 1997, 277: 1808-11).

„Probleme mit der Wasserüberdüngung gibt es in den alpinen Seen wie dem Genfer See oder dem Bodensee", sagt Seehausen. Wahrscheinlich sterben deshalb viele Felchen-Arten aus. Seehausen und seine Kollegen hoffen, dass ihre Forschungsergebnisse auf politischer Ebene oder bei Organisationen für Naturschutz Gehör finden werden.

MATTHIAS NAWRAT

Foto: Christian Dinkel

Ole Seehausen (sitzend, 3. von rechts) und sein Team von der Aquatischen Ökologie und Evolution in Bern erforschen die oft rasante Artbildung in Seen und beobachten die ebenso rasante Auslöschung der Arten durch die Menschen