

Eine „verlorene Welt“ in Ostafrika

Die kuriosen Schnecken des Tanganjika-Sees

„Schnecken-Schlaraffenland!“, schießt es mir durch den Kopf, kaum bin ich wenige Meter hinabgetaucht in diesen tropischen See mit seinem kristallklaren Wasser. Unter mir breiten sich massive Felsbrocken entlang eines flachen Abhangs aus. Sie sind sämtlich bedeckt von einem dünnen Überzug aus Algen und anderem Aufwuchs. Im feinen Sedimentfilm darüber hinterlassen daumengroße Schnecken ihre Spur, als sie grasend darüberkriechen. Überall entdecke ich plötzlich Schnecken; es wimmelt geradezu von diesen Weichtieren mit der harten Schale, sobald das Auge gelernt hat, sie im lichtdurchfluteten Blau auszumachen. Wahrlich, dieser See muss das Paradies für Süßwasserschnecken sein.

Mir fallen vor allem die großen und stark skulptierten Schalen der *Lavigeria* auf, die meist an und auf den Steinen sitzt, ebenso *Spekia*; sie kriechen gern bis hinauf in die schmale Strandzone und sind bereits knapp unterhalb des Wasserspiegels zu finden. Etwas weiter, im weichen Schlamm zwischen tiefer gelegenen Felsbrocken, entdecke ich dann *Paramelania grasilabris*. Doch auch viele kleine Schnecken mit abgerundetem Gehäuse wie *Reymondia* oder *Bridouxia* finden sich zuhauf.

Innerhalb kürzester Zeit begegne ich auf meinem Tauchgang im Tanganjika-See mehr Schneckenarten, als heute in ganz Mitteleuropa in sämtlichen Seen zusammen zu finden sind, von einem einzelnen See etwa in der Holsteinischen oder Märkischen Schweiz ganz zu schweigen. Mehr noch: Diese Weichtiere, die dort unter mir durch das schlammige Sediment des Tanganjika-Sees kriechen oder sich an Felsen hochziehen, haben Schalen, mit denen sie eher an Meeresschnecken erinnern als an Formen, die wir ansonsten aus Süßwasserseen kennen. Und schließlich: Nirgendwo anders auf der Erde gibt es diese eigenartigen Schneckenarten; sie leben, wie wir inzwischen wissen, ausschließlich hier im Tanganjika-See. Das Paradies gibt es nur einmal.

Dass jede dieser Tanganjika-Schnecken tatsächlich eine eigene Art ist und daher eine ganz eigene Evolution durchlaufen hat, ist eines der Rätsel, das mich vor einem Jahrzehnt erstmals an diesen ostafrikanischen See

brachte. Damals wie heute beschäftigt mich die Frage: Warum gibt es derart viele Arten – etwa von Süßwasserschnecken? Und warum leben viele von ihnen ausgerechnet in diesem See? Tatsächlich, so wissen wir inzwischen, ist der Tanganjika-See in vielerlei Hinsicht eine ganz eigene, eine buchstäblich von der Zeit „vergessene Welt“. Doch so einmalig seine Lebewelt ist, gerade dieser See kann uns vieles über die Natur im Allgemeinen erzählen.

Große und alte Seen sind – ebenso wie ozeanische Inseln und isolierte Bergplateaus – evolutionäre Mikrokosmen, in denen sich die Arbeitsweise der Evolution, also die Entwicklung und Veränderung der Lebewesen, gleichsam gebündelt wie unter einem Brennglas beobachten lässt. Insuläre Lebensräume sind so etwas wie natürliche Laboratorien, in der Biologie heute zu Augenzeugen der Evolution werden. Denn die komplexen Phänomene der Natur, wie etwa die Entstehung von Arten und ihre Anpassungen, lassen sich am besten exemplarisch, mithilfe von ausgewählten Modellorganismen, studieren. Oft hat sich in diesen Werkstätten der Natur eine ganz eigene Tier- und Pflanzenwelt entwickelt, denn große und tiefe Seen wie der Tanganjika-See bieten beides: die nötige Abgeschlossenheit und eine vielfältige Umwelt, die eine eigenständige Entwicklung erlaubt.

