

DIE GENETISCHE FAMILIE DER HALIOTIDAE – HYBRIDISIERUNG, FORTPFLANZUNGSISOLATION UND SYMPATRISCHE ARTBILDUNG

Nigel Crompton



September 2018



Inhalt

Einleitung	3
Taxonomie der Seeohren	6
Die taxonomische Stellung der Seeohren	7
<i>Glossar</i>	7
Seeohren-Arten und Hybriden	9
Genetische Familien und Befruchtung	14
Genetische Familien und sympatrische Artbildung.....	15
Die Rolle der Wechselwirkung zwischen Ei und Spermium bei der Befruchtung.....	16
Wechselwirkung zwischen Ei und Spermium und sympatrische Artbildung	17
Besonderheiten der VERL-Lysin-Bindungsdomänen	18
Wie kann es trotz Hybridisierung zur Artbildung kommen?	19
Weitere Beispiele und vergleichbare Mechanismen bei Pflanzen.....	20
Schlussfolgerung.....	21
Quellen	21

Die genetische Familie der Haliotidae – Hybridisierung, Fortpflanzungsisolation und sympatrische Artbildung

Nigel Crompton

Einleitung

Die Seeohren, die zur Familie der Haliotidae gehören, nennt man Ormer in Großbritannien, Perlemoen in Südafrika, Ear shells in Australien und Paua in Neuseeland. Es handelt sich um pflanzenfressende Meeresschnecken. Als Mitglieder der globalen Meeres-Epifauna kriechen sie über Felsen auf dem Meeresboden, weiden als Jungtiere rote Algen ab und machen sich als ausgewachsene Tiere über Makroalgen, also Seetang her (Abb. 1). Die Seeohren benutzen zum Fressen ihre Radula. Das ist eine chitinöse Reihe von kleinen Zähnen, die am vorderen Ende des Verdauungstraktes entlang der inneren ventralen (bauchseitigen) Oberfläche liegt. Sie kann wie eine Zunge herausragen, und ihre winzigen Zähne werden wie eine Feile benutzt, um die Nahrung abzuraspeln. Alle Weichtiere mit Ausnahme der Muscheln haben solche Raspelzungen. Seeohren leben dort, wo sich ihre Nahrungsquellen befinden, nämlich in den

Seetangwald-Ökosystemen entlang der gemäßigten und polaren Küstenregionen und ebenso in den Seegraswiesen des tropischen Malaiischen Archipels (Abb. 11). Typischerweise haben Seeohren mehr oder weniger die Größe einer menschlichen Hand und sehen aus wie Schnecken, besitzen aber eine sehr breite, flache Schale. Im Gegensatz zu Muscheln haben Seeohren nur eine einzige Schale, die einen charakteristischen, gekrümmten Bogen von Löchern (Tremata) auf ihrer Oberfläche aufweist, durch die das Tier atmet und seine Gameten freisetzt (Abb. 2).

Die Oberseite der Schale ist gewöhnlich mit einer Schicht aus Meeresorganismen (Epizoen) getarnt. Um seine Seiten herum ist das Tier von einem Epipodium umgeben – einer fleischigen Schicht zwischen Fuß und Mantel, der einen Kragen aus epipodialen sensorischen Tentakeln umgibt. Vorne am Körper suchen zwei hervorstehende Kopffühler tastend nach Nahrung und zwei kürzere tragen jeweils ein Auge. Außerdem ragen Atemtentakel durch die Tremata hindurch (Abb. 1). Die Tiere müssen vorsichtig sein, denn

Mit einem Stern* versehene Begriffe werden im Glossar (Seite 7) erklärt.



Abb. 1 Das Gemeine Seeohr (*Haliotis tuberculata*). Es kommt in Mittelmeer und Nord-Ost Atlantik vor. Zwei oder drei Unterarten werden anerkannt: *H. t. tuberculata*, *H. t. coccinea* und *H. t. fernandesi*. Das Bild vermittelt einen Eindruck davon, wie die Schnecke in ihrem Lebensraum aussieht. (© Marcello DI FRANCESCO, <http://www.marcellodifrancesco.com>; mit freundlicher Genehmigung)

Kompakt

Seeohren (Haliotidae) sind pflanzenfressende Meeresschnecken mit schönen Gehäusen oder Schalen und von großer wirtschaftlicher Bedeutung. Das irisierende Perlmutter, mit dem das Gehäuse ausgestattet ist, wird von Materialwissenschaftlern intensiv erforscht mit dem Ziel, seine Struktur für den Einsatz in der Nanotechnologie nachzubauen. Das Fleisch der Seeohren ist seit langem eine überaus begehrte kulinarische Delikatesse. Seeohren sind Weichtiere und gehören zur Klasse der Gastropoden. Ihr einzigartiges Gehäuse mit seinem Bogen von Löchern (Trematabogen) ist ein sehr hervorstechendes Merkmal, durch das die Familie klar von anderen Schnecken abgegrenzt ist. Es wurden etwa 55 heute lebende Seeohren-Arten und 35 ausgestorbene Arten beschrieben. Überzeugende Bindeglieder im Fossilbericht, welche die Familie der Seeohren mit einer anderen Familie der Gastropoden verbinden könnten, wurden nicht entdeckt.

Die Wissenschaftler arbeiten daran, einen intrafamiliären Stammbaum der Haliotidae aufzubauen. Das wird erschwert durch viele natürliche und künstliche interspezifische Hybriden, und diese liefern deutliche Hinweise auf einen einzigartigen, diskreten taxonomischen Status der Familie der Abalonen. Da Seeohren ablaichen, können Millionen von Spermien und Eiern gewonnen und für Untersuchungen der molekularen Mechanismen bei der Erkennung und Befruchtung der Gameten genutzt werden. Die Erforschung der Seeohren brachte wichtige neue Erkenntnisse über die Akrosomreaktion (Eindringen des Spermiums in die Eizelle) und deren Rolle bei der auf die eigene Art beschränkten Spermium-Ei-Erkennung. Die dabei erfolgende VERL*-Lysin-Wechselwirkung zeigt, wie ein intrinsischer Mechanismus der Fortpflanzungsisolierung die molekulare Basis für sympatrische Artbildung bildet, also Artbildung ohne physische Trennung. Ähnliche Strategien finden sich bei vielen anderen Eukaryonten und ergänzen die Meiose beim Prozess der Artbildung. Die Seeohren zeigen somit in besonderer Weise, durch welche Mechanismen sympatrische Artbildung möglich ist, ein Vorgang, dessen Existenz lange Zeit weithin bestritten wurde.

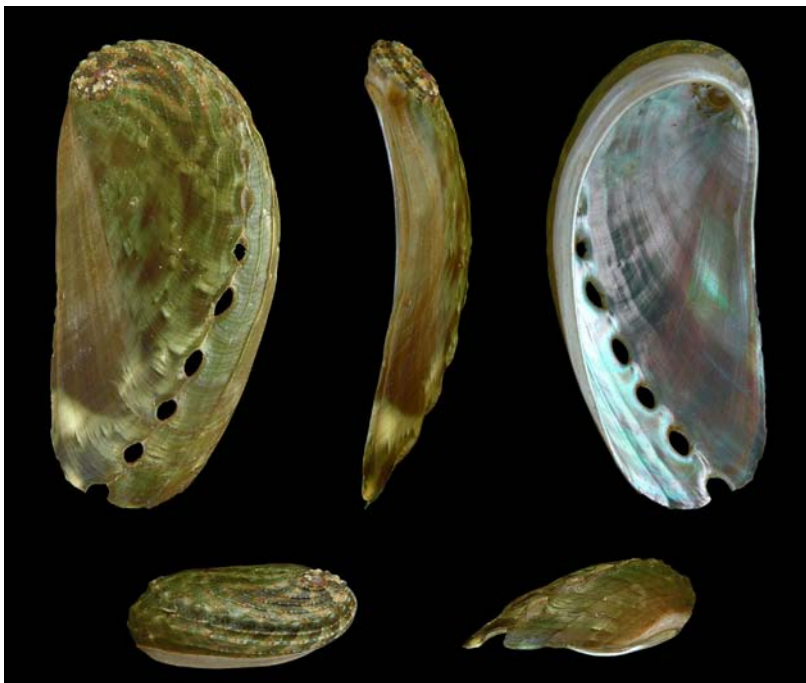


Abb. 2 *Haliotis asinina* mit den bogenförmig angelegten Tremata. Es kommt in Küstengebieten des Süd-Ost-Indischen und Süd-West-Pazifischen Ozeans vor, von Andaman-Inseln bis Nord-West-Australien und von Süd-Japan bis Nord-Ost-Australien. (CC BY-SA 3.0)

so manches Meeresgeschöpf würde sich über ein schmackhaftes Seeohr freuen. Ihr größter natürlicher Feind ist der Seeotter, doch die gedankenlose Ausbeutung durch den Menschen hat den Seeohren noch viel größeren Schaden zugefügt, so dass viele Arten massiv vom Aussterben bedroht sind.

Die Innenseiten der Schalen der Seeohren sind mit Perlmutter ausgekleidet. In leeren Schalen, die zur Dekoration verwendet werden, leuchtet, schimmert und schillert es markant (Abb. 3, Abb. 5 links). Diese innere Schalenwand besteht aus Perlmutter (Nacre), das heißt aus Schichten winziger Aragonit-(CaCO_3)-Plättchen, die von einer dünnen Schicht aus amorphem CaCO_3 umhüllt sind (Nassif et al., 2005; vgl. Abb. 4). Die Aragonitschichten werden durch Schichten aus organischem Konchilin unterbrochen, einer Chitin-Proteinmischung, welche die Kristallisation der Plättchen in außerordentlich eleganter Weise reguliert (Abb. 5 rechts; Adaddi et al., 2006; Nudelman et al., 2008). Für die Bildung seiner Kalzitschale ist der Mantel eines Weichtieres verantwortlich, und Mantelzellen führen zur Perlmutter-Auskleidung der Seeohrenschalen (Abb. 4).

Aragonit-Plättchen kristallisieren zwischen den Schichten des Chitins, das von den Mantelzellen ausgeschieden wird (Abb. 5 rechts). Der Raum zwischen diesen Chitinschichten wird zuerst mit einer Hydrogelmatrix gefüllt, die durch ein Protein ähnlich der Spinnenseide gebildet wird. Dieses Gel verhindert in einem streng kontrollierten Prozess eine unerwünschte Kristallisation des Kalziumkarbonats. Neues Kristallwachstum wird nur in diskreten Nukleationszentren auf bereits vorhandenen Aragonitplättchen in Gang gesetzt. Das Aragonit kristallisiert von diesen Zentren heraus und wächst nach oben, bis es durch die darüber liegende Chitinschicht blockiert wird, und wächst nach außen, indem es das Hydrogel verdrängt, bis es wiederum durch Kristalle blockiert wird, die in entgegengesetzter Richtung von benachbarten Plättchen aus wachsen. Unter dem Elektronenmikroskop kann man deutlich das Material sehen, das zwischen angrenzenden Plättchen eingeschlossen ist (Addadi et al., 2006). An den Einzelheiten der Perlmutterbildung wird noch geforscht.

Verschiedene Meeresorganismen benutzen ein sehr ähnliches Biomineralisationsverfahren, einschließlich der Korallen. Aragonitkristallisation wird eingeleitet, wenn das Material auf einer artspezifischen organischen Matrix von dem dafür zuständigen Gewebe ausgeschieden wird (Falini et al., 2015; Von Euw et al., 2017). Differentielle Wachstumsraten der Kalziumkarbonatkristalle führen zur Ausrichtung der Aragonitplättchen und Festlegung ihrer endgültigen Form und Größe (Gilbert et al., 2008). In bestimmten Weichtieren resultiert die Perlmutterbildung aus einer kontrollierten Mineralphasenumwandlung des Kalziumkarbonats; von der Standard-Kalzit-Prismenphase mit 6-koordinierten Ca^{2+} -Ionen bis zur Aragonit-Perlmutterphase mit 9-koordinierten Ca^{2+} -Ionen (DeVol et al., 2015; Hovden

et al., 2015). Forscher haben festgestellt dass zwei verschiedene Gruppen von Proteinen (Protein-Repertoires) ganz unabhängig voneinander für die Biomineralisation von Kalzit-Prismen und von Aragonit-Perlmutter in Weichtieren verantwortlich sind (Marie et al., 2012). Das erfordert jeweils unabhängig ein großes Ausmaß an genetischer Information.

Die mikroskopische Struktur von Perlmutter führt zu einer stark verbesserten Bruchfestigkeit: Sie ist 3000-fach größer als bei reinem Aragonit (Jackson et al., 1988). Es sind keine synthetischen Verbundwerkstoffe mit einer derartigen Leistungsfähigkeit bekannt (Heinemann *et al.*, 2006). Wegen seiner einzigartigen Festigkeit und sonstiger Eigenschaften hat sich das Perlmutter zum Gegenstand intensiver multidisziplinärer Forschung entwickelt. Man versucht, seine großartige Konstruktion nachzuahmen. Perlmutter begeistert sowohl Materialwissenschaftler als auch Nanotechnologen (Gilbert et al., 2008). Kürzlich ist es gelungen, die Nanostruktur des Seeohren-Perlmutter nachzuahmen; dadurch war es möglich, nahezu bruchsicheres Glas herzustellen (Mirkhalaf et al., 2014). Materialforscher haben damit etwas zustande gebracht und mit Hochenergielasern nachgebaut, wozu die einfachen Seeohren schon immer aufgrund ihrer genetischen Programme in der Lage waren. Die technologische Komplexität dieses Produktionsprozesses weist ganz offensichtlich auf höchste Kunstfertigkeit hin (Mann, 2001; Hovden et al., 2015). Es ist nicht das Produkt einer Reihe von zufälligen Ereignissen, doch der Urheber dieses Meisterwerks wird bewusst ignoriert. Francis Crick (1988), der wegen seiner Beschreibung der DNA berühmt wurde, brachte dieses paradoxe Verhalten vieler Biologen auf den Punkt, als er schrieb: Biologen müssten „immer daran denken, dass das, was sie sehen, nicht entworfen und konstruiert wurde, sondern von selbst evolviert ist.“ Die Indizien für Plan und Konstruktion sind in diesem Fall offensichtlich mehr als ausreichend, um jeden zu überzeugen, außer denjenigen, der das auf keinen Fall will.

Perlmutter hat nicht nur überwältigende konstruktive Werkstoffeigenschaften, es ist auch von ausnehmender Schönheit. Die Interferenz des Lichts, das von organischen Schichten im Perlmutter reflektiert wird, gibt den Schalen und Perlen ihren Glanz (vgl. Abb. 5). Sie ist für das Aussehen des Hintergrunds der Perlen verantwortlich – für dessen weißes, silbriges und goldenes Leuchten (Snow et al., 2004). Pigmente sorgen für die Grau- und Brauntöne. Darüber hinaus entsteht bei besonderen Arten, bei denen schräge Perlmutter-schichten in geeigneter Anordnung aus der Oberfläche herausragen, ein Beugungsgitter, das zu ihrem herrlichen Schillern,



Abb. 3 Schillernde Innenseiten von Schalen der Neuseeländischen Paua (*Haliotis iris*). (Wolfgang K, Gemeinfrei)

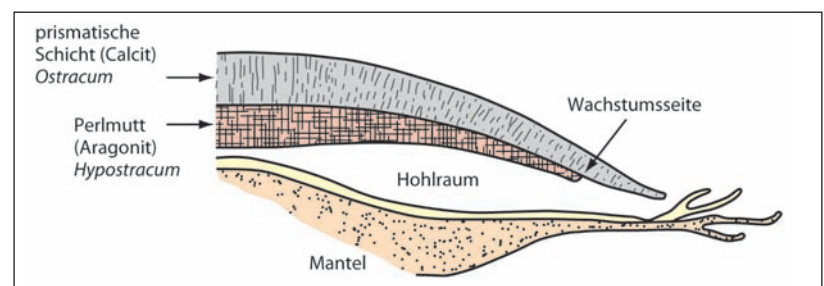
zu einem sogenannten „Orienteffekt“ führt (Liu et al., 1999). Genauso ist es bei zweischaligen Perlaustern: Wenn Fremdkörper zwischen die Schale und dem Mantel eines Seeohrs eindringen, verwandelt dieser bemerkenswerte Prozess ihn in eine kostbare, schillernde Perlmutterperle (Lin et al., 2008; vgl. Abb. 6, unten).

Der „Orienteffekt“ ist Schönheit jenseits von Notwendigkeit, verborgen in den lebenden Seeohren. Kein Selektionsdruck kann ihn erklären. Es ist überschwängliche Kunstfertigkeit eines göttlichen Schöpfers.

Perlen nehmen einen besonderen Platz in der Heiligen Schrift ein. Vielleicht liegt es daran, dass hier außergewöhnliches Design mit umsichtiger Konstruktion gepaart ist, um diese strahlenden Schönheiten zu erzeugen. Wir werden gewarnt, unsere geistlichen „Perlen“ nicht vor die „Schweine“ zu werfen, sonst werden die Perlen als Vorwand dienen, um uns anzugreifen (Mt 7,6). Das Himmelreich wird mit einer sehr teuren Perle verglichen (Mt 13, 45–46), und die zwölf Tore des Himmels sollen jeweils aus einer einzigen Perle bestehen (Offb 21, 21).

