

C. DIETER ZANDER | Hamburg-Lokstedt

Evolutionsfaktor Einnischung

Running title Evolutionsfaktor Einnischung

Schlüsselwörter Evolution, Ökologische Nische

Nische und Einnischung als Komponenten der Ökologie

Dem berühmten Zoologen E. Haeckel folgend, ist Ökologie die Lehre vom Haushalt der Natur. Das gilt auch heute noch. Die Ökologie befasst sich mit der Struktur und, wenn der Faktor Zeit hinzukommt, der Dynamik von Ökosystemen.

Jede Art ist Teil und Partner in einem Ökosystem. Ein Ökosystem besteht aus zwei Komponenten, dem Lebensraum bzw. Habitat (Biotopt), der Summe der physikalischen und chemischen Faktoren, und der Lebensgemeinschaft (Biozönose), der Summe der lebenden Organismen. Daher ist jede Art in die Wechselbeziehungen zwischen Lebensraum und Lebensgemeinschaft eingebunden. Das Ökosystem ist daher ein dynamisches System, in dem die einzelnen Arten jeweils eine bestimmte, ihnen charakteristische Rolle übernehmen. Diese Rolle steht sowohl unter dem Einfluss der anderen Mitglieder der Lebensgemeinschaft als auch unter dem Einfluss des Lebensraumes und beschreibt damit seine Nische (Abb. 1).

Die treibenden Kräfte der Artbildung oder Speziation sind seit Darwin im Fokus von wissenschaftlichen Diskussionen gewesen. Während zunächst vorwiegend morphologische Merkmale zum Beweis der Evolution herangezogen wurden (z.B. Mayr 1942, Remane 1956,) wurden auch zunehmend ethologische Tatsachen verwendet (Wickler 1961,

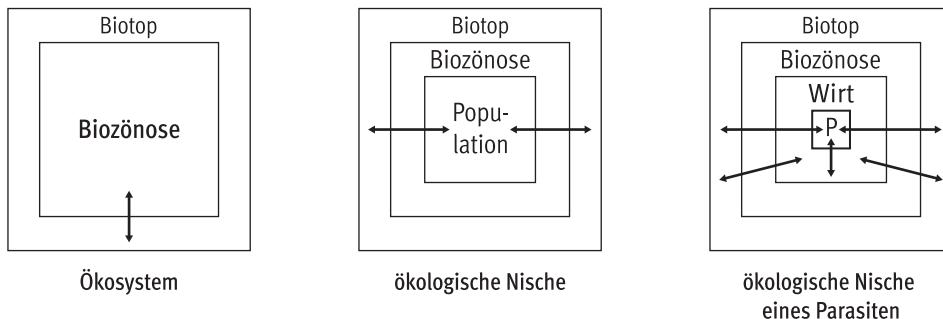


Abb. 1 Dynamische Wechselbeziehungen von lebenden Systemen mit ihren Lebensräumen, Stufenabfolge. Die Beziehungen werden von Stufe zu Stufe zahlreicher. Nach Zander (1997).

Eibl-Eibesfeldt 1972). Im Lauf der Zeit lieferten Erkenntnisse der Genetik reichlich Argumente für die Darwin'sche Evolutionstheorie (Timofeew-Ressovsky 1939, Dobshansky 1959, Kosswig 1959, 1974). Die ökologische Sicht auf die Artbildung wurde von Günther (1950) mit der Nische als gegenseitige Beeinflussung von Organismus und Lebensraum begonnen. Die Einnischung (Annidation) ist nach Ludwig (1950) der 5. Evolutionsfaktor nach Mutation, Rekombination, Selektion und Separation. Sie bedeutet für Organismen neue Lebensräume zu erobern, seien es neue Mikrohabitatem innerhalb eines Habitats oder, eine Stufe weiter, neue Habitate innerhalb eines Ökosystems. Damit können sie ggf. Partner oder Konkurrent in der jeweiligen Biozönose, werden. Ökosysteme sind eine Ansammlung verschiedenster Organismen, Pflanzen, Tiere, Pilze, Mikroorganismen und Bakterien, die in ständigem Austausch miteinander und der physikalischen und chemischen Umwelt stehen, z. B. Klima, Bodenbeschaffenheit, Salzgehalt in Gewässern, Licht.

Die Nische ist selbst von Ökologen oft missdeutet worden, indem sie diese mit dem Habitat oder den Ressourcen gleichsetzen. Daher kam es auch zu der Annahme von „leeren Nischen“ (Kennedy 1990), bei denen es sich in Wirklichkeit um nicht genutzte Ressourcen im Ökosystem handelt. Die ökologische Nische ist daher nicht einfach der Lebensraum eines Organismus, sondern ein dynamisches Wechselspiel zwischen diesem und dem Lebensraum. Sie entspricht daher auf der Stufe des Organismus dem Ökosystem auf der Stufe der Lebensgemeinschaft (Abb. 1).

Die **Geschichte** des Begriffs Nische ist lang und wurde stufenweise korrigiert. Die erste strukturelle Definition stammt 1919 von Grinnell. Eine entscheidende Neu-Definition gab es danach durch Elton (1927), der die **funktionelle** Nische schuf, in denen die Nahrungsbeziehungen eine wichtige Rolle spielen, und besonders Günther (1950), der die Wechselbeziehungen zwischen Organismus (autozoische Komponente) und Ökosystem (ökische Komponente) erkannte (Abb. 2). Seine Ansicht setzte sich leider zuerst nicht durch. So fand eher Hutchinson (1957) für seine **multidimensionale** Nische den Beifall vieler Wissenschaftler. Um dieses abstrakte Hypervolumen anschaulich zu gestalten, wurden als Hauptdimensionen Habitat, Ressourcen und Zeit hervorgehoben. Osche (1972) bezeichnete treffend das Habitat als die Adresse, die Nische als den Beruf

eines Organismus. Die modernste Erklärung stammt von Pianka (1994): „**Die Nische beschreibt die Nutzung der Natur durch eine Art**“, womit die Dynamik in diesem System unterstrichen wird. Und dadurch unterscheidet sie sich von einer „leeren Nische“: Weil in diesem Fall ein Partner, der Organismus, in dem Habitat fehlt, kommt es folglich auch zu keiner Dynamik. Begründet wurden leere Nischen durch den Befall mit Fischkiemen-Parasiten bei bestimmten Wirten aus verschiedenen Klimazonen, wobei die Artenzahl der Parasiten in den Tropen am höchsten war und zu den höheren Breiten hin kontinuierlich abnahm. Diese Theorie Piankas wurde versucht weiter zu entwickeln z.B., dass die Nische weniger von der Konkurrenz als von zufälligen Ereignissen bestimmt wird (Hubbel 2001).

Vorgang der Einnischung

Den wichtigsten Einfluss bei der Einnischung übt die Konkurrenz aus, sie herrscht immer dort, wo einander ähnliche Arten identische Ressourcen nutzen. Es gibt eine Konkurrenz innerhalb der Population – intraspezifische Konkurrenz – und eine Konkurrenz innerhalb der Lebensgemeinschaft – interspezifische Konkurrenz. Die intraspezifische Variante herrscht dann vor, wenn eine Population viele Allele im Genom aufweist, die bei einer variablen Umwelt von Vorteil ist, weil die Individuen dann ebenfalls variabel sind und sich entlang des Ressourcen-Gradienten weit ausdehnen können. Es handelt sich dann also um eine weite Nische. Die Träger mit weniger und weniger wichtigen Allelen konzentrieren sich dann an den Grenzen der Ressourcen. Sie bilden die sog. **Randpopulationen**, die der Ausgangspunkt einer Artbildung – Speziation – sein können. Wenn eine konstante Umwelt vorliegt, passen sich die Populationen an, indem sie die Zahl der Allele verringern und stattdessen die Zahl der für die Nutzung der Ressourcen wichtigen Gene vermehren. Diese Spezialisierung bedeutet, dass die Nische enger wird und sich die Population bei einer Konkurrenz um identische oder sehr ähnliche Ressourcen mit anderen Arten besser durchsetzen kann (interspezifische Konkurrenz) (Abb. 2).

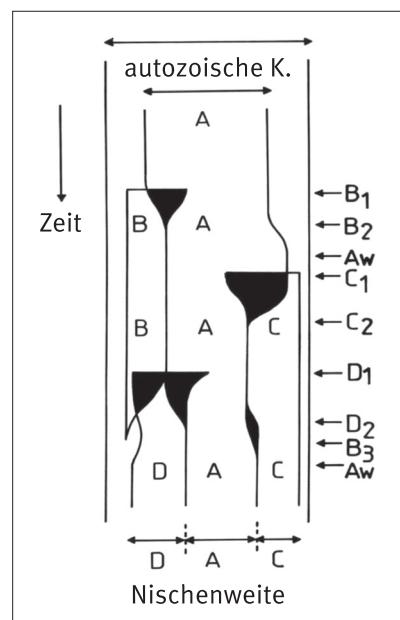


Abb. 2 Modell der Einnischung. Die Arten A – D versuchen die autozoische (Lebensform, s. Seite 13) mit der ökischen Komponente (Lebensraum) in Übereinstimmung zu bringen. Bei Konkurrenz mit anderen Arten (schwarze Felder) kommt es zur Einengung der Nische. B1, C1, D1 = Einwanderung der Arten B – D, Aw = Erweiterung der Nische von Art A, B3 = Auslöschung von Art B. Nach Zander (1997).

Konkurrenz

Ein wichtiger Motor der Evolution ist daher die Konkurrenz, da sie die Existenz mehrerer Arten ermöglicht, die identische Ressourcen nutzen. Die Voraussetzung kann durch die Genpools der jeweils konkurrierenden Populationen gegeben sein. Dieser Genpool ist durch eine Vielzahl von Allelen im Genom von Generalisten flexibler, d.h. anpassungsfähiger als bei Spezialisten, erstere haben daher bessere Möglichkeiten bei ähnlichen Nischen der Konkurrenten auf andere Ressourcen auszuweichen. Die Spezialisten verlieren im weiteren Zeitverlauf diejenigen Allele, die nicht mehr zur Ausnutzung der Ressourcen gebraucht werden. Somit entsteht bei einer durch die Konkurrenz bedingte Koevolution auch eine Veränderung des Genpools.

In der Konkurrenz unterlegene Arten haben dennoch Möglichkeiten sich, durch Anpassung an andere ökologische Ansprüche im gleichen Lebensraum zu behaupten. Ein Vorgang, der vor allem nach der Auseinandersetzung mit anderen Organismen in der Lebensgemeinschaft in einem Gleichgewicht endet. Es findet dann ein Wechsel der Lebensweise mit der Realisierung einer neuen ökologischen Nische statt, z.B. statt Tag- eine Nacht-Aktivität. Eine weitere Möglichkeit ist die Anpassung an die abiotischen Faktoren eines neuen Lebensraumes, in dem nicht alle Ressourcen ausgenutzt wurden. Das bedeutet einen Wechsel des Mikrohabitats, oder sogar des Habitats.

Ein Beispiel für intraspezifische Konkurrenz, bei der Randpopulationen eine entscheidende Rolle bei der Einnischung spielen, mögen Schleimfische (Blenniidae) des Mittelmeerraumes sein. Es gibt drei Arten der Gattung *Lipophrys (Salaria)*, die miteinander sehr eng verwandt sind. *L. pavo* weist in Bezug zum Salzgehalt die weiteste Toleranz auf, weil dieser im Meer und auch im Brackwasser vorkommt. *L. basiliscus* kommt nur im Meer vor. *L. fluviatilis* ist dagegen im Süßwasser von Seen und Flüssen rings um das Mittelmeer verbreitet (der neueste Fund stammt aus Algerien). Die Evolution dieser Gruppe ging vom Meer aus, wo auch die meisten Blennies vorkommen, und mag sich zum Brackwasser hin ausgedehnt haben. Brackwasser ist ein Extrem-Lebensraum, dem sich nur eine geringe Zahl von Arten anpassen kann. Andererseits bot er sich als ein konkurrenzarmer Lebensraum für diese Schleimfische an. Der nächste Schritt wäre die Selektion von Genen, die zur Toleranz von Brackwasser beitragen. Der weitere Schritt ging vom Brack- ins Süßwasser, als in Brackwässern die Verbindung zum Meer verloren ging, und führte so zur Entwicklung von *L. fluviatilis* (Abb. 3).

Ein solcher Weg der Speziation beruht daher sowohl auf Konkurrenz als auch auf topografische Veränderungen im bisherigen Verbreitungsgebiet.

