



MAX-PLANCK-GESELLSCHAFT

Um das Leben in einem Wassertropfen zu erkunden, müssen wir uns entweder selbst verkleinern oder aber die Welt des Allerkleinsten – den Mikrokosmos – vergrößern. Da ersteres eine Wunschvorstellung ist, bleibt nur der Blick durch das Mikroskop: Eine unerwartete Vielfalt von Organismen begegnet uns hier – Rädertierchen, Wurzelfüßer, Schraubenalgen, Augenflagellaten, Wasserflöhe etc.. So ungewöhnlich wie ihre Namen, so ungewöhnlich auch ihre Strategien zur Orientierung, Fortbewegung, Fortpflanzung und Nahrungsaufnahme. Der Wasserfloh beispielsweise

kannte der britische Wissenschaftler J. Green, dass es sich um ein und dieselbe Art handelt. Die morphologischen Unterschiede ließen sich darauf zurückführen, dass die eine Form einem See mit Fischbesatz entnommen worden war, während die andere Form aus einem fischfreien Gewässer stammte. Offensichtlich handelt es sich bei diesen phänotypischen Veränderungen um eine Art Verteidigungsmechanismus, denn insbesondere junge Fischstadien – aber auch andere Räuber wie Insektenlarven – können derart bewehrte Wasserflöhe nicht gut ergreifen.

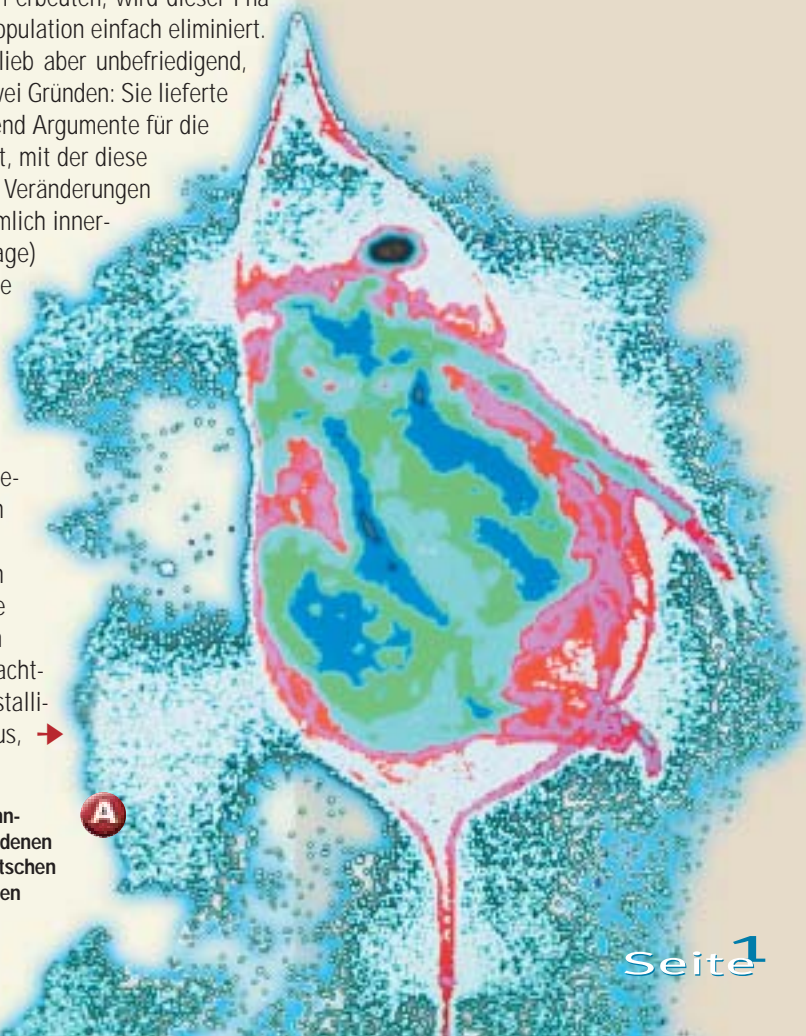
Unterwegs im Mikrokosmos – warum für Wasserflöhe Helmpflicht gilt

