

## Von der Evolutionsmorphologie zur Evolutionsökologie

Walter Sudhaus

Freie Universität Berlin, Institut für Biologie/Zoologie

**Abstract:** From evolutionary morphology towards evolutionary ecology

Based on questions about proximate causes and ultimate and historical conditionality for structural features, we can distinguish developmental morphology, functional morphology, evolutionary morphology, and phylogenetic morphology. Evolutionary morphology focuses on the biological roles and the selective values of structures as inferred from direct observation or by analogy. Based on detailed comparative analyses of structures, the field of evolutionary ecology is opened up. The objective of evolutionary ecology is to reconstruct the historical formation of specific ecological niches and the establishment of ecological zones. In-depth investigations of the ecological niches of extant species allow to reconstruct the ecological niche of any stem species at a point of bifurcation in a cladogram. It is further possible to outline the transformation of the ancestral ecomiche by change, formation or dissolution of synergies which compose the ecomiche. Thus, the sequence of ecomiches can be reconstructed, at least in significant dimensions of the relationship between the organism and its environment (synergies). One example is the sequence of ecomiches in fungus-growing ants (Attini), which initially used insect feces as fungal substrate, then petals, and finally sections of leaves.

To realize an ecomiche, the interactions of organisms with their environment are essential, as well as collaborative activities of conspecifics. The ecomiche of a species often consists of different, mostly chronological sub-niches, represented by different morphs. Typical examples are larvae (characterized by larval features) and their sub-niches, separated from the adults and their sub-niches by metamorphosis. Substantial evolutionary changes of a niche can happen in a few steps if many synergies are clustered (for instance during the switch to a novel host), or if sub-niches of ontogenetic stages are abandoned (e.g. by evolution of vivipary).

Behavioral alterations which broaden or change the ecomiche precede the dramatic rearrangement of the mode of life during realization of a new ecological zone. The link between the formation of a new ecozone and "macroevolution" is exemplified by the evolution of Pterygota, taking into consideration ecological licenses, preadaptations, alterations of behavior and evolutionary adaptations. The sequence of ecozones during the evolution of a terrestrial true bug towards Gerridae living on the water surface of open oceans is presented, as well as the sequence of ecozones of terrestrial case-building moths towards aquatic caterpillars which feed on algae even in rapidly flowing streams. Six steps of the evolutionary ecology approach towards an explanatory natural history are compiled.

**Keywords:** Evolutionsmorphologie, Evolutionsökologie, evolutionary morphology, evolutionary ecology

Prof. Dr. Walter Sudhaus, Institut für Biologie/Zoologie, AG Evolutionsbiologie,  
Freie Universität Berlin, Königin-Luise-Str. 1-3, 14195 Berlin; E-mail: sudhaus@zedat.fu-berlin.de

### Forschungsgebiete der Evolutionsbiologie

Die Schwerpunkte der Evolutionsforschung haben sich wiederholt verlagert, wenngleich die Bearbeitung älterer Fragestellungen ständig weitergeführt wurde und werden muss. So galt nach Aufkommen der Populationsgenetik eine lange Periode der Spezies-Frage und der Artenbildung (Speziation), wobei Evolution als Veränderung von Allelfrequenzen, Änderung von Populationen und Bildung neuer Arten verstanden wurde.

Es folgte ab den 70er Jahren des letzten Jahrhunderts eine intensive Phase der Rekonstruktion der Phylogenie und Erstellung von Verwandtschaftsdiagrammen vor allem hochrangiger Taxa mittels Morphologie und cladistischer Methodik, die später ergänzt und dann methodisch dominiert wurde durch Verwendung von DNA-Sequenzen. Die zur selben Zeit aufkommende Soziobiologie/Verhaltensökologie versuchte, vorhandene Strukturen und Verhaltensweisen als Anpassungen zu erklären, wozu Kosten-Nutzen-Bewertungen gehörten sowie die Analyse unterschiedlicher Verhaltensstrategien von Individuen und evolutionsstabiler Strategien in Populationen. Eine Synthese aus Entwicklungsbiologie und Evolutionsbiologie (EvoDevo) bahnte sich seit den 90er Jahren an, um evolutive Transformationen, die stets mit ontogenetischen Änderungen beginnen, durch zugrunde liegende entwicklungs-genetische Prozesse zu erklären. Während es für den Evolutionsbiologen stets um die Integration der vielfältigen Ansätze und aller Ergebnisse gehen muss, erforderte jedweder Ansatz die gesamte Konzentration des jeweiligen Forschers, und anderes blieb dann oft ausgeblendet.

Dies galt auch weitgehend für die so genannte Makroevolution oder Problematik der Entstehung neuer Baupläne und synorganisierter Strukturkomplexe sowie deren Bewahrung („Konservierung“), wenngleich dies durchaus weiterhin ein Forschungsthema mancher Paläontologen war. Viele zur Aufklärung von Transformationsschritten aufschlussreiche Fossilien wurden erst in jüngerer Zeit zutage gefördert und bearbeitet, darunter auch Stammlinienvertreter der Insekten und frühe Vertreter der Ectognathen. Für Erklärungen fehlte hier aber weitgehend das mittels Analogievergleich mögliche Wissen über Lebensweise und Lebenszyklus der ausgestorbenen Arten. Mit rezenten Organismen arbeitende Biologen griffen diesen Fragenkomplex kaum auf, obwohl es neue Ansätze durch die Verhaltensbiologie gab, die sich zunächst als Ethologie etabliert hatte. Diese flossen in die in den 50er Jahren des letzten Jahrhunderts beginnende Evolutionsökologie ein, die von manchen auch „ökologische Phylogenetik“ genannt wurde und in der es um die Rekonstruktion historischer Einnischung und Erschließung ökologischer Zonen geht. Dies setzt natürlich gut begründete Verwandtschaftsdiagramme voraus, die anfangs noch gar nicht vorhanden waren. Ökologische Verhaltensänderungen wurden als Schrittmacher morphologischer Änderungen hin zu neuen Bauplänen erkannt (VON WAHLERT 1965), und die Begriffe ökologische Nische und ökologische Zone wurden präzisiert (GÜNTHER 1950). Doch führten evolutionsökologische Analysen neben den im Abschnitt zuvor genannten Ansätzen eher ein Schattendasein. Im Schrifttum verstreut wurden sie nicht zusammenfassend dargestellt und fanden keinen gebührenden Eingang in Lehrbücher. Es gilt darauf aufmerksam zu machen, dass hier ein großer Forschungsbedarf besteht, damit wir zu einer erklärenden Naturgeschichte kommen. Insofern ist der Titel dieses Essays durchaus programmatisch gemeint.

### **Die fünf Teildisziplinen der Morphologie**

Zum Verständnis der Naturdinge suchen wir Erklärungen auf verschiedenen Ebenen: proximat, ultimat und historisch. In der Untersuchung von Strukturen ergeben sich daraus die verschiedenen, über eine „deskriptive Morphologie“ hinausgehenden morphologischen Arbeitsrichtungen (vgl. SUDHAUS 2007).

(1) Bei der proximat Verursachung geht es um die Verwirklichung endogener Programme. Mit dieser Fragestellung bemüht man sich also um das aktuelle Verständnis sowohl durch Wachstum und ontogenetische Prozesse realisierter Strukturen („Entwicklungsmorphologie“) als auch ihre mechanistische, funktionell-adaptive Erklärung („Funktionsmorphologie“).

Die entsprechenden Programme für die Bildung von Strukturen mit Anpassungswert sind evolutionär bedingt und Ergebnis von Vorbedingungen und Selektionsprozessen. Hier gilt es zwischen ultimat und historischer Bedingtheit zu unterscheiden.

(2) Ultimate Bedingtheit: Die im Titel genannte „Evolutionsmorphologie“ oder „evolutionsökologische Morphologie“ versucht einen Brückenschlag zu Ökologie und Verhaltensbiologie, indem sie die Frage nach der biologischen Rolle, dem Fungieren und damit nach dem biologischen Sinn oder Anpassungswert jener Strukturen stellt, die in der Beziehung zwischen Organismus und Umwelt eingesetzt werden. Durch direkte Beobachtung von Verhalten und Lebensweise oder Analogievergleich werden Hypothesen über Selektionsdrucke formuliert, um morphologische Änderungen als Anpassungsschritte plausibel zu machen.

(3) Historische Bedingtheit: Evolution baut immer auf vorhandenen Strukturen auf und „arbeitet“ in diesem Sinne opportunistisch (beispielsweise bei der Bildung von Nahrungs- und Speichelrohr aus unterschiedlichen Mundwerkzeugteilen verschiedener stechend-saugender Insektengruppen). Die Frage nach dem „warum so und nicht anders?“ zielt also auf die historische Ausgangssituation bei der jeweiligen Stammart und die Reihenfolge von Merkmalserwerb und -verlust. Die „phylogenetische Morphologie“ oder „Phylomorphologie“ versucht dies zu klären.