Arttrennende Mechanismen

Wenn zwei eng verwandte Arten im gleichen Habitat aufeinandertreffen, kann es zu Bastardierungen kommen. Doch es gibt eine Reihe von Mechanismen, die eine Vermi-

schung verhindern und die beiden Arten als solche weiter existieren lässt. Ein ökologischer arttrennender Mechanismus (AM) wirkt schon, wenn im gleichen Lebensraum verschiedene Mikrohabitale bewohnt werden. Vertreter der lebendgebärenden Zahnkarpfen-Gattung *Xiphophorus*, deren über zehn Arten sich unter Aquarienbedingungen miteinander kreuzen lassen, besiedeln zahlreiche Flüsse in Mittelamerika. Während einige Arten im flachen Uferbereich leben, halten sich andere eher an Steilufern auf. Falls sich aber verschiedene Arten trotzdem begegnen sollten, kommen ethologische AMs ins Spiel, bei denen abweichende Verhaltensweisen eine Paarbindung verhindern. So zeigen die *Xiphophorus*-Arten jeweils unterschiedliches Balzverhalten, das der Paarung vorausgeht. Wenn es dann doch zu einer Paarung verschiedener Arten kommt und Sperma vom Männchen mit Hilfe seiner umgebildeten Afterflosse in die Genitalöffnung des Weibchens gelangt, wird die Spermakonkurrenz als ein weiterer AM wirksam. Die Weibchen vermögen das übertragene Sperma in Falten des Eileters längere Zeit zu speichern. In ausgedehnten Versuchen wurde bei den *Xiphophorus*-Arten bewiesen, dass artfremde Spermatozoen sich nicht gegen die arteigenen durchsetzen können (Zander 1962). Kommt es nach diesen Hindernissen doch noch zu einer Zygogenbildung, wäre ein weiterer AM die Unverträglichkeit der jeweiligen Genome, die zum Absterben der Embryonen führt. Wenn nicht, können die Hybriden zwar lebensfähig, aber unfruchtbar sein, vorzugsweise im männlichen Geschlecht. Hier sorgen die AMs dafür, dass die Nische eingeschränkt

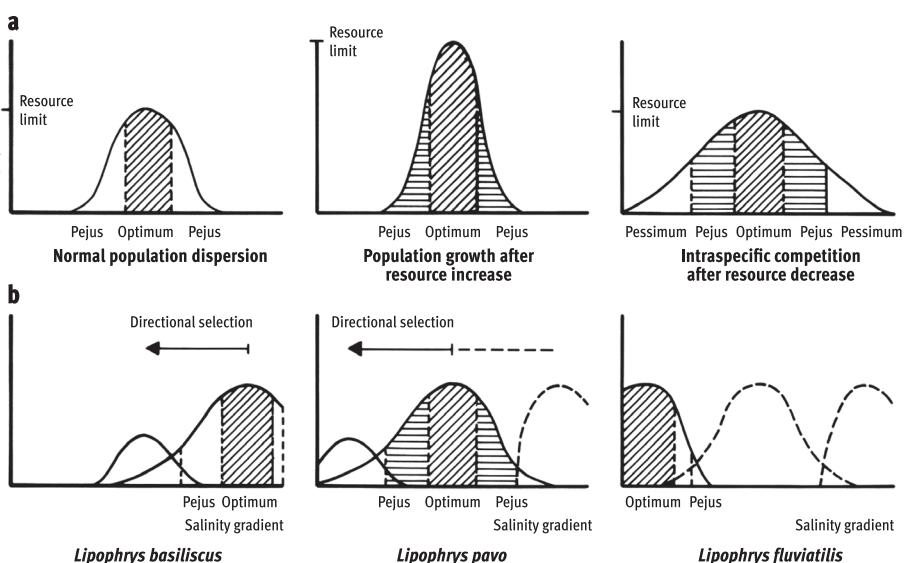


Abb. 3 Folge von interspezifischer Konkurrenz nach Populationswachstum. a) Modell, das die Änderungen der Ausbreitung der Populationen bei Änderung der Ressourcen aufzeigt. Der Hauptteil der Population mit den meisten Allelen schiebt sich um das Optimum, die „Randpopulationen“ mit weniger Allelen befinden sich im Pejus. b) Schema der möglichen Abfolgen bei der Evolution von drei *Lipophrys*-Arten (Blenniidae). Die Ressourcen im Brackwasser sind Anreiz für Randpopulationen im Pejus sich dieser neuen Umgebung anzupassen, es entsteht *L. pavo*. Bei dieser Art gibt es Teile der Populationen die sich dem Lebensraum Süßwasser anpassen, nach topografischer Trennung erfolgte dann die Speziation von *L. fluviatilis*. Nach Zander (2004).

wird. Auf jeden Fall wurden im natürlichen Habitat bisher keine Bastarde gefunden, dort funktionieren also die AMs im Gegensatz zum Aquarium-Lebensraum.

Anders ist die Situation bei einigen Vögeln, bei Raben- und Nebelkrähe, Nachtigall und Sprosser, Haus- und Weidensperling kommt es an den Rändern ihrer jeweils aneinander grenzenden Verbreitungsgebiete in Europa zu fruchtbaren Hybriden. Die Verbreitung von Haus- und Feldsperling überschneidet sich weitgehend, es kommt aber nur selten zu Bastarden.

Nischenweite

Die ökologische Nische ist also ein dynamisches System und kann daher ihre jeweilige Weite verändern. In jungen Ökosystemen sind eher weite Nischen realisiert, weil die Organismen noch nicht genügend Zeit hatten sich zu spezialisieren. Die in der Ostsee lebenden Grundeln sind in der Lage sich dem im Wechsel der Jahreszeiten ändernden Nahrungsangebot anzupassen. Es handelt sich um fünf kleine Fisch-Arten, die nur 5–10 cm groß werden. Vier Arten leben am Boden, die Schwimmgrundel *Gobiusculus flavescens* schwimmt in einiger Distanz über dem Grund, ihre bevorzugte Nahrung ist daher Zooplankton. Die Schwarzgrundel *Gobius niger*, die größte Art der Gilde, und die Sandgrundel *Pomatoschistus minutus* ernähren sich vorwiegend von Makrobenthos, während die kleineren Flecken- und Strandgrundeln (*Pomatoschistus pictus* und *P. microps*) generell Meiobenthos fressen. Zu der Zeit der Planktonblüten im Frühjahr und Herbst wechseln auch Sand- und Fleckengrundeln auf diese reichliche Ressource. Bei Planktonmangel im Sommer wechselt die Schwimmgrundel zu Makrofauna (Asseln, Flohkrebse) als Nahrung, die sich dort zwischen und auf den Benthos-Algen reichlich entwickelt hat.

Dagegen gibt es im Mittelmeer Schleimfische (Blenniidae), die schon etwas weiter spezialisiert sind. Eine Gilde von fünf naheverwandten Arten der Gattung *Lipophrys* haben sich die vorhandenen Ressourcen so aufgeteilt, dass sie nicht oder nur wenig konkurrieren. Eine wichtige Rolle spielte bei ihrer Einnischung die Verringerung der Körpergröße (Abb. 5). So ist *L. trigloides* die größte Art, bei dem die Nahrung als einziger dieser Gilde aus Makrofauna besteht. Die kleineren Arten ernähren sich von Meiofauna oder Aufwuchs. Die weiteren Nischen-Unterschiede werden durch die Aufenthaltstiefe, die bevorzugte Lichtzone und die Aktivitätszeit realisiert.

Die Galapagos-Finken offenbarten in den El-Nino-Jahren mit großer Dürre welches Potential variable Allele im Genpool haben kann. Die kurzfristige Klimaänderung verursachte auf der Insel Daphne auch eine Dominanz von Pflanzen, deren Samen größer und härter waren als in normalen Jahren. Während die Finken Populationen von *Geospiza fuliginosa* sonst mit Schnäbeln ausgestattet waren, die an kleinere Samen gepasst waren, wiesen die Nachkommen in der Dürrezeit kräftigere Schnäbel auf, mit denen sie die harten Samen knacken konnten. Dieses war die Folge einer Hybridisierung mit dem mittleren Grundfink (*Geospiza fortis*), weil die veränderten Bedingungen einen starken

Selektionsdruck ausübt. Der Wechsel der Klima sorgt dafür, dass der Bestand an Alleen hoch bleibt und damit die Schwankungen im Ökosystem und seine Folgen ausgeglichen werden können.

Korallenriffe und tropische Regenwälder gelten als alte, gereifte Ökosysteme. Durch das konstante Klima begünstigt, können bei kurzer Generationsfolge neue Anpassungen an den Lebensraum und damit Spezialisierungen schneller erfolgen. Die optimale Ressourcen-Nutzung wird fast oder vollkommen dadurch erreicht, dass die Nischen sehr eng sind. Viele Arten leben mit Partnerarten in Symbiose. Die Artenzahl ist sehr hoch, die Populationen sind dagegen klein. Umso anfälliger erweisen sich diese Lebensformen gegenüber Störungen, weil dann die Gefahr droht, dass Populationen zu klein werden um sich weiter erfolgreich fortpflanzen zu können. Sobald es im Lebensraum und im Verbreitungsgebiet zu Schwankungen der klimatischen Faktoren kommt, existieren weniger Arten, diese dafür mit erweiterten Nischen. Die Artenzahl nimmt allerdings zu, falls

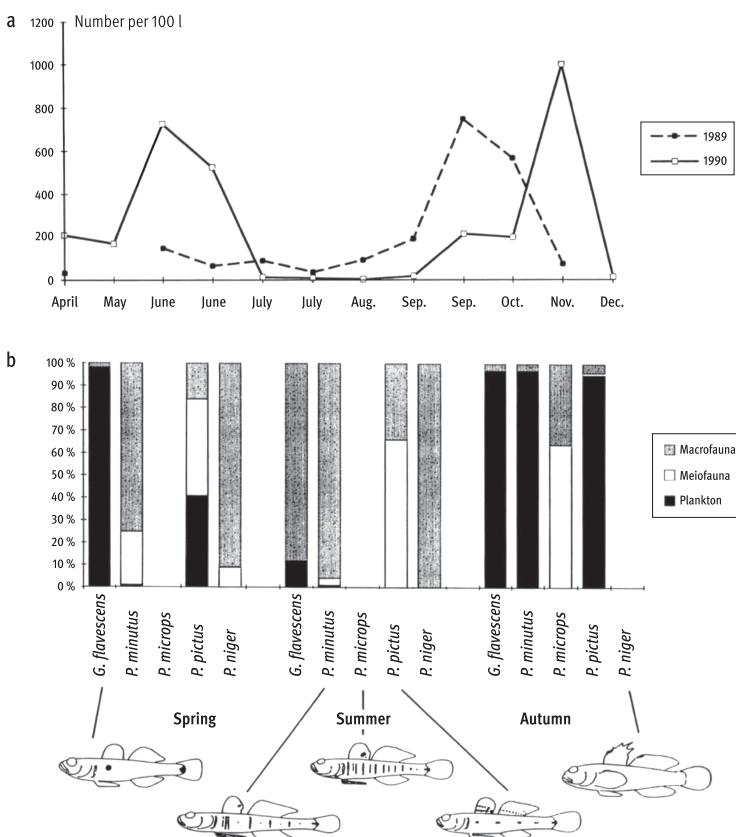
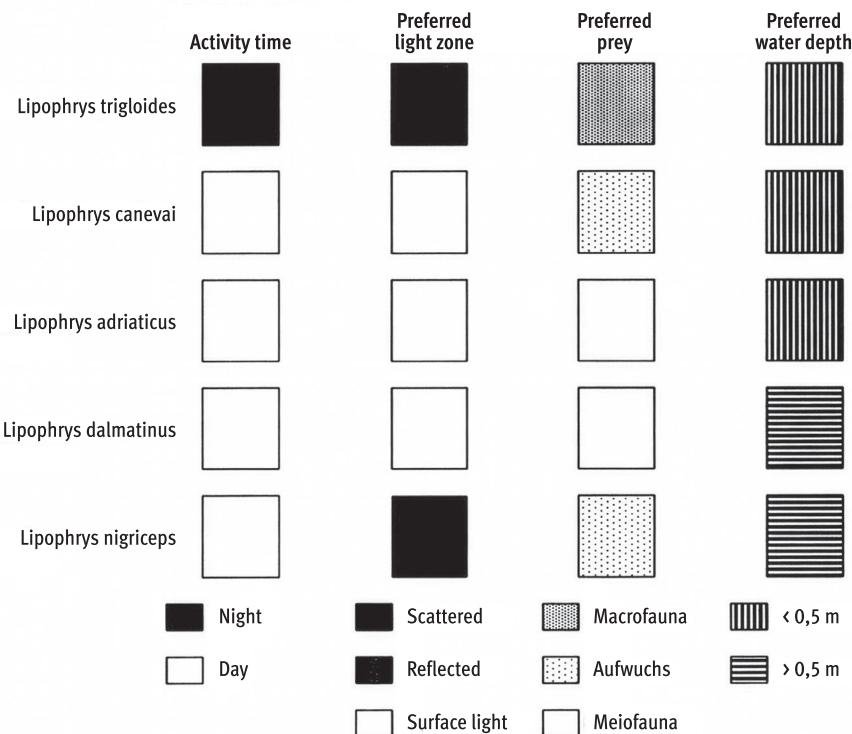


Abb. 4 Nahrung von fünf Grundelarten (Gobiidae) in der Ostsee während drei Jahreszeiten, und ihre Beziehungen zum Nahrungsangebot.

