

# Die außergewöhnliche Evolutiongeschichte jamaikanischer Felsenkrabben

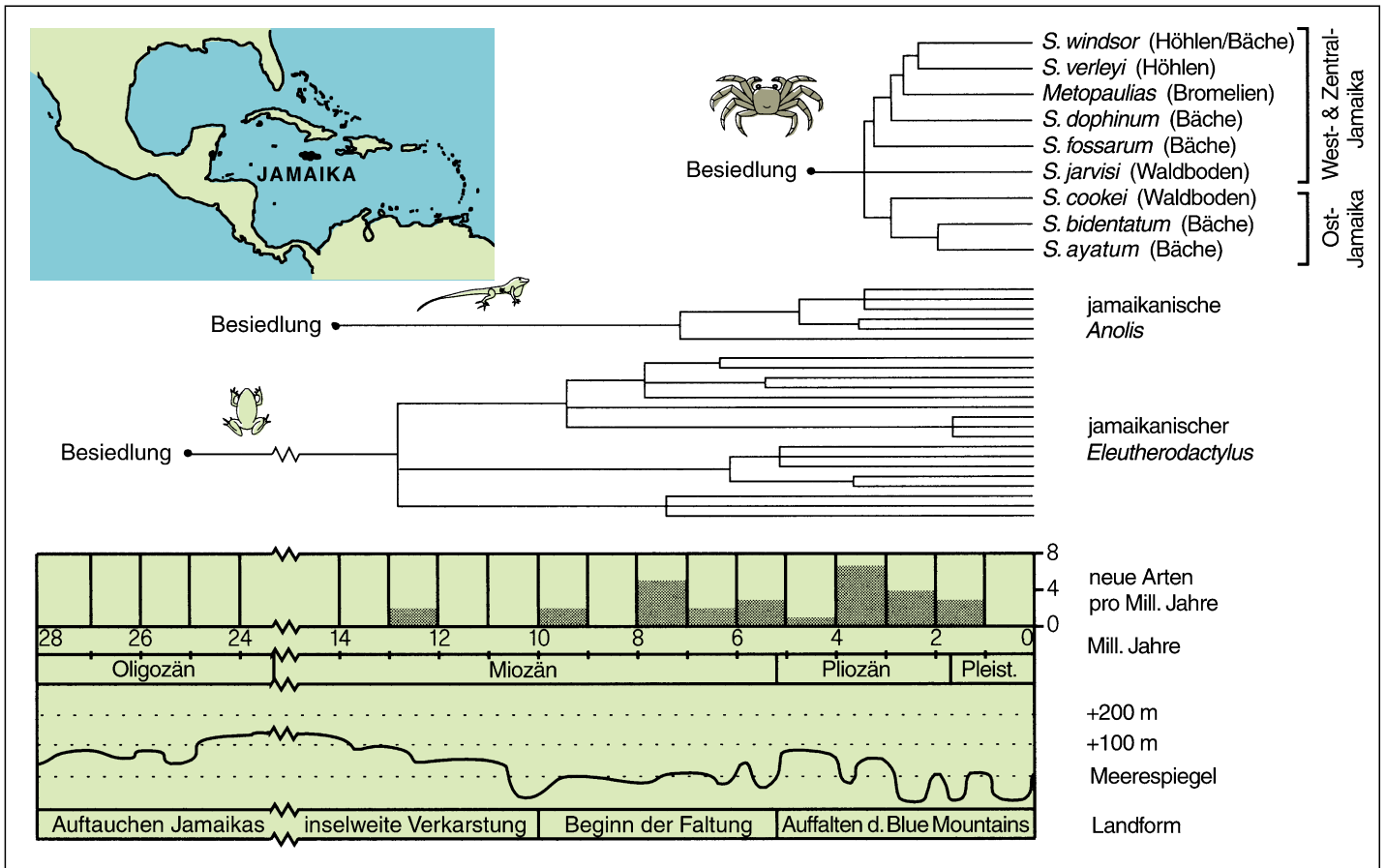
*Rudolf Diesel und Christoph D. Schubart*



**K**urzschwanzkrebse (Brachyura) sind typische Bewohner der Meere und Küsten, die das Larvenstadium driftend im Plankton verbringen. Sie kehren erst nach der Metamorphose als Miniaturkrabbe in das Adulthabitat zurück – meist fernab von ihren Eltern. Dieser Lebenszyklus hat zwei wichtige Implikationen – er verhindert die Besiedlung nicht-mariner Lebensräume sowie die Evolution sozialer Interaktionen zwischen Eltern und Jungen. Auf der

Karibikinsel Jamaika dagegen haben Felsenkrabben (Überfamilie Grapsoidea, Familie Sesamidae) nicht nur sehr erfolgreich das Land besiedelt, sondern evolvierten darüber hinaus eine erstaunlich hohe Sozialität. Hier reicht das Spektrum nahe verwandter Arten von der solitären marinen „Standardkrabbe“ bis hin zur hoch sozialen Bromelienkrabbe. Wie war dieser beachtliche Evolutionsschritt möglich?

Abb. 1. Prototyp einer „Landkrabbe“, *Gecarcinus ruricola*. Diese karibisch-amerikanische Art zählt zu den größten Krabben an Land. Obwohl die Adulten sich sehr gut an das Landleben angepasst haben, sind sie an das Meer gebunden, da dort ihre Larvenentwicklung stattfindet.



**Ein ideales Versuchstier**

Damit Krabben sich erfolgreich in terrestrischen und limnischen Lebensräumen ansiedeln und gänzlich vom Meer unabhängig werden können, sind erhebliche Anpassungen in der Physiologie, Reproduktion, Entwicklung und im Verhalten erforderlich. Verschiedene Hypothesen [15, 23] schlagen vor, dass die Selektion in einem solchen ökologischen Szenario erhöhte elterliche Investition pro Nachkomme, Modifikationen in der Lebensgeschichte und das Sozialverhalten fördert. Hierfür stellen jamaikanischen Felsenkrabben ein sehr gutes Versuchsobjekt dar. Seit 1986 laufen Forschungsprojekte zur Besiedlungsgeschichte und Phylogenie dieser artenreichen Gruppe. Vergleichende Untersuchungen der Fortpflanzungsmuster und Ökologie von Arten mit marinen, Brackwasser- und Süßwasser-Larven entschlüsselten

<sup>1</sup>Die Besiedlung des Landes umfasst hier limnische und terrestrische Habitate. Keine der behandelten Arten ist völlig unabhängig von Wasser.

die wichtigen Selektionsfaktoren, die den Landgang<sup>1</sup> begleiteten, und erlaubten es, die Evolution der Lebensgeschichte und die Landbesiedlung der Jamaika-Krabben zu rekonstruieren. Besonderer Höhepunkt ist die Evolution einer intensiven Brutpflege und hohen Sozialität unter den terrestrischen Arten.

**Besiedlungsgeschichte und Phylogenie**

Mit neun beschriebenen endemischen (lokalen) Felsenkrabben (Tabelle 1) unterscheidet sich die Insel Jamaika erheblich von ihren karibischen Nachbarn, die keine einzige endemische Art dieser Gruppe hervorbrachten. Gründe dafür sind wahrscheinlich die besondere Entstehungsgeschichte, Geologie, Topographie und Besiedlungsgeschichte Jamaikas. Morphologische und molekulargenetische (16S rRNA und Cytochrom Oxydase I sowie DNA-Sequenzen) Untersuchungen bewiesen den monophyletischen Ursprung der endemischen Sesariidae. Demnach stammen sie von einem gemeinsamen marinen Vorfahren ab, ebenso wie die Bromelienkrabbe, *Me-*

**Abb. 2.** Phylogenie und adaptive Radiation der endemischen Sesariidae auf Jamaika sowie die geschätzte Zeit der Trennung aufgrund der Kalibrierung einer molekularen Uhr. Zum Vergleich sind auch die Stammbäume der endemischen Echsen (*Anolis*) und Frösche (*Eleutherodactylus*) angegeben. *S.* – *Sesarma*.

*topaulias depressus*, die einzige Art der Gattung, die ebenfalls in den Stammbaum der endemischen *Sesarma*-Arten einzureihen ist (Abbildung 2) [16].