Ziel der Forschungsarbeit auf all diesen Feldern ist, die Organismen und ihre Strukturen aus entwicklungsbiologischer, konstruktions-funktionsbiologischer, evolutionsökologischer und historisch-phylogenetischer Sicht zu verstehen. Ohne Berücksichtigung von Funktionen des Apparates und der Lebensweise des Organismus gelingt dies nicht. Dabei sind nicht nur der Bau und die verschiedenen Funktionen einer Struktur zusammen zu sehen, sondern die Verknüpfungen mit anderen Strukturen (die Interdependenzen) und entsprechende Limitierungen wie Lizenzierungen müssen berücksichtigt werden. Letzteres sei an drei Beispielen erläutert:

Beispielsweise war eine Transformation von kauend-beißenden Mundwerkzeugen zu stechend-saugenden (wie bei Rhynchota) organismisch erst lizenziert, nachdem durch eine Verhaltensänderung das Reinigen der Antennen und Beine – eine Nebenfunktion der Mundwerkzeuge – von den Vorderbeinen übernommen worden war. Diese wurden dann sogleich auch eingesetzt, um den Rüssel (das Labium) zu putzen. – Auch bei adulten Odonata dienen die Vorderbeine statt Mundwerkzeuge dem Putzen der Antennen, die somit verkürzt werden konnten. Indem in ihrer Ahnenlinie das Laufen der Imagines nahezu aufgegeben wurde, gab es eine organismische Lizenz, die zum Beutegreifen im Fluge eingesetzten Beine dadurch weiter nach vorne zu richten, dass die Beinansätze durch Schrägstellung der Pterothorax-Segmente vorgeschoben wurden. Soweit das Flugvermögen durch den derartig veränderten Pterothorax nicht beeinträchtigt wurde, konnte somit der „Fangkorb“ selektiv verbessert werden. – Die beste Begründung für die einzigartige Häutung des geflügelten Insektes bei den Ephemeroptera bezieht sich auf den von der Stammart übernommenen Paarungsflug der Imagines, denn die in Anpassung daran verlängerten Vorderbeine (insbesondere als Greiforgane der Männchen) und das Schweben unterstützenden Schwanzanhänge (Cerci, Terminalfilum) lassen sich ausgehend von der Larve konstruktiv nur in einem Zwischenschritt über die Subimago erstellen (STANICZEK 2003). Dafür spricht, dass u.a. bei den Palingeniidae nur die Männchen eine Imaginalhäutung durchlaufen, während die Weibchen sich als Subimago fortpflanzen. Doch gibt es auch Eintagsfliegen, bei denen sich zwar beide Geschlechter häuten, aber unter Ausschluss einer Häutung der Flügel, welche damit also keineswegs gekoppelt sein muss. Dieser Umstand sowie die Haarbedeckung und Unbenutzbarkeit der subimaginalen gegenüber den imaginalen Flügeln legt auch noch einen eigenen Selektionsdruck auf die Beibehaltung dieser Flügelgarnitur nahe.

### **Ziel evolutionsökologischer Analysen**

Grundlage aller evolutionsökologischer Analysen sind fundiert begründete Cladogramme, in denen monophyletische Taxa durch apomorphe und Schwestergruppen durch synapomorphe Charaktere begründet wurden. Nackte Dendrogramme, wie sie mittels Sequenzdaten ermittelt werden, sind ohne Erklärungswert, können aber ein Skelett für aufzutragende Merkmale liefern. Cladogramme sind zugleich Hypothesen über die Merkmalsevolution, also Neuerwerb, Transformation und Verlust von Eigenschaften. Man denke an die schrittweisen Abänderungen des Ovipositors der Ectognatha mit zwei Paar Valven und ohne Gonangulum zum orthopteroiden Legeapparat und schließlich zu einem Giftstachel bei den aculeaten Hymenopteren, Merkmale, die jeweils an entsprechender Stelle im Cladogramm als Apomorphie erscheinen. Die Plausibilität einer solchen rekonstruierten Transformationsreihe muss durch eine konstruktiv-funktionelle und ökologische Analyse geprüft werden, und es muss versucht werden, jede Transformation als Anpassungsschritt oder Leistungsverbesserung auszuweisen. Erst dadurch werden evolutiv aufeinander folgende und einander bedingende Eigenschaften erklärbar.

Auf der Grundlage eines tiefgehend geprüften Cladogramms kann dann der Versuch unternommen werden, die Nischenfolge zu rekonstruieren (Abb. 1). Denn aufgrund der möglichst genauen Kenntnis der ökologischen Nischen der rezenten Arten lässt sich die ehemalige Nische einer Stammart oder „Stammart-Nische“ (am Gabelpunkt des Cladogramms) ebenso gut rekonstruieren wie das Stammartmuster (alle Eigenschaften

der jeweiligen Stammtart) im Hinblick auf Strukturen, Verhaltensweisen oder Habitat. Von Gabelpunkt zu Gabelpunkt lässt sich dann die Transformation der Nischen herausarbeiten, zwar bruchstückhaft, aber vielleicht doch in wichtigen Dimensionen, was schließlich die Bildung einer neuen ökologischen Zone verstehbar macht. Doch was ist unter der ökologischen Nische und ihrer Dimensionen zu verstehen?

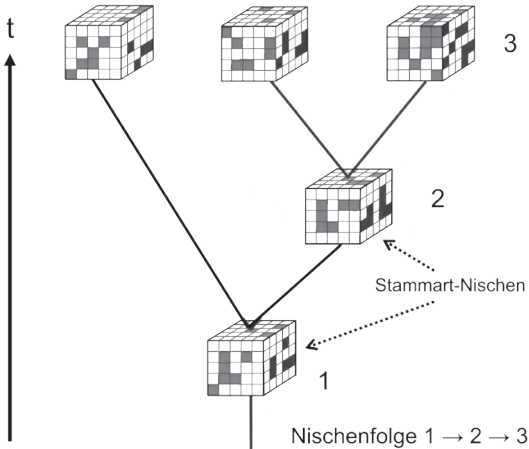


Abb. 1: Einfache Schemata (in Würfelform) von drei rezenten und zwei rekonstruierten ökologischen Nischen von Stammtarten mit unterschiedlichen Synergs (ausgefüllte Quadrate) zur Veranschaulichung der Nischenfolge (Nischen 1 bis 3) in der Zeit (t).

**Die Günthernische**

Die ökologische Nische ist ein funktioneller und kein räumlicher Begriff, der die ökologische Rolle einer Art in einer (oder mehreren) Lebensgemeinschaft(en) beschreibt. Es geht um die Fragen was?, wann?, wo? und wie? genutzt wird. Denn jede Art beinhaltet ein spezifisches „ökologisches Programm“. Die von ihr realisierte spezifische Ökonische ist über die ökologischen Verflechtungen synökologisch zu verstehen. Sie beinhaltet die Gesamtheit der positiven Wechselbeziehungen ihrer Individuen im gesamten Lebenszyklus zu ihrer Umwelt und somit die Verwirklichung der spezifischen Ansprüche einer Art. Die so als Beziehungssystem verstandene Nische ist zur Unterscheidung von anderen Nischen-Konzepten nach dem Evolutionsbiologen und Entomologen Klaus Günther benannt, der sie erstmalig so fasste und spezifisch auf eine Art bezog (GÜNTHER 1950, SUDHAUS 1996).

Es geht um die Beziehung zwischen ökologischen Lizenzen der Umwelt und Ansprüchen der Individuen einer Art. Jedes Lebewesen hat bestimmte Lebensansprüche (Bedürfnisse), die nur dort befriedigt werden können, wo die Umwelt die existenz-notwendigen Ressourcen (ökologische Lizenzen) für die Bildung ihrer ökologischen Nische bietet. Dabei geht es um Faktoren wie Nahrung für die verschiedenen Ontogenesestadien, Eiablage-, Häutungs-, Verpuppungs- oder Überwinterungsplatz, Flugtraum, Ruheort usw. Wird einem Lebensanspruch durch eine ökologische Lizenz entsprochen, kann sich demgemäß eine Verknüpfungsstelle (Synerg) zwischen Organismus und Umwelt bilden. Kann die Umwelt alle ökologischen Ansprüche der Individuen in Bezug auf sämtliche ontogenetische Stadien absättigen, ist die Realisierung dieser ökologischen (Art-)Nische möglich.

Die Nische als Gesamtheit der Synergs ist somit vieldimensional (Abb. 2). Zu ihrer Analyse müssen verhaltensmäßige, physiologische und morphologische Entsprechungen für die wichtigsten Dimensionen herausgearbeitet werden. Aufgrund der Variabilität der Individuen hat jedes Synerg als eine Dimension der Günthernische in der Population eine bestimmte Variation. Demgemäß sind die Verteilungskurven für eine entsprechende Nutzung (Häufigkeit auf der Ordinate) einer graduell variierenden Ressource (auf der Abszisse) für die einzelnen Synergs verschieden.

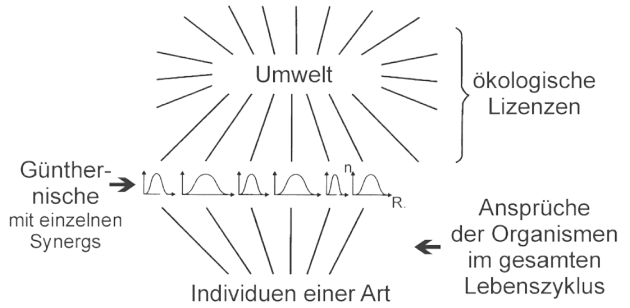


Abb. 2: Einfaches Schema der ökologischen Nische (Günther-Nische) einer Art mit Synergs als Kontaktstellen zwischen Dimensionen der Organismen und der Umwelt. n = Häufigkeit der Nutzung, R. = Ressource.