- Zahl der Copepoda pro 100 l Meerwasser in zwei aufeinander folgenden Jahren.
- Zusammensetzung der Nahrung (in Prozent) von fünf Grundeln im Jahresverlauf. Weiße Felder = Meiofauna, schraffierte Felder = Makrofauna, schwarze Felder = Plankton. Besonders zu beachten ist die Nahrung von *G. flavesiens* im Sommer und von *P. minutus* im Herbst. Nach Zander (2004).

Niche dimensions



Phylogenetic tree of *Lipophrys* spp.

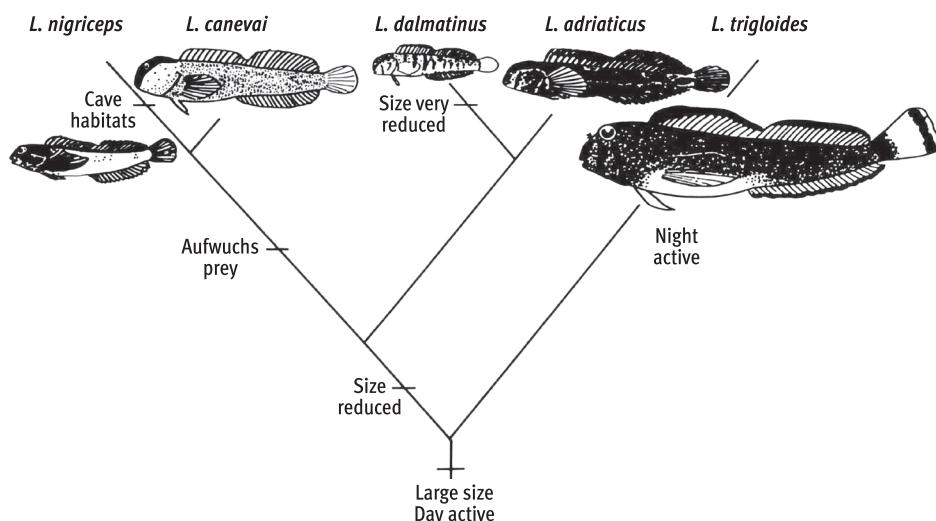


Abb. 5 Lebensformmerkmale von fünf nahe verwandten *Lipophrys*-Arten (Blenniidae) des Mittelmeeres. Sowie Konstruktion eines Stammbaums auf Grund dieser Merkmale. Nach Zander (2004)

z. B. regelmäßige klimatische Veränderungen, etwa Jahreszeiten, vorherrschen, dadurch wird nämlich die Zahl der Nischen vermehrt. Im Roten Meer herrschen im mittleren und südlichen Teil mäßige Temperatur-Schwankungen, im nördlichen Teil in den Golfen von Suez und Aqaba größere Klimaunterschiede, dort kommen paradoxer, aber logischer Weise mehr Arten vor als in den weiter südlich gelegenen Arealen.

Im tropischen Indopazifik leben über 30 Arten der Schmetterlingsfische (Chaetodontidae) als typische Bewohner der Korallenriffe, an diese angepasst durch die seitlich abgeflachte Körpergestalt können sie bequem zwischen den Verzweigungen hindurch manövrieren. Die Nahrung scheint für die Realisation unterschiedlicher Nischen der wichtigste Faktor zu sein, auch die Vielfalt der Mikrohabitatem führt zu ökologischen Trennungen und folglich zu unterschiedlichen Nischen. Noch erstaunlicher sind die Verhältnisse bei den Anemonenfischen (Gattung *Amphiprion*, Familie Pomacentridae). Während im Roten Meer nur eine, aber endemische Art präsent ist, gibt es im Indopazifik mehr als zehn Arten, von denen mindestens sieben im gleichen Habitat mit verschiedenen Nischen zusammen existieren können. Durch ihre besondere Lebensweise als Symbiont von Riesen-Anemonen sind diese Fische bereits hoch spezialisiert. Nur zehn Anemonen-Arten werden überhaupt von dieser Gilde bewohnt, die einzelne Art kommt dagegen nur auf einer oder wenigen Wirtsarten vor, also eine weitere Spezialisierung, die zur Nischentrennung beiträgt. Weitere Faktoren zur Realisierung verschiedener Nischen sind Nahrung (Plankton oder Fadenalgen), unterschiedliche Fortpflanzungszeiten und die Prägung auf unterschiedliche Farbzeichnung des Körpers.

Eine Rolle spielt die Nischenweite auch bei den leeren Nischen (Kennedy 1990, Rohde 1994). Letzterer fand heraus, dass Fischparasiten auf ihren Wirten in tropischen Regionen zahlreicher sind als in gemäßigten und borealen Klimazonen. Der Autor folgerte daher, dass es zahlreiche Nischen gibt, die nicht besetzt sind. Diese Folgerung berücksichtigt aber nicht, dass es auch unter den Parasiten Wärme-empfindliche Arten gibt, deren Verbreitung auf den Tropengürtel beschränkt ist. In subtropischen und borealen Klimaten kann es also sein, dass Nischen der weniger Wärme-empfindlichen Arten erweitert werden können bis zu dem Punkt, in dem sie die Ressourcen nicht mehr nutzen. Aber, wo kein Organismus vorhanden ist, gibt es keine dynamischen Wechselbeziehungen mit der Umwelt, also auch keine Nische.

Insel-Biogeografie

Die Nischenweite von Organismen auf Inseln scheint größer als auf dem Festland zu sein.

MacArthur & Wilson entwickelten an Hand vieler Beispiele die sog. Inseltheorie, nach der die Zahl der neu siedelnden Arten begrenzt wird. Dabei gilt, dass je größer die Insel und je näher der Ausgangspunkt der Besiedlung, z. B. das Festland, desto reicher erweist sich die Artenzahl. Umgekehrt ausgedrückt, kleine Inseln, die dazu noch weit vom Festland entfernt liegen, weisen eine relativ geringe Artenzahl auf. Dazu liegen Experimente

von vier kleinen Mangroveinseln der Florida-Keys vor, deren Insektenfauna durch Insektizide vollkommen ausgerottet und die Wiederbesiedlung über mehrere Jahre nachverfolgt wurde. Nach sechs Monaten der Wiederbesiedlung waren die Artenzahlen zwar so hoch wie vor dem Experiment, allerdings waren auch viele vorher nicht registrierte Insekten präsent, andere nicht. Während der nächsten Zeit kehrten diese zurück, wobei sie erfolgreich mit den Neukolonisten konkurrierten, daher stieg die Artenzahl nicht weiter an.

Auch solche Lebensräume wie Lichtungen im Wald, unter Wasser liegende Felsblöcke an Sandstränden, einzelnstehende Bäume oder Sträucher, einzelnstehende Korallenblöcke auf Sandböden stellen andersartige, aber für Lebensgemeinschaften echte Inseln dar.

Die Insel-Biogeografie bietet eine Reihe eindrucksvoller Beispiele für Biotopwechsel. Inseln entstehen durch Vulkanismus oder bei einer erdgeschichtlichen Abtrennung von den Kontinenten. Als Irland sich von Europa trennte, gab es hier den Schneehasen, aber nicht den Feldhasen, der erst später auf dem Kontinent auftrat und dort mit dem Schneehasen konkurrierte. Die Folge war, dass dem Schneehasen in Irland eine weite Auswahl an Biotopen und Nischen zur Verfügung steht, im sonstigen Europa aber vom Feldhasen in die Gebirge abgedrängt wurde. Aus Euryökie wurde so eine gewisse Stenökie, da Biotop und damit auch die Nische eingeengt wurden. Da diese Konkurrenz den Feldhasen zum Verbleib in den Ebenen zwang, war die Basis für eine schrittweise Spezialisierung beider Arten gegeben (Corbet & Southern 1977). Diese führte daher auch zu arttrennenden Mechanismen, so dass es an den Grenzen der Verbreitungsgebiete nicht zu Hybridisierungen kommt.

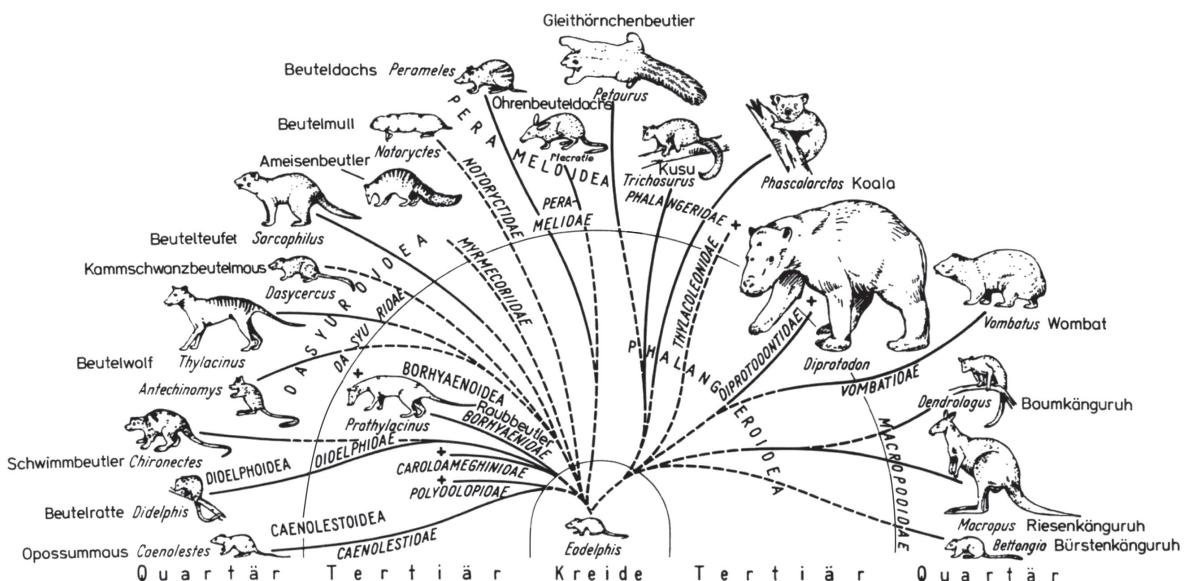


Abb. 6 Adaptive Radiation der Beutel-Säugetiere Australiens seit der Kreidezeit. Nach Osche (1966).

Ein ähnlicher Vorgang ist von den Kanarischen Inseln bekannt. Der Buchfink gelangte durch eine Pionierpopulation auf die vom afrikanischen Festland getrennten Inseln, auf denen sie sich an die Lebensbedingungen der Inseln anpassen konnten. Der Buchfink bewohnt sowohl Laub- als auch Nadelwälder, aber nachdem später eine 2. Einwanderung auf die Inseln Teneriffa und Gran Canaria erfolgte, verhinderten arttrennende Mechanismen eine Vermischung. Vielmehr herrschte Konkurrenz zwischen den Altbewohnern und den Neuankömmlingen mit dem Ergebnis vor, dass der Erstsiedler sich in Nadelwälder zurückzog und letzterer nur noch in Laubwäldern lebt. Heute sind es zwei verschiedene Arten, Teyde- und Buchfink. Die These der Konkurrenz wird von der Situation in der am Rand des Archipels gelegenen Insel Palma bestätigt, die von der ersten Einwanderungswelle nicht erreicht wurde. Die nächste Welle war aber erfolgreich, und der Buchfink blieb Buchfink, der nun typischerweise sowohl Laub- als auch Nadelwälder besiedelte (Lack & Southern 1949).

Madagaskar ist eine Insel, die sich vor 90 Millionen Jahren von Afrika abgelöst hat. Seitdem haben Fauna und Flora eine einzigartige Eigenentwicklung durchgemacht, z.B. sind dort alle Lemuren und Frösche endemisch, wie auch 95 % der Reptilien (Giftschlangen fehlen), sowie jeweils 80 % der Säugetiere und der Blütenpflanzen. Es herrscht dort also eine einzigartige Flora und Fauna vor. Die zu den Halbaffen zählenden Lemuren konnten verschiedenste Nischen nutzen, die etwa in Afrika von Affen realisiert werden, die in Madagaskar wie auch andere höher entwickelte Säuger fehlen. Man kann annehmen, dass der Ur-Lemur ein unspezialisierter Halbaffe war und das hohe Angebot verschiedener Ressourcen eine Spezialisierung und Aufspaltung zu, wie bis jetzt bekannt, etwa 100 Arten führte. Das ist ein Beispiel für eine **radiative Adaptation**; die Initiatoren sind dabei die in der Ressourcennutzung etwas weniger angepassten Teile der Population, die nun neue, für sie besser erreichbare Ressourcen erobern und die Anpassung daran optimieren. Dieser Vorgang der Einnischung erfolgte bei den Lemuren dann 100-fach.