Dennoch sind die Seeohren nicht wegen ihrer Perlen so heiß begehrt, sondern wegen ihres muskulösen Fußes. So ist der Adduktormuskel des Fußes essbar. In einigen asiatischen Ländern dienten die Seeohren einst ausschließlich als Speise für das Königshaus. Jetzt, wo sie allgemeiner zugänglich sind, gibt es eine riesige

Abb. 4 Schematischer Querschnitt durch ein Rotes Seeohr (*Haliotis rufescens*). Der Mantel sondert zuerst die obere prismatische Schicht und später die innere Perlschicht ab. (Nach DiMasi & Sarikaya, 2004)



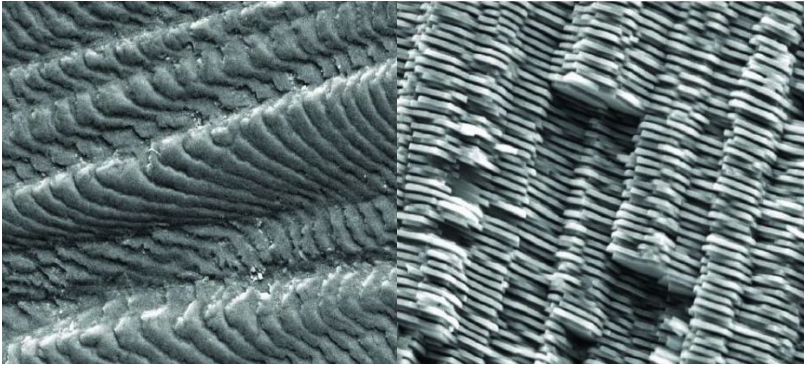


Abb. 5 Links: Typische geriefte Mikrostruktur der Oberfläche der inneren Seeohren-Schale. Die gestaffelten Lagen sind je ca. 4,5 µm dick. (220 Lagen je mm). Senkrecht dazu sind irregulär geformte Furchen (durchschnittlich im Abstand von 43 µm (23 je mm)). Sie arrangieren starke und schwache Beugungsgitter, die das Schillern der Schale verursachen.

Rechts: Typische gekachelte Mikrostruktur der inneren Seeohren-Schale im Querschnitt. Die Kacheln bestehen aus 0,5 µm dicken Aragonit-Plättchen, die durch ultradünne Lagen aus Conchiolin getrennt sind. Ungefähr 1000 Lagen bilden die innere Auskleidung der Schale. Die Plättchen sind durchsichtig und bilden ein viellagiges Interferenzmuster, das grüne, rosa und weiße Farbtöne erzeugt, die für das gedämpfte Grün/Blau und Rosa verantwortlich sind, das für die Schalen so charakteristisch ist. Bildbreite jeweils 70 µm. (Aus TAN et al., 2004). Die molekularen Details des Aufbaus des Perlmutts sind ausgesprochen komplex (Luo et al., 2015).

Abb. 6 Zwei Beispiele kommerzieller Nutzung von Seeohren-Perlmutter.

Oben: Die Schönheit des Seeohren-Perlmutter wird genutzt, um dekorative Zierstreifen und Inlays bei Musikinstrumenten (wie hier eine Ukulele), Möbel, Schmuck usw. anzubringen. (Foto: N. Crompton).

Unten: Seeohren-Perlen kann man nicht kommerziell ernten, da die Tiere natürliche Bluter sind. Natürliche Perlen sind selten und sehr teuer. Sie sind selten rund, können aber recht groß werden. Diese 145-karätige hornförmige Perle (5 cm x 3,6 cm) wird für \$18.000 angeboten. (<http://www.karipearls.com>; mit freundlicher Genehmigung)

Nachfrage nach dieser leckeren Meeresdelikatesse. Kenner von Meeresfrüchten auf der ganzen Welt lieben und schätzen sie sehr. Leider ist die Nachfrage so groß, dass die natürliche Fischerei sie nicht bedienen kann. Eine Art nach der anderen ist überfischt worden, bis sie jeweils vom Aussterben bedroht ist. Vor der Küste Kaliforniens haben die Fischereien nacheinander rote (*H. rufescens*), rosa (*H. corrugata*), grüne (*H. fulgens*), weiße (*H. sorenseni*) und schließlich schwarze (*H. cracherodii*) Seeohren-Arten „abgerntet“ und dezimiert (Haaken, 2001).

Die Aussterbegefahr wird durch natürliche Ursachen noch vergrößert. Seeotter sind zahlreicher geworden und machen mehr Beute. Sowohl Federwürmer (Sabellidae) als auch das „Welkfußsyndrom“, eine bakterielle Erkrankung, haben zahlreiche Seeohren-Populationen dezimiert.

Schließlich verursacht ihnen ihre eigene Biologie Probleme. Seeohren geben sowohl



Sperma als auch Eier in die Meeresumwelt ab. Eine erfolgreiche Begegnung und Befruchtung der Keimzellen ist jedoch keineswegs garantiert. Sie ist sehr abhängig von der Keimzellendichte und diese richtet sich nach der Anzahl der adulten* Tiere. Wenn Populationsdichten zu gering werden, kommt es zum sicheren Aussterben (Haaker et al., 2001). Wegen der übermäßigen Ernte gibt es mittlerweile strenge Gesetze zur Bekämpfung der Wilderei, wodurch andererseits ein unheilvoller Schwarzmarkt entstanden ist. Die Ausbeutung der Seeohren hat zur Zerstörung einiger Küstenökosysteme beigetragen (Swemmer, 2013).

Taxonomie der Seeohren

Die Seeohren gehören zum Tierstamm der Mollusken (Weichtiere), zu denen auch Herzmuscheln, Mies- und Flussmuscheln, Schnecken, Kraken und Tintenfische zählen. Die Mollusken bilden den zweitgrößten Tierstamm mit weit über 130.000 Arten. Der Name Mollusk kommt vom lateinischen Wort *mollis* – weich. Daher kommt die Bezeichnung „Weichtiere“. Die Weichheit bezieht sich auf das Fehlen eines Skeletts. Weichtiere besitzen typischerweise eine Art Kopf mit einem Paar Augen und einem Paar Tentakeln. Sie haben einen markanten bauchseitigen Fuß für die Bewegung, der entweder zum Kriechen oder Schwimmen benutzt wird. Und sie haben einen Rückenmantel, der ihnen Schutz und Stabilität bietet und üblicherweise, trotz „Weichheit“ im Namen *Mollusk*, eine oder mehrere sehr harte Schalen absondert. Die Schalen werden wegen ihrer Schönheit und Gestalt geschätzt – sogar als Resonanzkammern, mit deren Hilfe man das „Rauschen des Ozeans“ genießen kann.

Die Schalen der Weichtiere bestehen aus drei Schichten: einer dünnen äußeren Schicht, dem Periostracum (oft durch Erosion verloren), der Hauptschicht, dem Ostracum (Hauptschicht aus prismatischem Calcit) und einer inneren glatten, perlmuttartigen Schicht, dem Hypostracum (Abb. 4).

In den Lebenszyklen der Mollusken kommen zwei pelagische* larvale Stadien vor. Erwachsene Tiere sind männlich oder weiblich und sie laichen, indem sie Spermien oder Eier in die Umgebung freisetzen. Nach der Befruchtung und den frühen Furchungs-Zellteilungen schlüpft ein Embryo aus der Vitellin-Membran seines Eis und wird zu einer frei schwimmenden Trochophor-Larve. Nach der Bildung einer Schale wird diese zu einer frei schwimmenden Veligerlarve. Während des Veligerstadiums falten sich alle Mitglieder der Weichtierklasse Gastropoda, und ihr

Körper verdreht sich, was als Torsion bezeichnet wird. Erst wenn sich die Veligerlarve schließlich niederlässt, nimmt das Tier seine halbsessile, adulte, benthische Form an (Raven, 1958), d. h. sie lebt dann weitgehend ohne Ortsveränderung am Boden eines Gewässers.

Das Studium der Weichtiere, die Malakologie, ist ein sehr aktiver Forschungsbereich. Der Aufbau einer Taxonomie der Mollusken hat sich jedoch als äußerst schwierig erwiesen. Viele Familien bilden zwar diskrete, abgrenzbare taxonomische Einheiten, doch die Platzierung dieser Familien in eine höhere taxonomische Hierarchie ist ein schwieriges Unterfangen. Genomische Sequenzierung führt zwar unweigerlich zu einer Hierarchie, aber bei den Weichtieren resultiert daraus keine elegante Systematik.

Oft werden acht Klassen anerkannt. Die größte Klasse stellen die Gastropoda dar, das sind die Schnecken. Sie enthält etwa 85% der ca. 130.000 benannten Molluskenarten. Die nächstgrößere Klasse, Bivalvia (Muscheln), umfasst etwa 13% der Arten. Die anderen sechs Klassen, einschließlich der Kopffüßer (Kraken und Tintenfische), Käferschnecken und andere machen den geringen Rest aus. Wegen ihrer harten Schalen, die leicht fossilisieren, wurden auch viele ausgestorbene Arten identifiziert (etwa 65.000 Arten), einschließlich der Mitglieder zweier zusätzlicher ausgestorbener Klassen. Gastropoden (früher „Univalves“ genannt) zeigen eine breite Vielfalt von Lebensraum- und Nahrungspräferenzen.

Während der Individualentwicklung vollziehen Gastropoden einen charakteristischen Wandel, die sogenannte Torsion, die ein wenig vergleichbar ist mit der Metamorphose bei Insekten. Das hintere Ende des Körpers faltet sich um, so dass es nach vorne zeigt und über dem vorderen Ende liegt. Für Tiere, die in einer einzigen Schale leben, mit einer einzigen Öffnung, macht die Torsion viel Sinn. Denn unter diesen Umständen müssen Vorder- und Hinterende (Maul und Anus) diese Öffnung gemeinsam nutzen. Das Tier faltet sich sozusagen in der Mitte, so dass Vorder- und Hinterende in nächster Nähe zueinander liegen, während die „Faltungsstelle“ (ohne Öffnung) hinten im Gehäuse steckt. Die Torsion tritt unabhängig vom Spiralwachstum der Gastropodenschalen auf (Rupert und Barnes, 1994).

Die taxonomische Stellung der Seeohren

Wo sind die Seeohren unter den Gastropoden einzuordnen? Die Klasse Gastropoda ist in verschiedene Linien unterteilt: Caenogastropoda, Vetigastropoda, Patellogastropoda und Heterobranchia (Ponder and Lindberg, 1997;

Glossar

adult: erwachsen, ausgewachsen.

Akrosom: Kopfkappe des Spermiums; ein Lysosom, das den Kopf der Samenzelle unter dessen Zellmembran überzieht.

Allel: Zustandsform bzw. Variante ein und desselben Gens.

Allelfluss: Der Austausch von Allelen (unterschiedliche Varianten ein und desselben Gens) zwischen zwei Populationen (meist innerhalb einer Art). Der dafür übliche Begriff Genfluss ist irreführend, da es nicht um Gene als solche, sondern um ihre Allele geht.

Allopatrische Artbildung: → Artbildung im Zusammenhang mit räumlicher (geographischer) Trennung (Separation) der Ausgangsart. Der Begriff ist zwar eingebürgert, aber insofern irreführend, als durch die Allopatrie (räumliche Trennung) an sich keine Artbildung erfolgt. Allopatrie ist nur eine eventuell notwendige, nicht aber hinreichende Voraussetzung für Artbildung.

Dalton: Einheit der Masse eines Atoms oder eines Moleküls. 1 Dalton ist auf 1/12 des Atomgewichts des Kohlenstoff-Isotops ¹²C festgelegt.

Dimer: Molekül, das aus zwei Teilen besteht.

Epistasis: Gen-Wechselwirkung. Die Wirkung des einen (epistatischen) Gens verdeckt eines der Merkmale des anderen (hypostatischen) Gens. Statt erwarteter zweier Merkmale wird nur eines ausgebildet. Dominante Epistasis liegt vor, wenn die Anwesenheit eines einzelnen dominanten → Allels des epistatischen Gens eines der Merkmale des hypostatischen Gens verdeckt. Rezessive Epistasis liegt vor, wenn die Anwesenheit beider rezessiver Allele des epistatischen Gens die Ausprägung eines oder mehrerer Merkmale des hypostatischen Gens unterdrückt.

Exozytose: Eine bestimmte Art des Stofftransports aus der Zelle heraus.

Expression (Genexpression): Das Ablesen und somit Nutzbarmachen von Genen bzw. der durch sie codierten Information im Zellbetrieb.

Genfluss: → Allelfluss

Glykoprotein: Makromolekül, das aus einer Protein- und aus Zuckergruppen besteht.

Hybrid: Mischling

hydrophob: wasserabweisend

Introgression: Überführung eines Gens, Chromosomensegments, Chromosoms oder Genoms von einer Art auf eine andere, z. B. infolge von Hybridisierungen (Kreuzungen).

pelagisch: in offenen Gewässern des Meeres und großer Binnengewässern lebend

Radula: Reihe von kleinen Zähnen aus Chitin am vorderen Ende des Verdauungstraktes

Separation: Geographische oder sonstige Trennung zweier Populationen

Sympatrische Artbildung: → Artbildung ohne begleitende räumliche (geographische) Trennung der Ausgangsart. (vgl. die Erläuterungen bei → allopatrische Artbildung).

Artbildung: Artaufspaltung; Prozess, durch den im Laufe von Generationen eine Art (Spezies) in zwei Tochterarten aufspaltet.

Synapomorphie: gemeinsames, bei mehreren → Taxa vorkommendes, abgeleitetes (höherentwickeltes) Merkmal.

Taxon (pl. Taxa): Klassifikationseinheit unterschiedlichen Umfangs, z. B. Gattung, Familie, Ordnung, Klasse.

triploid: mit dreifachem (statt doppeltem) Chromosomensatz ausgestattet.

VELL: Vitellinhüllen-Lysinrezeptor

WoRMS-Liste: World Register of Marine Species (<http://www.marine-species.org>)

Grande et al., 2008). Die Vetigastropoda umfassen verschiedene Familien: Schlitzschnecken (Fissurellidae), Schlitzbandschnecken (Pleurotomaridae), Kreiselschnecken (Trochidae) und die Seeohren (Haliotidae). Viele von ihnen haben ein sog. Schlitzband (Selenizone), das der Atmung dient. Bei Schlitzbandschnecken ist sie deutlich als markanter Schlitz sichtbar, der horizontal um die Hauptwindung der Schale verläuft (Abb. 7). Die Vetigastropoden zeigen eine beträchtliche Variabilität in der Schalenmorphologie und -farbe und teilen sich eine Anzahl anatomischer



Abb. 7 Fünf Ansichten der Schlitzbandschnecke *Mikadotrochus hirasei*. Dieses Weichtier gehört zu einer weiteren Familie der Vetigastropoda, den Pleurotomaridae. In der Mitte der oberen Reihe ist die Selenizone gut zu sehen. Die anderen Ansichten zeigen ihre Beziehung zum Schlitz in der Schale. (H. Zell, CC BY-SA 3.0)

Eigenschaften, unter anderem epipodale Sinnesorgane, eine markante, vielzählige Radula* und eine hohe Chromosomenzahl. Es wurden Versuche unternommen, sie auf der Grundlage einer gemeinsamen Struktur, einer definierenden Synapomorphie*, zu gruppieren. Dazu wurden zunächst Merkmale des Schalenmuskels verwendet und später das Vorhandensein von Bursikeln, das sind chemosensorische Organe, die sich an der Basis der Kiemenfilamente befinden und mit denen das Tier die Anwesenheit von räuberischen Seesternen wahrnehmen kann (Haszprunar, 1987). Kein einziges Merkmal erwies sich jedoch als umfassend, vielleicht mit Ausnahme einer bestimmten mikroskopischen Schalenstruktur (Hedegaard, 1997).

Die Vetigastropoden sind eine Unterklasse oder Überordnung von 15 phänotypisch unterschiedlichen Überfamilien, zu denen auch die Haliotoidea – die Seeohren – gehören (Bouchet und Rocroi, 2005). Sequenzstudien haben nur wenig Licht in die Beziehungen zwischen den Vetigastropoden-Familien gebracht, bestätigen aber gut die Einzigartigkeit der Seeohren (Geiger und Thacker, 2005; Aktipis und Giribet, 2012).

Seeohren-Schalen sind einmalig. Sie sind abgeflacht und trinkschalenförmig und besitzen ein Schlitzband von sehr charakteristischer Gestalt. Es weist eine Reihe von Löchern (Tremata) auf, die in gleichmäßigem Abstand in Form eines Bogens angeordnet sind (Abb. 2, Abb. 8). Die durchschnittliche Anzahl der Tremata ist einigermaßen charakteristisch für eine Art, aber die Anzahlen schwanken zwischen den einzelnen Individuen

stark (Geiger und Owen, 2012). Seeohren ohne Löcher werden nur in sehr seltenen Einzelfällen beobachtet (Geiger und Groves, 1999).

Die Seeohren-Überfamilie Haliotoidea werden gewöhnlich zwei Familien zugeordnet: die Haliotidae und die Temnotropidae, eine ausgestorbene Familie von drei oder vier Arten. In diesem Zusammenhang nimmt man üblicherweise an: Wenn zwei Familien zur gleichen Überfamilie gestellt werden, dann werden sie morphologisch ähnlich sein. Das gilt, auch wenn eine davon nur fossil bekannt ist. Hier ist dies aber nicht der Fall. Dennoch stellte Laube (1868) die Temnotropidae-Fossilien, die in der Obertrias-Formation in St. Cassian in Norditalien gefunden wurden, trotz deutlicher Unterschiede in die gleiche Überfamilie. Vermutlich brauchte Laube ein fehlendes Bindeglied für die Haliotidae, und Temnotropiden-Fossilien waren das Beste, das er finden konnte. Bandel (1991) bezeichnet die Temnotropiden-Fossilien gleichermaßen als „haliotiform“. Eine Skizze dieses „haliotiformen“ Fossils, die aus Bandels (1991) Fachartikel nachgedruckt wurde, ist in Abb. 9 wiedergegeben. Es sieht allerdings nicht wie ein Seeohr aus. In Bandels Fachartikel und in verschiedenen anderen Publikationen (Keil und Bandel, 2000, Nutzal und Kaim, 2014, Hausmann und Nutzal, 2014) sind auch Fotografien dieser Fossilien abgebildet. Die Fotos sehen aus wie die erwähnte Skizze und nicht wie ein Seeohr.