**Die Bildung der Nische ist eine Leistung der Organismen**

Ökologische Nischen sind nicht vorhanden und werden „besetzt“, was einem statischen Konzept gleichkäme. Die Günther-nische ist jedoch dynamisch zu verstehen. Sie wird in aktiver Auseinandersetzung (Interaktion) der Organismen mit der Umwelt evolutiv gebildet und dann verwirklicht und in der Generationenfolge behauptet. Durch physiologische oder verhaltensökologische Aktivitäten der Organismen werden die Angebote der Umwelt erst nutzbar gemacht. Dafür ein paar Beispiele aus der Insektenwelt:

Staubläuse und verschiedene andere Insekten haben Methoden entwickelt, Wasserdampf aus der Luft aufzunehmen. Sie können so auch trockenere Lebensstätten besiedeln. – Manche kurzrüsselige Hummeln können den Nektar längerer Röhrenblüten dennoch nutzen, indem sie die Blüten am Grunde aufbeißen (Blüteneinbruch). – Bestimmte Raubwanzen aus der Gruppe der Harpactorinae fangen Insekten nach dem Leimrutenprinzip, indem sie die Vordertibien mit klebrigen Pflanzensekreten (z.B. Harz) einschmieren. – Das Graben von Niststätten im sandigen Boden ist Sandbienen (*Andrena*) möglich, weil sie mittels des Sekretes ihrer Sterniteckendrüsen die Röhrenwände verfestigen und so vor Einsturz sichern können. – Kolonisierende Borkenkäfer nehmen symbiotische Pilze (Ambrosia) und manche Ameisen symbiotische Pflanzenläuse mit, womit sie eine neue Lebensstätte für sich und ihren Nachwuchs erschließen können. – Bestimmte Termiten und Ameisen nutzen von ihnen sonst nicht aufschließbare pflanzliche Bestandteile, indem sie darauf Pilze kultivieren.

Zum Teil ist für die Bildung der Art-nische eine Kooperation zwischen Artgenossen notwendig. Das Leben der marinen Chironomide *Clunio marinus* an Stellen, die bei extremem Niedrigwasser trocken fallen, ist nur möglich dank geflügelter Männchen, die ein in Kopulationsstellung verhaktes flügelloses Weibchen zur Eiablage in dieses Habitat tragen. – Die eindrucksvollen Baumnester der Weberameisen (*Oecophylla*) aus mit Spinnfäden verbundenen Blättern entstanden unter Ausnutzung des Spinnvermögens alter Larven, die in den Mandibeln von Arbeiterinnen zwischen den Blättern hin und her bewegt werden. – Blattschneiderameisen von *Atta* tragen auf dem abgeschnittenen Blattstück oft einen kleinen Artgenossen, der mit gespreizten Mandibeln Attacken von Schmarotzerfliegen (Phoriden) abwehren kann.

**Die Untergliederung der Art-nische in verschiedene Teilnischen und der Begriff der Larve**

Für viele Arten ist ihre Gesamtnische nicht an einem Ort und in einem Biotop lizenziert, sondern es bedarf eines Habitat- und Ortswechsels der Individuen und ihr Einfügen in eine andere Lebensgemeinschaft. Insbesondere verschiedene Ontogenesestadien bilden entsprechend verschiedene Teil- oder Subnischen, indem etliche Synergs in zwei oder mehr Blöcken zusammengefasst sind (Abb. 3). Man denke an die unterschiedlichen Habitate, in denen die ganz anders“artigen“ Ansprüche von Larve und Imago z.B. von Libelle, Singzikade oder Fliege erfüllt werden. Dies bedarf besonderer genetischer Umschaltmöglichkeiten für ganze Blöcke von Verhaltensweisen und Anpassungsstrukturen im Verlauf des Lebenszyklus.

Verschiedene Teilnischen können aber auch zyklisch saisonal durch verschiedene Generationen realisiert sein, bei Blattläusen oftmals durch jahreszeitlichen Wechsel zwischen Holzgewächsen und krautigen Pflanzen (Heteroxenie). Sie können aber auch gleichzeitig und am selben Ort von diskreten Phänotypen gebildet werden, sei es durch Polymorphismus (speziell auch Sexualdimorphismus) oder durch Polyphänismus.

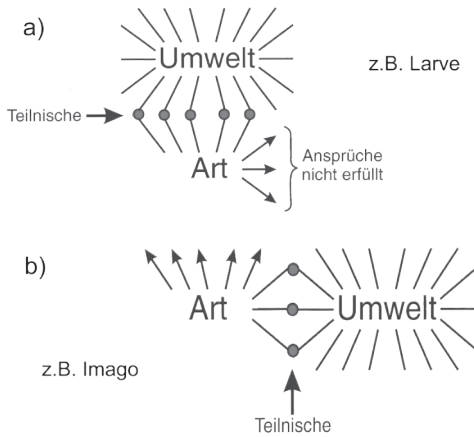


Abb. 3: Eine aus zwei Teilnischen bestehende Ökonische mit scheinbar plötzlichem Übergang.

Hinzu kommen individuelle Unterschiede, welche die Variabilität der Nische bedingen. In der Regel basiert dies auf genetisch unterschiedlicher Ressourcennutzung. Bei manchen Taxa kommt aber auch individuelle „Erfahrung“ in der ökologischen Auseinandersetzung hinzu. Beispielsweise wird bei bestimmten Hymenopteren ein Besuch von Blüten mit einer komplexen Morphologie schließlich gemäß einer günstigen Kosten-Nutzen-Relation geregelt. Solches lässt sich auch an dem schon erwähnten Blüteneinbruch zeigen.

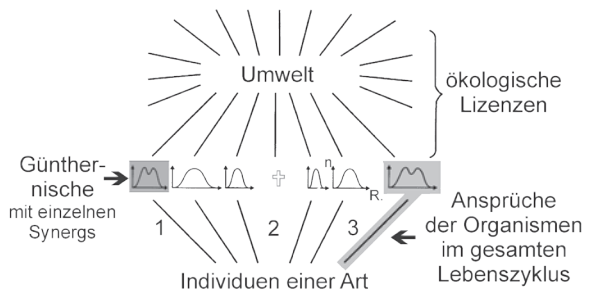
Gerade für Insekten ist von Bedeutung, dass sie in ihrem Lebenszyklus über Larve und Imago an verschiedenen Lebensgemeinschaften teilhaben können und dort jeweils stadiengemäße Teilnischen verwirklichen. In diesem Zusammenhang ist kritisch anzumerken, dass der Begriff „Larve“ von Entomologen traditionell oft unreflektiert und gegen den in der Zoologie sonst üblichen Gebrauch verwendet wird. Zum Begriff Larve gehört gegenüber dem Adultus (Imago) der Besitz von Eigenmerkmalen (wohl zumeist Caenogenesen), eine andere (innerartliche) Teilnische und eine Metamorphose, bei der sich der Organismus für den Beobachter „entlarvt“. Dies ist also keineswegs ein semantisches Problem. Der individuelle Zusammenhang zum Adultus ist an keinem Merkmal, sondern nur durch Beobachtung der Weiterentwicklung zu erkennen (siehe Raupe → Schmetterling, Engerling → Käfer). Deshalb wurden einst eigene Taxon-Namen vergeben, ehe man bei verschiedenen Tieren den Zusammenhang erkannte (z.B. Actinotrocha, Ammocoetes, Cercaria, Cyphonautes, Leptocephalus, Nauplius, Pilidium, Planula, Pluteus, Triungulinus, Zoa usw.). Für ein von der Imago nur durch das Fehlen von Flügeln und Genitalorganen unterschiedenes Jugendstadium gibt es den schönen Begriff „Nympe“. Man kann es ganz pragmatisch sehen: Wohl keiner wird eine junge Eidechse Larve nennen wollen, was einer jungen Blattlaus oder Wanze vergleichbar wäre. Andererseits wird man eine Kaulquappe nicht einen jungen Frosch nennen, vergleichbar der Bezeichnung Mehlwurm oder Engerling statt einem jungen Käfer. Ökologisch bedeutsam ist, dass durch Larven völlig andere Teilnischen möglich sind, die natürlich entsprechende Anpassungen erfordern, wie wir sie sonst zwischen Arten verschiedener hochrangiger Taxa erleben. WEBER (1954) sprach von imaginifugaler Entwicklung der Eigenmerkmale von Jugendstadien. Bleibt hingegen die Nische in der Ontogenese nahezu unverändert und sind die einzelnen Stadien imagoähnlich, sollte man konsequent von Juvenilen oder Nymphen sprechen (bei Wanzen, Heuschrecken, Ohrwürmern etc.). – Auch die Imago kann u.U. eine Metamorphose im Zusammenhang mit einem drastischen Wechsel der Teilnische vollziehen. So bohrt sich die parasitische Fledermausfliege (Streblidae) *Ascodipteron* unter Abwurf von Flügeln und Beinen in die Haut ihres Wirtes ein und schwillt dort zu einem larven-gebärenden unförmigen Sack an.

Besonders gut lassen sich zwei Teilnischen in einer Metamorphose mittels eines Puppenstadiums überbrücken. Evolutionsökologisch erscheint es deshalb eher paradox und erklärungsbedürftig, wenn manche holometabole Insekten trotz des Besitzes echter Larven im definierten Sinne z.B. in der wichtigen Nischendimension der Ernährung keine Unterschiede zeigen (Brot-, Dung-, Marienkäfer usw.).