hat seinen Namen aufgrund seiner hüpfenden Bewegungsart, die durch ruckartige Schläge der Antennen und das Abschweben der Tiere mit ausgebreiteten Antennen während der Schlagpausen bedingt ist. Er gehört zu den sogenannten Blattfußkrebse, die in Mitteleuropa mit etwa 90 Arten nahezu jede Form von Wasseransammlung besiedeln – tiefe Seen ebenso wie Pfützen. Diese millimetergroßen Krebstierchen weiden den Aufwuchs von Wasserpflanzen ab, filtrieren Plankton, sieben Detritus aus, durchwühlen den Bodenschlamm oder gleiten an der Unterseite des Wasserspiegels entlang. Sie spielen eine wichtige Rolle als Fischnahrung und machen kleinere Algen und Plankton für Fische nutzbar. Damit sind sie ein unverzichtbares Glied in der Nahrungskette von Süßwassersystemen.

WASSERFLÖHE RÜSTEN AUF

1912 beschrieb der Zoologe V. Brehm eine Wasserflohart und gab ihr den Namen *Daphnia monacha*. Über 50 Jahre lang blieben die Wissenschaftler der Meinung, diese Art sei mit Sicherheit eine völlig andere als der afrikanische Wasserfloh *Daphnia lumholtzi*. Während *D. lumholtzi* nämlich einen „Helm“ sowie einen Schwanzstachel trug (Abb. A), war *D. monacha* unbehelmt. Erst 1967 er-

Hinter dem Phänomen, dass in einem Gewässer mit entsprechendem „Feinddruck“ nur Wasserflöhe mit Helm anzutreffen sind, schien also ein simpler Selektionsmechanismus zu stecken: Da die Räuber nur Wasserflöhe ohne Helm erbeuten, wird dieser Phänotyp aus der Population einfach eliminiert. Die Erklärung blieb aber unbefriedigend, und zwar aus zwei Gründen: Sie lieferte weder hinreichend Argumente für die Geschwindigkeit, mit der diese phänotypischen Veränderungen stattfanden (nämlich innerhalb weniger Tage) noch gab es eine gleichzeitige Veränderung der Genotypfrequenzen (d. i. das Verhältnis, mit dem verschiedene Genotypen innerhalb einer Population auftreten). Neue Konzepte waren gefragt. In den achtziger Jahren kristallisierte sich heraus, →



► Der Helm, durch die weiße Färbung als besonders durchsichtig gekennzeichnet, und der Schwanzstachel sind Verteidigungsmechanismen, mit denen sich *Daphnia cucullata* (eine der häufigsten Wasserfloharten in norddeutschen Seen) vor räuberischen Mückenlarven schützt. Die am Computer erzeugten Farben spiegeln Unterschiede in der optischen Dichte wieder.

→ dass die beschriebenen Umwandlungen tatsächlich nur auf phänotypischer Ebene ablaufen und durch chemische Signalstoffe im Wasser ausgelöst werden, ohne dass ein direkter Kontakt von Räuber und Beute notwendig ist.

Ökologen und Evolutionsbiologen sprechen von **phänotypischer Plastizität** und meinen damit die Fähigkeit eines Organismus, in Abhängigkeit von den jeweiligen Umweltbedingungen verschiedene Phänotypen auszubilden. Das können morphologische Änderungen – wie die Bildung einer Helmstruktur – sein, aber auch Verhaltensänderungen. In der Regel werden diese Änderungen wieder rückgängig gemacht – und das hat seinen Grund: Phänotypische Plastizität beinhaltet nicht nur einen Nutzen-, sondern auch einen Kostenfaktor. So kann das zusätzlich in morphologische Strukturen investierte Material z.B. für die Reproduktion fehlen. Bisher ist es den Wissenschaftlern jedoch nicht gelungen, diesen Kostenfaktor (z.B. als geringere Ei-Zahlen) direkt nachzuweisen.

