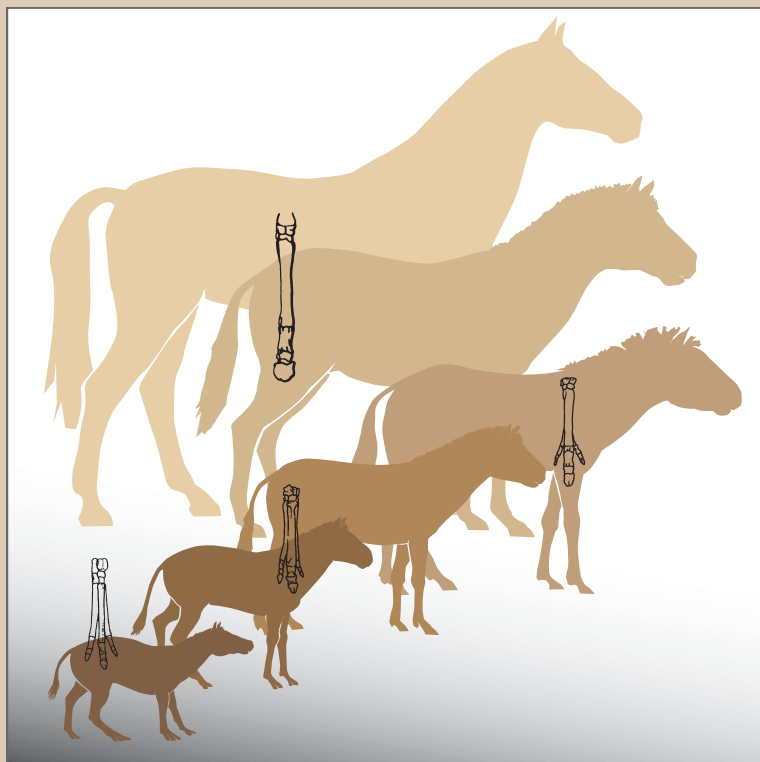


# Evolution in Stichworten

Ulrich Kull



H I R T ' s   S T I C H W O R T B Ü C H E R

# Hirt<sup>s</sup> Stichwortbücher



# EVOLUTION IN STICHWORTEN

von

Ulrich Kull

mit 102 Abbildungen und 9 Tabellen



Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung  
Berlin · Stuttgart · 2007

## **Anschrift des Verfassers:**

Prof. Dr. Ulrich Kull, Rütlistr. 51, 70435 Stuttgart

E-mail: [ulrich.kull@bio.uni-stuttgart.de](mailto:ulrich.kull@bio.uni-stuttgart.de)

## **Über den Verfasser**

Prof. Dr. rer. nat. Ulrich Kull, geb. 1938, Studium der Biologie, Chemie, Geologie und Philosophie ab 1956 in Stuttgart und Tübingen; Staatsexamen für das Lehramt 1962, Promotion 1964, Habilitation 1969, apl. Prof. 1977; 1978–2003 Professor und Leiter der Abteilung Pflanzenphysiologie bzw. Botanik im Biologischen Institut der Universität Stuttgart; 1984–1995 Projektleiter im SFB „Natürliche Konstruktionen“. – Lehrtätigkeit auf den Gebieten der Botanik und der Allg. Biologie sowie in der Lehrerfortbildung; Verfasser bzw. Mitautor mehrerer Lehrbücher und Monographien.

ISBN ebook (pdf) 978-3-443-01163-5

ISBN 978-3-443-03118-3

<http://www.borntraeger-cramer.de>

E-mail: [mail@schweizerbart.de](mailto:mail@schweizerbart.de)

© 2007 Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart

Johannesstr. 3A, 70176 Stuttgart

© Gedruckt auf alterungsbeständigem Papier nach ISO 9706-1994

Alle Rechte, auch das der Übersetzung, des auszugsweisen Nachdrucks, der Herstellung von Mikrofilmen, der photomechanischen Wiedergabe sowie der Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen, vorbehalten.

Verlag: Gebrüder Borntraeger, Johannesstr. 3A, D-70176 Stuttgart

Satz: Datagroup, Timisoara, Rumänien

Druck: Samuelson & Nordhaus, Warsaw, Poland

Printed in Germany

# Vorwort

Der Themenkreis der Evolutionsforschung ist ein Eckpfeiler der heutigen Biologie. Jedes ihrer Teilgebiete hat zum Verständnis der Evolution beigetragen und umgekehrt ist bei den meisten kausalen Fragestellungen in der Biologie das Evolutionsgeschehen zu berücksichtigen. Die Evolutionsbiologie nimmt Ergebnisse vieler anderer Disziplinen auf, von der Physik und Chemie über die Geowissenschaften bis hin zur Archäologie. Die Bedeutung des Evolutionskonzeptes reicht aber über die Biologie weit hinaus; die Geschichte des Lebens auf der Erde ist eingebettet in den historischen Prozess der Evolution des Universums.

Die Hauptkapitel des Buches sind – soweit sinnvoll und vertretbar – voneinander unabhängig gefasst, so dass sie in beliebiger Reihenfolge durchgearbeitet werden können. Damit soll unterschiedlichen Schwerpunkten, vor allem auch bei der Nutzung zur Vorbereitung auf Prüfungen, Rechnung getragen werden. An verschiedenen Stellen werden deshalb Sachverhalte kurz wiederholt; durch zahlreiche Querverweise wird versucht, Zusammenhänge herzustellen, die aufgrund der gewählten Gliederung nicht ohne weiteres zu erkennen sind. Dass die Lesefreundlichkeit des Textes darunter leidet, musste in Kauf genommen werden. Ein Band der „Stichwortbücher“ ist ja in erster Linie ein Repetitorium und Kompendium zum Gebrauch neben Vorlesungen sowie zur Prüfungsvorbereitung und kann das Studium „großer“ Lehrbücher nicht ersetzen. Für eine Reihe von Begriffen der Evolutionsbiologie gibt es keine festgelegten Ausdrücke, deshalb wurde der englische Fachausdruck hinzugefügt. Dies erleichtert die Verknüpfung mit der englischsprachigen Literatur.

Bei der Darstellung der Gesetzmäßigkeiten, die dem Evolutionsvorgang zugrunde liegen, werden nur Grundkenntnisse der klassischen Genetik vorausgesetzt. Die populationsgenetischen Grundlagen sind kurz behandelt; die entsprechenden Abschnitte können aber übergangen werden, ohne dass das Verständnis der anderen beeinträchtigt wird.

Die Verknüpfung mit der molekularen Basis setzt Kenntnisse der Molekularbiologie voraus. In deren Grundlagen wird daher sehr knapp eingeführt; ggf. sind entsprechende Lehrbücher heranzuziehen. Ergebnisse der klassischen und der molekularen Evolutionsforschung laufen in der Stammesgeschichte zusammen. Bei der Darstellung von deren Methoden und Ergebnissen wird versucht, in den meisten Abschnitten ohne Detailwissen aus der Molekularbiologie auszukommen. Die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge sollen im „Tree of Life“ zusammengeführt werden. An diesem Programm wird weltweit gearbeitet; alle Stammbaumdarstellungen können jeweils nur den Stand Mitte 2006 wiedergeben. Seit mehr als drei Milliarden Jahren gibt es Lebewesen auf der Erde. Die Geschichte des Lebens zeigt die enge Beziehung zwischen der Evolution der Organismen und der Erdgeschichte. Ergebnisse der Paläontologie lassen die Entfaltung des Lebens und seine Vielfalt in der Vergangenheit erkennen. Auf Abbildung von Fossilien musste aus Gründen des Umfangs weitgehend verzichtet werden; dazu ist auf Lehrbücher der Historischen Geologie und der Paläontologie zu verweisen. Die biologische Evolution des Menschen schließlich mündet in die Evolution seiner Kultur und verbindet so die Biologie mit Kulturwissenschaften.

Die Soziobiologie wird nur kurz gestreift. Hierfür existieren eigene Lehrbücher, aber wegen der Bedeutung für die Evolutionsbiologie war die Darstellung einiger ihrer Er-

gebnisse erforderlich. – In vielen Abschnitten wurden als Beispiele neben jenen der klassischen Lehrbücher auch andere, weniger bekannte herangezogen.

Die Evolutionsbiologie erfordert – außer im Bereich der molekularen Evolution – wenig fachspezifisches Vorwissen, nur eine gewisse Kenntnis von Lebewesen und ihrer Systematik. Dementsprechend sollte das Buch nicht nur Studierenden der Bio- und Geowissenschaften aller Semester sondern auch Lehrern, motivierten Schülern der Sekundarstufe II und interessierten Laien nützlich sein können.

Mein Dank gilt Herrn Prof. Dr. M. Blum (Universität Hohenheim) für wertvolle Hinweise und Durchsicht einiger Abschnitte, Herrn Prof. Dr. H.-D. Götz (Universität Stuttgart) für viele wichtige Literaturhinweise sowie meiner Frau für die umfangreichen Arbeiten und Anregungen bei der Erstellung des Manuskriptes und das Korrektur-Lesen. Weiterhin habe ich der Schweizerbart'schen Verlagsbuchhandlung zu danken; hier allen voran Herrn Dr. E. Nägele, der sich mehrere Jahre gedulden musste bis zur Fertigstellung des Manuskriptes, bei dem schließlich außerdem die vereinbarte Seitenzahl deutlich überschritten wurde. Des Weiteren gilt mein besonderer Dank Frau A. Pfeifer für die versierte Betreuung der Herstellung.

Stuttgart, im Dezember 2006

Ulrich Kull

# Inhalt

|                                                                                 |          |
|---------------------------------------------------------------------------------|----------|
| <b>Vorwort</b> .....                                                            | <b>V</b> |
| <b>1 Einleitung</b> .....                                                       | <b>1</b> |
| 1.1 Themen der Evolutionsforschung .....                                        | 1        |
| 1.2 Geschichte der Evolutionsforschung .....                                    | 2        |
| 1.2.1 Entwicklung vor Darwin .....                                              | 3        |
| 1.2.2 Darwin und Darwinismus .....                                              | 4        |
| 1.2.3 Evolution der Evolutionstheorie .....                                     | 6        |
| 1.2.4 Kreationismus .....                                                       | 7        |
| <b>2 Evolutionstheorie</b> .....                                                | <b>9</b> |
| 2.1 Grundlagen .....                                                            | 9        |
| 2.2 Artbegriff .....                                                            | 11       |
| 2.3 Grundlagen der Populationsgenetik .....                                     | 13       |
| 2.4 Evolutionsfaktoren .....                                                    | 15       |
| 2.4.1 Mutationen .....                                                          | 15       |
| 2.4.2 Populationsbiologie der Mutationen .....                                  | 19       |
| 2.4.3 Rekombination .....                                                       | 20       |
| 2.4.4 Selektion .....                                                           | 21       |
| 2.4.4.1 Formen der Selektion .....                                              | 23       |
| 2.4.4.2 Populationsbiologie der Selektion .....                                 | 26       |
| 2.4.4.3 r- und K-Selektion .....                                                | 30       |
| 2.4.4.4 Ebenen und Komponenten der Selektion .....                              | 32       |
| 2.4.5 Genfluss .....                                                            | 35       |
| 2.4.6 Gendrift (Allelendrift) .....                                             | 37       |
| 2.4.7 Genetische Separation .....                                               | 39       |
| 2.5 Auswirkungen der Selektion und Zusammenwirken mit anderen<br>Faktoren ..... | 40       |
| 2.5.1 Genetische Last (Bürde) .....                                             | 40       |
| 2.5.2 Polymorphismen .....                                                      | 41       |
| 2.5.2.1 Balancierter Polymorphismus (Heterosis) .....                           | 43       |
| 2.5.2.2 Adaptiver Polymorphismus .....                                          | 44       |
| 2.5.2.3 Frequenzabhängiger Polymorphismus .....                                 | 44       |
| 2.5.3 Neutrale Evolution .....                                                  | 45       |
| 2.5.4 Fitness und adaptive Landschaft .....                                     | 46       |
| 2.5.4.1 Modelle adaptiver Landschaften .....                                    | 46       |
| 2.5.4.2 Theorie der Gleichgewichtsverlagerung .....                             | 48       |
| 2.5.4.3 Populationsbiologie der Fitness-Landschaft .....                        | 48       |
| 2.5.5 Abhängigkeit der Evolution von Populationsgröße und -aufbau .....         | 50       |
| 2.5.6 Haplotypen, Genkopplung und Quantitative Trait Loci (QTL) .....           | 51       |
| 2.5.7 Genetische Assimilation; Phänokopien .....                                | 52       |
| 2.5.8 Anpassungen .....                                                         | 53       |