Neben den Buntbarschen aus der Fisch-Familie der Cichliden stellen die eigenartigen Schnecken des Tanganjika-Sees tatsächlich eine ideale Modellgruppe dar, um vor Ort Evolution in Aktion zu untersuchen. Unsere Studienobjekte sind dabei eine als Kronenschnecken bezeichnete Gruppe dieser Süßwasser-Gastropoden (Schnecken, eigentlich „Bauchfüßer“). Zum verwandtschaftlichen Umfeld der Familie Thiaridae gestellt, sind diese Schnecken weltweit in den Tropen in allen limnischen Gewässern verbreitet – vom Brackwasser der Flüsse über breite Tiefland-Ströme bis hinauf in die Quellregionen kleiner Urwaldbäche; sie kommen sogar auf abgelegenen Inseln im Südpazifik wie etwa auf dem Bismarck-Archipel und auf Fidschi vor. Ihre Besonderheit: In einigen Tropenseen der Erde – so etwa in Ostafrika oder auf der indonesischen Insel Sulawesi – haben sie Artenschwärme mit mehreren Dutzend nur dort lebender Arten hervorgebracht.

Sie sind damit ideale Studienobjekte, um Phänomene so genannter „adaptiver Radiationen“ detailliert zu untersuchen. Darunter verstehen Evolutionsbiologen die schnelle, anpassungsbedingte Auffächerung von eng miteinander verwandten Arten, die sämtlich im selben Lebensraum vorkommen, den sie sich fein aufgeteilt haben. Dank vieler Studien vor Ort an den jeweiligen Seen, aber auch in unserem Forschungslabor am Museum für Naturkunde in Berlin haben uns diese Schnecken inzwischen wichtige

Einblicke in die Vorgänge bei der Entstehung neuer Arten und in die dafür verantwortlichen Mechanismen vermittelt. Wir wissen inzwischen, dass neben einer räumlichen Trennung (die nötig ist, um entstehende Arten voneinander zu isolieren) vor allem ökologische Faktoren eine wichtige, vielleicht sogar die wichtigste Rolle spielen. Denn um erfolgreich in einer von der Konkurrenz und von Feinden gleichsam umstellten Umwelt zu überleben, müssen sich die Schnecken immer wieder neu anpassen und ökologisch feiner einnischen als ihre Vorfahren.

Bevor wir unsere Forschungen an den Kronenschnecken begannen, war man stets davon ausgegangen, dass sämtliche Schnecken im Tanganjika-See selbst entstanden waren. Ob das tatsächlich so ist, versuchen wir mit verschiedenen Methoden zu ergründen.

Heute sind sich viele Evolutionsbiologen darüber einig, dass die Artenfülle – die Biodiversität etwa von Schnecken oder von Buntbarschen und anderen Lebewesen in diesem See – das Ergebnis einer parallel verlaufenden adaptiven Radiation und Artenbildung ist. Diese Artenbildung (auch Speziation genannt) findet unter örtlich wechselnden ökologischen Bedingungen statt und wird von raschen Anpassungsprozessen begleitet. Durch diesen Prozess haben sowohl unsere See-Schnecken als auch die Buntbarsche im zuvor unbesetzten Lebensraum nach und nach alle möglichen ökologischen Nischen verwirklicht (streng genommen sollten auch Biologen nicht davon sprechen, dass ökologische Nischen „besetzt“ werden; denn eine so genannte ökologische Nische besteht keinesfalls als räumliche Einheit, sondern entsteht erst durch das Zusammenwirken von Umweltfaktoren mit jenen Eigenschaften, die das Tier selbst mitbringt).

Das Resultat solch einer Einnischung beim Prozess der adaptiven Radiation ist eine auf vergleichsweise begrenztem Raum und noch dazu in geologisch kurzer Zeit entstehende Formenvielfalt. Die Tiere, die sich dabei entwickeln, können derart unterschiedlich aussehen oder ökologische Aufgaben wahrnehmen wie in anderen Lebensräumen sonst nur viele verschiedene, in systematischer Hinsicht nicht nahe miteinander verwandte Familien oder gar Ordnungen.