In Bandels Fachartikel gehörten zu diesen kleinen Triasfossilien (1,5 cm) *Temnotropis carinata*, *T. bicarinata* und *T. fallax*, obwohl *T. carinata* und



Abb. 8 Drei künstlich polierte Schalen eines Seeohrs aus Neuseeland, *Haliotis iris*. Die mittlere Schale zeigt die Selenizone deutlich als Serie von Löchern. (Doka54, Public Domain)

T. bicarinata nicht auseinandergehalten werden können. *T. carinata* hat eine abgeflachte Spiralschale (wie die Seeohren), aber ihr Schlitzband ist als einfacher Schlitz ausgebildet, nicht wie der charakteristische Trematabogen. *T. fallax* ist typischerweise kreiselförmig und ähnelt den Seeohren gar nicht. Es überrascht kaum, dass andere Bearbeiter diese Fossilien nicht zu den Seeohren gestellt, sondern in die Schlitzbandschnecken eingeordnet haben (Bandel, 1991). *T. frydai*, eine vierte Art, die *T. carinata* sehr ähnlich ist, aber aus Schichten der späten Kreidezeit stammt, wurde in Spanien gefunden (Kiel und Bandel, 2000). Keine der vier Arten sieht wie Seeohren aus. Später schwächte Bandel (2009) seine Behauptung etwas ab und schrieb: „Die Haliotidae könnten ihre Vorfahren unter den Temnotropidae haben.“ Nutzel und Kaim (2014) behaupten, dass die Temnotropiden-Fossilien aus der Obertrias den Rinaldoella (synonym Pleurotomaria, Schlitzbandschnecken) sehr ähnlich seien (Abb. 9). Die vorliegenden Indizien deuten also darauf hin, dass die Temnotropiden-Fossilien aus einem Wunschdenken heraus ungerechtfertigterweise in die Haliotoidea-Oberfamilie eingeordnet wurden. Die Seeohren mit ihrem ausgeprägten Trematabogen bleiben hartnäckig unverwechselbar unter den Gastropoden. Im Fossilbericht wurden keine fehlenden Bindeglieder gefunden.

Seeohren-Arten und Hybriden

Die Familie der Haliotidae umfasst viele Arten und ist deutlich von anderen Familien abgegrenzt. Geiger und Owen (2012) haben vor kurzem ein fantastisches Lehrbuch veröffentlicht und die verschiedenen Arten dargestellt. Wie so oft schwankt die Anzahl der Arten je nach Urteil und Meinung der einzelnen Experten und variiert von 30 bis 130. Die aktuelle WoRMS-Liste* (2016)

umfasst 60 Arten, siehe Tab. 1, unter denen sich merkwürdigerweise fünf Fossilien aus Neuseeland befinden. Von den verbleibenden 55 sind zwei Arten (*H. arabiensis* und *H. geigeri*) noch nicht lange genug bekannt, um in der Artenliste von Geiger und Owen (2012) vorkommen zu können. Allerdings haben sie zwei Arten in ihrer Liste aufgenommen (*H. pustulata* und *H. speciosa*), die WoRMS in andere Arten (*H. rugosa* und *H. tuberculata*) eingeordnet hat. Damit bleibt ein Konsens von 55 heute vorkommenden Arten, in denen aber viele Unterarten eingeschlossen sind. Zu Referenzzwecken enthält die WoRMS-Liste 16 frühere Gattungsbezeichnungen. Doch nur eine einzige Gattung, *Haliotis*, ist heute anerkannt. Die Beseitigung überflüssiger Gattungsnamen war berechtigt, weil für keinen von ihnen adäquate Differenzialdiagnosen vorlagen und weil sie auch im Widerspruch zu den Ergebnissen der Sequenzierungsstudien standen. Die Interpretation, dass es sich bei den Seeohren um eine einzige Gattung handelt, wird zweifellos dadurch bestärkt, dass die Fähigkeit zur leichten Hybridbildung bei vielen *Haliotis*-Arten nachgewiesen ist (Abb. 10).

Der knappe Fossilbericht von den Seeohren bietet keine zusätzlichen Einblicke in eine po-

Abb. 9 Zeichnungen von zwei Fossilien der Temnotropidae aus der Trias (oben *Temnotropis carinata*, unten *T. bicarinata*). Fossile Haliotoidea umfassen *Haliotis*-Arten, die eindeutig zu den Seeohren gehören, und vier Arten der Temnotropidae aus Sedimenten der Trias. Die vier fossil erhaltenen Arten der Temnotropidae besitzen keine Trematabögen. In jüngerer Zeit wurde vorgeschlagen, die Temnotropiden-Fossilien zu den Schlitzbandschnecken zu stellen, weil ihre Schale offensichtlich röhrenartig ist und die Selenizone deutlich die Form eines Schlitzes hat. (Aus BANDEL 1991; ursprünglich aus LAUBE 1868)

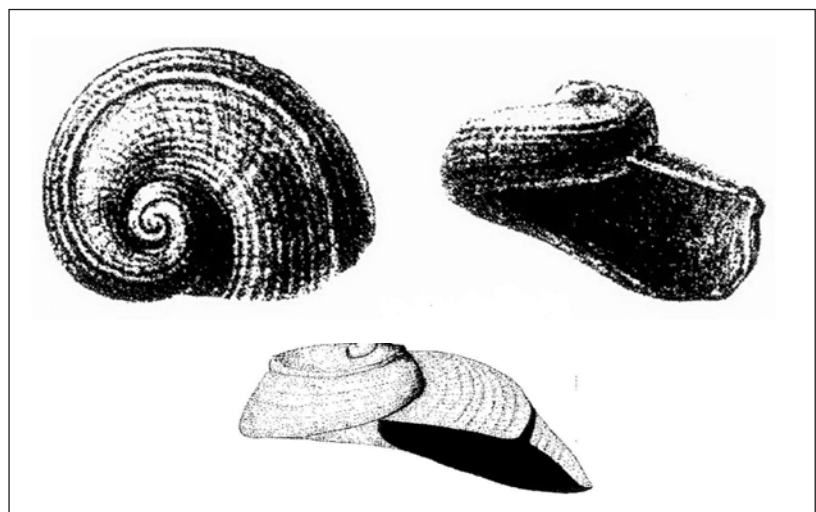
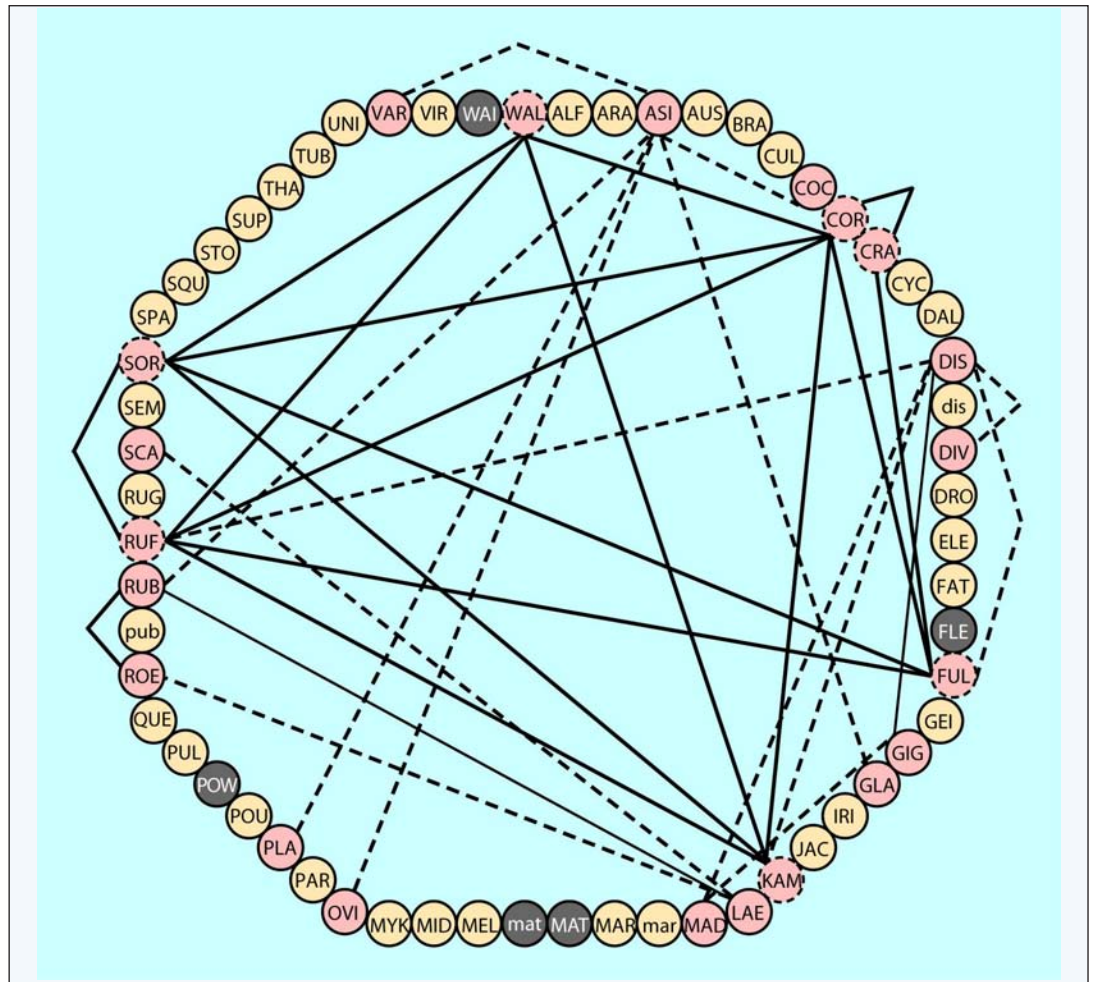


Abb. 10 Kreuzungsmatrix aus allen 55 lebenden Seeohren-Arten plus 5 neuseeländischen, kürzlich ausgestorbenen, grau gezeichneten Arten. Arten, die an Hybridenbildung beteiligt sind, sind rosa unterlegt. Zu den Abkürzungen (je drei Buchstaben) siehe Tab. 1 auf der auf der nachfolgenden Seite. Alle 60 Arten gehören zur Gattung *Haliotis*, was unterstrichen, dass alle Arten nah verwandt sind. Die durchgezogenen Linien zeigen natürliche Hybride an, die gestrichelten Linien künstliche Hybride. Die gestrichelten Kreise entsprechen den in Tab. 2 und Abb. 12 genannten kalifornischen Arten. (Weitgehend nach Lafarga de la Cruz & Gallardo-Escarate 2011 und nach Geiger & Owen 2012)

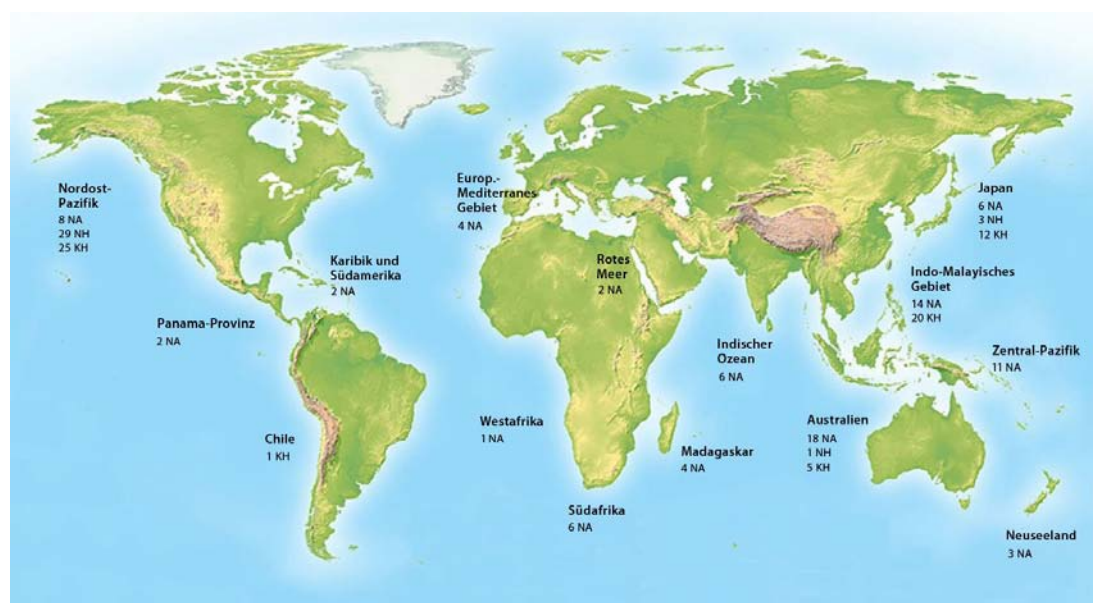


tenzielle Familienphylogenie. Zwei Fossilien aus der frühen Kreide wurden in Puerto Rico und Kalifornien gefunden. Ein einziges Fossil aus dem Eozän und drei Fossilien aus dem Oligozän sind bekannt. Fossilien von Seeohren finden sich häufiger in Meeressedimenten seit dem Miozän (Geiger und Groves, 1999). Die fossilen Seeohren bewohnten ähnliche Nischen wie die heutigen Arten: tropische Riffe und felsige Küstenlinien. Bei allen 35 fossilen Arten handelt es sich eindeutig um Seeohren. Mehrere haben Schalen,

die denen heutiger Arten ähneln, aber die geographischen Verbreitungsgebiete überschneiden sich nicht. Der Aufbau eines umfassenden phylogenetischen Stammbaums der Familie bleibt ein schwierig zu erreichendes Ziel. Dennoch ist das charakteristische Merkmal der heutigen Seeohren-Arten auch bei den frühesten fossilen Exemplaren offenkundig (Geiger und Groves, 1999).

Eine Abgrenzbarkeit von Familien kann durch Untersuchung von Hybriden vorge-

Abb. 11 Gegenwärtige geographische Verbreitung der Seeohren (*Haliotis*). * Chile gehört nicht zum natürlichen Verbreitungsgebiet. **NA** Anzahl der in der Natur vorkommenden Arten, **NH** Anzahl der natürlich vorkommenden Hybriden, **KH** künstlich erzeugte Hybriden. (Nach LAFARGA DE LA CRUZ & GALLARDO-ESCARATE 2011 und GEIGER & POPPE 2000.)



<i>Haliotis alfredensis</i> Bartsch, 1915	Port Alfred's abalone
<i>Haliotis arabiensis</i> Owen, Regter & Van Laethem, 2016	Arabian abalone
<i>Haliotis asinina</i> Linnaeus, 1758	Ass's ear abalone (Donkey's ear abalone)
<i>Haliotis australis</i> Gmelin, 1791	Queen paua (Austral abalone)
<i>Haliotis brazieri</i> Angas, 1869	Brazier's ear shell (Honey/Mimic abalone)
<i>Haliotis clathrata</i> Reeve, 1846	Lovely abalone
<i>Haliotis coccoradiata</i> Reeve, 1846	Reddish-rayed abalone
<i>Haliotis corrugata</i> W. Wood, 1828	Pink abalone (Corrugated abalone)
<i>Haliotis cracherodii</i> Leach, 1814	Black abalone
<i>Haliotis cyclobates</i> Péron & Lesueur, 1816	Whirling abalone (Circular ear shell)
<i>Haliotis dalli</i> Henderson, 1915	Galapagos abalone
<i>Haliotis discus</i> Reeve, 1846	Disk abalone
<i>Haliotis dissona</i> (Iredale, 1929)	[Dissonant abalone]
<i>Haliotis diversicolor</i> Reeve, 1846	Variously coloured abalone
<i>Haliotis drogini</i> Owen & Reitz, 2012	Drogin's abalone
<i>Haliotis elegans</i> Koch in Philippi, 1844	Elegant abalone
<i>Haliotis fatui</i> Geiger, 1999	Fatu's abalone
<i>Haliotis flemingi</i> Powell, 1938 †	Fleming's abalone
<i>Haliotis fulgens</i> Philippi, 1845	Green abalone
<i>Haliotis geigeri</i> Owen, 2014	Geiger's abalone
<i>Haliotis gigantea</i> Gmelin, 1791	Giant abalone (Siebold's abalone)
<i>Haliotis glabra</i> Gmelin, 1791	Glistening abalone
<i>Haliotis iris</i> Gmelin, 1791	Blackfoot paua (Rainbow abalone)
<i>Haliotis jacnensis</i> Reeve, 1846	Jacna abalone
<i>Haliotis kamtschatkana</i> Jonas, 1845	Pinto abalone (sub. sp)/ Threaded abalone (sub. sp)
<i>Haliotis laevigata</i> Donovan, 1808	Greenlip abalone (whitened ear shell)
<i>Haliotis madaka</i> (Habe, 1977)	(Giant abalone)
<i>Haliotis mariae</i> W. Wood, 1828	Oman abalone
<i>Haliotis marmorata</i> Linnaeus, 1758	Marbled abalone
<i>Haliotis mathesonensis</i> (Eagle, 1996) †	[Matheson's abalone]
<i>Haliotis matihetihensis</i> (Eagle, 1999) †	[Matiheti's abalone]
<i>Haliotis melculus</i> (Iredale, 1927)	Honey abalone
<i>Haliotis midae</i> Linnaeus, 1758	Perlemon (South African abalone)
<i>Haliotis mykonosensis</i> Owen, Hanavan & Hall, 2001	Greek abalone
<i>Haliotis ovina</i> Gmelin, 1791	Sheep's ear abalone
<i>Haliotis parva</i> Linnaeus, 1758	Canaliculate abalone
<i>Haliotis planata</i> G. B. Sowerby II, 1882	Planate abalone
<i>Haliotis pourtalesii</i> Dall, 1881	Pourtales's abalone
<i>Haliotis powelli</i> C. A. Fleming, 1952 †	[Powell's abalone]
<i>Haliotis pulcherrima</i> Gmelin, 1791	Beautiful abalone
<i>Haliotis queketti</i> E. A. Smith, 1910	Quekett's abalone
<i>Haliotis roei</i> Gray, 1826	Roe's abalone
<i>Haliotis rubiginosa</i> Reeve, 1846	Lord Howe abalone
<i>Haliotis rubra</i> Leach, 1814	Blacklip abalone
<i>Haliotis rufescens</i> Swainson, 1822	Red abalone
<i>Haliotis rugosa</i> Lamarck, 1822	Many-holed abalone
<i>Haliotis scalaris</i> (Leach, 1814)	Staircase abalone/ Ridged ear abalone
<i>Haliotis semiplicata</i> Menke, 1843	Semiplicate abalone
<i>Haliotis sorenseni</i> Bartsch, 1940	White abalone
<i>Haliotis spadicea</i> Donovan, 1808	Blood-spotted abalone
<i>Haliotis squamosa</i> Gray, 1826	Squamose abalone
<i>Haliotis stomatiaeformis</i> Reeve, 1846	[Stomataform abalone]
<i>Haliotis supertexta</i> Lischke, 1870	[Supertext abalone]
<i>Haliotis thailandis</i> Dekker & Patamakanthin, 2001	Siamese abalone
<i>Haliotis tuberculata</i> Linnaeus, 1758	Green ormer
<i>Haliotis unilateralis</i> Lamarck, 1822	[Unilateral abalone]
<i>Haliotis varia</i> Linnaeus, 1758	Variable abalone/ Common ear shell
<i>Haliotis virginea</i> Gmelin, 1791	Virgin Paua
<i>Haliotis waitemataensis</i> Powell, 1938 †	[Waitemata's abalone]
<i>Haliotis walallensis</i> Stearns, 1899	Flat abalone

Tab. 1 Seeohren-Arten nach dem World Register of Marine Species (WoRMS). †Kürzlich ausgestorbene Arten. In der rechten Spalte sind die gebräuchlichsten englischen Namen angegeben. Weniger gebräuchliche Namen sind in Klammern angegeben. Sofern kein englischer Name bekannt ist, ist der übersetzte lateinische Artname in eckigen Klammern eingefügt.