|          |                                                      |            |
|----------|------------------------------------------------------|------------|
| 2.5.8.1  | Einnischung                                          | 54         |
| 2.5.8.2  | Analogie und Konvergenz                              | 55         |
| 2.5.8.3  | Regression und Rudimentation                         | 56         |
| 2.5.8.4  | Tarn- und Warntrachten                               | 58         |
| 2.5.9    | Selektion und Fortpflanzung                          | 62         |
| 2.5.9.1  | Sexuelle Selektion                                   | 62         |
| 2.5.9.2  | Evolution der Fortpflanzungsformen                   | 64         |
| 2.5.9.3  | Genomischer Konflikt; Meiotic drive                  | 66         |
| 2.6      | Artbildung                                           | 67         |
| 2.6.1    | Rassenbildung                                        | 68         |
| 2.6.2    | Möglichkeiten und Formen der Artbildung (Speziation) | 70         |
| 2.6.2.1  | Isolationsmechanismen                                | 75         |
| 2.6.2.2  | Klassifikationen der Artbildung                      | 77         |
| 2.6.2.3  | Allopatrische Artbildung                             | 77         |
| 2.6.2.4  | Parapatrische Artbildung                             | 80         |
| 2.6.2.5  | Sympatrische Artbildung                              | 80         |
| 2.6.2.6  | Artbildungsraten                                     | 84         |
| 2.6.3    | Introgression                                        | 86         |
| 2.7      | Regeln und Rahmenbedingungen der Evolution           | 88         |
| 2.7.1    | Beschränkungen (Randbedingungen) und Interdependenz  | 89         |
| 2.7.2    | Rekapitulation und Biogenetische Regel               | 90         |
| 2.7.3    | Unumkehrbarkeit: Dollosche Regel                     | 91         |
| 2.7.4    | Größenveränderungen und Allometrie                   | 93         |
| 2.7.5    | Heterochronie                                        | 95         |
| 2.7.6    | Coevolution                                          | 96         |
| 2.8      | Transspezifische Evolution                           | 99         |
| 2.8.1    | Belege für die transspezifische Evolution            | 99         |
| 2.8.2    | Ursachen der transspezifischen Evolution             | 107        |
| 2.8.3    | Evolutionäre Trends                                  | 108        |
| 2.8.4    | Faktoren der transspezifischen Evolution             | 109        |
| 2.8.4.1  | Präadaptation                                        | 109        |
| 2.8.4.2  | Mehrfachfunktionen und Funktionswechsel              | 112        |
| 2.8.4.3  | Zwischenartliche Kooperation (Symbiose, Mutualismus) | 114        |
| 2.8.4.4  | Integration                                          | 116        |
| 2.8.5    | Adaptive Radiation                                   | 117        |
| 2.8.6    | Grenzen der transspezifischen Evolution              | 125        |
| 2.8.7    | Evolutionsoökologie                                  | 126        |
| 2.9      | Soziobiologie                                        | 128        |
| 2.9.1    | Verwandtschaftsselection und Gesamtfitness           | 129        |
| 2.9.2    | Geschlechterbeziehungen und Paarungssysteme          | 130        |
| 2.9.3    | Eltern-Kind-Konflikt                                 | 131        |
| 2.9.4    | Evolutionss stabile Strategien (ESS)                 | 132        |
| <b>3</b> | <b>Molekulare Evolution</b>                          | <b>135</b> |
| 3.1      | Molekularbiologische Grundlagen                      | 135        |

|          |                                                            |     |
|----------|------------------------------------------------------------|-----|
| 3.1.1    | DNA                                                        | 136 |
| 3.1.2    | Transkription; RNA                                         | 136 |
| 3.1.3    | Genetischer Code; RNA-Editierung                           | 138 |
| 3.1.4    | Translation                                                | 139 |
| 3.1.5    | Genregulation                                              | 139 |
| 3.2      | Organisation des Genoms                                    | 140 |
| 3.2.1    | Menschliches Genom als Beispiel eines Eukaryoten-Genoms    | 140 |
| 3.2.2    | Genfamilien                                                | 141 |
| 3.2.3    | Homologie auf molekularer Ebene                            | 144 |
| 3.2.4    | Mutationen; Zunahme der DNA-Menge                          | 145 |
| 3.2.4.1  | Genmutationen                                              | 145 |
| 3.2.4.2  | Genduplikationen                                           | 146 |
| 3.2.4.3  | Genkonversion                                              | 148 |
| 3.2.4.4  | Umlagerungen und Indels                                    | 148 |
| 3.2.5    | Horizontaler (lateraler) Gentransfer                       | 148 |
| 3.2.6    | Komponenten des Genoms und ihre Bedeutung in der Evolution | 150 |
| 3.2.6.1  | Codierende DNA                                             | 150 |
| 3.2.6.2  | Nichtcodierende DNA                                        | 153 |
| 3.3      | Regulatorische RNA                                         | 155 |
| 3.4      | Prinzipien der molekularen Evolution                       | 156 |
| 3.4.1    | Sequenzübereinstimmungen                                   | 156 |
| 3.4.2    | Molekularbiologie der neutralen Evolution                  | 158 |
| 3.4.3    | Evolution der Regulationsmuster                            | 159 |
| 3.4.4    | Genome und Stoffwechselnetze                               | 160 |
| 3.4.5    | Genetische Pufferung                                       | 161 |
| 3.5      | Protein-Evolution                                          | 161 |
| 3.5.1    | Proteindomänen, Proteinfamilien, Proteinfaltungsgruppen    | 161 |
| 3.5.2    | Evolutionsrate und Evolutionsverlauf bei Proteinen         | 163 |
| 3.6      | Molekulare Uhr                                             | 164 |
| 3.6.1    | Untersuchungen an Proteinen                                | 164 |
| 3.6.2    | Molekulare Evolutionsraten                                 | 165 |
| <b>4</b> | <b>Stammesgeschichte</b>                                   | 168 |
| 4.1      | Stammesgeschichtsforschung als Homologieforschung          | 168 |
| 4.1.1    | Homologien in Anatomie und Morphologie                     | 169 |
| 4.1.2    | Homologie von Parasiten                                    | 171 |
| 4.1.3    | Homologien in der Ontogenese                               | 172 |
| 4.1.4    | Homologien im Verhalten                                    | 173 |
| 4.1.5    | Biochemische Homologien                                    | 173 |
| 4.1.6    | Homologien von Nucleinsäuren und Proteinen                 | 174 |
| 4.1.7    | Morphodynamik                                              | 175 |
| 4.2      | Altersdatierung                                            | 176 |
| 4.2.1    | Relative Altersdatierung                                   | 177 |
| 4.2.1.1  | Chrono- und Biostratigraphie                               | 177 |
| 4.2.1.2  | Eventstratigraphie                                         | 178 |

|         |                                                                            |     |
|---------|----------------------------------------------------------------------------|-----|
| 4.2.1.3 | Isotopenstratigraphie                                                      | 178 |
| 4.2.2   | Absolute Altersdatierung                                                   | 179 |
| 4.2.2.1 | Radiometrie                                                                | 179 |
| 4.2.2.2 | Dendrochronologie                                                          | 181 |
| 4.2.2.3 | Magnetostratigraphie                                                       | 181 |
| 4.2.2.4 | Weitere Verfahren                                                          | 181 |
| 4.3     | Aufstellung von Stammbäumen                                                | 182 |
| 4.3.1   | Verfahren der Systematik                                                   | 184 |
| 4.3.2   | Cladistik                                                                  | 186 |
| 4.3.3   | Probleme der Cladistik                                                     | 187 |
| 4.3.4   | Evolutionsbiologische Systematik                                           | 189 |
| 4.3.5   | Ranghöhe von Taxa                                                          | 189 |
| 4.3.6   | Molekularbiologische Stammbaumforschung                                    | 189 |
| 4.3.6.1 | Übersicht über die Methoden                                                | 189 |
| 4.3.6.2 | Gewinnung eines molekularen Cladogramms                                    | 192 |
| 4.3.6.3 | Beispiele für die verschiedenen Verfahren der molekularen Stammbaumanalyse | 194 |
| 4.3.6.4 | Untersuchung von DNA aus Fossilien                                         | 198 |
| 4.3.6.5 | Ergebnisse molekularer Evolutionsforschung (an Beispielen)                 | 198 |
| 4.3.6.6 | Phylogeographie                                                            | 202 |
| 4.3.6.7 | Regulationssysteme                                                         | 204 |
| 4.3.6.8 | Evolutionsexperimente                                                      | 205 |
| 4.3.7   | Tree of Life                                                               | 206 |
| 4.3.7.1 | Prokaryota                                                                 | 206 |
| 4.3.7.2 | Eukaryota (außer Metazoa)                                                  | 207 |
| 4.3.7.3 | Metazoa                                                                    | 214 |
| 4.4.    | Folgerungen aus der Stammbaumforschung                                     | 218 |
| 4.4.1   | Verlaufsmuster der Evolution                                               | 218 |
| 4.4.2   | Geschwindigkeit der Evolution                                              | 219 |
| 4.4.2.1 | Evolutionsraten                                                            | 219 |
| 4.4.2.2 | Ursachen der Veränderungen der Evolutionsgeschwindigkeit                   | 222 |
| 4.4.3   | Gradualismus und Punktualismus                                             | 223 |
| 4.4.4   | Lebende Fossilien                                                          | 227 |
| 4.4.5   | Extinktion (Aussterbe-Ereignisse)                                          | 229 |
| 4.4.5.1 | Gewöhnliche Extinktionseignisse (Hintergrund-Extinktion)                   | 229 |
| 4.4.5.2 | Massenextinktion                                                           | 230 |
| 4.4.6   | Höherentwicklung                                                           | 233 |
| 4.4.7   | Evolution und Optimierung                                                  | 235 |
| 4.4.7.1 | Optimierung als Aufwandsminimierung                                        | 236 |
| 4.4.7.2 | Optimierung und Anpassung                                                  | 237 |
| 4.4.7.3 | Evolutionsstrategien                                                       | 238 |
| 4.4.8   | Evolutionäre Entwicklungsbiologie („Evo-Devo“)                             | 239 |
| 4.4.8.1 | Homöotische Gene, insbesondere Hox-Gen-Cluster                             | 240 |
| 4.4.8.2 | Dorsiventralität bei Metazoen                                              | 244 |
| 4.4.8.3 | Augenentwicklung                                                           | 244 |