Die eigenartigen Schnecken bilden im Tanganjika-See einen der wohl spektakulärsten Artenschwärme unter Tieren überhaupt. Sie haben zahlreiche Besonderheiten hervorgebracht, von denen sicherlich am anschaulichsten die vielen verschiedenen Gebisstypen sind, die wir bei Studien an den Zungen unserer Schnecken festgestellt haben. Dazu muss man wissen: Schnecken besitzen als Besonderheit eine Art Reibezunge im Mund, die Ra-

dula, auf der mikroskopisch kleine Zähnchen sitzen. Seit langem nutzen Weichtierkundler diese Radulazähne als systematisches Merkmal, um die Verwandtschaftsverhältnisse einzelner Schneckengruppen zu klären. Auch einzelne Formen von Süßwasserschnecken grenzen sich deutlich durch die Details ihrer Radula ab. Durch Aufnahmen mit dem Rasterelektronenmikroskop gelang es uns beispielsweise, Arten der eigentlichen Familie Thiaridae von solchen etwa der im Mittelmeerraum verbreiteten Familie Melanopsidae oder jener der afrikanisch-asiatischen Paludomidae zu unterscheiden. Auch zwei andere Familien verwandter Süßwasserschnecken – die nordamerikanischen Pleuroceriden und die auf den Südkontinenten verbreiteten Pachychiliden – haben jeweils charakteristische Radulae. Sobald wir ein rasterelektronenmikroskopisches Bild der Radula einer dieser Schnecken haben, ist eine Verwechslung kaum mehr möglich.

Allein die Schnecken des Tanganjika-Sees spielen da nicht so recht mit. Zwar haben sie genug charakteristische Merkmale in ihren Radulazähnen (wie übrigens auch in ihrer übrigen Anatomie), die sie eindeutig als Verwandte von *Paludomus* ausweisen, doch bei den rund 36 Arten aus dem See, die ich bislang genauer untersuchen konnte, fand ich ein verblüffend breites Spektrum unterschiedlicher Radulaformen mit stets anders gestalteten Zähnchen. Mittlerweile kann ich, ähnlich wie andere Forscher dies anhand der Schale tun, allein anhand des Gebisses der Schnecken einzelne Gattungen, ja sogar bestimmte Arten eindeutig identifizieren. Dies gelingt sogar, wenn wir die Schale oder andere Merkmale zuvor gar nicht gesehen haben.

Im Laufe unserer Studien wurde dabei ein Muster erkennbar, so dass wir heute in der Lage sind, aufgrund der Radula (aber auch vieler weiterer Merkmale) bestimmte Arten und Gattungen von Tanganjika-Schnecken gemeinsam zu gruppieren. Umgekehrt haben einige andere Schnecken des Sees derart bizarre Radulaformen ausgebildet, dass diese sie sofort als etwas eigenes ausweisen; sie müssen als ganz einmalige Entwicklungen gelten.

Obgleich viele ökologische Detailstudien dazu vor Ort am See noch ausstehen, vermuten wir, dass bei einzelnen Schnecken die besonderen Anpassungen in der Radulaform und der Gestalt der Zähnchen mit einer Spezialisierung auf jeweils einen anderen Bereich im Nahrungsangebot des Sees zusammenhängen. So ernähren sich etwa die Tanganjika-Schnecken *Spekia* und *Stormsia*, die im oberen Uferbereich auf felsigem Untergrund zu finden sind, mit Vorliebe von Algen. Sie haben zu regelrechten Schabern umgestaltete Radulazähne. Dagegen kehren *Paramelania* und auch *Tiphobia*, die

beide auf Weichsubstrat in tieferen Wasserschichten leben, ihre Nahrung auf Schlammgrund mit feinen, weit ausladenden Radulazähnchen zusammen.

Ebenso wie die Fischfauna der Seen im Ostafrikanischen Graben zeichnet sich die Weichtier-Fauna mit rund 70 % durch einen hohen Grad an Endemismen aus (sie sind nur dort verbreitet). Von den 24 aus Afrika bekannten Gattungen im näheren verwandtschaftlichen Umfeld unserer Seeschnecken kommt die überwiegende Mehrzahl ausschließlich im Tanganjika-See vor. Insgesamt sind 17 Gattungen aus dem See selbst beschrieben, viele davon mit nur einer einzigen Art. Solche Gattungen werden daher von Biosystematikern gern als *monotypisch* bezeichnet; ihre große Zahl kann als weiterer Beleg für die extreme Spezialisierung dieser Seefauna gelten.