NUR WEIBCHEN UND ALLE GEKLONT

Eine flexible Anpassung an die jeweiligen Lebensbedingungen sollte vor allem dann Vorteile bieten, wenn die Umwelt sehr variabel ist und Feinde mit sehr unterschiedlichem Fressverhalten vorhanden sind. Der Wasserfloh scheint deshalb ein geeigneter Modellorganismus zu sein, um dieses Phänomen zu untersuchen; denn im Ökosystem See gibt es eine ganze Reihe von Räubern, die ihm nach dem Leben trachten.

Wasserflöhe pflanzen sich **parthenogenetisch** fort. Die Weibchen produzieren diploide (den doppelten Chromosomensatz enthaltende) Subitan- oder Jungferneier, aus denen

wiederrum Weibchen hervorgehen. Weil auf diesem Wege keine Gene vermischt werden, sind alle Nachkommen mit ihren Müttern identisch – diese klonen sich quasi selber, und das mit einer ungeheuren Geschwindigkeit: Ein Weibchen produziert über einen Lebenszeitraum von maximal zwei Monaten alle drei Tage bis zu zwanzig Junge, die ihrerseits nach sechs Tagen fortpflanzungsfähig sind. Innerhalb weniger Wochen kann eine solche Population auf über tausend Individuen anwachsen. Unter bestimmten Außenbedingungen (z. B. Übervölkerung) werden einige Eier in männliche Richtung umgestimmt (die Geschlechtsbestimmung erfolgt phänotypisch; Geschlechtschromosomen spielen keine Rolle). Andere – meist sich verschlechternde – Umweltfaktoren lösen die Bildung haploider (den einfachen Chromosomensatz enthaltende) Dauer- oder Wintererier aus. Sie müssen vor ihrem Eintritt in den Brutraum befruchtet werden, andernfalls gehen sie zugrunde. Die Dauereier sind durch Hüllen besonders geschützt und entwickeln sich erst nach Ablauf einer Ruheperiode, die Wochen bis Jahre dauern kann (**Abb. B**). Aus ihnen schlüpfen ausnahmslos Weibchen, die im Frühjahr und nach Trockenperioden durch unbefruchtete Jungferneier wieder neue Generationen von Weibchen erzeugen.

Aufgrund dieser Fortpflanzungsweise gibt es in einer Population von Wasserflöhen immer eine Vielzahl von Individuen, die einen bestimmten Genotyp repräsentieren. Das ist eine wesentliche Voraussetzung für genetische Untersuchungen, und macht den Wasserfloh zu einem idealen Untersuchungsobjekt vor allem in der ökologischen Genetik.

Nun müssen noch geeignete Versuchsbedingungen hergestellt werden. Freilandexperimente sind schwierig, weil sie sich kaum unter identischen Bedingungen wiederholen lassen:

Wenn
Öko-



C ▲ Durchführung eines Freilandexperiments an einem norddeutschen See.

logien ein Experiment an einem See durchführen wollen, können sie nicht nebenher einen Kontrollversuch starten, schließlich gibt es keine zwei völlig gleichen Seen. Wird der Kontrollversuch zeitlich verschoben durchgeführt, zum Beispiel in einem anderen Jahr, dann sind in der Regel die klimatischen Bedingungen nicht mehr dieselben. Ein Kompromiss besteht darin, große Plastiksäcke in den See zu hängen, die mit den zu untersuchenden Organismen gefüllt sind. So kann man in einem See viele Versuche parallel laufen lassen (**Abb. C**). Doch auch hier bleiben die experimentellen Möglichkeiten beschränkt, da die physikalischen und klimatischen Faktoren nicht gezielt durch die Wissenschaftler beeinflusst werden können.

TÜRME FÜR DIE WISSENSCHAFT

Der Ausweg ist, mit röhrenförmigen Wassertanks, so genannten Planktontürmen, die Wassersäule eines Sees an Land zu simulieren. Mit einer Höhe von etwa zehn Metern und einem Durchmesser von rund drei Metern stehen die größten Planktontürme (auch Mesokosmen genannt) an der Dalhousie-Universität im kanadischen Halifax sowie am Scripps-Institut in La Jolla, Kalifornien. Die zwei Planktontürme des Max-Planck-Instituts für Limnologie in Plön überragen ihre Pendanten in Nordamerika noch mal um anderthalb Meter, haben aber nur einen Innendurchmesser von 86 Zentimetern (**Abb. D**). Anders als die Türme in Kanada und den USA umgibt am Plöner Institut eine doppelte Wand aus wärmeleitendem Edelstahl die

◀ Weibliche Daphnien stoßen ein sattelförmiges Gebilde (Ephippium) ab, daß sich über dem Brutraum auf ihrem Rücken gebildet hat. Dieses enthält zwei Dauereier, die durch zweigeschlechtliche Fortpflanzung entstanden sind. Das Ephippium kann Jahrzehnte unter ungünstigen Umweltbedingungen überdauern, bevor aus den Eiern neue Daphnien schlüpfen.

