

Evolutionssystematik limnischer Gastropoden

Habilitationsschrift

zur Erlangung der Lehrbefähigung
für das Fach Zoologie

vorgelegt dem
Fakultätsrat der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät I
der Humboldt-Universität zu Berlin

von

Dr. rer. nat. Joachim Matthias Glaubrecht

geboren am 8. Oktober 1962 in Hamburg

Prof. Dr. Dr. h.c. Christoph Marksches
Präsident
der Humboldt-Universität zu Berlin

Prof. Dr. Andreas Herrmann
Dekan der Mathematisch-
Naturwissenschaftlichen Fakultät I

Berlin, den 21. April 2010

Gutachter

1. Prof. Dr. Hannelore Hoch
2. Prof. Dr. Ralph Tiedemann
3. Prof. Dr. Thomas Wilke

Inhaltsverzeichnis

Part I: Synopsis

1. Vorbemerkung zur Habilitationsschrift	1
2. Aufstellung der für die kumulative Habilitation relevanten Publikationen	2
3. Einführung in das evolutionssystematische Forschungsprogramm	3
4. Über Arten: Ihre Perzeption, Evolution und Biogeographie (Paper A) ..	10
5. Limnische Gastropoden als Modellorganismen: Vier Fallstudien (Paper B–F)	16
6. Zusammenfassung und Ausblick	28
7. Danksagung.....	29
8. Literaturverzeichnis	30

Part II: Publikationen

Erklärung über den Eigenanteil an den mit Ko-Autoren verfassten Arbeiten
Publikationen (Paper 1–20)

Anhang

Curriculum Vitae
Vollständiges Publikationsverzeichnis
Vorträge auf wissenschaftlichen Tagungen

Part I – Synopsis

2. Aufstellung der für die kumulative Habilitation relevanten Publikationen

A – Arten, Artkonzepte, Artenbildung und adaptive Radiation

1. Glaubrecht, M. 2009. On „Darwinian Mysteries“ or molluscs as models in evolutionary biology: From local speciation to global radiation. – *American Malacological Bulletin* 27: 2–23.
2. Glaubrecht, M. 2004. Leopold von Buch's legacy: treating species as dynamic natural entities, or why geography matters. – *American Malacological Bulletin* 19 (1/2): 111–134.
3. Glaubrecht, M. 2000. A look back in time: Toward an historical biogeography as synthesis of systematic and geologic patterns outlined with limnic gastropods. – *Zoology: Analysis of Complex Systems* 102: 127–147.

B – Phylogenie, Systematik und Evolution der Cerithioidea

4. Lydeard, C., Holznagel, W. E., Glaubrecht, M. & Ponder, W. F. 2002. Molecular phylogeny of a circum-global, diverse gastropod superfamily (Cerithioidea: Mollusca: Caenogastropoda): pushing the deepest phylogenetic limits of mitochondrial LSU rDNA sequences. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22 (3): 399–406.
5. Strong, E. E., Colgan, D. J., Healy, J. M., Lydeard, C., Ponder, W. F. & Glaubrecht, M. 2010. Phylogeny of the gastropod superfamily Cerithioidea using morphology and molecules. – *Zoological Journal Linnean Society London* 159: 000–000. (in press)
6. Reid, D. G., Dyal, P., Lozouet, P., Glaubrecht, M. & Williams, S. T. 2008. Mudwhelks and mangroves: the evolutionary history of an ecological association (Gastropoda: Potamididae). – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 680–699.
7. Ozawa, T., Köhler, F., Reid, D. G. & Glaubrecht, M. 2009. Tethyan relicts on continental coastlines of the northwestern Pacific Ocean and Australasia: molecular phylogeny and fossil record of batillariid gastropods (Caenogastropoda, Cerithioidea). – *Zoologica Scripta* 38: 503–525.
8. Glaubrecht, M. 1999. Systematics and the evolution of viviparity in tropical freshwater gastropods (Cerithioidea: Thiaridae sensu lato) – an overview. – *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 215: 91–96.
9. Glaubrecht, M. 2006. Independent evolution of reproductive modes in viviparous freshwater Cerithioidea (Gastropoda, Sorbeoconcha) – a brief review. – *Bacteria* 69 (suppl. 3): 28–32.
10. Köhler, F., Rintelen, T. v., Meyer, A. & Glaubrecht, M. 2004. Multiple origin of viviparity in Southeast Asian gastropods (Cerithioidea: Pachychilidae) and its evolutionary implications. – *Evolution* 58 (10): 2215–2226.

C – Fallstudie 1: thalassoide Gastropoden im Tanganjika-See, Ostafrika

11. Wilson, A. B., Glaubrecht, M. & Meyer, A. 2004. Ancient lakes as evolutionary reservoirs: evidence from the thalassoid gastropods of Lake Tanganyika. – *Proceedings of the Royal Society London, Biological Sciences* 271: 529–536.
12. Glaubrecht, M. & Strong, E. E. 2004. Spermatophores of thalassoid gastropods (Paludomidae) in Lake Tanganyika, East Africa, with a survey of their occurrence in Cerithioidea: functional and phylogenetic implications. – *Invertebrate Biology* 123 (3): 218–236.
13. Glaubrecht, M. & Strong, E. E. 2007. Ancestry to an endemic radiation in Lake Tanganyika? Evolution of the viviparous gastropod *Potadomoides* Leloup, 1953 in the Congo River system (Cerithioidea, Paludomidae). – *Biological Journal of the Linnean Society* 92: 367–401.
14. Glaubrecht, M. 2008. Adaptive radiation of thalassoid gastropods in Lake Tanganyika, East Africa: morphology and systematization of a paludomid species flock in an ancient lake. – *Zoosystematics and Evolution* 84 (1): 71–122.

D – Fallstudie 2: Pachychilidae in Südostasien

15. Glaubrecht, M. & Köhler, F. 2004. Radiating in a river: systematics, molecular genetics and morphological differentiation of viviparous freshwater gastropods endemic to the Kaek River, central Thailand (Cerithioidea, Pachychilidae). – *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 275–311.
16. Köhler, F. & Glaubrecht, M. 2010. Uncovering an overlooked radiation: morphological and mitochondrial DNA differentiation in endemic freshwater snails on Madagascar (Caenogastropoda: Pachychilidae) and their biogeography. – *Biological Journal of the Linnean Society* 99 (4): 867–894.

E – Fallstudie 3: Artenschwärme in Seen auf Sulawesi, Indonesien

17. Rintelen, T., Wilson, A. B., Meyer, M. & Glaubrecht, M. 2004. Escalation and trophic specialization drive adaptive radiation of freshwater gastropods in ancient lakes on Sulawesi, Indonesia. – *Proceedings of the Royal Society London, Biological Sciences* 271: 2841–2849.
18. Glaubrecht, M. & Rintelen, T. v. 2008. The species flocks of lakustrine gastropods: *Tylomelania* on Sulawesi as models in speciation and adaptive radiation. (Proceedings of the “Speciation in Ancient Lake IV” Symposium, Berlin). – *Hydrobiologia* 615: 181–199.

F – Fallstudie 4: Süßwasserschnecken in Australien

19. Glaubrecht, M. & Rintelen, T. v. 2003. Systematics, molecular genetics and historical zoogeography of the viviparous freshwater gastropod *Pseudopotamis* (Cerithioidea, Pachychilidae): a relic on the Torres Strait Islands, Australia. – *Zoologica Scripta* 32 (5): 415–435.
20. Glaubrecht, M., Brinkmann, N. & J. Pöppe 2009. Diversity and disparity ‘down under’: Systematics, biogeography and reproductive modes of the ‘marsupial’ freshwater Thiaridae (Caenogastropoda, Cerithioidea) in Australia. – *Zoosystematics and Evolution* 85 (2): 199–275.

3. Einführung in das evolutionssystematische Forschungsprogramm

„Ob eine Disziplin zur modernen Biologie gehört, hängt nicht von ihrem Alter ab, sondern davon, ob sie sich theoretisch und methodisch auf der Höhe der Zeit befindet.“
(Rolf Löther, 1972)

Zur Begriffs-Definition

Der hier verwendete, titelgebende Begriff „*Evolutionssystematik*“ ist dem Abriss der Biologiegeschichte von Ernst Mayr (1982: 559 ff; deutsch 1984: 449 ff) entnommen, der ihn meiner Kenntnis nach erstmals verwendete. Der Begriff hat danach keine Anwendung mehr gefunden, von einer kurzen Skizze eines entsprechenden Forschungsprogramms bei Glaubrecht (2007: 84–99) abgesehen. Mayr überschrieb mit „*advances in evolutionary systematics*“ einen Abschnitt, der – aus seiner zugegebenermaßen persönlich gefärbten Sicht des unmittelbar Beteiligten – den Beginn der Aufklärung von Mechanismen bei der Entstehung der organismischen Vielfalt und ihrer gleichsam horizontalen (d.h. geographischen) Komponente darstellt. Zentraler Punkt dabei war für ihn die Integration von Konzepten und Methoden der Systematik mit der damals noch jungen Populationsgenetik vor dem Hintergrund der Entstehung der modernen synthetischen Evolutionstheorie. Mayr hat den Begriff der Evolutionssystematik jedoch nicht eingehend erläutert oder gar formal definiert; dies soll nun hier zur Begründung eines entsprechenden Forschungsprogramms erfolgen.

Evolutionssystematik ist das auf eine phylogenetische Systematik gegründete Studium der organismischen Vielfalt, und zwar unter Berücksichtigung von taxonomischer Vielfalt (Diversität), morphologischer

Vielgestaltigkeit (Disparität) sowie genetischer Variabilität, und einschließlich der Untersuchung kausaler Ursachen evolutiven Wandels und des Entstehens neuer Arten und Artengruppen.

Die Evolutionssystematik ist mithin ein Forschungszweig der Biologie, der sich weder allein mit Taxonomie (also dem Sammeln, Beschreiben, Benennen und Klassifizieren) noch allein mit Phylogenetik oder Kladistik, sondern auch mit den zugrundeliegenden Evolutionsvorgängen befaßt. Den Schwerpunkt bilden dabei mikrosystematische Studien zur Erforschung der Biodiversität im allgemeinen, insbesondere der Taxonomie und Systematik auf dem Niveau von Arten und Artengruppen, ergänzt durch Studien zur geographischen Verbreitung und deren Ursachen (insbesondere Historische Biogeographie und Phylogeographie) sowie den kausalen Mechanismen, also zu den Ursachen für Artenbildung (*Kladogenese*) und Artenwandel (*Anagenese*). In der evolutionären Systematik geht es mithin um die Aufdeckung dessen, was ich bereits früher als die sechs „Darwinschen Mysterien“ bezeichnet habe. Dabei stehen Fragen nach dem Arteninventar („*species numbers*“), Artbegriff („*species concept*“) und Artenbildung („*speciation*“) im Vordergrund, wie eingehend im **Paper A 1** behandelt wird.

Ausgehend von der Überzeugung, dass die Phylogenese eine Abfolge von Vorgängen ist, die sich sämtlich an den Arten abspielen (Hennig 1957: 62), umfasst die Evolutionssystematik mithin jene Bereiche, die sich allgemein unter dem Begriff der Mikroevolution wiederfinden. Dabei sei angemerkt, dass die bei der Bildung und Veränderung von Arten wirkenden klado- wie anagenetischen Faktoren zugleich auch zur Erklärung der Entstehung neuer, merkmalsreicher und komplexer Strukturen als ausreichend anzusehen sind; also auch zur Entstehung sogenannter

neuer Baupläne (besser: Grundmuster) größerer taxonomischer Einheiten, wie etwa Familien, Ordnungen und Stämme, da eine sogenannte Makroevolution mit eigenen, nur ihr immanenten Faktoren nicht nachgewiesen werden konnte.

Keinesfalls ist vordergründig angesichts der Wortkonstruktion einer evolutionären Systematik an einen Pleonasmus zu denken, d.h. an eine überflüssige Doppelbestimmung und verbale Redundanz (wie dies etwa bei „*kaltem Eis*“ oder nach landläufiger Meinung bei einem „*weißen Schimmel*“ der Fall ist; und wenn, dann allenfalls im Sinne einer epithetischen rhetorischen Figur, bei der der Pleonasmus zur Verstärkung, Verdeutlichung oder besonderen Hervorhebung dient). Denn die Systematik ist, wie die 250-jährige Geschichte der Disziplin unschwer belegt, weder implizit noch explizit an das Erkennen oder gar Berücksichtigen von Evolution gebunden; wengleich bestimmte Bedeutungsinhalte – wie etwa ein tatsächlich „natürliches System“ oder die Existenz nur einer zutreffenden, den Ablauf der Stammesgeschichte reflektierenden Phylogenie und ihre Übersetzung in eine Klassifikation – durch die Vorgänge der Evolution eine zwanglose Erklärung finden.

Die Evolutionssystematik ist ein Forschungszweig, der sich vor allem ausgehend von den basalen Einheiten evolutiven Wandels, den Arten als natürlichen Entitäten (siehe näheres dazu unten), mit den Vorgängen um Artenbildung (*Speziation und Radiation*), der Verwandtschaft einzelner nächst verwandter Arten zueinander (*Phylogenie*) und ihrer Vorkommen und ihrer Verbreitung (*Biogeographie*) beschäftigt. Neben den genealogischen Beziehungen zueinander (und der zeitlichen Komponente von Arten), die vornehmlich über die Phylogenie-Forschung ermittelt werden, spielen dabei auch die geographischen Beziehungen (die räumliche Komponente) eine wichtige Rolle, die insbesondere durch die Biogeographie-Forschung ermittelt werden. Letztlich geht es einer evolutionären Systematik um die Systematisierung samt kausaler Erklärung der Vielfalt, wobei Stammbaum-Hypothesen zur Rekonstruktion des Ablauf von Evolutionsvorgängen und der Biogeographie genutzt werden.

Belastbar begründet sein müssen die Studien zu diesen Forschungsfragen indes auf der korrekten Anwendung nomenklaturischer und taxonomischer Erkenntnisse, mithin dem hinreichend präzise ermittelten Arteninventar einer beliebigen in Rede stehenden Artengruppe in Abhängigkeit des jeweiligen hierarchischen Niveaus der Betrachtung. Ein Beispiel soll diesen differenziellen Anspruch illustrieren: Sofern eine – sei es mit phylogenetischem oder biogeographischem Interesse gestellte – Frage die Evolutionssystematik etwa einer diesseits und jenseits eines Ozeans vorkommenden Artengruppe betrifft, die derzeit taxonomisch auf dem Niveau zweier Familien begründet wird, so mag die Einbeziehung lediglich der wichtigsten kon-

stituierenden Arten als Repräsentanten ausreichend erscheinen. Auch hier wäre zwar die vollständige taxonomische Erfassung sämtlicher konstituierender Mitglieder und durch etwaige Synonymisierung und Subsumierung veranlasste Einordnung der tatsächlich existierenden Arten – auf der Grundlage eines durch Vergleich des Typenmaterials gestützten Inventars benannter Morphospezies – zwar wünschenswert; dies mag aber letztlich für die diesbezüglichen Fragen einer transozeanischen Evolution beider Artengruppen entbehrlich sein. In einem anderen Fall jedoch, etwa bei Studien zur Speziation und Radiation einer untereinander eng verwandten Artengruppe, ist das vollständige systematische Durchforschen die Grundvoraussetzung. Wie anders ließen sich sonst die Mechanismen der Artenbildung (z.B. auf allopatrischem oder sympatrischem Weg, etwa mittels ökologischer Spezialisierung) erforschen und verstehen, wenn nicht tatsächlich alle bei diesen Vorgängen involvierten und daraus resultierenden Mitglieder des fraglichen Artenschwarmes dingfest gemacht werden können. Eine Fülle weiterer Beispiele läßt sich schnell denken, bei denen der jeweils gangbare Grad taxonomisch-systematischer Grundlagenarbeit in differenzierter Weise zuvorderst einzuschätzen bleibt, um tatsächlich in sinnvoller Weise zur Erforschung zu Grunde liegender Evolutionsvorgänge beizutragen.

Mit einem in erster Linie auf die Frage nach der Entstehung von konkreten Arten und Artengruppen bezogenen Forschungsprogramm zielt die Evolutionssystematik über die Systematik mit ihren unverzichtbaren Teildisziplinen Nomenklatur und Taxonomie sowie über die Phylogenetik als genealogische Verwandtschaftsforschung hinaus, indem sie explizit nicht nur nach Mustern sondern den Mechanismen dahinter fragt, also nach den mit organismischem Ansatz erforschbaren Evolutionsvorgängen. Stets steht zuerst die Aufdeckung der systematischen Beziehungen einer zu erforschenden Artengruppe im Fokus, also der Einsatz taxonomischer Verfahren bis hin zur phylogenetischen Analyse mittels morphologischer und/oder in möglichst kombinierter Weise molekulargenetischer Verfahren. Doch rücken auf dieser Grundlage zugleich evolutionsökologische und biogeographische Fragen in den Fokus des Evolutionssystematikers, die ebenfalls zu beantworten sind. Es sollen also nicht nur einzelne Arten erkannt, benannt, beschrieben und nach dem Grad ihrer Verwandtschaft zueinander beurteilt werden, sondern auch jeweils ihre konkrete Naturgeschichte rekonstruiert werden: Wie ist die genealogische Beziehung der jeweiligen Taxa, wo kommen sie her, warum sind sie dort, wo sie sind, und wie kamen sie dorthin; welche Evolutionsprozesse – von den jeweiligen Speziationsfaktoren bis hin zur Rolle einzelner Schlüsselmerkmale – haben an ihrer Entstehung mitgewirkt? Auf diese Weise auf bestimmte Arten(gruppen) bezogen, finden Systematik, Evolutionsbiologie und

historische Biogeographie ihre konkrete synergistische Anwendung und wechselseitige Erhellung.

Damit geht die Evolutionssystematik erklärtermaßen über die Systematik als jener Disziplin hinaus, die sich dem Studium aller lebenden und ausgestorbenen Arten im Vergleich zueinander mit dem Ziel widmet, die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen ihnen aufzuklären. Bislang wurde gelegentlich unterschieden zwischen einer *klassischen Systematik*, die sich noch hauptsächlich mit der Bestimmung und Benennung der Lebewesen (Taxonomie) befaßte, während die *moderne Systematik* zudem die Rekonstruktion der Stammesgeschichte der Organismen (Phylogenie) einschließt; siehe zur Geschichte, Definition und Abgrenzung der Biosystematik z.B. bei Glaubrecht (2007) und Literatur darin. Die neue Qualität der explizit erweiterten Synthese einer *evolutionären Systematik* ist es, zudem auch die evolutionsbiologische Erforschung jener Prozesse mit einzubeziehen, die letztlich zur Vielfalt und Vielgestaltigkeit der Organismen führen. Mit dem Zusatz einer evolutionären Systematik soll mithin der komplexere Sachverhalt einer bewußten Integration der Evolutionsforschung betont werden; auch sei bewußt darauf hingewiesen, dass mehr als die bloße Systematisierung angestrebt wird. Der Disziplinbegriff Evolutionssystematik erlaubt es somit, jene hier kurz skizzierten Ansätze von Systematik und Evolutionsbiologie klarer als bisher aufeinander zu beziehen.

Analog wurde dies bereits sehr viel früher beispielsweise im Fall der Ökologie realisiert, die – einst als (erst spät erfolgreicher) Wissenschaftsbegriff von Ernst Haeckel (1866) definiert – durch Hinzufügen klassifikatorischer Subsysteme fortschreitend von der Aut-, zur Syn-, und später zur Demökologie sowie schließlich zur Landschaftsökologie bzw. Ökosystemforschung ausgebaut wurde; sie berücksichtigt somit heute Individuen, Populationen und Arten, Gemeinschaften und Landschaften (siehe u.a. Nyhart 2009: 293–322; Schurig 2009). Während indes im Fall dieser Subsysteme der ökologischen Disziplin ein etwas anderer Forschungsfokus durch jeweils weiter gefaßte taxonomische Gruppen gelegt wird, erweitert sich der Blickwinkel der Evolutionssystematik nicht über die Betrachtung jeweils anderer, rangordnungabhängiger Taxa des hierarchisch-kapitischen Systems des Tierreichs (wie dies vordergründig und irrigerweise die nicht durchzuhaltende Trennung in Mikro- versus Makroevolution impliziert). Vielmehr wird der Fokus dadurch explizit auf eine evolutionsbiologische Erforschung auf der Grundlage – in diesem Fall der zoologischen – Systematik gelegt. Die Evolutionssystematik strebt mithin die Integration von Systematik, der Phylogenieforschung und der Evolutionsbiologie an.

Da Taxonomen und Systematiker die auch für ihre Arbeit relevanten evolutionsbiologischen Zusammenhänge bislang oftmals geradezu sträflich ignorieren

konnten, erscheint mir das Hervorheben eines explizit evolutionssystematischen Forschungsprogramms mehr als begründet und notwendig. Ernst Mayr hat nicht zuletzt aufgrund der fundamentalen Bedeutung der Art wiederholt geklagt, dass die Spezies-Biologie oder „Wissenschaft von den Arten“ nicht als ein eigenständiges Fach neben etwa der Zellbiologie, Histologie, Anatomie etc. vertreten wird (siehe Sudhaus 2005: 145). Schließlich könne „*das Problem der Evolution nur durch das Studium konkreter Arten, ihres Ursprungs und ihres Aussterbens gelöst werden*“ (Mayr 1984: 323). Wichtiger als eine auf Spezies fokussierten Systematik aber erscheint mir heute eine tatsächlich begründete und gerechtfertigte Evolutionssystematik.

Zur geschichtlichen Entwicklung der (evolutionären) Systematik

„Lange bevor ein Wissensgebiet zur Disziplin wird, werden empirische Kenntnisse angesammelt, in der Praxis angewandt und individuell weitervermittelt.“

(Ilse Jahn, 1989: 287)

In keiner Weise ist hier an den Versuch gedacht, auch nur die Hauptlinien einer Geschichte der Systematik zu ermitteln. Diese wird gelegentlich durchaus verstanden als Suche nach einem natürlichen System, das zugleich die Urgründe der natürlichen Ordnung aufdeckt (Rossi 1997: 269). Mit den Wurzeln der Systematik nicht erst bei Carl von Linné (1707–1778), sondern zurückreichend in eine vor-wissenschaftliche Periode, ist die Systematik bekanntermaßen weitaus älter als der Evolutionsgedanke (vgl. historische Darstellungen zur Disziplinengeschichte z.B. jüngst in Molenhauer 2007; Birkhead 2008; Yoon 2009).

Tatsächlich fehlt trotz aller Ansätze eine umfassende und fundierte Darstellung zur Geschichte etwa der zoologischen Systematik, was mehrfach bemängelt wurde, nicht ohne zugleich auch die Schwierigkeiten bei einer solchen Disziplinengeschichte aufzuzeigen (u.a. Glaubrecht 2007: 64–67). Diese beginnen bereits bei den Differenzen der Begriffsdefinition, die unterschiedliche Ausrichtungen der Disziplin widerspiegeln. So wird einerseits Taxonomie mit Systematik gleichgesetzt (z.B. Ax 1984), andererseits die Taxonomie als Lehre von der Klassifikation der Organismen von der – entsprechend weiter gefaßten – Systematik als Wissenschaft von der Vielgestaltigkeit der Organismen abgegrenzt (z.B. Mayr 1982). Tatsächlich ist Taxonomie – ein Terminus, der 1815 vom Schweizer Botaniker Augustin Pryame de Candolle (1778–1841) erstmals verwendet wurde – nicht synonym und deckungsgleich mit der Systematik. Ich habe vielmehr bereits argumentiert (Glaubrecht 2007: 66–67), dass die Systematik als biologische Verwandtschaftsforschung, die sich dem Ordnen der Vielfalt nach einem in der Natur liegenden Prinzip widmet, Nomenklatur und Taxonomie als mit der Namensgebung bzw. der

Einordnung in ein bestehendes System befasste Subdisziplinen mit einschließt. Sie verwendet dabei Methoden der hierarchischen, enkaptischen Klassifikation bzw. Systematisierung, kombiniert mit einem un-zweideutigen System wissenschaftlicher Benennung, geht indes über diese hinaus. Moderne zoologische Systematik verharrt daher heute nicht bei der Benennung oder der Erarbeitung blosser (mehr oder weniger künstlicher) Einteilungsschemata; vielmehr ist es das Ziel, die tatsächlichen Verwandtschaftsbeziehungen der Organismen als Folge der Evolution aufzudecken und in einem natürlichen, d.h. phylogenetischen System der Lebewelt wiederzugeben.

