

HEIDELBERGER  
JAHRBÜCHER  
ONLINE  
Band 3 (2018)

Gesellschaft der Freunde  
Universität Heidelberg e.V.



# Perspektiven der Mobilität

Joachim Funke & Michael Wink (Hrsg.)

HEIDELBERG  
UNIVERSITY PUBLISHING



## Perspektiven der Mobilität

Heidelberger Jahrbücher Online  
Herausgegeben von der  
Gesellschaft der Freunde Universität Heidelberg e.V.  
Band 3

# **Perspektiven der Mobilität**

**Joachim Funke & Michael Wink (Hrsg.)**

HEIDELBERG  
UNIVERSITY PUBLISHING

### **Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek**

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie. Detaillierte bibliografische Daten sind im Internet unter <https://dnb.ddb.de> abrufbar.



Dieses Werk ist unter der Creative Commons-Lizenz 4.0 (CC BY-SA 4.0) veröffentlicht. Die Umschlaggestaltung unterliegt der Creative-Commons-Lizenz CC BY-ND 4.0.

Die Online-Version dieser Publikation ist auf den Verlagswebseiten von HEIDELBERG UNIVERSITY PUBLISHING (<https://heiup.uni-heidelberg.de>) unter der Rubrik Campus Media dauerhaft frei verfügbar (open access).

doi: <https://doi.org/10.17885/heiup.hdjbo.2018.0>

Bildnachweis Cover:

Bild Nr: 1599684, Copyright: Andre Skonieczny/F1online, Frankfurt

© 2018. Das Copyright der Texte liegt bei den jeweiligen Verfassern.

ISSN 2509-7822 (Print)

ISSN 0073-1641 (Online)

ISBN: 978-3-946054-94-8 (Softcover)

ISBN: 978-3-946054-93-1 (Hardcover)

ISBN: 978-3-946054-92-4 (PDF)

# Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Vorwort</b>	
	Joachim Funke & Michael Wink	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Mobilität als Bewegung im physischen, sozialen und geistigen Raum</b>	
	Joachim Funke	<b>5</b>
1	Einführung . . . . .	5
2	Verschiedene Arten der Mobilität . . . . .	6
3	Erklärungsmodelle . . . . .	8
4	Mobilitätswerkzeuge . . . . .	9
5	Mobilitätsmotive . . . . .	11
6	Mobilität in neuen Räumen . . . . .	12
7	Mobilität und psychische Krankheit . . . . .	13
8	Macht Reisen glücklich? . . . . .	14
9	Abschluss . . . . .	16
<b>3</b>	<b>Wie mobil sind Pflanzen?</b>	
	Claudia Erbar & Peter Leins	<b>21</b>
1	Diasporen und ihre ausbreitenden Agenzien . . . . .	21
2	Wandergeschwindigkeiten und Muster der Diasporenausbreitung	39
3	Weitestreckenausbreitung – Ankommen ist nur die „halbe Miete“	43
4	Klimawandel – Fluch oder Segen? . . . . .	45

<b>4</b>	<b>Wandern und Methode: Thoreaus Essay „Walking“ (1862) im Lichte Gadamers</b>	
	<b>Dieter Schulz</b>	<b>53</b>
1	Einführung: Thoreau und Gadamer – Wandern und Denken . . . . .	54
2	Der Wanderer als Held: Thoreaus „Walking“ . . . . .	57
3	Vom Wandern zur Methode: Thoreau und Gadamer . . . . .	61
4	Erfahrung als Abenteuer . . . . .	63
5	Hermeneutik und Naturwissenschaften: Aktuelle Bezüge . . . . .	66
<b>5</b>	<b>(Why) have women left East Germany more frequently than men?</b>	
	<b>Johannes Stauder</b>	<b>73</b>
1	Introduction and problem . . . . .	74
2	Previous research . . . . .	77
3	Data and methods . . . . .	81
4	Findings . . . . .	86
5	Discussion . . . . .	90
<b>6</b>	<b>„Biologische Invasionen“ – Neophyten, Neozoen, Krankheitserreger</b>	
	<b>Volker Storch</b>	<b>99</b>
1	Die lange Evolution der Organismen, harte Eingriffe des modernen Menschen . . . . .	99
2	Sichtweisen ändern sich, Kenntnisse nehmen zu . . . . .	100
3	Akklimatisation . . . . .	105
4	Invasionsbiologie . . . . .	106
5	Neophyten als Problemfälle . . . . .	108
6	Neozoen als Problemfälle . . . . .	109
7	Fauna und Flora ozeanischer Inseln: besonders bedroht . . . . .	113
8	Dynamischer geht es kaum: Weltnaturerbe Wattenmeer . . . . .	114
9	Krankheitserreger . . . . .	115
<b>7</b>	<b>Biodiversity on oceanic islands – evolutionary records of past migration events</b>	
	<b>Michael Wink</b>	<b>119</b>
1	Flora and Fauna on Oceanic islands . . . . .	120
2	Origin of the Macaronesian Islands . . . . .	122



3	Resettlement of the Macaronesian Islands: Endemic animal and plant species . . . . .	122
4	Outlook . . . . .	147
<b>8</b>	<b>Mobilität und Dynamik im Zellkern</b>	
	<b>Christoph Cremer</b>	<b>157</b>
1	Einleitung . . . . .	157
2	Frühe Modelle der Kerngenomorganisation . . . . .	160
3	Chromosomenterritorien . . . . .	160
4	Innere Struktur der Chromosomenterritorien . . . . .	167
5	Superauflösende Lichtmikroskopie von Genom-Nanostrukturen .	170
6	Ein allgemeines Modell der dynamischen Nanostruktur des Zellkerns	180
7	Perspektiven für Biologie und Medizin . . . . .	184
<b>9</b>	<b>Assistenzroboter für eine Steigerung der Mobilität im Alter</b>	
	<b>Katja Mombaur, Davide Corradi, Khai-Long Ho-Hoang &amp; Alexander Schubert</b>	<b>193</b>
1	Einleitung . . . . .	194
2	Beeinträchtigungen der Mobilität im Alter . . . . .	195
3	Möglichkeiten der Mobilitätsassistenz . . . . .	197
4	Anforderungen an technische Mobilitätsassistenzsysteme . . . .	199
5	Externe Mobilitätsassistenzroboter . . . . .	203
6	Exoskelette zur Unterstützung der Mobilität . . . . .	206
7	MOBOT Projekt . . . . .	208
8	Entwicklung von Mobilitätsassistenzrobotern . . . . .	210
9	Computermodele zur Analyse und Voraussage von Bewegungen	212
10	Designoptimierung von Assistenzrobotern . . . . .	214
11	Designoptimierung von Exoskeletten . . . . .	216
12	Nicht-technologische Fragestellungen . . . . .	217
13	Fazit . . . . .	219



# Vorwort

Dies ist der nunmehr dritte Band der *Heidelberger Jahrbücher Online* (HDJBO), den die „Gesellschaft der Freunde Universität Heidelberg e. V.“ unter Federführung der beiden Editoren Joachim Funke und Michael Wink herausgibt. Die Autorinnen und Autoren des Bandes haben sich diesmal mit dem Konzept der Mobilität als fächerübergreifender Thematik auseinandergesetzt.

Auch wenn die ersten Assoziationen zum Stichwort „Mobilität“ vielleicht in Richtung Verkehr weisen, geht es in den hier versammelten Beiträgen um ein breiteres Verständnis dieses Konzepts: alle Lebewesen (Menschen, Tiere, Pflanzen) sind auf ihre Art mobil, auch in der unbelebten Welt (im Makro- wie im Mikrokosmos) finden wir Bewegung. „Panta rhei“ hieß es schon in der antiken Philosophie. Der lateinische Begriff „mobilitas“ bedeutet sowohl Beweglichkeit, Schnelligkeit und Gewandtheit als auch Veränderlichkeit, Unbeständigkeit und Wankelmut. Heute wird der Begriff häufig reduziert auf Verkehr. Dabei umfasst er ein wesentlich breiteres Spektrum, das wir gerne ansprechen möchten: angefangen von der täglichen Mobilität von Arbeitnehmern über die wiederkehrende Mobilität bei Mensch und Tier (Urlaub und Reisen; Vogelflug, Lachswanderungen) bis zur überdauernden Mobilität (Völkerwanderungen, Pflanzen- und Tier-Flüchtlinge). Verschiedene Verkehrsmittel (z. B. Fahrrad, Automobil, Flugzeug, Fahrstuhl, Segway) stehen ebenso im Fokus wie die Frage, welche Adaptionmöglichkeiten permanente oder temporäre Immobilität bietet (z. B. Standort-Treue von Pflanzen). Auch zunehmende Immobilität im höheren Lebensalter ist ein Thema, das in Hinblick auf technische Hilfsmittel in diesem Band behandelt wird.

Diese Thematik beleuchten wir aus der bunten Sicht unserer Volluniversität. Zwölf Autorinnen und Autoren aus Geistes-, Kultur- und Naturwissenschaften haben in acht Artikeln ihr Verständnis von Mobilität aus unterschiedlichen Gesichtspunkten erörtert. Die durchaus disziplinär angelegten Beiträge thematisieren

ganz unterschiedliche Aspekte des Rahmenthemas und erzielen damit am Ende eine interessante Perspektivenvielfalt.

*Joachim Funke* beschäftigt sich aus Sicht eines Psychologen mit Mobilität. Seine Unterscheidung von physischer, sozialer und geistiger Mobilität soll die Breite des hinter diesem Begriff stehenden Verständnisses verdeutlichen. Er argumentiert dafür, Mobilität nicht auf die verkehrsbezogene Interpretation zu beschränken. Auch die „Mobilität im Geiste“ ist seiner Meinung nach von großer Bedeutung.

*Claudia Erbar* und *Peter Leins* zeigen in ihrem Beitrag die höchst vielfältigen Mechanismen, mit deren Hilfe Pflanzen sich auszubreiten wissen. Die Anpassungen von Samen, Früchten und Fruchtbländen an die sie transportierenden Medien sind spektakulär und reichen von Kleb- und Klettverschlüssen zur Anheftung als blinde Passagiere über Flug-, Schwimm- und Schleudertechniken bis hin zur Wanderung über den Darm von Tieren.

*Dieter Schulz* beleuchtet als Philosoph eine ganz andere Seite der Mobilität, nämlich das Verhältnis von Denken und Gehen. Frei nach Thomas Bernhards Diktum „Die Wissenschaft des Gehens und die Wissenschaft des Denkens sind im Grunde genommen eine einzige Wissenschaft“ wird unter Bezugnahme auf Henry David Thoreaus Essay „Walking“ von 1846 und Hans-Georg Gadamers Werk „Wahrheit und Methode“ von 1960 der Zusammenhang zwischen Bewegung und Erkenntnis herausgearbeitet.

*Johannes Stauder* illustriert in seinem Beitrag die soziologische Perspektive der Mobilität anhand von Untersuchungen zur Migration von Ost- nach Westdeutschland nach der Wiedervereinigung im Jahr 1990. Seine differenzierte Analyse, die auf Daten des Sozioökonomischen Panels beruht, macht die größere Bedeutung von bildungsbezogenen (im Vergleich zum berufsbezogenen) Migrationsmotiven deutlich. Bildung ist ein möglicherweise unterschätzter „Attraktivitätsfaktor“ im Rahmen innerdeutscher Migrationsbewegungen.

*Volker Storch* macht in seinem Beitrag die Problematik der „Invasionsbiologie“ deutlich: sowohl Haustiere wie auch Nutzpflanzen wurden importiert, manchmal allerdings mit Kollateralschäden. Organismen, die durch den Menschen aus ihrem ursprünglichen Verbreitungsgebiet in andere Regionen und Kontinente verschleppt wurden, werden als Neobiota bezeichnet; gemeint ist dabei die Ansiedlung bestimmter Arten, insbesondere Neophyten (Pflanzen) und Neozoen (Tiere), in Gebieten, in denen sie vormals nicht heimisch waren.

*Michael Wink* geht der Frage nach, wie Inseln vulkanischen Ursprungs zu ihrer Fauna und Flora gekommen sind. Am Beispiel der makaronesischen Inseln (Azoren, Madeira, Kapverden, Kanaren) zeigt er auf, wie durch genetische Analysen

die Ausbreitung verschiedener Spezies nachverfolgt werden kann. Insbesondere Vögel erweisen sich hier als dankbare Studienobjekte. Darwin hätte nicht zu den Galapagos-Inseln aufbrechen müssen, sondern schon in näherer Entfernung herrliches Anschauungsmaterial für seine Theorie gefunden.

*Christoph Cremer* stellt die Mobilität des menschlichen Zellkern-Genoms in den Mittelpunkt seiner Betrachtung. Dachte man in der Vergangenheit, dass der Zellkern wie ein Sack unsere DNA, RNA und Proteine fest umschlossen hält, weiß man heute dank moderner mikroskopischer Verfahren, dass das Genom vielfältigen dynamischen Veränderungen unterliegt. Das Gebiet der Epigenetik beschreibt diese Dynamik des in den Zellkernen lokalisierten Genoms. Sein Beitrag eröffnet einen Blick auf das Gebiet der „4D Nucleome“, das die Prinzipien der dreidimensionalen Organisation des Zellkerns um die Dimension Zeit erweitert.

*Katja Mombaur, Davide Corradi, Khai-Long Ho-Hoang* und *Alexander Schubert* beschäftigen sich mit der Mobilität älterer Menschen. Sie gehen der Frage nach, wie durch intelligente Assistenzsysteme (z. B. Exoskelette und Mobilitätsassistentenroboter) eine eventuell eingeschränkte Mobilität wiederhergestellt oder zumindest verbessert werden kann. In einer alternden Gesellschaft ist dies ein wichtiges Thema und beleuchtet das Mobilitätsthema unter sehr anwendungsnahen Blicken.

Wir danken der „Gesellschaft der Freunde Universität Heidelberg e. V.“ für die wie immer wohlwollende Unterstützung des Jahrbuchs. Aber auch der Universitätsbibliothek, insbesondere Maria Effinger und ihrem Team in Person von Anja Konopka und Frank Krabbes, ist herzlich zu danken. Last but not least: Wo wären wir ohne unsere tolle Redaktionsassistentin Julia Karl, die den LaTeX-Satz ebenso beherrscht wie die erfolgreiche Kommunikation mit unseren Autorinnen und Autoren!

Die Publikation als e-Book hat sich bislang bewährt: Sie spart nicht nur Kosten, sondern ermöglicht auch dank „open access“ eine größere Verbreitung als die Print-Version. Wurden früher in der „alten“ Zeit knapp 1000 Buchexemplare hergestellt, haben wir es jetzt mit einer deutlich höheren Verbreitung zu tun: Der erste Band der Online-Reihe mit dem Titel „Stabilität im Wandel“ (Wink & Funke, 2016) wurde in den 24 Monaten nach Erscheinen 5155 mal zum Download angefordert – das ist beachtlich! Der zweite Band „Citizen Science“ (Wink & Funke, 2017) kommt nach nur 12 Monaten Laufzeit auf Zugriffszahlen von 1697 Downloads (gezählt wurden jeweils die Downloads aller Artikel plus die der Gesamtausgabe, ab Erscheinungsdatum). Auch wenn Downloads noch nicht wirklich bedeuten,

dass jemand auch den Inhalt liest – das war bei Print-Bänden, die im Bücherregal eingestellt wurden, ebenfalls nicht garantiert. Auf jeden Fall wünschen wir dem nun vorliegenden dritten Band angemessene Verbreitung und Rezeption!

Wer über die digitale Ausgabe hinaus ein Exemplar für seinen Bücherschrank wünscht: Alle Bände sind auch als preiswertes Softcover wie auch in einer etwas teureren Hardcoverausgabe im Buchhandel erhältlich.

Wir sind gespannt, wie der neue Band ankommt und wie unser Jahrgangsthema aufgenommen wird. Feedback ist wie immer erwünscht!

Heidelberg, im August 2018

Joachim Funke (Psychologie) und Michael Wink (Biologie)

## Quellen

Wink, M., & Funke, J. (Eds.) (2016). *Stabilität im Wandel*. Heidelberg: Heidelberg University Publishing. doi:10.17885/heiup.hdjbo.2016.0

Wink, M., & Funke, J. (Eds.). (2017). *Wissenschaft für alle: Citizen Science*. Heidelberg: Heidelberg University Publishing. doi:10.17885/heiup.hdjbo.2017.0

# Mobilität als Bewegung im physischen, sozialen und geistigen Raum

JOACHIM FUNKE

Psychologisches Institut, Universität Heidelberg

## Zusammenfassung

Im Unterschied zu Pflanzen können Menschen und Tiere ihren Standort problemlos verändern. Darin liegen Chancen und Risiken zugleich. In diesem Beitrag sollen psychologische Aspekte, die mit dem Thema „Mobilität“ verbunden sind, näher beleuchtet werden. Dazu wird der Begriff Mobilität als Standortwechsel im weitesten Sinne interpretiert: sowohl physisch als auch sozial und geistig. Vertieft werden Fragen wie „Macht Reisen glücklich?“ oder „Besteht ein Zusammenhang zwischen Mobilität und psychischer Krankheit?“

## 1 Einführung

Als selbstverständlich erscheint uns Menschen unsere Fähigkeit, den Standort zu wechseln und so z. B. täglich von der eigenen Wohnung zum Arbeitsplatz zu fahren oder von einem schlechten zu einem besseren, von einem unangenehmen zu einem angenehmen Ort zu wechseln. Die Suche nach dem besten Platz führt etwa dazu, dass wir „einfach so“ reisen, den schönsten Liegestuhl in der Reihe mit unserem Handtuch für uns sichern oder auswandern. Mobilität führt dazu, dass Menschen aus unwirtlichen oder kriegerischen Gebieten fliehen und sichere Orte anstreben.

Neben der körperlichen Mobilität gibt es auch etwas, das man geistige Beweglichkeit nennt und das die Fähigkeit meint, flexibel die Perspektive zu wechseln. Mobilität in diesem übertragenen Sinn lässt sich sogar vom Lehnstuhl aus betreiben: Mit etwas Phantasie kann man sich das Treiben auf der Athener Agora

vor 2500 Jahren vorstellen oder Reisen in die Zukunft unternehmen. Auch das bedeutet aus einer psychologischen Warte Mobilität. So wie es Fluchtbewegungen im physischen Raum gibt, ist ebenso eine Gedankenflucht möglich. Utopien als erträumte Orte eines besseren Lebens werden entworfen (Bloch, 1959).

In diesem Beitrag soll eine breite Definition des Begriffs zugrunde gelegt werden, die sowohl die körperliche wie auch die geistige und soziale Mobilität einschließt. Unter Mobilität soll alles Verhalten und Erleben von Menschen verstanden werden, das im Dienste einer Loslösung, einer bewussten Entfernung von der gegenwärtig gegebenen physischen, sozialen als auch geistigen Umwelt steht. Gedankenflucht und sozialer Auf- oder Abstieg zählen also ebenso dazu wie die rein physische Bewegung von A nach B.

In einigen Werken (und auch in der öffentlichen Diskussion zu diesem Thema) wird der Mobilitätsbegriff auf den Aspekt der *räumlichen* Mobilität verengt. So schreibt etwa Flade (2013, p. 17) in einem der wenigen deutschsprachigen Bücher zur Mobilitätspsychologie: „Räumliche Mobilität lässt sich unterschiedlich definieren und quantifizieren: Ein Mensch ist mobil, der viele Kilometer hinter sich bringt [bzw.] der viele Wege zurück legt. Die Zahl der zurückgelegten Kilometer wird als Mobilitätsleistung bezeichnet, die Zahl der Wege als Mobilitätsrate.“ Ähnliches findet man im Buch von Hunecke (2015) über Mobilitätsverhalten. Ganz offenkundig wird dabei von einem Mobilitätskonzept ausgegangen, das sich auf physische Aspekte beschränkt. Wie zu zeigen sein wird, kann und sollte man das Konzept wesentlich breiter anlegen.

Ich beginne meinen Beitrag mit einer Klassifikation verschiedener Formen von Mobilität. Weiter geht es mit der Darstellung mobilitätsunterstützender Werkzeuge, mit unterschiedlichen Motiven hinter Mobilität sowie mit psychischen Auswirkungen von Mobilität, etwa den Fragen, ob ein Zusammenhang zwischen Mobilität und psychischer Krankheit besteht oder ob Reisen glücklich macht.

## 2 Verschiedene Arten der Mobilität

Auch wenn in zahlreichen Publikationen das Verständnis von „Mobilität“ als so selbstverständlich betrachtet wird, dass man es anscheinend nicht weiter definieren muss, ist eine Differenzierung sinnvoll und notwendig. Nachfolgend sollen drei Spielarten der Mobilität vorgestellt werden: (a) *physische* Mobilität, die den räumlichen Aspekt betont und die physische Bewegung von A nach B (mit oder ohne Hilfsmittel) beschreibt; (b) *soziale* Mobilität, die als Bewegung zwischen sozialen Schichten verstanden werden kann; (c) *geistige* Mobilität, die als Bewegung in



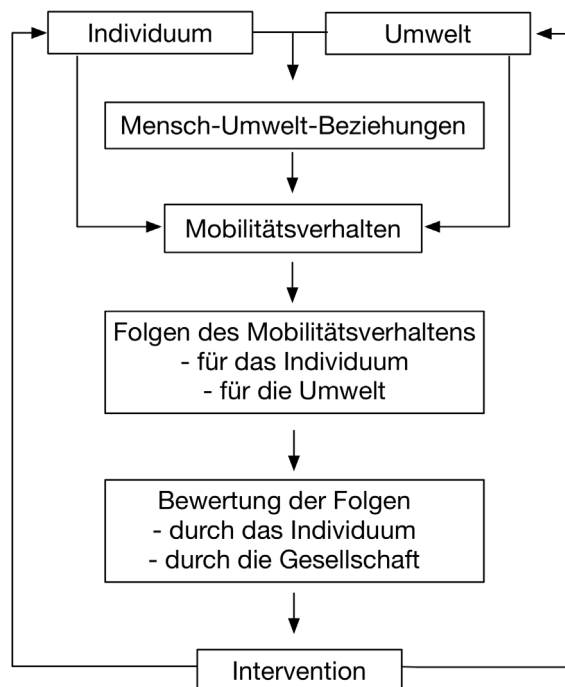
der Welt der Gedanken und Vorstellungen begriffen wird und aus psychologischer Sicht eine unterschätzte Rolle im Gefüge bisheriger Mobilitätsverständnisse spielt.

- (a) *Physische* („räumliche“) Mobilität aus individueller Sicht als Bewegung zwischen zwei Standorten: Hier geht es vor allem um Verkehrsmobilität. Bewegungsformen wie Gehen, Fahren oder Fliegen stehen dabei im Vordergrund. Regelmäßige Bewegungen (etwa das Fahren zur Arbeit) und besondere Bewegungen (Reisen) können dabei unterschieden werden. In unserer heutigen Welt wird häufig über Mobilitätskonzepte in diesem engeren physischen Verständnis diskutiert.
- (b) *Soziale* Mobilität als Mobilität von oder zwischen Gruppen: Hier wechselt der Fokus vom Individuum zur Gruppe. Dieser Begriff, der in der Soziologie z. B. berufliche Mobilität („Karriere“) oder Intergenerationenmobilität umfasst, beschreibt etwas abstraktere Bewegungsformen. „Mit sozialer Mobilität ist der Wechsel von Personen zwischen sozialen Positionen gemeint, dazu gehört insbesondere der Wechsel zwischen Berufsgruppen oder Schichten. Mobilitätsprozesse verlaufen sehr vielschichtig, daher hat die Soziologie eine ganze Reihe von Begriffen entwickelt, die unterschiedliche, meist miteinander zusammenhängende Aspekte der sozialen Mobilität beleuchten.“ (Geißler, 2014, S. 311). Im Bereich der Partnerwahl wird etwa die Begrifflichkeit vom „Auf- und Abwärtsheiraten“ verwendet (Klein, 2015), um die Heiratsmobilität zwischen verschiedenen Schichten zu beschreiben. An der Grenze zur physischen Mobilität liegen Phänomene wie Völkerwanderung, Flüchtlingsbewegungen, aber auch Mobilität als Bewegung von ländlichen in städtische Regionen („Landflucht“).
- (c) *Geistige* Mobilität („Flexibilität“) als Mobilität in einem nicht-physischen Verständnis: Die Konstruktion von Sehnsuchtsorten, die Verwendung von Phantasie zur Schaffung neuer Vorstellungswelten, aber auch die gedankliche Flucht aus der gegebenen Welt vermittelt Rausch und Ekstase oder der Wechsel in andere Bewusstseinszustände sind damit gemeint im Unterschied zur geistigen Starrheit und Rigidität (zum Überblick siehe Schultz & Searleman, 2002). Im weitesten Sinn kann man wohl auch Techniken der Selbstregulation, also der Kontrolle eigener Gedanken und Gefühle (Vohs & Baumeister, 2011) dazu zählen, wenn man sich vergegenwärtigt, dass z. B. der Wechsel von einem angespannt-ärgerlichen zu einem entspannten Zustand eine Bewegung im Sinne eines Zustandswechsels darstellt. Diese

Art von geistiger Mobilität ist bislang in der Forschung noch zu wenig betrachtet worden.

### 3 Erklärungsmodelle

Zur Erklärung menschlichen Mobilitätsverhaltens wird – wie häufig in psychologischen Theorien – von einer Person-Umwelt-Interaktion ausgegangen. Ein Individuum mit bestimmten Persönlichkeitseigenschaften trifft auf eine Umwelt mit bestimmten Angeboten bzw. Herausforderungen. Hier gestaltet sich dann die Mensch-Umwelt-Beziehung, und diese führt zu bestimmten Verhaltensweisen, in diesem Fall Mobilitätsverhalten. Dieses Verhalten zieht bestimmte Konsequenzen nach sich, sowohl für das Individuum als auch für die Umwelt. Diese Konsequenzen wiederum werden bewertet und je nach Qualität dieser Bewertungen wird interveniert, sodass der Kreislauf erneut starten kann. Das hier beschriebene Modell stammt von Flade (2013) und findet sich als Flussdiagramm in Abbildung 1.



**Abbildung 1:** Grundmodell zur Mobilität als Interaktion von Individuum und Umwelt (angelehnt an Flade, 2013, p. 15).

Ein Beispiel: Eine Person A kommt in eine Millionenstadt (Umwelt) und entdeckt aufgrund ihrer neugierig-offenen Persönlichkeit (Individuum) täglich neue Räume (Mobilitätsverhalten) und sieht sich durch die zahlreichen Angebote angeregt (Folgen). Sie will aus dieser Stadt nicht mehr wegziehen (Bewertung der Folgen). Ein Person B, die in der gleichen Stadt lebt, aber eher ängstlich ist, fühlt sich durch die zahlreichen Angebote überfordert und zieht sich immer mehr in den privaten Raum zurück. Sie entscheidet sich zu einem Umzug in ländliche Gebiete.

Das genannte Beispiel berührt den Bereich der Verkehrspsychologie. Hier folgt die Modellbildung (Theoriebildung) derjenigen, die im übergeordneten Bereich der „Umweltpsychologie“ – so die Bezeichnung eines eigenständigen Forschungszweigs der modernen Psychologie – betrieben wird; man bildet auf die gleiche Art seine theoretischen Modelle als Wechselwirkung zwischen Person und Umwelt (vgl. etwa Hellbrück & Kals, 2012; Lantermann & Linneweber, 2008). Um einen guten Zugang zum Gegenstandsbereich zu bekommen, so schreiben Hellbrück und Kals, „empfiehlt es sich, Mensch-Umwelt-Beziehungen im jeweiligen Fall einer Systemanalyse zu unterziehen, um die gegenseitigen Abhängigkeitsverhältnisse zu spezifizieren“ (S. 22). Eine derartige Systemanalyse kann die durchaus komplexen Abhängigkeiten im Mensch-Umwelt-Kontext angemessener modellieren als einfache lineare Kausalmodelle („je mehr hiervon, desto mehr davon“), denen nichtlineare Zusammenhänge wie z. B. „tipping points“ entgehen müssen (Bsp.: kleine Mengen eines Pharmakons heilen, größere Mengen töten ein Lebewesen). Solche Kipp-Punkte können z. B. einen Systemwechsel provozieren. Als anschauliches Beispiel mag man Städte wie London oder Kopenhagen ansehen, in denen der immer dichter werdende automobiler Innenstadtverkehr (=linearer Anstieg) zu einem Wechsel (=Kipp-Punkt) weg von der Freizügigkeit in der Befahrbarkeit hin zu bezahlter Einfahrt in den Innenstadtbereich geführt hat.

#### 4 Mobilitätswerkzeuge

*Technische Hilfsmittel.* In der Frühzeit der Menschheit waren es vor allem natürliche Hilfsmittel (Pferde, Esel, Elefanten usw.), die zur Fortbewegung und zum Transport genutzt wurden. Der Wunsch nach mehr Komfort hat Sänften und Kutschen hervorgebracht und zur Entwicklung vielerlei technischer Hilfsmittel geführt, die mobilitätsunterstützend und -erweiternd sind, und zwar sowohl an Land als auch im Wasser oder in der Luft: Schuhe, Fahrräder, Motorräder, Rollschuhe, Skier, Automobile, Kutschen, Rennwagen, Busse, Züge, Boote, Schiffe, Hubschrauber, Flugzeuge, Raumschiffe ... und in der Phantasie noch viel mehr

– man denke nur an fliegende Teppiche oder technische Phantasieprodukte wie Teleportationsgeräte. Auf Flugtaxi müssen wir wohl noch etwas warten. In einem weiteren Verständnis sind auch Fahrstühle, Rolltreppen, Laufbänder, Gondeln oder Lifte technische Mobilitätshilfen. In moderner Form gibt es Mobilitätsunterstützung durch Exoskelette (=technische Stützsysteme für Körperteile; siehe z. B. Mombaur & Ho Hoang, 2017; Mombauer et al., in diesem Band).

Gibt es auch technische Hilfsmittel, die Mobilität *behindern*? Gefängnisse (oder moderner: Fußfesseln) schränken die Beweglichkeit ihrer Insassen erheblich ein, wie überhaupt jede Form von Fessel, Kette oder Halsband (z. B. für Tiere) eine Einschränkung der Beweglichkeit bedeuten kann. Auch ein Alterssimulationsanzug („Alterssimulator“), der altersbedingte Einschränkungen der Wahrnehmung und der Beweglichkeit abzubilden versucht, darf hier genannt werden.

*Geistige Hilfsmittel.* Während die technischen Hilfsmittel einigermaßen überschaubar bleiben, können die geistigen Hilfsmittel schier unbegrenzte Möglichkeiten hervorbringen. Das wichtigste geistige Produktionsmittel heißt „Phantasie“ und ist Teil dessen, was menschliche Kreativität ausmacht (Funke, 2009). Auch im geistigen Bereich sind neben Hilfsmitteln zahlreiche Mobilitätshindernisse bekannt wie z. B. Filterblasen (weitgehend abgeschlossene Meinungsräume; Pariser, 2011) oder in sich geschlossene Weltbilder. Phantasie ermöglicht übrigens nicht nur Raum-Reisen (etwa mit Jules Verne in die Tiefen des Meeres oder in die Weiten des Weltalls), sondern auch Zeit-Reisen (in die Welt des Mittelalters oder in eine zukünftige Welt).

Diese Fähigkeit zu „mental time travel“, so sagen Suddendorf und Corballis (2007), bedeute einen evolutionären Vorteil von Menschen: Die Fähigkeit, zukünftige Ereignisse nicht nur zu antizipieren, sondern auch aktiv zu gestalten, scheint dem Menschen einzigartig gegeben zu sein. Suddendorf und Corballis (p. 307) verwenden die Metapher einer Theaterbühne: „To evolve a flexible anticipation system, many cognitive components may need to be in place to achieve a level of accuracy that provides a selective advantage sufficient to compensate for the enormous expense of cognitive resources. An appropriate metaphor might be a theater production, which also requires many subsidiary activities apart from the production itself. In the words of Shakespeare, ‚All the world’s a stage,‘ and this, we suggest, may include the mental world.“ Sie entwickeln konkrete Vorstellungen über beteiligte Komponenten („stage, playwright, actors, set, director, executive producer, broadcaster“), die alle vom menschlichen Gedächtnis gespeist sind. Die Fähigkeit zur Repräsentation von Objekten und Ereignissen erlaubt nicht

nur die Rekonstruktion von Vergangenen, sondern auch die Konstruktion von Zukünftigem.

*Soziale Hilfsmittel.* Die Hilfsmittel für den sozialen oder gesellschaftlichen Auf- bzw. Abstieg sind schwieriger zu beschreiben. Sie umfassen alles, was derartige Aufwärts- (z. B. durch Heirat, Bildung, Karriere) oder Abwärtsbewegungen (z. B. durch Konkurs, Gefängnis, Alkoholismus) in Gang setzt. Nicht immer steht eine bewusste, freiwillige Entscheidung dahinter, ein Konkurs (und damit ein Abstieg) kann schicksalhaft und unbeabsichtigt eintreten. Genauso können Zufälle zum Aufstieg beitragen. Interessantes Detail am Rande: In Bundesländern mit mehrgliedrigem Schulsystem ist die Abwärtsmobilität durchaus problematisch: „Während Schüler aus Realschulen oder Gymnasien durch Abwärtsmobilität im dreigliedrigen System seltener von Schulabbruch betroffen sind, stellt sich dieses Phänomen an Haupt- und Förderschulen als eine der zentralen Herausforderungen dar.“ (Fröhlich, Gniewosz, Hoff, & Reinders, 2011, S. 4). – Über transgenerationale Mobilität berichtet Geißler (2014, Kap. 12).

## 5 Mobilitätsmotive

Der Plural zeigt an, dass ein ganzes Bündel an Motivquellen unterschieden werden kann. Intrinsische (=von innen kommende) wie extrinsische (von außen kommende) Motive können dabei differenziert werden. Zu den intrinsischen Motiven zählen beispielsweise Neugier und Bewegungsdrang, zu den extrinsischen z. B. beruflich bedingte Reisemotive (Tagespendler, Berufspendler; Dienstreisen). Inwiefern bestimmte Arten der Freizeit-Mobilität (Urlaub, Touren, Shoppen, Joggen) von äußeren Interessen etwa der Tourismusindustrie gesteuert werden oder wirklich von innen kommen, ist manchmal schwer zu entscheiden. Medizinisch veranlasst sind Kuren, die an speziellen Orten mit gesundheitsförderlichen Eigenschaften erfolgen. Statements wie das legendäre „Ich will da rein!“ von Gerhard Schröder oder ein einfaches „Ich will hier weg“ (berühmt geworden ist Hape Kerkelings „Ich bin dann mal weg“) zeigen Annäherungs- wie Vermeidungsaspekte in Bezug auf spezielle Orte, in denen entweder nur der spezielle Zielort (Kanzleramt) oder nur der Startpunkt (das Hier-und-Jetzt) einer Bewegung benannt wird.

### 5.1 Flucht und Migration

Weltweit sind nach Angaben des Flüchtlingshilfswerks der Vereinten Nationen (UNHCR) aus dem Jahr 2016 mehr als 65 Millionen Menschen auf der Flucht

(<https://www.uno-fluechtlingshilfe.de/fluechtlinge/zahlen-fakten.html>), davon ist die Hälfte jünger als 18 Jahre. Die Motive dafür sind vielfältig und reichen von Hunger und Armut bis hin zu Menschenrechtsverletzungen und kriegerischer Gewalt (Asserate, 2017). Zwischen 1519 und 1867 wurden gut 9 Millionen Afrikaner als Sklaven verschleppt – unfreiwillige Mobilität! Das Motiv der Sklavenhändler: Geldgier. Der Migrationsforscher Oltmer (2016, S. 31) unterscheidet neben der gerade benannten „Zwangswanderung“ mehr als zehn Erscheinungsformen von Migration, darunter Bildungs- und Arbeitsmigration, Heirats- und Liebeswanderung oder Lebensstil-Migration, eine breite Palette an Motiven also.

## 5.2 Berufsgruppen-bedingte Mobilität

Bestimmte Berufsgruppen sind in ihrer Motivlage geradezu prädestiniert für Mobilität. Dazu gehören Wissenschaftler und Künstler (Hautala & Jauhiainen, 2018). Schon in früheren Jahrhunderten gehörte Mobilität und der Austausch mit berühmten Persönlichkeiten vor Ort zum Bildungsprogramm junger Menschen.<sup>1</sup> Spätestens mit den Arbeiten von Richard Florida zur Konzentration einer „kreativen Klasse“ in Städten (Florida, 2005) ist das Thema Mobilität als Merkmal von Kreativen immer wieder diskutiert worden. Der Heidelberger Geograph Peter Meusburger hat in seinen Arbeiten wiederholt darauf hingewiesen, dass allein die *Möglichkeit*, anderen interessanten Personen zu begegnen, zu einem Merkmal kreativer Orte gehört (Meusburger, Funke, & Wunder, 2009). In seinem Gutachten für den Heidelberger Gemeinderat (Meusburger, 2016) hat er diese Begegnungsmöglichkeiten von Wissenschaftlern auf dem Campus der Universität als zentrales Merkmal der Wissenschaftsstadt Heidelberg herausgestellt (wobei dies vor allem für die initialen Phasen eines Forschungsprozesses gilt; in fortgeschrittenen Phasen kann auch auf Distanz zusammengearbeitet werden).

## 6 Mobilität in neuen Räumen

Dass nicht nur Mobilität im physischen Raum untersucht werden sollte, hängt mit der massentauglichen Einführung des Internet in den 1980er Jahren zusammen. „Surfen“ (der Begriff wurde angeblich von der Bibliothekarin Jean Armour Polly

---

<sup>1</sup> Über die Reisetätigkeit des Gründungsvaters der amerikanischen Psychologie, William James, nach Europa (und dabei insbesondere nach Heidelberg) berichtet ein gerade erschienener Beitrag von Gundlach (2018).

im Jahr 1992 eingeführt) im „Cyberspace“ (von William Gibson 1982 in seiner Trilogie „Neuromancer“ verwendet; die Raummetapher erweist sich schnell als zutreffender als die Textmetapher „Hypertext“) ist ein neuer Zeitvertreib, aber auch eine neue Gefahr: „lost in hyperspace“. Nach dem früheren amerikanischen Vizepräsidenten Al Gore ist die Infrastruktur dazu als „Information Highway“ benannt, auf der man sich bewegt.

Hier hat sich inzwischen ein völlig neues Universum aufgetan, in dem sich ganz spezielle Formen von Mobilität realisieren lassen. Virtuelle Realität fügt neue Räume zur vorhandenen Realität hinzu. Das wird ein Feld zukünftiger Forschung eröffnen, das zum jetzigen Zeitpunkt noch nicht genauer charakterisiert werden kann.

## 7 Mobilität und psychische Krankheit

Eine interessante Facette des Themas geht der Frage nach, ob fehlende Mobilität und psychische Krankheiten in einem Zusammenhang stehen. An einer großen Stichprobe älterer Mexikaner (N=6525) konnte Picazzo-Palencia (2016) demonstrieren, dass depressive Symptome und geringere Lebenszufriedenheit nicht einfach nur altersabhängig zunehmen, sondern vor allem durch verminderte Mobilität bedingt sind. Umgekehrt zeigt eine Studie aus Melbourne (Vella-Brodrick & Stanley, 2013), dass Transport-Mobilität (verstanden als die Fähigkeit, Distanzen zu überwinden und sich an sozialen Aktivitäten außerhalb der eigenen Wohnung beteiligen zu können) das subjektive Wohlbefinden der untersuchten Personen vorhersagt. Dabei spielen vermittelnde Einflussgrößen wie die Fähigkeit, seine Umwelt zu meistern („environmental mastery“), positive Beziehungen zu anderen Personen und Selbstakzeptanz eine wichtige Rolle. In ähnlicher Weise konnten Bergstad und andere (2011) an einer schwedischen Stichprobe (N=1330) den Zusammenhang von Lebenszufriedenheit und täglicher Mobilität aufzeigen. Die Arbeit von Fichter (2015), der eine repräsentative Stichprobe zum Thema „Pendeln“ befragt hat, liefert ein hierzu ein differenziertes Bild von Licht und Schatten beruflichen Pendelns.

Zuviel geistige Mobilität ist allerdings auch nicht gut: Die Ideenflucht gehört zu den Kennzeichen manischer Störungen (Van Meter, Burke, Kowatch, Findling, & Youngstrom, 2016) und zeigt, dass blinde Sprunghaftigkeit der Gedanken im psychischen Chaos endet. Phasen unkontrollierter freier Assoziationen (nach Freud ein therapeutisches Verfahren, um die Kontrolle durch das Unterbewusste zu umgehen) müssen abgelöst werden vom kontrollierten Gedankenfluss, dessen Be-

wegung vom gesunden Ich gesteuert wird und im Dienst der Handlungsregulation stehen sollte.

## 8 Macht Reisen glücklich?

Ein Teilaspekt des Zusammenhangs von Mobilität und psychischer Gesundheit berührt die Frage, ob Reisen glücklich macht. Alain de Button (2002) hat über die „Kunst des Reisens“ geschrieben – inwiefern man die im Reiseführer vermerkten Glücksgefühle nachempfinden kann, hängt wesentlich von der Person des Reisenden und seiner aufmerksamen Wahrnehmung ab. Es dürfte feststehen, dass Reisen (gemeint sind vor allem Aktivreisen, nicht Geschäftsreisen oder All-Inclusive-Reisen zu in sich abgeschlossenen Hotelanlagen, die im Wesentlichen der Erholung dienen) voller Überraschungen sind, den Kopf frei machen, unbezahlbare Momente und Erinnerungen schaffen können und uns die Vielfältigkeit unseres Planeten mehr schätzen lassen. Doch auch auf der individuellen Ebene der eigenen Identitätsbildung sowie im Hinblick auf die Erweiterung des eigenen, aktuellen Horizonts stellt Reisen eine Entwicklungsmöglichkeit dar.

Zimmermann und Neyer (2013) haben aufgrund eines Vergleichs der Daten von N=527 Studierenden *mit* Auslandsaufenthalten („sojourner“) und N=607 Kontrollstudierenden *ohne* solche Aufenthalte einen Anstieg der Werte in den Persönlichkeitsskalen „Offenheit“ und „Verträglichkeit“ und einen Abfall bei der Skala „Neurotizismus“ nach einem Auslandsaufenthalt im Studium bestätigen können. Das ist ein Beleg dafür, wie positiv es sich auf junge Menschen auswirkt, aus ihrem routinierten Alltag und somit aus ihrer „comfort zone“ in ganz andere Kulturen zu gelangen. Reisen (und dazu zählt auch ein studienbedingter Auslandsaufenthalt) ist oft spektakulärer als der Alltag. Jede Form von Abwechslung und ungewohnten Erlebnissen hinterlässt damit stärkere Erinnerungen als eine monotone Abfolge von Aufstehen, Arbeiten, Essen und Schlafen.

In ähnlicher Weise zeigen Greischel, Noack und Neyer (2016) durch einen längsschnittlichen Vergleich der Daten von N=457 Studierenden *mit* Auslandsaufenthalten und N=284 *ohne* solche Aufenthalte, dass sich soziale Interaktionen und Freundschaften in einem Auslandsjahr bei den Studierenden schneller und intensiver ergaben und zudem der Auslandsaufenthalt positiven Einfluss auf die Persönlichkeitsentwicklung der Studierenden hatte.

Der Wunsch, sich der Welt zu entziehen und gleichzeitig der Versuch, sich selbst zu finden oder sich sogar wiederzufinden, scheint die Menschheit stets zu beschäftigen. Dies schlägt sich in der bewussten Entscheidung nieder, neue



Länder und Kulturen kennenzulernen – übrigens keine Erscheinung des 21. Jahrhunderts, sondern ein universelles Merkmal. Schon in der Antike wusste man vom Wert des Reisens (Pretzler, 2007). In einer breit angelegten Literatursichtung haben Stone und Petrick (2013) den Wert von Bildungsreisen zu belegen versucht; allerdings ist dies sehr schwierig zu operationalisieren, da sich die Effekte auf verschiedenen Ebenen zeigen können (Wissenszuwachs, Persönlichkeitsentwicklung, Stressresilienz).

Nach so vielen positiven Wirkungen, die das Reisen mit sich zu bringen scheint, soll allerdings auch die Kritik daran zu Wort kommen. Die These des Travel-Bloggers Philipp Laage (Blogeintrag vom 20.3.2014 unter dem Titel „Meine wichtigste Erkenntnis über das Reisen“, siehe <https://www.reisedepeschen.de/macht-reisen-gluecklich-meine-wichtigste-erkenntnis-ueber-das-reisen/>) gibt zu denken: „Reisen macht nicht glücklich. Das ist die wichtigste Erkenntnis über das Reisen, die ich im vergangenen Lebensjahr gewonnen habe.“ Und weiter: „Die Möglichkeit, in ein Flugzeug zu steigen und wegfliegen zu können, verändert überhaupt nichts“. Laage argumentiert, dass das gewöhnliche, zeitlich beschränkte Reisen aus dem Reisenden selbst weder einen besseren noch einen glücklicheren Menschen mache und genau so wenig etwas an seiner Haltung ändere. Es wird sogar angenommen, dass man beim Reisen lediglich seine eigenen Sorgen und große Fragen an das Leben im Rucksack durch die Welt trägt, oft eine Weile vergisst, aber letztendlich zu keiner Lösung kommt. Noch mal der Blogger: „[Zufriedenheitsstiftend] ist nicht das einmalige Erlebnis, das Außergewöhnliche, das Extrem. Sondern die Beständigkeit, das Alltägliche, die konstante Arbeit an sich selbst. [...]. Aber das Reisen sollte nicht zum Sehnsuchtszustand verklärt und zur Glücksphantasie erhoben werden.“ Schon im 17. Jahrhundert soll der französische Philosoph Blaise Pascal gesagt haben: „Das ganze Unglück der Menschen besteht darin, dass sie nicht in der Lage sind, ruhig in ihrem Zimmer zu bleiben.“

Dem Reiseglück steht somit die Gefahr einer Reise-Krankheit (medizinisch: Kinetose) gegenüber – und das nicht nur im medizinischen Sinn! Im weltweit gültigen System der Weltgesundheitsorganisation WHO zur Krankheitsklassifikation, der „International Statistical Classification of Diseases and Related Health Problems“ (kurz: ICD-10) stehen unter dem Diagnoseschlüssel F43.2 („Anpassungsstörungen“) die Stichworte „Heimweh“ und „Kulturschock“. Beides könnte man als mobilitätsbedingte psychische Störungen bezeichnen, die auf Schattenseiten des Reisens hinweisen.

## 9 Abschluss

Mobilität ist ein zentraler Aspekt von Freiheit: Nicht umsonst stellen Reisefreiheit und Freizügigkeit bei der Wahl des Aufenthaltsorts Grundrechte dar, die verfassungsrechtlich garantiert werden und unter dem Stichwort „Freizügigkeit“ zu den Menschenrechten zählen (Vereinte Nationen, 1948, Artikel 13). Die heutzutage vorgenommene Einengung des Begriffsverständnisses auf den Bereich verkehrlicher Mobilität lässt diese allgemeineren Bedeutungen zu Unrecht in den Hintergrund treten. Die ausführlichere Darstellung des Themas „Reise“ verdeutlicht, dass die drei unterschiedenen Aspekte von Mobilität – physisch, sozial und geistig – enger miteinander verzahnt sind als man es vermuten würde.

### Danksagung

In Vorbereitung dieses Beitrags haben mir Elena Graf und Maria Mehlhorn bei der Literatursammlung geholfen. Dafür danke ich herzlich! Für Kommentare und Anmerkungen zu einer Vorfassung danke ich Dr. Marlene Endepohls, Vita Funke, Elena Graf und Maria Mehlhorn ebenfalls ganz herzlich.

### Literatur

- Asserate, A.-W. (2017). *Die neue Völkerwanderung. Wer Europa bewahren will, muss Afrika retten*. Berlin: Propyläen.
- Bergstad, C. J., Gamble, A., Gärling, T., Hagman, O., Polk, M., Ettema, D., ... Olsson, L. E. (2011). Subjective well-being related to satisfaction with daily travel. *Transportation*, 38(1), 1–15. doi:10.1007/s11116-010-9283-z
- Bloch, E. (1959). *Das Prinzip Hoffnung*. Frankfurt: Suhrkamp.
- Button, A. de. (2002). *The art of travel*. New York: Penguin.
- Fichter, C. (2015). Mobilität: Macht Pendeln unglücklich? *Wirtschaftspsychologie Aktuell*, 22, 23–26.
- Flade, A. (2013). *Der rastlose Mensch. Konzepte und Erkenntnisse der Mobilitätspsychologie*. Wiesbaden: Springer VS. doi:10.1007/978-3-531-19086-0
- Florida, R. (2005). *Cities and the creative class*. Abingdon, UK: Routledge.
- Fröhlich, V., Gniewosz, B., Hoff, S., & Reinders, H. (2011). *Verhinderung von Brüchen in der Zeit des Übergangs Schule-Beruf* (Schriftenreihe Empirische Bildungsforschung No. 21). Würzburg: Universität Würzburg.
- Funke, J. (2009). On the psychology of creativity. In P. Meusburger, J. Funke, & E. Wunder (Eds.), *Milieus of creativity. An interdisciplinary approach to spatiality of*

- creativity* (pp. 11–23). Dordrecht: Springer Netherlands.  
doi:10.1007/978-1-4020-9877-2
- Geißler, R. (2014). *Die Sozialstruktur Deutschlands* (7. Auflage). Wiesbaden: Springer VS. doi:10.1007/978-3-531-19151-5
- Greischel, H., Noack, P., & Neyer, F. J. (2016). Sailing uncharted waters: Adolescent personality development and social relationship experiences during a year abroad. *Journal of Youth and Adolescence*, 45(11), 2307–2320.  
doi:10.1007/s10964-016-0479-1
- Gundlach, H. (2018). William James and the Heidelberg fiasco. *History of Psychology*, 21(1), 47–72. doi:10.1037/hop0000083
- Hautala, J., & Jauhiainen, J. S. (2018). Creativity-related mobilities of peripheral artists and scientists. *GeoJournal*. doi:10.1007/s10708-018-9866-3
- Hellbrück, J., & Kals, E. (2012). *Umweltpsychologie*. Wiesbaden: Springer VS.
- Hunecke, M. (2015). *Mobilitätsverhalten verstehen und verändern*. Wiesbaden: Springer VS. doi:10.1007/978-3-658-08825-5
- Klein, T. (2015). Partnerwahl. In P. B. Hill & J. Kopp (Eds.), *Handbuch Familiensoziologie* (pp. 321–343). Wiesbaden: Springer VS.  
doi:10.1007/978-3-658-02276-1
- Lantermann, E.-D., & Linneweber, V. (Hrsg.) (2008). *Grundlagen, Paradigmen und Methoden der Umweltpsychologie*. Göttingen: Hogrefe.
- Meusburger, P. (2016). „Wissenschaftsstadt Heidelberg“. *Analysen und Strategien*. Heidelberg. Retrieved from  
[https://www.heidelberg.de/site/Heidelberg\\_ROOT/get/params\\_E545602069/813915/Strategiepapier\\_Wissenschaftsstadt\\_2016-10-10\\_Dr\\_Peter\\_Meusburger.pdf](https://www.heidelberg.de/site/Heidelberg_ROOT/get/params_E545602069/813915/Strategiepapier_Wissenschaftsstadt_2016-10-10_Dr_Peter_Meusburger.pdf)
- Meusburger, P., Funke, J., & Wunder, E. (2009). Introduction: The spatiality of creativity. In P. Meusburger, J. Funke, & E. Wunder (Eds.), *Milieus of creativity. An interdisciplinary approach to spatiality of creativity* (pp. 1–10). Dordrecht: Springer Netherlands. doi:10.1007/978-1-4020-9877-2
- Mombaur, K., & Ho Hoang, K. L. (2017). How to best support sit to stand transfers of geriatric patients: Motion optimization under external forces for the design of physical assistive devices. *Journal of Biomechanics*, 58, 131–138.  
doi:10.1016/j.jbiomech.2017.04.037
- Oltmer, J. (2016). *Globale Migration. Geschichte und Gegenwart*. München: C. H. Beck.
- Pariser, E. (2011). *The filter bubble: What the internet is hiding from you*. New York: Penguin.
- Picazzo-Palencia, E. (2016). Depression and mobility among older adults in Mexico: ENSANUT 2012. *Hispanic Health Care International*, 14(2), 94–98.  
doi:10.1177/1540415316650846

- Pretzler, M. (2007). *Pausanias. Travel writing in ancient Greece*. London: Bloomsbury Publishing.
- Schultz, P. W., & Searleman, A. (2002). Rigidity of thought and behavior: 100 years of research. *Genetic, Social, & General Psychology Monographs*, 128(2), 165–207.
- Stone, M. J., & Petrick, J. F. (2013). The educational benefits of travel experiences: A literature review. *Journal of Travel Research*, 52(6), 731–744.  
doi:10.1177/0047287513500588
- Suddendorf, T., & Corballis, M. C. (2007). The evolution of foresight: What is mental time travel and is it unique to humans. *Behavioral and Brain Sciences*, 30(299), 299–351. doi:10.1017/S0140525X07002099
- Van Meter, A. R., Burke, C., Kowatch, R. A., Findling, R. L., & Youngstrom, E. A. (2016). Ten-year updated meta-analysis of the clinical characteristics of pediatric mania and hypomania. *Bipolar Disorders*, 18(1), 19–32. doi:10.1111/bdi.12358
- Vella-Brodrick, D. A., & Stanley, J. (2013). The significance of transport mobility in predicting well-being. *Transport Policy*, 29, 236–242.  
doi:10.1016/j.tranpol.2013.06.005
- Vereinte Nationen. (1948). *Die Allgemeine Erklärung der Menschenrechte* (No. Resolution 217 A (III) vom 10.12.1948). New York. Retrieved from <http://web.archive.org/web/20071031123756/http://www.unhchr.ch/udhr/lang/ger.pdf>
- Vohs, K. D., & Baumeister, R. F. (Eds.) (2011). *Handbook of self-regulation: Research, theory, and applications* (2nd ed.). New York: Guilford.
- Zimmermann, J., & Neyer, F. J. (2013). Do we become a different person when hitting the road? Personality development of sojourners. *Journal of Personality and Social Psychology*, 105(3), 515–530. doi:10.1037/a0033019

## Über den Autor

Joachim Funke ist seit 1997 Professor für Allgemeine und Theoretische Psychologie am Psychologischen Institut der Universität Heidelberg. Promoviert wurde er 1984 an der Universität Trier. Im Jahr 1990 habilitierte er sich an der Universität Bonn. Funke war Gastprofessor an verschiedenen Universitäten, darunter Fribourg (Schweiz), Melbourne (Australien), Nanjing (China) und Szeged (Ungarn). Seine primären Forschungsinteressen liegen im Bereich von Denken, Kreativität und Problemlösen. Seine Forschungsideen wurden unter anderem von der Deutschen Forschungsgemeinschaft, von Bundesministerien und von der Europäischen Union finanziell unterstützt. Funke hat zahlreiche Artikel in internationalen Fachzeitschriften veröffentlicht, Kapitel zu Fachbüchern beigetragen und eigene Bücher herausgegeben und veröffentlicht.

Von 2010 bis 2014 war er Vorsitzender der Internationalen Expertenkommission für Problemlösen im Rahmen der weltweiten PISA-Studien der OECD. Auf ihn geht ein Wechsel im Verständnis von Problemlösen zurück, der die Perspektive von statischem zu dynamischen Problemlöseaktivitäten verschiebt. Von der ungarischen Universität Szeged wurde ihm 2015 für seine Verdienste um die computerbasierte Erfassung von Problemlöseprozessen der Titel eines Ehrendoktors verliehen. Seit 2011 ist Funke Sprecher des Akademischen Senats der Universität.

**Korrespondenz:**

Prof. Dr. Dr. h.c. Joachim Funke (ORCID ID: 0000-0001-9129-2659)

Universität Heidelberg

Psychologisches Institut

Hauptstr. 47-51

69117 Heidelberg

E-Mail: [Joachim.funke@psychologie.uni-heidelberg.de](mailto:Joachim.funke@psychologie.uni-heidelberg.de)

Homepage: <https://funke.uni-hd.de>



# Wie mobil sind Pflanzen?

CLAUDIA ERBAR & PETER LEINS

Centre for Organismal Studies (COS) Heidelberg – Biodiversität und  
Pflanzensystematik, Universität Heidelberg

## Zusammenfassung

Fest verwurzelte Pflanzen können nur über ihre Nachkommen wandern, z. B. in Form von Samen, und nutzen als Vehikel den Wind, das Wasser oder Tiere, oder sie breiten sich nach dem „do-it-yourself-Verfahren“ aus. Deshalb findet man in der Pflanzenwelt vielfältige, oft von hoher technischer Raffinesse geprägte Anpassungen von Samen, Früchten und Fruchtständen an ihre transportierenden Medien. Die unterschiedlichsten Techniken reichen von Kleb- und Klettverschlüssen zur Anheftung als blinde Passagiere über Flug-, Schwimm- und Schleudertechniken bis hin zur Wanderung über den Darm von Tieren.

Weitere interessante Aspekte betreffen die Fragen: Reicht das Ankommen auf einem geeigneten Keimplatz (Stichwort: Keimlingskonkurrenz)? Wie weit und wie schnell wandern Pflanzen? Wie erfolgt die Besiedlung ozeanischer Inseln, die tausende Kilometer vom nächsten Kontinent entfernt liegen? Was sind die Folgen einer solchen Weitestreckenausbreitung? Klimawandel – Fluch oder Segen für die Pflanzenwanderung?

## 1 Diasporen und ihre ausbreitenden Agenzien

Zu Wasser, zu Lande und durch die Luft – auch die durch ihre Wurzeln im Boden fest verankerten Pflanzen können sich vielfältig fortbewegen. Dabei gilt es, den aktiven Prozess der Ausbreitung vom Ergebnis des Prozesses, der Verbreitung von Pflanzen, also die Besiedlung von Arealen oder Wohngebieten, zu unterscheiden. Neben Klima, Standortbedingungen, Wettbewerbsfähigkeit einer Art gegenüber den Konkurrenten, ist die Ausbreitungschance einer Sippe im Laufe der Erdgeschichte ein wichtiger Faktor, der die derzeitige Arealgrenze von Arten bestimmt. Die festgewachsenen Pflanzen können nur dann ein Areal bilden und

erweitern, wenn sie Ausbreitungs- oder Vermehrungseinheiten bilden, sogenannte Diasporen<sup>1</sup>. Wir unterscheiden zwischen vegetativen und generativen Diasporen. Vegetative Diasporen, z. B. Ableger oder Brutzwiebeln, werden auf ungeschlechtlichem Wege erzeugt, unterscheiden sich also genetisch von der Mutterpflanze nicht. Generative Diasporen sind im Zusammenhang mit den rekombinativen Vorgängen (Meiose, Geschlechtszellenverschmelzung) entstanden und ihre Ausbreitung bringt genetische Vielfalt auf den Weg. Wohl ursprünglich sind es bei den Blütenpflanzen (auf die wir uns in unserer Betrachtung beschränken wollen) die Samen selbst, die, aus der Frucht entlassen, als Diasporen fungieren. Während der Blütenpflanzenevolution haben sich jedoch auch die Fruchtblätter, die die Samenanlagen während ihrer Entwicklung zum Samen schützend umschließen, in vielfältiger Weise an der Bildung der Diasporen beteiligt. Einzelne Fruchtblätter (Karpelle) oder Teile der Fruchtblätter, ganze Früchte, Teile der Früchte, Fruchtsände oder Teile von Fruchtsänden, aber auch ganze Pflanzen mit ihren Samen können als Diasporen fungieren. Die Vielgestaltigkeit der Früchte und Diasporen lässt sich nur im funktionellen Zusammenhang und als Ausdruck unterschiedlichster Formen der Anpassung (bzw. des Angepasstseins) an die Ausbreitungsagenzien verstehen (Tabelle 3 in Leins & Erbar 2008, 2010). Zu den abiotischen Agenzien Wind und Wasser (Anemo- und Hydrochorie<sup>2</sup>) und den biotischen Agenzien Tiere (Zoochorie) aus unterschiedlichen Verwandtschaftsbereichen, kommt als vierte Kategorie das „do-it-yourself“-Verfahren hinzu, Mechanismen, die die Pflanze selbst zu ihrer Ausbreitung entwickelt hat (Autochorie).

## 1.1 Anemochorie (Ausbreitung durch Wind)

Wind als Transportmittel für die Diasporen ist in unterschiedlicher Weise wirksam: Entscheidend sind z. B. Windstärke, Windrichtung, Beibehaltung oder Änderung derselben, horizontale oder aufsteigende Luftströmungen, Böen usw. Eine allgemeine Anpassung der Diasporen an den Transport durch den Wind ist die Herabsetzung der Sinkgeschwindigkeit. Dies kann einerseits erreicht werden durch die Verminderung der Größe bzw. die damit verbundene Verringerung des Gewichts und andererseits durch eine den Luftwiderstand vergrößernde Gestalt (z. B. abgeflachte oder mit Flügeln oder Haaren versehene Formen). An Kleinheit und Gewicht sind die Samen der Orchideen nicht mehr zu unterbieten. Sie wiegen oft

---

<sup>1</sup> Von griech. „diaspeiro“ = ich säe aus.

<sup>2</sup> Möglicherweise von griech. „choros“ = Reigen, Tanz oder von „chorein“ = wandern.



weniger als 0,005 mg. Diese **Staubflieger** können wie der Blütenstaub über weite Strecken verfrachtet werden. In den feilspanförmigen Orchideensamen (Abb. 1a) ist der Embryo kaum differenziert, das Nährgewebe, das Endosperm, so gut wie nicht ausgebildet und die Samenschale, die den Embryo umgibt, ist dünnhäutig. Die Fruchtkapseln der Orchideen öffnen sich mit sechs langen Schlitzen, so dass die Samen leicht von der Luftströmung aufgenommen werden können.

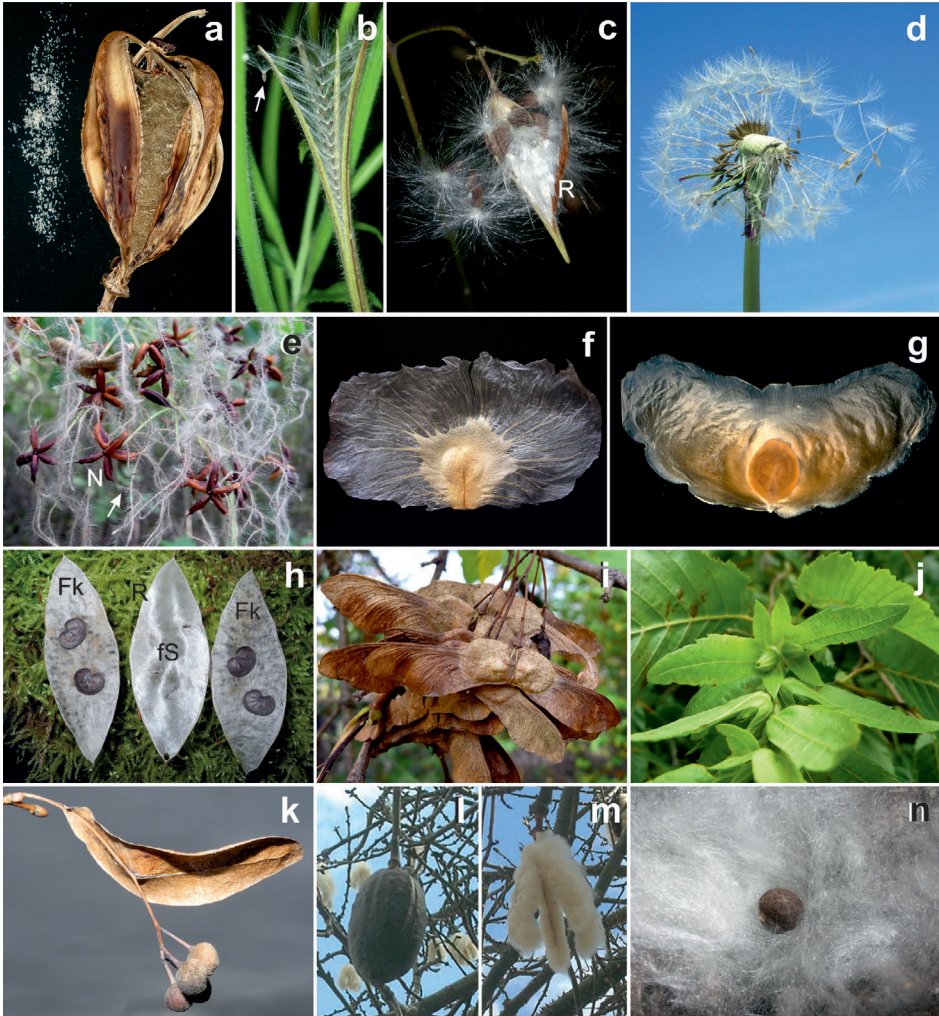


Abbildung 1: Beschreibung folgt auf der nächsten Seite.

**Fortsetzung Abbildung 1:** Beispiele für Windausbreitung. – a, Orchidee *Stanhopea nigroviolacea* (Orchidaceae). Staubsamen neben der mit Schlitzen sich öffnenden Kapsel Frucht. – b, Sumpf-Weidenröschen *Epilobium palustre* (Onagraceae). Die schmale Kapsel Frucht öffnet sich von oben nach unten, so dass die Samen nach und nach vom Wind erfasst werden können (Pfeil weist auf einen wegfliegenden Samen). – c, *Vincetoxicum hirundinaria* (Apocynaceae-Asclepiadoideae). Bei dieser Sonderform eines sog. Balges bleibt bei der Öffnung ein Rahmen (R) stehen, an dem die mit einem langen Haarschopf versehenen Samen zum Abtransport durch den Wind bereitgestellt werden. – d, Löwenzahn *Taraxacum officinale*. Nussfrüchte mit Pappusschirm lösen sich von der Blütenstandsachse. – e, Die Nüsschen (N) der Aufrechten Waldrebe *Clematis recta* (Ranunculaceae) mit Griffel (Pfeil) als Federschweif. – f, Geflügelter Samen vom Affenkamm *Pithecoctenium echinatum* (Bignoniaceae) mit etwa 7 cm Flügelspannweite. – g, Geflügelter Samen der Java-Gurke *Alsomitra macrocarpa* (Cucurbitaceae) mit etwa 14 cm Flügelspannweite. – h, Fruchtteile des Ausdauernden Silberblatts *Lunaria rediviva* (Brassicaceae). Zwei Fruchtklappen (Fk) mit anklebenden Samen, abgelöst vom Rahmen (R) mit der silbrigen falschen Scheidewand (fS). – i, Feld-Ahorn *Acer campestre* (Sapindaceae) mit sich in zwei geflügelte Teile spaltenden Früchten. – j, Hainbuche *Carpinus betulus* (Betulaceae) mit dreiteiligem Flugapparat unterhalb jeder der beiden Nüsse. – k, Winter-Linde *Tilia cordata* (Malvaceae-Tilioideae) mit einem der beiden Vorblätter des Blütenstandes als Flughilfe für mehrere gestielte Nüsse. – l–n, Kapok- oder Wollbaum *Ceiba pentandra* (Malvaceae-Bombacoideae). – l, Kapsel. – m, Haare der Kapselinnenseite nach Abfallen der Kapselklappen. – n, Samen im Flug, eingebettet in einem lockeren Knäuel aus 2–4 cm langen Haaren.

Größere Diasporen zeigen als **Windflieger** speziellere Anpassungen. Die Flugeinrichtungen der **Haarflieger** sind haarartige Bildungen, die allseitig oder meist einseitig an dem Ausbreitungsorgan angebracht sind. Beispiele sind die Samen der Weidenröschen (*Epilobium*, Abb. 1b) oder des Schwalbenwurz (*Vincetoxicum*, Abb. 1c). Bekannt sind die **Haarschirmflieger**, die „Pustebumen“ (Arten der Gattungen Bocksbart, *Tragopogon*, und Löwenzahn, *Taraxacum*, Abb. 1d) aus der Familie der Köpfchenblütler (Asteraceae), bei denen der Pappus (dieser entspricht dem Kelch einer zweiteiligen Blütenhülle) einen Fallschirm bildet. Zur Flugstabilisierung entwickelt sich nicht selten ein dünner hohler Stiel zwischen dem Pappusschirm und der eigentlichen Nuss-Frucht. **Federflieger** bilden einen langen Federschweif aus. Bei manchen Hahnenfußgewächsen (Ranunculaceae) wie der Küchenschelle *Pulsatilla* und der Waldrebe *Clematis* (Abb. 1e) ist es der behaarte Griffel, der sich nach der Blütezeit verlängert. Nicht selten sind die Griffel umgebogen und manchmal etwas wellig gestaltet, so dass auf diese Weise der Luftwiderstand noch weiter erhöht ist.

Bei schwereren Diasporen würden Haare für den nötigen Auftrieb beim Abtransport durch den Wind nicht mehr ausreichen. Flugeinrichtungen sind bei ihnen meist flügelartig und gewährleisten bei entsprechender symmetrischer Anordnung

einen Gleitflug oder bei asymmetrischer Ausbildung mannigfache Rotationsbewegungen. Flugkörper dieser Art können oft nur durch stärkere und horizontal gerichtete Winde und aus größeren Höhen über weitere Strecken ausgebreitet werden. Gleitflieger stellen die geflügelten Samen aller Trompetenbaumgewächse (Bignoniaceae, z. B. Affenkamm *Pithecoctenium echinatum*, Abb. 1f) dar. Der prächtigste und bekannteste Gleitflieger ist aber der mit einem hauchdünnen Flügel versehene flache Samen der Java-Gurke *Macrozania* (= *Alsomitra*) *macrocarpa* (Abb. 1g), einer tropischen Liane aus der Familie der Gurkengewächse (Cucurbitaceae). Die Spannweite des Flügels, in den der Samen (ähnlich dem Rumpf der „Concorde“) integriert ist, beträgt etwa 14 cm. Dieser Samen diente Igo Etrich und Franz Wels 1906 als Vorbild für ihren Gleitflieger (1905 hatte Igo Etrich ein Patent für einen Flugzeugflügel erhalten, den er nach dem Vorbild des *Macrozania*-Samens konstruierte). Den Gleit- oder Segelfliegern lässt sich auch die Diaspore der Silberblätter aus der Familie der Kreuzblütler (*Lunaria*, Brassicaceae, Abb. 1h) zuordnen (Leins et al. 2018), wengleich der Flug auch etwas „unruhig“ verläuft. Die Samen kleben an den Fruchtklappen, die sich vom Rahmen, in das die silbrige Scheidewand eingespannt ist (daher der Name „Silberblatt“), ablösen. Die Samen „benutzen“ gewissermaßen die Fruchtklappe als fliegenden Teppich und lassen sich bei stärkeren Winden durch die Luft tragen. Der Klebstoff wird übrigens von den Klappen und nicht von den Samen produziert.