|          |                                                                   |            |
|----------|-------------------------------------------------------------------|------------|
| 4.4.8.4  | Segmentierung                                                     | 245        |
| 4.4.8.5  | Netzwerke der Entwicklungsgene                                    | 245        |
| 4.4.8.6  | Homologie-Problem                                                 | 247        |
| <b>5</b> | <b>Entstehung und Gang des Lebens auf der Erde</b>                | <b>249</b> |
| 5.1      | Physikalische (kosmische) Evolution                               | 249        |
| 5.1.1    | Entstehung von Weltall und Materie                                | 249        |
| 5.1.1.1  | Elementarteilchen und Universum                                   | 249        |
| 5.1.1.2  | Frühe Evolution des Weltalls                                      | 253        |
| 5.1.2    | Entstehung der Galaxien, Sterne und der chemischen Elemente       | 255        |
| 5.1.3    | Entstehung des Sonnensystems und der Erde                         | 258        |
| 5.1.3.1  | Sonnensystem                                                      | 258        |
| 5.1.3.2  | Entwicklung der Planeten                                          | 259        |
| 5.1.3.3  | Erde und Erdmond                                                  | 260        |
| 5.1.3.4  | Impaktereignisse                                                  | 262        |
| 5.1.4    | Entwicklung der Erdkruste                                         | 262        |
| 5.1.5    | Entstehung und Evolution der Erdatmosphäre                        | 264        |
| 5.1.6    | Faktoren der globalen Klimaentwicklung                            | 266        |
| 5.1.6.1  | Langfristig wirksame Faktoren                                     | 266        |
| 5.1.6.2  | Verhältnisse im Ozean                                             | 267        |
| 5.1.6.3  | Mittel- und kurzfristig wirksame Faktoren                         | 268        |
| 5.2      | Chemische Evolution                                               | 268        |
| 5.2.1    | Organische Verbindungen im Universum                              | 269        |
| 5.2.2    | Organische Verbindungen in der frühen Entwicklung der Erde        | 270        |
| 5.2.3    | Bildung biologisch wichtiger Moleküle auf der Erde                | 271        |
| 5.2.3.1  | Entstehung kleinmolekularer Verbindungen                          | 271        |
| 5.2.3.2  | Entstehung der Stereospezifität (Homochiralität)                  | 274        |
| 5.2.3.3  | Entstehung und Evolution des Stoffwechsels                        | 275        |
| 5.2.3.4  | Entstehung von Makromolekülen                                     | 278        |
| 5.2.4    | Von der RNA-Welt zum Cenancestor                                  | 279        |
| 5.2.4.1  | Hypothese der RNA-Welt                                            | 279        |
| 5.2.4.2  | RNA-Protein-Welt                                                  | 282        |
| 5.2.4.3  | Entstehung des genetischen Codes                                  | 284        |
| 5.2.4.4  | DNA und der Cenancestor                                           | 285        |
| 5.2.4.5  | Entstehung von Gestalt                                            | 286        |
| 5.3      | Biologische Evolution                                             | 287        |
| 5.3.1    | Archaikum: Entstehung von Lebewesen und Evolution von Prokaryoten | 287        |
| 5.3.1.1  | Umweltbedingungen und Lebewesen im Archaikum                      | 287        |
| 5.3.1.2  | Fossilien im Archaikum                                            | 289        |
| 5.3.2    | Proterozoikum: Entstehung von Eukaryoten und von Vielzellern      | 291        |
| 5.3.2.1  | Altproterozoikum                                                  | 291        |
| 5.3.2.2  | Mittelproterozoikum: Zeitraum der Entstehung der Eukaryoten       | 292        |
| 5.3.2.3  | Entstehung der Eukaryoten durch Cytosymbiose                      | 292        |
| 5.3.2.4  | Jungproterozoikum, Übersicht                                      | 297        |
| 5.3.2.5  | Frühe Evolution der Vielzeller                                    | 298        |

|          |                                                                                                             |            |
|----------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 5.3.2.6  | Ursachen und Abläufe der Vielzeller-Entstehung . . . . .                                                    | 300        |
| 5.3.2.7  | Radiation der Metazoen . . . . .                                                                            | 303        |
| 5.3.3    | Paläozoikum . . . . .                                                                                       | 304        |
| 5.3.3.1  | Kambrium (543–488 Mio. J.); Evolution der Deuterostomier . . . . .                                          | 304        |
| 5.3.3.2  | Ordovizium (488–443 Mio. J.); Evolution der kieferlosen Wirbeltiere . . .                                   | 308        |
| 5.3.3.3  | Silur (443–416 Mio. J.); Evolution der Landpflanzen . . . . .                                               | 310        |
| 5.3.3.4  | Devon (416–359 Mio. J.); Evolution der Farnpflanzen und der Fische . .                                      | 314        |
| 5.3.3.5  | Jungpaläozoikum: Karbon (359–299 Mio. J.) und Perm<br>(299–251 Mio. J.); Evolution der Tetrapoden . . . . . | 321        |
| 5.3.4    | Mesozoikum . . . . .                                                                                        | 328        |
| 5.3.4.1  | Trias (251–200 Mio. J.); Evolution der Flugsaurier und der frühen<br>Säuger . . . . .                       | 328        |
| 5.3.4.2  | Jura (200–145 Mio. J.); Evolution der Dinosaurier (einschl. Vögel) . . . .                                  | 332        |
| 5.3.4.3  | Kreide (145–65 Mio. J.); Evolution der Angiospermen . . . . .                                               | 337        |
| 5.3.5    | Känozoikum: Tertiär und Quartär (65 Mio. J. bis heute); Evolution<br>der Plazenta-Säuger . . . . .          | 342        |
| <b>6</b> | <b>Evolution des Menschen . . . . .</b>                                                                     | <b>354</b> |
| 6.1      | Mensch im System der Primaten . . . . .                                                                     | 354        |
| 6.2      | Stammesgeschichte . . . . .                                                                                 | 356        |
| 6.2.1    | Stammesgeschichte der Primaten . . . . .                                                                    | 356        |
| 6.2.2    | Menschliche Evolutionslinie . . . . .                                                                       | 359        |
| 6.2.2.1  | Vormenschen . . . . .                                                                                       | 360        |
| 6.2.2.2  | Frühe Menschen . . . . .                                                                                    | 365        |
| 6.2.2.3  | Neandertaler ( <i>Homo neanderthalensis</i> ) . . . . .                                                     | 372        |
| 6.2.2.4  | Jetztmensch ( <i>Homo sapiens</i> ) . . . . .                                                               | 373        |
| 6.2.3    | Genetische Evolution und Variabilität des Menschen . . . . .                                                | 374        |
| 6.3      | Kulturelle Evolution . . . . .                                                                              | 377        |
| 6.3.1    | Materielle Kulturentwicklung . . . . .                                                                      | 377        |
| 6.3.1.1  | Alt- und Mittelsteinzeit . . . . .                                                                          | 377        |
| 6.3.1.2  | Jungsteinzeit und Metallkulturen . . . . .                                                                  | 379        |
| 6.3.2    | Menschliche Sprache . . . . .                                                                               | 381        |
| 6.3.2.1  | Charakterisierung der Symbolsprache . . . . .                                                               | 381        |
| 6.3.2.2  | Evolution der Sprachen . . . . .                                                                            | 382        |
| 6.3.3    | Analogien von biologischer und kultureller Evolution . . . . .                                              | 384        |
| 6.3.4    | Biologische und kulturelle Aspekte des Verhaltens . . . . .                                                 | 385        |
|          | <b>Literatur . . . . .</b>                                                                                  | <b>389</b> |
|          | <b>Sachregister . . . . .</b>                                                                               | <b>395</b> |

# 1 Einleitung

## 1.1 Themen der Evolutionsforschung

Begriff Evolution (von lat. *evolvere* = auswickeln, hervorwälzen oder *evolutio* = das Aufschlagen beim Lesen) heute in vielen Wissenschaften verwendet; bedeutet generell eine allmähliche, nicht umkehrbare Veränderung von Gegebenheiten. Häufig entstehen dabei aus einfacheren Gebilden kompliziertere, d.h. solche, zu deren Beschreibung mehr Information erforderlich ist. Eine Veränderung spielt sich in der Zeit ab. Für Evolutionsvorgänge ist Faktor Zeit von großer Bedeutung.

Biologische Evolution ist Ausschnitt aus umfassenderem Evolutionsgeschehen im Universum:

- Kosmische oder physikalische Evolution: beschreibt Entstehung des Universums und seiner Bestandteile, beginnend mit Urknall. Verknüpft Astrophysik (Kosmogonie) und Elementarteilchen-Theorie (vgl. 5.1).
- Chemische Evolution: beschreibt Entstehung von chemischen Verbindungen, insbesondere organischen Molekülen, sowie von Makromolekülen und den Wechselwirkungen zwischen ihnen (vgl. 5.2).
- Biologische Evolution: beschreibt Entstehung und Geschichte des Lebens auf der Erde und somit die Entstehung und Veränderung von Programmen in der Generationenfolge sowie die Ursachen der eingetretenen Veränderungen. Die Evolution des Zentralnervensystems bei den Tieren führt zu Gehirnleistungen und damit einer „Psycho“-Evolution. Sie hat zur Folge:
- Kulturelle Evolution: beschreibt Entstehung und Entwicklung der menschlichen Kultur und von deren Informationssystemen (Sprache, Schrift, Computer). Auch Wissenschaften zeigen Evolution im Rahmen der menschlichen Kultur (vgl. 6).

Für jeden dieser Bereiche werden durch jeweils vorausgehende Bereiche Grenzen gesetzt, d.h. Randbedingungen festgelegt. Evolutionsbiologie behandelt drei Themenbereiche:

- Nachweis der Evolution: Aufgrund der aus vielen Teilgebieten zusammengetragenen Belege hat Wissenschaft keinen Grund, am Evolutionsvorgang zu zweifeln. Evolution als wissenschaftliche Tatsache ist im Rahmen der Biologie eine abgeschlossene Theorie (vergleichbar mit Theorie der Atome oder Spezieller Relativitätstheorie in der Physik); sie birgt nur Probleme für religiöse Fundamentalisten. Sammlung der Belege für Evolution ist nur von historischem Interesse.
- Mechanismen der Evolution: Frage nach der kausalen Erklärung wird von der Evolutionstheorie (vgl. 2) beantwortet. Erste widerspruchsfreie und plausible Antwort gab CH. DARWIN, dieser daher Begründer der Evolutionstheorie. Die einzelnen Ursachen-Komplexe nennt man Evolutionsfaktoren; Basis der Erklärung auf molekularer Ebene liefert Molekulargenetik (vgl. 3).
- Ablauf der Evolution: Erforschung der historischen Vorgänge, d.h. Aufklärung von Abstammungsverhältnissen, erfolgt durch Stammbaumforschung = Phylogenetik. Sie beruht auf Untersuchung von Homologien; Sicherheit der Angaben hängt ab von Qualität und Quantität ausgewerteter Quellen. Ergeben sich Widersprüche, so müssen die Homologien überprüft und die Kenntnisse vertieft werden (vgl. 4). Dabei auch

Konstruktions- und Funktionsbedingungen der Lebewesen heranzuziehen (vgl. 4.1.7). Mittlerweile sind Gensequenzen eine wichtige Quelle der Phylogenetik (vgl. 4.3.6). Integration der Daten vieler Organismengruppen liefert Aussagen zum Verlauf und zur Geschwindigkeit der Evolution (vgl. 4.4) und zum Gang des Lebens auf der Erde (vgl. 5). Fossilien ermöglichen nach Einordnung mit Hilfe von Homologien Aussagen über frühere Lebewesen; dabei auch Kenntnis von Umweltbedingungen während der Erdgeschichte (Paläo-Ökologie) wichtig. Verknüpfung mit der Evolutionstheorie besteht bei Fragen nach generellen Trends in Evolutionsabläufen. Systematik ordnet Lebewesen aufgrund der evolutiven Beziehungen (Verwandtschaft), setzt also Phylogenetik voraus. Damit Stammbaum aller Lebewesen zu ermitteln: „Tree of life“ (vgl. 4.3.7).

Bei der Veränderung von Eigenschaften in der Generationenfolge können nur erbliche Eigenschaften eine Rolle spielen. Genetik daher Grundlage für Evolutionsforschung. In jeder Generation erfolgt Entwicklung von Individuen (Ontogenese); aus der Abfolge der Generationen über lange Zeit resultiert Phylogenie. Durch Artaufspaltung entstehen neue Arten.

Zeitbedarf von Evolutionsvorgängen schränkt Möglichkeiten zu experimentellem Nachvollzug erheblich ein: Experimente können nur Ausschnitte aus Evolutionsgeschehen aufzeigen. Durchführung insbesondere mit Lebewesen, die innerhalb kurzer Zeit viele Generationen liefern, vor allem Bakterien. Manche Experimente auch mit noch einfacheren Systemen möglich, insbesondere Viren.