Bereits ein flüchtiger Blick in die Wissenschaftsgeschichte macht in diesem Zusammenhang jedoch deutlich, dass der durch Charles Darwin (1809–1882) begründete Evolutionsgedanke für die Taxonomie auf dem Niveau von Arten und Artengruppen, mit der sich viele Systematiker vornehmlich beschäftigen, oftmals von geringer Relevanz war – und bis heute ungerechtfertigter Weise noch immer ist. Als eines der vielen, hier unmittelbar relevanten Beispiele sei die Überzeugung des Frankfurter Malakologe Wilhelm Kobelt (1840–1916) angeführt, der über Süßwassermollusken arbeitete und einräumte, ein „natürliches System“ (also eines, das die tatsächlich genealogisch begründeten Abstammungsverhältnisse reflektiert) sei für die Klassifikation gemäß Darwins Theorie zwar richtig; doch bezweifle er, ob ein solches System in der Tat möglich oder vonnöten sei (Kobelt 1871; siehe ausführlich dazu Sakurai 2009). Die Auswirkungen Darwins auf die Systematik haben eingehender z.B. Nyhart (1995: 175–181) und Bowler (1996) untersucht; vgl. auch Padian (1999). Auch auf einleitende Bemerkungen in den gängigen Darstellungen zur phylogenetischen Systematik sei hier verwiesen; für sie sind hier stellvertretend nur einige der die letzten Jahrzehnte überspannenden Werke angeführt (wie z.B. Ax 1984; Sudhaus & Rehfeld 1992; Wägele 2000, 2004).

Zweifellos verdanken wir Darwin nicht nur die Einführung einer geschichtlichen Dimension in die Biologie, sondern die Reformation einer reinen Naturkunde zur Wissenschaft des Lebendigen. Mit dem Denken in historischen Dimensionen einher geht die Transformation der Systematik zur Phylogenetik, die indes von prominenten Vertretern wie Ernst Haeckel (1834–1919) und später Adolf Remane (1898–1976) zu einseitig als die Untersuchung der Evolution und der Verwandtschaft allein von Großgruppen verstanden wurde (vgl. dazu Glaubrecht 2007: 67–71). In seiner Untersuchung zu Systematik und Phylogenese wies Hennig (1957: 70) darauf hin, dass es lange eine Zeit gab, „in der Biologie [sic!] zu sein fast selbstverständlich hieß, Systematiker zu sein. Diese Zeit ist endgültig vorbei. Später galt die Systematik als ein notwendiges Übel, das je schneller um so besser zu überwinden wäre, damit man sich anscheinend wichtigeren und interessanteren Aufgaben widmen könnte ...

Der Systematiker galt nur noch als Registraturbeamter und Schlüsselbrettverwalter der Biologie“. Zwar sei diese Zeit noch nicht endgültig vorbei, so Hennig weiter; er sah aber die Systematik durch die Deszendenztheorie Darwins, die mit jener ihre entscheidende Prägung erhalten habe, „in Geben und Nehmen wieder unlösbar mit den übrigen Teilgebieten der biologischen Wissenschaft verbunden“.

Tatsächlich ist Taxonomie kombiniert mit Phylogenetik heute die Universalsprache der Biodiversitätsforschung. Dagegen lag der Fokus systematischer Arbeit mehr als ein Jahrhundert lang maßgeblich auf traditioneller Taxonomie und Chorologie (u.a. Jahn 1990; Geus 1998; Junker 2004: 150 ff.). Es waren zwei wesentliche Entwicklungen im 20. Jahrhundert, die ich bereits in einem früheren Überblick über die zoologische Systematik im vergangenen Jahrhundert im einzelnen herausgearbeitet habe (vgl. Glaubrecht 2007), die dann das Fundament für eine evolutionäre Systematik lieferten, wie sie hier umrissen wird. Zum einen war dies die Mikrotaxonomie der sogenannten „neuen Systematik“, insbesondere in Kombination mit der modernen Synthese. Zum anderen war dies die von Willi Hennig begründete phylogenetische Systematik. Im Rahmen der modernen Evolutionstheorie erklären Systematiker seitdem die biologische Vielfalt als aus hoch variablen Populationen bestehend, mit einem ihnen gemeinsamen, sich von Generation zu Generation aufgrund diverser genetischer Vorgänge verändernden Genpool, und mit geographisch abgeänderten Arten, die sich in Raum und Zeit aufspalten können.

Bis heute wird Systematik nur gelegentlich explizit (siehe z.B. bei Glaubrecht 2007; Zachos 2009) als jene Disziplin aufgefaßt, der es um die genealogischen Beziehungen von Taxa geht; und zwar im Sinne einer *konsequent phylogenetischen* Systematik. Viel häufiger, aber letztlich stark einschränkend und somit den modernen Entwicklungen in nicht gerecht werdender Weise wird die Systematik weiterhin als synonym mit Nomenklatur und Taxonomie aufgefaßt; also als der reinen Bestimmung und Benennung von Taxa verhaftet. Dem entsprechend begreifen sich systematisch arbeitende Zoologen allzu oft als Taxonomen, nicht Evolutionsbiologen. Andererseits gründet sich etwa die Populationsgenetik im wesentlichen auf die Untersuchung von Allelfrequenzen und die Verteilung genetischer Varianten, deren genealogische Beziehungen vor allem wegen methodologischer Beschränkungen lange nicht analysiert werden konnten. Zachos (2009) wies darauf hin, dass mit der Entwicklung moderner Sequenziermethoden und der Erschließung mitochondrialer DNA in den 1970er Jahren die molekulare Phylogenetik als Disziplin entstand, die die Evolutionsgenetik revolutionierte. Damit seien auch systematische Ansätze und Prinzipien in intraspezifische Untersuchungen auf Populationsniveau integriert worden. Mit der Phylogeographie als das Studium bestimmter phylogenetischer Linien und ihres geographischen Vorkommens kam unlängst eine

weitere Disziplin als Synthese aus Populationsgenetik und Systematik hinzu. Indes blieben bei diesen Ansätzen die zunehmend deutlicher werdende Diskrepanzen zwischen molekularen Bäumen („*gene trees*“) und der organismischen Phylogenie von Arten („*species trees*“) unaufgelöst; siehe dazu Zachos (2009) für einen Überblick der Diskussion der verantwortlichen Phänomene, etwa realer populationsgenetischer Prozesse wie Hybridisierung oder „lineage sorting“. Es muß jedoch betont werden, dass auch die epochalen Entdeckungen und methodischen Entwicklungen der Molekulargenetik und Entwicklungsgenetik der vergangenen Jahrzehnte nach übereinstimmender Meinung keine grundlegende Revision der Evolutionstheorie auf der Grundlage der neuen Synthese mit sich brachte (Mayr 1997; Sudhaus 2005; Glaubrecht 2007).

Erst in der Synthese all dieser Subdisziplinen, so bin ich überzeugt, kann eine tatsächlich evolutionäre Systematik zum besseren Verständnis der Grundfragen der Evolutions- und Biodiversitätsforschung beitragen. In diesem Zusammenhang muß festgehalten werden, dass Systematiker wie Evolutionsbiologen gleichermaßen wohl kaum eine andere Frage mehr beschäftigt hat, als die nach dem Ursprung und Wesen von Arten als reale Entitäten der Natur (ein kurzer Abriss dazu wird weiter unten im Abschnitt 4 auf der Grundlage von **Paper A 2** diskutiert). Wie disparat und vage im 19. Jahrhundert die Auffassungen zum Artbegriff waren, zeigt etwa die Diskussion des deutschen Zoologen und Meeresbiologen Karl August Möbius (1825–1908), der sich damit deutlich vom irrigen Verständnis nurmehr arbiträrer Arten etwa bei Ernst Haeckel absetzte; vgl. eingehendere Darstellung zur Artauffassung bei Möbius in Glaubrecht (2008). Vor allem konzeptionell wichtige Erkenntnisse und Beiträge lieferte in diesem Zusammenhang die sogenannte „Berliner Schule“ um Erwin Stresemann (1889–1972), Bernhard Rensch (1900–1990) und Ernst Mayr (1904–2005), die mit ihren frühen Ansätzen einer Evolutionssystematik und der Einführung des Populationsdenkens in den 1920er und 1930er Jahren in Deutschland eine wesentliche Grundlage der modernen synthetischen Evolutionstheorie legten (Glaubrecht 2007). Die Ausarbeitung der Evolutionssystematik zeichnet sich seitdem durch drei wesentliche Komponenten aus: (i) die Auffassung von biologischen Arten als genetisch-reproduktiv isolierten Gruppen von Populationen, (ii) durch die Berücksichtigung biogeographischer Befunde und (iii) der Wirkung ökologischer Faktoren bei der Artenbildung. Es ist dies als ein wesentlicher Beitrag nicht nur zur modernen Synthese der Evolutionstheorie, sondern zur Erklärung der organismischen Vielfalt anzusehen.

Indes entsteht im Rückblick der Eindruck, dass sich gerade auch in Deutschland vor allem systematisch arbeitende Morphologen zumeist der Erforschung makroevolutiver Abläufe und der Rekonstruktion der Stammesgeschichte von Grossgruppen der Tiere verschrieben hatten. Während etwa Remane (1952)

den Geltungsbereich der modernen Synthese auf die Mikroevolution beschränkt sah, widmete man sich an den deutschen Lehrstühlen und in den meisten Lehrbüchern der Grossgruppenanalyse und Rekonstruktion erdgeschichtlich tieferer Verzweigungen, wobei auch die Möglichkeit einer Makroevolution debattiert wurde. Auf den mit dieser (oft einseitigen) Konzentration auf die Grossgruppenphylogenetik einhergehenden Niedergang der Taxonomie hat z.B. Glaubrecht (2007) hingewiesen. Auch waren viele der deutschen Morphologen oft überzeugte Makroevolutionisten, die Grossmutationen zur Deutung grosser morphologischer Distanzen unterstellten (vgl. Senglaub 1998). Diese stehen in auffälliger Weise den „Mikrosystematikern“ gegenüber, wie Remane (1952) jene Zoologen nannte, „*die die Rassenbildung und die kleinen Einheiten des Systems erforschen*“. Dazu waren insbesondere zoogeographische Kenntnisse nötig, vor allem aber die Fähigkeit beides miteinander in Beziehung zu setzen. Die Geographie wurde mithin zum Forschungsprogramm, und letztlich verdankt dieser Entwicklung die moderne Evolutionstheorie ihre Akzeptanz (Glaubrecht 2002, 2007).

Vielfach ist beschrieben worden, wie sich die Biologie und insbesondere die Systematik allmählich von der reinen Klassifikation und Inventur abgewandt hat und zu einer modernen Disziplin wurde, in der anstelle der Typologie ein auf Darwin fussendes Populationsdenken das gedankliche Fundament und den theoretischen Rahmen lieferte. Als wichtigster Beitrag der Naturbeobachter und Systematiker gilt dabei die Lösung der Artproblematik (z.B. Mayr 1982, 1997, 2004; O'Hara 1988, 1998; Jahn 1990, 1998; Winsor 2004). Die Zusammenschau von Befunden aus der Systematik mit denen aus der Genetik und Paläontologie bilden den Kern der modernen evolutionsbiologischen Synthese (Jahn 1990, 1998; Junker & Engels 1999; Brömer et al. 2000; Junker 2004). Eine der Grundlagen für die von Huxley (1940) so benannte „*new systematics*“ waren mithin die Forschungen der „*naturalists*“, der Naturforscher und Systematiker. Mit dieser sogenannten zweiten Darwinschen Revolution verlagerte sich schliesslich auch das Interesse der Biosystematik zunehmend auf die Bestimmung der Mechanismen der Evolution.

Die Herausbildung der modernen synthetischen Theorie vor allem im anglo-amerikanischen Sprachraum in den 1930er und 1940er Jahren hatte in Deutschland eine wichtige Entsprechung, bei der deutsche Systematiker eine Rolle spielten (vgl. Hoßfeld 1998, 1999; Junker & Engels 1999; Brömer et al. 2000; Reif et al. 2000; Junker 2004). Doch während Hoßfeld (1997, 1999) etwa den Beitrag des deutschen Anthropologen und Zytogenetikers Gerhard Heberers (1901–1973) ausführlich gewürdigt hat, ist jener originäre Beitrag, den der Systematiker und Ornithologe Erwin Stresemann am Berliner Museum für Naturkunde spielte, zwar weniger bekannt, aber in meinen Augen nicht weniger wichtig; und es sind vor allem

die aus seiner „Berliner Schule“ stammenden Zoologen Bernhard Rensch und Ernst Mayr, die maßgeblich zur modernen Synthese der Evolutionsbiologie beitrugen (Glaubrecht 2007).

Mayr (1982) hat unter anderem in seiner Geschichte der Biologie die wichtigen Beiträge der sogenannten „*naturalists*“ herausgestrichen; jene Naturforscher, durch die das typologische Denken vom Populationsdenken abgelöst wurde. Die „neue Systematik“ – oder wie er meinte, richtiger benannt als Populationssystematik (Mayr 1982: 561; deutsch 1984: 450) – ließ das neue Konzept der Rassen als variable Populationen entstehen (von denen jede eine verschiedene geographische Geschichte hat) und führte zur Entwicklung des biologischen Artbegriffs. Demnach sind Arten nicht bloße essentialistische Entitäten, die morphologisch charakterisiert werden können; vielmehr sind es Aggregate natürlicher Populationen, genauer Fortpflanzungsgemeinschaften mit artspezifischer Nische. Mayr betont in seiner rückblickenden Darstellung zur Populationssystematik zum einen (i) die Rolle der geographischen Isolation, und zwar mit Bezug auf Moritz Wagner (1813–1887), der die isolierende Fähigkeit räumlicher Barrieren klarer sah als Charles Darwin, sowie mit Bezug auf die Renaissance dieses Gedankens durch die Taxonomen, insbesondere der „Berliner Schule“ um Stresemann, Rensch und Mayr im frühen 20. Jahrhundert. Zum anderen (ii) hebt Mayr die adaptive Natur der intraspezifischen geographischen Variation hervor. Damit glichen die Vorstellungen der „*naturalists*“ die in seinen Augen übertriebene Sichtweise jener frühen Mendelisten aus, die die Auswirkungen genetischer Variation als drastisch und diskontinuierlich ansahen und davon ausgehend auch Vorstellungen einer anderen Mechanismen gehorchenden Makroevolution entwickelten. Mayr sah stets in der Fortpflanzungsisolation zwischen Populationen, insbesondere der geographischen Speziation, den entscheidenden Schritt in der Evolution, der zugleich auch potentiell der erste Schritt zur Entstehung von Großgruppen höherer taxonomischer Hierarchiestufen sei (wie etwa von Ordnungen bis hin zu Stämmen), wobei die „*Artbildung nicht so sehr der Ursprung neuer Typen, als vielmehr die Entstehung wirksamer Vorrichtungen gegen den Zufluß fremder Gene in Genpöole*“ sei (Mayr 1984: 451).

An einem konkreten, von Ernst Mayr einst selbst zu untersuchen begonnenen Beispiel aus der Vogelwelt des Südpazifiks, den Gelbbauch-Dickköpfen (*Pachycephalus*), soll dieser Ansatz in seiner historischen Entwicklung kurz umrissen werden. Unter Berücksichtigung moderner Studien zu diesem Fallbeispiel kann das Forschungsprogramm der Evolutionssystematik demonstriert werden, das heute weit über Mayrs einstige und von ihm selbst realisierte Verfahren hinausgeht. Dieses gleichsam klassische Beispiel aus Mayrs eigener Gedankenwelt ergänzt die später weiter unten eingehend untersuchten Fallstudien ausgewählter limnischer Gastropoden.

Die *Pachycephalidae Australasiens* – eine klassische Fallstudie

Ernst Mayrs primäres Interesse und seine eigene empirische Forschung beschäftigte sich seit seiner Expedition 1928–1930 nach Neuguinea und auf die Salomonen mit der Systematik, Biogeographie und Evolution ausgewählter Vögel des Südpazifiks (vgl. Glaubrecht 2004; Haffer 2007, 2008). Mit dem notwendigen intellektuellen Rüstzeug der „Berliner Schule“ ausgestattet (siehe oben), arbeitete Mayr 1931 nach seinem Wechsel ans Naturkundemuseum in New York die umfangreiche Vogelsammlung der „*Whitney South Sea-Expedition*“ durch. Dabei erkannte er, dass sich vielfach innerhalb des geographischen Verbreitungsgebietes einer Art zahlreiche Populationen finden, die sich mehr oder weniger stark voneinander unterscheiden. So sammelte er jenes Anschauungsmaterial, das die Grundlage seines wegweisenden Werkes zur Systematik und Evolutionsbiologie bildete und in dem er den biologischen Artbegriff und die Vorstellung einer allopatrischen Speziation begründete (Mayr 1942).

Am Beispiel taxonomisch-systematischer Fragen zu den Vertretern von *Pachycephalus* rang er um die notwendige Abgrenzung distinkter Formen als Spezies bei gleichzeitig erheblicher geographischer bzw. ökologischer Variabilität (Mayr 1942: 48–51). Ein durch Mayrs Studien klassisch gewordenes Beispiel geographischer Differenzierung ist das des Gelbbauch-Dickkopfs *Pachycephala pectoralis* im Vergleich zu seinen sympatrisch lebenden Verwandten *P. melanura* und *P. implicata* im Inselarchipel zwischen Neuguinea und den Salomonen (vgl. Glaubrecht 2004: 362–365). Hier verursacht die Archipel-Situation ein starkes geographisches Variieren der Gefiederzeichnung, etwa bei der Kehlfärbung je nach Vorkommen auf einzelnen Inseln. Während beispielsweise die auf Bougainville und Guadalcanal nur im Hochland oberhalb von 1000m lebende *P. implicata* eine offenbar ältere Evolutionslinie und eigenständige Art (mit jeweils zwei Subspezies) repräsentiert, stellte Mayr die einst als eigenständige Arten beschriebenen allopatrisch verbreiteten Populationen auf den Inseln im nördlichen Melanesien zu *P. pectoralis* (die von Java bis Samoa verbreitet ist). Zwischen einzelnen Populationen dieser Art kommt es zu Hybridisierung. *Pachycephala melanura* wurde ebenfalls als eine eigenständige Art erkannt, die ausschließlich die Mangrovezone besiedelt und in Melanesien erst in relativ kurzer Zeit begonnen hat, vor allem kleinere Inseln zu besiedeln (Abb. 1).

Diese komplexe Differenzierung der Gefiederzeichnung und -färbung bewog Ernst Mayr, die offensichtlich nächstverwandten Arten zu einer Superspezies *Pachycephala [pectoralis]* zusammenzufassen. Dabei unterschieden Mayr & Diamond (2001: taf. 2, Karte 53, p. 351) für das Vorkommen zwischen Java und Samoa 66 Subspezies sowie fünf Allospezies, die (mit Ausnahme nur von *P. p. feminina* von Rennell Island) sämtlich dimorph sind und geographische Variationen – neben solchen im Habitat, Gesang und anderem Ver-

Die Superspezies der Gelbbauch-Dickköpfe (*Pachycephala*)

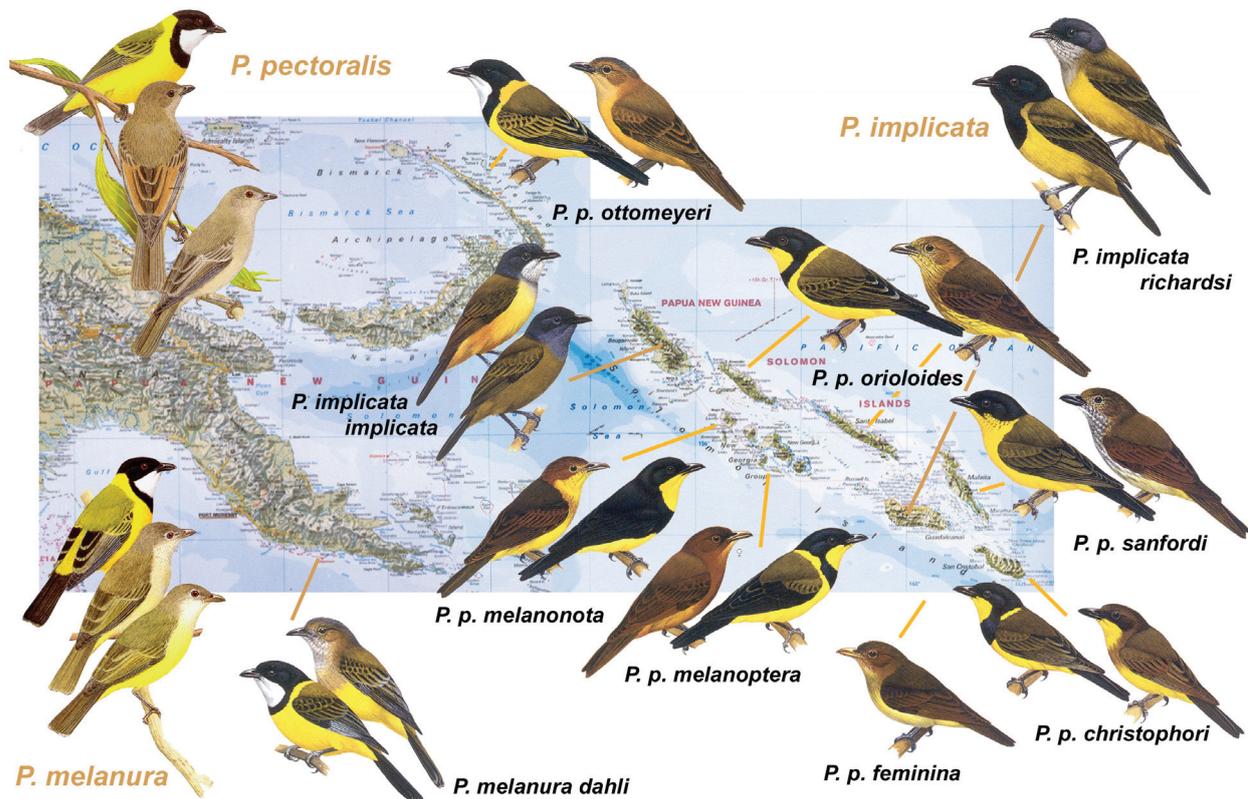


Abbildung 1. Studien wie diese zum räumlichen Vorkommen einzelner nahe verwandter, variierender Formen innerhalb einer Gruppe passeriner Vögel im Südpazifik liefern klassische Ansätze für die evolutionssystematische Forschung. Bereits Ernst Mayr untersuchte einst die Verbreitung der Gelbbauch-Dickköpfe *Pachycephala pectoralis* im Vergleich zu den nächsten Verwandten *P. melanura* und *P. implicata* im Inselarchipel zwischen Neuguinea und den Salomonen. [Aus Glaubrecht 2004; unter Verwendung der Verbreitungsdaten in Mayr (1942) und Mayr & Diamond (2001)].

halten – vor allem im Gefieder beider Geschlechter zeigen. Superspezies umfassen Populationen, die stärker als geographische Subspezies differenziert, aber wie diese geographisch isoliert sind. Nur im Fall des sympatrischen Vorkommens von *P. melanura* und *P. implicata* läßt sich biologisch verlässlich klären, dass es sich um getrennte Spezies handelt; bei den übrigen Formen kommt es im Kontaktbereich gelegentlich zu Hybridisierungen. Dies zeigt, dass der Artenbildungsprozess noch nicht vollständig abgeschlossen ist. Superspezies sind damit Ausdruck einer Dynamik, die man bei evolutionären Vorgängen erwarten muss, laufen sie auch dem Wunsch nach eindeutiger Zuordnung zuwider.

