Ber. Naturwiss. Verein Bielefeld u. Umgegend **38** (1997), S. 215-229

Wasserläufer (*Gerris lacustris* (L.)) als Evolutionsmodell, sowie eine vorläufige Bestandsaufnahme der im Bielefelder Westen vorkommenden Gerriden (Insecta, Heteroptera, Gerridae)

Jürgen SPOTT, Monheim
Stefan BARTELS, Bielefeld

Mit 3 Abbildungen und 1 Tabelle

Inhalt **Seite**

1. Einleitung 216
1.1 Lebensweise, Anpassungen und Besonderheiten der Gerriden 216
1.2 Fortpflanzung und Generationenfolge bei *Gerris* 217
1.3 Flügelpolymorphismus 218
2. Problemstellung und Methode 219
2.1 Fangmethode 220
2.2 Beschreibung der untersuchten Gewässer 220
3. Ergebnisse 222
4. Diskussion 223
4.1 Vorteile des SW/LW-Systems 224
4.2 Mögliche Mechanismen des SW/LW-Systems bei *G. lacustris* 226
5. Schlußbetrachtung 227
6. Danksagung 227
7. Literatur 227
8. Anhang 228

Verfasser:
Jürgen Spott, Holbeinstr. 7, D-40789 Monheim
Stefan Bartels, Westerfeldstr. 58b, D-33611 Bielefeld

1. Einleitung

Anhand des Flügelpolymorphismus von *Gerris lacustris* (L.) (Gerridae, Heteroptera) kann die Wirkungsweise von Evolutionsmechanismen in kleinen Zeiträumen und mit lokaler Begrenzung gut dargestellt werden.
Gerris lacustris eignet sich als Modell für Artbildung und Evolution und kann eventuell auch am schuleigenen "Biotop" für den Unterricht eingesetzt werden. Die Möglichkeit, verschiedene Morphen auszubilden und die für evolutive Maßstäbe schnelle und gut nachzuweisende Anpassung des Genpools einzelner Populationen an bestimmte Umweltparameter lassen ein anschauliches Bild von kontinuierlich ablaufender Artbildung beziehungsweise von Evolutionsgeschehen entstehen.
Im Rahmen der Untersuchung wurden im Bielefelder Westen 7 Arten des Taxon *Gerris* nachgewiesen.

1.1 Lebensweise, Anpassungen und Besonderheiten der Gerriden

Die Wasserläufer der Gattung *Gerris* FABR. kommen in Mitteleuropa mit 10 Arten (MACAN 1976, JORDAN 1952) an stehenden, selten an fließenden Gewässern im Stillwasserbereich vor. Sie leben von auf der Wasseroberfläche verunfallten Insekten, deren Schwingungen von Organen aufgenommen werden, die den Trichobothrien der Spinnen funktionsgleich sind. Im Nahbereich dürften die Augen eine große Rolle beim Auffinden der Nahrung spielen. Dabei kann, wie beobachtet, die an der Wasseroberfläche durch Adhäsion festgehaltene Beute durchaus größer als der Wasserläufer sein.
Eine Reihe von Anpassungen ermöglicht es den Wasserläufern der "Familie" Gerridae, den Lebensraum Wasseroberfläche erfolgreich zu besiedeln. So kommen die Gerriden nicht nur im Bereich von stehendem und leicht fließendem Süßwasser vor, einige "Gattungen" können auch auf nassen Felsen gefunden werden, *Halobates* hat es als eine der wenigen Insektengruppen sogar geschafft, die Grenzschicht zwischen Luft und Wasser der Ozeane zu erobern (MØLLER 1982).
Um behende auf der Wasseroberfläche laufen zu können ohne diese zu durchbrechen, sind die Krallen der Mittel- und Hinterbeine, welche allein der Fortbewegung dienen, von der Spitze weg zum Körper hin verlagert. Die Tarsen sind stark verlängert und liegen in der Regel ganz auf dem Wasser auf. Die Coxen der beiden langen hinteren Beinpaare sind von ventral an die Körperseiten verlagert, wodurch das Gewicht auf eine größere Fläche verteilt wird. Bei der Fortbewegung dient das hintere Beinpaar vornehmlich der Steuerung, der Vortrieb erfolgt hauptsächlich durch die

Mittelbeine. Die Vorderbeine mit endständigen Tarsalkrallen und nach unten-vorne eingelenkten Coxen ergreifen und halten die Beute.
Ein Benetzen der Beine wird durch dichte, kurze Behaarung und einen komplizierten Einfettvorgang verhindert: Aus einer Drüse im Kopfbereich wird Fett auf die vorderen Tarsen gegeben, von dort auf die mittleren Beinpaare gestrichen und von diesen an die hinteren Beine weitergegeben. Dieser Vorgang wiederholt sich mehrmals, und kann im Freiland oder bei gehälterten Tieren nicht selten beobachtet werden.
Eine weitere Besonderheit der Gerromorpha ist der Aufbau der Mundwerkzeuge: Labrum und Labium sind durch einen Falz zu einer festen Röhre verwachsen, nach Penetrieren der Kuticula des Beutetieres mit der Mandibel kann die 1. Maxille (mit Speichel- und Nahrungskanal) nicht wie bei den Wanzen sonst üblich durch Abknicken des Labiums in die Beute eingeführt werden. Statt dessen wird die stark verlängerte 1. Maxille, welche im Ruhezustand bis weit in den Thorax zurückreicht, über einen Muskelapparat wie ein Strohhalm tief in das Beutetier hineingedrückt.