Evolutionstheorie und Phylogenetik gemeinsam bilden wichtige vereinheitlichende Theorie der Biologie, ebenso wie Zelltheorie und Genetik: „Nichts ergibt in der Biologie einen Sinn, außer im Lichte der Evolution“ (TH. DOBZHANSKY).

Evolutionsvorgänge sind mit den Methoden der Naturwissenschaften zu beschreiben; die diesen zugrundeliegenden allgemeinen Prinzipien sind also auch Voraussetzungen jeder Evolutionsforschung:

- Universalität und Aktualität: Gesetzmäßigkeiten der Natur sind (im Rahmen der Gültigkeit der zugehörigen Theorien) im ganzen Weltall und zu allen Zeiten gültig (Prinzip erstmals formuliert für Physik durch NEWTON, für Erdgeschichte durch LYELL).
- Ökonomie: Neue Größen (Kräfte, Teilchen, auch Gesetze) dürfen nicht eingeführt werden, so lange nicht die bekannten völlig ausgeschöpft sind (Prinzip erstmals formuliert durch Scholastiker W. VON OCCAM). Für jede neu eingeführte Größe ist ein Messverfahren anzugeben. Stehen zwei Hypothesen zur Wahl, von denen keine als falsch nachgewiesen werden kann, so ist die zu wählen, die mehr Beobachtungen und Aussagen unter einem Gesichtspunkt erklärt.
- Gleichmäßigkeit: Wir befinden uns nicht im Zentrum der Welt und nicht in einer besonderen Situation in Raum und Zeit (Prinzip erstmals formuliert für Astronomie durch KOPERNIKUS).

## 1.2 Geschichte der Evolutionsforschung

Geschichte der Abstammungslehre und Evolutionstheorie ist aufschlussreiches Beispiel für wissenschaftsgeschichtliche Entwicklung eines Problems; zeigt, dass Wissenschaft

selbst einer Evolution unterliegt und ist kleiner Ausschnitt aus der Evolution der menschlichen Kultur.

## 1.2.1 Entwicklung vor Darwin

Gedanke einer Evolution von Lebewesen im Rahmen philosophischer Spekulationen schon im Altertum geäußert; zuerst von ANAXIMANDROS (ca. 611–546 v.Chr.). EMPEDOKLES (495–435 v.Chr.) nahm an, dass zuerst Pflanzen, dann Tiere, schließlich der Mensch entstanden seien, erhalten geblieben sei auf jeder Stufe nur eine Auswahl (Selektion!). ARISTOTELES (384–322 v.Chr.) und sein Schüler THEOPHRAST (371–285 v.Chr.) schufen erstmals systematische Gliederung von Pflanzen- und Tierreich, die erst ab Beginn der Neuzeit nennenswert verbessert wurde, hielten aber an der zeitlichen Stabilität der Arten fest. Einfache Organismen sollen durch Urzeugung entstehen. Der römische Dichterphilosoph LUKREZ (T. LUCRETIUS CARUS, †55 v.Chr.) führt in seinem Werk „Von der Natur der Dinge“ aus, dass viele Lebewesen ausgestorben seien und beschreibt Ursache des Aussterbens durch „Selektion“ (Buch V, Vers 856–876). Eine Neubildung von Arten wird nicht angenommen. Der persische Philosoph DSCHELAL EDDIN RUMI (1207–1273) stellt in einem Lehrgedicht eine Evolution ausgehend von Mineralien über Pflanzen und Tiere bis zum Menschen dar.

Zu Beginn der Neuzeit erkannten LEONARDO DA VINCI (1452–1519) und GEORG AGRICOLA (1494–1555), dass Fossilien nicht Naturspiele, sondern Reste vorzeitlicher Lebewesen sind. Ein fossiler Fisch aus dem Oberjura von Solnhofen wird 1543 als Überrest der Sintflut beschrieben. GOTTFRIED WILHELM LEIBNIZ (1646–1716) äußerte aufgrund seiner Fossilkenntnis die Meinung, dass Lebewesen infolge großer Umwälzungen im Verlauf der Geschichte der Erde ausgestorben seien oder sich verändert hätten und wies nach, dass es in Mitteleuropa früher Elefanten gegeben haben müsse. CARL (VON) LINNÉ (1707–1778) vertrat die Ansicht von der weitgehenden Konstanz der Arten, ordnete diese aber nach Bau- und Gestaltähnlichkeit in systematische Gruppen. Er erwog auch, dass nach anfänglicher Schöpfung der Arten aus diesen sich neue Arten entwickelt haben könnten. Bereits GEORGES LOUIS LECLERC DE BUFFON (1707–1788) hielt das System von LINNÉ für künstlich; er erkannte ein hohes – wenn auch unklares – Alter der Erde und beschrieb Veränderungen im Laufe der Erdgeschichte, hielt allerdings an der Unveränderlichkeit der Arten fest. DENIS DIDEROT (1713–1784) und seine Mitarbeiter an der Enzyklopädie sahen Arten als in langen Zeiträumen veränderlich an, sie entstünden auch neu durch Urzeugung. Der Philosoph IMMANUEL KANT (1724–1804), der die Naturwissenschaften seiner Zeit gut kannte, sah die Frage der Kosmogonie als einfacher zu klären an, als jene nach einer möglichen Evolution von Organismen. Der Erde schrieb er ein hohes Alter (mindestens viele Jahrhunderttausende) zu. Die Idee von der Evolution der Lebewesen bezeichnete er als „gewagtes Abenteuer der Vernunft“, sprach aber auch von der möglichen durchgängigen Verwandtschaft aller Lebewesen (in „Kritik der Urteilskraft“, 1790). Der Evolutionsgedanke begann um diese Zeit weiter um sich zu greifen. Als Protagonisten sind ERASMUS DARWIN (1731–1802; Großvater von CH. DARWIN) und vor allem JEAN BAPTISTE DE MONET, CHEVALIER DE LAMARCK (1744–1829) zu nennen. Letzterem verdankt man erste Hypothesen über Evolutionsursachen: Lebensweise führt zu bestimmten Gestalten und Strukturen, die sich bei Veränderung der Lebensweise durch Gebrauch bzw.

Nichtgebrauch ändern. Höherentwicklung in der Stammesgeschichte kommt durch einen Vervollkommungstrieb der Organismen zustande: insoweit teleologischer Aspekt aus der theologischen Beschreibung beibehalten. – Ein Problem blieb die nach dem wörtlich genommenen biblischen Schöpfungsbericht sehr geringe Zeitspanne von 4000 Jahren, die eine Evolution nicht zuließ: mehr als 2000 Jahre sind in der menschlichen Geschichte dokumentiert und die damals bekannten Lebewesen haben sich in dieser Zeit nachweislich nicht verändert. Evolution erfordert also viel längere Zeitspannen.

GEORGES CUVIER (1769–1832, aus Mömpelgard=Montbéliard; daher später Baron DE MONTBÉLIARD) hatte festgestellt, dass verschiedene Schichten einer Gesteinsabfolge unterschiedliche Fossilien (von Säugetieren) enthalten, diese durch Vergleich mit heutigen Arten ins System eingeordnet und Regeln dafür angegeben. Aus den Fossilien konnte er auf die Lebensweise der Tiere zurückschließen. So wurde er zum Begründer der Vergleichenden Anatomie und der Paläontologie. Jedoch hielt er, obwohl sein Lehrer C. F. KIELMEYER (1765–1844) schon über Evolution spekuliert hatte, an Konstanz der Arten fest und musste daher zur Erklärung seiner Befunde Katastrophen annehmen, durch die mehrmals viele der beschriebenen Lebensformen ausgelöscht wurden (Katastrophentheorie). Bedingt durch seine Autorität wurden die Überlegungen LAMARCKS als nicht wichtig angesehen. ETIENNE GEOFFROY SAINT-HILAIRE (1772–1844) erkannte auf der Basis von – noch nicht so bezeichneten – Homologien gleichartige Grundbaupläne von Tiergruppen und verallgemeinerte dann zum Typus; evolutive Abwandlungen seien durch Umwelteinflüsse zustande gekommen. Seine z.T. romantischen Spekulationen machten es CUVIER im sogenannten Akademie-Streit leicht, SAINT-HILAIRE anzugreifen und die eigenen Ansichten durchzusetzen. GOETHE, der ja mit der Urpflanze auch einen Typus beschrieben hatte, neigte zunächst zu SAINT-HILAIRE und versuchte dann eine vermittelnde Stellung einzunehmen. Der Begriff Homologie für Bildungen (Organe) gleichen Bauplans geht auf den Paläontologen RICHARD OWEN (1804–1892) zurück, der einer der Hauptgegner DARWINS in Großbritannien war. LEOPOLD VON BUCH (1774–1853) erkannte als Anhänger LAMARCKS durch seine Untersuchungen auf Inseln (z.B. den Kanaren), dass neue Arten als Folge geographischer Isolation entstehen können. An LAMARCK orientierte sich auch JOHANN FRIEDRICH MECKEL (1781–1833) und später der Pflanzenanatom ALEXANDER BRAUN (1805–1877). Die Hypothese der Evolution wurde in jener Zeit vielfach diskutiert und auch von Gegnern DARWINS zur Grundlage von Überlegungen genommen, so z.B. auch von F. A. QUENSTEDT (1809–1889). CHARLES LYELL (1797–1875) hatte versucht, in seinem Lehrbuch *Principles of Geology* LAMARCK zu widerlegen und war zunächst Gegner einer Evolutionshypothese. Dem Lehrbuch verdankte DARWIN entscheidende Kenntnisse der Geologie und LYELL wurde später ein überzeugter Anhänger DARWINS. ROBERT CHAMBERS (1802–1871) veröffentlichte 1844 anonym eine „Natürliche Schöpfungsgeschichte“, in der Evolution mit Hinweisen auf Fossilien, Bauplantypen und die Embryologie vertreten wurde. DARWIN, WALLACE und SPENCER haben daraus Anregungen entnommen. Die Ähnlichkeit von Embryonen hatte schon KARL ERNST VON BAER (1792–1876) erkannt (ab 1834 in St. Petersburg tätig), sie aber nicht als Hinweis auf Evolution gedeutet.

## 1.2.2 Darwin und Darwinismus

Entscheidende Leistung von CHARLES DARWIN (1809–1882) und ALFRED RUSSEL WALLACE (1823–1913) war es, eine plausible und außerdem ohne umfangreiches Fachwissen ver-

ständige Erklärung der Ursachen von Evolution gegeben zu haben. Dadurch Begründung der heutigen biologischen Evolutionstheorie. DARWIN hatte durch seine Weltreise (1831–36) entscheidende Eindrücke für seine biologischen Konzepte erhalten und war danach von der Veränderlichkeit der Arten überzeugt. Schriften von TH.R. MALTHUS (1766–1839) führten ihn dann zum Selektionsprinzip. Das Wachstum einer Population erfolgt theoretisch exponentiell. Tatsächlich bleibt aber ihre Größe etwa konstant, weil Ressourcen begrenzt sind. Also gibt es einen Wettbewerb zwischen den Individuen um die Ressourcen. Der Züchter weiß, dass Individuen einer Population unterschiedlich sind und ein Großteil dieser Verschiedenartigkeit (Variabilität) erblich ist. Daraus zog DARWIN den Schluss, dass das unterschiedliche Überleben auf die Variabilität der Individuen zurückgeht: es gibt eine natürliche Auslese, die ebenso wie künstliche Auslese durch Züchter zu neuen Formen führt; in der Evolution entstehen so neue Arten. Publikation erfolgte im Werk „Origin of species“ im Jahr 1859. DARWIN sprach zunächst nur von Abstammung (Deszendenz), nicht von Evolution. Die von LAMARCK vertretene Ansicht einer Weitergabe (Vererbung) erworbener Eigenschaften schloss DARWIN nicht aus.

ALFRED R. WALLACE hatte in den Tropen Südamerikas und des pazifischen Raumes entscheidende Anregungen für das von ihm gleichzeitig gefundene Selektionsprinzip erhalten. Später fiel er bezüglich der Evolution des Menschen hinter die Ansichten DARWINS zurück, erkannte aber – ebenso wie WEISMANN – dass es keine Vererbung erworbener Eigenschaften gibt. WALLACE ist auch Schöpfer des Begriffs „Darwinismus“, verzichtete jedoch in seiner Beschreibung der Evolutionstheorie auf einige Teile der Lehre DARWINS.