Studien wie diese an *Pachycephalus* zum räumlichen Vorkommen einzelner nahe verwandter, aber variierender Formen lieferten den geographischen Schlüssel zum Verständnis biogeographischer und evolutionsbiologischer Fragen und Phänomene. Die exakte Kenntnis der geographischen Vorkommen einzelner Formen wurde zum Kernstück des Beitrags von Naturforschern wie Ernst Mayr zur modernen Evolutionstheorie.

Die neue Ära nun tatsächlich evolutionssystematischer Forschung läßt sich anhand zweier jüngst erscheinender Studien u.a. zu *Pachycephalus* aufzeigen. Nachdem Filardi & Moyle (2005) an einem weiteren einst von Mayr (1942) beschriebenen (und somit ebenfalls

klassischen) Beispiel aus der Vogelwelt des Südpazifiks, den Fliegenschnäppern der Gattung *Monarcha*, auf der Grundlage einer mittels molekulargenetischer Daten ermittelten und durch interne Raten kalibrierten Phylogenie die Umkehrung der Kolonisierungsgeschichte (und -Richtung, nämlich von Inseln zum Kontinent) begründen konnten (vgl. auch Haffer 2008), wurde diese Idee einer „upstream colonization“ von Joansson et al. (2010) für die *Pachycephalus*-Gruppe weiterverfolgt. Ebenfalls basierend auf molekulargenetischen Daten (mitochondriale und nukleäre Marker) und einer über das bestimmbare Alter geologischer Ereignisse geeichten Phylogenie für 35 der 49 bekannten Arten der Familie wurde das raum-zeitliche Rahmenwerk insbesondere für die konstituierenden Arten von *Pachycephalus* erarbeitet, um so die systematisch-genealogischen sowie biogeographischen Beziehungen zu rekonstruieren. Dabei wurden unter Berücksichtigung der komplexen Paläogeographie diesseits und jenseits des Australo-Papuanischen Kontinents distinkte Kolonisierungsmuster innerhalb des indonesischen bzw. melanesischen Archipels aufgedeckt. Während die Inselgruppen im Westen mehrfach kolonisiert wurden, ließen sich für die weiter östlich gelegenen Inseln Melanesiens lediglich ein bzw. zwei Besiedlungsereignisse nachweisen, auf die dennoch die Artendiversität in dieser Region

zurückzuführen ist. Interessanterweise haben erst nach erfolgter Besiedlung melanesischer Inseln einige *Pachycephalus*-Arten den Weg auf den australischen Kontinent zurückgefunden und dann von dort später erneut die Ausgangsinseln kolonisiert; solch einer „upstream“-Kolonisierung kommt offenbar eine größere Bedeutung zu als bislang vermutet.

Die jüngste Arbeit zeigt exemplarisch die weitreichenden Untersuchungsmöglichkeiten mittels moderner systematisch-phylogenetischer und biogeographischer Methoden. Im Rahmen des Forschungsprogramms der evolutionären Systematik erlauben diese heute die präzise Rekonstruktion der Evolution einer in Rede stehenden Organismengruppe und Erklärung ihrer Artenvielfalt an jeweils bestimmten Orten.

Aufgaben und Ziele der Evolutionssystematik

„Die Anforderungen an den Systematiker, was theoretische und methodologische Vorbildung anbelangt, werden daher in Zukunft immer höher werden.“

(Willi Hennig, 1957: 70)

Damit ist ein recht umfangreiches und ehrgeiziges Forschungsprogramm für die Evolutionssystematik umrissen, das auch der Transformation der Taxonomie, Phylogenetik und Biogeographie Rechnung trägt. Die moderne Synthese der Evolutionstheorie, die sich Mitte des 20. Jahrhunderts durchzusetzen begannen, kann als erfolgreich abgeschlossen betrachtet werden. Ihr kommt ein erheblicher Erklärungswert zu; ihre Befunde und Bewertungen wurden auch durch die Entdeckungen der Molekularbiologie seit 1950 und der Entwicklungsgenetik seit den 1980er Jahren nicht grundsätzlich revidiert. Vielmehr gilt es, sie endgültig in die systematische Grundlagenforschung aufzunehmen. Die evolutionssystematische Arbeit gründet sich dabei im wesentlichen auf der traditionellen Taxonomie mit ihrer bewährten Methodik, während sie diese zugleich durch das moderne Methodenspektrum der Molekulargenetik ergänzt, um ein Höchstmaß an Information über die zu untersuchenden Organismen zusammen zu tragen und vor dem Hintergrund der Evolutionsbiologie zu betrachten.

Während des 19. und 20. Jahrhunderts war die Morphologie die Leitdisziplin für Systematiker; im 21. Jahrhundert werden dies zweifellos Molekulargenetik und Genomik sein. Doch selbst wenn mit der Molekularbiologie und ihrem ins Innere gerichteten Blick zukünftig das Bild der Natur abstrakter wird, werden weiterhin die vielfältigen Formen, ihre Evolution, ihre Funktion und deren Verursachung als die grundlegenden Probleme der Biologie im Vordergrund stehen. Nicht allein der genetische Code ist dabei von Interesse. Vielmehr wird es auch zukünftig Grundlage für die Erforschung der biologischen Vielfalt sein, in die Natur zu gehen, zu sammeln, zu sichten und zu sortieren, Neues zu entdecken und zu beschreiben; und zwar als eine der wichtigsten Aufgaben der evolutionären Systematik.

4. Über Arten: Ihre Perzeption, Evolution und Biogeographie

Bevor anhand der in der vorliegenden Schrift zusammengestellten Arbeiten entsprechend der Themenbereiche B–F konkret auf evolutionssystematische Forschungen am Beispiel limnischer Gastropoden einzugehen ist, sollen hier zunächst allgemeine Aspekte zu Arten, Artkonzepten, Artenbildung und adaptiver Radiation sowie zur Biogeographie behandelt werden, da diese sowohl für die Systematik als auch die Evolutionsbiologie von grundlegender Bedeutung sind.

A – Arten, Artkonzepte, Artenbildung und adaptive Radiation

- (A 1) Glaubrecht, M. 2009. On „Darwinian Mysteries“ or molluscs as models in evolutionary biology: From local speciation to global radiation. – *American Malacological Bulletin* 27: 2–23.
- (A 2) Glaubrecht, M. 2004. Leopold von Buch's legacy: treating species as dynamic natural entities, or why geography matters. – *American Malacological Bulletin* 19 (1/2): 111–134.
- (A 3) Glaubrecht, M. 2000. A look back in time: Toward an historical biogeography as synthesis of systematic and geologic patterns outlined with limnic gastropods. – *Zoology: Analysis of Complex Systems* 102: 127–147.

Im Rahmen der Evolutionssystematik steht die Beantwortung einiger Grundfragen der Biologie im Vordergrund; dabei geht es um die Aufdeckung dessen, was als die sechs Darwinschen Geheimnisse („*Darwinian mysteries*“) bezeichnet werden kann (Glaubrecht 2009; **Paper A 1**). Damit wird eine Formulierung Darwins zur Frage der Entstehung der Arten aufgegriffen, die sich von seinen frühen Notizbüchern seit März 1837 bis zur Einleitung seines Werkes „*On the Origin*“ von 1859 immer wieder findet. Dies sind: (i) Die Feststellung der Anzahl und die Erfassung der Arten, (ii) die Frage nach Artkonzept und Abgrenzung von Arten, (iii) die Frage nach der Universalität einzelner Artenbildungsmechanismen, (iv) die Feststellung des Vorkommens und der Verbreitung der Taxa, (v) die Feststellung der Phylogenese und Widerspiegelung der Abstammungsverhältnisse in einem natürlichen System, das damit den historischen Prozess der Stammesgeschichte abbildet, sowie (vi) die Frage nach den genetischen Ursachen und molekularen Steuerungen entwicklungsbiologischer Vorgänge bei der Entstehung neuer Baupläne von Organismen.

Am Ausgangspunkt und im Vordergrund meiner Untersuchung stehen insbesondere die ersten drei Fragen nach Arteninventar („*species numbers*“), Artbegriff („*species concept*“) und Artenbildung („*speciation*“). Ogleich in der zitierten Arbeit sämtliche sechs Fragen behandelt werden, ist diesen drei daher mehr Raum eingeräumt (Glaubrecht 2009; **Paper A 1**). Zuvor hatte ich bereits der Frage der Arten als dynamisch natürliche Einheiten und dem geographischen

Kontext ihrer Entstehung eine eigene Darstellung gewidmet (Glaubrecht 2004; **Paper A 2**). Mit der Frage (iv) nach Vorkommen und Verbreitung schließen sich Studien zu einem weiteren dieser „Darwinschen Geheimnisse“ an, deren Einzelheiten und Stand unserer Kenntnis und Methodik ich in einer Übersichtsarbeit zur historischen Biogeographie dargelegt habe (Glaubrecht 2000; **Paper A 3**).

Zum *Arteninventar* („*species numbers*“): Zweifellos nach wie vor zu den Kernaufgaben der modernen Biosystematik gehört, wie oben in Abschnitt 3 ausgeführt, zum einen sämtliche auf der Erde lebende Organismen zu erfassen, zu beschreiben und zu benennen (Taxonomie), und zum anderen sie gemäß ihrer genealogischen Verwandtschaft einzuordnen (Phylogenetik und Klassifikation). So wünschenswert und letztlich unabdingbar dabei ein möglichst vollständiger Überblick über alle Tier- und Pflanzenarten ist, so sehr stehen die Bemühungen etwa um eine komplette „*Encyclopedia of Life*“ oder auch nur der Versuch einer Abschätzung der tatsächlichen Artenzahlen insbesondere bei den Tieren noch immer am Anfang. Zwar sind seit Carl von Linnés (1707–1778) Versuch einer Inventur der ihm bekannten 4236 Tierarten im Rahmen seines „*Systema Naturae*“ inzwischen 250 Jahre vergangen; doch weichen die derzeitigen Hochrechnungen der uns umgebenden Biodiversität noch immer um Größenordnungen voneinander ab, zumal das Ausmaß der Artenvielfalt insbesondere in den Weltmeeren und verbliebenen Regenwaldregionen nicht wirklich abschätzbar ist. So vermögen wir die Artenzahl derzeit kaum präziser anzugeben als mit groben Schätzungen von fünf bis sieben oder gar 13 bis 30 Millionen Tierarten auf der Erde, von denen wir indes kaum mehr als ein Zehntel wissenschaftlich erfasst haben. Allein bei den Mollusken, die hinsichtlich Artenzahlen wie Formenreichtum immerhin als zweitgrößter Tierstamm nach den Arthropoden gelten, variieren die Schätzungen zwischen 45.000 und bis zu 200.000 Arten, wobei eine Zahl um 120.000 vermutlich am wahrscheinlichsten ist (Review und Literaturhinweise siehe Glaubrecht 2009: 6–10; **Paper A 1**). Selbst für die schätzungsweise 1,8 Millionen bekannten Tierarten aller Gruppen ist es bislang nicht einmal im Ansatz gelungen, ein zentrales Register zu schaffen. Immerhin darf es als eine nicht unerhebliche Erkenntnis der modernen Taxonomie und Systematik gelten, dass die Zahl der Arten weitaus grösser ist, als man über Jahrzehnte hinweg annahm, und dass ihre Unterscheidung und Einordnung auch im Zeitalter der Molekulargenetik und Genomik oftmals viel schwieriger ist als vermutet (Glaubrecht 2004; **Paper A 2**; Glaubrecht 2007).

Anhand verfügbarer Artenzahlen und Biodiversitäts-Inventuren habe ich einige der Implikationen für Biosystematik, Biodiversitäts- und Evolutionsforschung insbesondere am Beispiel der Mollusken konkreter untersucht (Glaubrecht 2009; **Paper A 1**). Dabei ist wie bei Invertebraten generell bekannt auch für

die Malakofauna ein sich asymptotisch abschwächender Verlauf der Zunahme an Neubeschreibungen von Arten bisher nicht erkennbar; ganz im Gegenteil steigt die Zahl neuer Arten seit 1759 noch immer kontinuierlich an. Auf der Grundlage einer früheren Arbeit zum Artkonzept (siehe unten) habe ich hier am Beispiel von Mollusken als Modelle der Biosystematik und Evolutionsbiologie explizit das Problem der taxonomischen Redundanz versus taxonomischer Inflation diskutiert. Dabei geht es um die Frage, welche der nominalen Arten tatsächlich reale Entitäten im Evolutionsgeschehen repräsentieren und wie hoch der Anteil mehrfach benannter Taxa ist. Die derzeit verfügbaren Daten sind bisher nicht systematisch ermittelt worden, was für Invertebratengruppen auch nicht ohne erheblichen Aufwand zu leisten ist. Dennoch gibt es Hinweise darauf, dass wir mit einer taxonomischen Redundanz in der Größenordnung von 32–44 % rechnen müssen. Andere in der zitierten Arbeit zusammengetragene und diskutierte Schätzungen, insbesondere bei Mollusken, gehen von einem Synonymie-Wert von 38–49 % aus (Glaubrecht 2009: 13–15; **Paper A 1**).

Konkret konnte ich dies auch für eine Teilgruppe der Thiariden in Australien berechnen, für die basierend auf unseren jüngsten taxonomisch-morphologischen Analysen, unterfüttert durch molekulargenetische Daten, ein Synonymie-Wert ähnlicher Größenordnung festzuhalten ist und der je nach Berechnungsgrundlage zwischen 31 und 69 % schwankt (Glaubrecht et al. 2009: 262–264; **Paper F 20**). Berechnet man nur die nach jüngster Kenntnis tatsächlich in unserer Revision anerkannten 11 Spezies gegenüber den insgesamt 16 in den letzten zwei Jahrzehnten publizierten Artenlisten dieser Gastropodengruppe, so täuscht der niedrige Wert von 31 % allerdings über das tatsächliche Ausmaß taxonomischer Redundanz hinweg, selbst bei dieser bislang nicht sehr intensiv bearbeiteten Gastropodengruppe. Denn angesichts von 36 insgesamt verfügbaren und seit Beginn der Exploration zur Artbeschreibung genutzten Namen allein für australische Thiariden ergeben die 11 heute als valide akzeptierten Arten eine Synonymie-Rate von immerhin 69 %.

Einmal mehr weisen limnische Mollusken damit auf ein grundsätzliches, aber vielfach verkanntes (wenn nicht gar ignoriertes) Grundproblem der modernen Biosystematik hin. Mir war es wichtig, dies in den beiden hier angeführten Review-Arbeiten explizit benannt und dessen weitreichende Implikationen eingehend diskutiert zu haben.

Zum *Artbegriff* („*species concepts*“): Ausgangspunkt für die Lösung der oben aufgeführten sechs Grundfragen ist die Feststellung, dass Arten jenseits des hierarchisch-enkaptischen Systems die einzigen realen Entitäten der Natur sind. Für die beiden herausragenden Errungenschaften der Biosystematik im vergangenen Jahrhundert, die neue Systematik mit ihrem Denken in Populationen („*population thinking*“) sowie die phylogenetische Systematik mit dem Denken in

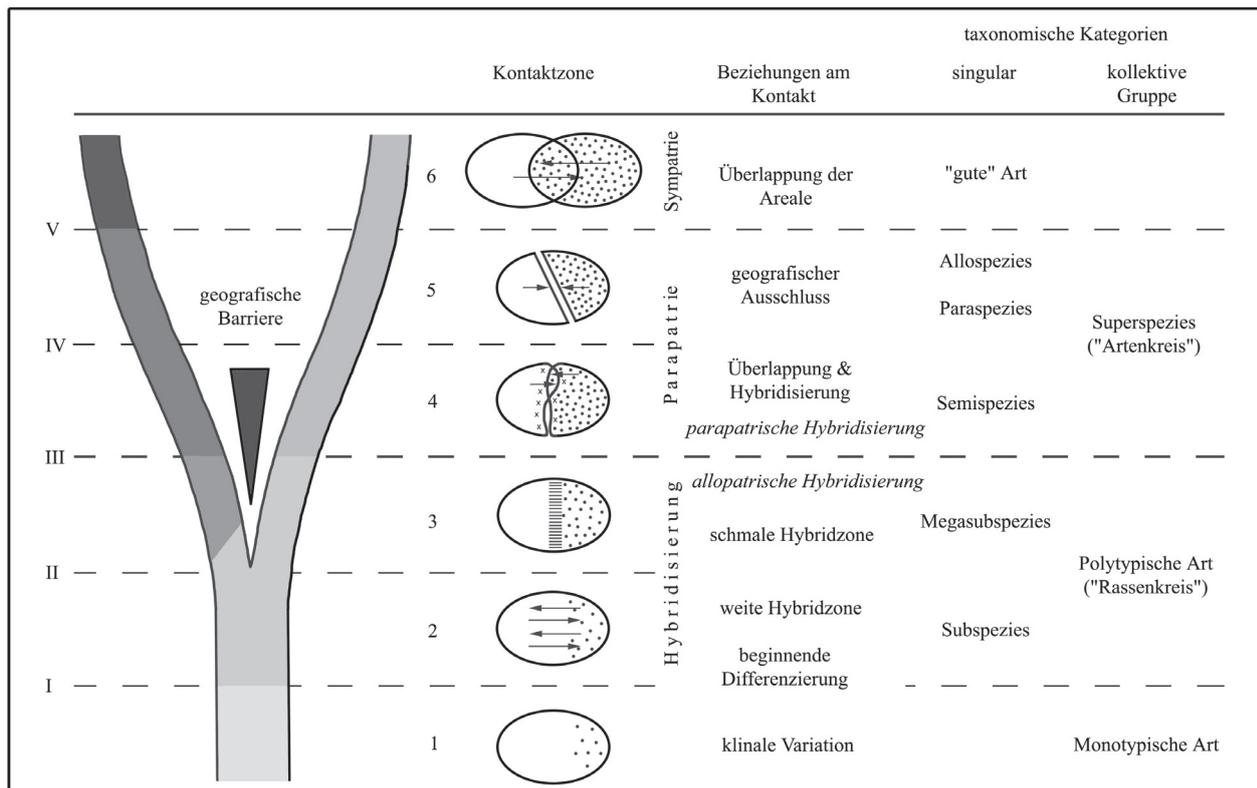


Abbildung 2. Schematisierung des allopatrischen Speziationsprozesses und mikrotaxonomische Differenzierung bzw. Behandlung von Grenzfällen bei der Entstehung „guter“ Arten. Der terminologische Apparat für einzelne Stadien beim Artenbildungsprozess wurde weitgehend am Beispiel von Vögeln entwickelt. Die Stadien (1–6) sind intermediäre Phasen einer kontinuierlichen Differenzierung von Populationen; die römischen Ziffern (I–V) markieren die Artgrenzen entsprechend den verschiedenen Artkonzepten (wobei I–II in der Kladistik diskutierte Artkategorien repräsentieren): I – phylogenetische Art (PSC), II – evolutionäre Art (ESC), III – biologische (oder „multi-dimensionale“) Art (BSC), IV – Art nach dem „recognition concept“, V – zoogeographische Art. [Aus Glaubrecht 2004; **Paper A 2**].

Stammbäumen („tree thinking“), sind Arten als reproduktive Fortpflanzungsgemeinschaft und Artengruppen als Monophyla von zentraler Bedeutung. Ich habe daher in einer generellen Darstellung des Problems vor allem den Kontext von Arten als Taxon, Konzept und Kategorie diskutiert (Glaubrecht 2004; **Paper A 2**). Arten sind meiner Auffassung nach wichtig als Einheiten bei der Erfassung und Inventarisierung der Biodiversität sowie beim Arten- und Naturschutz; zugleich sind sie die Bezugspunkte evolutionsbiologischer Forschungen sowie Grundlage auch der historischen Biogeographie (Glaubrecht 2000; **Paper A 3**).

Die Übersichtsarbeit (Glaubrecht 2004; **Paper A 2**) beleuchtet mithin den dualen Charakter von Arten. Denn nicht nur wegen der lang überwiegenden essentialistisch-typologischen Vorgehensweise früherer systematischer Ansätze, sondern aufgrund jener Dualität von Arten als reales Taxon sowie als Konzept kam es vielfach zu Mißverständnissen. Arten werden – etwa als Morphospezies oder phylogenetische Arten – einerseits beschrieben und von einander differenziert; im genannten Fall mittels morphologischer Merkmale oder genetischer Sequenzen und Distanzwerte. Andererseits werden Arten höchst unterschiedlich definiert, etwa im Rahmen des Biospezies-Konzeptes (BSC) als in sich geschlossene und gegenüber anderen isolierte Fortpflanzungsgemeinschaften und mithin im Unter-

schied z.B. zu einer phylogenetischen Art (PSC); vgl. dazu auch Abbildung 2.

Ausgangspunkt meiner Darstellung im genannten Paper sind die frühen, leider weitgehend in Vergessenheit geratenen, indes aber sehr weitsichtigen Überlegungen des Berliner Geologen Leopold von Buchs (1774–1853). Dessen Statue umrahmt zwar gemeinsam mit der des Anatomen Johannes Müller das Portal des Berliner Naturkundemuseums, seine frühen Einsichten samt seinem implizierten Vorschlag zum Artenbildungsmechanismus sind indes zu wenig bekannt oder gar beherzigt worden („*Leopold von Buch's legacy*“). Die Folgen der oftmals ignoranten Einstellung von Zoologen gegenüber dem Artproblem („*why species matter*“) etwa für die Entwicklung der Malakologie habe ich in der Arbeit untersucht und geeignete Lösungswege für das Artproblem versucht aufzuzeigen („*from stamp-collecting to evolutionary biology*“). Dabei stand die Abwägung des heuristischen Wertes des biologische Artkonzeptes (BSC) vor allem im Vergleich zum evolutionären Artkonzept (ESC) und dem phylogenetischen Artkonzept (PSC) im Vordergrund (Glaubrecht 2004: 115–122; **Paper A 2**). Daran schließt sich eine Diskussion von zwei Fallstudien bei limnischen Gastropoden an, und zwar die Folgen einer nicht biologisch begründeten Artauffassung für unser Verständnis von Artenzahlen und Evolution bei ostaf-

rikanischen Paludomiden im Tanganjika-See (siehe dazu auch unten Abschnitt C) sowie bei nordamerikanischen Pleuroceriden.

Wir müssen uns mehr noch als bisher vergegenwärtigen, dass Unschärfen der Bestimmung im Zusammenhang mit Arten ihrem dynamischen Charakter im Zuge des Evolutionsgeschehens geschuldet sind, und dass wir uns diesem Problem abseits eines überkommenen, aber tatsächlich in der Praxis schwer zu überwindenden typologischen Schubladendenkens der alten Systematik zu stellen haben (Glaubrecht 2004: 126–128; **Paper A 2**). Nur wenn wir Arten als real existierende, natürliche Entitäten mit dieser Unschärfe unserer Bestimmung anerkennen und auffassen, ist auch das Studium der Hervorbringung von Arten überhaupt eine sinnvolle wissenschaftliche Unternehmung.

Zur Artenbildung („speciation“): Viele Detailfragen nach den evolutiven Mechanismen – der Frage, wie Evolution funktioniert – können wir bis heute noch nicht wirklich erschöpfend und befriedigend beantworten. Dazu zählt auch die Abschätzung darüber, in welchem Maße etwa nicht nur allopatrische sondern sympatrische Speziation gerade bei Wirbellosen eine Rolle spielt. Hier kann und muss die Evolutionsbiologie auch durch das Instrumentarium der phylogenetischen Systematik bzw. der Kladistik und durch Molekular- bzw. Populationsgenetik unterstützt werden; und zwar auf der Grundlage einer sinnvollen Kombination bzw. des Abgleichs einerseits der Morphologie und Chorologie sowie andererseits der Phylogenetik und Molekulargenetik (siehe oben Abschnitt 3).