Besonders hilfreich zur Rekonstruktion der Besiedlungsgeschichte der jamaikanischen Felsenkrabben (*Sesariidae*) erwies sich die Untersuchung nahe verwandter mariner Arten, deren Vorfahren durch die Schließung der panamesischen Landbrücke vor 3,1 Millionen Jahren getrennt worden waren. Anhand der genetischen Distanzen dieser transisthmischen Schwesternarten der Gattung *Sesarma* gelang es, eine molekulare Uhr für die Evolution der amerikanischen Felsenkrabben zu eichen. Demnach entwickelten



Abb. 3. Lebensräume und Vertreter der jamaikanischen Felsenkrabben. (a) Die Mangrovenkrabbe, *Sesarma curacaoense* (Einlage), besiedelt die Mangrovensümpfe. (b) Die Brackwasserkrabbe, *Armases miersii*, lebt auf den Felsterrassen und brütet in brackigen Felstümpeln. (c) Stellvertretend für 5 Fließgewässerarten ist die erst kürzlich entdeckte *Sesarma ayatum* aus den Bergbächen der John Crow Mountains im Osten. (d) Die Höhlenkrabbe, *Sesarma verleyi*, besiedelt die zahlreichen Karsthöhlen. (e) Die Schneckenkrabbe, *Sesarma jarvisi*, lebt in den Bergregenwäldern Zentral- und Westjamaikas. Sie hat sich darauf spezialisiert, in den leeren Häusern von großen Landschnecken (*Pleurodonte* spp.) zu brüten. (f) In den Bergregenwäldern der John Crow Mountains im Osten lebt die John-Crow-Krabbe, *S. cookei*. Das Bruthabitat dieser Art wurde trotz 13jähriger Suche noch nicht entdeckt.

sich die Jamaika-Krabben in einem erdgeschichtlich relativ kurzen Zeitraum von etwa 4 Millionen Jahren aus einer marinen Ausgangsart (Abbildung 2) [16]. Den entscheidenden Evolutionsschritt machte wahrscheinlich im frühen Pliozän eine „Proto-*Sesarma*“ mit einem vom marinen Milieu völlig unabhängigen Lebenszyklus im Süßwasser. Darauf folgte vor 3,4 bis 1,9 Millionen Jahren eine adaptive Radiation und Spezialisierung auf so unterschiedliche Bruthabitats, wie Fließgewässer, Karsthöhlen, Landschneckenhäuser und Bromelien (Abbildung 3). Im Laufe der Untersuchungen wurden vier neue endemische *Sesarma*-Arten beschrieben. Mit neun endemischen Arten beherbergt die relativ kleine Insel wahrscheinlich die weltweit höchste Dichte an endemischen Krabben.

### Rekonstruktion des Landgangs

Die Ökologie landlebender Krabben reicht von einer ausschließlich aquatischen Lebensweise im Süßwasser bis hin zu einer terrestrischen in Wüstengebieten. Die Verfügbarkeit von Wasser bleibt jedoch auch für terrestrische Krabben ein wichtiger ökologischer Faktor zur Häutung, Atmung oder Fortpflanzung. In diesem Bereich treten auch wesentliche Anpassungen auf, wie beispielsweise:

- lungenartige Ausbildungen der Kiemerkammer zur Atmung,
- die Fähigkeit zur Osmoregulation im ionenarmen Süßwasser oder
- die direkte Entwicklung und damit Reduktion des planktonischen Larvenstadiums.

Zu den Prototypen der Landkrabben zählen die Arten der Gattung *Gecarcinus* (Abbildung 1), die in den Tropen und Subtropen Amerikas und der Karibik recht trockene Küstenstreifen bis zu einigen Kilometern vom Meer entfernt besiedeln. Ihre Anpassungen gehen so weit, dass sie mehrere Tage ohne Wasser auskommen, sich selbst im trockenen Bau häuten können und sich von Kiemenatmung auf „Lungenatmung“ umgestellt haben. Trotzdem bleiben sie bis heute durch die Larvenentwicklung im marinen Plankton ans Meer gebunden (Abbildung 4) und unternehmen spektakuläre Laichwanderungen zum Meer, um die Larven ins Wasser zu entlassen.

Die physiologischen Fähigkeiten der Süßwasser- und terrestrischen Krabben wurden

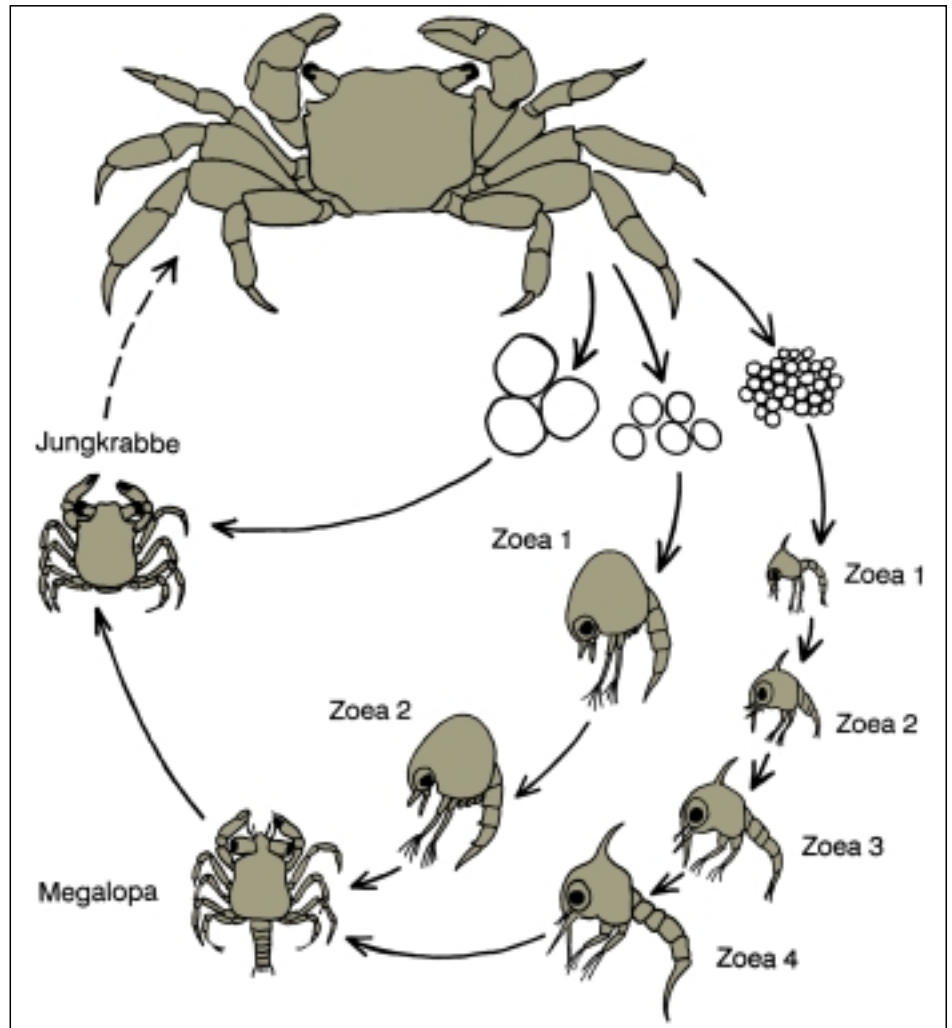


Abb. 4. Verschiedene Lebenszyklen bei Krabben. (Äußerer Kreis) Arten mit marin-planktonischer Larvenentwicklung haben viele kleine Eier und viele Larvenstadien; als Beispiel hier *Armases ricordi* (andere: *Gecarcinus*, *Eriocheir*), bei der die Adulten in trockenen Küstenbereichen leben. (Mittlerer Kreis) Krabben mit einer Larvenentwicklung im Süßwasser; sie produzieren wenige, große und dotterreiche Eier und haben wenige, meist nur zwei, lecithotrophe Larvenstadien. Beispiele sind die endemischen, jamaikanischen Felsenkrabben der Gattung *Sesarma* und *Metopaulias* und die asiatische *Geosesarma peraccae*. Die Adulten leben limnisch oder terrestrisch. (Innerer Kreis) Krabben, die keine Larvenphase besitzen. Sie produzieren wenige, sehr große Eier, aus denen direkt die Jungkrabben schlüpfen. Dieses Muster finden wir bei einigen Arten der asiatischen Gattung *Geosesarma*, die montane Bergregenwälder besiedeln, sowie wahrscheinlich bei allen Arten der „Süßwasserkrabben“-Familien.

schon früh untersucht, die Bedeutung von Anpassungen in ihren Lebensgeschichten dagegen vernachlässigt. Gerade letztere jedoch sind wichtig, wenn man verstehen will, wie Krabben erfolgreich das Land besiedelten und in ihrer Fortpflanzung und Entwicklung vom marinen Milieu unabhängig werden konnten. Daher blieb weitgehend unbekannt, welche Selektionsfaktoren und Anpassungen für den Landgang dabei entscheidend waren.