1.2 Fortpflanzung und Generationenfolge bei *Gerris*

Die Vorbereitung zur Fortpflanzung bei den Wasserläufern ist häufig zu beobachten, hierbei klammert sich das Männchen am Weibchen mit den Vorderbeinen fest und läßt sich oft tagelang (JORDAN 1952) in Präkopula herumtragen. Das Weibchen ist durch das zusätzliche Gewicht offensichtlich kaum in seiner Bewegungsfähigkeit beeinträchtigt.
Nach der Befruchtung werden die 1-2 mm großen Eier vom Weibchen einzeln dicht unter der Wasseroberfläche an Pflanzen o. ä. angeheftet. Temperaturabhängig schlüpft das erste Nymphenstadium nach 6 bis 20 Tagen. Die Larven sinken zunächst auf den Gewässergrund und rudern nach einiger Zeit an die Oberfläche, wo sie ihr Leben als Nymphe beginnen (JORDAN 1952). Diese durchlaufen fünf Larvalstadien mit jeweils abschließender Häutung bis zur Imago.
Die Eiablage erfolgt über einen längeren Zeitraum (2 Monate; JORDAN 1952), so daß im Juni Nymphen verschiedener Stadien auf einem Gewässer gefunden werden können.
Gerris ist in der Regel bivoltin, mit Sommergeneration und Winter- oder Diapausegeneration. Letztere sucht im Spätherbst einen Überwinterungsplatz, z.B. in der Laubstreu oder unter Rinde an Land auf und durchläuft eine Diapause, um im Frühjahr den Grundstock für die Sommergeneration zu legen. Ausnahmen bilden große Arten oder Populationen unter extremen klimatischen Bedingungen, wie z.B. sehr kurze Vegetationsperioden in nördlichen Klimazonen, wo sich nur eine Generation entwickelt (univoltin).

VEPSÄLÄINEN (1978: 219) gibt die Grenze zwischen univoltinen und zumindest teilweise bivoltinen Populationen in Finnland bei 63° N Breite an.

1.3 Flügelpolymorphismus

Innerhalb einer Art des Taxon *Gerris* kann die Ausbildung der Flügel und der Flugmuskulatur stark variieren (Abb. 1).
Die Ausbildung der Flügel beginnt im 4. Nymphenstadium, kann aber im 5. Stadium gestoppt werden, so daß Imagines mit mehr oder weniger verkürzten Flügeln auftreten. Dies ist z. B. bei der großen Art *G. najas* (DEG.) in der Regel der Fall. Wird bei der 4. Nymphe keine Flügelanlage ausgebildet, entstehen Formen mit reduziertem Pronotum.
Auch können flugunfähige Tiere mit vollständigen Vorder- und reduzierten Hinterflügeln vorkommen, deren Pronotum aufgrund verkümmerter Muskulatur dann schmaler ausfällt (JORDAN 1952).

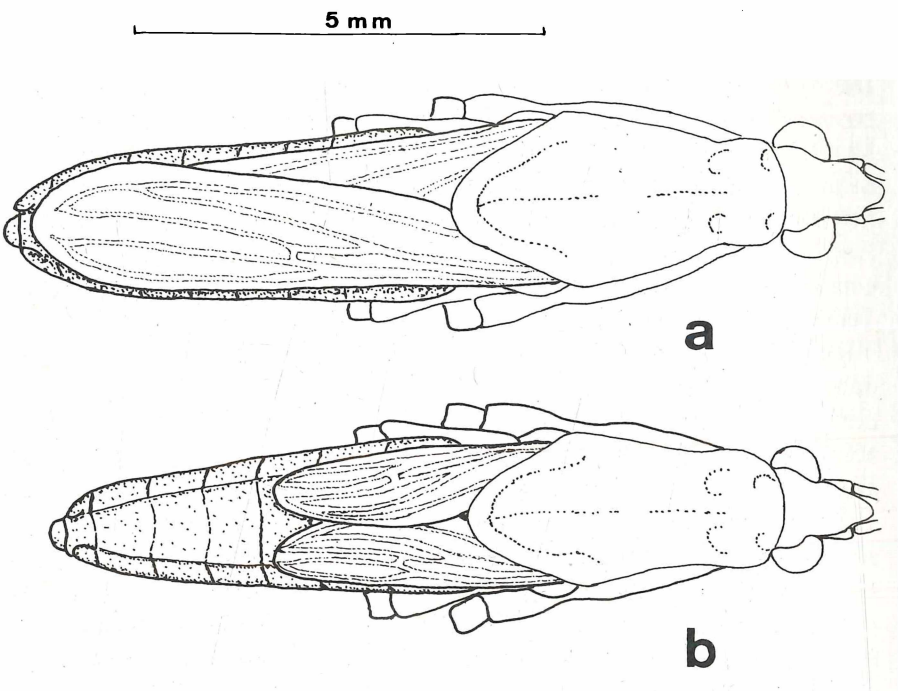


Abb. 1: *Gerris lacustris* (L.) ♀♀
a) LW, langgeflügelte Form, b) SW, kurzflügelige Form.
4 ½ Segmente sind freigelassen.