Einer der wichtigsten Befunde unserer Studien ist, dass alle untersuchten Schnecken des Tanganjika-Sees eng miteinander verwandt sind und tatsächlich von nur einem einzigen Vorfahren abstammen. Vor allem die aufwändigen molekulargenetischen Studien haben uns nach jahrelanger Arbeit gezeigt, dass der Artenschwarm *monophyletisch* ist, dass also sämtliche Mitglieder auf eine einzige, nur ihnen gemeinsame Wurzel zurückgehen.

Wie für die übrigen Faunenelemente im See auch, haben viele Forscher lange angenommen, dass unsere Schnecken einst ihren Ursprung im Tanganjika-See selbst hatten. Vor allem meine amerikanische Kollegin Ellinor Michel hat dies über ein Jahrzehnt ihrer Forschungen immer wieder betont. Sie vermutete wie alle anderen Forscher, dass es erst im See zur Radiaton des Artenschwarms gekommen ist, nachdem ihn ein Urahn aller dieser Schnecken besiedelt hatte.

Doch unsere jüngsten molekulargenetischen Analysen stützen jetzt eine andere Schlussfolgerung. Statt davon auszugehen, dass diese eigenartigen Schnecken erst im See selbst entstanden, nachdem er ein einziges Mal besiedelt wurde, sind wir inzwischen der Ansicht, dass viele der Schnecken, die heute im See leben, bereits in den Flüssen oder anderen, früheren Seen in Afrika vorkamen – und zwar lange bevor der Tanganjika-See in Ostafrika entstand.

Eine spektakuläre Überraschung erlebten wir bei der Auswertung dieser molekulargenetischen Studien, nachdem wir endlich die genetische Information auf einzelnen Fragmenten der Erbsubstanz der Tanganjika-Schnecken untereinander vergleichen konnten. Durch einen Abgleich der Sequenzen von zwei verschiedenen Gen-Abschnitten gelang es, einen Stammbaum zu erstellen und dessen Zweige mittels einer so genannten molekularen Uhr

zu datieren. Das Ergebnis hätte kaum überraschender sein können, als wenn plötzlich gemeldet worden wäre, dass irgendwo auf der Welt doch noch die seit 65 Millionen Jahren als ausgestorben geltenden Dinosaurier entdeckt worden sind! Ähnlich alt könnten die Evolutionslinien wenigstens einiger unserer afrikanischen Schnecken sein. Den bisherigen Berechnungen nach sind sie offenbar bereits sehr früh in den limnischen Lebensräumen Afrikas entstanden, vielleicht sogar schon zur Zeit der Dinosaurier. Auch wenn unsere bisherigen Verfahren zur Rekonstruktion noch zu unsicher sind, um sie wirklich einwandfrei als Zeitgenossen der Dinos zu belegen, so lässt sich doch glaubhaft machen, dass unsere Schnecken älter sind als der Tanganjika-See, in dem sie heute leben. Denn vermutlich haben ihre Vorfahren sehr früh, offenbar bereits in den Flüssen und Bächen des zentralafrikanischen Regenwaldes und in Anpassung an die dort herrschenden unterschiedlichen ökologischen Bedingungen, sehr verschiedene Schalen- und auch Radulaformen herausgebildet. Zumindest ihr genetisches Erbe weist sie als sehr alte Bewohner Afrikas aus.

Diese uralten Schneckenlinien wären normalerweise vermutlich irgendwann auch wieder ausgestorben, so wie etwa die Dinosaurier und die meisten anderen einstmalig lebenden Tiere. Auch unsere Schnecken wären ohne fossile Zeugnisse geblieben oder ohne andere Spuren zu hinterlassen, wenn sich vor mehr als etwa zwölf Millionen Jahren nicht in Ostafrika ein glücklicher Zufall ereignet hätte. Damals entstand im sich einfaltenden ostafrikanischen Grabenbruchsystem der Tanganjika-See. Dort, so unsere neue Hypothese, fanden die Schnecken eine Art evolutionäres Refugium, in dem sie bis zum heutigen Tag überdauern konnten, während sich die Welt um sie herum grundlegend änderte. Deshalb sehen wir in diesem See buchstäblich eine *verlorene Welt* wie im Roman von Sir Arthur Conan Doyle – und in unseren Süßwasserschnecken überlebende Zeugen aus einer fernen Vorzeit. Damit hätte sich zwar nicht jene ursprünglich bereits vor einem Jahrhundert vorgetragene Idee eines Relikt-Sees bewahrheitet, nach der der Tanganjika-See das Überbleibsel eines jurassischen Meeres sein sollte, aber eine Art Arche Noah stellt dieser riesige Süßwassersee sehr wahrscheinlich dennoch dar, wengleich auch eben für sehr alte afrikanische Schnecken, die sich dank seiner langen Existenz bis in unsere Zeit retten konnten.