Im Rahmen der in den folgenden Themenbereichen zusammengestellten Arbeiten werden diese Aspekte der Bedeutung von allopatrischer versus sympatrischer Speziation und die Frage nach dem Ursprung (adaptiver) Radiation anhand der Beispiele limnischer Gastropoden in Ostafrika und in Südostasien noch eingehender diskutiert (v.a. unten Abschnitt C, D und E). Dabei geht es zum einen um den Einfluß geographischer Komponenten, etwa bei intralakustriner Speziation und adaptiver Radiation der Paludomidae in Ostafrika (Fallstudie C) oder der Radiation bei Pachychilidae insbesondere in einem Fluß Thailands (Fallstudie D), sowie um unser Bemühen, allopatrische Faktoren gegenüber etwa ökologischen Faktoren abzuwägen, einschließlich der Möglichkeit einer trophischen Spezialisierung über Substratpräferenz und radulamorphologischer Adaptation (Fallstudie E). Abschließend werden australische Formen untersucht, wobei die Schwestergruppe auf den Torres Strait Islands jenes zuvor diskutierten endemischen Artenschwarmes auf Sulawesi eben keine Radiation durchlaufen hat und die auf dem Kontinent endemischen Formen der Thiariden vielfältige Beziehungen zu indomalaischen Formen zeigen, mithin sehr wahrscheinlich polyphyletischen Ursprungs sind und ebenfalls keine adaptive Radiation ausweisen (Fallstudie F).

In der Übersichtsarbeit (Glaubrecht 2009: 15–16; **Paper A 1**) habe ich zum einen darauf hingewiesen, dass vielfach Arbeiten sich zwar vordergründig mit Speziation beschäftigen, dass aber weder die Dokumentation von Artenfülle zu einer gegebenen Zeit oder an einem gegebenen Ort noch das phylogenetische Muster (etwa die Topologie eines mittels molekulargenetischer Daten erzeugten Kladogramms) per se etwas über die verantwortlichen Mechanismen bei der Bildung dieser Arten aussagt. Vielmehr sind dazu Detailstudien etwa in den sogenannten „Naturlaboratorien“ von Langzeitseen notwendig. Wir versuchen dabei zwischen ökologisch bedingter sympatrischer Speziation und einer geographisch verursachten allopatrischen Speziation zu differenzieren („*toward solving Darwin's mystery*“), wie dies im Folgenden hier noch eingehender darzustellen sein wird.

Zur historischen Biogeographie am Beispiel limnischer Gastropoden: Bereits in Charles Darwins (1859) Werk „*On the origin of species*“ sind wichtige Teile seiner Argumentation (Kapitel 12 und 13) dem geographischen Vorkommen und der Verbreitung einzelner Faunen und Floren gewidmet. Kurioserweise galt sogar die letzte Publikation Darwins kurz vor seinem Tod im April 1882 der Frage der Verbreitung von Süßwassermollusken; in diesem Fall einer kleinen, knapp einen Zentimeter langen, ovoviviparen Erbsenmuschel *Sphaerium corneum* (damals unter „*Cyclas cornea*“ geführt), die sich seiner Beobachtung nach ans Bein eines kräftigen und flugfähigen Schwimmkäfers, des Gemeinen Gelbrandkäfers *Dytiscus marginalis* von knapp dreieinhalb Zentimeter, klammerte und auf diese Weise von einem Teich zum nächsten transportiert wurde (Darwin 1882).

Seither hat die Biogeographie im Rahmen der Evolutionsbiologie stets eine zentrale Rolle gespielt, wobei sie sich nicht nur mit der Verbreitung der Organismen, sondern auch mit der erdgeschichtlichen Entstehung von Mustern der geographischen Vorkommen befaßt. Seit Darwin und Wallace gehört die Biogeographie – jene Disziplin „*that aims to detect, document and analyse the distribution of organisms*“ – als integraler Bestandteil zum methodischen und konzeptionellen Rahmen der Evolutionsbiologie. Die Feststellung des jeweiligen Vorkommens und der Verbreitung, insbesondere vor dem Hintergrund ökologischer Faktoren sowie historischer Verursachung, ist daher auch essentieller Teil evolutionssystematischer Arbeit. „*Biogeographers attempt to reconstruct and understand the evolutionary history of organisms in space and time, thereby trying both to record and to explain the geographical patterns of distribution of living organisms*“. Ich habe diesen Anspruch in einer Übersichtsarbeit zur Geschichte der Biogeographie skizziert, die auf die Einladung zu einem Hauptvortrag bei der Jahresversammlung der Deutschen Zoologen-Gesellschaft in Innsbruck im Mai 1999 zurückgeht (Glaubrecht 2000; **Paper A 3**).

In diesem Review geht es neben den Anfängen und der Entwicklung der Disziplin vor allem seit Mitte des 19. Jahrhundert um die Auseinandersetzung verschiedener Ansätze und Denkschulen. Bis heute stehen etwa Fragen zur aktiven und passiven Verbreitung (dem sogenannten „dispersal“) sowie der gegenseitigen Vertretung in einstmals zusammenhängenden, später durch plattentektonische Vorgänge getrennten Verbreitungsräumen („Vikarianz“) im Zentrum der Diskussion. Dementsprechend habe ich in dem Beitrag disziplingeschichtliche und konzeptionelle Einteilungen vorgeschlagen. Ausgehend von den ersten monographischen Darstellungen etwa bei Eberhard August Wilhelm von Zimmermann (1743–1815) (siehe dazu neuerdings auch in einer eigenen Untersuchung bei Feuerstein-Herz 2006), ist dies zum einen

- (i) die frühe „klassisch-deskriptive Phase“ der Darwin-Wallace-Ära, die in Deutschland mit F. Dahl und G. De Lattin bis weit ins 20. Jahrhundert reichte und (durchaus nicht nur positiv) nachwirkte, sowie
- (ii) die „analytisch-phylogenetische Phase“, die mit einflußreichen, exemplarischen Arbeiten etwa von D. Rosen zur Vikarianz-Analyse bei Fischen des karibischen Raumes ihren vielbeachteten Anfang nahm (wenngleich diese Arbeiten nicht allein stehen und wesentlich von L. Croizats panbiogeographischen Überlegungen beeinflusst waren). Herausgestellt habe ich außerdem in diesem Zusammenhang die wichtigen und sehr frühen biogeographischen Beiträge W. Hennigs von 1936 sowie L. Brundins Ende der 1960er Jahre (Glaubrecht 2000: 130; **Paper A 3**; siehe weiterführende Literatur darin). Unter Einbeziehung der Argumentationsstruktur biogeographischer Arbeiten („historical narratives and refutable hypotheses“) habe ich die Unterschiede eines ökologischen versus historischen Ansatzes in der Biogeographie herausgearbeitet, um innerhalb letzterem das Problem „dispersal“ versus „vicariance“ eingehender zu diskutieren („the fragmentation of historical biogeography“: pp. 131–135). Insbesondere dazu habe ich Beispiele unserer eigenen Forschung an limnischen Gastropoden

genutzt, um zu zeigen, dass der Dispersion größere Bedeutung beigemessen werden muß, dieses aber in den bis dahin üblichen biogeographischen Analyseverfahren (z.B. den Taxon-Areal-Kladogrammen) keine ausreichende Berücksichtigung fand („merits and limitations of the dispersalist approach“: pp. 132–143).

Frühzeitig und unter Verweis auf eigene konkrete Forschungsbeispiele für eine größere Beachtung des Faktors „dispersal“ plädiert zu haben, ist mir hier eine wichtige Feststellung; zumal erst Jahre später gleichsam eine Renaissance derartiger Überlegungen auch bei anderen Biogeographen einsetzte (die indes angesichts der inzwischen üblichen überproportionalen Berücksichtigung primär anglo-amerikanischer Journale heute beinahe ausschließlich Beachtung finden; vgl. z.B. de Queiroz 2005; Cook & Crisp 2005).

Nachdem in meiner Arbeit (Glaubrecht 2000: **Paper A 3**) die Rolle limnischer Gastropoden als Modell für biogeographische Analysen beleuchtet und explizit einige unserer ersten Befunde herausgestellt wurden, habe ich dies in verschiedenen Spezialarbeiten in der Folgezeit insbesondere an den Pachychiliden des australasiatischen Raumes in Zusammenarbeit mit Mitarbeitern untersucht. Hingewiesen sei hier auf diese beigefügten Studien:

- Glaubrecht & Rintelen (2003; **Paper F 19**) zur Diskussion von Vikarianz-Ereignissen bei den Adelophtaxa *Pseudopotamis* (auf den Torres Strait Islands) und *Tylomelania* (auf Sulawesi) infolge der Terrane betreffenden Plattentektonik in der Wallacea;
- Köhler & Glaubrecht (2010; **Paper D 15**) zur Diskussion des Einflusses von Plattentektonik bzw. von Dispersions-Kolonisierung bei der auf Madagaskar endemischen *Madagasikara* auf der Grundlage einer „molecular clock“-Eichung der Pachychiliden-Phylogenie.
- Weitere Arbeiten (siehe Publikationsliste im Anhang) behandeln ebenfalls Phänomene der historischen Biogeographie, etwa das Beispiel von *Jagora* auf den Philippinen (Köhler & Glaubrecht 2003) sowie *Paracrostoma* in Indien und dem

Abbildung 3. Habitus und Diversität der Schalen von ausgewählten typischen Vertreter einzelner Familien der Caenogastropoden-Gruppe der Cerithioidea aus marinen, Brackwasser- und Süßwasser-Lebensräumen. Im Zusammenhang mit den hier näher diskutierten Vertretern sind, neben den marinen Formen (m) (A–K), insbesondere hervorzuheben die Brackwasser-Taxa (b) (L–O) sowie die des Süßwassers (f) (P–Y). **A.** *Ittibittium parcum* (Gould, 1861) (Cerithiidae) (m); **B.** *Diastoma melanioides* (Reeve, 1849) (Diastomatidae) (m); **C.** *Diala semistriata* (Philippi, 1849) (Dialidae) (m); **D.** *Tenagodus anguinus* (Linné, 1758) (Siliquariidae) (m); **E.** *Turritella terebra* (Linné, 1758) (Turritellidae) (m); **F.** *Cerithium atratum* (Born, 1778) (Cerithiidae) (m); **G.** *Scaliola bella* Adams, 1860 (Scaliolidae) (m); **H.** *Modulus modulus* (Linné, 1758) (Modulidae) (m); **I.** *Alaba monile* Adams, 1862 (Litiopidae) (m); **J.** *Planaxis sulcatus* (Born, 1780) (Planaxidae) (m); **K.** *Fossarus garrettii* Pease, 1868 (Planaxidae) (m); **L.** *Telescopium telescopium* (Linné, 1758) (Potamididae) (b); **M.** *Pyrazus ebeninus* (Bruguère, 1792) (Batillariidae) (m/b); **N.** *Tympanotonus fuscatus* (Linné, 1758) (Potamididae) (b); **O.** *Cerithidea anticipata* Iredale, 1929 (Potamididae) (b); **P.** *Elimia virginica* (Gmelin, 1791) (Pleuroceridae) (f); **Q.** *Paludomus pictus* Reeve, 1847 (Paludomidae) (f); **R.** *Lavigeria grandis* Smith, 1881 (Paludomidae) (f); **S.** *Pleurocera canaliculata* (Say, 1821) (Pleuroceridae) (f); **T.** *Brotia pagodula* Rafinesque, 1833 (Pachychilidae) (f); **U.** *Faunus ater* (Linné, 1758) (Pachychilidae) (b/f); **V.** *Semisulcospira libertina* (Gould, 1859) (Semisulcospiridae) (f); **W.** *Melanopsis praemorsa* (Linné, 1758) (Melanopsidae) (f); **X.** *Stenomelania plicaria* (Born, 1780) (Thiaridae) (f); **Y.** *Thiara amarula* (Linné, 1758) (Thiaridae) (f). Nicht maßstabsgetreu. [Aus Strong et al. 2010; **Paper B 5**].

südostasiatischen Festland (Köhler & Glaubrecht 2007); vgl. auch die einleitende biogeographische Diskussion zu australischen Thiariden (Glaubrecht et al. 2009; **Paper F 20**).

In Ergänzung dessen wurde die modellhafte Rolle limnischer Gastropoden in einem kurzen Abschnitt

in Glaubrecht (2009: 16–17, v.a. abb. 7 dort; **Paper A 1**) behandelt, wobei mittels statistischer Analyse des „*Zoological Records*“ gezeigt wird, inwieweit Mollusken in Relation zu anderen Taxa bei biogeographischen Studien bislang Berücksichtigung fanden, wie aber andererseits auch unsere Arbeiten bereits mitgeholfen haben, diese Relation zu verändern.



5. Limnische Gastropoden als Modellorganismen

Auf die Bedeutung limnischer Gastropoden als Modellorganismen hinzuweisen erscheint mir umso wichtiger, als bislang Evolutionsbiologen und Biogeographen gleichermaßen eher selten (und selten systematisch) ausgerechnet Süßwasserschnecken für ihre Theorienbildung genutzt haben. Zum einen bin ich überzeugt, dass wir unsere Konzepte und Modelle, die oftmals an Vertebraten entwickelt wurden, auch und gerade an Invertebraten überprüfen und weiterentwickeln sollten; zum anderen stellen limnische Gastropoden aus einer ganzen Reihe von Gründen tatsächlich höchst geeignete Modellsysteme dar, nach denen in der Biologie allenthalben gesucht wird (vgl. z.B. Glaubrecht 1996). Dies im Überblick anhand konkreter Studien zu skizzieren, ist ein Anliegen der vorliegenden Schrift.

B – Phylogenie, Systematik und Evolution der Cerithioidea

Im Zusammenhang mit der Frage, inwieweit die oft an Vertebraten entwickelten Konzepte auch für Invertebraten gelten, ist von einem regelrechten „*invertebrate program*“ gesprochen worden, das bereits Darwin beschäftigte (Sloan 1985). Am Beispiel Darwins eigener, acht Jahre währender taxonomisch-systematischer Bearbeitung der Cirripedia läßt sich deutlich machen, welche Bedeutung die monographische Behandlung einer Tiergruppe bis heute hat. Gleichwohl hatte sich Darwin aus gutem Grund einer allgemeinen evolutionsbiologischen Betrachtung der von ihm eingehend untersuchten Rankenfußkrebse noch enthalten (vgl. z.B. Glaubrecht 2009 und kommentierte Literatur dort im Anhang).

Ebenso wichtig, wie derartige Monographien für die Systematik stets bleiben werden, ist es im Rahmen der Evolutionssystematik deren Bearbeitung in den allgemeinen evolutionsbiologischen Kontext zu stellen. Dass dies bei limnischen Mollusken als idealen Modellorganismen sowohl für die Evolutionsbiologie, etwa zur Untersuchung von Mechanismen bei der Entstehung von Arten (Speziation) und Artengruppen (Radiation), als auch beispielsweise bei Fragen zur historischen Biogeographie von Organismen gelingen kann, wurde im vorangegangenen Abschnitt 4 herausgestellt. Im Folgenden sollen nun einige der Detailstudien zu der in Rede stehenden Gastropoden-Gruppe der Cerithioidea (Abb. 3) zusammenfassend erläutert werden. Dazu habe ich die sieben hier behandelten Arbeiten (**Paper B 4–B 10**) in drei Komplexen zusammengestellt, um deren wichtigste Befunde entsprechend folgender Themen zu skizzieren: (i) Gesamt-Phylogenie der Cerithioidea auf der Grundlage morphologischer und molekulargenetischer Analysen, und dann exemplarisch (ii) die Schlüsselanpassungen

und -Ereignisse bei zwei wichtigen Familien der Brackwasser-Cerithioidea (Potamididae und Batillariidae), sowie (iii) Viviparie als eine der diskutierten Schlüsselanpassungen bei verschiedenen Süßwasser-Cerithioidea (Thiaridae und Pachychilidae).

(i) Phylogenie der Cerithioidea:

- (B 4) Lydeard, C., Holznagel, W. E., Glaubrecht, M. & Ponder, W. F. 2002. Molecular phylogeny of a circumglobal, diverse gastropod superfamily (Cerithioidea: Mollusca: Caenogastropoda): pushing the deepest phylogenetic limits of mitochondrial LSU rDNA sequences. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22 (3): 399–406.
- (B 5) Strong, E. E., Colgan, D. J., Healy, J. M., Lydeard, C., Ponder, W. F. & Glaubrecht, M. 2010. Phylogeny of the gastropod superfamily Cerithioidea using morphology and molecules. – *Zoological Journal Linnean Society London* 159: 000–000. (in press)

Innerhalb der Caenogastropoden nimmt die artenreiche Gruppe der Cerithioidea eine in phylogenetischer Hinsicht zentrale und wichtige Position ein. Diese Überfamilie besteht, nach unserem derzeitigen Verständnis (und je nach Definition kritischer Taxa), aus 17 überwiegend marinen, aber auch einigen limnischen Familien, mit insgesamt schätzungsweise 200 Genera und weit mehr als 1000 Arten (Abb. 3). Die Gruppe ist vornehmlich in den tropischen, subtropischen und warm-temperierten Regionen der Erde verbreitet; als oft dominante Mitglieder der Lebensgemeinschaften etwa in den Mangroven-, Küstenlittoral- und lakustrinen Lebensräumen sind sie ökologisch bedeutsam. Einige ihrer Linien weisen einen Fossilbeleg auf, der bis ins Mesozoikum und damit wenigstens 100 Millionen Jahre zurückreicht; besonders reich belegt etwa für die limnischen Melanopsidae (vgl. z.B. in Glaubrecht 1996). Die konstituierenden Taxa der Cerithioidea weisen eine Fülle ökologischer Anpassungen auf, so beispielsweise an Hartböden (z.B. Planaxidae) oder Weichböden (z.B. Potamididae, Batillariidae, Cerithiidae), an Tiefwasser wie Flachwasser-Zonen, an schnellströmende Gebirgsbäche ebenso wie an schlammige Mangroveschlamm-Bereiche. Da Cerithioidea neben marinen Lebensräumen auch limnische im und außerhalb des Brackwasser-Einflusses kolonisiert haben und insbesondere in den Seen und Flüssen tropischer Regionen artenreiche Radiationen zeigen, sind sie bereits in einer früheren Studie als ideale Modellgruppe für evolutionsökologische Untersuchungen erkannt und genutzt worden (Glaubrecht 1996); seitdem haben sie mehr und mehr Interesse auf sich ziehen können.

Grundlage aller weiterführenden Studien an ihnen muß jedoch eine robuste und mittels kladistischer Verfahren gesicherte Phylogenie aller Cerithioidea sein; diese fehlte lange Zeit. Obgleich ich seit Mitte/Ende der 1990er Jahre eine sämtliche Taxa umfassende morphologische Studie betrieben habe (siehe unten, **Paper B 5**), gelang es uns zuerst auf der Basis von Sequenzierungen einer Region der mitochondrialen rRNA so-

wie der flankierenden tRNA (insgesamt 1873 Basenpaare) von zentralen Vertretern der Cerithioidea eine molekulargenetische Analyse vorzulegen (Lydeard et al. 2002; **Paper B 4**). Dabei wurde erkannt, dass wie bereits zuvor hypothetisiert (u.a. Glaubrecht 1996) einige Gruppen nicht zu den eigentlichen Cerithioidea zu rechnen sind (z.B. Vermetidae und Campanilidae; vgl. Abb. 3A–B); vielmehr sind deren darauf hindeutende morphologische Übereinstimmungen auf Konvergenzen zurückzuführen. Während einzelne (rand-)marine Familien als Monophyla bestätigt werden konnten, wie z.B. die Cerithiidae, Turritellidae, Batillariidae und Potamididae, zeigt sich bei den Süßwasser-Vertretern ein komplizierteres Bild, insbesondere bei den Melanopsidae, Pleuroceridae und Thiaridae.

Hier sollen nur einige der wichtigsten Befunde dazu herausgegriffen werden, denn unsere erste Studie machte vor allem deutlich, dass gerade die Süßwasser-Vertreter einer eingehenderen Bearbeitung bedürften. Als wichtiger Befund indes zeichnete sich bereits frühzeitig ab, dass wir bei den Cerithioidea ganz offenkundig mit wenigstens zwei (nicht ausschließbar evtl. auch drei) unabhängig voneinander erfolgten Besiedlungen des Limnischen zu rechnen haben. Als Schwestergruppe der marinen Planaxidae wurden in allen durchgeführten Analysen (vgl. Abb. 1–2 in der genannten Arbeit) die limnischen Pachychilidae erkannt, zu denen wir nun neuerdings auch die monotypische *Faunus* stellen, die mit einer Art in den Brackwasser- und Mangroveregionen Südoasiens verbreitet ist. Diese Stellung hatten wir zuvor bereits durch morphologische Studien erkannt und konnten dies auch durch unsere zu diesem Zeitpunkt bereits laufenden morphologischen Untersuchungen an verschiedenen Vertretern von Pachychiliden mehrfach bestätigen. Interessanterweise erwiesen sich die ovoviviparen Planaxidae, die in früheren morphologisch-kladistischen Analysen als Schwestergruppe der limnischen Thiaridae hypothetisiert worden waren (vgl. Glaubrecht 1996), nun als nächst verwandt zu den limnischen Pachychilidae, die innerhalb der Cerithioidea einen isoliert stehenden und eigenständigen Evolutionszweig darstellen.

Jüngst nun konnten wir diese ersten molekulargenetisch gesicherten Vorstellungen zur Phylogenie der Cerithioidea durch eine weitaus umfassendere Analyse auf der Grundlage der vergleichend behandelten morphologischen wie molekulargenetischen Datensätze zu allen wichtigen konstituierenden Vertretern weiter untermauern. Auf die Einzelheiten dazu wird in unserer jüngst zur Publikation akzeptierten und in Druck befindlichen Studie (Strong et al. 2010; **Paper B 5**) eingegangen, die eine umfassende phylogenetische Analyse von 151 morphologischen Merkmalen für 47 Cerithioidea-Taxa (die die 17 Familien repräsentieren) sowie 9 Außengruppen diskutiert. Um die Monophylie und Phylogenie der Cerithioidea zu überprüfen, wurde außerdem ein erheblich erweiterter Datensatz für eine mitochondriale Gensequenz (16S) und

eine nukleäre Gensequenz (28 S) für 57 bzw. 44 Taxa untersucht, und zwar getrennt sowie in Kombination mit den morphologischen Daten; neben dem Parsimonie-Verfahren bei den morphologischen Datensätzen kam bei den molekularen sowie den kombinierten Analysen auch ein Bayesian-Rechenverfahren zum Einsatz.

Auch in dieser neueren Studie ergab sich als favorisierte Hypothesen, neben dem Nachweis der Monophylie der Cerithioidea, wie sie seit Glaubrecht (1996) aufgefaßt werden, und dem Nachweis für Monophylie einzelner Familien, die mehrfach erfolgte Kolonisierung des Limnischen. Allerdings ließ sich nicht eindeutig klären, ob es möglicherweise tatsächlich nicht nur zwei, sondern drei unabhängig voneinander erfolgte Besiedlungslinien innerhalb der Cerithioidea gab. Sicher wurden erneut die Pachychilidae als Adelphotaxon der Planaxidae und als unabhängige Kolonisierer des Süßwassers erkannt. Bei den übrigen limnischen Bewohnern liegen wenigstens ein, möglicherweise aber auch zwei Kolonisationsereignisse vor. Dabei bilden Thiaridae + Paludomidae, Melanopsidae und Pleuroceridae + Semisulcospiridae zwei Klades, für die indes derzeit trotz vielfältiger Analyseversuche nicht eindeutig nachweisbar ist, ob sie alle gemeinsam auf einen das Süßwasser besiedelnden Vorfahren zurückgehen, oder ob dies in zwei voneinander getrennten Evolutionslinien erfolgte.

(ii) *Schlüsselanpassungen und –Ereignisse bei Brackwasser-Cerithioidea:*

- (B 6) Reid, D. G., Dyal, P., Lozouet, P., Glaubrecht, M. & Williams, S. T. 2008. Mudwhelks and mangroves: the evolutionary history of an ecological association (Gastropoda: Potamididae). – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 680–699.
- (B 7) Ozawa, T., Köhler, F., Reid, D. G. & Glaubrecht, M. 2009. Tethyan relicts on continental coastlines of the northwestern Pacific Ocean and Australasia: molecular phylogeny and fossil record of batillariid gastropods (Caenogastropoda, Cerithioidea). – *Zoologica Scripta* 38: 503–525.