Nicht selten werden bei uns dimorphe Populationen mit vollgeflügelten und flügelreduzierten Tieren gefunden. Dabei kann die Flügelausbildung rein genetisch bedingt oder durch Umweltfaktoren wie Tageslänge und Temperatur gesteuert werden. Im ersten Fall liegt genetischer Polymorphismus vor, im letzteren spricht man von Polyphänismus bzw. saisonalem Polyphänismus. VEPSÄLÄINEN (1978) konnte durch Rückkreuzung nachweisen, daß die LW-Form auf dem homozygot rezessiven Gen beruht.
Die meisten mitteleuropäischen Wasserläufer sind bivoltin, bilden also zwei Generationen im Jahr. Bei vielen Arten tritt Polymorphismus nur in der Sommergeneration auf. Die überwinternde Generation ist aus verständlichen Gründen langflügelig, da sie die Winterquartiere an Land aufsuchen und verlassen muß. Lediglich *Gerris lacustris* (L.) und *G. lateralis* SCHUM. weisen Polymorphismus in beiden Generationen auf.
Kurzflügeligkeit wird im folgenden auch als **SW (short wing)**, Langflügeligkeit als **LW** (long wing) bezeichnet.
Die bei dem häufig vorkommenden *Gerris lacustris* (L.) vermuteten Verhältnisse sollen uns hier näher interessieren:
In der Winter- oder Diapausegeneration sind Kurz- und Langflügelige genetisch unterschiedlich. Der Anteil an SW nimmt hierbei von Süd nach Nord zu (VEPSÄLÄINEN 1978). Die Sommergeneration kann in beiden Morphen genetisch identisch sein, hier entscheiden Umwelteinflüsse über die Flügelausbildung. Je weiter der Sommer fortschreitet, desto mehr SW-Imagines entwickeln sich, entscheidender Faktor scheint die Temperatur während der Nymphenentwicklung zu sein. Dabei können auch homozygot Rezessive kurze Flügel ausbilden. Auch hier finden wir geographische Unterschiede: In Finnland finden sich 100 %ig kurzflügelige, in Ungarn dimorphe Populationen (MØLLER 1982: 307, VEPSÄLÄINEN 1978: 222).

2. Problemstellung und Methode

Im Bielefelder Westen wurden mehrere Gewässer unterschiedlicher Stetigkeit und Isoliertheit auf ihren Bestand an Gerriden abgesucht und die Flügellänge von *Gerris lacustris* gemessen. Die dabei erfaßten Tiere entstammen der Winter- oder Diapausegeneration, nur diese erlaubt, wie oben aufgeführt, eine Aussage anhand des Phänotyps über die genetischen Verhältnisse der Populationen.
Ein Problem bei der Untersuchung bestand im Finden und Definieren "isolierter" Gewässer, wir haben eine geschätzte Entfernung von über 500 m zum nächsten Gewässer als eine für SW- Gerriden nicht überbrückbare Strecke angesehen. Für dieses Kriterium konnten zwei Gewässer gefunden werden.

2.1. Fangmethode

Die Wasserläufer wurden mit einem an einer Bambusstange befestigtem Haushaltssieb (Stahl, Ø 18 cm, Maschenweite ca. 1 mm) mit einer schnellen Wischbewegung von der Wasseroberfläche abgefangen. Das Sieb sollte mindestens eine Tiefe von 7 cm besitzen, da die Tiere auf dem Trockenen sich durch geschicktes Springen einem Zugriff zu entziehen suchen. Eine Flucht durch Auffliegen konnte bei über 400 gefangenen Wasserläufern nur zweimal beobachtet werden. Stablängen von etwa 2m sind günstig, darüber hinaus wird es unhandlich.
Durch die Methode schleicht sich ein Fehler in die Erfassung der Arten: Es konnte beobachtet werden, daß die größeren Arten (*G. paludum; G. rufoscutellatus*) bei Störung in Richtung Gewässermitte flüchten, beziehungsweise sich generell häufiger dort aufhalten, diese also vom Ufer aus seltener gefangen werden können. Die kleineren Arten (z.B. *G. lacustris*) dagegen flüchten in Richtung Ufer und halten sich häufiger dort zwischen den Wasserpflanzen auf. Es kann vermutet werden, daß diese Präferenzen in dem größeren Aktionsradius und der höheren Stabilität der größeren bzw. der besseren Mobilität der kleineren Tiere zwischen den Wasserpflanzen begründet sind.
Die gefangenen Tiere wurden in einem trockenen (!) Eimer gehältert, vor Ort mit einer Stereolupe (20x) bestimmt und anschließend bis auf einiges Belegmaterial wieder freigesetzt. Eine 10- fach vergrößernde Lupe reicht in der Regel nicht aus, z.B. die Geschlechter sicher zu unterscheiden. Mit einer feinen Federstahlpinzette konnten die Wasserläufer ohne Verletzung gut festgehalten werden.
G. lacustris läßt sich von den anderen *Gerris*-Arten nach MACAN (1976) sicher abgrenzen.
Das Belegmaterial befindet sich in der Biologischen Sammlung der Universität Bielefeld.