Somit lassen unsere jüngsten Forschungen die Annahme zu, dass es sich bei diesen besonderen Schnecken um so etwas wie die Dinosaurier unter den limnischen Weichtieren handelt. Statt nur als Brutstätte einer besonderen Artengemeinschaft könnte der Tanganjika-See vielmehr als Reservoir

gedient haben; statt als ein biologischer „Hot Spot“ der Artenentstehung könnte er als Heimstatt anderswo längst ausgestorbener Schneckenformen fungiert haben.

Evolutionenbiologen interessiert im Zusammenhang mit der Radiation des Artenschwarms bei Schnecken im Tanganjika-See vor allem die Frage, wie denn nun eigentlich die einzelnen Arten entstanden sind. Lange Zeit hatte man angenommen, dass dafür eine Besonderheit in der Fortpflanzungsbiologie gerade jener Schnecken verantwortlich ist. Diese sollten angeblich vivipar sein, also lebende Junge gebären, statt Eier zu legen.

In der Tat ist das Lebendgebären eine Besonderheit der eigentlichen Familie der Thiaridae, der Kronenschnecken im engeren Sinne. Zudem lassen diese sich gewissermaßen als die Beuteltiere unter den Schnecken auffassen. Denn anders als die meisten Gastropoden, ob im Süßwasser oder im Meer, legen Thiariden ihre Eier nicht auf Pflanzen oder Steinen ab, sondern brüten ihre Jungen in einem speziellen Brutbeutel aus. Thiariden-Weibchen bringen also kleine kriechende Miniaturschnecken zur Welt. Es ist dies eine allgemein kaum beachtete, aber umso faszinierendere Besonderheit der eigentlichen Thiaridae, die mich seit meiner Doktorarbeit an diesen Schnecken besonders fasziniert hat.

Weil viele Forscher nun irrtümlicherweise die Tanganjika-Schnecken bislang stets den eigentlichen Thiariden zuordneten, glaubte man auch, dass die Viviparie – jenes Lebendgebären – ein wesentlicher Faktor für die spektakuläre Arten- und Formenvielfalt der Schnecken im Tanganjika-See sein könnte. Vor allem meine Kollegin Ellinor Michel und ihr Doktorvater Andy Cohen haben dies über ein Jahrzehnt bei jeder Gelegenheit propagiert. Doch wir brauchen uns mit ihrer These und der Frage, wie Viviparie und Biodiversität zusammenhängen, in diesem Fall nicht weiter zu befassen. Denn bei näherem Hinsehen stellte sich heraus, dass eine der wichtigsten Voraussetzungen für eine solche Annahme fehlt.

Bereits unsere ersten anatomischen Untersuchungen haben schnell ergeben, dass es sich bei den Tanganjika-Schnecken keineswegs um echte Kronenschnecken im engeren Sinne, also nicht um Vertreter der eigentlichen Thiariden handelt. Wie erwähnt sind es vielmehr Verwandte von *Paludomus* und *Cleopatra*, gehören also zur Familie der Paludomidae. Außerdem zeigte sich bei meinen Studien, dass nur die wenigsten Arten des Tanganjika-Sees tatsächlich lebendgebärend sind. Lediglich für drei Gattungen, nämlich *Lavigeria*, *Tiphobia* und *Tanganyicia*, ließ sich dies bisher nachweisen, wobei die beiden letztgenannten Gattungen aus nur je einer Art bestehen. Dage-

gen legen die Vertreter sämtlicher anderer thalassoider (meeresgleicher, von griechisch thalassos für Ozean) Gattungen und Arten des Sees Eier – ebenso wie die meisten Schnecken anderswo auch.