In zwei Detailstudien konnten wir der Frage nach Systematik und Phylogenie, Biogeographie und Evolutionsökologie der beiden Cerithioidea-Familien Potamididae und Batillariidae (Abb. 3) nachgehen, die Schlammflächen im Littoralbereich vor allem der Tropen bewohnen, wo sie die dominierenden Faunenelemente sind. Insbesondere die Potamididae zählen dabei zu den am stärksten spezialisierten Mollusken unter den Mangrovebewohnern. Auf die enge Assoziation der in den Potamididae zusammengefaßten 29 Mangroveschnecken-Arten innerhalb der Cerithioidea mit diesem einmaligen Lebensraum der Mangrove (vgl. Abb. 4) hatte ich bereits in einer früheren Übersichtsarbeit hingewiesen und dabei die Hypothese einer von Mangrove abhängigen adaptiven Radiation der Mangroveschnecken vorgeschlagen (Glaubrecht 1997).

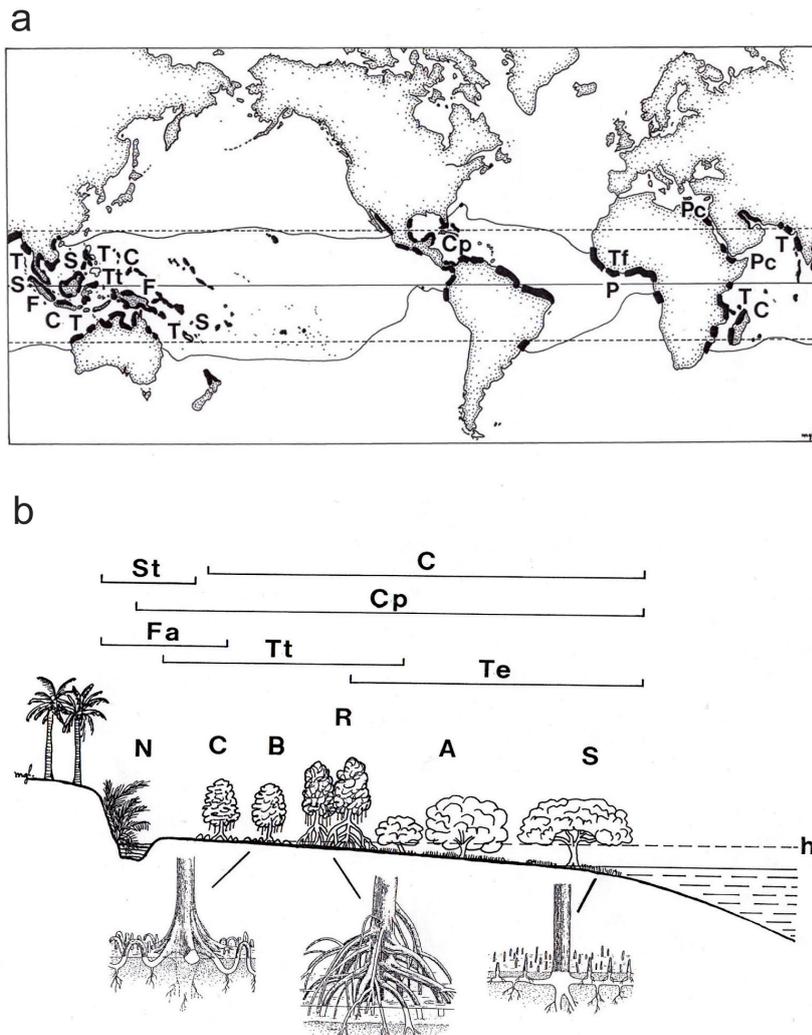


Abbildung 4. Assoziation von Mangroveschnecken der Familie Potamididae innerhalb der Cerithioidea und ihres Lebensraumes Mangrove entlang des Tropengürtels der Erde (a) und ökologische Zonierung des Vorkommens einzelner Mangrovebäume (b). Die Buchstaben zeigen jeweils die Vorkommen einzelner Mangroveschnecken an; Buchstaben A–C, sowie N, R und S stehen für Mangrovebäume, h markiert die Hochwasser-Linie. In Glaubrecht (1997) wurde erstmals auf das kongruente Vorkommen typischer Mangrove-Lebensräume und die Verbreitung einzelner Taxa der Potamididae hingewiesen und eine evolutionäre Korrelation vermutet. In der molekular-phylogenetischen Analyse von Reid et al. (2008; **Paper B 6**) konnten wir diese Hypothese einer adaptiven Radiation der Mangroveschnecken unter Berücksichtigung von Fossildaten belegen. [Aus Glaubrecht 1997].

Dieser Hypothese einer evolutionären Assoziation von „mudwhelks and mangroves“ sind wir in der Studie von Reid et al. (2008; **Paper B 6**) gezielt nachgegangen. Dazu wurde mittels der Untersuchung von mitochondrialer COI-Sequenz sowie den Kern-Genabschnitten 18S und 28S rRNA die molekulare Phylogenie aller sechs rezenter Gattungen rekonstruiert; es ließ sich feststellen, dass fossil belegt die ältesten Taxa *Terebralia* und *Cerithideopsis* im Tethys-Raum bereits im mittleren Eozän erschienen, unmittelbar nach dem Entstehen der ersten Mangrove-Bäume. Die Potamididen zeigen eine Reihe von Schlüsselanpassungen, etwa hinsichtlich ihrer Temperaturreistenz, Dickschaligkeit, Gezeitenabhängigkeit ihres Verhaltens und der Kletterfähigkeit. Auch in biogeographischer Hinsicht zeigt sich ein interessantes Muster; denn während die übrigen rezenter Potamididen-Taxa entweder im Indowest-Pazifik (IWP) oder im östlichen Pazifik plus Atlantik (EPA) verbreitet vorkommen, haben allein die konstituierenden Schwesterngruppen von *Cerithideopsis* in beiden Regionen überlebt (vgl. Abb. 4).

Wir interpretieren mithin die heutigen Potamididae als das Ergebnis einer adaptiven Radiation, die in enger Assoziation mit dem Lebensraum Mangrove ablief. Dabei sind einzelne heute auf Mangrove-Bäumen sie-

delnden Gattungen wie *Cerithidea* und *Cerithideopsis* abgeleitet von ehemals ausschließlich Schlammböden bewohnenden Formen, wie sie heute typischerweise *Terebralia*, *Telescopium* und *Tympanotonus* repräsentieren.

Auch eine zweite Schlammböden bewohnende, randmarine Cerithioidea-Familie, deren Vertreter früher gelegentlich wenigstens teilweise zu den Potamididae gestellt worden waren (sich von diesen aber klar unterscheiden lassen), zeigt deutliche Assoziationen mit der Evolutionsgeschichte des Tethys-Raumes seit Beginn des Känozoikums. Die 14 rezent lebenden Arten der Batillariidae besiedeln sandig-schlammige, seltener felsige Habitate der warm-temperierten bis tropischen Region des nordwestlichen Pazifiks, Australasiens und Amerikas. Wieder basierend auf einer molekularen Phylogenie mittels der Analyse zweier Gensequenzen (16S und 28S rRNA) fanden wir überraschenderweise, dass die Batillariidae des bisherigen Zuschnitts nicht monophyletisch sind. Stattdessen lassen sich die neotropischen *Lampanella* und *Rhincoryne* als Schwesterngruppe der Planaxidae (und als eine formal noch neu zu beschreibende Familie Lampanellidae; Glaubrecht unpubl. Daten) klar von den eigentlichen Batillariidae *sensu stricto* abgrenzen, wie

wir sie in Ozawa et al. (2009; **Paper B 7**) nun neu fassen; letztere sind im Unterschied zu den ausschließlich neotropischen Lampanelliden allein im Nordwest-Pazifik und Australasien verbreitet.

Vor diesem phylogenetischen Hintergrund und einer revidierten Systematisierung konnten wir mittels Abgleich mit dem Fossilbefund rekonstruieren, dass Batillariidae, die seit der späten Kreidezeit bzw. dem Paläozän vor allem in Europa nachweisbar sind, dort während des Miozäns ausstarben, aber in der heutigen Region ihres Vorkommens überlebten. Australien und Neuseeland wurde demnach im oberen Oligozän erreicht, wobei die rezent dort dominierenden *Pyrazus*, *Velacumantus* und *Zeacumantus* als Tethys-Faunenrelikt anzusehen sind. Im frühen Miozän konnte insbesondere die heute dort formenreiche *Batillaria* die weiter nördlich liegenden Pazifikküsten besiedeln. Sie haben eine biogeographische Disjunktion ausgebildet, die ihre Entsprechung auch im Vorkommen anderer von uns in der zitierten Arbeit (pp. 520–521) diskutierten marinen Gastropoden findet. Dabei spielt die Assoziation dieser Taxa mit Regionen höherer mariner Produktivität möglicherweise eine entscheidende Rolle im Zusammenhang mit der Larval-Dispersion; ein weiterer Faktor könnte möglicherweise ein Konkurrenz-Ausschluss mit einzelnen Potamididen-Arten sein.

Diese taxonomischen, biogeographischen und evolutionsökologischen Implikationen bei Brackwasser-Cerithioidea sind erst jetzt erkennbar und somit gezielt testbar geworden; und zwar auf der Grundlage unserer systematisch-phylogenetischen Analysen unter Nutzung molekulargenetischer Techniken und des hier glücklicherweise recht ergiebigen Fossilbefundes.

(iii) Schlüsselanpassungen bei Süßwasser-Cerithioidea:

- (B 8) Glaubrecht, M. 1999. Systematics and the evolution of viviparity in tropical freshwater gastropods (Cerithioidea: Thiaridae sensu lato) – an overview. – *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 215: 91–96.
- (B 9) Glaubrecht, M. 2006. Independent evolution of reproductive modes in viviparous freshwater Cerithioidea (Gastropoda, Sorbeoconcha) – a brief review. – *Basteria* 69 (suppl. 3): 28–32.
- (B 10) Köhler, F., Rintelen, T. v., Meyer, A. & Glaubrecht, M. 2004. Multiple origin of viviparity in Southeast Asian gastropods (Cerithioidea: Pachychilidae) and its evolutionary implications. – *Evolution* 58 (10): 2215–2226.

Die Frage nach der Verursachung von Diversität und Disparität vor dem Hintergrund ökologischer und biogeographischer Zusammenhänge führte mich neben den oben skizzierten Arbeitsinteressen insbesondere zur Beschäftigung mit den limnischen Cerithioidea-Linien. Hier soll, ebenfalls auf der Grundlage phylogenetischer Rekonstruktionen, die Merkmalsevolution und die Rolle sogenannter „key innovations“ sowie von Schlüsselereignissen beurteilt werden, um die Einzelheiten des ökologischen und evolutiven Wandels im Verlauf der Naturgeschichte der Cerithioidea besser zu verstehen.

Nachdem bereits die ersten Analysen dies nahegelegt hatten (vgl. Glaubrecht 1996), bestätigten unsere jüngsten phylogenetischen Studien zu den Cerithioidea insgesamt (siehe oben, **Paper B 4–B 5**), dass innerhalb dieses Taxons mehrmals unabhängig voneinander verschiedene Linien Süßwasser-Lebensräume besiedelt haben. Dies geschah insbesondere bei den Thiaridae und Paludomidae, den Melanopsidae und Pleuroceridae sowie unabhängig davon den Pachychilidae (Abb. 3). Interessanterweise sind damit abermals Gruppierungen auf Familienniveau identifiziert worden, die bereits in früheren Studien als morphologisch distinkt erkannt und oftmals auch systematisch so behandelt worden waren. In einer ersten Überblicks-Arbeit zu dieser Problematik (Glaubrecht 1999; **Paper B 8**) habe ich dann diskutiert, dass jedoch Viviparie nicht – wie bis dahin angenommen – als eine Schlüsselanpassung (oder Präadaptation) bei der bzw. zur limnischen Kolonisation all dieser Linien fungiert haben kann.

Zum einen sind tatsächlich nicht sämtliche Vertreter dieser oft sehr artenreichen limnischen Cerithioidea vivipar; dies gilt insbesondere für die überwiegend im Mediterran verbreiteten Melanopsidae und die nordamerikanischen Pleuroceridae sowie einige Vertreter der Pachychilidae (z.B. *Faunus*, *Potadoma*, *Pachychilus*). Zum anderen wurde in dieser Arbeit bereits darauf hingewiesen, dass auch die Thiaridae *sensu lato* in der bis dahin noch verbreiteten Konstituierung als polyphyletisch gelten müssen. Diese schlossen bisher nicht nur die Paludomiden Afrikas und Asiens, sondern auch noch die sogenannten „Melanatriiden“ ein (die inzwischen dank unserer weiterführenden Studien als Pachychilidae separiert werden konnten); sie sind indes auch bei engerer Umgrenzung ebenfalls nicht sämtlich vivipar.

Unter Berücksichtigung der damals verfügbaren Daten gelang es bereits in der ersten Arbeit eine neue Systematisierung vorzuschlagen. Dabei habe ich wesentliche Merkmale insbesondere der Reproduktionsbiologie diskutiert (pp. 94–95) und für eine engere Definition der Thiaridae *sensu stricto* plädiert, die dann in dieser Fassung tatsächlich sämtlich vivipar mit ausschließlich subhämocölem Brutbeutel sind. Dies fand Unterstützung in unseren parallel publizierten anatomischen Studie zur Anatomie der Typusart der Thiaridae, *Thiara amarula* (Schütt & Glaubrecht 1999), sowie durch die Befunde aus Glaubrecht (1996) und Bandel, Glaubrecht & Riedel (1997) an anderen typischen Vertretern der Thiaridae; vgl. zur Anatomie von Thiariden auch Glaubrecht et al. (2009; **Paper F 20**).

Bereits in dieser Übersichtsarbeit konnte auf der Grundlage unserer laufenden Arbeiten gezeigt werden, dass es erhebliche anatomische Unterschiede im Bau und Funktion jener Reproduktionsorgane (zum Uterus umfunktionierter Gonodukt sowie subhämocöler Brutbeutel) innerhalb limnischer Cerithioidea gibt. Unabhängig von einer kladistischen Analyse machen diese bereits erkennbar, dass Viviparie mehrfach un-

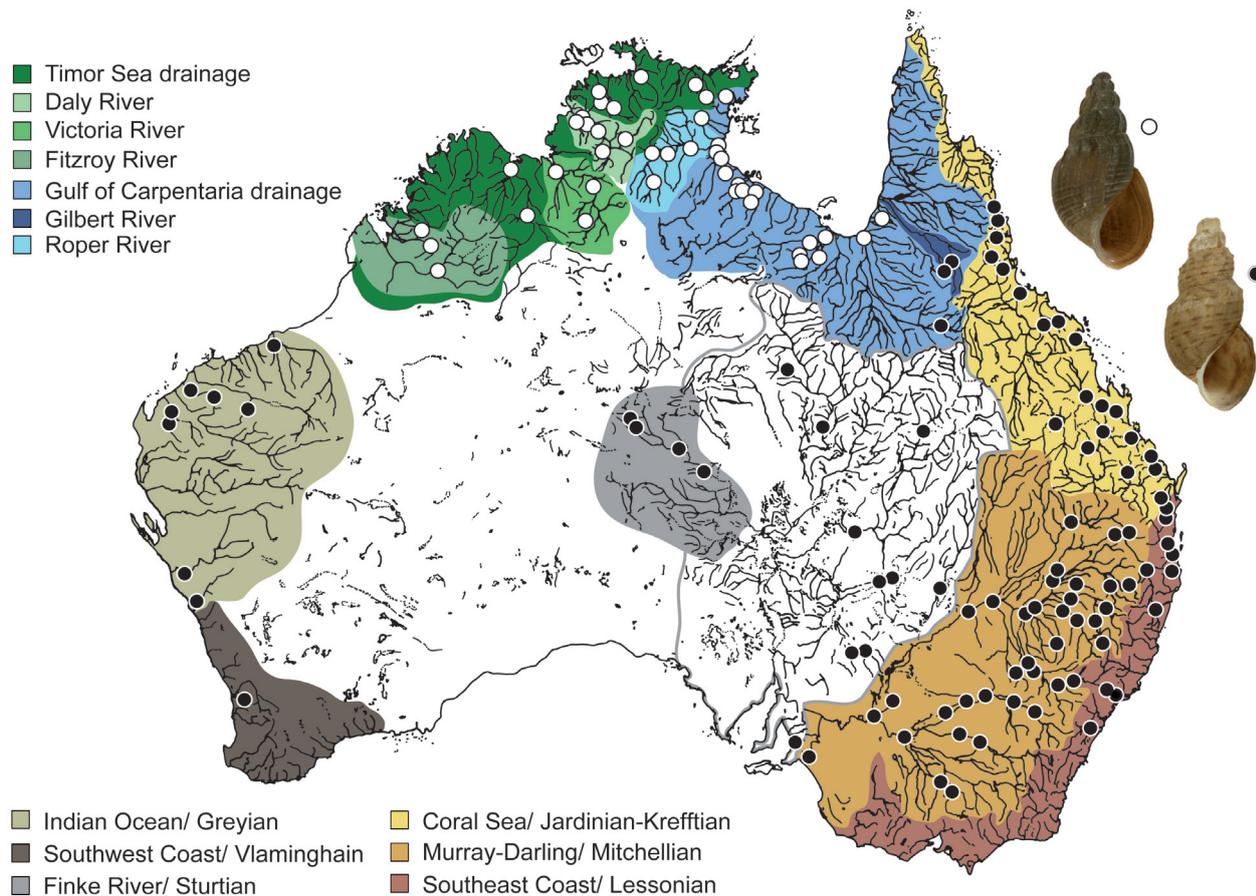


Abbildung 5. Durch Aufsammlungen bzw. die Auswertung von Museumsmaterial ermittelte Drainage-System abhängige Vorkommen zweier ausgewählter Thiariden in Australien. Aufgetragen ist hier beispielhaft das auf die feucht-heiße Tropenregion im Norden Australiens begrenzte geographische Vorkommen von „*Thiara*“ *australis* (Lea & Lea, 1851) (offene Symbole) gegenüber der auf dem Kontinent sehr viel weiträumigeren, teilweise aber stark disjunkten Verbreitung von *Platiopsis balonnensis* (Conrad, 1850) (schwarze Symbole). [verändert nach Glaubrecht et al. 2009; **Paper F 20**].

abhängig innerhalb der Überfamilie und im Zusammenhang mit der Besiedlung limnischer Lebensräume evolvierte. Viviparie, so meine zentrale These der frühen Review-Arbeit (p. 95), ist zwar für die Speziation einiger limnischer Taxa nicht irrelevant, so etwa der eigentlichen Thiaridae *sensu stricto*; sie hat indes etwa bei den überwiegend oviparen Paludomidae des Tanganjika-Sees gerade keine entscheidende Rolle gespielt, für die dies aber immer angenommen worden war (siehe unten, Fallstudie C). Dennoch ist im Lebendgebären sicher nicht jener ultimate Faktor für die sogenannte „Thiariden“-Radiation im Süßwasser zu sehen, wie bis dahin meist impliziert oder explizit angenommen worden war.

Diese Hypothese ließ sich dann durch weitere Studien in den folgenden Jahren stützen. In einer neueren Übersichtsarbeit (Glaubrecht 2006; **Paper B 9**), die auf die Evolution von Viviparie insbesondere bei limnischen Mollusken allgemein und bei Thiariden im Besonderen eingeht, habe ich unseren neuen Kenntnisstand zusammengefaßt und die evolutionsbiologischen Implikationen diskutiert. Dies stützt sich abermals auf die anatomischen Studien unserer parallel durchgeführten morphologisch-monographischen Detailarbeiten, etwa die an ostafrikanischen Paludomidae der Tangan-

jika-Radiation (vgl. Übersicht und Diskussion unter den Arbeiten der Fallstudien C) und an den südostasiatischen Pachychilidae (vgl. Übersicht und Diskussion unter den Arbeiten der Fallstudien D und E). In diesem Zusammenhang konnte ich zeigen, dass innerhalb der distinkten Linien bei limnischen Cerithioidea mehrfach unabhängig uterine und subhämocöle Reproduktionsstrukturen entstanden sind, parallel zu distinkten Lebensgeschichts-Modi („*life-history strategies*“). So finden sich uterine Brutbeutel etwa bei den (i) ostafrikanischen Paludomiden *Tiphophia* und *Lavigeria* + *Potodomoides* (und hier sogar nochmals unabhängig voneinander, siehe unter Abschnitt C), bei (ii) einigen südostasiatischen Pachychiliden wie z.B. *Tylomelania* + *Pseudopotamis* sowie bei (iii) den ostasiatischen Pleuroceriden (*Semisulcospira*). Auch ein subhämocöler Brutbeutel, der zuvor als Synapomorphie eines Adelphotaxons mariner Planaxidae + limnischer Thiaridae aufgefaßt werden konnte (Glaubrecht 1996), ist innerhalb der Cerithioidea wenigstens dreimal unabhängig voneinander bei den Planaxidae, bei südostasiatischen Pachychilidae wie z.B. *Brotia* und bei den Thiariden *sensu stricto* entstanden; und ein weiteres Mal als mesopodialer Brutbeutel bei einer im Tanganjika-See endemischen Paludomidae (*Tanganyicia*).

Erneut läßt sich festhalten, dass Viviparie als intrinsischer Faktor einerseits nicht ultimat für die Kolonisierung des Süßwassers verantwortlich zu machen sein kann, und dass andererseits auch keine direkte Kausalität mit Artenreichtum *per se* vorliegt, mithin Lebendgebären nicht als Entstehungsmechanismen von Speziation und Radiation taugt. So sind zwar Artenschwärme bei den uterinen Brütern *Tylomelania* auf Sulawesi und *Lavigeria* im Tanganjika-See zu registrieren; diesen beiden in lakustrinen Lebensräumen lebenden Gattungen aber stehen mit *Pseudopotamis* und *Potadomoides* sehr artenarme Schwestergruppen in riverinen Lebensräumen gegenüber; vgl. dazu Einzelheiten bei Glaubrecht & Strong (2007; **Paper C 13**) und Glaubrecht & Rintelen 2003; **Paper F 19**. Außerdem beobachten wir innerhalb der limnischen Cerithioidea und hier der ostafrikanischen Paludomidae sowohl einen uterinen Brüter (*Tiphobia*) als auch einen mesopodialen Brüter (*Tanganyicia*) als jeweils monotypische Linien mit oviparen Schwestergruppen.

Basierend auf einer aktuellen Phylogenie haben wir diese Hypothese der mehrfach unabhängigen Entstehung von Viviparie und der evolutionsbiologischen Implikationen explizit für südostasiatische Pachychilidae diskutiert (Köhler et al. 2004; **Paper B 10**). Innerhalb der Gruppe konnten wir dabei die dreimal unabhängig erfolgte Entstehung von Viviparie zeigen, jeweils korreliert mit distinkter Morphologie der Reproduktionsorgane. Wir haben außerdem vorgeschlagen, ausgehend von der nachweislichen Existenz einer oviparen Innengruppe (*Faunus*), dass Viviparie erst nach der Kolonisierung limnischer Lebensräume evolvierte und dass dies über Anpassungen der „*life-history*“ erfolgt sein könnte, namentlich über (i) die Vergrößerung der Eier als mögliche Präadaptation bei gleichzeitiger (ii) Reduzierung der Anzahl an Eiern bzw. Embryonen sowie (iii) insgesamt einer Steigerung des elterlichen (hier mütterlichen) Investments.

Ogleich also Viviparie abermals nicht direkt mit der Kolonisierung neuer adaptiver Zonen korreliert erscheint, hat dieser Reproduktionsmodus unter den Bedingungen limnischer Lebensräume offenbar Anpassungsvorteile, die letztlich auch den Artenreichtum der in Rede stehenden Taxa sowie insbesondere die lakustrinen Artenschwärme erklärbar machen.

In den folgenden vier Abschnitten C–F werden anhand von den zu vier Fallstudien zusammengestellten Arbeiten an limnischen Cerithioidea weitere spezielle Aspekte der Systematik, Phylogenie, Biogeographie und Evolution dieser Gastropoden skizziert und die wesentlichen Befunde zusammengefaßt.

C – Fallstudie 1: thalassoide Gastropoden im Tanganjika-See, Ostafrika

(C 11) Wilson, A. B., Glaubrecht, M., Meyer, A. 2004. Ancient lakes as evolutionary reservoirs: evidence from the thalassoid gastropods of Lake Tanganyika. – *Proceedings of the Royal Society London, Biological Sciences* 271: 529–536.