2.2 Beschreibung der untersuchten Gewässer

In der Zeit vom 16.5. bis 23.6.1995 wurden sieben Gewässer im westlichen Stadtgebiet Bielefelds untersucht. Davon können zwei Habitate sicher als ephemer (temporär) bezeichnet werden. Die Probeorte weisen eine unterschiedliche Isoliertheit auf (s. Tab. 1).

0) Diverse Gewässer der Theeser Heide 16.5.'95
Als Voruntersuchung wurden aus verschiedenen Gewässern der Theeser Heide im unteren Beckendorfer Mühlenbachtal jeweils 10 Tiere entnom-

men; Art und Flügellänge wurden bestimmt. Wurde das Habitat bezüglich *G. lacustris* weiter bearbeitet, so wurden die Proben zusammengezählt.

1) Gartenteich Lohmannshof 19.5.'95

Ein ca. 10 m² großer Gartenteich, der als im Jahresverlauf stabil und stark isoliert gelten kann, auf dem Gartengelände der Universität zwischen Morgenbreede und Wertherstraße nahe der Kindertagesstätte; das Gewässer besteht seit Mitte 1988 .

2) Teich Kreuzberger Straße, Beginn des Babenhauser Baches, 22.5.'95

Am Quellgebiet des Babenhauser Baches westlich des Studentenwohnheims Kreuzberger Straße gelegener flacher Teich von etwa 30 m². In etwa 2m Abstand wird der Teich beiderseitig von Zuläufen des Babenhauser Baches umflossen, er trocknet nicht aus und wird als wenig isoliert bezeichnet.

3) Pfütze an der Kath. Kirche "Hl. Geist", Schürmannshof, 22.5.'95

An der Ostseite der an der Spandauer Allee gelegenen Kirche befindet sich eine 25 m² kleine, zivilisationsmüllgeschädigte Pfütze, welche im Sommer regelmäßig austrocknet. Im weiteren Umfeld sind nur wenige, unbeständige Zuläufe des Quellgebietes des Babenhauser Baches zu finden (mäßig isoliert).

4) Teich am Gartenamt Schürmannshof, 22.5.'95

Ein ca. 300 m² großer von Rohrkolben bestandener Teich westlich des Gartenamtes zwischen Zehlendorfer Damm, Spandauer Allee und Wertherstr. Das Gewässer ist stabil und isoliert.

5) Krebsscherenbewachsener Teich Linnert, 16./23.5.'95

Ein 1992 zuletzt abgelassener unbewirtschafteter Fischteich von 1600 m² Größe auf dem Gelände der Fam. Linnert in der Theeser Heide mit ca. 30 m Entfernung zum Beckendorfer Mühlenbach; nördlich von Babenhausen. Der Teich ist je nach Jahreszeit zu 50- 80% mit Krebsschere bewachsen. Durch die Nähe zum Mühlenbach und zu weiteren Teichen ist das Gewässer nur mäßig isoliert.

6) Erster kleiner Linnert- Teich, 16./23.5.'95

Das 200 m² messende Gewässer wurde 1990 in etwa 20 m Entfernung zum Mühlenbach in einem Bruchwald nahe des Linnert- Hofes angelegt, es ist mäßig isoliert.

7) Altwasser an der Mündung des Beckendorfer Mühlenbaches in den Schwarzbach, 11.6.'95

Nördlich von Babenhausen in der Theeser Heide befindet sich, vom Hof Meyer zu Müdehorst kommend, links vor der Holzbrücke nahe der Mündung in den Schwarzbach im Erlenbruchwald ein ca. 60 m² großes Altwasser des Mühlenbaches, welches z.B. im Sommer 1994 austrocknete.
Auf dem Bach selbst wurde *Gerris* nicht angetroffen.

3. Ergebnisse

Auf den oben beschriebenen Gewässern konnten insgesamt 412 Individuen gefangen werden. Diese verteilen sich auf 7 Arten, wobei *G. lacustris* mit über 90% den Hauptanteil in der Gesamtprobe ausmacht. Auch an den einzelnen Probeorten überwiegt *G. lacustris* (Tab. 1).
Interessant ist auch das Verhältnis von Männchen zu Weibchen bei den kurzflügeligen *G. lacustris* , sowie die Ausprägung dieses Merkmals. Als Maß für die Kurzflügeligkeit wurden die hinter der Flügelspitze freien Abdominalsegmente von dem 7. Segment (dem 6. sichtbaren) an gezählt (Abb. 1).

Tab. 1: Zusammenfassung der Ergebnisse, Anzahl der Individuen nach Arten.