Tab. 2 Anzahlen der natürlichen Hybriden, die bei kalifornischen Seeohren beobachtet wurden.

* Die Hybride *fulgens* x *sorenseni* wurde künstlich erzeugt und ist nicht aus freier Wildbahn bekannt. (Nach Owen & Rafferty, 2017a, b).

<i>Haliotis</i>	<i>corrugata</i>	<i>cracherodii</i>	<i>fulgens</i>	<i>kamtschatkana</i>	<i>rufescens</i>	<i>sorenseni</i>
<i>corrugata</i>						
<i>cracherodii</i>	1					
<i>fulgens</i>	25	10				
<i>kamtschatkana</i>	3	0	0			
<i>rufescens</i>	49	0	2	35		
<i>sorenseni</i>	10	0	0*	6	>1000	
<i>walallensis</i>	26	0	0	1	6	2

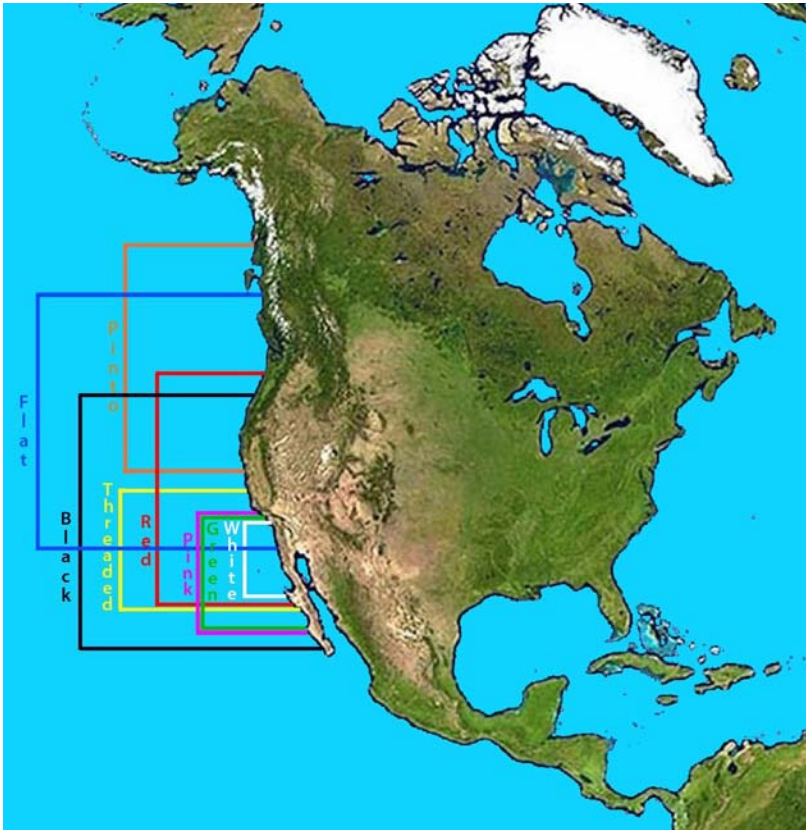


Abb. 12 Siedlungsgebiete von *Haliotis*-Arten an der Westküste Nordamerikas (vgl. Tab. 2).
 Black: *H. cracherodii*; Flat: *H. walallensis*; Green: *H. fulgens*; Pink: *H. corrugata*; Pinto (nördlicher Pinto): *H. kamtschatkana*; Red: *H. rufescens*; Threaded (südlicher Pinto): *H. kamtschatkana*; White: *H. sorenseni*. Pinto und Threaded werden als gleiche Art mit verschiedenen Unterarten angesehen. Alle sieben Arten kommen in Küstennähe um Los Angeles, San Diego und die benachbarten Kanalinseln Kaliforniens vor. (Überarbeitet nach G. Anderson, mit freundlicher Genehmigung)

nommen werden. Stone (2000) formulierte den Satz: „Hybridisierung ist eine komplexe Angelegenheit.“ In der Fachliteratur finden sich viele Definitionen des Begriffs „Hybride“. Mit diesem Begriff ist ganz grundsätzlich eine Verpaarung zweier genetisch verschiedener Eltern gemeint. Hier soll „Hybride“ eine Kreuzung zwischen zwei Individuen verschiedener Arten (oder auch höherer Taxa) bedeuten. Interspezifische Hybriden sind keineswegs selten. Unter den Vögeln bilden etwa 10% der Arten natürliche Hybriden und fast 20% künstliche Hybriden (Grant & Grant, 1992). Bei den Pflanzen reichen die Werte von 6 bis 16% (Levin 2002).

Kreuzungen zwischen nahe verwandten Individuen (Inzucht) können wegen der Expression schädlicher rezessiver Gene extrem nachteilig für die Nachkommenschaft sein. Kreuzungen zwischen entfernt verwandten Arten sind eher unwahrscheinlich. Das liegt an der Fülle von Isolationsmechanismen. Diese lassen sich in zwei Klassen einteilen: Isolation vor der Paarung und Isolation nach der Paarung (Price, 2006) oder – wie man wissenschaftlich präziser formuliert

– in präzygotische und postzygotische Isolation (Barton et al., 2007). Wo zwei Arten koexistieren, wird eine aufgrund des Konkurrenzverhältnisses zum Aussterben neigen, wenn die beiden Arten nicht präzygotisch isoliert sind. Aus diesem Grund ist die Hybridisierung ein so großes Problem für die Erhaltung seltener Arten. Dieses Problem entsteht sowohl durch die Einführung von invasiven Schwesterarten, die einheimische Arten verdrängen, als auch durch eine Lebensraumveränderung, durch die zuvor isolierte Spezies miteinander in Kontakt kommen können (Allendorf et al., 2001; Todesco et al., 2016). Viele seltene Arten sind durch Hybridisierung, anschließende Introgression und Vermischung ihrer einzigartigen Genotypen gefährdet. Der rote Wolf, zahlreiche Entenarten und andere sind bekannte Beispiele dafür (Wolf et al., 2001; Fredrickson & Hedrick, 2005; Rhymer, 2006).

Umgekehrt kann die Hybridisierung auch vorteilhaft sein. In Bezug auf die individuelle Fitness können Hybriden genauso angepasst sein wie ihre Eltern oder auch besser oder schlechter angepasst als sie (Grant & Grant, 1992). Verbesserte Fitness von Hybriden hat man als Heterosis, heterozygoten Vorteil oder Überdominanz bezeichnet.

Solche genetische Verbesserung der Seeohren ist kommerziell sehr interessant. Traditionelle Selektionsmethoden, Hybridenzucht und sogar Triploid*-Induktion durch Koffein-Behandlung (Okumura et al., 2008) wurden dabei schon versucht. Die Hybriden zeigen bessere Wachstumsraten, höhere Überlebensraten und verbesserte Temperaturtoleranzen gegenüber Arten, die auf übliche Weise kultiviert werden (Elliot 2000). Aus Forschungsstudien in der Aquakultur sowie durch allgemeine Feldbeobachtungen ist eine signifikante Anzahl von künstlichen und natürlichen Seeohren-Hybriden bekannt.

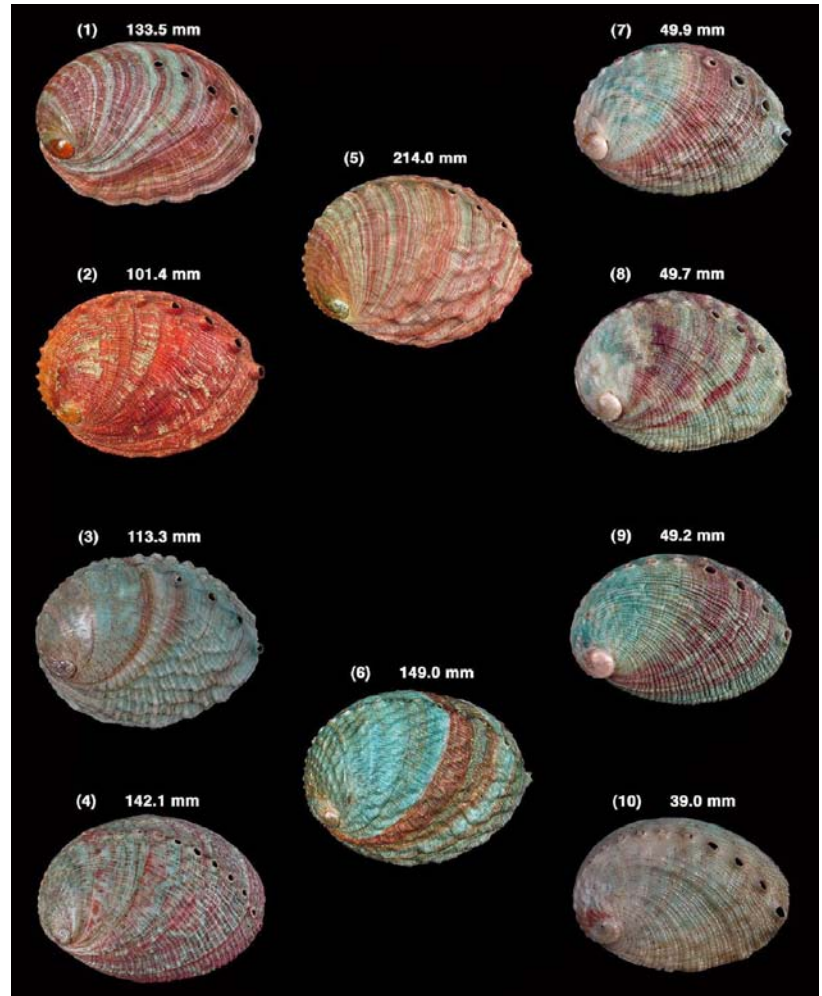
Aufgrund von kommerziellem Interesse an den Seeohren wurden ungezählte Tiere untersucht und eine bedeutende Anzahl von natürlichen Hybriden beobachtet. Die Situation erinnert an die Fülle der Hybriden bei den Paradiesvögeln (Crompton, 2017). Owens Untersuchungen an Seeohren-Hybriden im Ostpazifik sind besonders aufschlussreich (Owen & Rafferty, 2017a, b). Alle sieben kalifornischen

Arten (Abb. 12) kreuzen mehr oder weniger häufig direkt oder indirekt miteinander (vgl. Tab. 2). Owens Untersuchungen der Hybriden bestätigten, dass sie fruchtbar sind, selbst wenn sie mit einer dritten Art gekreuzt werden. Er kreuzte auch ganz verschiedene Hybriden miteinander und erzeugte auf diese Weise Vierfach-Hybriden (Abb. 13; Owen, 2014; Owen & Meyer, 2015). Es zeigte sich dabei, dass diese Hybriden eine umso größere phänotypische Variation aufweisen, je größer die Anzahl der miteinander gekreuzten Elternarten ist, genau wie es aufgrund der Meiose innerhalb einer genetischen Familie (Grundtyp) zu erwarten ist.

Owen stellte fest, dass die Hybriden in verschiedener Häufigkeit auftreten. Er zeigte, dass diese Unterschiede davon herrühren, dass das Spermium unterschiedlich schnell durch die Vitellinmembran des Eis dringt, je nachdem ob es sich um dieselbe Art (homospezifisch) oder um verschiedene Arten (heterospezifisch) handelt, was zu signifikanten Unterschieden in der Fruchtbarkeit führt (100 % gegenüber 1 %). Darwin (1862) berichtete von einem ähnlichen Phänomen bei *Primula*; er bezeichnete es als „Grad der Sterilität“. Beide Autoren argumentieren, dass es sich um eine effektive Form der Fortpflanzungsisolation handelt. Es ist ein kritischer Faktor, der eine „massenhafte Hybridisierung in der Natur verhindert (Owen & Meyer, 2015). Nur wenn aktive Männchen einer Art fehlen oder sehr selten vorkommen steigt die Wahrscheinlichkeit, dass es zu Hybridisierung kommt. Daher sind Mischlingsbildung, phänotypische Vielfalt und nachfolgende Artbildung in „neuen Nischen“ (z. B. auf Inseln) begünstigt, wenn in seltenen Fällen Individuen verschiedener, aber kreuzbarer Arten diese neuen Lebensräume besiedeln.

Fortpflanzungsisolation ist entscheidend für Biodiversität. Schluter & Pennell (2017) schreiben in einer Übersichtsarbeit: „Artbildung ist die evolutive Entstehung von Fortpflanzungsisolation.“ Dieses Statement ist mehrdeutig und es tappt in dieselbe Falle wie wenn man sagt, dass Arten durch Selektion entstehen. Beide Prozesse sind notwendig für Artbildung, aber weder Selektion noch Fortpflanzungsisolation können neue Phänotypen hervorbringen. Rekombination ist dagegen dazu in der Lage (Crompton, 2017) und auch Mutationen wurden dafür vorgeschlagen. Wenn neue Phänotypen auftreten, ermöglicht Fortpflanzungsisolation, dass sie erhalten bleiben, und Selektion begünstigt ihre Erhaltung oder schränkt sie ein.

Fortpflanzungsisolation, die Hybridisierung dann ermöglicht, wenn die Populationen eine geringe Dichte haben (wie Darwin es bei *Primula* und Owen bei *Haliotis* angenommen haben),



bietet eine solide Lösung für ein „interessantes Rätsel für Evolutionsbiologen und Ökologen“ (Mooers & Greenberg, 2018). Studien zur globalen Biodiversität offenbaren einen Diversitätsgradienten bezüglich der geographischen Breite: Es gibt viele Arten in den Tropen und wenige in den gemäßigten Zonen. Überraschenderweise haben vorläufige Studien über Artbildungsraten bei Säugetieren und Vögeln (Überblick bei Schluter & Pennell, 2017) ein gegenläufiges Ergebnis gebracht: Die Artbildungsraten waren genau umgekehrt, also höhere Raten in den gemäßigten Zonen als in den Tropen. Diese Umkehrung wurde bei im Meer lebenden Fischen gezeigt (Rabosky et al., 2018). Eine ähnlich umgekehrter Zusammenhang in Bezug auf die Höhe wurde ebenfalls beobachtet: Viele Arten auf geringen Höhen, aber mit geringen Artbildungsraten; wenige Arten auf größeren Höhen, jedoch mit hohen Artbildungsraten (Schluter & Pennell, 2017). Fortpflanzungsisolation, die Hybridisierung bei geringen Populationsdichten erlaubt, löst dieses Rätsel: Eine geringe Artenzahl verbunden mit hoher Artbildungsrate ist möglich, wenn es eine hohe Aussterberate gibt. Zugleich folgt aus einer hohen Aussterberate ein häufiges Auftreten geringer Populationsdichten, was wiederum Hybridisierungsereignisse begünstigt und für die höheren Artbildungsraten verantwortlich ist.

Abb. 13 Hybriden von vier Kalifornischen Seeohren-Arten, *Haliotis* spp. Links von oben nach unten: *Haliotis rufescens* Swainson, bis 31 cm, 3-5 Tremata; *H. sorenseni* Bartsch, bis 23 cm, 3-5 Tremata; *H. corrugata* W. Wood, bis 25 cm, 2-4 Tremata; *H. walallensis* Stearns, bis 18 cm, 6-8 Tremata. Mittlere Spalte von oben: *H. rufescens* × *H. sorenseni*, *H. corrugata* × *H. walallensis*. Rechte Spalte: Vier Exemplare von Hybriden aus vier Arten. Die Vier-Arten-Hybriden sind immer sehr variabel in der Pigmentierung und der Form des Epipodiums. Sie zeigen ein beachtliches Merkmalsmosaik aller vier Großelternarten. Die Nachkommen der Hybriden mit den geeignetsten Merkmalsmosaik würden unter natürlichen Bedingungen ausgelesen und könnten schließlich zu neuen Arten werden. (Aus OWEN 2014, mit freundlicher Genehmigung)

In [Abb. 10](#) ist ein Hybridisierungsschema dargestellt, das auf der umfangreichen Untersuchung von Lafarga de la Cruz und Gallardo-Escarate (2011) basiert. Die globale Verteilung von natürlichen und künstlichen Hybriden wird in [Abb. 11](#) dargestellt. Obwohl nur 21 der 55 (bzw. 60) Arten (mehr als ein Drittel) als hybridbildend dokumentiert sind, und zwar die meisten als natürliche Kreuzungen und nur ein Paar als künstliche, ist klar, dass sie nicht zufällig über die Familie verteilt sind. Hybriden werden bei Arten beobachtet, die entweder kommerziell wichtig sind oder intensiv erforscht wurden – vor allem bei den kalifornischen Arten (Haaker et al., 2001; Stevens, 2003; vgl. [Abb. 13](#)). Die Anzahl der verschiedenen Hybriden wird sich mit hoher Wahrscheinlichkeit erhöhen, wenn es kommerzielle Vorteile bringt, auch die anderen Arten zu erforschen. Unabhängig davon ist die umfangreiche Hybridisierung, die in der einzigen *Haliotiden*-Gattung dokumentiert ist und fast ein Drittel der Arten umfasst, ein überzeugendes Indiz für eine wechselseitig verträgliche Genetik innerhalb der ganzen Familie. Die reichhaltig vorhandenen Hybriden bestätigen, was sich bereits in Studien über ihre charakteristische Morphologie, ihre Fossilien und ihre DNA-Sequenzen erwiesen hat: Die Seeohren sind eine einzige zusammenhängende Gruppe oder ein Grundtyp. Die *Haliotidae* stellen eine diskrete genetische Familie dar.