B

Wassersäulen; dazwischen fließt – wie bei einem Heizkörper – das temperierte Kühlmittel. Die Doppelwand ist senkrecht in 22 Kühlsegmente unterteilt. Die Max-Planck-Wissenschaftler können also alle 50 Zentimeter eine andere Temperatur einstellen. Das angelegte Temperaturprofil wird computertechnisch überwacht. Außen sind die Röhren dick isoliert, da der untere Teil der Wassersäule wie in einem natürlichen See ständig bei 4°C gehalten werden muss. Über Rohr- und Spritzenkanülen-Durchführungen lassen sich aus jedem Kühlsegment Wasserproben entnehmen bzw. chemische Stoffe, Algen etc. zuführen (Abb. E). Jeder Turm hat acht Beobachtungsfenster, so dass sich Bewegungen größerer Organismen in allen drei Dimensionen verfolgen und aufzeichnen lassen. Auch die Lichtverhältnisse in den Türmen sind regulierbar – mit künstlichen Lichtquellen können Dämmerung, Sonnenauf- und Sonnenuntergang simuliert werden.

ABTAUCHEN BEI GEFAHR

In den Planktontürmen herrschen quasi Umweltbedingungen nach Maß. Verhaltensänderungen von Wasserflößen lassen sich hier sehr gut untersuchen. Viele Zooplankter, so auch der Wasserfloh, halten sich tagsüber im dunklen, kalten Tiefenwasser von Seen auf, um dem Fraß durch Fische zu entgehen. Als optisch orientierte Räuber jagen Fische bevorzugt in den oberflächennahen Wasserschichten, in denen ausreichende Sichtbedingungen herrschen. Die Zooplankter kommen erst nachts wieder ins Oberflächenwasser, um Algen etc. abzuweiden. Die Kopplung dieses Wanderverhaltens an die Tagesperiodik ist sinnvoll, denn auch die Ausweichstrategie hat ihren Preis: Das Abtauchen in die Tiefen des Sees führt die Wasserflöße in nahrungsrärmere Regionen. Darüber hinaus hemmt die niedrigere Temperatur in den tieferen Wasserschichten die Entwicklung ihrer Eier und damit die Reproduktionsrate. Die **tagesperiodische Vertikalwanderung** wird – entgegen ursprünglicher Annahmen – nicht allein durch die relative Änderung der Lichtintensität gesteuert. Tatsächlich reagieren Wasserflöße wie *Daphnia hyalina* auf die Lichtänderung nur mit Wanderung, wenn sie durch einen von den Fischen abgegebenen chemischen Stoff, einem so genannten **Kairomon**, dazu motiviert wurden (Abb. F). Je mehr Fische Plankton jagen, desto höher ist die Konzentration dieses Signalstoffs im Wasser, und desto ausgeprägter ist auch das Wanderverhalten. Die Vielfalt der beobach-