	1)	2)	3)	4)	5)	6)	7)	0)	Σ
Gerris lacustris (L.)	57	26	15	41	82	47	60	55	383
G. lacustris (L.) SW*	46%	11%	7%	37%	5%	6%	0%	3%	(52)
G. gibbifer SCHUM.	1		11					1	13
G. odontogaster (ZETT.)				1	2				3
G. thoracicus SCHUM.			1	2					3
G. rufoscutellatus LT.					1		4		5
G. argentatus SCHUM.				4					4
G. paludum FABR.								1	1
									412

1) Gartenteich Lohmannshof 19.5.95 (I+)
2) Teich Kreuzberger Straße 22.5.95 (I-)
3) Pfütze Kath. Kirche "Hl. Geist" 22.5.95 (I-) **E**
4) Teich Gartenamt Schürmannshof 22.5.95 (I+)
5) Krebsscherenteich Linnert 16./ 23.5.95 (I-)
6) 1. kleiner Linnert-Teich 16./ 23.5.95 (I-)
7) Altwasser Mühlenbach/Schwarzbach 11.6.1995 (I-) **E**
0) Diverse Gewässer der Theeser Heide 16.5.95

*) SW = kurzflügelig
I+) sehr isoliert, im Umkreis von 500m befinden sich keine weiteren Gewässer
I-) wenig isoliert, Gewässer in weniger als 100 m Entfernung
E) Temporäres (= ephemeres) Gewässer

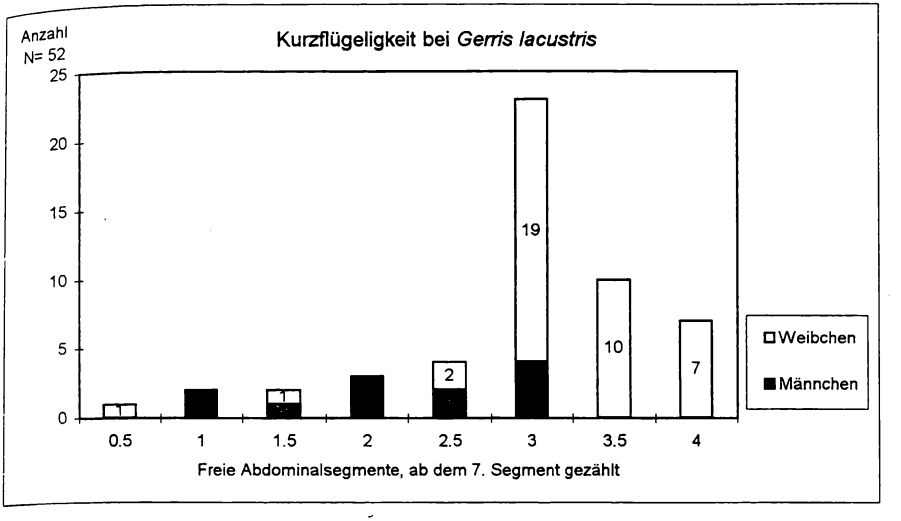


Abb. 2: Kurzflügeligkeit bei *G. lacustris*. Die Anzahl der in allen Proben gefundenen ♂/♀ wird gegen die Anzahl der freibleibenden Abdominalsegmente aufgetragen. N=52; Männchen=12, Weibchen=40

4. Diskussion

Es fällt auf, daß sich in isolierten Gewässern ein höherer prozentualer Anteil an kurzflügeligen *Gerris lacustris* findet. Weiterhin sind die Weibchen deutlich kurzflügeliger als die Männchen.
Ephemere Gewässer weisen wenige oder gar keine SW- Individuen auf.
Wird vorausgesetzt, daß SW-Individuen gegenüber LW in isolierten, konstanten Habitaten evolutiv im Vorteil sind, so kann ein Rechenbeispiel - Selektion gegen Rezessive - verdeutlichen, was mit dem rezessiven Gen für LW über einen längeren Zeitraum geschehen kann (SAUER 1987: 29). (Siehe Anhang).
Nach zehn Generationen (5 Jahren) würden wir unter idealisierten Bedingungen zumindest noch ein homozygot rezessives Tier vorfinden. Deutlich ist, daß das rezessive Allel a nicht linear aus der Population eliminiert werden wird. Die Häufigkeit von a nähert sich asymptotisch der Null, es dauert also lange Zeit, bis die genetische Variante a im Rechenbeispiel unter Idealbedingungen aus dem Genpool einer entsprechend kleinen Population verschwunden ist.

Die Realität für *Gerris* sieht so aus, daß durch Migration gerade die flugfähigen homozygot Rezessiven aa immer wieder eingetragen werden, es sei denn, das betrachtete Biotop weist eine besonders hohe Isoliertheit auf. Andererseits kann für extrem isolierte, stabile Habitate angenommen werden, daß das rezessive Gen über einen längeren Zeitraum weitgehend verschwindet, und so keine migrationsfähigen LW mehr gefunden werden. Dies um so mehr, als daß gerade die LW potentiell dafür prädestiniert sind, das Habitat zu verlassen.
Betrachtet man die Ergebnisse in Tabelle 1, so wird das oben aufgeführte Modell bestätigt. Wenig isolierte Standorte weisen einen Anteil von bis zu 11 % SW auf, hier überwiegt der Eintrag von homozygot-Rezessiven. Im ephemeren Altwasser des Mühlenbaches (7) findet sich bei 60 *G. lacustris*-Individuen kein SW, auch in der temporären Pfütze (3) war nur ein SW Tier.
Wie der Eintrag des dominanten Gens für SW in ein neues Habitat möglich ist, soll uns später noch interessieren. An den als isoliert und stetig anzunehmenden Gewässern 1 (Gartenteich Lohmannshof) und 4 (Teich Gartenamt Schürmannshof) steigt der Prozentsatz an SW auf 46 bzw. 37%.
Hier wird vermutlich der fehlende Eintrag des rezessiven Gens ebenso deutlich wie ein sicherlich vorhandener Selektionsvorteil für SW, wenn man bedenkt, daß eine Erstbesiedelung der anthropogen geschaffenen Gewässer vor (für evolutive Maßstäbe) gar nicht langer Zeit durch homozygot rezessive LW erfolgt sein muß.
Es stellt sich die Frage, wie dieser Selektionsvorteil für Kurzgeflügelte aussehen mag.