**Transformationen der Günthernische**

Die evolutionstheoretische Bedeutung des Konzeptes der Günthernische liegt in ihrer Veränderungs­möglichkeit. Durch Neubildung, Änderung oder Wegfall von Synergs werden Nischen im Prozess der Evolution umgebildet bzw. gebildet (Abb. 4). Die Veränderungs­möglichkeiten bestehen einerseits in der Einbeziehung einer neuen Dimension, etwa durch Nutzung einer bisher nicht oder nur gelegentlich genutzten Ressource (z.B. eine neue Futterpflanze für einen Phytophagen oder Gewinnung von Haemolymphe als Nahrung durch Anstechen des Wirtes mit dem Legestachel bei einer Schlupfwespe). Die Inanspruchnahme von bisher nicht nachgefragten Lizenzen der Umwelt durch bestimmte Individuen führt zunächst zur Nischenerweiterung und kann schließlich evolutiv zu einem festen ökologischen Anspruch der Population werden. Eine Nischenänderung tritt andererseits auch ein, wenn vorhandene Synergs abgeändert werden oder eine bisherige Umweltbeziehung aufgegeben und ein altes Synerg schließlich aufgelöst wird. Dies spielt sich jeweils auf bestimmten Ontogenesestadien ab, und so ist auch eine schrittweise Unterteilung in zwei oder mehr zeitlich getrennte Teilnischen möglich oder auch umgekehrt die Zusammenführung von zwei Teilnischen in einer ungeteilten Nische. Natürlich spielen in diesem Evolutionszusammenhang zusätzlich Umweltänderungen eine Rolle. Durch Ausbreitung und Evolution von Arten werden neue Lizenzen geboten, die zur Nutzung bereitstehen. Andere ökologische Lizenzen dagegen nehmen ab oder versiegen ganz, was zum regionalen Aussterben einer Art führen kann.

Abb. 4: Die drei Elementarprozesse bei der Transformation der Ökonische (im Vergleich zu Abb. 2; von links): (1) Änderung, (2) Wegfall und (3) Neubildung eines Synergs. Die Änderung der Umwelt durch Hinzutreten neuer oder Wegfall vorhandener Lizenzen ist nicht dargestellt.



Jeweils sind es qualitative Änderungen, die von einzelnen Individuen begonnen werden und sich – selektiv über einen höheren Fortpflanzungserfolg solcher Varianten – in der Population durchsetzen müssen. Dabei kommt es zur Transformation von Eigenschaften in der Population, die nur im funktionellen und ökologischen Kontext zu verstehen sind, und es entstehen Unterschiede zu anderen Populationen (z.B. regionaler Futterpflanzenwechsel bei Phytophagen). Richtungswesend für die Evolution der Art sollte somit relativ einfach änderbares ökologisches Verhalten sein, das in aller Regel der Transformation oder dem Neuerwerb bzw. Verlust einer Struktur vorausgeht.

Nischen bilden sich also ebenso um wie Arten, denn es gibt das eine nicht ohne das andere, und es gibt fließende Übergänge. Da bei fließenden Grenzen jedwede „Grenzziehung“ ein künstlicher Akt wäre, ist auch der Begriff der Nische nur injunktiv zu fassen (Injunktion siehe z.B. SUDHAUS & REHFELD 1992). Die Frage, ab wann eine geänderte Nische eine neue Nische darstellt, ist gleichbedeutend mit der Frage, ab wann eine transformierte Linie eine neue Art ist. Erkennbar ist eine neue Ökonische wie die Art erst im Bezug zu anderen Linien in einer Konkurrenzsituation, also beim Sympatrietest. Erforderlich ist die ökologische Verträglichkeit mit möglichen Konkurrenten in einer (oder mehreren) Biozönose(n), was wir als Einnischung bezeichnen.

**Umbildung einer Ökonische mit Cluster-Struktur**

Cluster-Bildung soll hier heißen, dass ein Großteil der Nischenelemente (Synergs) zusammengefasst ist und daher mit einem Schritt zugleich ein ganzer Block gekoppelter Synergs geändert werden kann, was dann zu einer gravierenden Änderung der gesamten Nische führt (Abb. 5). Dies ist z.B. bei der Erschließung eines neuen Wirtes durch einen Parasiten der Fall. Für Arten von *Rhagoletis* (Tephritidae) werden viele

Komponenten ihrer jeweiligen Nische an der Wirtspflanze realisiert. Sie ist zugleich Balz- und Paarungsort (Rendezvousplatz), Eiablageort, Lebensstätte und Nahrungslieferant für die endophag lebende Larve. Ein Futterpflanzenwechsel bringt also Änderungen in all diesen Nischen-Dimensionen. Andere bleiben dagegen unverändert: Die Imago frisst Honigtau, die Verpuppung findet im Boden statt.

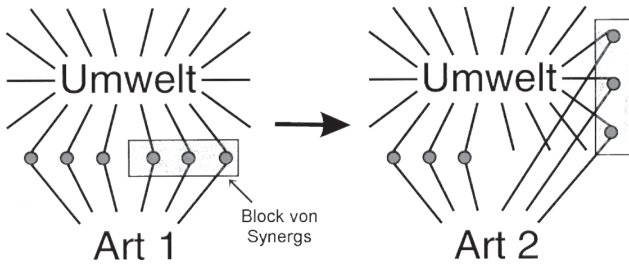


Abb. 5: Drastischer Umbau einer Nische durch Umschalten eines Blockes gekoppelter Synergys. Zum Beispiel bedeutet der Wechsel eines Wirtes eine gleichzeitige Abänderung mehrerer Synergys.

Beispiele in geschichtlicher Zeit sind der Wechsel von Wildpflanzen auf eingeführte Kulturpflanzen und in Anpassung daran die Bildung eigener Wirtsrassen. So wechselte *Rhagoletis pomonella* in Nordamerika von Weißdorn auf Apfel (um 1865) und etwa 100 Jahre später auf Kirsche (alles Rosaceae). Die Flugzeit verschob sich entsprechend der Reifezeit der verschiedenen Früchte von September (*Crataegus*) über August (Äpfel) auf Juli (Kirschen) (Bush 1975).

Der Anfangsvorteil einer kleinen Verhaltensänderung zieht Anpassungsschritte an die neue Lebensweise und Transformationen verschiedenster Eigenschaften nach sich. Doch zu jedem Zeitpunkt muss die Kosten-Nutzen-Bilanz positiv sein, denn jeder Evolutionsvorteil wird mit neuen Nachteilen erkaufte. Anfangsvorteil eines Wirtspflanzenwechsels ist vielleicht die geringere Konkurrenz und das kurzzeitige „Abschütteln“ spezifischer Schlupfwespen (Parasitoide), die sich an der Wirtspflanze orientieren. Doch hat die phytophage Larve zunächst mit dem neuen Substrat und den pflanzlichen Abwehrsubstanzen zu „kämpfen“. Hier sind evolutive Anpassungen erforderlich.

**Abwandlungen einer aus verschiedenen Teilnischen bestehenden Nische**

Eine Teilnische kann in weiterer Evolution von jeweils anderen Stadien oder Individuen der Art partiell oder schließlich ganz übernommen werden, wodurch sich insgesamt eine Verengung der Ökonische ergibt (vgl. dazu Abb. 3). Dies kann auf verschiedenem Wege erreicht werden. (In den Beispielen sei die Nische auf eine sehr wichtige Dimension verkürzt, nämlich den Funktionskreis der Ernährung.)

- (1) Eine teilweise Übernahme von Larven in die Adultnische lässt sich bei manchen Flöhen feststellen, die überschüssig aufgenommenes und unverdautes Blut abgeben, was quasi einem Zufüttern der im Nest lebenden Larven mit Blut gleichkommt. Indem die gesamte Larvalentwicklung im abgelegten Ei durchlaufen wird wie bei der Termitenfliege *Termitoxenia* oder durch Viviparie kann die Larvalnische auch ganz aufgelöst werden. Ökologisch bedeutete z.B. die Pupiparie bei der Tsetse-Fliege *Glossina* eine Umstellung der Larve auf indirektes Blutsaugen.
- (2) Umgekehrt kann auch die Adultnische abgekoppelt werden, etwa durch Aufgabe der Ernährung als Adultus (z.B. Eintagsfliegen, Zuckmücken, Strepsipteren-Männchen) oder durch Paedomorphose wie bei manchen Gallmücken (Cecidomyiidae) und Strepsipteren-Weibchen (hier also zudem sexualdimorph).
- (3) Eine Einengung der Nische tritt auch bei Aufgabe eines Wirtspflanzenwechsels ein, wenn z.B. primär heteroxene Blattlausarten sekundär wieder nur eine Wirtspflanzenart nutzen (monoxen).

Eine solche „Einengung“ der Ökonische kann neue Optionen bringen. Die zuvor erwähnte Viviparie z.B. bedeutet eine organismische Lizenzierung für eine epizoische Lebensweise auf Säugetieren (wie bei dem Ohrwurm *Arixenia* auf Fledermäusen oder *Hemimerus* auf der Hamsterratte) oder als Ektoparasiten (Polycetenidae und Streblidae auf Fledermäusen).



**Rekonstruktion der Nischenfolge in einer direkten Linie am Beispiel von pilzzüchtenden Ameisen (Attini)**

Bei pilzzüchtenden Ameisen denkt man zunächst an *Atta sexdens*, die Blattstücke schneiden und ins Nest eintragen, um darauf bestimmte Pilze zur Ernährung riesiger Kolonien zu kultivieren. Dieses Verhalten ist – durch Außen- und Innengruppenvergleich begründet – in nachvollziehbaren Schritten entstanden (Abb. 6).