(C 12) Glaubrecht, M. & Strong, E. E. 2004. Spermatophores of thalassoid gastropods (Paludomidae) in Lake Tanganyika, East Africa, with a survey of their occurrence in Cerithioidea: functional and phylogenetic implications. – *Invertebrate Biology* 123 (3): 218–236.

(C 13) Glaubrecht, M. & Strong, E. E. 2007. Ancestry to an endemic radiation in Lake Tanganyika? Evolution of the viviparous gastropod *Potadomoides* Leloup, 1953 in the Congo River system (Cerithioidea, Paludomidae). – *Biological Journal of the Linnean Society* 92: 367–401.

(C 14) Glaubrecht, M. 2008. Adaptive radiation of thalassoid gastropods in Lake Tanganyika, East Africa: morphology and systematization of a paludomid species flock in an ancient lake. – *Zoosystematics and Evolution* 84 (1): 71–122.

Mit bis zu 70 phänotypisch distinkten Arten allein paludomider Gastropoden weist der Tanganjika-See in Ostafrika einen der weltweit spektakulärsten lakustrinen Artenschwärme auf. Vor allem aufgrund der conchologischen Vielgestaltigkeit, die bereits sehr früh an marine Vorfahren bzw. verwandtschaftliche Affinitäten denken ließ (daher „thalassoid“, meeresähnlich), geriet die Systematik dieser Schnecken bald in einen als chaotisch zu bezeichnenden Zustand. Gleichzeitig fehlte bis zu unseren Untersuchungen während der vergangenen Jahre eine moderne morphologisch-anatomische Bearbeitung. Diese war das Ziel unserer hier zusammengestellten sowie weiterer darin referierter Arbeiten. Insgesamt haben wir inzwischen sämtliche essentielle Taxa dieses thalassoiden Artenschwarms mit entweder allen ihren konstituierenden bzw. den wichtigsten repräsentativen Vertretern morphologisch-anatomisch bearbeitet. Auf die detaillierte Beschreibung der morphologischen Befunde und der darauf gegründeten Schlußfolgerungen in diesen Arbeiten sei hier verwiesen. Zur Systematisierung paludominer Arten des Sees dient die Übersicht und Diskussion in Glaubrecht (2008: 112–115; **Paper C 14**). Insgesamt lassen sich heute klar unterscheiden:

- (i) die „paramelaniid-tiphobiinide Linie“, u.a. mit *Tanganyicia* und *Stanleya*, mit *Tiphobia* sowie mit *Paramelania*, *Bathanalia*, *Chytra*, *Limnotrochus* und *Mysorelloides* (vgl. Strong & Glaubrecht 2002, 2003, 2007, 2010).
- (ii) Die „nassopsine Linie“ mit der flußlebenden *Potadomoides* und dem lakustrinen *Lavigeria*-Artenschwarm (vgl. Glaubrecht & Strong 2007; Strong & Glaubrecht 2007);
- (iii) die „synolopsine Linie“ mit der kleinwüchsigen *Synolopsis*, *Martelia* und *Anceya* (vgl. Strong & Glaubrecht 2008);

Neben weiteren morphologischen und ökologischen Aspekten, auf die in der oben genannten Revisions-Arbeit näher eingegangen wird, konnte mit der stereomikroskopisch und rasterelektronenmikroskopisch darstellbaren Feinstruktur von Spermatophoren eine Besonderheit aphallischer Cerithioidea bei thalassoiden Paludomiden Ostafrikas näher untersucht werden (Glaubrecht & Strong 2004; **Paper C 12**).

Diese Spermienpakete fanden sich in unseren Untersuchungen bei 11 Arten des Tanganjika-Sees; sie erwiesen sich hinsichtlich Struktur und Form als außergewöhnlich vielgestaltig und komplex, insbesondere in einem anschließenden Vergleich der bislang bekannten Spermatothoren bei 15 limnischen und 12 marinen Arten aus 4 bzw. 5 Familien der Cerithioidea. Durch histologische Studien konnten wir zeigen, dass bei den Paludomidae – im Unterschied zu den Thiaridae mit vergleichsweise einfachen (sackförmigen) Spermatothoren – diese in einer besonderen Struktur des weiblichen pallial Genitaltraktes, einem sogenannten „spermatothore-forming organ“, angelegt werden; diese ist als Synapomorphie der Familie zu interpretieren. Vor dem Hintergrund der von uns rekonstruierten Phylogenie (siehe unten) muß eine bifurkate Spermatothore als plesiomorph innerhalb der limnischen Paludomiden angesehen werden. Auch kam es demnach interessanterweise mehrfach unabhängig in verschiedenen Linien der lakustrinen Arten des Tanganjika-Sees zur Ausbildung strukturell komplexer, mit dornenförmigen Fortsätzen ausgerüsteter Spermatothoren. Über die evolutiven Gründe dafür läßt sich indes derzeit nur spekulieren.

Die molekulargenetische Analyse und ein Versuch der Kalibrierung von Aufspaltungsereignissen mittels interner Mutationsrate („molekulare Uhr“) führte uns zu der Hypothese, dass es sich beim sogenannten Langzeitsee des Tanganjika – dessen Alter auf etwa 9–12 Millionen Jahren geschätzt wird – tatsächlich um eine Art evolutionäres Refugium handeln könnte. Bereits Glaubrecht (1996: 337–349) hatte im Rahmen der Diskussion lakustriner adaptiver Radiationen bemerkt, dass bislang zwar immer angenommen aber nicht wirklich untersucht worden ist, ob die Radiation thalassoider Gastropoden tatsächlich erst im See selbst entstanden ist. Auch sei in diesem Zusammenhang stets nach jenen Merkmalen zu fragen, über die es zur Auffächerung der in Rede stehenden Evolutionslinie gekommen ist. Zum Ausgangspunkt unserer in Wilson et al. (2004; **Paper C 11**) resultierenden Studien wurde so die explizit in Glaubrecht (1996: 340) formulierte Frage: „*Mithin muß die These einer synchronen polyphyletischen Radiation aus ancestralen Formen, die durch Präadaptationen möglicherweise mehrfach unabhängig voneinander evolutiv favorisiert wurden, als ebenso wahrscheinlich angesehen werden wie die unterstellte Monophylie*“.

In Wilson et al. (2004; **Paper C 11**) konnten wir zeigen, dass es im Gegensatz zu der Hypothese schneller Artenbildung (wie sie z.B. für Cichliden angenommen wird) bei den paludomiden Gastropoden nach der Kolonisierung des Tanganjika-Sees offenbar zu keiner Beschleunigung hinsichtlich der Speziationsrate gekommen ist. Zwar gab es eine begrenzte Auffächerung in conchologisch polymorphe Spezies insbesondere bei *Lavigeria* (für die eine umfassende Revision indes noch aussteht); doch geht das phänotypisch eindrucksvolle morphologische Spektrum re-

zenter thalassoider Gastropoden möglicherweise eben gerade nicht auf einen monophyletisch Ursprung und lakustrine *in situ*-Radiation zurück. Die Topologie der mittels mtDNA-Sequenz rekonstruierten Phylogenie (vgl. abb. 1–2 der Arbeit) weist vielmehr vier deutlich differenzierte Haupt-Evolutionslinien (oder „clades“) aus, deren Ursprünge weit (mehr als 40 Millionen Jahre ?) zurückreichen und somit deutlich vor der Zeit der Entstehung des Tanganjika-Sees liegen. Es ist wahrscheinlich, dass während des Känozoikums paludomide Gastropoden in den Flüssen Afrikas verbreitet waren, die dank der Bildung des ostafrikanischen Grabenbruchsystems im Miozän und der damit korrelierten Entstehung des Sees dort wie in einem Refugium überlebten, während sie anderenorts ausstarben. Im Tanganjika-See selbst jedoch durchliefen diese heute meist monotypischen bzw. eher artenarmen Linien eben gerade keine spektakulären Radiationen; vielmehr ist es eine aus relikitären Formen entstandene rezente Artenansammlung, die gleichwohl wechselseitige Adaptationen durchlaufen haben könnte (und die es zukünftig genauer zu untersuchen gilt).

Eine Ausnahme macht, wie erwähnt, die polymorphe lakustrine *Lavigeria*, die bereits zuvor als Adelphotaxon der im Kongo-Flußsystem riverinen *Potadomoides* erkannt worden war (vgl. Glaubrecht 1996). In einer Studie zu den konstituierenden Fluß-Arten dieser nassopsinen Linie mit uterin-viviparem Reproduktionsmodus (Glaubrecht & Strong 2007; **Paper C 13**) wurde diese These eines phylogenetisch-evolutiven Zusammenhangs ursprünglicher Fluß-Formen und heutiger See-Arten weiter untersucht. In Ermangelung anderer bekannter Kandidaten war für *Potadomoides* meist unterstellt worden, dass sich aus diesen im benachbarten Kongo-Flußsystem lebenden Schnecken bzw. ihren Vorfahren der gesamte thalassoide Artenschwarm im Langzeitsee des Tanganjika entwickelt haben könnte.

In der vorliegenden evolutionssystematischen Bearbeitung wurde nicht nur die Gruppe taxonomisch revidiert und morphologisch analysiert, sondern auch eine kladistische Analyse auf der Grundlage von 44 morphologischen Merkmalen für 15 paludomide Arten (inklusive fluviatiler wie lakustriner Taxa) vorgelegt. Dabei konnten zwei Haupt-Evolutionslinien ausgemacht werden (vgl. abb. 15–16 der Arbeit): und zwar zum einen die aus der riverinen *Potadomoides* und lakustrinen *Lavigeria* bestehende nassopsine Linie, zum anderen die in Afrika weitverbreitete, riverine *Cleopatra* sowie die Mehrzahl der thalassoiden Schnecken des Tanganjika-Sees (mit Ausnahme von *Tiphobia*).

Erneut bestätigt sich damit die Hypothese einer unabhängig erfolgten Kolonisierung dieses Langzeitsees auch durch Vertreter der fluviolakustrinen Nassopsinae, die anders als früher unterstellt keinesfalls Ursprung der Gesamtheit aller zur vermeintlich adaptiven Radiation zusammengezogenen Arten paludomider Gastropoden in Ostafrika sein können. Unsere Arbeiten legen

vielmehr nahe, dass die weitgehend monotypischen Schnecken des Tanganjika-Sees ihre Wurzeln in einstmals verbreiteten Flußformen der Orientalis haben. Im Grabenbruch-Langzeitsee des Tanganjika fanden sie dank der im Miozän sich ereignenden tektonischen Ereignisse einen lakustrinen Lebensraum, der ihr Überdauern sicherte, während sie aus den Flüssen des Kontinents verschwanden. Eine detaillierte Darstellung und Diskussion dieser Hypothese zur Naturgeschichte der in Rede stehenden Taxa und der evolutionsbiologischen Implikationen unserer Befunde ist in der genannten Arbeit zu finden (pp. 394–398).

In einer die aktuelle Kenntnis zusammenfassenden taxonomischen Revision von 19 Arten aus 10 Gattungen der thalassoiden Gastropoden wurden die wichtigsten Vertreter der oben besprochenen Haupt-Evolutionslinien vor allem unter morphologischen Gesichtspunkten behandelt und eine neue Systematisierung des Artenschwarms des Tanganjika-Sees vorgeschlagen (Glaubrecht 2008; **Paper C 14**). Diese dient auch als Grundlage weiterführender Einzelstudien (siehe Publikationsverzeichnis relevanter Arbeiten in Kooperation mit E. Strong) sowie zukünftig als Basis einer kladistisch-phylogenetischen Analyse. In der Revision habe ich neben basalen Befunden zur Ökologie auch die Reproduktionsbiologie der Vertreter dieses Artenschwarms beleuchtet. Dabei wurde die in der Literatur verbreitete Annahme revidiert, dass Viviparie als Schlüsselanpassung im Zusammenhang mit der (adaptiven) Radiation dieser Paludomiden steht. Während 32 thalassoide Arten aus 17 Gattungen tatsächlich als ovipar erkannt wurden (die immerhin 70 % des „*species flocks*“ stellen), ließen sich bei 20 % der Arten jeweils eine der beiden auch morphologisch distinkten viviparen Modi nachweisen (bei vier weiteren Arten fehlen entsprechende Daten). Die Arbeit schließt mit einer eingehenden Diskussion zur systematischen Stellung, zur *in situ*-Radiation und zur Rolle der Viviparie bei diesen ostafrikanischen Paludomiden. Deren charakteristische morphologische Merkmale sind mit hin nicht zwangsläufig ein Resultat lakustriner Evolution in Kombination mit ausschließlich intrinsischen Faktoren (wie Viviparie oder andere Adaptationen), wie bisher angenommen wurde; vielmehr dürfte dieser „Artenschwarm“ früheren extrinsischen Ereignissen geschuldet sein, die gleichwohl das gemeinsame Überdauern lange getrennter Evolutionslinien im See sicherten.

D – Fallstudie 2: Pachychilidae in Südostasien

- (D 15) Glaubrecht, M. & Köhler, F. 2004. Radiating in a river: systematics, molecular genetics and morphological differentiation of viviparous freshwater gastropods endemic to the Kaek River, central Thailand (Cerithioidea, Pachychilidae). – *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 275–311.
- (D 16) Köhler, F. & Glaubrecht, M. 2010. Uncovering an overlooked radiation: morphological and mitochondrial DNA differentiation in endemic freshwater snails on Madagascar (Caenogastropoda: Pachychilidae) and

their biogeography. – *Biological Journal of the Linnean Society* 99 (4): 867–894.

Während lakustrine Systeme ähnlich wie ozeanische Inseln häufig als Entstehungszentren entsprechender Artenschwärme diskutiert werden, blieben riverine Lebensräume als weniger persistierende und permanente aquatische Systeme kaum genauer untersucht. Tatsächlich sind „*species flocks*“ in Flüssen deutlich seltener bzw. weniger bekannt, geschweige denn eingehender untersucht. Einen Review entsprechender Fälle, etwa an nordamerikanischen Pleuroceriden sowie anderen fluviatilen Gastropoden, habe ich in der ausführlichen Einleitung zu unserer detaillierten Fallstudie am Beispiel der Pachychiliden im Kaek River im nördlichen Thailand vorgelegt, auf den hier verwiesen sei (Glaubrecht & Köhler 2004: 275–279; **Paper D 15**). In dieser Studie beschreiben wir das ungewöhnliche, weitgehend sympatrische bzw. parapatrische, oft syntope Vorkommen von wenigstens sieben Arten der ansonsten in Südostasien weit verbreiteten *Brotia*, bei der indes üblicherweise stets nicht mehr als zwei Arten sympatrisch und syntop vorkommen.

Auf der Basis einer phylogenetischen Analyse mittels Standard-Verfahren (MP, NJ, ML und Bayesian-Ansätze) und des COI- und 16S-Abschnitts mitochondrialer DNA von repräsentativen Vertretern des Kaek Rivers wurde die dort endemische Artengruppe als monophyletisch erkannt, bei allerdings nur schwacher genetischer Differenzierung. Dies deutet auf einen relativ jungen Entstehungszeitraum der intra-riverinen Radiation bei gleichzeitig schneller morphologischer Differenzierung hin. Andererseits fanden wir nur schwache Anzeichen einer ökologischen Differenzierung, insbesondere einer trophischen Spezialisierung. Die evolutionsbiologischen Implikationen dieses Umstandes werden in der genannten Arbeit (pp. 302–306) insbesondere im Vergleich mit der von uns untersuchten lakustrinen Radiation bei den Pachychiliden Sulawesi diskutiert (siehe unten, Fallstudien E).

Daran schließt sich eine Diskussion der Befunde hinsichtlich einer Rekonstruktion der historischen Biogeographie an, wobei auch Studien an anderen limnischen Organismen, insbesondere Fische der Region, berücksichtigt werden. Unsere Phylogenie erlaubt das Schwestertaxon der Kaek River-Radiation in der Art *Brotia solemiana* aus dem heutigen Loie River festzustellen. Damit liegt der Ursprung der Kaek River-Artengruppe, die heute zum Chao Praya-Flußsystem gehört, im Drainagesystem des weiter nordöstlich fließenden Mekong. Vor dem Hintergrund der in der Arbeit skizzierten hydrogeologischen Gegebenheiten und ihrer Entstehung während des Känozoikums diskutieren wir das Phänomen des sogenannten „*river capture*“ samt Fließrichtungsumkehr sowie die Existenz früherer lakustriner Wasserkörper in der umliegenden Region des nordöstlichen Thailands (für die es tatsächlich erste Hinweise gibt) als mögliche Erklärung der von uns aufgedeckten Befunde (pp. 300–302). Indes bleibt die Frage einer tatsächlichen

in situ-Radiation des *Brotia*-Artenschwarms und die Rolle historischer versus ökologischer Verursachung im Zusammenhang mit dem Ursprung und der Bildung neuer Arten in diesem Fall noch ungeklärt.

Hinweise auf eine weitere und weitaus mehr Taxa umfassendere, aber bislang gänzlich unbekanntes Radiation bei ebenfalls limnischen Pachychiliden, in diesem Fall auf einer Insel beinahe kontinentalen Ausmaßes, haben wir für die aus nomenklaturisch-taxonomischen Gründen neu zu benennende *Madagasikara* gefunden (Köhler & Glaubrecht 2010; **Paper D 16**). Aufgrund einer angenommenen, vergleichsweise langen Isolation von anderen Gondwana-Fragmenten der Südhalbkugel zeichnet sich Madagaskar durch eine ebenso diverse wie endemische Fauna und Flora aus. Paläogeographische Rekonstruktionen legen eine Trennung von Afrika vor bereits 160 Millionen Jahren und von Indien vor 90–80 Millionen Jahren nahe, wobei es allerdings immer wieder zu nachfolgenden, nicht-synchronisierten Kolonisierungen der Insel durch verschiedene Arten gekommen ist. Jüngste molekulargenetische Analysen verschiedener Taxa haben zu einer Revision und regen Diskussion um die Naturgeschichte und Biogeographie der madagassischen Fauna geführt.

Während die (oftmals indes nur unterstellte) adaptive Radiation endemischer terrestrischer Vertebraten, wie z.B. der Lemuren, Tenreks, Carnivoren und Nagetiere sowie der Frösche und Fische, als vergleichsweise gut untersucht gelten darf, wurden Süßwasserschnecken vernachlässigt. Auf der Grundlage morphologischer und molekulargenetischer Analysen konnten wir zeigen, dass bei den pachychiliden Gastropoden Madagaskars die taxonomische Diversität trotz morphologischer Disparität in erheblichem Maße unterschätzt worden ist, sofern man die molekulargenetisch ermittelten Distanzwerte als Maßstab zu Grunde legt. Während bisher lediglich zwei dort endemische Arten als valide angenommen wurden, präsentieren wir nun Hinweise auf die Existenz von wenigstens drei neuen Arten, die entsprechend beschrieben werden.

Unter Nutzung des Modells einer „*strict molecular clock*“ für die ermittelten mitochondrialen Sequenz-Daten diskutieren wir anschließend die möglichen biogeographischen Szenarien hinsichtlich der Besiedlung durch heute auf Madagaskar endemische Pachychiliden. Unter Annahme zweier verschiedener Veränderungs-raten der molekularen Uhr läßt sich der Ursprung der gesamten Familie auf 50 Millionen Jahre bzw. deutlich jünger datieren; der Ursprung der madagassischen Linie dürfte demnach bei 20 bis etwas über 30 bzw. bei nur 15 Millionen Jahren liegen, was in etwa der Schätzung von Kolonisierungen anderer Taxa entspricht. Zu einer intra-insulären Differentierung von *Madagasikara* dürfte es indes nicht vor 10 Millionen Jahren gekommen sein; vermutlich ist die dortige Pachychiliden-Radiation nicht älter als drei bis fünf Millionen Jahre.

Während zuvor die pantropische Verbreitung der

Pachychilidae an einen Gondwana-Ursprung denken ließ (Glaubrecht 2000: 141–142), deckt die in unserer Studie ermittelte Topologie der molekularen Phylogenie diese These nicht. Auch die nun ablesbare zeitliche Einordnung der Aufspaltungsereignisse deckt sich nicht mit einem Vikarianz-Szenario im Rahmen der Hypothese einer Gondwana-Fragmentierung während des Mesozoikums. Stattdessen implizieren die Befunde eine über die Meeresstraße von Afrika aus erfolgte Dispersion und nachfolgende Kolonisierung der Insel während des jüngeren Känozoikums.

Diese sowie weitere Arbeiten zur Systematik, Evolution und historischen Biogeographie an Pachychilidae belegt einmal mehr, dass sich insbesondere diese Süßwassergastropoden für entsprechende Rekonstruktionen unter Verwendung moderner Analyseverfahren bestens eignen; sie vermögen zu neuen Einsichten zu führen und bisher diskutierte Hypothesen im Sinne einer ergänzenden bzw. wechselseitigen Erhellung zu untermauern.

E – Fallstudie 3: Artenschwärme in Seen auf Sulawesi, Indonesien

- (E 17) Rintelen, v. T., Wilson, A. B., Meyer, M. & Glaubrecht, M. 2004. Escalation and trophic specialization drive adaptive radiation of freshwater gastropods in ancient lakes on Sulawesi, Indonesia. – *Proceedings of the Royal Society London, Biological Sciences* 271: 2841–2849.
- (E 18) Glaubrecht, M. & Rintelen, T. v. 2008. The species flocks of lakustrine gastropods: *Tylomelania* on Sulawesi as models in speciation and adaptive radiation. (Proceedings of the “Speciation in Ancient Lake IV” Symposium, Berlin). – *Hydrobiologia* 615: 181–199.

Während wir bei der Kaek River-Radiation hinsichtlich einer ökologischen Differenzierung, insbesondere bei einer trophischen Spezialisierung, nurmehr erste Ansätze erkennbar machen konnten (siehe oben unter Fallstudien D), erwies sich beides als eine zentrale Schlußfolgerung unserer seit einem Jahrzehnt dauernden Studien an einem Artenschwarm in den zentralen Hochland-Seen der indonesischen Insel Sulawesi. In Kooperation mit Thomas von Rintelen habe ich diese Seen und insbesondere ihren Artenschwarm der endemischen Pachychilidae *Tylomelania* als ein höchst geeignetes Modellsystem für die Evolutionssystematik etabliert. In diesem „Naturlaboratorium“ lassen sich eine Vielzahl evolutionsbiologischer Grundfragen, darunter Fragen zur Artenbildung und dem adaptiven Prozess bei einer Radiation, im Detail untersuchen. Dabei ist es wichtig abermals zu betonen, dass wir solche Modellsysteme beispielsweise mit den Darwin-Finken (Geospizidae) und den Buntbarschen (Cichlidae) nicht ausschließlich für Vertebraten kennen, sondern parallel nun auch für geeignete Invertebraten studieren.

Grundlage dafür war neben der taxonomisch-systematischen Revision, auf die in den folgenden Arbeiten verwiesen wird, eine molekulargenetisch-phylogenetische Analyse der schätzungsweise 33-35

lakustrinen und weiterer, bislang 11 fluviatiler Arten (Rintelen et al. 2004; **Paper E 17**). Für den isolierten Poso-See sowie die fünf durch Flüsse zusammenhängenden Seen des Malili-Systems (Matano, Mahalona, Towuti, Lontoa und Masapi) konnten wir vier unabhängige Kolonisierungen nachweisen, drei davon für das Malili-System. In jeder der dabei beteiligten Evolutionslinien ist die parallele Entstehung bestimmter conchologischer Merkmale erkennbar; ebenso die Herausbildung von Substrat-Spezifität, korreliert mit bestimmten Radula-Morphologien (samt hierbei unterstellten Anpassungen). Zudem konnten wir durch einen experimentellen Ansatz Beobachtungen substantiieren, die Ko-Evolution im Sinne eines „*evolutionary arms race*“ und von „*escalation*“ nahelegen, und zwar zwischen molluscivoren brachyuren Krabben und den auf Sulawesi und insbesondere in den Seen endemischen Pachychiliden. Während eine anfängliche Differenzierung der Schalen bereits während der Initial-Besiedlung ihres neuen Lebensraumes bei den lakustrinen Gastropoden-Arten wahrscheinlich gemacht werden konnte, kam es im Gefolge der artlichen Differenzierung im „*species flock*“ sowohl im Poso-See als im Malili-Seensystem mehrfach parallel zu einer trophischen Spezialisierung. Diese könnte am Beginn einer über ökologische Faktoren laufenden Speziation stehen, die wir im Abgleich mit allopatrischen Mechanismen untersuchen.