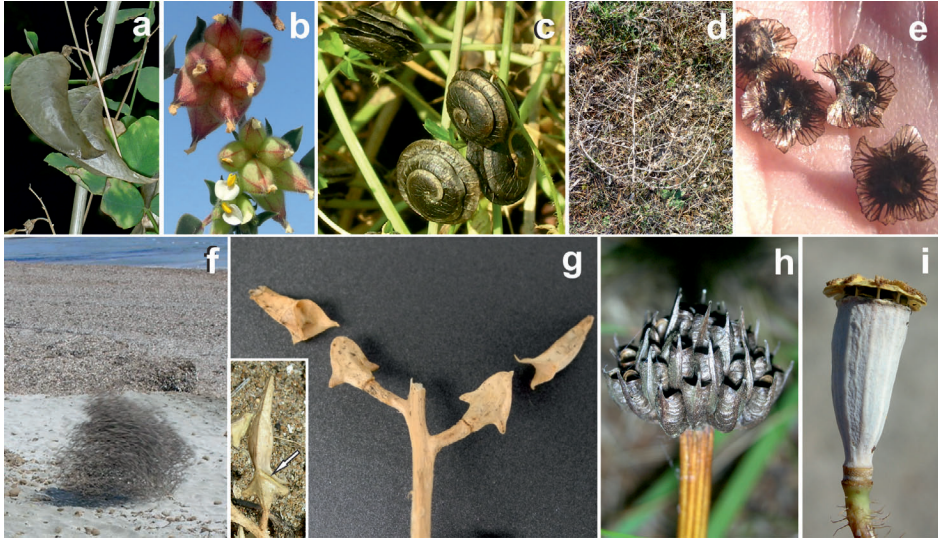
Sind Flügel an den Diasporen einseitig angebracht, rotieren die Diasporen. Bekannte Beispiele für einen **Propellerflieger** sind die Diasporen von Ahornen (*Acer*, Sapindaceae, Abb. 1i). Die Frucht zerfällt in zwei Teile. Jede Teilnuss besitzt auf dem Karpellrücken einen Flügel, der für den charakteristischen Propellerflug verantwortlich ist. Bei der Hainbuche (*Carpinus betulus*, Betulaceae, Abb. 1j) dient eine dreilappige Schuppe (drei Vorblätter unterschiedlicher Ordnung) einer Nuss als rotierendes Flugorgan. Bei den Linden (*Tilia*, Malvaceae, Abb. 1k) ist die Diaspore ein ganzer aus gestielten Nüssen bestehender Fruchtstand. Der Flügel wird hier von einem der beiden Vorblätter an der Basis des Blütenstandes gebildet. Das „Flügelblatt“ ist ein Stück weit mit dem Blütenstands- bzw. Fruchtstandsstiel durch gemeinsames Hochwachsen verbunden. Seltener sind unter den Windfliegern die **Ballonflieger**. Sie zeichnen sich durch einen Luftraum rund um die Samen oder Früchte aus. Beim Kapok- oder Wollbaum (*Ceiba pentandra*, Malvaceae-Bombacoideae) öffnen sich die Kapsel Früchte, und die Samen liegen in einem Bett aus locker miteinander verwobenen Haaren, die der Innenseite der Kapselwand entspringen. Der Wind reißt einzelne, die glatten Samen umschließende Wattebüschchen heraus und treibt sie vor sich her (Abb. 1l–n).

Auch die Diasporen der Baumwoll-Arten (*Gossypium*, Malvaceae-Malvoideae) können hierzu gezählt werden. Hier sind die Samen allseits mit einem dichten, Lufträume einschließenden Haarkleid besetzt. Ballonartige Flugeinrichtungen weisen auch manche Hülsenfrüchtler (Fabaceae) auf. Beim Blasenstrauch (*Colutea arborescens*, Abb. 2a) ist es die „aufgeblasene“ Hülse selbst, beim Wundklee (*Anthyllis*-Arten, *Tripodion tetraphyllum*, Abb. 2b) ist es die Kelchröhre, die die Frucht ballonartig umhüllt. Die leichten Früchte können als Ganzes durch die Luft transportiert werden oder aber, wenn sie auf dem Boden landen, durch den Wind als **Bodenroller** oder **Bodenläufer** dahingetrieben werden. Typische Bodenroller sind die Früchte einiger Schneckenklee-Arten (z. B. *Medicago orbicularis*, Abb. 2c), ebenfalls aus der Familie der Schmetterlingsblütler (Fabaceae), bei denen die schneckenförmig aufgerollten Hülsenfrüchte Kugeln oder radförmige Scheiben von bis zu 2 cm Durchmesser bilden können. Aber auch leichte Samen, wie die der Dünen-Trichternarzisse (*Pancratium maritimum*, Amaryllidaceae, Abb. 3a), können vom Wind über offene Flächen getrieben werden.

Vertrocknet der zur Fruchtzeit oft kugelförmig werdende oberirdische Teil einer Pflanze, so kann dieser als Ganzes durch Stürme losgerissen werden und als Diaspore 1. Ordnung als sogenannte „Steppen“- oder „Strandhexe“ über weite Strecken verfrachtet werden. Beim „Hüpfen“ oder „Tanzen“ dieser großen Diaspore über den unebenen Boden werden als Diasporen 2. Ordnung beispielsweise die Früchte freigesetzt. Beispiele sind Vertreter der Gänsefußgewächse (Amaranthaceae) wie das Kali-Salzkraut (*Salsola kali*) an den Meeresküsten und das Ruthenische Salzkraut *Salsola kali* ssp. *ruthenica* im Binnenland (z. B. auf den Binnendünen der Oberrheinischen Tiefebene, Abb. 2d). Die Diasporen 2. Ordnung können zudem weiter vom Wind ausgebreitet werden, da die Nüsse dünn-häutig geflügelt sind (Abb. 2e). Der Meersenf (*Cakile maritima*, Brassicaceae) kann als Diaspore 1. Ordnung über den Strand geblasen werden (Abb. 2f). Dabei zerfallen die Früchte dieses Kreuzblütlers in zwei Teile (Gliederschote, Abb. 2g), wobei der untere Teil meist an der Pflanze verbleibt, während der obere durch seine Schwimmfähigkeit auch über das Wasser transportiert werden kann.

Becherförmige Diasporenbehälter auf elastischen Stängeln sind ein Charakteristikum der **Anemoballisten**, der **Windstreuer**. Die Diasporen können hier den Behälter nicht ohne äußere Einwirkung des Windes verlassen, sondern dieser muss infolge der Elastizität der Stängel durch den Wind zur Erschütterung gebracht werden, und dabei werden die Diasporen freigesetzt. Zahlreich sind die Beispiele, unter ihnen die in der Frucht aufrecht stehenden einzelnen Karpelle (Bälge) von Akelei und Trollblume (*Aquilegia*, *Trollius*, Abb. 2h, Ranunculaceae) und die

Poren-Kapseln von Mohn (*Papaver*, Papaveraceae, Abb. 2i) und Glockenblumen (*Campanula*, Campanulaceae).



**Abbildung 2:** Weitere Beispiele für Windausbreitung. – a, Blasenstrauch *Colutea arborescens* (Fabaceae) mit blasig aufgetriebenen Früchten. – b, Blasen-Wundklee (*Tripodion tetraphyllum* (Fabaceae) mit blasig aufgetriebener Kelchröhre. – c, Aufgewundene Früchte des Tellerförmigen Schneckenklee *Medicago orbicularis* (Fabaceae). – d–e, Ruthenisches Salzkraut *Salsola kali* ssp. *ruthenica* (Amaranthaceae). – d, Losgerissene „Steppenhexe“. – e, Geflügelte Nüsse. – f–g, Meersenf *Cakile maritima* (Brassicaceae). – f, „Strandhexe“. – g, Gliederschote, die an einer Bruchstelle (Pfeil) in zwei Teile zerfällt; der obere Teil ist schwimmfähig. – h, Bälgefrucht der Trollblume *Trollius europaeus* (Ranunculaceae). – i, Porenkapsel des Saat-Mohns *Papaver dubium* (Papaveraceae).

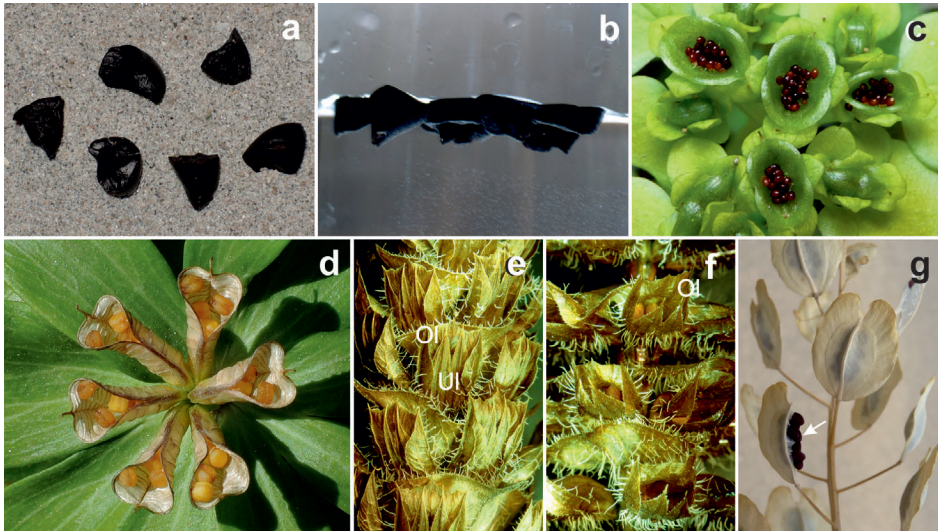
## 1.2 Hydrochorie (Ausbreitung durch Wasser)

Das Wasser kann das transportierende Medium von Diasporen sein, die sich bereits von der Mutterpflanze losgelöst haben, oder aber es kann in Form fallender Regentropfen bewirken, dass Diasporen ihre Mutterpflanze verlassen. Als **Schwimmer (Nautochore)** müssen die Diasporen über Einrichtungen verfügen, die es ihnen ermöglichen, auf der Oberfläche fließender Wassermassen weggetragen zu werden. Solche Einrichtungen betreffen die Oberfläche der Diasporen, die unbenetzbar sein muss (dies kann durch eine entsprechende Ausbildung der Cuticula und eine geeignete Oberflächenskulptur erreicht werden), sowie luftgefüllte Hohlräume im Innern der Diasporen. Die Diasporen vieler Wasser- und Küstenpflanzen können

mit Hilfe eines Luftgewebes schwimmen, das entweder aus lufthaltigen Zellen besteht oder von größeren luftgefüllten Interzellularräumen durchzogen ist. Die wegen des stark lufthaltigen Gewebes ihrer Samenschale (von „styroporartiger“ Konsistenz) sehr leichten, etwa 1 cm großen, unregelmäßig (oft tetraederartig) geformten Samen der Dünen-Trichternarzisse (*Pancratium maritimum*) können nicht nur als Bodenläufer vom Wind über den Sand getrieben werden (s.o., Abb. 3a), sondern sobald sie auf die Wasseroberfläche gelangen auch auf dieser schwimmen (Abb. 3b). Ein klassisches Beispiel für eine große schwimmfähige Diaspore liefert die Kokos-Palme (*Cocos nucifera*, Arecaceae), die die tropischen Meeresküsten besiedelt und deren große Früchte, die sogenannten „Kokosnüsse“, in Wirklichkeit einsamige Steinfrüchte darstellen. Die Fruchtwand differenziert sich in drei Schichten: Die innerste Schicht, das Endokarp, ist hart und umgibt den dicht anliegenden kugelförmigen Samen, dessen innerer Teil des Endosperms (Nährgewebe) flüssig ist („Kokoswasser“) und bei der Keimung als Wasserreservoir dient. Auf den harten Steinkern folgt nach außen das von langen Fasern (Leitbündel) durchzogene lufthaltige Mesokarp, das von einer lederigen Haut, dem Exokarp, umschlossen als Luftkissen wirkt. So ausgerüstet vermag die riesige Diaspore, von Meeresströmungen weg bewegt, einige tausend Kilometer zurückzulegen.

Neben den Nautochoren stellen die **Ombrochoren** eine zweite Kategorie von Pflanzen dar, die das Wasser, in diesem Fall das Regenwasser in Tropfenform, nutzen. Sie haben im Laufe der Evolution Einrichtungen entwickelt, durch herabfallende Regentropfen die Diasporen (meist die Samen) freizusetzen. Im einfachsten Fall können Samen durch Regentropfen aus offenen Fruchtgehäusen herausgespült werden. Beispiele für einen solchen **Regenschwemmling** sind die Milzkräuter (*Chrysosplenium*, Saxifragaceae, Abb. 3c). Eine durch Regen als auch durch Wind ausgelöste Diasporenausbreitung findet sich beim Winterling (*Eranthis hyemalis*, Ranunculaceae, Abb. 3d). Aus den sogenannten Bälgen einer Frucht (die einzelnen Fruchtblätter öffnen sich zur Fruchtzeit an der Bauchnaht) können die an der Spitze liegenden Samen durch Wind oder Regentropfen herausgeweht bzw. katapultiert werden (Emig et al. 1999). Die weiter unten liegenden Samen, die von den Rändern des Fruchtblattes überdeckt werden, können nur durch die Energieübertragung von Regentropfen auf die elastisch an der Blütenachse befestigten Bälge die Mutterpflanze verlassen. Die weit geöffnete Balgspitze dient hierbei als Aufprallstelle für die Regentropfen. Typisch für **Regenballisten** sind elastische Stiele und Regentropfen auffangende Einrichtungen. Schaufelartig ist die Kelch-Oberlippe bei den Lippenblütler-Gattungen Braunelle (Sack 2003) und Helmkraut (*Prunella*, Abb. 3e–f, *Scutellaria*, Lamiaceae) gestaltet. Auch viele

Kreuzblütler gehören zu den Regenballisten. Oft sind hier die typischen Früchte, die Schoten, schaufelförmig gestaltet, so dass durch die Kraft der auffallenden Regentropfen die Fruchtklappen und die Samen weggeschleudert werden (z. B. Acker-Hellerkraut, *Thlaspi arvense*, Abb. 3g).



**Abbildung 3:** Beispiele für Wasserausbreitung. a–b, Dünen-Trichternarzisse *Panocratium maritimum* (Amaryllidaceae). – a, Schwarze, „styropor“-leichte Samen auf dem Sand. – b, Schwimmende Samen. – c, Geöffnete Kapseln mit frei präsentierten Samen des Wechselblättrigen Milzkrauts *Chrysozplenium alternifolium* (Saxifragaceae). – d, Winterling *Eranthis hyemalis* (Ranunculaceae). Samen in den geöffneten Bälgen (einzelne Fruchtblätter). – e–f, Kleine Braunelle *Prunella vulgaris* (Lamiaceae). Ausschnitte aus den Fruchtständen. – e, Im trockenen Zustand sind die Kelche geschlossen und nach oben gerichtet. – f, Im nassen Zustand sind die Kelche von der Achse weggespreizt und geöffnet (die orangefarbenen Diasporen, die typischen sog. Klausen der Lippenblütler, werden sichtbar). Der Regentropfen kann auf die schaufelförmige Oberlippe (Ol) auftreffen (Ul = Unterlippe). – g, Acker-Hellerkraut *Thlaspi arvense*. Eine der Fruchtklappen der Schotenfrucht entfernt, um die Samen (Pfeil) sichtbar zu machen. Mit Regentropfen werden sowohl die Fruchtklappen als auch die Samen weggeschleudert.

### 1.3 Zoochorie (Ausbreitung durch Tiere)

Ankleben, Anheften, Gefressen- oder Ausgespucktwerden – vielfältig sind die Anpassungen an die Diasporenausbreitung durch Tiere. Hinsichtlich der Aufnahme der Diasporen durch Tiere lassen sich drei Möglichkeiten unterscheiden: **Epizoochorie** (auf der Körperoberfläche von Tieren), **Endozoochorie** (Diasporen

gelangen in den Darmtrakt und werden als solche oder in kleineren Einheiten wieder ausgeschieden) und **Stomatochorie** (Diasporen werden mit oder vor dem Mund von den Tieren ausgebreitet). Die Tierausbreitung kann nun auch nach der Diasporen ausbreitenden Tiergruppe spezifiziert werden: **Ornithochorie** (durch Vögel), **Mammaliochorie** (durch Säugetiere), **Saurochorie** (durch Reptilien), **Ichthyochorie** (durch Fische) und **Myrmecochorie** (durch Ameisen).

Die Diasporenausbreitung durch Reptilien, bei der vor allem Eidechsen, Schildkröten und Alligatoren zu nennen sind, war in früheren erdgeschichtlichen Perioden wohl von größerer Bedeutung als heute. Schildkröten sind für Feucht- und Wüstengebiete als Ausbreiter bekannt, etwa die sich vegetarisch ernährende Südafrikanische Pantherschildkröte in der Karoo (Milton 1992). Da die meisten Reptilien eher keine ausgesprochenen Vegetarier sind, ist ihre Bedeutung als Diasporenausbreiter lange übersehen worden. Früchte fressende Eidechsen sind eher in Trockengebieten und auf Inseln zu finden als auf dem Festland (Valido & Olesen 2007). Auf den Inselbergen im Nordosten Brasiliens sind Eidechsen nicht nur die Bestäuber der Blüten des Melonenkaktus *Melocactus ernestii*, sondern auf dem extrem trockenen Standort dienen die saftigen Früchte als willkommene Wasserquelle (Abb. 4a; Gomes et al. 2014). Der in Florida neben „pond apple“ gebräuchliche Trivialnamen „alligator apple“ für die mit der Cherimoya verwandte *Annona glabra* (Rahmapfelgewächse, Annonaceae) ist Ausdruck dafür, dass, wie heute bestätigt ist (Platt et al. 2013), Alligatoren fleischige Früchte fressen, die ins Wasser fallen (bei den Früchten handelt es sich um eine Beerchenfrucht, bei der aber die Beerchen, die sich aus freien Einzelkarpellen entwickeln, zur Fruchtzeit eine Einheit bilden). Selbst bei der Riesenschlange *Python* gehören Mango-Früchte zum „Ernährungsplan“ (Mookerjee 1946).

Fische, die sich von Früchten ernähren und somit zur Samenausbreitung beitragen, gibt es auf allen Kontinenten, besonders zahlreich sind sie jedoch in den tropischen Überschwemmungsgebieten Südamerikas und Indonesiens (Horn et al. 2011). Fische sind für Früchte, die ins Wasser fallen, vor allem für die Ausbreitung flussaufwärts wichtig. Unter der Reihe von fischausgebreiteten Diasporen im Amazonasgebiet seien nur die Feigen- (*Ficus*-) Arten erwähnt (Gottsberger 1978), mit etwa 1.000 Arten eine der größten tropischen Pflanzengattungen, deren Fruchtstände auch Fledermäusen, Affen und Vögeln als wichtige Nahrungsquelle dienen.

Die bisher beschriebene Endozoochorie spielt auch bei den häufigsten Ausbreitern, den Säugetieren und Vögeln, eine große Rolle. Oft in großer Zahl werden Diasporen endozoochor ausgebreitet, ohne selbst an die betreffende Ausbreitungs-



form angepasst zu sein, wenn sie nämlich unweigerlich mit der Nahrung herbivorer Säugetiere in den Darmtrakt gelangen und mit dem Kot wieder ausgeschieden werden. Voraussetzung für eine erfolgreiche Ausbreitung ist lediglich eine Resistenz gegen die Verdauungssäfte und die mechanische Beanspruchung während die Diasporen den Darm passieren. Dies wird durch harte Schalen unterschiedlicher morphologischer Natur (Samenschale, Fruchtwand) erreicht. Anpassungen der Diasporen an eine gezielte Aufnahme durch Tiere bestehen meist in der Ausbildung genießbarer Teile und der Signalisierung derselben. Die genießbaren Teile sind in der Regel fleischig, saftig und zucker-, stärke- oder fetthaltig, und ihre Signale sind auf den optischen oder/und Geruchssinn der Tiere gerichtet. Olfaktorische Signale spielen vor allem bei Säugetieren, insbesondere nachtaktiven wie beispielsweise Fledermäusen, eine wichtige Rolle. Den tagaktiven Säugern wird durch den Geruch der Reifegrad der Früchte signalisiert. Vögel, deren Geruchssinn weniger gut ausgeprägt ist, werden durch eine auffällige Färbung der Diasporen angelockt. Früchte, die von Vögeln gefressen werden, erfahren vom unreifen zum reifen Zustand einen Farbwechsel von Grün zu Rot, Dunkelblau oder Schwarz und heben sich dann vom grünen Blattwerk deutlich ab. Vorherrschend sind dabei rote Farben, manchmal verstärkt durch einen Schwarz-Rot-Kontrast. Diese Farbkontraste können auf unterschiedliche Weise bewerkstelligt werden. In den Fruchtständen des Schwarzen Holunders (*Sambucus nigra*, Viburnaceae, Abb. 4b) kontrastieren die fast schwarzen, glänzenden und saftigen Steinfrüchte gegen die purpurroten Stängel der Schirmrispe, die im unreifen Zustand der Früchte noch grün sind. Beim Wolligen Schneeball (*Viburnum lantana*, Viburnaceae, Abb. 4c) stehen die Steinfrüchte selbst in einem Farbkontrast, indem die jüngeren rot, die vollreifen schwarz gefärbt sind. Dadurch mag für eine gewisse Zeit eine Signalverstärkung gewährleistet sein.

Auch der Glanz der Früchte hat eine anziehende Wirkung auf Vögel. Natürlicher Glanz wie bei den Kirschen kommt durch eine sehr glatte Oberfläche zustande. Kommt es durch Wasserverlust zu einem Welken, verschwindet auch der Hochglanz und die anziehende Wirkung auf Vögel lässt nach. Viele Früchte wie Blau- und Heidelbeeren (*Vaccinium*-Arten, Ericaceae) oder Schlehen (*Prunus spinosa*, Rosaceae) signalisieren ihren Reifegrad durch nicht-glänzende Früchte, da eine aufgelagerte Wachsschicht immer dicker wird. Diese Wachsschicht reflektiert ultraviolettes (UV-)Licht, was den Vögeln, die im Gegensatz zu uns das kurzwellige Licht sehen können (Pohland & Mullen 2005), die Nahrungserkennung erleichtert und für die Pflanzen den Ausbreitungserfolg der Samen erhöht.



**Abbildung 4:** Beispiele für Tierausbereitung. – a, Melonenkaktus *Melocactus ernestii* (Cactaceae) mit Früchte fressender Eidechse. Foto: V.G.N. Gomes, Z.G.M. Quirino & I.C. Machado. – b, Fruchtstand des Schwarzen Holunders *Sambucus nigra* (Viburnaceae). – c, Fruchtstand des Wolligen Schneeballs *Viburnum lantana* (Viburnaceae). – d, Aufgewundene und mit Haken versehene Früchte des Rauhen Schneckenklee *Medicago polymorpha* (Fabaceae). – e, Rasterelektronenmikroskopisches Bild der Fruchtoberfläche der Wald-Hundszunge *Cynoglossum germanicum* (Boraginaceae) mit kleinen Harpunen. – f, Fruchtstand des Behaarten Zweizahns *Bidens pilosa* (Asteraceae). An den einzelnen Früchten befinden sich am Ende zwei bis drei kräftige Borsten (Pfeil) mit harpunenartigen Widerhaken. – g, Fruchtstand der Großfrüchtigen Spitzklette *Xanthium orientale* mit hakenförmigen Hoch- bzw. Hüllblättern. – h–k, Trampelkletten. h–i, Amerikanische Rüsselfrucht *Proboscidea louisianica* (Martyniaceae). – h, Reife Frucht (der äußere Teil verrottet). – i, Blick in die Öffnung zwischen den beiden Hörnern mit herausgefallenen Samen. – j, Reife Frucht der Afrikanischen Teufelskralle *Harpagophytum procumbens* (Pedaliaceae). – k, Junge Frucht einer *Uncarina*-Art (Pedaliaceae).

Auch bei der Epizoochorie (die Anheftung von Diasporen am Tierkörper) spielen Säugetiere und Vögel eine besonders wichtige Rolle. Diese werden von den „blinden Passagieren“ als Vehikel benutzt, ohne dass die Transporteure eine Belohnung in Form von genießbaren Teilen bekommen. Kleine Diasporen von zahlreichen Wasser- und Sumpfpflanzen (z. B. Sonnentau, *Drosera*, Droseraceae) können zusammen mit feuchtem Schlamm an den Füßen, am Schnabel und Gefieder haften, und werden von Wasservögeln weggetragen und vielfach über recht weite Strecken verfrachtet. Diese Art von Ausbreitung sorgt zudem für einen Biotopverbund oft weit voneinander entfernter Gewässer. Bei größeren Diasporen, welche epizoochor transportiert werden, sind meist Haftvorrichtungen ausgebildet: steife Borsten, Haken und harpunenförmige Bildungen, aber auch Klebstoffe und Schleime, die die Diasporen überziehen, stellen betreffende Anpassungen dar. Die Samen des Klebsamens (*Pittosporum*, Pittosporaceae) sind überzogen von einem zähen Leimstoff, der aus bestimmten Bereichen der Fruchtwand nach innen abgesondert wird. Den Samen der Kresse *Lepidium* (Brassicaceae) verleiht eine Verschleimung der äußeren Samenschale die Haftfähigkeit. Klettvorrichtungen sind besonders häufig: Steife Borsten finden sich an den Teilfrüchten vieler Dolddenblütler (etwa bei der Möhre *Daucus carota*, Apiaceae), hakenförmige Haare beim Zeckenklee *Desmodium* (Fabaceae, Schmetterlingsblütler), hakenförmige Emergenzen bei einigen Schneckenklee-Arten (z. B. *Medicago polymorpha*, Fabaceae, Abb. 4d), kleine Harpunen auf den Teilfrüchten vieler Raubblattgewächse (etwa bei der Hundszunge *Cynoglossum germanicum*, Boraginaceae, Abb. 4e) oder große Harpunen an den Nussfrüchten des Zweizahns (*Bidens*, Asteraceae, Abb. 4f). Bei anderen Köpfchenblütlern wie bei Arten der Gattungen *Arctium* (Kletten) und *Xanthium* (Spitzkletten, Abb. 4g) kann sich ein ganzer Fruchtstand als „Klette“ im Haarkleid von Säugetieren verfangen. Es sind die schmalen Hoch- bzw. Hüllblätter des köpfchenförmigen Blütenstandes, die am Ende in einen kräftigen Haken auslaufen. Die Fruchtstände der Großen Klette (*Arctium lappa*), die im Fell seines Hundes hängen blieben, inspirierten den Schweizer Ingenieur Georges de Mestral, den textilen Klettverschluss zu entwickeln.

Eine besondere Art von Kletten treffen wir in der Lippen-/Rachenblütler-Verwandtschaft bei den Trampelkletten an, die sich an die Füße von Huftieren ankrallen. Bei der Amerikanischen Rüsselfrucht (*Proboscidea louisianica*, Martyniaceae, Abb. 4h) entlässt die Frucht als Diaspore 1. Ordnung bei der Fortbewegung der Tiere durch die Erschütterung die Samen als Diasporen 2. Ordnung durch die schlitzförmige Öffnung zwischen den scharf zugespitzten Hörnern (Abb. 4i). Das südafrikanische bzw. madagassische Gegenstück sind Vertreter der Sesam-

gewächse (Pedaliaceae), etwa die Afrikanische Teufelskralle *Harpagophytum procumbens* (Abb. 4j) und die auf Madagaskar endemische Gattung Hakenfrucht *Uncarina*, bei denen die Fortsätze widerliche Widerhaken tragen (Abb. 4k).

Nicht verschwiegen werden darf, dass auch Tiere beim Vorbeistreichen an Pflanzen ähnlich wie der Wind und das Wasser ballistische Mechanismen auslösen können, so dass aus Behältern Diasporen auf die Tiere fallen können. Schwere Diasporen können aber auch einfach aufgrund der Schwerkraft zu Boden fallen. Da die Samen in den Nussfrüchten von Buchen, Eichen und Haselsträuchern viele Öle und Fette enthalten, sind sie auch für Vorratshaltung betreibende Tiere wie Eichhörnchen, Siebenschläfer und Eichelhäher interessant. Da dann einige dieser Depots vergessen werden, trägt diese „Versteckausbreitung“ zur natürlichen Verjüngung der Waldbestände bei. Die Samen finden günstige Bodenbedingungen zum Keimen und Wachsen vor und sind vor ungünstiger Witterung geschützt.

Sowohl der Transport mit den Mundwerkzeugen, im Schnabel oder im Maul als auch das Ausspucken von Samen oder Steinkernen (etwa bei der Kirsche) nach dem Verzehr der saftigen Fruchtanteile gehören zur Stomatochorie. Eine besondere Form dieser Ausbreitung ist die Myrmecochorie, die Ausbreitung durch Ameisen. Als Anpassung verfügen die Diasporen über sogenannte Elaiosomen. Das sind Futterkörper in Form saftiger Anhängsel, die vornehmlich Fette und Zucker, aber auch Eiweiße und Vitamine enthalten. Von besonderer Bedeutung ist in vielen Fällen das Vorkommen von Ricinolsäure, einer leicht flüchtigen ungesättigten Fettsäure, die auch im Sekret von Ameisenlarven nachgewiesen werden konnte und eine starke Signalwirkung auf die adulten Tiere ausübt (freigelegte Larven werden unverzüglich durch Arbeiterinnen ins Nest zurücktransportiert). Durch das Vorhandensein von Ricinolsäure sprechen die Pflanzen einerseits den Brutpflegetrieb an, andererseits lösen sie auch einen Schlüsselreiz zum Beutewegtragen aus, da die Elaiosomen einen weiteren wesentlichen Bestandteil enthalten, nämlich ein Diglycerid, das 1,2-Diolein. Es gehört zur Gruppe der neutralen Fette, die in der Hämolymphe mancher Insekten zu finden ist, die ein wichtiger Nahrungsbestandteil der Ameisen darstellen. Die Ameisen verhalten sich in der Weise, dass sie die Diaspore in ihr Nest transportieren und nach dem Verzehr des Elaiosoms diese in unmittelbarer Nähe des Nestes auf einem „Müllplatz“ deponieren. Der Vorteil einer solchen Ausbreitungsweise mag einmal darin liegen, dass die Diasporen auf einem nährstoffreichen Substrat ankommen und zum anderen vor Fressfeinden, die Ameisennester meiden, geschützt sind. Auch kann die Samenkeimung durch Verletzung der Diasporen bei der Entfernung der Elaiosomen erleichtert werden. In den Tropen werden die Diasporen vieler Epiphyten durch Ameisen ausgebreitet.

Myrmecochorie ist aber noch häufiger in den trockenen Hartlaub-Buschwäldern Australiens und Afrikas. Aber auch 30–40 % der Frühjahrsblüher in der Krautschicht der Wälder gemäßigter Breiten der Nordhemisphäre breiten ihre Diasporen über Ameisen aus. Die Elaiosomen können sich an unterschiedlichen Stellen befinden, beispielsweise an den Samen (beim Lerchensporn *Corydalis*, Papaveraceae, Abb. 5a–b), an den Fruchtblättern (beim Buschwindröschen *Anemone nemorosa*, Ranunculaceae) oder an einer Außenkelchhülle (z. B. bei der Acker-Witwenblume *Knautia arvensis*, Caprifoliaceae-Dipsacoideae, Abb. 5c).



**Abbildung 5:** Beispiele für Ameisenausbreitung. a–b, Gelber Lerchensporn *Pseudofumaria* (*Corydalis*) *lutea* (Papaveraceae-Fumarioideae). – a, Blüten und junge Früchte (Pfeile). – b, Samen mit den weißen Elaiosomen in einer von Hand geöffneten Frucht. – c, Frucht der Acker-Witwenblume *Knautia arvensis* (Caprifoliaceae-Dipsacoideae), deren weißes Elaiosom an der Basis der Außenkelchhülle eine Ameise angelockt hat.

Unter den Insekten sind hauptsächlich Ameisen als Diasporenausbreiter bekannt. Die für die Blumenbestäubung relevanten anderen Insektengruppen spielen keine wesentliche Rolle. In einigen wenigen Fällen wurden Wespen beobachtet, die Elaiosomen von Samen abtrennten und die Samen dann fallen ließen, etwa bei der Elfen-Scheinblume (*Vancouveria hexandra*, Berberidaceae; Pellmyr 1985), einer Berberitzenverwandten. Aber jeweils waren auch Ameisen Samenausbreiter. Mistkäfer wie der auf sandigen Böden vorkommende Stierkäfer (*Typhaeus typhoeus*) können insofern als Diasporenausbreiter fungieren, da im Kot pflanzenfressender Tiere wie Kaninchen Diasporen enthalten sein können. Der Stierkäfer legt Brutkammern an, in die er die Kotballen schleppt, in deren Nähe das Weibchen dann die Eier ablegt. Kürzlich ist eine Ausbreitung durch Käfer beschrieben worden, bei der eine enge Bindung an eine bestimmte Pflanze durch Betrug erreicht wird, nämlich durch eine fäkale Mimikry (Midgley et al. 2015). Die Nüsse eines südafrikanischen Savannengrases aus der Familie der Seilgrasgewächse (*Ceratocaryum argenteum*, Restionaceae) sind hinsichtlich Aussehen und Duft eine gelungene Imitation des Kots von Buntbock und Elen-Antilope. Der getäuschte

Mistkäfer transportiert und vergräbt die falschen Kugeln – sie können seine Brut nicht ernähren.

#### 1.4 Autochorie (Selbstausbreitung)

Ablegen und Wegschleudern durch den Aufbau innerer Spannungen entweder durch Austrocknungsprozesse im Gewebe oder durch Ansteigen des Zellsaftdruckes und Anschwellen der Frucht, also die Bewegung lebender oder toter Pflanzenteile bestimmen die Mechanismen der Selbstausbreitung.

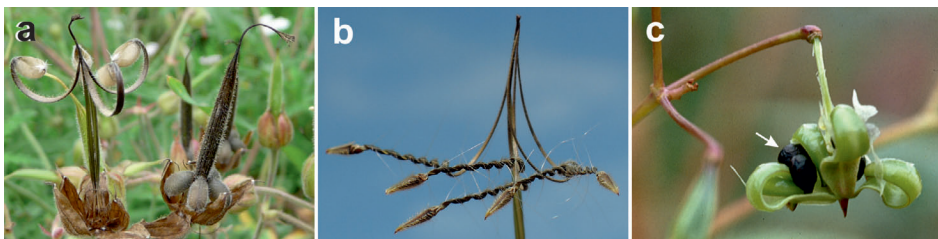
Selbstableger wie das Zymbelkraut (*Cymbalaria muralis*, Plantaginaceae) bringen durch entsprechende Wachstumsbewegungen die Diasporen an die richtige Stelle, in diesem Fall die Fels- oder Mauerritze. Der Blütenstiel erfährt nach der Blüte, die zur Bestäubung durch Insekten zunächst zum Licht gerichtet ist, eine Umkehrung. Der sich verlängernde Blüten- bzw. Fruchtsiel krümmt sich in die vom Licht abgewandte Richtung.

Spannungen, die sich in den Geweben der Frucht durch Austrocknungsvorgänge aufbauen, können durch plötzlichen Ausgleich die Samen wegschleudern. In der charakteristischen Frucht der Schmetterlingsblütler, der Hülse, die sich bei der Samenreife typischerweise an der Bauch- und „Rückennaht“ öffnet, verlaufen in vielen Fällen Zellulosefasern schräg zur Längsachse, wobei sich die der äußeren und die der inneren Schicht kreuzen, so dass es beim Austrocknen zu Torsionsspannungen kommt. Durch die blitzschnelle Torsion der Fruchthälften werden die Samenkörner weggestoßen.

Ebenfalls eine unterschiedliche Textur, aber außen „Quertextur“ und innen „Längstextur“, treffen wir beim Storchschnabel (*Geranium*, Geraniaceae, Abb. 6a) an, bei dem der aus fünf Fruchtblättern bestehende Fruchtknoten fünf Samenkörner zur Entwicklung bringt, die von der Basis der Karpellrücken löffelartig umgeben werden. Beim Austrocknen der Fruchtwand werden nach Überwindung der Spannung die Samenkörner nacheinander blitzartig weggeschossen. Es erinnert ein wenig an die Boule-Spieler, die mit dem Handrücken voran die Kugel werfen. In der Nachbargattung, dem Reiherschnabel (*Erodium*, Abb. 6b), kreuzen sich die Zellulosefasern des äußeren und inneren Teils der Fruchtblattrücken in der Weise, dass es beim Austrocknen zur einer Spiralisierung kommt. Die sich ablösenden Teile funktionieren als Bohrteilfrüchte, da es bei Benetzung wieder zu einer Streckung kommt. Indem der distale Teil nicht tordiert und abgewinkelt ist, bietet dieser einen Widerstand, und bei einem Feuchtigkeitswechsel bohren sich die Teilfrüchte ins Erdreich.

Turgor- oder Gewebedruckmechanismen unterschiedlicher Art können oft sehr kraftvoll für das Wegschleudern von Samen verantwortlich sein. Bei der mediterranen Spritzgurke (*Ecballium elaterium*, Cucurbitaceae) erfährt der Fruchttinnenraum während der Reifung eine enorme Turgorerhöhung. Durch den Flüssigkeitsdruck wird die derbe Außenwand der sogenannten Panzerbeere immer stärker elastisch gedehnt. Eine Sollbruchstelle bildet sich am Ansatz des Blüten- bzw. Fruchtsstiels in einer ringförmigen Zone. Wird der Zusammenhalt zwischen Fruchts蒂el und Frucht vom immer größer werdenden Innendruck überwunden, reißt der Blütenstiel wie ein Stöpsel aus der prall gefüllten Gurke, deren elastisch gespannte Wand sich blitzschnell zusammenzieht und den wässrigen Inhalt zusammen mit den Samen aus dem entstandenen Loch herausspritzt. Da die Samen ein Elaiosom ausbilden, kann in einem zweiten Schritt noch eine Ausbreitung durch Ameisen erfolgen. Ein starker Turgordruck entsteht auch in der äußeren Fruchtwand der *Impatiens*-Arten (Balsaminaceae, Abb. 6c), dem „Rührmichnichtan“. Durch den speziellen Bau der Fruchtwand rollen sich bei der explosionsartigen Überwindung des Turgordrucks die Fruchtblatteile nach innen ein und die Samen werden wiederum weggeschleudert.

Zur Selbstausbreitung kann es auch durch vegetative Vermehrung sich von der Mutterpflanze lösender Sprosstteile wie beispielsweise Ausläufer (Erdbeere *Fragaria*, Ausläuferknollen: Kartoffel *Solanum tuberosum*) oder Brutzwiebeln (Knoblauch, *Allium sativum*) kommen. Klonierungen sind bei Pflanzen mit ihrer „offenen Gestalt“ kein Problem.



**Abbildung 6:** Beispiele für Selbstausbreitung. – a, Katapultfrüchte des Wiesen-Storchschnabels *Geranium pratense* (Geraniaceae); rechts: die die reifen Samen umschließenden Fruchtblattbasen beginnen sich am Grunde abzulösen, links: die Samen sind weggeschleudert, die Karpellrücken haben sich nach außen gerollt. – b, Malvenblättriger Reiherschnabel *Erodium malacoides* (Geraniaceae). Fünf sich ablösende Bohrteilfrüchte mit schon spiralisierten basalen Fruchtblattrücken. – c, Explodierte Frucht des Drüsing Springkrauts *Impatiens glandulifera* (Balsaminaceae). Die Explosion wurde manuell ausgelöst, so dass nicht alle Samen (Pfeil) durch die sich sehr rasch nach innen einrollenden Fruchtblattflanken aus der Frucht herausgeschlagen wurden.

## 1.5 Diplo- und Polychorie

Die meisten Ausbreitungsereignisse sind vom Zufall geprägt. Eine gerichtete Ausbreitung an einen sicheren und zuverlässigen Ort für die Samen („safe site“) ist hauptsächlich bei der Ameisenausbreitung zu erwarten. Die Pflanzen „zahlen“ aber für die Fitness ihrer Nachkommen mit hochwertigen Nährstoffen im Elaiosom. Enge Diasporen/Ausbreiter-Bindungen scheinen sehr selten zu sein. Als Beispiel bekannt ist die Ausbreitung der hochgiftigen „Kasuar-Pflaume“ (*Cerbera floribunda*, Apocynaceae) durch den Kasuar (*Casuarium casuarium*), einen vom Aussterben stark bedrohten großen Laufvogel im Regenwaldgebiet des nordöstlichen Australien.

In vielen Fällen ist zu beobachten, dass nicht nur eine Transportmöglichkeit von den Pflanzen wahrgenommen wird; in unterschiedlichen Kombinationen können auch mehrere Möglichkeiten zusammenwirken – als Diplo- bzw. Polychorie wird das Phänomen bezeichnet. Als Beispiel für Diplochorie wurde in diesem Aufsatz bereits die mediterrane Dünen-Trichternarzisse *Pancratium* genannt (Wind- und Wasserausbreitung, Abb. 3a–b). Viele Veilchen- (*Viola*-) Arten schleudern die Samen autochor aus den Kapseln. Die Samen, die ein Elaiosom besitzen, liegen dann mehr oder weniger weit verstreut auf dem Boden. Die zunächst erfolgende Ablage von mehrsamigen Früchten wie beim Schneeglöckchen (*Galanthus nivalis*) dagegen bewirkt eine Ansammlung der (ebenfalls mit Elaiosomen versehenen) Samen auf engem Raum. Samengruppen aber sind für Fressfeinde (kleine Nagetiere und Vögel) interessanter als einzelne Samen. Auch die Samen vom Schneeglöckchen besitzen Elaiosomen. Feldversuche haben gezeigt, dass Ameisen einzeln liegende Elaiosomen tragende Samen genauso schnell und im gleichen Ausmaß wegtragen wie Samen, die in Gruppen zusammenliegen. Die weite Verteilung durch eine vorherige Ausstreuung verringert also die Attraktivität für Räuber. Der schnelle Abtransport auch von Samengruppen minimiert schnell das Risiko einer dichten Samenanhäufung.

Andere Diasporen wie die vieler Kardengewächse (Caprifoliaceae-Dipsacoideae) können fliegen, schwimmen und sich an Tiere anheften. Ein häutiger Außenkelch umschließt die Nussfrucht. Der entstandene Luftmantel verleiht eine gewisse Schwimmfähigkeit. Der Außenkelch bildet zudem einen mehr oder weniger breiten Kragen aus, der eine die Sinkgeschwindigkeit herabsetzende Einrichtung für eine zusätzliche Windausbreitung darstellt. Zusammen mit den an der Frucht verbleibenden borstenförmigen Kelchblättern kann er wohl auch für eine epizoochore Ausbreitung dienlich sein (vgl. Abb. 5c).



## 2 Wandergeschwindigkeiten und Muster der Diasporenausbreitung

### 2.1 Wandergeschwindigkeiten

Wie weit, wie schnell – in der Pflanzengeographie und in der Populationsbiologie wird immer wieder die Frage gestellt, wie weit eine Sippe in einem Jahr wandern kann. Wie aus den oben geschilderten Beispielen ersichtlich, können unterschiedliche Agenzien für unterschiedliche Weiten sorgen. Sie bewegen sich sehr häufig nur im Zentimeter- oder Meter-Bereich. Sind etwa Säugetiere, Vögel, Wasser oder Wind im Spiel, können Diasporen einige hundert Meter oder sogar einige Kilometer weit transportiert werden (größere Weiten sind die Ausnahme). Dabei spielen auch Ausbreitungsschranken wie Meere, Gebirge oder Wüsten eine Rolle. Für Diasporen mit geringen Wandermöglichkeiten hingegen stellen schon breite Flüsse, Seen oder ausgedehnte Wälder Ausbreitungshindernisse dar. Die Wandergeschwindigkeit hängt aber noch von anderen Faktoren ab. Ein wichtiger Faktor ist das sogenannte Fruchtbarkeitsalter oder die Generationsdauer. Einjährige können jedes Jahr um ihre durchschnittliche Ausbreitungsdistanz vorrücken. Bei Arten wie dem Gewöhnlichen Greiskraut (*Senecio vulgaris*, Asteraceae), das in einem Jahr zwei oder mehrere Generationen hervorbringt, beträgt die Wandergeschwindigkeit sogar das zwei- oder mehrfache der Ausbreitungsdistanz. Holzgewächse zeigen oft erst nach vielen Jahren Samenansatz, wodurch ihre Wandergeschwindigkeit ganz wesentlich herabgesetzt wird. Natürlich bestimmt auch die Höhe der Samenproduktion die Wandergeschwindigkeit. Eine Birke kann jährlich bis zu 30 Mill. Samen produzieren, eine Eiche kann bis zu 15.000 Samen erreichen (Leibundgut 1983), während für den krautigen Fingerhut über 500.000 Samen pro Pflanze angegeben werden. Für einige Waldbäume, besonders Buchen, Eichen und Ahorne ist noch zu berücksichtigen, dass sie in unterschiedlichen Zeitabständen besonders viele Früchte produzieren. Auf „Mastjahre“ folgen dann in der Regel „Rastjahre“ und Jahre mit durchschnittlicher Samenproduktion. Es sind die Pionierpflanzen wie Weiden und Kiefern, die oft viele kleine Samen haben, während die im Vergleich wenigen Samen der Baumarten der Klimax-Wälder wie Buchen und Eichen groß und mit vielen Reservestoffen versorgt sind. Die Wandergeschwindigkeit einer Sippe hängt also von verschiedenen Faktoren ab. Die Buche *Fagus sylvatica* hat für die Wanderung nach der letzten Kaltzeit vom Alpenrand bis zur Nord- und Ostsee (700 km) etwa 3.000 Jahre gebraucht, das einjährige Frühlings-Greiskraut *Senecio vernalis* ist in den letzten 250 Jahren aus dem Osten nach Mitteleuropa eingewandert und hat sich seither als sogenanntes Unkraut etabliert (Walter & Straka 1970). Das aus dem südafrikanischen Kapland stammende Schmalblättrige

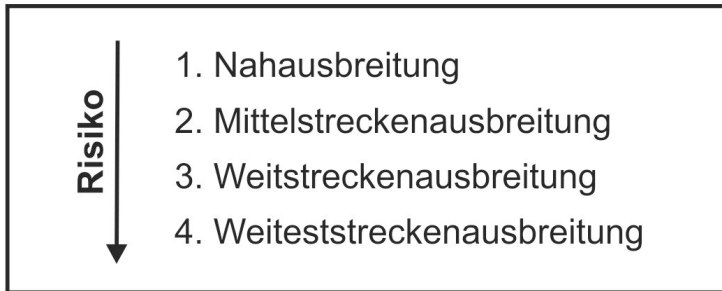
Greiskraut *Senecio inaequidens*, das im Spätsommer die Randstreifen unserer Autobahnen gelb färbt, wurde mit Schafwolle an verschiedene Orte in Europa eingeschleppt. In Deutschland ist es erstmals 1889 bei einer Wollkämmerei in der Nähe von Hannover belegt. Seit den 50er Jahren schreitet eine Expansionswelle aus Belgien nach Osten voran, die um 1970 Deutschland erreicht hat. In rasantem Tempo breitet sich dieses Greiskraut seitdem entlang der Verkehrswege aus, besiedelt seit den 90er Jahren auch östliche Bundesländer und hat mittlerweile die nordfriesischen Inseln (seit 2000 auf Sylt) erreicht (Nehring et al. 2013). Ein weiterer Faktor darf auch nicht außer Acht gelassen werden, nämlich die zufällige, sprungweise Ausbreitung der Samen. So hat Leibundgut (1983) errechnet, dass die Buche, wenn sie tatsächlich mit der errechneten durchschnittlichen Wandergeschwindigkeit unterwegs wäre, aus ihren kaltzeitlichen Rückzugsstandorten (in Frankreich) bis zu ihrer heutigen Ostgrenze (in Polen) 4 Mill. Jahre benötigt hätte.

## 2.2 Muster der Diasporen- bzw. Samenausbreitung

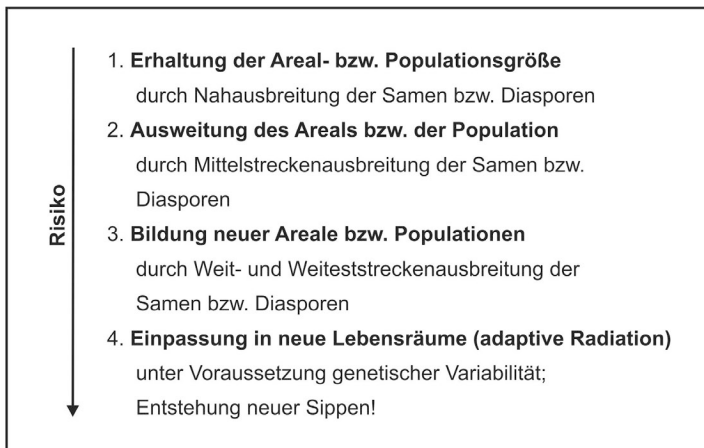
Die Wanderung der Pflanzen über ihre Samen bzw. Nachkommen, die sich genetisch durch das Durchlaufen der rekombinativen Prozesse (Meiose und Geschlechtszellenverschmelzung) unterscheiden, ist ein für die Evolution, namentlich die Selektion, fundamental wichtiger Vorgang. Die Selektion ist durch ein beherrschendes Prinzip nicht wie andere Evolutionsfaktoren (Mutation, Rekombination, Migration und Isolation) dem Zufall unterworfen, sondern wirkt kanalisierend und bedingt u. a. eine Höherentwicklung der Organismen. Es ist das sogenannte Ökonomische bzw. Optimierungsprinzip (Abb. 7), vor dessen Hintergrund sich eine „erbarmungslose“ Konkurrenz abspielt. Die Konkurrenz ist umso härter je mehr Konkurrenten, also Samen bzw. aus ihnen hervorgegangene Keimlinge auf einer von der Mutterpflanze erprobten Fläche sich befinden. „Survival of the fittest“ („Überleben der am besten Passenden“) heißt Charles Darwin's Devise. „Fittest“ bedeutet in unserem Fall der im Wachstum bzw. im Stoffwechsel schnellste, der quasi den Konkurrenten „die Nahrung wegnimmt“.

Wir können theoretisch die Diasporen- bzw. Samenausbreitung einer Pflanze auf vier Ereignisse aufteilen, ohne genauere Messgrenzen festzulegen:

Grob gesehen bewegen wir uns bei der Nahausbreitung im Zentimeter-, bei der Mittelstreckenausbreitung im Meter-, bei der Weitstreckenausbreitung im Kilometerbereich, bei der Weiteststreckenausbreitung im Bereich bis zu einigen tausend Kilometern.



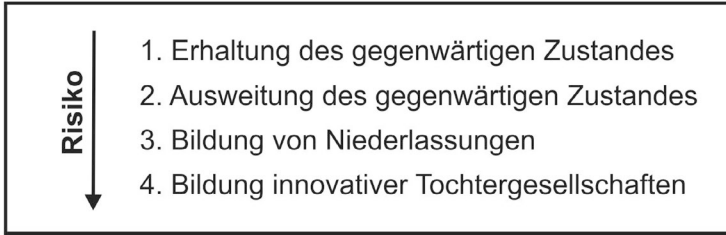
Die genannten Migrationseignisse bilden bei „vollem Programm“ einen wichtigen Faktor der Blütenpflanzen-Evolution mit den möglichen Zielen:



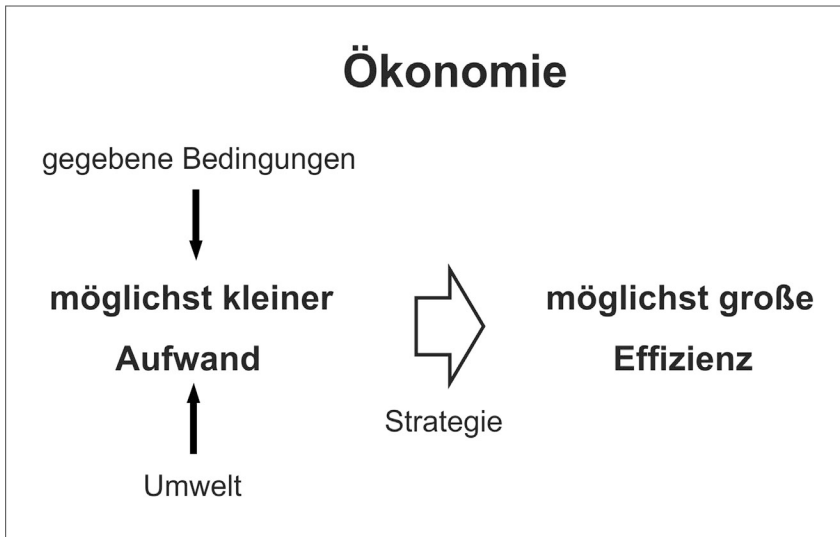
Dieses „Programm“ deckt sich interessanterweise mit einem vierstufigen Betriebswirtschaftsplan:

Bei einer Firmengründung mag es z. B. opportun erscheinen (wenn auch wirtschaftsethisch nicht einwandfrei) anfänglich eine hohe Zahl an Bewerbern einzustellen und später wenige „beste“ zu behalten und diese für einen weiteren Ausbau und im übernächsten Schritt für die Gründung von Niederlassungen (nach den gleichen Prinzipien) zu „gewinnen“.

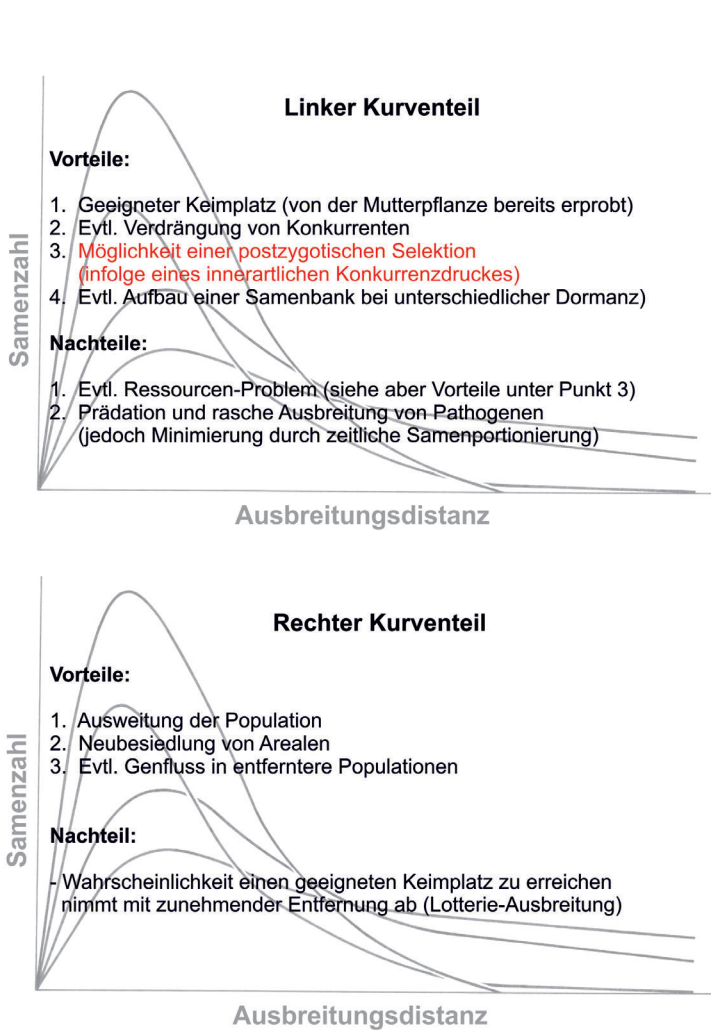
Blütenpflanzen „vermarkten“ ihre Samen sehr oft (man kann sagen, dass es fast die Regel ist – unabhängig vom ausbreitenden Agens) nach einem Verteilungsmus-



ter, das sich mit dem genannten Betriebswirtschaftsplan deckt. Das Samen- (bzw. Keimlings-) Verteilungsmuster äußert sich in einer rechtsschiefen Kurvenschar (Samenzahl in Abhängigkeit von der Ausbreitungsdistanz, Abb. 8). Eine Häufung von Samen in der Nähe der Mutterpflanze entpuppt sich nicht mehr als Nachteil, sondern als wesentlicher Trieb der Evolution in Richtung **Höherentwicklung**.



**Abbildung 7:** Das ökonomische Prinzip. Aus Leins & Erbar 2018.



**Abbildung 8:** Vor- und Nachteile rechtsschiefer Samenverteilungskurven. Verändert aus Leins & Erbar 2008.

### 3 Weitestreckenausbreitung – Ankommen ist nur die „halbe Miete“

Erfolgreiche Weitestreckenausbreitungen sind außerordentlich seltene Ereignisse, da mit zunehmender Entfernung von der Mutterpflanze das Risiko der Etablierung steigt. Die Besiedlung vulkanisch entstandener ozeanischer Inseln (d.h. niemals durch Landbrücken mit anderen Landmassen verbunden) mit Pflanzen er-

folgte aber über derartige „Lotterie“-Ausbreitungen. Geht man beispielsweise von der heutigen Artenzahl der Blütenpflanzen auf den Hawaii-Inseln aus und legt das Alter der vulkanisch entstandenen Inseln zugrunde und berücksichtigt zudem die durch sogenannte adaptive Radiation gebildeten neuen Arten (sogenannte Neoenemiten), so muss man im Durchschnitt nur **eine** erfolgreiche Etablierung eines Ankömmlings von fernen Kontinenten (und Inseln) alle 20.000 Jahre annehmen. Analysen über die Herkunft der Besiedler ergeben, dass die Hawaii-Inseln aus allen Richtungen besiedelt wurden. Von Nordamerika durch 3.700 km und von jeder anderen Insel durch 800 km Ozean getrennt – für den Weiteststrecken-Transport von Diasporen über solch große Entfernungen über offene Wasserflächen kommen nur drei Vektoren in Frage: Meeresströmung, Wind und Vögel.

Samen und Früchte, die von Meeresströmungen verdriftet werden, gelten als klassische Beispiele für Fernausbreitung. Die Diasporen müssen ja nicht nur lange ihre Schwimmfähigkeit erhalten, sondern der Samen, d.h. der Embryo, muss auch einen wochenlangen Aufenthalt im Salzwasser überstehen können. Ausbreitung durch Meeresströmungen sollte also recht effektiv sein, und auf die Hawaii-Inseln wurden etwa 23 % der ursprünglichen Besiedler auf diese Weise verfrachtet. „Vom Winde verweht“ – man sollte annehmen, dass diese Transportmöglichkeit eine große Rolle spielt, bedenkt man beispielsweise die Sahara-Sande, die bis zu uns verweht werden. Auf dem Luftweg, also durch den Wind, sind aber wohl nur 1,4 % der geschätzten Blütenpflanzen-Einwanderer gelandet. Vögel sind mit Abstand die effektivsten Diasporen-Ausbreiter auf ozeanische Inseln. Es wird angenommen, dass ca. 75 % der ursprünglichen Einwanderer von Vögeln eingebracht wurden. Fast 13 % der ursprünglichen Besiedler sind als Samen eingebettet in Schmutz am Federkleid oder an anderen Stellen der Vögel gereist, 10 % der Einwanderer wurden regelrecht an die Vögel festgeklebt, weitere 13 % der Einwanderer wendeten mechanische Hilfsmittel wie Borsten oder Widerhaken an, um sich festzuheften, aber nahezu 40 % der ursprünglichen Einwanderer erreichten auf dem Weg des Gefressenwerdens die Hawaii-Inseln (Carlquist 1974, Ehrendorfer 1979).

Wenn also Diasporen auf natürlichem Wege über sehr weite Strecken ausgebreitet werden können, dann wundert man sich eigentlich, dass die Erfolge insgesamt über den langen Zeitraum gesehen nicht größer sind. Die Ankünfte sind sicherlich vom Zufall geprägt. Aber nicht der Transport, sondern die Etablierung ist der Engpass, d.h. die Schwierigkeiten der Keimung, des Wachstums und der Fortpflanzung müssen überwunden werden. Wenn nämlich nach allen Unbillen Samen lebend eine Insel erreichen, dann vielleicht nur, um an einer ungünstigen Stelle zu

landen. Aber auch wenn die Keimung gelingt, sind nicht alle Gefahren gebannt. Das Klima mag verhindern, dass es zu Blüten- oder Fruchtsatz kommt, oder der Bestäuber oder aber eine andere Pflanze fehlt zur Fremdbestäubung. Orchideen, deren Staubsaamen leicht vom Wind verweht werden können, würde man in hoher Artenzahl auf ozeanischen Inseln erwarten. Aber auf den Hawaii-Inseln wachsen natürlicherweise nur drei Arten. Vielleicht ertragen die Samen die tiefen Temperaturen in höheren Luftschichten nicht, aber wahrscheinlich steht auch die Abhängigkeit der Orchideen von Pilzen zumindest bei der Keimung und ihre oft enge Bindung an spezielle Bestäuber einer erfolgreichen Etablierung im Wege.

Wenn eine Population sich auf einer Insel etabliert hat, dann kann sie sich u. a. wegen des fehlenden Konkurrenzdrucks in einem nächsten Schritt an die neuen Umweltbedingungen, an neue ökologische Nischen, anpassen und wenn Isolation und disruptive Selektion zum Tragen kommen, dann führt das zu einer Spezialisierung und vielfältigen Auffächerung der ursprünglichen Population, zur sogenannten adaptiven Radiation, die letztlich zum hohen Anteil der Endemiten an den Inseln führt.

Neben dem Endemismus gehören weitere Phänomene zum sogenannten Insel-syndrom, nämlich der Verlust der Ausbreitungsfähigkeit, der Samen- und Frucht-gigantismus und die insuläre Holzigkeit („insular woodiness“). Viele der endemischen Arten zeigen keine Möglichkeiten mehr für eine Weitstreckenausbreitung, mit anderen Worten, die Anpassungen bzw. Merkmale, die die Diasporen der ursprünglichen Einwanderer haben mussten wie Schwimmfähigkeit und Klebstoffe oder Borsten, um überhaupt die Inseln zu erreichen, sind im Laufe der adaptiven Radiation verloren gegangen. Großsamigkeit ist eine Anpassung an schattige Standorte, da ein Waldsämmling mehr Nährstoffe aus dem Samen braucht bis er selber oberhalb der Laubschicht Photosynthese betreiben kann. Holzigkeit wird allgemein als ursprüngliches Merkmal angesehen. Bei Inselendemiten ist es allerdings ein abgeleitetes Merkmal. Holzigkeit steht für eine längere Lebensdauer und impliziert eine höhere Generationsdauer und mag hilfreich sein, dem Problem fehlender oder seltener Bestäuber und einer möglichen Inzuchtdepression durch Selbstbestäubung in den Gründerpopulationen entgegenzuwirken, da bei Holzigkeit ein Warten auf Bestäuber möglich ist.

#### **4 Klimawandel – Fluch oder Segen?**

Die Verbreitung der Pflanzen in Raum und Zeit ist von vielen Faktoren bedingt. Diese liegen in den Wechselbeziehungen zwischen den Lebensansprüchen der

Pflanzen und den Bedingungen des Lebensraumes, also in klimatischen und edaphischen Faktoren, sowie in ihrer Entstehungs- und Ausbreitungsgeschichte. Im Laufe der Evolution haben die Pflanzenarten sich in ihren gestaltlichen und physiologischen Eigenschaften an die Anforderungen ihrer speziellen Umwelt angepasst (natürlich zufallsbedingt). Als über gewisse Zeit konstante Standortfaktoren gelten Klima, Relief und Boden, während Umweltfaktoren wie Sonnenbestrahlung, Temperatur und Wasser kurzfristig variabler sein können. Ändern sich die Standortfaktoren, so liegt es an der Ausstattung, aber auch der genetischen Variabilität der Organismen, ob sie sich an diese Veränderungen anpassen können. Klimaveränderungen hat es im Laufe der Erdgeschichte immer wieder gegeben und sie haben zu Veränderungen bei den Lebewesen geführt. Klimaveränderungen haben aber auch immer Pflanzenwanderungen „ausgelöst“.

Vor etwa 23 Millionen Jahren machte sich weltweit eine fortschreitende Abkühlung des Klimas bemerkbar, die schließlich im Eiszeitalter (Quartär, Beginn vor ca. 2,5 Millionen Jahren) ihren Höhepunkt fand. Im Verlauf des Quartärs wechselten Kalt- und Warmzeiten miteinander ab. Während der Kaltzeiten kam es in Europa zu großflächigen Vergletscherungen. Einige wärmeliebende Pflanzenarten starben in Mitteleuropa aus; verschiedene konnten Rückzugsstandorte etwa auf dem Balkan, im östlichen Mittelmeergebiet oder am Südrand des Schwarzen Meeres erreichen. Die Rosskastanie gehörte vor etwa 2 Millionen Jahren zu den ersten Opfern, die am Ende des Tertiärs, noch bevor die eigentlichen Kaltzeiten begannen, dem dann schon kühleren Klima nicht gewachsen waren und in Mitteleuropa ausstarben, gefolgt vor etwa 1,5 Millionen Jahren von den Magnolien. Walnuss und Ess-Kastanie gehören zu den wärmeliebenden Bäumen, die erst relativ spät während der Eiszeit, nämlich vor 1 Million Jahre, aus Mitteleuropa verschwanden. Die genannten Baumarten sind heute wieder in unseren Breiten vertreten, allerdings sind sie auf verschiedenen Wegen und zu verschiedenen Zeiten durch den Menschen wieder in unsere Regionen gelangt (Leins & Erbar 2017).

Andere Pflanzen konnten dem Eis ausweichen und in Mitteleuropa überleben: Pflanzen aus dem arktischen Bereich wanderten nach Süden, Alpenpflanzen in tiefere Lagen. In der von Gräsern und Zwergsträuchern geprägten Tundra-Vegetation zwischen dem Eisschild im Norden und den Alpengletschern im Süden besiedelten Kälte ertragende Pflanzen, ehemals arktische oder alpine Pflanzen, ein gemeinsames Areal, in dem es zu einer Durchmischung der nördlichen und der alpinen Flora kam. Fossile Funde belegen diese einheitlichen (sog. geschlossenen) Areale in den Kaltzeiten. Als nach der maximalen Vereisung vor etwa 20.000 Jahren das Klima allmählich, wenn auch mit Rückschlägen, wieder wärmer wurde,



und sich die Eisschilde zurückzogen, folgten die kälteliebenden Pflanzen den Eisrändern. Alpenpflanzen wanderten in die Alpen zurück und ein Teil der Populationen eventuell auch in die Arktis, arktische Arten zogen zurück in die Arktis und wanderten teilweise auch in die Alpen. Die heutige sogenannte arktisch-alpine Disjunktion findet also ihre Erklärung in den großräumigen Wanderungen der Pflanzen während des Eiszeitalters.

Aber auch Erwärmung „löst“ Pflanzenwanderung „aus“, so der rasche Temperaturanstieg im Spät-Glazial, in der Alleröd-Zeit (vor ca. 12.000 Jahren). Nach Mitteleuropa drangen sowohl von Osten her kontinentale Steppenpflanzen (aus dem pontisch-pannonischen Florenggebiet, heutige Hauptverbreitung nördlich und östlich des Schwarzen Meeres) als auch von Süden (sub-)mediterrane Pflanzen in das damals waldfreie Gebiet vor. Vor allem die zunächst zahlreich vertretenen lichtbedürftigen Steppenpflanzen fanden in den sich bald einstellenden lichten Birken-Kieferwäldern noch hinreichende Lebensbedingungen vor, wurden aber ab dem Atlantikum (vor ca. 6.000 Jahren) mit der Ausbreitung dichter Laubmischwälder immer mehr auf inselartig verstreute waldfreie Sonderstandorte verdrängt, wie etwa die Binnendünen der Oberrheinischen Tiefebene.

Der aktuelle Klimawandel hat eine andere Dimension. In der Klimageschichte der Erde galt das Schmelzen des Eises am Ende der letzten Kaltzeit vor rund 18.000 Jahren als besonders rasche globale Erwärmung. Damals stieg die globale Mitteltemperatur über einen Zeitraum von 5.000 Jahren um 4 bis 7 °C an. Das sind rund 0,1 °C globale Erwärmung pro Jahrhundert. Im 21. Jahrhundert werden es im günstigsten Fall 2 °C sein (Essl & Rabitsch 2013). Temperaturveränderungen haben besonders starke Auswirkungen für Pflanzen, die an extreme Lebensräume wie die alpine Stufe angepasst sind. Frühling, Sommer und Herbst dauern schon jetzt im Alpenraum länger als früher (Schuster et al. 2014, Brasseur et al. 2017). Pro Grad Erwärmung verlängert sich die Vegetationsphase um etwa zwei Wochen; zudem hat sich die Jahresmitteltemperatur in den Alpen um etwa das Doppelte (1,5 °C) gegenüber dem globalen Durchschnitt (0,7 °C) erhöht. Ein Temperaturunterschied von nur einem Grad im Jahresdurchschnitt entspricht in den Bergen einem Höhenunterschied von 200 Metern. Die Klimaerwärmung bedeutet für die an Kälte angepasste Flora (und Fauna) der Bergwelt also, dass sie „klettern“ muss, immer weiter nach oben. Aber irgendwann ist der Berggipfel erreicht! Andererseits hat sich seit der messbaren Klimaerwärmung in den 1990er Jahren im Bereich der unteren alpinen Stufe im Bernina-Gebiet eine deutliche Zunahme der Arten, teilweise eine Verdopplung bis Verdreifachung, herausgestellt (Walter et al. 2005). Es sind aber eher „Allerweltpflanzen“ aus den tieferen Lagen, die

profitieren und die an Kälte angepassten Pflanzen verdrängen. Gletscherhahnenfuß (*Ranunculus glacialis*) und Stängelloses Leimkraut (*Silene acaulis*) scheinen zu den Verlierern zu gehören, die jetzt schon weiter oben als früher gefunden werden und irgendwann nicht weiter ausweichen können (Pauli et al. 2007). Beide Arten haben allerdings schon Wanderungen erfolgreich gemeistert: Sie gehören zu den Arten, die während der Vergletscherung in den Kaltzeiten den Alpenraum verlassen haben und am Ende der letzten Kaltzeit nicht nur diesen „zurückerobert“ haben, sondern auch in den arktischen Raum gewandert sind (arktisch-alpine Disjunktion, s.o.).

Andere Pflanzen hingegen wandern bergab, wie in den Gebirgen Nordkaliforniens belegt. Der Grund liegt in den zeitgleich angestiegenen Niederschlägen. So wurde das Klima in Nordkalifornien im untersuchten Zeitraum nicht nur um 0,6 °C wärmer, es regnete auch mehr. Für die Verbreitung der Pflanzenarten spielt neben der Temperatur der Wasserkreislauf oft eine noch größere Rolle (Crimmins et al. 2011). Da auch in vielen Regionen Europas in den vergangenen Jahren neben steigenden Temperaturen auch steigende Niederschlagsmengen gemessen wurden, kann man vermuten, dass auch hier Gewächse in noch wärmere Gebiete wandern könnten.

Für Europa wird angenommen, dass sich die Vegetationszonen in den nächsten Jahrzehnten um mehrere 100 km nordwärts verschieben werden. In einem modellbasierten Ansatz wurden nun für 140 europäische Pflanzenarten die Migrationsraten vorhergesagt. Diese lagen teilweise deutlich über den Raten, die für die nachkaltzeitliche Besiedlung Mitteleuropas nötig gewesen wären, aber deutlich unter den Migrationsraten, die als erforderlich angenommen werden, um mit dem Klimawandel Schritt zu halten. Den meisten Pflanzenarten wird somit prognostiziert, dass sie nicht in der Lage sind, ihr potentiell, nach Norden verschobenes Areal komplett auszufüllen (Cunze et al. 2013).

Was diese Modelle aber nicht berücksichtigen (können) – den Zufall. Und Zufall spielt, wie besonders auch im Falle der Weiteststreckenausbreitung gezeigt wurde, bei der Wanderung der Diasporen eine wichtige Rolle. Arten erobern Areale, indem sie wandern. Wie schnell und auf welchem Wege eine Sippe wandert, hängt von vielen Faktoren ab. Während der Wanderung können sie sich aber auch verändern und in neue Arten differenzieren. Während der Migration, die selber ein Faktor der Evolution ist, kommen auch die anderen Faktoren der Evolution wie Mutation, Rekombination, Isolation und Selektion immer wieder zum Tragen.

**Literatur**

- Brasseur, G.P., Jacob, D. & Schuck-Zöller, S. (eds.) 2017: Klimawandel in Deutschland: Entwicklung, Folgen, Risiken und Perspektiven. – Berlin & Heidelberg: Springer.
- Carlquist, S. 1974: Island Biology. – New York: Columbia Univ. Press.
- Crimmins, S.M., Dobrowski, S.Z., Greenberg, J.A., Abatzoglou, J.T. & Mynsberge, A.R. 2011: Changes in climatic water balance drive downhill shifts in plant species' optimum elevations. – *Science* **331**: 324–327.
- Cunze, S., Heydel, F. & Tackenberg, O. 2013: Are plant species able to keep pace with the rapidly changing climate? – *PLoS ONE* **8**: e67909.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0067909>
- Ehrendorfer, F. 1979: Reproductive biology in island plants. – In: Bramwell, D. (ed.), *Plants and Islands*. 293 – 306. – London: Academic Press.
- Emig, W., Hauck, I. & Leins, P. 1999: Experimentelle Untersuchungen zur Samenausbreitung von *Eranthis hyemalis* (L.) Salisb. (Ranunculaceae). – *Bull. Geobot. Inst. ETH* **65**: 29–41.
- Essl, F. & Rabitsch, W. (eds.) 2013: Biodiversität und Klimawandel. Auswirkungen und Handlungsoptionen für den Naturschutz in Mitteleuropa. – Berlin & Heidelberg: Springer Spektrum.
- Gomes, V.G.N., Quirino, Z.G.M. & Machado, I.C. 2014: Pollination and seed dispersal of *Melocactus ernestii* Vaupel subsp. *ernestii* (Cactaceae) by lizards: an example of double mutualism. – *Plant Biol.* **16**: 315–322.
- Gottsberger, G. 1978: Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaitá, Amazonia. – *Biotropica* **10**: 170–183.
- Horn, M. H., Correa, S.B., Parolin, P., Pollux, B.J.A., Anderson, J.T., Lucas, C., Widmann, P., Tjiu, A., Galetti, M. & Goulding, M. 2011: Seed dispersal by fishes in tropical and temperate fresh waters: the growing evidence. – *Acta Oecologica* **37**: 561–577.
- Leibundgut, H. 1983: *Der Wald. Eine Lebensgemeinschaft*. 3., erweiterte Aufl. – Frauenfeld & Stuttgart: Verlag Huber.
- Leins, P. & Erbar, C. 2008: *Blüte und Frucht. Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Phylogenie, Funktion und Ökologie*. – Stuttgart: Schweizerbart.
- Leins, P. & Erbar, C. 2010: *Flower and Fruit. Morphology, Ontogeny, Phylogeny, Function and Ecology*. – Stuttgart: Schweizerbart Science Publisher.
- Leins, P. & Erbar, C. 2017: *Bäume und Sträucher in Herbst und Winter erkennen. Bebilderte Steckbriefe, Wissenswertes zu Namen, Mythologie und Verwendung*. 2. Aufl. – Stuttgart: Schweizerbart.