Australien ist nicht nur ein Kontinent, sondern auch eine Insel, die sich vor 90 Millionen Jahren von der Antarktis abgetrennt hat. Zu dieser Zeit hatten die eierlegenden und Beutel-Säugetiere den Kontinent schon besiedelt, aber nicht die moderneren Plazenta-Säuger. Wie überlegen diese den Beuteltieren waren, zeigt die Abwesenheit letzterer überall sonst in der Welt, Ausnahmen sind nur die Opossums in Südamerika. Wir erleben daher eine Beuteltier-Fauna, die die gleichen Nischen realisiert hat wie anderswo Plazenta-Säuger, obwohl die Ressourcen für die Realisierung der Nischen dort geringer sind. Kängurus sind auffallend große Lebensformen der australischen Beuteltier-Fauna, die als Weidetiere die ausgedehnten Graslandschaften besiedeln. Sie entsprechen ökologisch daher den auf den anderen Kontinenten sehr erfolgreichen Huftieren. Evolution und Spezialisierung schritten in Form des Baumkänguruhs fort, der sich von den Weidegänger-Kängurus ableiten lässt und als Lebensform des Kletterers normal ausgebildete Vorderextremitäten mit Krallen aufweisen. So ist also eine neue, spezialisierte Lebensform entstanden, die die Lebensform des bodenlebenden Weidegängers überlagert.

Multiple Einwanderung

Biogeografische Inseln können auch Oasen in der Wüste, Waldstücke in offener Busch- oder Graslandschaft, Bergkuppen, Seen oder durch Gebirge getrennte Flusssysteme sein. Treibende Kräfte der Einnischung und schließlich auch der Speziation sind wiederum Spezialisierungen der Randpopulationen und multiple Einwanderung in solche Inseln. Die Separation durch die Entstehung geografischer Barrieren galt lange als die einzige Möglichkeit für eine Artbildung. Diese allopatrische Speziation wurde vehement von Mayr (1942) vertreten. Die weitere Möglichkeit, die sympatrische Speziation durch biologische Isolations-Mechanismen, geriet erst später in den Focus der Evolutionsforschung. Die Blennioiden-Fische der Gattung *Tripterygion* sind heute mit einer Art im subtropischen Ostatlantik und mit drei Arten im Mittelmeer vertreten. Hinsichtlich der Lichtansprüche bewohnt die Art des Atlantiks alle Lichtzonen, vom Oberlicht bis zu stark reduziertem Licht: sie ist dort euryphot.

Nach Ende der Austrocknung des Mittelmeeres im Miozän (vor ca. 5 Millionen Jahren) gab es eine erste Einwanderungswelle von *T. delaisi* ins Mittelmeer, die in eine Aufspaltung in zwei Arten mündete, *T. tripteronotus* bewohnte nun die Oberlichtzone, *T. minor* die Zonen mit reduziertem Licht, eine Spezialisierung ist daher bei beiden Arten fortgeschritten. Mit

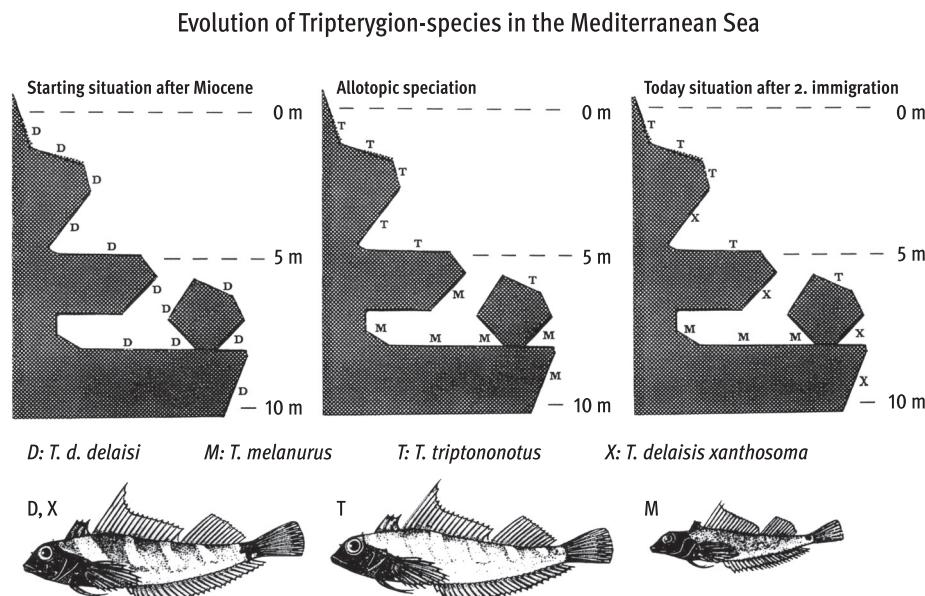


Abb. 7 Licht-abhängige Tiefenverbreitung von drei *Tripterygion*-Arten (Blennioidei) in Felsbiotopen des Mittelmeers. Nach der Austrocknung des Mittelmeeres im Eozän gab es danach zwei Einwanderungswellen aus dem Atlantik. Die euryphote Art *T. delaisi* besiedelte zunächst wie im Atlantik alle Lichtzonen vom Oberlicht-Bereich, über den Reflexlicht-Bereich bis zum Streulicht-Bereich (links). Die Differenzierung in zwei Arten erfolgte als Ergebnis der Anpassung an deutlich verschiedene Lichtzonen (Mitte). Die heutige Situation im Mittelmeer nach einer zweiten Einwanderung von *T. delaisi*, der sich in der Reflexlichtzone einnischte und sich zur Unterart *T. delaisi xanthosoma* entwickelte (rechts). Nach Zander (2004).

einer zweiten Einwanderungswelle von *T. delaisi* aus dem Atlantik traf *T. delaisi* nun auf die an den Rand gedrängten Teilpopulationen der beiden Mittelmeer-Arten im Bereich der Reflex-Lichtzone, in der sich *T. delaisi* nun infolge überlegener Konkurrenz einnischen konnte. So wurden dann auch die Nischen von *T. tripteronotus* in der Ober-Lichtzone und *T. melanurus* in der Streu-Lichtzone noch weiter verengt (Abb. 7). Letzterer wurde zu einem echten Bewohner von Meereshöhlen (Mesolithion), der vergrößerte Augen und eine rote Körperfärbung als Anpassung an höhlenartige Habitate entwickelte. Die Evolution ging aber weiter, *T. delaisi* durchlief im Mittelmeer, wo er die weite Nische wie sie im Atlantik besteht, durch Konkurrenz mit den anderen beiden Arten teilen musste, eine Entwicklung zur Unterart *T. delaisi xanthosoma*, die sich besonders durch ethologische Merkmale von der Stammart unterschied. Auch *T. melanurus* entwickelte sich zu zwei Unterarten, die jeweils im nördlichen (*T. melanurus minor*) und südlichen Mittelmeer (*T. m. melanurus*) verbreitet sind. Letztere trägt einen typischen schwarzen Fleck auf dem Schwanzstiel, der ersterem fehlt. Hybridzonen zwischen beiden Unterarten wurden aus dem Norden Siziliens, Rhodos und der türkischen Küste bei Marmaris beschrieben.

Lebensformen

Für die Einbindung einer Art in ein bestimmtes Ökosystem bedarf es einiger Voraussetzungen, die sowohl den Lebensraum als auch die Lebensgemeinschaft betreffen. Diese Voraussetzungen sind Anpassungen, die durch das Genom seines jeweiligen Trägers gewährleistet werden und im Lauf der Zeit erworben wurden. Die wichtigsten Anpassungen sind morphologische, physiologische und ethologische Eigenschaften. Sie machen die Lebensform eines Organismus aus und umfassen besonders die Merkmale Nahrung und Nahrungserwerb, Aktivitätszeiten und Mechanismen der Selbsterhaltung, das sind Modi der Fortpflanzung und des Schutzes vor Feinden (Koepcke). Zum Beispiel kann ein Hase als Lebensform so beschrieben werden: Pflanzenfresser, Weidegänger, tagaktiv, Flucht, Brutpflege durch Lebendgebären. Koepcke konnte etliche Merkmale kategorisieren und Vergleiche von Faunen getrennter Habitate, Klimazonen, Biome oder Kontinente anstellen. Mit ihr zusammen laufen dann Anpassungen und evtl. Spezialisierungen immer in die gleiche Richtung (Orthogenese), obwohl es sich oft nicht um taxonomisch verwandte Arten handelt. mit dem Ergebnis, dass zwar nicht die Arten, aber die Lebensformen jeweils eine hohe Ähnlichkeit in der Ressourcen-Nutzung. Um hohe Geschwindigkeiten im Wasser zu erreichen passen sich Gipfelräuber mit einer Lebensform an, die den Wasserwiderstand am günstigsten überwindet. Das haben Haie, Knochenfische (Thunfische), die ausgestorbenen Ichthyosaurier sowie Wale und Delphine mit der Gestalt eines Torpedos optimal erreicht, die jeweils vollkommen unabhängig voneinander entwickelt wurde (Abb. 8).

Was haben Kolibries, Mauersegler, Nektarvögel und Schwalben gemeinsam? Die beiden ersten sind verwandt, die beiden letzteren auch (Singvögel). Aber Mauersegler und

Schwalben sind einander sehr ähnliche Lebensformen, so wie auch Kolibris und Nektarvögel.

Die am besten ans Wasser angepassten Vögel sind die Pinguine, mit kräftigen zu Flossen umgewandelten Flügeln, was aber auf Kosten ihrer Flugfähigkeit geht. Sie leben auf der Südhalbkugel, und erreichen den Äquator nur auf dem Galapagos-Archipel. Ihre entsprechenden Vertreter auf der Nordhalbkugel sind die Lummen, die trotz der flossenartigen Flügel ihre Flugfähigkeit erhalten haben. Beiden nicht verwandten Vogelgruppen ist gemeinsam, dass der Nahrungserwerb von der Wasseroberfläche aus durchgeführt wird, im Gegensatz zu den meisten Seevögeln, die aus der Luft mit Sturzflug ihre Nahrung erbeuten.

Beim Vergleich der Kontinente Australien mit Beutelsäugern und Eurasien mit Plazenta-Säugern haben sich in beiden Gruppen unabhängig voneinander ähnliche Lebensformen gebildet. Schon die Namen – Beutelwolf, Beutelratte, Ameisenbeutler, Beuteldachs, Beutelmull, Gleithörnchenbeutler – weisen auf die Ähnlichkeit mit plazentalen Säugern hin, auch ihre ökologischen Rollen sind jeweils nahezu identisch. Die Lebensform der großen Weidegänger wurde in Australien von den Kängurus verwirklicht, die allerdings keine äußere Ähnlichkeit mit den Huftieren Eurasiens aufweisen, aber die gleiche ökologische Nische realisieren. Bei der Einnischung können daher unterschiedliche morphologische Anpassungen zum gleichen Ziel führen.

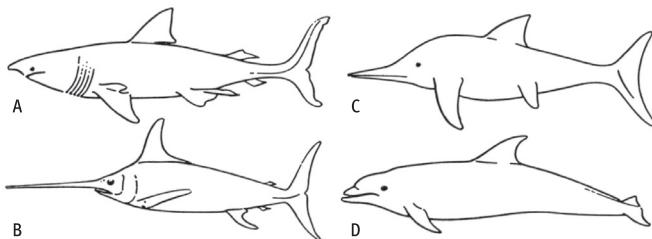


Abb. 8 Parallel Evolution eines torpedoförmigen Körpers bei wasserlebenden Gipfelräubern. A) Hai, B) Schwertfisch, C) Ichthyosaurier. D) Delphin. Nach Osche (1966).