Genetische Familien und Befruchtung

Die Tatsache, dass genetische Familien diskret (abgrenzbar) sind, bestätigt, dass das eukaryontische Leben kein einzelner Stammbaum des Lebens (monoarboresal) ist, sondern einen ganzen Wald von Bäumen (*sylvan*) bildet. Verschiedene genetische Familien haben einerseits viele Gemeinsamkeiten. Sie weisen physiologische Systeme und morphologische Merkmale auf, die sie mit allen Arten in ihrem Stamm, in ihrer Klasse und Ordnung gemeinsam haben. Andererseits weist jede genetische Familie auch eine Reihe von Eigenschaften auf, die für ihre zugehörigen Arten einzigartig sind und den Mitgliedern dieser Familie ihr unverwechselbares Wesen verleihen: ob Katze oder Palmfarn, Pinguin oder Seeohr. Die sexuelle Fortpflanzung ermöglicht diesen genetischen Familien eine vielfältige Artbildung. Sie ist – einschließlich der Meiose und des Befruchtungsvorgangs – der treibende Prozess hinter adaptiven Radiationen. Die Meiose führt zu neuartigen Kombinationen von Allelen* und

kann damit Merkmale ans Licht bringen, die zuvor verborgen waren, weil die Allele rezessiv oder weil die Gene durch Epistasie* maskiert waren. Der Befruchtungsvorgang ist auch absolut notwendig für den Prozess der Artbildung, denn er reguliert die Fortpflanzungsisolation und ermöglicht dadurch die Fixierung einmaliger Merkmalskombinationen.

Durch die Regulation der Befruchtung werden drei Zwecke erfüllt. Erstens ermöglicht die Befruchtung die Verschmelzung von kompatiblen Ei und Sperma. Dadurch werden verschiedene Kombinationen von Merkmalen und Eigenschaften vereint, was zu einer Expression einmaliger Phänotypen führt. Befruchtung ermöglicht somit genetisch programmierte Variation. Zweitens wird die Fusion von unpassendem Ei und Sperma verhindert, wodurch Selbstbefruchtung und schädliche Auswirkungen der Inzucht vermieden werden. Außerdem wird die Bildung von Chimären (Mischwesen verschiedener genetischer Familien) verhindert und dadurch das Vermischen und der Verlust von einzigartigen, charakteristischen Familien-Eigenschaften, wodurch die Integrität und Unverwechselbarkeit der genetischen Familien geschützt wird. Drittens wird durch die Vorgänge bei der Befruchtung die Verschmelzung von kompatiblen Ei und Spermium so gesteuert, dass manche Kreuzungen begünstigt und andere verhindert werden, was allmählich zur Fortpflanzungsisolation und dadurch zur Fixierung von bestimmten Merkmalskombinationen führt (Vieira und Miller, 2006). Somit fördert die Befruchtung die sympatrische* Artbildung.

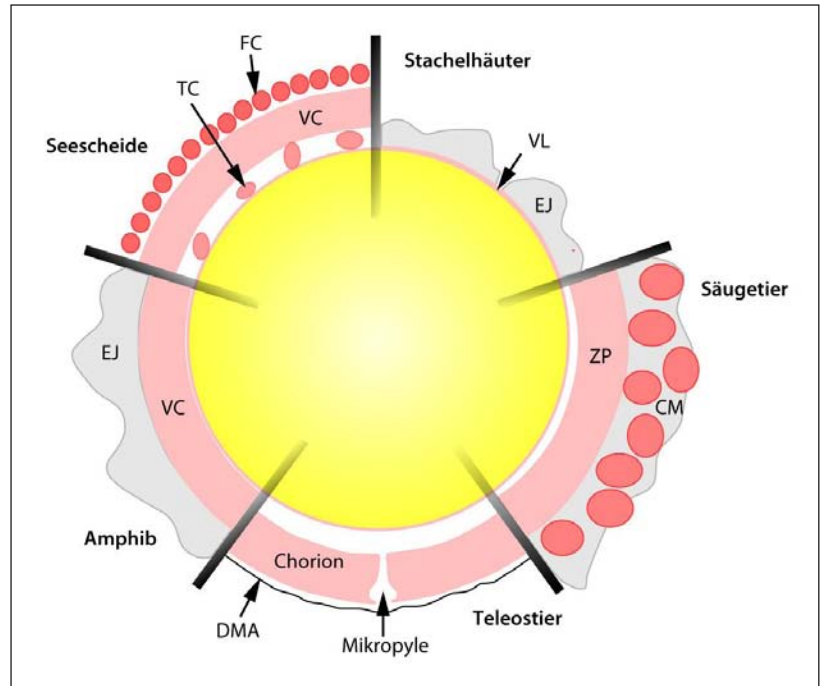
Welche molekularen Vorgänge bei der Befruchtung führen dazu, dass diese drei Zwecke erfüllt werden? Wie werden sie erreicht, wenn Ei und Sperma aufeinandertreffen? Biologen nutzen die Seeohren weder wegen ihres schönen Perlmutter noch wegen des kulinarischen Genusses, sondern wegen ihrer Fortpflanzungsstrategie. Die Untersuchung der Einzelheiten der mit der Befruchtung, Hybridisierung und Artbildung verbundenen Prozesse bei den Seeohren hat sich als unschätzbar wertvoll erwiesen, weil man dadurch an interessante Daten gelangen konnte, die sonst kaum zugänglich sind. Die Erforschung der Befruchtung von Säugetieren und des Menschen ist wegen der Schwierigkeiten bei der Beschaffung von ausreichendem Untersuchungsmaterial eingeschränkt. Seeohren jedoch sind Laicher. Sie produzieren Millionen von männlichen und Millionen von weiblichen Gameten, die frei in die Meeresumwelt abgelassen werden und leicht geerntet werden können. Dieser Umstand hat einen bisher kaum erreichten Einblick in die molekularen Prozesse bei der Befruchtung ermöglicht, insbesondere in die Mechanismen, die

die Selektivität der Wechselwirkungen zwischen Ei und Sperma regulieren (Wilburn & Swanson, 2016).

Um eine Befruchtung zu erreichen, muss bei Eukaryoten ein Spermium ein Ei erkennen, an ihm anhaften und mit ihm verschmelzen. In diesem frühesten Stadium zeigt die Ei-Anatomie zwischen Klassen extreme Variation. Die Morphologie des Eikomplexes ist sehr variabel und taxonspezifisch, siehe Abb. 14 (Mengerink und Vacquier, 2001). Die Wechselwirkung zwischen Spermium und Ei dient der Beurteilung der reproduktiven Kompatibilität der beiden Eltern. Sobald der Grad der Verwandtschaft festgestellt worden ist, kann die Befruchtung entweder fortgesetzt werden oder sie wird abgebrochen. Dabei werden „Entscheidungen“ auf der Ebene der Zellen getroffen. Die extremen Situationen, bei denen entweder zu viel oder zu wenig Ähnlichkeit vorliegt, bedeuten auf der einen Seite Inzucht und auf der anderen die Bildung von Chimären; beides wird in der Regel verhindert. Wenn die Befruchtung grünes Licht erhalten hat, ist die Fortpflanzungsisoliation zum Zweck der Artbildung eine zusätzliche Option, indem die Wahrscheinlichkeit der Befruchtung davon abhängig gemacht wird, inwieweit die komplementären, aber variablen Bindungsproteine sich gegenseitig erkennen – eine zweite „Entscheidung“.

Die Befruchtung ist in der Regel ein komplexer dreistufiger Prozess. Im ersten Schritt werden Spermien „angeworben“ (rekrutiert) durch Chemikalien, die aus dem Ei freigesetzt werden (beim Menschen Progesteron), und auch hyperaktiviert (Strunker et al., 2011; Lishko et al., 2011). Bei Säugetieren spielt bei diesem Prozess auch die alkalische Umgebung des Eileiters eine wichtige Rolle. Die Hyperaktivierung ermöglicht dem Spermium, in die äußere Schutzschicht des Eis einzudringen (beim Menschen wird sie als Corona radiata bezeichnet). Auch dieser Prozess ist speziesabhängig: Mäuse benötigen kein Progesteron (Lishko et al., 2011); Rinder, Hunde, Pferde und verschiedene andere Arten zeigen deutliche Wechselwirkungen zwischen Spermien und Eileiter (Suarez, 2008; Osycka-Salut et al., 2012; Freeman & England, 2013, Leemans et al., 2014).

Im zweiten Schritt reagieren Spermien auf die Eihülle (Akrosomreaktion). Ei-bindendes Protein (EBP) auf der Spermien-Plasmamembran bindet an seinen Rezeptor auf der Vitellinhülle (Zona pellucida) des Eis, was die Akrosomreaktion durch eine Exozytose* des Sperma-Akrosoms* verursacht. Verdauungsproteine werden freigesetzt, welche Strukturproteine der Vitellinhülle (zona pellucida) angreifen, was das Eindringen des Spermiums bis zum Perivi-



tellinraum ermöglicht. In dritten Schritt kommt es zur Membranverschmelzung von Spermium und Ei. In Säugetieren bindet das Protein Izumo1 auf der Spermium-Membran an seinen Rezeptor, Juno, auf der Ei-Membran (Inoue et al., 2005; Bianchi et al., 2014). Bei Seeohren bindet das Protein Sp18 auf dem Sperma mit einem bislang noch unbekanntem Rezeptor auf der Eihülle (Swanson & Vacquier, 1995; Wilburn & Swanson, 2016). Dieser dritte Schritt löst die Membranverschmelzung von Spermium und Ei und die Bildung der Zygote aus. Die Variation der Bindungsflächen von Izumo1 und Juno scheint nur in bescheidenem Maß zur Spezifität der Befruchtung beizutragen (Aydin et al., 2016; Ohto et al., 2016; Bianchi & Wright; 2016), obwohl Proteinligand und Proteinrezeptor in jeden Fall einander erkennen müssen.

Abb. 14 Die Struktur der äußeren Schichten des Eikomplexes bei verschiedenen Tiergruppen. Bei Eukaryoten muss das Spermium das Ei orten, daran haften und mit ihm verschmelzen. Schon bei diesem ersten Stadium weist die Anatomie des Eis extreme Variation auf. Die Strukturen des Eikomplexes sind hochvariabel und taxonspezifisch (Mengerink and Vacquier, 2001). Die Interaktion von Ei und Sperma dient der Bewertung der reproduktiven Kompatibilität der beiden Eltern. Abkürzungen: CM Cumulus-Schutzschicht (Corona radiata); DMA wässrige Schleimzone; EJ Ei-Gallerte; FC Follikelzellen; TC Testzellen; VC Vitelline-Hülle; VL Vitellin-Schicht; ZP Zona pellucida. (Nach Mengerink & Vacquier, 2001)

Genetische Familien und sympatrische Artbildung

Über den zweiten Prozess, die Spezies-restriktive Akrosomreaktion, konnte man dank der Seeohren eine Fülle von bedeutenden Einsichten gewinnen. Beim Kontakt mit dem Ei dringt das Seeohren-Spermium durch dessen dicke Gallerthülle ein, bis es die Vitellinhülle erreicht. Der Kontakt mit der Vitellinhülle löst die Akrosomreaktion aus, die das Verdauungsprotein Lysin freisetzt. Dadurch entsteht ein Loch in der Hülle, das gerade ausreicht, um nur das einzelne Spermium durchzulassen. Lysin ist kein Enzym, sonst würde seine Freisetzung zu einer Auflösung eines großen Teils der Hülle führen, wodurch viele Spermien eindringen und eine schädliche

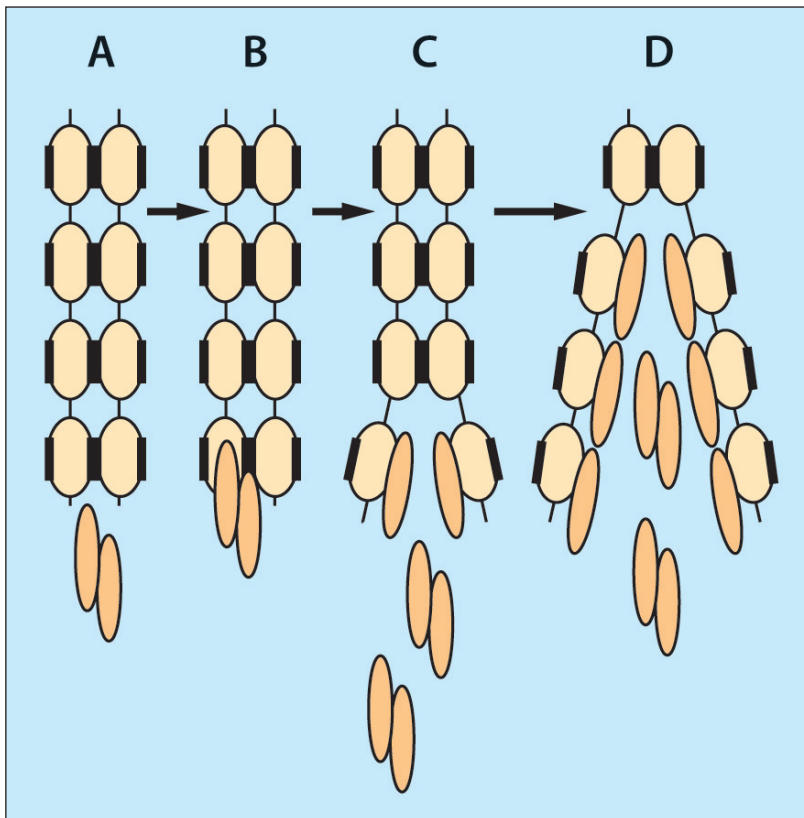


Abb. 15 Modell der Auftrennung von VERL durch Lysin. Lysin-Dimere binden an ZPN-Domänen auf VERL. Dies führt zur Abtrennung der ZPN-Domäne, wodurch die nächste ZPN-Domäne frei wird, an welche ein weiteres Lysin-Dimer bindet, das zur nächsten Trennung der ZPN-Domäne führt. Dieser Prozess wiederholt sich mehrmals und führt dazu, dass die Faser auseinander gewickelt wird (Kresge et al., 2001). Es sind die angrenzenden VERL-Moleküle, die die Trennung verursachen. Einige Aspekte des Modells müssen noch präzisiert werden. Es offenbart ein bemerkenswert elegantes, ausgeklügeltes Design. (Nach Kresge et al., 2001)

Polyspermie verursachen würden. Stattdessen bewirkt es durch die stöchiometrische Bindung nur eine lokal begrenzte Auflösung der Strukturproteine der Hüllfasern, die sich auftrennen und einen schmalen Tunnel bilden, um genau das betreffende Spermium durchzulassen (Kresge et al., 2001; Raj et al., 2017). Lysin interagiert mit seinem Rezeptor auf der Eihülle, einem riesigen Glykoprotein (VERL, Vitellinhüllen-Lysinrezeptor) mit einem Molekulargewicht von etwa 1 Million Dalton (Swanson und Vacquier, 1997). Der VERL bildet lange, dünne Fasern, die den Großteil der Hüllenmatrix bilden und von denen jede in der Lage ist, etwa 42 Lysinmoleküle zu binden. Lysin-Dimere (ungefähr 21 bei Seeohren) binden an die repetitiven Strukturdomänen von VERL-Proteinen, VR (oder ZP) genannt. ZP-Domänen für Ei-Hüllenproteine sind im gesamten Tierreich vorhanden. Sie wurden sogar in Paarungstypen-Proteinen von Hefe gefunden (Swanson et al., 2011). Die Ei-Spermien-Erkennung bei Mäusen und Menschen beruht auf dem gleichen Grundmechanismus (Avella et al., 2014).

Wie löst Lysin den VERL auf? Basierend auf kristallographischen Untersuchungen der 3D-Strukturen der beiden Moleküle wurde das in Abb. 15 dargestellte Modell vorgeschlagen. Lysin-Dimere binden an VR-Domänen auf dem VERL. Dies bewirkt, dass sich die VERL-Moleküle bei dieser VR-Domäne trennen, was die nächste VR-Domäne enthüllt, an die ein weiteres Lysin-Dimer bindet, was dazu führt, dass sich die VERL-Moleküle bei dieser VR-Domäne ebenfalls trennen, was die nächste VR-Domäne

enthüllt – ein sich wiederholender Prozess, durch den die Fasern allmählich abgewickelt werden (Raj et al., 2017). Speziellere Aspekte dieses Modells werden noch erforscht. Es zeigt aber bereits jetzt einen bemerkenswert eleganten, anspruchsvollen Ablaufplan. Die Wahrscheinlichkeit, dass dieser molekulare Mechanismus das Produkt einer Reihe zufälliger Ereignisse darstellt, ist extrem gering. Die Indizien für Planung und Konstruktion sind hier sehr überzeugend.

Die Rolle der Wechselwirkung zwischen Ei und Spermium bei der Befruchtung

Wie erfüllt die Wechselwirkung zwischen Ei und Spermium bei den Seeohren die drei erwähnten Zwecke der Befruchtung? In der Biologie sind viele redundante Mechanismen bekannt. Es gibt verschiedene alternative prä- und postzygotische Mechanismen, die zu diesen drei Zwecken beitragen (Vieira und Miller, 2006). Bei den Seeohren liegt der Schwerpunkt insbesondere auf dem Beitrag der VERL-Lysin-Wechselwirkung, also der Akrosomreaktion.