- Leins, P. & Erbar, C. 2018: Bäume und Sträucher in Frühjahr und Sommer erkennen. Bebilderte Steckbriefe und allerlei Begleitgeschichten aus Biologie, Mythologie und Verwendbarkeit. – Stuttgart: Schweizerbart.
- Leins, P., Fligge, K. & Erbar, C. 2018: Silique valves as sails in anemochory of *Lunaria* (Brassicaceae). – *Plant Biol.* **20**: 238–243.
- Midgley, J.J., White, J.D., Johnson, S.D., & Bronner, G.N. 2015: Faecal mimicry by seeds ensures dispersal by dung beetles. – *Nature Plants* **1**: 15141.
- Milton, S.J. 1992: Plants eaten and dispersed by adult leopard tortoises *Geochelone pardalis* (Reptilia: Chelonii) in the southern Karoo. – *S. Afr. J. Zool.* **27**: 45–49.
- Mookerjee, S. 1946: Mango fruit – on the menu of the common python (*Python molurus*). – *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* **46**: 733.
- Nehring, S., Kowarik, I., Rabitsch, W. & Essl, F. 2013: Naturschutzfachliche Invasivitätsbewertungen für in Deutschland wild lebende gebietsfremde Gefäßpflanzen. – *BfN-Skripten* **352**: 1–202.
- Pauli, H., Gottfried, M., Reiter, K., Klettner, C. & Grabherr, G. 2007: Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994–2004) at the GLORIA master site Schrankogel, Tyrol, Austria. – *Global Change Biology* **13**: 147–156.
- Pellmyr, O. 1985: Yellow jackets disperse *Vancouveria* seeds (Berberidaceae). – *Madroño* **32**: 56.
- Platt, S.G., Elsey, R.M., Liu, H., Rainwater, T.R., Nifong, J.C., Rosenblatt, A.E., Heithaus, M.R. & Mazzotti, F. J. 2013: Frugivory and seed dispersal by crocodylians: an overlooked form of saurochory? – *J. Zool.* **291**: 87–99.
- Pohland, G. & Mullen, P. 2005: UV-Sehen und UV-Reflexionen bei Vögeln. Farben aus der Vogelperspektive. – *BIUZ* **35**: 125–133.
- Sack P. 2003: Ausbreitungsbiologische Experimente an Arten der Subtribus Prunellinae (*Prunella* L. und *Cleonia* L.; Lamiaceae). – *Bibl. Bot.* **156**: 1–121.
- Schuster, C., Estrella, N. & Menzel, A. 2014: Shifting and extension of phenological periods with increasing temperature along altitudinal transects in southern Bavaria. – *Plant Biol.* **16**: 332–344.
- Valido, A. & Olesen, J.M. 2007: The importance of lizards as frugivores and seed dispersers. – In: Dennis, A.J. (ed.), *Seed Dispersal: Theory and its Applications in a Changing World*. 124–147. – Wallingford: CAB International.
- Walter, H. & Straka, H. 1970: *Arealkunde*. 2. Aufl. – Stuttgart: Ulmer.

## Über die Autoren

Prof. Dr. **Claudia Erbar** wurde nach ihrem Biologie- und Chemiestudium, das sie mit dem 1. Staatsexamen in beiden Fächern abschloss, an der Universität Bonn zum Dr. rer.nat. promoviert. Für ihre Staatsexamensarbeit erhielt sie den Preis der Konrad-Adenauer-Stiftung für Studierende der Botanik. Seit 1983 ist sie Wissenschaftliche Mitarbeiterin an der Universität Heidelberg. Nach der Habilitation im Fach Botanik 1993 hat sie seit 2000 eine apl. Professur und ist heute Forschungsgruppenleiterin für das Gebiet „Blütenbiologie und Evolution“ am Centre for Organismal Studies (COS) Heidelberg. Ihre Forschungsschwerpunkte liegen in den Bereichen der Blütenentwicklungsgeschichte vor dem Hintergrund morphologisch-funktioneller Fragestellungen, Blütenökologie (Blütenfunktionen bei Bestäubung und Befruchtung und der Interaktion mit Insekten) und Verwandtschaft und Evolution der Blütenpflanzen. In der Lehre vertritt sie auch die Pflanzengeographie.

Prof. Dr. **Peter Leins** studierte Biologie, Chemie und Philosophie an den Universitäten Tübingen, Freiburg und München. In München wurde er zum Dr. rer.nat. promoviert. Anschließend war er Assistent, später Oberassistent, am Institut für Systematische Botanik bei Prof. Dr. Hermann Merxmüller. Zwischendurch erlernte er die Methodik der Pollenkunde bei Prof. Dr. Gunnar Erdtman in Stockholm. Er habilitierte sich im Fach Botanik mit einer pollensystematischen Forschungsarbeit an einer Compositengruppe. Danach erhielt er einen Ruf auf eine Professur am Botanischen Institut der Universität Bonn. Drei weitere Rufe folgten: FU Berlin, Uni Heidelberg, Uni Kiel (FU Berlin und Uni Kiel nicht angenommen). An der Universität Heidelberg war er Direktor des Instituts für Systematische Botanik und Pflanzengeographie und des Botanischen Gartens (später Abteilung Biodiversität und Pflanzensystematik des neu gegründeten Heidelberger Instituts für Pflanzenwissenschaften). Seit 2002 ist er im forschenden und lehrenden „Ruhestand“. Seine Forschungsschwerpunkte liegen in den Bereichen der Blütenmorphologie und -entwicklungsgeschichte, Blütenökologie, Blütenpflanzen-systematik, Pollenkunde, Ausbreitungsbiologie, Evolutionsbiologie und Biophilosophie.

**Korrespondenz:**

Prof. Dr. Claudia Erbar, Prof. Dr. Peter Leins

Universität Heidelberg

COS-Biodiversität und Pflanzensystematik

Im Neuenheimer Feld 345

69120 Heidelberg

E-Mail: [erle@urz.uni-heidelberg.de](mailto:erle@urz.uni-heidelberg.de)

Homepage Erbar: <https://www.cos.uni-heidelberg.de/index.php/c.erbar?l=>

Homepage Leins: <https://www.cos.uni-heidelberg.de/index.php/p.leins?l=>

# **Wandern und Methode: Thoreaus Essay „Walking“ (1862) im Lichte Gadamers**

DIETER SCHULZ

Anglistisches Seminar der Universität Heidelberg

## **Zusammenfassung**

Die aristotelische Philosophenschule der „Peripatetiker“ (nach „peripatos“ – Wandelhalle), unser Reden von „Gedankengängen“, „Methoden“ („hodos“ – Weg) und „Erfahrung“, das chinesische „Dao“ (Weg, Straße): Allenthalben stoßen wir auf Spuren einer Intuition, die Denken mit physischer Bewegung verknüpft. Auf sehr verschiedene und letztlich doch verwandte Weise haben der amerikanische Essayist und Naturforscher Henry David Thoreau (1817–62) und Hans-Georg Gadamer (1900–2002), der Grandseigneur der philosophischen Hermeneutik in Deutschland, die Vorstellung vom Denken als Fortbewegung auf einem Weg formuliert. Thoreau knüpft dabei an die seit dem 18. Jahrhundert populäre Tradition des literarischen Spaziergangs an, während Gadamer sich kritisch mit dem Methodenbegriff der neuzeitlichen Wissenschaften auseinandersetzt. Beide plädieren für einen anti-positivistischen, hermeneutischen Begriff von Erfahrung und Wissen, der in jüngster Zeit in der Selbstreflexion der Wissenschaften beträchtlich an Boden gewonnen hat. Dabei setzt Thoreaus ‚Lesen mit den Füßen‘ einen besonders aktuellen, auf die ‚somatische Wende‘ in Linguistik, Philosophie und Psychologie vorausweisenden Akzent.

Gehen und Denken stehen in einem ununterbrochenen Vertrauensverhältnis zueinander [...]. Die Wissenschaft des Gehens und die Wissenschaft des Denkens sind im Grunde genommen eine einzige Wissenschaft. [Thomas Bernhard. *Gehen*]<sup>1</sup>

## 1 Einführung: Thoreau und Gadamer – Wandern und Denken

Im vergangenen Jahr wurde der 200. Geburtstag Henry David Thoreaus (1817–62) begangen, eines amerikanischen Schriftstellers, dessen weltweiter Ruhm vor allem auf zwei Werken beruht. Der Titel des einen, seines Essays „Civil Disobedience“ (1849), wurde schon gegen Ende des 19. Jahrhunderts zum Schlagwort von Protest- und Bürgerrechtsbewegungen; er hat die englischen Fabianer ebenso inspiriert wie Mahatma Gandhi in Südafrika und Indien, die französische Résistance ebenso wie später Martin Luther King und Nelson Mandela in den 1950er und 60er Jahren, und schließlich in neuester Zeit Bewegungen wie Occupy Wall Street und die gegen die Deportationspolitik der US-Regierung protestierenden Sanctuary Cities.

Zum anderen beruht Thoreaus internationale Resonanz auf *Walden, or Life in the Woods* (1854), dem Bericht des Autors über ein Experiment: Im Frühjahr 1845 hatte er sich eine Hütte im Wald gebaut, am Ufer des Walden Pond, eines kleinen Sees etwa drei km von Concord (Massachusetts) entfernt. Dort hatte er 2 Jahre, 2 Monate und 2 Tage gewohnt, relativ abgeschieden, einfach, naturnah, um nichts weniger herauszufinden als den Sinn des Lebens. Nach mäßiger Anerkennung im 19. Jahrhundert ist *Walden* im 20. Jahrhundert in den Kanon amerikanischer Meisterwerke aufgerückt. Über die Literatur im engeren Sinne hinaus wurde es bekannt durch B.F. Skinners *Walden Two* (1948), eine behavioristische Utopie, die ihrerseits in das Programm einer bis heute existierenden Kommune einging. Seit den 1960er Jahren besitzt Thoreaus Buch Kultstatus. Die Hütte am Walden Pond ist zur Chiffre für Ökos, Alternative und Aussteiger geworden, von den militanten

---

<sup>1</sup> Bernhard 1971. 86. – Von Teil 5 abgesehen, sind Belege im Folgenden fast durchweg auf Quellenangaben zu Zitaten beschränkt. Weitere Verweise und Belege finden sich in meiner kürzlich erschienenen und im Literaturverzeichnis aufgeführten Thoreau-Monographie (bes. Kap. 7). – Von der gegenwärtigen Konjunktur des Themas zeugen Anthologien wie Knecht/Stolzenberger 2010; Grober 2011; Trojanow/Urban 2015. – Zum weiteren, hier nur gestreiften Umfeld des Themas gehört die junge Disziplin der *mobility studies*. Einen Überblick dazu bieten Adey u. a. 2014 und Benesch 2013. – ‚Gehen‘, ‚Wandern‘ und ‚Spaziergang‘ erscheinen für unseren Zweck austauschbar und werden entsprechend variiert.



*tree huggers* Kaliforniens über die moderateren *wise use*-Ökologen im Sinne eines Wendell Berry und die *Tiny House*-Bewegung bis hin zur selbstzerstörerischen Zivilisationsflucht eines Christopher McCandless in Jon Krakauer/Sean Penns *Into the Wild*. Eine kuriose Blüte hat der Thoreau-Kult auf dem deutschen Zeitschriftenmarkt getrieben; das seit 2015 erscheinende Lifestyle-Magazin *Walden* gibt Tipps, wie ‚Mann‘ das Abenteuer der Wildnis gleichsam vor der Haustür erleben kann, seine Leser „leben vorwiegend in der Stadt, telefonieren mit Apple, lesen *Monocle*, fahren *DriveNow* und *Golf Variant* für den Wochenendausflug, tragen *RedwingBoots* und *3Sixteen-Jeans*“ (*Walden* 2015ff.).

Zu den bekanntesten Thoreau-Zitaten aber gehört ein Satz aus Thoreaus posthum (1862) veröffentlichtem Essay „Walking“: „In Wildness is the preservation of the World“ (202).<sup>2</sup> Er steht an den Eingängen jedes Nationalparks in den USA, als Motto, zugleich als Erinnerung an die herausragende Rolle, die Thoreaus *nature writing* für die Entwicklung eines ökologischen Bewusstseins und der Naturschutzbewegung gespielt hat. Als Ganzes ist der Essay freilich außerhalb der Thoreau-Forschung weniger bekannt. Dabei nimmt er eine zentrale Stellung in seinem Oeuvre ein, liefert er doch nichts weniger als die höchst anspruchsvolle Entfaltung einer erkenntnistheoretischen Position, die im Spannungsfeld von Natur- und Geisteswissenschaften ein hohes Maß an Dignität und Aktualität besitzt. „Walking“ wurde 1863 zusammen mit anderen Natur-Essays Thoreaus in einem Band mit dem Titel *Excursions* wiederabgedruckt. Beide Titel verweisen auf die Gattung des literarisch-philosophischen Spaziergangs, der ihrerseits eine schon in der Antike empfundene und in der Sprache selbst eingefangene Verwandtschaft von Gehen und Denken zugrunde liegt. Die Schüler des Aristoteles philosophierten in der Wandelhalle, dem *Peripatos* des Lykeions; man bezeichnet sie und ihre Schule bis heute als *Peripatetiker*. Im Deutschen sprechen wir vom „Gedankengang“, Kernbegriffe der Philosophie wie *Methode* und *Erfahrung* enthalten das Bild des Weges. Von *Methode* wird ausführlich die Rede sein, zur *Erfahrung* sei aus Martin Heideggers *Unterwegs* [!] zur *Sprache* zitiert: „Etwas erfahren heißt: unterwegs, auf einem Weg, etwas erlangen“ (Heidegger 2001. 177).

Eine besondere Intensität gewinnt die Engführung von Denken und Gehen im Zeichen der Aufklärung und der Romantik. In den Figuren des *promeneur* bei Diderot und Rousseau, des Wanderers und Spaziergängers bei Schiller, Goethe und

---

<sup>2</sup> Thoreau 2007. *Excursions*. Soweit nicht anders vermerkt, beziehen sich im Folgenden alle Seitenangaben in Klammern auf diesen Band.

Wordsworth kristallisiert sich ein Programm, das dem klassischen, auf Begrifflichkeit und Systematik verpflichteten Denken einen gezielt un-, ja antisystematischen Stil entgegensetzt. Die 'Gedankengebäude' der klassischen Philosophie werden durch eine neue Offenheit in Frage gestellt. Wandern bildet das physische Korrelat einer geistigen Beweglichkeit, die dogmatischen Verfestigungen ebenso wie systematischer Konsequenz eine Absage erteilt. Etwa hundert Jahre nach Diderot wird Friedrich Nietzsche diesen Impuls in *Menschliches, Allzumenschliches* (1878/86) zur heroischen Figur des unbehausten, heimatlosen Denkers stilisieren: „Wer nur einigermaßen zur Freiheit der Vernunft gekommen ist, kann sich auf Erden nicht anders fühlen, denn als Wanderer“ (Nietzsche 1967. Nr. 638).

Wanderungen bzw. Ausflüge bestimmen nicht nur die Thematik, sondern auch die Form einer ganzen Reihe von Werken in Thoreaus Oeuvre, aber im Unterschied etwa zu seinem ersten Buch, *A Week on the Concord and Merrimack Rivers*, oder Essays wie „A Winter Walk“ und „A Walk to Wachussetts“, die durch einen einzelnen Ausflug strukturiert sind, bietet „Walking“ einen Metadiskurs über die *Kunst* des Gehens, darin vergleichbar Karl Gottlob Schelles *Die Spatziergänge oder die Kunst spazierenzugehen* (1802). Soweit Thoreau an Vorbilder anknüpft, wird man freilich eher an William Hazlitts ungemein populären Essay „On Going a Journey“ (1822) denken, den noch Robert Louis Stevenson als Pflichtlektüre für jeden bezeichnet, der an der Kunst des Wanderns interessiert sei. Stevensons eigener Beitrag zum Genre, „Walking Tours“ (1876), wurde 1923 von Waldo Browne zusammen mit den Essays von Hazlitt und Thoreau (sowie einem glänzenden Essay von John Burroughs) in einem Sammelband mit dem bezeichnenden Titel *Joys of the Road: A Little Anthology in Praise of Walking* nachgedruckt.

Mit der aufklärerisch-romantischen Tradition philosophischen Wanderns teilt Thoreaus Essay den Gestus eines anti-systematischen, auf Bewegung und Offenheit verpflichteten Denkens, Thoreau setzt jedoch insofern eigene und gewichtige Akzente, als er nicht nur die Zwänge von Dogmen und Systemen im Allgemeinen aufbricht, sondern darüber hinaus gezielt das zeitgenössische Wissenschaftsideal in Frage stellt. Ich will versuchen, die kritische Stoßkraft von Thoreaus Essay herauszuarbeiten, indem ich ihn auf Gadammers *Wahrheit und Methode* beziehe. Im Zentrum steht dabei der Begriff der Methode. Thesenhaft zugespitzt kann man sagen, dass beide, Thoreau indirekt, Gadamer direkt, auf ihre je eigene Art den ursprünglichen Sinn des griechischen Wortes wiederzugewinnen suchen.

Griechisch *methodos* ist ein Kompositum, das sich aus dem Substantiv *hodos* (‚Weg‘) und der Präposition *meta* (‚nach‘, ‚mit‘) zusammensetzt. Ursprünglich meint *Methode* also: ‚etwas folgen‘, ‚etwas auf seinem Weg begleiten‘. In diesem

Sinne wird das Wort von Parmenides und anderen Vorsokratikern verwendet. Dabei geht es um nicht mehr und nicht weniger als das Problem der Erkenntnis, um das Verhältnis von Denken und Sein. Gadamer zufolge setzt der altgriechische Methodenbegriff die Einheit von Denken und Sein voraus; beide gehören zusammen. Diese Vorstellung steht in krassem Gegensatz zu dem meist von Bacon und Descartes hergeleiteten Wissenschaftsbegriff. *Methode* zielt im 19. Jahrhundert in erster Linie auf ein Ideal von Objektivität, das einen autonomen, von seinem Gegenstand getrennten Intellekt (Descartes' *res cogitans*) zur Geltung bringt. Erkenntnis hängt wesentlich von der Distanz, nicht von der Nähe des Subjekts zum Gegenstand ab.

Vor diesem Hintergrund erweisen sich die Werke Thoreaus und Gadamers als parallele Versuche, den altgriechischen Methodenbegriff wiederzugewinnen und gegen den modern-positivistischen ins Feld zu führen. Thoreaus „Walking“ führt eine ‚Methode‘ vor, die es möglich macht, sich den Dingen auf ihrem Weg zuzugesellen. Wenn ein solcher Ansatz einerseits an vorsokratische Positionen erinnert, so nimmt er andererseits Heideggers Kritik der „Seinsvergessenheit“ westlicher Metaphysik und Wissenschaft vorweg. Gadamers Philosophieren wiederum gibt der Heideggerschen Kritik eine hermeneutische Wende, indem es den Menschen als ein Wesen begreift, das sich in ständigem Dialog mit seiner Umgebung verwicklicht. Wenn für Gadamer diese Umgebung als Dialogpartner in erster Linie durch die kulturelle Tradition und den Mitmenschen konstituiert wird, so ermuntert uns Thoreau, das hermeneutische Prinzip auf den Umgang mit der Natur auszudehnen.

## 2 Der Wanderer als Held: Thoreaus „Walking“

In den ersten Absätzen von „Walking“ entwirft Thoreau den Wanderer als einen Abenteurer von der Statur der mittelalterlichen Kreuzritter oder der Jünger Christi, die Vater und Mutter und Familie zurückließen, um ihrer Berufung zu folgen. Die ideale Wanderung gleicht einem Kreuzzug: „a sort of crusade [...] to go forth and reconquer this holy land from the hands of the Infidels“ (185). Laufen solche überzogenen Ansprüche nicht dem in der einschlägigen Literatur immer wieder beschworenen Geist des Spaziergangs als einer Form der Entspannung zuwider? Warum führt Thoreau, wie es scheint, genau jenen Stress wieder ein, den man doch in der freien Natur gerade hinter sich lassen sollte? Oder sollte die Stilisierung ins Heroische in erster Linie ein rhetorischer Kraftakt sein? Beispiele für Hyperbolik und Burleske finden sich in Thoreaus Werken zuhauf; immerhin wird der Leser im ersten Absatz gewarnt, er müsse sich auf „an extreme statement“ gefasst machen.

Doch wenn „Walking“ eine extreme These vertritt, so entspricht die Ankündigung der ganz und gar ungewöhnlichen Art von Gehen, die der Essay propagiert. Dazu gehört zunächst und vor allem die Bereitschaft zum kompromisslosen Aufbruch, zur Trennung von „all worldly engagements“, von allen „antiquated and house-bred notions“ (187, 188). Die größte Schwierigkeit des Aufbruchs und zugleich die wichtigste Voraussetzung für einen geglückten Spaziergang liegt im Kopf. Die bloße Fortbewegung im Raum garantiert keinen wahren Aufbruch; der Geist muss eins sein mit dem Körper:

Of course it is of no use to direct our steps to the woods, if they do not carry us thither. I am alarmed when it happens that I have walked a mile into the woods bodily, without getting there in spirit. [...] But it sometimes happens that I cannot easily shake off the village. The thought of some work will run in my head and I am not where my body is – I am out of my senses. In my walks I would fain return to my senses. What business have I in the woods, if I am thinking of something out of the woods? [190]

Thoreaus Überlegungen kreisen zentral um die Vorstellung einer ‚Rückkehr zu den Sinnen‘. Der Gedanke impliziert zunächst, dass der Zustand vor dem Aufbruch zur Wanderung – der gesellschaftliche Zustand – einer der Selbstentfremdung, wenn nicht gar der Geisteskrankheit, des ‚Von-Sinnen-Seins‘ sei („I am out of my senses“). Des Weiteren wird deutlich, dass Gehen im emphatischen Sinne nicht nur einen Aufbruch, sondern zugleich auch eine Rückkehr anstrebt: Die Stadt mit allen dazugehörigen Vorstellungen hinter sich zu lassen, ermöglicht eine ‚Heimkehr‘ zu den Sinnen, zum Körper. Insofern stellt sie eine Form von Geselligkeit dar; der Geist ‚begleitet‘ den Körper. Zugleich öffnet sich das Ich zur Natur hin, insbesondere zur wilden Natur. Denn im Wilden findet der Körper sein Pendant, und soweit beide sich berühren, praktizieren wir eine ‚Methode‘, die Körper und Geist zu heilen vermag.

Statt die genannten Aspekte einzeln abzuhandeln, greife ich einen Gedanken auf, der gleichsam quer zu ihnen liegt und sie miteinander verknüpft. Ein herausragendes Merkmal des philosophischen und literarischen Gehens ist sein Gelegenheitscharakter, seine *occasionality*: das Maß, in dem das Ich nicht von eigenen Absichten gesteuert wird, sondern sich den wechselnden Impulsen und Reizen seiner Umgebung überlässt. Diese Reize wirken gleichermaßen auf Körper und Geist. Thoreau verwendet „occasion“ immer wieder – obgleich nicht in „Walking“ – im Sinne eines gebieterischen Impulses (vgl. *Walden*, Thoreau 1971).

112, 134). Das Wort enthält ein Element des Unvorhersehbaren, von etwas, das uns ‘zufällt’ in der doppelten Weise, dass wir es einerseits nicht kontrollieren können, es uns andererseits jedoch bedeutsam ‘zukommt’. Der literarische Spaziergang ist „Gelegenheitsdichtung“ im Sinne einer Literatur, die, wie Goethe gegenüber Eckermann (18.9.1823) formuliert „durch die Wirklichkeit angeregt“ ist und „darin Grund und Boden“ hat.

Auf der elementarsten Ebene wirkt das Prinzip der Okkasionalität in der Tätigkeit des Gehens selbst. In „The Exhilarations of the Road“ (1875), einem zum Teil von Thoreau angeregten Essay, bemerkt John Burroughs: „Man takes root at his feet, and at best he is no more than a potted plant in his house or carriage till he has established communication with the soil by the loving and magnetic touch of his soles to it“ (Burroughs 1923. 99). Die Berührung des Bodens durch die Füße stellt eine metonymische Verbindung her, die den Gehenden zugleich ‘gründiert’ und stimuliert, ihn aus dem Solipsismus führt und ihn daran erinnert, dass da etwas außerhalb seiner selbst ist, auf das er sich verlassen kann. Im „Bean-Field“-Kapitel von *Walden* entfaltet Thoreau diesen (in „Walking“ nur angedeuteten) Gedanken, indem er sich mit Antaios vergleicht, dem Titanen der griechischen Mythologie, der unbesiegbar war, solange er Kontakt mit seiner Mutter Gaia, der Erde, hatte.

Ein weiteres Moment der *occasionality* rührt von der Einbettung des Gehens in die natürlichen Rhythmen der Zeit. Eine Wanderung dient nicht in erster Linie der Gesundheit und körperlichen Ertüchtigung, vielmehr ist sie „the enterprise and adventure of the day“ (189). Der konkrete Tag mit seiner zeitlichen Erstreckung, seinem besonderen Wetter und nicht zuletzt seiner einzigartigen Stimmung, macht sie zur ‚ephemerer‘ Erfahrung im emphatischen Wortsinn; die Wanderung ebenso wie ihre literarische Verarbeitung sind sein Produkt. Damit nähert sich der Wander-Essay der ephemeren Gattung *par excellence*, dem Tagebuch.

Neben dem Zeitfaktor wird der Spaziergang, wie die Herkunft des deutschen Wortes signalisiert (von lat. *spatium*), durch den geographischen Raum, die Wahl der Lokalität, bestimmt. In einer längeren Reflexion unterstreicht Thoreau die Schwierigkeit, den rechten Weg einzuschlagen. Oft verweilt er eine Weile ratlos, bis er sich schließlich einem Impuls überlässt, der ebenso sehr von außen wie von innen kommt: „I believe that there is a subtle magnetism in Nature, which, if we unconsciously yield to it, will direct us aright“ (195). Wenn er der ‘Kompassnadel’ der Natur folgt, so stellt er fest, dass diese nach einigem Schwanken stets „between west and south-southwest“ zur Ruhe kommt. Bereits der Aufbruch zum Wandern wird durch Kräfte motiviert, die auf einen Einklang des Ich mit äußeren Anstößen

verweisen. Das Ich befließt sich einer 'Methode' in dem Sinne, dass es sich den Dingen auf ihrem Weg zugesellt, statt sie seiner Kontrolle zu unterwerfen.

Die Kernvoraussetzung für das Gelingen solchen Zusammenspiels ist Offenheit. Zunächst muss der Kopf, wie vermerkt, vom „village“ und den damit verbundenen „house-bred notions“ befreit werden. Das aber ist nur der Anfang. Ziel des Gehens ist eine Öffnung des Geistes im alleremphatischsten Sinne, ein Verzicht auf gewohntes Denken und Fühlen, um Wirklichkeit als das ganz Andere zu erfahren; oder in Thoreaus Diktion: als den Westen, den er bald darauf gleichsetzt mit „the Wild“. Da ist etwas jenseits unserer selbst, das uns gerade deshalb lockt und reizt, weil es sich unserer Kontrolle entzieht. Die Universalität dieser Kraft sieht Thoreau unter anderem in der Westwanderung der Zivilisation, in jener „westward tendency“ (198), die keiner stärker gefühlt habe als Columbus. Befriedigt stellt er fest, dass seine eigene Kompassnadel mit der „prevailing tendency“ seiner Landsleute – der Westexpansion der USA, der letzten Phase in der Westwanderung der Zivilisation, die ihrerseits dem Lauf der Sonne folge – übereinstimmt: „I must walk toward Oregon, and not toward Europe. And that way the nation is moving“ (196).

Heutige Leser neigen dazu, solche Passagen unter Ideologieverdacht zu stellen, klingen sie doch wie eine Billigung der Manifest Destiny-Propaganda, mit der die Vertreibung der Indianer ebenso wie der Expansionskrieg gegen Mexiko legitimiert wurden, und das von einem Autor, der sich als entschiedener Gegner des Mexican War profiliert hatte. In der Tat scheint Thoreau zumindest zeitweise die Erregung der Westexpansion geteilt zu haben. Dabei darf jedoch nicht der entscheidende nächste Schritt des Gedankengangs übersehen werden, die Gleichsetzung des Westens mit dem Wilden als einer Sphäre, die eben nicht für Kolonisation zur Verfügung steht: „The West of which I speak is but another name for the Wild; and what I have been preparing to say is, that in Wildness is the preservation of the World“ (202). Wildheit steht für jenes Andere, das sich menschlichem Zugriff verweigert. Damit distanziert sich Thoreau vom *frontier*-Mythos, der ja gerade darauf abzielt, Wildnis verfügbar zu machen und auszubeuten. Der Wert von Wäldern und Sümpfen liegt in ihrer relativen Unberührtheit: Das Leben, das sich dort abspielt, entzieht sich menschlichen Projekten, wir sollten es schützen, aber nicht einmal versuchen, es in unsere Planungen einzubauen. An die Stelle des Pioniers setzt Thoreau als heroische Identifikationsfigur den „moss-trooper“ (217), den marodierenden Grenzgänger und Schmuggler, der sich im unwegsamen Gelände zwischen England und Schottland umhertrieb. Ein größerer Gegensatz zum Helden der *frontier* ist schwer vorzustellen.

### 3 Vom Wandern zur Methode: Thoreau und Gadamer

Thoreaus Held ist ein Grenzgänger, kein Pionier. Welche Rolle spielt eine solche Figur im Blick auf das zentrale Anliegen von „Walking“, die Öffnung des Geistes und damit die Möglichkeit von Erfahrung? Kontakt mit dem Wilden meint eine dynamische Beziehung zwischen Bewusstsein und Wirklichkeit, eine Beziehung, in der das Subjekt sowohl das Anderssein, ja die Fremdheit der Natur, wie auch sein inniges Band mit ihr anerkennt. Das Wilde, das uns in der Natur begegnet, ist ein Reflex des Wilden, Unerforschten in uns selbst. Beide wollen geachtet werden, beide enthalten unerschöpfliche Ressourcen; sie sind unser eigentliches Leben. Und dieser Lebensquell wird nicht durch ‚Wissen‘ erschlossen: „The highest that we can attain to is not Knowledge, but Sympathy with Intelligence“ (215). Zur Bekräftigung seiner These zitiert er auf Griechisch ein chaldäisches Orakel, das er folgendermaßen übersetzt: „You will not perceive that, as perceiving a particular thing.“

Das Verb *noein* (‚wahrnehmen‘, ‚erkennen‘) im griechischen Original verweist auf das Substantiv *nous*, das meist mit „Geist“ oder „Intellekt“ übersetzt wird. An Heidegger anknüpfend hat Gadamer daran erinnert, dass *nous* etymologisch wohl von der Witterung des Tieres kommt, der plötzlichen Wahrnehmung, dass da etwas ist, ohne dass im Augenblick ersichtlich wäre, um was genau – ein Beutetier? ein Feind? – es sich handeln könnte. Gadamer bezieht die Vorstellung vom *nous* als der unspezifischen Wahrnehmung von etwas außerhalb des Ich auf die Entdeckung des Seins im Denken der Vorsokratiker, insbesondere bei Parmenides. Vor Parmenides verweist *sein* stets auf das Vorhandensein *bestimmter* Dinge. Der große Durchbruch der griechischen Philosophie vor Platon beruht auf der Einsicht, dass die Existenz der einzelnen Objekte die erstaunliche Möglichkeit von Sein überhaupt voraussetzt, das Wunder, dass Sein ist und nicht Nichts. Sein wiederum setzt auf Seiten des Menschen die nicht minder erstaunliche Fähigkeit zur Wahrnehmung von etwas voraus, das außer uns liegt. So sind Sein und Erkenntnis zwar nicht identisch, aber sie gehören zusammen (Gadamer 1996. 143f., 151). Diese Einsicht wiederzugewinnen und zu operationalisieren ist ein zentrales Anliegen von Gadammers Hauptwerk, *Wahrheit und Methode* (1960).

Zu den Grundannahmen der neuzeitlichen Philosophie gehört der Gedanke, dass authentisches Wissen auf Erfahrung und nicht auf Autorität und Dogma gründet. Die von Francis Bacon als Schlüssel zu wahrer Erkenntnis entwickelte induktive Methode nimmt ihren Ausgang von sorgfältiger und geduldiger Beobachtung der Natur, verifiziert ihre Befunde durch Experimente und gelangt endlich zu – im

Idealfall mathematisch formulierbaren – Schlüssen über allgemeine Gesetze, die dem Naturgeschehen zugrunde liegen. Diese Erkenntnis wiederum ermöglicht uns Kontrolle über die Natur. Denn das ist das eigentliche Ziel der Forschung. Das *Novum Organum* (1620), so verheißen die Überschriften, handelt „de interpretatione naturae, et [Book I] /sive [Book II] de regno hominis“, d. h. Wissen dient letztlich der Herrschaft über die Natur, dem „kingdom of man“ (Bacon 2004. 64/65, 200/201).

Damit liefert Bacon das theoretische Rüstzeug für den Empirismus, die philosophische Basis der Naturwissenschaften. Zu seinen bleibenden, auch für die Hermeneutik wichtigen Verdiensten gehört die Warnung vor der *anticipatio*, der voreiligen Verallgemeinerung. Der Weg von Unwissen zu Erkenntnis erfolgt vielmehr *gradatim*, „schrittweise“, und dieser Weg ist mühsam und voller Hindernisse. Zu den Haupthindernissen gehören die ‚Idole‘, die Vorurteile, die in der menschlichen Natur (*idola tribus*), individuellen Neigungen (*idola specus*), der zwischenmenschlichen Kommunikation (*idola fori*) und schließlich in der Dogmatik philosophischer Schulen (*idola theatri*) ihre Ursache haben. Sie lassen uns vorschnell urteilen, sie hindern uns daran, einen Gegenstand sorgfältig, geduldig und genau zu untersuchen.

Bacons großes und auch von Gadamer gewürdigtes Verdienst liegt in der Betonung auf dem Prozesscharakter der Erfahrung und seiner Einsicht in die Schwierigkeiten, die Erfahrung behindern oder zunichte machen. Zugleich bringt er sich um die Früchte, die eine solche Einsicht auch für die Wissenschaften tragen könnte, indem der gleichsam das Kind mit dem Bade ausschüttet und neue dogmatische Festlegungen in die Welt setzt. Warum setzt er Wissen mit Herrschaft gleich? Wieso sollten die Gesetze der Natur im Idealfall mathematisch formulierbar sein? Zwar wollte Bacon selbst kein System entwerfen, sondern einen Weg aufzeigen, aber was in der frühen Neuzeit als Befreiung von Autoritäten einerseits, wilden Spekulationen über die Natur andererseits begann, entwickelte sich im 19. Jahrhundert zu einem neuen Dogmatismus, einer reduktionistischen Sicht, die den von Bacon gewiesenen Weg erheblich verengt, wenn nicht gar blockiert.

Für besonders folgenreich hält Gadamer Bacons fehlende Einsicht in die hermeneutische Struktur von Erfahrung (vgl. Gadamer 1990. 356–362). Die sich bereits bei Bacon abzeichnende Privilegierung quantitativer Verfahren verkennt erstens einen grundsätzlichen Aspekt jeder Erfahrung: dass es sich zunächst um *meine* Erfahrung handelt. Zweitens ignoriert sie die wesensmäßige Negativität von Erfahrung. Damit meint Gadamer (im Anschluss an Aristoteles und Hegel), dass Erfahrung stets etwas außer Kraft setzt, das wir zu wissen glaubten. Mit anderen



Worten: Es gibt keine Erfahrung ohne Erwartung, ohne Vorurteil. Wenn wir etwas durch Erfahrung lernen, werden vorgefasste Meinungen ‚aufgehoben‘ in dem dreifachen Sinn, den Hegel mit dem Begriff verbindet: Sie werden suspendiert, bewahrt und auf eine höhere Ebene gehoben. In der Erfahrung ‚widerfährt‘ uns etwas, wir erleben ein Abenteuer, und je ‚erfahrener‘ wir sind, um so offener werden wir für weitere Abenteuer und die Möglichkeit sein, unsere Erwartungen und Vorurteile erschüttert zu sehen. Eine solche Offenheit setzt aber voraus, dass wir zunächst überhaupt Erwartungen und Vorurteile haben.

Bei allem Respekt vor Bacons Gradualismus und seiner Einsicht in die Kräfte, die Erfahrung erschweren, setzt Gadamer sich somit von dessen Erfahrungsbegriff ab. Er bestimmt Erfahrung hermeneutisch, indem er den Beobachter wieder in seine Rechte einsetzt, einschließlich der ‚Dämonen‘, die Bacon zu exorzieren gedachte: Antizipation und Vorurteil. Gewiss gibt es keine Erkenntnis ohne Geduld und Anstrengung. Aber das unter Berufung auf Bacon entwickelte Objektivitätsideal, das in den Naturwissenschaften des 19. Jahrhunderts axiomatisch wird, verfehlt ironischerweise das Wesen dessen, worauf es sich immer wieder beruft: das Wesen der Erfahrung. Gadamer redet keinem Subjektivismus das Wort, er warnt im Gegenteil vor dem „Zerrspiegel“ der Subjektivität (Gadamer 1990. 281), aber anstelle von – ohnehin vergeblichen – Versuchen, den Beobachter zu eliminieren, verlangt er, ihn in ein dialogisches Konzept zu integrieren. Alle Schlussfolgerungen, zu denen man in einem solchen Prozess kommt, sind notwendigerweise provisorisch, der Dialog kann nur Zwischenergebnisse liefern, aber gerade als provisorische halten sie die Möglichkeit von Erfahrung offen und verhindern einen neuen Dogmatismus.

#### 4 Erfahrung als Abenteuer

„Walking“ gehört zu den anspruchsvollsten Essays Thoreaus, und die Versuchung ist groß, das eine oder andere Interpretationsproblem auf die Entstehung des Werks zurückzuführen. Dies gilt neben den besonders gegen Ende offensichtlichen formalen Brüchen vor allem für die thematische Kombination von zwei so konträren Vorstellungen wie dem Spaziergang und dem Wilden. Kann man wandern, wo Wildnis herrscht? Die europäische Tradition des literarisch-philosophischen Spaziergangs setzt Natur als zumindest teilweise domestizierte ‚Landschaft‘ voraus; je unzugänglicher das Gelände, umso weniger eignet es sich für jene Verbindung von Gehen, Meditation und ästhetischem Genuss, die den Reiz der *promenade* ausmacht.

Doch das thematische Paradoxon, das im Zentrum von „Walking“ steht, kann weder als kompositorisch bedingte Unzulänglichkeit noch als rhetorische Überspitzung abgehakt werden. Bereits die früheste Version des Essays, ein Vortrag mit dem Titel „Walking, or The Wild“ (1851), zwingt die Gegensätze zusammen, und der posthum veröffentlichte Essay *ist* ein Manifest, ein Plädoyer für Wildnis, Wildheit, das Wilde. Die Paradoxie ‚wildes Gehens‘ ergibt sich aus dessen ‚Gelegenheitscharakter‘, aus dem Maß, in dem die Wanderung nicht vom Trachten des Ich bestimmt ist, sondern von „occasion“, von der Offenheit für Überraschungen.

Überraschung gehört zu den Leitmotiven Thoreaus: Überraschung angesichts eines neuen Ausblicks, der Entdeckung bisher unbekannter Pflanzen oder bekannter Pflanzen an unerwarteten Orten, des frühen Blühens von Bäumen, usw. Die größten Überraschungen werden einem zuteil, wenn man sich auf vermeintlich vertrautem Terrain bewegt. In „Autumnal Tints“ („Herbstfarben“) beschreibt er, wie er nach jahrelangen Wanderungen in einer ihm an sich bekannten Gegend erstmals das lilafarbene Grass wahrnimmt und überwältigt ist von seiner Schönheit: „I had walked over those Great Fields so many Augusts, and never yet distinctly recognized these purple companions that I had there. I had brushed against them and trodden on them, forsooth; and now, at last, they, as it were, rose up and blessed me“ (230). Angesichts der Dauerpolemik Thoreaus gegen Routine und Trägheit vergisst man leicht, dass er selbst ein Gewohnheitstier war. Seine Wanderungen und Spaziergänge sind Teil einer täglichen Routine und zugleich eine Strategie, die *als Gewohnheit* Überraschungen möglich macht.

Dabei lassen sich die *habits*, die für Thoreau im Unterschied zu den gesellschaftlich verordneten den Geist auf Neues, also auf Erfahrung vorbereiten, kaum auf einen Nenner bringen. Sie schließen am einen Ende konkrete Erwartungen ein. Während Thoreau im Tagebuch im Anschluss an Wordsworth für eine „relaxed attention“ (Thoreau 1981–. 4:193) plädiert, formuliert er in „Autumnal Tints“ pointiert, man sehe nur das, was einen wirklich interessiert: „A man sees only what concerns him“ (257). Selbst die gezielte Suche nach etwas Bestimmtem kann von Vorteil sein, indem man unerwartet mit etwas anderem konfrontiert wird. Im einen wie im anderen Falle – als konkret-fokussierte Antizipation wie als unbestimmte Offenheit – setzt Thoreau wie Gadamer die Kategorie des Vor-Urteils wieder in ihre Rechte ein. Jede Erfahrung, die diesen Namen verdient, durchkreuzt eine Erwartung. Auf einer tieferen Ebene führt sie uns die ultimative Verweigerung unserer Wünsche vor, den Tod.

Die religiöse Tonlage der aus „Autumnal Tints“ zitierten Passage unterstreicht die existentielle Dimension von Thoreaus Gehen. Eine existentielle Erfahrung

krempelt uns um, sie verwandelt uns. Daher der emphatische Auftakt von „Walking“: „If you are ready to leave father and mother, and brother and sister, and wife and child and friends, and never see them again; if you have paid your debts, and made your will, and settled all your affairs, and are a free man; then you are ready for a walk“ (186. Vgl. Lukas 14, 26). Zugleich erinnert der späte Text an *A Week on the Concord and Merrimack Rivers*, wo es heißt: „The traveller must be born again on the road“ (Thoreau 1980. 306). Wie Paulus auf der Straße nach Damaskus erlebt der Wanderer, wenn er Glück hat, den Tod des alten Selbst und eine Neugeburt. Indem der heroische Wanderer in fortlaufender *ekstasis* ‚aus sich selbst heraustritt‘ und Schritt um Schritt in die Natur fortschreitet, kann er wie der Autor in *A Week*, ausrufen: „We are still being born“ (Thoreau 1980. 385). Ist die Natur nicht schon ihrer Etymologie nach (von lat. *nasci*) das, was immer wieder neugeboren wird?

Die Etymologie von ‚Natur‘ (wie übrigens auch die des griechischen Äquivalents, *physis*) erinnert schließlich an die nicht minder aufschlussreiche Etymologie von *experience* bzw. ‚Erfahrung‘. Dabei hat das deutsche Wort, wie eingangs bereits angedeutet, den Vorzug, direkt auf den Zusammenhang mit physischer Bewegung zu verweisen. Heute zumeist auf Fortbewegung per Bahn oder Auto eingeschränkt, schließt die ältere Bedeutung jede Art des Reisens ein, einschließlich der für „Walking“ besonders relevanten ‚Fahrt‘ des Ritters auf dem Kreuzzug oder im mittelalterlichen Epos. Die Fahrt wiederum signalisiert in der Sache wie im Wort die ‚Gefahr‘ der unterwegs zu bestehenden Abenteuer. Auf diesen Zusammenhang macht auch das englische Wort aufmerksam, wenngleich weniger offensichtlich: Die indo-europäische Wurzel *\*per* in ‚experience‘ verbindet die Vorstellung des Reisens (*per* steckt in ‚fare‘; vgl. ‚farewell‘, „how did they fare?“) mit Risiko und Gefahr (‚peril‘; vgl. *Oxford English Dictionary*). So erinnern uns beide, Gadamer und Thoreau, daran, dass die zuverlässigsten Statistiken und die raffiniertesten Experimente uns keine Erfahrung im eigentlichen Sinn garantieren. Solche Erfahrung entzieht sich der Kontrolle, sie erwächst aus einer Begegnung mit Wahrheit *vor* aller Methode, mit Sein vor jedem Bewusstsein, oder, in Thoreaus Diktion, mit dem Wilden.

Wildes Gehen, wildes Denken: Im chinesischen *Dao* fallen beide zusammen mit „the way of Great Nature“ (Snyder 1990. 10). Im Gegensatz zum Ideal der Klarheit von Descartes’ *Regulae* – dem „wirkliche[n] Traktat von der Methode“ und dem „eigentliche[n] Manifest der modernen Wissenschaft“ (Gadamer 1990. 464) – vollzieht sich die Einheit mit den Rhythmen der Natur in einem Pendeln des Geistes zwischen Wissen und Unwissen, Licht und Dunkel, zwischen Augenblicken der

Erleuchtung und Phasen von „mental rot“ (Rossi 1987. 605). Erwachen zum Sein setzt periodisches Vergessen voraus, Dunkelheit, ein Loslassen des erworbenen Wissens zugunsten neuer Offenheit.

Als hermeneutische Tätigkeit vollzieht Gehen die Methode der Interpretation, die Gadamer für unabdingbar hält im Sinne eines angemessenen Verständnisses unseres In-der-Welt-Seins; sie akzeptiert die strukturelle Priorität der Welt, und statt die Natur zu beherrschen, achtet sie deren Anders-Sein ebenso wie ihre Zugehörigkeit zu uns. Die wahre Methode ist keine „vom Denken vollführte Bewegung, sondern die von ihm erfahrene Bewegung der Sache selbst.“ In einer solchen Betrachtungsweise fallen Subjekt und Objekt nicht in eins, aber sie verhalten sich auf eine Weise, die ihre Zugehörigkeit und nicht die Kluft zwischen ihnen betont (Gadamer 1990. 463–468).

## 5 Hermeneutik und Naturwissenschaften: Aktuelle Bezüge

Hermeneutik war lange Zeit auf schriftliche Dokumente begrenzt. In Antike und Mittelalter galt sie als Kunst der sachgerechten Auslegung grundlegender Texte, insbesondere der Bibel und der Gesetze. Mit Gadamer erreicht eine spätere, neuzeitliche Entwicklung ihren Höhepunkt, in der Hermeneutik zu einer Philosophie des Verstehens ausgeweitet wird, wobei nach wie vor die Deutung wichtiger Zeugnisse der geschichtlichen und kulturellen Überlieferung im Mittelpunkt steht. In den letzten Jahrzehnten wurden jedoch die Naturwissenschaften in diese Entwicklung einbezogen, indem immer deutlicher wurde, dass auch sie, meist entgegen ihrem eigenen positivistischen Selbstverständnis, von hermeneutischen Operationen geprägt sind.

Thoreaus Rückgriff auf Positionen, die die Naturwissenschaften im 19. Jahrhundert im Zuge ihrer zunehmenden Spezialisierung und Professionalisierung zugunsten des Objektivitätsideals hinter sich gelassen hatten, erweist sich aus heutiger Sicht als Vorwegnahme der in den letzten Jahrzehnten immer lauter werdenden Kritik an einem als reduktionistisch empfundenen Wissenschaftsbegriff. Die für die ‚harten‘ Naturwissenschaften konstitutive Subjekt-Objekt-Trennung hat der Erkenntnis Platz gemacht, dass der Forscher keineswegs freischwebend agiert, dass die tatsächliche Arbeit des Naturwissenschaftlers vielmehr in mannigfacher Weise von kulturellen, historischen, sozialen und lokalen Faktoren bedingt ist. Neben den grundlegenden Arbeiten von Thomas S. Kuhn sind im deutschsprachigen Bereich die Studien Hans-Jörg Rheinbergers zum wissenschaftlichen Experiment zu nennen. Das Descartesche Rationalitätsideal wurde ferner durch

die „somatische Wende“ in Frage gestellt, die auf die Rolle der Sinne und des Leibes bei der Produktion von Wissen abhebt. Die kognitive Linguistik zeigt die Spuren des Körpers in den Metaphern auf (Lakoff/Johnson 1999). In Philosophie, Wissenschaftstheorie und medizinischer Forschung hat dazu die Phänomenologie zahlreiche Beiträge geliefert, maßgeblich inspiriert von den letzten, zum Teil erst posthum zugänglich gewordenen Studien Merleau-Pontys (vgl. Westling 2014; Fuchs 2012). Ein Ableger dieses Ansatzes bzw., je nach Standpunkt, eine Paralleltendenz ist der ‚neue Materialismus‘ mit seiner Betonung der ‚Verkörperung‘ des Wissens in den Dingen ebenso wie in den materialen Trägern der wissenschaftlichen Kommunikation (vgl. Trumpeter 2015. 226f.; Zapf 2016. 182–184). Die Ökokritik wiederum hat alle diese Ansätze mit unterschiedlichen Akzenten aufgegriffen (Dürbeck/Stobbe 2015). Schließlich ist auf die derzeitige Konjunktur der Netzwerk-Theorien hinzuweisen, insbesondere das Akteur-Netzwerk-Modell Bruno Latours und seiner Kollegen, das bereits eifrig auf Thoreau angewandt wird (Walls 2011; Rossi 2013. 60–66; Sexton 2014).

Ein weiterer Brückenschlag zwischen den „two cultures“ (C. P. Snow) von Natur- und Geisteswissenschaften kam von der Hermeneutik selbst. Im 19. und frühen 20. Jahrhundert maßgeblich von Dilthey zur Abgrenzung der ‚verstehenden‘ Geisteswissenschaften von den ‚erklärenden‘ Naturwissenschaften in Stellung gebracht, ist die Hermeneutik im Laufe des 20. Jahrhunderts zunächst implizit und dann explizit auch in die Selbstreflexion der Naturwissenschaften eingezogen. Offenbar verläuft naturwissenschaftliche Arbeit keineswegs so ‚objektiv‘, wie sie meint, vielmehr ist das forschende Subjekt auf mannigfache und unhintergehbare Weise mit seinem Gegenstand ‚verwickelt‘. („Entangled“ lautet das mittlerweile durch alle Disziplinen geisternde *buzzword*.) Dies zumindest ist der Anspruch einer Reihe von Denkern, die sich der Hermeneutik verpflichtet fühlen und deren Prämissen ebenso wie ihre Verfahren für die Naturwissenschaften reklamieren. Lange Zeit auf das Verstehen von Texten fokussiert, beansprucht die Hermeneutik heute ‚Universalität‘. Während Gadamer diesen Anspruch erst spät und zögerlich auch auf die Naturwissenschaften ausdehnte (Gadamer 1991), haben andere inzwischen entschiedene Schritte in diese Richtung unternommen und die Kriterien hermeneutischer Verfahren auf naturwissenschaftliche Forschung angewandt.

Zu den führenden Vertretern einer expliziten Naturwissenschafts-Hermeneutik gehören Joseph Kockelmans, Don Ihde und Patrick Heelan. Die Sammelbände, mit denen alle drei geehrt wurden (Stapleton 1994; Selinger 2006; Babich 2002), haben Anlass zu Rückblicken auf eine wissenschaftstheoretische Umorientierung gegeben, die seit den 1970er Jahren an die Stelle der idealen, körper- und kontext-

losen Descarteschen *res cogitans* einen lebensweltlich eingebetteten Beobachter setzt und wissenschaftliche Erkenntnis als Prozess sieht, der aus dem dialogischen Wechselspiel von sinnlicher Erfahrung und Geist, Betrachter und Gegenstand besteht. Erkenntnis erweist sich weniger als ‚Entdeckung‘ von etwas, das bereits vorher da war, sie stellt vielmehr ein ‚Ereignis‘ dar. Sie ist ein ‚event‘, etwas, das im englischen Wortsinn aus etwas ‚hervorkommt‘, und dieser Prozess drückt nachhaltig auch den sogenannten Resultaten seinen Stempel auf. Damit werden Natur und Mensch nicht ineingesetzt, aber doch in einer Weise miteinander verwoben, die ein strikt dichotomisches Verhältnis in Frage stellt. So spricht Ihde von „an emergent ‚thingly‘ hermeneutics“ (Ihde 1999. 350), Kockelmans (1993) plädiert für „a hermeneutic phenomenology of the natural sciences“, während Heelan (1965) die Rolle der Mitwirkung subjektiver Faktoren selbst dort aufgespürt hat, wo Wissenschaft sich im Rückgriff auf mathematische Modelle besonders ‚sicher‘, d. h. ‚objektiv‘ wähnt.

Damit gewinnt Thoreaus Wanderer beträchtliche Aktualität. Die in „Walking“ entfaltete Engführung von Denken und Wandern setzt Ich und Objektwelt in ein dialogisches Wechselverhältnis, das nachdrücklich neben der gedanklichen Reflexion die Leiblichkeit des erkennenden Ichs betont. Zu den hier weitgehend ausgeklammerten Schlüsselmetaphern von Thoreaus Texten gehört der Topos vom Buch der Natur. Er wäre eine eigene Untersuchung wert, legt er doch eine Affinität zwischen Naturwissenschaft und Textinterpretation nahe, indem er beide als Formen der ‚Lektüre‘, d. h. hermeneutischer Verfahren, begreift. Dazu kann hier nur so viel angedeutet werden: Der Thoreausche Wanderer ist immer zugleich auch ein Leser, darauf bedacht, den zeichenhaften Charakter der Natur im Auge zu behalten. Insofern beschränkt er sich nicht auf Details, aufs Datensammeln und -sortieren, er forscht nach Zusammenhängen und nimmt letztlich gar, im Sinne des auch in den USA ungemein einflussreichen *Kosmos* Alexanders von Humboldt, das Ganze der Natur in den Blick. Privilegierter Ausgangs- und Bezugspunkt aller Erkenntnis ist jedoch die Erfahrung des physischen Kontakts, und zwar seitens eines Betrachters *in statu movendi*.

Nach den Hinweisen auf Thoreaus Modernität sei schließlich ein Blick zurück geworfen, auf eine Schlüsselfigur in der Entwicklung der Naturstudien vom Mittelalter zur frühen Neuzeit. In der vierten seiner *Septem Defensiones* (1538) verteidigt Paracelsus mit Nachdruck sein „Landtfaren“ und sein auf Reisen erworbenes Wissen gegen das Buchwissen: „So erachte ich, dass ich mein Wandern bisher billig verbracht habe, und erachte es mir ein Lob und keine Schande zu sein. Denn das will ich mit der Natur bezeugen: der sie durchforschen will, der muss

ihre Bücher mit den Füßen treten; so oft ein Land, so oft ein Blatt, so ist codex naturae, so muss man ihre Blätter umkehren“ (Paracelsus 1589. 177). Thoreau hat sich nicht mit Paracelsus befasst, aber er hätte dessen Plädoyer geteilt, läuft es doch auf einen Umgang mit der Natur hinaus, der Beobachtung, physische Bewegung und Interpretation zu einem ‚Lesen mit den Füßen‘ verbindet, das heute aktueller denn je ist.

## Literatur

- Adey, Peter, u. a. Hg. 2014. *The Routledge Handbook of Mobilities*. Abingdon: Routledge.
- Babich, Babette E. Hg. 2002. *Hermeneutic Philosophy of Science, Van Gogh's Eyes, and God: Essays in Honor of Patrick A. Heelan, S.J.* Dordrecht: Kluwer.
- Bacon, Francis. 2004. *The Instauration magna. Part II: Novum Organum and Associated Texts*. Hg. Graham Rees mit Maria Wakely. Oxford: Clarendon Press.
- Benesch, Klaus. Hg. 2013. *Culture and Mobility*. Heidelberg: Winter.
- Bernhard, Thomas. 1971. *Gehen*. Frankfurt am Main: Suhrkamp.
- Browne, Waldo R. Hg. 1923. *Joys of the Road: A Little Anthology in Praise of Walking*. Boston: Atlantic Monthly Press.
- Burroughs, John. 1923. „The Exhilarations of the Road“ (1875). Nachdr. in: Browne 1923. 77–101.
- Dürbeck, Gabriele, und Urte Stobbe. Hg. 2015. *Ecocriticism: Eine Einführung*. Köln: Böhlau.
- Eckermann, Johann Peter. 1981. *Gespräche mit Goethe in den letzten Jahren seines Lebens. 1823–1832*. Hg. Fritz Bergemann. Frankfurt: Insel.
- Fehér, Márta, Olga Kiss, und László Ropolyi. Hg. 1999. *Hermeneutics and Science*. Dordrecht: Kluwer.
- Fuchs, Thomas. 2012. „Body Memory and the Unconscious“. *Founding Psychoanalysis Phenomenologically: Phenomenological Theory of Subjectivity and the Psychoanalytic Experience*. Hg. Dieter Lohmar und Jagna Brudzinska. Berlin: Springer. 69–82.
- Gadamer, Hans-Georg. 1990. *Wahrheit und Methode: Grundzüge einer philosophischen Hermeneutik*. Bd. 1. 6. Aufl. Tübingen: Mohr.
- Gadamer, Hans-Georg. 1991. „Natur und Welt: Die hermeneutische Dimension in Naturerkenntnis und Naturwissenschaft“ (1983). *Gesammelte Werke 7*. Tübingen: Mohr. 418–442.
- Gadamer, Hans-Georg. 1996. *Der Anfang der Philosophie*. Stuttgart: Reclam.

- Goodbody, Axel, und Kate Rigby. Hg. 2011. *Ecocritical Theory: New European Approaches*. Charlottesville: University of Virginia Press.
- Grober, Ulrich. 2011. *Vom Wandern: Neue Wege zu einer alten Kunst*. Reinbek: Rowohlt Taschenbuch. 4. Aufl.
- Heelan, Patrick A. 1965. *Quantum Mechanics and Objectivity: A Study of the Physical Philosophy of Werner Heisenberg*. The Hague: Nijhoff.
- Heidegger, Martin. 2001. *Unterwegs zur Sprache*. 12. Aufl. Pfullingen: Neske.
- Ihde, Don. 1999. "Expanding Hermeneutics". In: Fehér/Kiss/Ropolyi. 345–351.
- Knecht, Alexander, und Günter Stolzenberger. Hg. 2010. *Die Kunst des Wanderns: Ein literarisches Lesebuch*. München: Deutscher Taschenbuch Verlag.
- Kockelmans, Joseph J. 1993. *Ideas for a Hermeneutic Phenomenology of the Natural Sciences*. Dordrecht: Kluwer.
- Kuhn, Thomas S. 1970. *The Structure of Scientific Revolutions*. 2. Aufl. Chicago: University of Chicago Press.
- Lakoff, George, und Mark Johnson. 1999. *Philosophy in the Flesh: The Embodied Mind and its Challenge to Western Thought*. Basic Books.
- Nietzsche, Friedrich. 1967. *Menschliches, Allzumenschliches*. Kritische Gesamtausgabe. Hg. Giorgio Colli u. a. 4:2. Berlin: de Gruyter.
- Paracelsus. 1589. „Die vierdte Defension: Von wegen meines Landtfarens“. *Bücher und Schriften*. Hg. Iohannes Huser. Basel: Waldkirch. 2:173–177.
- Rheinberger, Hans-Jörg. 2001. *Experimentalsysteme und epistemische Dinge: Eine Geschichte der Proteinsynthese im Reagenzglas*. Göttingen: Wallstein.
- Rossi, William. 1987. "'The Limits of an Afternoon Walk': Coleridgean Polarity in Thoreau's 'Walking'". *ESQ: A Journal of the American Renaissance* 33. 94–109. Nachdr. in: Thoreau 2008. 596–612.
- Rossi, William. 2013. "Thoreau's Multiple Modernities". In: Specq/Walls/Granger. 56–68.
- Schulz, Dieter. 2017. *Henry David Thoreau: Wege eines amerikanischen Schriftstellers*. Heidelberg: Mattes Verlag.
- Selinger, Evan. Hg. 2006. *Postphenomenology: A Critical Companion to Ihde*. Albany: State University of New York Press.
- Sexton, Melissa. 2014. "'Making the earth say beans': Thoreau's 'The Bean-Field' as Latourian Mobilization". *Concord Saunterer* 22. 29–50.
- Snyder, Gary. 1990. *The Practice of the Wild*. San Francisco: North Point Press.
- Specq, François, Laura Dassow Walls, und Michel Granger. Hg. 2013. *Thoreauvian Modernities: Transatlantic Conversations on an American Icon*. Athens: University of Georgia Press.



- Stapleton, Timothy J. Hg. 1994. *The Question of Hermeneutics: Essays in Honor of Joseph J. Kockelmans*. Dordrecht: Kluwer.
- Thoreau, Henry David. 1971. *Walden*. Hg. J. Lyndon Shanley. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Thoreau, Henry David. 1980. *A Week on the Concord and Merrimack Rivers*. Hg. Carl F. Hovde, William L. Howarth, und Elizabeth Hall Witherell. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Thoreau, Henry David. 1981-. *Journal*. Bisher 8 Bände. Hg. Elizabeth Hall Witherell u. a. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Thoreau, Henry David. 2007. *Excursions*. Hg. Joseph J. Moldenhauer. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2007.
- Thoreau, Henry David. 2008. *Walden, Civil Disobedience, and Other Writings*. Hg. William Rossi. Norton Critical Edition. 3. Aufl. New York: Norton.
- Trojanow, Ilija, und Susann Urban. Hg. 2015. *Durch Welt und Wiese, oder Reisen zu Fuß*. Berlin: Die Andere Bibliothek.
- Trumpeter, Kevin. 2015. "The Language of the Stones: The Agency of the Inanimate in Literary Naturalism and the New Materialism". *American Literature* 87. 225–252.
- Walden 2015ff.. *Walden* 2015ff. Gruner+Jahr Verlagsgruppe.  
[https://www.waldenmagazin.de/download/Walden\\_Factsheet\\_2015.pdf](https://www.waldenmagazin.de/download/Walden_Factsheet_2015.pdf)  
(abgerufen 31.1.2017).
- Walls, Laura Dassow. 2011. "From the Modern to the Ecological: Latour on Walden Pond". In: Goodbody/Rigby. 98–110.
- Westling, Louise. 2014. *The Logos of the Living World: Merleau-Ponty, Animals, and Language*. New York: Fordham University Press.
- Zapf, Hubert. 2016. "Matter, Metaphor, and Cultural Ecology". *Knowledge Landscapes North America*. Hg. Christian Kloeckner, Simone Knewitz, und Sabine Sielke. Heidelberg: Winter. 179–90.

## Über den Autor

Prof. Dr. Dieter Schulz studierte Anglistik und Slavistik an den Universitäten Köln, FU Berlin und Marburg. Nach einem dreijährigen Aufenthalt als Postdoctoral Research Fellow in American Studies an der Yale University lehrte er an den Universitäten Wuppertal und Stuttgart sowie als Gastprofessor an der Oregon State University und der University of New Mexico. 1982 übernahm er den Lehrstuhl für Englische Philologie mit Schwerpunkt Amerikanische Literatur an der Universität Heidelberg (emeritiert 2008). Zu seinen Arbeitsschwerpunkten gehören die englische und amerikanische Romantik, insbesondere der amerikanische Transzendentalismus. Ausführliches CV und Publikationsliste vgl. <https://www.as.uni-heidelberg.de/personen/Schulz/>.

### **Korrespondenz:**

Prof. Dr. Dieter Schulz  
Anglistisches Seminar  
Universität Heidelberg  
Kettengasse 12  
69117 Heidelberg  
E-Mail: [dieter.schulz@urz.uni-heidelberg.de](mailto:dieter.schulz@urz.uni-heidelberg.de)

# **(Why) have women left East Germany more frequently than men?**

JOHANNES STAUDER

Max Weber-Institute of Sociology, Heidelberg University

## **Abstract**

There has been a massive internal migration from East to West Germany after German reunification in 1990. While there is a higher net emigration rate for women than for men, this is not the result of a surplus of women leaving East Germany, but a result of less West German women migrating to East Germany. Only at ages under 25, some more women than men migrated from East to West Germany. Using the German Socio-Economic Panel, this paper describes gender specific internal migration from East to West Germany and from West to East Germany between 1991 and 2012. It separates migration for labour market reasons, migration for educational reasons and migration due to a partner. In addition, the description differentiates original migration vs. re-migration and highly educated vs. lowly educated women and men. Results show that a new job in the respective other part of Germany is the most frequent reason for internal migration in both directions. However, the gender differences in East-West-migration with more (young) women moving West do not mainly result from job-related moves, but from migration with educational motives. In a similar way, the excess number of men over women who moved from West to East Germany is mainly the result of educational migration. These findings contradict speculations about a stronger discrimination of women on the Eastern compared to the Western labour market.

### 1 Introduction and problem

One secure knowledge about German demography is that there has been a massive internal migration from East to West Germany after German reunification in 1990. Between 1991 and 2012, 2.9 million people over 18 years migrated from East to West Germany, whereas only 2.0 million people went from West to East Germany.

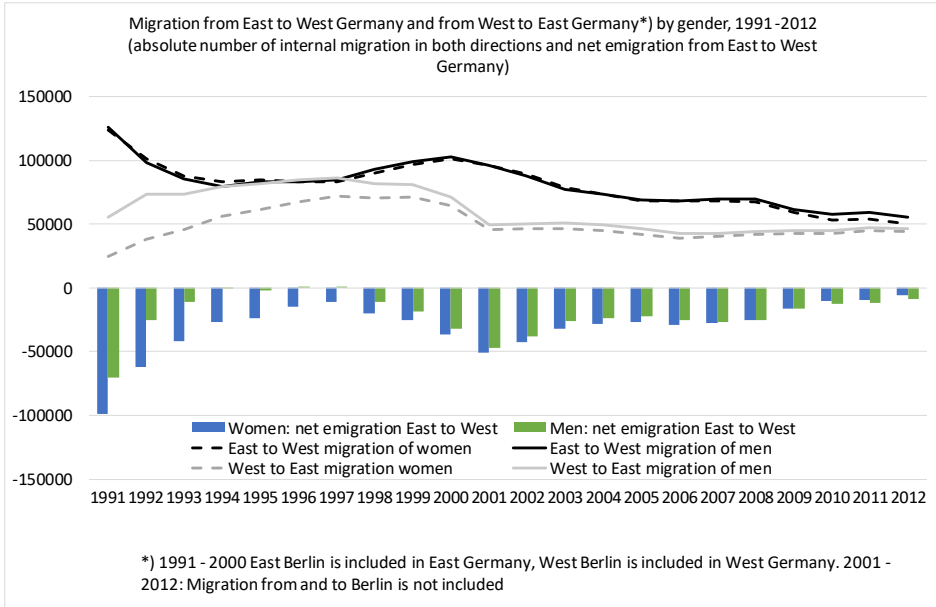
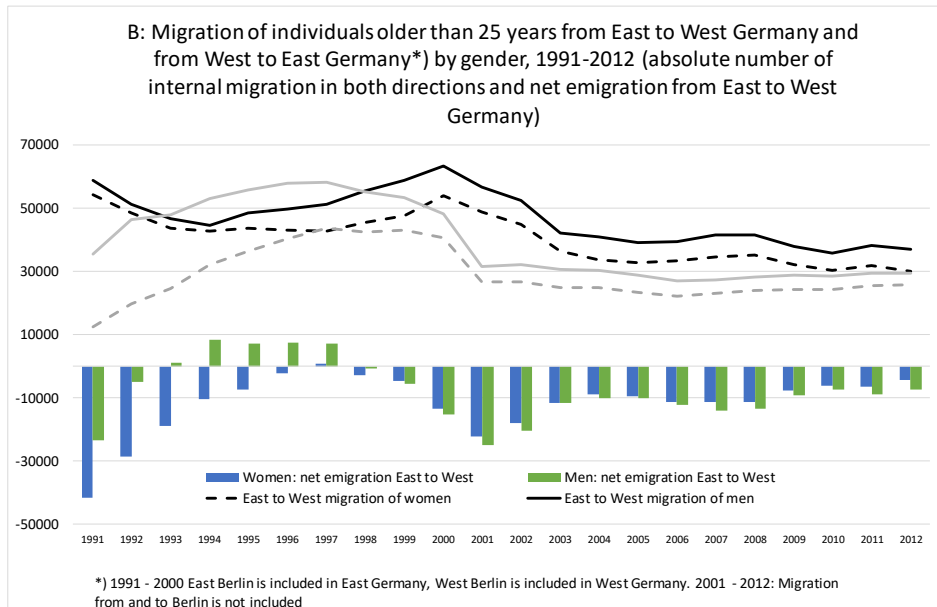
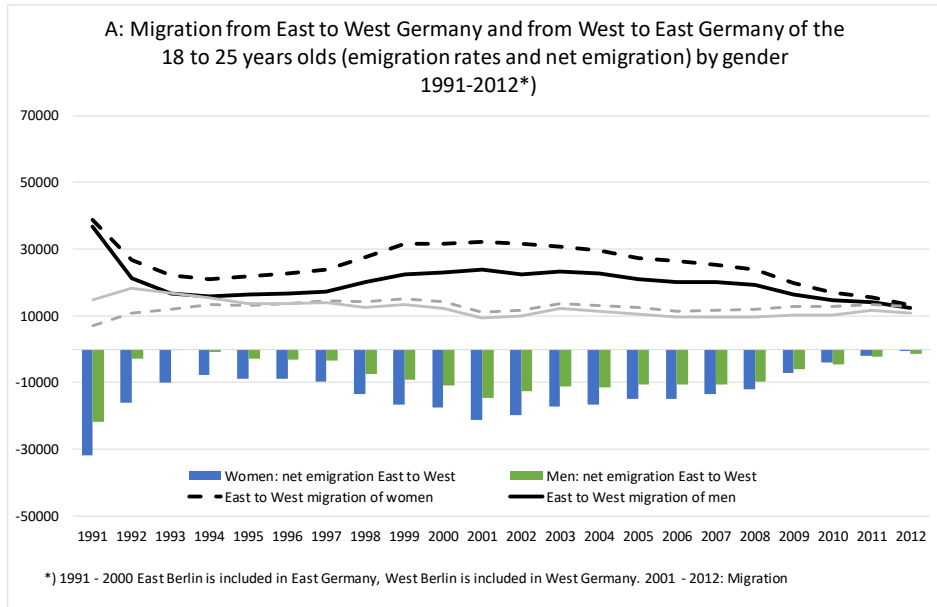


Figure 1: Source: German Statistical office, Fachserie 1, Reihe 1.2 1991-2012, Tabelle 2.5

In addition, many researchers take for granted that more women than men have gone West (especially Kröhnert and Vollmer 2012). However, this diagnosis is based on net emigration rates. As it can be seen in the lower part of Figure 1, net emigration of women indeed is much stronger than net emigration of men, especially during the early 1990ies.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Note that there is a statistical friction between the year 2000 and 2001: Until 2000, both former separated parts of Berlin were counted with the respective West or East part of Germany. After 2000, migration from and to Berlin is ignored in both East to West and West to East migration. A similar figure has first been published by Beck (2011: 52).