Radiative Evolution

Besonders spektakuläre Evolutionsvorgänge fanden dort statt, wo topografische und ökologische Schranken lange eine Besiedlung verhindert haben. So weisen die großen ostafrikanischen Seen eine Anzahl von mehreren Hunderten endemischer Buntbarscharten (Cichlidae) auf. Man nimmt an, dass in den Malawi- und Tanganjika-See vor einigen Millionen Jahren, in dem sehr jüngeren Victoria-See aber erst vor 14000 Jahren die Gründerarten eingewandert sind. Die Schranken waren in allen drei Seen relativ hohe Salzgehalte (MgCl), die nur sekundären Süßwasserfischen wie den Buntbarschen

eine Besiedlung erlaubte (Fryer & Illes 1972). Auf Grund ihrer verbreiteten Paarbindung sowie der Brutpflege, einschließlich Maulbrüten, gelang es ihnen sich verschiedensten, unbesiedelten Habitaten anzupassen um dann eigene Nischen zu realisieren. Ein Motor war dabei auch wieder die Konkurrenz um die Ressourcen gewesen. So bildeten sich verschiedene Ernährungsformen wie Algenschaber, Algen-. Planktonfresser, Meio- und Makrofaunafresser und auch Fischräuber heraus. Diese Nahrungsressourcen bilden die eine Dimension der Nischen, eine weitere sind die Habitate, eine dritte ist die Zeit der Aktivitäten, etwa Tag, Dämmerung oder Nacht-Aktivität oder verschiedene Paarungs- und Laich-Saisonalität. Außerdem förderten Seespiegelschwankungen in geologischer Zeit die Trennung von Populationen, die sich daraufhin zu eigenen Arten entwickeln konnten. Zudem zeichnen sich die Cichliden durch enge Partnerbildung aus, die zu einer gewissen Isolierung und damit Inzucht führen konnte. Leider sind durch künstliche Besatzmaßnahmen der FAO mit fremden Arten im Viktoria-See viele der endemischen Arten schon ausgerottet worden.

Sogenannte Alte Seen sind auch der Baikalsee in Sibirien, der Titicacasee in Südamerika, der Llanaosee auf den Philippinen und der Ochridsee in Neu-Mazedonien, Europa. Der Baikalsee ist der älteste und größte Binnensee, hier gibt es sogar endemische Fischfamilien, die Ölfische (Cottocomephoriden und Comephoridae), die sonst auf der Welt nicht vorkommen. Auch eine endemische Seehundsart gibt es dort, nachdem der Zugang vom Meer zum See unterbrochen wurde. Im Titicaca-See sind es Zahnkarpfen der Gattung *Orestias*, bei denen Radiation stattgefunden hat, im Lanao-See sind es Barben der Gattung *Barbodes*, im Ochridsee fallen besonders Wasserasseln mit ihrer endemischen Vielfalt auf.

Auch auf dem Land gibt es Beispiele für eine radiative Evolution. Berühmt wurden die Darwin-Finken auf dem Galapagos-Archipel, ca. 1000 km vom südamerikanischen Festland entfernt. Irgendwann muss ein Schwarm Finkenvögel diese Distanz überwunden und eine stabile Population aufgebaut haben. In Folge des Angebots freier Ressourcen konnte eine evolutive Aufspaltung erfolgen, die heute zur Existenz von 13 verschiedenen Arten in sechs Gattungen führen. Weitere evolutive Entwicklungen zu Unterarten sind auch bei den Spottdrosseln und Riesenschildkröten zu finden. Die Aufteilung des Galapagos-Archipels in viele Inseln unterschiedlicher Größen förderte diese Entwicklungen.

Noch spektakulärer, weil der Hawaii-Archipel sogar über 3000 km von der amerikanischen Küste entfernt liegt, war die Evolution der dort endemischen Honigvögel zu 13 verschiedenen Gattungen und 56 Arten, die sich wie in den Galapagos-Inseln von finkenartigen Singvögeln ableiten lassen. Die Typen ihres Nahrungserwerbs lassen sich auf sechs Kategorien verteilen: reine Insektenfresser, Insektenfresser und wenig Nektar, Nektarsauger und wenig Insekten, Früchtefresser, und Früchte- und Samenfresser (Abb. 9). Dementsprechend sind die Schnäbel der Vögel angepasst. Parallel dazu ist die radiative Evolution der Lobelien erfolgt, eine Pflanzengruppe, die mit den Glockenblumen verwandt ist. In dieser Familie gibt es in Hawaii 150 endemische Arten in sechs endemischen Gattungen. Ihre Größe reicht von 90 cm hohen Sträuchern bis zu Bäumen von 9 m. Ihre

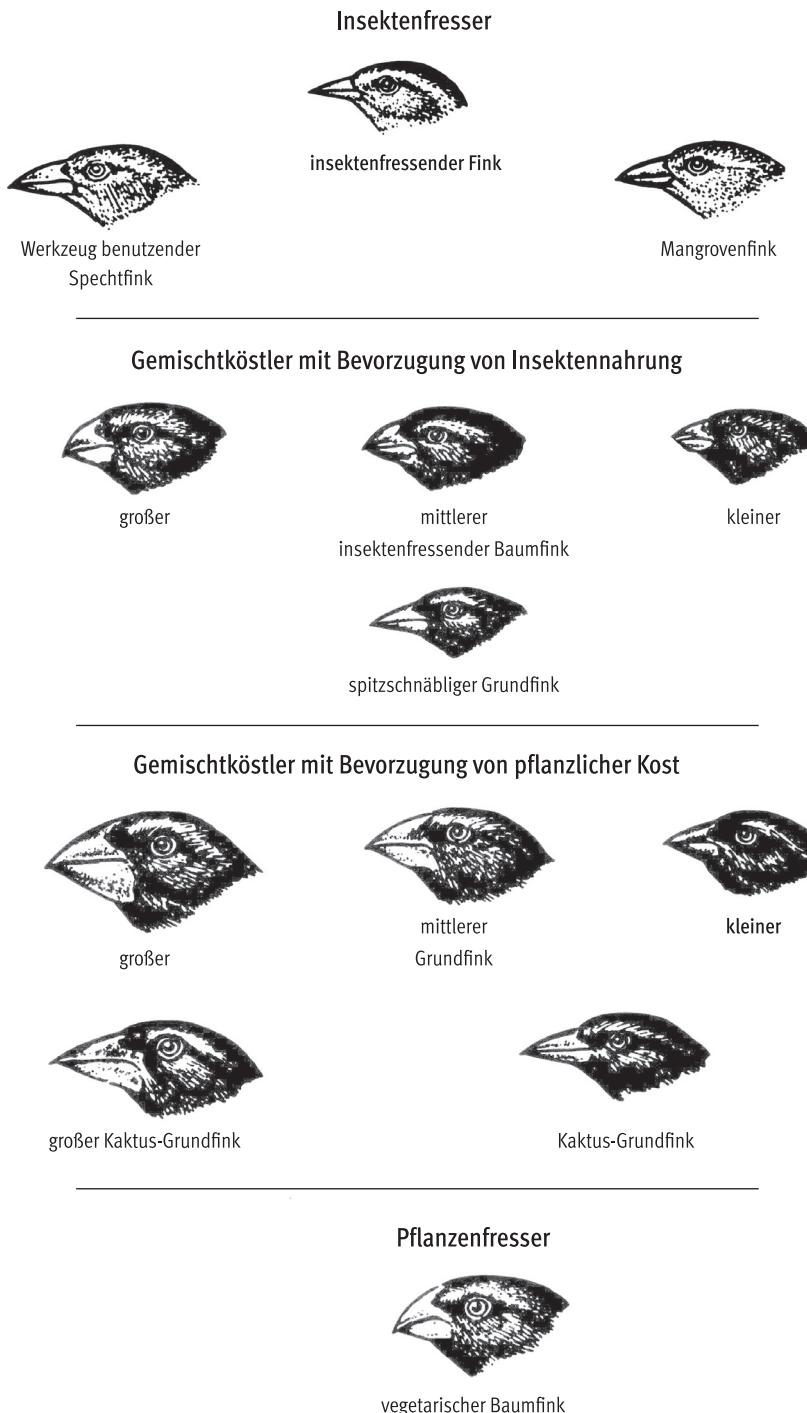


Abb. 9 Entwicklung der Schnäbel bei den Galapagos-Finken als Folge radiativer Evolution. Ausgehend von einer Gründer-Art, passten sie sich an unterschiedliche Nahrung und Ernährungsweisen an. Nach Eibl-Eibesfeldt (1999).

Blüten werden von Insekten und den Honigvögeln aufgesucht, die Nektar saugen oder die Insekten absuchen und ihre Schnäbel an die kompliziert gestalteten Blüten angepasst haben. Hier wird daher eine Koevolution in Form einer Koannidation von Pflanzen und Vögeln deutlich.

Anpassung und Aufspaltung höherer Taxa

Die Variabilität der Schnäbel bei den Honigvögeln wurde oben gerade dargestellt. Die Vögel, Aves, eine wichtige Gruppe der Wirbeltiere, zeigen auf höherer systematischer Ebene charakteristische Ergebnisse einer radiativen Evolution, ausgehend von einem Typus der dem Dinosaurier und Urvogel *Archaeopteryx* entsprechen kann. Die Federn, die bei diesem Baumkletterer mit Krallen an den Vorderextremitäten schon vorhanden waren, dienten vorerst noch nicht dem Fliegen, sondern waren eine wichtige Voranpassung für die Entwicklung zur Homiothermie (Warmblütigkeit). Erst danach kam es zur erfolgreichen Eroberung des Luftraumes, womit sich eine ganz neue Lebensform entwickelte. Der Anreiz für die Lebensweise in der Luft liegt an der Vermeidung von Räubern am Boden und der schnellen Überwindung von Distanzen. Zudem handelt es sich um einen weitgehend unterbesetzten Raum, der durch die Präsenz der geflügelten Insekten eine günstige Nahrungsquelle bietet. Die darauffolgende evolutive Radiation wird eindrucksvoll durch die Spezialisierung der Schnäbel offensichtlich, die mit der Lebensform der jeweiligen Beute gekoppelt ist. Diese variieren z. B. von den Samen pickenden Kleinschnäbeln bei Singvögeln, Tauben, Hühnervögeln; den langen, nach Beute stoßenden Spitzschnäbeln von Störchen und Reihern oder zusätzlich mit einem dehnbaren Kehlsack bei den Pelikanen; den gebogenen, den jeweiligen Blüten angepasste Nektar saugenden Schnäbeln von Honigvögeln, Kolibris und Nektarvögeln; den Filtrierschnäbeln der Flamingos; harte Samen knackende Schnäbel von Papageien; den langen Schnäbeln der Früchte fressenden Tukane und Nashornvögeln; oder die Beute zerkleinernden Zangen von Greifen, Falken und Neuweltgeiern.

Die Nahrung der einheimischen Spechte besteht aus Insekten, die sich in das Holz von Bäumen eingebohrt haben. Die Beutetiere werden von den Vögeln durch Hämmern mit dem kräftigen Schnabel und Erfassen mit der langen Zunge erreicht. Diese Spechtnische wird auch von anderen Vogelgruppen durch unterschiedliche Evolutionsvorgänge in anderen Kontinenten realisiert: Unter den Honigvögeln haben *Hemignathus*-Arten (Abb. 10) einen kurzen Unterschnabel mit dem sie hämmern, und einen langen gebogenen Oberschnabel, mit dem sie stochern. Bei den ausgestorbenen Hoflappenvögeln hämmerten die Männchen mit einem kurzen, kräftigen Schnabel, die Weibchen stocherten mit einem langen gebogenen Schnabel. Schließlich hämmert der Specht-Fink von den Galapagos-Inseln mit einem kurzen aber kräftigen Schnabel und holt die Beute mit einem Kaktus-Stachel aus dem Bohrloch heraus (Abb. 11). Eine identische Nische wird also auf mindestens vier verschiedenen Wegen realisiert.

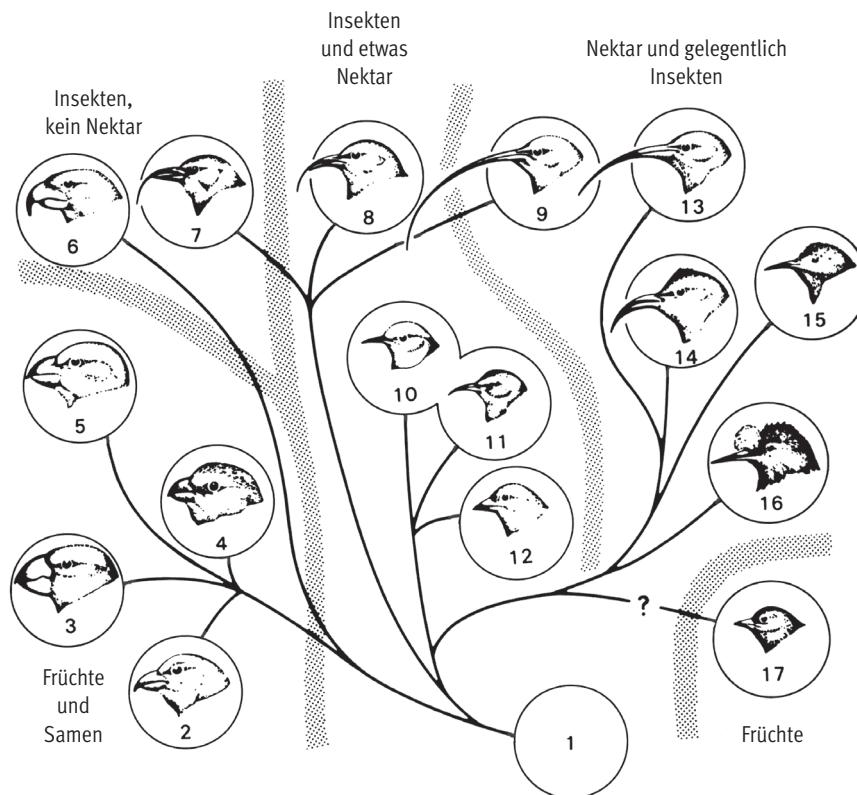


Abb. 10 Stammbaum der Schnäbel bei den Kleidervögeln des Hawaii-Archipels und ihre Anpassung an die jeweilige Ernährung. 1: Gründerart, 2 – 5: *Psittacirostra*-Arten, 6: *Pseudonestor* sp., 7 – 9: *Hemignathus*-Arten, 10 – 12: *Loxops*-Arten, 13: *Deplanides*-sp., 14: *Vestaris*-sp., 15: *Himatione*-sp., 16: *Palmeria*-sp., 17: *Ciridops*-sp. Nach Rajkov (1974).