DARWINS Propagandist in England war neben CH. LYELL vor allem THOMAS HENRY HUXLEY (1825–1895). Durch Übersetzung H. G. BRONNS (1800–1862), der zuvor Anhänger LAMARCKS gewesen war, wurde der „Ursprung der Arten“ rasch im deutschen Sprachraum bekannt. In USA verband der Botaniker ASA GRAY (1810–1888) DARWINS Theorie mit einer Naturtheologie und so mit dem teleologischen Prinzip. Der Zoologe AUGUST WEISMANN (1834–1914) widerlegte eine Vererbung erworbener Eigenschaften und erkannte Bedeutung der Rekombination. An der Durchsetzung der Evolutionstheorie im deutschen Sprachraum war ERNST HAECKEL (1834–1919) führend beteiligt. Er stellte erstmals Stammbäume für alle Organismengruppen auf. Sein „biogenetisches Grundgesetz“ legte die Beziehung zwischen Ontogenie und Phylogenie (diese Begriffe stammen von ihm) dar.

Der Nachweis der Evolution war bis weit ins erste Drittel des 20. Jahrhunderts ein dominierender Bereich bei Darstellung der Evolutionslehre. Beweise stammten aus der Vergleichenden Anatomie, der Systematik (Zwischenformen wie z.B. *Archaeopteryx*; Anstieg der Organisationshöhe im Verlauf des Phanerozoikums), der Biogeographie (Lebewesen isolierter Räume: Australien, fossile Säuger Südamerikas, Inselendemismus). Der britische Philosoph HERBERT SPENCER (1820–1903) verband DARWINS Selektionsprinzip mit eigenen Ansichten über sozialen Fortschritt in menschlichen Populationen. Diese Kombination wurde Grundlage des Sozialdarwinismus, der zunächst den Imperialismus und die Ausbeutung in Kolonien rechtfertigen sollte. Ein früher Vertreter in Deutschland war F. ROLLE (1827–1887). Verknüpfung sozialdarwinistischer Ansichten mit der von FRANCIS GALTON (1822–1911) propagierten Eugenik führte zur Lehre der „Rassenhygiene“, die sich besonders in Deutschland ausbreitete (erste Professur für dieses Gebiet 1923 in

München für F. LENZ), zu einer wesentlichen Grundlage der nationalsozialistischen Rassenideologie wurde und dieser einen wissenschaftlichen Anstrich geben sollte.

Eine Hypothese oder Theorie der Naturwissenschaft kann nie Grundlage einer Ideologie sein, weil man aus naturwissenschaftlichen Feststellungen (dem „Sein“) keine ethischen Folgerungen (das „Sollen“) ziehen kann: der Schluss vom Sein auf das Sollen ist der „naturalistische Fehlschluss“. Davon unberührt bleibt, dass ethische Prinzipien des Menschen häufig mit Hilfe der Soziobiologie erklärt werden können. Mit der Theorie DARWINS lassen sich weder soziale Unterschiede biologisch begründen, noch folgt daraus ein Recht des Stärkeren. Letzteres konnte nur aus einer falschen Interpretation der Begriffe „*survival of the fittest*“ (the fittest ist nicht der Stärkste, sondern derjenige mit höchster Fitness im Sinne der Theorie) und „*struggle for life*“ (struggle ist nicht Kampf, sondern Wettbewerb) gefolgert werden.

### 1.2.3 Evolution der Evolutionstheorie

Erst allmählich wurde nach 1900 (Zeitpunkt der Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln) die Genetik Basis der Evolutionslehre. HUGO DE VRIES (1848–1935), einer der Wiederentdecker der Regeln, nahm an, dass große Mutationsschritte entscheidend für den Evolutionsvorgang seien. Diese Hypothese der „Makroevolution“ durch Großmutationen später auch von dem Genetiker RICHARD GOLDSCHMIDT (1878–1958) und dem Paläontologen OTTO HEINRICH SCHINDEWOLF (1896–1971) vertreten.

Im Jahr 1908 hatten der Brite G. HARDY (1877–1947) und der Stuttgarter Arzt W. WEINBERG (1862–1937) unabhängig voneinander das Grundprinzip der Populationsgenetik gefunden. Da Evolution in Populationen erfolgt, wurde dieses Fachgebiet nach dem 1. Weltkrieg ausgehend von der Züchtungsforschung wichtige Basis der Evolutionsbiologie. Zu nennen hier insbesondere ERWIN BAUR (1875–1933), RONALD A. FISHER (1890–1962), SEWALL WRIGHT (1889–1988) und JOHN B. S. HALDANE (1892–1964). THEODOSIUS DOBZHANSKY (1900–1975) verknüpfte 1937 Genetik und Artbildung, vermittelt so zu der „neuen Synthese“ der Evolutionsbiologie, die dann auch verstärkt Paläontologie einbezog. Die (sprachlich wenig glückliche) Bezeichnung „synthetische Theorie“ geht zurück auf GEORGE GAYLORD SIMPSON (1902–1984); sie wurde auch gewählt, um weltanschaulicher Kritik durch Bezeichnung „Darwinismus“ zu entgehen.

Weitere wichtige Vertreter waren JULIAN HUXLEY (1887–1975), ERNST MAYR (1904–2005), G. LEDYARD STEBBINS (1906–2000); in der Sowjetunion IVAN SCHMALHAUSEN (1884–1963), in Deutschland früh der gebürtige Russe NIKOLAI TIMOFEEFF-RESSOVSKY (1900–1981), dann BERNHARD RENSCH (1900–1990) und WALTER ZIMMERMANN (1892–1980). Durch die Verbindung mit Genetik bzw. Populationsgenetik auch endgültig gezeigt, dass es keine Vererbung erworbener Eigenschaften („Lamarckismus“) gibt. Von ADOLF REMANE (1898–1976) Homologiekriterien klarer gefasst; der synthetischen Theorie stand er eher kritisch gegenüber.

Nachdem ab 1960 die Theorie der Plattentektonik, aufbauend auf der Lehre der Kontinentalverschiebung von A. WEGENER (1880–1930) entstanden war, erhielt die Paläogeographie eine sichere Basis und wurde zu wichtiger Grundlage der Paläontologie, Paläoökologie und Evolutionsforschung. Mit Entwicklung der Molekularbiologie in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts wurde diese auch für Evolutionslehre zur Grundlagendisziplin.

Damit erwiesen sich Ansichten des Vitalismus (DRIESCH, BERGSON, KOESTLER, GRASSÉ) als überflüssig. Überlegungen in den 60er Jahren zur Nutzung molekulargenetischer Daten für die Evolutionsforschung stammen von LINUS PAULING (1901–1994), EMILE ZUCKERKANDL (geb. 1922), ALLAN WILSON (1934–1991) und FRANCISCO AYALA (geb. 1934). Mittlerweile daraus umfangreiches Forschungsgebiet entstanden. Verknüpfung molekularer Evolutionsforschung mit Überlegungen der Biophysik führte zur Theorie der Selbstorganisation der Materie (M. EIGEN, geb. 1927). Überlegungen und Experimente zur chemischen Evolution und Entstehung des Lebens gehen zurück auf A. OPARIN (1894–1980), ST. MILLER (geb. 1930), H. C. UREY (1893–1981), S. W. FOX (1912–1998), H. KUHN (geb. 1919), L. ORGEL (geb. 1927), G. WÄCHTERSCHÄUSER (geb. 1938).

Aspekte des Sozialverhaltens evolutionsbiologisch untersucht von WILLIAM D. HAMILTON (1936–2000), der 1964 Theorie der „inklusive Fitness“ schuf. Aus solchen Untersuchungen erwuchs die 1975 von EDWARD O. WILSON (geb. 1929) begründete Soziobiologie. Ihre Verbindung mit Spieltheorie, Systemtheorie und molekularbiologischen Betrachtungen verdankt man JOHN MAYNARD SMITH (1920–2004), der z.B. Modell der evolutionsstabilen Strategie schuf. Anwendungen der Systemtheorie auf Evolutionsbiologie weiterhin durch R. RIEDL (1925–2005), ST. A. KAUFFMAN (geb. 1939) und dem Biomathematiker K. SIGMUND (geb. 1945). Anwendungen der Evolutionsprinzipien erfolgen in der Technik (I. RECHENBERG, geb. 1934) und der Biotechnologie.

In die auf DARWIN zurückgehende Theorie wurden immer wieder neue Gesichtspunkte aufgenommen, die zu ihrer Erweiterung geführt haben. Manche der Überlegungen zunächst oft als Widerspruch zur bestehenden Evolutionstheorie gesehen. So z.B. Gendrift als Evolutionsfaktor schon um 1930 diskutiert, aber erst nach 1950 endgültig in Evolutionstheorie aufgenommen. – Auf Grundlage der molekularen Daten kam M. KIMURA (1924–1996) 1968 zur Theorie der neutralen Mutationen. Die Theorie des unterbrochenen Gleichgewichts (Punktualismus) geht auf STEPHEN JAY GOULD (1941–2002) und NILES ELDRIDGE (geb. 1943) zurück.

Strenge Argumentation bei der Ermittlung phylogenetischer Beziehungen führte WILLI HENNIG (1913–1976) zur konsequent-phylogenetischen Systematik oder Cladistik. Die molekulare Evolutionsforschung bedient sich einer gleichartigen Darstellung von Evolutionszusammenhängen in Stammbäumen.

Heutige Evolutionsbiologie ist Synthese aus Ergebnissen aller Teilgebiete der Biologie und befruchtet ihrerseits Forschungen in allen Teilgebieten.

## 1.2.4 Kreationismus

Aus Kreisen eines fundamentalistisch verstandenen Christentums und der Zeugen Jehovas stammen die verschiedenen und heterogenen Formen des Kreationismus, deren Vertreter behaupten, die Evolution widerlegen zu können. Neuerdings treten sie z.T. mit der Variante des „*intelligent design*“ auf: Lebewesen seien so kompliziert und so zweckmäßig gebaut, dass die bekannten Evolutionsfaktoren zu ihrer Erklärung nicht ausreichen. Es handelt sich dabei um eine „postmoderne Physikotheologie“. Im 17./18. Jh. wurde in der Physikotheologie aus der „Zweckmäßigkeit“ der Natur auf die letzte Ursache der Natur, den Schöpfer, geschlossen. Bereits KANT hat diesen physikotheologischen Gottesbeweis widerlegt.