Aufgrund von Unterschieden in den osmoregulatorischen Fähigkeiten schlug Little [11] für Krabben zwei Routen der Landbesiedlung vor:

- eine indirekte Route vom Meer über die Fließgewässer
- sowie eine direkte Route vom Meer über das Eulitoral in terrestrische Habitate (für ein neueres Modell siehe [18]).

Dabei stehen wiederum physiologische Anpassungen bei Adulten und Juvenilen im Vordergrund, während die Larvenphase und die Emanzipation der Krabben vom Meer unberücksichtigt bleiben.

Krabben mit marinen Larven – auch wenn die Adulten terrestrisch oder im Süßwasser (z. B. die chinesische Wollhandkrabbe, *Eriocheir sinensis*, siehe Abbildung 4) leben – produzieren typischerweise sehr viele kleine Eier; Arten mit einem vom Meer völlig unabhängigen Lebenszyklus produzieren dagegen stets wenige, sehr große Eier (Abbildung 4). Verbreitet ist die Ansicht, dass Nahrungsmangel für planktonische Larven im Süßwasser den Selektionsdruck für die lecithotrophe Larvenentwicklung (Larven ernähren sich vom Dottervorrat) und die Produktion der sehr großen, dotterreichen Eier der Süßwasserkrabben lieferte [13]. Ein Problem dieser Erklärungsmodelle ist, dass die rezenten Süßwasserkrabben ein Evolutionsprodukt darstellen und ihre Ökologie die Selektionsfaktoren, denen ihre Vorfahren während der Besiedlung ausgesetzt waren, nicht widerspiegeln.

### Das Brackwasser als Zwischenstation

Die Jamaika-Krabben bieten zur Klärung dieser Fragen ein ausgezeichnetes Untersuchungsmodell: Hier gibt es nahe verwandte Arten, deren Ökologie und Lebenszyklen verschiedene Stadien eines Landganges widerspiegeln. Der entscheidende Knackpunkt zum Verständnis des Landgangs lieferte die Antwort auf die Frage, wie die Verlagerung der Larvenentwicklung vom Meer ins Süßwasser erfolgte. Hier musste der enorme Salinitätssprung von etwa 33 ‰ im Meer auf 0 ‰ im Süßwasser bewältigt werden, ein Schritt, der nur über eine Zwischenstation in Brackwasserhabitaten möglich gewesen sein dürfte [8]. Hierbei muss es sich um spezielle, relativ abgeschlossene Brackwasserhabitate gehandelt haben, die – im Gegensatz beispielsweise zu Ästuaren (trichterförmige Flussmündungen) oder Mangrovensümpfen mit einem großen Tidenhub – nur einen geringen Austausch mit dem Meer hatten und so die Larven nicht ins Meer spülten. Typische Beispiele sind die zahlreichen Felstümpel auf Kalksteinterrassen und flache Mangrovensümpfe (Abbildungen 3a und b) an der Nordküste Jamaikas.

Als *missing link* fehlten bisher Arten, deren Larven an eine Entwicklung in solchen

Brackwasserhabitaten angepasst sind; heute sind immerhin drei Arten bekannt: Die Winkerkrabbe, *Uca subcylindrica*, die im semiariden Süden von Texas in temporären Brackwassertümpeln brütet [14], und zwei jamaikanische Felsenkrabben, die Brackwasserkrabbe, *Armases miersii*, deren Larven sich in Felstümpeln entwickeln, und die Mangrovenkrabbe, *Sesarma curacaoense*, mit einer Entwicklung in Mangroventümpeln (Abbildungen 3a und b) [20, 21].

Im Folgenden werden anhand des Ortes der Larvenentwicklung marine, Brackwasser- und Süßwasserarten unterschieden, unabhängig davon, wo die Adulten leben. Süßwasserkrabben umfassen beispielsweise Arten, die in Bächen oder am Waldboden leben, da sie alle eine Larvenentwicklung im Süßwasser durchlaufen. Vergleichende Untersuchungen der Arten liefern nun wichtige Informationen zur Rekonstruktion des Landganges der Jamaika-Krabben.

#### Eianzahl und Eigröße änderten sich

Besonders interessant ist, dass alle Brackwasserarten auch die Grundzüge der Süßwasserarten zeigen und hier schon wesentliche Anpassungen in der Fortpflanzung und Entwicklung auftreten [8]. Mit zunehmender

Unabhängigkeit vom Meer produzieren diese Krabbenarten wesentlich weniger und erheblich größere Eier. Die Eizahl reicht beispielsweise von etwa 25.000 bei der marinen *S. rectum* bis 23 Eier bei der terrestrischen *S. jarvisi*, das Eivolumen steigt von 17–48  $\mu\text{m}^3$  bei den marinen Arten auf 68–98  $\mu\text{m}^3$  bei Brackwasser- und auf 527–2878  $\mu\text{m}^3$  bei Süßwasserarten. Weiterhin steigt bei den Larven die Fähigkeit, sich von Dotterreserven zu ernähren. Die Dauer der Larvenentwicklung und die Anzahl der Larvenstadien nehmen deutlich ab. So haben die Brackwasserarten mindestens ein Zoea-Stadium weniger als ihre nächsten marinen Verwandten. Die marine *S. rectum* hat beispielsweise drei Zoea-Stadien, die Mangrovenkrabbe *S. curacaoense* wie auch die terrestrische *S. jarvisi* jedoch nur zwei Stadien. Vom Schlupf bis zur ersten juvenilen Krabbe dauert es bei *S. rectum* etwa 20 Tage, bei *S. jarvisi* dagegen nur vier Tage. Obwohl mit der Verlagerung der Larvenentwicklung vom Meer ins Brackwasser die Eigröße zunimmt, bleibt die Körpergröße, bei der die Metamorphose eintritt, unverändert. Offensichtlich müssen Jungkrabben eine Mindestgröße haben, wenn sie das Brackwasser verlassen.

Unter den physiologischen Anpassungen fällt besonders die Osmoregulation der Larven

**Tabelle 1. Die jamaikanischen Felsenkrabben der Familie Sesarmidae. Nach einer Revision der Unterfamilie Sesarminae durch Schubart et al. [19] sind diese jetzt als gleichwertige Familie neben den Grapsiden anzusehen.**

Art	Lebensraum	Larvenhabitat
<i>Armases ricordi</i>	Küstenwälder	marines Plankton
<i>Armases roberti</i>	Küste, Flussunterläufe	marines Plankton
<i>Armases miersii</i>	Küste, Kalksteinterrassen	Brackwassertümpel
<i>Sesarma curacaoense</i>	Küste, Mangrovensümpfe	Brackwassertümpel
<i>Sesarma bidentatum</i>	Flüsse, Bergbäche	Süßwasser
<i>Sesarma windsor</i>	Flüsse, Bäche	Süßwasser
<i>Sesarma fossarum</i>	Flüsse, Bäche	Süßwasser
<i>Sesarma dolphinum</i>	Flüsse, Bergbäche	Süßwasser
<i>Sesarma ayatum</i>	Flüsse, Bergbäche	Süßwassertümpel
<i>Sesarma verleyi</i>	Karsthöhlen	Süßwassertümpel
<i>Sesarma cookei</i>	Bergregenwälder	Süßwasser, (?)
<i>Sesarma jarvisi</i>	Bergregenwälder	Süßwasser, Schneckenhaus
<i>Metopaulias depressus</i>	Bromelien	Regenwasser, Blattachseln

auf [8]. Die Larven der marinen Arten entwickeln sich unter relativ stabilen Salinitätsbedingungen und benötigen keine ausgeprägte Salinitätstoleranz. Diese nimmt jedoch bei den Brackwasserarten erheblich zu, speziell gegenüber niedrigen Salinitäten, also Süßwasser. Auch die Körpergröße der Larven nimmt mit der Verlagerung der Entwicklung vom Meer zum Süßwasser zu und damit das Oberflächen-Volumen-Verhältnis ab. Möglich ist, dass ein Zusammenhang zwischen der Körpergröße und ihrer Salinitätstoleranz besteht.