Eine Besonderheit allerdings hat uns bei den wenigen viviparen Vertretern besonders fasziniert und derart interessiert, dass wir ihr eine eigene Untersuchung widmeten. Unter allen Schnecken des Tanganjika-Sees besitzt nur das Weibchen von *Tanganyicia rufofilosa* einen Brutbeutel im Kopffuß. Dort, gleichsam in der Fußsohle des Tieres, wird ein besonderer Inkubationsraum ausgebildet, sobald das Weibchen trächtig wird; und dort im Fuß werden die Jungtiere dann auch über längere Zeit ausgebrütet, bis sie über eine seitliche Öffnung im Brutbeutel schlüpfen.

Dagegen weisen die beiden anderen viviparen Schnecken des Sees, also sowohl *Lavigeria* als auch *Tiphobia*, keinen derartigen spezialisierten Brutbeutel im Kopffuß auf. Vielmehr wurde bei ihnen ein anderes Organ, nämlich der Geschlechtsgang, zu einer Art Uterus umgebildet. In ihm halten die Weibchen die bereits befruchteten Eier zurück, bis die Embryonen zu beschalteten Jungtieren herangewachsen sind. Zugleich macht diese unterschiedliche Anatomie deutlich, dass es bei den Schnecken des Tanganjika-Sees mehrmals unabhängig voneinander zur Entwicklung lebend gebärender Strategien gekommen ist. Denn da der Nachwuchs einmal im Kopffuß, im anderen Fall aber im Uterus ausgebrütet wird, evolvierten zwei verschiedene Wege der Viviparie. In beiden Fällen aber werden die Jungtiere im Körper zurückgehalten, bis sie als weit entwickelte Jungtiere schlüpfen. Wir vermuten, dass ihnen dies einen besonderen Überlebensvorteil verschafft. Zugleich aber fragen wir uns, warum nicht mehr Schneckenarten im See auf diesen Trick mit der Viviparie gekommen sind; Zeit genug hatten sie ja offenbar.

So gelang es zwar im Verlauf unserer Untersuchungen, wichtige Einblicke in die Fortpflanzungsweise der Schnecken des Tanganjika-Sees zu gewinnen, doch das Rätsel der Artenentstehung – das „Mysterium der Mysterien“ – haben wir für diese Süßwasserschnecken noch immer nicht vollständig gelöst. Die entscheidende Frage angesichts der Artenvielfalt in dem großen See ist deshalb auch weiterhin: Wie entstanden einst derart viele eng verwandte, aber doch so vielgestaltige Arten?

Allgemein wird nach gängiger Theorie angenommen, dass es zur Bildung neuer Arten kommt, wenn Ausgangspopulationen durch eine irgendwie beschaffene geographische Barriere – etwa ein Gebirge oder einen Meeresarm – räumlich separiert werden. Solche getrennten Populationen

müssen dann lange genug voneinander isoliert leben. Währenddessen ändern sich Teile der genetischen Information ihrer Erbsubstanz unabhängig voneinander, und unabhängige Spezialisierungen werden erworben. Bei späterem Kontakt kommt es – etwa infolge verhaltensbedingter Schranken oder genetischer Unverträglichkeit – nicht mehr zur Vermischung. Zudem konnten während der Trennungsphase ökologische Nischen differenziert werden, die später sogar das Zusammenleben konkurrierender nächster Verwandter erlauben.

Auch im See selbst könnte es zu einer solchen räumlichen Trennung und Artenbildung gekommen sein. Denn durch verschiedene Einflüsse und Veränderungen im Seebecken könnten selbst in einem heute einheitlich erscheinenden Seebecken wiederholt Teilpopulationen voneinander isoliert worden sein. Derzeit diskutieren die Experten auf diesem Gebiet verschiedene Modelle für eine derartige so genannte „intra-lakustrische Speziation“. Zum einen könnte durch die Absenkung des Seespiegels das Seebecken in Einzelbecken aufgeteilt worden sein, zum anderen könnte es dabei zu einer Fragmentierung, gleichsam der Zerstückelung jener Lebensräume gekommen sein, die einzelne Arten jeweils bevorzugen. Beide Modelle wurden ursprünglich zur Erklärung der Artenschwärme bei Buntbarschen entwickelt, lassen sich aber ebenso auf die Schnecken des Tanganjika-Sees übertragen. Sie schließen sich zudem keineswegs gegenseitig aus.