Den Ansichten des Kreationismus ist auf drei Ebenen zu widersprechen (zu weiteren Einzelheiten vgl. MAHNER 1986, JESSBERGER 1990, ELDREDGE 2000, KOTTHAUS 2003, KUTSCHERA 2004):

- *fachwissenschaftlich*: „Zweckmäßigkeit“ der Lebewesen gibt es als Angepasstheit; es gibt aber viele gravierende Unzweckmäßigkeiten, die nur durch Evolution eine Erklärung finden: z.B. Rhesus-Unverträglichkeit, Überkreuzung von Atemweg und Speiseweg bei den Landwirbeltieren, inverses Auge und ebenso Urogenitalsystem der Wirbeltiere (z.B. Vereinigung von Harn- und Samenleiter im männlichen Geschlecht). Ein Ingenieur dürfte solche Konstruktionen nicht vorlegen!
- *theologisch*: Der biblische Schöpfungsbericht besteht aus zwei nicht identischen Darstellungen (Genesis 1 und Genesis 2, 4 ff). Welche Darstellung ist die gültige? – Die Schöpfungsberichte sind in der Form verfasst, die dem Weltbild vorderasiatischer Kulturen vor über 2500 Jahren entsprach und haben nicht die Funktion eines naturwissenschaftlichen Modells, sondern eines gleichnishaften Glaubenszeugnisses. Dass der Glaube an einen Schöpfergott mit Evolution und Evolutionstheorie vereinbar ist, haben namhafte Theologen verschiedentlich dargestellt und wurde auch von Papst JOHANNES PAUL II bestätigt. Unter den protestantischen Theologen sei K. BARTH angeführt, der darüber hinaus feststellte, dass „der Heilige Geist ein naher Verwandter des gesunden Menschenverstandes“ sei. Der Paläontologe ERBEN hat den Kreationismus als „fundamentalistische Amateurtheologie“ charakterisiert. Der Kreationismus würdigt den Glauben zur Ideologie herab.
- *wissenschaftstheoretisch*: Kreationismus erkennt die methodischen Grundprinzipien der Naturwissenschaften nicht an und bedient sich unwissenschaftlicher Strategien. Er kann daher keine wissenschaftlichen Hypothesen liefern, so wenig wie ein Schachspieler, der die Regeln nicht anerkennt, an einem Schachspiel teilnehmen kann. Aus einer Hypothese der Schöpfung im Sinne des Kreationismus ist keine falsifizierbare Aussage abzuleiten, daher ist diese Ansicht wissenschaftlich leer. Eine Aussage, dass die Evolutionstheorie etwas nicht erklären könne, ist doppeldeutig: entweder sie meint, dass derzeit keine Erklärung existiert oder aber, dass es unmöglich sei, eine Erklärung zu finden. Letzteres widerspricht der Logik: man kann nicht aus Fehlen einer Erklärung auf deren Unmöglichkeit schließen. Erklärungs- und Voraussagewert kreationistischer Ansichten ist viel geringer als jener der Evolutionsbiologie. Daher wäre Evolutionsbiologie auch dann überlegen, wenn Kreationismus eine wissenschaftliche Hypothese wäre.

Jeder hat das Recht zu glauben, was ihm richtig erscheint, aber es ist klar zu trennen zwischen Glauben und Wissen. Es „muß die Toleranz ihre Grenze dort finden, wo auf eine mehr listige als redliche Weise die creationistische Ideologie dem Biologielehrer und dem Schüler als Schulbuch (R. JUNKER u. S. SCHERER) angedient wird“, so H. K. ERBEN. Auf weitere solche Fälle hat KUTSCHERA verschiedentlich aufmerksam gemacht.

## 2 Evolutionstheorie

### 2.1 Grundlagen

Information für den Bau der Organismen ist in den Genen enthalten, daher Genetik wichtige Grundlagendisziplin für Evolutionsbiologie. Gesamtheit der Erbanlagen eines Organismus bilden seinen Idiotypus. Die meisten Gene sind im Zellkern lokalisiert und bilden den **Genotypus**; außerdem enthalten Mitochondrien und Plastiden Gene. Wegen deren geringem Anteil an genetischer Information wird häufig Bezeichnung Genotypus für die Gesamtheit aller Gene verwendet. Davon zu unterscheiden: Genom, bezieht sich auf gesamte DNA des Organismus. Die Erscheinungsform des Organismus ist dessen **Phänotypus**. Phänotypus ist beeinflusst durch Einwirkungen der Umwelt; sie können über Signalketten Gene aktivieren bzw. inaktivieren. Signalketten sind ihrerseits genetisch festgelegt, bilden komplexes Signalnetz, in dem die verschiedenen Umwelteinflüsse verrechnet werden. Gene fortlaufend durch Mutationen verändert; die so entstandenen Alternativen nennt man **Allele** des Gens.

Evolution geht stets von der **Population** aus. Population im engeren Sinn ist die Gesamtheit der Individuen einer Art in einem bestimmten Gebiet. Diese Individuen bilden eine reale Fortpflanzungsgemeinschaft; sie pflanzen sich mit viel höherer Wahrscheinlichkeit untereinander fort als mit Individuen anderer Populationen derselben Art. Im weiteren Sinn ist Population definiert als Gesamtheit aller Individuen, die sich untereinander fortpflanzen können und durch Fortpflanzungsschranken von anderen Populationen getrennt sind. Diese Individuen bilden also eine potentielle Fortpflanzungsgemeinschaft. Lebensraum einer Population ist topographisch fassbar als Areal. Liegen einzelne Teilareale vor, so sind deren Teilpopulationen (Deme) durch Teil-Isolation voneinander getrennt; die Gesamtpopulation wird dann auch als **Metapopulation** bezeichnet.

Da Evolution in Populationen abläuft, muss man zu ihrer genetischen Beschreibung alle Allele aller Individuen einer Population zusammenfassen. Sie bilden den **Genpool** der Population. Genpool umfasst also den gesamten Allelenbestand der Population. Zur Beschreibung des Genpools sind anzugeben:

- Zahl und Häufigkeit (Frequenz) aller Allele jedes Gens
- nicht zufällige Kombinationen dieser Allele.

Bei Daten über eine Population außerdem anzugeben, ob sie sich auf Gesamtpopulation der Art oder eine Teilpopulation beziehen. Allelenhäufigkeiten können in Teilpopulationen erheblich von jener der Gesamtpopulation abweichen.

Bei den Individuen einer Population sind viele Merkmale etwas unterschiedlich ausgeprägt: Variation der Merkmale. Variabilität kann sein:

- modifikatorisch: durch Umwelt hervorgerufen
- genetisch: durch unterschiedliche Allele hervorgerufen

Modifikatorische Anpassung nur möglich im genetisch vorgegebenen Rahmen, der Reaktionsnorm. Genetisch festgelegte Reaktionsnorm wird an Nachkommen weitergegeben. Modifikabilität wichtig für Gesamtvariabilität; ihr Ausmaß ist um so wichtiger für Erhalt einer Population, je stärker Umweltbedingungen schwanken.

Durch geschlechtliche Fortpflanzung werden vorhandene Allele bei Meiose fortlaufend neu kombiniert, so dass neue unterschiedliche Genotypen und Phänotypen entstehen (genetische Rekombination). Zusätzliche Rekombinationen erfolgen durch Crossover-Vorgänge. Population ist also variabel auch ohne Veränderung der Zahl der Allele: dies ist ein Vorteil der geschlechtlichen Fortpflanzung.

Viele Merkmale des Phänotypus werden durch zahlreiche Gene gemeinsam festgelegt: polygene Merkmale; gelegentlich dadurch kontinuierliche Merkmalsvariabilität. Gene können dabei in unterschiedlicher Weise zusammenwirken. Auch manche Merkmale, bei denen alternative Ausbildung vorliegt, zeigen polygene Festlegung.

Normalerweise besitzen alle Zellen eines Organismus gleiche genetische Information. Bei Vielzellern in verschiedenen Zelltypen z.T. unterschiedliche Gene aktiv. Es besteht hierarchische Kontrolle während der Ontogenese bezüglich der Möglichkeit der Exprimierung von Genen (vgl. 4.4.8). Auch Umwelt kann darauf Einfluss nehmen (epigenetische Effekte). Ein bestimmter Genotyp kann daher zu unterschiedlichen Phänotypen führen.

Für Evolution von Bedeutung, dass Genom (der Eukaryoten) riesige Menge von DNA ohne genetische Information besitzt (Introns der Gene, Spacer, Pseudogene, hoch- und mittelrepetitive DNA).

In einer idealen Population bleiben prozentuale Häufigkeiten der Allele im Genpool über die Generationenfolge hinweg unverändert (Grundregel der Populationsgenetik). Jede Veränderung des Genpools ist Evolution.

Veränderungen der Gene (aber auch der DNA ohne Genfunktion) nennt man **Mutationen**; sie bilden die Grundlage der Evolution, erhöhen genetische Variabilität durch Vermehrung der Zahl der Allele. Durch **genetische Rekombination** werden Mutationen im Genpool fortlaufend neu verteilt. Damit Evolution stattfindet, müssen weitere Faktoren wirksam werden. Entscheidend ist vielfach ein unterschiedlicher Fortpflanzungserfolg, der Allelenhäufigkeit in der folgenden Generation verändert.

Beispiel für unterschiedlichen Fortpflanzungserfolg: Untersuchung an einer Sperberpopulation in Südschottland ergab:

72% der weiblichen Tiere starben vor erster Brut

bei 4,5% Brut erfolglos

bei 23,5% erfolgreiche Brut mit unterschiedlicher Nachkommenzahl

Besteht keine Beziehung zwischen erblicher Variabilität eines Merkmals und reproduktivem Erfolg, so fluktuiert dieses Merkmal frei und damit auch die ihm zugrundeliegenden Gene: neutrale Evolution. Wenn Beziehung vorhanden, so ist Veränderung Ergebnis der natürlichen **Selektion**. Veränderung verläuft in Richtung auf bessere Anpasstheit an die Umwelt: adaptive Evolution. Vor allem in kleinen Populationen können sich Allelenhäufigkeiten infolge von Zufallseignissen verändern. Dem trägt man Rechnung durch Einführung des Faktors **Gendrift** (richtiger: **Allelendrift**). Veränderungen von Allelenhäufigkeiten kommen außerdem durch Unterbrechung und Wiederherstellung der Verbindung unterschiedlicher Teilpopulationen zustande; es kommt so zum **Genfluss**.

Neue Arten entstehen durch Auftrennung von Genpools (**genetische Separation**); bei der Betrachtung von Populationen spricht man dann von deren Isolation. **Reproduktive Isolation** ist für Artbildung entscheidend. Isolation der Populationen kann der Trennung der Genpools vorausgehen (häufiger Fall) oder Folge davon sein.

## 2.2 Artbegriff

Begriff „Art“ (= **Spezies**) ist für Biologie grundlegend. Begriff „Art“ bezieht sich stets auf eine Population. Ein Individuum gehört zu einer Art, ist aber keine Art.

Anerkannt wird eine Art erst bei Vorliegen einer eindeutigen Beschreibung (Art-Diagnose), die insbesondere auch Merkmalsunterschiede zu ähnlich gestalteten Arten angibt. Für die Namensgebung sind Nomenklaturregeln festgelegt (Gebiet der **Taxonomie**). Merkmale können alle Eigenschaften eines Lebewesens sein, die an ihm „bemerk“ und objektiv beschrieben werden können.

Andere systematische Einheiten werden ebenfalls durch Diagnosen festgelegt. Jede auf diese Weise definierte Einheit, die von anderen unterscheidbar ist, bildet ein **Taxon**. (In der Botanik werden Taxa, v.a. innerhalb einer Familie, oft „Sippe“ genannt.) Es gibt unterschiedliche Artbegriffe; für Evolutionsbiologie und Paläontologie ist es wichtig, diese auseinanderzuhalten. Schon DARWIN stellte fest, dass keine Artdefinition alle Naturforscher überzeugt habe, aber jeder Biologe ungefähr wisse, was er meint, wenn er von einer Art spricht. Da Artgrenzen oft unscharf, sollte man sich nicht auf einen einzigen Artbegriff festlegen.

**1. Typologischer oder morphologischer Artbegriff** (Morphospezies): ergibt sich unmittelbar aus der Naturbeobachtung: Zu einer Art gehören alle Individuen, die in ihren wesentlichen Merkmalen untereinander und mit ihren Nachkommen übereinstimmen.

Merkmale: vor allem solche der Gestalt (Morphologie), der Anatomie, bei Tieren auch des Verhaltens. Bezug auf „wesentliche“ Merkmale führt zu gewisser Willkür bei Bewertung. Infolge Variabilität von Merkmalen zwischen den Individuen wird „morphologischer Mittelwert“ für Typus angegeben. Variabilität eines bestimmten Merkmals kann bei verschiedenen Arten unterschiedlich sein.

Fehler können eintreten, wenn große Gestaltsunterschiede zwischen den Geschlechtern (z.B. *Bonellia viridis*: Weibchen bis über 1 m lang, Männchen nur wenige mm groß; fossil: verschiedene Gattungen der *Ammonoidea*) oder bei Saisondimorphismus (z.B. Schmetterling Landkärtchen bildet braune Frühjahrsform, schwarzgefleckte Sommerform) oder bei sehr unterschiedlich gestalteten Generationen im Falle eines Generationswechsels (z.B. Braunalge *Cutleria*, deren Sporophyt zunächst als *Aglaozonia* beschrieben). Probleme entstehen ferner bei Geschwisterarten, d.h. gestaltsidentischen Arten, die durch eine Fortpflanzungsschranke getrennt sind: Bei *Drosophila pseudoobscura* und *D. persimilis* sind die Weibchen nicht unterscheidbar; bei *Paramaecium aurelia* gibt es mindestens 14 nicht unterscheidbare, aber genetisch isolierte Geschwisterarten (paarungsfähige Zellen erkennen sich gegenseitig nicht, dadurch ist genetische Separation gegeben).