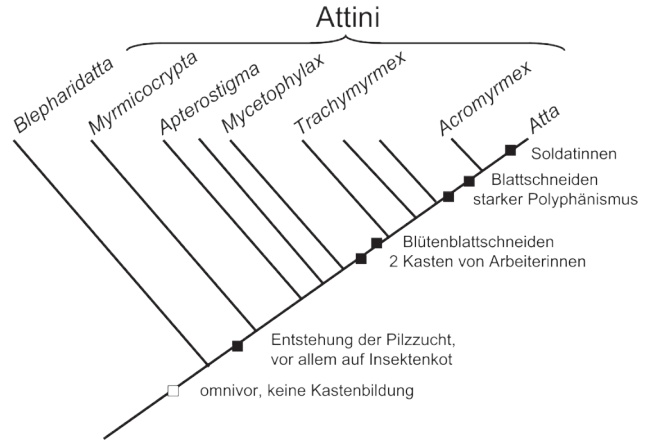


Abb. 6: Unvollständiges Verwandtschaftsdiagramm der Attini mit ihrer Schwestergruppe *Blepharidatta*, das die wichtigsten Schritte in der Transformation der Nischen hin zur Blattschneiderameise *Atta* zeigt (nach der Analyse von MEIER & SCHULTZ 1996).

Nach der Rekonstruktion des Cladogramms der monophyletischen Attini mittels morphologischer Merkmale der Vorpuppen der Arbeiterinnen waren folgende evolutionsökologische Aussagen möglich (nach MEIER & SCHULTZ 1996):

- (1) Die Vorfahren in der Ahnenlinie der Attini waren höchstwahrscheinlich omnivor, wie es ihre abgestuften nächsten Verwandten (*Blepharidatta*, *Wasmannia*, *Proatta*) heute sind.
- (2) Da alle Taxa der Attini Pilze züchten, kann dieses Verhalten auch für die Stammart (der Kronengruppe) angenommen werden und damit als einmal entstanden, obgleich verschiedene Taxa dieser Gruppe verschiedene Pilzarten (fast stets Lepiotaceae: Basidiomyceten) verwenden. Die Pilze wurden und werden jeweils aus der Umgebung rekrutiert. Durch die verschiedenen für die Pilzzucht notwendigen Verhaltensweisen wurde „aktiv“ eine neue Nische gebildet.
- (3) Da einige der basal abzweigenden Attini-Taxa als Pilzzuchtsubstrat vorwiegend Insektenkot (nicht Blätter) eintragen, ist dies auch für die Stammart anzunehmen. Entsprechend lässt sich rekonstruieren, dass die Ameisen klein waren (etwa 2-3 mm), ihr Nest im Boden angelegt wurde und eine Kolonie nur aus wenigen hundert Arbeiterinnen bestand. Damit ist die Stammart-Nische recht gut charakterisierbar.
- (4) Die allmähliche Abkehr von der Nutzung von Insektenkot als wichtigstem Bestandteil des Pilzmediums vollzog sich in der Ahnenlinie zur letzten gemeinsamen Stammart von *Trachymyrmex* und *Atta*. Diese schnitt Teile aus zarten Blütenblättern und trug sie als primär wohl zusätzliches und schließlich eigentliches Substrat zur Pilzzucht ins Nest ein. In diesem Zusammenhang und an dieser Stelle im Cladogramm entstand ferner ein schwacher Polyphänismus der Arbeiterinnen. Die kleine Morphe war für die Hege der Pilzhyphen notwendig, die neue größere Morphe brachte Vorteile beim Schneiden und Transportieren der Blütenblätter.
- (5) Dieser Arbeiterinnen-Polyphänismus wurde bei der Stammart von *Acromyrmex* und *Atta* um fast das Fünffache gesteigert. Gegenüber den etwa 2 mm großen Innendienst-Arbeiterinnen erreichen die Blattschneider-Arbeiterinnen eine Körpergröße von ca. 1 cm. Der Polyphänismus war eine Voraussetzung (Präadaptation) für das Schneiden von Blättern als Pilzsubstrat, das hier durch eine Verhaltensänderung entstand. Damit war eine fast unbegrenzte Ressource für die Pilzzucht verfügbar. Zugleich wurden beim Blattschneiden anfallende Pflanzensäfte von den Ameisen genutzt und bildeten die wichtigste Nahrungsquelle der Imagines. Durch diese Nischenerweiterung standen die Pilze fast ausschließlich zur Larvenaufzucht zur Verfügung.

(6) In der Linie zu *Atta* (4 Arten) kam es zu einer Vergrößerung der Königin auf 3-4 cm und der Zahl ihrer Ovariolen auf bis zu 500. Sie wurden damit zu „Eierlegemaschinen“, was entsprechend große Kolonien ermöglichte. Zugleich entstand (nur) hier eine Soldatinnen-Kaste (größer als 1 cm) zum Schutz der Kolonien. Ableger der Pilze aus der Kolonie wurden in einer Mundtasche beim Hochzeitsflug mitgetragen, was eine Cospeziation der sich klonal entwickelnden Pilze mit den Ameisen ermöglichte.

In der Folge von Speziationen wurden also Nischenunterschiede akkumuliert, die stufenweise qualitative Veränderungen hin zu einer neuen ökologischen Zone brachten, wie es der Aufschluss von Blättern mittels Pilzen im Vergleich zu der omnivoren Ernährungsweise darstellt. Ein weiteres Beispiel einer Folge von Nischenumbildungen soll die Verquickung von schrittweiser Bildung einer neuen Zone mit „Makroevolution“ verdeutlichen.

### **Bildung einer neuen ökologischen Zone und Makroevolution am Beispiel der Entstehung der Pterygota-Stammart**

Eine Transformation von Strukturen infolge von Funktionsänderungen bei der Umbildung von Nischen in Coevolution mit den sich ändernden Lebensgemeinschaften wurde beispielhaft für die Evolutionsgeschichte aktiv fliegender Insekten von HASENFUSS (2002) erörtert und durch Modellversuche untermauert. Seit dem oberen Silur erfolgte eine Zunahme von Gefäßpflanzen an Land, die im unteren Devon bis 1 m hoch wurden und neue ökologische Lizenzen für bereits vorhandene Insekten boten. Der Umbau einer monocondylen Mandibel in eine dicondyle in der Schwesterlinie der Archaeognathen ermöglichte den Wechsel vom Abkratzen von Algenbewuchs zum Hineinbeißen in zartes Pflanzenmaterial. Eine Lebensweiseänderung führte zur Nahrungssuche auch an den zunächst noch niedrig-wüchsigen Gefäßpflanzen dort, wo Meristeme für die Phytophagie weich genug waren. Um die Pflanzenstängel, an denen die tagaktiven Tiere hochkletterten, zu sehen, wurden ihre Komplexaugen selektiv verbessert. Zum Pflanzenwechsel ließen sie sich hinab fallen, was energetisch sparsamer war als das Hinunterklettern. Insbesondere bei Angriffen von Spinnen kam es zur Flucht durch Fallenlassen, wobei es gegenüber einer sich an derselben Stelle senkrecht abseilenden Spinne von Vorteil war, infolge des abgeflachten Körpers (wie bei Silberfischchen) und der leicht abstehenden Paranota mit an den Körper angelegten Antennen und Extremitäten etwas gleiten zu können. Anders als beim direkten Fall brachte dies das fliehende Insekt aus der unmittelbaren Gefahrenzone. Die Gleitfähigkeit war zugleich ökonomischer beim Wechsel der Futterpflanze, wobei Cerci und Terminalfilum den Körper beim Fall in Ventralstellung steuern konnten. Hier setzte eine selektive Verbesserung des Gleitflugs durch Vergrößerung der Paranota ein.

Doch kein Vorteil ohne Nachteil. Eine Verbreiterung der Paranota behinderte das Laufen auf unebenem Boden, was dadurch abgemildert wurde, dass die Paranota beim Laufen etwas angehoben wurden. Hierzu dienten eine Flexionslinie und entsprechende Muskeln. Aus der Möglichkeit, die Paranota beim Gleitflug horizontal und beim Laufen mehr senkrecht zu stellen, entstand eine Auf- und Abbewegung der Paranota während des Gleitens. Dies führte in der weiteren Evolution schrittweise zum aktiven Flug mittels komplexem neuromuskulären Flugapparat und Flügeln. Dadurch konnte aktiv zu einer neuen Futterpflanze geflogen und bei nötiger Flucht die Distanz vergrößert werden, mit dem Nachteil, dass diese Insekten schwerlich zum Schutz in Spalträume kriechen konnten.

Wie in diesem Szenario sind im Hinblick auf die Bildung eines neuen Bauplans (Makroevolution) durch Erschließung einer neuen ökologischen Zone allgemein folgende vier Punkte zu klären: Lizenzen der Umwelt, Präadaptionen der Organismen, Verhaltensänderungen und evolutive Anpassungen (Abb. 7).

(1) Eine gerichtete Nischenfolge auf dem Weg zu einer tiefgreifenden Lebensweiseänderung muss durch die Umwelt lizenziert sein. Dies war für dicondyle Insekten durch das Aufkommen in die Höhe wachsender Gefäßpflanzen seit dem Oberen Silur gegeben.

(2) Es bedarf aber auch Lizenzierungen oder Präadaptionen seitens der Organismen. Dabei handelt es sich um bewährte Anpassungen an die alte Lebenssituation, die zudem bisher ungenutzte Möglichkeiten für eine andere Lebensweise bieten. In diesem Beispiel erwies sich der an das Kriechen in Spalten angepasste abgeflachte Körperbau und der Besitz von Paranota (wie bei Zygentoma) als präadaptiv für den Gleitflug von etwa 8-10 mm großen Tieren und die als Tastorgane vorhandenen Cerci und Terminalfilum als präadaptiv zum Steuern beim Gleitflug.