Was sind die Gründe?

Alle bekannten Brackwasserarten produzieren also größere Eier als ihre marinen Verwandten; was ist die Ursache? Die *safe harbor* Hypothese [15] schlägt vor, dass die Entwicklung in einem sicheren Entwicklungsstadium verlängert und in gefährlichen Stadien verkürzt wird. Ist beispielsweise die Mortalität im Larvenstadium höher als im Ei-stadium, dann wird sich die Dauer des Larvenstadiums verkürzen und die des Ei-stadiums verlängern, was zur Folge hat, dass die Eigröße zunimmt. Aufgrund dieser Hypothese wäre zu erwarten, dass sich mit der Besiedlung des Brackwassers das Mortalitätsrisiko im Larvenstadium relativ zum Ei-stadium erhöht. Verantwortlich dafür könnten beispielsweise:

- mangelnde Nahrungsressourcen,
- hoher Räuberdruck und
- ungünstige abiotische Bedingungen sein.

Die Überprüfung dieser Faktoren ergab im Wesentlichen folgendes Bild: Die untersuchten Brackwasserhabitate bieten den Larven reichlich Nahrung (Cladoceren, Phytoplankton, Copepoden, Nauplius-Larven usw.) [10, 20]. Damit ist unwahrscheinlich, dass das hohe endotrophe Potential der Larven primär als Selektionsfaktor für größere Eier der Brackwasserarten in Frage kommt.

Ein hoher Räuberdruck auf Larven könnte unter anderem für eine verkürzte Larvenentwicklung selektieren, was bei Dekapoden in der Regel zur Produktion größerer Eier führt. Doch Larvenräuber waren in den relativ isolierten Brackwasserhabitaten selten oder fehlten. Meist treten bei Dekapodenlarven auch eher Wehrdornen auf als eine verkürzte Entwicklung [12].

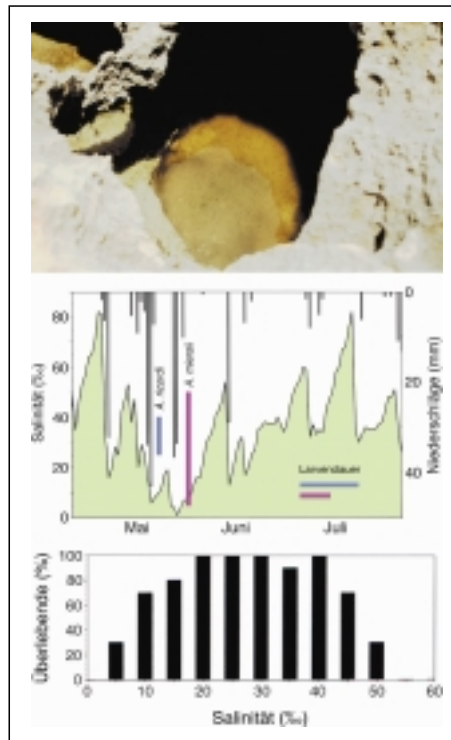


Abb. 5. Der erste Schritt an Land führt ins Brackwasser, hier als Beispiel die Verlagerung der Larvenentwicklung in Brackwassertümpel. (Oben) In diesem Tümpel auf einer Felsterrasse an der Nordküste Jamaikas entwickeln sich die Larven von *Armases miersii*. (Mitte) Salinitätsprofil und Niederschläge eines Felstümpels über einen Zeitraum von drei Monaten. Die Salinität fluktuiert stark in Abhängigkeit von Sonneneinstrahlung und Niederschlägen. Diese Tümpel sind typische ephemere Habitate. Eingezeichnet sind als farbige Balken: senkrecht die Salinitätstoleranzbreite und waagrecht die Entwicklungsdauer der Larven von *A. miersii* und der marinen Larven von *A. ricordi*. Der Vergleich zeigt, dass eine breite Salinitätstoleranz und schnelle Entwicklung unter den vorherrschenden Bedingungen vorteilhaft sind. (Unten) Überlebende der *A. miersii*-Larven in verschiedenen Salinitäten.

Als wichtige Selektionsfaktoren kommen dagegen die spezifischen abiotischen Bedingungen der Larvenhabitate in Betracht. Obwohl die Entwicklungsbedingungen in Brackwassertümpeln wegen fehlender Fressfeinde, reichlicher Nahrung und moderater Salinitätsschwankungen durchaus sehr günstig sein können, kann sich die Situation doch zügig, ja plötzlich, verschlechtern. Im Bruthabitat von *A. miersii* beispielsweise steigt die Salinität durch Verdunstung auf über 100 ‰, und durch starke Niederschläge wird der Salzgehalt rapide und stark verdünnt (Abbildung 5). Diese Brackwassertümpel haben den Charakter vorübergehender (ephemerer) Habitate, in denen extrem fluktuierende abiotische Bedingungen auftreten, vorwiegend in der Sauerstoffsättigung, Temperatur und besonders kritisch in der Salinität.

Die Larven der Brackwasserarten haben eine ausgeprägte Salinitätstoleranz. *Armases miersii* entwickelt sich noch, wenn die Salinität dauerhaft 5–50 ‰ beträgt und überlebt auch kurzzeitig extremere Salinitäten (Abbildung 5c) [22]. Trotzdem treten ungünstigere und letale Salinitäten auf. Die Entwicklung in den Brackwassertümpeln ist ein Wettlauf mit der Zeit! Diese Bedingungen favorisieren eine schnelle Metamorphose. Da die Körpergröße bei der Metamorphose „vorgegeben“ ist, bedeutet eine Verkürzung der Larvenentwick-

lung, dass ein Teil der Entwicklung (beziehungsweise der Larvenstadien) ins Ei verlagert wurde und große, mit Dottervorräten versorgte Larven produziert werden. Dies erfordert die Produktion größerer Eier.

Ein rekonstruiertes Szenario

Aufgrund dieser Ergebnisse lässt sich für den Landgang der Jamaika-Krabben folgendes Szenario rekonstruieren: Voraussetzung dafür, dass dieser Evolutionsschritt stattfinden konnte, ist die Verfügbarkeit geeigneter „landseitiger“ Brackwasserhabitate. Diese Habitate kommen auf Jamaika durch das Zusammentreffen besonderer Umstände zustande. Einerseits hebt sich die Nordküste Jamaikas etwa 6–20 cm pro tausend Jahre aus dem Meer – dabei entstanden und entstehen ständig neue ausgedehnte Kalksteinterrassen. Andererseits ist der Tidenhub an der Küste Jamaikas mit nur etwa 20–25 cm gering. So entstehen flache Mangrovenümpfe mit wenig Wasseraustausch mit dem Meer, isolierte Brackwassertümpel und auf etwas höheren Terrassen isolierte Felstümpel (Abbildung 3b). Erdgeschichtlich gesehen sind es kurzlebige Habitate.

Für Krabben, die an der Küste lebten und ihre Larven ins Meer abgaben, boten beispielsweise isolierte Felstümpel ein alternati-



ves Larvenhabitat. Unter günstigen klimatischen Bedingungen entwickelten sich diese in einem nahrungsreichen und fast räuberfreien Lebensraum, und die Larvenmortalität war im Vergleich zu der im marinen Plankton sehr gering. Unter ungünstigen Bedingungen dagegen hatten jene Larven einen Selektionsvorteil, welche die Metamorphose schnell erreichten und den Tümpel verlassen konnten, das heißt, es bestand ein starker Selektionsdruck auf eine verkürzte Larvenentwicklung.