**2. Ökologischer Artbegriff:** Art wird definiert durch die ökologische Nische, die sie bildet. Nische ist Ausdruck der Umweltbeziehungen auf der Grundlage der genetisch festgelegten Reaktionsnorm (vgl. 2.5.8.1). Problem: Nische hier gedanklich vorgegeben. Nische wird aber in Ökologie erst durch Ansprüche des Inhabers definiert. – Ökologischer Artbegriff bei Gruppen mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung relevant.

**3. Populationsgenetischer Artbegriff** (Biospezies, *biological species concept*, BSC): Art definiert als potentielle Fortpflanzungsgemeinschaft (eine reale oder potentielle Fort-

pflanzungsgemeinschaft bildende Gruppe von Populationen), die ihre genetische Stabilität aufrechterhält, weil keine (oder nur sehr wenige) Gene mit Individuen anderer Fortpflanzungsgemeinschaften ausgetauscht werden, da reproduktive Isolation vorliegt (vgl. 2.6.2.1), in der Regel als Folge genetischer Separation. Der potentiellen Fortpflanzungsgemeinschaft entspricht ein potentieller gemeinsamer Genpool. „Alles, was sich schart und paart, gehört zu einer Art.“ Zugehörigkeit zu einer Art kann bei normaler geschlechtlicher Fortpflanzung im Kreuzungsexperiment geprüft werden. Dann ist Art eine taxonomische Kategorie, deren Grenzen zu anderen gleichrangigen Taxa objektiv festgestellt werden kann. Probleme entstehen bei parthenogenetischer Fortpflanzung (z.B. viele Rädertierchen = *Rotatoria*; Löwenzahn *Taraxacum*), bei ausschließlich asexueller Vermehrung (z.B. viele Euglenen, Amöben sowie alle Prokaryoten) sowie im Falle ausgeprägter Artbastardierung (z.B. bei verschiedenen Gattungen von Samenpflanzen). Bei parthenogenetischer und asexueller Vermehrung müsste eigentlich jeder Klon (bei Bakterien jeder Stamm) eine Art bilden: wäre aus praktischen Gründen nicht sinnvoll. Da es Merkmals-Cluster gibt, werden deren Träger (bei Eukaryoten) als „Art“ angesehen (z.B. „Kleinarten“ von *Taraxacum*). Auch kann man auf den ökologischen Artbegriff ausweichen: Taxa, die gleiche ökologische Nische bilden, gehören zu einer Art. So wird oft auch bei Prokaryoten vorgegangen. Bei Prokaryoten entstehen durch Bakterien-Konjugation genetische Mosaik; Genpool-Begriff ist nicht anwendbar. Prokaryoten daher ohne echte Arten! „*Escherichia coli*“ ist Name eines Taxons, aber nicht einer biologisch definierten Art.

Ausmaß phänotypischer Unterschiede ist für Biospezies kein Artkriterium (entscheidend ist Kreuzungsbarriere): wenige Mutationen können große Unterschiede hervorrufen, z.B. Korbblütler ohne Strahlblüten; Blüten ohne Kronblätter; veränderte Symmetrie. Auch Unterschiede in DNA (DNA-Distanz) nicht als Basis geeignet; z.B. sind Buntbarsch (Cichliden)-Arten ostafrikanischer Seen genetisch homogener als menschliche Populationen. Versuch einer Kombination von morphologischem und populationsgenetischem Artbegriff (BSC) ist Artbegriff des „genetischen Clusters“: Art definiert als morphologisch oder genetisch unterscheidbare Gruppe von Individuen (Cluster), die mit anderen Clustern keine oder sehr wenige Zwischenformen bildet. Problem: „Cluster“ ungenau definiert.

4. *Evolutiver Artbegriff*: Art definiert durch ihre (evolutive) Isolation von anderen Arten. Art ist Endglied einer Abstammungslinie, die sich getrennt von anderen entwickelt hat und sich durch eigene evolutive Tendenzen diagnostisch von diesen unterscheidet. Zur Charakterisierung können morphologische, ökologische und genetische Faktoren herangezogen werden. Für rezente Arten fällt evolutiver Artbegriff mit dem populationsgenetischen (BSC) fast zusammen. Evolutiver Artbegriff vermeidet aber Problem der räumlich getrennten (allopatrischen) Taxa, zwischen denen keine Kreuzungsbarriere besteht (z.B. Platanen oder nordamerikanische Spechte *Colaptes auratus* und *C. cafer*; vgl. 2.6.2).

5. *Phylogenetischer Artbegriff* (*phylogenetic species concept, character based*). Bei rezenten Formen: Art als der kleinste feststellbare Cluster von Organismen mit gemeinsamen spezifischen (abgeleiteten = apomorphen) Merkmalen neben anderen Merkmalen, die von Vorfahren stammen. Problem: wieviele gemeinsame abgeleitete Merkmale (Synapomorphien) sind zur Festlegung einer Art erforderlich? – In der molekularen Evoluti-

onsforschung dienen Nucleotidsequenzen von Genen als spezifische Merkmale. In der Stammesgeschichte wird der Zeitraum von einer Arttaufspaltung bis zur nächsten jeweils einer Art zugeordnet. Diese „verschwindet“ mit der nachfolgenden Arttaufspaltung, da durch diese zwei neue Arten entstanden sind.

Paläontologie: geht zumeist vom typologischen Artbegriff aus, der auf die am Fossil erhaltenen Merkmale bezogen wird. Ausgeschlossen ist der strikt populationsgenetische Artbegriff, da Kreuzungsexperimente nicht möglich sind. Wenn nur Reste weniger Individuen vorliegen, wird Typus durch diese festgelegt: dieser nomenklatorische Typus muss nicht mit morphologischem Typus der Art übereinstimmen!

Arten können in geographische oder ökologische Unterarten bzw. Rassen gegliedert sein (Diskontinuitäten unterhalb der Ebene Art).

Evolutive Veränderungen bis zur Ebene der Art werden als **infraspezifische** (oder: intraspezifische) Evolution („Mikroevolution“) bezeichnet; solche oberhalb der Art als **transspezifische** Evolution („Makroevolution“). Trennung aber willkürlich, da gleiche Gesetzmäßigkeiten wirksam sind.

Problem: Weshalb gibt es überhaupt Arten und bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung in der Regel diskrete Cluster? Alle Antworten auf diese Frage sind unbefriedigend:

- DOBZHANSKY: Existenz von Arten als Tatsache hinzunehmen, hinterfragen nicht möglich.
- Arten diskrete stabile Zustände, entstanden durch die Eigenschaften der Selbstorganisation biologischer Vorgänge. Kann aber nicht weiter begründet werden!
- Arten stabile Einheiten, weil sie diskrete ökologische Nischen bilden, denen das Kosten/Nutzen-Prinzip zugrundeliegt.
- Arten stabile Einheiten, weil reproduktive Isolation notwendige Folge der evolutionen Diversität ist.

Die beiden letztgenannten Antworten ergänzen sich, da reproduktive Isolation in Zusammenhang mit Nischenbildung steht.

## 2.3 Grundlagen der Populationsgenetik

Einzelner Genotypus existiert nur so lange, wie Individuum lebt. Für Populationen viel wichtiger ist daher Häufigkeit der einzelnen Allele in der Population. Man geht aus von einer Population mit konstanten Allelhäufigkeiten (Allelenfrequenzen) und beschränkt sich im Modell zunächst auf ein Gen mit dem dominanten Allel A und dem rezessiven Allel a. Dann muss  $A + a = 100\% (= 1)$  sein. Bezeichnet man Häufigkeit (Allelenfrequenz) von A mit p und Häufigkeit von a mit q, dann ist  $p + q = 1$  (100%). Die Individuen der Population können sich beliebig miteinander paaren. Die Häufigkeit des Genotyps AA beträgt deshalb  $p \cdot p = p^2$ , die Häufigkeit des Genotyps Aa ist  $p \cdot q + q \cdot p = 2pq$  und die Häufigkeit des Genotyps aa ist  $q \cdot q = q^2$ , ferner ist  $p^2 + 2pq + q^2 = 1$ . In jeder Folgegeneration treten wieder p Allele A und q Allele a auf, d.h. das Verhältnis  $p : q$  bleibt über Generationen hinweg konstant (HARDY-WEINBERG-Gleichgewicht). Dieser Sachverhalt wurde 1908 von dem englischen Mathematiker HARDY und unabhängig davon von dem Stuttgarter Arzt WEINBERG erkannt. Man bezeichnet die Formel  $p + q = 1$  bzw.

$p^2 + 2pq + q^2 = 1$  auch als HARDY-WEINBERG-Formel. Gilt streng genommen für keine reale Population! Jede Veränderung von Allelenfrequenzen ist eine Veränderung des Genpools und somit ein Evolutionsvorgang. Bedingungen für die Erhaltung des HARDY-WEINBERG-Gleichgewichts sind:

1. Es dürfen in der Population keine Mutationen auftreten.
2. Keine der möglichen Allelenkombination darf Vorteile gegenüber den anderen Kombinationen und damit größere Überlebenschancen bzw. mehr Nachkommen haben.
3. Es dürfen in die Population keine Individuen zuwandern oder aus ihr auswandern.
4. Die Population muss so groß sein, dass der zufällige Tod eines Allelenträgers das Verhältnis  $p : q$  nicht nennenswert ändert (was bei kleinen Populationen der Fall wäre).
5. Wahrscheinlichkeit für die Paarung beliebiger Partner muss gleich groß sein.

Für mehr als 2 Allele eines Gens (bei multipler Allelie) gibt es ein erweitertes HARDY-WEINBERG-Gesetz. Aus dem HARDY-WEINBERG-Gesetz folgt, dass die Verteilung eines Allels auf Homozygote und Heterozygote von der Häufigkeit des Allels abhängt. Je seltener ein Allel, desto größer ist der prozentuale Anteil dieses Allels in Heterozygoten. Das HARDY-WEINBERG-Gesetz zeigt ferner, dass eine fortgesetzte Rekombination von Genen (durch Meiose) allein nicht zu einer andauernden Evolution führt.

Treffen die genannten Voraussetzungen für die Gültigkeit des HARDY-WEINBERG-Gesetzes nicht zu, so findet Evolution statt. Außer bei Fall 5 ist die Aufhebung nur einer der genannten Bedingungen dafür ausreichend.

Fall 5, Unterbleiben der Zufallspaarung: liegt vor z.B. bei Pflanzen, die sich selbst bestäuben oder bei Tieren mit festsitzender Lebensweise, bei denen Verwandtenkreuzungen die Regel sind (**Inzucht**). Bei ausschließlicher Selbstbestäubung von Pflanzen, wie sie der Züchter anwendet, liegt 100%ige Inzucht vor. Sie liefert nach wenigen Generationen fast ausschließlich Homozygote. Dabei wird aber die Genfrequenz ( $p$ - und  $q$ -Wert) nicht verändert. Liegt nur partielle Inzucht vor, so ist Abnahme der Heterozygoten weniger stark. Findet man in einer natürlichen Population weniger Heterozygote als dem HARDY-WEINBERG-Gleichgewicht entspricht, so deutet dies auf partielle Inzucht (oder auf einen Evolutionsvorgang) hin.

Durch Zunahme der Homozygoten werden auch seltene rezessive Allele häufiger exprimiert; sind diese von Nachteil, so hat Inzucht nachteilige Auswirkungen.