4.1. Vorteile des SW/LW- Systems

Der Vorteil der Langflügeligkeit für *Gerris lacustris* liegt nahe: Die Tiere sind migrationsfähig und können somit potentiell neue Habitate erschließen. Zum anderen scheinen sie befähigt, ungünstigen Umweltbedingungen wie z.B. Austrocknung oder hohen Populationsdichten auszuweichen. Auch das Aufsuchen geeigneter Winterquartiere und die Rückkehr zu einem Gewässer nach der Diapause ist für die LW-Morphe sicherlich einfacher. LW kann also als die kolonisierende, progressive Form angesehen werden.
Der Vorteil für die SW-Morphe dagegen ist auf den ersten Blick nur schwer festzulegen. Die Energieeinsparung an den reduzierten Flügeln und Flügeldecken ist sicherlich so gering, daß sie den Nachteil der Immobilität kaum ausgleicht. Wichtiger dagegen sind die energetischen, zeitlichen und

morphologischen Vorteile, die in der damit verbundenen Reduktion des gesamten Flugapparates liegen.
MØLLER (1982: 300) diskutiert dieses wie folgt: Durch den Verlust der Flugmuskulatur steht im Thorax mehr Raum für die Muskulatur der Beine zur Verfügung, einige SW besitzen Beinretraktormuskeln mit größerer Ansatzfläche am Exoskelett. Andererseits machten LW- Individuen auf uns nicht den Eindruck, durch mangelnde Extremitätenmuskulatur in ihrer Beweglichkeit beeinträchtigt zu sein.
Beim geschlechtsreifen Weibchen können die voll ausgebildeten Ovarien bis in den Mesothorax reichen, da die Flugmuskulatur bei LW- Weibchen jedoch während der Eiablageperiode in der Regel vollständig aufgelöst wird, kann kein signifikanter Unterschied in der Eizahl oder Ovariengröße zwischen LW- und SW- Weibchen festgestellt werden (MØLLER 1982).
Der entscheidende Vorteil für SW liegt offenbar in der Verkürzung der präovipositionalen Periode. Betrachten wir noch einmal die Entwicklung von *Gerris*: Im 5. Larvalstadium wird bei LW ein Teil der Flugmuskulatur angelegt, nach der Imaginalhäutung erhärtet zunächst die Kuticula, dann werden (bei LW) die Flugmuskulatur und anschließend die Gonaden ausgebildet. Dies dauert nach MØLLER (1982: 300) "einige Wochen". Bei SW kann direkt nach der Aushärtung der Kutikula mit der Bildung der Gonaden begonnen werden. Die Folge ist ein verkürzter vorgeschlechtsreifer Zeitraum, dies bedeutet eine früher beginnende Fortpflanzungsperiode, aber auch einen deutlichen Vorteil der älteren, carnivoren Larven gegenüber solchen jüngeren Datums. Da die Eiablage über einen längeren Zeitraum kontinuierlich erfolgt, bedeutet dies einen Selektionsvorteil für SW von "einigen Wochen", die Sommergeneration wächst früher heran.
Vermutlich ermöglicht die abgekürzte Entwicklungszeit auch die Besiedelung nördlicher Klimazonen mit kurzem Sommer oder die Ausbildung von bivoltinen Populationen in gemäßigten Breiten, abhängig davon, was als die ursprüngliche, plesiomorphe Situation innerhalb der Gerriden anzusehen ist.
VEPSÄLÄINEN (1978: 244) sieht im Multivoltinismus ein Anpassung an höhere Temperaturen, den Univoltinismus also als ursprünglichen Zustand der Gruppe. Es ist anzunehmen, daß Univoltinismus der Urzustand ist, da erst eine Reihe von Apomorphien gegenüber dem Grundplan der Gerridae, wie z.B. die Reduktion der Flugmuskulatur, mehrere Generationen im Jahr ermöglichen.
Sicherlich spielt der energetische Aspekt eine entscheidende Rolle. Es ist günstiger, Energie direkt in die Produktion von Gonaden einfließen zu lassen, als erst unter hohem Energieaufwand Muskulatur aufzubauen und diese dann mit geringerer Effizienz wieder aufzulösen.