Erstens ermöglicht die Befruchtung wie bereits erläutert die Verschmelzung des kompatiblen Eis mit dem Spermium. Damit das Spermium mit dem Ei verschmelzen kann, muss es die schützende Vitellinmembran durchdringen. Dabei muss vermieden werden, dass die Vitellinmembran (außer an der Eindringstelle) beschädigt wird, was sonst zu schädlicher Polyspermie führen würde (s. o.). Lysin verdaut die Membran nicht unspezifisch, sondern bewirkt, dass die langen VERL-Fasern sich lokal abwickeln, indem es sie sowohl spezifisch als auch in einem konstanten Verhältnis bindet (Hwang & Chung, 2017).

Zweitens verhindert der Befruchtungsmechanismus die Verschmelzung von inkompatiblen Ei und Spermium. In Kalifornien gibt es sieben nahe verwandte Seeohrenarten, die ihre Keimzellen im gleichen Areal freisetzen (Abb. 12; Raj et al., 2017). Die Vitellinmembran der Seeohren-Eizellen besteht aus eng aneinandergelagerten VERL-Fasern. Spermien können diese Barriere nicht überwinden, wenn sie nicht in der Lage sind, selektiv mit den VERL-Molekülen zu interagieren. Bindungsstellen an Lysinproteinen interagieren mit Bindungsstellen an den VR-Domänen des VERL in einer artspezifischen Weise. Wenn die beiden nicht richtig binden, findet keine Interaktion statt (Aagaard et al., 2013). Dies ist eine Möglichkeit, Wechselwirkungen zwischen nicht komplementärer Eizelle und Spermium zu verhindern.

Drittens wird die Verschmelzung von kompatiblem Ei und Sperma unterschiedlich begünstigt,

was allmählich zu einer Fortpflanzungsisolation und sympatrischen Artbildung führt. Das soll nachfolgend genauer erläutert werden.

Wechselwirkung zwischen Ei und Spermium und sympatrische Artbildung

Die genetischen Grundlagen der Interaktionsstellen zwischen Lysin und der VR-Domäne von VERL sind nicht statisch. Studien haben gezeigt, dass die Interaktionsstellen von beiden schnell mutieren – sie ändern sich im Laufe der Zeit (Vacquier, 1998; Aagaard et al., 2006; Wilburn & Swanson, 2016). Zum Beispiel wird beim roten Seeohr mehr Lysin benötigt, um einen Tunnel durch die Eihülle des pinken Seeohrs zu öffnen, als durch die Eihülle des roten Seeohrs (Lyon und Vacquier, 1999). Eine Studie von 25 Seeohr-Arten zeigte, dass die Lysine zwar annähernd ähnlich sind, aber doch divergente molekulare Bindungsstellen aufweisen, die bis zu 50 Mal schneller mutieren als andere Proteindomänen (Kresge et al., 2001). Wenn sich die Bindungsstelle an einem der beiden Proteine ändert, muss sich auch die Bindungsstelle am komplementären Protein ändern, um das Interaktionspotenzial aufrechtzuerhalten (Aagaard et al., 2013). Die Befruchtung begünstigt wegen dieser Änderungen manche Kreuzungen und schränkt andere ein.

Das Herzstück der Befruchtung und der Keimzellenerkennung ist die Wechselwirkung zwischen spezifischen Bindungsstellen an extrazellulären Membranproteinen. Bei den Seeohren ist es die Wechselwirkung zwischen Lysin und VERL (Raj et al., 2017). Die Auflösung des VERL ist einfach und elegant. Aufgrund sich schwach anziehender hydrophober Regionen formieren sich die VERL-Proteine so, dass sie die Vitellinhülle als eine Art Barriere bilden. Die Dimerisierung* der Lysinproteine erfolgt ebenfalls aufgrund sich schwach anziehender hydrophober Regionen. Wenn jedoch VERL und Lysin wechselwirken, ziehen sich diese hydrophoben Regionen stark an, wodurch die schwachen Selbst-Anziehungskräfte überwunden werden. Nach der Bindung an die VERL-Moleküle zeigen die Lysine eine stark positiv geladene Oberfläche nach außen. Diese Lysin-Oberflächen stoßen sich gegenseitig ab und verursachen so die Trennung der VERL-Moleküle. Die Eihülle wird dadurch lokal durchlässig, was das Eindringen des Spermiums ermöglicht.

Die Wahrscheinlichkeit der Bindung an dieser Stelle ist es, was bestimmt, welche Kreuzungen möglich sind (Speziesbeschränkung). Wie sieht diese Bindung aus? Das Lysin des Spermiums ist positiv geladen, mit 16 Kilodalton relativ klein und besitzt fünf Protein-Helices.

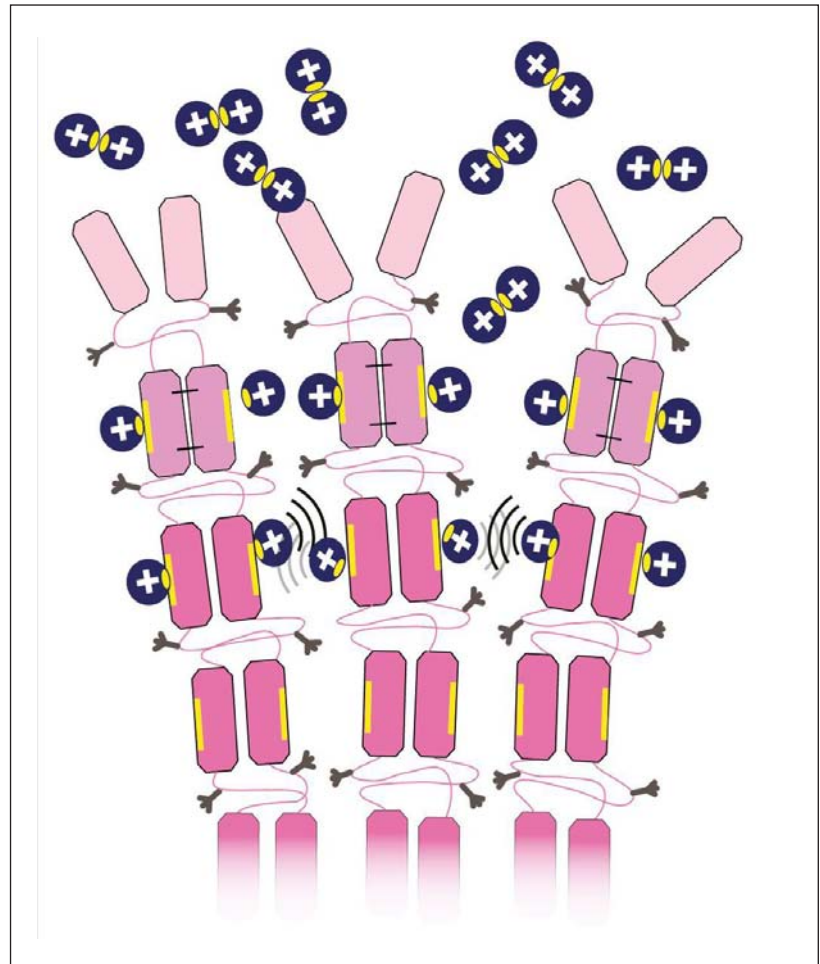


Abb. 16 Der Vorgang des Eindringens in die Vitellin-Membran, die Erkennung von VERL und die Auflösung durch Lysin.

Lysin-Dimere sind dunkelblau mit weißen Kreuzen (positive Ladung) dargestellt. Die Monomere binden an kleine gelb dargestellte Bindungsstellen. Drei VERL-Moleküle sind als drei vertikale Säulen von rosa Tandem-Domänen dargestellt. Lysin-Monomere können sich an die (gelben) Bindungsstellen auf allen VERL-Domänen anheften, außer der obersten, und immer zwischen angrenzenden VERL-Molekülen.

Die obersten Tandem-Domänen (VR1/Lysin, hellrosa) interagieren kaum. Die zweiten Tandem-Domänen darunter (VR2/Lysin, rosa) sind kritisch für die Arterkennung. Weitere Details sind in Abb. 17 zu sehen. Lysin-Monomere binden stärker an diese Domänen als aneinander. Aufgrund der Bindung sind die Lysin-Monomere gleichgerichtet, so dass positive Ladungen zueinander weisen und dadurch die VERL-Moleküle auseinandergedrückt werden. Dadurch werden die VERL-Moleküle geöffnet und legen tiefere Tandem-Domänen (VR3-VR22/Lysin, dunkelrosa) frei für Lysin-Monomere, die daran binden und die Säulen weiter öffnen. Die VERL-Säulen öffnen sich schließlich entlang ihrer gesamten Länge und an dieser Stelle wird die Vitellin-Membran aufgewickelt und diese bildet einen Durchgang für das eindringende Spermium. (Bild: Luca Jovine, mit freundlicher Genehmigung.)

Das VERL des Eis ist negativ geladen, mit mehr als 1000 Kilodalton riesengroß und besitzt 22 Tandem-Domänen, die jeweils aus etwa 150 Aminosäuren bestehen. Lysindimere binden an die Tandem-VR-Domänen der VERL. Lysin hat eine hydrophobe Stelle, die an der komplementären hydrophoben Stelle an einem zweiten Lysin bindet. Auf beiden Seiten des Dimers befinden sich zwei Stränge positiv geladener Aminosäuren. Die N-Terminal-Aminosäuren des Lysins werden zur Speziesbeschränkung verwendet und binden selektiv an VERL, siehe Abb. 16, 17 (Kresge et al., 2000; Raj et al., 2017). Bei der Bindung fällt das Lysin-Dimer in zwei Teile auseinander (es monomerisiert), was dann zur Trennung der VERL-Moleküle führt. Die 22 Tandem-VR-Domänen des VERL-Proteins sind

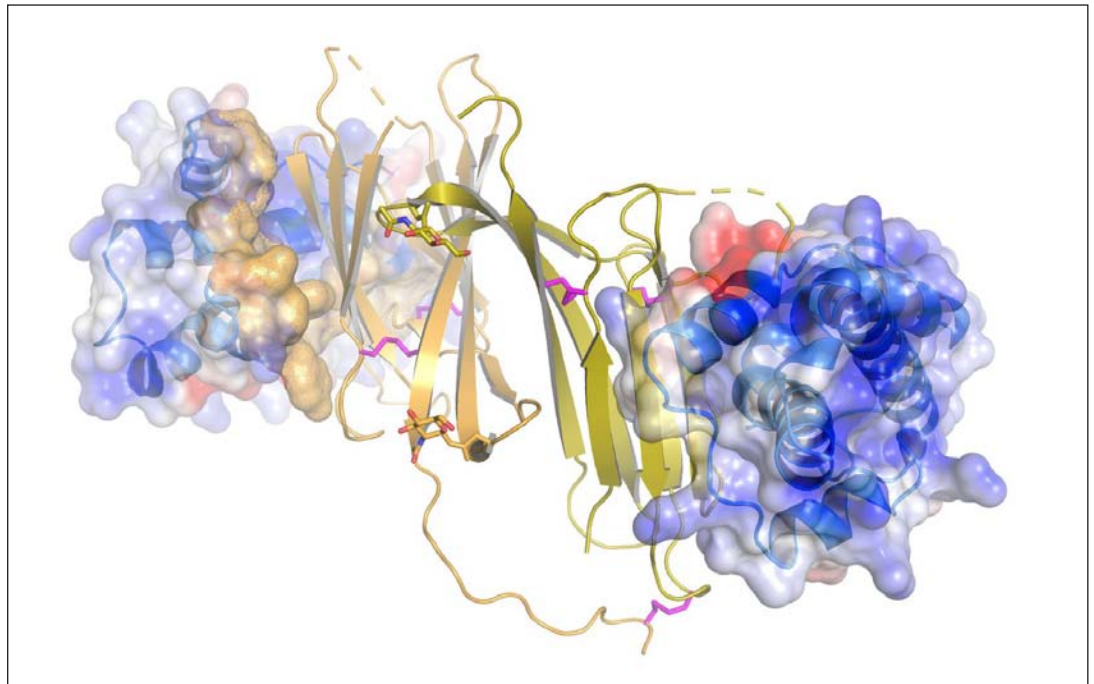


Abb. 17 Details der Kristallstruktur des VR2/Lysin-Komplexes. Die innere VR2-Tandem-Domäne ist bandartig dargestellt, die äußeren Lysin-Monomere in Oberflächen-Darstellung.

Die VR2-Tandem-Domäne ist eine von 22 ähnlichen Tandem-Domänen in VERL-Molekülen, wobei jede einzelne VR-Domäne aus einem Komplex aus sieben β -Strängen (β A– β G, gelb gezeichnet) besteht, der eine sogenannten Immunglobulin-artige Faltung bildet.

Lysin ist ein Protein aus fünf α -Helices (α 1– α 5), deren Helices (Spiralen) in dieser Abbildung gerade noch sichtbar sind und deren positive Ladung auf ihrer äußeren Oberfläche blau dargestellt ist. Der VR2/Lysin-Komplex ist ein Schlüssel-Schloss-Erkennungsmechanismus, der eine Interaktion an einem vergrößerten Oberflächenbereich an beiden Molekülen beinhaltet. Das Oberflächengebiet ist durch das Lysin vorne an der Abbildung versteckt. In Richtung der Rückseite liegt jedoch die ganz links befindliche von den drei gelben β -Strängen von VR2 in diesem Oberflächengebiet. Die VR2/Lysin-Oberfläche ist größtenteils hydrophob mit Wasserstoffbindungen zwischen VR2- β E und Lysin- α 2. Das gilt für alle VR-Domänen (außer der VR1-Domäne).

Was gibt den VR2-Domänen die Artspezifität, die allen anderen VR-Domänen fehlt? VR2 hat suboptimale Eigenschaften, was die Auswirkungen von Aminosäureaustauschen beim Lysin vergrößert. Man weiß von dieser VR2-Interaktion mit relativ geringer Affinität, dass sie der allgemeinen Auflösung der Vitellin-Membran vorausgeht. Weitere Details bei Raj et al. (2017). (Bild: Luca Jovine, mit freundlicher Genehmigung)

mit Ausnahme der ersten zwei alle identisch. Die ersten beiden zeigen dagegen sowohl Variation innerhalb einer Art als auch zwischen verschiedenen Arten (Aagaard et al., 2006; Clark et al., 2009). Von diesem ist es die zweite, VR2, welche die Wahrscheinlichkeit der Lysin-induzierten Auflösung der Eihülle kontrolliert und zur Auftrennung (sympatrische Artbildung) führt (Kresge et al., 2001; Raj et al., 2017).

Sowohl Lysin- als auch VERL-Gensequenzen mutieren häufig und in einer korrelierten Weise. Darüber hinaus ist VERL Teil einer großen Familie von VERL-ähnlichen Proteinen, von denen viele zur Bildung der Vitellinhülle beitragen, auch wenn sie stark verkürzt sind. Die Details, wie diese alle zusammenarbeiten, um die Artenbeschränkung zu realisieren, bilden den Schwerpunkt vieler laufender Forschungsarbeiten (Aagaard et al., 2013). Interaktionen wie diese sind das Herzstück der artspezifischen Gameten-Erkennung im gesamten Spektrum der Eukaryonten (Wang et al., 2001; Swanson et al., 2002; Clark et al., 2006; Avella et al., 2014). Sie werden genutzt, um die sympatrische Artbildung zu ermöglichen (Swanson und Vacquier, 2002; Clark et al., 2009).

Dieses bemerkenswerte Beispiel zeigt, wie Mutationen genutzt werden, um vorteilhafte Variationen bei Bindungsstellen von Proteinen zu erzeugen. Vorteilhafte Mutationsereignisse tragen auch zur Vielfalt der Immunantwort bei (Goldruth & Bevan, 1999). Doch trotz ihrer vergrößerten Vielfalt haben die beiden Proteine der Seeohren nach wie vor die Erkennungsfunktion bei Spermium und Ei; es ist keine neue Funktion und keine neue Art entstanden. Artbildung ist fast immer zu komplex, als dass sie durch einfache Mutationen erfolgen könnte, auch wenn diese in vorteilhafter Weise zur programmierten Variation einer Proteinfunktion beitragen.

Besonderheiten der VERL-Lysin-Bindungsdomänen

Die 22 VERL-Lysin-Bindungsdomänen zeigen eine ungewöhnliche Trichotomie. VR3–VR22 binden Lysin stark und zeigen 99% Übereinstimmung in ihren Sequenzen. VR2-Lysin bindet viel schwächer (um zwei Größenordnungen), ist artspezifisch und ist nur zu 84% identisch

mit VR3. Die Bindung von VR2 und Lysin ist derjenige Schritt, der die Rate der Akrosomreaktion begrenzt. VR1 ist nur zu 43% identisch mit VR3 und bindet Lysin gar nicht (Raj et al., 2017). Mindestens zwei verschiedene genetische Mechanismen sind für diese Unterschiede verantwortlich. Die genetische Angleichung von VR3–V22 mit der Folge der fast völligen Sequenzgleichheit wird auf ungleiches Crossover zurückgeführt. Warum das VR1 und das VR2 nicht betroffen sind, ist unklar (Galindo et al., 2013). VR1 und VR2 haben getrennte Funktionen und weisen erhöhte Mutationsraten auf, was typisch ist für Proteine im Bereich der Fortpflanzung (Raj et al., 2017). Der Mechanismus, der eine Steigerung der Zahl der Mutationen bei VR1 und VR2 ermöglicht, nicht jedoch bei den anderen 20 VR-Domänen, ist nicht aufgeklärt, aber wahrscheinlich hängt er mit der Notwendigkeit einer schwachen Bindung von VR2 mit Lysin zusammen. Die starke Bindung an Lysin der VR-Domänen 3–22 zeigt, dass die Effektivität der Bindung optimiert werden kann. Die schwache Lysin-Bindung von VR2 könnte wohl durch Rekombination mit einem der 20 stark bindenden VR-Domänen verbessert werden. Doch das geschieht nicht. Stattdessen wird die Schwäche der Lysin-Bindung genutzt, um einen phänotypischen „Raum“ zu bilden, in welchem VR2-Lysin-Wechselwirkungen durch Mutationen variieren können, was artspezifische Bindung und Variation ermöglicht. Die molekularen Details dieser Mechanismen der sympatrischen Artbildung (bzw. Separation) müssen noch ausgearbeitet werden. Die robusten, effizienten Prozesse lassen eine starke Lysin-Affinität (durch ungleiches Crossover) bei VR3–VR22 bestehen und verhindern diese zugleich bei VR2 (und VR1); gleichzeitig erhalten sie eine schwache, aber variable Lysin-Affinität selektiv in VR2 (durch Steigerung der Anzahl von Mutationen). Diese komplexen und zuverlässigen Prozesse können besser als Ergebnis vorhandener genetischer Programme und von Design erklärt werden denn als Ergebnis einer zufälligen Folge passender Mutationen.