Wenn ein Merkmal durch mehrere Gene gemeinsam bestimmt ist (Polygenie), liegt **Multilocus-System** vor. Loci können gekoppelt (auf einem Chromosom) oder auf mehreren Chromosomen verteilt vorliegen. Populationsgenetik ermittelt dann statt Allelenfrequenzen die Haplotyp-Frequenzen (vgl. 2.5.6, besser wäre auch hier Haplotyp-Häufigkeit). Ein Haplotyp ist Kombination mehrerer, in der Regel nahe beieinander gelegener Allele im haploiden Genom. Zeigt ein Merkmal kontinuierliche Variabilität, so sind zahlreiche Gene dafür verantwortlich (z.B. Körpergröße des Menschen). Zugehörige Genloci werden bezeichnet als *quantitative trait loci* (QTL, vgl. 2.5.6).

Im Rahmen normaler sexueller Fortpflanzung wird Zufallsverteilung der Allele durch genetische Rekombination sichergestellt. Diese verändert Allelenfrequenzen nicht; ist daher streng genommen kein eigenständiger Evolutionsfaktor. Sie erhöht jedoch genetische Variabilität und damit Wirksamkeit anderer Faktoren und wird deshalb hier unter den Evolutionsfaktoren abgehandelt.

## 2.4 Evolutionsfaktoren

Die Evolutionsfaktoren, die sich aus der Aufhebung der genannten Bedingungen für das HARDY-WEINBERG-Gesetz ergeben, sind:

1. Mutation
2. Selektion
3. Genfluss = Allelenfluss
4. Gendrift = Allelendrift

Vorgänge 1–3 erfolgen in einer Population mit bestimmter Geschwindigkeit, die beobachtet bzw. gemessen werden kann; daraus resultierende Veränderungen daher näherungsweise berechenbar. Hingegen Vorgang 4 (Gendrift) nicht vorhersehbar; trägt Zufallsereignissen Rechnung.

Bei Anwendung populationsbiologischer Berechnungen auf reale Populationen sind häufig Selektion und Genfluss nicht hinreichend genau messbar. Daraus ergeben sich unterschiedliche Auffassungen über die Wirksamkeit der Gendrift.

### 2.4.1 Mutationen

Mutationen sind erbliche Veränderung des Genotypus und häufig an Veränderung eines Merkmals zu erkennen. Der Merkmalsveränderung liegen bleibende Veränderungen der DNA (eines Gens oder mehrere Gene) zugrunde. Nur Mutationen liefern „Neues“. Veränderungen der DNA in nichtcodierenden Bereichen bezeichnet man als extragenische Mutationen; sind in der Regel nur molekularbiologisch nachweisbar (vgl. 3.3.4). Da ein Gen unterschiedlich mutieren kann, gibt es in der Regel viele Allele eines Gens in der Population (multiple Allele); jeder diploide Organismus besitzt zwei Allele jedes Gens. Rezessive mutierte Allele bleiben maskiert; machen sich im Mittel erst nach langer Zeit bemerkbar (wenn sich zwei Heterozygote paaren). Durch eine Mutation veränderter Organismus heißt **Mutante**.

Formen der Mutationen: Nach Auswirkungen von Mutationen im Genom unterscheidet man:

– **Genmutationen:** Veränderungen in einem Gen; betreffen einzelne Nucleotide (Punktmutationen) oder kurze Sequenzen innerhalb des Gens. Punktmutationen führen oft zur Änderung einer Aminosäure in dem Protein, das durch dieses Gen festgelegt ist (Aminosäure-Substitution). Durch Verlust (oder Hinzufügung) von ein oder zwei Nucleotiden wird das Leseraster verschoben (*frame shift*), dadurch Aminosäureabfolge völlig verändert.

– **Chromosomenmutationen:** Veränderungen der Genanordnung im Chromosom. Größere Strukturveränderungen im Chromosom oft mikroskopisch erkennbar. Man unterscheidet: Deletionen (Stückverlust), Duplikationen (Verdopplung), Inversionen (Stück in Orientierung umgedreht) und Translokationen (Stück an andere Stelle verschoben). Duplikationen von Genen oder ganzen Gengruppen vermehren die DNA-Menge; es entstehen „Genfamilien“: gelten als wichtiges „Rohmaterial“ für Evolution.

– **Genommutationen:** Veränderung der Zahl der Chromosomen bzw. der ganzen Chromosomensätze. Veränderung der Zahl einzelner Chromosomen führt zu Aneuploidie, Vermehrung der Chromosomensätze zur Polyploidie.

Von großer Bedeutung ferner

- **Transposition:** Transposable Elemente (Transposons, „springende Gene“) sind DNA-Sequenzen, die ihre Position im Genom ändern können, kommen in allen Pro- und Eukaryoten vor. Transposition bei Bakterien: ca.  $10^{-4}$  bis  $10^{-5}$  Vorgänge je Generation. Infolge großer Zahl von Vermehrungsvorgängen relevant. Einbauorte in der Regel zufällig; Einbau eines Transposons in ein Strukturgen inaktiviert dieses. Bei Einbau am Integrationsort werden kurze DNA-Abschnitte verdoppelt. Verlässt Transposon diesen Ort wieder, so bleibt daher in der Regel Genmutation bestehen. Durch Einbau in regulatorische Bereiche können Transposons Expression von Genen verändern. Transposons sind also „Mutagene“. Bei *Drosophila* wahrscheinlich über 50% der Mutationen durch Transposition (vgl. 3.2.6.2).

Genetische Variabilität in der Population vor allem durch

- multiple Allelie
- unvollständige Dominanz und Kodominanz
- Epistasie: ein Gen beeinflusst phänotypische Auswirkung eines anderen
- Unterschiede in Transposition

Großer nicht-codierender DNA-Anteil bei Eukaryoten führt dazu, dass genetische Veränderungen in diesem ohne Auswirkungen. Dadurch bei verschiedenen Individuen einer Population stets geringe Unterschiede in diesen Sequenzen. Nachweisbar durch Spaltung der DNA mit verschiedenen Restriktionsenzymen und Untersuchung der Längen der Teilstücke (veränderte Nucleotidsequenz führt bei mindestens einem Restriktionsenzym zu einer zusätzlichen Schnittstelle oder beseitigt eine solche): Restriktionsfragmentlängen-Polymorphismus (RFLP; vgl. 4.3.6.3).

Bei vielzelligen Tieren (Metazoen) werden nur solche Mutationen vererbt, die in der **Keimbahn** auftreten, d.h. in der Zell-Linie, die zu Geschlechtszellen führt. Mutationen in Körperzellen können nur Lebensfähigkeit des Individuums beeinflussen. Bei Pflanzen (und weiteren Organismen) gibt es keine Keimbahn, Mutationsrate dann auch von Lebensdauer abhängig, da sie in Apikalmeristemen, die Fortpflanzungszellen liefern, allmählich zunehmen. Generationsdauer bei Organismen ohne Keimbahn für Evolutionsprozess von Bedeutung.

**Mutationsraten:** Mutationen sind Zufallsereignisse; jedoch kann für Populationen Wahrscheinlichkeit angegeben werden. Bei Eukaryoten je Nucleotidpaar und Replikationsvorgang im Mittel 1 Nucleotid auf  $10^9$  Nucleotide falsch eingebaut (Fehlerrate von  $10^{-9}$ ). Mensch hat  $3,5 \cdot 10^9$  Basenpaare, daher im Mittel bei jeder DNA-Replikation 3,5 Fehler. Da Großteil der DNA von Eukaryoten ohne Information, entspricht dieser Wert nicht der auf Gene bezogenen Mutationsrate. Mutationen in nicht-informationstragender DNA sind häufig neutral; erkennbar nur durch DNA-Untersuchung (vgl. 3.2.6. und 3.4.2).

Mutationsraten bei Bakterien  $10^{-5}$  bis  $10^{-6}$  je Gen und Generation (= Teilungsvorgang), bei Vielzellern  $10^{-4}$  bis  $10^{-9}$  je Gen und Generation. Hat eine Art  $3 \cdot 10^4$  Gene, so ist im Mittel mit 1 Neumutation auf 3–4 Gameten zu rechnen. Eine hypothetische, anfänglich genetisch homogene Population hätte also sehr bald nachweisbar genetische Heterogenität. Beim Menschen Mutationen bei Spermatozoidbildung doppelt so häufig wie bei Eizellbildung.

Mutationsrate ist genetisch kontrolliert, da DNA-Replikation durch komplexe Enzymsysteme erfolgt, die auch Einbau des richtigen Nucleotids kontrollieren (*proofreading*); daher unterliegt Mutationsrate selbst der Selektion und damit der Evolution. Außerdem erfolgt DNA-Reparatur bei den fortlaufend eintretenden Schäden. Würden diese Systeme mit 100%iger Genauigkeit arbeiten, so wäre Mutationsrate = 0 und Evolution nicht möglich. Bei Bakterien gefunden, dass Mutationsrate sich rasch verändern kann.

Mutationen können erfolgen:

- *spontan*: ohne erkennbare Ursache („Hintergrundmutationen“). Dazu zählt normalerweise auch natürliche Strahlung (natürliche Radioaktivität, Höhenstrahlung).
- *induziert*: durch Gamma-, Röntgen-, UV-, Neutronen-Strahlung und Chemikalien (Mutagene, z.B. Acridin, Nitrit, Alkylierungsmittel, wirken entweder durch chemische Veränderung von Basen oder werden als Basenanaloga eingebaut oder hemmen Enzyme); in manchen Fällen durch starke Temperaturerhöhung; bei Bakterien durch verschiedene Stressfaktoren.

Mutationen im Genom nicht zufallsverteilt, sondern an verschiedenen Genloci unterschiedlich häufig. Orte hoher Mutationshäufigkeit: „*hot spots*“.

Auswirkungen von Mutationen sehr verschieden:

1. Intraphän-Mutationen: innerhalb der Variationsbreite des Phänotypus, daher an diesem nicht zu erkennen. Nachweis durch DNA-Sequenzierung. Sie erhöhen genetische Variabilität, tragen zur Mikroevolution bei. Hierzu zählen auch alle Mutationen, die bei Codonänderung infolge Degeneration des genetischen Codes nicht zur Änderung der ins Protein eingebauten Aminosäure führen (stumme Mutationen, vgl. 3.2.4). Wird eine Aminosäure substituiert, so liegt bei konservativer Änderung (Aminosäure gleicher Polarität bzw. Ladung) zumeist Intraphän-Mutation vor. Bei nicht konservativer Änderung ist Ort des Austausches im Protein von Bedeutung: Substitution kann neutral bleiben. Solche konservativen und neutralen Austausche führen zu Allelpolymorphismus.
2. Mutationen, die Regulationsbereiche von Genen betreffen, können unterschiedliche Auswirkungen haben.
3. Mutationen in Transkriptionsfaktoren können auf Aktivität vieler Gene Einfluss nehmen (vgl. 4.4.8).
4. Mutationen im *proofreading*/Reparatur-System sowie Zunahme von Transpositionsvorgängen können zur Veränderung der Mutationsrate führen.
5. Mutationen in DNA-Abschnitten, die weder codieren noch regulatorische Funktion haben: wirken sich nicht aus, tragen aber ebenfalls zur genetischen Variabilität bei. Wenn durch Mutation neues Allel gebildet, muss dieses in Population sich ausbreiten; ist anfänglich Zufallsereignis, bis Allelenfixierung eingetreten ist; dabei spielt unterschiedliche Nachkommenzahl der Individuen eine Rolle (Abb. 2.1).

Evolution läuft in Populationen ständig weiter, daher niemals Zustand, in dem alle Individuen genetisch identisch gewesen wären! Replikationsfehler bei replikationsfähigen Molekülen schon vor Entstehung von Lebewesen aufgetreten; führte zur Variabilität dieser Moleküle. So auch bei Viren. Variantenverteilung gleicht der Verteilung im Genpool einer Art: „**Quasispezies**“-Verteilung (vgl. 5.2.4.1).

Von zahlreichen Mutanten bekannt, dass sie durch eine erneute Mutation wieder Wildtyp-Charakter annehmen. Man spricht von **Rückmutationen**, wenn so im Phänotypus