Das Verhältnis Weibchen zu Männchen von 4 :1 bei allen gefangenen SW *G. lacustris* (Diagramm 1) bei einem Gesamtverhältnis aller untersuchten Tiere von etwa 1:1 spricht für einen energetischen Vorteil für SW, da die Produktion von Eizellen kostenaufwändiger ist als die der Spermien. Das Zusammenspiel vom SW und LW ermöglicht es *Gerris*, sowohl migrationsfähig zu sein, als auch mehrere Generationen auszubilden und individuell auf wechselnde Umweltbedingungen während der Entwicklung reagieren zu können. Dadurch können verschiedene Habitate und Klimazonen mit großer Effizienz besiedelt werden.

4.2 Mögliche Mechanismen des SW/LW-Systems bei *G. lacustris*

Zunächst stellt sich die Frage, wie das dominante Gen für Kurzflügeligkeit überhaupt in ein neubesiedeltes Gewässer gelangen kann. VEPSÄLÄINEN (1978: 228) zeigt dazu zwei Möglichkeiten auf:

1. Warten auf eine Mutation. Für eine Populationsgröße von 500 Individuen mit durchschnittlich 100 Zygoten pro Tier ergibt sich bei einer Mutationsrate von μ ein heterozygotes SW-Tier pro $10^{-5}\mu^{-1}$ Generationen. Bei einer Wahrscheinlichkeit von 0,01 für das Reifen dieser Zygote würde alle $10^{-3}\mu^{-1}$ Generationen ein geschlechtsreifes SW-Individuum auftreten.
2. Die Kolonisation erfolgt durch ein bereits von einem SW-Männchen befruchtetes Weibchen, welches so das dominante Allel einträgt (prämigrative Paarung). Dieser Modus ist sicherlich der wahrscheinlichere, zumal VEPSÄLÄINEN bereits befruchtete Weibchen auf dem Kolonisationsflug nachweisen konnte.

Wie aber wird die Ausprägung der Flügellänge determiniert?
Generell kann für *Gerris* gesagt werden, daß übergeordnet dem Gentyp ein umweltgesteuerter Schalter liegt. Dies ermöglicht es *G. lacustris* auch bei homozygot rezessivem Gen, in der Sommergeneration (non- Diapausegeneration) auf veränderte Umweltbedingungen zu reagieren. Bei niedrigen Temperaturen und/oder kürzerer Tageslänge während des 5. Larvenstadiums können auch homozygot rezessive SW mit somit verkürzter Entwicklung gebildet werden, um noch schnell eine Wintergeneration erzeugen zu können.
In der Wintergeneration (Diapausegeneration) von *G. lacustris* spielt der umweltbedingte Schalter nach VEPSÄLÄINEN (1978: 222) nur eine geringe Rolle, die Tiere bilden meist konstant ihren Genotyp aus. Eine mögliche Erklärung wäre ein Mechanismus, der den umweltbedingten Schalter für diese Generation ausstellt, gesteuert evtl. über die sehr kurzen Tageslängen und/oder tiefen Temperaturen für die Larven im Spätherbst.

5. Schlußbetrachtung

Im Bielefelder Westen konnten sieben Arten der in Mitteleuropa mit zehn Arten vertretenen Gruppe *Gerris* (Gerridae, Heteroptera) festgestellt werden. Weitere Untersuchungen zu dieser Gruppe sind sicherlich wünschenswert, um ein vollständigeres Bild des im Bielefelder Raum vorkommenden Artenspektrums zu erhalten.
Die unterschiedliche Ausprägung der Flügellänge von *Gerris lacustris* (L.) wird in Bezug auf Isoliertheit und Stetigkeit des Gewässers untersucht, und mögliche Evolutionsmechanismen werden diskutiert. Es wird festgestellt, daß der Anteil an kurzflügeligen Tieren mit der Isoliertheit und Stetigkeit der Gewässer zunimmt, auch ist die Kurzflügeligkeit bei Weibchen ausgeprägter als bei Männchen.

6. Danksagung

Unser Dank gilt Herrn Dr. Hubert Spieth, welcher im Rahmen eines Praktikums an der Universität Bielefeld die Anregung zu dieser Arbeit gab und beratend zur Seite stand; sowie Herrn Linnert, der die auf seinem Grundstück herumlaufenden Untersuchenden mit freundlichem Interesse geduldet hat.

7. Literatur

JORDAN, K. H. C. (1952) Wasserläufer.- Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig

MACAN, T. T. (1976) A key to british water bugs (Hemiptera-Heteroptera).- Freshwater Biological Association, scientific publication 16, 2nd ed., S. 20- 30

MØLLER ANDERSEN, N. (1982) The semiaquatic bugs (Hemiptera, Gerromorpha).- Entomograph Vol. 3, Scandinavian Science Press, Klampenborg- Denmark.

SAUER, K. P.; MÜLLER, J. K. (1987) Evolution. Bd. 2: Ursachen und Mechanismen.- Deutsches Institut für Fernstudien an der Universität Tübingen.

VEPSÄLÄINEN, K. (1978) Wing dimorphism and diapause in *Gerris* : Determination and adaptive Significance.- In: Evolution of insect migration and diapause, H. Dingle (Hrsg.), Springer, Hamburg, S. 218-353

WEBER, H. (1968) Biologie der Hemipteren, Springer , Hamburg.