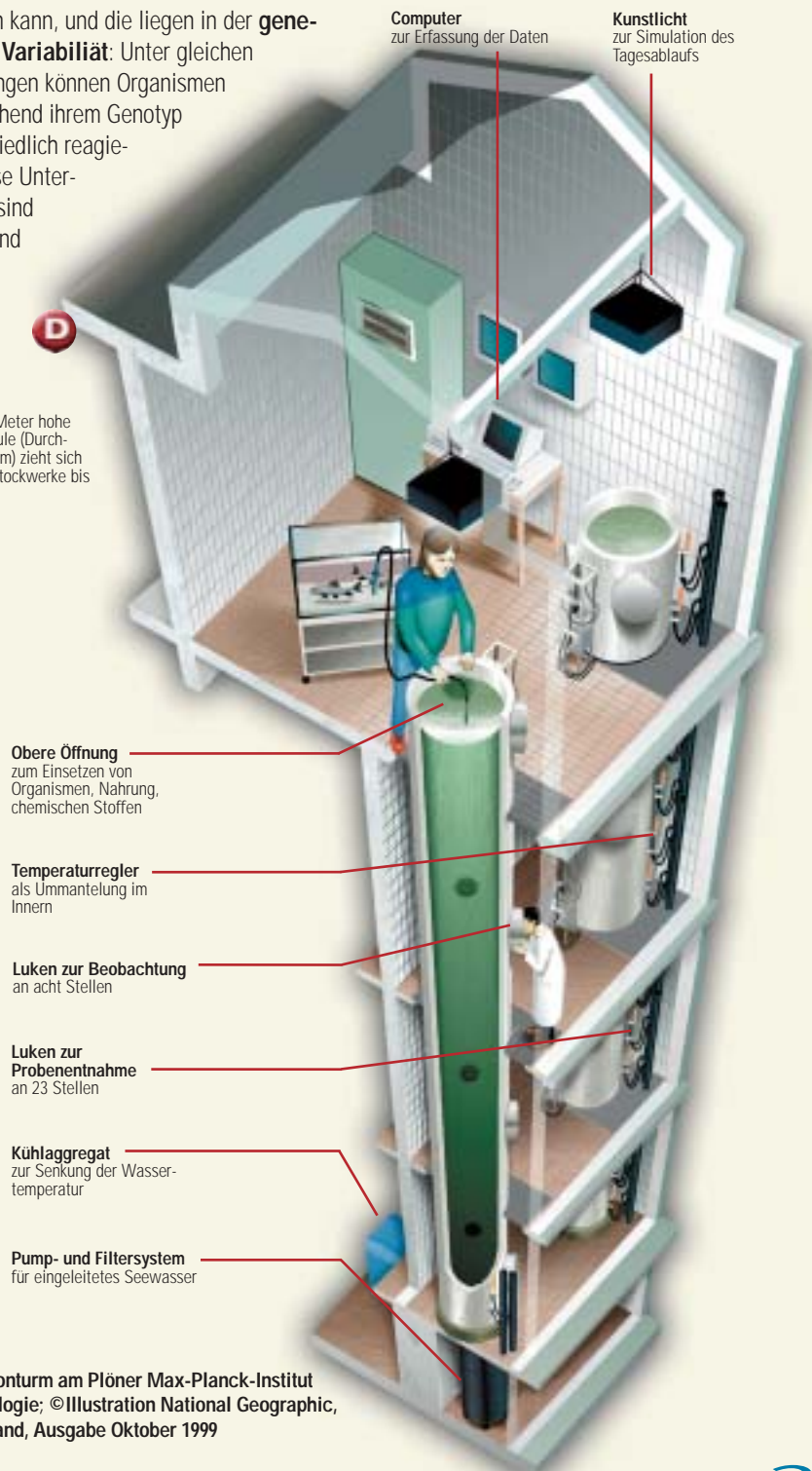
teten Reaktionen und der reagierenden Organismen weist auf eine große Zahl von Kairomonen hin. Doch bis jetzt kennen die Wissenschaftler weder ihre chemische Zusammensetzung noch den Mechanismus, mit dem aquatische Organismen diese Signalstoffe wahrnehmen.

NEUE TYPEN SICHERN DAS ÜBERLEBEN

Es gibt noch weitere Gründe, warum die Reaktion auf ein Kairomon unterschiedlich ausfallen kann, und die liegen in der **genetischen Variabilität**: Unter gleichen Bedingungen können Organismen entsprechend ihrem Genotyp unterschiedlich reagieren. Diese Unterschiede sind erblich und damit

auch dem **Selektionsdruck** in der Evolution ausgesetzt. Im Plöner Max-Planck-Institut haben die Forscher um Winfried Lampert diese Annahme experimentell überprüft. Ein Daphnien-Klon, dessen Individuen nie dem Fraßdruck durch Fische ausgesetzt war, muss nicht „auf Tauchstation gehen“. Im Experiment zeigt er deshalb auch keine Vertikalwanderung. Ein anderer Klon, der aus einem See stammt, wo er mit Fischen koexistierte, weicht dagegen in die Tiefe aus, wenn das entsprechende Kairomon →