**Figure 2:** Source: German Statistical office, Fachserie 1, Reihe 1.2 1991-2012, Tabelle 2.8

The gender difference in net emigration results from the behaviour of four populations: women and men moving from East to West Germany and women and men moving from West to East Germany. Thus, it is superficial to conclude that more women than men have left East Germany after reunification. The upper part of figure 1 presents the absolute numbers of men and women migrating from East to West and from West to East Germany. It shows that between 1991 and 2012, women left East Germany at the same extent as men, whereas less women than men from West Germany went to East Germany. Thus, the difference in the net migration rate in the first place is the result of a gender-specific behaviour of women and men from West Germany, and theoretical explanations should concentrate more on the gender selective push- and pull-factors for them. Several recent studies already have implicitly pointed at this wrong interpretation of the net emigration rate (Herfert 2007: 442f; Beck 2011: 52; Kühntopf and Stedtfeld 2012: 17; Fuchs-Schündeln and Schündeln 2009).<sup>2</sup>

As figure 2a shows, there is a surplus of women migrating from East to West Germany only for the 18 to 25 age group. For all other age groups, more men than women migrated from East to West (figure 2b).<sup>3</sup> Many previous analyses focused on the labour market as the crucial determinant of gender specific internal migration, stating that high unemployment and an especially low demand for female attributed jobs have pushed women more than men to leave East Germany (see for example Kröhnert and Vollmer 2012). But, when the surplus of women leaving East Germany is concentrated exclusively on the 18- to 25-years-olds, other push and pull factors might be central, namely education and family events. Authors of recent studies thus account for these factors (see for example Kühntopf and Stedtfeld 2012).

Summing up, previous research trying to explain the surplus of women in net emigration from East to West Germany (1) has concentrated too much on the push and pull factors of people moving from East to West. But, what are the factors that explain the shortage of women moving from West to East Germany? And (2) previous research concentrated too much on the labour market as a pull factor. Thus, do we actually find a surplus of women when concentrating on migration

---

<sup>2</sup> Figure 1 yet reveals another wrong diagnosis: The rise of net emigration after 1999 is only to a small extent due to more people from East Germany moving West; it is mainly the result of a reduction of West to East migration.

<sup>3</sup> Figure 2b aggregates all age groups over 25 years. Detailed analyses for different age groups over 25 years reveal a surplus of men for all those age groups.

linked to the labour market? Or is the surplus of women moving from East to West Germany in the early life course the result of migration linked to education or family events? In addition, there are only few studies that differentiate between first migration from East to West or West to East on the one hand and re-migration in the respective other direction (Fuchs-Schündeln and Schündeln 2009). How important are re-migrating East German women and men for the number of West-to-East-migrations? What are the central push and pull factors for re-migration? At what age do people re-migrate? And finally, many push-factors for migration are related to education. Do we find different gender-specific patterns for the migration of the highly educated compared to the lowly educated?

To answer these questions, this paper uses the German Socio-Economic Panel (GSOEP) to provide a thorough description of internal migration from East to West and from West to East Germany between 1991 and 2012 over the life course of women and men. It adds to the literature by explicitly separating migration for labour market reasons, migration for educational reasons and migration linked to one's partner (moving in together with a partner, following a partner who has a job offer or starts a new track of education). In addition, the description will differentiate original migration vs. re-migration and the highly educated vs. the lowly educated women and men.

The paper is organized as follows: First, I will sum up previous research about gender selective internal migration between the both regions (section 2). Section 3 provides information about the GSOEP, about data preparation and methods. Section 4 will cover the description in the way sketched above. Finally, I will discuss the findings in section 5.

## 2 Previous research

Most research on East to West migration has focused on *economic* reasons for moving West. The wage gap and the unemployment rate are seen as the driving forces behind migration (Raffelhüschen 1992; Wagner 1992; Burda 1993; Schwarze 1996; Burda et al. 1998; Heiland 2004; Brücker and Trübswetter 2004; Hunt 2000; Alecke and Untiedt 2000; Burda and Hunt 2001; Parikh and Van Leuvensteijn 2002; Melzer 2013; Zaiceva 2007; see Wolff 2006 for a review on this literature). Some of these studies especially point at gender (Zaiceva 2007; Fuchs-Schündeln and Schündeln 2009) or educational differences (Melzer 2013; Fuchs-Schündeln and Schündeln 2009). Kröhnert and Klingholz (2007) pointed out the higher net emigration rate of East German women compared to men. This study received

large attention in the media but it misinterpreted the net emigration rate as a mere result of East German's out-migration (see above).

As an explanation, Kröhnert and Vollmer (2012: 97) speculate that women suffer from a stronger discrimination on the Eastern compared to the Western labour market. Therefore, they have strong incentives to invest in human capital that allows them to find a job in the West. Indeed, a study by Wiest and Leibert (2013) based on qualitative interviews with young women and men in rural parts of eastern Germany concludes that more women than men are willing to leave their home region in the case of deficient employment opportunities. Mai (2006: 113) as well as Kröhnert and Klingholz (2007: 34-35) argue that the lack of job opportunities in rural eastern Germany applies especially to occupational fields that are preferred by women, i.e. jobs in the tertiary sector. The study by Fuchs-Schündeln and Schündeln (2009) is the closest to the approach conducted in the present paper: They use official population data and show in a first step, that the higher net out-migration rate of women is the result of lacking female migration from West to East Germany. They also show that the majority of younger East-to-West-migrants is female (52.8 per cent among the 18-30-year olds). Using the GSOEP, they analyse the determinants of migration of born East Germans (those having resided in the East in 1989) and find a low regional income in the origin county as a push factor, whereas social ties in the hometown and other psychological factors make people less likely to migrate.

All studies referenced so far exclusively concentrate on job opportunities and wage gaps as determinants of migration. Thus, they neglect that the excess East-to-West-migration of women is exclusively concentrated at ages 18 to 25, when many young people are not yet active on the labour market but are still in their final *educational* stages. This holds especially for women who prefer jobs that imply a vocational training in schools, whereas young men prefer apprenticeships integrated in the labour market. Thus, when a higher out-migration of women is exclusively concentrated at ages 18-25, a gender-different sensitivity to job opportunities or wage gaps might not be crucial for this phenomenon.

Therefore, for the higher out-migration rate of women at ages 18-25 the local supply for education and vocational training might be crucial (for an overview see Kühntopf and Stedtfeld 2012). Dienel et al. (2004) found that young women from rural Saxony often decide to move because of a deficient supply of apprenticeship in their preferred vocational fields. Steiner (2004) showed that the proportion of those who leave East Germany towards the West for the purpose of vocational training is higher for women than for men. Moreover, it is well known that



those who attain or aspire to a higher educational achievement show exceeding emigration rates (Schultz 2009; Wolff 2010; Windzio 2007; Schneider 2005). In Germany, and especially in the East, more women than men qualify for higher education (Helbig 2012). Therefore, women move more frequently towards regions offering universities than men. It has been argued that educational migration is widespread especially among women from East Germany because universities in the East are often aligned to more technical fields (e.g. engineering and natural sciences) which are preferred rather by men than by women (Klemm and Thomas 2010: 53; Weiss and Isermann 2003: 103).

Apart from labour and education market considerations, there are several hints in previous research that *private motives* are crucial especially for women's decision to go West. Dienel et al. (2004: 111) show that 30 per cent of those women that have left Saxony-Anhalt at an age between 18 and 35, did not move for a job or for education, but had other motives (in the same way: Leibert and Wiest 2010: 6). From family sociology we know, (1) that within intimate relationships, women on average are two or three years younger than men (Klein 1996; Klein and Stauder 2008; Klein and Rapp 2014), (2) that, given the well-known wage gap between men and women, couples are more likely to move due to a job offer for the husband than due to one for the wife (Abraham et al. 2010; Stickney and Konrad 2007). Taken together, moving as a couple for a husband's job offer in the West implies that men move together with their younger wife from East to the West - producing the observed pattern that women migrate at earlier ages than men. Some authors argue that East German women are more successful at school than East German men; therefore, they do not find appropriate partners at the same educational level in East Germany and go West in order to find one (Kröhnert and Klingholz 2007; Kröhnert and Vollmer 2012; Kubis 2007). Hence, moving in with a partner might be another private motive to migrate from East to the West.

Little is known about the motives of migrants from West to East Germany. During the early nineties, many highly educated went from West to East for a job. They were sent by bureaucracy or their company to manage the political and economic integration of the new states into the system of West Germany (Hansch 1992, 1996). A large part of West to East migration might stem from re-migration of original East Germans. Roesler (2003: 571-572) speculates that those returnees to East Germany might be a selection of those who failed to integrate in the West German labour market. And indeed, Schneider et al. (2010) show that the intention to go back to East Germany is lower for those who are successfully integrated into the labour market. But, according to Jain and Schmidhals (2009: 325), 60 per

cent of all returnees to the East German city of Magdeburg state private motives (especially the family or “coming home”) for moving back and only about 30 per cent came back for career reasons (a new job, a finished vocational or academic training). This is in line with another finding by Schneider et al. (2010) who found that those East-to-West-migrants who still maintain many ties with their home region have stronger intentions to go back. Roesler (2003: 572) even talks about home sickness.

Summing up, prior research concentrated exclusively on economic reasons for East to West migration. Since most internal migration takes place at an early stage in the life course, this might not be appropriate in general; and it is especially not appropriate to explain the higher net emigration of women at ages 18 to 25, when many young people are still enrolled in school, university or a vocational training. In addition, migration may often be motivated by motives linked to the migrant’s partner, contributing to the pattern found in official statistics that women migrate earlier in the life-course than men (see Kubis and Schneider 2007, who use a similar classification of motives for an analysis on the macro-level).

Those few studies that explicitly analyse different motives for migration are restricted in several ways: Some studies use age at migration as a proxy for the underlying motives. According to this, migration at the ages 18 to 24 is supposed to be motivated by educational decisions, migration at ages 25 to 29 is motivated by a job career and migration at ages 30 to 49 is motivated by family decisions (Mai et al. 2007; Kühntopf and Stedtfeld 2012). Since many people have to look for a job before they are 24 and after they are 29, since some people are still enrolled in education at 25 and especially since many people find partners and get children before they are 30, this assumption seems too speculative and inaccurate. Other studies evaluate the association of social ties and the mere intention to move back from East to West Germany (Schneider et al. 2010), or they rely on quite low and restricted samples (Jain and Schmithals 2009). In contrast, in this paper I will use actual events (finding a new job, losing a job, starting or ending a training, moving in with a partner etc.) that take place at the same time as the migration as indicators for the underlying motives for the decision to migrate.

### 3 Data and methods

#### 3.1 The German Socio-Economic Panel

Official statistics on migration – as used in figures 1 and 2 – result from bureaucratic processes and can be accepted as a full census of the migration between East and West Germany for every year. But official statistics are limited to only a few independent variables, namely gender, age group, and period. Therefore, to answer the research questions listed above, the following description of migration processes between 1991 and 2012 is based on data from the German Socio-Economic Panel (GSOEP). The GSOEP started in 1984 for West Germany and in 1990 for East Germany. Since 1998, there have been several additional samples to compensate for attrition (Kroh 2011). The GSOEP allows for both longitudinal and cross-sectional weighting. Longitudinal weights are used to compensate for sample attrition only, whereas cross-sectional weights are the basis for statistical projections as intended in this paper (Pischner 2006).

#### 3.2 Methods of description

The paper will describe the number of men and women who have realised a migration from East to West and from West to East Germany until a specific age. For each individual interview, the GSOEP provides the information whether the interview took place in East or in West Germany.<sup>4</sup> The event of migration from East to West Germany is marked for a respondent, if the previous interview was realised in East Germany whereas the current interview took place in the West and vice versa. After migration, the respondent belongs to the population under risk (of (re-) migration) of the receiving region.

To describe the process of migration, I will use (1) cumulative probability plots of migration calculated with the life-table method. Cumulative probability  $C(t)$  is defined as the risk to already have faced the event of migration in one direction at an age of  $t$ . In addition, I will (2) use the projected absolute number of migration until age  $t$  in both directions. This allows the calculation of net emigration rates at a respective age.

---

<sup>4</sup> In contrast to official statistics since 2001, within GSOEP, residents of the former Eastern part of Berlin are counted as living in East Germany, residents of the former Western part of Berlin are counted as living in West Germany.

The GSOEP also provides information about the region of residence in 1989 (shortly before reunification). This information allows to differentiate between original East and original West Germans and is used to separate first migration from re-migration.

One central intention of the following description is to differentiate between possible causes for migration.

- A migration is linked to the labour market (1) when respondents reported to have started a (new) job in the period when they migrated and (2) when respondents were part of the labour force in the year before migration but reported not to belong to the labour force after migration. If respondents started a vocational training in the period when migration took place, the migration is not accounted for being linked to the labour market but for being linked to a new educational enrolment.
- A migration is linked to education, when (1) the respondent is in any training at the interview following migration – thus covering both starting a training or changing the place of training – or (2) when the respondent finished or stopped a training during the period when migration took place. If respondents started a new job in the same period, the migration is not accounted as being linked to education but as linked to the labour market.
- Given that respondent's migration is not yet linked to the labour market or to education, a migration is linked to an intimate partner, when (1) the respondent moved in with a partner in the period when migration took place, or when (2) the respondent moved together with his/her partner, because the partner started a new job or a new training.<sup>5</sup>

The description will differentiate between highly educated and lowly educated respondents based on the CASMIN classification. A respondent is categorized as highly educated, if (s)he has a general maturity certificate (Abitur), a vocational maturity certificate (Fachabitur) or any form of tertiary education (Universitäts- / Fachhochschulabschluss).

---

<sup>5</sup> There are migrations together with a partner that are not linked to a partner's new job or education. I did not consider these migrations, because it remains unclear what actual event is linked to migration.

### 3.3 Methodic analyses: under-coverage of migration

Since one central cause for panel attrition is a change of residence, it is useful to look at the congruence of the number of migrations in the GSOEP and in official statistics. Table 1 gives an overview. For example, it shows that, according to official migration statistics, about 1.47 million men changed residence from East to West Germany between 1991 and 2012 (column 1, first row). According to the projection of the GSOEP, only about 1.15 million men migrated (column 2). Thus, the GSOEP covers about 79 percent of all East to West migrations of men (column 3)<sup>6</sup>. One source of general under-coverage might be that official statistics refer to the current residence population within the respective regions. In the GSOEP, I only use the population that resided either in West or East Germany in 1989. Nevertheless, general under-coverage is no problem for a comparative description, as long as both sexes, all age groups and both directions of migration are evenly affected.

If we look at all people over the age of 18, we find that under-coverage of internal migration in the GSOEP is stronger for men than for women: The GSOEP covers 79 percent of East to West migration of men, but 91 percent of women (column 3). And, whereas official statistics reveals that slightly more men than women went from East to West Germany, in the projection of the GSOEP, significantly more women than men migrated in this direction (column 2). In addition, the gender gap in coverage is even stronger when looking at West to East migration (76 percent for men vs. 94 percent for women). For both sexes and for both directions of migration, under-coverage is strongest at the age of 18 to 25. For older people we even find cases of over-coverage. For methodical reasons, I will not consider moves to and from Berlin; therefore, column 4 presents the numbers of migration with this restriction. Since large cities as Berlin attract women more than men, the resulting sex ratio of migrants is a bit more unbalanced (from  $1154/1326 = 0,87$  to  $885/1050 = 0,84$ ).

An additional source of bias might arise from identifying motives for migration, since I cannot attribute a labour market related, an educational or a partner related event to every move between East and West. Column 6 in table 1 shows, that for

---

<sup>6</sup> Actually, under-coverage will still be underestimated. GSOEP counts all migrations from, to and between both parts of Berlin, whereas official statistics changed this after 2001. Thus, Berlin is accounted for as one single unit. Figures 1 and 2 therefore ignore migration to, from and between the both parts of Berlin after 2001.

Table 1

**Migration from East to West Germany and from West to East Germany 1991-2012 by gender, age and data source (absolute number in 1.000, without migration to and from Berlin)**

	official statistics	GSOEP*)	coverage= 2/1	GSOEP, without migration to and from Berlin*)	GSOEP*), with motive identified	percentage with motive identified 5/4
	1	2	3	4	5	6
East to West migration of men						
total (over 18 years old)	1.469	1.154	0.79	805	623	0.77
age 18 to less than 25	438	280	0.64	226	184	0.81
25 -30	328	270	0.82	203	180	0.89
30-50	549	457	0.83	285	200	0.70
50-65	110	90	0.82	69	41	0.59
65 and older	44	57	1.28	22	18	0.82
East to West migration of women						
total (over 18 years old)	1.451	1.326	0.91	999	863	0.86
age 18 to less than 25	561	464	0.83	388	378	0.97
25 -30	274	246	0.90	181	158	0.87
30-50	423	382	0.90	285	258	0.91
50-65	111	148	1.33	103	69	0.67
65 and older	81	87	1.07	42	-	-
West to East migration of men						
total (over 18 years old)	1.135	863	0.76	456	324	0.71
age 18 to less than 25	271	141	0.52	92	92	1.00
25 -30	240	206	0.86	104	88	0.85
30-50	466	337	0.72	161	110	0.68
50-65	108	96	0.89	62	34	0.55
65 and older	50	82	1.65	37	-	-
West to East migration of women						
total (over 18 years old)	909	857	0.94	497	354	0.71
age 18 to less than 25	277	201	0.73	136	119	0.88
25 -30	188	132	0.70	83	69	0.83
30-50	278	345	1.24	176	115	0.65
50-65	83	108	1.30	81	51	0.63
65 and older	83	72	0.87	21	-	-

\*) projection using cross-sectional weights

Source: German Statistical office, Fachserie 1, Reihe 1.2 1991-2012, Tabelle 2.5, GSOEP, waves 1991-2012, own calculations

men moving from East to West (not considering Berlin), a motive can be attributed in 77 percent of all moves (86 percent for women) and for men moving from West to East, in 71 percent of all changes of residence I can identify at least one motive (71 percent for women).

Table 2  
**Migration from East to West Germany and from West to East Germany  
 1991-2012 by gender and age (without migration to and from Berlin,  
 absolute frequencies in the sample)**

	men		women	
	GSOEP	GSOEP, with motive identified	GSOEP	GSOEP, with motive identified
	East to West			
total (over 18 years old)	331	181	486	266
age 18 to less then 25	107	55	239	116
25 -30	86	53	85	56
30-50	109	60	118	78
50-65	23	10	32	16
65 and older	6	3	12	-
	West to East			
total (over 18 years old)	186	85	175	92
age 18 to less then 25	40	22	42	30
25 -30	57	28	34	21
30-50	62	28	67	33
50-65	16	7	21	8
65 and older	11	-	11	-

Source: GSOEP, waves 1991-2012, own calculations

Summing up, using the GSOEP, we will find that more women than men have gone West – even though we know from official data that this is not true. Further, we have to keep in mind that excess numbers of women over men will be over-estimated, whereas excess numbers of men over women will be underestimated. And this bias will be strongest for the 18 to 25 years old, i.e. the only age group in which actually more women than men migrated from East to West.

## 4 Findings

### 4.1 Cumulative risk of migration

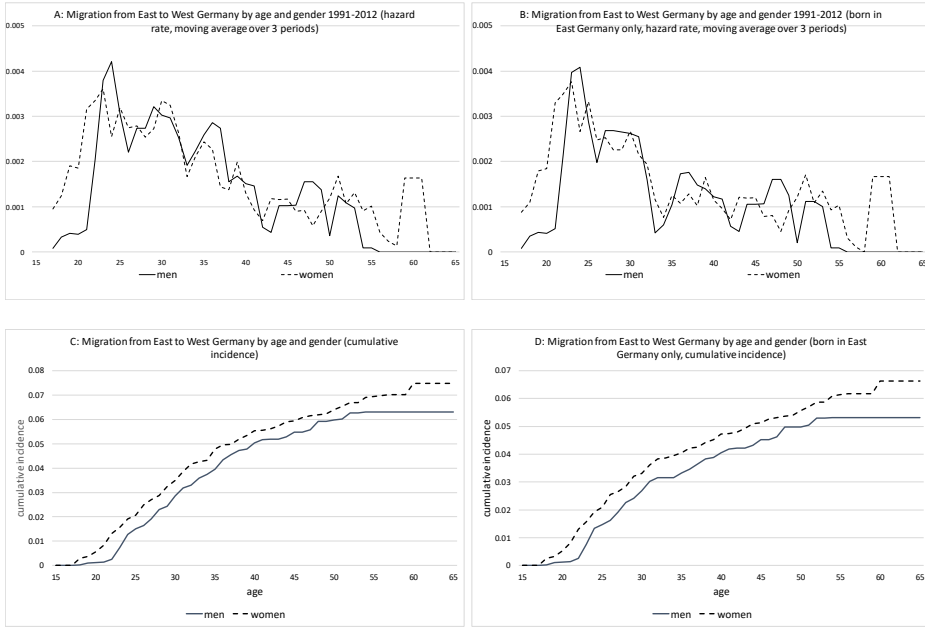
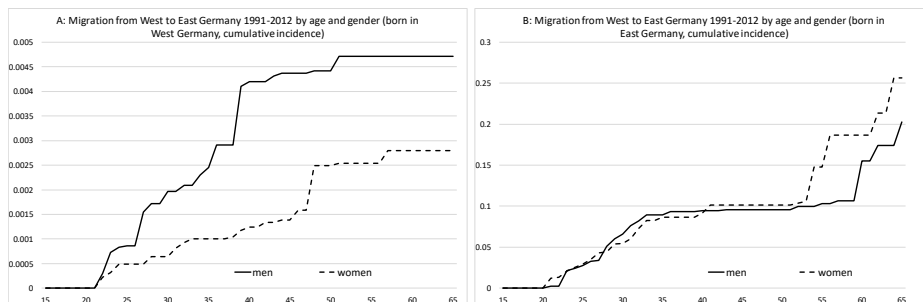


Figure 3: Source: GSOEP waves 1991–2012, own calculations

Figure 3 in its upper parts presents the hazard rates of migrating from East to West Germany by age and gender, in its lower parts we see the resulting cumulative risk of having migrated until a specified age by gender. The left panels refer to all migrations from East to West, including re-migrations of men and women who resided in West Germany in 1989. The right panels refer exclusively to those men and women who lived in East Germany in 1989. Most moves from East to West Germany take place during the third decade of the life-course. In congruence with official statistics presented in the introduction (figure 2), women migrate earlier in the life course (high hazard rates at ages 19 to 26) compared to men (at ages 23 to 30). From the lower panels we learn that, according the projection of the GSOEP, women have a higher risk to have moved West over the complete life course, because women have a higher incidence to move West in the early life course. But



note that the excess cumulative incidence of women over men is overestimated, especially in the early life course (as discussed above in section 3.3).



**Figure 4:** Source: GSOEP waves 1991–2012, own calculations

Figure 4 presents the cumulative risk by age for West Germans (left panel) to move to the East and the cumulative risk for East Germans to re-migrate (right panel). The figures confirm that West German women older than 21 years have a considerably lower risk to go East than men, whereas East German women re-migrate to East Germany at quite the same extent as East German men. Re-migration takes place at higher ages, especially during the fifties and sixties of a life course.

## 4.2 Gross and net East to West migration

Figure 5 presents the projection of absolute gross and net migration numbers from East to West Germany (without Berlin) by age and gender. The three panels of the first row show these numbers for job (A1), educational (B1) and motives linked to a partner (C1). The second and third row present these numbers for the lower and the higher educated migrants, respectively.

The panel in the first row on the left shows that, at younger ages, some more women than men who resided in East Germany in 1989 (thin black lines, women: dashed lines, men: solid lines) have gone to the West for job reasons. For example, by an age of 28, 158 000 men and 212 000 women found a job in the West in the projection of the GSOEP. If we look at all migrations from East to West, including re-migration of original West Germans (bold black lines), there are some more women than men moving East to West for a job, but by age 33, men have caught up. The other panels in the first column of figure 5 reveal that there are different patterns for the lowly and the highly educated: For the lowly educated, after age

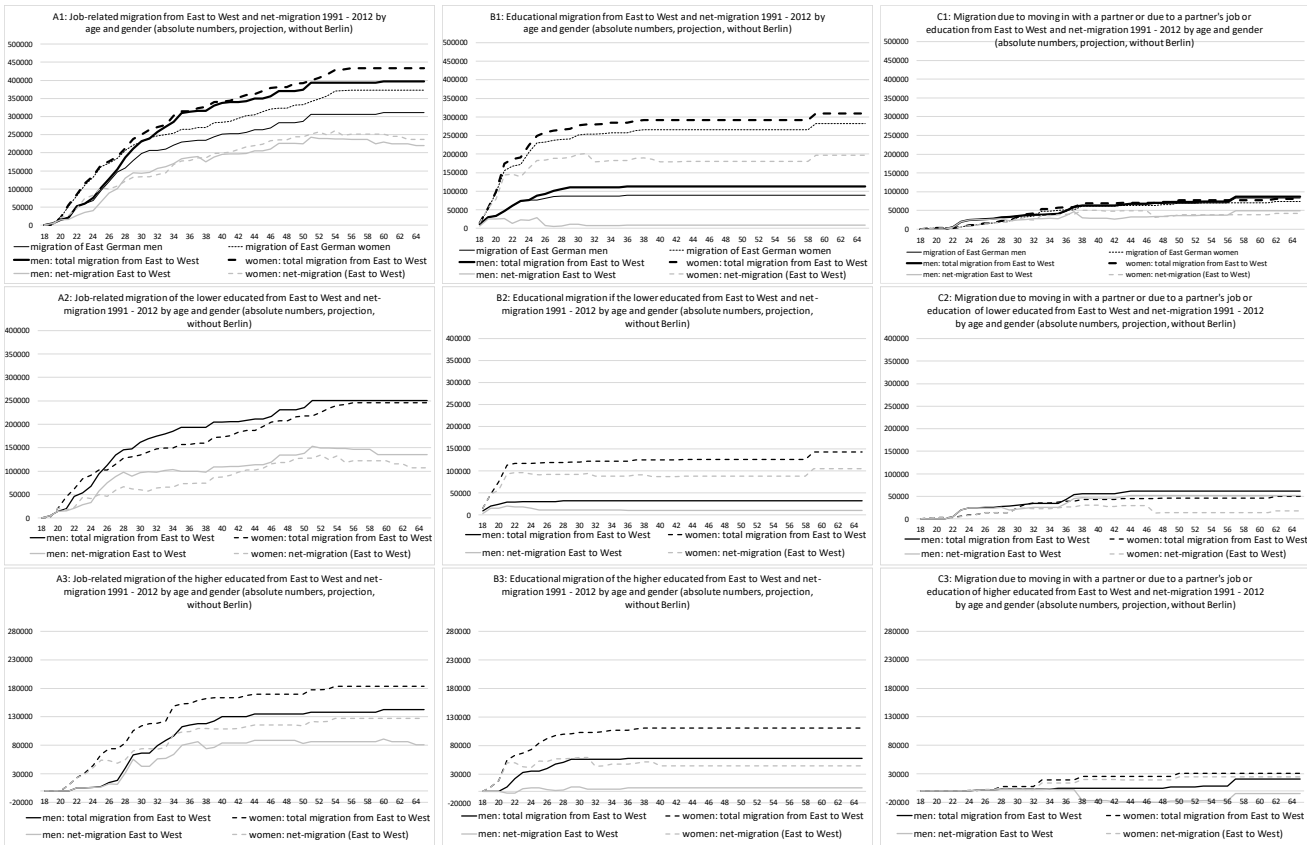


Figure 5: Source: GSOEP waves 1991–2012, own calculations

Stauder (Why) have women left East Germany more frequently than men?

25, there have been more men than women who went West for a job. For the high educated, more women than men migrated over the whole life course for job reasons. But in total in the later life course (panel A1), we find a balance of men and women who have went West for job reasons.

Net, slightly more women than men migrated for job reasons (see again panel A1 in figure 5). If we look again at the panels for the lowly (A2) and the highly educated (A3), we find that the cumulative net migration of lowly educated men is higher than that of lowly educated women. In contrast, there are net some more highly educated women than men who went West for a job.

Panel B1 in figure 5 presents gross and net-migration for educational reasons. Until an age of 28, about 87.000 men born in East Germany but 239.000 women (thin lines) have gone West to start a new track of their educational career (or because they just finished one). If we include East to West migrations of those who were born in West Germany (they resided in West Germany in 1989), it is 105.000 men vs. 265.000 women (thick lines). Thus, at this age, there were by far less men who left for educational reasons than for job reasons, but there were much more women who went West for educational than for job reasons. Therefore, the greatest part of the gap between (young) women and men in gross migration from East to West stems from educational migration and not from job migration. Looking at net-migration numbers, men's educational migration from East to West is nearly balanced by migration from West to East, whereas less women go from West to the East for educational reasons than from East to the West, thus increasing the gender gap in net educational migration.

Migration for educational reasons for both sexes is a bit higher for the highly compared to the lowly educated (figure 5, panels B2 and B3).<sup>7</sup> For lowly educated women, it is more concentrated at ages 18 to 20, because vocational training for lower educated starts earlier in the life course and young men might have better chances to find an apprenticeship in the East whereas young women more often might have to move West to attend a vocational school. Looking at net-migration again, we find for both highly and lowly educated men that educational migration from East to West is balanced out by respective migration in the opposite direction. And we find for both highly and lowly educated women a significant net-migration from East to West.

---

<sup>7</sup> Actually, this finding is due to comparing absolute projected numbers. The cumulative risk to migrate for educational reasons is much higher for the highly educated, especially the highly educated women. We find a more or less similar absolute level of educational migration, simply because there are more low than high educated people.

Panels C1 to C3 in the third column of table 5 reveal no significant gender differences in migrations linked to a partner.

### 4.3 Gross West-to-East migration

Figure 6 allows better to compare the quantitative relevance of motives for West-to-East migration. The thick lines refer to the gross number of re-migrating East Germans (residing in East Germany in 1989). Most East Germans re-migrate to the East for job reasons (losing a job in the West or finding a new one in the East, panel A1 vs. B1 and C1). Moving with or for a partner is least important (panel C1). For all three motives, we find more women than men migrating back.<sup>8</sup> The gender gap is largest for educational migrations. Re-migration for job reasons is clearly dominated by the lowly educated (panels A2 vs. A3).

Finally, what are the main motives for West German men and women to go East? Figure 4a revealed that West German men move East at a higher extent than women. Now, figure 6 shows that this is not mainly motivated by finding a new job there (panel A1). During early life course, there were even some more women than men, who went East for a job. The larger part of the surplus of West German men over West German women in going East stems from educational migration.

## 5 Discussion

In contrast to observations on net-emigration rates, official statistics show that East German women migrate to the West earlier in the life-course than East German men, but that the latter catch up in the later life-course. It further shows that the higher net migration numbers of women compared to men stems from a lack of moves of women from West to East Germany. Therefore, in this paper, I tried to shed some light on (1) why East German women move West earlier in their life course than respective men and (2), why there were so few women moving from West to East Germany.

A new job in the respective other part of Germany is the most frequent reason for internal migration in both directions. Thus, previous research has done right to concentrate on explaining internal migration by labor market issues. However,

---

<sup>8</sup> At first glance, this seems to contradict the finding from figure 4 that men and women have a similar cumulative risk to re-migrate. But, if more young women have gone West originally, they will dominate re-migration, even though they have the same risk as men to go back to the East.

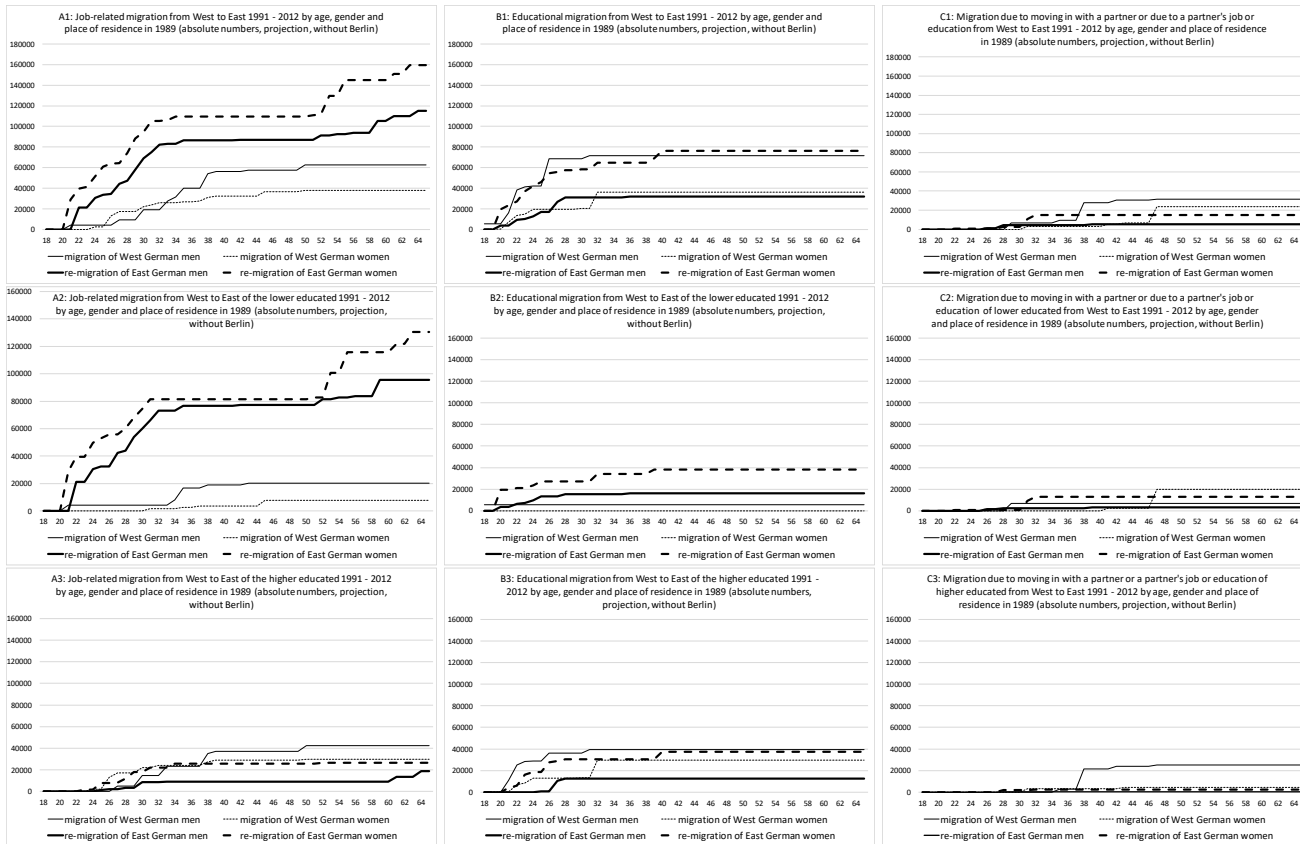


Figure 6: Source: GSOEP waves 1991–2012, own calculations

one main result of the current description is that gender *differences* in East-West-migration do *not* mainly result from job- (or partner) related moves. In later life, there were actually more or less the same number men and women who have left East Germany for a job. Only for the selective group of highly educated women, I found a higher number of migrations from East to West due to starting or ending a job then for men. Among the lowly educated, I found more men than women who went West with labor market motives. Gender differences in East-to-West-migration stem mainly from migration with educational motives, and this holds for both, lowly and highly educated women and men, but the difference is a bit stronger for the lowly educated. These findings contradict speculations about a stronger discrimination of women on the Eastern compared to the Western labour market (Kröhnert and Vollmer 2012). In contrast, findings encourage that future research on the gender difference in East-to-West-migration should try to develop more sophisticated models to explain educational migration, for instance by the regional supply of gender specific educational tracks. And, why do these excess women do not come back after having finished their studies?

Official statistics revealed that less women than men went from West to East Germany and, hence, contributed most to the gender gap in net migration from East to West Germany. The findings above show that this is not the result of gender selective re-migration of born East Germans who went back to their home region. By contrast, in absolute numbers, more women than men went *back* East – mainly for educational reasons (i.e. having finished an educational track). The gender gap in West-to-East-migration, thus, results from less women than men born in West Germany going East. Again, the gender gap in the first line stems from educationally motivated moves: By far more West German men than women went East for an educational track, especially among the highly educated.

The statistical description of internal migration above is limited by biases due to panel attrition in the GSOEP. Excess numbers of women over men will be over-estimated, whereas excess numbers of men over women will be underestimated. And this bias will be strongest for the 18 to 25 years old, i.e. the only age group in which actually more women than men migrated from East to West. Therefore, we do not exactly know, whether there actually is a surplus of East German women going West for a job at younger ages. But the number of women who left for education is nearly three times the number of men and it is not appropriate to explain this high difference merely by a gender selective bias. Another limitation of the description arises from interpreting bundles of events in the context of migration as motives for moving. I did not use more differentiated events – for example

separating moving for a new educational track and moving because an educational track has been finished – because doing so resulted in very low frequencies in the sample.

In total, the description encourages future research on internal migration in Germany with more attention to education as a pull-factor in the migration from West to East Germany.

## References

- Abraham, Martin, Kathrin Auspurg and Thomas Hinz*, 2010: Migration decisions within dual-earner partnerships: A test of bargaining theory. *Journal of Marriage and Family* 72: pp 867-892.
- Alecke, Björn, und Gerhard Untiedt*, 2000: Determinanten der Binnenwanderung in Deutschland seit der Wiedervereinigung – Eine makroökonomische Analyse mit Paneldaten für die Bundesländer und den Zeitraum 1991 bis 2007. *Volkswirtschaftliche Diskussionsbeiträge Universität Münster* Nr. 309.
- Beck, Grit*, 2011: *Wandern gegen den Strom. West-Ost-Migration in Deutschland seit 1990*. Geowissenschaften. Berlin: Freie Universität.
- Brücker, Herbert, and Parvati Trübswetter*, 2004: Do the best go west? An analysis of the self-selection of employed east-west migrants in Germany.
- Burda, Michael, and Jennifer Hunt*, 2001: From reunification to economic integration: Productivity and the labour market in East Germany. *Brookings Papers on Economic Activity*: pp 1–92.
- Burda, Michael C.*, 1993: The determinants of East-West German migration. *European Economic Review* 37: pp 452–461.
- Burda, Michael C., Wolfgang Härdle, Marlene Müller and Axel Werwatz*, 1998: Semiparametric analysis of German East-West migration intentions: Facts and theory. *Journal of Applied Econometrics* 13: pp 525–541.
- Dienel, Christiane, Antje Gerloff und Loreen Lesske*, 2004: *Zukunftschancen junger Frauen in Sachsen-Anhalt*. Sachsen-Anhalt, Landesregierung.
- Fuchs-Schündeln, Nicola, and Matthias Schündeln*, 2009: Who stays, who goes, who returns? East-West migration within Germany since reunification. *Economics of Transition* 17: pp 703–738.
- Hansch, Winfried*, 1992: *Die Migration aus den alten Bundesländern in die Region Berlin-Brandenburg*. Kurzstudie für die Kommission zur Erforschung des sozialen und politischen Wandels in den neuen Bundesländern (Graue Reihe 1106). Halle: KSPW.

- Hansch, Winfried*, 1996: Wanderungsbewegungen aus den alten Bundesländern in die Region Berlin/Brandenburg: Zustrom aus der Gruppe der Eliten., pp. 47–67 in: *Bertram, Hans, Stefan Hradil und Gerhard Kleinhenz* (Hg.), KSPW: Transformationsprozesse, Band 6.
- Heiland, Frank*, 2004: Trends in East-West German migration from 1989 to 2002. *Demographic Research* 11: pp 173–194.
- Helbig, Marcel*, 2012: Die Umkehrung - Geschlechterungleichheiten beim Erwerb des Abiturs im Wandel. pp. 375-392 in: *Becker, Rolf, und Heike Solga* (Hg.), *Soziologische Bildungsforschung - Sonderheft 52 der Kölner Zeitschrift für Soziologie und Sozialpsychologie*. Wiesbaden: Springer VS.
- Herfert, Günter*, 2007: Regionale Polarisierung der demographischen Entwicklung in Ostdeutschland - Gleichwertigkeit der Lebensverhältnisse? *Raumforschung und Raumordnung* 65: pp 435–455.
- Hunt, Jennifer*, 2000: Why do people still live in East Germany? Working paper no. 7645. Cambridge: National Bureau of Economic Research.
- Jain, Angela, und Jenny Schmithals*, 2009: Motive für die Wanderung von West- nach Ostdeutschland und Rückkehrtypen. pp. 313–333 in: *Cassens, Insa, Marc Luy und Rembrandt Scholz* (Hg.), *Die Bevölkerung in Ost- und Westdeutschland. Demografische, gesellschaftliche und wirtschaftliche Entwicklungen seit der Wende*. Wiesbaden: VS.
- Klein, Thomas*, 1996: Der Altersunterschied zwischen Ehepartnern. Ein neues Analysemodell. *Zeitschrift für Soziologie* 25: pp 346–370.
- Klein, Thomas, und Johannes Stauder*, 2008: Partnermärkte in Deutschland im Spiegel eines neuen Erhebungsinstruments. pp. 78–113 in: *Huinink, Johannes, und Michael Feldhaus* (Hg.), *Neuere Entwicklungen in der Beziehungs- und Familienforschung. Vorstudien zum Beziehungs- und Familienentwicklungspanel (PAIRFAM)*. Würzburg: Ergon.
- Klein, Thomas, und Ingmar Rapp*, 2014: Die altersbezogene Partnerwahl im Lebenslauf und ihr Einfluss auf die Beziehungsstabilität. pp. 203–223 in: *Steinbach, Anja, Marina Hennig und Oliver Arránz Becker* (Hg.), *Familie im Fokus der Wissenschaft*. Wiesbaden: Springer VS.
- Klemm, Felicitas, und Ina Thomas*, 2010: Bildungsentscheidungen 2009 von Mädchen und Frauen in Sachsen. *Statistik in Sachsen* 3: pp 50–54.
- Kroh, Martin*, 2011: Documentation of sample sizes and panel attrition in the German Socio Economic Panel (SOEP) (1984 until 2010). Berlin: DIW.
- Kröhnert, Steffen, und Reiner Klingholz*, 2007: Not am Mann. Von Helden der Arbeit zur neuen Unterschicht? Lebenslagen junger Erwachsener in wirtschaftlichen Abstiegsregionen der neuen Bundesländer. Berlin: Berlin-Institut für Bevölkerung und Entwicklung.



- Kröhnert, Steffen, and Sebastian Vollmer*, 2012: Gender-specific migration from Eastern to Western Germany: Where have all the young women gone? *International Migration* 50: pp 95–112.
- Kubis, Alexander*, 2007: SSag mir, wo die Mädchen sind..."Regionale Analyse des Wanderungsverhaltens junger Frauen. *Wirtschaft im Wandel* 8: pp 298–307.
- Kubis, Alexander, and Lutz Schneider*, 2007: Determinants of female migration. The case of German NUTS 3 regions. *Wirtschaftsforschung*, Institut Für Halle.
- Kühntopf, Stephan, and Susanne Stedtfeld*, 2012: Wenige junge Frauen im ländlichen Raum: Ursachen und Folgen der selektiven Abwanderung in Ostdeutschland. *BiB Working Paper*. Wiesbaden: Bundesinsitut für Bevölkerungsforschung 3.
- Leibert, Tim, and Karin Wiest*, 2010: Ist die ländliche Peripherie männlich? *Nationalatlas aktuell* 4.
- Mai, Ralf*, 2006: Die altersselektive Abwanderung aus Ostdeutschland. *Raumforschung und Raumordnung* 5: pp 355–369.
- Mai, Ralf, Juliane Roloff und Frank Micheel*, 2007: Regionale Alterung in Deutschland unter besonderer Berücksichtigung der Binnenwanderungen.
- Melzer, Silvia Maja*, 2013: Reconsidering the effect of education on East-West migration in Germany. *European Sociological Review* 29: pp 210–228.
- Parikh, Ashok, and Michiel Van Leuvensteijn*, 2002: Internal migration in regions of Germany: A panel data analysis. Working Paper No. 12. Institutes, European Network of Economic Policy Research.
- Pischner, Rainer*, 2006: Die Querschnittsgewichtung und die Hochrechnungsfaktoren des Sozio-oekonomischen Panels (SOEP) ab Release 2007 (Welle W). Berlin: DIW.
- Raffelhüschen, Bernd*, 1992: Labor migration in Europe. Experiences from Germany after unification. *European Economic Review* 36: pp 1453–1471.
- Roesler, Jörg*, 2003: "Äbgehauen". Innerdeutsche Wanderungen in den fünfziger und neunziger Jahren und deren Motive. *Deutschland Archiv* 36: pp 562–574.
- Schneider, Lutz*, 2005: Ost-West-Binnenwanderung: Gravierender Verlust an Humankapital. *Wirtschaft im Wandel* 10: pp 309–314.
- Schneider, Lutz, Alexander Kubis and Delia Wiest*, 2010: Selektivität, soziale Bindung und räumliche Mobilität. Eine Analyse der Rückkehrpräferenz für Ostdeutschland. Halle: Institut für Wirtschaftsforschung.
- Schultz, Andrea*, 2009: Brain drain aus Ostdeutschland. Ausmaß, Bestimmungsgründe und Folgen selektiver Abwanderung. Leipzig: Deutsche Akademie für Länderkunde.
- Schwarze, Johannes*, 1996: Beeinflusst das Lohngefälle zwischen Ost- und Westdeutschland das Migrationsverhalten der Ostdeutschen? Eine

- mikroökonomische Untersuchung mit Daten des Sozio-oekonomischen Panels 1991 bis 1994. *Allgemeines Statistisches Archiv* 80: pp 50–68.
- Steiner, Christine*, 2004: Bleibst du noch oder gehst du schon? *Berliner Debatte Initial* 14: pp 42–55.
- Stickney, Lisa, and Alison Konrad*, 2007: Gender-role attitudes and earnings: A multinational study of married women and men. *Sex Roles* 57: pp 801–811.
- Wagner, Joachim*, 1992: Firm size, firm growth, and persistence of chance: Testing GIBRAT's law with establishment data from Lower Saxony, 1978–1989. *Small Business Economics* 4: pp 125–131.
- Weiss, Karin, and Katrin Isermann*, 2003: Der Übergang ostdeutscher Jugendlicher von der Schule in den Beruf. Geschlechtsspezifische Besonderheiten bei Berufseintritt und Berufseinschätzung. *Potsdamer Studien zur Frauen- und Geschlechterforschung* 7: pp 87–111.
- Wiest, Karin, and Tim Leibert*, 2013: Wanderungsmuster junger Frauen im ländlichen Sachsen-Anhalt - Implikationen für zielgruppenorientierte Regionalentwicklungsstrategien. *Raumforschung und Raumordnung* 71: pp 455–469.
- Windzio, Michael*, 2007: Regionale Arbeitslosigkeit und Distanz zur Grenze: Individual- und Kontexteffekte auf die Abwanderung von Arbeitskräften von Ost- nach Westdeutschland. *Schmollers Jahrbuch* 127: pp 553–583.
- Wolff, Sascha*, 2010: Ost-West-Wanderungen im wiedervereinten Deutschland. Göttingen: Optimus.
- Wolff, Sascha*, 2006: Migration und ihre Determinanten im ost-westdeutschen Kontext nach der Wiedervereinigung: Ein Literaturüberblick. Göttingen: Universität Göttingen.
- Zaiceva, Anzelika*, 2007: East-West migration and gender: Is there a "Double Disadvantage" vis-à-vis stayers? Bonn. IZA.

## Über den Autor

Johannes Stauder, 1971, Dr. phil., Privatdozent und Akademischer Oberrat für Methodenausbildung, Statistik und EDV am Max-Weber-Institut für Soziologie der Universität Heidelberg. Forschungsgebiete: Partnermarkt, Freundschaftsbeziehungen, Migration, Familien- und Bevölkerungssoziologie, Sozialstrukturanalyse, quantitative Methoden. **Veröffentlichungen:** Migration and the pPartner Market: How gender-selective relocations affect regional mating chances in Germany. *European Journal of Population* 34 (1), 2018: 59-86 (mit Jan Eckhard). – Unemployment, unemployment duration, and health: Selection or causation? *European Journal of Health Economics*, 2018 (online first). – Friendship networks and the social structure of opportunities for contact and interaction. *Social Science Research* 48C, 2014. – *Der Partnermarkt und die Gelegenheiten des Kennenlernens*. Wiesbaden 2014 (hrsg. mit A. Häring, Th. Klein und K. Stoye).

### Correspondence:

PD Dr. Johannes Stauder  
Max Weber-Institut für Soziologie  
Universität Heidelberg  
Bergheimer Straße 58  
69115 Heidelberg  
E-Mail: [johannes.stauder@mwi.uni-heidelberg.de](mailto:johannes.stauder@mwi.uni-heidelberg.de)  
Homepage: <https://www.soz.uni-heidelberg.de/dr-johannes-stauder/>



# „Biologische Invasionen“ – Neophyten, Neozoen, Krankheitserreger

VOLKER STORCH

Centre for Organismal Studies, Heidelberg

## Zusammenfassung

Nachdem die Europäer weit entfernte Kontinente entdeckt hatten, kam es zu einem besonders intensiven Austausch von Floren- und Faunenelementen. Produkte der Neolithischen Revolution (Haustiere, Nutzpflanzen) wurden ebenfalls exportiert, Exotisches wurde importiert, meistens zum Nutzen beider Seiten, des Öfteren jedoch auch mit katastrophalen Folgen. Das gilt bis zum heutigen Tag, sei es für Pflanzen, Tiere, Pilze oder bakterielle und virale Krankheitserreger.

## 1 Die lange Evolution der Organismen, harte Eingriffe des modernen Menschen

Seit etwa 4,6 Milliarden Jahren existiert die Erde, seit über 3,5 Milliarden Jahren gibt es auf ihr Leben. Vergleicht man die Geschichte unseres Planeten mit einem Kalenderjahr, dann begann die Entfaltung vielzelliger Organismen Mitte November, *Homo sapiens* kam am 31. Dezember dazu und gestaltete viel von dem um, was in der langen Zeit davor entstanden war. Um einen Aspekt, die Verschleppung von Organismen, geht es in diesem Beitrag.

Schaut man sich die Weltkarte des frühen Kanäozoikums an (vor über 60 Millionen Jahren), dann zeichnet sich die Lage der Kontinente, wie sie heute existieren, so in etwa ab. Es entstanden die modernen tier- und pflanzengeographischen Regionen auf den Kontinenten und in den Ozeanen.

Der Südkontinent Gondwana war zerbrochen, Südamerika und Afrika durch den Südatlantik getrennt, Australien und Antarktika noch verbunden, Nord- und Südamerika jedoch noch lange nicht durch die viel später entstandene Landbrücke. Tier- und Pflanzengeographen haben eine Biogeographie geschaffen, die die heutige Situation erklärt und verschiedene Regionen klar definieren kann, z. B. Paläarktische und Nearktische Region, Notogaea (Australische Region), Neogaea (Neotropische Region), in denen sich regional unterschiedliche Floren und Faunen in der Erdneuzeit entwickelten.

Im Phanerozoikum, also den jüngsten etwa 540 Millionen Jahren, gab es fünf Massenaussterben, in deren Verlauf jeweils mehr als die Hälfte aller Organismenarten ausstarben. Jetzt könnte der moderne Mensch das sechste Massenaussterben verursachen (z. B. Leakey & Lewin, 1996). Ein Aspekt ist das Verschleppen von Organismen von einer der genannten Regionen in eine andere. Dieser soll folgend beleuchtet werden.

## 2 Sichtweisen ändern sich, Kenntnisse nehmen zu

Einer der größten Eingriffe der Menschheit in die Natur war die Domestikation. Es wurden Kulturpflanzen und Haustiere geschaffen, was wiederum ein rasches Wachstum der Menschheit zur Folge hatte sowie einen globalen Transport der neuen Errungenschaften auf andere Kontinente.

Verkehrsnetze wurden dichter, der Transport beschleunigt und damit auch der Austausch von Organismen. Zunächst mag man darin nur Vorteile gesehen haben; die zum Teil grausamen Nachteile hat man zwar erlitten, in ihrer Ursächlichkeit jedoch nicht verstanden. Mehrfach hat es in Europa fürchterliche Pestepidemien gegeben, deren Ursache man natürlich nicht kannte. In nur einem halben Jahrzehnt im 14. Jahrhundert (1347 ff) starben schätzungsweise 25 Millionen (nach manchen Autoren noch viel mehr) Menschen in Europa an der Pest. Ursache: Die aus Asien stammende Hausratte, mit Pestbakterien beladen, traf auf Menschen, die Flöhe an sich trugen und so kam es zum Ausbruch der schrecklichen Krankheit. Erst über ein halbes Jahrtausend danach (1894) gelang Alexandre Yersin der Nachweis des Krankheitserregers, der nach ihm *Yersinia pestis* benannt wurde. Stefan Winkle berichtet über die „Geißeln der Menschheit“ auf weit über 1000 Seiten (1997), Grüntzig und Mehlhorn (2005) über „Expeditionen ins Reich der Seuchen“.

Im 19. Jahrhundert (1845 ff) vernichtete eine Pilzerkrankung erhebliche Teile der Kartoffelernte in Europa. In Irland starben über eine Million Menschen, eine weitere Million verließ das Land. Vermutlich wurde der Pilz (*Phytophthora in-*

*festans*) aus Nordamerika nach Europa gebracht. Die politischen Konsequenzen reichen bis ins 20. Jahrhundert (Litton, 1996).

Unkenntnis von Zusammenhängen war auch mit dem gezielten Export von Organismen in ferne Regionen verknüpft. Die frühen britischen Siedler Australiens wünschten sich Füchse für die Jagd, die auf dem fünften Kontinent jedoch mehrere Beuteltierarten ausrotteten. Auch Kaninchen – ursprünglich von der Iberischen Halbinsel stammend - waren erwünscht. Dass aus den paar Tieren, die schon im späten 18. Jahrhundert nach „Down under“ gebracht worden waren und die 1859 freigesetzt wurden, ein gutes Jahrhundert später 750 Millionen entstanden sein würden, hat wohl niemand geahnt. Zeitweise kamen auf einen Australier zehn Schafe und auf ein Schaf zehn Kaninchen. Dazu kamen noch Rinder, die Millionen und Abermillionen Kuhfladen produzierten, die von australischen Organismen nicht abgebaut werden konnten. Langjährige Forschung schuf letztlich Abhilfe: Man importierte schließlich koprophage Käfer. Bis heute verblieben in Australien „Problemtiere“ wie Dromedare, Pferde, Wasserbüffel und viele andere. Im Zusammenhang damit sind Einfuhrverbote verhängt worden. Werden sie nicht eingehalten, können Gefängnisstrafen oder hohe Geldbußen verhängt werden. Eine analoge Problematik wurde später in Neuseeland offenkundig, wo man ähnliche Fehler gemacht hatte wie in Australien (Hutching, 1998). Auch dort suchte man nach koprophagen Käfern – was schließlich gelang. Ein deutsches Magazin titelte „Greencard für Kotfresser“.

Aus den genannten und zahlreichen weiteren Beispielen hätte man lernen können. Das ist jedoch leichter gesagt als getan. Der auf dem Colorado-Plateau endemische Käfer *Leptinotarsa decemlineata*, an Solanaceen lebend, kam mit der aus den Anden stammenden Kartoffel zusammen. Aus dem „Colorado beetle“ wurde der „Kartoffelkäfer“. Er erreichte die Ostküste der USA, seine Leichen verpesteten die Luft der Seebäder und brachten Schienenfahrzeuge zum Stehen. Deutschland verbot die Einfuhr von US-Kartoffeln; andere Länder folgten. Vergebens! 1935 richtete man in Deutschland von Staats wegen einen Kartoffelkäfer-Abwehrdienst ein. Im 2. Weltkrieg soll der Käfer beim jeweiligen Feind zum Einsatz gekommen sein.

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts vernichtete die nach Europa eingeschleppte Reblaus (*Viteus vitifolii*) allein in Frankreich die Weinreben auf einer Fläche, die etwa sechsmal so groß war wie die Rebanbaufläche unserer Tage in Deutschland. Das Problem wurde gelöst. Durch Pfropfung von Edelreisern der europäischen Rebsorten auf reblautolerante Unterlagen, die von amerikanischen

Arten stammen, ist es möglich, auch auf reblausverseuchten Böden Weinbau zu betreiben.

Heute ist unser Wissen so differenziert, dass wir Freund und Feind unter der riesigen Schar exotischer Pflanzen und Tiere relativ gut unterscheiden können. Die „Freunde“ schmücken unsere Gärten und Anlagen, den „Feinden“ gilt es Paroli zu bieten.

Doch wie lässt sich zwischen harmlosen Neuzugängen und Organismen, die Krankheiten übertragen oder heimische Arten ausrotten, unterscheiden?

Bei der Gestaltung unserer Haus- und Vorgärten sowie kommunaler Anlagen bevorzugen wir exotische Pflanzen, das heißt – im ursprünglichen Sinne des Wortes – „etwas von außerhalb“. Viele unserer beliebtesten Gartenpflanzen stammen aus Amerika. Verschiedentlich hat sich die Herkunft in der Namensgebung niedergeschlagen, so wie bei *Aster novaeangliae* und *Eschscholzia californica*. Letztere ist die Staatsblume Kaliforniens.

Ebenfalls bei uns häufig angepflanzt wird die einjährige Totenblume Mexikos. Bei den Azteken kam ihr eine besondere Bedeutung zu, zum Beispiel als stimulierender Tee und als Aphrodisiakum. Wir nennen die Gattung nach dem etruskischen Gott Tages *Tagetes* oder auch Studentenblume.

Ebenfalls sehr beliebt ist die Gattung *Dahlia*, wie *Tagetes* in Zentralamerika zu Hause. Mit tausenden von Kultursorten werden Gärten und Parkanlagen im Herbst zu einem Blumenmeer. Ihre Knollen sind nicht frostfest, müssen daher über Winter bei etwas höheren Temperaturen gelagert werden. Auch die aus Amerika stammende *Canna*, das Blumenrohr, ist bei uns in Gartenanlagen verbreitet, muss aber im Winter ebenfalls gegen Frost geschützt werden. Entsprechendes gilt für die aus Südamerika stammende *Fuchsia*.

Besonderer Beliebtheit erfreut sich auch die Sonnenblume (*Helianthus annuus*). Kleingärtner haben oft Freude, mit ihr „Höhenrekorde“ zu erzielen, und wenn die 5-m-Marke überschritten wird, gibt es auch schon mal ein Foto in der Regionalzeitung. Die Sonnenblume ist einjährig, was schon das Epitheton verrät und muss alljährlich neu ausgesät werden. Gleiches gilt für die hochgeschätzten Schmuckkorbchen, besser bekannt als Cosmeen (*Cosmos*, syn. *Cosmea*), die pro Pflanze über 300 Blüten hervorbringen können, bevor der Frost dem Schauspiel ein Ende setzt. Leichter hat man es mit den beliebten „Amerikanern“ *Coreopsis*, *Echinacea*, *Gaillardia*, *Helenium*, *Phlox* und *Rudbeckia*. Es handelt sich mehrheitlich um mittelhohe Stauden. Die kleinwüchsige Mexikanische Goldrandblume (*Sanvitalia*) und der Leberbalsam (*Ageratum*) werden gern für Einfassungen von Beeten und in Steingärten angepflanzt. Keine der erwähnten Exoten stellt nach



jetzigem Kenntnisstand ein Problemfall dar. Sehr selten findet man die eine oder andere von ihnen einmal außerhalb von Gärten.

Dass aus einer attraktiven „Gartenblume“ jedoch auch ein kaum zu zähmendes Übel werden kann, zeigt uns die Wasserhyazinthe (*Eichhornia crassipes*). Sie stammt aus Südamerika. Noch im späten 19. Jahrhundert kam sie nur hier vor. Blumenliebhaber sorgten jedoch für ihre Verbreitung. Seit Beginn des 20. Jahrhunderts wächst sie in Indien, seit den 1950er Jahren in Afrika. Es handelt sich um eine attraktive Pflanze, deren Blätter eine Rosette bilden, aus deren Mitte aufrechte Ähren mit trichterförmigen hellvioletten Blüten und goldener Zeichnung entspringen. Manche Betrachter werden an die Schönheit von Orchideen erinnert. Abb. 1 zeigt einen wachsenden Bestand von *Eichhornia*, der das ufernahe flache Wasser eines Stausees in der Hauptstadt von Burkina Faso, der Millionenmetropole Ouagadougou, eingenommen hat.



**Abbildung 1:** Wasserhyazinthen-Bestand dominiert den Uferbereich eines Stausees in Afrika (Photo: N. Becker).

Es war ihre Schönheit, die den Export der zur kleinen Familie der Pontederiaceae gehörenden Pflanze beförderte. Solange man sie in kleinen Süßgewässern und unter Kontrolle hält, ergeben sich keine Probleme. Im Freiland sieht das jedoch ganz anders aus. Die junge Pflanze wurzelt zunächst im ufernahen Schlamm. Lange Ausläufer bilden neue Rosetten, die sich ablösen und freischwimmend weiterleben. Ihre Blattstiele sind zu dicken Schwimmkörpern mit lockerem, luftgefülltem Gewebe angeschwollen. Daher rührt auch das Epitheton *crassipes* = Dickfuß. In wenigen Monaten können hunderte von Quadratmetern der Oberfläche stehender oder schwach fließender Gewässer komplett eingenommen werden. Das Sonnenlicht erreicht den Wasserkörper nicht mehr, Sauerstoffmangel im Gewässer ist die Folge, Boote können sich kaum noch durch den dichten Polsterteppich hindurchkämpfen, Schäden an Turbinen von Wasserkraftwerken kann die Folge sein. All das machte diese Pflanzen im Tropengürtel zu einem großen Problem. Zunächst versuchte man, sie mit Unterwasser-Mähmaschinen zu bekämpfen, um Wasserrinnen für die Schifffahrt zu schaffen. Dann setzte man auch Herbizide ein. Eine schicke Wasserpflanze war zur „Wasserpest“ (Peste d'eau), zum „lila Fluch der Tropen“ geworden. Vor einigen Jahrzehnten entdeckte man jedoch ihre Nutzung. Auf den Philippinen begann man mit der Herstellung von Sandalen aus diesen Pflanzen, andernorts nutzt man sie für die Papierherstellung und als Ausgangsmaterial für diverse Flechtwaren. Bei uns sind seit einiger Zeit Zeitschriftenständer „aus dem nachwachsenden Rohstoff Wasserhyazinthe gefertigt“ im Handel. Tropische Schönheit, lila Fluch der Tropen, genutzter Werkstoff: benannt nach dem preußischen Kultusminister J.A.F. von Eichhorn (1779–1856), basierend auf Material, welches Alexander von Humboldt und Aimé Bonpland aus Südamerika mitgebracht hatten.

Eine ähnlich kontroverse Beurteilung erfährt *Thunbergia alata*, bei uns „Schwarze Susanne“ genannt und im Frühjahr allenthalben für ornamentale Zwecke angeboten und sehr geschätzt. Sie stammt aus dem tropischen Afrika, ist frostempfindlich und wurde in den tropischen Regionen Amerikas regionenweise (z. B. in Kolumbien) zum äußerst unerfreulichen Neophyten. In kurzer Zeit erreicht die rankende Pflanze 3 m und überwuchert alles andere. Benannt wurde die über 100 Arten umfassende Gattung nach dem Schweden Carl Peter Thunberg, der im 18. Jahrhundert Pflanzen in Afrika und Asien sammelte.

Viele Mitteleuropäer zieht es in der Urlaubszeit in mediterrane Gefilde. Das Sommerhalbjahr garantiert dort eine tägliche Sonnenscheindauer von über 10 Stunden. Beim Eintreffen im Urlaubsquartier empfinden Neuankömmlinge die Blütenpracht als besondere Freude. *Bougainvillea* (aus Brasilien) bekleidet als

Kletterpflanze Wände und Mauern. Ihre violetten oder auch in anderen Farben leuchtenden Hochblätter fallen schon von Weitem auf. *Carpobrotus* und *Mesembryanthemum* (aus Südafrika) bilden dichte Matten und bestechen durch ihre großen Blüten. Der auffällige Duft des immergrünen, blühenden *Pittosporum* (aus Ostasien), auch Pechsamenstrauch oder Klebsamen genannt, gibt dem Ganzen eine besondere Note. Vielleicht blühen auch gerade einige Mimosaceae: *Acacia karoo* (aus Südafrika) mit ihren bis 10 cm langen Nebenblattdornen oder andere Akazien-Arten (aus Australien). Besondere Bewunderung rufen die großen Blüten von *Hibiscus rosasinensis* (aus Südostasien) hervor. Hier und da begegnet man dem Echten Feigenkaktus (*Opuntia ficus-indica*), der aus Amerika stammt. Verlässt man das Feriendomizil nach diesen ersten „mediterranen Impressionen“ und geht eine Straße entlang, wird man an deren Rand und am Rand von Feldern den gelbblühenden Sauerklee *Oxalis pes-caprae* (aus Südafrika) sehen, vielleicht unter dem verbreiteten Straßenbaum *Eucalyptus* (aus Australien). All diese Importe erfolgten in den letzten Jahrhunderten.

Das Mittelmeergebiet ist eine sehr alte Kulturlandschaft, die vom Menschen schon seit Jahrtausenden umgestaltet wird. Steineichen- und Korkeichen-Wälder, Macchie und Garrigue sind Pflanzengesellschaften, die heutigen Besuchern als ursprünglich erscheinen, es aber so nicht sind. Olivenhaine und Weinberge sind dagegen offensichtlich Menschenwerk. Wir haben die Situation akzeptiert und genießen (mehrheitlich) die „neue Situation“.

Etwas problematischer ist die Lage an der Ostsee und auf den deutschen Nordseeinseln, z. B. dem beliebten Ferienziel Sylt. Man macht dort gern Werbung mit der „Syltrose“ (*Rosa rugosa*). Diese stammt aus Ostasien, bringt von Mai bis September rosarote oder weiße Blüten hervor, die 8 cm Durchmesser erreichen können und ist gleichzeitig Windschutz. Andererseits ist sie sehr raumgreifend und zerstört Teile der einheimischen Vegetation einschließlich der Dünenrose (*Rosa pimpinellifolia*).

### 3 Akklimation

Für europäische Siedler in überseeischen Gebieten war die Einfuhr von Pflanzen- und Tierarten einerseits nötig, um eine sichere Nahrungsgrundlage zu schaffen, andererseits auch wohl emotional bedingt. Nostalgische Gründe mögen eine Rolle gespielt haben beim Transfer heimatlicher Pflanzen, Vögel und verschiedener Haustiere. Schon Charles Darwin war überrascht, als er 1835 mit der „Beagle“ Station in Neuseeland machte. Er traf auf Gärten mit Bohnen, Gurken, Rhabar-

ber, Apfel-, Birn- und Pfirsichbäumen, allesamt nicht zur lokalen Flora zählend. In speziellen Behältern war vieles über die Meere transportiert worden, machte Neuseeland und Australien zu einer britischen Kultur-Natur-Exklave mit weitreichenden negativen Folgen. Man mag von einem antipodischen Großbritannien geträumt haben, hat jedoch als Folge zwei sehr lange in der Erdgeschichte isolierte Inseln (Neuseeland) und einen Kontinent (Australien) bezüglich ihrer indigenen Fauna und Flora erheblich geschädigt.

In der Mitte des 19. Jahrhunderts wurden in Europa verschiedene Akklimatisationsgesellschaften gegründet. In Paris begann es 1854. Der Papst und der König von Frankreich förderten deren Ziele nachdrücklich. Bernhard Kegel (1999, 2014) beschreibt die Entwicklung eindrücklich, ebenso den späteren Umschwung, weg von der ausufernden Einbürgerungspraxis. Man hatte mittlerweile eine derartige Vermehrung eingeführter Tiere erlebt, dass Jagdgewehre nicht ausreichten, sondern Helikopter und automatische Waffen zum Einsatz kommen mussten, um der Problematik Herr zu werden. Auf das Akklimatisationsfieber war der Katzenjammer gefolgt.

In Deutschland interessierte sich Bismarck besonders für das Phänomen der Akklimatisation. In Anerkennung seiner Verdienste um die Reichsgründung hatte ihm Kaiser Wilhelm I. den Sachsenwald übereignet. Es handelt sich heute um das größte geschlossene Waldgebiet in Schleswig-Holstein. Manchmal hat Bismarck von seinem dortigen Wohnsitz in Friedrichsruh monatelang die Regierungsgeschäfte wahrgenommen, aber auch in Kooperation mit Forstfachleuten experimentiert, z. B. mit Douglasie, Sitkafichte, Japanischer Lärche und anderen Nadelbäumen (Hennig, 1998) sowie der Roteiche. Die aus Nordamerika stammende Douglasie gehört heute zu einem wesentlichen Bestandteil der Wälder in mehreren europäischen Ländern. Die ersten Samen „der Königin der Pazifikwälder“ kamen 1827 nach Europa, gesammelt und überbracht von einem Schotten namens David Douglas.

## 4 Invasionsbiologie

In unseren Tagen hat sich die Euphorie der Akklimatisations-Bewegung gelegt. Es ist eine kritischere Einstellung gegenüber dem Import von fremden Faunen- und Florenelementen entstanden, regionenweise – aus guten Gründen – in unterschiedlichem Maße. Als Neobiota (z. B. Neophyten und Neozoen) bezeichnet man Organismen, die durch den Menschen aus ihrem ursprünglichen Verbreitungsgebiet in andere Regionen, die oft auf anderen Kontinenten liegen, verschleppt

wurden. In einer engeren Definition handelt es sich um Arten, die nach der Entdeckung Amerikas durch Kolumbus (1492) und unter Mitwirkung von Menschen nach Europa gelangt sind. Mittlerweile sind fast 2% der Tierarten Europas gebietsfremd. Etwa die Hälfte von ihnen sind Insekten. Allein im Rhein gibt es derzeit etwa 100 etablierte Neozoen-Arten (zu Fischen siehe Holm, 2010). Vor 1492 nach Europa eingeführte oder eingeschleppte Arten, z. B. die Hausmaus (*Mus musculus*) und der Karpfen (*Cyprinus carpio*), werden als Archaeozoen bezeichnet.

In manchen Fällen hat man sich bei der Einfuhr fremder Arten Nutzen versprochen, es kam jedoch zum Teil zu erheblichen Schäden. Dann spricht man von invasiven Arten. Sie beeinträchtigen indigene Pflanzengesellschaften und Tiere sowie den Menschen oft beträchtlich. Wegen des großen Umfangs der Neuzugänge hat sich ein eigenes Fachgebiet etabliert, die Invasionsbiologie. Der Schwerpunkt liegt auf "Problem-Arten". Diese werden z. B. vom Bundesamt für Naturschutz, der wissenschaftlichen Behörde des Bundes für nationalen und internationalen Naturschutz, zusammengestellt. Die Verantwortlichen äußerten sich dazu in „Biologie in unserer Zeit, 6/2014“. Das ganze Heft ist den Neobiota gewidmet. Interessant sind jedoch auch diejenigen Neozoen, die verbreitet als Bereicherung angesehen werden. Im Folgenden einige Beispiele – aus einer reichen Fülle.

Die kleine aus Ostasien stammende Süßwassermeduse *Craspedacusta sowerbii* ist die einzige Süßwassermeduse Mitteleuropas. Mit ihrem Durchmesser von etwa 2 cm ist sie eher unauffällig, war zunächst nur aus Warmwasserbecken Botanischer Gärten bekannt und findet sich heute bei uns in allen großen Flusssystemen. Man kennt aus Mitteleuropa nur weibliche Tiere, die in Baggerseen oft in Massen auftreten.

Körbchenmuscheln (*Corbicula*-Arten) sind insbesondere in den 80er Jahren des 20. Jahrhunderts zu einem auffälligen Element unserer Süßgewässer geworden. Vermutlich sind sie aus Asien über Amerika zu uns gelangt.

Die amerikanische Schwertmuschel (*Ensis americanus*) ist im Bereich der Nordsee seit 1978 bekannt. Heute ist sie eine der häufigsten Muscheln im Weltnaturerbe Wattenmeer.

Unter den Vögeln, die zu den Neubürgern bei uns zählen, genießen wohl die Türkentaube, der Fasan sowie der Halsbandsittich verbreitet Sympathie. Das kann man von der Haustaube, die unsere Städte in großer Zahl besiedelt, schon nicht mehr behaupten. In seinem umfangreichen Opus „Die Taube – vom heiligen Vogel der Liebesgöttin zur Strassentaube“ beschreibt Daniel Haag-Wackernagel (1998) den Weg der Taube durch Völker und Zeiten. Hier überlagern sich Religiosität („Vom Ishtar zum Heiligen Geist“), bedingungsloser Tierschutz und Bedenken in

Sachen Hygiene/Infektionsgefahr. Analoges lässt sich für verschiedene Säugetiere sagen. Ratten (*Rattus norvegicus*) werden seit einiger Zeit – besonders in weißer Form – als „Kuscheltiere“ in Wohnungen gehalten. In städtischen Kommunen nimmt ihre Zahl in den letzten Jahren zu. Medien berichten von rund 300 Millionen Ratten in Deutschland, Rattenbekämpfer werden vermehrt angefordert.