In einer noch höheren taxonomischen Ebene, den Tetrapoden unter den Wirbeltieren, ist die Evolution der Gliedmaßen ein entscheidender Faktor für die Weiterentwicklung. Ausgehend von der pentadaktylen (fünf Finger / Zehen) Extremität wie sie typischer Weise etwa die Schwanzlurche aufweisen, fand in verschiedenen Zweigen der Wirbeltiere unter anderen die Spezialisierung zur Bipedie (Zweifüßigkeit) statt. Dazu entwickelte sich nicht nur bei Vögeln, sondern auch vielen Dinosauriern, Kängurus, einigen Nagetieren und den Menschen das Laufen auf den Hinterextremitäten aus. Diese Evolutionsprozesse, die jeweils immer parallel verliefen, dienen der Anpassung zur Überwindung größerer Distanzen auf dem Land, oder beim Menschen der Eroberung neuer Lebensräume.

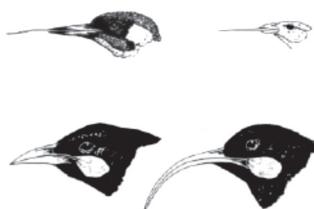


Abb. 11 Anpassungen an das Leben als Specht. Oben: Specht und Kaktusfink (Darwinfink) mit seinem Werkzeug, einem Kaktusstachel, mit dem die Beute aus der Pflanze hervorgeholt wird. Unten: Männchen und Weibchen des ausgestorbenen Lappenhopfens, die sich die Arbeit teilen, ersteres hämmerte, das Weibchen stocherte. Nach Eibl-Eibesfeldt (1999).

Einnischung in Großlebensräumen, Biomen

Die Eroberung des Luftraums ist von Insekten und Vögeln aber auch Fledermäusen sehr erfolgreich gewesen. Das Leben überhaupt entstand im Wasser und die meisten Taxa der wirbellosen Tiere kommen im Meer und Süßwasser vor, auch Fische und Amphibien unter den Wirbeltieren sind noch von diesem flüssigen Medium abhängig und haben Kiemen als spezielle Wasser-Atemorgane entwickelt. Es gibt aber eine Reihe erfolgreicher Versuche vom Wasser aus das Land als Lebensraum zu erobern. Das geschah jeweils unabhängig durch verschiedene Tiergruppen. Die Medien Wasser und Luft weisen unterschiedliche physikalische Eigenschaften auf: Schall wird im Wasser schneller geleitet als an Land, der Brechungsindex des Lichts ist in Flüssigkeiten stärker als in der Luft, der Druck nimmt unter Wasser je 10 m um ein Bar zu, an Land nimmt der Druck bis in 10 km Höhe um ein Viertel ab. An Land sind zur Fortbewegung daher kräftige Hebeextremitäten erforderlich, im Wasser genügen weniger muskulöse Flossen. Das lässt sich gut bei den aktuell landaktiven Fischen aus den Familien der Schleimfische und Grundeln (Blenniidae und Gobiidae) beobachten. Diese haben fleischige Brustflossen entwickelt, die Bauchflossen sind zum Festklammern pinzettartig gestaltet und an die Kehle gerückt, helfen daher nicht bei der Fortbewegung, sondern eher der kräftige Schwanz als „dritte Extremität“. Das normale Fischauge besitzt eine runde Linse, die die Lichtstrahlen auf die Netzhaut bündelt. Die Linse der landaktiven Schlammspringer (*Periophthalmus* spp., Familie Gobiidae) passt sich an den Brechungsindex der Luft an, indem sich dieses Organ bei ihm wie bei den Landwirbeltieren abflacht. Die Felsenspringer (*Alticus* spp. *Istiblennius* spp., Familie Blenniidae) haben die Kugellinsen beibehalten, aber zum optimalen Sehen an Land unterschiedliche Wege eingeschlagen (Abb. 12, 13). Bei *Alticus*, der an steilen Felswänden der Tropen über der Wasserlinie mit seinen vielen feinen Zähnen kleine Algen abschabt, ist die Hornhaut mit der Linse verbunden, die Linsenmuskeln können daher die Hornhaut abflachen und erreichen damit eine Anpassung an die Lichtbrechung an Land. *Istiblennius* bewohnt in den Tropen horizontale Rockpools des Eulitorals, die dem Einfluss der Gezeiten ausgesetzt sind, wo sie sich ebenfalls von feinen Algen ernähren. Die Anpassung seiner Augen an diese Verhältnisse besteht in einer medialen „Kuhle“ in der Netzhaut, in die die Linse tief zurückgezogen werden kann. Kompensiert wird die Beeinträchtigung der Sehfähigkeit an dieser Stelle durch wulstförmige Vergrößerungen der Netzhaut über und unter dieser Struktur.

Weitere Anpassungen der landaktiven Blenniiden umfassen die Reduktion des Seitenliniensystems und die Ausbildung von Hautblutgefäßen, die der Atmung an Land dienen; daher wälzen sich *Alticus kirkii* regelmäßig auf den feuchten Felsen damit die Haut nicht trocken wird. Sie sind bei *A. kirkii* vor allem am Kopf und entlang der Rückenlinie am zahlreichsten ausgebildet (Abb. 14). Sie sind in geringerer Ausprägung noch bei den *Istiblennius*-Arten vorhanden, nicht aber bei dem ebenfalls im Eulitoral lebenden kleinen *Antennablennius hypenetus* und dem im Sublitoral lebenden *Salarias fasciatus*.

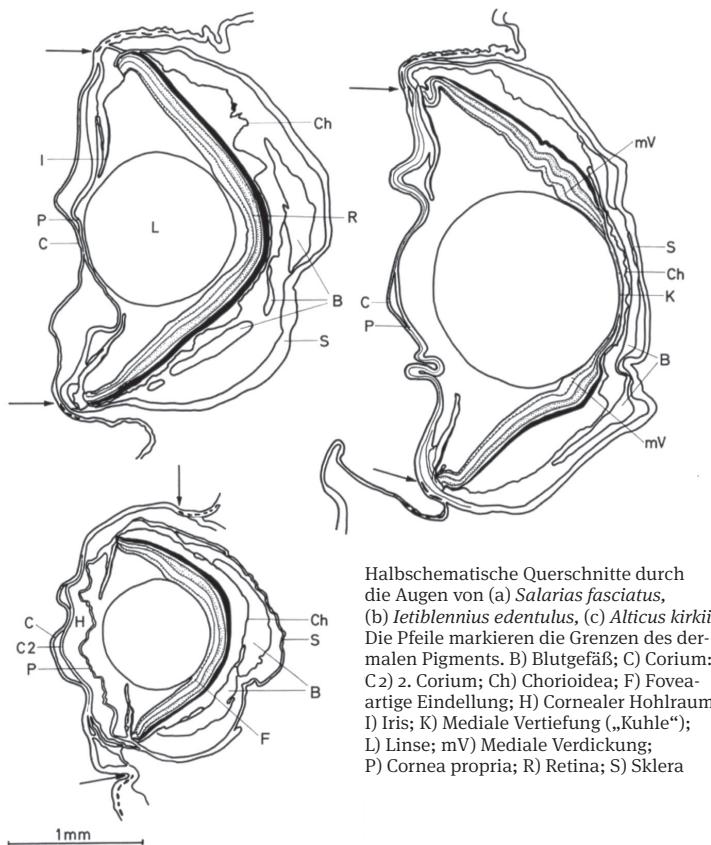


Abb. 12 Medianschnitte von Augen tropischer Blenniidae.

- a) der submerse *Salarias fasciatus* mit einem typischen Fisch-Auge
- b) der amphibische *Istiblennius edentulus*; zu beachten ist die Kule (K), eine reduzierte Struktur der Netzhaut, und die verdickten Wülste (mV).
- c) Der hemiterrestrische *Alticus kirkii*; zu beachten ist der Hohlraum – H und die 2. Cornea – C2. Nach Zander (1974).

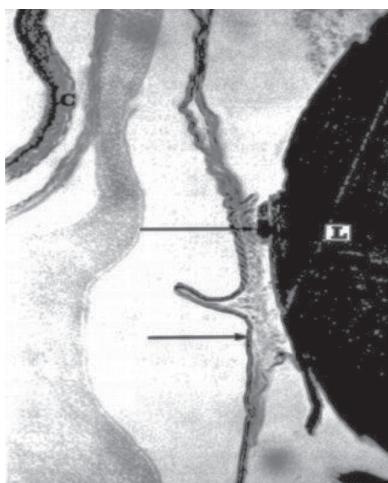


Abb. 13 Schnitt eines rostral liegenden Augenbereichs von *Alticus kirkii*. Die zwei Stränge (Pfeile) der Cornea propria sind mit der Linse (L) verbunden. Nach Zander (1974).

Für diese besondere Evolution scheint wiederum die Erreichbarkeit neuer Ressourcen ohne stärkere Konkurrenz der Auslöser zu sein. Dabei schlugen die terrestrischen Blenniiden und Gobiiden verschiedene Wege ein, da erstere sich von Pflanzen, letztere von Makrofauna ernähren.

Auch Krebse haben versucht, das Land zu erobern, am erfolgreichsten waren der Palwendieb (Einsiedlerkrebs), einige Krabben und Asseln, in unserer Klimazone z. B. Keller- und Mauerassel.

Den umgekehrten Weg, den Übergang vom Land- zum Wasserleben, haben die Amnioten, die typischen Land-Wirbeltiere beschritten. Der Erwerb des Amnions machte die Frühstadien dieser Gruppe unabhängig vom Wasserleben. Außer den ausgestorbenen Ichthyosauriern aus der Gruppe der Reptilien sind besonders mehrere Linien der Säugetiere zum amphibischen oder echten Wasserleben übergegangen. Die Stufen der jeweiligen Anpassungen entsprechen der unterschiedlichen Dauer dieser Einnischung. Wale und Delphine (Cetacea), mit den Flusspferden am nächsten verwandt, sind als älteste Gruppe am vollkommensten an das Wasserleben angepasst. Ihre Abhängigkeit von der Luft bleibt allerdings bestehen, weil eine Lungenatmung beibehalten werden muss und keine Kiemen entwickelt werden. Das Gleiche gilt auch für die anderen im Wasser lebenden Säugetiere. Seekühe leben in flachen Gewässern ohne aber an Land zu gehen. Sie sind eng mit den Elefanten verwandt. Mit dem Land verbunden bleiben Robben, deren Becken und damit effektive Hinterextremitäten im Gegensatz zu den anderen Gruppen erhalten geblieben sind. Das Wasser ist für sie das Nahrungshabitat, in dem sie sich pfeilschnell fortbewegen und Fische jagen, ihre Jungen ziehen sie aber an Land groß. Vorfahren sollen bärenartige Raubtiere gewesen sein. Anreiz für den Übergang zu einer Wasser-Lebensform war vermutlich in allen Fällen auch hier ein großes Angebot von nicht genutzten Ressourcen. Diese Einnischung mündete besonders bei Robben und Walen zu einer radikativen Evolution, u. a. auch zu den größten Wirbeltieren auf der Erde, den Blauwalen. Auch in den Gruppen der Nagetiere (Biber, Nutria, Wasserschwein) und Marder (Otter) gibt es amphibische Lebensformen, wie auch bei den Eier legenden Säugetieren (Schnabeltier). Unter den Reptilien gibt es wasserbewohnende Gruppen wie die Meeres-Schildkröten oder die hochgiftigen Seeschlangen. Die Meerechsen von Galapagos gehen vom Land ins Wasser um ihre spezielle Nahrung, Algen abzuweiden.