### Besiedlung von Süßwasser und Land

Die im Brackwasser erworbenen Anpassungen – Toleranz gegenüber niedriger Salinität und lecithotrophe Larvenentwicklung – lieferten die Prädispositionen für die Besiedlung des Süßwassers. Diese geschah auf Jamaika vor etwa vier Millionen Jahren, gefolgt von einer adaptiven Radiation. Mit der Anhebung der Gebirge entstanden unüberwindbare Barrieren zwischen Entwässerungssystemen, und es kam zur genetischen Isolation zwischen Populationen. Heute kennen wir fünf ende-

mische Fließgewässerarten [17]. Früh wurden auch die Karsthöhlen und terrestrischen Habitate in den Bergregenwäldern im Osten und Westen der Insel besiedelt (Abbildungen 3 c–f). Da jedoch alle endemischen Arten noch zwei Larvenstadien besitzen, sind sie auch an Land auf Wasser für die Larvenentwicklung angewiesen. Hier stehen nur kleine Wasserkörper zur Verfügung – für die Bromelienkrabbe (Abbildung 6) etwa eine Bromelienblattachsel mit im Mittel 240 ml Regenwasser, für die Schneckenkrabbe (*S. jarvisi*; Abbildung 3e) sogar nur 5 ml Wasser in den Häusern großer Landschnecken.

### Evolution des Soziallebens

Bei den „terrestrischen“ Krabben – als Beispiel soll hier die Bromelienkrabbe dienen – tritt eine völlig neue Situation auf: Die Larvenentwicklung findet im elterlichen Habitat statt, die biotischen und abiotischen Bedingungen im Bruthabitat sind für die ersten Entwicklungsstadien ungünstig. Damit sind die Nachkommen in Zeit und Raum für die Eltern verfügbar, und eine wichtige Grund-

Abb. 6. Die Bromelienkrabbe, *Metopaulias depressus*, lebt in den mit Regenwald bedeckten unzugänglichen Karsthügeln des Cockpit Country (a). Hier sind große Bromelien im Kronenbereich und am Waldboden sehr häufig. Die Krabbe bevorzugt die endemischen *Aechmea paniculigera* (b), die bis zu 3 Liter Wasser in den Blattachsen speichern. Die Larven entlässt das Weibchen in eine vorbereitete Blattachsel, die Brutachsel (c), dort betreibt die Mutter Brutpflege an den Zoea-Larven und Jungkrabben (d).

voraussetzung für die Evolution der Brutpflege ist erfüllt. Die ungünstigen Aufwuchsbedingungen für die Brut lieferten den entsprechenden Selektionsdruck.

#### Brutpflege der Bromelienkrabbe

Die Bromelienkrabbe (*Metopaulias depressus*) lebt ausschließlich in den regenwasserspeichernden Blattachsen großer Bromelien in den Bergregionen Zentral-Westjamaikas (Abbildung 6) [2]. Die Bromelie bietet ein

günstiges Mikroklima, Nahrung und Wasser für Atmung, Häutung und Fortpflanzung. Außerhalb der Bromelien sind die Krabben nur kurze Zeit lebensfähig. Die Weibchen verteidigen ihre Bromelie vehement gegen fremde Weibchen. Unter mehr als tausend Bromelien, die während der letzten Jahre untersucht wurden, fand sich keine einzige mit mehr als einem brütenden Weibchen.

Bromelienkrabben erledigen üblicherweise alle essenziellen Lebensfunktionen auf der Pflanze, ausgenommen die Wanderungen vom Geburtsort auf der Suche nach einer eigenen Bromelie und – im Falle der Männchen – auf der Partnersuche. Wie große Trichter sammeln Bromelien in ihren bis zu 25 Blattachsen Regenwasser. Im Frühjahr, kurz vor der „kleinen Regenzeit“, entlassen die Krabbenweibchen je nach Körpergröße (13 bis 20 mm Carapaxbreite) etwa 15 bis 90 Larven in eine dieser Blattachsen – die „Brutachsel“. Die Zoea-Larven sind lecithotroph und können sich ausschließlich von ihren Dottervorräten ernähren. Sie entwickeln sich über zwei Zoea- und ein Megalopa-Stadium innerhalb von nur 13 bis 15 Tagen zu Jungkrabben, die nun Nahrung aufnehmen müssen, um zu wachsen [5].

Tatsächlich konnte bei der Bromelienkrabbe eine außergewöhnliche Brutpflege nachgewiesen werden [2–5]. Über einen Zeitraum von etwa drei Monaten schützt die Mutter ihre Larven und Jungen vor Räubern, wie räuberische Larven der Schlanklibelle, *Diceratobasis macrogaster*, sowie verschiedene Spinnen, und versorgt sie mit Nahrung, die sie erjagt und in die Brutachsel zu den Jungen trägt. In Freilandexperimenten wurde nachgewiesen, dass die Brutpflege der Mutter die Überlebenschancen der Larven und Jungkrabben und das Wachstum der Jungkrabben erheblich verbessert [3, 5].

Besonders ungünstig für Krebse erscheinen die physiko-chemischen Bedingungen in den Blattachsen. Zusätzlich zum Regenwasser sammeln sich Blätter, Blüten und Früchte, die aus dem Kronendach herabfallen (Abbildung 7a). Dieses organische Material wird von aquatischen Makro- und Mikroorganismen abgebaut, wodurch Huminsäuren und  $\text{CO}_2$  erzeugt sowie Sauerstoff verbraucht werden. Das Wasser in den Blattachsen ist daher mit einem pH-Wert von 4,8 sauer, hat einen sehr hohen  $\text{CO}_2$ -Gehalt mit 50 bis 60 mg pro Liter, und der Sauerstoffgehalt sinkt in der Nacht auf nur 15 % Sättigung. Das Regen-

wasser ist außerdem arm an Ionen, die Achseln enthalten im Mittel nur 4 mg Kalzium pro Liter.

Laborexperimente zeigen, dass die Larven für eine erfolgreiche Entwicklung bis zur Metamorphose mindestens einen pH-Wert von 5,2, einen Sauerstoffgehalt von mehr als 17 % und einen Kalziumgehalt von 9,6 mg pro Liter (berechnet für 50 Larven in einer Brutachsel von 240 ml) benötigen. Besonders wichtig für Krebse ist das Verhältnis zwischen Kalziumgehalt und pH-Wert, da nach der Häutung Kalzium aus dem Wasser zum Aufbau des Panzers benötigt wird, und dieser biochemische Prozess nur unter relativ pH-neutralen Bedingungen ungestört abläuft.

Mikrolimnologische Untersuchungen an Brutachsen mit Larven ergaben jedoch überraschend günstige Bedingungen bei einem pH-Wert von 6,8, weniger als 40 mg  $\text{CO}_2$  pro Liter, mehr als 33 % Sauerstoffsättigung und 13 mg Kalzium pro Liter (Abbildung 8). Wie kommt es zu dieser erheblich verbesserten Wasserqualität? Feldexperimente und -beobachtungen lösten das Rätsel: Die Krabbenmutter manipuliert die Wasserqualität. Bevor sie die Larven in eine Blattachsel entlässt, entfernt sie angesammeltes Laub und anderes or-

ganisches Material und schafft somit einen freien Wasserkörper (Abbildung 7b). Nachts fördert die Mutter den Gasaustausch ( $\text{O}_2$ ,  $\text{CO}_2$ ), indem sie untergetaucht mit ihren Scaphognaditen (Atemwasserpumpe) einen kräftigen Atemwasserstrom erzeugt. Diese Manipulationen resultieren in einer deutlich höheren Sauerstoffkonzentration (Abbildung 8).

Außergewöhnlich ist die Methode, mit der die Mutter den pH-Wert und Kalziumgehalt des Wassers in der Brutachsel verbessert. Sie trägt Landschneckenhäuser ein (Abbildung 7c)! In einer Brutachsel wurden beispielsweise 14 Schneckenhäuser gefunden. Diese bestehen hauptsächlich aus Kalziumkarbonat ( $\text{CaCO}_3$ ), das im sauren Milieu dissoziiert und einerseits den pH-Wert von 4,8 auf 6,8 abpuffert, andererseits den Kalziumgehalt im Wasser erhöht [5]. Experimente haben gezeigt, dass Mütter die Wasserqualität der Brutachsel sogar regulieren und mehr  $\text{CaCO}_3$  eintragen, wenn der Kalziumgehalt und pH-Wert experimentell erniedrigt wurden [7].