## 5 Neophyten als Problemfälle

Unter den besonders auffälligen Neophyten in Mitteleuropa gibt es einige, die in weiten Kreisen Unmut hervorrufen. Diesem Phänomen trägt der Buchtitel „Unheimliche Eroberer“ von Wolfgang Nentwig (2011) Rechnung. An erster Stelle ist die aus Nordamerika stammende *Ambrosia artemisiifolia* zu nennen, in unserer Sprache Ambrosie oder auch Aufrechtes Traubenkraut genannt. Viele Menschen reagieren sehr empfindlich auf die hochallergenen Pollen oder auch auf die Sekrete der Pflanzen.

An zweiter Stelle ist der Riesen-Bärenklau (*Heracleum mantegazzianum*) zu nennen, der aus dem Kaukasus stammt. Früh im 19. Jahrhundert wurde er im Londoner Botanischen Garten zur Schau gestellt; schon bald danach hatte er diesen verlassen. Blühende Pflanzen können eine Höhe von 5 m erreichen, sehen spektakulär aus und produzieren pro Pflanze maximal ca. 50.000 Samen. Das enorme Vermehrungspotential führt zu monokulturartigen Beständen; der Kontakt mit der Pflanze kann erhebliche gesundheitliche Probleme zur Folge haben. Einwirkung von Sonnenlicht nach dem Berühren des Bärenklaus kann bei Menschen zu schweren Hautverbrennungen führen.

Während die beiden genannten Arten Menschen unmittelbar schädigen können, gibt es weitere, welche die indigene Flora verdrängen.

Das gilt zum Beispiel für den so genannten Götterbaum (*Ailanthus altissima*), der schon im 18. Jahrhundert nach Europa gebracht wurde. Es handelt sich um eine sehr raschwüchsige Pionierpflanze, die in kurzer Zeit Brachflächen, Eisenbahnanlagen und Straßenränder besiedelt, aber auch weitere Lebensräume. In der Mitte des 19. Jahrhunderts wurde *Ailanthus* großflächig als Nahrung für Seidenraupen bei uns angebaut.

Als weitere Ärgernisse sind die großen ostasiatischen Knöterich-Arten (z. B. *Fallopia japonica* und *F. sachalinensis*) sowie das Drüsige Springkraut (*Impatiens glandulifera*, Abb. 2) aus dem Himalaya zu nennen. Während der Knöterich bei uns nur negativ bewertet wird, gehen die Geschmäcker bei dem Springkraut

auseinander: Es verdrängt andere Pflanzen, wird als gute Bienenweide angesehen, von manchen Menschen als Geruchsbelästigung.



**Abbildung 2:** Drüsiges Springkraut (Photo: B. Glaß).

## 6 Neozoen als Problemfälle

Zu den Neozoen, die wir als besonders störend empfinden und die zudem potentielle Krankheitsüberträger sind, gehören die Stechmücken (Culicidae). Erhöhte Mobilität der Menschen sowie der internationale und interkontinentale Handel tragen wesentlich zu ihrer Ausbreitung bei (Becker et al., 2014). Von den insgesamt bisher bekannten etwa 3.500 Arten sind 51 in Deutschland zu finden, vier davon sind Neozoen. Culiciden können Krankheiten wie Malaria, Dengue-, West-Nil- und Chikungunya-Fieber sowie Filariosen (z. B. Elephantiasis) übertragen. Sie sind damit global für den Menschen besonders bedrohliche Tiere, die mehr menschliches Leben auslöschen als jede andere Familie des Tierreichs. Entsprechend wird auch in Europa eine selektive Bekämpfung von Stechmücken vorgenommen und besonderes Augenmerk auf die Neuzugänge gerichtet. Die vier

Neozoen sind *Ochlerotatus japonicus* (seit 2009), *Aedes albopictus* (seit 2007), *Uranotaenia unguiulata* (seit 1995) sowie *Culiseta longiareolata* (seit 2011).

Zwei der exotischen Arten stehen besonders im Focus der Wissenschaft, da sie potentielle Überträger von Krankheitserregern sind, v. a. von Arboviren: die Asiatische Tigermücke (*Aedes albopictus*, Abb. 3) und die Japanische Buschmücke (*Ochlerotatus japonicus*).



**Abbildung 3:** Asiatische Tigermücke (Photo: B. Pluskota).

Die Asiatische Tigermücke stammt aus dem tropischen Südostasien und ist neben *Aedes aegypti*, der in Deutschland nicht vorkommenden Gelbfiebermücke, die erfolgreichste Art hinsichtlich ihres Ausbreitungspotenzials. Ausgehend von Südostasien hat sie sich innerhalb der letzten Jahrzehnte in Teilen Nord-, Mittel- und Südamerikas, Afrikas und Europas etabliert. In Europa wurde sie erstmals im Jahr 1979 in Albanien nachgewiesen. Wahrscheinlich war sie aus China eingeschleppt worden. Erst nach ihrer massiven Einschleppung nach Italien im Jahr 1990 durch den internationalen Gebrauchtreifenhandel konnte sie sich sehr schnell in ganz Italien ansiedeln und von dort mit dem privaten und öffentlichen Verkehr im gesamten Mittelmeerraum ausbreiten. Es lag daher nahe, dass man im Jahr



2005 in Deutschland mit einem Monitoring-Programm entlang der Autobahn 5 (A 5) begonnen hat – der Haupteinfuhrschneise für den Personen- und Güterverkehr aus Italien nach Mitteleuropa. Die Vermutung war, dass die Asiatische Tigermücke mit Kraftfahrzeugen, zum Beispiel beim Rückreiseverkehr von Touristen aus Italien oder mit LKW über die Alpen nach Deutschland eingeschleppt wird. Die blinden Passagiere verlassen dann ihre Vehikel während Rastphasen entlang der Autobahn und können sich unter günstigen Umständen in ihrer neuen Heimat ansiedeln. Diese Hypothese wurde auch dadurch gestützt, dass *Aedes albopictus* ein aggressives Stechverhalten zeigt und seinem bevorzugten Wirt, dem Menschen, in Kraftfahrzeugen folgt und so von einem Land in das andere verschleppt werden kann. Bald wurde die Vermutung bestätigt (Pluskota et al. 2008).

Die Japanische Buschmücke (*Ochlerotatus japonicus*) hat ihre Heimat in Japan, Korea, Süd-China, Taiwan sowie im Osten der Russischen Föderation. In Europa wurde die Art erstmals 2000 in Frankreich sowie 2002 in Belgien in einem Gebrauchtreifenlager gefunden. 2008 konnte sie in der nördlichen Schweiz sowie in Baden-Württemberg nachgewiesen werden, später auch in Rheinland-Pfalz, Nordrhein-Westfalen und Niedersachsen. Die klimatischen Bedingungen in den Ursprungsländern in Ostasien sind dem Klima in Europa ähnlich, was die Etablierung dieser Art in Deutschland begünstigte. Ihre wichtigsten Brutplätze sind neben natürlichen Auswaschungen im Gestein (deshalb wird sie auch gelegentlich als Asiatischer „Rockpool-Moskito“ bezeichnet), Baumhöhlen und künstliche Wasseransammlungen wie z. B. Brunnen, Blumenvasen und Regenfässer. Im Rahmen eines Monitoringprogrammes wurden in Baden-Württemberg Friedhöfe auf das Vorkommen von *Ochlerotatus japonicus* untersucht. Friedhöfe bieten ideale Lebensbedingungen für Stechmücken: Sie verfügen über eine Vielzahl von Brutstätten in Form von Vasen und Brunnen, die Blütenpflanzen sind eine gute Ressource für die Aufnahme von zuckerhaltiger Flüssigkeit (z. B. Nektar) und Besucher sind Wirte für die Blutmahlzeit, um die Eientwicklung zu vollenden. Das Gebüsch bietet außerdem gute Unterschlupfmöglichkeiten. Die Untersuchung ergab, dass die Art inzwischen in Baden-Württemberg auf einer Fläche von nahezu 12.000 km<sup>2</sup> vorkommt, was etwa einem Drittel der Gesamtfläche dieses Bundeslandes entspricht. Sie muss als bereits etablierte Art für Deutschland angesehen werden, da sie mindestens drei Generationen in ihrer neuen Umgebung hervorgebracht hat. Ihre Einschleppung ist höchstwahrscheinlich auf die Einfuhr von Waren wie z. B. Altreifen oder im Zusammenhang mit Zierpflanzen und Blumenvasen aus Asien (China) zurückzuführen.

*Ochlerotatus japonicus* erwies sich in Laborversuchen als ein effizienter Überträger zahlreicher Viren, wie z. B. dem West Nil- (WNV), dem japanischen Enzephalitis-Virus (JEV), Dengue- und Chikunguya-Virus.

Während von den genannten Neozoen unter den Stechmücken erhebliche gesundheitliche Probleme für Menschen ausgehen können, gibt es im großen Reich der Insekten viele, die „nur“ wirtschaftlichen Schaden bewirken. Das gilt z. B. für Vorratsschädlinge, die seit den frühen Zeiten des Nahrungsmitteltransports verschleppt wurden. Von vielen ist nicht einmal die Herkunft bekannt, ihre Verbreitung jedoch mittlerweile fast global (Reichmuth, 1997). Erwähnenswert an dieser Stelle ist die allbekannte Mehlmotte, die speziell an Mehl und anderen Getreideprodukten lebt. Der kleine Falter wurde erst 1877 von Julius Kühn, dem Begründer des Studiums der Agrarwissenschaften in Deutschland, in amerikanischem Weizen entdeckt und wenig später nach ihm benannt: *Ephestia kuehniella* Zeller, 1879. Als Herkunft wird Mittelamerika vermutet; ursprünglich lebten die Larven im Freien unter der Rinde von Bäumen und abgefallenen Früchten (Reichmuth, 1997).

Im Gegensatz zu der Mehlmotte ist die aus Ostasien eingeschleppte Gallwespe *Dryocosmos kuriphilus* bei uns noch kaum bekannt obwohl schon weit verbreitet. Sie wurde Anfang des Jahrtausends nach Südeuropa eingeschleppt und ist mittlerweile bei uns (im Raum Heidelberg) allenthalben an Esskastanien – ebenfalls Exoten - auffindbar. Die Ernteerträge sind im Süden Europas beträchtlich zurückgegangen; Gallbildung und damit Schaden gehen ausschließlich von den parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchen bzw. ihrer Brut aus.

Ein Unglück spezieller Art scheint mit der Milbe *Varroa destructor* (*V. jacobsoni*) passiert zu sein. Diese richtet in Bienenstöcken erheblichen Schaden an (Tautz und Steen, 2017). Aus dem Osten wurde sie Anfang der 1970er zu uns gebracht.

Auch in den heimischen Süßgewässern gibt es mittlerweile viele Neozoen, die als problematisch eingestuft werden.

Seit dem 19. Jahrhundert lebt die Dreikant- oder Wandermuschel (*Dreissena polymorpha*) in mitteleuropäischen Fließgewässern. Sie stammt aus dem pontokaspischen Raum, befestigt sich mit Byssusfäden am Substrat und ist mittlerweile ein wesentlicher Bestandteil von Bodenlebensgemeinschaften geworden. Bei Massentwicklungen kann es zu Verstopfung von Wasserleitungen kommen. *Dreissena* kann Muschelbänke aufbauen, die 10.000e von Individuen umfassen können. Großen Schaden richtet *Dreissena* mittlerweile in Nordamerika an, wohin sie aus Europa verschleppt wurde.

Die Wollhandkrabbe (*Eriocheir sinensis*) stammt aus China und ist seit 1912 in Deutschland nachgewiesen. Sie besiedelte rasch Flüsse und Kanäle. Oft ist es zu

Massenvermehrungen gekommen, die zu Beeinträchtigungen der Fischerei führten. Ihre fast bis 1 m langen Wohnbauten rufen zudem Schäden an Uferböschungen und Dämmen hervor.

Unter den Säugetieren sind insbesondere drei Arten zu nennen, die vermehrt Aufmerksamkeit auf sich gelenkt haben. Der Waschbär (*Procyon lotor*) ist ursprünglich von Kanada bis Panama verbreitet. Seit 1934 lebt er im Bereich des Edersees (Hessen) in freier Wildbahn. Inzwischen ist er in Mitteleuropa weitverbreitet. Ein Bestand von 1 Million wird hier für möglich gehalten.

Nutria (*Mycocastor corypus*) stammt aus Südamerika, lebt in Kolonien und gräbt Gangsysteme in Uferböschungen. Diese Nagetierart wurde zunächst in Pelztierfarmen gehalten, später auch gezielt im Freiland angesiedelt.

Die Bismartratte (*Ondatra zibethicus*) ist mit 35 cm Kopf- Rumpf-Länge der größte Vertreter der Wühlmäuse. Auch sie stammt aus Nordamerika und legt Erdbauten oder Burgen aus Pflanzenmaterial in Wassernähe an. Die Eingangsöffnung, die zu ihrem Wohnraumkessel führt, liegt unter dem Wasserspiegel.

Was hier in knappster Form über die drei Säugetierarten mitgeteilt wird, nimmt in Band 2 von „Die Säugetiere Baden-Württembergs“ schon über 20 Seiten ein. Die Problematik ist also umfangreich (Braun und Dieterlin, 2005).

## 7 Fauna und Flora ozeanischer Inseln: besonders bedroht

Man schätzt, dass die ozeanischen Inseln insgesamt etwa ein Sechstel aller bekannten Pflanzenarten beherbergen, jedoch ein Drittel aller bedrohten Arten. Der Schaden, der durch eingeführte Organismen bedingt ist, ist also beträchtlich. Will man diese eliminieren, sind enorme Kraftanstrengungen nötig. Zur Evolution der Inselwelten hat sich David Quammen (1996) in einem Bestseller auf über 800 Seiten geäußert.

Ozeanische Inseln, z. B. Galapagos und Hawaii, hatten nie Kontakt zu Kontinenten; sie wurden de novo von Vulkanen gebildet. Während der pleistozänen Vereisungen, als der Meeresspiegel bis über 130 m tiefer liegen konnte, bestand zwischen einigen Inseln des jeweiligen Archipels unter Umständen eine Landverbindung, und es konnte zu verstärktem Austausch von Faunen- und Florenelementen kommen sowie zu einer Artbildung auf verschiedenen Inseln. Galapagos liegt über einem Hot Spot und bewegt sich mit der Nazca-Platte etwa 6–8 cm/a in Richtung Südamerika. Die heutigen Inseln haben im Westen ein Alter von weniger als 1 Million Jahre, im Osten sind sie über 3 Millionen Jahre alt; Vorläufer-Inseln sind im peruanischen Tiefseeegraben verschwunden. Die spezielle Fauna und Flora

solcher Inseln ist durch die massiven Tier- und Pflanzenimporte der Menschen im extremen Maße bedroht (Zizka und Klemmer, 1994). Heute rechnet man auf Galapagos mit etwa 800 eingeschleppten Arten (Lücker, 2007). Ziegen und Schweine stellen die größte Gefahr für die Vegetation dar und werden daher intensiv bekämpft, z. B. durch Abschuss aus Hubschraubern, mit Hilfe von „Judasziegen“, die mit GPS-Halsbändern versehen sind und sich Ziegen-Gruppen anschließen, die dann geortet und vernichtet werden können. Schwieriger ist die Bekämpfung von verwilderten Hunden, Katzen und importierten Ratten. Große Probleme stellen Insekten dar. Immerhin konnten auf einigen Inseln z. B. Ziegen eliminiert werden, was eine deutliche Erholung der Vegetation zur Folge hatte.

Eine vergleichbare Problematik gibt es auf Hawaii: „The most isolated group of oceanic islands“, wie man sich vom „Hawaii Biological Survey“ äußert, der 1992 als Programm des Bishop Museums in Honolulu begründet wurde (Staples & Cowie, 2001).

Von Hawaii kennt man etwa 4500 durch Menschen eingeführte Organismen-Arten. Der Großteil entfällt auf Insekten, (die etwa ein Drittel der Entomofauna des Archipels ausmachen).

Für Hawaii gilt in noch ausgeprägterem Maße, was oben zum Mittelmeerraum geäußert wurde: Wer in Honolulu (auf der Insel Oahu) eintrifft, wird im Allgemeinen von der Schönheit der belebten Natur begeistert sein. Jedoch wird er in den ersten Stunden kaum Einheimisches zu Gesicht bekommen. Fast alle Vögel, die man in Gärten und Parkanlagen sieht, sind nicht einheimisch. Bis heute geht der Import von Exoten weiter, z. B. sogar auf Wunsch der Politik. Ein Kuriosum: Die in den 1970ern aus Afrika eingeführte (Schad-)Schnecke *Achatina fulica* bekämpft man mit der aus Nordamerika eingeführten Raubschnecke *Euglandina rosea*, die jedoch mittlerweile mehrere endemische Schneckenarten dezimiert hat. Die Anzahl der Landschnecken auf dem Hawaii-Archipel wird mit 750 angegeben. Viele sind schon ausgerottet oder doch stark bedroht.

## **8 Dynamischer geht es kaum: Weltnaturerbe Wattenmeer**

Vor unseren Küsten liegt das größte Wattgebiet der Erde. International wurde es 2009 durch die UNESCO als Weltnaturerbe besonders hervorgehoben. Es erstreckt sich von den Niederlanden über Deutschland bis nach Dänemark über eine Küstenlänge von etwa 500 km (Reise, 2014). Es handelt sich um einen recht jungen Lebensraum. Als die ersten modernen Menschen in die Region des heutigen Wattenmeeres kamen, war dieses Gebiet noch landfest. Die Weichsel-

Eiszeit kennzeichnete das Klima. Die kälteste Phase lag vor 20.000–18.000 Jahren; der Meeresspiegel lag mehr als 100 m unter dem heutigen. Mammut, Wollnashorn, Rentiere lebten hier und wurden von unseren Vorfahren gejagt. In etwa 10.000 Jahren stieg der Meeresspiegel um etwa 100 m. Bald tauchte das Wattenmeer auf. Wie sieht es da mit Neobiota aus? Christian Buschbaum und Karsten Reise berichten darüber (2010) und betonen, dass sich die Ökologie des Wattenmeeres derzeit tiefgreifend verändert. Ein Faktor ist die Klimaerwärmung (s. dazu generell Mosbrugger et al., 2012).

Das Wattenmeer ist ein Lebensraum, der in hoher Dichte von Organismen besiedelt wird. Allein der Wattwurm (*Arenicola marina*) erreicht eine Populationsdichte von 30 Millionen Individuen pro Quadratkilometer (Buschbaum und Reise).

Wo sich bei Ebbe das Wasser nur kurz zurückzieht, verändert sich das Wattenmeer derzeit so schnell wie nie zuvor, so die genannten Autoren. Ein Problem stellt die Pazifische Auster (*Crassostrea gigas*) dar, die 1986 bei Sylt in Kultur genommen wurde und fünf Jahre später auch außerhalb der Kultur gefunden wurde. Mittlerweile erreicht dieses Neozoon Dichten von über 2.000 Individuen pro Quadratmeter, ersetzt Bänke der Miesmuscheln (*Mytilus edulis*) und hat so einen ganz neuen Lebensraum geschaffen. Buschbaum und Reise (2010) sehen die neuen Austernbänke im Sublitoral des Wattenmeeres als Schmelztiegel heimischer und eingeschleppter Organismen, z. B. der Australischen Seepocke (*Eliminius modestus*) sowie verschiedener japanischer Algen. Noch, so die Autoren, scheint die neue Austernbank nicht voll besetzt zu sein.

## 9 Krankheitserreger

Seuchen haben in früheren Jahrhunderten sehr stark in die Besiedelung der Erde und das Schicksal der Menschheit eingegriffen. Oft beeinflussten sie die Geschichte stärker als Feldherren und Staatsmänner. Bis ins 19. Jahrhundert wurden mehr Soldaten durch sie hinweggerafft als durch Waffengewalt. Große Bauprojekte in warmen Ländern (Panamakanal) wurden durch sie gehemmt und erst nach vielen Todesfällen zu Ende geführt. Schlafkrankheit hat menschliche Besiedelung und Viehhaltung weiter Gebiete Mittelafrikas erschwert oder unmöglich gemacht. Die „Großen 6“ sind Pest, Malaria, Fleckfieber, Gelbfieber, Pocken und Rückfallfieber. Noch heute spielen insbesondere in warmen Ländern dazu noch Schistosomiasis, Filariasis, Ancylostomiasis und Amöbenruhr eine wichtige Rolle.

Bei der Pest handelt es sich um eine Zoonose, d.h. um eine Erkrankung von Tieren, die jedoch auf Menschen übertragen werden kann. Reservoirwirte sind

diverse Nagetiere, Erreger, die schon oben erwähnten Bakterien (*Yersinia pestis*), Vektoren (Überträger) sind Flöhe, insbesondere *Xenopsylla cheopis*. Nach Europa ist die Pest aus den Steppen Eurasiens gekommen. Die erste geschichtlich genauer bekannte Pest-Pandemie in Europa ist die Justinianische Pest um das Jahr 542 n. Chr. Mehr als die Hälfte der Bevölkerung starb am „Schwarzen Tod“: Italien war gegen den bald darauf folgenden Angriffen der Langobarden weitgehend schutzlos ausgeliefert. 1270 scheiterte der 7. Kreuzzug an der Pest. Eine Pandemie größten Ausmaßes folgte im 14. Jahrhundert. Der Pestzug entstand in China und Indien und zog dann nach Europa. Indirekte Folgen waren in China Vernachlässigung der Flussdämme und als Konsequenz Überschwemmung von Ackerbaugebieten. In Europa folgten Bauernerhebungen im Zusammenhang mit unmenschlicher Ausbeutung durch Grundbesitzer, die nur den Rückgang der Ernteerträge und nicht die Gründe dafür sahen. Spannend berichtet Klaus Bergdolt (2003) über die Große Pest und das Ende des Mittelalters.

Malaria war schon Hippokrates bekannt. Zunächst wurde die Krankheit auf giftige Ausdünstungen (Miasmen) zurückgeführt, daher auch die Bezeichnung „Schlechte Luft“ (mal aria). Malaria hat in der Geschichte des Abendlandes eine ähnlich große Rolle gespielt wie die Pest und das Fleckfieber. Noch im 1. Weltkrieg gab es im Südosten Europas beträchtliche Ausfälle der Truppen durch das Sumpffieber.

Der einzellige Erreger *Plasmodium* war 1880 von dem französischen Militärarzt Laveran in Algerien entdeckt worden. 1907 erhielt er den Nobelpreis. Etwa zeitgleich entwickelte der Engländer Manson die „Moskito-Theorie der Malaria“. Es wurden also Mücken als Überträger (Vektoren) der Plasmodien identifiziert. Bis heute ist die Malaria in vielen warmen Regionen der Erde ein erhebliches Problem. Trotz enormer Forschungsaktivitäten ist eine Lösung in naher Zukunft noch nicht zu erwarten.

Völlig offen erscheint eine weitere Entwicklung bakterieller und viraler Erkrankungen/Seuchen. Die letzten Jahrzehnte haben in diesem Bereich Überraschendes gebracht. Wenn man bedenkt, dass die Unterschiede vom Mensch und Schimpanse in 5 oder 6 Millionen Jahren entstanden sind und Viren eine entsprechende Divergenz in ihrem Erbmateriale in wenigen Tagen erreichen können, erscheinen Prognosen der Infektionskrankheiten des Menschen verwegend. Das Lexikon der Infektionskrankheiten des Menschen, herausgegeben von den Heidelberger Autoren G. Darei, M. Handermann, E. Hinz und H.G. Sonntag (2003) fasst das Wissen zu Beginn des Jahrhunderts zusammen.

## Literatur

- Becker, N.; A. Jöst & V. Storch (2014): Die Invasion der Stechmücken. *Biologie in unserer Zeit* 44, 6: 400–408.
- Bergdolt, K. (2003): *Der Schwarze Tod in Europa. Die große Pest und das Ende des Mittelalters.* C.H. Beck, München.
- Braun, M. & F. Dieterlin. Hrsg. (2005): *Die Säugetiere Baden-Württembergs. Band 2,* Ullmer, Stuttgart.
- Buschbaum, C. & K. Reise (2010): Neues Leben im Weltnaturerbe Wattenmeer. *Biologie in unserer Zeit* 40, 3: 201–210.
- Darai, G.; M. Handermann, E. Hinz & H.-G. Sonntag (2003): *Lexikon der Infektionskrankheiten des Menschen.* Springer, Heidelberg.
- Grüntzig, J.W. & H. Mehlhorn (2005): *Expeditionen ins Reich der Seuchen.* Elsevier, München.
- Haag-Wackernagel, D. (1998): *Die Taube – Vom heiligen Vogel der Liebesgöttin zur Strassentaube.* Schwabe, Basel.
- Hennig, R. (1998): *Bismarck und die Natur.* Nimrod-Verlag, Suderburg.
- Hutching, G. (1998): *The Natural World of New Zealand. An Illustrated Encyclopaedia of New Zealand's Natural Heritage.* Penguin Books, Auckland.
- Kegel, B. (1999): *Die Ameise als Tramp – Von biologischen Invasionen.* Amman Verlag, Zürich.
- Kegel, B. (2014): Biologische Invasionen. *Biologie in unserer Zeit* 44, 6: 378–385.
- Leakey, R. & R. Lewin (1996): *Die sechste Auslöschung.* S. Fischer, Frankfurt.
- Litton, H. (1996): *Irish Famine – an illustrated history.* Wolfhound Press, Dublin.
- Lücker, H. (2007): *Naturgeschichte der Galapagos.* BoD, Norderstedt.
- Mosbrugger, V.; G. Brasseur, Schaller & B. Stribrny. Hrsg. (2012): *Klimawandel und Biodiversität – Folgen für Deutschland.* WBG, Darmstadt.
- Nentwig, W. Hrsg. (2011): *Unheimliche Eroberer. Invasive Pflanzen und Tiere in Europa.* Haupt Verlag, Bern.
- Pluskota, B.; V. Storch, T. Braunbeck, M. Beck, N. Becker (2008): First record of *Stegomyia albopictus* Skuse. *Europ. Mosquito Bulletin* 26, 1–5(2008).
- Quammen, D. (1996): *Der Gesang des Dodo. Eine Reise durch die Evolution der Inselwelten.* Claasen, München.
- Reichmuth, C. (1997): *Vorratsschädlinge im Getreide.* Verlag Th. Mann, Gelsenkirchen.
- Reise, K. (2014): *Eine Naturgeschichte vom Wattenmeer – von Zufällen durchdrungen.* Wadden Academy, Leenwarden, Niederlande.

- Staples, G.W. & R.H. Cowlie, ed. (2001): Hawai'i's Invasive Species. A Hawaii Biological Survey Handbook. Bishop Museum Press, Honolulu.
- Tautz, G.W. & D. Steen (2017): Die Honigfabrik. Die Wunderwelt der Bienen – eine Betriebsanleitung. Gütersloher Verlagshaus Gütersloh.
- Winkle, S. (1997): Geißeln der Menschheit – Kulturgeschichte der Seuchen. Artemis und Winkler, Düsseldorf.
- Zizka, G. & K. Klemmer. Hrsg (1994): Pflanzen- und Tierwelt der Galapagos-Inseln. Entstehung, Erforschung, Gefährdung und Schutz. Kleine Senckenbergreihe Nr. 20.

## Über den Autor

Prof. Dr. Dr. h.c. Volker Storch ist Biologe. Studium von Biologie und Chemie in Kiel. Seit 1979 Ordinarius an der Fakultät für Biologie in Heidelberg. Autor / Mitautor mehrerer Lehrbücher (Zoologie, Cytologie/Histologie, Evolutionsbiologie), die in sieben Sprachen übersetzt wurden. Über 300 Originalarbeiten. Fünf neuentdeckte Tierarten erhielten durch Wissenschaftler aus Australien, Südafrika, den USA und Deutschland das Epitheton „storchi“.

### **Korrespondenz:**

Prof. Dr. Dr. h. c. Volker Storch  
Universität Heidelberg  
INF 230  
69120 Heidelberg  
E-Mail: volker.storch@cos.uni-heidelberg.de



# Biodiversity on oceanic islands – evolutionary records of past migration events

MICHAEL WINK

Heidelberg University, Institute of Pharmacy and Molecular Biotechnology, INF  
364, 69120 Heidelberg

## Abstract

Oceanic islands are mostly of volcanic origin. Most of them harbour a diverse fauna and flora, which had not been there before. All plants and animals must have reached the islands by sea or wind or through human activities. Thus, all these island taxa are witnesses of migration events in the past and are models for biogeography. In this review, fauna (especially birds) and flora of the Macaronesian islands west of Europe and North Africa in the Atlantic are discussed. The Macaronesian islands comprise 4 archipelagos with 31 main islands, including the Azores, Madeira, Canary Islands and Cape Verde Islands. These islands are of volcanic origin and between 120 and < 1 million years old. Flora and fauna mostly consist of species, that originally originated from Europe or Africa and arrived within the last 4 million years. More than 23% of the terrestrial taxa are endemic to the area. Genetic analyses have confirmed most of the morphologically defined endemic species and subspecies. In some species groups, a strong speciation signal becomes visible in that distinct genetic lineages occur on individual islands or archipelagos. This is especially apparent in *Phylloscopus canariensis*, *Regulus regulus*, *Cyanistes [caeruleus] teneriffae*, *Erithacus rubecula*, and *Fringilla coelebs*. The diversity of the Macaronesian islands offers an excellent opportunity to study adaptive radiation and speciation in organisms of differing complexity and mobility.

## 1 Flora and Fauna on Oceanic islands

Isolated oceanic islands, which were created by volcanic eruptions, had neither fauna nor flora at their beginning. Nevertheless, most of the oceanic islands show a species-rich biodiversity at present. Where do all the species come from? Since the islands are not connected to the mainland, all plants and animals, which now populate a volcanic island, must have migrated there or have been transported there by sea, air or humans. They are records of past migration events. These events were apparently quite rare but still abundant enough that the isolated islands become populated within hundreds or thousands of years. Isolated oceanic island often have a unique flora and fauna with many endemic species. Their founders usually arrived there in small numbers and started allopatric speciation. Therefore, oceanic islands can be regarded as laboratories of evolution and species formation.

### 1.1 How are volcanic islands populated?

**Long-distance transport** by sea has been assumed for plants, especially as many seeds can survive weeks and months in the sea. When they are washed ashore on an island and if they find suitable conditions, many of them start to germinate and if successfully multiply and form isolated new populations. Charles Darwin, who had explored fauna and flora of several oceanic islands, such as the Galapagos Islands, had already worked on this topic experimentally. He had tested how long seeds could survive in salt water. He found that many seeds are still viable after months in sea water. He provided detailed descriptions in his “On the Origin of species” (Darwin, 1859). Seeds can also be spread by animals, especially birds (Padilla et al. 2012). If birds have eaten fruits with seeds on the mainland, then fly to an island and leave its faces there, the seeds may germinate and start a new population (Viana et al., 2016). If raptors feed on herbivorous mammals, seeds can pass via the prey to the raptors, which can then disperse the seeds to new places via pellets. This was shown on Fuerteventura (Lopez-Darias and Nogales, 2016). Other seeds may stick to feet or feathers and may thus be transferred to an island. As humans have always been very mobile, many isolated islands have been visited by humans that explored the sea by boats. Often they carry food plants along and sometimes, some seeds may thus be accidentally brought to an island.

Animals that can fly (such as birds, bats, and some insects) can reach the newly formed islands on their regular migration routes or exceptionally if they have been drifted to the islands by storms or hurricanes from the mainland. Non-airworthy animals can float across the sea, e.g., on tree trunks or even larger vegetation rafts

that have been cut off from the mainland during storms, to reach Oceanic Islands. Some of the oceanic islands harbour a diverse biodiversity of reptiles, which might have reached the islands this way. For turtles, which can survive in sea water for some time, they might even have floated in the ocean without such rafts. This seems to be likely for the large turtles, which have been found on islands such as Seychelles, Madagascar or Galapagos. Smaller animals can also be blown away by hurricanes to islands near the mainland. However, most of these shipments are likely to have remained a dead end and have not led to settlement, as most animals need at least a male and a female to start breeding.

If the number of species on oceanic islands is examined, it decreases with the distance of the islands to the mainland and their age (MacArthur & Wilson 1967). The further away an island is from the mainland and the younger it is, the lower the number of species. Conversely, large islands near the mainland and old islands show greater biodiversity. Apparently, settlement events take place regularly, so that new volcanic islands develop vegetation and fauna already after a few decades or centuries. As animals need food to survive, islands need to develop a vegetation first, before herbivores can settle which then serve as a food source for carnivores.

Often only a few individuals, possibly even only a pregnant female or a seed, represents the ancestor of an island population. As a consequence, the genetic variability of island populations is usually significantly lower due to the so-called bottleneck effect. In addition, the genetic drift is more pronounced than in large continental populations where gene flow creates genetic diversity between them. Isolated island populations are often no longer in contact with their original populations. If they survive long enough and if the living conditions on the islands differ from those on the mainland, natural selection leads to new adapted forms, which can often differ morphologically and ecologically from the original forms. This form of speciation corresponds to the classical idea of allopatric species formation (species formation by geographical separation) (Storch et al. 2013). Since these new lineages have only a very local distribution, they are regarded as endemic (leading to endemic subspecies, species, or genera). If different climatic conditions, vegetation types and/or food sources occur on an island archipelago, a fast species splitting can occur, which is called radiation. The adaptive radiation of the Darwin Finches on the Galapagos Archipelago (Grant & Weiner 1999) is famous, where 17 endemic reptile and 27 endemic bird species have been identified.

Of the 10300 bird species described today, about 18% live on islands, including 950 endemic land bird species on oceanic islands. Since the islands are often small,

the habitat for endemic species is also limited and the population size low. Habitat change, persecution, the introduction of predators (rats, cats) or diseases (e.g., bird malaria in Hawaii) have already led to the extinction of some island endemics (e.g., Dodo, Moa). Therefore, many island species are currently particularly threatened (Brooks et al. 2002; Blackburn et al. 2004).

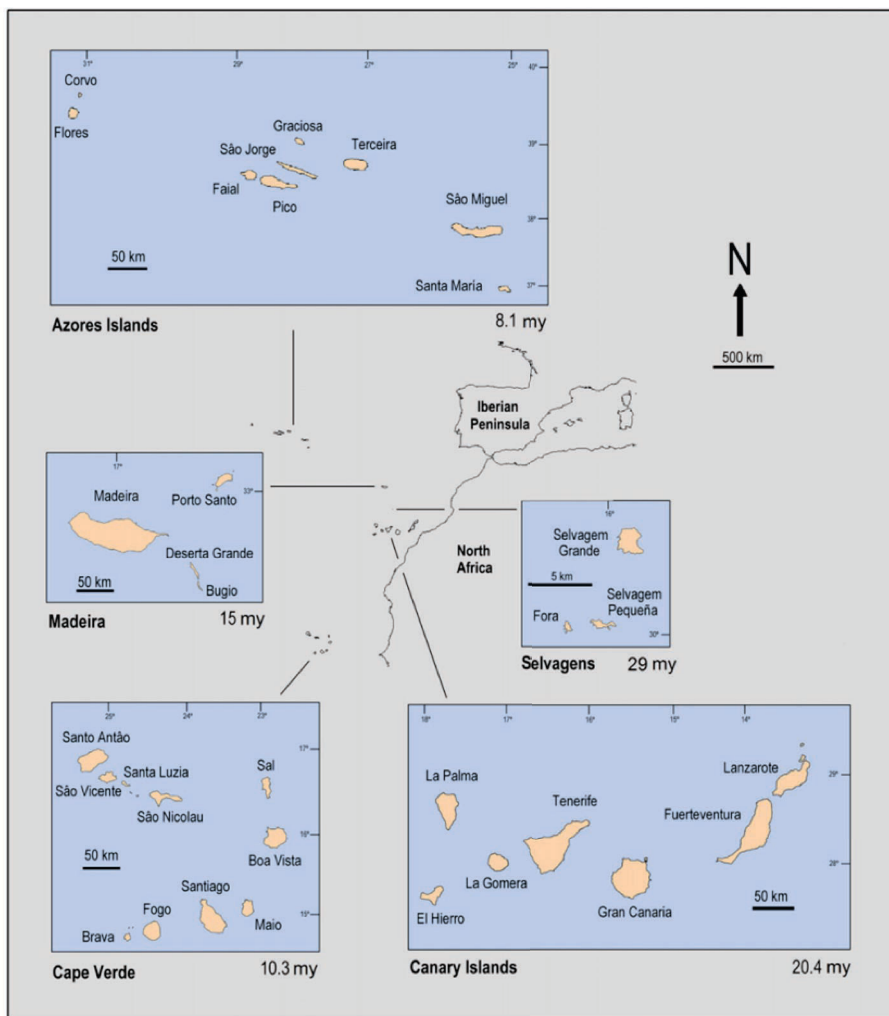
In this overview, I would like to refer to our own studies over the last 30 years on the Macaronesian Islands in the Atlantic, on which we have investigated the genetics and phylogeography of birds, especially endemic species and subspecies.

## **2 Origin of the Macaronesian Islands**

In the western Atlantic, we know several island archipelagos with a total of 31 main islands, all of which are of volcanic origin and have never been connected to the European or African mainland by land bridges. These islands can be summarized as Macaronesian Islands. They consist of the Azores in the northwest, Madeira and the Canary Islands in the middle and the Cape Verde Islands in the southwest (Fig. 1). Cape Verde comprises 14 islands whose age varies between 125 and 2 million years. All these oceanic islands were created by volcanic eruptions. The oldest islands of the Canary Islands, Madeira and the Azores are Fuerteventura, Lanzarote, Tenerife and Porto Santo, which were formed 14 to 21 million years ago. The most recent islands include La Palma and El Hierro of the Canary Islands and Graciosa, Sao Jorge, Pico, Faial, Corvo and Flores in the Azores (Table 1), which were formed less than 2 million years ago (Illera et al., 2012, 2016; Valente et al., 2017).

## **3 Resettlement of the Macaronesian Islands: Endemic animal and plant species**

Oceanic-subtropical climate with rich rainfall (Azores, Madeira, Canary Islands without the eastern islands) provide the framework for the development of a species-rich vegetation (mostly from Europe or Africa), which in turn forms the basis for the speciation of animals. Similar to the Mediterranean region there are warm and dry summers and rainy winters. On the Macaronesian Islands you can find for example a species-rich succulent vegetation (succulent bushes) adapted to drought with many succulent Crassulaceae and Euphorbiaceae, extensive tree heath, laurel and pine forests, lagoons, but also arid areas at altitudes (maximum altitude 3700 m) or on the eastern Canary Islands (e.g., Fuerteventura), whose



**Figure 1:** Location of the Macaronesian Islands (from Illera et al. 2012).

**Table 1:** Age of the Macaronesian Islands and their distance to the mainland.

<b>Island</b>	<b>Estimated geological age [million years]</b>	<b>Distance to mainland (km)</b>
<b>Canary Islands (Spain)</b>		
Fuerteventura	21	94
Lanzarote	15.5	131
Gran Canaria	14	188
Teneriffa	11.6	263
La Gomera	12	313
La Palma	2	375
El Hierro	1	350
<b>Madeira (Portugal)</b>		
Madeira	5.2	640
Porto Santo	14	625
Desertas	5.2	630
Selvagen	11	270
<b>Azores (Portugal)</b>		
Santa Maria	6	1 343
São Miguel	4	1 358
Terceira	3.5	1 552
Graciosa	2.5	1 625
São Jorge	0.6	1 614
Pico	0.3	1 640
Faial	0.7	1 688
Corvo	0.7	1 890
Flores	0.7	1 898
<b>Cape Verde (República de Cabo Verde)</b>		
14 Islands	2-125	570

dunes are reminiscent of the Sahara, or on the Cape Verde Islands (Schönfelder 2002).

About 23% of all terrestrial taxa of Macaronesia are considered endemic (Illera et al. 2012, 2016; Valente et al., 2017). Among the more than 2500 plant species of the Canary Islands, over 21%, of the 1800 fungi and 1100 lichens 5.7 and 2.7% are considered endemic. Even higher is the proportion of endemics among arthropods. Of the more than 6400 species, over 45% are endemic. Endemic taxa have also been described in vertebrates, especially reptiles and birds (approx. 7% of over 370 vertebrates; Clarke et al. 2006; Garcia-Del Rey 2011).

### 3.1 Birdlife of the Macaronesian Islands

Over 400 bird species have been recorded on the Macaronesian Islands (Clarke et al. 2006; Garcia-Del-Rey 2011). Most species are migrants and guests which visit the islands only on a short-term base. Only 82 species are considered as breeding birds, including 21 endemic species and 10 neozoa. In addition, more than 70 endemic subspecies have been described (Table 2). The proportion of endemic bird taxa (species, subspecies) is 17 % (Illera et al. 2012, 2014, 2016). While the bird species of the Canary Islands, Madeira and the Azores have great similarities with the bird fauna of Europe and North Africa, African species dominate on the Cape Verde Islands. Although these islands are halfway between Europe and Americas, American elements seem to be missing.

Fossil and subfossil bird taxa have also been discovered on the Canary Islands and Azores, showing that some island species have already become extinct in the last 10,000 years (overview in Sanchez Marco 2010; Illera et al. 2012; 2014; Rando et al. 2017). The more recent extinction of some species may be related to hunting (the islands were populated by *Homo sapiens* from Africa for about 2500 years), habitat loss and the introduction of exotic predators (Illera et al. 2012).

**Table 2:** Endemic birds of the Makaronesian Islands and their systematics (sequence as in Garcia-Del Rey 2011). BB = breeding taxon.

Species	Azores	Madeira	Canary Islands	Cape Verde Islands
<i>Alectoris barbara</i>			ssp. <i>koenigi</i>	
<i>Coturnix coturnix</i>	ssp. <i>conturbans</i>	ssp. <i>confisa</i>	ssp. <i>confisa</i>	ssp. <i>iopinata</i>

Continued on next page

**Table 2** – continued from previous page

Species	Azores	Madeira	Canary Islands	Cape Verde Islands
<i>Pterodroma deserta</i>		only on Desertas		
<i>Pterodroma feae</i>				BB on 4 islands
<i>Pterodroma madeira</i>		only on Madeira		
<i>Calonectris borealis</i>	BB	BB	BB	
<i>Calonectris edwardisii</i>				BB
<i>Puffinus baroli</i>	ssp. <i>baroli</i>	ssp. <i>baroli</i>	ssp. <i>baroli</i>	ssp. <i>boydi</i>
<i>Pelagodroma marina</i>		ssp. <i>hypoleuca</i> (Salvages)	ssp. <i>hypoleuca</i>	ssp. <i>eadesi</i>
<i>Oceanodroma monteroi</i>	BB (Baixa, Praia)			
<i>Fregata magnificens</i>				ssp. <i>lowei</i>
<i>Ardea purpurea</i>				ssp. <i>bournei</i>
<i>Neophron percnopterus</i>			ssp. <i>majorensis</i>	ssp. <i>percnopterus</i>
<i>Milvus milvus</i>				ssp. <i>fasciicauda</i> (probably extinct)
<i>Accipiter nisus</i>		ssp. <i>granti</i>	ssp. <i>granti</i>	
<i>Buteo buteo</i>	ssp. <i>rothschildi</i>	ssp. <i>buteo</i>	ssp. <i>insularum</i>	ssp. <i>bannermani</i>
<i>Falco tinnunculus</i>		ssp. <i>canariensis</i> ,	ssp. <i>canariensis</i> , ssp. <i>dacotiae</i>	ssp. <i>alexandri</i> ; ssp. <i>neglectus</i>
<i>Falco peregrinus</i>			ssp. <i>pelegrinoides</i>	ssp. <i>madens</i>

Continued on next page



**Table 2** – continued from previous page

Species	Azores	Madeira	Canary Islands	Cape Verde Islands
<i>Chlamydotis undulata</i>			ssp. <i>fuerteventurae</i>	
<i>Burhinus oedicnemus</i>			ssp. <i>distinctus</i> , ssp. <i>insularum</i>	
<i>Cursorius cursor</i>			ssp. <i>bannermani</i>	ssp. <i>exsul</i>
<i>Charadrius dubius</i>			ssp. <i>curonicus</i>	
<i>Larus michahellis</i>	ssp. <i>atlantis</i>	ssp. <i>atlantis</i>	ssp. <i>atlantis</i>	
<i>Columba livia</i>	ssp. <i>atlantis</i>	ssp. <i>atlantis</i>	ssp. <i>canariensis</i>	ssp. <i>atlantis</i>
<i>Columba palumbus</i>	ssp. <i>azorica</i>	ssp. <i>maderensis</i>		
<i>Columba trocaz</i>		BB Madeira		
<i>Columba bollii</i>			BB	
<i>Columba junoniae</i>			BB	
<i>Tyto alba</i>		ssp. <i>schmitzi</i>	ssp. <i>alba</i> , ssp. <i>gracilirostris</i>	ssp. <i>detorta</i>
<i>Asio otus</i>	ssp. <i>otus</i>		ssp. <i>canariensis</i>	
<i>Apus alexandri</i>				BB
<i>Apus unicolor</i>		BB	BB	
<i>Apus pallidus</i>		ssp. <i>brehmorum</i>	ssp. <i>brehmorum</i>	
<i>Halcyon leucocephala</i>				ssp. <i>acteon</i>
<i>Dendrocopos major</i>			ssp. <i>canariensis</i> ; ssp. <i>thanneri</i>	
<i>Alauda razae</i>				Only on Raso

Continued on next page

**Table 2** – continued from previous page

Species	Azores	Madeira	Canary Islands	Cape Verde Islands
<i>Alauda rufescens</i>			ssp. <i>rufescens</i> ; ssp. <i>polatzeki</i>	
<i>Anthus berthelotii</i>		ssp. <i>madeirensis</i>	ssp. <i>berthelotii</i>	
<i>Motacilla cinerea</i>	ssp. <i>patriciae</i>	ssp. <i>schmitzi</i>	ssp. <i>canariensis</i>	
<i>Erithacus rubecula</i>	ssp. <i>rubecula</i>	ssp. <i>rubecula</i>	ssp. <i>rubecula</i> , ssp. <i>superbus</i> , ssp. <i>marionae</i>	
<i>Saxicola dacotiae</i>			ssp. <i>dacotiae</i> : Fuerteventura; ssp. <i>murielae</i> : Aleganza, Montana Clara (extinct);	
<i>Turdus merula</i>	ssp. <i>azorensis</i>	ssp. <i>cabrera</i>	ssp. <i>cabrera</i>	
<i>Sylvia atricapilla</i>	ssp. <i>gularis</i>	ssp. <i>heineken</i>	ssp. <i>heineken</i>	ssp. <i>gularis</i>
<i>Sylvia melanocephala</i>			ssp. <i>leucogastra</i> ; ssp. <i>melanocephala</i>	
<i>Sylvia conspicillata</i>		ssp. <i>bella</i>	ssp. <i>orbitalis</i>	ssp. <i>orbitalis</i>
<i>Acrocephalus brevipennis</i>				BB
<i>Phylloscopus canariensis</i>			ssp. <i>canariensis</i> , ssp. <i>exsul</i> (extinct)	
<i>Regulus regulus</i>	ssp. <i>azorica</i> , ssp. <i>sanctae-mariae</i> , ssp. <i>inermis</i> ,		ssp. <i>ellenthalerae</i> , ssp. <i>teneriffae</i>	

Continued on next page

**Table 2** – continued from previous page

Species	Azores	Madeira	Canary Islands	Cape Verde Islands
<i>Regulus madeirensis</i>		BV		
<i>Cyanistes teneriffae</i>			ssp. <i>teneriffae</i> , ssp. <i>hedwigii</i> , ssp. <i>palmensis</i> , ssp. <i>ombriosus</i> , ssp. <i>ultramarinus</i>	
<i>Lanius meridionalis</i>			ssp. <i>koenigi</i>	
<i>Corvus corax</i>			ssp. <i>tingitanus</i> , ssp. <i>jordani</i>	
<i>Pyrhcorax pyrrhcorax</i>			ssp. <i>barbarus</i> (only on La Palma)	
<i>Sturnus vulgaris</i>	ssp. <i>granti</i>			
<i>Passer iagoensis</i>				BB
<i>Petronia petronia</i>		ssp. <i>madeirensis</i>	ssp. <i>madeirensis</i>	
<i>Fringilla teydea</i>			ssp. <i>teydea</i> , ssp. <i>polatzeki</i>	
<i>Fringilla coelebs</i>	ssp. <i>moreletti</i>	ssp. <i>maderensis</i>	ssp. <i>palmae</i> , ssp. <i>ombriosa</i> ; ssp. <i>canariensis</i>	
<i>Serinus canaria</i>	BB	BB	BB	
<i>Carduelis cannabina</i>		ssp. <i>guentheri</i>	ssp. <i>harterti</i> , ssp. <i>meadewaldoi</i>	
<i>Bucanetes githagineus</i>			ssp. <i>amantum</i>	

Continued on next page

**Table 2** – continued from previous page

Species	Azores	Madeira	Canary Islands	Cape Verde Islands
<i>Pyrrhula murina</i>	BB (only Sao Miguel)			

### 3.2 Results of DNA analyses from Canary Island bird taxa

More than 25 years ago we started to systematically catch all breeding bird species on all islands of the Canary Islands and take blood samples. With the support of local ornithologists we finally received not only material from the Canary Islands but also from other islands of Macaronesia. Our question was whether we could use DNA marker analysis to determine where the founders of the endemic taxa came from and since when they have been colonizing the islands. We also wanted to check whether the endemic taxa were also genetically differentiated. Since the individual islands are within sight of each other within an archipelago, there was also the question of whether the populations of the neighbouring islands mix, i.e. whether a gene flow exists between the islands. After our first work yielded exciting data, further research groups have joined in the following time, so that today we have a good analysis of most bird species. These papers are presented in this overview (see also Garcia-Del Rey 2011; Illera et al., 2012, 2016).

### 3.3 Nonpasseres

Four endemic pigeon taxa (Tab. 2) live on the Macaronesian Islands, especially in the laurel forests: *Columba bollii* and *C. junoniae* on the Canary Islands, *C. trocaz* on Madeira and *C. palumbus azorica* on the Azores. Studies of mtDNA have shown that *C. bollii* (Fig. 2a) is closely related to the European Wood Pigeon (*C. palumbus*) and separated a maximum of 5 million years ago (Gonzales et al. 2009). Presumably, wood pigeons, which settled in laurel forests, reached the Canary Islands (Tenerife, Gran Canaria, La Palma, El-Hierro) on their migrations, became settled there and differentiated themselves to an independently adapted taxon. The endemic subspecies *C. palumbus azorica*, which occurs on the Azores, cannot be distinguished from *C. palumbus* at the mtDNA sequence level (Dourado et al. 2014). This taxon must therefore still be very young, if it is independent at all. *C. trocaz* of Madeira clusters as a sister group to *C. bollii* (Dourado et al. 2014) and is therefore also a descendant from the wood pigeon. *C. junoniae* populates the laurel forests on the same islands as *C. bollii*. Phylogenetically, the

species is located at the base of the genus *Columba*, so it is not clear where the original species comes from (probably Africa). The Canary Islands were settled no more than 15 million years ago (Gonzales et al., 2009). This high age has now been questioned, as all other bird lines began less than 4 million years ago on the Macaronesian Islands (Illera et al. 2012).

The Houbara bustard occurs with the subspecies *Chlamydotis undulata fuertaventurae* (Fig. 2b) on Fuerteventura, Lanzarote and Graciosa (Tab. 2). At the level of mtDNA (cyt b = cytochrome b; control region), the subspecies cannot be distinguished from the mainland form (Gaucher et al. 1996; Broders et al. 2003; Idaghdour et al. 2004; Korrida & Schweizer 2013). Microsatellite analyses also show no clear separation (Korrida et al. 2012), so that it must be assumed that *Chlamydotis undulata fuertaventurae* (Fig. 2b) is a young form that colonized the eastern islands of the Canary Islands from the African mainland rather recently, i.e. only a few thousand years ago. Whether there is still a direct exchange with the North African Houbara bustards is an open question.

Storm petrels and shearwater (Procellariiformes) are colony breeders that breed on many of the oceanic islands. Since these sea birds have very high philopatry (i.e. they return to their natal colonies every year, Warham 1990), genetically distinct and island- or archipelago-specific haplotypes can often be detected, some of which were already separated as endemic taxa (Heidrich et al. 1996, 2000; Swatscheck et al. 1994; Carneiro Da Silva & Granadeiro, 1999; Gómez-Díaz et al. 2006; Smith et al. 2007; Zino et al. 2008; Jesus et al. 2009; Delgado et al. 2013). Important representatives for Macaronesia are Madeiran Storm Petrel (*Oceanodroma castro* and various subspecies), Fea's and Zino's Petrels (*Pterodroma deserta*, *P. feae*, *P. madeira*, *P. marina*) and Cory's Shearwater (formerly only *Calonectris diomedea*, currently divided into three species: *Calonectris borealis* on the Canary Islands, Madeira and Azores, *C. edwardsii* on Cape Verde and *C. diomedea* in the Mediterranean). Originally, all small black shearwaters of the Atlantic and in the Mediterranean area were combined as Manx shearwater (*Puffinus puffinus*). DNA studies led to the early splitting of this polytypic species into several new taxa, such as Mediterranean shearwater (*P. yelkouan*; eastern Mediterranean), *P. mauretanicus* (Balearic Islands) and *P. assimilis* (Macaronesia; Heidrich et al. 2000). Two new species were separated from the Little Shearwater (*Puffinus assimilis*) due to mtDNA differences (*P. baroli*, *P. boydi*). The Storm-petrel *Hydrobates pelagicus* breeds on Atlantic islands, but also in the Mediterranean Sea. Mediterranean birds are genetically easily distinguishable from the Atlantic storm petrels and probably represent a separate taxon (M. Wink, J. Gonzales; unpublished). An exact and

island-specific phylogeographic analysis of the various shearwaters and petrels is far from complete, as many colonies have not yet been analysed; in addition, nuclear marker analyses are still missing in most studies. Only when this data is available the taxonomy of the often cryptic forms can be established with some certainty.

Among the birds of prey and owls, endemic subspecies have been described for peregrine falcon, kestrel, sparrow hawk, barn owl and long-eared owl (Table 2). Most of the genetic analyses carried out so far (Groombridge et al. 2002; Hille et al. 2003; M. Wink, unpublished) showed little or no differences to the taxa of the African or European mainland. The buzzards of the genus *Buteo* are all closely related (Kruckenhauser et al. 2004). This is especially true for the buzzards of Macaronesia, where some subspecies are distinguished (Table 2). *B. b. rothschildi* and *B. b. insularum* cannot be distinguished from *B. b. buteo*. Only *B. b. bannermani* from the Cape Verde Islands is genetically distinguishable and clusters as a sister species to *B. socotrae* from Sokotra together with *B. rufinus*. *B. bannermani* is a young taxon and probably not much older than 100000 years (Clouet & Wink 2000). On Fuerteventura, less than 30 pairs of Egyptian Vulture (Fig. 2c) breed, described as the endemic subspecies *Neophron percnopterus majorensis* (Donázar et al. 2002). The species has disappeared from the other Canary Islands. The genetic autonomy could be proven by nucleotide sequences of marker genes of mtDNA (Donázar et al. 2002), which differ slightly from the mainland population, and by microsatellite analyses of nuclear DNA (Agudo et al. 2010). The microsatellite data also show an immigration of Egyptian vultures from the mainland into the island population.

The only woodpecker species that breeds on the Macaronesian Islands is the Great-spotted woodpecker (*Dendrocopos major*, Fig. 2d). Breeding occurs only in pine forests on Tenerife and Gran Canaria. Two subspecies have been described (*D. m. canariensis* and *D. m. thanneri*; Table 2), which do not differ genetically and should probably only be regarded as *D. m. canariensis* (Garcia-Del Rey 2011). *D. m. canariensis* is distinct, but only slightly different from the woodpeckers of Eurasia (*D. m. major*). The Canary Islands were probably not settled until 150000 to 50000 years ago (Garcia-Del Rey et al. 2007).

Among the swifts of the genus *Apus*, to which the Common swift (*Apus apus*) belongs, two endemic species for Macaronesia have been described: *Apus alexandri* on the Cape Verde Islands and *A. unicolor* on the Canary Islands and Madeira. Both species, which are derived from African ancestors, are also phylogenetically differentiated (Päckert et al. 2012), but closely related to *Apus apus*. Common

Swift and Pallid swift (*A. pallidus*) cannot be clearly separated by mtDNA markers (Päckert et al. 2012), so that the differentiation of the subspecies *A. pallidus brehmorum*, which should represent *A. pallidus* on Macaronesia, also seems rather questionable. Stone-curlews (*Burhinus oedicephalus*) form distinct genetic lineages on the Canary Islands (Mori et al., 2017). The genetic status of the remaining endemic non-passerine birds and subspecies of Macaronesia (*Alectoris*, *Coturnix*, *Fregata*, *Ardea*, *Cursorius*, *Charadrius*, *Columba livia*, *Halcyon*; Table 2) has not yet been studied or noticeable differences were not discovered.



a. Bolle's Pigeon (*Columba bollii*; Photo: M. Vences).

**Figure 2:** Photographs of some Canarian birds.



b. Houbara Bustard (*Chlamydotis undulata fuerteventurae*; Photo: D. Koch).



c. Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*; Photo: M. Wink).

**Figure 2 (continued):** Photographs of some Canarian birds.





d. Great Spotted Woodpecker (*Dendrocopos major*; Photo: M. Vences).



e. Berthelot's Pipit (*Anthus berthelotii*; Photo: M. Vences).

**Figure 2 (continued):** Photographs of some Canarian birds.



f. Canary Robin (*Erythacus r. superbus*; Photo: M. Vences).



g. Canary Chiffchaff (*Phylloscopus canariensis*; Photo: M. Vences).

**Figure 2 (continued):** Photographs of some Canarian birds.



h. Canary Blue Tit (*Cyanistes teneriffae*; Photo: M. Vences).



i. Grey Shrike (*Lanius meridionalis koenigi*; Photo: M. Vences).

**Figure 2 (continued):** Photographs of some Canarian birds.



k. Chaffinch from Tenerife (*Fringilla coelebs canariensis*; Photo: M. Vences).



l. Blue Chaffinch (*Fringilla teydea*; Photo: M. Vences).

**Figure 2 (continued):** Photographs of some Canarian birds.



m. Canary (*Serinus canaria*; Photo: M. Vences).



n. Bullfinch (*Pyrrhula pyrrhula*; Photo: F. Schrauth).

**Figure 2 (continued):** Photographs of some Canarian birds.

### 3.4 Passeriformes

The songbirds of Macaronesia have been studied much more extensively, as many species have noticeable morphological or bioacoustic differences, e.g., in Blackcaps, Blue Tit or Chaffinch/ Blue Chaffinch. Independent subspecies have been defined for these forms for some time already (Table 2). Phylogenetic and phylogeographic studies have often shown a corresponding genetic differentiation and in some cases have even discovered new, previously unrecognized island forms.

Berthelot's Pipit (*Anthus berthelotii*, Fig. 2e) is found on the Canary Islands (*A. b. berthelotii*) and Madeira (*A. b. madeirensis*). The Berthelot's pipit is a sister species of the Tawny pipit (*Anthus campestris*; living in Europe and North Africa) and shared a common ancestor with it about 2.5 million years ago (Arctander et al. 1996; Illera et al. 2007). While on the mtDNA level hardly any variability between the island populations is detectable, microsatellite analyses show a separation of the three island archipelagos (Madeira, Canaries, Selvage Islands; Illera et al. 2007), so that the differentiation into two subspecies appears acceptable.

With the European robin (*Erithacus rubecula*), 5 subspecies are distinguished in Europe, of which *E. r. rubecula* occurs in Central Europe and on Macaronesia. For Tenerife and Gran Canaria the subspecies *E. r. superbus* (Fig. 2f) was separated. Analyses of mtDNA showed that the robins of Tenerife differ significantly from those in Gran Canaria. Since morphometric differences also exist, the robin of Gran Canaria was described as a new subspecies *E. r. marionae* (Dietzen et al. 2003, 2015; Fig. 2f). Both subspecies colonized the Canary Islands probably 1.8 million years ago. The robin of the other Canary Islands, Madeira and Azores is much younger (Rodrigues et al. 2013) and occurred 350000 years ago. These populations correspond to the European nominate form, *E. r. rubecula*.

The Fuerteventura Stonechat (*Saxicola dacotiae*) breeds exclusively on the Canary Island Fuerteventura. The subspecies ssp. *murielae*, formerly found on Alegranza and Montana Clara, is now extinct there. Analyses of mtDNA showed early on that *S. dacotiae* ssp. *dacotiae* is genetically clearly differentiated and clearly related to the Common stonechat (which has now been divided into various independent species) and not to the Whinchat (Wittmann et al. 1995; Wink et al. 2002; Zink et al. 2009). Apparently, Stonechats have settled on Fuerteventura from Europe; surprisingly, none of the other island archipelagos has been colonized, although suitable habitats also exist there.

Three species of warblers breed on the Macaronesian Islands, such as the *Sylvia atricapilla*, *S. melanocephala* and *S. conspicillata*. Various endemic subspecies have been described due to plumage differences (Table 2; Berthold et al. 1997; Garcia-Del Rey 2011). Investigations of mtDNA show that the colonization of Macaronesia is young; therefore the island forms cannot be genetically differentiated (Dietzen et al. 2008) and the breakdown of warblers into endemic subspecies must be questioned. For the Spectacled Warbler, also a clear differentiation between mtDNA and population structure could not be found on the Atlantic islands (Illera et al., 2014).

Among the species-rich reed warbler (genus *Acrocephalus*) only the Cape Verde reed warbler (*A. brevipennis*) has managed a settlement on the Cape Verde Islands. *A. brevipennis* is a sister species of *A. gracilirostris* from East Africa, both belonging to the African subgenus *Calamocichla* (Leisler et al. 1997). Therefore, it is obvious that the settlement of the Cape Verde Islands took place by reed warblers, which were native to Africa.

Among the warblers (genus *Phylloscopus*) only the Chiffchaff has found its way to the Canary Islands. While in former times, on Fuerteventura the now extinct species *P. exsul* occurred, today Chiffchaffs only populate the West Islands. The Canarian Chiffchaff, now known as *Phylloscopus canariensis* (Fig. 2g) due to clear genetic differentiation (Helbig et al. 1996), also differs bioacoustically and ecologically from European Chiffchaffs. On the Canary Islands, the Canarian Chiffchaff (but also the blackcap, the Spectacled warbler, the Sardinian warbler, the Canary Blue Tit, and the Canary) has developed into a successful nectar eater, thus opening up a new food resource in tropical and subtropical flora (Valido et al. 2004; de Castro et al., 2017). Preliminary mtDNA studies show a strong differentiation of island-typical haplotypes for Canarian Chiffchaffs on Gran Canaria, Tenerife, La Palma and El Hierro (M. Wink, P. Kremer; unpublished), similar to what we found in blue tit and goldcrest and Firecrest (see below).

The Goldcrests and Firecrests, native to Europe (*Regulus regulus* and *R. ignicapillus*) have both settled on Macaronesia. Genetic investigations (Päckert et al. 2006, 2009) showed that the Firecrests on Madeira is a sister taxon to the Goldcrests and represent an independent taxon *R. madeirensis*. As Firecrests are migratory birds, one can imagine a colonisation by migratory birds that have settled; however, the absence of the species on the other islands, which also have adequate habitats, is inexplicable. Since both, Goldcrest and Firecrest, are sympatric in Europe, one would have expected something similar on the Macaronesian Islands. On the Azores and the Canary Islands, on the other hand, descendants

of Firecrest colonized Macaronesia several times, presumably coming from Europe. In the Azores, island-specific haplotypes corresponding to the subspecies *R. r. sanctaemariae*, *R. r. azoricus* and *R. r. inermis* can be detected, but genetic differentiation is low (Rodrigues et al. 2014). For the Canary Islands, only a subspecies *R. r. teneriffae* had been defined so far. However, our DNA studies have shown that an independent taxon exists on La Palma and El Hierro, which is now known as the endemic subspecies *R. r. ellenthalerae* (Päckert et al. 2006; Fig. 3). The settlement of the Azores is relatively young, while the colonization of the Canary Islands probably took place 1–2 million years ago.

The blue tit complex on the Canary Islands was morphologically and bioacoustically investigated at an early stage. Within *Parus caeruleus* (today *Cyanistes teneriffae*, Fig. 2h) the subspecies *caeruleus*, *obscurus*, *ogilstrae*, *balearicus* and on the Canary Islands *teneriffae*, *ultramarinus*, *degener*, *ombriosus* and *palmensis* were distinguished due to striking differences in plumage characters. Studies of mtDNA clearly showed (Kvist et al. 2005; Dietzen et al. 2008; Illera et al. 2011; Päckert et al. 2013) that the blue tits of the Canary Islands originated from the blue tits in Europe and North Africa, but represent an independent monophylum (*Cyanistes teneriffae*) that probably evolved 4–6 million years ago. Surprisingly, almost every Canary Island populated by blue tits has its own haplotype, i.e. genetic lineage. This suggests that the populations have been genetically isolated for some time and are not in constant exchange. The haplotypes largely correspond to the morphologically defined subspecies. Our own investigations could identify a so far overlooked but independent lineage on Gran Canaria, which we baptized *C. teneriffae hedwigii* (Dietzen et al. 2008). Molecular data also allow a reconstruction of the settlement history, which is however extremely complex and assumes more than one immigration event (Dietzen et al. 2008; Illera et al. 2011; Päckert et al. 2013).

On Tenerife, Gran Canaria, Fuerteventura and Lanzarote lives a predator, which until now was regarded as an endemic taxon *Lanius meridionalis koenigi* (Fig. 2i). However, studies of mtDNA and nuclear DNA show that Canarian Grey shrikes are less related to the Great Grey Shrike of the Iberian Peninsula (*L. meridionalis*) than to the Central and Northern European Great Grey Shrike, *L. excubitor* (Gonzales et al. 2008; Klassert et al. 2008). The splitting of *koenigi* took place more than 1 million years ago. Taxonomically the separation would be conceivable either as *Lanius koenigi* or as renamed subspecies *L. excubitor koenigi*.

All islands of the Canary Islands are populated by ravens, which are considered as separate subspecies *Corvus corax tingitanus* and *C. corax jordansi*. Niethammer



(1953) had termed the Raven from Western Canaries *Corvus corax tingitanus* and those from the Eastern Islands *Corvus corax jordansi*. A study of mtDNA shows that only the ravens of the East Islands can be clearly differentiated (Rösner et al. 2014). The authors assume that *C. c. tingitanus* and *C. c. jordansi* are identical and suggest to use the name *C. c. jordansi* for the endemic subspecies for priority reasons. However, the phylogeny and phylogeography of the raven is very complex (Haring et al., 2012), so the last word has certainly not yet been spoken.

European starling (*Sturnus vulgaris*) breeds only in the Azores. Studies of mtDNA show that the endemic subspecies *S. v. granti* is also genetically differentiated (Neves et al. 2010).

Chaffinches (Fig. 2k) colonize the Canary Islands (*F. c. palmae*, *F. c. canariensis*, *F. c. ombriosa*), Madeira (*F. c. maderensis*) and the Azores (*F. c. moreletti*), while Tenerife and Gran Canaria also have the independent Blue Chaffinch (*Fringilla teydea*; Table 2). Within *F. teydea* (Fig. 2l), the subspecies *F. t. teydea* (on Tenerife) and *F. t. polatzeki* (on Gran Canaria) are distinguished, which can also be genetically differentiated (Pestano et al. 2000; Garcia-Del-Rey et al. 2013). The chaffinches of the Macaronesian Islands form archipelago- and island-specific mtDNA haplotypes (Marshall & Baker 1999), which largely correspond to the described subspecies (Table 2). Suarez et al. (2009) investigated mtDNA and microsatellites from the chaffinches of the Canary Islands and found three haplotype clusters: Cluster I: El-Hierro and La Palma (probably only 1 subspecies, *F. c. palmae*; possibly *F. c. ombriosa* is obsolete); II: La Gomera and Tenerife (*F. c. canariensis*) and III: Gran Canaria (new unnamed taxon). This is similar to the situation with the robin, where we also found an overlooked taxon on Gran Canaria (see above). On the Azores, gene flow still exists between Chaffinch populations from different islands (Rodrigues et al. 2014).

The Canary (*Serinus canaria*, Fig. 2m) populates the Canary Islands, Madeira and the Azores. Genetically Canary and European Serin (which also occurs on Tenerife and Gran Canaria) have a common ancestor. An analysis of the mtDNA of the Canary from all three archipelagos did not show a clear genetic differentiation, as we had seen in the blue tits, robins and chaffinches. It appears to be a species, whose populations have separated within the last 1 million years, but which are still mainly in gene flow (Dietzen et al. 2006; Arnaiz-Villena et al. 1999, 2007).

The Trumpeter Finch (*Bucanestes githagineus*) populates the middle and eastern Canary Islands. Microsatellite analyses (Barrientos et al., 2009) have shown that the Trumpeter Finch of the Canary Islands differs from the Trumpeter Finch

in North Africa and southern Spain. Therefore, the assumption of an endemic subspecies *B. g. amantum* (Table 2) seems to be justified.

On the island of Sao Miguel in the Azores, a species of Bullfinch (Fig. 2n) lives in the laurel forest, that is closely related to the European bullfinch (*Pyrrhula pyrrhula*). This Bullfinch is genetically so different that it can be separated as a distinct species *P. murina* (Töpfer et al. 2011). The sperm morphology of both bullfinch species shows a similar variability and unusual morphology, suggesting close relationship of both taxa (Lifjeld et al. 2013).

Blackbirds (*Turdus merula*) from the Azores do not show genetic differentiation between islands, although two founder events have been assumed (Rodrigues et al., 2016).

Some songbirds of Macaronesia with endemic taxa (Tab. 2) have not yet been genetically studied, e.g., *Alauda razae*, Grey wagtail, Alpine Chough, Rock sparrow and Linnet.

**Table 3:** Taxa which are genetically supported are printed in **bold**, the other in normal type)

\*= no or little genetic differences; subspecies status questionable; ? = not studied so far.