Stellvertretend für die etwa ein Dutzend Detailstudien, die wir mittlerweile an den limnischen Gastropoden (sowie auch den Bivalven) Sulawesis durchgeführt haben, habe ich hier eine Übersichtsarbeit jüngeren Datums ausgewählt (Glaubrecht & Rintelen 2008; **Paper E 18**). Darin sind die wesentlichen Befunde insbesondere an der auf Sulawesi endemischen und schätzungsweise insgesamt mehr als 50 Arten umfassenden Radiation von *Tylomelania* zusammengefaßt, wie sie sich aufgrund der von uns durchgeführten Einzelarbeiten darstellen. Auf diesen Review zu den Seen auf Sulawesi als G.E. Hutchinsons „*evolutionary theatre*“ und zu dem darin lebenden Artenschwarm kann daher hier verwiesen werden; in ihm sind die wesentlichen Implikationen auch im Hinblick auf eine evolutionssystematische Betrachtung bereits ausführlich berücksichtigt.

Als ein zentrales Ergebnis unserer Studien gilt es festzuhalten, dass wir von den insgesamt vier Kriterien, die nach Schluter (2000) eine tatsächlich adaptive Radiation auszeichnen, bislang die beiden phylogenetischen Kriterien („*common ancestry*“ und „*rapid radiation*“) sowie eines der beiden ökologischen Kriterien („*habitat-environment correlation*“) nachweisen konnten. Wie bei anderen in der Literatur diskutierten Fallbeispielen erweist sich das letzte dieser Kriterien („*trait utility*“) als bislang am diffizilsten und am schwierigsten zu belegen, mithin also selbst bei diesen „*Darwinian snails*“ in einem Seensystem, das sich zu Recht als „*Wallace's dreampond*“ bezeichnen läßt.

Ungeachtet unserer Befunde zum Einfluß ökologi-

scher Faktoren, wie etwa einer trophischen Spezialisierung der (nicht allein ökophänotypisch) variablen Radula der Schnecken, erweisen sich die Muster der Artenbildung und Differenzierung involvierter Taxa als höchst komplex. Eine eindeutige Entscheidung bezüglich allopatrisch versus sympatrisch (bzw. ökologischer) Speziation ist mithin derzeit noch nicht möglich. So haben geographische Faktoren ohne Frage wesentlichen Einfluß, sowohl auf der Ebene der auf Sulawesi und in den jeweiligen Seen insgesamt endemischen Artenschwärme bei *Tylomelania*, als auch bei einzelnen dieser Arten. Indes darf nicht der Fehler gemacht werden, angesichts des aktuellen Nachweises ökologischer Differenzierung (wie sie etwa vor dem Hintergrund von Konkurrenz, Kontrastbetonung und Einnischung zu erwarten ist), just diese Faktoren zugleich auch als bei der Entstehung der Arten ursächlich verantwortlich anzusehen. Unter anderem weil unsere Befunde auch Hinweise auf Hybridisierung und Introgression nahelegen, bedarf es weiterer, nicht allein auf mitochondrialen Daten fußender Untersuchungen.

F – Fallstudie 4: Süßwasserschnecken in Australien

- (F 19) Glaubrecht, M. & Rintelen, T. v. 2003. Systematics, molecular genetics and historical zoogeography of the viviparous freshwater gastropod *Pseudopotamis* (Cerithioidea, Pachychilidae): a relic on the Torres Strait Islands, Australia. – *Zoologica Scripta* 32 (5): 415–435.
- (F 20) Glaubrecht, M., Brinkmann, N. & J. Pöppe 2009. Diversity and disparity ‘down under’: Systematics, biogeography and reproductive modes of the ‘marsupial’ freshwater Thiaridae (Caenogastropoda, Cerithioidea) in Australia. – *Zoosystematics and Evolution* 85 (2): 199–275.

Im Rahmen der Evolutionsbiologie hat die Biogeographie stets eine zentrale Rolle gespielt, wobei sie sich nicht nur mit der Verbreitung der Organismen, sondern auch mit der erdgeschichtlichen Entstehung von Mustern der geographischen Vorkommen befaßt. Bis heute stehen dabei Fragen zur aktiven und passiven Verbreitung („*dispersal*“) und der gegenseitigen Vertretung in einstmals zusammenhängenden, später durch plattentektonische Vorgänge getrennten Verbreitungsräumen („*vicariance*“) im Zentrum der Diskussion (siehe Einführung im Abschnitt 4).

Als besonders geeignete Werkzeuge evolutionsbiologischer und biogeographischer Studien erwiesen sich seit nunmehr drei Jahrzehnten molekulargenetische Verfahren. Methodische Entwicklungen bei der DNA-Sequenzierung von mitochondrialen und zunehmend auch von Kern basierten Genabschnitten haben die Möglichkeiten zur phylogenetischen wie phylogeographischen Rekonstruktion enorm erweitert und verbessert (z.B. Beheregaray 2008). Mittlerweile tragen nicht nur phylogenetische Analysen im größeren Maßstab und geographischen Kontext (über Kontinente hinweg), sondern gezielt die Aufdeckung phylogeographischer Muster auf der Gattungsebene

sowie der zwischen- und innerartlichen Ebene mit Hilfe molekularer Marker erheblich zum Erkenntnisfortschritt bei. Dadurch läßt sich der Evolutionsablauf und die Naturgeschichte einzelner Arten und Populationen im stammesgeschichtlichen und raum-zeitlichen Kontext ermitteln.

Einer der zentralen Aspekte biogeographischer Analysen ist dabei die Rekonstruktion von Kolonisierungs- und Rekolonisierungsereignissen, bei der einzelne Arten oder ganze Artengruppen ihre Verbreitungsgebiete zum Teil erheblich, sogar über Kontinente hinweg, erweitert oder ganz verschoben haben (siehe oben, die etwa unter Fallstudie D diskutierten eigenen Arbeiten). Als einer der ursächlich mitwirkenden Faktoren sind seit Ende der 1960er Jahre plattentektonische Vorgänge erkannt bzw. bestätigt worden, bei denen – wie wir inzwischen wissen – neben den großen Kontinenten auch kleinere Mikrokontinente oder Terrane zum Teil in erheblichem Maßstab verdriftet sind und so zu massiven Veränderungen der Land/Meer-Verteilung zu allen erdgeschichtlichen Zeiten geführt haben.

Wichtige Regionen, in denen beispielhaft entsprechende Studien durchgeführt wurden, sind der karibische Raum, die Mittelmeerregion sowie die für unsere Arbeit in geologischer wie biologischer Hinsicht besonders interessante Region zwischen Australien und Südostasien, zumal für letztere besonders detaillierte und verlässliche geologische Rekonstruktionen vorliegen. Dank der erwähnten neuesten molekulargenetischen Methoden, die robuste Phylogenien und phylogeographische Details liefern, werden bei biogeographischen Studien immer häufiger neue und durchaus unkonventionelle Perspektiven deutlich. Dabei spielt insbesondere eine Datierung mittels molekularer Uhr und somit die zeitliche Einordnung biogeographischer Ereignisse eine zentrale Rolle, wie wir u.a. in der Studie zu *Madagasikara* zeigen konnten (siehe oben, Fallstudie D; Köhler & Glaubrecht; **Paper D 16**). Während in diesem Fall indes vor allem Dispersal-Ereignisse wahrscheinlich gemacht wurden, weist das folgende Beispiel in eine andere Richtung.

Eine erste und geradezu modellhafte Fallstudie zur Biogeographie im durch Wanderung von Terranen vermutlich entscheidend beeinflussten australasiatischen Raum konnten wir anhand der Adelophotaxa *Pseudopotamis* von den Torres Strait Islands zwischen Neuguinea und Australien und der auf Sulawesi endemischen *Tylomelania* vorlegen (Glaubrecht & Rintelen 2003; **Paper F 19**). Es ist für diese Taxa und diese Region die erste, die in der Synthese aus einerseits systematisch-phylogenetischen und andererseits geologischen Befunden die Hypothese einer über Terrane vermittelten Vikarianz entwickelte (pp. 428–433). Zum Ausgangspunkt wurde dabei der systematisch-phylogenetische Ansatz unserer Arbeiten an limnischen Cerithioidea (siehe oben unter Abschnitt B). Diese legten früh den Schluß nahe, dass *Pseudopotamis* und *Tylomelania* zu den Pachychilidae und nicht

zu den Thiaridae zu stellen sind.

Vertreter von *Pseudopotamis* wurden erstmals von Forschungsreisenden am Ende des 19. Jahrhunderts in Flüssen und kleinen Bächen auf zwei der Inseln entdeckt, die als Teil einer Inselkette in der Torres-Meeressstraße liegen. Auch spätere Freilandarbeiten ergaben, dass *Pseudopotamis supralirata* (E. A. Smith, 1887) und *Pseudopotamis semoni* E. v. Martens, 1894 tatsächlich nur auf Prince of Wales Island bzw. auf Hammond Island vorkommen. Unsere taxonomisch-systematische sowie morphologische Bearbeitung schloß u.a. auch die erstmals untersuchte Anatomie des Oviduktes und Reproduktionsmodus bei diesen beiden konstituierenden Arten von *Pseudopotamis* ein. Das Ergebnis einer postulierten Schwestergruppenbeziehung mit *Tylomelania* ließ sich anschließend durch molekulargenetische Analysen stützen. Vor dem Hintergrund der von uns vorgeschlagenen Systematisierung der Cerithioidea (siehe oben, Abschnitt B) und der Zuordnung aller übrigen limnische Taxa Australiens zu den Thiariden (siehe unten) wies nun eindeutig die Existenz einer über 2000 Kilometer Ozean bzw. Inselwelt reichenden Disjunktion nach. Diese galt es zu erklären und führte unter Berücksichtigung der geologischen Verhältnisse zur These einer Wanderung auf bzw. mit den driftenden Terranen (pp. 431–433).

Die heute weit voneinander entfernten Vorkommen dieser beiden australasiatischen Pachychiliden waren solange nicht rätselhaft, solange man annehmen konnte (und dies auch tat), dass beide zur gleichen Artengruppe der früher so bezeichneten „Melaniidae“, also der Thiaridae *sensu lato*, gehörten; diese kommen tatsächlich weitverbreitet in der Inselwelt zwischen Asien und Australien vor. Unsere vergleichend-systematischen Studien zeigten nun nicht nur, dass *Tylomelania* und *Pseudopotamis* eng miteinander verwandt sind, sondern wiesen beide stattdessen als Angehörige der Pachychilidae aus; diese sind ansonsten vor allem im kontinentalen Südostasien von Indien bis ins südliche China und Korea sowie auf einigen westlichen Inselgruppen des indomalaiischen Archipels verbreitet. Östlich von Sulawesi, von den Molukken bis Neuguinea und Australien, kommen Pachychiliden nicht vor, mit Ausnahme eben jener isolierten Vorkommen von *Pseudopotamis* auf den Torres Strait-Inseln.

In der in Rede stehenden Arbeit wurde argumentiert, dass die Geschichte Australiens als Bestandteil von Gondwana den Schlüssel zur Lösung unseres biogeographischen Rätsels bereithält. Nachdem sich Australien vom Rest Gondwanas losgelöst hatte, wanderte der Kontinent vor rund 50 Millionen Jahren in einer Drehbewegung nordwärts in Richtung jener Region, die heute Südostasien bildet. Dabei schob Australien kleinere Kontinentalplatten vor sich her, die vom einstigen Nordrand Gondwanas stammten. Dort, in den Flüssen des nordöstlichen Gondwanas, so die Hypothese, könnte auch der gemeinsame Vorfahre von *Tylomelania* und *Pseudopotamis* gelebt haben. Durch die erheblichen geologischen Umgestaltungen in dieser

Region wurden die Vorfahren beider Evolutionslinien separiert. Dies könnte Vertreter der *Tylomelania*-Linie westlich auf Terrane gebracht haben, während solche der *Pseudopotamis*-Linie weiter östlich am Nordrand Australiens gleichsam im Windschatten Neuguineas und der dortigen erheblichen tektonischen Veränderungen blieben. *Pseudopotamis* überlebte demnach aufgrund geologischer Prozesse in höchst glücklicher Weise ausgerechnet auf den später vergleichsweise winzigen Inseln in der Torres Strait, während *Tylomelania* dank der plattentektonischen Bewegungen auf Terranen wie vor der Bugwelle Australiens weiter gen Nordwesten driftete. Geologische Rekonstruktionen belegen, dass einstige aus Gondwana stammende Terrane während vieler Millionen Jahre beinahe den gesamten indomalaiischen Raum durchquerten und – zusammen mit Vulkanausbrüchen und anderen Prozessen – die dortige Inselwelt schufen. Einige der von Gondwana abgesprengten Terrane kollidierten mit nördlichen Krustenfragmenten und bildeten allmählich die heute eigenartig geformte und tektonisch noch immer unruhige Insel Sulawesi.

Die ausschließlich im Süßwasser der Flüsse und Seen lebenden Schnecken waren auf diesen vom australischen Gondwana gen Asien driftenden Terranen gleichsam ökologisch gefangen. Doch als im zentralen Hochland von Sulawesi ebenfalls durch geologische Vorgänge große und tiefe Seen entstanden, fanden einige der *Tylomelania*-Formen darin optimale Verhältnisse vor, die sie jene bereits besprochenen Artenschwärme bilden liebten (siehe oben, Fallstudie E). Den beiden *Pseudopotamis*-Arten auf den flachen Inseln in der Torres-Strait bot sich in ihrem Reliktarreal eine solche ökologische Chance nicht; immerhin überlebten sie dort und wurden so zu Zeugen jener gewaltigen geologischen und geographischen Umbrüche zwischen Australien und Südostasien.

Kleine Süßwasserschnecken und ihr eigenartiges Vorkommen helfen auf diese Weise, große Rätsel der Erdgeschichte zu lösen. Tatsächlich bietet das oben skizzierte Szenario die beste Übereinstimmung mit den bekannten systematisch-morphologischen, molekulargenetischen, biogeographischen und auch den geologischen Fakten. In unserer jüngsten Studie zur Eichung der Phylogenie sämtlicher Pachychilidae wird diese Rekonstruktion zudem durch das von uns ermittelte Alter der Aufspaltung von *Pseudopotamis* und *Tylomelania* bestätigt, das entsprechend der molekularen Uhr auf das mittlere Miozän zu datieren ist (vgl. Köhler & Glaubrecht 2010; **Paper D 16**).

Auch für die australische Fauna selbst wurden in jüngster Zeit als plausibel geltende biogeographische Hypothesen zurückgewiesen und durch neue Rekonstruktionen ersetzt. Einige der jüngsten Arbeiten dazu habe ich in der Einleitung zu unserer Studie an australischen Thiariden im Überblick zusammengestellt und referiert (vgl. Glaubrecht et al. 2009: 200–202; **Paper F 20**). Im Fall von Vögeln beispielsweise wurde die Kolonisierungsgeschichte Australiens buchstäblich

auf den Kopf gestellt. Statt wie bislang angenommen, liegt der Ursprung etwa der Singvögel in Gondwana und die Oscines haben sich anschließend aus – und eben nicht nach – Australien ausgebreitet.

Für eine entsprechende Beurteilung der Biogeographie limnischer Elemente Australiens fehlte die notwendige taxonomisch-systematische wie deskriptiv-biogeographische Grundlage, die mit der hier in Rede stehenden Revision von 11 australischen Thiariden geschaffen wurde. Aufgrund der lange Zeit allenfalls fragmentarischen Kenntnis zu Vorkommen und morphologischer Variabilität, aber auch aufgrund des fehlenden Abgleichs mit Formen benachbarter Regionen, war es zu erheblicher taxonomischer Konfusion auch über diese Thiaridae gekommen (Abb. 3), was eine Beurteilung anderer biologischer Aspekte nicht nur erschwerte, sondern gänzlich unmöglich werden ließ. Hinzukommt angesichts der lokalen wie ökologischen phänotypischen Differenzierung ein erhebliches Ausmaß an taxonomischer Redundanz (pp. 202–206, 262–264; siehe dazu auch oben, Abschnitt 4 und Arbeiten A).

Unsere aktuelle taxonomisch-systematische Studie basiert auf der Auswertung von 900 exakt lokalisierbaren Fundortnachweisen von Schalen- und Alkoholproben vor allem im Australian Museum Sydney sowie überwiegend aus mehreren Geländeexpeditionen, wo sie von uns selbst gezielt aufgesammelt wurden (Abb. 5). Parallel zu den morphologischen Arbeiten wurden molekulargenetische Analysen im Rahmen einer (unveröffentlichten) Diplomarbeit ausgeführt, die indes noch gesondert darzustellen sind. Insgesamt lassen sich 11 Morphospezies gegeneinander abgrenzen, von denen sechs in Australien endemisch sind. Zwei dieser Arten, *Plotiopsis balonnensis* und „*Stenomelania*“ *denisoniensis*, zeigen eine kontinentweite Verbreitung, während andere vor allem im nördlichen Australien regional begrenzte Endemiten stellen. Dazu zählt insbesondere „*Thiara*“ *australis*, die mit ihrem nachweisbaren Vorkommen parapatrisch und ohne Überlappung in einer Vorkommenslücke der conchologisch recht ähnlichen *Plotiopsis balonnensis* interkaliert (Abb. 5).

Auffällig ist überdies, dass drei aus einem Brutbeutel Veligerlarven entlassende Thiaridenarten im nordöstlichen Queensland, *Thiara amarula*, *Stenomelania* cf. *aspirans* und *Ripalania queenslandica*, bei denen sich dank Dispersion mittels Meeresströmungen eine weite Verbreitung annehmen ließe, zumindest in Australien die lokal kleinräumigsten Vorkommen zeigen; allerdings kommen zwei von ihnen nachweislich auch im angrenzenden indomalaiischen Raum weiträumig verbreitet vor. Dagegen sind solche Thiaridenarten Australiens, aus deren Brutbeutel bereits weit entwickelte Jungtiere mit mehrere Windungen aufweisenden Schalen entlassen werden, in der Regel auf dem Kontinent sehr viel weiter verbreitet, fehlen aber außerhalb Australiens. Diese biogeographischen Muster werden in der in Rede stehenden Arbeit – insbesonde-

re vor dem Hintergrund einer hier synthetisch behandelten Regionalisierung der großen Faunenregionen des Kontinents und der wichtigsten Drainagesysteme (pp. 206–209) – zusammen mit den beiden distinkten Reproduktionsmodi und der jeweiligen „*life history*“ australischer Thiariden beurteilt. Als Ergebnis sei auf die ausführliche Diskussion in der Arbeit (pp. 264–267) und insbesondere die Abbildung 49 mit der zusammenfassenden Darstellung der Befunde für einzelne fluviofaunistische Provinzen verwiesen.

Unseren Studien zufolge setzt sich die Thiariden-Fauna Australiens aus vier verschiedenen Quellen zusammen, die sich erst vor dem Hintergrund jüngster systematisch-phylogenetischer Analysen und der genauen biogeographischen Feststellung erkennen ließen. Dies sind (i) anthropochore Faunenelemente, wie etwa die inzwischen weltweit verschleppte *Melanoides tuberculata* und vermutlich auch *Plotia scabra*. Außerdem (ii) gibt es mit *Sermyla riqueti* zufällige und nicht-permanent sich etablierende Einwanderer in den Brackwasser-Ästuaren und unteren Flußregionen; sie stammen aus dem nördlichen Australasien und gelangen vermutlich gelegentlich mit Strömungen in der Arafura-See und der Korallensee an die Küsten Australiens. Ebenso könnten auch (iii) die in Queensland regional begrenzten drei Thiaridenarten *Thiara amarula*, *Stenomelania cf. aspirans* und *Ripalania queenslandica* dank ihrer durch Meeresströmungen verdriftenden Veliger nach Australien gelangt sein; sie könnten sich dort entweder erst in jüngerer Zeit etabliert haben und/oder auf ständigen Zustrom aus anderen nicht-australischen Gebieten angewiesen sein. Indes besteht hier Unklarheit, ob es sich alternativ auch um vergleichsweise ältere, relikte Faunenelemente handeln könnte (p. 270). Schließlich (iv) gibt es in Australien endemische Thiariden-Arten; als zentrales Ergebnis kann für sie festgehalten werden, dass von ihnen einige auf dem Kontinent weiträumig verbreitet, andere eher regional begrenzt vorkommen. Insbesondere in den Flüssen der feucht-tropischen Region im Norden Australiens, der zentralen Region der Leichhardtischen Provinz, finden sich markante und offenbar an die dortigen Bedingungen adaptierte Thiariden, wie etwa „*Thiara*“ *australis*, *Melasma onca* und *Sermyla venustula*.

Im Gegensatz zu früheren expliziten Aussagen sowie impliziten Vermutungen können wir vor diesem Hintergrund die Hypothese aufstellen, dass die Thiariden Australiens nicht sämtlich sekundäre Kolonisten dieses Kontinents sind, die erst in jüngerer Zeit im Gefolge der plattentektonischen Annäherung Australiens aus den nördlich gelegenen Regionen des indomalaiischen Archipels auf den Kontinent kamen. Vielmehr dürften die in Australien endemischen und in vielerlei Hinsicht einmaligen Süßwasserschnecken wie im Fall der Pachychilidae (siehe oben) einen Gondwana-Ursprung haben (pp. 270–271).

Doch erst auf der Grundlage der jetzt vorliegenden biosystematischen und biogeographischen Analyse läßt sich diese Hypothese weiter untersuchen und so

die Naturgeschichte dieser limnischen Gastropoden im Rahmen einer evolutionssystematischen Synthese vollständig rekonstruieren.

6. Zusammenfassung und Ausblick

Evolutionssystematik als zoologische Forschungsdisziplin am Beispiel limnischer Gastropoden

Vor dem Hintergrund der Formulierung eines evolutionssystematischen Forschungsprogrammes sollte mit der vorliegenden Arbeit gezeigt werden, wie die systematische Bearbeitung bestimmter Arten und Artengruppen idealerweise eng mit evolutionsbiologischen und biogeographischen Fragestellungen und unter Nutzung neuerer methodischer Ansätze zu verknüpfen ist. Erst die dadurch mögliche reziproke Erhellung führt zu einer anzustrebenden Synthese zoologisch-organismischer Forschung. Als solche geht sie über eine traditionelle „reine“ Systematik hinaus, sorgt aber dennoch auch bei evolutionsbiologischen und biogeographischen Fragen stets zuerst und als *conditio sine qua non* für eine sichere taxonomische, systematische und phylogenetische Basis für alle relevanten konstituierenden Taxa.

Mit der sogenannten „neuen Systematik“ Erwin Stresemanns und dem Denken in Populationen („*population thinking*“), das auf Ernst Mayr und dessen Wurzeln in der „Berliner Schule“ zurückgeführt werden kann (vgl. Glaubrecht 2007), wurden Arten nicht nur erstmals allgemein als reproduktive Gemeinschaften, sondern zudem als reale Entitäten und basale Einheiten des Evolutionsgeschehens verstanden. Mit der systematischen Phylogenetik Willi Hennigs (dem sogenannten „*tree thinking*“) wurde außerdem ein überzeugendes empirisches Instrumentarium entwickelt, um auf der Grundlage von Darwins Deszendenz- und Selektionstheorie die genealogischen Beziehungen monophyletischer Artengruppen in überprüfbarer Weise zu ergründen (und nicht nur zu postulieren). Die Weiterentwicklung kladistischer Verfahren, insbesondere in der Kombination mit molekulargenetischen Analyseverfahren, hat die Systematik gegen Ende der zweiten Hälfte des 20. Jahrhundert endgültig revolutioniert.