Nach etwa drei Monaten endet diese intensive Brutpflege und die Jungkrabben, die jetzt eine Carapaxbreite von 3–4 mm haben, verteilen sich über die Achseln der Bromelie.

## Glossar

**Endemisch:** beschreibt das Vorkommen von Tier- und Pflanzenarten, die beschränkt auf ein natürlich abgegrenztes Gebiet sind, zum Beispiel eine Insel, einen Gebirgszug oder Flusslauf.

**Transisthmisch:** durch die Schließung der engen Landbrücke (= Isthmus) zwischen Nord- und Südamerika vor 3,1 Mio. Jahren wurde plötzlich der Genaustausch zwischen den pazifischen und atlantischen Meeresbewohnern unterbrochen. Küstenbewohnende Krabbenarten mit einer Larvenentwicklung im marinen Plankton entwickelten sich von nun an genetisch isoliert an den beiden gegenüberliegenden Küsten des Isthmus.

**Adaptive Radiation:** rasche, fortgesetzte Artaufspaltung bei der Neuerschließung von Habitaten mit einer Vielzahl ökologischer Lizenzen.

**Eulitoral:** der Teil des Meeresufers der unter dem Einfluss der Gezeiten liegt.

**Zoea und Megalopa:** die Krabbenentwicklung beginnt mit der Embryonalentwicklung im Ei; aus dem Ei schlüpft eine Larve, die sich bei marinen Arten meist im Plankton der Meere entwickelt. Diese Larvenform wird bei den Kurzschwanzkrebse (Brachyura) als Zoea bezeichnet. Meist treten drei, vier und mehr Zoea-Stadien auf, worauf ein Megalopa-Stadium und anschließend das Juvenil-Stadium folgt. Ob das Megalopa-Stadium noch als letztes Larvenstadium anzusehen ist, ist kontrovers, augenfällig entspricht jedoch die Häutung der Zoea zu einer Megalopa einer Metamorphose.

**Carapax:** das Rückenschild, bzw. der Rückenpanzer der Krabben.



### Gründung von Kolonien

Die Bromelienkrabbe lebt in einem günstigen Mikrohabitat oder Nest, wo sie als größere Jungkrabbe und Adulte relativ sicher vor Raubfeinden ist und dessen Schutz sie zur Nahrungssuche nicht verlassen muss. Ferner betreibt sie eine langandauernde Brutpflege. Diese Eigenschaften fördern nach Alexander et al. [1] die Evolution von Eusozialität. Die Kriterien für Eusozialität sind

- überlappende Adultgenerationen,
- reproduktive Arbeitsteilung,
- kooperative Brutpflege und
- Kastenbildung.

Tatsächlich ist bei der Bromelienkrabbe eine Sozialitätsstufe evolviert, die bisher einzigartig unter den dekapoden Krebsen ist [9]. Bromelienkrabben leben in Kolonien, die aus 90 und mehr Individuen bestehen können (Abbildung 9) und die Koloniemutter mit ihren Nachkommen aus bis zu drei sukzessiven Bruten enthalten. Jungtiere wandern erst spät – mit 8–9 mm Carapaxbreite – aus ihrer Geburtsbromelie ab, viele jedoch gar nicht.

Die Chance, erfolgreich eine neue Kolonie zu gründen, ist gering, das Mortalitätsrisiko bei der Abwanderung ist hoch, und die großen Bromelien der endemischen *Aechmea paniculigera*, die für eine Kolonienuegründung bevorzugt werden, sind in der Regel schon besetzt. Viele Jungkrabben bleiben folglich auf

Abb. 7. (a) In den Blattachseln der Bromelien sammeln sich neben Regenwasser auch Laub und andere Pflanzenteile. Diese werden von aquatischen Organismen (Protozoen, Oligochaeten, Copepoden, Ostracoden usw.) abgebaut, wodurch sich die Wasserqualität (niedriger pH-Wert und Sauerstoffgehalt, hoher Kohlendioxidgehalt) erheblich verschlechtert. Eine wichtige Brutpflegemaßnahme der Mutter ist, dass sie die Brutachsel ständig von Pflanzenteilen säubert. (b) Von einem Weibchen in einer Nacht aus einer Brutachsel entfernte Pflanzenteile. Dagegen werden von der Mutterkrabbe leere Gehäuse von Landschnecken in die Brutachsel eingetragen (c), um den pH-Wert des Brutachselwassers abzurufen und Kalzium für die Häutung der Jungen bereitzustellen.

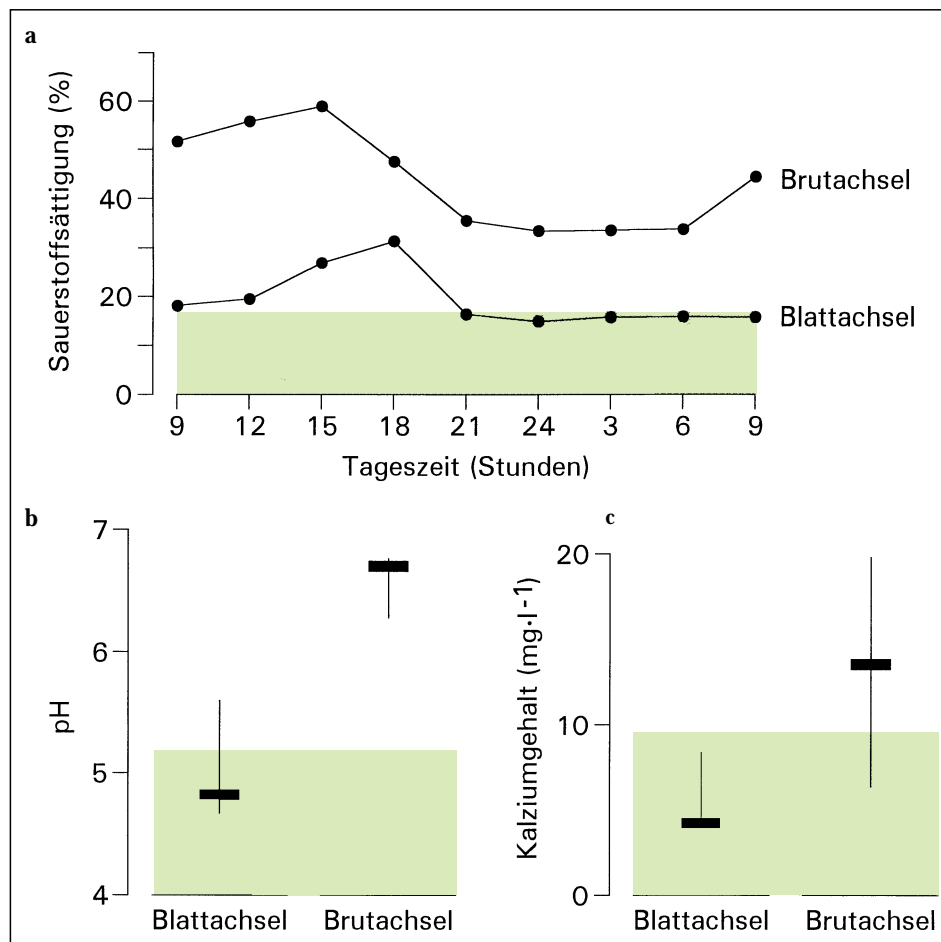


Abb. 8. Physiko-chemische Bedingungen in Bromelienblattachseln. Verglichen werden gewöhnliche Blattachseln und die Brutachseln. Nach Laboruntersuchungen entwickelt sich eine Brut nur dann erfolgreich, wenn die Bedingungen jeweils außerhalb des schraffierten Bereichs liegen. (a) Tagesgang der Sauerstoffsättigung (Mittelwerte); Median und Interquartile des pH-Werts (b) und Kalziumgehalts.

ter den Krabben: In ungefähr vier Millionen Jahren evolvierten gewöhnliche, marine Krabben in Bezug auf ihre Ökologie, Brutpflege und Sozialität zu den außergewöhnlichsten Vertretern der Zehnfüßkrebse.