Species	Azores	Madeira	Canary Islands	Cape Verde Islands
<i>Pterodroma deserta</i>		<b>deserta</b>		
<i>Pterodroma feae</i>				<b>feae</b>
<i>Pterodroma madeira</i>		<b>madeira</b>		
<i>Calonectris borealis</i>	<b>borealis</b>	<b>borealis</b>	<b>borealis</b>	
<i>Calonectris edwardisii</i>				<b>edwardisii</b>
<i>Puffinus baroli</i>	<b>ssp. baroli</b>	<b>ssp. baroli</b>	<b>ssp. baroli</b>	<b>ssp. boydi</b>
<i>Oceanodroma monteroi</i>	<b>monteroi</b>			
<i>Neophron percnopterus</i>			<b>ssp. majorensis</b>	<b>ssp. percnopterus?</b>
<i>Buteo buteo</i>	ssp. <b>rothschildi*</b>	<b>ssp. buteo</b>	ssp. <b>insularum*</b>	ssp. <b>bannermani</b>

Continued on next page

Table 3 – continued from previous page

Species	Azores	Madeira	Canary Islands	Cape Verde Islands
<i>Chlamydotis undulata</i>			ssp. <i>fuerteventurae</i> *	
<i>Columba palumbus</i>	ssp. <i>azorica</i> *	ssp. <i>maderensis</i> ?		
<i>Columba trocaz</i>		<b><i>trocaz</i></b>		
<i>Columba bollii</i>			<b><i>bollii</i></b>	
<i>Columba junoniae</i>			<b><i>junoniae</i></b>	
<i>Tyto alba</i>		ssp. <i>schmitzi</i> *	<b>ssp. <i>alba</i></b> , ssp. <i>gracilirostris</i> *	ssp. <i>detorta</i> ?
<i>Apus alexandri</i>				<b><i>alexandri</i></b>
<i>Apus unicolor</i>		<b><i>unicolor</i></b>	<b><i>unicolor</i></b>	
<i>Apus pallidus</i>		ssp. <i>brehmorum</i> *	ssp. <i>brehmorum</i> *	
<i>Dendrocopos major</i>			ssp. <b><i>canariensis</i></b>	
<i>Anthus berthelotii</i>		ssp. <i>madeirensis</i> *	ssp. <i>berthelotii</i> *	
<i>Alauda rufescens</i>			ssp. <b><i>rufescens</i></b> ;	
<i>Erithacus rubecula</i>	<b>ssp. <i>rubecula</i></b>	<b>ssp. <i>rubecula</i></b>	<b>ssp. <i>rubecula</i></b> , ssp. <i>superbus</i> , ssp. <i>marionae</i>	
<i>Saxicola dacotiae</i>			ssp. <b><i>dacotiae</i></b>	
<i>Sylvia atricapilla</i>	ssp. <i>gularis</i> ?	ssp. <i>heineken</i> *	ssp. <i>heineken</i> *	ssp. <i>gularis</i> ?
<i>Sylvia melanocephala</i>			ssp. <i>leucogastra</i> *	
<i>Sylvia conspicillata</i>		ssp. <i>bella</i> *	ssp. <i>orbitalis</i> *	ssp. <i>orbitalis</i> ?
<i>Acrocephalus brevipennis</i>				<b><i>brevipennis</i></b>

Continued on next page

Table 3 – continued from previous page

Species	Azores	Madeira	Canary Islands	Cape Verde Islands
<i>Phylloscopus canariensis</i>			ssp. <i>canariensis</i> ,	
<i>Regulus regulus</i>	ssp. <i>azorica</i> , ssp. <i>sanctae-mariae</i> ssp. <i>inermis</i> ,		ssp. <i>ellenthalerae</i> , ssp. <i>teneriffae</i>	
<i>Regulus madeirensis</i>		<i>madeirensis</i>		
<i>Cyanistes teneriffae</i>			ssp. <i>teneriffae</i> , ssp. <i>hedwigi</i> , ssp. <i>palmensis</i> , ssp. <i>ombriosus</i> , ssp. <i>ultramarinus</i>	
<i>Lanius [excubitor]</i>			ssp. <i>koenigi</i>	
<i>Corvus corax</i>			ssp. <i>tingitanus</i> *, ssp. <i>jordani</i>	
<i>Sturnus vulgaris</i>	ssp. <i>granti</i>			
<i>Passer iagoensis</i>				<i>iagoensis</i>
<i>Fringilla teydea</i>			ssp. <i>teydea</i> , ssp. <i>polatzeki</i>	
<i>Fringilla coelebs</i>	ssp. <i>moreletti</i>	ssp. <i>maderensis</i>	ssp. <i>palmae</i> , ssp. <i>canariensis</i> ; ssp. <i>nov.</i>	
<i>Serinus canaria</i>	<i>canaria</i>	<i>canaria</i>	<i>canaria</i>	
<i>Bucanetes githagineus</i>			ssp. <i>amantum</i>	

Continued on next page

**Table 3** – continued from previous page

Species	Azores	Madeira	Canary Islands	Cape Verde Islands
<i>Pyrrhula murina</i>	<i>murina</i>			

#### 4 Outlook

Genetic investigations by my research group and many other ornithologists have shown surprisingly high variability and the presence of island- or archipelago-specific genetic lineages, while most widespread Eurasian birds often show little internal differentiation. Although some of the Macaronesian islands are relatively old, most of them have only been colonised by species from Europe or Africa in the last 4-5 million years (Illera et al. 2012, 2016). The young age of settlement is apparently responsible for the fact that the endemism of the Macaronesian Islands is lower than in other oceanic archipelagos, such as on the Caribbean Islands, Galapagos or Hawaii (Illera et al. 2012, 2016).

In general, it will be worth taking a closer look at the genetic diversity of the individual Macaronesian islands by studying larger numbers of individuals per island and above all using high-resolution markers for mtDNA and nuclear DNA (e.g., SNPs = single nucleotide polymorphism). Our data to date show that these investigations remain exciting and can provide us with an insight into speciation processes. More detailed analyses could show whether the archipelago was colonised once or several times or whether a stepping stone model was used (Sanmartin et al. 2008).

Since birds are able to fly, we must assume that immigration from one neighbouring island to another takes place from time to time. Why do the local populations do not mix? Are there pre- or postzygotic reproductive barriers, such as different songs (there are already indications of this) or sperm incompatibility (Lifjeld et al. 2013)?

**Acknowledgements** Thanks are due to some doctoral students (C. Dietzen, J. Gonzalez, P. Heidrich, I. Seibold, I. Swatschek, P. Kremer), technical assistants (H. Sauer-Gürth, H. Staudter) and several sample collectors (D. Ristow, H.h. Witt, G. Delgado, E. Garcia Del-Rey). Some of our projects were carried out in fruitful cooperation with other working groups (E. Gwinner, J. Martens, L. Kvist, M. Päckert, B. Leisler, S. Leitner). I would like to thank them all for their cooperation.

## References

- Agudo, R.; Rico, C.; Hiraldo, F. & Donazar J.A. (2011): Evidence for connectivity between continental and differentiated insular populations in a highly mobile species. *Diversity and Distributions* 17: 1-12.
- Arctander, P.; Folmer, O. & Fjeldsa, J. (1996): The phylogenetic relationships of Berthelot's pipit *Anthus berthelotii* illustrated by DNA sequence data, with remarks on the genetic distance between Rock and Water pipits *Anthus spinoletta*. *Ibis* 138: 263-272.
- Arnaiz-Villena, A.; Álvarez-Tejado, M.A.; Ruiz-Del-Valle, V.; García-De-La-Torre, C.; Varela, P.; Recio, M.J.; Ferre, S. & Martínez-Laso, J. (1999): Rapid radiation of canaries (Genus *Serinus*). *Mol. Biol. Evol.* 16: 2-11.
- Arnaiz-Villena, A.; Lowy, E.; Ruiz-Del-Valle, V.; Westerdahl, H.; Moscoso J.; Serrano-Vela, J.I.; Witzell, H. & Zamora, J. (2007): Evolution of the major histocompatibility complex class I genes in *Serinus canaria* from the Canary Islands is different from that of Asian and African continental *Serinus* species. *J. Ornithol.* 148: S479-S484.
- Barrientos, R.; Kvist, L.; Barbosa, A.; Valera, F.; López-Iborra, G.M. & Moreno, E. (2008): Colonization patterns and genetic structure of peripherals populations of the trumpeter finch (*Bucanetes githagineus*) from Northwest Africa, the Canary Islands and the Iberian Peninsula. *J. Biogr.* 36: 210-219.
- Berthold, P.; Mohr, G. & Querner, U. (1997) Die Schleiergrasmücke: Genetische Grundlagen, rezente Beobachtungen und historische Aspekte dieser melanistischen Form der Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla*. *J. Ornithol.* 138: 136-170.
- Blackburn, T.M.; Cassey, P.; Duncan, R.P.; Evans, K.L. & Gaston, K.L. (2004) Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. *Science* 305: 1955-1958.
- Broders, O.; Osborne, T. & Wink, M. (2003): A mtDNA phylogeny of bustards (family Otitidae) based on nucleotide sequences of the cytochrome b gene. *J. Ornithol.* 144: 176-185.
- Brooks, T.M.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Da Fonseca, G.A.B.; Rylands, A.B.; Konstant, W.R.; Flick, P.; Pilgrim, J.; Oldfield, S.; Magin, G. & Hilton-Taylor, G. (2002). Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conserv. Biol.* 16: 909-923.
- Carneiro Da Silva, M. & Granadeiro J.P. (1999): Genetic variability and isolation of Cory's shearwater colonies in the northeast Atlantic. *Condor* 101: 174-179.

- Clarke, T.; Orgill, C. & Disley, T. (2006): A Field Guide to the Birds of the Atlantic Islands: Canary Islands, Madeira, Azores, Cape Verde. Christopher Helm, London, 368 pp.
- Clouet, M. & Wink, M. (2000): The Buzzards of Cape Verde (*Buteo (buteo) bannermani*) and Socotra (*Buteo buteo spp.*)- First results of a genetic analysis based on nucleotide sequences of the cytochrome b gene. *Alauda* 68: 55-58.
- Darwin, C. (1859): On the Origin of Species.
- De Castro, A.G.F.; Moreno-Saiz, J.C & Fuertes-Aguiar, J. (2017): Ornithophily for the nonspecialist: Differential pollination efficiency of the Macaronesian island paleoendemic *Navaea phoenicea* (Malvaceae) by generalist passerines. *American Journal of Botany* 104: 1556-1568.
- Delgado Castro, G.; Delgado, J. D.; Gonzalez, J. & Wink, M. (2013): Sexual size dimorphism of the in the extreme SW breeding population of the European Storm petrel *Hydrobates pelagicus* (Aves: Procellariiformes). *Vertebrate Zool.* 63: 309-314.
- Dietzen, C.; Michels, J. P. & Wink, M. (2015): Formal description of a new subspecies of the European Robin from Gran Canaria Island, Spain (Aves: Muscicapidae: *Erithacus rubecula marionae* subsp. nov.). *Open Ornithology Journal*, 8: 39-42.
- Dietzen, C.; García-Del-Rey, E.; Delgado, G. & Wink, M. (2008): Phylogenetic differentiation of *Sylvia* species (Aves: Passeriformes) of the Atlantic islands (Macaronesia) based on mitochondrial DNA sequence data and morphometrics. *Biol. J. Linn. Soc.* 95: 157-174.
- Dietzen, C.; Voigt, C.; Wink, M.; Gahr, M. & Leitner, S. (2006): Phylogeography of island canary (*Serinus canaria*) populations. *J. Ornithol.* 147: 485-494.
- Dietzen, C.; Witt, H.-H.; & Wink, M. (2003): The phylogeographic differentiation of the European robin, *Erithacus rubecula*, on the Canary Islands revealed by mitochondrial DNA sequence data and morphometrics: evidence for a new robin taxon on Gran Canaria? *Avian Sci.* 2-3: 115-131.
- Donázar, J.A.; Negro, J.J.; Palacios, C.J.; Gangoso, L.; Godoy, J.A.; Ceballos, O.; Hiraldo, F. & Capote, N. (2002): Description of a new subspecies of the Egyptian vulture (Accipitridae: *Neophron percnopterus*) from the Canary Islands. *Journal of Raptor Research*, 36: 17-23.
- Dourado, C.G.; Duarte, M.A.; Grosso, A.R.; Bastos-Silveir, A C.; Marrero, P.; Oliveira, P.; Paulo, O.S. & Dias, D. (2014): Phylogenetic origin of the endemic pigeons from Madeira (*Columba trocaz*) and Azores Islands (*Columba palumbus azorica*). *J. Ornithol.* 155: 71-82.
- Friesen, V.L.; Smith, A.L.; Gómez-Díaz, E.; Bolton, M.; Furness, R.W.; González-Solís, J. & Monteiro, L.R. (2007): Sympatric speciation by allochrony in a seabird. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104: 18589-18594.

- García-Del Rey, E. (2011): Field Guide to the Birds of Macaronesia. Lynx, Barcelona
- García-Del Rey, E.; Delgado, G.; Gonzalez, J. & Wink, M. (2007): Canary Island Great spotted woodpecker (*Dendrocopos major*) has distinct mtDNA. J. Ornithol. 148: 531-536.
- García-Del-Rey, E.; Marthinsen, G.; Calabuig, P.; Estevez, L.; Johannessen, L.E.; Johnsen, A.; Laskemoen, T. & Lifjeld, J. T. (2013): Reduced genetic diversity and sperm motility in the endangered Gran Canaria Blue Chaffinch *Fringilla teydea polatzeki*. J. Ornithol. 154: 761-768.
- Gaucher, P.; Paillat, P.; Chappuis, C.; Saint Jalme, M.; F. Lotfikhah, F. & Wink, M. (1996): Taxonomy of the Houbara bustard, *Chlamydotis undulata* subspecies considered on the basis of sexual display and genetic divergence. Ibis 138: 273-282.
- Gómez-Díaz, E.; González-Solís, J.; Peinado, M.A. & Page, R.D.M. (2006): Phylogeography of the *Calonectris* shearwaters using molecular and morphometric data. Mol. Phyl. Evol. 41: 322-332.
- González, J.; Delgado Castro, G.; García-Del-Rey, E.; Berger, C. & Wink, M. (2009): Use of mitochondrial and nuclear genes to infer the origin of two endemic pigeons from the Canary Islands. J. Ornithol. 150: 357-367.
- Gonzalez, J.; Wink, M.; Garcia-Del-Rey, E. & Delgado, G. (2008): Evidence from DNA nucleotide sequences and ISSR profiling indicates parapatry in Southern Grey shrike (*Lanius meridionalis*). J. Ornithol. 149: 495-506.
- Grant P. R. & Weiner, J. (1999): Ecology and Evolution of Darwin's Finches. Princeton University Press.
- Grant, P.R. & Grant, B.R. (2008): How and Why Species Multiply. The Radiation of Darwin's Finches. Princeton Series in Evolutionary Biology.
- Groombridge, J.J.; Jones, C.G.; Bayes, M.K.; Van Zyl, A.J.; Carrillo, J.; Nichols, R.A. & Bruford, M.W. (2002): A molecular phylogeny of African kestrels with reference to divergence across the Indian Ocean. Mol. Phyl. Evol. 25: 267-277.
- Haring, E.; Däubel, B.; Pinsker, W.; Kryukov, A. & Gamauf, A. (2012): Genetic divergences and intraspecific variation in corvids of the genus *Corvus* (Aves: Passeriformes: Corvidae): a first survey based on museum specimens. J Zool Syst Evol Res 50: 230–246.
- Heidrich, P.; Amengual, P.; Ristow, D. & Wink, M. (2000): Phylogenetic relationships among Procellariiformes based on nucleotide sequences, with special reference of the Mediterranean and North Atlantic shearwaters. In "Monitoring and conservation of birds, mammals and sea turtles of the Mediterranean and Black Seas. (P. Yésou & J. Sultana, eds.), Birdlife, Malta, pp 159-175.
- Heidrich, P.; Ristow, D. & Wink, M. (1996): Molekulare Differenzierung von Gelb- und Schwarzschnabelsturmtauchern (*Calonectris diomedea*, *Puffinus puffinus*, P.



- yelkouan*) und Großmöwen des Silbermöwenkomplexes (*Larus argentatus*, *L. fuscus*, *L. cachinnans*). J. Ornithol. 137: 281-294.
- Helbig, A.J.; Martens, J.; Seibold, I.; Henning, F.; Schottler, B. & Wink, M. (1996): Phylogeny and species limits in the Palaearctic chiffchaff *Phylloscopus collybita* complex. Ibis 138: 650-666.
- Hille, S.M.; Nesje, M. & Segelbacher, G. (2003): Genetic structure of kestrel populations and colonization of the Cape Verde archipelago. Mol. Ecol. 12: 2145-2151.
- Idaghdour, Y.; Broderick, D.; Korrida, A. & Chbel, F. (2004): Mitochondrial control region diversity of the Houbara Bustard *Chlamydotis undulata* complex and genetic structure along the Atlantic seaboard of North Africa. Mol. Ecol. 13: 43-54.
- Illera, J.C.; Rando, J.C.; Richardson, D.S. & Emerson, B.C. (2012): Age, origins and extinctions of the avifauna of Macaronesia: a synthesis of phylogenetic and fossil information. Quaternary Science Reviews 50: 14-22.
- Illera, J.C.; Palmera, A.M.; Laiolo, P.; Rodriguez, F.; Moreno, A.C. & Navascues, M. (2014): Genetic, morphological, and acoustic evidence reveals lack of diversification in the colonization process in an island bird. Evolution 68: 2259-2274.
- Illera, J.C., Spurgin, L.G.; Rodriguez-Esposito, E.; Nogales, M. & Rando, J.C. (2016): What are we learning about speciation and extinction from Canary Islands? Ardeola 63: 15-33.
- Illera, J.C.; Emerson, B.C. & Richardson, D.S. (2007): Population history of Berthelot's pipit: colonisation, gene flow and morphological divergence in Macaronesia. Mol. Ecol. 16: 4599-4612.
- Illera, J.C.; Koivula, K.; Broggi, J.; Päckert, M.; Martens, J. & Kvist, L. (2011): A multi-gene approach reveals a complex evolutionary history in the *Cyanistes* species group. Mol. Ecol. 20: 4123-4139.
- Illera, J.C.; Richardson, D.S.; Helm, B.; Atienza, J.C. & Emerson, B.C. (2008): Phylogenetic relationships, biogeography and speciation in the avian genus *Saxicola*. Mol. Phyl. Evol. 48: 1145-1154.
- Jesus, J.; Menezes, G.; Gomes, S.; Oliveira, P.; Nogales, M. & Brehm A. (2009): Phylogenetic relationships of gadfly petrels *Pterodroma* spp. from the Northeastern Atlantic Ocean: molecular evidence for specific status of Bugio and Cape Verde petrels and implications for conservation. Bird Conserv. Internat. 19: 199-214.
- Klassert, T.E.; Hernández, M.A.; Campos, F.; Infante, O.; Almeida, T.; Suárez, N.M.; Pestano, J. & Hernández M. (2008): Mitochondrial DNA points to *Lanius meridionalis* as a polyphyletic species. Mol. Phyl. Evol. 47: 1227-1231.

- Korrida, A. & Schweizer, M. (2014): Diversification across the Palaearctic desert belt throughout the Pleistocene: phylogeographic history of the Houbara–Macqueen’s bustard complex (Otididae: *Chlamydotis*) as revealed by mitochondrial DNA. *J. Zoolog. Syst. Evol. Res.* 52: 65-74.
- Korrida A.; Jadallah S.; Chbel F.; Amin-Alami, A.; Ahra M. & Aggrey S. (2012): Patterns of genetic diversity and population structure of the threatened Houbara and Macqueen’s bustards as revealed by microsatellite markers. *Gen. Mol. Res.* 11: 3207-3221.
- Kruckenhauser, L.; Haring, E.; Pinsker, W.; Riesing, M. J.; Winkler, H.; Wink, M. & Gamauf, A. (2004): Genetic versus morphological differentiation of old world buzzards (genus *Buteo*; Accipitridae). *Zoologica Scripta* 33: 197-211.
- Kvist, L.; Broggi, J.; Illera, J.C. & Koivula, K. (2005): Colonisation and diversification of the blue tits (*Parus caeruleus teneriffae*-group) in the Canary Islands. *Mol. Phyl. Evol.* 34: 501-511.
- Leisler, B.; Heidrich, P.; Schulze-Hagen, K., & Wink, M. (1997): Taxonomy and phylogeny of reed warblers (genus *Acrocephalus*) based mtDNA sequences and morphology. *J. Ornithol.* 138: 469-496.
- Lifjeld, J.T.; Hoenen, A.; Johannessen, L. E.; Laskemoen, T.; Lopes, R. J.; Rodrigues, P. & Rowe, M. (2013): The Azores bullfinch (*Pyrrhula murina*) has the same unusual and size-variable sperm morphology as the Eurasian bullfinch (*Pyrrhula pyrrhula*). *Biol. J. Linn. Soc.* 108: 677-687.
- Lopez-Darias; M. & Nogales, M. (2016): Raptors as legitimate secondary dispersers of weed seeds. *Ibis* 158: 428-432.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967): *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Marshall, H.D. & Baker, A.J. (1999): Colonization history of Atlantic island common chaffinches (*Fringilla coelebs*) revealed by mitochondrial DNA. *Mol. Phyl. Evol.* 11: 201-212.
- Mori, A.; Giunchi, D.; Rodriguez-Godoy, F.; Grasso, R.; Baldaccini, N.E., & Baratti, M. (2017): Multilocus approach reveals an incipient differentiation process in the Stone-curlew, *Burhinus oedicnemus* around the Mediterranean basin. *Conservation Genetics* 18: 197-209.
- Neves, V.C.; Griffiths, K.; Savory, F.R.; Furness, R.W. & Mable, B.K. (2010): Are European starlings breeding in the Azores archipelago genetically distinct from birds breeding in mainland Europe? *Eur. J. Wildl. Res.* 56: 95-100.
- Niethammer, G. (1953): Der Kolkkrabe (*Corvus corax*) von Fuerteventura, ein Beitrag zur Tiergeographie der östlichen Kanaren. *Bonn. Zool. Beiträge* 4: 73–78.

- Olsson, U.; Alström, P.; Svensson, L.; Aliabadian, M. & Sundberg, P. (2010): *The Lanius excubitor* (Aves, Passeriformes) conundrum - taxonomic dilemma when molecular and non-molecular data tell different stories. *Mol. Phyl. Evol.* 55: 347e357.
- Päckert, M.; Dietzen, C.; Martens, J.; Wink, M. & Kvist, L., 2006. Radiation of Atlantic goldcrests *Regulus regulus* spp.: evidence of a new taxon from the Canary Islands. *J. Avian Biol.* 37: 364-380.
- Päckert, M.; Martens, J.; Wink, M.; Feigl, A. & Tietze, D.T. (2012) Molecular Phylogeny of Old World swifts (Aves: Apodiformes, Apodidae, *Apus* and *Tachymarptis*) based on mitochondrial and nuclear markers. *Mol. Phyl. Evol.* 63: 606-616.
- Padilla, D.P.; Gonzalez-Castro, A. & Nogales M. (2012): Significance and extent of secondary seed dispersal by predatory birds on oceanic islands: the case of the Canary archipelago. *J. Ecol.* 100: 416-427.
- Pestano, J.; Brown, R.P.; Rodríguez, F. & Moreno, A. (2000): Mitochondrial DNA control region diversity in the endangered blue chaffinch, *Fringilla teydea*. *Mol. Ecol.* 9: 1421-1425.
- Rando, J.C.; Pieper, H; Olson, S.L.; Pereira, F. & Alcover, J.A. (2017): A new extinct species of large bullfinch (Aves: Fringillidae: *Pyrrhula*) from Graciosa Island (Azores, North Atlantic Ocean). *Zootaxa* 4282: 567-583.
- Rodrigues, P.; Lopes, R.J.; Micael, J.; Resendes, R.; Ramos, J.A. & Da Cunha, R.T. (2014): Enetic and morphometric diversity of the Goldcrest (*Regulus regulus*) -populations in the Azores. *Zoology* 117: 383-391.
- Rodrigues, P.; Lopes, R.J.; Reis, S.; Resendes, R.; Ramos, J.A. & Da Cunha, R.T. (2014): Genetic diversity and morphological variation of the Common chaffinch *Fringilla coelebs* in the Azores. *J Avian Biology* 45: 167-178.
- Rodrigues, P.; Lopes, R.J.; Resendes, R.; Ramos, J.A. & Cunha, R.T. (2016): Genetic diversity of the Azores Blackbirds *Turdus merula* reveals multiple founder events. *Acta Ornithologica* 51: 221-234.
- Rodrigues, P.; Lopes, R. J.; Drovetski, S.V.; Reis, S.; Ramos, J.A. & Tristao Da Cunha, R. (2013): Phylogeography and genetic diversity of the Robin (*Erithacus rubecula*) in the Azores Islands: Evidence of a recent colonisation. *J. Ornithol.* 154: 889-900.
- Rösner, S.; Cimiotti, D.V. & Brandl, R. (2014): Two sympatric lineages of the Raven *Corvus corax jordansi* coexist on the Eastern Canary Islands. *J. Ornithol.* 155: 243-251.
- Sancho-Marco, A. (2010): New data and an overview of the past avifaunas from the Canary islands. *Ardeola* 57: 13-40.
- Sanmartin, I.; Van Der Mark, P. & Ronquist, F. (2008): Inferring dispersal: a Bayesian approach to phylogeny-based island biogeography, with special reference to the Canary islands. *J. Biogeogr.* 35: 428-449.

- Schönfelder, I. & P. (2002) Kosmosatlas Mittelmeer- und Kanarenflora. Kosmos, Stuttgart.
- Smith A.L.; Monteiro L.; Hasegawa, O. & Friesen V.L. (2007): Global phylogeography of the band-rumped storm-petrel (*Oceanodroma castro*; Procellariiformes: Hydrobatidae). Mol. Phyl. Evol. 43: 755–773.
- Swatschek, I.; Ristow, D. & Wink, M. (1994): Mate fidelity and parentage in Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*)- Field studies and DNA Fingerprinting. Mol. Ecol. 3: 259-262.
- Töpfer, T.; Haring, E.; Birkhead, T.R.; Lopes, R.J.; Severinghaus, L.; Martens, J. & Päckert, M., 2011. A molecular phylogeny of bullfinches *Pyrrula* Brisson, 1760 (Aves: Fringillidae). Mol. Phyl. Evol. 58: 271-282.
- Valente, L.; Illera, J.C.; Havenstein, K.; Pallien, T.; Etienne, R.S. & Tiedemann, R. (2017): Equilibrium bird species diversity in Atlantic Islands. Current Biology 27: 1660-1671.
- Valido, A.; Dupont, Y.L. & Olesen, J.M. (2004): Bird-flower interactions in the Macaronesian islands. J. Biogeogr. 31: 1945-1953.
- Viana D.S.; Gangoso L.; Bouten, W. & Figuerola, J. (2016): Overseas seed dispersal by migratory birds. Proc. Royal Society B 283, 20152406
- Warham, J. (1990): The petrels: their ecology and breeding systems. New York: Academic Press.
- Wink, M.; Sauer-Gürth, H. & Gwinner, E. (2002): A molecular phylogeny of stonechats and related turdids inferred from mitochondrial DNA sequences and genomic fingerprinting by ISSR-PCR. Brit. Birds 95: 349-355.
- Wittmann, U.; Heidrich, P.; Wink, M. & Gwinner, E. (1995): Speciation in the stonechat (*Saxicola torquata*) inferred from nucleotide sequences of the cytochrome b gene. J. Zoo. Syst. Evol. Research 33: 116-122.
- Zink, R.; Pavlova, A.; Drovetski, S.; Wink, M. & S Rohwer (2009): Taxonomic status and evolutionary history of the *Saxicola torquata* complex. Mol. Phyl. Evol. 52: 769-773.
- Zino, F.; Brown, R. & Bischoff, M. (2008): The separation of *Pterodroma madeira* (Zino's Petrel) from *Pterodroma feae* (Fea's Petrel) (Aves, Procellariidae). Ibis 150: 326–334.

## About the author

Prof. Dr. Michael Wink studied biology and chemistry at the University of Bonn. After a PhD and Habilitation at the Technical University of Brunswick, he worked in Cologne, Munich and Mainz. Since 1989 he is a Professor of Pharmaceutical Biology at Heidelberg University. His research interests are broad, ranging from phytochemistry, medicinal and poisonous plants, pharmacology to systematics, evolution and ornithology. He is author/co-author of more than 20 books and over 800 peer-reviewed publications.

### Correspondence:

Prof. Dr. Michael Wink

Institut für Pharmazie und Molekulare Biotechnologie (IPMB)

Universität Heidelberg

Im Neuenheimer Feld 364

69120 Heidelberg

E-Mail: [wink@uni-heidelberg.de](mailto:wink@uni-heidelberg.de)

Homepage: <https://www.uni-heidelberg.de/institute/fak14/ipmb/phazb/>

[https://www.researchgate.net/profile/Michael\\_Wink](https://www.researchgate.net/profile/Michael_Wink)



# Mobilität und Dynamik im Zellkern

CHRISTOPH CREMER

Institut für Pharmazie und Molekulare Biotechnologie (IPMB), Universität  
Heidelberg

Institut für Molekulare Biologie (IMB) und Physik Department, Universität Mainz

Kirchhoff-Institut für Physik (KIP) & Interdisziplinäres Zentrum für  
Wissenschaftliches Rechnen (IWR), Universität Heidelberg

## Zusammenfassung

Vor rund 180 Jahren wurde der Zellkern entdeckt als eine abgegrenzte Einheit innerhalb der Zellen, aus denen alle Organismen dieser Erde aufgebaut sind. Gegen Ende des 19. Jahrhunderts wurde postuliert, dass der Kern der Sitz der die Lebensvorgänge steuernden Erbinformation ist; vor rund 70 Jahren schließlich entschlüsselten James D. Watson und Francis Crick das Geheimnis der DNA-Doppelhelix. Viele Jahrzehnte hindurch erschien die im Zellkern lokalisierte DNA als ein „inertes Speichermedium“, einem linearen - von seltenen Mutationen abgesehen - unveränderlichen Programmcode entsprechend. Dieses Bild hat sich in den letzten Jahrzehnten gründlich gewandelt. Heute wird immer deutlicher, dass es sich bei dem Zellkerngenom um eine ungeheuer komplexe und hoch dynamische Organisation handelt, dessen raum-zeitliche Struktur von fundamentaler Bedeutung für die vielfältigen Aufgaben der Genregulation ist.

## 1 Einleitung

„Wo kann man ein schnelles Zebra oder einen brüllenden Löwen bestellen?“ Für Biologen ist die Antwort klar: Natürlich nur bei Nature Inc.! Die Natur allein ist fähig, dynamische Systeme mit so vielfältig verwobenen biochemischen Vorgängen und Signalsteuerungsmechanismen; kurz gesagt mit so verwickelten und

gleichzeitig robusten Strukturen zu ‚produzieren‘. Ganz einfach war dies nicht, schließlich dauerte es Milliarden von Jahren, bis nach unzähligen Rückschlägen aus fundamentalen Naturgesetzen solch unvorstellbar komplexe Gebilde ‚emergierten‘. Die „Steuerzentrale“ für die damit verbundenen vielen Tausende von biochemischen Prozessen und ihre zeitliche Abfolge liegt im Zellkern-Genom, also der Gesamtheit der dort befindlichen DNA.

Heute wissen wir, dass dieses Genom keine statische Größe im Sinne eines unveränderbaren linearen Programmcodes ist, sondern vielfältigen dynamischen „epigenetischen“ Modifikationen unterliegt: Der morgendliche Lichtstrahl, jedes Frühstück, Vitaminpillen und Arzneimittel, aber auch sportliche Betätigung, Druck und Stoß, Musik, Straßenlärm, der Duft einer Blume oder der Anblick eines schönen Bildes können zu Änderungen der Aktivität bestimmter Gene und den durch sie geregelten außerordentlich komplizierten, miteinander interagierenden biochemischen Netzwerken führen. Dabei werden Bausteine der DNA, die Basen, an bestimmten Stellen dieser langen Makromolekülketten chemisch modifiziert, z. B. methyliert oder azetyliert, oder solche Änderungen werden wieder entfernt. Auch die „Verpackungsproteine“ der DNA, die Histone, werden an ausgewählten Orten der DNA-Molekülketten chemisch verändert. Entwicklung und Altern der Organismen werden ebenfalls durch solche Prozesse entscheidend beeinflusst. Diese durch „Nicht-Histon“ Proteine bewirkten „gezielten“ Umformungen von DNA und Verpackungsproteinen – dem Chromatin – können in den tausenden Milliarden Zellen eines menschlichen Körpers in verschiedener Weise ablaufen. Auch Chemikalien, ultraviolettes Licht, Röntgenstrahlung oder Radioaktivität können zu Veränderungen in den DNA-Ketten des Zellkerns führen und wiederum ganze Folgen dynamischer Reparaturprozesse auslösen, oder die Produktion von lebenswichtigen Proteinen verändern. Unsere Körperabwehr beruht auf der vielfältigen Neukombination von Immunglobulin-Genen in Zellen des Blutbildenden Systems.

Kurz gesagt: Alle Lebensprozesse, von der Eizelle bis zum Erwachsenenendesein und darüber hinaus bis zum Altern hängen in entscheidender Weise von der Dynamik des in den Zellkernen lokalisierten Genoms ab. Die vielfältigen oben beschriebenen „epigenetischen“ und reparaturbedingten Modifikationen der DNA werden dank moderner Analyseverfahren jetzt allmählich entschlüsselt und in die „Weltkarte“ des Zellkerns eingetragen.

Lange Zeit wurde dabei nicht berücksichtigt, dass diese große Dynamik chemischer Prozesse eng auch mit ebenso dynamischen Veränderungen der raumzeitlichen Struktur des Zellkern-Genoms verknüpft ist: Epigenetische Modifi-



kationen - d.h. chemische Änderungen an den Basen der DNA bzw. an ihren Verpackungsproteinen ohne Eingriff in die lineare Abfolge der Basen – wirken auf die räumliche Struktur des Chromatins. Umgekehrt können dynamische Änderungen der räumlichen Struktur des Chromatins Änderungen der Genaktivität bewirken, also der Bildung von bestimmten Proteinen; die von ihnen katalysierten biochemischen Prozesse können dann ihrerseits wieder epigenetische Modifikationen hervorrufen. Biochemische Prozesse und räumliche Strukturänderungen des Genoms bedingen also einander; das sollte möglicherweise sogar für unser Denken gelten: Das Gedächtnis ist mit epigenetischen Veränderungen im Zellkern von Neuronen verknüpft, die ihrerseits die Zellkernarchitektur verändern können: Sogar Worte verändern demnach die Genomstruktur in bestimmten Neuronen. Der hier postulierte enge Zusammenhang zwischen molekularen epigenetischen Modifikationen des Chromatins und der raum-zeitlichen Genomstruktur ist Gegenstand aktueller Forschung (Kosak & Groudine 2004; Pederson 2014; Wendt & Grosveld 2014; Woringer et al. 2014; Sexton & Cavalli 2015; Cremer T et al. 2015, 2016, 2018; Cremer C et al. 2018).

In diesem Beitrag wollen wir einem der vielfältigen Aspekte der raum-zeitlichen Dynamik des Zellkerngenoms nachgehen, der Bedeutung seiner funktionellen räumlichen Struktur. Wir werden sehen, dass entgegen einem Jahrzehnte lang gehegten Glauben der Zellkern nicht einfach ein Sack mit DNA, RNA und Proteinen ist, der mit einem chemischen Reagenzglas verglichen werden kann; sondern dass er bei aller Variabilität im Einzelnen von fundamentalen Strukturprinzipien beherrscht wird, die für seine Funktion von wesentlicher Bedeutung sind. Die Gesamtheit der Korrelationen zwischen der raum-zeitlichen Struktur des Genoms und den von der Molekularbiologie untersuchten biochemischen Prozessen ist kürzlich unter dem Namen „4D Nucleome“ zusammengefasst worden (Tashiro & Lanctot 2015). Dies ist auch der Titel eines im Jahre 2014 von den National Institutes of Health (NIH) der USA bewilligten großen Forschungsprogramms (<https://commonfund.nih.gov/4Dnucleome>). Untersucht werden sollen in diesem viele wissenschaftliche Arbeitsgruppen umfassenden Vorhaben „die Prinzipien hinter der drei-dimensionalen Organisation des Zellkerns in Raum und Zeit; die Rolle der Kernorganisation in Genexpression und zellulären Funktionen; und Änderungen in der Kernorganisation, die Entwicklung und Krankheit beeinflussen“. In der kürzlich etablierten „European Flagship“ Initiative (<https://lifetime-fetflagship.eu/index.php/the-initiative/>) sowie in einem neuen Schwerpunktprogramm (ab 2019) der deutschen Forschungsgemeinschaft zum Thema „3-D-Genomarchitektur in Entwicklung und Krankheit“ werden ähnliche

Zielsetzungen verfolgt ([https://www.dfg.de/service/presse/pressemitteilungen/2018/pressemitteilung\\_nr\\_07/index.html](https://www.dfg.de/service/presse/pressemitteilungen/2018/pressemitteilung_nr_07/index.html)).

## 2 Frühe Modelle der Kerngenomorganisation

Viele Jahrzehnte lang wurde der Zellkern von den meisten Biologen als ein weitgehend strukturloser Behälter angesehen, in dem die DNA-Stränge der einzelnen Chromosomen (bei menschlichen Zellen insgesamt etwa 2 Meter in einem Kern mit einem typischen Durchmesser von  $10\ \mu\text{m}$ ,  $1\ \mu\text{m} = 1/1000$  Millimeter) regellos herumlagen. Dieses „Spaghetti“-Modell des Zellkerns (Comings 1968; Vogel & Schroder 1974) wurde durch lichtmikroskopische und elektronenmikroskopische Aufnahmen gestützt, die mit Ausnahme einiger stärker kondensierter Regionen (dem „Heterochromatin“) eine weitgehend strukturlose „Landschaft“ zeigten (Wischnitzer 1973). Das Gesamtbild änderte sich auch nicht, als in den 1970er Jahren entdeckt wurde, dass die DNA zum größten Teil auf Proteinkerne (Histone) aufgewickelt ist, den Nukleosomen (Olins & Olins 1974), mit einem Durchmesser von ca.  $10\ \text{nm}$  ( $1\ \text{nm} = 1$  Millionstel Millimeter =  $1$  Tausendstel Mikrometer). Sogar heute noch erfreuen sich „Spaghetti“-Modelle großer Beliebtheit (siehe z. B. die Bilder beim Stichwort „Nuclear Organization“ in <https://www.google.com/search>), trotz vielfältiger gegenteiliger experimenteller Evidenz (s. u.).

## 3 Chromosomenterritorien

Bereits um 1900 haben Theodor Boveri (Boveri 1909) und Emil Strassburger erste Modelle vorgeschlagen, die eine wesentlich komplexere Struktur der Genomorganisation im Zellkern annahmen als in dem o.g. „Spaghetti-Modell“ (Cremer T, 1985): Ihrer Auffassung nach lösten sich die während der Zellteilung beobachteten scharf umrissenen mitotischen Chromosomen im Interphasekern (in der Zeit zwischen zwei Zellteilungen) nicht einfach auf, sondern blieben (ein Ausdruck von Boveri) als „Chromosomenterritorien“ bestehen: D.h. die einhüllenden Volumina jedes Chromosoms füllten jeweils nur einen relativ kleinen Teil des Zellkerns aus und waren voneinander abgegrenzt, so wie einzelne Provinzen in einem Staatsgebilde (Cremer T & Cremer M 2010).

Die experimentellen Belege Boveris für die Existenz von Chromosomenterritorien waren jedoch ziemlich indirekt und zudem an Pferdespulwürmern erhoben. Mit konventionellen Licht- und elektronenmikroskopischen Methoden konnten

diese Chromosomenterritorien in Zellen „höherer Organismen“ jahrzehntelang nicht beobachtet werden; ihre Existenz wurde daher so stark bezweifelt, dass sie aus den Lehrbüchern und damit aus dem allgemeinen Bewusstsein der Biologen verschwanden. Dies änderte sich erst, als neue optische und molekularbiologische Methoden es erlaubten, einen schärferen Blick auf den Zellkern zu richten (Cremer T & Cremer C 2006a,b).

Erste Hinweise auf die Existenz von Chromosomenterritorien in lebenden Säugerzellen ergaben sich aus Untersuchungen mit fokussierten Laserstrahlen in den 1970er Jahren. In diesen Versuchen wurde ein ultravioletter Laserstrahl so fein gebündelt, dass nur ein sehr kleiner Teil der Zellkernfläche bestrahlt und dort lokale DNA-Schäden erzeugt wurden; die Zellen wurden bis zur folgenden Zellteilung (Mitose) kultiviert und dann fixiert; mit verschiedenen Methoden (Einbau von radioaktiv markierten DNA-Basen; Immunfärbung gegen UV-induzierte DNA-Läsionen; Störung der Chromosomenkondensation an den mikrobestrahlten Stellen) wurden die Orte der geschädigten DNA in den Chromosomen sichtbar gemacht. Das Ergebnis war sehr überraschend: Die Schäden waren auf einige wenige kleine Abschnitte der Mitosechromosomen beschränkt. Das war nur möglich, wenn diese Chromosomen auch im Zellkern sehr viel kompakter geblieben waren, als es die gängige Lehrmeinung annahm, also Chromosomenterritorien bildeten (Zorn et al. 1979).

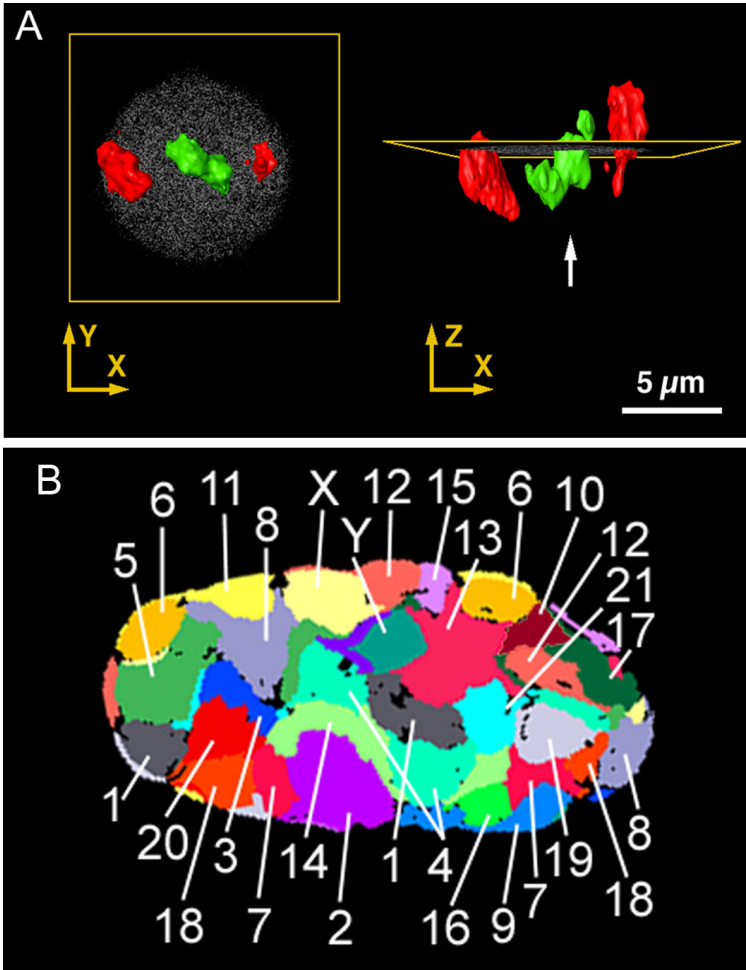
Diese Lasermikrobeustrahlungsexperimente erlaubten auch eine erste Untersuchung der Mobilität der Chromosomenterritorien in lebenden Zellen: Dazu wurden Zellkerne an bestimmten Stellen bestrahlt und mit radioaktiv markierten DNA-Basen inkubiert. Dies ermöglichte es, Ort und Größe der bestrahlten Chromatinareale als Funktion der Zeit zu verfolgen. Es ergab sich, dass während der sogenannten Interphase, also während der Zeit zwischen zwei Zellteilungen, das Chromatin relativ wenig Dynamik zeigt, im Gegensatz zu der Phase der Zellteilung, in der in wenigen Minuten tiefgreifende Strukturänderungen erfolgen.

Während die Lasermikrobeustrahlungsexperimente die Existenz von Chromosomenterritorien in (lebenden) Säugerzellen zeigten, erlaubten sie immer noch nicht, diese direkt sichtbar zu machen. Dies gelang in den 1980er Jahren durch die Einführung einer molekularzytogenetischen Methode, dem „Chromosome Painting“, einer Variante der Fluoreszenz-in situ Hybridisierung (FISH) (Cremer T et al. 1988, 2014). Abb. 1A zeigt einen menschlichen Lymphozytenkern, in dem die Chromosomenterritorien von #18 (rot) und #19 (grün) durch Zweifarben Chromosomen Painting markiert wurden (Cremer & Cremer 2001). Das dreidimensionale Bild wurde mithilfe der „konfokalen Laserscanning Fluoreszenz-

mikroskopie“ (CLSM) gewonnen (Cremer & Cremer 1978; Laurent et al. 1992; Cremer & Masters 2013). Bei dieser hochauflösenden Lichtmikroskopiemethode wird ein Laserstrahl durch ein Hochleistungsobjektiv sehr fein gebündelt (einige hundert nm Durchmesser); damit wird der Zellkern Punkt für Punkt abgetastet („gescannt“); das an jedem Objektpunkt angeregte Fluoreszenzsignal wird mit einem hochempfindlichen Detektor aufgenommen; durch eine kleine Lochblende vor dem Detektor wird dafür gesorgt, dass jeweils nur Licht aus einer bestimmten Ebene des Zellkerns in den Detektor gelangen kann („optischer Schnitt“); das „Punkt-für-Punkt“ in drei Dimensionen (räumlich) aufgenommene Bild der Fluoreszenzverteilung wird mithilfe eines Computers dargestellt.

In der Abbildung 1A ist klar erkennbar, dass diese beiden Chromosomen tatsächlich im Zellkern gut abgegrenzte „Territorien“ bilden. Man sieht auch, dass die beiden „rot“ markierten Territorien #18 in der Nähe der Zellkernperipherie liegen, während die beiden „grün“ markierten Territorien #19 mehr in der Mitte des Zellkerns plaziert sind, so nahe, dass sie bereits zusammenhängend erscheinen. Dies ist kein Zufall: Umfangreiche Untersuchungen haben ergeben, dass sich in Lymphozytenzellkernen die Chromosomenterritorien #18 (sehr geringe Dichte von Genen) in der Peripherie des Kerns befinden, während sich die beiden Territorien #19 (sehr hohe Dichte) mehr im Inneren aufhalten; es muss also Kräfte geben, die für diese Verteilung sorgen. Noch spannender wird es durch die Entdeckung, dass die Verteilung der auf #18 und #19 befindlichen Gene nicht nur beim Menschen so unterschiedlich ist, sondern bei allen Primaten, z. B. Schimpansen, Orang-Utans, Gibbons etc (Tanabe et al. 2002); sogar noch bei Vögeln sind in den entsprechenden Zellen die #18 und #19 entsprechenden Gene räumlich ähnlich verteilt wie in menschlichen Zellkernen (Habermann et al. 2002). Damit hat sich diese ungleiche räumliche Genverteilung seit mehreren hundert Millionen Jahren erhalten. Das ist natürlich noch kein Beweis für eine unmittelbare funktionelle Bedeutung; aber es ist ein klarer Hinweis auf zumindest eine enge Korrelation mit einer wichtigen zellulären Funktion.

Bei diesen Zellen scheint die Dynamik der Chromosomenterritorien anscheinend so stark eingeschränkt, dass sie über Millionen Jahre in Zellen desselben Status erhalten geblieben ist. Sogar in verschiedenen Typen von Krebszellen wurden sehr ähnliche Anordnungen beobachtet (Cremer M et al., 2003). Allerdings war auch hier eine erhebliche Dynamik zu beobachten: Die ungleiche räumliche Verteilung ist zwar hoch signifikant aber nicht statisch. In Hautzellen (Fibroblasten) sah die Anordnung der Chromosomenterritorien dagegen ganz anders aus: Die räumliche Verteilung bestimmter Chromosomen im Zellkern ist also vom



**Abbildung 1:** Visualisierung einzelner Chromosomenterritorien in menschlichen Zellkernen durch Chromosomen Painting und konfokale Laser Scanning Fluoreszenzmikroskopie

A) Territorien #18 (sehr geringe Dichte, rot) und #19 (sehr hohe Dichte, grün) im Kern einer menschlichen Lymphozytenzelle [aus Cremer T & Cremer C, 2001].

B) Zellkern einer menschlichen Fibroblastenzelle, in dem alle Chromosomenterritorien durch Vielfarbenmarkierung (FISH) in einem konfokalen Laserscanning Fluoreszenzmikroskop sichtbar gemacht wurden [aus Bolzer et al. 2005].

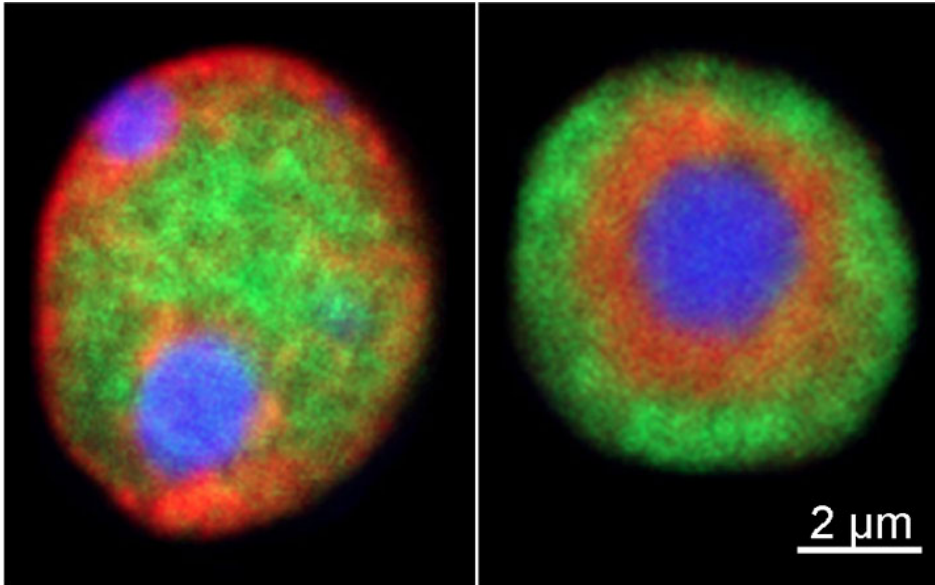
Gewebetyp abhängig und zeigt damit eine programmierte Dynamik, der molekulare Prozesse zugrunde liegen; aber auch die Form des Zellkerns kann eine Rolle spielen. Die Dynamik der räumlichen Verteilung von Chromatin hat sich als besonders hoch in den frühen Stadien der Embryonalentwicklung erwiesen, wie Untersuchungen bei Rindern zeigten (Popken et al. 2015).

Abb. 1B zeigt einen menschlichen Zellkern, in dem mit einem derartigen Vielfarben „Chromosomen Painting“ Verfahren und konfokaler Fluoreszenzmikroskopie alle Chromosomenterritorien gleichzeitig sichtbar gemacht wurden (Bolzer et al. 2005). Das Ergebnis sieht aus wie eine Landkarte Süddeutschlands zur Zeit des „Heiligen Römischen Reichs“ im 18. Jahrhundert, wo jeder kleine Baron oder „Duodezfürst“ ein kleines Territorium sein eigen nannte. Offenbar sind alle diese Chromosomenterritorien räumlich voneinander gut abgegrenzt, mit nur geringen „Überlappungszonen“. Wie weiter unten näher beschrieben wird, haben neue molekularbiologische Sequenzierungsmethoden und Mikroskopieverfahren mit stark verbesserter räumlicher Auflösung allerdings gezeigt, dass die einzelnen Chromosomenterritorien selbst eine äußerst verwickelte Innenstruktur besitzen.

Ein besonders drastisches Beispiel für die Dynamik der räumlichen Organisation des Zellkernsinnerns innerhalb desselben Typs bei derselben Entwicklungsstufe findet sich bei Zellen der Retina: Diese Dynamik hängt entscheidend davon ab, ob die Träger nachtaktiv oder tagesaktiv sind (Abb. 2): Während bei den tagesaktiven Tieren die genetisch aktive DNA (grün) im Zentrum des Kerns von Stäbchenzellen lokalisiert ist, ist es bei nachtaktiven Tieren genau umgekehrt (Solovei et al. 2009).

Die Organisation der DNA des Zellkerns in Chromosomenterritorien wurde nicht nur in menschlichen Zellen und allen bislang untersuchten Säugerzellen bestätigt, sondern sie findet sich auch in Vögeln, Pflanzenzellen, Insekten, Pilzen, und sogar in Einzellern, also durch die gesamte Evolution der Eukaryonten (kernhaltige Zellen) hindurch. Selbst in Bakterien scheint die DNA nicht nach dem „Spaghetti“ Modell verteilt zu sein, sondern einen höheren räumlichen Ordnungsgrad zu besitzen.

Auch wenn es bislang noch experimentell schwierig zu beweisen ist, so drängt sich doch der Verdacht auf, dass eine durch hunderte von Millionen Jahren und durch alle Zweige des Lebens hindurch konservierte Organisationsstruktur und seine Dynamik von funktioneller Bedeutung ist. Eine naheliegende Erklärung könnte sein, dass die komplexe „Verpackung“ der Zellkern DNA für die nächste Zellteilung auf diese Weise viel einfacher erfolgen kann: Wenn man jede Nacht das Hotelzimmer wechseln muss, ist es klüger, seinen Kofferinhalt nur soweit auszubreiten, als es für die jeweils spezifisch benötigten Aktivitäten erforderlich



**Abbildung 2:** Dynamische Umordnung der Genomstruktur in Kernen von Retinazellen

*Links:* Lichtoptischer Schnitt durch den Zellkern einer Ganglionzelle der Mausretina nach FISH mit drei DNA-Sonden zur Darstellung von repetitiven DNA-Sequenzen, die in Euchromatin (grün), konstitutivem Heterochromatin (blau) und fakultativem Heterochromatin (rot) angereichert sind. Das praktisch genfreie und transkriptionell weitgehend inaktive konstitutive Heterochromatin ist in Chromozentren angeordnet. Genarmes, „fakultatives“ Heterochromatin dominiert in der Zellkernperipherie, genreiches, „transkriptionell kompetentes“ Euchromatin im Kerninneren. Diese Unterschiede der „radialen“ Anordnung des Chromatins sind typisch für nahezu alle Zellkerne des Körpers [aus Solovei et al. 2009].

*Rechts:* Lichtoptischer Schnitt durch den Zellkern einer Stäbchenzelle der Mausretina mit einer im Vergleich zu dem Bild Links drastisch veränderten Zellkernarchitektur. Euchromatin (grün) dominiert die Peripherie. Im Zentrum findet sich ein Cluster aus konstitutivem Heterochromatin (blau), umgeben von einer Schicht aus fakultativem Heterochromatin (rot). Stäbchenzellen sind spezialisierte Sinneszellen für das Sehen bei geringer Helligkeit. Das im Vergleich zum Euchromatin viel stärker kompaktierte Heterochromatin hat einen erhöhten optischen Brechungsindex [Solovei et al. 2009]. Computermodellierungen zeigen, dass die im Inneren von Stäbchenzellkernen gefundene Anordnung von Heterochromatin den Zellkernen die Eigenschaften von Mikrolinsen verleiht, die zu einer Fokussierung des beim Nachtsehen spärlichen Lichts auf die Photorezeptoren der Stäbchenzellen beiträgt [aus Solovei et al. 2009].

ist; auch weiß jeder, dass lange nasse Hemden in einer Waschmaschine nach dem Waschvorgang schwer zu entwirren sind, ihre Trennung also erhebliche Energie kostet. Diese Alltagserfahrungen werden auch durch theoretische Überlegungen unterstützt.

Aber könnte die Organisation des Zellkerngenoms in Chromosomenterritorien und ihre gewebspezifische Dynamik darüber hinaus nicht noch ganz andere wesentliche Funktionen haben, vielleicht sogar für die zelltypische Genexpression und ihre Kontrolle? Sollte vielleicht eine Funktion der hochkomplexen „epigenetischen“ Modifikationen von DNA und Histonen die Herstellung geeigneter räumlicher Chromatinstrukturen sein, die die Expression bestimmter Gene fördern oder behindern? Aufgrund molekularbiologischer Experimente weiß man heute, dass die Transkription mit einer kleinen Dekondensation (Auflockerung) der betreffenden Chromatinregionen verbunden ist; umgekehrt ist die Stilllegung von Genen (das „Silencing“) mit einer geringeren Zugänglichkeit für Proteine verbunden. Vielleicht handelt es sich dabei nicht um eine „Zufallsbeziehung“, sondern um einen funktionalen Regelkreis, ein System: Eine bestimmte Chromatinstruktur erleichtert oder erschwert die Zugänglichkeit von Proteinen für die Modifikation von DNA/Proteinen bzw. die Replikation (Verdopplung der DNA)/Transkription („Ablesung“ der Gene durch Bildung von RNA); umgekehrt bestimmen die epigenetischen Modifikationen die Chromatinstruktur: Epigenetische Modifikationen bewirken Strukturänderungen; Strukturänderungen, ausgelöst z. B. auch durch mechanischen Stress, bewirken epigenetische Modifikationen. Beide sind zwei Seiten desselben lebensentscheidenden Prozesses: Der Steuerung der Genaktivität. Diese für ein verbessertes „mechanistisches“ Verständnis der Genregulation und damit des Lebens hoch relevante Hypothese würde Substanz gewinnen, wenn die einzelnen Chromosomenterritorien ihrerseits spezifische, dynamisch kontrollierte Substrukturen aufweisen würden (Lanctot et al. 2007). Heute ist es möglich geworden, mit neuen molekularbiologischen Verfahren (insbesondere Hochdurchsatz-DNA-Sequenzierungstechniken) diese Hypothese experimentell anzugehen (Liebermann et al. 2009; Mirny et al. 2011; Dixon et al. 2012; Dekker et al. 2013; Gibcus & Dekker 2013; Rao et al. 2014; Williamson et al. 2014); allerdings werden hierbei typischerweise viele tausend Zellen „in einen Topf geworfen“; die funktionell entscheidende Verschiedenartigkeit einzelner Zellen kann nur sehr unzureichend berücksichtigt werden. Es ist daher außerordentlich wichtig, die innere Struktur von Chromosomenterritorien auch auf der Ebene der einzelnen Zelle erforschen zu können. Über die Verwendung rein molekularbiologischer Methoden (Nagano et al. 2013) hinaus ist dies möglich geworden durch



die Verbindung molekularbiologischer Markierungsverfahren mit geeigneten licht- bzw. elektronenmikroskopischen Methoden.

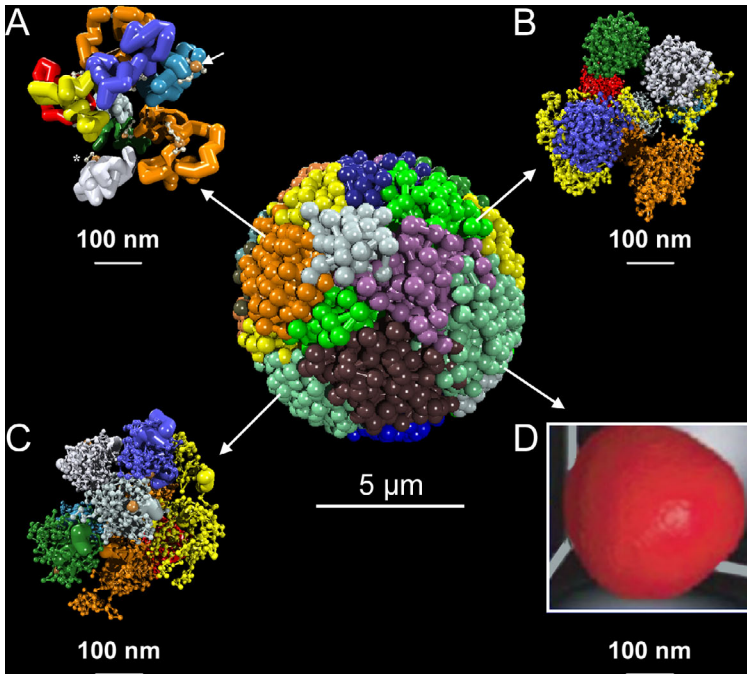
#### 4 Innere Struktur der Chromosomenterritorien

Dank den oben beschriebenen „molekularbiologischen“ Markierungsverfahren in Verbindung mit anderen, insbesondere fluoreszenzmikroskopischen Methoden gelang der Nachweis, dass einzelne Chromosomenterritorien nicht ihrerseits ein „Bag of DNA & Proteins“ sind, also in kleinerem Maßstab wiederum dem Spaghetti-Modell entsprechen; sondern dass auch sie offenbar hochstrukturiert sind.

Den genauen Zusammenhang zwischen lokaler Struktur der Chromosomenterritorien und den in ihnen ablaufenden molekularen Prozessen mithilfe von konventionellen Lichtmikroskopieverfahren wie der konfokalen Laser-Scanning-Fluoreszenzmikroskopie zu bestimmen, erwies sich als nicht möglich: Der Grund hierfür war die bei allen solchen Lichtmikroskopieverfahren bestehende fundamentale Grenze der optischen Auflösung: Wie bereits im 19. Jahrhundert von zwei Pionieren der Optik, Ernst Abbe und Lord Rayleigh, bewiesen wurde, ist die kleinste Struktureinheit, die mit Licht einer bestimmten Wellenlänge noch unterschieden werden kann, etwa eine halbe Wellenlänge oder ca. 200 nm.

Abb. 3 zeigt die Folgen dieser Begrenzung der lichteoptischen Auflösung an einem einfachen numerischen Modell der Zellkernstruktur.

Natürlich bestehen die Chromosomenterritorien in Wirklichkeit nicht aus 500 nm großen Kugeln, sondern aus einzelnen, teilweise sehr viel kleineren Chromatindomänen mit extrem komplexen Nanostrukturen. Geht man von einem DNA-Gehalt einer großen Domäne (Abb. 3) von 1 Mbp aus, dann bietet sie genügend Platz für zehn einzelne Gendomänen mit jeweils 100 Kilobasenpaaren DNA. Bis vor kurzem glaubte man aufgrund von elektronenmikroskopischen und kristallographischen Ergebnissen an kurzen Chromatinfasern, dass der Großteil der Zellkern-DNA in Chromatinfasern mit 30 nm Durchmesser organisiert ist, deren Anordnung wiederum dem „Spaghetti“-Modell entsprechen sollte. Mit den in den letzten Jahren stark verbesserten elektronenmikroskopischen Methoden wurde jedoch immer deutlicher, dass zumindest ein großer Teil des Zellkerngenoms nicht in 30 nm Fasern organisiert ist; die einzelnen Chromatindomänen können also einen viel komplexeren Aufbau aus der Faltung einzelner Nukleosomenketten haben (Ou et al. 2017). In Abb. 3 sind einige Möglichkeiten der Faltung von 10 Gendomänen in einer 1 Mbp Chromatindomäne simuliert. Im Prinzip gibt es



**Abbildung 3:** Ein numerisches Modell (Computersimulation) des Zellkerngenoms.

Die Abbildung zeigt in der Mitte ein Modell der Genomstruktur eines menschlichen Zellkerns. Die in unterschiedlichen Farben dargestellten Chromosomenterritorien enthalten zahlreiche Chromatindomänen, die miteinander durch flexible Chromatinfasern verbunden sind. Für jede dieser Domänen wurde ein DNA Gehalt von 1 Megabase (Mbp) und ein Durchmesser von ca. 500 nm angenommen (Cremer et al. 2000; Hübschmann et al. 2010). Messungen mit Hilfe super-auflösender Fluoreszenzmikroskopie ergaben jedoch wesentlich kleinere Durchmesser zwischen 40 und 210 nm bei einem mittleren Durchmesser von 125 nm (Baddeley et al. 2010). Solche Messungen ermöglichen Abschätzungen der lokalen Kompaktierung des Chromatins und damit eine Modellierung der Zugänglichkeit der Domänen für funktionell wichtige Proteine, z. B. Transkriptionsfaktoren, und makromolekulare Maschinen für Transkription, Replikation und Reparaturprozesse (3A, Pfeil). Vergrößerte Darstellungen einzelner 1 Mbp-Domänen zeigen hypothetische Beispiele für eine innere Struktur aus zehn verschiedenfarbig markierten, etwa 100 kbp großen Subdomänen (A-C; Cremer et al., 2000). Die kleinen ‚Kugeln‘ stellen hier einzelne Nukleosomen dar. Jede Subdomäne kann ein oder auch mehrere Gene und DNA-Abschnitte mit regulierenden Funktionen enthalten. Für weitere Einzelheiten siehe den Text. (D) Bei einer konventionellern optischen Auflösung (200 nm) zeigt die numerische Simulation nur einen Klumpen ohne erkennbare innere Struktur. Mit dem inzwischen erreichten Stand der super-auflösenden Fluoreszenzmikroskopie ist eine visuelle Darstellung auch der inneren Struktur möglich geworden [Numerische Simulationen: G. Kreth, KIP].

mehr Faltungsmöglichkeiten als das Universum Atome enthält. Würde es sich dabei um rein zufällige („stochastische“) Faltungen entweder von 30 nm oder von 10 nm Nukleosomenketten handeln, würden diese Nanostrukturen wieder auf kleinerer Skala dem „Spaghetti“-Modell entsprechen und wahrscheinlich von untergeordneter funktioneller Bedeutung sein. Es ist aber auch denkbar, dass die Nanostruktur von solchen Chromatin-Cluster-Domänen von größter Bedeutung für die Genaktivität ist. Zum Beispiel ist die Zugänglichkeit der DNA für Transkriptionsfaktoren (spezifische Proteine für die ‘Ablesung’ von Genen) bei einer 30 nm Faser aus geometrischen Gründen stark reduziert, da die einzelnen Nukleosomen der Faser sehr dicht zusammenliegen (siehe Abb. 3A); eine Umwandlung in eine lockere 10 nm Nukleosomenkette (Abb. 3 B, C) würde Platz genug schaffen, um sehr viel mehr DNA für solche Proteine zugänglicher zu machen. Die Zugänglichkeit könnte weiter gesteigert werden, wenn sich die Anheftungsstellen der Transkriptionsfaktoren jeweils an der Oberfläche der Chromatindomänen befänden; dies würde auch den „Abtransport“ der RNA erheblich erleichtern: Die durch Transkription gebildete RNA kann erhebliche Längen haben (bis zu Sequenzlängen von 1 Million Nukleotiden) und ist ihrerseits mit Proteinen verbunden. Ferner ist zu berücksichtigen, dass diese RNA zunächst in riesigen, aus hunderten verschiedener Proteine aufgebauten „Biomolekularen Maschinen“, den „Spliceosomen“, weiter verarbeitet wird. Dies würde nicht allein Übergänge zwischen 30 nm dicken Chromatinfasern und 10 nm Nukleosomenketten erfordern, sondern darüber hinaus spezifische Faltungsmuster. Heute sind verschiedene molekulare Mechanismen bekannt, die solche spezifischen Faltungen ermöglichen könnten. So wurde experimentell gezeigt, dass bereits die Sequenz reiner DNA (im Kilobasenpaarbereich) eine große Anzahl sehr spezifischer Faltungen ermöglicht: Sie können sich spontan zu kleinen Stäbchen falten, oder Würfeln, oder anderen geometrisch klar umrissenen Nanostrukturen (Han et al. 2011); Teile bestimmter Histone ragen aus den Nukleosomen heraus und können in vielfältiger Weise an ganz bestimmten Aminosäureresten modifiziert sein (z. B. methyliert oder azetyliert). Diese Modifikationen (der sog. Histone-Code; Prakash & Fournier 2017) sind eng mit der Genaktivität verbunden. Da Proteine in vielfältiger Weise miteinander reagieren und außerordentlich komplexe Strukturen aufbauen, wäre es denkbar, dass auch einzelne Gendomänen in den Chromatin-Clustern hochspezifische Nanostrukturen besitzen könnten, ähnlich den vielen anderen biomolekularen Maschinen der Zelle; dies würde eine weitere Kontrollebene ermöglichen, um die Aktivität einzelner Gene und Cluster von Genen zu steuern. Die tatsächliche Existenz solcher spezifischer Chromatin-Nanostrukturen wäre nicht allein eine

faszinierende wissenschaftliche Entdeckung; sie wäre langfristig auch von größter potentieller Bedeutung für die Entwicklung neuer Möglichkeiten für die Steuerung der Aktivität von Genen durch Pharmaka, z. B. zur gezielten Ausschaltung von „Krebsgenen“.

Bevor es sich lohnt, über solche „Science Fiction“ Perspektiven ernsthaft nachzudenken, müsste man die Fundamentalfrage klären: Haben solche Chromatin-Cluster überhaupt eine spezifische Nanostruktur? Das Beste wäre, man könnte diese Nanostrukturen direkt und individuell in einem Mikroskop in intakten Zellen sichtbar machen und analysieren; dies wäre am besten mit lichtmikroskopischen Verfahren möglich: Moderne elektronenmikroskopische Methoden wie das „Electron Spectroscopic Imaging“ (ESI) ermöglichen zwar mit atomarer Auflösung die Unterscheidung von Proteinen und DNA im Zellkern (Bazett-Jones et al. 2008), erlauben aber nicht die vielfältigen spezifischen Markierungsmöglichkeiten der Fluoreszenzmikroskopie; Untersuchungen der Chromatin-Mobilität an lebenden Zellen sind naturgemäß ausgeschlossen. Vor wenigen Jahren noch wäre eine lichtmikroskopische Auflösung von Nanostrukturen aber als physikalisch unmöglich angesehen worden, als den Grundgesetzen der Natur widersprechend: Abb. 3 D zeigt die in der Abb. 3 A-C dargestellten 1 Mbp Chromatin-Domänen, wenn man sie mit dem besten existierenden „konventionellen“ Lichtmikroskop abbilden würde; aufgrund der Begrenzung der optischen Auflösung auf 200 nm (oder eine halbe Wellenlänge des verwendeten Lichts) würden alle Chromatindomänen als mehr oder weniger runde Bälle erscheinen; die Nanostrukturen könnten nicht unterschieden werden.

## 5 Superauflösende Lichtmikroskopie von Genom-Nanostrukturen

Die Grenze der lichteoptischen Auflösung auf ca. 200 nm galt für die meisten Physiker fast ein Jahrhundert lang als durch die Wellennatur des Lichtes gegeben und daher unüberwindlich; dies lernten viele Generationen von Studierenden der Physik, der Chemie und der Biowissenschaften als unumstößliche Tatsache, über die weiter nach zu denken sich nicht lohnte. Nur einige wenige „Auführer“ begannen etwa ab den 1950iger Jahren darüber zu spekulieren, es könne so etwas wie „Super-Resolution“ (also eine lichteoptische Auflösung von Struktureinheiten kleiner als ca. 200 nm) doch möglich sein. Solche Spekulationen blieben aber weitere Jahrzehnte lang Theorie, bis in den 1990er Jahren die Fortschritte in Lasertechnik, optischen Detektionsverfahren, Präzisionsmechanik, Datenverarbeitung und Photophysik von Molekülen den tatsächlichen Bau erster super-auflösender Licht-

mikroskope (SRMs) ermöglichten (Schermelleh et al. 2010; Zessin et al. 2012; Cremer & Masters 2013; Bechhoefer 2015; Cremer et al. 2017; Cremer 2018). Heute gibt es eine ganze Familie solcher SRMs, je nach ihrem Anwendungsgebiet und ihren spezifischen Eigenheiten. Im Jahre 2014 wurde die große Bedeutung dieser Entwicklungen durch die Verleihung des Nobelpreises für Chemie an den Deutschen Stefan Hell (Heidelberg/Göttingen) sowie die amerikanischen Wissenschaftler Eric Betzig und William Moerner für ihre wichtigen Beiträge hierzu gewürdigt. In seiner Begründung erklärte die Nobelpreiskommission, die superauflösende Fluoreszenzmikroskopie werde „eine Revolution von Biologie und Medizin“ bewirken. Diese Revolution hat jetzt bereits begonnen: Schon heute werden SRM-Methoden vielfältig in den Lebenswissenschaften eingesetzt, so in Entwicklungsbiologie, Stammzellforschung, Neurobiologie, Kardiologie, Krebsforschung, Pharmakologie, Ophthalmologie, Bakteriologie und Virologie, und natürlich auch für die Erforschung der funktionellen Nanostrukturen des Zellkerns. In Heidelberg wurde kürzlich ein neues Forschungsnetzwerk zur „Biologie auf der Nanoskala“ initiiert (<https://www.mpg.de/11972687/forschungsnetzwerk-nanobiologie>). Für die Erforschung von Nanostrukturen des Zellkerns haben sich insbesondere zwei SRM-Methoden als besonders gut geeignet erwiesen, die Mikroskopie mit Strukturierter Beleuchtung (Structured Illumination Microscopy/SIM); sowie die Lokalisationsmikroskopie mit Standardfluoreszenzfarbstoffen. Hier sollen einige mit diesen Methoden erzielte Ergebnisse zur Dynamik der Zellkernstruktur vorgestellt werden.