Der Turm
Eine 11,20 Meter hohe Edelstahlsäule (Durchmesser 86 cm) zieht sich durch vier Stockwerke bis zum Dach



► Planktonturm am Plöner Max-Planck-Institut für Limnologie; © Illustration National Geographic, Deutschland, Ausgabe Oktober 1999

mon vorhanden ist. Was passiert nun, wenn man die beiden Klone mischt und einen Fisch dazu setzt? Bereits nach wenigen Stunden sind die Genotypfrequenzen von 50:50 nach 90:10 zugunsten des Klons verschoben, der in tiefere Wasserschichten abtaucht. Im Kontrollturm ohne Fisch bleibt das Verhältnis 50:50 erhalten. Für die Wissenschaftler ein deutliches Zeichen dafür, dass wandernde Genotypen in Anwesenheit von Fischen einen Selektionsvorteil haben.

Veränderungen in der Zusammensetzung des Genpools einer Population sind der erste Schritt zur evolutionären Veränderung einer Art. Die Forscher nennen die Selektion aus einer vorhandenen Variabilität, also aus einer Mischung von Typen, **Mikroevolution**. Da sich Umweltbedingungen räumlich und zeitlich ändern, bleiben die Selektionsfaktoren jedoch nicht konstant, und damit haben immer wieder andere Genotypen einen Fitnessvorteil.

STRESS BESCHLEUNIGT MIKROEVOLUTION

In den sechziger Jahren zeigten sich im Bodensee erste Symptome einer „Überdüngung“ durch Abwassereinleitung. Um 1980 war der Höhepunkt seiner Eutrophierung mit einer Massentwicklung von Algen erreicht; dann endlich begannen die aufwendigen Sanierungsmaßnahmen zu greifen, die den See bis heute wieder in einen guten Zustand gebracht haben. Den Wasserflöhen machen schon ge-

ringe Konzentrationen der toxischen, d.h. giftigen Blaualgen (Cyanobakterien) zu schaffen – sie wachsen schlecht oder sterben sogar. Im Laufe der durch den Menschen ausgelösten Eutrophierung des Bodensees wurden jedoch ganz offensichtlich Genotypen von *Daphnia* angereichert, die weniger empfindlich gegen diese toxischen Mitbewohner waren.

Wie lässt sich eine solche Anpassung im Freiland nachweisen? Das Problem besteht darin, dass die Forscher die Genotypen, die vor der Umweltveränderung gelebt haben, quasi „posthum“ nicht mehr physiologisch untersuchen können. Allerdings gibt es einen Trick, mit dem sich das Problem umgehen lässt: Wasserflöhe produzieren, wie bereits erwähnt, Dauereier, die in eine feste Schale eingeschlossen sind und im Sediment des Sees abgelagert werden. Hier können sie relativ lange überleben. Der Bodensee hat ein regelmäßiges Sediment, dessen einzelne Schichten sich gut datieren lassen. In ihrem Labor in Plön isolierten die Max-Planck-Forscher aus Sedimentkernen des Bodensees Dauereier von bekanntem Alter. Und – was noch viel spannender war – es gelang ihnen, aus diesen Dauereiern Wasserflöhe heranzuzüchten, die bis zu 40 Jahre im Sediment geruht hatten. Die Wissenschaftler besaßen jetzt Populationen von *Daphnien*, die vor der Eutrophierung des Sees, während ihres Höhepunkts und danach gelebt hatten. Diese wurden genetisch untersucht und ihre Widerstandsfähig-



▲ Ein Wissenschaftler entnimmt eine Probe aus dem Planktonturm. Links sieht man die regelmäßig angeordneten Probenentnahmestellen, in der Mitte eines der Beobachtungsfenster.

keit gegenüber Blaualgen getestet. Dazu mischten ihnen die Forscher geringe Mengen eines Cyanobakteriums ins Futter, das 1972 aus dem Bodensee isoliert worden war und das das Lebergift Microcystin-LR enthält.