(3) Doch die besten präadaptiven Strukturen nützen nichts, wenn sie nicht durch ein geändertes Verhalten in einen neuen Kontext gestellt werden. Eine Änderung von Verhalten und Lebensweise – wie das Erklettern von Pflanzenstängeln und Fallenlassen – erweist sich als „Schrittmacher der Evolution“, indem neue Umweltbezüge erstellt und somit andere Selektionskräfte wirksam werden.

(4) Im Verlauf der Generationenfolge kann dann die neue Leistung im Hinblick auf Ökonomisierung verbessert werden, und die entsprechenden Strukturen werden selektiv angepasst. Die in verschiedenen Bereichen notwendigen Abänderungen und Anpassungen an die neue Lebenszone bedingen sich teilweise auch wechselseitig, bzw. ein Anpassungsschritt ist Voraussetzung für einen weiteren.

Die Bildung einer neuen ökologischen Zone wie die der geflügelten Insekten bedeutet einen tiefgreifenden Lebensweisewechsel und eine neue Stufe ökologischen Verhaltens der Stammart. In diesem Beispiel lässt sich der Apparat und die Fähigkeit zum aktiven Flug als „Schlüsselereignis“ für den Zonenwechsel begreifen, das durch viele andere Änderungen unterstützt werden muss und solche nach sich zieht. Eine gelungene Zonenbildung ermöglicht eine weitere evolutive Radiation mit vielen Artaufspaltungen. Dies bringt natürlich Rückkoppelungseffekte. Durch die Bildung einer Vielzahl von Arten, die zusammen ein höherrangiges Taxon konstituieren, werden neue Lizenzen für Räuber, Parasiten, Symbionten etc. geschaffen, und eine entsprechende Coevolution wird angestoßen.

Erschließen einer neuen ökologischen Zone

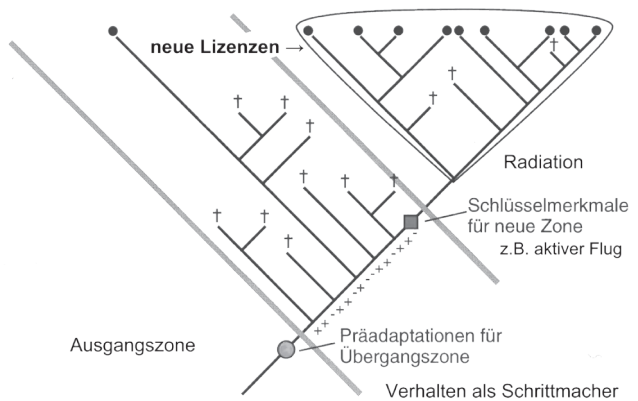


Abb. 7: Schema des Erschließens einer neuen ökologischen Zone (wie jener der Pterygota) schrittweise über eine (u.U. nicht mehr unmittelbar nachweisbare) Übergangszone, bei der Präadaptationen und Verhaltensweisen als Schrittmacher konstruktiver Änderungen durch Umbau, Neubau und Wegfall von Strukturen von Bedeutung sind, bis Anpassungen entstanden sind, die als Schlüsselmerkmale organismisch eine Radiation ermöglichen.

**Zonenbildung bei aquatischen Insekten**

Das dargestellte Beispiel mag zu spekulativ erscheinen, weil es eine zu große Lücke fehlender Dokumente nur mittels Modellversuchen und konstruktiven Analysen zu überbrücken versucht und zudem der Ausgangspunkt der Flügelbildung der Pterygoten kontrovers diskutiert wird (RAFF 1996). Deshalb sollen andere Fallbeispiele eines bedeutenden Lebensweisewechsels dargestellt werden, in denen rezent noch Übergangszonen existieren. Eindrucksvolle Analysen finden sich z.B. für die Besiedlung der Meeresoberfläche durch Wasserwanzen und von Fließgewässern durch Schmetterlinge.

Die Besiedlung der Oberfläche der Ozeane durch Arthropoden war nur über den Umweg des Landlebens möglich. Sie wurde schließlich nach einer Serie von Zonenübergängen von dem Wanzen-Taxon *Halobates* aus der Gruppe der semiaquatischen Gerromorpha vollzogen, deren Phylogenie von ANDERSEN (1982) rekonstruiert und deren Evolutionsökologie auf dieser Grundlage von ihm analysiert wurde. Deren Stammart lebte danach von toten oder geschwächten Arthropoden in sumpftartigen Habitaten und hatte die Möglichkeit, zur Beutesuche auch auf kleineren Wasserflächen zu laufen. Von dieser ancestralen Zone wurde über eine Übergangszone mit Pflanzenbedeckung wiederholt die freie Wasserfläche im Uferbereich von Teichen erschlossen, wobei es in jeder Zone zu evolutiver Radiation kam (Abb. 8). Ökologisch wurde diese

Lebensweise dadurch lizenziert, dass Landinsekten im Wasserhäutchen „gefangen“ wurden und Wasserinsekten an der Oberfläche schlüpfen, die überwältigt und ausgesaugt werden konnten. Als Anpassung an die Fortbewegung auf der freien Wasserfläche wurde das Laufen mit alternierender Bewegung der Beine dadurch abgelöst, dass die gegenüber liegenden Beine simultan rudern bewegt wurden und die Tiere auf dem Wasserhäutchen gleiten können. Dazu wurden die Mittelbeine evolutiv verlängert. Solches entstand unabhängig bei Hermatobatidae und Gerridae (Abb. 8). In mehreren Linien wurden auch wellenbewegte Gewässer und Fließgewässer erschlossen sowie über zehnmal unabhängig marine Habitats. Dies geschah zumeist in den Tropen im Gezeitenbereich, und von dort aus erfolgte mit *Halobates* der Schritt auf die Oberfläche der offenen Ozeane.

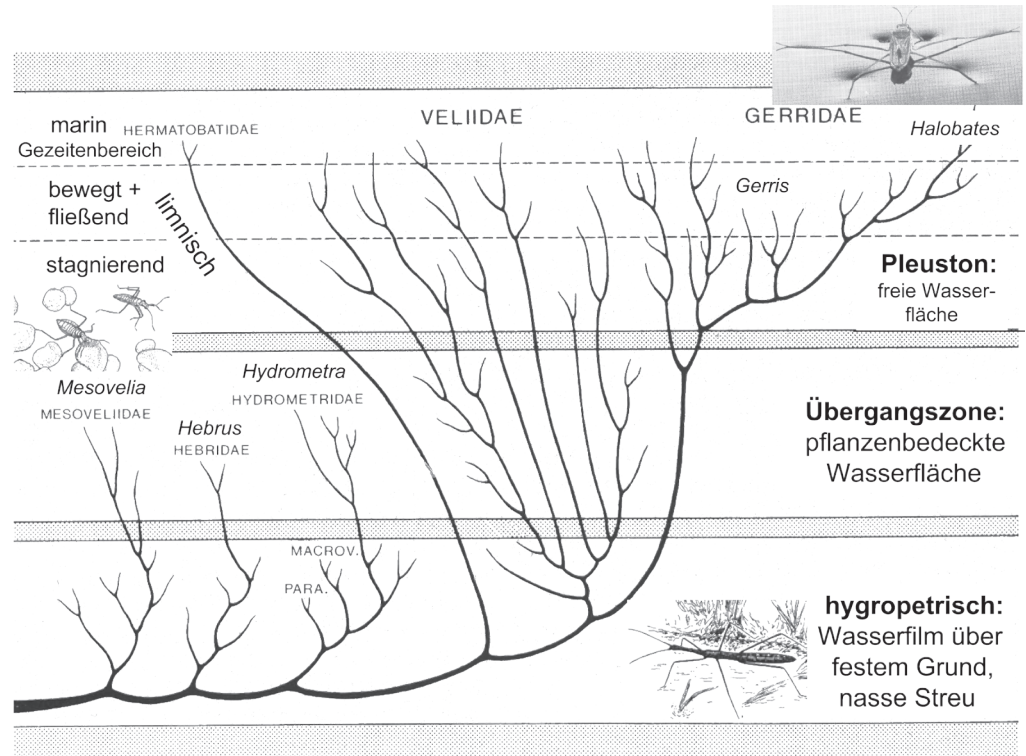


Abb. 8: Folge erschlossener Zonen bei den Gerromorpha (nach ANDERSEN 1982).  
Der Baum gibt genau das Verzweigungsmuster des Cladogramms wieder.

Auf der Grundlage eines Cladogramms konnte die Evolution der ungewöhnlichen Lebensweise von Schmetterlingsraupen am Grunde von Fließgewässern bis hin zu reißenden Gebirgsflüssen in etliche Etappen des Zonenerwerbs aufgelöst werden (HASENFUSS 1991, 2007). Die Raupen der Crambidae (aus der Gruppe der Pyraloidea = Zünsler) leben üblicherweise in Gespinnströhren an Landpflanzen. Es entstanden „Sackträger“, die z.B. abgetrennte Pflanzenteile zu einem transportablen Gehäuse zusammenspinnen, das mit Häkchen der Abdominalbeine gehalten wird. Aus ihnen gingen Schmetterlinge mit im Wasser lebenden Raupen hervor.