## **5.1 Superauflösende Lichtmikroskopie von Chromatin-Nanostrukturen mit strukturierter Beleuchtung**

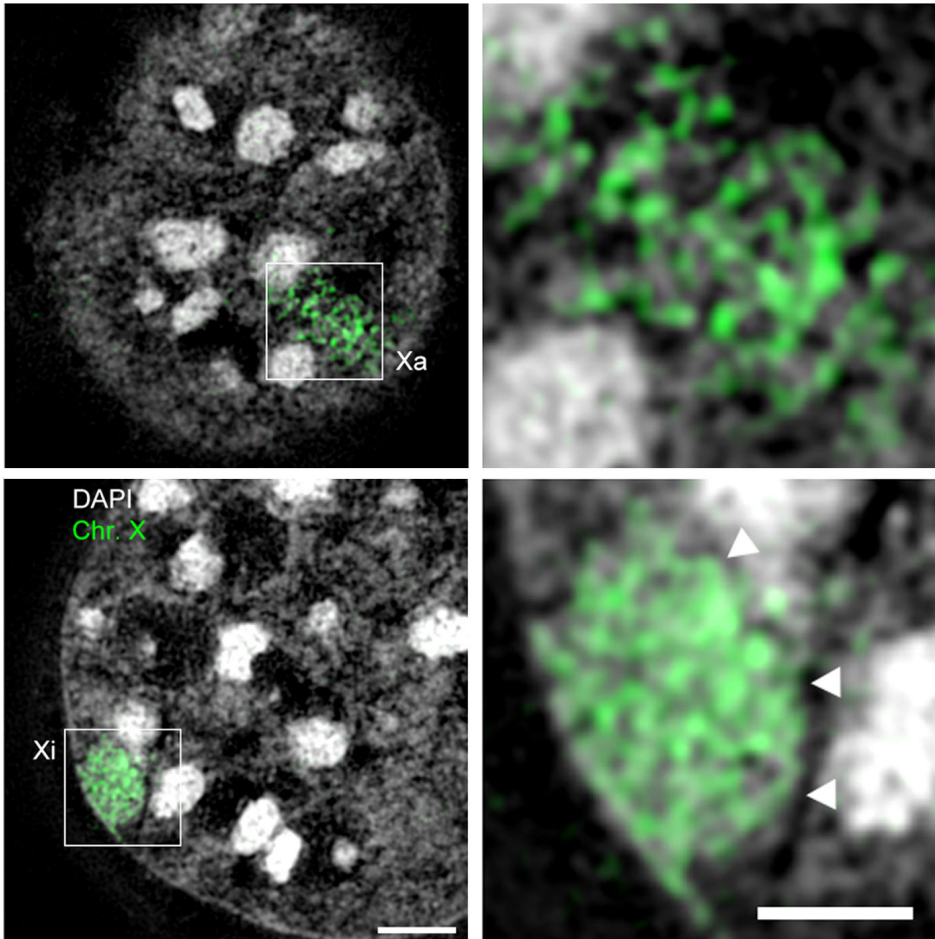
Bei der „strukturierten Beleuchtung“ (SIM) wird ein Beleuchtungsmuster verwendet. Dieses Beleuchtungsmuster zur Anregung der Fluoreszenz wird dann relativ zum Objekt bewegt (oder das Objekt wird relativ zum Beleuchtungsmuster bewegt); bei jedem Schritt wird ein Bild mithilfe einer hochsensitiven Digitalkamera aufgenommen; aus den verschiedenen Bildern wird anschließend im Computer (mit teilweise sehr komplexen Rechenverfahren) ein Bild mit verbesserter Auflösung berechnet (Heintzmann & Cremer 1999; Gustafsson 2000; Markaki et al. 2010, 2012; Birk 2017). Damit wird eine Auflösungsverbesserung um den Faktor Zwei in allen drei Raumrichtungen sowie eine große Verbesserung des Kontrasts erreicht. Ein Faktor Zwei in jeder Raumrichtung bedeutet einen Faktor  $2 \times 2 \times 2$  in drei Dimensionen, also eine um den Faktor 8 verbesserte 3D-Auflösung (ca.

110 nm in der Objektebene, ca. 300 nm entlang der optischen Achse) gegenüber dem Konfokalmikroskop.

Abb. 4 zeigt eine Anwendung des „lateral SIM“ Verfahrens auf ein wichtiges Problem der Zellkernbiologie, die Nanostruktur von aktivem und inaktivem X-Chromosom.

In Säugerzellen, also auch beim Menschen, gibt es in männlichen Zellen nur ein einzelnes X-Chromosom, während es in weiblichen Zellen zwei davon gibt. Wären in weiblichen Zellen die Gene auf den beiden X-Chromosomen in gleicher Weise aktiv wie auf dem einen X-Chromosom in männlichen Zellen, so würde ein Ungleichgewicht in der Aktivität dieser Gene folgen. Um dies zu verhindern, sind in weiblichen Zellen entweder nur das mütterliche oder nur das vom Vater stammende X-Chromosom aktiv, während das jeweils andere inaktiviert wurde. Dieser für den Organismus wesentliche Aktivitätsunterschied findet sich auch in der Struktur der X-Chromosomenterritorien wieder. Früher glaubte man, dass das inaktive X im Gegensatz zum aktiven X-Chromosom ganz drastisch kondensiert sei, mit Volumenunterschieden um das Zehnfache. Untersuchungen von Säugerzellen nach Chromosome Painting mit X-Chromosomenspezifischen DNA-Proben und Konfokalmikroskopie zeigten jedoch, dass der Unterschied im Volumen sehr viel geringer war (etwa das Zweifache); ferner ergab sich, dass das aktive X-Chromosom im Gegensatz zum inaktiven etwas gestreckt war; darüber hinaus gehende strukturelle Unterschiede konnten jedoch wegen der auf ca. 200 nm lateral (Objektebene) und 600 nm axial (entlang der optischen Achse) nicht erforscht werden. Dies wurde jedoch möglich durch die mit SIM gegebene Auflösungsverbesserung. Bei den in Abb. 4 gezeigten Ergebnissen wurde ein kommerzielles SIM-Mikroskop verwendet, das auf Arbeiten von Mats Gustafsson und John Sedat in San Francisco beruht.

Die Abb. 4 zeigt SIM-Aufnahmen eines weiblichen Zellkerns der Maus [Smeets et al. 2014]; die Helldunkelfärbung zeigt die Chromatin-Verteilung nach Färbung mit einem konventionellen DNA-Farbstoff (DAPI). Die beiden X-Chromosomenterritorien (grün) wurden durch „Painting“ mit einer X-Chromosomen spezifischen DNA-Probe sichtbar gemacht. Abb. 4 oben zeigt das aktive X (Xa), während Abb. 4 unten das inaktive X (Xi) in einer anderen Ebene desselben Zellkerns darstellt. Wie schon von Aufnahmen mit konventionell auflösender Konfokalmikroskopie bekannt, ist das Volumen des aktiven X-Territoriums (Xa) gegenüber dem inaktiven (Xi) etwas erhöht. Die wesentliche, erst mit supraauflösender SIM sichtbare Nanostruktur zeigt in beiden Fällen (Xi und Xa) eine Reihe kompakter kleiner Chromatin-Domänen, siehe auch Vergrößerungen Abb. 4 rechts); im Falle des ge-



**Abbildung 4:** Superauflösende Mikroskopie (structured illumination microscopy) des aktiven und des inaktiven Territoriums des X-Chromosoms in einem weiblichen Zellkern der Maus.

Die Abbildung zeigt die Chromatinverteilung nach Färbung mit einem konventionellen DNA Farbstoff (DAPI, grau). Die beiden X-Chromosomenterritorien (grün) wurden durch „Painting“ mit einer X-Chromosomen-spezifischen DNA Sonde sichtbar gemacht. Die obere Abbildung zeigt das aktive X, die untere das inaktive X-Territorium in einer andern optischen Schnittebene desselben Zellkerns, rechts jeweils als entsprechende Ausschnittvergrößerung. Im Vergleich zum aktiven X-Territorium hat das Territorium des inaktiven X-Chromosoms eine wesentlich kompaktere (heterochromatische) Struktur, die klar vom umgebenden (Eu)chromatin abgegrenzt ist (Pfeile in der Ausschnittvergrößerung).

Maßstab links = 2µm, Ausschnitt = 1µm [modifiziert, aus Smeets et al. 2014].

netisch inaktiven Xi ist jedoch der Abstand zwischen diesen „Chromatin-Clustern“ erheblich geringer als bei dem genetisch aktiven Xa (zu einer funktionalen Interpretation dieser Nanostrukturunterschiede siehe unten). Der Übergang zwischen aktivem und inaktivem Zustand bedeutet demnach eine erhebliche Dynamik auch der räumlichen Struktur des X-Chromosomenterritoriums: Es muss von einer mehr „aufgelockerten“ Architektur in eine mehr „kondensierte“ überführt werden.

## 5.2 Superauflösende Lichtmikroskopie von Chromatin-Nanostrukturen mit Lokalisationsmikroskopie

Eine weitere Methode zur Überwindung der konventionellen Grenze der optischen Auflösung und ihrer Anwendung auf die Erforschung von Chromatinnanostrukturen im Zellkern ist das Verfahren der „Lokalisations-Mikroskopie“ (Betzig et al. 2006; Gunkel et al. 2009; Bohn et al. 2010; Cremer C, 2011, 2018; Cremer C et al. 2017; Fornasiero & Opazo 2015; Birk 2017). Ihre Anfänge reichen bis in die 1990iger Jahre zurück, als sie erstmals konzipiert und in „Proof-of-Principle“ Experimenten realisiert wurde (Esa et al. 2000).

Der Ausgangspunkt der Überlegungen zur Überwindung der Auflösungsgrenze der konventionellen Lichtmikroskopie (ca. 200 nm) durch Lokalisationsmikroskopie sind die Überlegungen von Lord Rayleigh (1896): Wie schon erwähnt, ging dieser von der Annahme aus, dass der zu untersuchende Gegenstand aus vielen sehr kleinen ‚punktförmigen‘ selbstleuchtenden Objekten besteht. In der Astronomie ist das beim Licht von Sternen der Fall; in der Biologie ist eine Selbstleuchtern entsprechende Lichtemission möglich, wenn in der zu untersuchenden Biostruktur dort befindliche Moleküle durch das Beleuchtungslicht zur Fluoreszenz angeregt werden können: Das heißt, dass sie Licht einer anderen Wellenlänge aussenden als derjenigen des Anregungslichtes. Jeder kennt zum Beispiel das Phänomen, dass bestimmte Materialien, die mit ultraviolettem Licht bestrahlt werden, dann grün oder gelb aufleuchten. Auch chemische Reaktionen können zu einer ähnlichen Lichtaussendung führen.

Aufgrund der Wellennatur der Lichtausbreitung wird ein punktförmiges Objekt aber sogar mit einem Hochleistungsobjektiv nicht als Punkt abgebildet, sondern es erscheint als kleines Scheibchen mit einem Durchmesser von etwa einer halben Wellenlänge mal dem Vergrößerungsfaktor  $M$  des Mikroskops. Wenn zwei Objektpunkte näher als ca. 200 nm voneinander entfernt sind, überlagern sich die Beugungsscheibchen so stark, dass sie nicht mehr voneinander getrennt („aufgelöst“) werden können. Das ist die berühmte, von Ernst Abbe und Lord Rayleigh in



der zweiten Hälfte des 19. Jh. entdeckte „Auflösungsgrenze“. Da sie unmittelbar aus der Wellennatur des Lichts, einem „Urphänomen“ der Natur zu folgen schien, galt sie viele Jahrzehnte lang als unüberwindbar und als eine fundamentale Grenze der Erforschung der Natur mit lichtoptischen Verfahren.

Schon Rayleigh hat aber im Jahre 1895 darauf hingewiesen, dass die Position eines einzigen, von den Nachbarpunkten genügend weit entfernten Objektpunkts aus der Analyse des von ihm erzeugten Beugungsscheibchens „beliebig genau“ bestimmt werden kann. Diese Bedingung kann in der „konventionellen“ Lichtmikroskopie von Nanostrukturen nicht erfüllt werden, wenn die Beugungsscheibchen benachbarter Objektpunkte sich überlappen.

Was aber wäre, wenn es irgendwie gelänge, die Positionen von jedem Beugungsscheibchen unabhängig von den anderen zu messen? Dann könnte die Position jedes einzelnen unabhängig von den anderen gemessenen Beugungsscheibchens in einer Karte markiert werden; alle Markierungspunkte zusammen würden dann ein Bild des Objekts ergeben, ähnlich wie bei einem aus einzelnen Lichtpunkten zusammengesetzten Fernsehbild; je mehr Markierungspunkte eingetragen wären, desto detaillierter würde die Struktur des Objekts dargestellt werden können.

In der Lokalisationsmikroskopie kann dieses Problem auf verschiedene Weise gelöst werden, zum Beispiel mithilfe von verschiedenen Fluoreszenzmissionsspektren (‚Spektralfarben‘); oder mit Markierungsverfahren, in denen die Moleküle nicht gleichzeitig, sondern nacheinander aufleuchten, also „blinken“. Allen diesen Lokalisationsmikroskopieverfahren ist gemeinsam, dass im Prinzip molekular aufgelöste Abbildungen von beliebigen Nanostrukturen gewonnen werden können, sofern die wesentliche Grundbedingung, die ‚optische Isolation‘, erfüllt werden kann: Dies bedeutet, dass der Abstand zwischen zwei Molekülen *derselben* „spektralen Signatur“ mindestens eine halbe Wellenlänge (ca. 200 nm) betragen muss.

Beispielsweise könnte man die Beugungsscheibchen von ganz eng zusammen liegenden, nur in einer einzigen Farbe leuchtenden Moleküle auch dann voneinander trennen, wenn diese Moleküle ihre Leuchtkraft (Luminizenz) zeitlich verändern würden, wie das bei heutigen Leuchttürmen geschieht, oder in der Astronomie bei Supernova-Ausbrüchen. Aus solchen Hell- und Dunkelzuständen verschiedener Farbstoffmolekülen kann dann ein hochaufgelöstes Bild aufgebaut werden, gemäß einer schon vor 200 Jahren von einem Jenaer Naturforscher ausgesprochenen Leitidee:

*„Nunmehr behaupten wir, wenn es auch einigermaßen sonderbar klingen mag, daß das Auge keine Form sehe, indem Hell, Dunkel und*

*Farbe zusammen allein dasjenige ausmachen, was den Gegenstand vom Gegenstand, die Teile des Gegenstandes voneinander fürs Auge unterscheidet. Und so erbauen wir aus diesen dreien die sichtbare Welt.*“ (J.W. Goethe, Entwurf einer Farbenlehre, 1808).

Bei der Anwendung dieser Idee in der heutigen Lokalisationsmikroskopie muss man dafür sorgen, dass der Abstand von zwei Molekülen einer bestimmten Farbe im „Hell-Zustand“ so groß ist, dass sich die beiden Beugungsscheibchen derselben Farbe während der Aufnahmezeit im Detektionssystem (z. B. einer CCD-Kamera) nicht überlappen. In den letzten Jahren wurden derartige auf dem Grundkonzept der Lokalisationsmikroskopie beruhende Ideen von verschiedenen Gruppen (u. a. am King's College in London, der Harvard University, der Universität Heidelberg, der Universität Bielefeld, dem Howard Hughes Medical Institute, der Maine University, dem Max-Planck-Institut Göttingen) experimentell realisiert, wobei unterschiedliche Markierungs- und Aufnahmemethoden zum selben Ziel führten: Einer optischen Superauflösung, die um ein Vielfaches besser war als die von Abbe und Rayleigh postulierten Grenzen (Cremer & Masters 2013; Cremer et al. 2017).

Derzeit erlaubt die Lokalisationsmikroskopie eine lichtoptische Auflösung von Genomnanostrukturen im Zellkern von etwa 10–20 nm (0.010–0.020  $\mu\text{m}$ ; Reymann et al. 2008; Szczurek et al. 2017). Dies entspricht etwa 1/50 der eingesetzten Laserwellenlänge, oder 1/1000 Durchmesser eines Zellkerns; dabei konnten in einer einzelnen Zelle bis zu mehreren Millionen einzelne Moleküle voneinander unterschieden und mit einer Genauigkeit von wenigen Nanometer lokalisiert werden. Mit einem neu konstruierten Mikroskopiesystem verbunden mit einer neuen Methode der optischen Isolation von DNA-Farbstoffen („spatial switching“; Szczurek et al. 2017) gelang uns kürzlich eine Bestauflösung (gemessen an der Lokalisationsgenauigkeit einzelner Moleküle) im Zellkern von ca. 5 nm, also einem hundertstel der Wellenlänge; in genetisch inaktiven („heterochromatischen“) Bereichen in der Nähe des Zellkernrandes konnten bis zu rund 70,000 einzelne DNA bindende Farbstoffmoleküle pro  $\mu\text{m}^2$  lokalisiert werden (Shih-Ya Chen, C. Cremer, unveröffentlicht), mehrere hundertmal so viel wie noch vor zehn Jahren mit „photoactivated localization microscopy“ (Betzig et al. 2006).

Um die Leistungsfähigkeit der Lokalisationsmikroskopie für die Untersuchung der dynamischen Nanostruktur des Zellkerns zu zeigen, sei hier eine Anwendung dargestellt, die wir zusammen mit der Arbeitsgruppe von George Reid (ehemals IMB, derzeit EMBL) erforscht haben: Die durch Sauerstoffmangel induzierte

Änderung der Chromatin-Nanostruktur in Herzmuskelzellen (Kirmes et al. 2015). Bekanntlich beruht ein Herzinfarkt oder ein Schlaganfall auf einer plötzlichen Verminderung der Durchblutung von Herzmuskel oder Gehirnzellen; dies führt zu einer akuten Unterversorgung mit Sauerstoff und Nährstoffen und löst eine ganze Kette von biochemischen Änderungen aus; werden die Zellen nicht innerhalb kurzer Zeit wieder mit Sauerstoff und Nährstoffen versorgt, so drohen bleibende Schäden; ein großer Teil aller Menschen in den industrialisierten Ländern stirbt an einer solchen Sauerstoff-Unterversorgung; selbst in Ländern wie Indien ist die Herzinfarkt/Schlaganfallrate sehr hoch. Um neue Therapien gegen die verheerenden Folgen selbst kurzen Sauerstoffmangels entwickeln zu können, wäre es wünschenswert, außer der besseren Kenntnis der molekularen Abläufe auch mehr über mögliche Änderungen der funktionellen Kernstruktur zu wissen. Abb. 5 zeigt ein Ergebnis aus Untersuchungen an Herzmuskelzellen der Maus; sie wurden mit einem neuen lokalisationsmikroskopischen Verfahren erzielt, bei dem es gelang, einen konventionellen DNA-Farbstoff so effektiv zum „Blinken“ zu veranlassen, dass die Chromatinnanostruktur mit hoher struktureller Auflösung untersucht werden konnte. Bei den in Abb. 5 gezeigten Ergebnissen konnten bis zu einer Million einzelne DNA-Stellen in einem einzelnen Zellkern lokalisiert und mit einer Präzision im Bereich von 10–20 nm vermessen werden; dies erlaubte quantitative Auswertungen mit einer bisher nicht erreichten Genauigkeit; die Dichte der einzeln auflösbaren Signale war mehrere tausendmal höher als dies mit konventioneller Mikroskopie möglich gewesen wäre.

Abb. 5A zeigt einen Herzmuskelzellkern nach Färbung der DNA mit einem direkt an diese bindenden Farbstoff (Purpur) sowie einer immunchemischen Färbung eines bestimmten „Histon“ Proteins, das aktiv abgelesene Gene anzeigt (Blau). Wie man durch Vergleich mit dem Maßstab leicht feststellt, haben die einzelnen DNA dichten Chromatin-Domänen einen variablen Durchmesser mit einer typischen Größe von bis zu einigen hundert Nanometer, wie dies bereits aufgrund von Konfokalaufnahmen in dem oben genannten Chromatinmodell angenommen wurde; dort war es allerdings wegen der limitierten Auflösung nicht möglich, die Variabilität dieser Strukturen näher zu erforschen. Ein weiteres sehr bemerkenswertes Ergebnis ist die Verteilung der (blau markierten) genetisch aktiven Regionen; diese befinden sich offenbar in den allermeisten Fällen am Rande der stärker verdichteten Chromatin-Cluster (Purpur); natürlich befindet sich auch an den blau markierten Stellen noch DNA; wie aber quantitative Vermessungen ergeben haben, ist dort die DNA-Dichte um ein Vielfaches geringer als in den DNA dichten Chromatin-Clustern, sodass sie in der Abbildung nicht sichtbar wird.

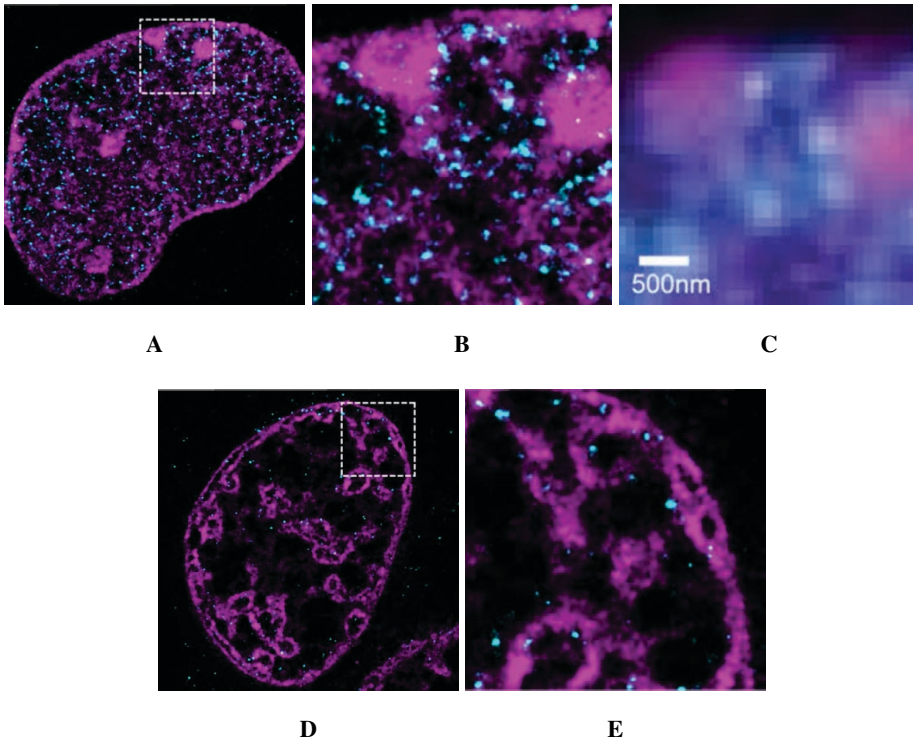
Der Vergleich des Lokalisationsbildes mit einer „konventionellen“ Aufnahme derselben Kernregion zeigt den enormen Gewinn an Strukturinformation, der sich aus der Anwendung von supraauflösenden Lokalisationsmikroskopiemethoden ergibt.

Wir (Arbeitsgruppen C. Cremer/T. Cremer) und andere Gruppen haben herausgefunden, dass viele andere Moleküle, die für die Replikation und die Transkription der DNA, aber auch für die Weiterverarbeitung („Splicing“) der produzierten RNA sowie für Reparaturvorgänge verantwortlich sind, sich ebenfalls vor allem in dieser Grenzregion aufhalten (für ein zusammenfassendes Modell siehe Abb. 6).

Was geschieht, wenn solche Herzmuskelzellen unter Bedingungen gesetzt werden (Sauerstoffmangel etc.), wie sie bei Infarkt/Schlaganfall auftreten?

Das Ergebnis war extrem überraschend: Kurze Zeit nach Sauerstoff Unterversorgung änderte sich die Chromatin-Nanostruktur dramatisch: Ein Großteil des Chromatins verdichtete sich und bildete kleine „Atoll-artige“ Strukturen. Die auftretenden Unterschiede konnten dank der Auflösung der einzelnen beteiligten Moleküle mit Nanometerpräzision vermessen werden; ähnlich wie bei der Auflösung einzelner Sternpositionen in einem Sternhaufen in der Astronomie mithilfe der neuen „Super Teleskope“ können auch in der Zellkernbiologie dank dieser quantitativen Vermessungen ganz neue Erkenntnisse gewonnen werden. Zum Beispiel ist es jetzt möglich, nicht nur „qualitative“ Unterschiede festzustellen („Die Nanostruktur ändert sich bei Sauerstoffmangel“), sondern auch quantitative („um wieviel genau?“). Wie in der Astrophysik ist das sehr wichtig, wenn es darum geht, numerische Modelle der Zellkernnanostruktur (Diesinger & Heermann 2006; Langowski 2006; Hübschmann et al. 2010; Barbieri et al. 2013; Nicodemi & Pombo 2014) zu entwickeln und daraus stark verbesserte Voraussagen zu gewinnen, z. B. über die Wirkung von ionisierender Strahlung, oder hier von Sauerstoffmangel und ihrer Milderung durch bestimmte Pharmaka.

In den oben skizzierten Untersuchungen wurden Zellen verwendet, die nach einer Behandlung zu bestimmten Zeitpunkten fixiert worden waren. Derartige Strategien zur Erforschung der dynamischen Entwicklung biologischer Systeme sind seit Jahrtausenden erprobt; bereits Aristoteles konnte auf diese Weise erste Aufschlüsse über die Embryonalentwicklung gewinnen. Das gleiche geschieht auch bei modernen molekularbiologischen Verfahren, wo zunächst die Zellen aufgelöst werden müssen, um DNA, RNA oder Proteine zu weiteren chemischen Untersuchungen zu isolieren. Dennoch wäre es außerordentlich wünschenswert, Mobilität und Dynamik der Zellkernorganisation mit supraauflösender Mikroskopie direkt an einer lebenden Zelle zu verfolgen. In begrenztem Umfang ist dies



**Abbildung 5:** Änderung der Chromatin-Nanostruktur von Herzmuskelzellen (Maus) durch Sauerstoff/Nährstoffmangel

A) Superauflösende Lokalisationsmikroskopie bei Normalbedingungen. Purpur: Chromatin-Domänen mit hoher DNA Dichte; blau: Orte der aktiven Transkription. Gezeigt ist ein ganzer Zellkern.

B) Vergrößerung der weiß eingerahmten Zone von A.

C) Dieselbe Zone wie in B, aber aufgenommen unter konventionellen Mikroskopiebedingungen.

D) Superauflösende Lokalisationsmikroskopie (ganzer Zellkern) nach Sauerstoff/Nährstoffmangel, entsprechend den Bedingungen bei Herzinfarkt; eine starke Änderung der Chromatinnanostruktur (Purpurgefärbte Chromatin-Domänen mit hoher DNA Dichte) tritt ein, aber auch eine starke Abnahme der aktiven Transkriptionsbereiche an der Peripherie der Chromatin-Domänen.

E) Vergrößerung der weiß eingerahmten Zone von D.

Der Maßstab ist in C (Skala 500 nm) und in B), E) derselbe [Aus Kirmes et al. (2015)].

bereits heute möglich (Shermelleh et al. 2001; Shechtman et al. 2015; Nozaki et al. 2017).

## **6 Ein allgemeines Modell der dynamischen Nanostruktur des Zellkerns**

Ausgegangen sind wir von der Jahrzehnte gültigen, allgemein akzeptierten Vorstellung, die mehrere Meter lange DNA im Kern einer Säugerzelle (typischer Durchmesser  $10\ \mu\text{m}$ ) sei sehr chaotisch verteilt, entsprechend etwa langen Spaghettifäden in einem Teller; die gesamte hoch komplexe Regulation der Genaktivität sei ausschließlich eine Sache biochemischer Reaktionen, ähnlich derjenigen, wie sie in einer wässrigen Lösung (Reagenzglas) ablaufen. Die in den letzten Jahren erzielten methodischen Fortschritte in Mikroskopie und Molekularbiologie haben jedoch neue Einblicke in die raum-zeitlichen Beziehungen der funktionellen Organisation der Zellkern-DNA ergeben. Aus diesem riesigen Gebiet neuer Erkenntnisse haben wir hier einige Beispiele aus unserer eigenen Erfahrung dargestellt. Die ständig wachsende Menge experimenteller Daten verlangt immer dringender nach einer zusammenfassenden Schau, also Modellen. Die typische Aufgabe von Modellen ist nicht, alle experimentellen Einzelheiten vollständig wieder zu geben; sondern eine Orientierungsmöglichkeit zu schaffen und Wege zu neuen Experimenten zu weisen; ein Modell hat auch dann eine ganz wesentliche Funktion erfüllt, wenn die zu seiner Prüfung unternommenen Untersuchungen das Modell „falsifizieren“ und dazu anregen, ein neues Modell aufzustellen. Derzeit gibt es eine ganze Reihe von allgemeinen Modellen der Zellkernstruktur, die sich im Einzelnen auch widersprechen können. Welches Modell wo richtig und wo falsch ist: Das ist derzeit eine offene und höchst spannende Frage der modernen Zellbiologie. Vielleicht gibt es gar nicht DAS richtige Modell der Zellkernarchitektur, ebensowenig wie es DAS richtige Modell einer Proteinstruktur gibt; bei Proteinen weiß man inzwischen, dass die auf der Grundlage der linearen Aminosäureketten im Zusammenwirken mit der Umwelt gebildeten dreidimensionalen Strukturen hoch spezifisch sind und vielfältig dynamisch sein können. Könnte ähnliches auch für die dreidimensionale Faltung der linearen DNA-Basenketten gelten? Als Beispiel präsentieren wir hier ein Modell der funktionellen Kernorganisation, das hauptsächlich aus Elektronenmikroskopie und super-aufgelösten Fluoreszenzmikroskopie-Studien entwickelt wurde.

Dieses auf der Grundlage früherer Überlegungen (Cremer T et al. 1993, 1995, 2000; Cremer & Cremer, 2001) entwickelte Modell (Abb. 6; Cremer et al. 2015,

2018) nimmt im Zellkern zwei räumlich miteinander interagierende Bereiche (Kompartimente) an, das „Aktive Kernkompartiment“ (ANC) und das „Inaktive Kernkompartiment“ (INC). Die oben beschriebenen Chromosomenterritorien (CTs) werden hier aus „topologisch assoziierten Chromatindomänen“ (TAD) aufgebaut, die ein Netzwerk von Chromatin-Domain-Clustern (CDCs) bilden: Das INC wird durch die kompakten, transkriptionell inaktiven Kerne der CDCs gebildet, während das ANC aus zwei Komponenten besteht. Das ist zum Einen die transkriptionell aktive Peripherie der CDCs, die so genannte Perichromatin-Region (PR; Rouquette et al. 2010); zum andern ist dies ein räumlich miteinander zusammenhängendes System von Kanälen, das Interchromatin Compartment (IC); es beginnt an den Kernporenkomplexen der Kernhülle und dient nuklearen Import-Export-Funktionen, so ähnlich wie ein Fluss/Kanalsystem bei den Meereshäfen beginnt und mit den Städten im Landesinneren verbunden ist. Chromatin-Schleifen können aus den CDCs/TADs herausragen und als Hauptorte der RNA-Synthese fungieren, entsprechend Flusshäfen im Binnenland. Das ANC ist hoch mit Proteinen und epigenetischen Markierungen für genetisch aktives Chromatin angereichert. Im Gegensatz hierzu ist das INC mit Markierungen für genetisch inaktive DNA angereichert. Das INC und das ANC stellen zwei strukturell unterschiedliche funktionelle „Phasen“ dar, deren „Phasenübergänge“ von großer funktioneller Bedeutung sind.

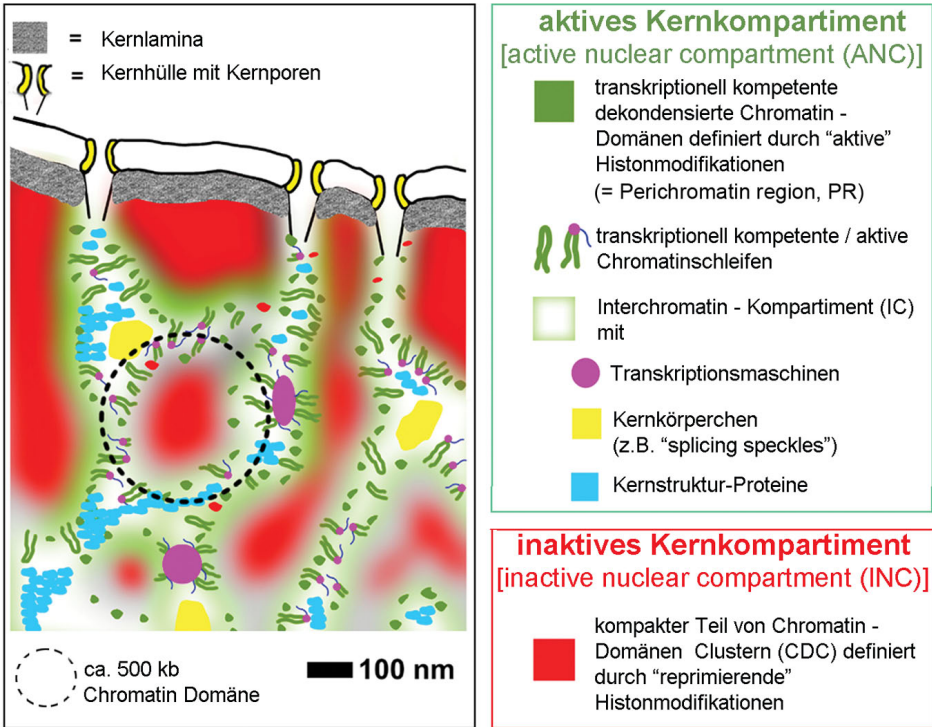
Diese Organisation des Zellkerns (zu weiteren Modellen auf molekularbiologischer Grundlage siehe Cremer et al. 2015) könnte eine Reihe von wichtigen Funktionen haben:

- Aufgrund des modularen Aufbaus aus einzelnen Chromatin-Domain-Clustern (CDCs) können die einzelnen Chromosomen für die Zellteilung leicht stärker verpackt (kondensiert) werden, ohne dass es zu einer Verhedderung der Chromatinfasern kommt;
- Die Verpackungsdichte eines Chromosomenterritoriums (oder eines Teils) kann rasch geändert werden, indem die verbindenden Chromatinfasern relaxieren oder aber stärker zusammengezogen werden; hierdurch kann die Zugänglichkeit bestimmter DNA-Sequenzen (Gene) für Proteine reguliert werden; wie jeder aus dem täglichen Leben weiß, kann bereits eine kleine Änderung räumlicher Parameter (eine Türe ist voll oder halb geöffnet) zu einer großen Änderung der Gebäudezugänglichkeit führen; in ähnlicher Weise könnten Änderungen der Kompaktierung zu einer Regulierung der Aktivität einzelner oder von Gruppen von Genen führen, ohne die Biochemie

(Abbau/Neubildung von Proteinen) ändern zu müssen; solche räumlich kontrollierte Änderungen der Genaktivität können also sehr schnell erfolgen und je nach Kompaktierungsgrad die Zugänglichkeit für bestimmte DNA-Sequenzen und damit deren Aktivität sehr präzise regeln;

- Die Anordnung genetisch aktiver Bereiche an der Oberfläche der CDCs/TADs gibt die Möglichkeit einer raschen und ungehinderten Interaktion mit Faktoren des Interchromatin-Kompartments, z. B. mit Proteinen, die von Hormonen oder allergischen Reaktionen ausgelöst und außen über die Kernporen an das Kerninnere weitergegeben werden; oder mit kurzen RNA-Molekülen, die sich an bestimmte Sequenzen der dort befindlichen DNA anlagern und so weitere Reaktionen auslösen können; insgesamt ergibt sich damit eine weitere Möglichkeit der schnellen Feinregulierung der Aktivität einzelner bestimmter Gene;
- Eine der wichtigsten Voraussagen des Modells ist die dynamische Verknüpfung von Chromatinstruktur und Genregulation: Sobald ein aktives Gen inaktiviert wird, findet eine Relokalisation vom ANC zum INC statt, unter gleichzeitiger Kompaktierung; sobald ein inaktives Gen aktiviert wird, wird seine Position vom INC zum ANC verschoben, unter gleichzeitiger Dekondensation; die dabei wirksamen „epigenetischen“ Mechanismen können biochemische Prozesse sein (Modifikation von DNA/Histonen), aber auch mechanische Einwirkungen, z. B. Druck/Zug auf die Zellmembran, der über cytoplasmatische Mikrofilamente auf die Kernhülle und die mit ihr verbundenen Chromatinstrukturen weiter geleitet wird (Gruenbaum & Foisner 2015; Roy et al. 2017).
- Auch die Reparatur von geschädigter DNA könnte durch einen solchen Aufbau wesentlich verbessert werden; es wurde bereits experimentell gezeigt, dass bei Schäden durch ionisierende Teilchen im Inneren von kompakten Chromatindomänen die betroffenen DNA-Stellen zur Reparatur an die Oberfläche solcher Domänen verlegt werden.





**Abbildung 6:** Ein aktuelles Modell der Kernorganisation. *Dieses Modell beruht auf der Annahme mit einander räumlich vernetzter genetisch aktiver und genetisch inaktiver Kompartimente. Das aktive Kernkompartiment (ANC) ist eine zusammengesetzte funktionelle Einheit aus einem dreidimensionalen Netzwerk von „Kanälen“, das bei den Kernporen beginnt und sich zwischen stärker kondensierten Zonen von Chromatin befindet; diese stärker kondensierten Zonen bilden das inaktive Kernkompartiment (INC); Das am Rand dieser INC befindliche dekondensierte Chromatin enthält die aktiv abgelesene (transkribierte) DNA; dort befinden sich auch die neu gebildete RNA und ihre Verarbeitungszone, sowie die neu gebildete DNA; auch die Reparatur der DNA findet dort statt. Diese hoch aktive Randzone wird zum aktiven Kernkompartiment (ANC) gezählt [aus Cremer et al. (2018)].*

## 7 Perspektiven für Biologie und Medizin

Die dynamische Organisation des Zellkerngenoms ist eine der heute noch offenen, wesentlichen Herausforderungen der biologischen Grundlagenforschung; ihre verbesserte Kenntnis könnte wesentlich dazu beitragen, die unglaublich verwickelte Dynamik epigenetischer biochemischer Prozesse zu verstehen: Warum zum Beispiel folgt die sequenzspezifische Methylierung bestimmter DNA-Basen oder dort befindlicher Histone ganz exakten und hochkomplexen Mustern, abhängig von Genaktivität, Zelltyp, Entwicklungsstand, Alter etc.? Gilt hier vielleicht etwas ähnliches wie bei vielen Proteinen, bei denen die chemisch induzierte Strukturänderung die Voraussetzung für ihre enzymatische Aktivität bildet? Jedenfalls würde eine derartige Hypothese Licht in das Dunkel dieser so verwickelten Verhältnisse bringen können. Besonders „spannend“ wäre es in diesem Zusammenhang auch, der Hypothese einer engen Verbindung zwischen der Kodierung des Langzeitgedächtnisses und der Kern-Genomstruktur der dabei beteiligten Neuronen nachzugehen. Hier gibt es viele Untersuchungen, die zeigen, dass bei den Speicherungsprozessen biochemisch vermittelte epigenetische Veränderungen des Chromatins stattfinden. Gemäß dem in Abb. 6 skizzierten Modell der dynamischen Genomorganisation müssten einzelne Neuronkerne entsprechende „lernbedingte“ Modifikationen ihrer Genom-Nanostruktur aufweisen. Mit neuen optischen Verfahren (seien es die supraauflösende Lichtmikroskopie, seien es aktuelle Methoden der Ultrastrukturmikroskopie wie Electron Spectroscopic Imaging) gibt es jetzt Wege, solche Hypothesen zu „falsifizieren“. Das wäre z. B. der Fall, wenn mit Nanometerauflösung gezeigt werden könnte, dass eine epigenetische Modifikation zu starker Änderung der Genaktivität führt, ohne aber irgend eine Modifikation der örtlichen Genomnanostruktur zu bewirken.

Die dynamische Organisation des Zellkerngenoms bildet auch eine Grundlage für neue Ansätze der Gesundheitsforschung. Wäre es z. B. möglich, gemäß dem ANC-INC-Modell (Abb. 6) die Kompaktierung von „Krebsgenen“ durch bestimmte Pharmamoleküle „epigenetisch“ zu verändern, so böte dies einen neuen Weg der Krebstherapie; ein weiteres Beispiel wäre die Entwicklung neuer Pharmaka zur Behandlung von Herzinfarkt und Schlaganfall: Wäre es möglich, durch solche Stoffe die durch Sauerstoff- und Nährstoffmangel induzierte drastische Änderung der Chromatin-Nanostruktur (und damit der Genaktivität) rückgängig zu machen? Ähnliche Einflussmöglichkeiten könnte man sich beim Ersatz von Körpergewebe durch Reprogrammierung von Zellen vorstellen, oder bei der Verlangsamung des zellulären Alterungsprozesses. Heute mögen solche Spekulationen noch als

„Science Fiction“ erscheinen; ein umfassendes Verständnis der dynamischen Architektur des Zellkerns, bis hinunter zur molekularen Ebene könnte aber eine wesentliche Grundlage bieten, dem alten Menschheitstraum von einem langen Leben in Gesundheit und Jugend ein wenig näher zu kommen.

### **Danksagung**

Der vorstehende Beitrag gibt eine Zusammenfassung gemeinsamer jahrzehntelanger Forschungstätigkeit mit Thomas und Marion Cremer (1978 – 1995 Universität Heidelberg, Institut für Humangenetik & Anthropologie; seit 1996 Biozentrum LMU München). Erweiterte allgemeine Darstellungen hierzu finden sich in: T. Cremer, M. Cremer, C. Cremer (2016) „Chromosomenterritorien und Chromatindomänen“. *Biologie in unserer Zeit* 5: 290–299. doi:10.1002/biuz. 201810640; C. Cremer, A. Szczurek, H. Strickfaden, U. Birk, M. Cremer, T. Cremer (2018) „Chromatin-Nanoarchitektur und Genregulation“. *Biologie in unserer Zeit (BIUZ)* 1/2018 (48), pp. 45–53).

Bei der Entwicklung der oben skizzierten Methoden zur Erforschung der Zellkernstruktur an den Universitäten Freiburg (Institut für Anthropologie und Humangenetik, 1970–1978), Heidelberg (Institut für Anthropologie und Humangenetik, Kirchhoff-Institut für Physik, Institut für Pharmazie und Molekulare Biotechnologie, seit 1978) und München (Biozentrum LMU, seit 1996) sowie am Institut für Molekulare Biologie (IMB) Mainz (seit 2011) haben zahlreiche Diplomanden, Doktoranden, wissenschaftliche Mitarbeiter, PostDocs und Habilitanden, sowie weitere Kooperationspartner und Förderer aus vielen anderen Institutionen mitgewirkt, denen hier sehr herzlich gedankt sei (siehe [www.optics.imb-mainz.de](http://www.optics.imb-mainz.de)). Für Hinweise auf neue Resultate sei hier insbesondere gedankt: Dr. Aleksander Szczurek (IMB; jetzt Oxford/UK), Shih-Ya Chen (IMB/Cremer-Lab) und Hilmar Strickfaden (Edmonton), sowie Antonius van Dongen (Singapur). Die Forschungen wurden unterstützt vom Land Baden-Württemberg, der DFG, dem BMBF, der EU sowie von der Boehringer Ingelheim Stiftung.

## Literatur

Aus der inzwischen außerordentlich großen Literatur können hier nur einige Hinweise gegeben werden.

- Baddeley D, Chagin VO, Schermelleh, Martin S, Pombo A, Carlton PM, Gahl A, Domaing P, Birk U, Leonhardt H, Cremer C, Cardoso C (2010) Measurement of replication structures at the nanometer scale using super-resolution light microscopy. *Nucleic Acids Research* 38, No. 2 e8 doi:10.1093/nar/gkp901.
- Barbieri M, Scialdone A, Piccolo A, Chiariello AM, di Lanno C, et al. (2013) Polymer models of chromatin organization. *Front Genet* 4: 113.
- Bazett-Jones DP, Li R, Fussner E, Nisman R, Dehghani H (2008) Elucidating chromatin and nuclear domain architecture with electron spectroscopic imaging. *Chromosome Res* 16: 397–412.
- Bechhoefer J (2015) What is superresolution microscopy? *Am J Phys* 83: 22–29.
- Betzig E et al. (2006): Imaging Intracellular Fluorescent Proteins at Nanometer Resolution. *Science* 313:1642–1645.
- Birk UJ (2017). Super-resolution microscopy: A practical guide. John Wiley & Sons, Weinheim: 408 pg.
- Bohn M, Diesinger P, Kaufmann R, Weiland Y, Müller P, Gunkel M, von Ketteler A, Lemmer P, Hausmann M, Cremer C (2010) Localization microscopy reveals expression dependent parameters of chromatin nanostructure. *Biophys. J.* 99: 1358 – 1367.
- Bolzer A, Kreth G, Solovei I, Koehler D, Saracoglu K, et al. (2005) Three-dimensional maps of all chromosomes in human male fibroblast nuclei and prometaphase rosettes. *PLoS Biol*, 2005, 3, e157.
- Boveri T (1909) Die Blastomerenkerne von *Ascaris megalocephala* und die Theorie der Chromosomenindividualität. *Arch Zellforsch* 3: 181–268.
- Comings DE (1968) The rationale for an ordered arrangement of chromatin in the interphase nucleus. *Am J Hum Genet* 20: 440–460.
- Cremer C (2018) Mit Laserlicht ins Innerste des Zellkerns. In: „Physiker erinnern sich“, Fakultät für Physik & Astronomie Univ. Heidelberg, pp. 1–49. <https://www.physi.uniheidelberg.de/physikerberichten/Cremer-Band-4-2018-01-23.pdf>
- Cremer C, Masters BR (2013) Resolution enhancement techniques in microscopy. *Eur Phys J H* 38: 281–344.
- Cremer C, Cremer T (1978) Considerations on a laser-scanning-microscope with high resolution and depth of field. *Microsc Acta* 81:31–44.

- Cremer C, Szczurek A, Schock F, Gourram A, Birk U (2017) Super-resolution microscopy approaches to nuclear nanostructure imaging. *Methods* 123: 11–32.
- Cremer C, Szczurek A, Strickfaden H, Birk U, Cremer M, Cremer T (2018) Chromatin-Nanoarchitektur und Genregulation. *Biologie in unserer Zeit (BIUZ)* 1/2018 (48), pp. 45 – 53. doi:10.1002/biuz. 201810640.
- Cremer C (2011) Lokalisationsmikroskopie - Lichtmikroskopie unterhalb des Abbe-Limits. *Physik in Unserer Zeit* 42: 21 – 29.
- Cremer M, Küpper K, Wagler B, Wizelman L, v. Hase J, Weiland Y, Kreja L, Diebold J, Speicher MR, Cremer T (2003) Inheritance of gene-density related doi: higher order chromatin arrangements in normal and tumor cell nuclei. *J Cell Biol* 162: 809-820.
- Cremer T, Cremer M, Cremer C (2018) The 4D Nucleome: Genome Compartmentalization in an Evolutionary Context. *Biochemistry (Moscow)* 83: 313–325.
- Cremer T (1985) Von der Zellenlehre zur Chromosomentheorie, Naturwissenschaftliche Erkenntnis und Theorienwechsel in der frühen Zell- und Verebungsforschung. Heidelberg: Springer Verlag.
- Cremer T, Cremer M, Cremer C (2016) Chromosomenterritorien und Chromatindomänen (Chromosome territories and chromatin domains). *Biologie in unserer Zeit* 5: 290 – 299.
- Cremer T, Cremer C (2001) Chromosome territories, nuclear architecture and gene regulation in mammalian cells. *Nat Rev Genet* 2: 292–301.
- Cremer T, Cremer C (2006a) Rise, fall and resurrection of chromosome territories: a historical perspective. Part I. The rise of chromosome territories. *Eur J Histochem* 50: 161–176.
- Cremer T, Cremer C (2006b) Rise, fall and resurrection of chromosome territories: a historical perspective. Part II. Fall and resurrection of chromosome territories during the 1950s to 1980s; Part III. Chromosome territories and the functional nuclear architecture: experiments and models from the 1990s to the present. *Eur J Histochem* 50: 223–272.
- Cremer T, Cremer M (2010) Chromosome territories. *Cold Spring Harb Perspect Biol* 2: a003889.
- Cremer T, Dietzel S, Eils R, Lichter P, Cremer C (1995) Chromosome territories, nuclear matrix filaments and inter-chromatin channels: a topological view on nuclear architecture and function. In: Brandham PE, Bennet MD, editors; Royal Botanic Gardens, Kew. pp. 63–81.
- Cremer T, Kurz A, Zirbel R, Dietzel S, Rinke B, et al. (1993) Role of chromosome territories in the functional compartmentalization of the cell nucleus. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 58: 777–792.

- Cremer T, Kreth G, Koester H, Fink RH, Heintzmann R, et al. (2000) Chromosome territories, interchromatin domain compartment, and nuclear matrix: an integrated view of the functional nuclear architecture. *Crit Rev Eukaryot Gene Expr* 10: 179–212.
- Cremer T, Cremer M, Hübner B, Strickfaden H, Smeets D, Popken J, Sterr M, Markaki Y, Rippe K, Cremer C (2015) The 4D nucleome: Evidence for a dynamic nuclear landscape based on coaligned active and inactive nuclear compartments. *FEBS Lett* 589: 2931–2943.
- Cremer T, Lichter P, Borden J, Ward DC, Manuelidis L (1988) Detection of chromosome aberrations in metaphase and interphase tumor cells by in situ hybridization using chromosome specific library probes. *Hum Genet*, 80: 235–246.
- Cremer T, Cremer C, Lichter P (2014) Recollections of a scientific journey published in human genetics: from chromosome territories to interphase cytogenetics and comparative genome hybridization. *Hum Genet* 133: 403–416.
- Dekker J, Marti-Renom MA, Mirny LA (2013) Exploring the three-dimensional organization of genomes: interpreting chromatin interaction data. *Nat Rev Genet* 14: 390–403.
- Diesinger PM, Heermann DW (2006) Two-angle model and phase diagram for chromatin. *Physical Review E* 74: 031904-1 – 031904-8.
- Dixon JR, Selvaraj S, Yue F, Kim A, Li Y, et al. (2012) Topological domains in mammalian genomes identified by analysis of chromatin interactions. *Nature* 485: 376–380.
- Esa A et al. (2000) Three-dimensional spectral precision distance microscopy of chromatin nanostructures after triple-colour DNA labelling: a study of the BCR region on chromosome 22 and the Philadelphia chromosome. *Journal of Microscopy* 199: 96–105.
- Fornasiero EF, Opazo F (2015) Super-resolution imaging for cell biologists: Concepts, applications, current challenges and developments. *Bioessays* 37: 436–451.
- Gibcus JH, Dekker J (2013) The hierarchy of the 3D genome. *Mol Cell* 49: 773–782.
- Gruenbaum Y, Foisner R (2015) Lamins: nuclear intermediate filament proteins with fundamental functions in nuclear mechanics and genome regulation. *Ann. Rev. Biochem* 84: 131-164.
- Gunkel M, et al. (2009) Dual color localization microscopy of cellular nanostructures. *Biotechnology J.* 4: 927 – 938.
- Gustafsson, MGL (2000). Surpassing the lateral resolution limit by a factor of two using structured illumination microscopy. *J. Microsc.* 198: 82 - 87.
- Habermann FA, Cremer M, Walter J, Kreth G, von Hase J., et al. (2001), Arrangements of macro and microchromosomes in chicken cells. *Chromosome Res*, 9: 569–584.

- Han D, Pal S, Nangreave J, Deng Z, Liu Y, Yan H (2011) DNA Origami with Complex Curvatures in Three-Dimensional Space. *Science* 332: 342-346.
- Hancock R, Jeon KW (2014) Preface. New models of the cell nucleus: crowding, entropic forces, phase separation, and fractals. *Int Rev Cell Mol Biol* 307: xiii.
- Heintzmann R, Cremer C (1999) Lateral modulated excitation microscopy: Improvement of resolution by using a diffraction grating. *Proc. SPIE* 3568: 185-196.
- Hübschmann D, Kepper N, Cremer C, Kreth G (2010) Quantitative Approaches to Nuclear Architecture Analysis and Modelling, in: N.M. Adams and P.S. Freemont (eds.), *Advances in Nuclear Architecture*, 87 – 129. DOI 10.1007/978-90-481-9899-3\_3, Springer Inc.
- Kirmes I, Szczurek A, Prakash K et al. (2015) A transient ischemic environment induces reversible compaction of chromatin. *Genome Biology* 16: 246 (pp. 1–19), doi:10.1186/s13059-015-0802-2.
- Kosak ST, Groudine M (2004) Form follows function: The genomic organization of cellulardifferentiation. *Genes Dev* 18: 1371–1384.
- Lanctot C, Cheutin T, Cremer M, Cavalli G, Cremer T (2007) Dynamic genome architecture in the nuclear space: regulation of gene expression in three dimensions. *Nat Rev Genet* 8: 104–115.
- Langowski J (2006) Polymer chain models of DNA and chromatin. *Eur. Phys. J. E* 19: 241-249.
- Laurent M, Johannin G, Le Guyader H, Fleury A (1992), Confocal scanning optical microscopy and three-dimensional imaging. *Bio Cell*, 76: 113–124.
- Lieberman-Aiden E, van Berkum NL, Williams L, Imakaev M, Ragoczy T, et al. (2009) Comprehensive mapping of long-range interactions reveals folding principles of the human genome. *Science* 326: 289–293.
- Markaki Y, Gunkel M, Schermelleh L, Beichmanis S, Neumann J, et al. (2010) Functional nuclear organization of transcription and DNA replication: a topographical marriage between chromatin domains and the interchromatin compartment. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 75: 475–492.
- Markaki Y, Smeets D, Fiedler S, Schmid VJ, Schermelleh L, et al. (2012) The potential of 3D-FISH and super-resolution structured illumination microscopy for studies of 3D nuclear architecture: 3D structured illumination microscopy of defined chromosomal structures visualized by 3D (immuno)-FISH opens new perspectives for studies of nuclear architecture. *Bioessays* 34: 412–426.
- Mirny LA (2011) The fractal globule as a model of chromatin architecture in the cell. *Chromosome Res* 19: 37–51.
- Nagano T, Lubling Y, Stevens TJ, Schoenfelder S, Yaffe E, et al. (2013) Single-cell Hi-C reveals cell-to-cell variability in chromosome structure. *Nature* 502: 59–64.

- Nicodemi M, Pombo A (2014) Models of chromosome structure. *Curr Opin Cell Biol* 28: 90–95.
- Nozaki T, Imai R, Tanbo M, Nagashima R, Tamura S, Tani T, Joti Y, Tomita M, Hibino K, Kanemaki MT, Wendt KS, Okada Y, Nagai T, Maeshima K (2017) Dynamic Organization of Chromatin Domains Revealed by Super-Resolution Live-Cell Imaging. *Molecular Cell* 67: 282–293.
- Olins A L & Olins D E (1974) Spheroid chromatin units (v bodies). *Science* 183: 330-332.
- Ou HD, Phan S, Deerinck TJ, Thor A, Ellisman MH, O’Shea CC (2017) ChromEMT: Visualizing 3D chromatin structure and compaction in interphase and mitotic cells. *Science*, 357.
- Pederson T (2014) The nuclear physique. *Int Rev Cell Mol Biol* 307: 1–13.
- Popken J, Brero A, Koehler D, Schmid VJ, Strauss A, et al. (2014) Reprogramming of fibroblast nuclei in cloned bovine embryos involves major structural remodeling with both striking similarities and differences to nuclear phenotypes of in vitro fertilized embryos. *Nucleus* 5: 555–589.
- Popken J, Graf A, Krebs S, Blum H, Schmid VJ et al. (2015) Remodeling of the Nuclear Envelope and Lamina during Bovine Preimplantation Development and its Functional Implications. *PLoS One*, 2015, 10, e012.
- Prakash K, Fournier D (2017) Histone Code and higher-order chromatin folding: A hypothesis. *Genomics and Computational Biology* 3, No. 2: e41.
- Rao SS, Huntley MH, Durand NC, Stamenova EK, Bochkov ID, et al. (2014) A 3D map of the human genome at kilobase resolution reveals principles of chromatin looping *Cell* 159: 1665–1680.
- Reymann J, Baddeley D, Gunkel M, Lemmer P, Stadter W, et al. (2008) High-precision structural analysis of subnuclear complexes in fixed and live cells via spatially modulated illumination (SMI) microscopy. *Chromosome Res* 16: 367–382.
- Rouquette J, Cremer C, Cremer T, Fakan S (2010) Functional nuclear architecture studied by microscopy: present and future. *Int Rev Cell Mol Biol* 282: 1–90.
- Roy B, Venkatachalapathy S, Ratna P, Wang Y, Doorgesh DS, Nagarajan M, Shivashankar GV (2017) Laterally confined growth of cells induces nuclear reprogramming in the absence of exogenous biochemical factors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 115: E4741 - E4750.
- Schermelleh L, Solovei I, Zink D, Cremer T (2001) Two-color fluorescence labeling of early and mid-to-late replicating chromatin in living cells. *Chromosome Res* 9: 77–80.
- Schermelleh L, Heintzmann R, Leonhard H (2010) A guide to super-resolution fluorescence microscopy. *J Cell Biol* 190: 165–175.



- Sexton T, Cavalli G (2015) The Role of Chromosome Domains in Shaping the Functional Genome. *Cell* 160: 1049–1059.
- Shechtman Y, Gustavsson A-K, Petrov PN, Dultz E, Lee MY, Weis K, Moerner WE (2017) Observation of live chromatin dynamics in cells vis 3D localization microscopy using Tetrapod point spread functions. *Biomedical Optics Express* 8: 5735.
- Smeets D, Markaki Y, Schmid VJ, Kraus F, Tattermusch A, et al. (2014) Three-dimensional superresolution microscopy of the inactive X chromosome territory reveals a collapse of its active nuclear compartment harboring distinct Xist RNA foci. *Epigenetics Chromatin* 7: 8.
- Solovei I, Kreysing M, Lanctot C, Kosem S, Peichl L, et al. (2009) Nuclear architecture of rod photoreceptor cells adapts to vision in mammalian evolution. *Cell* 137: 356–368.
- Szczurek A, Klewes L, Xing J et al (2017) Imaging chromatin nanostructure with binding-activated localisation microscopy based on DNA structure fluctuations. *Nucl. Acids Research*. doi:10.1093/nar/gkw1301.
- Tanabe H, Muller S, Neusser M, von Hase J et al (2002) Evolutionary conservation of chromosome territory arrangements in cell nuclei from higher primates. *Proc Natl Acad Sci* 99: 4424–4429.
- Tashiro S, Lanctot C (2015) The international nucleome consortium. *Nucleus* 6: 89–92.
- Vogel F, Schroeder TM (1974) The internal order of the interphase nucleus. *Humangenetik* 25: 265–297.
- Wendt KS, Grosveld FG (2014) Transcription in the context of the 3D nucleus. *Curr Opin Genet Dev* 25: 62–67.
- Williamson I, Berlivet S, Eskeland R, Boyle S, Illingworth RS, et al. (2014) Spatial genome organization: contrasting views from chromosome conformation capture and fluorescence in situ hybridization. *Genes Dev* 28: 2778–2791.
- Wischnitzer, S (1973) The submicroscopic morphology of the interphase nucleus. *Int Rev Cytol*,34, 1–48.
- Woringer M, Darzacq X, Izeddin I (2014) Geometry of the nucleus: a perspective on geneexpression regulation. *Curr Opin Chem Biol* 20: 112–119.
- Zessin PJ, Finan K, Heilemann M (2012) Super-resolution fluorescence imaging of chromosomal DNA. *J Struct Biol* 177: 344–348.
- Zorn C, Cremer C, Cremer T, Zimmer J (1979) Unscheduled DNA synthesis after partial UV irradiation of the cell nucleus. Distribution in interphase and metaphase. *Exp Cell Res* 124: 111–119.

## Über den Autor

Christoph Cremer studierte Physik an den Universitäten München und Freiburg. Nach Promotion zum Dr. rer. nat. und Habilitation an der Universität Freiburg i. Br. arbeitete er 1983–2011 als Professor (seit 2004 Ordinarius) für Angewandte Optik und Informationsverarbeitung am Kirchhoff-Institut für Physik (KIP) der Universität Heidelberg. Derzeit ist er tätig am Institut für Pharmazie und Molekulare Biotechnologie (IPMB), dem Interdisziplinären Zentrum für Wissenschaftliches Rechnen (IWR) der Universität, sowie Arbeitsgruppenleiter am Institut für molekulare Biologie (IMB) und Honorarprofessor (Physik) an der Universität Mainz, sowie Research Associate am dortigen Max-Planck-Institut für Chemie. Sein aktuelles Arbeitsgebiet ist die Entwicklung super-auflösender Lichtmikroskopieverfahren mit Anwendungs-Schwerpunkten bei der Erforschung der Zellkern-Architektur. Er ist Autor/Co-Autor von mehreren hundert Originalpublikationen.

### **Korrespondenz:**

Prof. Dr. Dr. Christoph Cremer  
Group Leader Superresolution Microscopy  
Institute of Molecular Biology (IMB)  
Ackermannweg 4  
55128 Mainz  
Germany  
E-Mail: [cremer@kip.uni-heidelberg.de](mailto:cremer@kip.uni-heidelberg.de), [c.cremer@imb-mainz.de](mailto:c.cremer@imb-mainz.de)

# Assistenzroboter für eine Steigerung der Mobilität im Alter

KATJA MOMBAUR, DAVIDE CORRADI, KHAI-LONG HO-HOANG &  
ALEXANDER SCHUBERT

Optimierung, Robotik und Biomechanik  
Institut für Technische Informatik  
Universität Heidelberg

## Zusammenfassung

Intelligente Assistenzsysteme können einen wichtigen Beitrag dazu leisten, die Lebensqualität von Menschen im Alter zu erhalten bzw. zu steigern. Insbesondere vor dem Hintergrund der demographischen Entwicklung ist es notwendig, geeignete technische Assistenzsysteme auch für die Gruppe der älteren und alten Menschen zu entwickeln und nutzbar zu machen. Einen Schwerpunkt bilden dabei Mobilitätsassistentenroboter, die die Mobilität von älteren und alten Menschen wieder herstellen oder zumindest ihren Verlust verlangsamen können. Assistenzroboter, die auf die speziellen Bedürfnisse der älteren Bevölkerung zugeschnitten sind, befinden sich derzeit noch in der Forschungs- bzw. Prototypphase. Dieser Beitrag beschreibt die Anforderungen an und Möglichkeiten von Mobilitätsassistentenrobotern und stellt den aktuellen Forschungsstand dar. Insbesondere zeigen wir zwei aktuelle, im Rahmen des EU-Projektes MOBOT unter unserer Beteiligung entwickelte Prototypen. Außerdem beschreiben wir die in Heidelberg verwendete Methodik zur Entwicklung von Mobilitätsassistentenrobotern auf der Basis von modell-basierter Optimierung.

## 1 Einleitung

Eine der großen Herausforderungen unserer Zeit ist es, die Lebensqualität älterer und alter Menschen in einer zunehmend alternden Bevölkerung sicherzustellen. Ein wichtiges Ziel ist es dabei, die Mobilität der Menschen bis ins hohe Alter zu erhalten und damit die Unabhängigkeit und Lebensqualität alter Menschen zu stärken.

Mobilitätshilfen, welche heute in der Praxis eingesetzt werden, um beispielsweise ältere Menschen beim Gehen oder Aufstehen aus dem Sitzen zu unterstützen, sind in der Regel denkbar simpel und nutzen keine moderne Technologie. Übliche Geräte sind etwa Rollatoren, Gehstöcke und -gestelle oder entsprechend angebrachte Haltegriffe. Diese bieten keine aktive Unterstützung von Bewegungen, sondern sind vollkommen passiv. Auch die Anpassung an die einzelnen Nutzer besteht im besten Fall aus einer Skalierung in Größe oder Einbauhöhe. Neue Ansätze aus der Robotik versprechen hier eine Besserung. Intelligente Mobilitätshilfen sind Gegenstand verschiedener Forschungsprojekte. Dies bedeutet, dass die Systeme mit viel Sensorik ausgestattet sind, um Zustand, Absichten und Umgebung der Nutzer zu erfassen und Interfaces bieten, durch die sie mit den Nutzern kommunizieren können. Was die Funktion angeht, sind robotische Assistenzsysteme anders als rein passive Stützen auch in der Lage, die Bewegungen der Nutzer aktiv zu unterstützen, indem sie sich durch integrierte Motoren mit dem Nutzer mitbewegen und diesem durch die Bereitstellung von Kräften bei der Ausführung der beabsichtigten Bewegung behilflich sind.

Moderne Technologie kann ältere und alte Menschen grundsätzlich auf vielfältige Weise unterstützen. Spezielle Unterstützung im Bezug auf Mobilität bieten hier innerhalb der Gruppe der Rehabilitations- und Pflegeroboter die Assistenzroboter, also die Klasse von Robotern, die außerhalb der Therapie im Alltag eingesetzt werden und den Menschen in vielfältigen Situationen unterstützen. Dabei ist in diesem Kontext die individuelle Mobilität eines Menschen gemeint, also die Fähigkeit, den eigenen Körper zu nutzen, um sich auf verschiedenen Skalen – etwa in der eigenen Wohnung oder deren Umkreis – fortzubewegen sowie eigenständig den Wechsel zwischen verschiedenen Körperposen (Stehen, Sitzen, Liegen) durchführen zu können.

Zu den Mobilitätsassistenzrobotern zählen zum einen mobile Systeme, die als externe passive oder motorisierte Gehhilfen häufig in der Form eines Rollators ausgelegt sind und Menschen mit eingeschränkter Mobilität dabei unterstützen, sich stabil fortzubewegen und das Sturzrisiko zu minimieren. Zum anderen kann

Mobilitätsunterstützung auch durch Exoskelette und Orthesen – beides „Assistenzsysteme zum Anziehen“ – geleistet werden.



**Abbildung 1:** Ausschnitt aus der Frailty-Skala zur Klassifikation der Bewegungsfähigkeiten älterer und alter Menschen gemäß [Rockwood2005] und [FrailtyScale2007]. Zeichnungen: L. Mombaur.

Entsprechende Systeme werden derzeit noch hauptsächlich im klinischen bzw. therapeutischen Bereich und auf Frailty Leveln ab Stufe 5 eingesetzt. Frailty Level sind hierbei ein Maß für die verbleibende Mobilität eines einzelnen Nutzers (vgl. Abbildung 1). Langfristig soll sich die Assistenzrobotik aber aus dem geschützten klinischen ins unkontrollierbarere private Umfeld ausweiten und auch schon für Menschen mit nur leichten Mobilitätseinschränkungen (ab Frailty Level 3) nutzbar gemacht werden. Hierzu muss sichergestellt sein, dass die direkte Interaktion zwischen Mensch und Roboter auch im Alltag selbstverständlich wird, der Nutzer also der Sicherheit und Zuverlässigkeit sowohl der Technologie als auch den den Funktionalitäten zugrundeliegenden Algorithmen ein ausreichendes Maß an Vertrauen entgegenbringt.

Neben der technologischen Forschung müssen daher auch psychologische Veränderungen im (hohen) Alter – etwa Veränderungen bei Entscheidungsfindungsprozessen oder der Selbstwahrnehmung – im Hinblick auf ihre Rolle für die individuelle Mobilität älterer Menschen sowie auf ihre Rolle bei der Akzeptanz und Nutzung digitaler Assistenz- und Trainingssysteme untersucht werden. Um das genannte Ziel zu erreichen, digitale Technologie und Assistenzsysteme für ältere und alte Menschen im Alltag nutzbar zu machen, ist es notwendig, auch die auftretenden psychologischen, pflegerischen, ethischen und rechtlichen Aspekte bereits in der technischen Entwicklungsphase zu berücksichtigen.

## 2 Beeinträchtigungen der Mobilität im Alter

Im Alter können verschiedene Beeinträchtigungen körperlicher, kognitiver und psychischer Natur auftreten, die zu einer Reduktion der Mobilität beitragen. Die

körperlichen Beeinträchtigungen werden durch Brüche nach Unfällen, durch Krankheiten wie Arthrose oder Arthritis und durch Muskelschwund (z. B. nach Verletzungen oder Lähmungen) verursacht und führen zu einer zum Teil deutlichen Reduktion der Kräfte, die für die Bewegung aufgebracht werden können. Andere körperliche Probleme werden durch den Abbau der Sensorik verursacht – z. B. einer Reduktion des Sehvermögens oder des Hörvermögens, die wegen der fehlenden Wahrnehmung oder eines erhöhten Unsicherheitsgefühls zur einer direkten oder indirekten Beeinträchtigung des Bewegungsvermögens führen. Auch die Propriozeption (also Fähigkeit der Wahrnehmung der Lage und Bewegungen der einzelnen Körperteile im Raum) und die Regelschleifen für die Bewegungsregelung im Körper laufen im Alter verzögert ab, die Fähigkeit der Koordination der einzelnen Segmente nimmt ab. Zusätzlich können z. B. Herz-Kreislaufkrankungen oder Lungenerkrankungen zu einer reduzierten körperlichen Leistungsfähigkeit führen.

All diese körperlichen Probleme reduzieren zum einen die Bewegungsmöglichkeiten, d.h. je nach Grad der Beeinträchtigungen können manche alltäglichen Bewegungen nur noch deutlich langsamer oder weniger kraftvoll ausgeführt werden als vorher, andere wiederum sind aufgrund der höheren notwendigen Kräfte gar nicht mehr eigenständig möglich. Zum anderen steigt auch das Sturzrisiko, da die Reaktionszeiten erhöht sind und die für Abfangbewegungen im Vergleich zur Nominalbewegung notwendigen höheren Kräfte nicht mehr erzeugt werden können. Durch diese direkten Probleme reduziert sich häufig auch die generelle Motivation zur Bewegung, was die Patienten unweigerlich in einen Teufelskreis treibt, da infolge der reduzierten Bewegungen die koordinativen Fähigkeiten weiter abnehmen. Geringere Bewegung erhöht außerdem das Risiko weiterer Erkrankungen, z. B. von Herzinfarkten und Schlaganfällen. Um diese körperlichen Beeinträchtigungen zu kompensieren, ist eine physische Bewegungsunterstützung notwendig, die den Patienten durch Einwirkung äußerer Kräfte entlastet, seine Bewegungen stabilisiert und Stürze verhindert.

Kognitive Beeinträchtigungen (z. B. durch Demenz oder Schädigungen des Gehirns durch Tumore, Unfälle etc.) können zu einer fehlenden oder reduzierten Orientierungsfähigkeit bei der Bewegung oder zu Vergesslichkeit bis zum Gedächtnisverlust führen. In diesem Fall benötigen die Patienten eine entsprechende kognitive Unterstützung – bei der Navigation zum gewünschten Ziel in bekannten und unbekanntem Umgebungen durch die Ermittlung des besten Weges, aber auch zur Erinnerung an die gewünschten Ziele oder an Besonderheiten oder Gefahren auf dem Weg. Kognitive Beeinträchtigungen führen häufig auch zu größeren Sta-

bilitätsproblemen und einem erhöhten Sturzrisiko, nicht nur durch die damit eng verbundenen körperlichen Probleme, sondern auch durch eine falsche Einschätzung von Umgebungssituationen, Bewegungen und den eigenen Möglichkeiten.

Als dritte Gruppe sind psychologische Beeinträchtigungen zu nennen, z. B. durch große Angst nach einem Sturz. Um ein nochmaliges Stürzen zu vermeiden oder aus mangelndem Vertrauen in die eigenen Fähigkeiten, schränken Patienten ihre Bewegungen weiter ein oder führen sie in einer verkrampften und unnatürlichen Weise aus. Beispielsweise beobachtet man hier häufig extrem langsame, breitbeinige oder gebeugte Bewegungen. Auch dies führt wiederum zu einer Verstärkung des Teufelskreises, die die Mobilität und Eigenständigkeit immer weiter sinken lässt, sofern der Patient keine psychologische Unterstützung erfährt.

### **3 Möglichkeiten der Mobilitätsassistenz**

Prinzipiell gibt es verschiedene Möglichkeiten, die oben beschriebenen Mobilitätsdefizite zu adressieren und Unterstützung zur Kompensation der verschiedenen Beeinträchtigungen bereitzustellen. In diesem Abschnitt diskutieren wir die Optionen der personellen Unterstützung und die der Unterstützung durch entsprechende Geräte oder technische Hilfsmittel.

Die heute bei weitem effektivste Variante besteht in der personellen Mobilitätsunterstützung des Patienten entweder durch qualifiziertes Pflegepersonal oder durch nicht ausgebildete Pflegekräfte und Angehörige. Hierbei ist zum Unterstützungszeitpunkt mindestens eine unterstützende Person pro Patient notwendig, bei sehr schweren Mobilitätsaufgaben – wie z. B. einen sehr schweren Patienten aus dem Bett zu heben oder bei bereits sehr stark ausgeprägten Mobilitätsdefiziten – ggf. auch zwei Helfer pro Patient. Ausgebildete Pflegekräfte können Mobilitätsassistenz bei allen oben genannten Beeinträchtigungen – physischer, kognitiver und psychologischer Natur – bieten. Sie sind in der Lage, Bewegungen sehr flexibel und unter variablen Bedingungen, auch in schwieriger Umgebung unterstützen, wie z. B. beim Treppensteigen, bei Waldspaziergängen, in Menschenmengen etc. Dank ihrer Erfahrung können sie gefährliche Situationen meistens vermeiden oder das Risiko von Stürzen stark reduzieren. Aufgrund des Pflegekräftemangels und des hohen notwendigen Betreuungsschlüssels ist es allerdings nicht möglich, allen Patienten mit Mobilitätsdefiziten im Alter eine personelle Mobilitätsassistenz durch qualifizierte Pflegekräfte zu bieten. Auch wären die mit einer flächendeckenden Einzelbetreuung verbundenen Kosten weder für die Gesellschaft noch für die Einzelpersonen tragbar. Professionelle Pflegekräfte haben selbstverständlich

auch eine Reihe weiterer Aufgaben wie Körperpflege, Ernährung, usw., welche nicht direkt mit der Mobilitätsunterstützung zu tun haben, und die sie auf der Prioritätenliste weiter oben einsortieren würden. Ein häufiges Problem besteht zusätzlich darin, dass die Mobilitätsunterstützung von Patienten durch die hohen aufzubringenden Kräfte eine große physische Belastung für die Pfleger darstellt, durch die sie selbst gesundheitlichen Schaden nehmen können.