Wie kann es trotz Hybridisierung zur Artbildung kommen?

Mendel hat gezeigt, dass die Meiose durch den Verlust von Heterozygotie in der Lage ist, riesige Mengen an verborgenen (latenten) phänotypischen Variationen ans Licht zu bringen. Hybridisierung aber kehrt diesen Prozess leicht um, indem sie die Heterozygotie wiederherstellt. Artbildung erfordert die Fortpflanzungsisolation zur Fixierung neuer Phänotypen (d. h. neuer

Kombinationen von Merkmalen) durch die Verhinderung von Hybridisierung und Genfluss (eigentlich: Allelfluss) zwischen verschiedenen Individuen und somit auch innerhalb von Familien. Fortpflanzungsisolation tritt wiederholt auf, was zu getrennten Arten und schließlich zu Gattungen führt. Es ist eine wohlbekannt Tatsache, dass bei der allopatrischen Artbildung die Fortpflanzungsisolation geographisch erreicht wird, weil Gebirgszüge, breite Gewässer oder andere physikalische Barrieren Hybridisierung und Genfluss (bzw. Allelfluss) verhindern.

Sympatrische Artbildung, die Alternative, wurde immer wieder diskutiert, aber wiederholt abgelehnt, besonders durch den großen Einfluss von Ernst Mayr (1947), weil man sich die entsprechenden Mechanismen schlecht vorstellen konnte. Wie kann die Artbildung auftreten, wenn keine physischen Barrieren vorhanden sind? Meeresorganismen wie Seeohren geben Spermata und Ei frei in den Ozean ab. Keimzellen von verschiedenen Arten werden sich immer wieder treffen. Pflanzen, die durch den Wind bestäubt werden, können nicht vermeiden, dass alle möglichen Pollenarten leicht mit den verschiedensten Stempeln in Kontakt kommen. Wie kann die Hybridisierung in solchen Populationen auf einige Individuen beschränkt und zwischen anderen verhindert werden? Hybridisierung und Genfluss (bzw. Allelfluss) müssen verhindert werden, auch wenn die Individuen nicht physisch getrennt sind (Futuyma, 2013). Eine Möglichkeit, sympatrische Artbildung zu realisieren, ist durch intrinsische genetische Mechanismen gegeben, die selektiv in die Hybridisierung und die Befruchtung eingreifen, wie sie bei den Seeohren nun beschrieben wurden.

Nebenbei sei angemerkt, dass die Begriffe allopatrische Artbildung und sympatrische Artbildung unglücklich gewählt und irreführend sind. Die Prozesse, die mit „Artbildung“ assoziiert werden, führen zu Fortpflanzungsisolation, die Hybridisierung verhindert. Fortpflanzungsisolation ist aber nur eine notwendige, nicht jedoch hinreichende Bedingung für Artbildung. Ohne Fortpflanzungsisolation gäbe es zwar keine Artbildung, aber sie ist nicht die *Ursache* für neue Merkmale oder für neue Kombinationen von Merkmalen. Dafür werden Rekombinationsvorgänge bei der Meiose benötigt; es sind auch Mutationen vorgeschlagen worden. Es wäre sachgemäßer gewesen, die Begriffe allopatrische Isolation (Trennung) und sympatrische Isolation einzuführen.

Hinweise für sympatrische Artbildung und ihre intrinsischen genetischen Mechanismen liegen mittlerweile tatsächlich vor. Bei Tieren wird sie durch die gesteuerte Zulassung der Akrosomreaktion an der Vitellinmembran (Zona



Abb. 18 *Haliotis squamosa*, eine seltene Seeohren-Art, die im Gebiet der Südspitze von Madagaskar lebt. Es handelt sich um eine Art in mittlerer Größe und mit grünen Augen. *H. squamosa* besitzt typischerweise sieben offene Tremata. Bei der Aufnahme wurde das Tier zum ersten Mal lebend gesichtet; zuvor war es nur durch seine Schale bekannt. Das obere Foto zeigt das Tier leicht überrascht und dadurch mit den Kopfteilen leicht unter seiner Schale zurückgezogen. (Foto: Bob Abela / MNHN-PNI, Our Planet Reviewed: Madagascar expedition, 2010; mit freundlicher Genehmigung)

pellucida) auf Basis der molekularen Kompatibilität zwischen Lysin und VERL (oder deren molekularen Äquivalenten) erreicht. Weil sich die molekulare Kompatibilität verändert, wenn Lysin und VERL mutieren, werden potenzielle Paarungspartner mehr oder weniger fruchtbar. Langsam aber sicher werden infolge solcher Mutationen potenzielle Paarungspartner reproduktiv isoliert. Die Forschung an den Seeohren hat bestätigt, dass die Akrosomreaktion ein intrinsisches und elegantes Mittel zur Ermöglichung sympatrischer Artbildung ist und unter der Kontrolle des Organismus selbst steht (Vacquier, 1998; Gavirets & Waxman, 2002; Galindo et al., 2003; Aagaard et al., 2013).

Weitere Beispiele und vergleichbare Mechanismen bei Pflanzen

Untersuchungen von „VERL-Lysin“-Wechselwirkungen nicht nur bei Seeohren, sondern auch bei Turbanschnecken, Seeigeln und Säugetieren bestätigen, dass die Ei-Sperma-Erkennung im ganzen Tierreich und sogar in der ganzen eukaryotischen Domäne vorkommt und zur

sympatrischen Artbildung beiträgt (Swanson & Vacquier, 1997; Wasserman et al., 2005; Vieira & Miller, 2006; Aagaard et al., 2006; Vilela-Silva et al., 2008; Tardif et al., 2010; Hellberg et al., 2011).

Vor kurzem entdeckten Herberg et al. (2018) das Protein Bouncer an Zebrafischeiern (*Danio rerio*). Dieses bemerkenswerte Protein erlaubt die Hybridbildung. Zebrafisch-Spermien befruchten Zebrafischeier in Anwesenheit von Bouncer (zu fast 100%), nicht jedoch in dessen Abwesenheit (nur 0,23%). Das Bouncer-Gen weist große Sequenzunterschiede zwischen den Fischarten auf. Wenn das Zebrafisch-Bouncer-Gen durch das Bouncer-Gen des Japanischer Reiskärpflings (*Oryzias latipes*) ersetzt wird, können Zebrafischeier mit Reiskärpfling-Sperma befruchtet werden. Diese beiden Fischarten gehören nicht nur zu verschiedenen Familien (Cyprinidae, Karpfen versus Adrianichthyidae, Reisfische), sondern sogar zu verschiedenen Fischordnungen (Cypriniformes versus Beloniformes). Die Zebrafisch-Reiskärpfling-Chimärenhybriden sind jedoch nicht lebensfähig. Sie entwickelten sich eine Zeitlang bis nach der Gastrulation, aber keiner überlebte mehr als 48 Stunden. Herberg et al. (2018) beobachteten auch, dass Bouncer-Protein-Homologe in laichenden Wirbeltieren (Fische und Amphibien) auf die Eizelle beschränkt sind, während Bouncer-Protein-Homologe in intern befruchtenden Wirbeltieren (Reptilien und Säugetiere) auf hoden-spezifische Gewebe beschränkt sind. Man darf auf die molekularen Details der Wechselwirkungen von Bouncer mit seinem Proteinpartner gespannt sein.

Im Pflanzenreich sind bei den Bedecktsamern ähnliche Mechanismen vorhanden. Die Verhinderung der Befruchtung zur Vermeidung von Inzucht wird durch die Blockierung von Pollenkeimung auf den Narben des Stempels auf der Basis molekularer Kompatibilität erreicht (Stern et al., 2008). Die Wanderung des Pollenschlauchs im Griffel wird für die sympatrische Artbildung genutzt. Die Synergiden des Embryosacks setzen LURE-Polypeptide frei, welche die Pollenschläuche an den Mikropylen- und Filiformapparat heranziehen. Das wurde beim Mais, bei *Torenia* und bei *Arabidopsis* dokumentiert (Higashiyama & Takeuchi, 2015). Hierdurch wird die sympatrische Artenbildung geregelt. An dieser Stelle besteht auch die Möglichkeit einer Manipulation. So sind *Torenia* und *Arabidopsis* zwar ganz verschiedene Pflanzen und gehören zu ganz verschiedenen Familien, dürften also niemals miteinander kreuzen. Dennoch ziehen *Torenia*-Synergiden, die *Arabidopsis*-LURE-Polypeptide durch molekulargenetische Eingriffe exprimieren, *Arabidopsis*-Pollenschläuche an den *Torenia*-Embryosack heran (Marton et al., 2005; Okuda et al., 2009; Takeuchi und Higashiyama,

2012). In letzter Zeit wurden auch die LURE-Rezeptoren an den Pollenschläuchen identifiziert. Sie regulieren die Fortpflanzungsisolation und aufgrund ihrer verschiedenen molekulare Paarungen zeigen sie, dass eine Fortpflanzungsisolation mehrmals stattgefunden hat (Higashiyama und Yang, 2017). Die normalerweise wirksamen Artbarrieren wurden hier also durch Expression von *Arabidopsis*-LURE-Rezeptoren auf *Capsella*-Pollenröhrchen überwunden (Wang et al., 2016; Takeuchi und Higashiyama, 2016). Solche genetischen Strategien wurden bei den Pflanzen und Tieren mittlerweile vielfach gefunden. Die sympatrische Artbildung treibt die Fortpflanzungsisolation an und scheint allen Organismen gemeinsam zu sein, die sich über die Meiose durch das Verschmelzen von Keimzellen diversifizieren

Schlussfolgerung

Aufgrund ihrer gemeinsamen allgemeinen Anatomie, ihrer ähnlichen DNA-Sequenzen, ihres charakteristischen perforierten Schlitzbandes (dem Trematabogen) und ihrer häufigen intragenerischen Hybriden (die sie in denselben Grundtyp einordnen lassen) stellen die heute lebenden 55 Arten der Seeohren, die zur Gattung *Haliotis* gehören, eindeutig eine einzige genetische Familie dar. Darüber hinaus macht es Sinn, alle 35 fossilen Seeohren in dieselbe genetische Familie einzubeziehen, weil sie eine ähnliche Morphologie aufweisen, die innerhalb des morphogenetischen Bereichs liegt, den die heute lebenden Arten aufweisen. Zwei Merkmale der Seeohren wurden genauer betrachtet: der physiologische Ursprung des schillernden Perlmutts auf der Basis von Kalziumkarbonat, der für die Seeohrenschalen so charakteristisch ist, und der molekulare Mechanismus der Keimzellen-Erkennung und die Akrosomreaktion während der Befruchtung. Diese beiden Merkmale weisen eine große Komplexität auf; eine subtile und elegante Logik und zeugen von einer tiefgehenden dahinterstehenden Kenntnis der konstruktiven und werkstofftechnischen Eigenschaften der Bauteile. Darüber hinaus bestechen die Schalen durch ihre Schönheit, und der Mechanismus der Keimzellen-Erkennung stellt eine brillante Lösung zur Verwirklichung eines intrinsischen Mittels der Fortpflanzungsisolation und sympatrischen Artbildung dar.

Es ist unwahrscheinlich, dass diese bemerkenswerten Merkmale aus einer Reihe von beliebigen zufälligen und vorteilhaften Mutationen resultieren, wie weit diese auch immer zeitlich auseinanderliegen sollten. Beide Eigenschaften weisen durch ihre Raffinesse auf einen Designer



Abb. 19 Seeohren kulinarisch. Das Foto zeigt beide Seiten des essbaren Fußes des Tieres – in Asien eine Delikatesse. Die Erhebung in der Mitte ist der Fußmuskel, der die Schale innen berührt. Die flache Seite ist die Sohle, auf der das Tier über den Untergrund gleitet (Dalian Enjoy International Trade Co., Ltd.; mit freundlicher Genehmigung)

hin. Das wird allerdings Biologen nicht überzeugen, wenn sie sich vorsätzlich Cricks (1988) Glaubenssatz verpflichtet haben, dass das, was man sieht, „nicht entworfen und konstruiert wurde, sondern vielmehr (von selbst) evolviert ist“. Es wäre wünschenswert, dass in der künftigen Seeohren-Forschung die Geheimnisse der genetischen Mechanismen gelüftet werden, die zu den ungewöhnlich hohen Lysin- und VERL-Gen-Mutationsraten beitragen. Bei Pflanzen vermutet man, dass die hohen Mutationsraten selbst-kompatibler Systeme durch erhöhte Raten der Genkonversion (nichtreziproker Austausch von DNA-Sequenzen) entstanden sind (Sato et al., 2002). Es sollte auch viel mehr unternommen werden, um Seeohren intelligent wirtschaftlich zu nutzen, damit die verschiedenen Arten vor unnötigem Aussterben bewahrt werden.

Nachdem wir nun hoffentlich Neues und Faszinierendes über diese bemerkenswerten Seeschnellen gelernt haben, scheint es zum Schluss nicht ganz abwegig, den kulinarisch Abenteuerlustigen unter den Lesern einen guten Appetit zu wünschen!

Quellen

- Aagaard, J.E., Yi, X., MacCoss, M.J. & Swanson, W.J. (2006) Rapidly evolving zona pellucida domain proteins are a major component of the vitelline envelope of abalone eggs. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103, 17302-17307.
- Aagaard, J.E., Springer, S.A., Soelberg, S.D. & Swanson, W.J. (2013) Duplicate abalone egg coat proteins bind sperm lysin similarly, but evolve oppositely, consistent with molecular mimicry at fertilization. *PLoS Genetics* 9(2): e1003287. doi:10.1371/journal.pgen.1003287.
- Addadi, L., Joester, D., Nudelman, F. & Wiener, S. (2006) Mollusk shell formation: a source of new concepts for understanding biomineralization processes. *Chem. Eur. J.* 12, 980-987.
- Aktipis, S.W. & Giribet, G. (2012) Testing relationships among the Vetigastropod taxa: a molecular approach. *J. Molluscan Stud.* 78, 12-27.
- Allendorf, F.W., Leary, R.F., Spruell, P. & Wenburg, J.K. (2001) The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends Ecol. Evol.* 16, 613-622.
- Avella, M.A., Baibakov, B. & Dean, J. (2014) A single domain