Es zeigte sich, dass die *Daphnien*-Population des Sees vor der Eutrophierung eine große genetische Variabilität aufwies, was ihre Empfindlichkeit gegen die toxischen Blaualgen anbelangte. Einige Genotypen wurden durch die Blaualgen stark im Wachstum gehemmt, andere aber nur wenig. Während der Eutrophierung verschwanden die empfindlichen Genotypen, und die widerstandsfähigeren reichernten sich im See an. Innerhalb eines Jahrzehnts passte sich die Art an die neuen Bedingungen an – und sicherte damit ihr Überleben.

Wasserflöhe setzen einen Helm auf und legen sich einen Schwanzstachel zu: sie werden zu „Tiefseetauchern“ oder verfallen quasi in einen Langzeitschlaf, auf das bessere Zeiten kommen; sie können auf Veränderungen ihrer Umwelt innerhalb von Stunden, Tagen oder Jahren reagieren – bei ihrer Forschungsreise in den Mikrokosmos ist es den Wissenschaftlern gelungen, bisher unbekannte Strategien dieses kleinen Aquanauten zu enttarnen und jene Gesetzmäßigkeiten zu entschlüsseln, die Grundlage für ökologische Fitness und Evolution sind.

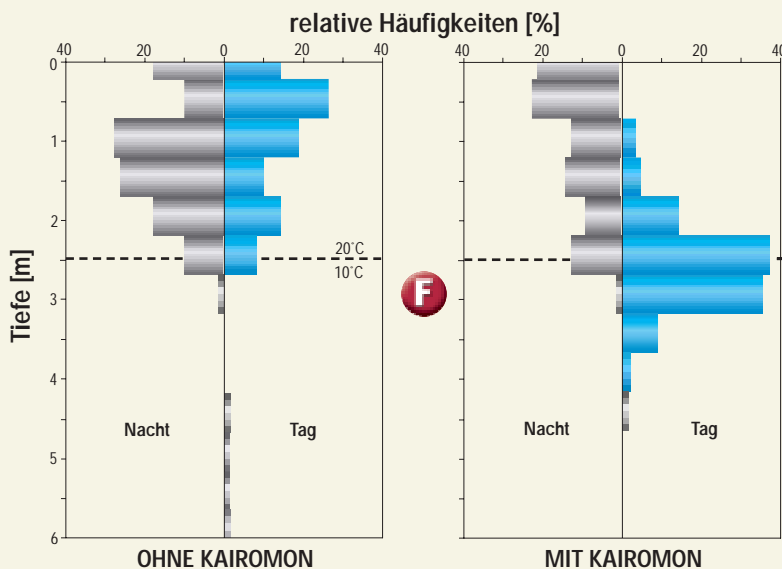
Schlagwörter: phänotypische Plastizität, parthenogenetische Fortpflanzung, tagesperiodische Vertikalwanderung, Kairomon, genetische Variabilität, Selektionsdruck, Mikroevolution

Lesempfehlungen: Winfried Lampert, Ulrich Sommer, Limnökologie, 2. Aufl., Georg Thieme Verlag Stuttgart, 1999

DIE „MAX“-REIHE

auch unter www.max-reihe.mpg.de

BIOMAX, GEOMAX und TECHMAX erscheinen jeweils zweimal im Jahr und berichten über aktuelle Forschungsergebnisse aus den Max-Planck-Instituten vor allem für Lehrer und Schüler. Weitere Exemplare können unter folgender Adresse kostenlos bestellt werden:



▲ Auslösung der tagesperiodischen Vertikalwanderung von *Daphnia hyalina* in den Planktontürmen des Pionier Max-Planck-Instituts durch Zugabe eines Kairomons. Die Balken geben den relativen Anteil der Population an, der sich bei Tag oder Nacht in einer bestimmten Wassertiefe aufhält. Das Wasser oberhalb der Temperatursprungschicht (horizontale Linie) zirkuliert in beiden Türmen durch ein externes Aquarium, das nur in einem Fall Fische enthält.