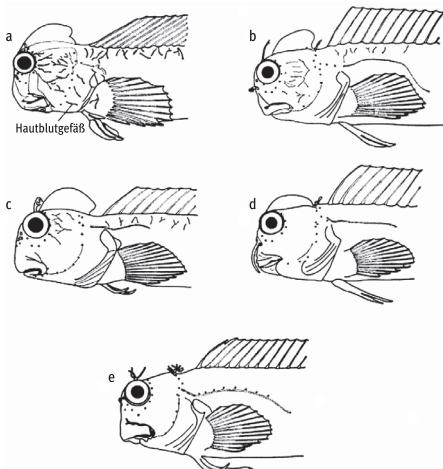


Abb. 14 Ausbildung von Hautblutgefäßen am Kopf von tropischen Blenniidae. a) *Alticus kirkii* mit semiterrestrischer Lebensweise, b – c) *Istiblennius edentulus* und *I. flavoumbrinus* mit amphibischer Lebensweise im Eulitoral, d) der sehr kleine *Antennablennius hypenetus* ebenfalls von dort, e) *Salarias fasciatus* aus dem Sublitoral. Zu beachten ist die Reduktion des Kopfporen- und Seitenliniens- Systems. Nach Zander (1972).

Die Pinguine sind die am besten ans Wasserleben angepassten Vögel mit zu effektiven Flossen abgewandelten Flügeln. Diese Anpassung ermöglicht diesen Vögeln die ergiebigen Nahrungsressourcen der antarktischen Meere optimal zu nutzen. Andere Vögel, die ihre Nahrung im Wasser suchen, sind z. B. Eisvögel und Wasseramseln, aber auch Tauchenten und -gänse (Säger), See- und Lappentaucher, Pelikane oder Seeschwalben.

Die Anpassung der Seefähigkeit unter Wasser geht unterschiedliche Wege, Seehunde haben dazu eine kugelige Linse entwickelt, an Land verengen sich die Pupillen zu einem sehr engen Spalt, der wenig Licht durchlässt, aber ein scharfes Bild auf der besonders empfindlichen Netzhaut schafft. Bei Eisvögeln ist das Prinzip Tauchmaske verwirklicht: Wenn sich der Vogel ins Wasser stürzt, schiebt sich die durchsichtige Nickhaut über die Pupille und schafft so in diesem Lebensraum eine scharfe Sicht.

Nischen-Veränderung nach Zuwanderung

Invasive Arten, Neozoen, die aus anderen Ländern oder Kontinenten in eine intakte Lebensgemeinschaft verschleppt werden, verursachen oft eine Störung des ökologischen Gleichgewichts, wie in unendlich vielen Fällen geschehen. Die Folgen sind zum Teil verheerend. Besonders spektakulär war etwa die Einführung der plazentalen Säugetiere in Australien und Neuseeland, der Mungos auf Hispaniola oder der Nilbarsche (*Lates niloticus*) in den Victoria- See. Die Gründe für die Einbürgerungen waren teils unbeabsichtigte Verschleppungen durch Schiffe, wie z. B. Ratten, aber auch Organismen im Ballastwasser; teils aber absichtlich zur Bereicherung der Fauna und Flora, oder, gut gemeint aber schlecht durchdacht, der Förderung der einheimischen Fischwirtschaft. Volle Unkenntnis über die Lebensweise von Tieren führte zu ökologischen Katastrophen bei der Bekämpfung von sogenannten Schädlingen. Vor allem wurde nicht berücksichtigt, dass die meisten Prädatoren in der Auswahl der Nahrung sehr variabel sind (weite Nischen) und daher diejenige Beute Vorrang hat, die mit dem geringsten Energieaufwand erreicht werden kann. So haben die nach Hispaniola zur Bekämpfung von Schlangen eingeschleppten Mungos dort vorwiegend bodenbrütende Vögel verfolgt, während sie sich in ihrer Heimat Indien vorwiegend von den genannten Reptilien ernähren. Die Folge waren extreme Plagen von stechenden Insekten. Die Maßnahme der FAO, den Nilbarsch (*Lates niloticus, Centropomidae*) in den Victoria-See auszusetzen um die heimische Fischerei zu fördern, hatte das Aussterben vieler endemischer Buntbarscharten zur Folge, die unwiederbringliche Vernichtung eines Naturerbes. Die ponto-kaspische Grundel *Neogobius melanostoma* fand alleine ihren Weg über Wolga und Newa in die Ostsee, sowie über Donau und den kürzlich gebauten Main-Donau-Kanal in den Rhein. Während die Auswirkungen in der Ostsee noch nicht auffällig sind, dezimierte diese Art als gefräßiger Laich- und Jungfischräuber die einheimische Fischwelt des Rheins und schadete daher erheblich der Fischereiwirtschaft.

Die Biozönose des Gatun-Sees in Panama war in einem artenreichen Gleichgewicht bevor der große Buntbarsch *Cichla ocellaris* (M, Abb. 15) in den 1970er Jahre eingesetzt wurde. Die Folgen dieser Maßnahmen bestanden im Verschwinden der fischfressenden Vögel und Fische, auch des endemischen *Melaniris chagresi* (E). Die Nahrungskette wurde kurz und einfach, die Produzenten werden wenig genutzt. Sehr wahrscheinlich wegen des eingeschränkten Angebots an Nahrung verfolgt der neue Gipfelräuber auch seine eigenen Jungfische (N) (Zaret & Paine 1973). In diesen Beispielen war eine Einnischung der Neozoen in das jeweilige Ökosystem deshalb erfolgreich, weil es sich um Gipfelräuber handelte, die mögliche Konkurrenten, die eine ähnliche Lebensweise zeigten, mittels ihrer ökologischen Überlegenheit ausschalteten. Als Folge werden bestimmte Ressourcen nicht mehr genutzt, so dass die Nische der jeweiligen Neozoen sehr weit werden konnte. Das hat aber nichts mit „Leeren Nischen“ zu tun, da die Zahl der realisierten Nischen zwar geringer, dafür ihre Weite aber größer geworden ist, kombiniert mit einer vermehrten Biomasse ungenutzter Ressourcen.

Die Beispiele von zwei Einwanderern in deutsche Süßgewässer mögen diese Situation verdeutlichen. Der amerikanische Kamberkrebs (*Orconectes limosus*) verdrängte nach Einsatz in die Oder den einheimischen Edelkrebs (*Astacus astacus*) weitläufig,

weil er eine Pilzkrankheit mitbrachte, gegen die er selbst zwar weitgehend immun war, die europäischen Flusskrebs aber schwer infizierte. Zudem erwies er sich gegen Gewässerverschmutzungen resistenter als der Edelkrebs. Heute kommt letzterer daher nur noch in kleinen Restpopulationen vor. Ein anderer Einwanderer in deutsche Flüsse, besonders in die Elbe, war die chinesische Wollhandkrabbe *Eriocheir sinensis*. Sie fand hervorragende Lebensbedingungen ohne Konkurrenten vor und, da ihre natürlichen Feinde fehlten, erfolgte eine Massenvermehrung. Im ersten

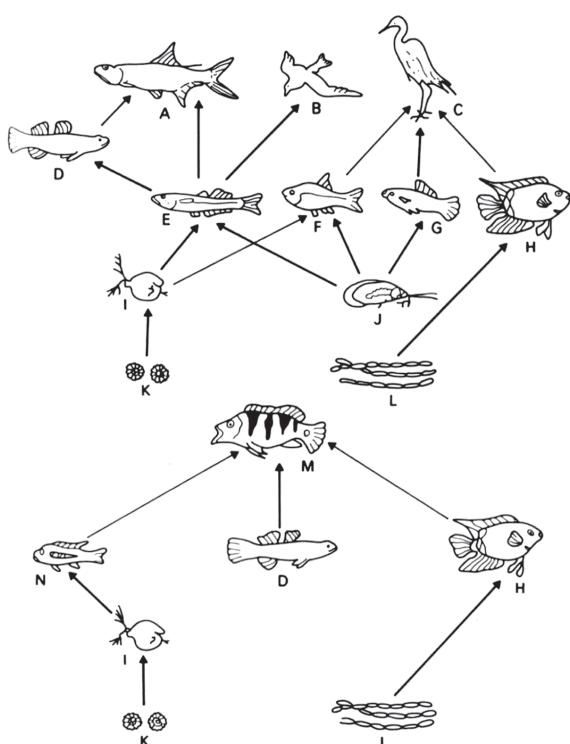


Abb. 15 Gatun-See, Nahrungsketten vor (oben) und nach der Einsetzung des Buntbarsches *Cichla ocellaris* (M) in ein intaktes Ökosystem. Die Pfeile markieren den Nahrungstransfer. Von anderen Fischarten konnten sich nur der Algen (L) fressende Buntbarsch *Cichlasoma maculicauda* (H) und der Eleotride *Gobiomorus dormitor* (D) behaupten. Sogar die eigenen Jungtiere (N) dienen dem neuen Gipfelräuber als Nahrung. Alle weiteren Algenfresser wurden vernichtet und machten dieses Ökosystem für Fisch fressende Vögel unattraktiv. Plankton (K, I) wird nur noch von jungen *Cichla* genutzt. Nach Zaret und Paine (1973).

Fall übernahm also der Neozoe die Ressourcen seines Verwandten und konnte sich in den Lebensräumen des Edelkrebses einnischen, im letzteren Fall standen die vorhandenen Ressourcen ohne Konkurrenz (es gibt keine einheimischen Krabben im Süßwasser) sehr umfangreich zur Verfügung.

Evolution von Nischen

Es gibt wohl wenige Beispiele, bei denen die Eroberung neuer Nischen so offensichtlich ist wie sie bei Parasiten von Grundeln der Ostsee gefunden wurden (Abb. 4). Die Nische von Parasiten ist noch einmal um eine Dimension größer, weil das Habitat des Wirtes als weitere Komponente hinzukommt (Abb. 1c). Parasiten sind oft hochspezialisiert und befallen dann ausschließlich eine bestimmte Wirtsart. In einem extremen Lebensraum wie im Brackwasser der Ostsee, dominieren allerdings weniger spezialisierte Parasiten.

Unter ihnen sind die digenen Trematoden *Podocotyle atomon* und *Cryptocotyle concavum* besonders stark vertreten. *Gobius niger* ist die einzige mehrjährige Art der Grun delgilde (Abb. 4) und wird nicht von *P. atomon* befallen, der bei anderen Wirten im Darm siedelt. Das liegt daran, dass dieenzystierte Larve bei diesem Wirt den Darm ohne Auflösung der Zyste passiert. Diese evolutive Anpassung verhindert, dass der kleine Fisch vor einem Massenbefall von zwei Parasiten, außer *P. atomon* noch der Nematode *Hysterotylacium aduncum* so verschont bleibt, anders als bei anderen Fischwirten wie z. B. der Aalmutter, wo sich diese beiden Parasiten zu jeweils mehreren hunderten Exemplaren ansammeln können. Der Digene Trematode *Cryptocotyle concavum* ist ein typischer Parasit des Brackwassers und lebt in Vögeln als Endwirte. Seine Larven parasitieren in Schnecken als 1. und Fischen als 2. Zwischenwirte, in letzteren kapseln sie sich generell auf der Haut ein. Eine Ausnahme macht als Wirt die Strandgrundel *Pomatoschistus microps*,

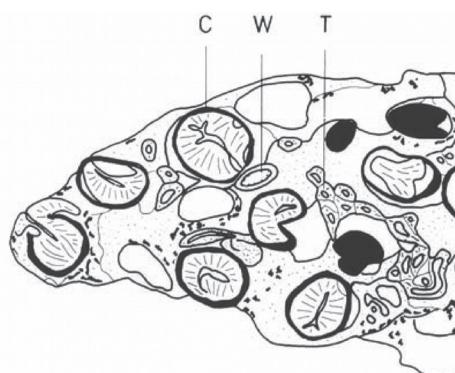
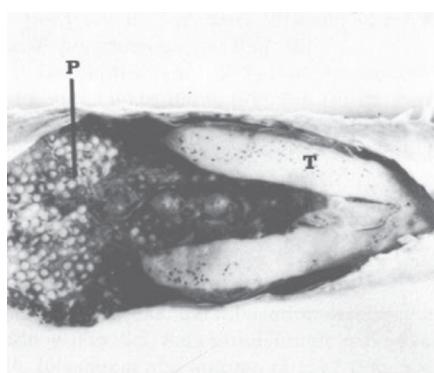


Abb. 16 Links: Geöffnete Leibeshöhle eines *Pomatoschistus microps*. Die kleinen Kugeln in der Vorniere (P) sindenzystierte Metazerkarien des Digenen *Cryptocotyle concavum*, die das gesamte Organ durchsetzen. T = Hoden. Rechts: Schnitt durch die Vorniere der Grundel mit zahlreichen Zysten (C) des Parasiten. T: Tubuli, W: Harnleiter. Nach Zander u. a. (1984).

ebenfalls ein typischer Brackwasser-Bewohner; *C. concavum* befallen nämlich bei dieser Art die Niere, in der sich die Zerkarien zu Tausenden einkapseln (Abb. 16). Es findet also ein totaler Wechsel in ein neues Mikrohabitat statt, während die Haut der Strandgrundel nicht mehr befallen wird. Bei *P. microps* ging aber die Evolution noch diesen Weg: Da nun die Haut frei von diesem Ektoparasiten war, konnte *Apatemon gracilis*, ein anderer Digener Trematode des Brackwassers, dieses Mikrohabitat erobern, indem er sich dort in großer Anzahl einkapselt. In anderen Arten der Grundel-Gilde ist er selten nur noch bei *Pomatoschistus pictus* und *Gobiusculus flavescens* zu finden.