Die erste Radiation erfolgte in der ancestralen Zone, die sich folgendermaßen charakterisieren lässt: Die Larve lebte in einem transportablen Sack ectophag an Sumpfpflanzen stehender Gewässer, an welche die Eier in Häufchen oberhalb des Wasserspiegels abgelegt und mit Schuppen („Afterwolle“) bedeckt wurden. Ein Wechsel der Futterpflanze erfolgte passiv durch Verdriftung mittels des luftgefüllten und so auf der Wasseroberfläche schwimmenden Sackes. Als Anpassung daran besaß fast der ganze Körper der Raupe eine samtartige Oberflächenstruktur, wodurch sie unbenetzbar wurde. Die Puppe im Kokon verblieb in dem Larvensack.

Von diesem Plateau aus wurden zwei verschiedene Zonen gebildet, nämlich jene der Schoenobiinae und die ihrer Schwestergruppe, der Acentropinae (Abb. 9). Merkmale der Schoenobiinae-Zone sind eine endophage Lebensweise der Larve, die in Stängeln von Sumpfpflanzen bohrt. Dabei können auch schwächere Pflanzen genutzt werden, die für die gesamte Larvalentwicklung allein nicht ausreichen würden. Denn die Fähigkeit, ein Blattstück zu einer Röhre zusammenzuspinnen, wurde beibehalten und diente in der ursprünglichen Weise zum Wechsel der Futterpflanze durch passives Verdriften durch Wind und Wellen auf der Wasseroberfläche. Neu ist hier eine ventromediane Vorwölbung zwischen den Prothorakalbeinen, die ein Eindringen von Wasser in den Larvensack verhindert, sowie eine Verpuppung im Fraßgang.

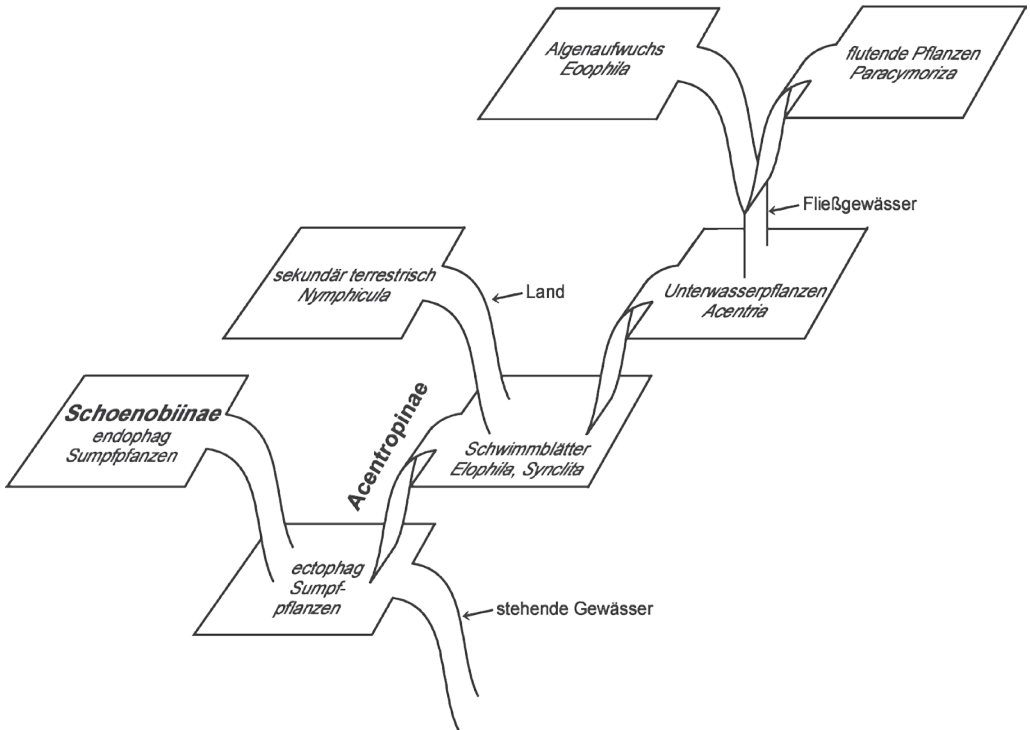


Abb. 9: Folge erschlossener Zonen bei Wasserschmetterlingen (nach der Analyse von HASENFUSS 1991, 2007).

Das Verdriften der Larven mittels einer Luftblase in ihrem Gehäuse ermöglichte auch die Etablierung im Schwimmblattgürtel des tieferen Wassers und in Anpassung daran die Bildung der Acentropinae-Zone. Indem das Weibchen seinen Hinterleib um den Blattrand herum biegt, wurde die Eiablage auf die Blattunterseite verlegt. Die jungen Larven leben submers, sind benetzbar und haben wassergefüllte Köcher. Sie machen Hautatmung und haben demgemäß ihre Stigmenöffnungen stark verkleinert, sodass kein Wasser eindringen kann. Ältere Larven sind unbenetzbar, scheiden Gas zunächst aus dem Tracheensystem ab und sind kräftig genug, die Oberflächenspannung des Wassers zu überwinden. Fortan leben sie in einem luftgefüllten Köcher an der Wasseroberfläche, wo sie an Schwimmblättern fressen und atmosphärische Luft atmen. Die Verpuppung im letzten Larvensack erfolgt bei ihnen unter Wasser an einem Blattstängel, wozu Luft in den Kokon eingeschlossen ist, die durch von der Pflanze freigesetzten Sauerstoff erneuert wird. Nur die Stigmen 2-4 der Puppe sind funktionsfähig, durch Reusentrichome unbenetzbar, liegen vergrößert auf einer Erhöhung und treten so mit der im Kokon eingeschlossenen Luftblase in Kontakt (die übrigen Stigmen sind verschlossen). – Diese charakteristischen Puppenstigmen besitzt auch das asiatische Taxon *Nymphicula* und gibt sich damit als sekundär terrestrisch zu erkennen.

Von dieser Zone war es nur ein kleiner Schritt, in mehreren Linien unabhängig durch zeitlebens submerse Larven Unterwasserpflanzen stehender Gewässer als Ressource und Lebensstätte zu erschließen. Die Eiablage findet an Pflanzenteilen an der Wasseroberfläche oder durch Tauchen an einer Unterwasserpflanze statt. Infolge von Proterogenese blieben auch ältere Larven benetzbar und machten Hautatmung bzw. evolvierten zur Oberflächenvergrößerung schlauchartige Tracheenkiemen am gesamten Körper. Sie leben meist in röhrenartigen Gespinsten zwischen den Pflanzen. Das Gas im Puppengepinst stammt aus den Tracheen.

Die Bildung von Gespinsten zwischen Wasserpflanzen war eine Präadaptation für den Schritt zu einer weiteren Lebenszone der Larven, nämlich an flutenden Pflanzenbüscheln in Fließgewässern der Verdriftung trotzen zu können. Und letztlich erschloss sich die Zone, in Fließgewässern den Aufwuchs an Algen von Steinen abzuweiden, wofür die auf den Steinen unter Gespinstdecken lebenden Larven dorsoventral abgeflacht und ihre Mundwerkzeuge nach vorne ausgerichtet wurden. Die Eiablage erfolgt an Steinen am Wasserspiegel oder sogar durch Tauchen, wofür die Weibchen (der *Argyrectini*) z.T. als Anpassungen zu Ruderbeinen umgebildete Hinterbeine erwarben.

Die Bildung einer neuen ökologischen Zone ist nicht in einem „Sprung“ zu verwirklichen. Die Wasserinsekten-Beispiele zeigen, dass Zonenwechsel eine Serie mit vielen Etappen darstellt, die auch immer wieder parallel durchlaufen werden können. Wären allerdings durch eine weitere Evolution der Organismen und Lebensgemeinschaften alle notwendigen Übergangszonen verschwunden, so würde das Übriggebliebene – wie bei der Entstehung der Pterygota – wie ein Sprung erscheinen.

### **Das evolutionsökologische Programm auf dem Weg zu einer erklärenden Naturgeschichte**

Solche evolutionsökologische Szenarien zu erstellen erfordert eine genaue Kenntnis in den Details, um Anpassungen und Artenvielfalt zu erklären und Phylogenie kausal verständlich zu machen. Der Evolutionsökologe kann kein Spezialist sein, sondern er muss auf vielen Beinen sicher stehen. Es bedarf einer möglichst detaillierten Rekonstruktion des Merkmalsmusters jeweiliger Stammarten (Stammartmuster). Ferner muss die biologische Rolle der Strukturen, ihr Fungieren, herausgearbeitet werden. Organismische Lizenzierungen (Präadaptationen) sind ebenso aufzuzeigen wie Kanalisierungen, indem eine vorhandene Konstruktion die weitere Evolutionsrichtung bahnt, und ebenso konstruktionsbedingte Limitierungen, die bestimmte Konstruktionsänderungen erschweren oder verunmöglichen.

Parallel dazu muss die ökologische Nische der jeweiligen Stammart (Stammart-Nische) mit möglichst vielen Wechselbezügen rekonstruiert werden, um von dort aus die schrittweise Nischenumbildung hin zur nächst folgenden Stammart-Nische analysieren zu können. Hierbei sind insbesondere jene durch Variation und Selektion erfolgten Verhaltensänderungen in den Blick zu nehmen, die einen Lebensweisewechsel einleiten.