Ausgangspunkt der Überlegungen der Befürworter des Modells der Habitatfragmentierung ist die Beobachtung, dass die Verbreitung vieler Arten in den Seen nicht gleichmäßig, sondern lokal begrenzt ist. Dies zeigten etwa Untersuchungen an Buntbarschen; für Schnecken ist dieser Umstand bislang deutlich weniger glaubhaft. Einzig die Verbreitung der verschiedenen Formen von *Lavigeria* wird von Ellinor Michel als ein Flickenteppich lokaler Populationen dargestellt, die an bestimmte Habitate gebunden sind. Als unbestritten richtig hat sich dagegen aufgrund der vorliegenden ökologischen Studien herausgestellt, dass jeweils einzelne Schneckenarten entweder auf Weich- oder auf Hartsubstrat leben. Stets finden sich auch bestimmte Arten, etwa *Spekia zonata* oder Vertreter der Gattungen *Reymondia* und *Bridouxia*, nur im oberen Uferbereich, während andere in eher tieferen Wasserschichten vorkommen, wie *Paramelania*, *Tiphobia* oder *Bathania*. Obgleich also durchaus eine Bevorzugung bestimmter Ausschnitte des Lebensraumes bei den Arten der thalassoiden Schneckenfauna als gesichert angenommen werden darf, ist nicht klar, inwieweit bereits diese Habitat- und Substrat-Gebundenheit zu einer räumlichen und damit

letztlich über längere Zeiträume auch zu einer reproduktiven Isolation führen kann.

Wichtiger und zudem durch eine Serie entsprechender Untersuchungen abgesichert ist bei der Frage nach der Entstehung der Artenschwärme die Tatsache, dass es zu ganz erheblichen Schwankungen des Seespiegels im Tanganjika-See gekommen ist. Die Veränderungen der Seenlandschaft in Ostafrika waren dabei mitunter wirklich dramatisch. Aufgrund tektonischer wie klimatischer Faktoren sank beispielsweise im Malawi-See die Uferzone um 250–500 m ab, im Tanganjika-See sogar um mehr als 600 m, wie unlängst seismologische Studien von Geologen ergaben. Während der Malawi-See dabei in seinem einteiligen, einfachen, trogartigen Becken deutlich zusammenschrankte, dürfte sich der Tanganjika-See aufgrund seines unterseeischen Reliefs in drei zeitweilig getrennte Paläo-Seen aufgegliedert haben. Hier sorgten wenigstens zwei Schwellen am Grund für eine Abschottung der einzelnen Teilbecken. In der geologisch aktiven Zone des ostafrikanischen Grabenbruchs könnten zudem Veränderungen der Wasserchemie infolge tektonischer Aktivitäten im Untergrund das Überleben zeitweilig nur in den Süßwassermündungen der Flüsse erlaubt haben.

Wie so häufig in der Biologie ist allerdings eine monokausale, also beispielsweise einzig auf das Beckenrelief gestützte Erklärung zur Entstehung der Artenvielfalt etwa der Schnecken fragwürdig. Wir vermuten vielmehr, dass weder allein die abiotischen Faktoren des Tanganjika-Sees für sich noch die intrinsischen Faktoren der Schnecken – also etwa Unterschiede in ihrer Anatomie, der Ernährung und der Fortpflanzungsstrategie – allein ausreichen, um die Vielfalt der Schnecken und anderer Tiere in den Graben-Seen Ostafrikas und anderswo zu erklären. Wie allerdings all diese verschiedenen Umstände im Einzelnen zusammengewirkt haben, werden wir noch weiter untersuchen müssen.

Nicht nur die äußeren Umweltbedingungen bereiten die Bühne, auf der die Natur eines der Paradenstücke der Evolution inszenierte. Erst in der Kombination mit den inneren, gleichsam von den Organismen selbst mit ins Spiel gebrachten Faktoren dürfte es zu jener faszinierenden Formenfülle kommen, die Biologen von Beginn an in ihren Bann gezogen hat.