## Zusammenfassung

Zehnfüßkrebse zählen zu den letzten der Tiergruppen, die das Land besiedelten. Dieser bedeutende Evolutionsschritt ereignete sich mehrfach unabhängig in den Tropen und Subtropen und führte zu konvergenten Anpassungen in der Lebensgeschichte, beispielsweise zur Produktion großer, dotterreicher Eier. Eine Langzeitstudie an den Felsenkrabben der Karibikinsel Jamaika hilft jetzt das Geheimnis des Landgangs der Krabben aufzuklären; sie erbrachte neue Erkenntnisse zur Besiedlungsgeschichte, Evolution der abgeleiteten Lebensgeschichte, zum Brutpflegeverhalten und zur Sozialität der Krabben. Molekulargenetische Untersuchungen beweisen, daß die neun endemischen Jamaika-Krabben der Familie Sesarmidae von einem marinen Vorfahr abstammen, der die Insel vor etwa vier Millionen Jahren besiedelte. Auf die Kolonisation folgte eine intensive Artaufspaltung und ökologische Spezialisierung (adaptive Radiation). Unsere Untersuchungen zeigen, daß der entscheidende erste Schritt an Land durch Verlagerung der Larvenentwicklung vom marinen Plankton in relativ isolierte, ephemere Brackwassertümpel erfolgte. In diesen Tümpeln konnten die Krabben wichtige Voraussetzungen für eine nachfolgende Besiedlung des Süßwassers erwerben – die verkürzte, lecithotrophe Larvenentwicklung. Mit dem Vordringen in terrestrische Habitate besiedelten die Krabben Habitate mit Kleinstgewässern, die jetzt zur Kinderstube für Larven und Jungkrabben wurden, beispielsweise die Häuser großer Landschnecken und die Blattachseln von Bromelien gefüllt mit Regenwasser. Die Larven entwickeln sich damit in unmittelbarer

ihrer Geburtsbromelie. In 21 % der Kolonien treten neben der Mutter noch weitere adulte Krabben auf, bei denen es sich sehr wahrscheinlich um Nachkommen der Mutter handelt, darunter adulte  $\beta$ -Weibchen (Abbildung 9), sehr wahrscheinlich Töchter der Koloniemutter. Dies wird derzeit anhand molekular-genetischer Analysen untersucht.

Ab einer Körpergröße von etwa 13 mm Carapaxbreite sind Weibchen adult und potenziell fortpflanzungsfähig. Der Vergleich zwischen  $\beta$ -Weibchen in einer Kolonie mit Koloniemutter mit gleich großen Weibchen, die alleine beziehungsweise ohne Koloniemutter sind, zeigt, dass  $\beta$ -Weibchen nie brüten, wogegen etwa 50 % der gleichgroßen „Einzel“-Weibchen brüten. Demnach treten bei der Bromelienkrabbe überlappende Adultgenerationen und nicht-reproduktive Adulttiere in der Kolonie auf.

Da die Jungkrabben mehr als ein Jahr auf der Geburtsbromelie bleiben, ergibt sich die Gelegenheit zu altruistischem Verhalten der älteren Geschwister zugunsten der Kolonie

und der Brut. Experimente liefern Hinweise dafür, dass ältere Kolonienmitglieder bei der Kolonieverteidigung gegen eindringende fremde Artgenossen und bei der Brutpflege helfen. In einem einmonatigen Freilandexperiment mit Kolonien ohne Koloniemutter (sie wurden entfernt) konnte beispielsweise eine deutlich positive Beziehung zwischen der Anzahl älterer Geschwister in der Kolonie und der Zunahme an Gesamtbrutgewicht nachgewiesen werden [9]. Anzeichen für eine Kastenbildung ließen sich jedoch bei *M. depressus* nicht nachweisen.

Damit liegt bei der Bromelienkrabbe eine für Krebse ungewöhnliche Brutpflege und beachtlich hohe soziale Organisation vor. Bemerkenswert ist auch die intensive Brutpflege der nahe verwandten Schneckenkrabbe, *Sesarma jarvisi* [6]. Bei beiden Arten spielten ökologische Faktoren eine entscheidende Rolle in der Evolution des Sozialverhaltens.

Die jamaikanischen Felsenkrabben bieten einen Einblick in eine bemerkenswerte und außergewöhnliche Evolutionsgeschichte un-

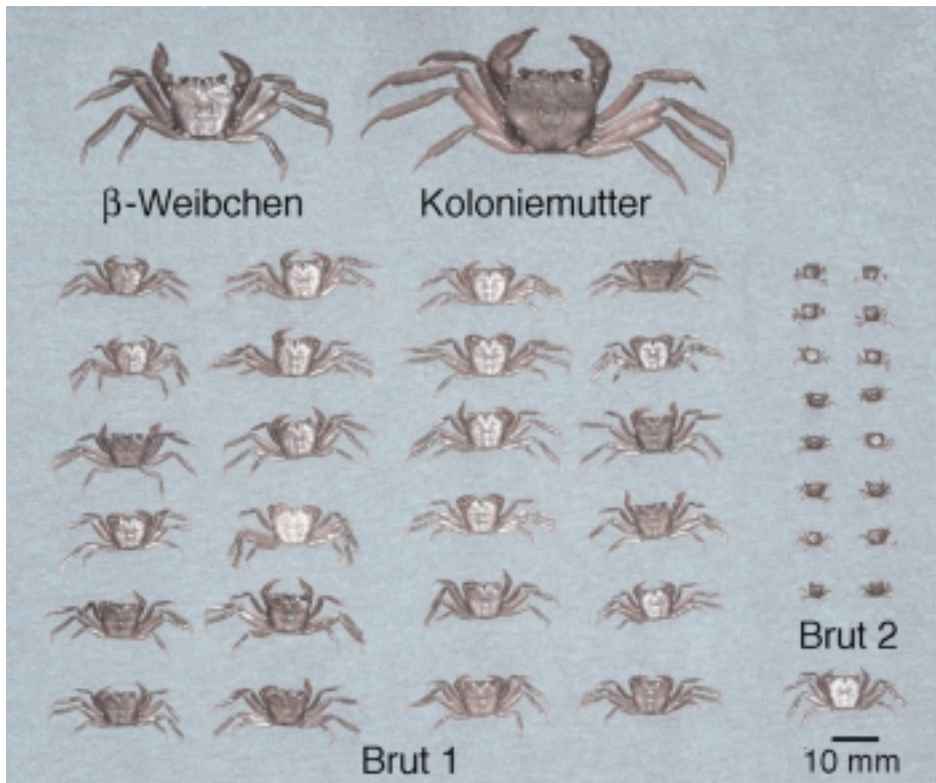


Abb. 9. Beispiel einer Bromelienkrabbenkolonie. (Oben rechts) Die Koloniemutter als einziges reproduktives Weibchen (Carapaxbreite 20 mm). Bromelienkrabben brüten nur einmal im Jahr; diese Kolonie enthält mindestens 2 Bruten. „Brut 1“ sind Jungkrabben aus dem Vorjahr. „Brut 2“ ist die letzte, etwa 2–3 Monate alte Brut. (Oben links) Nicht-reproduktives adultes Weibchen ( $\beta$ -Weibchen, 14 mm), sehr wahrscheinlich die Tochter der Koloniemutter.

Nähe der Mutter. Hoher Räuberdruck, Nahrungsmangel und ungünstige abiotische Bedingungen für die Larven und Jungen fördern bei Arten, wie der Schneckenkrabbe, *Sesarma jarvisi*, und der Bromelienkrabbe, *Metopaulias depressus*, die Evolution eines außergewöhnlichen Brutpflegeverhaltens. So überwacht und manipuliert beispielsweise die Bromelienkrabbenmutter den Säure- und Kalziumgehalt des Wassers in der Achsel mit der Brut. Das gesamte Leben der Bromelienkrabben findet auf Bromelien statt, und die ökologischen Besonderheiten dieser Lebensform fördern eine außergewöhnlich hohe soziale Organisation, vergleichbar der kooperativ brütender Vertebraten.