Nichtprofessionelle Pflegekräfte können ebenfalls jede Art der Mobilitätsunterstützung bieten, aber da die entsprechende Ausbildung fehlt, ist die physische Unterstützung in der Regel weniger gut und das Risiko von Gefahrensituationen größer; die physische Belastung für die Pfleger selbst steigt aufgrund ihres nicht optimalen Verhaltens an. Auch für nichtprofessionelle Pfleger ist die zeitliche und finanzielle Belastung durch diese Aufgabe enorm, und in der Regel kommen andere Aufgaben dafür zu kurz. Im Falle einer Pflege durch Angehörige ist der Kontakt persönlicher und die psychologische Unterstützung stärker. Gleichzeitig kann es aber generell bei jeder Form der Unterstützung durch Pflegepersonen auch zu psychologischen Problemen aufgrund des offensichtlichen Abhängigkeitsverhältnisses kommen.

Dem gegenüber steht die Mobilitätsunterstützung durch technische Geräte oder Hilfsmittel. Trotz des technischen Fortschritts in vielen anderen Gebieten sind die aktuell für Patienten kommerziell verfügbaren Hilfsmittel zur Mobilitätsunterstützung noch extrem simpel. Sie reichen von Krücken und Gehstöcken über Gehgestelle bis zu Rollatoren, sind starr und passiv und können kaum als technisch bezeichnet werden. Technische Geräte gibt es nur für Patienten mit sehr starken Mobilitätsdefiziten in Form von Elektro-Rollstühlen verschiedenster Bauform und Bedienbarkeit, die aber nicht Gegenstand dieses Kapitels sind.

Die oben genannten passiven Geräte bieten eine rein physische Mobilitätsunterstützung dadurch, dass die Last, die sonst in der Regel ausschließlich von den Beinen getragen werden muss, nun auch zum Teil über die Arme aufgenommen werden kann. Die statische Stabilität des Patienten wird erhöht, da die Geräte ihm als drittes, viertes etc. Bein dienen und damit die unterstützte Fläche vergrößert wird. Hierbei ist aber zu beachten, dass diese Stabilisierung nur bei sehr langsamen Bewegungen funktioniert und die Patienten damit auf diese langsame Fortbewegungsart reduziert sind. Die Benutzung dieser Geräte setzt voraus, dass der Patient über ein Mindestmaß an Kraft in den Armen und Beinen und eine ausreichende Koordinationsfähigkeit verfügt, um den Rollator zu schieben und zu navigieren, das Gehgestell heben zu können etc. Diese Geräte sind damit nur



für Patienten mit nicht allzu großen Mobilitätsdefiziten geeignet; bei größeren Problemen bieten aktuell Rollstühle die einzige Lösung.

Ein großer Nachteil besteht darin, dass derartige Geräte nicht in allen Umgebungen verwendet werden können: Steigungen können nur sehr schwer und Treppen unmöglich mit Rollatoren und Gehgestellen passiert werden; auch Engstellen bereiten Probleme. Durch die Handhabung des Gerätes entstehen zusätzliche Gefahren: nach Ende der Nutzung bleibt es entweder im Weg stehen, der Patient kann beim Wegräumen fallen oder es entstehen Gefahren durch falsche Nutzung, z. B. beim Aufstehen mit Rollator ohne angezogene Bremse. Aufstehbewegungen sind generell sowohl mit Rollator als auch mit Gestell sehr anstrengend und erfordern aufgrund der Passivität des Geräts enorm große Kräfte in den Armen. Viele Patienten benötigen zusätzlich zu Rollatoren und Gehgestellen für die Fortbewegung auch eine gleichzeitige personelle Unterstützung zur Erhöhung der Sicherheit oder als zusätzliche Kraftquelle. Insgesamt ist eine Unterstützung der menschlichen Pfleger durch diese Geräte nur eingeschränkt gegeben.

Viele der genannten Defizite der simplen Geräte könnten durch fortschrittliche technische Geräte zur Mobilitätsunterstützung, also Mobilitätsassistenzroboter, adressiert werden. Wünschenswert wäre zum einen eine höhere physische Unterstützung, die dadurch erreicht werden kann, dass die Geräte sich adaptiv auf die aktuelle Situation und Umgebung einstellen und ihre Form verändern und aktiv die geeigneten Kräfte erzeugen können und so auch die Sicherheit des Patienten erhöhen. Außerdem sollten sie zusätzlich eine kognitive Unterstützung mit Orientierungs-, Navigations- und Erinnerungsfunktionalitäten bieten. Durch diese Funktionalitäten könnte eine deutlich größere Unterstützung und Entlastung der menschlichen Pfleger erreicht werden, und es könnten Patienten unabhängig mit den Geräten zurechtkommen, die bisher auf menschliche Mobilitätsunterstützung angewiesen waren.

#### **4 Anforderungen an technische Mobilitätsassistenzsysteme**

In diesem Abschnitt fassen wir die wichtigsten Funktionalitäten zusammen, die technisch fortgeschrittene Mobilitätsassistenzroboter im Idealfall unterstützen sollten und formulieren einige allgemeine Anforderungen für aktuelle und zukünftige Geräte dieser Art. Hierbei ist zu beachten, dass Multifunktionsgeräte zwar wünschenswert wären, dass aber nicht jedes Assistenzsystem alle diese Funktionalitäten bereitstellen muss, sondern dass es in der Praxis verschiedene Geräte für spezielle Einsatzbereiche und Patientengruppen geben wird, die jeweils einen Teil

der Funktionalitäten umfassen. Verschiedene Möglichkeiten des Aufbaus eines solchen technischen Assistenzsystems werden im nächsten Abschnitt diskutiert.

Das allgemeine Ziel aller Mobilitätsassistenzroboter ist es,

- a) den Bewegungsapparat des Patienten zu entlasten, d.h. die notwendigen Kräfte für eine Bewegung zu reduzieren, extreme Gelenkstellungen zu vermeiden und damit die Ermüdung zu reduzieren, und
- b) die Stabilität der Bewegungen zu erhöhen und damit Stürze zu verhindern oder zumindest das Sturzrisiko stark zu verringern.

Um dieses Ziel zu erreichen, sollten sie die Bewegungen des Patienten in einer möglichst natürlichen und für die Patienten voraussagbaren Weise unterstützen. Gleichzeitig sollten ergonomische Gesichtspunkte berücksichtigt werden, d.h. die Unterstützung sollte den Patienten dazu bringen, ergonomisch sinnvolle Haltungen einzunehmen und nicht etwa schädliche Haltungen aufzwingen. Die Bewegungen des Roboters sollten nicht ruckartig sein oder zu einem Rutschen auf dem Boden führen. Die Sicherheit des Patienten muss zu jedem Zeitpunkt gewährleistet sein, d.h. der Roboter sollte in der Lage sein, Kollisionen mit dem Patienten oder Einklemmen zu vermeiden und möglichst weiche oder nachgiebige Kontaktflächen haben. Außerdem sollten die Roboter leicht zu bedienen sein und intuitive Kommunikationsschnittstellen verschiedener Art aufweisen.

Im Fokus dieses Kapitels steht die Mobilitätsassistenz, also die Unterstützung von Patienten bei der alltäglichen Fortbewegung. In diesem Kontext sollten die Assistenzroboter in der Lage sein, folgende Bewegungen zu unterstützen:

- Gehbewegungen: Eine der wichtigsten Bewegungsformen im Alltag, die für ältere Menschen auf Dauer aber häufig ermüdend ist und ein großes Sturzrisiko bietet, vor allem in unbekanntem oder schwierigem Gelände. Das technische System sollte den Patienten im Idealfall bei Gehen auch auf schwierigem Untergrund und in engen Räumen mit vielen Hindernissen unterstützen und leicht und ohne große Kraft zu manövrieren sein. Hierbei sollten die Geräte in der Lage sein, die üblichen Umgebungsbedingungen, in denen sich der Patient im Innen- und Außenraum bewegen will, zu erfassen und angemessen zu reagieren.
- Aufstehen aus dem Sitzen und Liegen: Diese Klasse von Bewegung ist sehr anspruchsvoll, auch für ältere Menschen, die z. B. das Gehen noch relativ gut beherrschen, da sehr hohe Kräfte notwendig sind, um den Positionswechsel zu ermöglichen. Eine sichere Unterstützung bei der Überführung

von verschiedensten Ausgangspositionen in einen stabilen Stand sollte gewährleistet sein.

- **Hinsetzen und Hinlegen:** Diese Bewegungsformen sind zwar in Bezug auf die notwendigen Kräfte weniger anspruchsvoll als Aufstehen, aber auch hier besteht ein hohes Sturzrisiko, und Patienten brauchen eine ausreichende Führung, um den gewünschten Sitz- oder Liegeplatz auch ohne visuelle Informationen richtig zu treffen.
- **Stabiles Stehen auf der Stelle:** Häufig ist es notwendig, die Person in die richtige oder eine besonders stabile Position zu bringen, damit sie gewisse Tätigkeiten (beispielsweise solche, für die beide Hände notwendig sind) ausführen kann.
- **Manipulation:** Zusätzlich zu den bisher beschriebenen Funktionalitäten der reinen Mobilitätsunterstützung bei der Fortbewegung können Assistenzsysteme auch Unterstützung bei der Manipulation, also beim Greifen und Handhaben von Objekten bieten, i.d.R. auf Kommando des Benutzers. Dazu ist ein separater Roboterarm notwendig, wie weiter unten ausgeführt. Selbstverständlich sind hier auch die verschiedensten Spezialsysteme zur Unterstützung der einzelnen Tätigkeiten des täglichen Lebens – wie Essen, Waschen, Rasieren, etc. – denkbar, die jedoch nicht Gegenstand dieses Kapitels sind.

Das Ausführen all dieser Bewegungen zur Mobilitätsunterstützung ist auf unterschiedlichen Stufen der Automatisierung möglich – im Wesentlichen durch den Nutzer kontrolliert, auf Kommando des Nutzers gestartet und dann einem automatischen Ablauf folgend, oder vollständig automatisch gestartet durch Interpretation des Nutzerzustandes und der Nutzerintentionen durch das Gerät. Es gibt verschiedene Varianten der Führung (z. B. bei der Gehfunktionalität Definition des Pfades und / oder des Geschwindigkeitsprofils) durch den Benutzer oder durch den Roboter.

Im nicht-benutzergesteuerten Fall muss der Roboter die Fähigkeit haben, Hindernisse und andere Eigenschaften der Umgebung (wie z. B. den Untergrund) automatisch zu erkennen, Hindernissen auszuweichen und auch ansonsten den Pfad geeignet zu wählen. Im benutzergelenkten Fall sollte der Roboter eine Warnfunktion haben, um den Benutzer vor Hindernissen oder anderen Problemen wie Absätzen oder Treppenstufen zu warnen.

In allen Fällen muss der Roboter stark genug sein, um die geforderte Unterstützung liefern zu können, darf aber gleichzeitig niemals den Benutzer verletzen. In Bezug auf das Unterstützungslevel ist es wichtig hervorzuheben, dass diese sich je nach Gerätetyp, Einsatzbereich und konkreter Zielgruppe unterscheiden wird, und dass in den meisten Fällen keine 100%ige Unterstützung angestrebt werden wird. Die Roboter werden also in der Regel nicht das ganze Gewicht des Patienten tragen können, da dies im allgemeinen Fall nur mit einem sehr stabilen und ausladenden Krangestell machbar ist, das wiederum eine Reihe der oben genannten Funktionalitäten nicht erfüllen kann. Je nach Nutzerkreis und Frailty Level wird hier für die Geräte ein geeigneter Kompromiss zwischen Tragkraft bzw. Unterstützungslevel auf der einen Seite und Leichtigkeit und Manövrierbarkeit auf der anderen Seite angestrebt.

Wie im nächsten Abschnitt dargestellt wird, gibt es verschiedene Möglichkeiten, den Kontakt zwischen Nutzer und Gerät herzustellen, bei denen sich entweder der Nutzer oder das Gerät in der aktiven Rolle befindet. Auch diese Wahl hängt von der konkreten Zielgruppe ab.

Bei der Manipulationsunterstützung muss der Roboter ein angegebenes Objekt erkennen, es auf die richtige Weise greifen, ohne es zu beschädigen und es ggf. dem Benutzer übergeben, ohne diesen zu verletzen. Alle Geräte sollten über einen Notfallstop verfügen, der entweder vom Benutzer oder jemand anderen im Notfall betätigt werden kann. Außerdem sollte der Roboter in der Lage sein, folgende Aktionen ohne direkten Kontakt zum Benutzer auszuführen:

- sich selbst zu parken, wenn der Benutzer ihn nicht mehr braucht;
- zum Benutzer zu kommen, wenn er herbeigerufen wird;
- dem Benutzer in kleinem Abstand zu folgen (damit der Benutzer ihn bei Bedarf nutzen kann, wenn er ihn noch nicht permanent braucht).

Hierzu ist irgendeine Art von Fernsteuerung – durch Audio- oder Gestensteuerung oder durch eine Fernbedienung – notwendig.

Während die primäre Funktionalität der hier beschriebenen Geräte die der physischen Bewegungsunterstützung ist, könnten weitere sinnvolle Funktionalitäten auf einem solchen Gerät, das sich immer in der Nähe des Patienten befindet, implementiert werden:

- Navigationsunterstützung, falls der Benutzer desorientiert ist oder sich an einer Stelle nicht auskennt. Die Navigation kann aufgrund genannter Ziele

und gegebener oder selbst erstellter Karten der Umgebung erfolgen und erfordert die Bestimmung des optimalen Weges bzw. eines möglichst guten Weges von aktueller Position zur Zielposition. Das Gerät sollte dabei in der Lage sein, plötzliche Änderungen zu verarbeiten – z. B. durch Planänderungen des Benutzer oder der äußeren Gegebenheiten;

- Erinnerungsfunktionalität, um den Benutzer an wichtige Termine, Medikamente, Messungen, und andere Aktivitäten zu erinnern. Der Roboter müsste idealerweise auch überwachen, ob der Benutzer den Aufforderungen nachgekommen ist, um andernfalls nochmal zu erinnern oder jemanden zu benachrichtigen;
- Kommunikation mit dem Benutzer und mit den menschlichen Pflegern;
- Alarmfunktion und Überwachung der lebenswichtigen Funktionen des Patienten, Kontaktaufnahme und Kommunikation mit ausgebildeten Pflegern über Wifi/Internet, wenn Benutzer z. B. gestürzt ist oder andere Anomalien in seiner Verhaltensweise erkannt werden;
- Integration des Gerätes in das Internet of Things (IoT), um Kommunikation mit anderen Geräten zu erlauben (z. B. mit Kühlschrank, um Vorrat zu überwachen und bei Einkaufsplanung zu unterstützen), außerdem Kommunikation mit weiteren Sensoren oder in der Umgebung oder mit externen Informationsquellen, um Lokalisations- und Navigationsfähigkeiten zu verbessern, weiteres Wissen zu gewinnen etc.

Je nach Anwendungszweck wird auf den derzeitigen (prototypischen) Mobilitätsassistenzplattformen eine Auswahl der beschriebenen Funktionalitäten realisiert.

## **5 Externe Mobilitätsassistenzroboter – Aufbau und Stand der Forschung**

Wir widmen uns zunächst den externen Mobilitätsassistenzrobotern oder -systemen (external physical assistive devices), die – ähnlich wie die herkömmlichen Rollatoren und Gehgestelle – in der Regel nur in temporärem Kontakt zum Benutzer stehen. Sie können prinzipiell als die technische Weiterentwicklung der Idee des Rollators angesehen werden. Demgegenüber stehen die Exoskelette oder Orthesen, die im folgenden Abschnitt behandelt werden.

Generell bestehen die externen Mobilitätsassistenzroboter aus den folgenden Komponenten:

- Eine mobile, d.h. rollende Basis, die die Fortbewegung des Benutzers (Gehen) erlaubt: Je nach Einsatzbereich kann diese verschiedene Ausmaße und Gewicht haben und passiv schiebbar oder aktiv angetrieben sein;
- Eine darauf aufbauende starre oder bewegliche Unterstützungsstruktur, die den Kontakt zum Benutzer herstellt und seine Bewegungen passiv oder aktiv unterstützt: Hierbei kann es sich um Handgriffe handeln, die starr sind oder sich an beweglichen Roboterarmen befinden und die der Nutzer selbst aktiv festhält, oder aber auch ein flexibel bewegbares Gestell, das aktiv den Benutzer festhält, so dass dieser selbst nicht für den Kontakt sorgen muss;
- Optional ein Manipulatorarm zum Greifen von Objekten.

Im aktiven Fall verfügen die Roboter über Motoren zum Antrieb der mobilen Basis und zur Aktuierung der Unterstützungsstruktur und ggf. des Manipulatorarms, die in ihrer Stärke je nach Einsatzbereich variieren. Die Roboter haben verschiedenen Sensoren, die im Idealfall die Umgebung präzise erfassen, den Zustand und die Absichten des Nutzers verlässlich erkennen können. Diese Sensoren können starr auf den Roboter montiert werden, in vielen Fällen befinden sie sich aber auf einem frei drehbaren aktuierten Sensorkopf, der es erlaubt, die Wahrnehmung selektiv in einzelnen Richtungen zu verbessern. Außerdem bieten die Roboter Benutzerschnittstellen zur direkten Kommunikation.

In der Folge beschreiben wir einige der existierenden Mobilitätsassistenzroboter, um exemplarisch die verschiedenen Typen vorzustellen. Hierbei handelt es sich nicht um einen vollständigen Überblick, eine ausführliche Liste findet sich im Handbook of Robotics [Siciliano2016]. Bei den meisten der beschriebenen Roboter handelt es sich um Forschungsplattformen, die zwar in vielen Fällen an Patienten getestet wurden, aber bisher nicht als Produkte im Vertrieb sind.

Der Assistenzroboter Guido [Lacey2008] von Haptica Inc., der auf dem älteren PAM-AID Projekt des Trinity College in Dublin basiert, wurde primär zur Führung von blinden (oder stark sehbehinderten), gebrechlichen älteren Patienten konzipiert. Es handelt sich um einen Roboter-Rollator mit vier aktuierten Rädern und festen Handgriffen, der in verschiedenen Automatisierungsmodi betrieben werden kann und in der Lage ist, Hindernisse über Laser- und Sonarsensoren zu erkennen und zu vermeiden, sich seine eigene Karte von der Umgebung aufzubauen und optimale Wege zu berechnen. Eine geeignete Software erlaubt es, den Roboter innerhalb

weniger Minuten in einer neuen Umgebung zu installieren. Die Interaktion mit dem Benutzer erfolgt über Kraftsensoren in den Handgriffen. Guido wurde in klinischen Versuchen evaluiert [Rentschler2008], aber nicht kommerziell vertrieben.

Die Care-O-bot-Serie des Fraunhofer-Instituts IPA in Stuttgart stellt eine bekannte Serie von Servicerobotern dar; allerdings wurden die verschiedenen Versionen für ganz unterschiedliche Aufgaben und Zielgruppen konzipiert. Care-O-bot II [Graf2001, Hans2002] wurde als Unterstützungssystem für ältere Menschen entwickelt, Care-O-Bots I, III und IV demgegenüber als allgemeine Unterstützungssysteme im Haushalt. Car-O-Bot II hat eine sehr breite rollende Basis mit festen Handgriffen und kann durch Benutzer über Kraftsensoren gesteuert werden. Außerdem verfügt er über einen eingebauten Robotikmanipulator zum Greifen und Manipulieren von Objekten z. B. zur Assistenz im Haushalt. Zur Kollisionserkennung und Vermeidung besitzt er Stoßdämpfer und Lasersensoren. Ein großes Problem des Care-O-Bot ist die fehlende Flexibilität und Manövrierbarkeit seines Fahrgestells, die eine Benutzung in engeren Räumen wie Wohnungen sehr schwer macht. Verglichen damit ist Care-O-Bot IV [Kittmann2015] viel mobiler geworden, ist aber eher als rollender Informationskiosk oder Servierroboter konzipiert als als Mobilitätsunterstützungsroboter.

Der Roboter PAMM (Personal Aid for Mobility and Monitoring) wurde am MIT ab ca. 1999/2000 entwickelt und teilt sich in zwei unterschiedliche Typen, die unterschiedlichen Unterstützungslevels bieten: SmartCane [Dubowsky2000] (mit kleiner rollender Basis und einem Handgriff) and SmartWalker [Yu2003] (mit größerer rollender Basis und zwei Handgriffen). Die Handgriffe sind in allen Fällen starr und können nicht adaptiert werden. Im Gegensatz zu den bisher diskutierten Systemen bietet dieser Roboter nicht nur eine physische Unterstützung beim Gehen und eine Navigationshilfe, sondern auch eine Überwachung des Gesundheitszustandes sowie eine Erinnerungsfunktion und Unterstützung bei der Terminplanung. Dafür verfügt der Roboter über Kraftsensoren in den Griffen und Kameras zur Erkennung spezielle Zeichen an der Decke – und verlangt dafür eine speziell präparierte Umgebung) –, außerdem über Encoder in den Rädern, akustischen Sensoren zur Abstandserkennung und biometrischen Sensoren für Patientenzustand. Der Roboter kann über Wifi mit einem zentralen Computer kommunizieren.

Der Roboter Monimad [Médéric2004, Saint-Bauzel2009] wurde 2004 im Laboratoire de Robotique de Paris entwickelt. Es handelt sich auch hier um einen Roboter in prinzipieller Rollatorform mit (in diesem Fall drei) aktuierten Rädern. Als erster Mobilitätsassistenzroboter war er allerdings mit einer beweglichen Un-

terstützungsstruktur ausgestattet, die bewirkten, dass die Handgriffe, an denen der Patient sich festhält und die sich am Ende von zwei Roboterarmen befinden, aktiv bewegt werden konnten. Dies erlaubte neben der physischen Unterstützung beim Laufen insbesondere eine effizientere physische Unterstützung bei der anspruchsvollen Aufgabe des Aufstehens. Parallelkinematiken sorgen dafür, dass die Handgriffe parallel zum Boden bleiben. Die einzigen Sensoren des Roboters sind Kraftsensoren in den Handgriffen.

Weitere interessante Mobilitätsassistenzroboter sind etwa der NurseBot Pearl der University of Michigan [Montemerlo2002, Pollack2002], der RT Walker der Tohoku University [Hirata2004], die CMU Robotics Walkers aus Pittsburgh [Glover2003, Morris2003], die Kwansai Gakuin University Walker aus Japan [Chugo2007], der Walking Assistant Robot (WAR) aus Korea [Shim2005], die Assistenzsysteme des KAIST, ebenfalls aus Korea [Lee2000], und der E-JUST (Egypt-Japan University of Science and Technology) [Salah2011].

Zu den fortschrittlichsten Mobilitätsassistenzrobotern gehören die im Rahmen des europäischen Projekts MOBOT entwickelten Prototypen. Das Projekt und seine Ergebnisse sowie die dort eingesetzten Forschungsmethoden werden ab dem übernächsten Abschnitt ausführlicher dargestellt. Zunächst folgen ein paar Ausführungen über Exoskelette zur Unterstützung der Mobilität.

## **6 Exoskelette zur Unterstützung der Mobilität – Varianten und Stand der Forschung**

Die Robotik- und Rehabilitationsforschung hat in den letzten Jahren einen Boom bei Exoskeletten und Orthesen – beides Assistenzsysteme „zum Anziehen“ – gesehen. Im Gegensatz zu den zuvor besprochenen externen Mobilitätsassistenzrobotern sind Exoskelette direkt und eng anliegend mit dem Körper verbunden und decken diesen ganz oder zu Teilen ab. Anders als Prothesen ersetzen sie nicht verlorene Körperteile, sondern laufen parallel zu diesen und unterstützen die Aktion der Muskeln in den überdeckten Gelenken. Es gibt verschiedenste Arten von Exoskeletten, z. B. für die untere Extremität [Chen2016], die obere Extremität [Dinh2017] oder auch den Rumpf-/Wirbelsäulenbereich. [Dollar2008] gibt einen guten Überblick über die Entwicklung von Exoskeletten und beschreibt den Stand der Forschung für Exoskelette der unteren Extremität.

Die Gelenke der Exoskelette können aktiv oder passiv sein, d.h. von Motoren oder anderen Aktuatoren angetrieben sein oder aber unter der Wirkung von geeignet gewählten passiven Elementen wie Federn und Dämpfern stehen. Exoskelette



werden aus verschiedenen Materialien hergestellt: Manche bestehen aus festen Materialien wie Carbon, Aluminium, Titan oder Stahl mit weichen Kontaktpolstern, andere – die sogenannten Exosuits [z. B. Asbeck2016] – bestehen lediglich aus weichen Komponenten wie Gurten oder elastischen Bändern und sind damit sehr leicht und angenehm zu tragen, allerdings bisher nur passiv und nicht sehr stark.

Die wichtigsten geplanten Anwendungen solcher Geräte im medizinischen Bereich sind Rehabilitation, teilweise oder vollständige Unterstützung beim Gehen oder anderen Tätigkeiten, Vorbeugung vor Muskelschwäche, und auf der nichtmedizinischen Seite die Erhöhung der menschlichen Produktivität und der Sicherheit gesunder Menschen [Kazerooni2008]. Wichtige Beispiele – alle für die untere Extremität – sind das Mobility Assist Exoskeleton (MAE) [Wall2015], MINA, das Berkeley Lower Extremity Exoskeleton (BLEEX), REX von Rex Bionics und Ekso von Ekso Bionics [Kolakowsky-Hayner2013]. Diese Systeme unterscheiden sich in ihrer Masse, ihrem Aufbau, der Wahl der Aktuatoren, sowie der Ausprägung einzelner Gelenke als passives oder aktives Gelenk. Trotz der steigenden Zahl an Prototypen und kommerziell verfügbaren Exoskeletten gibt es noch kein System, mit dem z. B. ein Querschnittsgelähmter oder ein sehr gebrechlicher Mensch sich unabhängig und ohne Hilfe zusätzlicher Krücken fortbewegen kann. Sowohl die Aktuatorik als auch die Stabilisierungsmechanismen stellen noch ein großes Problem dar; es gibt kein Exoskelett, das unter den genannten Umständen einen normalen Gang erlauben würde. Eines der Ziele laufender Forschungsprojekte ist es, ein Exoskelett durch Adaption der Software und Hardware auf die Bedürfnisse älterer Menschen anzupassen; eine Zielgruppe, für die es bisher keine geeigneten Exoskelette gibt. Außerdem sind viele Exoskelette aufgrund der Verwendung von harten Materialien noch eher unbequem zu tragen und sehr schwer. Exosuits werden inzwischen an mehreren Stellen untersucht, haben aber das Problem, dass sie in der Regel nur geringe Unterstützung geben können. Die intrinsische Nachgiebigkeit der Exosuits, ihr Tragekomfort und geringer Energieverbrauch machen sie ideal für eine anteilige (schwächere) Unterstützung der Muskelkraft oder um leichte Tätigkeiten bei Personen mit geringen Problemen zu unterstützen, wie etwa beim Laufen [Asbeck2015], Greifen [Dinh2017, Xiloyannis2016] oder zur Stabilisierung [Robinson2000].

## 7 **Forschung und Entwicklung zum Design neuer Mobilitätsassistentensysteme am Beispiel des MOBOT Projekts**

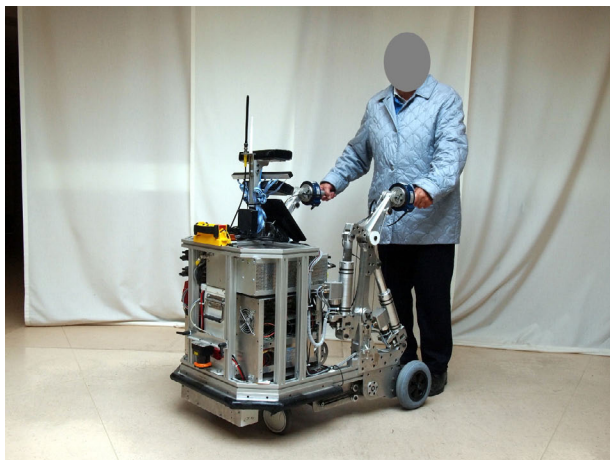
Das Projekt MOBOT (2013-2016) war ein Europäisches Konsortialprojekt zur Entwicklung von Mobilitätsassistenzrobotern für ältere Menschen, an dem wir mitwirken haben. Ziel des Projektes war es, eine Vielzahl der oben genannten gewünschten Funktionalitäten zur Mobilitätsassistentenz und zur Kompensation der physischen und kognitiven Defizite des Benutzers auf einer adaptiven Plattform zu vereinen.

Unter der Leitung der TU München (später der Universität Bristol) arbeiteten in diesem Projekt Forscher aus Informatik, Ingenieurwissenschaften und Mathematik an Universitäten mit Krankenhäusern, Rehabilitationszentren und kleinen Firmen aus insgesamt fünf europäischen Ländern zusammen. Wir werden in diesem und den folgenden Abschnitten die Ergebnisse des Projektes, unsere Beiträge und die interdisziplinäre Herangehensweise an die Entwicklung solcher Assistenzgeräte darstellen, insbesondere den Einsatz von modellbasierter Simulation und Optimierung.

In MOBOT wurden zwei prinzipiell unterschiedliche intelligente und adaptive Prototypen für Mobilitätsassistenzroboter entwickelt, die den Nutzern ein unterschiedliches Maß an Unterstützung bieten. Beide Prototypen sollen Unterstützung bei Alltagsbewegungen wie Gehen, Stehen, Aufstehen und Hinsetzen bieten und die Navigation des Nutzers im unbekanntem Umfeld unterstützen (Wegfinden, Hindernisvermeidung).

Der erste Prototyp (bezeichnet als „rollator type“, Abbildung 2) hat wie viele der früheren Systeme die grundlegende Form eines Rollators, d.h. er besteht aus einer mobilen Plattform mit zwei beweglichen Armen mit Handgriffen, an denen sich der Patient aktiv festhält. Durch die aktuierten Arme hat der Roboter die Möglichkeit, im Gegensatz zu einem konventionellen Rollator verstärkte Assistenz beim Aufstehen und Hinsetzen zu bieten oder auch die Stabilisierung des Nutzers im Stehen und Gehen aktiv zu unterstützen. Die Handgriffe bleiben dabei parallel zum Boden.

Der zweite Prototyp (bezeichnet als „nurse type“, Abbildung 3) basiert ebenfalls auf einer mobilen Plattform, ist aber in der Lage – analog zu einem menschlichen Pfleger – den Nutzer mit einer beweglichen Haltevorrichtung aktiv am Rumpf festzuhalten und weitere Unterstützungspunkte am Knie und an den Unterarmen bereitzustellen, so dass er ein höheres Level an Unterstützung bieten kann. Er ist



**Abbildung 2:** MOBOT Prototyp „Rollator type“ (Photo: Universität Heidelberg).

damit auch für Patienten geeignet, die sich nicht mehr selbstständig festhalten können.

Beide Roboter sind mit unterschiedlichen Sensoren ausgestattet, wie Laser-Entfernungssensoren und Kraftsensoren, Kinect-Kameras zur Bewegungsaufnahme und Mikrofonen. Mit deren Hilfe soll die Körperhaltung des Nutzers zu jedem Zeitpunkt analysiert, seine Absichten interpretiert und das Verhalten der Roboter durch Bewegungen der Basis oder der Arme entsprechend angepasst werden. Außerdem kann der Roboter über Gestik, Sprache und Krafteinwirkung sowohl von Nahem als auch aus der Ferne gesteuert werden, kann also z. B. auch in die Parkposition geschickt oder aus dieser herbeigerufen werden.

Wie in vielen anderen Projekten sind auch die MOBOT-Roboter als experimentelle Prototypen zum Proof-of-Concept gedacht und für den Einsatz im Alltag noch deutlich zu schwerfällig, ausladend und teuer. Aus Gründen der Vereinfachung und der Reduktion von Größe, Gewicht und Kosten für derartige Geräte werden auf dem Weg zu einem kommerziellen Produkt sicher viele Kompromisse in Bezug auf die angebotenen Funktionalitäten und die Tragfähigkeit gemacht werden müssen.

Zu den Neuheiten des MOBOT-Projektes gegenüber den bisherigen Projekten zu Mobilitätsassistenzrobotern für ältere Menschen gehörten neben der Entwicklung von Prototypen mit deutlich größerem Funktionalitätsangebot die gründliche Analyse von Bewegungen der Zielgruppe sowohl im Experiment als auch mit



**Abbildung 3:** MOBOT Prototyp „Nurse type“ (Photo: ACCREA).

Hilfe von computergestützten Methoden der Simulation und Optimierung. Außerdem haben wir in diesem Projekt zum ersten Mal prädiktive Simulation und Optimierung eingesetzt, um das Design der Assistenzroboter-Prototypen für die zu erwartenden dynamischen Belastungssituationen zu optimieren. In den nächsten Abschnitten erläutern wir diese methodischen Ansätze sowohl allgemein als auch in ihrer speziellen Ausführung im MOBOT-Projekt.

## **8 Verständnis menschlicher Bewegungen als Grundlage für die Entwicklung von Mobilitätsassistenzrobotern**

Um bessere Mobilitätsassistenzroboter – sowohl externe Systeme, wie in MOBOT betrachtet, als auch Exoskelette – für den Menschen entwickeln zu können, ist ein tiefgehendes Verständnis der für diese Geräte relevanten menschlichen Bewegungen notwendig.

Hierbei kann man zwei verschiedene Ziele verfolgen: Geht es um die Diagnose individueller Pathologien oder die Entwicklung individueller Therapieansätze bzw.

die Wahl von individuellen Geräten für einen Patienten, so gilt das vorrangige Interesse der Untersuchung der speziellen Bewegungen dieses Individuums. Will man andererseits Assistenzsysteme für eine ganze Gruppe entwickeln, wie dies im MOBOT-Projekt für die Gruppe der geriatrischen Patienten mit Mobilitätseinschränkungen der Fall war, so ist das Ziel, die einheitlichen Bewegungsmerkmale dieser Gruppe zu verstehen.

Ein solches Verständnis können wir auf zwei verschiedene Arten erzielen, zum einen durch Bewegungsaufnahmeexperimente am Menschen, zum anderen durch eine Beschreibung der physikalischen Eigenschaften von Bewegungen (des Individuums / der Gruppe) im Computermodell. Die besten Ergebnisse können mit einer komplementären Verwendung der beiden Ansätze erzielt werden.

Bereits gegen Ende des 19. Jahrhunderts begannen Wissenschaftler und Künstler damit, Bewegungen von Menschen und Tieren zu beobachten und zu wissenschaftlichen Zwecken aufzuzeichnen. Als Technik wurde u. a. anderem die Chronofotografie eingesetzt, zu deren Pionieren Eadweard Muybridge aus Stanford und Étienne-Jules Marey aus Paris zählen und bei der Bewegungen durch eine schnelle Folge von Fotos sichtbar gemacht, also qualitativ erfasst wurden. Das Ziel der modernen Bewegungsmessung, wie sie heute in vielen Bewegungslaboren an Universitäten und in Kliniken eingesetzt wird, ist es jedoch, die Bewegungen detailliert quantitativ aufzuzeichnen.

Hierbei möchte man zum einen die Kinematik der Bewegungen, also die Positions- und Gelenkwinkelverläufe der Probanden über der Zeit, messen. Dazu können Systeme aus Infrarotkameras eingesetzt werden, die Positionen von reflektierenden Markern an diversen charakteristischen Stellen des Körpers aufnehmen, aus denen sich die Konfiguration des Körpers zu jedem Zeitpunkt rekonstruieren lässt. Alternativ verwendet man dazu kleine, sogenannte inertielle Messeinheiten, die an den einzelnen Segmenten des Körpers angebracht werden und Beschleunigung, Drehraten etc. bestimmen können, welche ebenfalls als Basis für eine Bewegungsrekonstruktion verwendet werden. Eine sehr einfache, kostengünstige, aber weniger genaue Art der kinematischen Messung bietet die aus dem Bereich der Spielekonsolen bekannte MS Kinect.

Zusätzlich zur Kinematik interessiert man sich für die Dynamik (= Lehre von den Kräften) der Bewegungen. Um die äußeren Kräfte auf die Probanden, insbesondere die Bodenreaktionskräfte zu bestimmen, können Kraftmessplatten im Boden oder Drucksensorsohlen in den Schuhen eingesetzt werden. Gelenkmomente können beim Menschen nicht direkt gemessen werden. Elektromyografische Messungen liefern Einblicke in die Aktivität der einzelnen Muskeln. Alle genannten

Experimente können durch entsprechende Wahl der Probanden sowohl für die allgemeine als auch für die individuelle Bewegungsanalyse eingesetzt werden.

An der Universität Heidelberg verfügen wir seit 2018 im Rahmen des Heidelberg Center for Motion Research (<https://www.uni-heidelberg.de/hcmr>) auch über ein solches Bewegungslabor, in dem wir Bewegungsexperimente der genannten Arten für viele interdisziplinäre Anwendungen durchführen.

Die im Rahmen des MOBOT-Projektes Ende 2013 durchgeführten Experimente fanden im Bethanien-Krankenhaus in Heidelberg mit Patienten, die sich freiwillig zu diesem Zweck gemeldet hatten, statt [Fotinea2014]. Hierbei wurden freie und durch einen Menschen oder einen passiven Rollator unterstützte Alltagsbewegungen vermessen. In einem sehr aufwändigen Messaufbau wurden neben Studien zur verbalen und gestischen Kommunikation die Bewegungen sowohl mit einem mobilen markerbasierten System als auch mit auf dem Rollator montierten Messapparaturen, wie Kinect oder Laserabstandssensoren, festgehalten.

Allerdings ist es nicht möglich, alle interessanten Größen einer Bewegung direkt zu messen. Außerdem ist jede Messung mit einem Eingriff in das System oder seine Bewegung verbunden, da z. B. Marker oder Sensoren angebracht werden müssen oder die Bewegung auf einer eingebauten Kraftmessplatte stattfinden muss. Hier müssen Kompromisse gefunden werden zwischen einer möglichst präzisen und umfassenden Messung der Bewegung und einem möglichst geringen Einfluss auf Bewegungsapparat und Bewegung. Ein vollständiges Bild der Bewegung kann daher durch Messungen nie gewonnen werden.

## **9 Computermodelle zur Analyse und Voraussage von Bewegungen**

Computersimulationen und -optimierungen auf der Basis von realistischen Modellen stellen einen vielversprechenden alternativen Ansatz zur individuellen und allgemeinen Analyse menschlicher Bewegungen dar, die im besten Fall mit Messungen kombiniert wird.

Die Computermodelle basieren auf der Erkenntnis, dass der menschliche Körper ein physikalisches System ist, das sich wie Newtons Apfel unabänderlich nach den Gesetzmäßigkeiten der Mechanik bewegen muss. Angenähert können wir den menschlichen Körper als System starrer Körper beschreiben, die an den Gelenken beweglich miteinander verbunden sind. Um unnötige Komplexität zu vermeiden, werden dabei aber nicht alle wirklichen Segmente (=Knochen) des Menschen berücksichtigt, sondern nur diejenigen, die für eine bestimmte Bewegung relevant sind.

In unseren Forschungen betrachten wir sehr häufig – wie auch im MOBOT-Projekt – Ganzkörperbewegungen, in denen wir typischerweise den Kopf, einige Segmente des Torsos, Pelvis, Oberarme, Unterarme, Hände, Oberschenkel, Unterschenkel und Füße unterscheiden, nicht aber einzelne Finger oder Zehen, wie es z. B. für feinmotorische Greifbewegungen notwendig wäre. Es ist möglich, diese Modelle weiter zu verfeinern, indem z. B. Muskeleigenschaften zur Erzeugung der Antriebskräfte der menschlichen Bewegungen oder Elemente der neuronalen Ansteuerung ergänzt werden.

Die Modelle können durch geeignete Wahl der Modellparameter wie Segmentgeometrie, -masse und -trägheit durch entsprechende Messungen an einzelne Individuen angepasst werden. Häufig, wie auch im MOBOT-Projekt, ist man an Parametern interessiert, die ganze Personengruppen – in diesem Fall geriatrische Patienten – sinnvoll beschreiben. In der Literatur existierten zwar Standardtabellen durchschnittlicher Parameter für jüngere Menschen, doch sind diese nicht auf ältere Menschen übertragbar, die sich in ihrer Gesamtgröße und in ihren Proportionen, z. B. aufgrund von Osteoporose, signifikant davon unterscheiden. Auf der Basis von Statistiken und Ergonomiedaten haben wir einen eigenen dynamischen Datensatz entwickelt [HoHoang2015b], der die Eigenschaften der verschiedenen Perzentile der älteren Bevölkerung gut beschreibt.

In Kombination mit Messungen erlauben uns die Modelle, in die Bewegungen „hineinzugucken“, d.h. auch Größen zu ermitteln, die nicht direkt gemessen werden können, und allgemeine Verhaltensregeln zu ermitteln. Mit Hilfe dieser Modelle und Gesetzmäßigkeiten ist es dann auch möglich, Bewegungen in neuen Situationen vorauszusagen.

Bei der Bestimmung dieser Verhaltensregeln stützen wir uns auf die fundamentale Hypothese, die auch ein Grundprinzip der Bionik darstellt, dass viele Strukturen, Materialien und Prozesse in der Natur optimal sind. So nehmen wir an, dass sich auch die Bewegungen von Menschen und Tieren im Laufe der Evolution und infolge individueller Entwicklung mit jeder Wiederholung stetig verbessert haben. Die Optimierung ist dabei kein bewusster Prozess, sondern wird unbewusst durch den Lernprozess in Richtung der mechanisch optimalen Bewegungen geleitet. Das Optimierungskriterium variiert je nach Situation und Bewegungsaufgabe und ist häufig eine Kombination verschiedener einzelner Optimierungsziele. Im Falle von jungen Menschen werden Bewegungen in der Regel möglichst dynamisch und effizient ausgeführt. Bei älteren Menschen wird der Energieaufwand in einer weniger dynamischen Weise optimiert und es liegen signifikante Beschränkungen an die Geschwindigkeiten und die Gelenkmomente vor. Auch

durch verschiedene Pathologien ergeben sich unterschiedliche Optimierungsziele: Wenn z. B. spezielle Segmente oder Gelenke geschwächt sind, wird der Patient versuchen, sie zu entlasten, das heißt, er versucht lokal die Lasten zu minimieren und diese mit anderen Teilen des Körpers zu kompensieren. Es ist eine wichtige und sehr aufwändige Aufgabe, diese natürlichen Verhaltensmuster für alle Individuen bzw. Gruppen zu identifizieren und in geeignete mathematische Formeln zu packen. Unsere Computersimulationen beruhen auf dem mathematischen Ansatz der optimalen Steuerung, in dem auf der Basis der mechanischen Modelle und dieser Optimalitätskriterien realistische Bewegungen für verschiedene Situationen vorausgesagt werden können.

## 10 Designoptimierung von Assistenzrobotern

Auf der Basis der beschriebenen Optimierungskriterien können wir Computersimulationen auch hervorragend zur Entwicklung von Mobilitätsassistenzsystemen einsetzen: Wir können natürliche Bewegungen des Körpers für typische alltägliche Situationen wie Gehen oder Aufstehen aus dem Sitzen im Computer erzeugen und bestimmen, wie ein technisches Gerät aussehen und sich bewegen funktionieren müsste, um diese Bewegung optimal unterstützen oder die gewünschte Stellen entlasten zu können. Dies hat – wie immer bei simulationsgestütztem Design – den ungeheuren Vorteil, dass deutlich weniger Design-Iterationen und Tests am praktischen Prototypen notwendig sind.

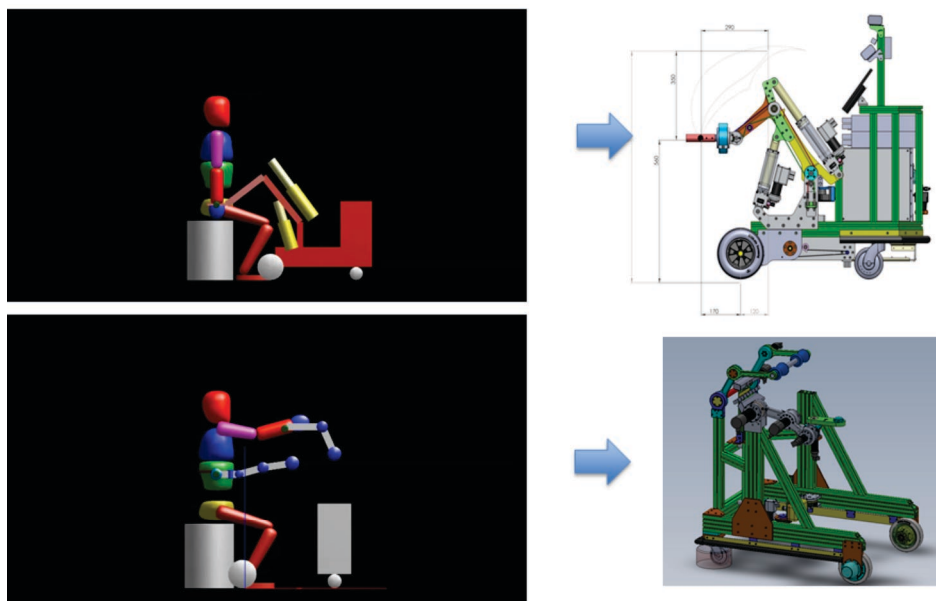
Im MOBOT-Projekt haben wir als Referenzbewegung für die Entwicklung unser Assistenzroboter die Aufstehbewegung gewählt. Das Aufstehen aus dem Sitzen stellt für viele ältere Menschen eine große Herausforderung dar, selbst wenn ihre Mobilität noch nicht drastisch eingeschränkt ist und sie z. B. noch relativ gut gehen können. Die Aufstehbewegung erfordert deutlich höhere Kräfte – entweder vom Patienten oder vom Assistenzgerät, so dass sie sich sehr gut zur Dimensionierung eignet. Das Ziel von MOBOT war nicht, Systeme zu entwickeln, die den Patienten die Last der Bewegung vollständig abnehmen, wie dies beispielsweise durch ein kräftiges Exoskelett oder einen Kran möglich wäre. Stattdessen sollten die beiden Assistenzroboter ein begrenztes Level an Unterstützung leisten können - im Fall des Rollator-Prototyps laut Projektspezifikation in der Größenordnung von 25% des Gewichts des Patienten, und beim Pfleger-Prototyp von 50%. Wie oben beschrieben, unterscheiden sich die beiden Prototypen auch fundamental in ihren Kontaktpunkten mit dem Körper.

Die Optimierung erfolgte nun in zwei Stufen:



- In einem ersten Satz von Rechnungen haben wir Aufstehbewegungen von Patienten im Computer mit Hilfe von optimaler Steuerung simuliert und dabei bestimmt, welche Kräfte in welcher Richtung auf den Körper einwirken sollten, um den Patienten unter den gegebenen Anforderungen bestmöglich zu entlasten. Die Kräfte konnten dabei an den jeweiligen Kontaktpunkten der beiden Assistenzsysteme eingeleitet werden und erfüllten die oben beschriebenen Limits, aber ansonsten flossen an dieser Stelle noch keinerlei Beschränkungen, etwa durch eine bestimmte Gestalt oder Bewegungsmöglichkeit der Geräte ein. Alle Optimierungsrechnungen haben wir, wie in den Projektzielen festgelegt, für 6 Datensätze, entsprechend den 20-, 50- und 80- Größen- und Massen-Perzentilen der männlichen und weiblichen geriatrischen Bevölkerung durchgeführt [Mombaur2017].
- In der zweiten Stufe haben wir die vorher berechneten optimalen Kraftvektoren an den verschiedenen Kontaktpunkten sowie deren Positionsverläufe als Eingangswerte für die Designoptimierung der Prototypen verwendet. Auch der Roboter wurde dabei als Modell aus mehreren Segmenten formuliert, die zum einen die rollende Basis, zum anderen die – für die beiden Prototypen verschiedenen – Haltearmkonfigurationen mit einer vordefinierten Zahl an Segmenten beschreiben. Segmentlängen und -masseverteilungen sowie Stärke und Positionierung der Motoren der Assistenzroboter waren unbekannte Parameter, die durch die Optimierung bestimmt wurden. Auch die durch die Roboter auszuführenden Bewegungen sind Ergebnis der Optimierung, bei der neben der Erfüllung aller geforderten Nebenbedingungen das Ziel war, bestimmte Performance-Kriterien zu verbessern, wie die durchschnittlichen Motordrehmomente zu minimieren. Im MOBOT-Projekt war das Ziel, in jedem Fall, d.h. für den rollator type und den nurse type, nur einen Prototypen für das gesamte betrachtete Größenspektrum der Patienten (vom 20. Perzentil weiblich bis zum 80. Perzentil männlich) zu entwickeln. Auf der Basis der Ergebnisse der ersten Stufe wäre es aber auch möglich gewesen, speziell angepasste Geräte für einzelne Größen zu entwickeln, wie es sicher in der Praxis und für spätere Projekte der Fall sein wird. Die Ergebnisse unserer Designoptimierungen sind in [HoHoang2015a] veröffentlicht.

Abbildung 4 zeigt in der linken Hälfte die kombinierten Simulationsmodelle des Menschen mit dem jeweiligen optimierten Assistenzroboter – oben für den Rollator typ, und unten für den Pflégertyp. In der verlinkten Animation sind die optimierten Bewegungen zu sehen. Die rechte Hälfte der Abbildung 4 zeigt die



**Abbildung 4:** Optimierungsbasiertes Design zweier Assistenzroboter im Rahmen von MOBOT. oben: rollator type, unten: nurse type (CAD-Zeichnungen: ACCREA). Der durch Anklicken aktivierbare Animationsfilm ist dauerhaft hinterlegt unter der URL <http://heidicon.ub.uni-heidelberg.de/id/666142>

aus der Simulation resultierenden Designskizzen für den jeweiligen Prototypen, die bereits in den Abbildungen 2 und 3 gezeigt wurden.

Aufbauend auf den Ergebnissen des MOBOT-Projekts befindet sich derzeit ein Nachfolgeprojekt zum Design leichter und günstigerer Mobilitätsassistenzroboter in der Evaluationsphase.

## 11 Designoptimierung von Exoskeletten

Ähnliche Designoptimierungen wie am Beispiel unserer Arbeiten im MOBOT-Projekt beschrieben sind selbstverständlich auch für Exoskelette möglich. Auch hier können mathematische Modelle des Menschen oder des Exoskelettes und dessen optimale Steuerung einen großen Beitrag dazu leisten, die Exoskelette richtig zu dimensionieren, ihre Komponenten geeignet auszuwählen und die Unterstützung, die sie dem Menschen bieten, zu optimieren. Als Beispiel seien kurz zwei unserer Exoskelett-Projekte am Lehrstuhl genannt:

- Im Rahmen des europäischen Projektes SPEXOR [<https://www.spexor.eu>] mit sieben Partnern aus fünf Ländern tragen wir aktuell dazu bei, Rücken-Exoskelette zu entwickeln, die die untere Wirbelsäule entlasten und damit berufsbedingte Rückenschmerzen vermeiden oder eine berufliche Reintegration nach Rückenproblemen erlauben sollen. Auch hier setzen wir modell-basierte Optimierung ein und betrachten insbesondere die extrem rückenbelastenden Beuge- und Hebebewegungen.
- Im Projekt HEIKA-EXO zusammen mit dem KiT im Rahmen der HEIKA-Initiative der beiden Universitäten haben wir einen Simulator für Exoskelette der unteren Extremität entwickelt, mit dem diese bei verschiedenen Konfigurationen und für verschiedene Probanden so dimensioniert werden konnten, dass sie reguläre dynamische Laufbewegungen für einen vollständig gelähmten Patienten antreiben konnten [Koch2015].

Ein interdisziplinäres Projekt zur Neuentwicklung von Exoskeletten speziell für ältere und alte Menschen wird derzeit vorbereitet.

## **12 Nicht-technologische Fragestellungen bei der Entwicklung von Assistenzrobotern**

Langfristiges Ziel der technologischen Forschung an Mobilitätsassistenzsystemen ist die Bereitstellung von Unterstützungssystemen für Nutzer zum Erhalt oder zur Wiederherstellung der individuellen Mobilität. Um dieses Ziel zu erreichen, muss die technologische Entwicklung in einem konstanten Dialog mit benachbarten Disziplinen stehen und betroffene Personengruppe und Interessenverbände frühzeitig einbinden.

Die psychologische Altersforschung untersucht etwa die Entscheidungsfindungs- und Planungsaspekte menschlicher Mobilität. Nur durch ein grundlegendes Verständnis der zugehörigen kognitiven Prozesse kann ein Mobilitätsassistenzsystem mit einer intelligenten Regelung ausgestattet werden, die die Absichten der Nutzer erkennt und auf eine für den einzelnen Nutzer intuitive Weise Unterstützung bietet – auf der jeweils angemessenen Ebene zwischen abstrakter Handlungsplanung und konkreter motorischer Bewegungsausführung. Auch die Frage, wie sich technologische Assistenzsysteme in den Alltag der Nutzer integrieren lassen, ist in erster Linie keine technologische. Das Funktionieren der Technik ist hier notwendige Voraussetzung. Die Techniknutzung älterer und alter Menschen bzw. die Akzeptanz technischer Systeme durch ältere und alte Nutzer

wird in großem Maße von psychologischen Faktoren beeinflusst. Diese zu verstehen ist essentiell, um die technologischen Systeme so zu gestalten, dass sie von den Nutzern möglichst intuitiv genutzt werden können und keine Ängste oder Abwehrhaltungen erzeugen.

Die Entwicklung technischer Assistenzsysteme muss immer einhergehen mit einer Betrachtung der zugehörigen ethischen und politischen Implikationen. Insbesondere im Bereich der Assistenzsysteme müssen zahlreiche Abwägungen getroffen werden, die nicht-technologischer Natur sind – etwa die Balance zwischen erhöhter Sicherheit durch technische Assistent und der (potentiellen) Beschneidung der individuellen Autonomie der Nutzer. Auch müssen neben positiven Aspekten wie der Steigerung der Qualität von Therapie, Rehabilitation und Pflege durch die Integration von technischer Assistenz immer auch die Gefahr einer damit verbundenen Infragestellung von Therapie-, Rehabilitations- und Pflegestandards sowie die sozial gerechte Anwendung neuer Assistenzprodukte diskutiert werden. Schließlich treten bei der Entwicklung von Assistenzsystemen zahlreiche rechtliche Forschungsfragen auf. Neben naheliegenden Fragen wie der Verantwortungszurechnung bei Fehlfunktionen (semi-)autonomer Assistenzsysteme entstehen durch die Möglichkeit der Erhebung und Verarbeitung verschiedenster Daten durch das System Fragestellungen aus den Bereichen der informationellen Selbstbestimmung bzw. des Datenschutzes, des Sozialrechts sowie der Berufsrechte, etwa zur Frage, inwiefern Messdaten von Mobilitätsassistenzsystemen in die Entscheidungen der Ärzte über sozialrechtliche Ansprüche einbezogen werden sollten.

Um die genannten Themen angemessen zu berücksichtigen, ist ein konstanter Austausch zwischen der technologischen Entwicklung, den angrenzenden Forschungsgebieten, beteiligten Personengruppen, den Repräsentanten von Krankenkassen, Ärzte- und Pflegeverbänden sowie politischen Entscheidungsträgern bereits während der technischen Entwicklungsphase neuer Assistenzsysteme dringend notwendig. Ein entsprechendes interdisziplinäres Forschungsprojekt zwischen Mathematik, (Technischer) Informatik, Psychologie, Medizin und Rechtswissenschaften ist derzeit in Vorbereitung. Die Universität Heidelberg ist hier glücklicherweise sehr gut aufgestellt und besitzt mit dem Netzwerk Alternsforschung (NAR) sowie zahlreichen weiteren Arbeitsgruppen in der Psychologie oder den Rechtswissenschaften exzellente Kooperationsmöglichkeiten für uns als technisch forschende Arbeitsgruppe.

### 13 Fazit

Assistenzroboter, welche ihre Nutzer aktiv bei ihren Bewegungen unterstützen, existieren derzeit vor allem als Prototypen, d.h. in Forschungslaboren. Der Einzug kommerziell verfügbarer Systeme in unseren Alltag wird von Experten innerhalb der kommenden zehn Jahre erwartet. Dabei werden spezialisierte Robotersysteme, die beispielsweise ausschließlich das Heben schwerer Objekte unterstützen, früher verfügbar sein als flexible Assistenzroboter, die etwa älteren Menschen bei einer Vielzahl von Aufgaben assistieren können. Je weiter sich die Assistenzroboter von spezialisierten Geräten zu allgemeinen Assistenzrobotern hin entwickeln, desto mehr werden auf technologischer Seite individualisierte und komplexere Systeme sowie Regelungsalgorithmen notwendig. Hier sind optimierungsbasiertes Hardwaredesign sowie hybride Kontrollalgorithmen aus modellprädiktiver Regelung und maschinellem Lernen vielversprechende Konzepte. Je weiter Assistenzroboter außerdem in den Alltag der Menschen vordringen, desto wichtiger wird es, parallel zum technischen Fortschritt auch die politischen und ethischen Implikationen dieser Entwicklung zu diskutieren.

### Literatur

- [Asbeck2015] A. T. Asbeck, K. Schmidt, I. Galiana, D. Wagner and C. J. Walsh, Multi-joint soft exosuit for gait assistance, IEEE International Conference on Robotics and Automation (ICRA), Seattle, WA, 2015, pp. 6197–6204, 2015.
- [Asbeck2016] A. T. Asbeck, S. M.M. De Rossi, K. G. Holt, and C. J. Walsh, A biologically inspired soft exosuit for walking assistance, International Journal of Robotics Research, Vol. 34, no. 6, pp. 744–762, 2016.
- [Chen2016] B. Chen, H. Ma, I.-Y. Qin, F. Gao, K.-M. Chan, S.-W. Law, L. Qin, and W.-H. Liao, Recent developments and challenges of lower extremity exoskeletons, Journal of Orthopaedic Translation, Vol. 5, pp. 26–37, 2016.
- [Chugo2007] D. Chugo, W. Matsuoka, S. Jia, and K. Takase, Rehabilitation walker with standing-assistance device, Journal of Robotics and Mechatronics, Vol. 19, no. 6, p. 604, 2007.
- [Dinh2017] B.K. Dinh, M. Xiloyannis, C.W. Antuvan, L. Cappello, and L. Masia, A soft wearable arm exoskeleton based on hierarchical cascade controller for assistance modulation, IEEE Robotics and Automation Letters, Issue: 99, 2017.
- [Dollar2008] A.M. Dollar, and H. Herr, Lower extremity exoskeletons and active orthoses: Challenges and state-of-the-art. IEEE Transactions on Robotics. Vol. 24, February. pp. 144–158, 2008.

- [Dubowsky2000] S. Dubowsky, F. Genot, S. Godding, H. Kozono, A. Skwersky, H. Yu, and L. S. Yu, PAMM - a robotic aid to the elderly for mobility assistance and monitoring: A helping-hand for the elderly, Proceedings of IEEE International Conference on Robotics and Automation (ICRA), Vol. 1, pp. 570–576, 2000.
- [Fotinea2014] S.-E. Fotinea, E. Efthimiou, A.-L. Dimou, T. Goulas, P. Karioris, A. Peer, P. Maragos, C. Tzafestas, I. Kokkinos, K. Hauer, K. Mombaur, I. Koumpouros, and B. Stanzyk, Data Acquisition towards defining a Multimodal Interaction Model for Human-Assistive Robot Communication, Universal Access in Human-Computer Interaction. Aging and Assistive Environments, C. Stephanidis and M. Antona (Eds.), UAHCI/HCI 2014, Part III, Lecture Notes in Computer Science: 8515, pp. 615–626, Springer, 2014.
- [FrailtyScale2007] Clinical Frailty Scale, Dalhous University, Halifax, Canada, 2007. <https://camapcanada.ca/FrailtyScale.pdf>
- [Glover2003] J. Glover, A robotically-augmented walker for older adults, 2003.
- [Graf2001] B. Graf and M. Hägele, Dependable interaction with an intelligent home care robot, in Proceedings of ICRA-Workshop on Technical Challenge for Dependable Robots in Human Environments, pp. 21–26, 2001.
- [Hans2002] M. Hans, B. Graf, and R. Schraft, Robotic home assistant care-o-bot: Past-present-future. Proceedings of the 11th IEEE International Workshop on Robotics, Robot and Human Interactive Communication, pp. 380–385, IEEE, 2002.
- [Hirata2004] Y. Hirata, A. Hara, and K. Kosuge, Passive-type intelligent walking support system, Proceedings of IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems (IROS), Vol. 4, pp. 3871–3876, 2004.
- [HoHoang2015a] K.-L. Ho Hoang and K. Mombaur, Optimal Design of a Physical Assistive Device to Support Sit-to-Stand Motions, IEEE International Conference on Robotics and Automation (ICRA), pp. 5891-5897, May, 2015.
- [HoHoang2015b] K.-L. Ho Hoang and K. Mombaur, Adjustments to de Leva-anthropometric regression data for the changes in body proportions in elderly humans, Journal of Biomechanics, Vol. 48, no. 13, pp. 3732–3736, October, 2015.
- [Kazerooni2008] H. Kazerooni, Exoskeletons for Human Performance Augmentation, Springer, 2008.
- [Kittmann2015] R. Kittmann, T. Fröhlich, J. Schäfer, U. Reiser, F. Weisshardt, and A. Haug, Let me Introduce Myself: I am Care-O-bot 4, a Gentleman Robot, 2015.
- [Koch2015] K. H. Koch, and K. Mombaur, ExoOpt – a framework for patient cetered design optimization of lower limb exoskeletons, IEEE International Conference on Rehabilitation Robotics (ICORR 2015), 2015.

- [Kolakowsky-Hayner2013] S. A. Kolakowsky-Hayner, J. Crew, S. Moran, and A. Shah, Safety and Feasibility of using the Ekso™ Bionic Exoskeleton to Aid Ambulation after Spinal Cord Injury. *J Spine S4*:003. doi: 10.4172/2165-7939.S4-003, 2013.
- [Lacey2008] G. Lacey and D. Rodriguez-Losada, The evolution of guido, *Robotics & Automation Magazine, IEEE*, Vol. 15, no. 4, pp. 75–83, 2008.
- [Lee2000] C.-Y. Lee and J.-J. Lee, Walking-support robot system for walking rehabilitation: design and control, *Artificial Life and Robotics*, Vol. 4, no. 4, pp. 206–211, 2000.
- [Médéric2004] P. Médéric, V. Pasqui, F. Plumet, P. Bidaud, and J. Guinot, Design of a walking-aid and sit-to stand transfer assisting device for elderly people, 7th International Conference on Climbing on Walking Robots (CLAWAR04), Madrid, Spain, 2004.
- [Mombaur2017] K. Mombaur and K.-L. Ho Hoang, How to best support sit to stand transfers of geriatric patients: Motion optimization under external forces for the design of physical assistive devices, *J. Biomechanics*, Vol. 58, pp. 131–138, 2017.
- [Montemerlo2002] M. Montemerlo, J. Pineau, N. Roy, S. Thrun, and V. Verma, Experiences with a mobile robotic guide for the elderly, *AAAI/IAAI*, pp. 587–592, 2002.
- [Morris2003] A. Morris, R. Donamukkala, A. Kapuria, A. Steinfeld, J. T. Matthews, J. Dunbar-Jacob, and S. Thrun, A robotic walker that provides guidance. *Proceedings of ICRA'03, Robotics and Automation, IEEE International Conference on Robotics*, Vol. 1, pp. 25–30, IEEE, 2003.
- [Pollack2002] M. E. Pollack, L. Brown, D. Colbry, C. Orosz, B. Peintner, S. Ramakrishnan, S. Engberg, J. T. Matthews, J. Dunbar-Jacob, C. E. McCarthy, et al., Pearl: A mobile robotic assistant for the elderly, *AAAI workshop on automation as eldercare*, pp. 85–91, 2002.
- [Rentschler2008] A. J. Rentschler, R. Simpson, R. A. Cooper, and M. L. Boninger, Clinical evaluation of guido robotic walker, *Journal of Rehabilitation Research and Development*, Vol. 45, no. 9, pp. 1281–1294, 2008.
- [Rockwood2005] K. Rockwood, X. Song, C. MacKnight, H. Bergman, D. B. Hogan, I. McDowell, and A. Mitnitski, A global clinical measure of fitness and frailty in elderly people, *CMAJ*, Vol. 173, no. 5, pp. 489–495, 2005.
- [Saint-Bauzel2009] L. Saint-Bauzel, V. Pasqui, and I. Monteil, A reactive robotized interface for lower limb rehabilitation: clinical results, *IEEE Transactions on Robotics*, Vol. 25, no. 3, pp. 583–592, 2009.
- [Salah2011] O. Salah, A. Ramadan, S. Sessa, and A. Abo-Ismael, A systematic approach for design a lowcost mobility assistive device for elderly people, in *Proceedings of Bioinformatics, Computational Biology and Biomedical Engineering (ICBCBBE), International Conference on*, pp. 571–576, 2011.

- [Shim2005] H.-M. Shim, E.-H. Lee, J.-H. Shim, S.-M. Lee, and S.-H. Hong, Implementation of an intelligent walking assistant robot for the elderly in outdoor environment, in 9th IEEE International Conference on Rehabilitation Robotics (ICORR), pp. 452–455, 2005.
- [Siciliano2016] B. Siciliano and O. Khatib, Springer Handbook of Robotics, 2nd edition, Springer, 2016.
- [Wall2015] A. Wall, J. Borg, and S. Palmcrantz, Clinical Application of the Hybrid Assistive Limb (HAL) for Gait Training—a Systematic Review, *Frontiers in Systems Neuroscience* 9, 48, 2015
- [Xiloyannis2016] M. Xiloyannis, L. Cappello, D. B. Khanh, C. W. Antuvan, and L. Masia, Preliminary design and control of a soft exosuit for assisting elbow movements and hand grasping in activities of daily living, *Journal of Rehabilitation and Assistive Technologies Engineering (RATE)*, October, 2016.
- [Yu2003] H. Yu, M. Spenko, and S. Dubowsky, An adaptive shared control system for an intelligent mobility aid for the elderly, *Autonomous Robots*, Vol. 15, no. 1, pp. 53–66, 2003.

## Über die Autoren

**Katja Mombaur** hat Luft- und Raumfahrttechnik an der Universität Stuttgart und in Toulouse studiert und im Jahr 2001 in Mathematik promoviert. Nach Stationen in Südkorea und Frankreich wurde sie 2010 Professorin am Interdisziplinären Zentrum für Wissenschaftliches Rechnen der Universität Heidelberg und wechselte 2017 ans Institut für Technische Informatik (ZITI). Dort leitet sie den Lehrstuhl „Optimierung, Robotik und Biomechanik“ sowie das zugehörige Robotiklabor und das „Heidelberg Center for Motion Research“.

Katja Mombaur ist als Principal Investigator an den Europäischen H2020-Projekten SPEXOR and Eurobench, der Graduiertenschule Heidelberger Graduiertenschule HGS MathComp und mehreren nationalen Projekten beteiligt. Sie koordinierte sie im Rahmen des EU FP7-Programms das Projekt Koroibot und wirkte als PI an den Projekten MOBOT and ECHORD-GOP mit. Sie ist Gründungsvorsitzende des Technischen Komitees der IEEE RAS für Modell-basierte Optimierung in der Robotik. Die Schwerpunkte ihrer wissenschaftlichen Arbeit umfassen die Erforschung der grundlegenden Prinzipien menschlicher Bewegungen und den Transfer dieser Kenntnisse zur Verbesserung der Bewegungen von Menschen und humanoiden Robotern in verschiedenen Situationen und zur Entwicklung und Regelung von Exoskeletten, Prothesen und externen physischen Assistenzsystemen zur Bewegungsunterstützung.



**Davide Corradi** hat Biomedizinische Ingenieurwissenschaften und Robotik an der Universität von Genua und der Ecole Centrale de Nantes studiert. Zwischen 2013 und 2016 hat er als Wissenschaftlicher Mitarbeiter in der Arbeitsgruppe „Optimierung, Robotik und Biomechanik“ an der Universität Heidelberg zum Thema Mobilitätsassistentenroboter gearbeitet. Seit 2016 ist er Software Entwickler bei der SAP SE.

**Khai-Long Ho-Hoang** hat im Jahr 2017 seine Promotion in angewandter Mathematik an der Universität Heidelberg abgeschlossen. Bis dahin hat er in der Arbeitsgruppe Optimierung, Robotik & Biomechanik am Interdisziplinären Zentrum für Wissenschaftliches Rechnen sowie im Bewegungslabor der Klinik für Orthopädie und Unfallchirurgie am Universitätsklinikum Heidelberg hauptsächlich zu Fragen zur Stabilität der menschlichen Fortbewegung im Kontext mit intelligenten Mobilitätsassistenzsystemen und Oberschenkelprothesen geforscht. Seine Arbeit wurde von 2010 bis 2013 durch die Heidelberg Graduate School of Mathematical and Computational Methods for the Sciences (HGSMathComp) sowie von 2013 bis 2016 durch das EU-Projekt MOBOT gefördert. Seit 2018 ist er als Softwareentwickler und IT-Berater bei der iteratec GmbH, München tätig.

**Alexander Schubert** studierte Mathematik und Physik an der Universität Heidelberg, wo er 2017 auch promoviert wurde. Im Rahmen seines unter anderem durch die Heidelberg Graduate School of Mathematical and Computational Methods for the Sciences (HGSMathComp) geförderten interdisziplinären Promotionsprojekts arbeitete er an der Schnittstelle zwischen Mathematik und Robotik sowie Psychologie und Kunst. Seit März 2018 ist er Scientific Manager des „Heidelberg Center for Motion Research“.

**Korrespondenz:**

Prof. Dr. Katja Mombaur  
Institut für Technische Informatik (ZITI)  
Universität Heidelberg  
Berliner Str. 45  
69120 Heidelberg  
E-Mail: [katja.mombaur@ziti.uni-heidelberg.de](mailto:katja.mombaur@ziti.uni-heidelberg.de)  
Homepage: <http://www.orb.uni-hd.de>

Mobilität ist ein fundamentales Thema für die Menschheit. Angefangen mit der täglichen Mobilität von Arbeitnehmern über die wiederkehrende Mobilität bei Mensch und Tier (Urlaub und Reisen, Vogelflug, Lachswanderungen) bis zur überdauernden Mobilität (Völkerwanderungen, Pflanzen- und Tierflüchtlinge). Verschiedene Verkehrsmittel (z. B. Fahrrad, Automobil, Flugzeug, Fahrstuhl, Segway) stehen ebenso im Fokus wie die Frage, welche Adaptionsmöglichkeiten permanente oder temporäre Immobilität bietet bzw. wie zunehmender Immobilität im höheren Lebensalter z. B. durch Exoskelette begegnet werden kann. Diese Thematik beleuchtet der von Joachim Funke und Michael Wink herausgegebene Band „Perspektiven der Mobilität“ aus der bunten Sicht einer Volluniversität. Zwölf Autorinnen und Autoren aus Geistes-, Kultur- und Naturwissenschaften diskutieren in acht Beiträgen das Thema Mobilität aus ihrer jeweiligen Sicht.

## Über die Herausgeber

**Prof. Dr. Joachim Funke** vertritt seit 1997 den Lehrstuhl für Allgemeine und Theoretische Psychologie an der Universität Heidelberg. Sein Arbeitsgebiet sind die höheren kognitiven Funktionen des Menschen, insbesondere Denken und Problemlösen.

**Prof. Dr. Michael Wink** ist seit 1989 als Ordinarius für Pharmazeutische Biologie an der Universität Heidelberg. Seine Arbeitsgebiete reichen von Phytochemie, Sekundärstoffwechsel, Arznei- und Giftpflanzen bis zur Systematik, Phylogenie und Evolutionsforschung.



UNIVERSITÄT  
HEIDELBERG  
ZUKUNFT  
SEIT 1386

ISBN 978-3-946054-94-8



9 783946 054948