- of the ZP2 zona pellucida protein mediates gamete recognition in mice & humans. *J. Cell Biol.* 205, 801-809.
- Bandel, K. (1991) Schlitzbandschnecken mit perlmutteriger Schale aus den triassischen St. Cassian-Schichten der Dolomiten. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 92, 1-53.
- Bandel, K. (2009) The slit bearing nacreous Archaeogastropoda of the Triassic tropical reefs in the St. Cassian Formation with evaluation of the taxonomic value of the selenizone. *Berliner palaobiologische Abhandlungen* 10, 5-47.
- Barton, N.H., Briggs, D.E.G., Eisen, J.A., Goldstein, D.B. & Patel, N.H. (2007). *Evolution*. Cold Spring Harbor, New York, New York.
- Bianchi, E., Doe, B., Goulding, D. & Wright, G.J. (2014) Juno is the egg Izumo receptor & is essential for mammalian fertilization. *Nature* 508, 483-487.
- Clark, G.F. (2013) The role of carbohydrate recognition during human sperm-egg binding. *Human Reprod.* 28, 566-577.
- Clark, N.L., Aagaard, J.E. & Swanson, W.J. (2006) Evolution of reproductive proteins from animals & plants. *Reproduction* 131, 11-22.
- Clark, N.L., Gasper, J., Sekino, M., Springer, S.A., Aquadro, C.F. Swanson, W.J. (2009) Coevolution of interacting fertilization proteins. *PLoS Genet* 5: e1000570. doi:10.1371/journal.pgen.1000570.
- Crick, F.C. (1988) *What mad pursuit: a personal view of scientific discovery*. Basic Books, New York, New York.
- Crompton, N.E.A. (2017) *Die Paradiesvögel. 1. Farbenpracht, Vielfalt und Einheit und ihre Hybriden*. *Stud. Integr. J.* 24, 88-97.
- Darwin, C. (1862) On the two forms, or dimorphic condition, in the species of *Primula*, and on their remarkable sexual relations. *J. Proc. Linnean Soc.* 6, 77-96.
- DeVol, R. T., Sun, C.-Y., Marcus, M. A., Coppersmith, S. N., Myneni, S. C. B. & Gilbert, P. U. P. A. (2015). Nanoscale transforming mineral phases in fresh nacre. *J. Am. Chem. Soc.* 137, 13325-13333.
- DiMasi, E. & Sarikaya, M. (2004) Synchrotron x-ray microbeam diffraction from abalone shell. *J. Mater. Res.* 19, 1471-1476.
- Elliott, N.G. (2000) Genetic improvement programmes in abalone: what is the future? *Aquaculture Res.* 31, 51-59.
- Falini, G., Fermani, S. & Goffredo, S. (2015) Coral biomineralization: a focus on intra-skeletal organic matrix and calcification. *Sem. Cell Dev. Biol.* 46, 17-26.
- Frederickson, R.J. & Hedrick, P.W. (2005) Dynamics & introgression in red wolves & coyotes. *Conservation Biol.* 20, 1272-1283.
- Freeman, S.L. & England, C.W. (2013) Storage and release of spermatozoa from the pre-uterine tube reservoir. *PLoS ONE* 8(2) e57006. doi:10.1371/journal.pone.0057006.
- Futuyma, D.J. (2013) *Evolution*, 3rd edition. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts
- Gal, A., Wirth, R., Kopka, J., Fratzl, P., Faivre, D. & Schffel, A. (2016) Macromolecular recognition directs calcium ions to coccolith mineralization sites. *Science* 353, 590-593.
- Galindo, B.E., Vacquier, V.D. & Swanson, W.J. (2003) Positive selection in the egg receptor for abalone sperm lysin. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100, 4639-4643.
- Gavrilets, S. & Waxman, D. (2002) Sympatric speciation by sexual conflict. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99, 10533-10538.
- Geiger, D.L., & Owen, B. (2012) *Abalone: World-wide Haliotidae*. Conch Books; Hackenheim, Germany.
- Geiger, D.L. & Groves, L.T. (1999). Review of fossil abalone (Gastropoda: Vetigastropoda: Haliotidae) with comparison to recent species. *J. Paleont.* 73, 872-885.
- Geiger, D. & Poppe, G. (2000) *A Conchological Iconography. The Family Haliotidae*. Conch Books, New York, Hackenheim, Germany.
- Geiger, D.L. & Thacker, C.E. (2005) Molecular phylogeny of Vetigastropoda reveals non-monophyletic Scissurellidae, Trochoidea, and Fissurelloidea. *Mollusc. Res.* 25, 47-55.
- Gilbert, P.U.P.A., Metzler, R.A., Zhou, D., Scholl, A., Doran, A., Young, A., Kunz, M., Tamura, N. & Coppersmith, S.N. (2008) Gradual ordering in red abalone nacre. *J. Am. Chem. Soc.* 130, 17519-17527.
- Goldrath, A.W. & Bevan, M.J. (1999) Selecting and maintaining a diverse T-cell repertoire. *Nature* 402, 255-262.
- Grande, C., Templado, J., & Zardoya, R. (2008) Evolution of gastropod mitochondrial genome rearrangements. *BMC Evolutionary Biology* 2008, 8:61 doi:10.1186/1471-2148-8-61.
- Grant, P.R. & Grant, B.R. (1992) Hybridization of bird species. *Science* 256, 193-197.
- Haaker, P.L., Karpov, K., Rogers-Bennett, L., Taniguchi, I., Freidman, C.S. & Tegner, M.J. (2001) Abalone. *California's Living Marine Resources: A Status Report*. California Department of Fish & Game. pp. 89-97.
- Haszprunar, G. (1987) The fine structure of the tentacular sense organs (bursicles) of Vetigastropoda (Zeugobranchia, Trochoidea) and their functional and phylogenetic significance. *J. Molluscan Stud.* 53, 46-61.
- Hausmann, I.M. & Nutzelt, A. (2014) Diversity & palaeoecology of a highly diverse late Triassic marine biota from the Cassian formation of north Italy. *Lethaia* 48, 235-255.
- Hedegaard, C. (1997) Shell structures of the recent Vetigastropoda. *J. Moll. Stud.* 63, 369-377.
- Heinemann, F., Treccani, L. & Fritz, M. (2006) Abalone nacre insoluble matrix induces growth of flat and oriented aragonite crystals. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 344, 45-49.
- Helleberg, M.E., Dennis, A.B., Arbour-Reily, P., Aagaard, J.E. & Swanson, W.J. (2012) The *Tegula tango*: a coevolutionary dance of interacting, positively selected sperm and egg proteins. *Evolution* 66, 1681-1694.
- Herberg, S., Gert, K.R., Schleiffer, A. and Pauli, A. (2018) The Ly6/uPAR protein Bouncer is necessary and sufficient for species-specific fertilization. *Science* 361, 1029-1033.
- Higashiyama, T. & Takeuchi, H. (2015) The Mechanism and Key Molecules Involved in Pollen Tube Guidance. *Annu. Rev. Plant Biol.* 66, 393-413.
- Higashiyama, T. & Yang, W. (2017) Gametophytic pollen tube guidance attractant peptides, gamete controls, and receptors. *Plant Physiol.* 173, 112-121.
- Hovden, R., Wolf, E.W., Holtz, M.E., Marin, F., Muller, D.A. & Estroff, L.A. (2015) Nanoscale assembly processes revealed in the macroprismatic transition zone of *Pinna nobilis* mollusc shells. *Nat. Comm.* 6:10097, doi: 10.1038/ncomms10097 (2015).
- Hwang, J.Y. & Chung, J.-J. (2017) Sex at atomic resolution. *Cell* 169, 1174-1176.
- Inoue, N., Ikawa, M., Isotani, A. & Okabe, M. (2005) The immunoglobulin superfamily protein Izuma is required for sperm to fuse with eggs. *Nature* 434, 234-238.
- Jackson, A.P., Vincent, J.F.V. & Turner, R.M. (1988) The mechanical design of nacre. *Proc. R. Soc. Lond. B* 234, 415-440.
- Keil, S. & Bandel, K. (2000) New slit-bearing Archaeogastropoda from the Late Cretaceous of Spain. *Berliner geowissenschaftl. Abh.* E34, 269-277.
- Kresge, N., Vacquier, V.D. & Stout, C.D. (2000) The high resolution crystal structure of green abalone sperm lysin: implications for species-specific binding of the egg receptor. *J. Mol. Biol.* 296, 1225-1234.
- Kresge, N., Vacquier, V.D. & Stout, C.D. (2001) Abalone lysin: the dissolving & evolving sperm protein. *BioEssays* 23, 95-103.
- Lafarga de la Cruz, F. & Gallardo-Escarate (2011) Intraspecific & interspecific hybrids in *Haliotis*: natural & experimental evidence & its impact on abalone aquaculture. *Rev. Aquaculture* 3, 74-99.
- Laube, G.C. (1868) *Die Fauna der Schichten von St. Cassian*. Kaiserliche Akademie der Wissenschaften, Denkschrift. 28, 29-94.
- Leemans, B., Gadella, B.M., Sostaric E., Neils, H., Stout, T.A.E., Hoogewijs, M. & Soom, A.V. (2014) Oviduct binding & elevated environmental pH induce protein tyrosine phosphorylation in stallion spermatozoa. *Biol. Reprod.* 91(1):13, doi 10.1095/biolreprod.113.116418.
- Levin, D.A. (2002) Hybridization & extinction: in protecting rare species, conservationists should consider the dangers of interbreeding, which compound the more well-known threats to life. *Am. Sci.* 90, 254-261.

- Lin, A.-Y.M., Chen, P.-Y. & Meyers, M.A. (2008) The growth of nacre in the abalone shell. *Acta Biomater.* 4, 131-138.
- Liu, Y., Shigley, J.E. & Hurwit, K.N. (1999) Iridescent color of a shell of the mollusk *Pinctada margaritifera* caused by diffraction. *Optics Expr.* 4, 177-182.
- Luo, Y.J., Takeuchi, T., Koyanagi, R., Yamada, L., Kanda, M., Khalturina, M., Fujie, M., Yamasaki, S., Endo, K. & Satoh, N. (2015) The *Lingula* genome provides insights into brachiopod evolution and the origin of phosphate biomineralization. *Nat. Commun.* 6:8301. doi: 10.1038/ncomms9301.
- Lyon, J.D. & Vacquier, V.D. (1999) Interspecies chimeric sperm lysins identify regions mediating species-specific recognition of the abalone egg vitelline envelope. *Dev. Biol.* 214, 151-159.
- Mann, S. (2001) *Biomaterialization, Principles & Concepts in Bioinorganic Materials Chemistry.* Oxford Univ. Press, New York.
- Marton, M.L., Cordts, S., Broadhvest, J. & Dresselhaus, T. (2005) Microcypylar pollen tube guidance by egg apparatus 1 of maize. *Science* 307, 573-576.
- Marie, B., Joubert, C., Tayale, A., Zanella-Cleon, I., Belliard, C., Piquemal, D., Cochenec-Laureau, N., Marin, F., Gueguen, Y. & Montagnani, C. (2012) Different secretory repertoires control the biomineralization processes of prism and nacre deposition of pearl oyster shell. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109, 20986-20991.
- Mayr, E. (1947) Ecological factors in speciation. *Evolution* 1, 263-288.
- Mengerink, K.J. & Vacquier V.D. (2001) Glycobiology of sperm-egg interactions in deuterostomes. *Glycobiol.* 11, 37R-43R.
- Mirkhalaf, M., Dastjerdi, A.K. & Barthelat, F. (2014) Overcoming the brittleness of glass through bio-inspiration and micro-architecture. *Nat. Comm.* 5:3166.
- Mooers, A.O. & Greenberg, D.A. (2018) Speciation far from the maddening crowd. *Nature* 559, 341-342.
- Nassif, N., Pinna, N., Gehekr, N., Antonietti, M., Jager, C. & Colfen, H. (2005) Amorphous layer around aragonite platelets in nacre. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 102, 12653-12655.
- Nudelman, F., Shimoni, E., Klein, E., Rousseau, M., Bourrat, X., Lopez, E., Addadi, L., & Weiner, S. (2008) Forming nacreous layer of the shells of the bivalves *Atrina rigida* & *Pinctada margaritifera*: An environmental- and cryo-scanning electron microscopy study. *J. Struct. Biol.* 162, 290-300.
- Nutzell, A. & Kaim, A. (2014) Diversity, palaeoecology & systematics of a marine fossil assemblage from the late Triassic Cassian formation at Settsass Scharte, N Italy. *Palaontol. Z.* 88, 405-431.
- Okuda, S., Tsutsui, H., Shiina, K., Sprunck, S., Takeuchi, H., Yui, R., Kasahara, R.D., Hamamura, Y., Mizukami, A., Susaki, D., Kawano, N., Sakakibara, T., Namiki, S., Itoh, K., Otsuka, K., Matsuzaki, M., Nozaki, H., Kuroiwa, T., Nakano, A., Kanaoka, M.M., Dresselhaus, T., Sasaki, N. & Higashiyama, T. (2009) Defensin-like polypeptide LUREs are pollen tube attractants secreted from synergid cells. *Nature* 458, 357-361.
- Okumura, S.-I., Arai, K., Harigaya, Y., Eguchi, H., Sakai, M., Senbokuya, H., Furukawa, S. & Yamamori, K. (2007) Highly efficient induction of triploid Pacific abalone *Haliotis discus hannai* by caffeine treatment. *Fisheries Sci.* 73, 237-243.
- Osycka-Salut, C., Gervasi, M.G., Pereyra, E., Cella, M., Ribeiro, M.L., Franchi, A.M. & Perez-Martinez, S. (2012) Anandamide induces sperm release from oviductal epithelia through nitric oxide pathway in bovines. *PLoS ONE* 7(2): e30671. doi:10.1371/journal.pone.0030671.
- Owen, B. (2014) The culture of a "four-species" *Haliotis* hybrid in a marine shellfish hatchery. *The Festivus* 46, 150-157. (ISSN 0738-9388)
- Owen, B. & Meyer, R. (2015) Laboratory studies of hybridization in California abalone (*Haliotis*). *The Festivus* 47, 167-194. (ISSN 0738-9388)
- Owen, B. & Rafferty, A. (2017) Identification Guide and Iconography of Eastern Pacific Hybrid Abalone shells (Genus *Haliotis*) Part 1 of 2. *The Festivus* 49, 117-135. (ISSN 0738-9388)
- Owen, B. & Rafferty, A. (2017) Identification Guide and Iconography of Eastern Pacific Hybrid Abalone shells (Genus *Haliotis*) Part 2 of 2. *The Festivus* 49, 155-178. (ISSN 0738-9388)
- Price, T.D. (2006) Causes of post-mating reproductive isolation in birds. *Acta Zool. Sinica* 52(Suppl.), 327-332.
- Ponder, W.F. & Lindberg, D.R. (1997) Towards a phylogeny of gastropod molluscs: an analysis using morphological characters. *J. Linn. Soc.* 119, 83-265.
- Raj, I., Al Hosseini, H.S., Dioguardi, E., Nishimura, K., Villa, A., de Sanctis, D. & Jovine, L. (2017) Structural basis of egg coat-sperm recognition at fertilization. *Cell* 169, 1315-1326.
- Raven, C.R. (1958) *Morphogenesis: the analysis of molluscan development.* Pergamon Press, New York, New York.
- Rabosky, D.L., Chang, J., Title, P.O., Cowman, P.F., Sallan, L., Friedman, M., Kaschner, K., Garilao, C., Near, T.J., Coll, M. & Alfaro, M.E. (2018) An inverse latitudinal gradient in speciation rate for marine fishes. *Nature* 559, 392-395.
- Ruppert, E.E. & Barnes, R.D. (1994) *Invertebrate Zoology*, 6th Ed. Saunders College Publishing, Harcourt Brace College Publisher; Orlando, Florida.
- Rhymer, J.M. (2006) Extinction by hybridization & introgression in anatine ducks. *Acta Zool. Sinica* 52(Suppl.), 583-585.
- Sato, K., Nishio, T., Kimura, R., Kusaba, M., Suzuki, T., Hatakeyama, K., Ockendon, D. & Satta, Y. (2002) Coevolution of the S-Locus genes, SRK, SLG and SP11/SCR in Brassica oleracea and B. raps. *Genetics* 162, 931-940.
- Snow, M.R., Pring, A., Self, P., Losic, D. & Shapter, J. (2004) The origin of the color of pearls in iridescence from nano-composite structures of the nacre. *Amer. Mineral.* 89, 1353-1358.
- Stern, K.R., Bidlack, J.E., & Jansky, S.H. (2008) *Introductory plant biology*, 11th edition. McGraw-Hill Inc., New York, New York.
- Stevens, M.M. (2003) *Cultured Abalone (Haliotis spp.)* Seafood Watch, Seafood Report. Monterey Bay Aquarium. [MBA_SeafoodWatch_AbaloneFarmedReport.pdf](#).
- Stone, G. (2000) Phylogeography, hybridization, & speciation. *Trends Ecol. Evol.* 15, 354-355.
- Suarez, S.S. (2008) Regulation of sperm storage & movement in the mammalian oviduct. *Int. J. Dev. Biol.* 52, 445-462.
- Schluter, D. & Pennell, M.W. (2017) Speciation gradients and the distribution of biodiversity. *Nature* 546, 48-55.
- Swanson, W.J. & Vacquier, V.D. (1995) Liposome fusion induced by a Mr 18,000 protein localized to the acrosome region of acrosome-reacted abalone spermatozoa. *Biochem.* 34, 14202-14208.
- Swanson, W.J. & Vacquier, V.D. (1997) The abalone egg vitelline envelope receptor for sperm lysin is a giant multivalent molecule. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94, 6724-6729.
- Swanson, W.J. & Vacquier, V.D. (2002) The rapid evolution of reproductive proteins. *Nature Rev. Genet.* 3, 137-144.
- Swanson, W.J., Aagaard, J.E., Vacquier, V.D., Monne, M., Al Hosseini, H.S. & Jovine, L. (2011) The molecular basis of sex: linking yeast to human. *Mol. Biol. Evol.* 28, 1963-1966.
- Swemmer, R. (2013) Abalone. The deadly harvest. YouTube video published 7-7-13.
- Takeuchi, H. & Higashiyama, T. (2012) A species-specific cluster of defensin-like genes encode diffusible pollen tube attractants in *Arabidopsis*. *PLoS Biol.* 10, e1001449.
- Takeuchi, H. & Higashiyama, T. (2016) Tip-localized receptors control pollen tube growth & LURE sensing in *Arabidopsis*. *Nature* 531, 245-248.
- Tan, T.L., Wong, D. & Lee, P. (2004) Iridescence of a shell of mollusk *Haliotis glabra*. *Optics Express* 12, 4847-4854.
- Tardif, S., Wilson, M.D., Wagner, R., Hunt, P., Gerstenstein, M., Nagy, A., Lobe, C., Koop, B.F. and Hardy, D.M. (2010) Zonadhesin is essential for species specificity of sperm adhesion to the egg zona pellucida. *J. Biol. Chem.* 284, 24863-24870.
- Todesco, M., Pascual, M.A., Owens, G.L., Ostevik, K.L., Moyers, B.T., Huebner, S., Heredia, S.M., Hahn, M.A.,

- Caseys, C., Bock, D.G. & Reiseberg, L.H. (2016) Hybridization & extinction. *Evol. Appl.* 9, 892-908.
- Vacquier, V.D. (1998) Evolution of gamete recognition proteins. *Science* 281, 1995-1998.
- Vierria, A. & Miller, D.J. (2006) Gamete interaction: is it species-specific. *Mol. Reprod. Dev.* 73, 1422-1429.
- Vilela-Silva, A.-C.E.S., Hirohashi, N. & Mourao, P.A.S. (2008) The structure of sulfated polysaccharides ensures a carbohydrate-based mechanism for species recognition during sea urchin fertilization. *Int. J. Dev. Biol.* 52, 551-559.
- Von Euw, S., Zhang, Q., Manichev, V., Murali, N., Gross, J., Feldman, L.C., Gustafsson, T., Flach, C., Mendelsohn, R. & Falkowski, P.G. (2017) Biological control of aragonite formation in stony corals. *Science* 356, 933-938.
- Wang, T., Liang, L., Xue, Y., Jia, P.-F., Chen, W., Zhang, M.-Z., Wang, Y.-C., Li, H.-J. & Yang, W.-C. (2016) A receptor heteromer mediates the male perception of female attractants in plants. *Nature* 531, 241-244.
- Wang, X., Hughes, A.L., Tsukamoto, T., Ando, T. & Kao, T.-H. (2001) Evidence that intragenic recombination contributes to allelic diversity of the S-RNase gene at the self-incompatibility (S) locus in *Petunia inflata*. *Plant Physiol.* 125, 1012-1022.
- Wasserman, P.M., Jovine, L., Qi, H.Y., Williams, Z., Darie, C., Litscher, E.S. (2005) Recent aspects of mammalian fertilization research. *Mol. Cell. Endocrinol.* 234, 95-103.
- Wilburn, D.B. & Swanson, W.J. (2016) From molecules to mating: rapid evolution and biochemical studies of reproductive proteins. *J. Proteomics* 135, 12-25.
- Wolfe, D.E., Takebayashi, N. & Rieseberg, L.H. (2001) Predicting the risk of extinction through hybridization. *Conservation Biol.* 15, 1039-1053.
- WoRMS (2016) World register of marine species (Weltweites Register der Meereslebewesen). *Haliotis*-Arten. Zugriff 7-20-16; <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=138050>.