Das evolutionsökologische Programm erwartet also etliche Arbeitsschritte:

- (1) Ausgangspunkt ist eine phylogenetisch-systematische Analyse, deren Ergebnis ein durch Apomorphien begründetes Cladogramm darstellt. Ein nur mit molekularen Daten erstelltes Dendrogramm muss entsprechend mit Eigenschaften der Organismen gefüllt werden.
- (2) Jede Stammbaumanalyse muss eine evolutionsökologische Analyse nach sich ziehen. Strukturen und Verhaltensweisen sind als Anpassungen an eine bestimmte Lebensweise und ökologische Situation nachzuweisen. Bei jedem Evolutionsschritt sind sowohl die jeweilige Umwandlung (Apomorphie) als auch die Beibehaltung (Plesiomorphie) funktionell-ökologisch zu begründen. Dadurch können sich in wechselseitiger Erhellung Bestätigungen oder auch Schwächungen des Cladogramms ergeben. Bei jedem Monophylum, das einen eigenständigen Bauplan repräsentiert, muss der Versuch unternommen werden, die entsprechende Zone zu charakterisieren.
- (3) Lizenzierungen seitens der Umwelt sind aufzuzeigen, und es ist der Frage nach Antagonisten (Konkurrenten, Fressfeinden, Parasiten) oder Förderern (ökologischen Schrittmachern, Symbionten) nachzugehen.
- (4) Die Frage nach der einer Strukturänderung vorausgehenden Verhaltensänderung ist ein bewährtes heuristisches Prinzip. Durch ein geändertes ökologisches Verhalten kann eine gebotene Umweltlizenz genutzt werden, was zunächst eine Funktionserweiterung bringt und dann ökologischen Funktionswechsel herbeiführen kann. Die Verhaltensänderung würde als „ethologisches Schlüsselmerkmal“ die weitere Selektionsrichtung

bestimmen und Anpassungen in verschiedenen Bereichen und damit konstruktive Änderungen beeinflussen. Es besteht die Aufgabe, mögliche ethologische und konstruktive Schlüsselmerkmale zu erkennen, welche die Umbildung der Nischen hin zur Erschließung einer neuen ökologischen Zone ermöglichen.

(5) Die Nischenfolge in einer Linie muss rekonstruiert werden, und sei dies zunächst nur in Bruchstücken möglich, um zu einer Darstellung von Einnischung und Erschließung einer neuen, vielfache Speziationen (= Radiation) ermöglichenden ökologischen Zone zu gelangen.

(6) Schließlich müssen die Wechselbeziehungen zwischen verschiedenen interagierenden Taxa herausgearbeitet werden. Es geht um die Darstellung der wechselseitigen Evolution (Coevolution) in Lebensgemeinschaften mit dem Fernziel einer Rekonstruktion der Geschichte der Ökosysteme und sei dies zunächst noch so bruchstückartig.

Erforderlich für evolutionsökologische Darstellungen ist also eine Synthese aus Systematik, Verhaltensbiologie und Ökologie über die Zeit. Damit stehen wir noch ziemlich am Anfang. Für die meisten und oft gerade systematisch wichtige Arten ist das dafür notwendige Wissen über Lebensweise, ökologische Ansprüche und Ressourcennutzung ganz unzureichend. Dies aber sollte ein Ansporn für zukünftige Forschungsaktivitäten unter diesem evolutionsökologischen Ansatz sein. Es wird zu einem wirklichen Verständnis stammesgeschichtlicher Vorgänge und zu einer erklärenden Naturgeschichte beitragen.

### Danksagung

Den Organisatoren der Entomologentagung danke ich für die Einladung zu diesem Vortrag, Herrn Dr. A. Fürst von Lieven für die kritische Durchsicht des Manuskriptes, Frau Dr. K. Kiontke für eine Verbesserung der Summary und beiden für die Hilfe bei der Erstellung von Abbildungen.

### Zusammenfassung

Entsprechend den Frageweisen nach proximaler Ursache bzw. ultimer oder historischer Bedingtheit lassen sich Entwicklungs-, Funktions-, Evolutions- und phylogenetische Morphologie unterscheiden. In der Evolutionsmorphologie wird nach der biologischen Rolle und dem Selektionswert für Strukturen gefragt, was sich aus direkter Beobachtung oder Analogievergleich erschließen kann. Ausgehend von detaillierter vergleichender Strukturuntersuchung eröffnet sich damit das Feld der Evolutionsökologie mit dem Ziel der Rekonstruktion historischer Einnischung und Erschließung ökologischer Zonen. Nach Untersuchung der ökologischen Nischen rezenter Arten soll hierbei die jeweilige Ökonomie einer Stammart am Gabelpunkt eines zuvor erstellten Cladogramms (Stammart-Nische) rekonstruiert und ihre jeweilige Transformation durch Abänderung, Neubildung oder Auflösung von Synergys – jedenfalls in wichtigen Dimensionen der Organismus-Umwelt-Beziehung – herausgearbeitet werden (Nischenfolge). Beispiel einer Nischenfolge ist bei pilzzüchtenden Ameisen (*Attini*) die Pilzzucht anfänglich auf Insektenkot als Substrat über Teile von Blütenblättern schließlich zu herausgeschnittenen Laubblättern.

Zur Bildung der Nische wird die Interaktion der Organismen mit der Umwelt und die Gemeinschaftsleistung kooperierender Artgenossen besonders betont. Die Artnische kann sich aus verschiedenen, sich meistens zeitlich ablösenden Teilnischen zusammensetzen, denen in der Regel verschiedene Morphen entsprechen. Dies gilt insbesondere für durch Eigenmerkmale gekennzeichnete Larven, deren Metamorphose zum Adultus mit der Verwirklichung einer anderen Teilnische einhergeht. Gravierende Änderungen der Nische in wenigen Evolutionsschritten sind dann möglich, wenn viele Synergys in einem Block zusammengefasst (geclustert) sind (z.B. Wirtspflanzenwechsel bei Phytophagen) oder wenn Teilnischen (von Ontogenesestadien) aufgegeben werden (z.B. durch Viviparie).

Verhaltensänderungen für Nischenerweiterung oder -abänderung gehen einem tiefgreifenden Lebensweisewechsel durch Bildung einer neuen ökologischen Zone voraus. Der Zusammenhang von Zonenbildung und „Makroevolution“ wird am Beispiel der Entstehung der Pterygota unter Berücksichtigung von Umweltlizenzen, Präadaptationen, Verhaltensänderungen und evolutiven Anpassungen diskutiert. Die Folge ökologischer Zonen von einer Landwanze hin zu Gerriden auf der Meeresoberfläche wird dargestellt sowie die Zonenfolge von terrestrischen Sackträger-Schmetterlingen zu Raupen, die selbst in stark strömenden Gewässern als Aufwuchsfresser leben. Sechs Punkte des „evolutionsökologischen Programms“ hin zu einer erklärenden Naturgeschichte werden herausgearbeitet.

**Literatur**

- ANDERSEN, N. M. (1982): The semiaquatic bugs (Hemiptera, Gerromorpha). Phylogeny, adaptations, biogeography and classification. Entomograph Vol. 3, Scandinavian Science Press Ltd., Klampenborg, 455 pp.
- BUSH, G. L. (1975): Sympatric speciation in phytophagous parasitic insects. In: PRICE, P. W. (ed.): Evolutionary strategies of parasitic insects. London, p. 187-206.
- GÜNTHER, K. (1950): Ökologische und funktionelle Anmerkungen zur Frage des Nahrungserwerbes bei Tiefseefischen mit einem Exkurs über die ökologischen Zonen und Nischen. In: GRÜNEBERG, H. & ULRICH, W. (ed.): Moderne Biologie. Festschrift zum 60. Geburtstag von Hans Nachtsheim. Peters, Berlin, p. 55-93.
- HASENFUSS, I. (1991): Evolution der aquatischen Larven und Puppen der Acentropinae (= Nymphulinae/Crambidae/Pyraloidea/Lepid.). Verh. Dtsch. Zool. Ges. **84**: 444.
- HASENFUSS, I. (2002): A possible evolutionary pathway to insect flight starting from lepismatid organization. J. Zool. Syst. Evol. Research **40**: 65-81.
- HASENFUSS, I. (2007): Versuch einer Rekonstruktion der Evolution der aquatischen Lebensweise der Jugendstadien der Wasserschmetterlinge (Acentropinae, Crambidae, Lepidoptera). Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin (N.F.) **46** (im Druck).
- MEIER, R. & SCHULTZ, T. R. (1996): Pilzzucht und Blattschneiden bei Ameisen – Präadaptationen und evolutive Trends. Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin (N.F.) **35**: 57-76.
- RAFF, R. A. (1996): The shape of life. Genes, development, and the evolution of animal form. University of Chicago Press, Chicago, London, 520 pp.
- STANICZEK, A. (2003): Eintagsfliegen. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie C, Heft **53**, 79 pp.
- SUDHAUS, W. (1996): Die Bedeutung von Klaus Günther für die Evolutionsbiologie. Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin (N.F.) **35**: 27-55.
- SUDHAUS, W. (2007): Die Notwendigkeit morphologischer Analysen zur Rekonstruktion der Stammesgeschichte. Species, Phylogeny and Evolution **1**: 17-32.
- SUDHAUS, W. & REHFELD, K. (1992): Einführung in die Phylogenetik und Systematik. Fischer, Stuttgart, Jena, New York, 241 pp.
- WAHLERT, G. VON (1965): The role of ecological factors in the origin of higher levels of organization. Syst. Zool. **14**: 288-300.
- WEBER, H. (1954): Grundriss der Insektenkunde. 3. Aufl. Fischer, Stuttgart.