8. Anhang

Selektion gegen Rezessive, Rechenbeispiel:

Wie würde sich das rezessive Allel für Langflügeligkeit bei *Gerris lacustris* in einer isolierten, idealen Population über 10 Generationen bei einem Selektionsvorteil für LW verhalten? (Nach SAUER, 1987: 29)

Das Hardy-Weinberg-Gesetz beschreibt die Verteilung eines Allels in der Population:

$p^2 + 2pq + q^2 = 1$

Hierbei sind SW (kurzflügelig): $p^2 = AA$; $2pq = Aa$

LW (langflügelig): $q^2 = aa$

Setzt man einen hypothetischen Selektionswert von S= 0,5 beziehungsweise eine Überlebensrate von 0,5 für aa voraus, finden sich in der nächsten Generation q_0^2 (1 - S) Rezessive aa.

Die neue Genotypenhäufigkeit der F1 für LW ist nun $1 - S\,q^2$.

Es stellt sich die Frage, wann die rezessive Anlage für Langflügeligkeit bei einem gedachten Selektionsnachteil S= 0,5 aus der Population verschwunden ist, wenn keine Migration stattfindet.

Die Häufigkeit des Alleles a ist gegeben durch:

$$p_0 + q_0 = 1 \quad ; \quad q_0 = 1 - p_0$$

$$q_1 = \frac{\frac{2p_0q_0}{2} + q_0^2(1-S)}{1 - Sq_0^2}$$

$$q_1 = \frac{q_0(1 - Sq_0)}{1 - Sq_0^2}$$

Als Beispiel wurde der Gartenteich Lohmannshof mit 57 *G. lacustris*, davon LW = 31 , SW = 26, verwendet:

Gehen wir davon aus, daß AA:Aa im Verhältnis 1:2 steht, so ergibt sich folgende Verteilung:

AA : Aa : aa = 14,03% : 31,57% : 54,38%

$p_0^2 + 2p_0q_0 + q_0^2 = 1$

0,14 + 0,32+ 0,54 = 1

Das Allel a ist mit einer Häufigkeit von 0,70 in der Population vertreten.

Setzt Selektion bei der Elterngeneration an, ändert sich das Verhältnis:

$$p_0^2 + 2p_0q_0 + q_0^2(1 - S) = 1 - S\,q_0^2$$
$$0{,}14 + 0{,}32 + 0{,}27 = 0{,}73$$

Für die erste Generation gilt:

$$q_1 = \frac{q_0(1 - S\,q_0)}{1 - S\,q_0^2} = \frac{0{,}73 \times (1 - 0{,}5 \times 0{,}73)}{1 - 0{,}5 \times 0{,}49} = 0{,}602$$

Generation	q_0	q_1	q_2	q_3	q_4	q_5	q_6	q_7	q_8	q_9	q_{10}
Häufigkeit von a	0,73	0,60	0,5	0,4	0,3	0,26	0,23	0,2	0,18	0,16	0,14

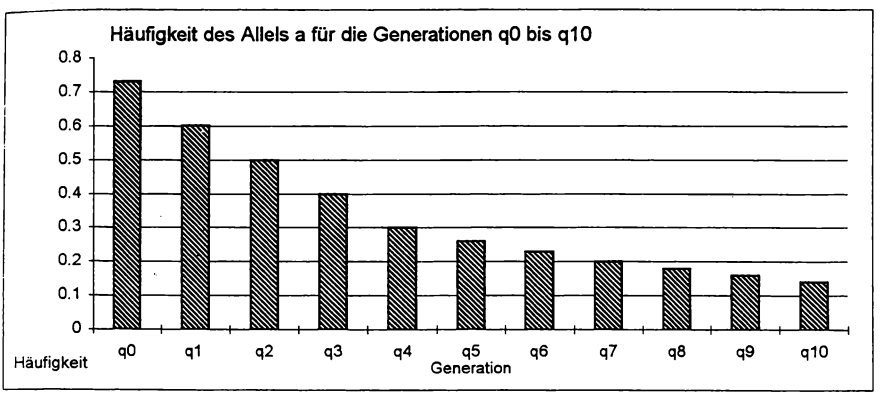


Abb. 3: Häufigkeit des Allels a für die Generation q_1 bis q_{10}

Vorausgesetzt, es findet keine Migration statt, und die Gesamtzahl der Individuen beträgt in der 10. Generation wie zu Beginn 57 (evtl. als Optimum für das Habitat), so würden wir folgende Genotypverteilung vorfinden:
$p^2 = 0{,}74$ (AA) $2pq = 0{,}21$ (Aa) $q^2 = 0{,}02$ (aa),
wobei $p = 1 - q$ ist.
Bei 57 Tieren wäre die Verteilung in der 10. Generation
43 (AA) : 12 (Aa) : 1 (aa).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte des Naturwissenschaftlichen Verein für Bielefeld und Umgegend

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: 38

Autor(en)/Author(s): Spott Jürgen, Bartels Stefan

Artikel/Article: Wasserläufer (Gerris lacustris (L.)) als Evolutionsmodell, sowie eine vorläufige Bestandsaufnahme der im Bielefelder Westen vorkommenden Gerriden (Insecta, Heteroptera, Gerridae) 215-229