### The exiting evolution of the life history of Jamaican crabs

The Decapoda are among the animal groups that most recently colonised land. This important evolutionary step occurred several

times independently in the tropics and subtropics and produced convergent adaptations in the life history, for example the production of large, yolk-rich eggs. A long term study on the rock crabs of the Caribbean Island Jamaica, now helped to solve the puzzle of the terrestrial invasion of crabs by providing new information on the colonisation, evolution of a derived life history, parental care and sociality of the crabs. Molecular genetic analyses proved that the nine endemic Jamaican crab species of the family Sesarmidae derive from a marine ancestor that colonised Jamaica about 4 million years ago. The colonisation was followed by an intense speciation and ecological specialisation (adaptive radiation). Our research showed that the first step onto land occurred with a shift of the larval development from the marine plankton into relatively isolated brackishwater pools. In these pools, the crabs could acquire important predispositions for a subsequent colonisation of fresh water, e. g. an abbreviated and

lecithotrophic larval development. With a further advancement into terrestrial habitats, the crabs colonised habitats with small aggregations of water that became nurseries for larvae and juveniles, for example the shells of large land snails and leaf axils of bromeliad plants filled with rain water. The larvae thereby develop in the vicinity of the mother. High predation risk, scarce food resources, and unfavourable abiotic conditions for the larvae and the young triggered in species like the snail crab, *Sesarma jarvisi*, and in the bromeliad crab, *Metopaulias depressus*, the evolution of an outstanding parental care. The bromeliad crab mother, for example, does control and manipulate the acidity and calcium content of the water in the leaf axil with the brood. Bromeliad crabs live most of their life on a single bromeliad plant, and the characteristics of such a life supported a remarkable social organisation, comparable with cooperative breeding vertebrates.

### Literatur

- [1] R. D. Alexander, K. M. D. Noonan, B. J. Crespi, (1991) The evolution of eusociality. In: P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis, R. D. Alexander (Hrsg.): The biology of the naked mole-rat, Princeton University Press, New York, 3–44.
- [2] R. Diesel (1989) Parental care in an unusual environment: *Metopaulias depressus* (Decapoda: Grapsidae), a crab that lives in epiphytic bromeliads. *Animal Behaviour* **38**, 561–575.
- [3] R. Diesel (1992) Maternal care in the bromeliad crab, *Metopaulias depressus*: Protection of young from predation by damselfly nymphs. *Animal Behaviour* **43**, 803–812.
- [4] R. Diesel (1992) Managing the offspring environment: brood care in the bromeliad crab, *Metopaulias depressus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **30**, 125–134.
- [5] R. Diesel, M. Schuh (1993) Maternal care in the bromeliad crab *Metopaulias depressus* (Decapoda): maintaining oxygen, pH and calcium levels optimal for the larvae. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **32**, 11–15.
- [6] R. Diesel, D. Horst (1995) Breeding in a snail shell: Ecology and Biology of the Jamaican montane crab *Sesarma jarvisi* (Decapoda: Grapsidae). *Journal of Crustacean Biology* **15**, 179–195.

- [7] R. Diesel (1997) Maternal control of calcium concentration in the larval nursery of the bromeliad crab, *Metopaulias depressus* (Grapsidae). *Proceedings of the Royal Society, London B.* **264**, 1403–1406.
- [8] R. Diesel, C. D. Schubart, M. Schuh (2000). A reconstruction of the invasion of land by Jamaican crabs (Grapsidae: Sesarminae). *Journal of Zoology* **250**, 141–160.
- [9] R. Diesel (eingereicht). The social organization of the Jamaican bromeliad crab, *Metopaulias depressus* (Grapsidae: Sesarminae). Manuskript.
- [10] B. H. Ketchum (1983). *Estuaries and enclosed seas*. Elsevier Scientific Publishing Company, New York.
- [11] C. Little (1990) *The terrestrial invasion. An ecophysiological approach to the origins of land animals*. Cambridge University Press, Cambridge.
- [12] S. G. Morgan (1987). Morphological and behavioral antipredatory adaptations of decapod zoeae. *Oecologia* **73**, 393–400.
- [13] N. N. Rabalais, R. H. Gore (1985). Abbreviated development in decapods. In: A. M. Wenner (Hrsg.): *Crustacean issues 2. Larval growth*. A. A. Balkema, Rotterdam. 67–126.
- [14] N. N. Rabalais, J. N. Cameron (1985). The effects of factors important in semi-arid environments on the early development of *Uca subcylindrica*. *Biological Bulletin* **168**, 147–160.
- [15] R. Shine (1978) Propagule size and parental care: The „safe harbor“ hypothesis. *Journal of theoretical Biology* **75**, 417–424.
- [16] C. D. Schubart, R. Diesel, S. B. Hedges (1998) Rapid evolution to terrestrial life in Jamaican crabs. *Nature* **393**, 363–365.
- [17] C. D. Schubart, J. Reimer, R. Diesel (1998) Morphological and molecular evidence for a new endemic freshwater crab, *Sesarma ayatum* sp. n. (Grapsidae: Sesarminae) from eastern Jamaica. *Zoologica Scripta* **27**, 373–380.
- [18] C. D. Schubart, R. Diesel (1999). Osmoregulation and the transition from marine to freshwater and terrestrial life: a comparative study of Jamaican crabs of the genus *Sesarma*. *Archiv für Hydrobiologie* **145**, 331–347.
- [19] C. D. Schubart, J. A. Cuesta, R. Diesel, D. L. Felder, Molecular phylogeny, taxonomy, and evolution of non-marine lineages within the American grapsoid crabs (Crustacea: Brachyura). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **15** (im Druck).
- [20] M. Schuh, R. Diesel (2000) Breeding in a rockpool: Larvae of the semiterrestrial crab *Armases* [= *Sesarma*] *miersii* (Rathbun) (Decapoda: Grapsidae) develop in a highly variable environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **185**, 109–129.
- [21] M. Schuh, R. Diesel (1995) Effects of salinity and starvation on the larval development of *Sesarma curacaoense* De Man 1892, a mangrove crab with abbreviated development (Decapoda: Grapsidae). *Journal of Crustacean Biology* **15**, 645–654.
- [22] M. Schuh, R. Diesel (1995) Effects of salinity, temperature, and starvation on the larval development of *Armases* (= *Sesarma*) *miersii* (Rathbun, 1897), a semiterrestrial crab with abbreviated development (Decapoda: Grapsidae). *Journal of Crustacean Biology* **15**, 205–213.
- [23] E. O. Wilson (1971) *The insect societies*. Harvard University Press, Cambridge, MS.

## Zu den Autoren



Rudolf Diesel, geb. 1952. Studium der Wirtschaft und Betriebstechnik, Ingenieur bei IBM, Studium der Biologie in Saarbrücken und Freiburg, Promotion 1985, Habilitation 1994. Von 1982 bis 1990 am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie in Seewiesen. 1990 bis 1997 Hochschulassistent und Privatdozent an der Universität Bielefeld und 1997 bis 1999 wiss. Mitarbeiter am MPIV in Seewiesen. Zur Zeit freier Wissenschaftler am MPIV und Filmproduzent. Spezialgebiete: Verhaltensökologie, Ökophysiologie, Paarungssysteme und Evolution der Lebensgeschichte bei Crustaceen; langjährige Forschungserfahrung im Ausland, insbesondere Karibik.



Christoph D. Schubart, geb. 1966. Studium der Biologie in Freiburg und Seattle (USA). Promotion 1997 in Bielefeld. Von 1997 bis 1999 Postdoktorand an der University of Louisiana Lafayette (USA) und zur Zeit an der National University of Singapore. Spezialgebiet: Evolution, Phylogenie und Biogeographie von limnischen und marinen Crustaceen mit dem Schwerpunkt Landbesiedlung und adaptive Radiationen in den Tropen.

## Anschriften

Priv. Doz. Dr. Rudolf Diesel, Abteilung Wickler, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, D-82305 Seewiesen.

Dr. Christoph D. Schubart, Lehrstuhl für Verhaltensforschung, Universität Bielefeld, Postfach 10 01 31, D-33501 Bielefeld.