Unter Berücksichtigung evolutionsbiologischer Fragestellungen findet diese Entwicklung heute ihren Niederschlag in einer hier näher begründeten **evolutionären Systematik**. Diese wurde in der vorliegenden Arbeit definiert als *das auf eine phylogenetische Systematik gegründete Studium der organismischen Vielfalt, d.h. unter Berücksichtigung von taxonomischer Vielfalt (Diversität), morphologischer Vielgestaltigkeit (Disparität) sowie genetischer Variabilität, und einschließlich der Untersuchung kausaler Ursachen evolutiven Wandels und des Entstehens neuer Arten und Artengruppen*. Die Evolutionssystematik befaßt sich dabei weder allein mit Taxonomie (also dem Sammeln, Beschreiben, Benennen und Klassifizieren), obgleich eine der Aufgaben durchaus die möglichst vollständi-

ge Inventarisierung der Vielfalt der Organismen bleibt, noch allein mit Phylogenetik oder Kladistik, sondern auch mit den zugrundeliegenden Evolutionsvorgängen. Dabei bilden den Schwerpunkt mikrosystematische Studien zur Erforschung der Biodiversität im allgemeinen, insbesondere der Taxonomie und Systematik auf dem Niveau von Arten und Artengruppen, ergänzt durch Studien zur geographischen Verbreitung und deren Ursachen (insbesondere historische Biogeographie und Phylogeographie) sowie den kausalen Mechanismen, also zu den Ursachen für Artenbildung (Kladogenese) und Artenwandel (Anagenese).

Der evolutionären Systematik geht es, wie hier exemplarisch für Studien an limnischen Gastropoden gezeigt werden sollte, um die Systematisierung der Vielfalt, wobei Stammbaum-Hypothesen zur Rekonstruktion des Ablaufs von Evolutionsvorgängen und solchen der Biogeographie genutzt werden. Dabei geht es letztlich um die Aufdeckung der sechs sogenannten „Darwinschen Mysterien“ oder großen Grundfragen der Zoologie (Glaubrecht 2009; **Paper A 1**). Hier verblüfft es festzustellen, dass sich diese eingangs näher erläuterten Grundfragen um Artenzahl, Artbegriff und Artenbildung sowie adaptiver Radiation bisher noch immer sämtlich einer allgemein befriedigenden Antwort entziehen. Zwar hat die Evolutionsbiologie mit der neuen Systematik und modernen Synthese im 20. Jahrhundert beachtliche Fortschritte erzielt. Doch so anerkannt im Prinzip der Prozess allopatrischer Speziation ist, so wichtig wird es im Rahmen der Evolutionssystematik sein zu erforschen, in welchem Maße dies für sämtliche Tier- und Pflanzenarten gilt und wie häufig und unter welchen Bedingungen es beispielsweise zur ökologischen und sympatrischen Speziation kommt. Zu erforschen bleibt also, ob auch das Millionenheer an Wirbellosen entscheidend durch räumliche Sonderung entstanden ist und in welchem Maße ökologische Spezialisierungen, bestimmte Verhaltensweisen oder genetische sowie biogeographische Faktoren den Weg zur Entstehung neuer Arten und Artengruppen bereiteten.

Nach wie vor ist bei all diesen Forschungsanstrengungen und –Fragen der limitierende Faktor die Geschwindigkeit, mit der wir neue Arten finden und beschreiben. Derzeit werden – nurmehr grob zu schätzen – 10.000 neue Arten pro Jahr beschrieben; dabei erscheint das Ziel, in 25 Jahren die Mehrheit aller Eukaryonten beschrieben zu haben, ebenso ehrgeizig wie optimistisch (May 2004). Denn selbst wenn die Zahl der Arten nur bei sieben Millionen Arten läge, müssten zukünftig 200.000 neue Arten pro Jahr entdeckt und wissenschaftlich erfasst werden; und zwar ungeachtet des sogenannten „*taxonomic impediment*“, d.h. dem Fehlen bzw. der Arbeitsüberlastung ausreichend geschulter Taxonomen (Wheeler 2004; Wheeler et al. 2004; Evenhuis 2007). Dass wir die Erfassung der Biodiversität beschleunigen müssen, steht außer Frage; wie dies geschafft werden kann, ist die Herausforderung für die Biosystematik heute, über die nachfol-

gende Generationen richten werden.

Als ein weiterer wichtiger Aspekt sei abschließend erwähnt, dass jüngst Beiträge etwa in Ebach & Tangney (2007) deutlich machten, wie eine historisch ausgerichtete und methodisch solide arbeitende Biogeographie sich nicht allein darauf zurückziehen braucht, in der geographischen Verbreitung von Faunen und Floren nurmehr das Ergebnis geologischer Prozesse zu sehen. Vielmehr vermögen, einmal mehr im Sinne einer wechselseitigen Erhellung, biogeographische Muster auch der Geologie zusätzliche Informationen zu geben und dabei gelegentlich sogar bisherige geologische Interpretationen in Frage zu stellen. Dadurch ließe sich der Weg für eine Synthese beider Disziplinen bereiten, im Sinne einer „*integrated natural history of the geological and biological systems*“ (Lomolino 2007), wie dies hier einmal mehr als Ausblick zu fordern ist.

7. Danksagung

Ohne die Mithilfe anderer Wissenschaftler und Nachwuchsforscher bei der Aufsammlung von Vertretern einschlägiger Arten limnischer Gastropoden in ihren natürlichen Vorkommensgebieten, bei der Erhebung grundlegender Daten und der Auswertung mit den unterschiedlichsten morphologischen, chorologischen und molekulargenetischen Methoden wären jene Arbeiten nicht möglich gewesen, deren Publikation die Grundlage der vorliegenden Habilitationsschrift darstellt. Der Anteil derer, die als Koautoren mit dazu beigetragen haben, ist aus der Substraktion meines in der entsprechenden Auflistung dargelegten Eigenanteils ersichtlich; und ich möchte mich an dieser Stelle nochmals herzlichst bei all den dort Genannten bedanken, ebenso wie jenen Studenten, Diplomanden, Doktoranden, Postdocs und Kollegen, deren Namen und Verdienst sich in den „*Acknowledgements*“ der relevanten Arbeiten finden.

Für maßgebliche Unterstützung in vielerlei Hinsicht sowie für ihre Begleitung und Mithilfe bei oft wochenlangen Reisen und für die Zusammenarbeit und Ko-Autorenschaft danke ich insbesondere Nora Brinkmann, „*the late*“ Wally Holznagel, Chuck Lydeard, Axel Meyer, Judith Pöppe, Winston Ponder, David Reid, Kristina von Rintelen (geb. Zitzler), Suzanne Williams und Tony Wilson; vor allem aber meinen Mitarbeitern der „ersten Stunde“ in der Arbeitsgruppe, Thomas von Rintelen, Frank Köhler und Ellen Strong, sowie unseren lokalen Kooperationspartnern vor Ort, allen voran Risti Marwoto in Indonesien und Richard Willan und Vince Kessner in Australien. Für anregende Diskussionen, kollegiale Hilfe und Hinweise bin ich zudem meinen Berliner Kollegen Peter Bartsch, Oliver Coleman, Jürgen Kriwet, Carsten Lüter und Michael Ohl zu Dank verpflichtet; ebenso danke ich Hannelore Hoch, Michael („Theo“) Schmitt und Gerhard Scholtz für ihre Anregungen.

Auch wären die durchgeführten Projekte und Arbeiten ohne die finanzielle Förderung vor allem durch verschiedene Forschungsorganisationen, Stiftungen und Einrichtungen sowie durch die Unterstützung maßgeblicher Wissenschaftler nicht denkbar. Insbesondere herausheben möchte ich hier die Deutsche Forschungsgemeinschaft in Bonn, die mit der Bewilligung von weit mehr als einem Dutzend Projekten im Normalverfahren und im Schwerpunktprogramm (SPP 1127 „Radiationen“) während des vergangenen Jahrzehnts unsere hier dargestellten Forschungen erst möglich gemacht hat; außerdem tat dies in maßgeblicher Weise auch das Deutsche Stiftungszentrum (vormals Stifterverband für die Deutsche Wissenschaft) in Essen.

Nicht wenigen Personen habe ich für die beharrliche Nachfrage nach dem Stand der Habilitation zu danken, nachdem ich die Absicht dazu bereits im Sommer 2004 bekundet hatte, ins-

besondere Herrn Prof. Werner Grüter und Prof. Dr. Gerhard Scholtz; sie haben mich dadurch an ein wichtiges Vorhaben erinnert, das vor allem nach dem Herbst 2005 (im Zuge der Vorbereitung zur Beteiligung am Exzellenz-Wettbewerb der bundesdeutschen Hochschulen) und angesichts der neuen Verantwortung und Aufgaben bringenden Umstrukturierung am Museum für Naturkunde seit Frühjahr 2006 über Jahre aufgeschoben werden mußte. Auch Herrn Prof. Reinhold Leinfelder, Generaldirektor des Naturkundemuseums, möchte ich in diesem Zusammenhang ausdrücklich für die im Frühjahr 2009 ausgesprochene Einwilligung in die Entpflichtung von den Leitungsaufgaben der von mir über drei Jahre aufgebauten Abteilung Forschung des Museums danken; ohne diese wäre die nun vorliegende Habilitationsschrift weiterhin in unerreichbare Ferne gerückt.

Bei der Herstellung des Layouts und der Druckvorlagen für diese Schrift half in unnachahmlicher und bewährter Weise Stefanie Klug mit klugem Rat und rascher Tat; das vorliegende Ergebnis spricht für sich und sie.

Am Ende bleibt der wichtigste Dank, der an Nora Brinkmann geht; sie hat die zugrundeliegenden Arbeiten und Aktivitäten sowohl in professioneller Weise wie auch im Privaten unterstützt und vor allem meine doppelte Beanspruchung über Jahre sehr geduldig und mit viel Verständnis nicht nur ertragen sondern mitgetragen.

8. Literaturverzeichnis

- Ax, P. 1984. Das phylogenetische System. Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese. Fischer, Stuttgart.
- Bandel, K., Glaubrecht, M. & Riedel, F. 1997. On the ontogeny, anatomy, and ecology of the tropical freshwater gastropod *Stenomelania* (Cerithioidea, Thiaridae). – *Limnologica* 27 (2): 241–251.
- Beheregaray, L. 2008. Twenty years of phylogeography: The state of the field and the challenges for the Southern Hemisphere. – *Molecular Ecology* 17: 3754–3774.
- Birkhead, T. 2008. The wisdom of birds. An illustrated history of ornithology. Bloomsbury, London.
- Bowler, P. J. 1996. Life's splendid drama. Evolutionary biology and the reconstruction of life's ancestry, 1860–1940. Chicago University Press, Chicago.
- Brömer, R., Hößfeld, U. & Rupke, N. A. 2000. Evolutionsbiologie von Darwin bis heute. – *Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie* 4: 1–425.
- Cook, L. G. & Crisp, M. D. 2005. Directional asymmetry of long-distance dispersal and colonization could mislead reconstructions of biogeography. – *Journal of Biogeography* 32: 741–754.
- Darwin, C. R. 1859. On the origin of species by means of natural selection. John Murray, London.
- Darwin, C. R. 1882. On the dispersal of freshwater bivalves. – *Nature* 25: 529–530.
- de Queiroz, A. 2005. The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. – *Trends in Ecology and Evolution* 20: 68–73.
- Ebach, M. C. & Tangney, R. S. (eds) 2007. Biogeography in a changing world. CRC Press, Boca Raton.
- Evenhuis, N. L. 2007. Helping solve the 'other' taxonomic impediment: completing the eight steps to total enlightenment and taxonomic nirvana. – *Zootaxa* 1407: 3–12.
- Feuerstein-Herz, P. 2006. Der Elefant der Neuen Welt. Eberhard August Wilhelm von Zimmermann (1743–1815) und die Anfänge der Tiergeographie. Braunschweiger Veröffentlichungen zur Pharmazie- und Wissenschaftsgeschichte, Band 45. Deutscher Apotheker Verlag, Stuttgart.
- Filardi, C. E. & Moyle, R. G. 2005. Single origin of a pan-Pacific bird-group and upstream colonization of Australasia. – *Nature* 438: 216–219.
- Geus, A. 1998. Zoologische Disziplinen. In Jahn, I. (Hrsg.), *Geschichte der Biologie*. 3., neubearbeitete Auflage, Fischer, Jena, Stuttgart: pp. 324–336.
- Glaubrecht, M. 1996. Evolutionsökologie und Systematik am Beispiel von Süß- und Brackwasserschnecken (Mollusca: Caenogastropoda: Cerithioidea): Ontogenese-Strategien, paläontologische Befunde und Historische Zoogeographie. Backhuys Publishers, Leiden.
- Glaubrecht, M. 1997. Ökologie von Mangroven und Mangroveschnecken. – *Natur und Museum* 127 (9): 285–305.
- Glaubrecht, M. 2002. The "experience" of nature: From Salomon Müller to Ernst Mayr, or The insights of travelling naturalists toward a zoological geography and evolutionary biology. – *Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie* 9: 245–282.
- Glaubrecht, M. 2004. Ernst Mayr – Vom Systematiker zum Begründer einer neuen Biophilosophie. Ein Porträt aus Anlass des 100. Geburtstages des Evolutionsbiologen. – *Naturwissenschaftliche Rundschau* 57 (7): 357–368.
- Glaubrecht, M. 2007. Die Ordnung des Lebendigen. Zur Geschichte und Zukunft der Systematik in Deutschland. In Wägele, J. W. (ed.). *Höhepunkte der zoologischen Forschung im deutschen Sprachraum. Festschrift zur 100. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Köln, Sept. 2007*. Basiliken Press, Marburg: ; pp. 59–110.
- Glaubrecht, M. 2008. Homage to Karl August Möbius (1825–1908) and his biological contributions: zoologist, ecologist, and director at the Museum für Naturkunde in Berlin. – *Zoosystematics and Evolution* 84 (1): 7–28.
- Glaubrecht, M. 2009. Es ist, als ob man einen Mord gesteht. Ein Tag im Leben des Charles Darwin – ein biographisches Porträt. Herder, Freiburg i.B.
- Haeckel, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. Reimer, Berlin.
- Haffer, J. 2007. *Ornithology, Evolution, and Philosophy. The life and science of Ernst Mayr 1904–2005*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Haffer, J. 2008. Ernst Mayr (1904–2005) and the birds of Oceania and adjacent areas. – *Zoosystematics and Evolution* 84 (2): 215–243.
- Hennig, W. 1957. *Systematik und Phylogenese. Bericht über die Hundertjahrfeier der Deutschen Entomologischen Gesellschaft Berlin, 1956*. Akademie-Verlag, Berlin: pp. 50–71.
- Hößfeld, U. 1997. Gerhard Heberer (1901–1973). Sein Beitrag zur Biologie im 20. Jahrhundert. – *Jahrbuch für Geschichte und Theorie der Biologie, Suppl.* 1: 1–209.
- Hößfeld, U. 1998a. Die Entstehung der modernen Synthese im deutschen Sprachraum. In Aesch, E., Aubrecht, G. & Krauß, E. (eds). *Welträtsel und Lebenswunder. Ernst Haeckel – Werk, Wirkung und Folgen. Katalog des OÖ. Landesmuseums, Neue Folge Nr. 131, Linz: pp. 185–212*.
- Hößfeld, U. 1998b. Dobzhansky's Buch „Genetics and the origin of species“ (1937) und sein Einfluß auf die deutschsprachige Evolutionsbiologie. – *Jahrbuch für Geschichte und Theorie der Biologie* 5: 105–144.
- Hößfeld, U. 1999. Die Moderne Synthese und die Evolution der Organismen. – *Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie* 2: 189–225.
- Huxley, J. S. 1940. *Introductory: Towards the new systematics*. In Huxley, J. S. (ed.). *The new systematics*. Oxford University Press, Oxford: pp. 1–46.
- Jahn, I. 1989. Der neue Museumsbau und die Entwicklung neuer museologischer Konzeptionen und Aktivitäten seit 1890. – *Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe* 38: 287–307.
- Jahn, I. 1990. *Grundzüge der Biologiegeschichte*. Fischer, Jena.
- Jahn, I. (ed.) 1998. *Geschichte der Biologie*. 3., neubearbeitete Auflage. Fischer, Jena, Stuttgart.
- Jonsson, K. A., Bowie, R. C. K., Moyle, R. G., Christidis, L., Norman, J. A., Benz, B. W. & Fjeldsa, J. 2010. Historical biogeography of an Indo-Pacific passerine bird family (Pachycephalidae): different colonization patterns in the Indonesian and Melanesian archipelagos. – *Journal of Biogeography* 37: 245–257.

- Junker, T. 2004. Die zweite Darwinsche Revolution. Geschichte des Synthetischen Darwinismus in Deutschland 1924–1950. Basiliken-Press, Marburg.
- Junker, T. & Engels, E.-M. 1999. Die Entstehung der Synthetischen Theorie. Beiträge zur Geschichte der Evolutionsbiologie in Deutschland 1930–1950. – Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie 2: 1–380.
- Kobelt, W. 1871. Ueber natürliche Systeme. – Nachrichtenblatt der Deutschen Malakozologischen Gesellschaft 3: 55–57.
- Köhler, F. & Glaubrecht, M. 2003. Morphology, reproductive biology and molecular genetics of ovoviviparous freshwater gastropods (Cerithioidea, Pachychilidae) from the Philippines, with description of a new genus *Jagora*. – Zoologica Scripta 32 (1): 35–59.
- Köhler, F. & Glaubrecht, M. 2007. Out of Asia and into India: on the molecular phylogeny and biogeography of the endemic freshwater pachychilid gastropod *Paracrostoma* Cossmann, 1900 (Caenogastropoda: Pachychilidae). – Biological Journal of the Linnean Society 91: 627–651.
- Löther, R. 1972. Die Beherrschung der Mannigfaltigkeit. Philosophische Grundlagen der Taxonomie. Fischer, Jena.
- Lomolino, M. V. 2007. Biogeography emerging: provocative and integrative perspectives in historical biogeography. – Trends in Ecology and Evolution 23: 9–10.
- May, R. 2004. Tomorrow's taxonomy: collecting new species in the field will remain the rate-limiting step. – Philosophical Transactions of the Royal Society London B 359: 733–734.
- Mayr, E. 1942. Systematics and the origin of species. Columbia Univ. Press, New York.
- Mayr, E. 1982. The growth of biological thought. Diversity, evolution, and inheritance. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. [deutsch 1984: Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. Vielfalt, Evolution und Vererbung. Springer, Berlin, Heidelberg].
- Mayr, E. 1997. This is biology. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Mayr, E. 2004. What makes biology unique? Considerations on the autonomy of a scientific discipline. Cambridge University Press, Cambridge, Mass. [deutsch 2005: Konzepte der Biologie. S. Hirzel, Stuttgart].
- Mayr, E. & Diamond, J. 2001. The birds of Northern Melanesia. Speciation, ecology, and biogeography. Oxford University Press, New York.
- Mollenhauer, D. 2007. Die Vielfalt: die Formen der Lebewesen – Morphologie und Systematik und ihre Geschichte. In Höxtermann, E. & Hilger, H. H. (eds). Lebenswissen. Ein Einführung in die Geschichte der Biologie. Natur & Text, Rangsdorf: pp. 275–307.
- Nyhart, L. K. 1995. Biology takes form. Animal morphology and the German universities, 1800–1900. University of Chicago Press, Chicago.
- Nyhart, L. K. 2009. Modern Nature. The rise of the biological perspective in Germany. University of Chicago Press, Chicago.
- O'Hara, R. J. 1988. Hommage to Clío, or, toward an historical philosophy for evolutionary biology. – Systematic Biology 37: 142–155.
- O'Hara, R. J. 1998. Population thinking and tree thinking in systematics. – Zoologica Scripta 26: 323–329.
- Padian, K. 1999. Charles Darwin's view of classification in theory and praxis. – Systematic Biology 48: 352–364.
- Reif, W.-R., Junker, T. & Hößfeld, U. 2000. The synthetic theory of evolution: general problems and the German contribution to the synthesis. – Theory in Biosciences 119: 41–91.
- Remane, A. 1952. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie, und der Phylogenetik. Akademischer Verlag, Leipzig.
- Rossi, P. 1997. Die Geburt der modernen Wissenschaft in Europa. C. H. Beck, München.
- Sakurai, A. 2009. Eine wissenschaftliche Einrichtung für Privatgelehrte – Malakologie an der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft (SNG) in Frankfurt am Main. – Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie 14: 323–335.
- Schluter, D. 2000. The ecology of adaptive radiation. Oxford University Press, Oxford.
- Schütt, S. & Glaubrecht, M. 1999. *Thiara amarula* (Linné, 1758) (Caenogastropoda: Thiariidae) in Australia – new evidence on the anatomy of the reproductive system in a viviparous freshwater mollusc. – Courier Forschungs-Institut Senckenberg 215: 181–188.
- Schurig, V. 2009. Die Inflation des Wissenschaftsbegriffs "Ökologie": Abstiegs-kriterium oder Wachstumsmerkmal? – Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie 14: 113–139.
- Senglaub, K. 1998. Neue Auseinandersetzungen mit dem Darwinismus. In Jahn, I. (ed.), Geschichte der Biologie. 3., neu bearbeitete Auflage. Fischer, Jena, Stuttgart: pp. 558–579.
- Sloan, P. R. 1985. Darwin's invertebrate program, 1826–1836: Preconditions for transformism. In Kohn, D. (ed.). The Darwinian heritage. Princeton University Press, Princeton: pp. 71–120.
- Strong, E. E. & Glaubrecht, M. 2002. Evidence for convergent evolution of brooding in a unique gastropod from Lake Tanganyika: anatomy and affinity of *Tanganyicia rufofilosa* (Caenogastropoda, Cerithioidea, Paludomidae). – Zoologica Scripta 31 (2): 167–184.
- Strong, E. E. & Glaubrecht, M. 2003. Anatomy and systematic affinity of *Stanleya neritinoidea* (Smith, 1880), an enigmatic member of the thalassoid gastropod species flock from Lake Tanganyika, East Africa (Cerithioidea: Paludomidae). – Acta Zoologica 84: 249–265.
- Strong, E. E. & Glaubrecht, M. 2007. The morphology and independent origin of ovoviviparity in *Tiphobia* and *Lavigeria* (Caenogastropoda, Cerithioidea, Paludomidae) from Lake Tanganyika. – Organisms, Diversity and Evolution 7: 81–105.
- Strong, E. E. & Glaubrecht, M. 2008. Anatomy and systematics of the minute synnolopsine gastropods from Lake Tanganyika (Caenogastropoda, Cerithioidea, Paludomidae). – Acta Zoologica 89: 289–310.
- Strong, E. E. & Glaubrecht, M. 2010. Anatomy of the Tiphobiini from Lake Tanganyika (Cerithioidea, Paludomidae). – Malacologia 52 (1): 115–153.
- Sudhaus, W. 2005. Erinnerungen an unser Ehrenmitglied Ernst Mayr (5.7.1904–3.2.2005). – Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde Berlin 44: 133–157.
- Sudhaus, W. & Rehfeld, K. 1992. Einführung in die Phylogenetik und Systematik. Fischer, Stuttgart.
- Wägele, J.-W. 2000. Grundlagen der Phylogenetischen Systematik. Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Wägele, J.-W. 2004. Hennig's phylogenetic systematics brought up to date. In Williams, D. M. & Forey, P. L. (eds). Milestones in Systematics. The Systematic Association Special Volume Series 67. CRC Press, Boca Raton, London: pp. 101–125.
- Wheeler, Q. D. 2004. Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. – Philosophical Transactions of the Royal Society London, B 359: 571–583.
- Wheeler, Q. D., Raven, P. H. & Wilson, E. O. 2004. Taxonomy: impediment or expedient? – Science 303: 285.
- Winsor, M. P. 2004. Setting up milestones: Sneath on Adanson and Mayr on Darwin. In Williams, D. M. & Forey, P. L. (eds). Milestones in Systematics. The Systematic Association Special Volume Series 67. CRC Press, Boca Raton, London: pp. 1–17.
- Yoon, C. K. 2009. Naming nature. The clash between instinct and science. Norton, New York, London.
- Zachos, F. 2009. Gene trees and species trees – mutual influence and interdependences of population genetics and systematics. – Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 47 (3): 209–218.
- Zachos, F. & Hößfeld, U. 2006. Adolf Remane (1898–1976) and his views on systematics, homology and the Modern Synthesis. – Theory in Biosciences 124: 335–348.