Bei den anderen Grundeln verhindert offensichtlich der Hautparasit *Cryptocotyle concavum* die Ansiedlung des kleineren Hautparasiten *Apatemon gracilis*. Hier finden also Einnischung mit Konkurrenz kombiniert statt, ein evolutionärer Weg, der wohl allgemein gültig ist. *Aphallopoides timmi* ist ein weiterer Brackwasser-Parasit, der nur bei dem Brackwasser-Wirt *P. microps* im Darm vorkommt. Die Häufigkeiten der genannten Parasiten werden in Tabelle 1 zusammengefasst.

Tabelle 1 Fünf Grundelarten aus der Ostsee mit ihren häufigsten Parasiten. Häufigkeiten: Core = Abundanz > 2, S(ekundärart) = Abundanz > 0,2, R (seltene Art) Abundanz < 0,2, O = kein Befall. Nach Zander (2021)

Parasit	Wirt	Pomatoschistus			Gobiusculus	Gobius
		microps	minutus	pictus	flavescens	niger
Cryptocotyle concavum	Haut	o!	Core	Core	S	Core
	Niere	Core		R		
Podocotyle atomon		R	R	R	R	Core
Apatemon gracilis		S	Core	Core	Core	o!
Aphallopoides timmi		Core		R		

Ausblick

Die Einnischung einer Art, die optimale Nutzung eines Ökosystems, führt letzten Endes zu einer Spezialisierung und damit zum Verlust von Allelen im jeweiligen Genpool. Je enger die Nischen werden, desto mehr werden viele Gene nicht mehr gebraucht und können daher verloren gehen. Die Ökosysteme folgen diesem Trend, indem sie einer Sukzession unterliegen, an deren Ende der Klimax steht. Dieser wird erreicht, wenn Respiration und Produktion im Gleichgewicht sind, der Zuwachs an Biomasse ist dann eher gering. Ein wichtiger Faktor bei diesem Vorgang ist die Zeit, ferner die jeweilige Struktur und Stabilität des Biotops. Von großer Bedeutung sind auch die Wechselbeziehungen mit Symbionten einschließlich der Parasiten. Und es herrscht eine dauernde Konkurrenz in den Ökosystemen. Diese Konkurrenz kann verschiedene Resultate zur Folge haben. Der extreme Fall tritt bei der Zuwanderung (oder Einschleppung) von Gipfelräubern oder fremden Parasiten auf, die viele indigene Arten auslöscht und gleichzeitig damit das Ökosystem auf eine tiefere Stufe der Sukzession zurücksetzt: Beispiel

Gatun-See. Eine weitere Möglichkeit ist die Verdrängung des Konkurrenten in andere Subökosysteme wie z. B. bei den Buchfinken auf Teneriffa. Oder es kommt nach Konkurrenz zu einer Koexistenz, die dann aber immer mit einer Einschränkung der Nischenweiten beider Partner verbunden ist und zu einer weiteren Spezialisierung führt, wie bei den *Tripterygion*-Blennies. Radiative Adaptationen erfolgen dann, wenn Ökosysteme wie Inseln oder Seen unterbesetzt sind und daher ein Überangebot an Ressourcen bieten, die wenig oder nicht genutzt wurden.

Die Zahl der Arten und der Nischen ist von den Ressourcen in einem Ökosystem abhängig, die auf Inseln eingeschränkter sind als im offenen Meer oder auf größeren Landflächen. Das Klima ist in zweierlei Hinsicht von Bedeutung, erstens fördern hohe Durchschnittstemperaturen die Artenzahlen, zweitens verhindern große Schwankungen einen Klimax. Schon in den Subtropen lassen extreme Wechsel der Jahreszeiten die Artenzahlen geringer ausfallen. Ressourcen, Klima und der Genpool der Organismen entscheiden zusammen daher über die Reichhaltigkeit eines Ökosystems.

Unter den Evolutionsfaktoren spielt die Einnischung also eine zentrale Rolle bei der Entstehung neuer Arten (Speziation). Mutation und Rekombination schaffen die Voraussetzungen für die genetische Variabilität der Populationen, sie sind die Voranpassung (Präadaptation) für die weiteren Speziations-Vorgänge. Die Wege zur Entstehung neuer Arten führen dann entweder über eine geografische Separation oder über topografische, ökologische und ethologische arttrennende Mechanismen zur Isolation von Teilstämmen. Innerartliche Konkurrenz sorgt dafür, dass sich die Organismen entlang von Gradienzen abiotischer und biotischer Faktoren sortieren. Die radiative Adaptation erfolgt dann, wenn neue Lebensräume mit einem Überfluss an ungenutzten Ressourcen neu besiedelt werden. Zunächst erfolgt eine innerartliche Konkurrenz innerhalb der Gründerart, bei der sich Populationen mit jeweils unterschiedlichen Genpoolen entwickeln und danach durch Einnischung getrennt werden. Dieser Vorgang wird mit fortschreitender Zeit von zwischenartlicher Konkurrenz abgelöst. Deutliche Beispiele sind die Alten Seen und Inselgruppen wie Galapagos und Hawaii. In solchen Fällen erscheint uns die Einnischung am spektakulärsten. Zwischenartliche Konkurrenz greift, wenn in ihren Ressourcen-Ansprüchen einander ähnelnde Arten bei Wegfall von Schranken aufeinandertreffen; am besten deutlich wird dieses bei der Besiedlung von Inseln und Einbürgerung von Neozoen.

Die Einnischung ist daher ein wichtiger Evolutionsschritt auf dem Weg zur Entstehung neuer Arten, der Speziation. Die ökologische Nische nimmt eine zentrale Rolle bei der Erforschung von Ökosystemen ein und verbindet Ökologie und Evolution. Die Analyse der Lebensform der betreffenden Arten, vor allem ihre Stellung im Nahrungsnetz, hilft uns ihre Rolle im Ökosystem zu erkennen. Jede Art spielt dort eine einzigartige Rolle, nur die Menschen eher eine negative, durch direkte Zerstörung ganzer Ökosysteme, massenweise Errichtung von Monokulturen, die nicht die Möglichkeit zur Selbstregulation besitzen. Dazu kommt eine Dezimierung bis hin zur Ausrottung von anderen Arten, die sogenannte Schlüsselarten im Ökosystem sind, wie Gipfelfräuber: Haie im Meer, Großkat-

zen an Land. Allgemein hat jeder Organismus einen oder mehrere Antipoden, Regulator-Organismen, von Mikroben bis zu Räubern, die die Populationen auf eine bestimmte Dichte begrenzen. Der Mensch hat dank der modernen Medizin immer weniger solcher Regulatoren. Das heißt, dass er seine Populationen immer dichter wachsen lassen kann, was auf Kosten der anderen Arten des Ökosystems geht. Die Beziehung des Menschen zu Biozönose und Biotop ist einseitig, der Stoff- und Energiefloss geht nun zum größten Teil zum Menschen, d. h. er beutet die Natur aus. Er befindet sich daher außerhalb einer Nische und behindert zudem andere Arten bei ihrer Einnischung und Ausbreitung. Der Mensch spielt daher in den Ökosystemen nur noch eine klägliche, untergeordnete Rolle, er ist ökologisch gesehen eigentlich überflüssig. „Der Mensch braucht die Natur, aber die Natur braucht nicht den Menschen“ mehr.

Literatur

- Corbet, G. B. & Southern, H. N. (1977): The handbook of British mammals. Blackwell, Oxford.
- Darwin, C. (1859): Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl. Reclam, Stuttgart.
- Dobshansky, T. (1959): Variation and evolution. Proc. Amer. Philos. Soc. 103: 19-55.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1972): Ethologie, die Biologie des Verhaltens. In: Gessner, F. & Betalanffy, L. v. (Hrsg.): Handbuch der Biologie. 2. Frankfurt: 341-559.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1999): Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung. Blank, Vierkirchen-Pasenbach.
- Elton, C. S. (1927): Animal ecology. Sidgwick and Johnson, London.
- Fryer, G. & Illes, T. D. (1972): The cichlids of the Great Lakes of Africa: Their biology and evolution. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Grinnell, J. (1917): The niche relationships of the California thrasher. The Auk 21: 364-382.
- Guenther, K. (1950): Ökologische und funktionelle Anmerkungen zur Frage des Nahrungserwerbs bei Tiefseefischen nebst einem Exkurs über die ökologischen Zonen und Nischen. In: Moderne Biologie – Festschrift Nachtsheim: 55-93.
- Haeckel, E. (1869): Über Entwicklungen und Aufgabe der Zoologie. In: Gemeinverständliche Werke 5. Kröner, Leipzig, 33-56.
- Hubbel, S. P. (2001): The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Kennedy, C. R. (1990): Helminth communities in fresh water fish: structured communities or stoichiometric assemblages. In: Parasite Communities patterns and Processes (Esch, G. Bush, A. & Aho, J., Hrsg.), Chapman and Hall, London and N. Y.: 131-156.
- Koepcke, W. (1956): Zur Analyse der Lebensformen. Bonner Zool. Beitr. 7: 151-185.
- Kosswig, C. (1959): Phylogenetische Trends, genetisch betrachtet. Zool. Anz. 162: 208-221.
- Kosswig, C. (1974): Modificability, a neglected factor for area expansion in marine fish. Istanbul Univ. Fen Fak. Mecm. Seri. B 39: 1-7.
- Lack, D. (1947): Darwins Finches. Cambridge University Press.
- Lack, D. & Southern, H. N. (1949): Birds on Tenerife. Ibis 91: 607-626.
- Ludwig, W. (1950): Zur Theorie der Konkurrenz. Die Annidation (Einnischung) als 5. Evolutionsfaktor. Zool. Anz. Klatt-Festschrift (Suppl.): 516-537.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967): The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press.
- Mayr, E. (1942): Systematics and the origin of species. Columbia University Press, New York.
- Osche, G. (1966): Grundzüge der allgemeinen Phylogenetik. In: Handbuch der Zoologie III/2. Wiesbaden.
- Pianka, E. P. (1994): Evolutionary ecology. Harper Collins College Publ., New York.
- Raikow, R. J. (1974): The origin and evolution of the Hawaiian honeycreepers (Drepanidae). Living Bird 15: 95-11.
- Rohde, K. (1994): Niche restriction in parasites: proximate and ultimate causes. Parasitology 109: S69-S84.
- Remane, A. (1956): Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Akademische Verlagsgesellschaft Leipzig.
- Timofejeff-Ressovsky, N. W. (1939): Genetik und Evolution. Z. Indukt. Abstammungs- Vererbungslehre 76: 158.
- Wickler, W. (1961): Ökologie und Stammesgeschichte von Verhaltensweisen. Fortschr. Zoologie 13: 303-365.
- Zander, C. D. (1962): Untersuchungen über einen arttrennenden Mechanismus bei lebendgebärenden Zahnkarpfen aus der Tribus der Xiphophorini. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 60: 205-264.
- Zander, C. D. (1972): Beziehungen zwischen Körperbau und Lebensweise bei Blennidae (Pisces) aus dem Roten Meer. I. Äußere Morphologie. Marine Biol. 13: 238-246.
- Zander, C. D. (1974): Beziehungen zwischen Körperbau und Lebensweise bei Blennidae (Pisces) aus dem Roten Meer. III. Morphologie des Auges. Marine Biol. 28: 61-71.
- Zander, C. D. (1997): Parasite-Wirt-Systeme – Einführung in die ökologische Parasitologie. Springer, Berlin.
- Zander, C. D. (2004): Ecology meets genetics – niche occupation as a factor of evolution interpreted by Kosswig's concepts. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 101: 131-147.
- Zander, C. D. (2021): Parasites of Baltic gobies – an example of evident annidation. Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg 51: 11-19.
- Zander, C. D., Kollra, H.-G., Antholz, B., Meyer, W. & Westphal, D. (1984): Small-sized euryhaline fish as intermediate hosts of the digenetic trematode *Cryptocotyle concavum*. Helgoländer Meeresunters. 37: 433-433.
- Zaret, T. M. & Paine, R. T. (1973): Species introduction in a tropical lake. Science 182: 445-449.